

DAUGAVPILS UNIVERSITĀTE
DZĪVĪBAS ZINĀTŅU UN TEHNOLOĢIJU INSTITŪTS
BIODAUDZVEIDĪBAS DEPARTAMENTS
DZĪVNIEKU EKOLOĢIJAS UN EVOLŪCIJAS LABORATORIJA

RONALDS KRAMS

Ekoloģisko slazdu ietekme uz putnu izdzīvošanu un vairošanos

Promocijas darba kopsavilkums

zinātniskā doktora grāda (Ph. D.) Dabaszinātnēs iegūšanai
(Bioloģijas nozarē, Ekoloģijas apakšnozarē)

Promocijas darba zinātniskais vadītājs:

Dr. biol., vadošais pētnieks, prof. Indriķis Krams

Promocijas darba zinātniskais konsultants:

Dr. biol., vadošā pētniece Tatjana Krama

DAUGAVPILS, 2024

Promocijas darbs izstrādāts: Latvijā, Daugavpils Universitātē, Dzīvības zinātņu un tehnoloģiju institūtā, Biodaudzveidības departamentā, Dzīvnieku ekoloģijas un evolūcijas laboratorijā laika posmā no 2015. līdz 2024. gadam.

Promocijas darbu finansiāli atbalstīja: Eiropas Sociālā fonda projekts Nr. 8.2.2.0/18/A/022 “Daugavpils Universitātes stratēģiskās specializācijas jomu akadēmiskā personāla profesionālās kompetences stiprināšana” un Latvijas Zinātnes padomes Fundamentālo un lietišķo pētījumu projekti Nr. lzp-2022/1-0348, Nr. lzp-2021/1-0277, Nr. lzp-2020/2-0271, Nr. lzp-2018/2-00057 un Nr. lzp-2018/1-0393.

Darba forma: Promocijas darbs (tematiski vienota zinātnisko publikāciju kopa) Dabaszinātnēs, Bioloģijas nozarē, Ekoloģijas apakšnozarē.

Promocijas darba zinātniskais vadītājs:

Dr. biol., vadošais pētnieks, prof. Indriķis Krams

Promocijas darba zinātniskais konsultants:

Dr. biol., vadošā pētniece Tatjana Krama

Darba recenzenti:

1. Ph. D., pētnieks Rolands Moisejevs (Daugavpils Universitāte);
2. Dr. med. vet., vadošais pētnieks, prof. Aivars Bērziņš (Pārtikas drošības, dzīvnieku veselības un vides zinātniskais institūts “BIOR”);
3. Ph. D., prof. Pranas Mierauskas (Mykolo Romerio universitetas / Mikola Romera universitāte, Viļņa, Lietuva).

Promocijas padomes priekšsēdētājs:

Dr. biol., prof. Arvīds Barševskis

Promocijas darba aizstāvēšana notiks: Daugavpils Universitātes Bioloģijas zinātņu nozares promocijas padomes atklātā sēdē 2024. gada 3. jūlijā plkst. 12:00, 130. auditorijā, Parādes ielā 1A, Daugavpilī un tiešsaistē ZOOM platformā.

Ar promocijas darbu un tā kopsavilkumu var iepazīties Daugavpils Universitātes bibliotēkā, Parādes ielā 1, Daugavpilī, Latvijā un Daugavpils Universitātes mājaslapā www.du.lv

Atsauksmes sūtīt: Promocijas padomes sekretārei, Daugavpils Universitātes pētniecei, Dr. biol. Janai Paiderei, Parādes iela 1A, Daugavpils, Latvija, LV-5401; Tālr. +37126002593, e-pasts: jana.paidere@du.lv

ISBN 978-9934-39-017-3

SATURS

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS	5
1 IEVADS	8
1.1. Biotopu izvēle	8
1.2. Ekoloģiskie slazdi	9
1.3. Antropogēnā ietekme, cilvēka radītās noteicošās pazīmes, dabiskie mežu traucējumi un ekoloģiskie slazdi	10
1.4. Asins parazīti, ūdenstilpes un ekoloģiskie slazdi	12
1.5. Promocijas darba mērķi.....	13
2. MATERIĀLI UN METODEDES	16
2.1. Pētījumu teritorijas un putnu sugas (I, II, II).....	16
2.2. Priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās (I).....	17
2.3. Putnu būrīšu izvietojums fitofāgās priežu audžu tīklapsenes radītās ietekmes pētījumam (I).....	18
2.4. Ligzdojošo putnu barības resursi (I).....	18
2.5. Koku vainagi priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās ietekmētajās un neskartajās mežaudzēs (I).....	19
2.6. Putnu būrīšu izvietojums pētījumam par putnu asins parazītu izplatības saistību ar attālumu līdz meža ūdenstilpēm vairošanās sezonas laikā (II)	20
2.7. Asins parazītu sastopamības izpēte jaukto sugu zīlīšu bariņos atkarībā no attāluma līdz meža ūdenstilpēm ārpus vairošanās sezonas (III)	21
2.8. Putnu izdzīvošana ziemā atkarībā no inficētības (III).....	21
2.9. Putnu asins parazītu noteikšana un identifikācija (II, III).....	22
2.10. Asins parazītu vektoru skaita noteikšana ligzdojošo melno mušķērāju būrīšos (II)	22
3. REZULTĀTI	23
3.1. Kukaiņu kāpuru biomasa priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās ietekmētajās un neskartajās mežaudzēs (I).....	23
3.2. Putnu pielāgotības parametri: olu skaits, perējumu skaits, no ligzdas izvesto pēcnācēju skaits, mazuļu izmērs un ķermeņa masa (I)	23
3.3. Ligzdojošo melno mušķērāju asins parazītu sastopamība (prevalence, infekcijas intensitāte) atkarībā no attāluma līdz meža ūdenstilpēm (II)	26
3.4. Asins parazītu vektoru daudzums (II).....	30
3.5. Melno mušķērāju pielāgotības parametri (II).....	31
3.6. Asins parazītu prevalence un infekcijas intensitāte pelēkajām zīlītēm un cekulzīlītēm jaukto sugu putnu bariņos ārpus vairošanās sezonas (III).....	32

3.7. Ziemeļojošo cekulzīlīšu un pelēko zīlīšu izdzīvošana atkarībā no attāluma līdz tuvākajām ūdenstilpēm (III).....	35
3.8. Putnu izdzīvošanas saistība ar inficētību (III).....	37
3.9. Saikne starp putnu inficētību un apodziņa plēsonību (III).....	37
4. DISKUSIJA.....	38
4.1. Rezultātu kopsavilkums (I, II, III).....	38
4.2. Kaitēkļu kukaiņu masveida savairošanās un putnu būrīši kā cilvēka radītie ekoloģiskie slazdi dobbumperētājiem putniem (I).....	38
4.3. Meža ūdenstilpes kā ekoloģisko slazdu izraisītāji vairošanās sezonas laikā (II).....	40
4.4. Asins parazītu infekcija un teritoriālo zīlīšu izdzīvošana ziemā (III).....	42
KOPSAVILKUMS UN SECINĀJUMI.....	45
PATEICĪBAS.....	46
PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS ANĢĻU VALODĀ.....	48
IZMANTOTĀS LITERATŪRAS SARAKSTS / REFERENCES.....	91

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS

Šis promocijas darbs ir izstrādāts kā tematiski vienota zinātnisko publikāciju kopa, kas tekstā tiek minētas ar romiešu cipariem. Publikāciju izmantošana promocijas darba tekstā ir saskaņota ar izdevniecībām.

- I. **Krams, R.**, Krama, T., Brūmelis, G., Elferts, D., Strode, L., Dauškane, I., Luoto, S., Šmits, A. & Krams, I.A. (2021). Ecological traps: evidence of a fitness cost in a cavity-nesting bird. *Oecologia*, 196(3):735–745. DOI: 10.1007/s00442-021-04969-w.
- II. **Krams, R.**, Krama, T., Elferts, D., Daukšte, J., Raibarte, P., Brūmelis, G., Dauškane, I., Strode, L. & Krams, I.A. (2022). High blood parasite infection rate and low fitness suggest that forest water bodies comprise ecological traps for pied flycatchers. *Birds*, 3(2):221–233. DOI: 10.3390/birds3020014.
- III. Krama, T., **Krams, R.**, Cīrule, D., Moore, F.R., Rantala, M.J. & Krams, I.A. (2015). Intensity of haemosporidian infection of parids positively correlates with proximity to water bodies, but negatively with host survival. *Journal of Ornithology*, 156(4):1075–1084. DOI: 10.1007/s10336-015-1206-5.

Autora ieguldījums publikāciju tapšanā: autoru pieminēšanas kārtība publikācijās aptuveni ataino viņu ieguldījumu pētījumu veikšanā.

Pētījumu rezultātu aprobācija starptautiskās zinātniskās konferencēs:

1. *Daugavpils Universitātes 65. starptautiskā zinātniskā konference*, Daugavpils, 20.04. – 21.04.2023., sekcija “Bioloģija”, mutisks ziņojums “The role of ecological traps in the passerine (Passeriformes Linnaeus, 1758) bird survival and reproduction”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukste, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
2. *Latvijas Universitātes 81. starptautiskā zinātniskā konference*, Rīga, 02.02.2023., sekcija “Inovātie un pielietojamie pētījumi bioloģijā”, mutisks ziņojums “Passerine (Passeriformes Linnaeus, 1758) bird survival and reproduction in ecological trap conditions”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukste, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
3. *Latvijas Universitātes 81. starptautiskā zinātniskā konference*, Rīga, 25.01.2023., sekcija “Zooloģija un dzīvnieku ekoloģija”, mutisks ziņojums “The role of ecological traps in bird survival and reproduction”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukste, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
4. *11th International Conference on Biodiversity Research*, Daugavpils, 20.10. – 21.10.2022., sekcija B, mutisks ziņojums “The effect of the ecological traps on the passerine (Passeriformes Linnaeus, 1758) bird survival and reproduction”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukste, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
5. *Daugavpils Universitātes 64. starptautiskā zinātniskā konference*, Daugavpils, 21.04. – 22.04.2022., sekcija “Bioloģija”, mutisks ziņojums “Proximity to water bodies effect on the blood parasite infection rate, reproduction and fitness of the European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764)”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, J. Daukste, P. Raibarte, G. Brūmelis, I. Dauškane, L. Strode, I. Krams.
6. *Latvijas Universitātes 80. starptautiskā zinātniskā konference*, Rīga, 03.02.2022., sekcija “Inovātie un pielietojamie pētījumi bioloģijā”, mutisks ziņojums “Reproductive success of the great tit (*Parus major* Linnaeus, 1758) under ecological trap conditions”, **R. Krams**, T. Krama, G. Brūmelis, D. Elferts, L. Strode, I. Dauškane, A. Šmits, I. Krams.

7. *Latvijas Universitātes 80. starptautiskā zinātniskā konference*, Rīga, 03.02.2022., sekcija “Zooloģija un dzīvnieku ekoloģija”, mutisks ziņojums “Outbreaks of the great web-spinning sawfly (*Acantholyda posticalis* Matsumura, 1912) effect on the reproductive success of great tits (*Parus major* Linnaeus, 1758)”, **R. Krams**, T. Krama, G. Brūmelis, D. Elferts, L. Strode, I. Dauškane, A. Šmits, I. Krams.
8. *8th International Conference on Biodiversity Research*, Daugavpils, 28.04. – 30.04.2015., sekcija “Biodiversity of parasites and their hosts”, stenda referāts “Relationship between water body proximity and blood parasite prevalence in crested tits (*Lophophanes cristatus*) and willow tits (*Poecile montanus*)”, **R. Krams**, T. Krama, J. Vrubļevska, S. Kecko, I. Skrinda, I. Krams.
9. *Daugavpils Universitātes 57. starptautiskā zinātniskā konference*, Daugavpils, 16.04. – 17.04.2015., sekcija “Bioloģija”, mutisks ziņojums “The effect of hydrographic network objects on distribution of avian malaria”, **R. Krams**, T. Krama, J. Vrubļevska, S. Kecko, I. Skrinda, I. Krams.
10. *Latvijas Universitātes 73. starptautiskā zinātniskā konference*, Rīga, 06.02.2015., sekcija “Zooloģija un dzīvnieku ekoloģija”, mutisks ziņojums “Putnu malārijas izplatības un attāluma līdz hidrogrāfiskā tīkla objektiem savstarpējā saistība Krāslavas novada Dūnekļa ezera apkārtnē”, **R. Krams**, T. Krama, J. Vrubļevska, S. Kecko, I. Skrinda, I. Krams.
11. *Daugavpils Universitātes 56. starptautiskā zinātniskā konference*, Daugavpils, 10.04.2014., darba grupa “Zooloģija”, mutisks ziņojums “Putnu malārijas izplatība Krāslavas novada Dūnekļa ezera apkārtnē”, I. Krams, S. Kecko, J. Vrubļevska, **R. Krams**, I. Skrinda, I. Kivleniece, T. Krama.

1 IEVADS

1.1. Biotopu izvēle

Kad dzīvnieki meklē vairošanās, ziemošanas vai barošanās vietu, tie bieži izvēlas konkrētu biotopu, balstoties uz noteiktām, tam raksturīgām pazīmju kombinācijām. Tiek uzskatīts, ka šāds optimāls biotops spēj nodrošināt visus apkārtējās vides apstākļus, kas dzīvniekiem ir nepieciešami, lai izdzīvotu vai uzlabotu savu pielāgotību (angļu val. *fitness*). Dažādas sugas un populācijas ir sastopamas atšķirīgos biotopos, jo tām ir atšķirīgas prasības pret apkārtējo vidi. Līdz ar to, biotopa jēdziens krasi atšķiras no citiem ekoloģijas pamatjēdzieniem, kas raksturo noteiktā teritorijā sastopamos vides apstākļus (Cody 1985; Krausman & Morrison 2016). Biotopa termins atspoguļo sugas prasības pret noteiktiem abiotiskiem un biotiskiem vides parametriem, un resursiem, kas ir sastopami konkrētā teritorijā. Zīmīgi, ka sugai piemērots biotops tiek uzskatīts par sugas ekoloģisko hipertelpu (angļu val. *hypervolume*), kas sevī ietver sugas ekoloģiskās un fizioloģiskās prasības, un tiek definēts kā ekoloģiskā niša (Hutchinson 1957). Odum un Barrett (2004) ekoloģiskās nišas jēdzienā iekļāva arī tādas būtiskas sastāvdaļas kā morfoloģiskās, anatomiskās un fizioloģiskās adaptācijas, un uzvedības reakcijas, kas ir nepieciešamas, lai atrastu vai izvēlētos piemērotu, sugai raksturīgu biotopu. Odum un Barrett (2004) ierosināja definēt sugai piemērotu biotopu kā sugas “adresi”, savukārt ekoloģisko nišu viņi nosauca par sugas īpatņu “profesiju”.

Biotopa izvēle ir dinamisks un laikietilpīgs process. Empīriskie dati liecina, ka dzīvo organismu izvēle balstās uz noteiktiem vides parametriem, kas ļauj tiem izvērtēt gan pašreizējo biotopa kvalitāti, gan tā potenciālās izmaiņas nākotnē (Demeyrier *et al.* 2016). Biotopa izvēlei ir izšķiroša loma, jo tikai pareiza izvēle var mazināt šaubas par biotopa kvalitāti un uzlabot dzīvo organismu pielāgotību. Lai veiktu pārlicinošu biotopa izvēli, dzīvniekiem ir jābūt spējīgiem iegūt un apstrādāt informāciju par biotopam raksturīgajām īpašībām (Szymkowiak 2013). Tomēr ir apšaubāmi, vai sezonāli mainīgās vides apstākļos un īsos laika posmos ir iespējams iegūt un likt lietā visu informāciju, lai izdarīt pareizos secinājumus par biotopa kvalitāti. Turklāt, apkārtējā vide un potenciālie biotopi ir pakļauti nepārtrauktām izmaiņām, padarot biotopu izvēles procesu ļoti atkarīgu no dabiskās atlases, jo dzīvajiem organismiem ir nepārtraukti jāizvērtē plēsonības, parazitisma, iekšsugas un starpsugu konkurences līmeņi, un resursu pieejamību. Tāpēc bieži tiek uzskatīts, ka uz apkārtējās vides pazīmēm balstītā biotopu izvēle var novest pie “avota-izlietnes” populāciju dinamikas (angļu val. *source-sink dynamics*) (*e.g.*, Hanski 1999).

1.2. Ekoloģiskie slazdi

Dzīvnieki parasti dod priekšroku augstākas kvalitātes biotopiem, salīdzinājumā ar zemākas kvalitātes biotopiem. Tiek uzskatīts, ka izvēle par labu zemākas kvalitātes biotopam notiek tikai tad, kad labākas kvalitātes biotops tobrīd nav pieejams vai vispār nepastāv (Ekman 1989). Taču ekosistēmās, kas ir pakļautas straujai antropogēnās darbības ietekmei (Hale & Swearer 2016; Robertson *et al.* 2013), dzīvnieku izvēli noteicošās biotopu pazīmes var zaudēt saikni ar realitāti un neatspoguļot biotopu patieso kvalitāti. Tas var novest dzīvniekus pie kļūdainiem lēmumiem biotopu izvēlē.

Straujas vides izmaiņas var ietekmēt biotopu struktūru un citus parametrus, kas kalpo dzīvniekiem kā noteicošās pazīmes biotopa kvalitātes novērtēšanai. Tādēļ zemākas kvalitātes biotopi var kļūt dzīvniekiem tikpat pievilcīgi vai vēl pievilcīgāki nekā augstākas kvalitātes biotopi. Strauji mainīgajā vidē dzīvnieki ir pakļauti riskam nonākt tādos biotopos, kuros mazināsies viņu izdzīvošanas un vairošanās sekmes, kā arī reproduktīvā un iekļaujošā pielāgotība (angļu val. *inclusive fitness*). Šāda veida biotopi tiek definēti kā “ekoloģiskie slazdi” (angļu val. *ecological traps*) un dažreiz kā “evolucionārie slazdi” (angļu val. *evolutionary traps*) (Hale *et al.* 2015; Robertson & Hutto 2006; Robertson *et al.* 2013; Demeyrier *et al.* 2016). Avota-izlietnes demogrāfijas dinamikas kontekstā daži izteiktākie ekoloģiskie slazdi var pārvērsties par populāciju izlietnēm (angļu val. *population sinks*) (Hanski 1999). Teorija paredz, ka ekoloģiskie slazdi un populāciju izlietnes, kur biotopu pievilcība neatspoguļo to patieso kvalitāti, pārsvarā ir sastopami cilvēku ietekmētajā vidē (Hale & Swearer 2016; Robertson *et al.* 2013).

Dabiskajos apstākļos ekoloģiskie slazdi bieži vien rodas tad, ja kādā atsevišķā biotopa daļā ir vairāk pievilcīgo noteicošo pazīmju, kas varētu liecināt par dzīvniekiem piemērotu dzīvošanas vai vairošanās vietu. Ir pieņemts uzskatīt, ka biotopa pievilcības neatbilstība tā patiesajai kvalitātei notiek tādos gadījumos, kad: (1) biotopu noteicošo parametru intensitāte, izteiktība un skaits palielinās, biotopa kvalitātei paliekot nemainīgai; (2) biotopa kvalitāte un piemērotība būtiski samazinās, nemainoties tā noteicošo parametru intensitātei, izteiktībai un skaitam (Robertson & Hutto 2006; Hale & Swearer 2016). Lai gan ekoloģiskā slazda raksturojums var šķist viegls uzdevums, ir svarīgi piebilst, ka ekoloģisko slazdu konstatēšana dabiskajos apstākļos ir komplicēta. Pirmais no iemesliem ir tāds, ka rodas problēmas precīzi noteikt biotopa kvalitāti noteicošās pazīmes. Otrkārt, pastāv metodoloģiska rakstura grūtības, kas rodas mēģinājumos manipulēt ar biotopu noteicošajām pazīmēm eksperimentālās izpētes nolūkos (*e.g.*, Robertson & Hutto 2006). Tāpēc, neskatoties uz intensīvo darbu šajā jomā, līdz

šim ir bijis maz empīrisko pētījumu, kas spētu demonstrēt ekoloģisko slazdu ietekmi uz dzīvnieku uzvedību (*e.g.*, Mänd *et al.* 2005; Robertson & Hutto 2006; Mägi *et al.* 2009; Hale & Swearer 2016). Par spīti tam, biotopa kvalitātes neatbilstība un tā pievilcība var tikt noteikta eksperimentālā veidā, it sevišķi tādos neatbilstības gadījumos, kad biotopa kvalitāti noteicošās pazīmes, biotopa pievilcība un tā kvalitāte ir viegli ietekmējamas vai nosakāmas.

1.3. Antropogēnā ietekme, cilvēka radītās noteicošās pazīmes, dabiskie mežu traucējumi un ekoloģiskie slazdi

Mūsdienās cilvēku darbība ir nopietnākais ekoloģiskais faktors, kas ietekmē meža ekosistēmas un to bioloģisku daudzveidību. Arvien lielāks dzīvnieku sugu skaits un to apdzīvotā vide izjūt urbanizācijas sekas. Zinātniskie pētījumi ir pierādījuši, ka antropogēnās izmaiņas notiek strauji, skar plašas teritorijas uz sauszemes un ūdeņos, un tikai dažas sugas spēj nekavējoties adaptīvi reaģēt uz antropogēnajiem faktoriem savos biotopos. Arī kukaiņu masveida savairošanās jeb uzliesmojumi, kas notiek dabiskajos apstākļos mežu ekosistēmās, var radīt nopietnus vides traucējumus (Barbosa *et al.* 2012; Moulinier *et al.* 2013), tādējādi ietekmējot meža dzīvnieku un augu sabiedrības, to blīvumu un savstarpējās ekoloģiskās mijiedarbības (Vindstad *et al.* 2015). Antropogēnās ainavas tiek uzskatītas par potenciāliem ekoloģiskajiem slazdiem, sevišķi tādos gadījumos, kad cilvēku radītie mākslīgie apstākļi maldīgi līdzinās dabisko biotopu kvalitātes noteicošajām pazīmēm (Marzluff 2001; Robertson *et al.* 2013, Demeyrier *et al.* 2016). Piemēram, cilvēki bieži izvieto mākslīgos putnu (Aves) būrīšus savās apdzīvotajās teritorijās, parkos, dārzos un saimnieciskai darbībai pakļautajos mežos. Tādi dobumperētāji putni kā melnais mušķērājs (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764) un lielā zīlīte (*Parus major* Linnaeus, 1758) daudz labprātāk apmetas tādā mežaudzē vai parkā, kur ir nodrošināti putnu būrīši, nekā tajās vietās, kur būrīšu nav. Dobumu esamība ir viena no svarīgākajām biotopu kvalitāti noteicošajām pazīmēm, balstoties uz ko notiek lielo zīlīšu un melno mušķērāju biotopu izvēle (Hildén 1965). Pētījumi pierāda, ka izvietojot putnu būrīšus ir iespējams palielināt ligzdojošo putnu populāciju blīvumu krietni virs dabiskā biotopu apdzīvotības blīvuma.

Mežkopībā un zemkopībā putni bieži tiek izmantoti bioloģiskās kontroles nolūkiem, lai regulētu kaitēkļu kukaiņu uzliesmojumus (Duan *et al.* 2015). Putnu būrīšu izvietošana ar nolūku piesaistīt dobumperētājus putnus, kas barojas ar kukaiņiem, ir bioloģiskās kontroles paņēmiens, kuru plaši izmanto Eiropā (Gosler 1993; Tilgar *et al.* 1999; Mols & Visser 2007; Mänd *et al.* 2005). Šī ir vienkārša metode kukaiņēdāju putnu populāciju palielināšanai meža kaitēkļu skartajās vietās (Jedlicka *et al.* 2011). Putni bieži dod priekšroku būrīšiem nevis

dabiskiem dobumiem, jo būrīšu konstrukcija ļauj mazināt plēsonības risku un mitrumu, nodrošina labāku ligzdas mikroklimatu un uzlabo gaismas apstākļus (Maziarz *et al.* 2016). Putnu būrīšu nodrošināšana var viegli kompensēt dabisko dobumu trūkumu, kas ir putnu ligzdošanu svarīgākais ierobežojošais faktors apsaimniekotajos mežos un cilvēku apdzīvotajās vietās. Pētījumi ir apstiprinājuši, ka putnu būrīšu ekstensīvā izvietošana var piesaistīt lielās zīlītes un melnos mušķērājus jebkuros biotopos, neatkarīgi no tajos pieejamajiem putnu barības resursiem (Mänd *et al.* 2005; Kilgas *et al.* 2007).

Daudzi putni izdara izvēles par labu noteiktām būrīšu konstrukcijām, atkarībā no to formas vai izmēra, kas var būt specifisks konkrētai putnu sugai, populācijai vai pat atsevišķiem īpatņiem (*e.g.*, Lambrechts *et al.* 2010). Piemēram, lielās zīlītes dod priekšroku lielākiem būrīšiem (Maziarz *et al.* 2016; Møller *et al.* 2014). Turklāt, putnu perējumam ir tendence palielināties līdz ar būrīša izmēru, pateicoties ligzdojošo putnu individuālai plasticitātei, vai arī putnu atšķirīgā vairošanās potenciāla nevienmērīgajam sadalījumam (Slagsvold 1987). Ligzdošana lielākā dobumā var mazināt putnu mazuļu pārkaršanu, konkurenci par telpu un plēsonības risku, tādējādi sekmējot lielākus perējumus (Slagsvold 1987). Šādi, ar būrīšu palīdzību, dobumperētājus putnus var piesaistīt ligzdot teritorijās ar trūcīgiem barības resursiem, tādējādi radot potenciālos ekoloģisko slazdu vai izlietnes biotopu (angļu val. *sink habitats*) apstākļus, kuros samazinās putnu individuālā pielāgotība un mirstība pārsniedz dzimstību (Gates & Gysel 1978; Kokko & Sutherland 2001; Schlaepfer *et al.* 2002). Turklāt, kukaiņu masveida savairošanās var pasliktināt apkārtējās vides apstākļus kopumā, kokaugiem zaudējot lapas (skujuas), traucējot ziedēšanu, samazinot sēklu daudzumu, posmkāju (Arthropoda) barības resursus un to skaitu. Pēdējais var izraisīt badu un mirstību ligzdās esošajiem kukaiņēdāju putnu mazuļiem, pēc dobumperētāju putnu piesaistes ar būrīšiem. Tādējādi, mežu un lauksaimniecības zemju aizsardzība pret kaitēkļiem, piesaistot kukaiņēdājus putnus ar būrīšiem, var novest putnus ekoloģisko slazdu apstākļos. Svarīgi atzīmēt, ka putnu būrīšu izvietošana un kukaiņēdāju putnu piesaistīšana mežos, lauku teritorijās un pilsētās vienmēr tika uzskatīta par “zaļo” un labai draudzīgo praksi, kas palīdz uzlabot vides kvalitāti, aizsargāt dabu un uzturēt vairāku putnu sugu populācijas. Tas liecina par to, ka cilvēki var radīt dzīvniekiem ekoloģiskos slazdus pat veicot vides un dabas aizsardzības aktivitātes, kam ir nepieciešama lielāka uzmanība un izpēte.

1.4. Asins parazīti, ūdenstilpes un ekoloģiskie slazdi

Reljefa specifika un atsevišķi ekoloģiskie faktori bieži tiek ņemti vērā pētījumos, kas izskaidro malārijas izplatības telpiskās īpatnības cilvēku populācijās (Kibret *et al.* 2017, 2019a, b; Endo & Eltahir 2018). Šie pētījumi parādīja to, ka attālums līdz tuvākajām ūdenstilpēm, kur vairojas asins parazītu pārnēsātāji jeb vektori, ievērojami ietekmē malārijas saslimstības risku (Beck *et al.* 1994; Cano *et al.* 2006; Endo *et al.* 2015). Tika konstatēts, ka malārijas izplatība jeb prevalence Senegālas mājsaimniecībās, kas atradās 160 m attālumā no tuvākās ūdenstilpes, bija 74 %, savukārt tajās mājsaimniecībās, kas atradās 900 m attālumā no purva, prevalence bija 17% (Trape *et al.* 1992). Līdzīgi rezultāti tika iegūti arī citos cilvēku malārijas pētījumos (Jobin 1999; Endo & Eltahir 2018; Kibret *et al.* 2019a, b).

Dzīvnieku populācijās parazitisms tiek uzskatīts par vienu no galvenajiem faktoriem, kas rada iespaidu uz saimniekorganismu sabiedrību struktūru, ietekmējot to trofiskās attiecības, barības ķēdes, konkurences apstākļus un bioloģisko daudzveidību (Svensson-Coelho & Ricklefs 2011; Schmid-Hempel 2011).

Haemosporida kārtas parazitiskie viensūņņi ir obligātie parazīti, kas inficē plašu mugurkaulnieku spektru, izmantojot divspārņus (*Diptera*) kā vektorus (Valkiūnas 2004). Putnu saimniekorganismu inficēšanās ar *Plasmodium*, *Haemoproteus* un *Leucocytozoon* ģinšu asins parazītiem var radīt negatīvu ietekmi uz putnu vairošanās un izdzīvošanas sekmēm (Valkiūnas 1998; Merino *et al.* 2000; Valkiūnas & Iezhova 2004; Valkiūnas 2004; Palinauskas *et al.* 2009; Martínez-de la Puente *et al.* 2010; Krams *et al.* 2013; de Jong *et al.* 2014). Parazītu prevalence un infekcijas intensitāte (parazitēmija) bieži vien ir atkarīgas no saimniekorganisma imūnsistēmas darbības efektivitātes un ir parazīta – saimniekorganisma koevolūcijas rezultāts (*e.g.*, Krams *et al.* 2012a). Parazītu vektoru klātbūtnei un izplatībai var arī būt būtiska ietekme uz organismu inficēšanās risku (*e.g.*, Allander & Bennett 1994; Zhou *et al.* 2012; Krams *et al.* 2010, 2013; Martínez-De la Puente *et al.* 2010; Loiseau *et al.* 2012).

Pētījumos tika konstatēts, ka putnu asins parazītu izplatība nav vienmērīga to saimniekorganismu apdzīvotajos biotopos un populācijās (Lacorte *et al.* 2013). Asins parazīti ir reti sastopami jūras, sālsezeru, tuksnešu vai augstkalnu putnu asinīs, jo šīs teritorijas nav piemērotas slimību pārnēsātājiem (Bennett *et al.* 1992; Rytönen *et al.* 1996; Piersma 1997; Figuerola 1999; Sol *et al.* 2000; Atkinson *et al.* 2005; Hellgren *et al.* 2008; Krams *et al.* 2012a; Martínez-De la Puente *et al.* 2013). Kalnu apgabalos inficēšanas ar asins parazītiem notiek vasaras periodā (van Riper 1991; Atkinson *et al.* 1988), bet līdzenumos tas ir bieži saistīts ar lietus sezonu (Young *et al.* 1993). Līdz ar to, inficēšanās ar vektoru pārnēsātājiem parazītiem

ir atkarīga ne vien no saimniekorganismu imūnsistēmas darbības, bet arī no vektoru vairošanās procesam nepieciešamo biotopu pieejamības (e.g., Arriero *et al.* 2008; Arriero 2009; Sehgal 2010).

Salīdzinoši maz ir zināms, kādus biotopus izvēlas divspārņu vektori, kuri izplata putnu asins parazītus. Ir skaidrs, ka dzēlējodu (*Culicidae*) vairošanās procesam ir nepieciešams stāvošs ūdens, kas palielina varbūtību inficēties ar *Plasmodium* ezeru un dīķu tuvumā (Kettle 1995; Ishtiaq *et al.* 2008; Njabo *et al.* 2009; Krams *et al.* 2010, 2012a, b), un pie lēni plūstošām upēm (Wood *et al.* 2007). Miģeles (*Ceratopogonidae*) ir sastopamas purvos, mūklājos, kompostā, dūņās un pie strautiem (Hendry 1989). Knišļi (*Simuliidae*) ir sastopami praktiski visos biotopos, kur ir vairāk vai mazāk pastāvīgi tekošs ūdens, kas kalpo kā vide knišļu kāpuru un kūniņu attīstībai. Tādējādi, vairumam putnu asins parazītu vektoru ir nepieciešamas ūdenstilpes, lai vairotos. Lai gan tas var palielināt asins parazītu prevalenci tiem putniem, kuri dzīvo ezeru, strautu un purvu tuvumā (e.g., Wood *et al.* 2007; Krams *et al.* 2010), saikne starp asins parazītu prevalenci un parazītu saimniekorganismu biotopiem vēl nav labi izprasta. Turklāt, negatīva saistība starp attālumu līdz ūdenstilpēm un putnu asins parazītu infekcijas intensitāti un prevalenci norāda uz ekoloģisko slazdu apstākļiem, kuros var nonākt putni, kuri mēģina ligzdot ūdenstilpju tuvumā.

1.5. Promocijas darba mērķi

Promocijas darba galvenais mērķis ir noskaidrot, vai ekoloģiskie slazdi putnu populācijās ir vairāk izplatīti, nekā tika uzskatīts iepriekš un vai šie slazdi var rasties dabas aizsardzības aktivitāšu rezultātā, un vai teritorijās ap meža ūdenstilpēm, kur ir augsta bioloģiskā daudzveidība, samazinās putnu pēcnācēju izdzīvotība.

Putnu būrīšu izvietošana tajos meža apgabalos, kurus skāra kaitēkļu kukaiņu masveida savairošanās, var piesaistīt dobumperētājus putnus ekoloģisko slazdu apstākļos. Promocijas darba pirmais mērķis (I) bija noskaidrot vai lielajām zīlītēm, kas ligzdo priežu audžu tīklapsenes (*Acantholyda posticalis* Matsumura, 1912) masveida savairošanās skartajos parasto priežu (*Pinus sylvestris* Linnaeus 1753) mežos, ir pielāgotības traucējumi. Lai gan dažādu kukaiņu kāpuri veido lielo zīlīšu mazuļu barības bāzi (Rytkönen & Krams 2003), priežu audžu tīklapsenes ir kaitēkļi, kas patērē skuju un veicina defoliāciju, tādējādi masveida savairošanās periodos samazinot citu kukaiņu sugu skaitu un biomasu. Tāpēc mēs izvirzījām pieņēmumu, ka (1) lielajām zīlītēm būs līdzīgs olu skaits priežu audžu tīklapsēņu degradētajos un neskartajos meža nogabalos. Mēs paredzējām (2) mazāku no ligzdas izvesto putnu mazuļu

skaitu, zemāku jauno zīlīšu ķermeņa masu un īsāku izvesto mazuļu stulma garumu nepilnvērtīgā uztura dēļ tīklapseņu uzliesmojuma skartajos meža nogabalos. Tā kā kopējā kāpuru biomasa (tīklapseņu un citu kukaiņu sugu kāpuru biomasa) ir saistīta ar priežu koku skujotnes biomasu, mēs izmantojām kopējo koku vainaga apjomu (angļu val. *total tree crown volume*) un kopējo koku skujotnes segumu (angļu val. *total tree canopy cover*), kā netiešu kāpuru biomasas novērtēšanas metodi (Brūmelis *et al.* 2020). Pirmajā pētījumā mēs arī paredzējām zemāku kukaiņu kāpuru biomasu priežu audžu tīklapseņu skartajās meža teritorijās (I).

Iepriekš veiktie pētījumi liecina par to, ka cilvēku un citu dzīvnieku sugu asins parazītu radītais slogs un kaitīgā ietekme pieaug ūdenstilpju tuvumā. Promocijas darba otrais mērķis (II) bija noskaidrot, vai pastāv saikne starp attālumu līdz meža ūdenstilpēm un ligzdojošo melno mušķērāju asins parazītu prevalenci, un vai mežaudzes, kas atrodas tālāk no meža ezeriem un strautiem, var uzskatīt par asins parazītu neskartām teritorijām. Lai noskaidrotu attāluma līdz ūdenstilpēm ietekmi, mēs veicām pētījumu, kurā pārbaudījām saistību starp putnu asins parazītu prevalenci, infekcijas intensitāti, mušķērāju vairošanās sekmēm, putnu mazuļu ķermeņa masu, stulma garumu un attālumu līdz tuvākajām meža ūdenstilpēm (II).

Lielākā daļa pētījumu par putnu asins parazītiem ir veikta putnu vairošanās sezonas laikā, kad parazītu vektori ir visvairāk izplatīti. Taču, dažu pētījumu rezultāti parāda augstu putnu asins parazītu prevalenci arī ārpus vairošanās sezonas un pat ziemas laikā (Hauptmanová *et al.* 2002; Dunn *et al.* 2013, 2014), kas norāda uz to, ka putni var būt inficēti arī vasaras beigās un rudens sākumā, kad parazītu vektori vēl ir aktīvi (*e.g.*, Cheke *et al.* 1976; Rintamäki *et al.* 1999; Ishak *et al.* 2010; Kimura *et al.* 2010). Neskatoties uz to, putnu asins parazītu infekcijas ietekme uz saimniekorganismiem ārpus vairošanās sezonas līdz šim nav pētīta. Promocijas darba trešais mērķis (III) bija noskaidrot, vai asins parazītu infekcijas prevalences un infekcijas intensitātei ir saistība ar attālumu no meža ezeriem, strautiem un purviem, kur vairojas asins parazītu vektori, līdz jaukto sugu zīlīšu (*Paridae*) bariņu teritorijām ārpus putnu vairošanās sezonas. Zīlīšu bariņu pētāmās putnu sugas trešajā pētījumā (III) bija pelēkā zīlīte (*Poecile montanus* Conrad von Baldenstein, 1827) un cekulzīlīte (*Lophophanes cristatus* Linnaeus, 1758). Trešajā pētījumā mēs paredzējām negatīvu korelāciju starp infekcijas prevalenci un intensitāti, un attālumu no putnu bariņu teritorijām līdz tuvākajām ūdenstilpēm, kā tas ir cilvēka malārijas gadījumā (Midega *et al.* 2012) (III). Promocijas darba trešajā pētījumā mēs arī pārbaudījām, vai putnu asins parazītu izraisītā infekcija palielina varbūtību zīlītēm būt pakļautām apodziņū (*Glaucidium passerinum* Linnaeus, 1758) plēsonībai (III). Apodziņš ir

zvirbuļveidīgo (Passeriformes) putnu galvenais plēsējs Ziemeļeiropā (Kullberg 1995; Kullberg & Ekman 2000).

2. MATERIĀLI UN METODES

2.1. Pētījumu teritorijas un putnu sugas (I, II, III)

Lielo zīlīšu vairošanās ekoloģijas pētījums tika veikts Latvijas dienvidaustrumu daļā, pie Daugavpils (55.55° N, 26.34° E), kur pētījuma teritoriju klāj parasto priežu meži, kurus skāra priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās (I).

Promocijas darba otrais (II) un trešais (III) pētījums tika veikti Latvijas dienvidaustrumu daļā, Krāslavas tuvumā (56° N, 27° E), kur pētījumu teritorijas klāj skujkoku (Pinopsida) un jauktie meži, kuros dominē priežu audzes (Rytkönen & Krams 2003). Otrā pētījuma (II) teritoriju ieskauj trīs nelielu meža strautu sateces baseini, kas sastāv no nelielu ezeru kaskādēm, dabiskiem dīķiem, bebru dīķiem un purviem. Šī daudzveidīgā meža ūdenstilpju sistēma nodrošināja vairošanās apstākļus visu veidu asins parazītu vektoriem (III). Svarīgi piebilst, ka pētījuma teritorijās, kas atradās salīdzinoši tālu no meža ūdenstilpēm (II), bija izteikti vienveidīgs skujkoku biotops, kur valdošā suga ir parastā priede, kamēr ūdenstilpju tuvumā esošajos mežos bija sastopama daudz lielākā koku sugu daudzveidība, ko veidoja parastās priedes, baltalksnis (*Alnus incana* Moench, 1794), melnalksnis (*Alnus glutinosa* Gaertner, 1791), parastā egļe (*Picea abies* Karsten, 1881), nokarenais bērzs (*Betula pendula* Roth, 1788), parastā ieva (*Prunus padus* Linnaeus, 1753), parastā lazda (*Corylus avellana* Karsten, 1881), parastais ozols (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) un parastais kadiķis (*Juniperus communis* Linnaeus, 1753) (Rytkönen & Krams 2003; Brūmelis *et al.* 2020). Lielāka koku sugu daudzveidība tika novērota 40 - 60 m rādiusā ap ezeriem, strautiem un bebru dīķiem, kas ir saistīts ar augsnes auglību un meža uzturēšanas, un apsaimniekošanas pasākumu (izciršana un retināšana) trūkumu ūdenstilpju tuvumā, akciju sabiedrības (AS) "Latvijas valsts meži" apsaimniekotajās teritorijās un privātos mežos. Trešais pētījums (III) tika veikts tajā pašā teritorijā, kur otrais pētījums (II), taču tas aptvēra lielāku platību (ap 10 km²), kur bija ne tikai meža ezeri, purvi un strauti, bet arī viena upe ar vairākiem līčiem, kas ir piemērotas vairošanās vietas odiem. Līdzīgi kā otrajā pētījumā (II), arī trešā pētījuma (III) teritorijas lielāko daļu klāja sauss priežu mežs uz smilšainas augsnes, gandrīz bez zemsedzes, un šajā mežā nav grāvju vai pagaidu ūdenstilpju.

Pirmais (I) un otrais pētījums (II) tika veikti lielo zīlīšu un melno mušķērāju vairošanās sezonas laikā. Trešais pētījums (III) tika veikts ārpus pelēko zīlīšu un cekulzīlīšu vairošanās sezonas.

Melnie mušķērāji ir nelieli (10 – 18 g) zvirbuļveidīgie dobumperētāji putni, kas barojas ar kukaiņiem (Lundberg & Alatalo 1992). Šīs sugas īpatņi vairojas Eiropā, bet ziemu pavada

Rietumāfrikā. Vasarā melnais mušķērājs ir viens no biežāk sastopamajiem putniem Eiropā un labprāt ligzdo putnu būrīšos. Ar putnu būrīšu palīdzību šos putnus var piesaistīt gandrīz jebkura veida mežos, parkos un dārzos.

Lielās zīlītes ir mazi zvirbuļveidīgie putni, kas pieder *Paridae* dzimtai. Šī putnu suga ir bieži sastopama un plaši izplatīta visā Eiropā, Vidusāzijā un Ziemeļāzijā, Tuvajos Austrumos un Ziemeļāfrikā. Lielās zīlītes dzīvo jebkura tipa mežos un parkos, kā arī ir bieži sastopamas apdzīvotās vietās. Latvijas teritorijā tās dzīvo visa gada garumā, ligzdojot dabiskajos dobumos un mākslīgajos putnu būrīšos. Vasarā lielās zīlītes pārsvarā barojas ar kukaiņiem, bet ārpus vairošanās sezonas un it īpaši ziemā tās patērē visu veidu barību. Melno mušķērāju un lielo zīlīšu populācijas Krāslavas tuvumā tiek pētītas dobumperētāju putnu ekoloģijas ilgtermiņa projekta ietvaros, kas tiek īstenots kopš 20. gadsimta 80. gadiem (Rytkönen & Krams 2003; Ruuskanen *et al.* 2011; Samplonius *et al.* 2018). Melnais mušķērājs un lielā zīlīte ir vienas no vairāk pētītajām putnu sugām pasaulē.

2.2. Priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās (I)

Priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās pēdējo reizi tika novērota 2013. gada vasarā. Šim kaitēklim tas ir otrais uzliesmojums Latvijā. Iepriekšējā masveida savairošanās tika novērota laikā no 1966. līdz 1982. gadam, aptuveni 40 km uz austrumiem no pētījuma teritorijas. Priežu audžu tīklapsenēm ir raksturīgi ilgstoši uzliesmojumi. Kaitēkļu masu uzlidojumu gadi mijas ar ilgstošiem diapauzes periodiem, kurus kukaiņu kāpuri pavada augsnē. Līdz ar to, meža koku pilnīgas defoliācijas gadiem seko laika posmi, kad koki daļēji atjauno savu lapotni (skujotni). Promocijas darba pirmais pētījums tika veikts 2019. gadā, kad kaitēkļu lidošanas intensitāte bija zema un tīklapseņu kāpuri gandrīz nebija pieejami kā barības resurss putniem pavasara – vasaras sezonā.

Pieaugušās priežu audžu tīklapsenes parādās no augsnes un tīklapseņu mātītes pēc izkūņošanās dēj olas uz priežu skujām jūnijā (Voolma *et al.* 2016). Tīklapseņu kāpuri patērē priežu skujas un barojas uz skuju substrāta līdz augusta sākumam. Ceturtajā kāpura attīstības stadijā tie pārstāj baroties un ierokas augsnē, kur pavada 2 - 5 gadus, kam seko neilga kūniņas stadija (8 – 10 dienas), pirms izlido tīklapseņu pieaugušie īpatņi (Ghimire *et al.* 2013). Priežu audžu tīklapsenes kāpuru mainīgās attīstības stadijas padara to masveida savairošanās uzliesmojumus par neparedzamiem (Ghimire *et al.* 2013). Svarīgi ir atzīmēt, ka tīklapsenes masveida savairošanās skartos meža nogabalus var viegli atšķirt no neskartajām meža daļām, jo degradētajās meža platībās priedes ir ļoti stipri atskujotas (Brūmelis *et al.* 2020).

2.3. Putnu būrišu izvietojums fitofāgās priežu audžu tīklapsenes radītās ietekmes pētījumam (I)

Promocijas darba pirmajā pētījumā mēs noteicām putnu vairošanās sekmju parametrus, ligzdas pametušo putnu mazuļu skaitu, jauno (tuvu izvešanas stadijai) putnu ķermeņa masu un stulma garumu divu veidu meža nogabalos - priežu audžu tīklapsenes degradētajās un neskartajās priežu meža platībās. Pētījuma gaitā mēs izvēlējāmies sešus parauglaukumus no kaitēkļiem cietušajās meža teritorijās un piecus parauglaukumus neskartajās meža teritorijās. Katrā parauglaukumā tika izvietoti 12 putnu būriši (72 būriši degradētajos meža nogabalos un 60 būriši neskartajās meža daļās). Kopumā no 132 izvietotajiem putnu būrišiem lielās zīlītes apdzīvoja 34 būrišus priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās ietekmētajās meža platībās un 31 būriņi kaitēkļu neskartajos meža nogabalos (65 būrišus kopā). Lielo zīlīšu mazuļi sekmīgi pameta ligzdas 59 būrišos (30 būrišos degradētajās mežaudzēs un 29 būrišos neskartajās meža daļās). Degradēto mežaudžu kopējā platība bija aptuveni 120 ha. Pētījuma parauglaukumu ar putnu būrišiem kopējā platība bija aptuveni 3,8 ha. Attālums starp pētījuma parauglaukumiem (katrā 12 putnu būriši) bija vismaz 480 m. Lai izvairīties no putnu savstarpējās konkurences, katrā no 11 pētījuma parauglaukumiem būriši tika izvietoti aptuveni 50 m attālumā viens no otra. Būriši ar lielo zīlīšu ligzdām tika regulāri apsekoti, lai noteiktu galvenos putnu vairošanās parametrus, tādus kā olu skaits un no ligzdām izvesto mazuļu skaits, kas ir putnu vairošanās sekmju jeb pielāgotības radītāji. Lai novērtētu putnu pēcnācēju fizisko stāvokli, 15. dienā pēc mazuļu izšķilšanās mēs nosvērām tos ar "Pesola" atsperu svāriņiem (precizitāte līdz 0,1 g) un noteicām putnu stulma garumu ar mehānisko bīdmēru (precizitāte līdz 0,1 mm). Pētījumā izmantoto putnu būrišu izmērs no iekšpuses bija $0,13 \times 0,13 \times 0,25$ m un skrejas diametrs bija 0,036 m.

2.4. Ligzdojošo putnu barības resursi (I)

Promocijas darba pirmajā pētījumā mēs novērtējām putniem pieejamo barības resursu apjomu pētījuma meža nogabalos, izmantojot kukaiņu kāpuru fekāliju savākšanas metodi (angļu val. *frassfall method*) (Rytkönen & Krams 2003). Kukaiņu kāpuru fekālijas tika ievāktas izmantojot plastmasas piltuves (diametrs 35 cm), ar katrai piltuvei piestiprinātu kafijas papīra filtru (izmērs 1 x 4). Filtrs ļauj lietus ūdenim izplūst cauri, bet zālēdāju kāpuru fekālijas tiek aizturētas filtrā. Katrā pētījuma meža nogabalā mēs izmantojam trīs piltuves ($n=33$). Piltuves tika piestiprinātās pie nejauši izvēlētu priežu stumbriem un attālums starp piltuvēm bija aptuveni 60 m. Tiklīdz

pirmie putnu mazuļi sasniedza septiņu dienu vecumu, piltuves tika izvietotas mežā uz 4 dienām. Pēc tam filtri ar to saturu tika savākti no meža, nogādāti laboratorijā un uzglabāti saldētavā līdz turpmākai analīzei. Fekāliju daudzums tika noteikts katrā filtrā saskaitot fekāliju daļiņas, un fekāliju vidējais diametrs tika noteikts ar okulāra mikrometru, izmērot nejauši atlasītas fekāliju daļiņas katrā filtrā. Mēs aprēķinājām kukaiņu kāpuru biomasu pēc fekāliju sausās masas, izmantojot alometrisko sakarību starp fekāliju diametru un fekāliju sauso masu (Rytkönen & Orell 2001), un Tinbergen un Dietz vienādojumu (1994). Ņemot vērā to, ka mēs nenoteicām kāpuru fekālijas konkrētām kukaiņu sugām – rudens kodēm (*Epirrita autumnata* Borkhausen, 1794) un priežu audžu tīklapsenēm (Zandt 1994), šis pētījums ļāva novērtēt kopējo putnu barības bāzi visos pētījuma meža nogabalos.

2.5. Koku vainagi priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās ietekmētajās un neskartajās mežaudzēs (I)

Promocijas darba pirmajā pētījumā mēs noteicām kā meža nogabalu stāvoklis ietekmē ligzdojošo lielo zīlīšu vairošanās parametrus. Mēs apzīmējām veselus (<25 % defoliācija), bojātus (25-75 % defoliācija) un bojā gājušus kokus (<25 % atlikusī skujošne) (Brūmelis *et al.* 2020). Mērījumi tika veikti šādiem koku stāvokļa parametriem: (1) kopējais priežu skujošnes segums (%), (2) relatīvais skaits (%) bojā gājušo un bojā ejošo koku ar 75-100 % skujošnes zudumu priežu audžu tīklapsenes nodarīto bojājumu dēļ un (3) kopējais koku vainaga apjoms ($m^3 ha^{-1}$). Bojā gājušo koku relatīvais skaits (%) atspoguļo kaitēkļu nodarīto postījumu pakāpi. Koku vainagu augstā defoliācijas pakāpe galu galā izraisīja koku bojāeju. Kopējais koku vainagu apjoms noteiktā meža teritorijā ir svarīgs, jo tas atspoguļo kopējo substrāta daudzumu, kuru kukaiņēdāji putni var izmantot, meklējot barību.

Visu koku stumbriem 1,3 m augstumā tika noteikts to diametrs krūšu augstumā (DBH; angļu val. *diameter at breast height*) katrā pētījuma parauglaukumā. Turklāt, katrā parauglaukumā tika veikti papildus koku vainaga parametru mērījumi (augstums līdz dzīvā koka vainaga virsotnei un pamatnei, un koka vainaga platums divos perpendikulāros virzienos) 2 - 4 kokiem ar dažādu bojājumu lielumu un pakāpi. Augstuma noteikšanai līdz dzīvā koka vainaga virsotnei un pamatnei (zemākais dzīvais vainaga zars) tika izmantots Haglof VL5 augstummērs. GRS blīvummērs tika izmantots, lai precīzi noteiktu koku vainagu malas vainagu platuma mērījumiem. Koku vainagu mērījumi tika veikti 76 veselām un 16 bojātām (vairāk nekā 25 % defoliācija) priedēm. Koka vainaga apjoms tika noteikts kā elipsoīds saskaņā ar praktiskām rekomendācijām priežu vainagu apjoma noteikšanai (Rautiainen *et al.* 2008).

Alometriskā sakarība starp stumbra diametru un vainaga apjomu tiem kokiem, kuriem tika veikti vainaga parametru mērījumi, bija izmantota, lai noteiktu visu meža parauglaukumu koku vainagu apjomu ar eksponenciālās regresijas modeli, atsevišķi veseliem kokiem [apjoms = $10,529588 * \text{EXP}(0,068715 * \text{DBH})$] un bojātiem kokiem [apjoms = $3,85498 * \text{EXP}(0,09189 * \text{DBH})$]. Pētījuma gaitā tika konstatēts, ka eksponenciālais modelis vislabāk izskaidro saistību starp DBH un koku vainaga apjomu ($R^2 = 0,525$ un $R^2 = 0,605$; attiecīgi veseliem un bojātiem kokiem), salīdzinājumā ar lineāro modeli. Aprēķinos tika iekļauti dati par 82 priedēm, kurām tika veikti mērījumi pētījuma teritorijā (Brūmelis *et al.* 2020). Pēc tam tika aprēķināts kopējais koku vainagu apjoms uz 1 ha katrā mežaudzē.

2.6. Putnu būrišu izvietojums pētījumam par putnu asins parazītu izplatības saistību ar attālumu līdz meža ūdenstilpēm vairošanās sezonas laikā (II)

Promocijas darba otrajā pētījumā putnu būriši priekš melnajiem mušķērājiem tika uzstādīti uz priežu stumbriem 1,5 m augstumā. Mežā izvietoto putnu būrišu skrejas tika turētas ciet līdz aprīļa beigām, kad ieradās pirmie migrējošie melnie mušķērāji. Tādējādi, tika novērsta iespēja, ka būrišus aizņem lielās zīlītes, kas konkurē ar mušķērājiem par ligzdvietām. Būriši tika izvietoti rindās, 95 – 105 m attālumā viens no otra. Kopumā tika izveidotas septiņas rindas ar 10 putnu būrišiem katrā no tām. Pētījuma gaitā mušķērāji neiemitinājās visos izvietotajos būrišos. Caurmērā katrā rindā putni apdzīvoja astoņus būrišus un 50 mākslīgās ligzdvieta kopumā. Katras rindas pirmais būritis atradās 20 – 30 m attālumā no meža ezera vai strauta jauktajā priežu/egļu/bērzu mežā ar biezu krūmu stāvu jeb pamežu. Rindas tālākais putnu būritis tika izlikts aptuveni 1 km attālumā no tuvākās ūdenstilpes priežu mežā ar retu pamežu. Būriši tika regulāri apsekoti, lai novērtētu galvenos putnu vairošanās parametrus, tādus kā perējuma lielums (olu skaits), putnu mazuļu skaits ligzdā un no ligzdām izvesto pēcnācēju skaits, kas atspoguļoja mušķērāju vairošanās sekmes. Meža caunas (*Martes martes* Linnaeus, 1758) vai citi plēsēji neizpostīja nevienu ligzdu, ka arī nevienu ligzda nebija pamesta pētījuma aktivitāšu dēļ. Visi pētījuma ligzdojošie melnie mušķērāji bija jaunie putni (pirmā dzīves gada putni), izņemot divus putnus (otrā dzīves gada vai vecāki putni), tāpēc mušķērāju vecums neietekmēja pētījuma rezultātus. Melno mušķērāju vecums tika noteikts, balstoties uz spārnu kontūrpalvu jeb segspalvu formu un nodiluma pakāpi (Ojanen 1987; Lundberg & Alatalo 1992).

2.7. Asins parazitū sastopamības izpēte jaukto sugu zīlīšu bariņos atkarībā no attāluma līdz meža ūdenstilpēm ārpus vairošanās sezonas (III)

Promocijas darba trešajā pētījumā dati tika iegūti no 20 jaukto sugu putnu bariņiem, kas sastāvēja no 4 – 5 cekulzīlītēm (vidējais īpatņu skaits 4.30 ± 0.44 , vidējais \pm standartnovirze (SD); kopā 86 īpatņi) un 4 – 6 pelēkajām zīlītēm (vidējais īpatņu skaits 4.10 ± 0.49 , vidējais \pm SD; kopā 82 īpatņi) katrā bariņā. Putni tika noķerti ar putnu ķeramajiem tīkliem, kas bija izvietoti pie pagaidu barotavām, piepildītām ar saulespuķu sēklām. Visu putnu bariņu īpatņi tika noķerti septembrī un apgredzenoti ar individuāli numurētiem alumīnija gredzeniem un krāsainiem plastmasas gredzeniem. Noķertajām pelēkajām zīlītēm un cekulzīlītēm tika noteikts dzimums un vecums (pieaugušais vai jaunais putns), izmantojot putnu morfoloģiskās pazīmes. Vecuma noteikšanai cekulzīlītēm un pelēkajām zīlītēm tika izmantota astes spalvu forma un nodiluma pakāpe (Laaksonen & Lehikoinen 1976), kā arī acu varavīksnenes krāsa cekulzīlītēm (Bardin 1979; Lens & Dhondt 1992). Putnu dzimums tika noteikts pēc spārna un stulma garuma dzimuma dimorfisma (Koivula & Orell 1988). Katrs jaukto sugu bariņš tika novērots 18 – 24 h garumā, 5 – 6 dienu laikā ar Magellan GPS uztvērēju (MiTAC Digital Corporation, Santaklāra, Kalifornija, ASV), lai noteiktu bariņu teritoriju robežas. Novērotājs ik pēc 5 minūtēm reģistrēja bariņa atrašanās vietas koordinātas, sekojot pieaugušo pelēko zīlīšu un cekulzīlīšu pārvietošanai. Mēs noteicām attālumu starp katra bariņa teritoriju un tuvāko ūdenstilpi kā attālumu no purva malas (visus ezerus pētījuma teritorijā ieskāva purvi), straute vai upes krasta līdz tuvākajai bariņa teritorijas daļai, kur bija novērota bariņa putnu klātbūtne. Šie attālumi tika mērīti digitālajā kartē.

2.8. Putnu izdzīvošana ziemā atkarībā no inficētības (III)

Promocijas darba trešajā pētījumā februāra sākumā mēs noteicām putnu izdzīvošanu ziemā. Putni, kas pazuda no saviem bariņiem, bet bija atkārtoti novēroti kā blakus esošo bariņu locekļi vai kā ligzdotāji pavasarī, tika iekļauti analizē kā izdzīvojušie. Mēs novērtējām plēsonības pakāpi pēc apodziņa nomedīto pelēko zīlīšu un cekulzīlīšu skaita, kas tika atrastas apodziņa barības slēptuvēs, pārbaudot putnu būrīšus no oktobra līdz janvārim. Mēs pieņemām, ka tie putni, kas netika noķerti atkārtoti, bija gājuši bojā.

2.9. Putnu asins parazitū noteikšana un identifikācija (II, III)

Promocijas darba otrajā un trešajā pētījumā pēc putnu apgredzenošanas un morfoloģisko mērījumu veikšanas tika iegūti putnu asins paraugi (150 µl) no putna kājas tarsālās vēnas. Asins parazitū un balto asins šūnu jeb leikocītu noteikšanai no tarsālās vēnas tika paņemts asins piliens un uz mikroskopa priekšmetstikla uzvilka asins uztriepe, kas tika izžāvēta, fiksēta metanolā (CH₃OH), parakstīta uz priekšmetstikla rakstāmlaukuma un laboratorijā nokrāsota pēc Raita – Gimzas krāsošanas metodes (Bennett 1970; Valkiūnas 2004). No katra noķertā putna tika ņemta asins 2 - 3 sausajām asins uztriepēm. Uztriepes tika analizētas ar gaismas mikroskopu, imersijas eļļā, 1000× palielinājumā *Haemoproteus* un *Plasmodium* noteikšanai, un 500× palielinājumā *Leucocytozoon*, *Trypanosoma* un *Microfilaria* asins parazitū ģinšu noteikšanai. Asins parazitū tika uzskaitīti asins uztriepes zonā, kur šūnas veido vienmērīgu monoslāni. Parazitū uzskaitē tika veikta 100 mikroskopa redzes laukos priekš *Leucocytozoon* noteikšanas un kā minimums 250 mikroskopa redzes laukos *Haemoproteus* un *Plasmodium* ģints noteikšanai. Ja sausajā asins uztriepē tika konstatēta vismaz viena asins parazitū ģints, tika uzskatīts, ka putns, kuram ņemts asins paraugs, ir inficēts. Infekcijas intensitāte tika noteikta pēc parazitū gametocītu skaita uz 10,000 eritrocītiem (Valkiūnas 2004).

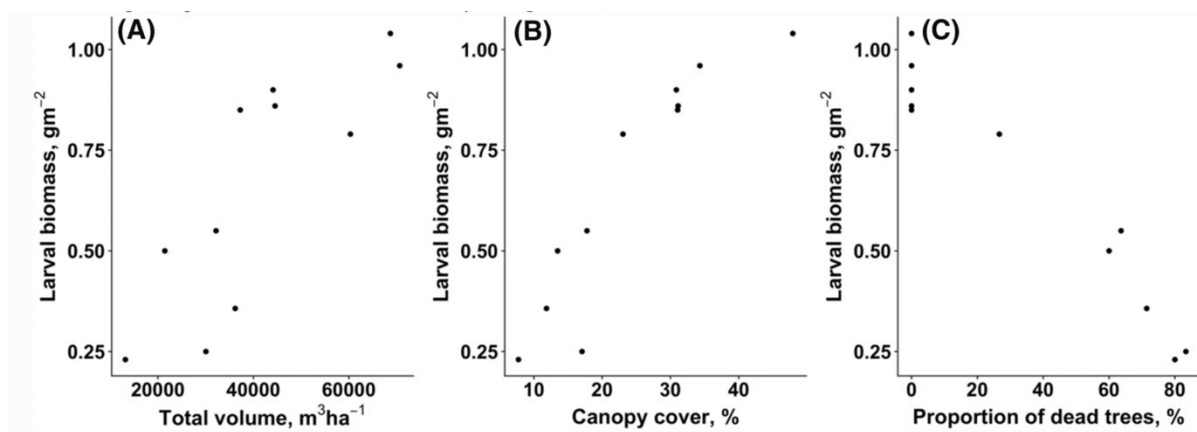
2.10. Asins parazitū vektoru skaita noteikšana ligzdojošo melno mušķērāju būrīšos (II)

Promocijas darba otrajā pētījumā, lai noteiktu saistību starp asinssūcēju kukaiņu skaitu putnu būrīšos un attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm, mēs piestiprinājām kukaiņu lipīgās lamatas (līmlapiņas) jeb līmslazdus pie būrīšu griestiem. Pētījumā bija 3 - 6 putnu būrīši, kurus apdzīvoja melnie mušķērāji un kas atradās 100, 250, 400, 550, 700, 850 un 1000 m attālumā līdz tuvākajai ūdenstilpei. Kvadrātveida līmslazdi (14 × 14 cm) bija izgatavoti no bieza papīra un pārklāti ar netoksiskiem, un nesacietējošiem epoksīda sveķiem (Krams *et al.* 2013). Līmslazdi tika piestiprināti pie būrīšu griestiem ar kniepatatām. Lai novērstu pieaugušo mušķērāju pielipšanu pie epoksīda sveķu lipīgās virsmas, mēs piestiprinājām stieplu sietu (acs izmērs 1 × 1 cm) 1 cm attālumā virs katra līmslazda, kas neierobežoja kukaiņu kustību. Pētījuma gaitā līmslazdi būrīšos tika mainīti katru dienu un slazdos notvertie asinssūcēji kukaiņi tika noteikti un uzskaitīti. Mēs arī aprēķinājām noķerto kukaiņu relatīvo daudzumu dienas laikā.

3. REZULTĀTI

3.1. Kukaiņu kāpuru biomasu priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās ietekmētajās un neskartajās mežaudzēs (I)

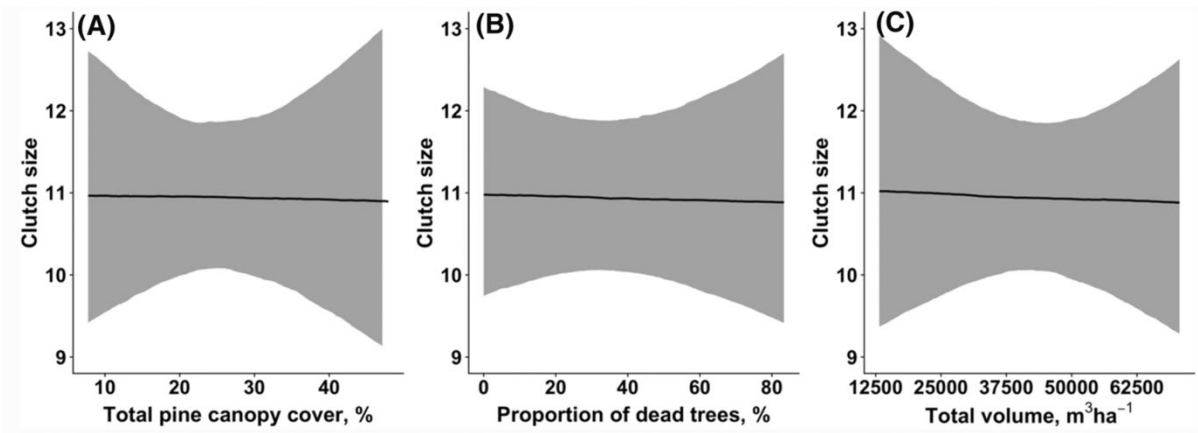
Promocijas darba pirmajā pētījumā mēs konstatējām būtisku negatīvu saistību starp koku vainagos mītošo kukaiņu kāpuru kopējo biomasu un priežu audžu tīklapsenes nodarīto kaitējumu lielo zīlīšu ligzdošanās periodā. Kukaiņu kāpuru biomasu koku vainagos bija lielāka tīklapsēņu neskartajās mežaudzēs nekā kaitēkļu ietekmētajās meža teritorijās: kāpuru biomasu bija lielākā meža nogabalos ar lielāku priežu vainagu apjomu ($r_s = 0.882$, $P = 0.001$; 1.A attēls), kāpuru biomasu pieauga mežaudzēs ar lielāku koku skujotnes segumu ($r_s = 0.945$, $P < 0.001$; 1.B attēls) un kāpuru biomasu samazinājās meža teritorijās ar lielāku bojā gājušo koku skaitu ($r_s = -0.934$, $P < 0.001$; 1.C attēls).



1. attēls. Saistība starp kukaiņu kāpuru biomasu un (A) kopējo koku vainaga apjomu, (B) kopējo koku skujotnes segumu un (C) bojā gājušo koku īpatsvaru.

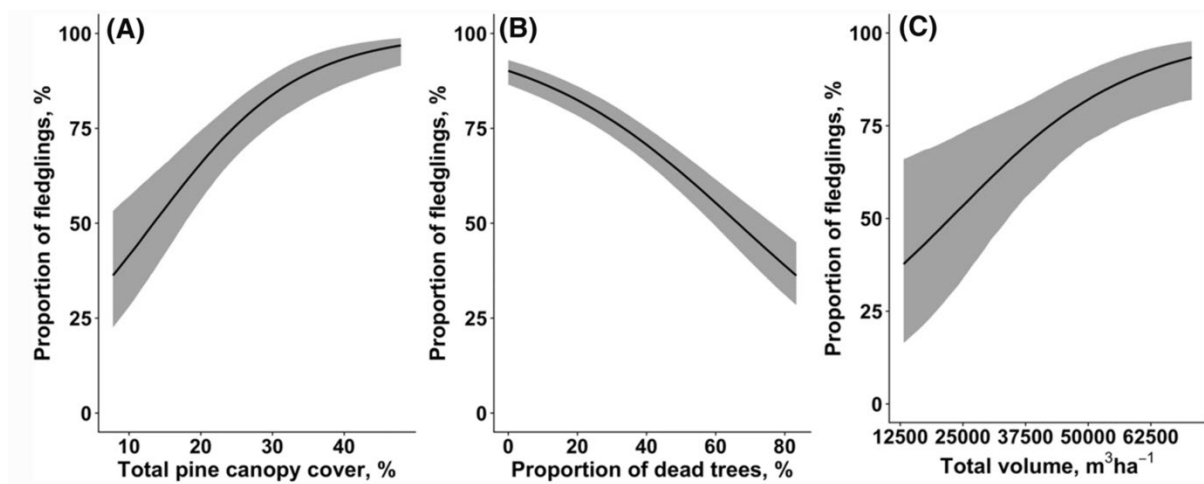
3.2. Putnu pielāgotības parametri: olu skaits, perējumu skaits, no ligzdas izvesto pēcnācēju skaits, mazuļu izmērs un ķermeņa masa (I)

Promocijas darba pirmajā pētījumā putnu olu skaits nebija atkarīgs no kopējā priežu skujotnes seguma (slīpuma novērtējums: -0.000, 95 % ticamības intervāls: (-0.007, 0.007), $P = 1.00$, 2.A attēls), bojā gājušo koku proporcijas (novērtējums: -0.000, ticamības intervāls: (-0.002, 0.002), $P = 0.984$, 2.B attēls) un no kopējā koku vainagu apjoma (novērtējums: -0.004, ticamības intervāls: (-0.087, 0.078), $P = 0.992$, 2.C attēls). Lielajām zīlītēm, kuras ligzdoja priežu audžu tīklapsenes skartajās mežaudzēs, netika konstatēts otrais perējums, kamēr 58.6% putnu ($n = 17$) bija novērots otrais perējums kaitēkļu neskartajos meža nogabalos.



2. attēls. Saistība starp lielo zīlīšu olu skaitu un (A) kopējo priežu skujotnes segumu, (B) bojā gājušo koku īpatsvaru un (C) kopējo koku vainagu apjomu. Nepārtrauktās līnijas apzīmē modeļa novērtētās tendenču līnijas un pelēkās zonas atspoguļo 95 % ticamības intervālus.

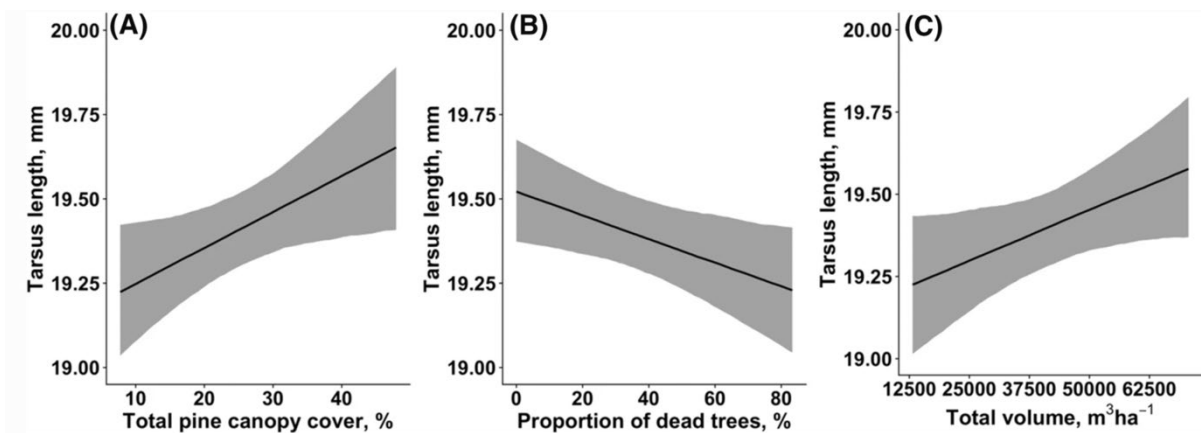
Līdzdas pametušo putnu mazuļu skaits pieauga līdz ar kopējo priežu skujotnes segumu (novērtējums: 0.099, ticamības intervāls: (0.062, 0.135), $P < 0.001$, 3.A attēls), samazinājās līdz ar bojā gājušo koku skaitu (novērtējums: -0.033, ticamības intervāls: (-0.040, -0.027), $P < 0.001$, 3.B attēls) un palielinājās līdz ar kopējo koku vainagu apjomu (novērtējums: 0.973, ticamības intervāls: (0.371, 1.565), $P = 0.016$, 3.C attēls).



3. attēls. Saistība starp izvesto mazuļu skaitu un (A) kopējo priežu skujotnes segumu, (B) bojā gājušo koku īpatsvaru un (C) kopējo koku vainagu apjomu.

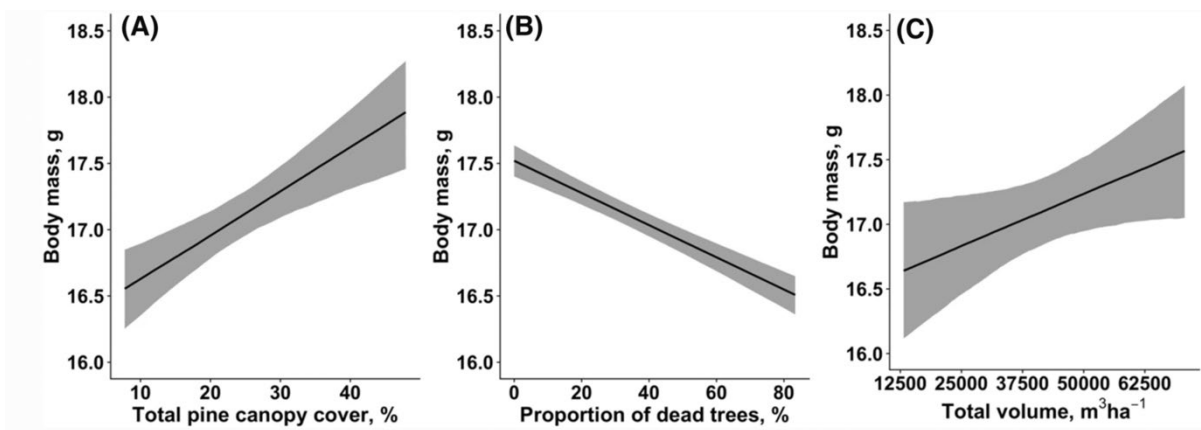
Priežu audžu tīklapsenes masveida savairošanās negatīvi ietekmēja no līdzdas izvesto putnu mazuļu fiziskos parametrus. Putnu mazuļu stulma garums palielinājās līdz ar kopējo priežu skujotnes segumu (novērtējums: 0.011, ticamības intervāls: (0.001, 0.020), $P = 0.071$, 4.A attēls), samazinājās līdz ar bojā gājušo koku skaita pieaugumu (novērtējums: -0.004, ticamības

intervāls: (-0.007, -0.001), $P = 0.061$, 4.B attēls) un palielinājās līdz ar kopējo koku vainagu apjomu (novērtējums: 0.110, ticamības intervāls: (0.000, 0.222), $P = 0.128$, 4.C attēls).



4. attēls. Saistība starp putnu mazuļu stulma garumu un (A) kopējo priežu skujotnes segumu, (B) bojā gājušo koku īpatsvaru un (C) kopējo koku vainagu apjomu.

Izvesto putnu mazuļu ķermeņa masa palielinājās līdz ar kopējo priežu skujotnes segumu (novērtējums: 0.033, ticamības intervāls: (0.017, 0.048), $P < 0.001$, 5.A attēls), samazinājās līdz ar bojā gājušo koku skaita pieaugumu (novērtējums: -0.012, ticamības intervāls: (-0.014, -0.010), $P < 0.001$, 5.B attēls) un pieauga līdz ar kopējo koku vainagu apjomu (novērtējums: 0.289, ticamības intervāls: (0.006, 0.567), $P = 0.084$, 5.C attēls).

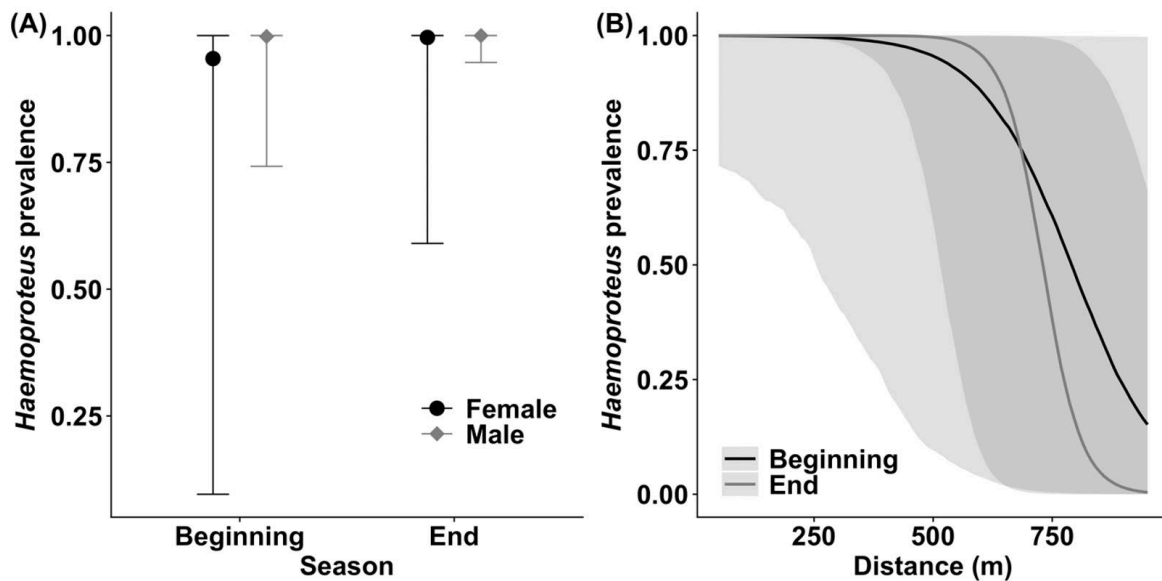


5. attēls. Saistība starp no ligzdas izvesto putnu mazuļu ķermeņa masu un (A) kopējo priežu skujotnes segumu, (B) bojā gājušo koku īpatsvaru un (C) kopējo koku vainagu apjomu.

3.3. Ligzdojošo melno mušķērāju asins parazitū sastopamība (prevalence, infekcijas intensitāte) atkarībā no attāluma līdz meža ūdenstilpēm (II)

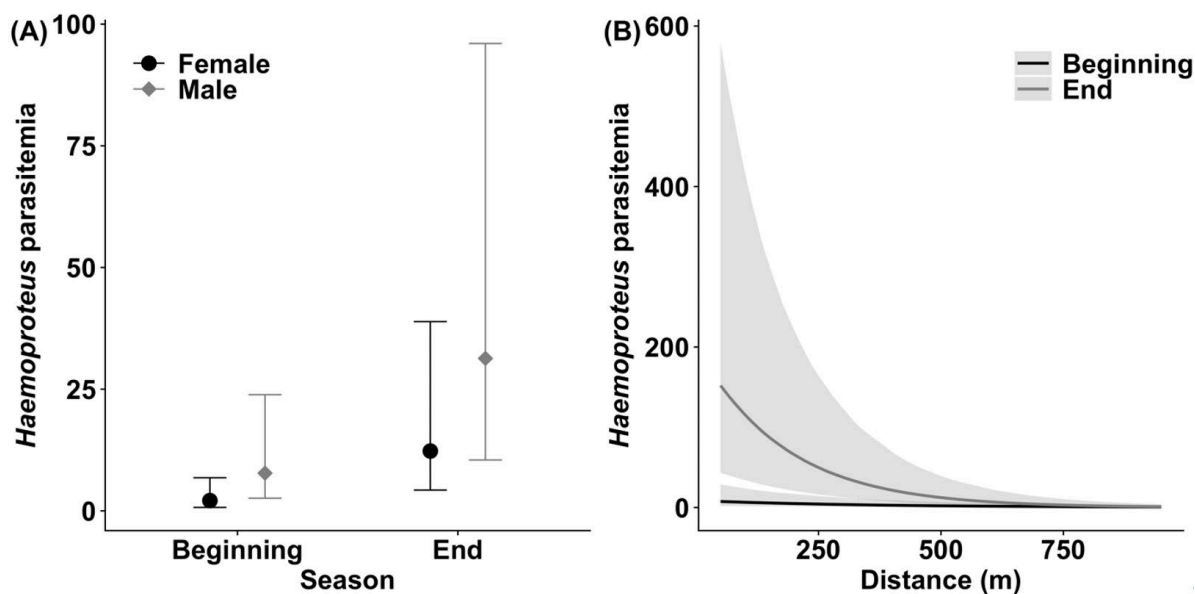
Haemoproteus

Promocijas darba otrajā pētījumā netika konstatētas būtiskas atšķirības *Haemoproteus* asins parazitū ģints prevalencē starp putnu dzimumiem un katra dzimuma ietvaros vairošanās sezonas sākumā, vairošanās sezonas beigās un visas vairošanās sezonas laikā (6.A attēls). Būtiskas atšķirības *Haemoproteus* ģints prevalencē tika konstatētas tikai starp putnu mātītēm vairošanās sezonas sākumā un tēviņiem vairošanās sezonas beigās (starpības novērtējums: -5.55, ticamības intervāls: (-11.71, -0.03); 6.A attēls), kas norāda uz *Haemoproteus* prevalences pieaugumu tēviņiem vairošanās sezonas gaitā. Svarīgi piebilst, ka vairošanās sezonas beigās *Haemoproteus* prevalence putniem būtiski samazinājās, pieaugot attālumam līdz tuvākajai ūdenstilpei (slīpuma atšķirības novērtējums: -4.44, ticamības intervāls: (-9.34, -1.10); 6.B attēls). Attālumam līdz tuvākajai ūdenstilpei nebija būtiskas ietekmes uz putnu *Haemoproteus* prevalenci vairošanās sezonas sākumā (novērtējums: -3.23, ticamības intervāls: (-7.59, 0.15); 6.B attēls). Attāluma un putnu dzimuma mijiedarbībai nebija būtiskas ietekmes uz *Haemoproteus* prevalenci (novērtējums: 3.33, ticamības intervāls: (-1.35, 8.45)).



6. attēls. (A) *Haemoproteus* asins parazītu ģints prevalence melno mušķērāju mātītēm un tēviņiem vairošanās sezonas sākumā un beigās. Kļūdu joslas atspoguļo 95 % ticamības intervālus. (B) Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Haemoproteus* prevalenci vairošanās sezonas sākumā un beigās. Nepārtrauktās līnijas apzīmē modeļa novērtētās tendenču līnijas un pelēkās zonas atspoguļo 95 % ticamības intervālus.

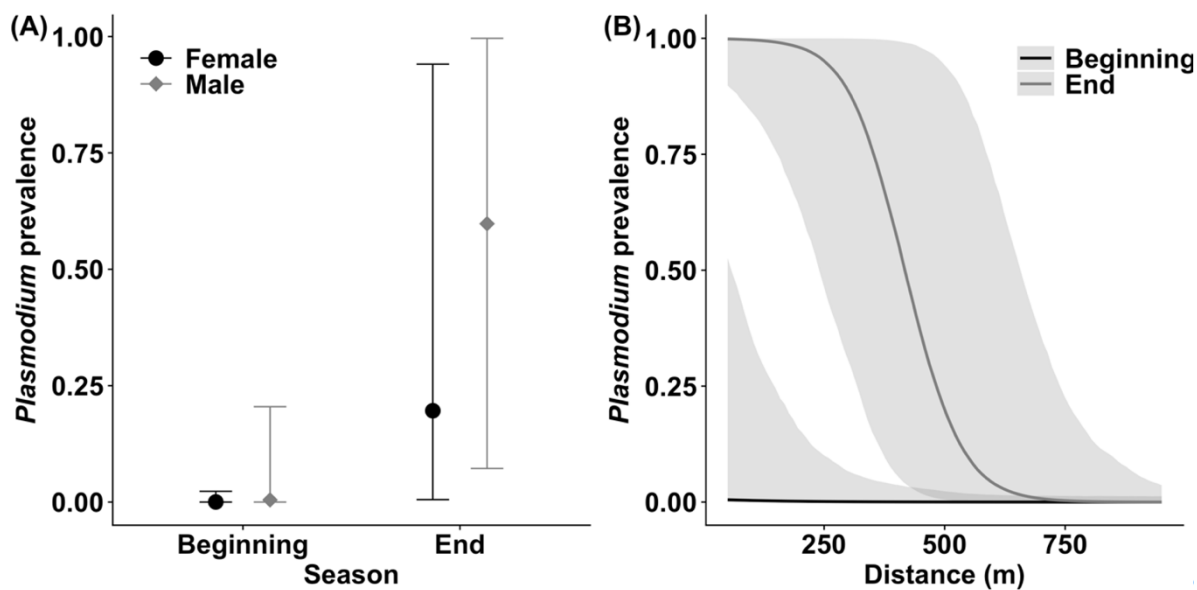
Haemoproteus asins parazītu ģints infekcijas intensitāte neatšķīrās starp putnu dzimumiem (novērtējums: 0.53, ticamības intervāls: (-0.16, 1.25), 7.A attēls). *Haemoproteus* infekcijas intensitāte būtiski palielinājās abiem putnu dzimumiem vairošanās sezonas gaitā (novērtējums no -2.686 līdz -0.918; 7.A attēls). Attālumam līdz tuvākajai ūdenstilpei bija būtiska negatīva ietekme uz *Haemoproteus* infekcijas intensitāti; infekcijas intensitāte atšķīrās dažādos gadalaikos, būdama vairāk atkarīga no attāluma vairošanās sezonas beigās (novērtējums: -0.80, ticamības intervāls: (-0.90, -0.69); 7.B attēls).



7. attēls. (A) *Haemoproteus* asins parazītu ģints infekcijas intensitāte melno mušķērāju mātītēm un tēviņiem vairošanās sezonas sākumā un beigās. Kļūdu joslas atspoguļo 95 % ticamības intervālus. (B) Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Haemoproteus* infekcijas intensitāti vairošanās sezonas sākumā un beigās. Nepārtrauktās līnijas apzīmē modeļa novērtētās tendenču līnijas un pelēkās zonas atspoguļo 95 % ticamības intervālus.

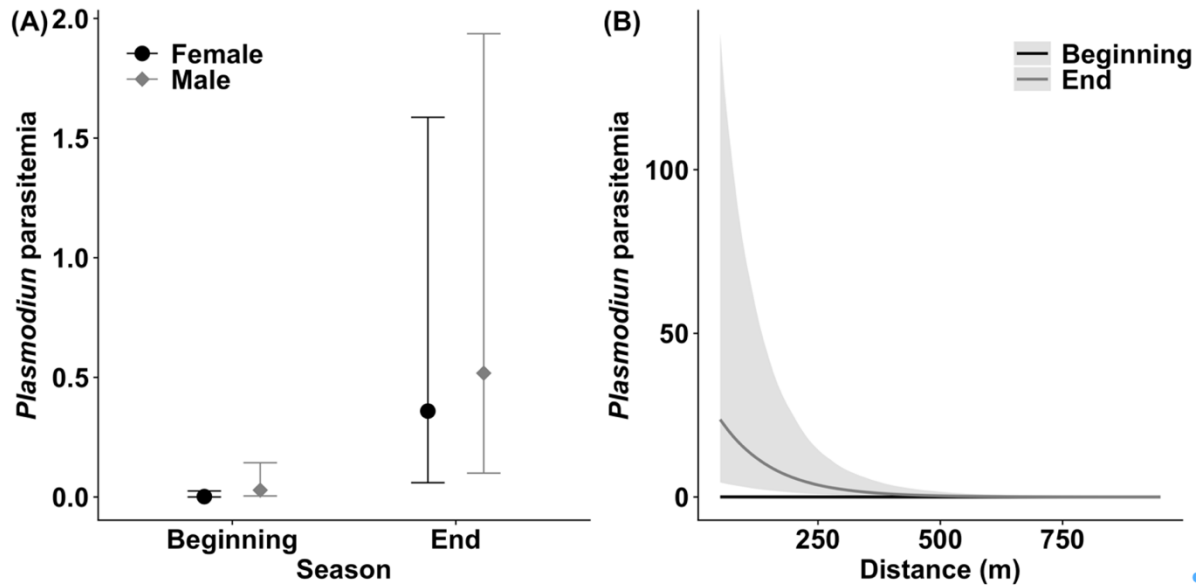
Plasmodium

Plasmodium asins parazītu ģints prevalence būtiski palielinājās vairošanās sezonas gaitā melno mušķērāju mātītēm (novērtējums: -7.22, ticamības intervāls: (-12.38, -2.94); 8.A attēls) un tēviņiem (novērtējums: -5.96, ticamības intervāls: (-13.08, -1.61); 8.A attēls). Attālumam līdz tuvākajai ūdenstilpei bija būtiska ietekme (novērtējums: -3.37, ticamības intervāls: (-7.29, -0.49)) uz *Plasmodium* prevalenci vairošanās sezonas beigās (8.B attēls). Mijiedarbībai starp attālumu un putnu dzimumu nebija būtiskas ietekmes uz *Plasmodium* prevalenci (novērtējums: 1.14, ticamības intervāls: (-2.31, 4.76)).



8. attēls. (A) *Plasmodium* asins parazītu ģints prevalence melno mušķērāju mātītēm un tēviņiem vairošanās sezonas sākumā un beigās. Kļūdu joslas atspoguļo 95 % ticamības intervālus. (B) Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Plasmodium* prevalenci vairošanās sezonas sākumā un beigās. Nepārtrauktās līnijas apzīmē modeļa novērtētās tendenču līnijas un pelēkās zonas atspoguļo 95 % ticamības intervālus.

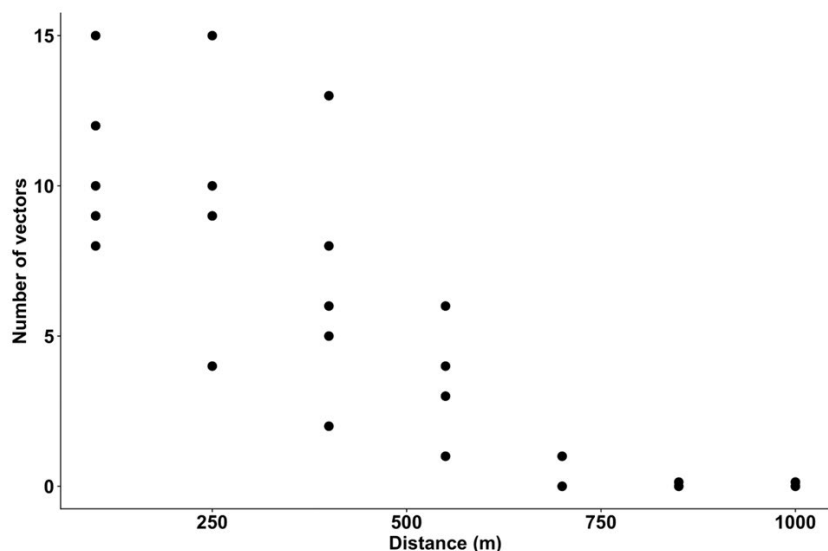
Plasmodium asins parazītu ģints infekcijas intensitāte būtiski pieauga abiem putnu dzimumiem vairošanās sezonas gaitā (novērtējums: -2.85, ticamības intervāls: (-4.14, -1.72); 9.A attēls). *Plasmodium* infekcijas intensitāte nebija saistīta ar attālumu līdz tuvākajai ūdenstilpei (novērtējums: 1.51, ticamības intervāls: (-3.27, 0.07); 9.B attēls), kā arī ar attāluma un gadalaika mijiedarbību (novērtējums: -1.20, ticamības intervāls: (-2.50, 0.12)), un putnu dzimumu (novērtējums: 0.85, ticamības intervāls: (-0.48, 2.33)).



9. attēls. (A) *Plasmodium* asins parazītu ģints infekcijas intensitāte melno mušķērāju mātītēm un tēviņiem vairošanās sezonas sākumā un beigās. Kļūdu joslas atspoguļo 95 % ticamības intervālus. (B) Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Plasmodium* infekcijas intensitāti vairošanās sezonas sākumā un beigās. Nepārtrauktās līnijas apzīmē modeļa novērtētās tendenču līnijas un pelēkās zonas atspoguļo 95 % ticamības intervālus.

3.4. Asins parazītu vektoru daudzums (II)

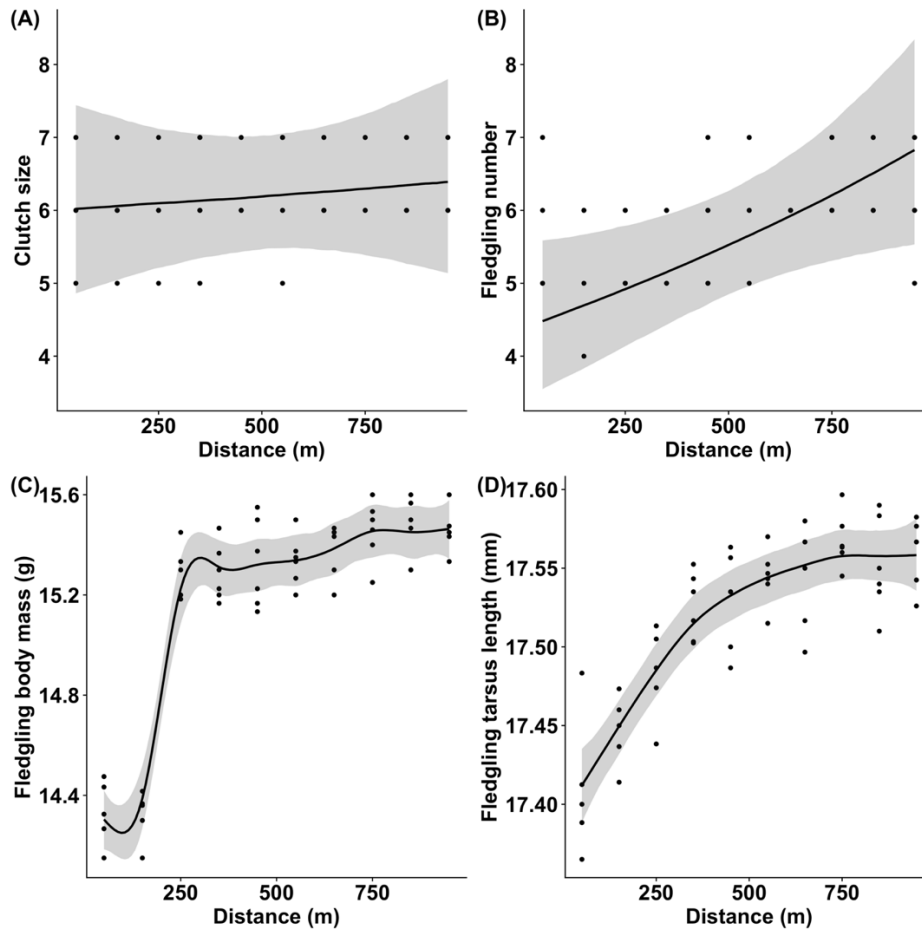
Promocijas darba otrajā pētījumā septiņu dienu laikā mēs noķērām 1130 asinsūcējus kukaiņus (524 miģeles, 575 odus un 31 knisli), kas bija notverti 32 putnu būrīšos, kurus apdzīvoja melnie mušķērāji. Mēs konstatējam būtisku negatīvu saistību starp asins parazītu vektoru skaitu un attālumu līdz tuvākajai ūdenstilpei (Spīrmēna $r = -0.886$, $n = 32$, $P < 0.0001$, 10. attēls).



10. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajai meža ūdenstilpei un asins parazītu vektoru skaitu, kas noķerti melno mušķērāju būrīšos.

3.5. Melno mušķērāju pielāgotības parametri (II)

Promocijas darba otrajā pētījumā attālums līdz tuvākajai ūdenstilpei neietekmēja olu skaitu melno mušķērāju ligzdās (novērtējums: 0.02, ticamības intervāls: (-0.09, 0.12), 11.A attēls), taču attālumam bija pozitīva ietekme uz izvesto putnu mazuļu skaitu (novērtējums: 0.13, ticamības intervāls: (0.02, 0.25), 11.B attēls). Attālumam līdz tuvākajai ūdenstilpei tika konstatēta nelineāra ietekme uz izvesto mazuļu ķermeņa masu (novērtējums: 7.21, ticamības intervāls: (3.76, 12.39), 11.C attēls) un stulma garumu (novērtējums: 0.22, ticamības intervāls: (0.07, 0.55), 11.D attēls), taču attālumam nebija būtiskas ietekmes uz putnu fizisko stāvokli, par ko liecina putnu ķermeņa masas regresijas analīzes atlikuma vērtības attiecībā pret putnu stulma garumu (novērtējums: 0.11, ticamības intervāls: (-0.43, 0.88)). Vairošanās sezonas sākumā attālums līdz tuvākajai ūdenstilpei neietekmēja pieaugušo melno mušķērāju ķermeņa masu (slīpuma novērtējums: 0.01, ticamības intervāls: (-0.04, 0.05)), taču vairošanās sezonas beigās attālumam bija pozitīva saistība ar pieaugušo putnu ķermeņa masu (slīpuma atšķirības novērtējums: 0.26 (0.21, 0.32)).



11. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajām meža ūdenstilpēm un melno mušķērāju (A) olu skaitu, (B) no ligzdas izvesto mazuļu skaitu, (C) putnu mazuļu ķermeņa masu un (D) putnu mazuļu stulma garumu. Nepārtrauktās līnijas apzīmē modeļa novērtētās tendenču līnijas un pelēkās zonas atspoguļo 95 % ticamības intervālus.

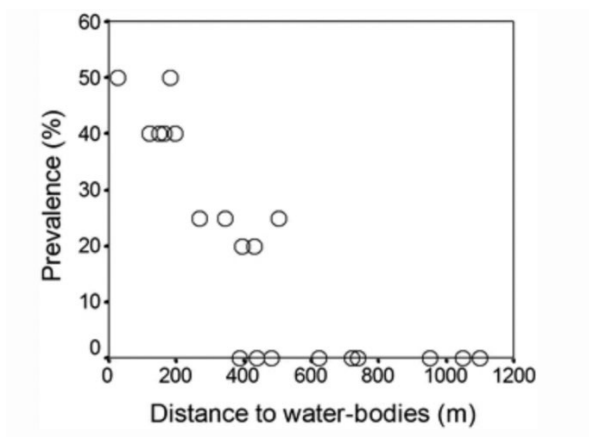
3.6. Asins parazītu prevalence un infekcijas intensitāte pelēkajām zīlītēm un cekulzīlītēm jaukto sugu putnu bariņos ārpus vairošanās sezonas (III)

Promocijas darba trešajā pētījumā cekulzīlītes bija inficētas tikai ar *Haemoproteus majoris* (Laveran, 1902) asins parazītu sugu, bet pelēkas zīlītes bija inficētas ar *Haemoproteus majoris* un *Plasmodium circumflexum* (Kikuth, 1931) sugām. Putniem netika konstatēta inficēšanās ar *Leucocytozoon*, *Trypanosoma* un *Microfilaria* asins parazītiem. Cekulzīlīšu infekcijas intensitāte ar *Haemoproteus* (1.57 ± 4.24 gametocīti/10,000 eritrocītiem) un pelēko zīlīšu infekcijas intensitāte ar *Haemoproteus* (1.19 ± 2.80 gametocīti/10,000 eritrocītiem), un *Plasmodium* (0.35 ± 0.72 gametocīti/10,000 eritrocītiem) tika novērtēta kā zema. Abām pētījuma putnu sugām *Haemoproteus* infekcijas intensitāte būtiski neatšķīrās (vienvirziena

dispersijas analīze, $F_{1,162} = 0.47$, $P = 0.50$). *Haemoproteus* infekcijas intensitāte cekulzīlītēm nebija saistīta ar attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm (vienvirziena dispersijas analīze, $F_{19,66} = 0.88$, $P = 0.61$). Arī pelēkajām zīlītēm *Haemoproteus* infekcijas intensitāte nebija saistīta ar attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm (vienvirziena dispersijas analīze, $F_{19,63} = 1.23$, $P = 0.27$), taču pelēko zīlīšu *Plasmodium* infekcijas intensitātei bija būtiska saistība ar attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm (vienvirziena dispersijas analīze, $F_{19,63} = 4.07$, $P < 0.0001$).

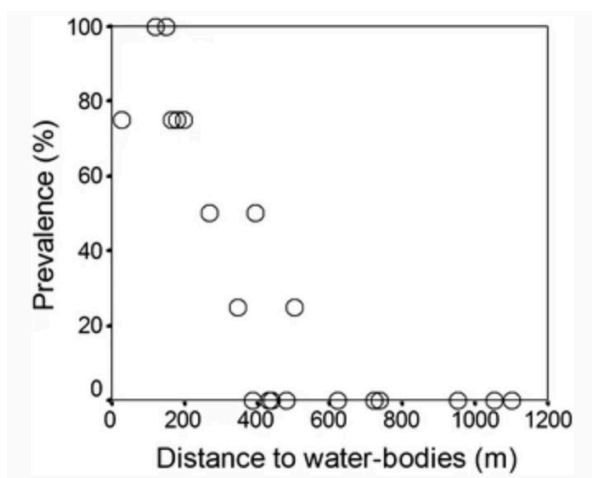
Haemoproteus asins parazītu infekcijas prevalence jaukto sugu putnu bariņos cekulzīlītēm svārstījās no 0 līdz 50 % (18.75 ± 19.25 %) un pelēkajām zīlītēm no 0 līdz 100 % (32.50 ± 38.41 %). *Haemoproteus* infekcijas prevalence būtiski atšķīrās starp cekulzīlītēm (15 inficēti putni un 71 neinficēts indivīds, prevalence 17.44 %) un pelēkajām zīlītēm (26 inficēti un 56 neinficēti putni, prevalence 31.71 %; Fišera precīzais tests, $P = 0.047$). Ar *Plasmodium* ģints asins parazītiem inficēto putnu proporcija pelēko zīlīšu bariņos svārstījās starp 0 un 100 % (23.75 ± 35.80 %). *Plasmodium* prevalence pelēkajām zīlītēm (19 inficēti un 63 neinficēti putni, prevalence 23.17 %) būtiski atšķīrās no cekulzīlīšu infekcijas prevalences (visi 86 putni neinficēti un 0 inficētu indivīdu, prevalence 0 %), jo cekulzīlītēm netika konstatēta *Plasmodium* asins parazītu infekcija (Fišera precīzais tests, $P = 0$). *Haemoproteus* un *Plasmodium* prevalence neatšķīrās starp pieaugušajām (13 inficēti un 27 neinficēti putni) un jaunajām pelēkajām zīlītēm (13 inficēti un 29 neinficēti putni; Fišera precīzais tests, $P = 1$). 15 pelēkajām zīlītēm tika konstatēta kombinēta *Haemoproteus* un *Plasmodium* infekcija.

Binārās loģistiskās regresijas analīze (Nagelkerke $R^2 = 0.272$, $P = 0.001$) atklāja, ka cekulzīlīšu *Haemoproteus* infekcijas prevalence pieaug ūdenstilpju tuvumā ($b = -0.005$, $P = 0.002$, 12. attēls). Cekulzīlīšu vecums ($b = 0.27$, $P = 0.62$), dzimums ($b = -0.48$, $P = 0.39$), stulma garums ($b = 0.07$, $P = 0.67$), spārna garums ($b = 0.052$, $P = 0.71$) un ķermeņa masa ($b = 0.09$, $P = 0.49$) neietekmēja *Haemoproteus* prevalenci.



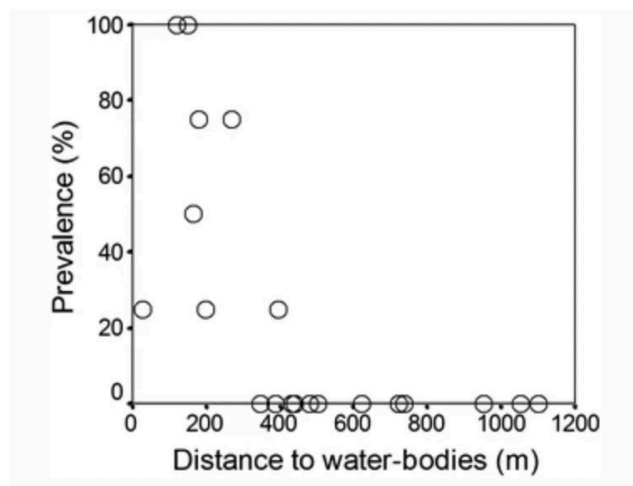
12. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Haemoproteus* asins parazitū ģints prevalenci cekulzīlītēm.

Binārās loģistiskās regresijas analīze (Nagelkerke $R^2 = 0.543$, $P < 0.001$) atklāja, ka pelēko zīlīšu *Haemoproteus* infekcijas prevalence ir apgriezti proporcionāli saistīta ar attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm ($b = -0.009$, $P < 0.0001$, 13. attēls). Putnu vecums ($b = 0.22$, $P = 0.64$), dzimums ($b = 0.30$, $P = 0.53$), stulma garums ($b = 0.01$, $P = 0.69$), spārna garums ($b = 0.093$, $P = 0.44$) un ķermeņa masa ($b = 0.50$, $P = 0.35$) neietekmēja inficētību ar asins parazitātiem.



13. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Haemoproteus* asins parazitū ģints prevalenci pelēkajām zīlītēm.

Plasmodium infekcijas prevalence pelēkajām zīlītēm pieaug meža ūdenstilpju tuvumā ($b = -0.01$, $P < 0.0001$, 14. attēls). Pelēko zīlīšu vecums ($b = 0.60$, $P = 0.26$), dzimums ($b = -0.44$, $P = 0.40$), stulma garums ($b = 0.02$, $P = 0.59$), spārna garums ($b = -0.044$, $P = 0.74$) un ķermeņa masa ($b = 0.10$, $P = 0.52$) neietekmēja putnu *Plasmodium* infekcijas prevalenci (Nagelkerke $R^2 = 0.589$, $P < 0.001$).

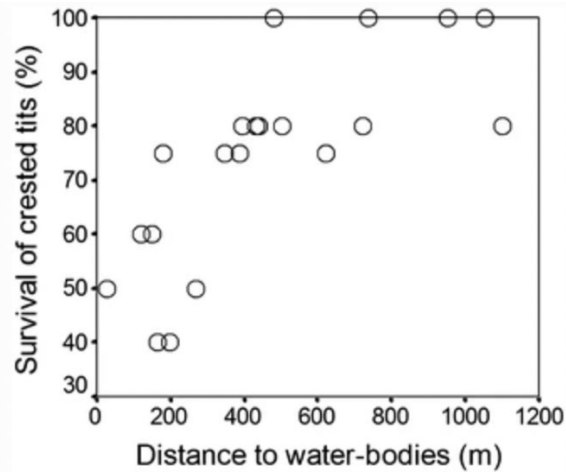


14. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un *Plasmodium* asins parazītu ģints prevalenci pelēkajām zīlītēm.

3.7. Ziemojošo cekulzīlīšu un pelēko zīlīšu izdzīvošana atkarībā no attāluma līdz tuvākajām ūdenstilpēm (III)

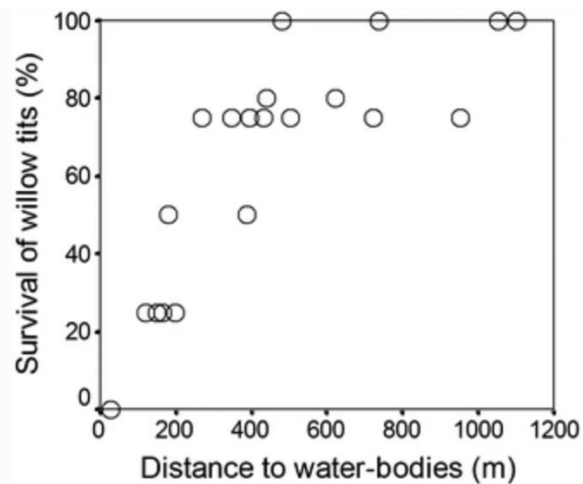
Promocijas darba trešajā pētījumā tika konstatēts, ka izdzīvoja 69 no 86 cekulzīlītēm (80.23 %) un 61 no 83 pelēkajām zīlītēm (73.49 %), kas nenorāda uz būtisku atšķirību starp izdzīvošanas rādītājiem pelēkajām zīlītēm (22 putni atrasti bojā gājuši vai pazuduši) un cekulzīlītēm (17 putni atrasti bojā gājuši vai pazuduši; Fišera precīzais tests, $P = 0.37$).

Cekulzīlīšu proporcija, kas izdzīvoja līdz nākamajai vairošanās sezonai jaukto sugu putnu bariņos, bija būtiski saistīta ar attāluma līdz ūdenstilpēm samazināšanos ($r = 0.74$, $n = 20$, $P < 0.0001$, 15. attēls). Mēs atklājam, ka pieaugušo cekulzīlīšu izdzīvošanas sekmes ($r = 0.62$, $n = 20$, $P = 0.004$) un jauno cekulzīlīšu izdzīvošanas rādītāji ($r = 0.75$, $n = 20$, $P < 0.0001$) pieauga ūdenstilpju tuvumā.



15. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un cekulzīlīšu izdzīvošanu ziemā.

Pelēkajām zīlītēm arī bija labākas izdzīvošanas sekmes, atrodoties lielākā attālumā no ezeriem un purviem ($r = 0.79$, $n = 20$, $P < 0.0001$, 16. attēls). Izdzīvošanas rādītāji pieauga gan pieaugušajām ($r = 0.58$, $n = 20$, $P = 0.008$), gan jaunajām pelēkajām zīlītēm ($r = 0.83$, $n = 20$, $P < 0.0001$) līdz ar attālumu no ūdenstilpēm.



16. attēls. Saistība starp attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm un pelēko zīlīšu izdzīvošanu ziemā.

3.8. Putnu izdzīvošanas saistība ar inficētību (III)

Promocijas darba trešajā pētījumā tika konstatēts, ka neinficētajām cekulzīlītēm bija būtiski labākas izdzīvošanas sekmes (69 putni izdzīvojuši un 2 pazuduši) nekā inficētajām cekulzīlītēm (2 putni izdzīvojuši un 13 pazuduši; Fišera precīzais tests, $P = 0.0001$). Arī neinficētajām pelēkajām zīlītēm bija būtiski labāki izdzīvošanas rādītāji (54 putni izdzīvojuši un 2 pazuduši) nekā inficētajām pelēkajām zīlītēm (6 putni izdzīvojuši un 20 pazuduši; Fišera precīzais tests, $P = 0.0001$).

3.9. Saikne starp putnu inficētību un apodziņa plēsonību (III)

Promocijas darba trešajā pētījumā mēs atradām kopā 30 cekulzīlīšu un pelēko zīlīšu īpatņus apodziņa barības slēptuvēs. 13 cekulzīlītes tika atrastas nomedītas un paslēptas putnu būrīšos un visi šie putni bija inficēti ar asins parazītiem (Fišera precīzais tests, $P = 0.044$). Apodziņa barības slēptuvēs tika atrastas arī 17 pelēkās zīlītes (16 inficēti putni un 1 neinficēts; Fišera precīzais tests, $P = 0.022$), kas norāda uz to, ka apodziņi galvenokārt nomedī inficētās pelēkās zīlītes un cekulzīlītes.

4. DISKUSIJA

4.1. Rezultātu kopsavilkums (I, II, III)

Promocijas darba pirmā pētījuma rezultāti parāda to, ka ekoloģiskie slazdi var rasties ne tikai antropogēnas darbības skartajā vidē, bet arī kaitēkļu kukaiņu ietekmētajos biotopos (I). Promocijas darba otrais un trešais pētījums norāda uz to, ka biotopi, kas atrodas netālu no teritorijām ar augstu slimību pārnēsātāju (vektoru) koncentrāciju, var radīt ekoloģisko slazdu apstākļus, jo vairošanās ūdenstilpju tuvumā var ietekmēt putnu fizisko stāvokli (II), izdzīvošanu ziemā (III), plēsonības spiedienu (III) un reproduktīvo pielāgotību (II).

4.2. Kaitēkļu kukaiņu masveida savairošanās un putnu būrīši kā cilvēka radītie ekoloģiskie slazdi dobumperētājiem putniem (I)

Promocijas darba pirmais pētījums parāda to, ka savvaļas organismu biotopu kvalitāte var pasliktināties un putnu dzīvotnes var pārvērsties zemas kvalitātes mežaudzēs vai pat ekoloģiskajos slazdos ne tikai antropogēnās darbības dēļ. Pētījumā tika parādīts, ka putnu būrīšu izvietošana kaitēkļu kukaiņu degradētajās mežaudzēs var radīt ekoloģiskos slazdus dobumperētājiem putniem. Lai gan putnu būrīšu izvietošana tiek uzskatīta par vienkāršu un tradicionālu metodi kukaiņēdāju putnu piesaistei kaitēkļu skartajos mežos (Jedlicka *et al.* 2011), ir jāņem vērā tas, ka kaitēkļu kukaiņu kāpuri patērē lapas (skujas) un būtiski samazina kopējo koku lapotni (skujotni) un pat izraisa koku bojāeju. Tā kā šīs darbības samazina ne tikai meža kaitēkļu, bet arī kopējo kukaiņu daudzumu, tas var būtiski ietekmēt kopējo kukaiņēdājiem putniem pieejamās barības daudzumu un pazemināt putnu reproduktīvo pielāgotību, kuru parasti nosaka kā no ligzdām izvesto putnu mazuļu skaitu. Tādejādi, putnu piesaistīšana kukaiņu masveida savairošanās skartajās mežaudzēs noved pie neadaptīviem iznākumiem.

Jāatzīmē, ka dobumu pieejamība ir viens no svarīgākajiem rādītājiem, pēc kuriem dobumperētāji putni izvēlas biotopus (Hildén 1965). Iespējams, ka dobumi kalpo kā superstimuls, kam putni nespēj pretoties, padarot degradētos biotopus par pievilcīgiem un paaugstinot ligzdojošo putnu blīvumu krietni virs teritorijas dabiskās kapacitātes. Tādā veidā putnus var piesaistīt neatkarīgi no biotopā pieejamā resursu daudzuma (Mänd *et al.* 2005; Kilgas *et al.* 2007), izraisot barības deficītu, badu un pat dobumperētāju putnu mazuļu bojāeju. Tāpēc papildus putnu būrīšu nodrošināšana, lai piesaistīt dobumperētājus putnus uz kukaiņu masveida savairošanās skartajām teritorijām, var radīt ekoloģiskos slazdus vai izlietnes

biotopus, kas ir tādas dzīvotnes, kur indivīdu pielāgotība nepalielinās vai kur mirstība pārsniedz dzimstību (Kokko & Sutherland 2001; Hale *et al.* 2015).

Pirmā pētījuma rezultāti norāda uz to, ka dobumperētāju putnu piesaiste ir jāveic ar piesardzību, jo tas var negatīvi ietekmēt putniem pieejamās barības uzturvērtību un putnu reproduktīvo pielāgotību. Šiem atklājumiem var būt būtiska ietekme uz dabas aizsardzības un apsaimniekošanas praksi. Pirmkārt, lai gan dobumperētājus putnus ir viegli piesaistīt konkrētās teritorijās un izmantot kā bioloģiskās kontroles līdzekļus cīņā ar lauksaimniecības un meža kaitēkļiem, ir svarīgi apspriest to, cik ētiski ir ievilināt putnus ekoloģiskajos slazdos. Tikpat svarīgi ir izstrādāt ekoloģisko slazdu teoriju, jo mums ir ierobežotas spējas paredzēt ekoloģisko slazdu veidošanos un identificēt tos, kad tie jau pastāv, un mazināt to ietekmi (Robertson & Hutto 2006; Hale & Swearer 2016). Tomēr šajā pētījumā ir parādīts, ka kaitēkļu kukaiņu masveida savairošanās skartās mežaudzes ir viegli identificējamas, kas var palīdzēt novērst kukaiņēdāju putnu piesaisti ekoloģisko slazdu teritorijām. Mūsu rezultāti arī izvirza jautājumu par to, vai citas cilvēka darbības var pārvērst lielas meža platības par ekoloģiskajiem slazdiem. Piemēram, ja tādi mūsdienu mežsaimniecības pasākumi kā regulāra pameža koku un krūmu izciršana skuju koku mežaudzēs samazina kukaiņu biomasu, un, vienlaikus, izvietojot putnu būrīšus kukaiņēdājiem putniem, palielina putnu blīvumu virs dabā sastopamā līmeņa, tas var veidot ekoloģiskos slazdus populāciju, ekoloģisko nišu un ekosistēmu līmenī (Lindenmayer *et al.* 2008; Hale *et al.* 2015; Hale & Swearer 2016).

Pirmā pētījuma rezultāti arī uzsver nepieciešamību līdzsvarot dabas aizsardzības pasākumus, balstoties uz pētījumiem par biotopu kvalitāti un ekosistēmu kapacitāti. Piemēram, ekoloģiskie slazdi var apdraudēt sugu saglabāšanas pasākumus, ja biotopā ir pārāk daudz konkurentu (piemēram, vietās ar augstu bioloģisko daudzveidību) vai tiek apdraudēta biotopa kvalitāte nākotnē. Ekoloģiskie slazdi kā, piemēram, zemas kvalitātes mežaudzes, var arī mazināt ainavu savienojamību, pat tad, ja šie slazdi nerada tūlītējas negatīvas pielāgotības sekas (Sánchez-Mercado *et al.* 2014; Hale *et al.* 2015). Organismu zemā ģenētiskā nevienlīdzība šādās teritorijās var vēl vairāk samazināt to pielāgotību un mazināt dabas aizsardzības pasākumu efektivitāti (Prunier *et al.* 2017).

4.3. Meža ūdenstilpes kā ekoloģisko slazdu izraisītāji vairošanās sezonas laikā (II)

Kopumā promocijas darba otrā pētījuma rezultāti liecina, ka meži pie ūdenstilpēm veido ekoloģisko slazdu apstākļus putniem, kas cenšas ligzdot floristiski daudzveidīgās mežaudzēs ap ezeriem, strautiem un purviem. Putni var dot priekšroku šiem biotopiem putnu būrīšu pieejamības, lielākas koku daudzveidības un lielāka sauszemes gliemežu, un posmkāju skaita dēļ (Jokimäki *et al.* 1998), vienlaikus nespējot novērtēt riskus, kas ir saistīti ar asins parazītu vektoriem, kuri vairojas tuvumā esošajās ūdenstilpēs. Lielāks asins parazītu vektoru skaits un augstāks putnu inficēšanās biežums var izraisīt putnu mazuļu nepietiekamu barošanos, zemāku izdzīvotību un zemu putnu populācijas atražošanās līmeni, kas liecina par asins parazītu un stresa nozīmi ligzdojošo putnu biotopu kvalitātes noteikšanā (Illera *et al.* 2017; Muriel *et al.* 2021; Pigeault *et al.* 2023).

Otrais pētījums parāda saikni starp atsevišķu putnu inficēšanās statusu un fizisko stāvokli (ķermeņa masu) vairošanās sezonas beigās, un putnu reproduktīvās pielāgotības parametriem, kurus izsaka ligzdas pametušo pēcnācēju skaits, mazuļu ķermeņa masa un stulma garums. Lai gan putnu inficēšanās statuss vairošanās sezonas sākumā un attālums līdz ūdenstilpēm neietekmēja melno mušķērāju perējuma lielumu (Dale *et al.* 1996), tika konstatēts, ka putnu pielāgotība ir ievērojami zemāka meža ūdenstilpju, piemēram, ezeru un purvu tuvumā. Meža ūdenstilpju tuvumā ligzdojošiem mušķērājiem bija mazāks no ligzdas izvesto pēcnācēju skaits un mazuļi bija mazāka izmēra. Svarīgi ir tas, ka putnu ķermeņa masa un ķermeņa izmēri ir ticami rādītāji, lai paredzētu ligzdas pametušo mazuļu izdzīvošanas iespējas nākotnē, jo šīs fiziskās īpašības ir svarīgas, izvairoties no plēsējiem (Magrath 1991; Marzal *et al.* 2005). Ir zināms, ka *Haemoproteus* un *Plasmodium* asins parazīti rada nelabvēlīgu ietekmi uz saimniekorganismu fizioloģiskajiem un augšanas procesiem (Marzal *et al.* 2005; Ishtiaq *et al.* 2008). Savvaļas dzīvniekiem tiek novēroti slimībai raksturīgi uzvedības traucējumi, kas pakļauj tos lielākam plēsonības riskam, un hemosporīdiju infekcijas akūto stadiju laikā šie dzīvnieki ir mazāk efektīvi barības meklējumos (Krams *et al.* 2013; Gutiérrez-López *et al.* 2015). Otrā pētījuma rezultāti liecina, ka putnu mātīšu un tēviņu inficēšanās statuss, un viņu spējas nodrošināt vecāku aprūpi ir būtiski saistītas, par ko liecina no ligzdām izvesto putnu mazuļu skaits un to fiziskie parametri.

Mēs atklājām to, ka meža ūdenstilpju tuvums būtiski paaugstināja tikai *Haemoproteus* asins parazītu ģints parazitēmiju, savukārt *Plasmodium* infekcijas intensitātei nebija būtiskas saistības ar attālumu līdz tuvākajām ūdenstilpēm. Pētījumi liecina, ka odu vidējais izplatīšanās

attālums pārsniedz 3 km un to lidojuma diapazons ir lielāks nekā miģelēm (Elbers *et al.* 2015), kas varētu izskaidrot promocijas darba otrā pētījuma rezultātus. Taču ir arī zināms, ka asinssūcēju kukaiņu lidojuma attālumi ir ļoti mainīgi un ir atkarīgi no vēja virziena un ātruma, dienas un nakts temperatūras, vietējās topogrāfijas, apgaismojuma, mitruma, gadalaika un visu šo faktoru mijiedarbības (Carter *et al.* 2000; Thomas *et al.* 2013; Elbers *et al.* 2015; Kluiters *et al.* 2015; Brand *et al.* 2017), kas liecina par to, ka ir nepieciešams veikt vairāk pētījumu, lai noskaidrotu galvenos vides faktoros, kas nosaka asins parazītu vektoru lidojumus un vietējo izplatību.

Lai gan ir zināms, ka daži mušķērāji tika inficēti vēl pirms ierašanās savās vairošanās vietās (Wiersch *et al.* 2007; Dubiec *et al.* 2018; Jones *et al.* 2018), promocijas darba otrais pētījums parādīja, ka *Haemoproteus* prevalence, *Haemoproteus* parazitēmija, *Plasmodium* prevalence un *Plasmodium* parazitēmija būtiski pieauga putnu vairošanās sezonas gaitā. Tas liecina par to, ka *Haemoproteus* un *Plasmodium* asins parazīti inficēja ligzdojošos melnos mušķērājus pašreizējās vairošanās sezonas laikā.

Otrajā pētījumā mēs neizvērtējām putniem pieejamo barības resursu daudzumu. Taču mūsu iepriekšējo pētījumu rezultāti parādīja, ka koku daudzveidība ietekmē zvirbuļveidīgo putnu barības resursu pieejamību (Krams *et al.* 2001; Rytönen & Krams 2003). Visos meža parauglaukumos pie ūdenstilpēm tika reģistrēts koku vainaga stāvs, otrais stāvs zem vainaga, jauno koku stāvs un krūmu stāvs, savukārt no ūdenstilpēm attālās ligzdošanas teritorijās putniem bija pieejams tikai koku vainaga stāvs un minimāls pamežs. Papildus lielākai koku daudzveidībai, teritorijās ap meža ezeriem un strautiem parasti ir lielāka gliemežu un kailgliemežu daudzveidība, kas ir nozīmīgs kalcija avots putniem olu perēšanas laikā (Mänd *et al.* 2000; Dhondt *et al.* 2001). Tādējādi, neraugoties uz iespējami augstākās kvalitātes biotopu izvēli, melnajiem mušķērājiem bija augstāka asins parazītu prevalence, visaugstākā infekcijas intensitāte un viszemākā pieaugušo putnu ķermeņa masa vairošanās sezonas beigās. Vismazākais no ligzdām izvesto pēcnācēju skaits un mazuļi ar vissliktākajiem fiziskajiem parametriem, putniem ligzdojot ūdenstilpju tuvumā, liecina par ekoloģiskajiem slazdiem mežaudzēs pie ūdenstilpēm.

4.4. Asins parazitū infekcija un teritoriālo zīlīšu izdzīvošana ziemā (III)

Dažos iepriekšējos pētījumos jau ir pierādīta negatīva saistība starp attālumu līdz meža ezeriem un strautiem, un asins parazitū prevalenci zvirbuļveidīgajiem putniem vairošanās sezonas gaitā (Wood *et al.* 2007; Krams *et al.* 2010, 2012b). Promocijas darba trešais pētījums par cekulzīlītēm un pelēkajām zīlītēm, kas ziemo teritoriālajos jaukto sugu bariņos ar iekšējo sociālo struktūru, sniedz pirmās liecības par līdzīgām likumsakarībām ārpus putnu vairošanās sezonas. Svarīgi, ka trešā pētījuma rezultāti norāda uz līdz šim neapzinātu problēmu, kas ietekmē mērenās klimata joslas zvirbuļveidīgo putnu mirstību ziemā. Īsumā, šis pētījums ir par saistību starp atsevišķu putnu inficēšanās statusu un šo putnu izdzīvošanu ziemā. Pētījumā ir parādīts, ka jaukto sugu zīlīšu bariņu putnu izdzīvošanas sekmes ziemā ir būtiski zemākas meža ūdenstilpju apkārtnē, piemēram, ezeru un purvu tuvumā.

Trešā pētījuma rezultāti parāda, ka putnu ziemošanas teritorijas, kas atrodas tālu no ūdenstilpēm, var radīt putniem drošāku vidi attiecībā uz patogēnu risku, it sevišķi pelēkajām zīlītēm. Asins parazitū inficēšanās risks abām pētījuma zīlīšu sugām vasaras beigās un rudens sākumā bija daudz zemāks no meža ezeriem un purviem attālās teritorijās, salīdzinājumā ar mežaudzēm, kas atrodas ūdenstilpju tuvumā. Jāatzīmē, ka *Plasmodium* infekcijas intensitāte pelēkajām zīlītēm samazinājās, pieaugot attālumam līdz ūdenstilpēm. Lai gan mēs neatklājām nekādus tiešus putnu pielāgotības traucējumus, kas būtu saistīti ar slimības izplatību kā tādu, tomēr trešā pētījuma rezultāti liecina, ka inficētie saimniekorganismi bija pakļauti daudz augstākai mirstībai plēsonības dēļ. Promocijas darba trešajā pētījumā tika parādīta pozitīva saistība starp infekciju un mirstību, atklājot, ka inficētās pelēkās zīlītes un cekulzīlītes veido būtisku daļu no apodziņu barības bāzes ziemā. Daži pētījumi liecina par to, ka slimus dzīvniekus ir vieglāk nometīt nekā veselus indivīdus, un ka plēsēji bieži vien pārtiek no inficētiem upuriem (Packer *et al.* 2003; Johnson *et al.* 2006; Duffy & Sivars-Becker 2007). Iespējams, tas notiek tāpēc, ka inficētie indivīdi ir mazāk modri, jo tiem var būt paaugstināts enerģijas patēriņš zemas apkārtējās vides temperatūras apstākļos.

Izdzīvošanas rādītāji ziemā neatšķirās starp pieaugušajiem un jaunajiem putniem, kā arī netika konstatētas atšķirības izdzīvotībā starp dzimumiem gan cekulzīlītēm, gan pelēkajām zīlītēm. Taču mēs konstatējām ievērojami zemāku *Haemoproteus* infekcijas prevalenci cekulzīlītēm, salīdzinot ar pelēkajām zīlītēm. Vēljo vairāk, cekulzīlītēm netika konstatēta *Plasmodium* asins parazitū infekcija. Iespējamais izskaidrojums tam varētu būt efektīvāka cekulzīlīšu imūnsistēmas reakcija pret *Plasmodium* ģints parazitūtiem, jo daudzām putnu sugām var būt efektīva imūnsistēmas reakcija pret asins parazitūtiem (*e.g.*, Krams *et al.* 2013).

Vēl viens izskaidrojums *Haemoproteus* zemajai prevalencei un *Plasmodium* izraisītās infekcijas trūkumam cekulzīlītēm varētu būt atšķirīgs putnu izvietojums dažādās koku vainaga daļās, kas ir saistīts ar atšķirīgu putnu sociālo rangu zīlīšu bariņu sastāvā. Mežā dzīvojošo zīlīšu jaukto sugu bariņos pastāv lineārā tipa dominēšanas hierarhija, kur cekulzīlītes dominē pār pelēkajām zīlītēm un tēviņi, ar dažiem izņēmumiem, dominē pār mātītēm, bet pieaugušie putni dominē pār jaunajiem īpatņiem (Ekman 1979; Hogstad 1987). Tādējādi, putnu vecums var kalpot kā aptuvens ziemojošo meža zīlīšu sociālā ranga ekvivalents (Ekman 1989). Jāatzīmē, ka dominanto cekulzīlīšu klātbūtne ziemojošo putnu bariņos lielā mērā nosaka pelēko zīlīšu zemādas tauku uzkrāšanas stratēģijas (Krams 1998), kas ir izšķirošs faktors ne tikai ziemojošiem, bet arī migrējošiem putniem. Dominantās cekulzīlītes dod priekšroku uzturēties koku vainagu augšējās daļās, savukārt subdominantās pelēkās zīlītes ir spiestas meklēt barību koku vainagu apakšējās daļās, kas var būt vieglāk sasniedzamas asins parazītu vektoriem. Lai gan promocijas darba trešajā pētījumā netika noteikts kukaiņu-vektoru daudzums/klātbūtne, citi pētījumi pierāda, ka daudzas odu sugas galvenokārt apdzīvo koku vainagu apakšējās daļas (e.g., Anderson *et al.* 2004; Savage *et al.* 2008). Šo vertikālo stratifikāciju ietekmē arī mitruma, temperatūras un gaismas svārstības (Clements 1992), kas var padarīt cekulzīlītes, kuras barojas un uzturas koku vainagu augšējās daļās, vairāk pasargātas pret odu uzbrukumiem nekā pelēkās zīlītes, kuras uzturas koku vainagu vidējās vai apakšējās daļās (Černý *et al.* 2011). Turklāt ir pierādīts, ka miģeles ir pārsvarā satopamas līdz 3 m augstumam virs zemes (Mitchell 1982), kas padara šos asins parazītu vektorus par mazsvarīgiem priekš dominantajiem putniem augstu koka vainagā.

Rezumējot, šī pētījuma rezultāti liecina par to, ka jaukto sugu zīlīšu bariņu locekļu izdzīvošana ziemā ir atkarīga ne tikai no barības pieejamības, plēsēju klātbūtnes un sociālās hierarhijas ranga (Krams 1998; Krams *et al.* 2001), bet arī no parazītu infekcijām un attāluma līdz teritorijām, kur vairojas parazītu pārnēsātāji. Trešajā pētījumā mēs atklājām zemāku asins parazītu prevalenci jaukto sugu zīlīšu bariņu dominantajiem putniem, kuri barojas koku vainagu augšējās daļās (Krams 2001). Tas norāda uz to, ka atsevišķas meža un koku vainagu daļas var būt grūtāk sasniedzamas parazītu pārnēsātājiem un, līdz ar to, ir vairāk labvēlīgas putniem (Ekman 1987; Krama *et al.* 2008), savukārt meža ezeru un citu ūdenstilpju tuvumā esošās teritorijas var kļūt par ekoloģiskajiem slazdiem ligzdojošiem un ziemojošiem putniem. Mēs ierosinām, ka putnu barošanās un, iespējams, ligzdošana un dziedāšana augstākās koku vainagu daļās varētu būt izdevīga, zemāka parazītisma līmeņa un augstāku izdzīvošanas sekmju ziņā, jo tur varētu būt mazāks asins parazītu vektoru blīvums. Kopumā promocijas darba trešais pētījums parāda saimniekorganismu telpiskās izplatības un dzīves ciklu pētījumu

nozīmi saistībā ar saimniekorganismu asins parazītu vektoru izplatības izpēti (Valkiūnas 2011; Oakgrove *et al.* 2014). Visbeidzot, līdz šim plēsonības ietekme uz parazītu izplatību un virulences evolūciju bija aplūkota tikai dažos pētījumos. Choo *et al.* (2003) un Morozov un Adamson (2011) ierosināja, ka plēsēju iesaistīšanās saimniekorganismu-patogēnu mijiedarbības sistēmās var izraisīt parazītu evolucionāro pašnāvību. Trešā pētījuma rezultāti apstiprina šo teorētisko ideju. Kā izskaidrojumu recidīvu sastopamības retumam hroniski inficētajiem indivīdiem nākamās vairošanās sezonas laikā, mēs pieļaujam, ka lielākā daļa inficēto saimniekorganismu aiziet bojā plēsonības dēļ ārpus vairošanās sezonas. Tāpēc ir nepieciešami turpmākie korelatīvie un eksperimentālie pētījumi, lai detalizēti atklātu plēsonības ietekmi uz virulences evolūcijas iznākumu un tās epidemioloģiskajām sekām.

KOPSAVILKUMS UN SECINĀJUMI

Putnu būrīšu izmantošana, lai piesaistītu dobumperētājus putnus kukaiņu masveida savairošanās skartajās teritorijās, ir tradicionāls meža ekosistēmu aizsardzības paņēmieni. Taču kaitēkļi kukaiņi šos mežus var noplicināt līdz tādai pakāpei, ka piesaistītajiem putniem trūkst barības resursu, lai pabarotu savus pēcnācējus. Promocijas darba pirmajā pētījumā (I) mēs secinām, (1) ka ekoloģiskie slazdi var rasties mežaudzēs, kur cilvēki piesaista kukaiņēdājus putnus, kas ligzdo dobumos, ar mērķi apkarot kaitēkļu kukaiņu masveida savairošanos. Uztādot putnu būrīšus, var viegli palielināt ligzdojošo putnu populāciju blīvumu virs dabā sastopamā blīvuma, tādējādi pārsniedzot putnu vairošanās biotopu kapacitāti. Pirmā pētījuma rezultāti (I) liecina, ka dobumperētāju putnu izmantošanu kaitēkļu kukaiņu bioloģiskās kontroles nolūkos ir jāveic piesardzīgi, jo tā var negatīvi ietekmēt putnu reproduktīvo pielāgotību teritorijās ar neparedzētiem ekoloģiskajiem slazdiem.

Promocijas darba otrais pētījums (II) sniedz liecības par līdz šim neapzinātu problēmu, kas iespaido meža zvirbuļveidīgo putnu vairošanās sekmes, parādot, ka asins parazīti ietekmē to saimniekorganismu pielāgotību un pārvērš lielas meža platības ap ūdenstilpēm par ekoloģiskajiem slazdiem. (2) Šī ekosistēmas īpatnība ir jāņem vērā, plānojot dabas aizsardzības pasākumus sugām, kuras ir neaizsargātas pret asins parazītu infekcijām, jo parazītu spēcīgā ietekme var traucēt dabas aizsardzības aktivitātēm, radot neparedzētus ekoloģiskos slazdus ap meža ūdenstilpēm.

Promocijas darba trešā pētījuma (III) rezultāti liecina, ka ziemojošo jaukto sugu zīlīšu bariņu locekļiem, kas uzturas tālāk no meža ūdenstilpēm un vairāk laika pavada barības meklējumos koku vainagu augšējās daļās, ir lielākas izredzes izdzīvot līdz nākamajai vairošanās sezonai. (3) Tas norāda uz to, ka dažādās mežaudzēs un koku vainagu daļās var būt atšķirīgs asins parazītu sastopamības risks un ar to saistītā mirstība. Noslēgumā tika noskaidrots, ka zīlīšu inficēšanās ar asins parazītiem palielina varbūtību putniem būt pakļautiem apodziņu plēsonībai. (4) Mēs secinām, ka attālums no ūdenstilpēm un barošanās vieta koka vainagā var ietekmēt ziemojošo zīlīšu asins parazītu infekcijas intensitāti ar pielāgotības sekām.

PATEICĪBAS

Es esmu sirsnīgi pateicīgs manai ģimenei, it īpaši manam tēvam un mana promocijas darba zinātniskajam vadītājam, Latvijas Biomedicīnas pētījumu un studiju centra vadošajam pētniekam un Latvijas Universitātes profesoram, Dr. biol. Indriķim Kramam, un manai mātei un promocijas darba zinātniskajam konsultantam, Daugavpils Universitātes vadošajai pētniecei, Dr. biol. Tatjanai Kramai par manas doktora disertācijas vadīšanu un par dāsno un nepārtraukto atbalstu, vadību, mācīšanu, padomiem, iedvesmu, motivāciju, sapratni, laika un enerģijas patēriņu, milzīgo pacietību un ieguldījumu visā manas doktorantūras studiju un zinātniskās karjeras laikā.

Es izsaku pateicību pārējiem mana promocijas darba publikāciju līdzautoriem – Prof. Guntim Brūmelim, Dr. Didzim Elfertam, asoc. prof. Ilutai Dauškanei, Dr. Lindai Strodei, Dr. Agnim Šmitam, Dr. Janīnai Daukštei, Dr. Dinai Cīrulei, Patrīcijai Raibartei, Dr. Markus J. Rantala, Dr. Severi Luoto un Dr. Fhionna R. Moore, par paveikto apjomīgo un profesionālo darbu, ieguldījumu pētījumu iecerē un plānošanā, piedalīšanos manuskriptu izstrādē, vērtīgu komentāru sniegšanu un diskusiju rosināšanu, palīdzību un atbalstu pētījumu veikšanā, tostarp datu vākšanā, ieguvē, analizē un rezultātu interpretācijā.

Milzīgs paldies līdzautoram, Latvijas Valsts mežzinātnes institūta “Silava” vadošajam pētniekam, Dr. biol. Agnim Šmitam par AS “Latvijas valsts meži” pasūtītā pētījuma “Priežu audžu tīklapsenes monitorings un rekomendācijas tās radīto bojājumu ierobežošanai” (līguma Nr. 5-5.5_0029_101_16_60) sniegtajiem datiem un rezultātiem, kas bija nepieciešami mana promocijas darba pirmajai publikācijai.

Atsevišķi vēlos pateikties līdzautoram, Ph.D. Severi Luoto par valodas stila uzlabošanu un par vērtīgiem komentāriem mūsu pētījumu publikācijās. Paldies arī manam jaunākajam brālim, Rīgas Stradiņa universitātes bakalaura studiju programmas “Multimediju komunikācija” 3. kursa studentam Kristeram-Raivo Kramam par palīdzību karšu un attēlu izstrādē, un par mērījumu veikšanu mana promocijas darba pirmajā un otrajā pētījumā. Esmu pateicīgs Aleksejam Osipovam par palīdzību lauka darbos ar putniem promocijas darba trešajā pētījumā. Liels paldies Fulbraita ASV studentu programmas stipendijas saņēmējam Colton Adams, kurš izlasīja un izlaboja mana promocijas darba galīgo versiju. Colton, tu esi laipni aicināts atgriezties Latvijā, kad beigsies tava Fulbraita mobilitāte!

Vēlos izteikt sirsnīgu pateicību pārējai Daugavpils Universitātes Dzīvnieku ekoloģijas un evolūcijas laboratorijas darba grupai, saviem kolēģiem un draugiem Sergejam Popovam, Mārim Munkevicam, Dr. biol. Giedrius Trakimas, Tatjanai Grigorjevai un Kristam Zantam, kā

arī Daugavpils Universitātes akadēmiskā personāla pārstāvjiem, Dr. biol. Sanitai Kecko un Dr. biol. Annai Rubikai par jebkāda veida laipnu un lietderīgu tehnisko, materiālo un emocionālo atbalstu un palīdzību mūsu ikdienas zinātniskajā darbā.

Esmu neizsakāmi pateicīgs un ļoti augstu novērtēju ESF projekta Nr. 8.2.2.0/18/A/022 ietvaros sniegto finansiālo atbalstu mana promocijas darba izstrādē un personīgi izsaku pateicību šī projekta īstenotājiem Daugavpils Universitātē, it sevišķi Dr. Irēnai Kaminskai, Dr. Jānim Kudiņam un Zaigai Vītolai par doto iespēju piedalīties projektā un bezgalīgo atbalstu, un motivāciju promocijas darba iesniegšanā un aizstāvēšanā.

Liels paldies visiem Daugavpils Universitātes Dzīvības zinātņu un tehnoloģiju institūta Biodaudzveidības departamenta darbiniekiem, it īpaši bijušajam institūta direktoram, vadošajam pētniekam, Dr. biol. Uldim Valainim, pašreizējam departamenta vadītājam, vadošajam pētniekam, Dr. biol. Maksimam Balalaikinam un pētniekam, Dr. biol. Rolandam Moisejevam, kā arī Daugavpils Universitātes Zinātņu daļas personālam - vadītājai Annai Vanagai, Daigai Saulītei un Olitai Miglānei, par dalīšanos pieredzē, zināšanām un padomiem mana promocijas darba pabeigšanā un palīdzību ar darba iesniegšanu saistīto dokumentu kārtošanā.

Promocijas darba pētījumus finansiāli atbalstīja arī Latvijas Zinātnes padomes Fundamentālo un lietišķo pētījumu projekti Nr. lzp-2022/1-0348, Nr. lzp-2021/1-0277, Nr. lzp-2020/2-0271, Nr. lzp-2018/2-00057 un Nr. lzp-2018/1-0393.

DAUGAVPILS UNIVERSITY
INSTITUTE OF LIFE SCIENCES AND TECHNOLOGY
DEPARTMENT OF BIODIVERSITY
LABORATORY OF ANIMAL ECOLOGY AND EVOLUTION

RONALDS KRAMS

The role of ecological traps in bird survival and reproduction

Summary of the Doctoral thesis

for obtaining the doctoral degree (Ph. D.) in Natural sciences
(Biology branch, Ecology sub-branch)

Supervisor:

Dr. biol., senior researcher, prof. Indriķis Krams

Scientific advisor:

Dr. biol., senior researcher Tatjana Krama

DAUGAVPILS, 2024

Thesis was performed: in Latvia, at the Daugavpils University, Institute of Life Sciences and Technology, Department of Biodiversity, Laboratory of Animal Ecology and Evolution in 2015 – 2024.

Thesis was financially supported: by the European Social Fund (ESF) project Nr. 8.2.2.0/18/A/022 “Strengthening professional competence of academic staff in strategic specialisation areas of Daugavpils University” and by the Latvian Council of Science Fundamental and applied research projects Nr. lzp-2022/1-0348, Nr. lzp-2021/1-0277, Nr. lzp-2020/2-0271, Nr. lzp-2018/2-00057 and Nr. lzp-2018/1-0393.

Type of work: Doctoral thesis (thematically coherent set of scientific publications) in Natural sciences, Biology branch, Ecology sub-branch.

Supervisor:

Dr. biol., senior researcher, prof. Indriķis Krams

Scientific advisor:

Dr. biol., senior researcher Tatjana Krama

Opponents:

1. Ph. D., researcher Rolands Moisejevs (Daugavpils University);
2. Dr. med. vet., senior researcher, prof. Aivars Bērziņš (Institute of Food safety, Animal Health and Environment “BIOR”);
3. Ph. D., prof. Pranas Mierauskas (Mykolo Romerio universitetas / Mykolas Romeris University, Vilnius, Lithuania).

Chairman of the Promotion Board:

Dr. biol., prof. Arvīds Barševskis

Thesis defence will take place: at the open session of the Daugavpils University Promotion Board of Biology field, 3rd July 2024 at 12 PM, room 130, Parādes street 1A, Daugavpils and online through ZOOM platform.

The doctoral thesis and its summary can be found in the Daugavpils University library, Parādes Street 1, Daugavpils, Latvia and on the Daugavpils University website www.du.lv

Send feedback: to the Secretary of the Promotion Board, Daugavpils University researcher, Dr. biol. Jana Paidere, Parādes street 1A, Daugavpils, Latvia, LV-5401; Tel. +37126002593, e-mail: jana.paidere@du.lv

ISBN 978-9934-39-017-3

CONTENTS

LIST OF ORIGINAL PAPERS	52
1. INTRODUCTION	55
1.1. Habitat selection.....	55
1.2. Ecological traps.....	56
1.3. Anthropogenic impact, human created cues, naturally occurring forest disturbances and ecological traps.....	57
1.4. Blood parasites, water bodies and ecological traps.....	58
1.5. Aims of the thesis.....	60
2. MATERIALS AND METHODS	62
2.1. Study sites and bird species (I, II, III).....	62
2.2. Outbreak of the great web-spinning pine-sawfly (I).....	63
2.3. Nest box arrangement to study effects caused by phytophagous great web-spinning pine-sawfly (I).....	64
2.4. Food resources of breeding birds (I).....	64
2.5. Tree canopy in the patches of sawfly outbreak and in the unaffected patches (I)	65
2.6. Nest box arrangement to study bird blood parasite abundance in relation to the distance to forest water bodies in the breeding season (II).....	66
2.7. Investigation of blood parasites in the blood of members of mixed-species tit groups in relation to the distance to nearest forest water bodies during wintering season (III)	66
2.8. Bird survival in winter in relation to their infection status (III).....	67
2.9. Blood parasite detection and identification (II, III).....	67
2.10. Estimation of blood parasite vector numbers in the nest boxes of pied flycatchers (II)	68
3. RESULTS	69
3.1. Larval biomass in damaged and healthy forest patches (I).....	69
3.2. Fitness parameters: clutch size, number of clutches, fledgling number, fledgling size and body mass (I).....	69
3.3. Parasite abundance (prevalence, parasitemia) in relation to the distance to forest water bodies in breeding pied flycatchers (II)	72
3.4. Parasite vector abundance (II).....	75
3.5. Fitness parameters of pied flycatchers (II).....	76
3.6. Parasite prevalence and parasitemia in members of wintering mixed-species groups of willow tits and crested tits (III).....	77
3.7. Survival of wintering crested tits and willow tits in relation to distance to nearest water bodies (III).....	80
3.8. Survival association with infection status (III)	81
3.9. Links between infection status and the predation by pygmy owls (III).....	81
4. DISCUSSION	82

4.1. The synopsis of the results (I, II, III).....	82
4.2. Pest insect outbreaks and nest boxes as human-created ecological traps for cavity-nesting birds (I).....	82
4.3. Forest water bodies as causes of ecological traps during the breeding season (II)...	83
4.4. Haemosporidian parasite infections and survival of wintering territorial parids (III) ..	85
SUMMARY AND CONCLUSIONS	88
ACKNOWLEDGEMENTS	89
REFERENCES	91

LIST OF ORIGINAL PAPERS

This thesis is based on the following papers, which are referred to in the text by their Roman numerals. Original papers are reproduced with permissions from the publishers.

- I. **Krams, R.**, Krama, T., Brūmelis, G., Elferts, D., Strode, L., Dauškane, I., Luoto, S., Šmits, A. & Krams, I.A. (2021). Ecological traps: evidence of a fitness cost in a cavity-nesting bird. *Oecologia*, 196(3): 735–745. DOI: 10.1007/s00442-021-04969-w.
- II. **Krams, R.**, Krama, T., Elferts, D., Daukšte, J., Raibarte, P., Brūmelis, G., Dauškane, I., Strode, L. & Krams, I.A. (2022). High blood parasite infection rate and low fitness suggest that forest water bodies comprise ecological traps for pied flycatchers. *Birds*, 3(2):221–233. DOI: 10.3390/birds3020014.
- III. Krama, T., **Krams, R.**, Cīrule, D., Moore, F.R., Rantala, M.J. & Krams, I.A. (2015). Intensity of haemosporidian infection of parids positively correlates with proximity to water bodies, but negatively with host survival. *Journal of Ornithology*, 156(4):1075–1084. DOI: 10.1007/s10336-015-1206-5.

The author's contribution to the papers: the order of the authors' names generally reflects their involvement in the paper.

Approbation of research results at international scientific conferences:

1. *The 65th International Scientific Conference of Daugavpils University*, Daugavpils, 20.04.–21.04.2023., workgroup “Biology”, oral presentation “The role of ecological traps in the passerine (Passeriformes Linnaeus, 1758) bird survival and reproduction”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukšte, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
2. *81st International Scientific Conference of the University of Latvia*, Rīga, 02.02.2023., workgroup “Innovative and Applied Research in Biology”, oral presentation “Passerine (Passeriformes Linnaeus, 1758) bird survival and reproduction in ecological trap conditions”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukšte, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
3. *81st International Scientific Conference of the University of Latvia*, Rīga, 25.01.2023., workgroup “Zoology and Animal Ecology”, oral presentation “The role of ecological traps in bird survival and reproduction”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukšte, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
4. *11th International Conference on Biodiversity Research*, Daugavpils, 20.10.–21.10.2022., section B, oral presentation “The effect of the ecological traps on the passerine (Passeriformes Linnaeus, 1758) bird survival and reproduction”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, G. Brūmelis, I. Dauškane, D. Cīrule, J. Daukšte, P. Raibarte, L. Strode, A. Šmits, I. Krams.
5. *The 64th International Scientific Conference of Daugavpils University*, Daugavpils, 21.04.–22.04.2022., workgroup “Biology”, oral presentation “Proximity to water bodies effect on the blood parasite infection rate, reproduction and fitness of the European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764)”, **R. Krams**, T. Krama, D. Elferts, J. Daukšte, P. Raibarte, G. Brūmelis, I. Dauškane, L. Strode, I. Krams.
6. *80th International Scientific Conference of the University of Latvia*, Rīga, 03.02.2022., workgroup “Innovative and Applied Research in Biology”, oral presentation “Reproductive success of the great tit (*Parus major* Linnaeus, 1758) under ecological trap conditions”, **R. Krams**, T. Krama, G. Brūmelis, D. Elferts, L. Strode, I. Dauškane, A. Šmits, I. Krams.

7. *80th International Scientific Conference of the University of Latvia*, Rīga, 03.02.2022., workgroup “Zoology and Animal Ecology”, oral presentation “Outbreaks of the great web-spinning sawfly (*Acantholyda posticalis* Matsumura, 1912) effect on the reproductive success of great tits (*Parus major* Linnaeus, 1758)”, **R. Krams**, T. Krama, G. Brūmelis, D. Elferts, L. Strode, I. Dauškane, A. Šmits, I. Krams.
8. *8th International Conference on Biodiversity Research*, Daugavpils, 28.04. – 30.04.2015., section “Biodiversity of parasites and their hosts”, poster presentation “Relationship between water body proximity and blood parasite prevalence in crested tits (*Lophophanes cristatus*) and willow tits (*Poecile montanus*)”, **R. Krams**, T. Krama, J. Vrubļevska, S. Kecko, I. Skrinda, I. Krams.
9. *The 57th International Scientific Conference of Daugavpils University*, Daugavpils, 16.04. – 17.04.2015., workgroup “Biology”, oral presentation “The effect of hydrographic network objects on distribution of avian malaria”, **R. Krams**, T. Krama, J. Vrubļevska, S. Kecko, I. Skrinda, I. Krams.
10. *73rd International Scientific Conference of the University of Latvia*, Rīga, 06.02.2015., workgroup “Zoology and Animal Ecology”, oral presentation “Putnu malārijas izplatības un attāluma līdz hidrogrāfiskā tīkla objektiem savstarpējā saistība Krāslavas novada Dūnekļa ezera apkārtnē”, **R. Krams**, T. Krama, J. Vrubļevska, S. Kecko, I. Skrinda, I. Krams.
11. *The 56th International Scientific Conference of Daugavpils University*, Daugavpils, 10.04.2014., workgroup “Zoology”, oral presentation “Putnu malārijas izplatība Krāslavas novada Dūnekļa ezera apkārtnē”, I. Krams, S. Kecko, J. Vrubļevska, **R. Krams**, I. Skrinda, I. Kivleniece, T. Krama.

1. INTRODUCTION

1.1. Habitat selection

When an animal selects an area to reproduce, overwinter or migrate, it often chooses a specific habitat based on a particular combination of features available in that type of area. A habitat is supposed to meet all the environmental requirements an organism needs to survive or increase its fitness. Habitats differ between species and populations as their requirements may differ. Therefore, the concept of habitat sharply differs from other fundamental ecological concepts such as environment or just a set of specific environmental conditions found in a particular area (Cody 1985; Krausman & Morrison 2016). The term habitat reflects the species requirements consisting of various abiotic and biotic factors and resources occurring in the area. Notably, the habitat of a species has been considered the hypervolume of its ecological and physiological requirements, called ecological niche (Hutchinson 1957). Odum and Barrett (2004) included in the term ecological niche also such essential components as morphological, anatomical and physiological adaptations and behavioural responses required to find or choose proper species-specific habitat. Odum and Barrett (2004) suggested defining the organism's habitat as its "address", while they called the ecological niche the "profession" of the organisms or species.

Habitat selection is a dynamic decision-making process, and evidence suggests that animals base their decisions on a number of environmental cues to evaluate the present condition of habitat quality and its possible changes in time (Demeyrier *et al.* 2016). Habitat choice is of crucial importance because only the correct choices decrease uncertainty about habitat quality and improve the fitness of organisms. To decrease uncertainty and improve habitat choice, organisms must acquire and process information about habitat properties (Szymkowiak 2013). However, it is doubtful if organisms can acquire and use all available information over short periods of time, especially in seasonal environments, to make proper decisions on habitat quality. Moreover, environment and potential habitats constantly change, making habitat selection process heavily dependent on natural selection as individuals should consider ever occurring changes in predation, parasitism, intraspecific and interspecific competition levels, and resource availability. Therefore, it is often considered that environmental cues-based habitat selection should lead to source-sink population dynamics (*e.g.*, Hanski 1999).

1.2. Ecological traps

Animals normally prefer habitats of the highest quality over poor habitats. They are supposed to choose poor habitats only if better options are not temporarily available or do not exist at all (Ekman 1989). However, in rapidly changing ecosystems, especially affected by anthropogenic pressure (Hale & Swearer 2016; Robertson *et al.* 2013), the cues used to select proper habitats can be decoupled from the true quality of the habitat. This can lead to mistakes in habitat choice.

Because of rapid environmental changes affecting habitat structure, less preferred habitats may become equally or more attractive than the best habitats. In rapidly changing environments, animals may end up in the habitats that reduce their survival, reproduction, individual and inclusive fitness. These types of habitats have been referred to as ecological traps and sometimes also defined as evolutionary traps (Hale *et al.* 2015; Robertson & Hutto 2006; Robertson *et al.* 2013; Demeyrier *et al.* 2016). In terms of source-sink demographic dynamics, some most extreme ecological traps may transform into population sinks (Hanski 1999). Theory predicts that ecological traps and population sinks, where habitat quality is decoupled from the habitat's attractiveness, mostly occur in the environments affected by humans (Hale & Swearer 2016; Robertson *et al.* 2013).

In natural conditions, ecological traps often arise if one part of a habitat contains high numbers of more attractive cues suggesting a suitable place to live in or reproduce. It is suggested that decoupling habitat quality from its attractiveness happens under the following scenarios: (1) the intensity, expression and number of cues increase in a habitat which quality remains the same; (2) habitat quality and suitability significantly declines whereas the cues of habitat attractiveness remain the same in their expression and numbers (Robertson & Hutto 2006; Hale & Swearer 2016). Although characterization of ecological traps may look like an easy task, it is important to note that demonstrating an ecological trap in the wild is difficult. The first reason for this is that the cues involved in the preference and selection of the habitat must be identified with precision. Second, these cues are extremely difficult to manipulate experimentally following robust experimental designs (*e.g.*, Robertson & Hutto 2006). Experimental demonstration of an ecological trap in the wild is therefore limited despite the extensive efforts of empirical research to assess behavioural effects of traps (*e.g.*, Mänd *et al.* 2005; Robertson & Hutto 2006; Mägi *et al.* 2009; Hale & Swearer 2016). However, the decoupling habitat quality and its attractiveness can be experimentally done, especially in the

decoupling scenarios where the cues of quality, the habitat attractiveness and its quality are easy to manipulate or detect.

1.3. Anthropogenic impact, human created cues, naturally occurring forest disturbances and ecological traps

Nowadays humans are the most important factor affecting forest ecosystems and biological diversity. Urbanization changes the environment of a growing number of animal species. It has been shown that anthropogenic changes are rapid, they involve larger aquatic and terrestrial areas worldwide, and only a few organisms can immediately follow changes caused by anthropogenic factors in their habitats. However, naturally occurring outbreaks of insects may also represent a major cause of habitat disturbances in the forest ecosystems (Barbosa *et al.* 2012; Moulinier *et al.* 2013), affecting communities of forest animals and plants and influencing their densities and organismal interactions (Vindstad *et al.* 2015). Anthropogenic landscapes are considered to be potential ecological traps for organisms, especially when artificial human-constructed cues match to ones that reflect true habitat quality in natural environments, being attractive but misleading signals in anthropogenic environment (Marzluff 2001; Robertson *et al.* 2013, Demeyrier *et al.* 2016). Humans often provide birds (Aves) with artificial nest boxes in populated areas, parklands, gardens and managed forests. For cavity nesting birds, such as the European pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764) and the great tit (*Parus major* Linnaeus, 1758), artificial nest boxes make every woodlot or parkland more attractive to settle than areas without artificial nest boxes. The presence of cavities and holes are among the most important cues for habitat selection in great tits and pied flycatchers (Hildén 1965). It has been shown that the density of nesting birds can be raised well above naturally occurring densities.

Birds are often used as a means of biological control to regulate pest outbreaks in forestry and agriculture practice (Duan *et al.* 2015). Biological control by provisioning nest boxes for insectivorous birds is a commonly used approach to attract hole-nesting birds, especially in Europe (Gosler 1993; Tilgar *et al.* 1999; Mols & Visser 2007; Mänd *et al.* 2005). Putting up nest boxes is a simple method to encourage avian populations at the sites of insect outbreaks (Jedlicka *et al.* 2011). Birds often prefer artificial nest boxes over natural holes, because artificial nest boxes are constructed to minimize nest predation, humid microclimate, nest soaking and improve nest illumination (Maziarz *et al.* 2016). Provisioning of nest boxes makes it easy to compensate for naturally low availability of cavities, which is a limiting factor

in managed forests and populated areas. Importantly, some studies showed that great tits and pied flycatchers can be attracted to an area independent of the actual number of resources available in the habitat (Mänd *et al.* 2005; Kilgas *et al.* 2007).

Preference for a certain box design as reflected in its shape or size is species-specific and perhaps population-specific, or even a matter of individual choice (*e.g.*, Lambrechts *et al.* 2010). For instance, previous studies in secondary-cavity nesting great tits have shown that females prefer to breed in large nest boxes (Maziarz *et al.* 2016; Møller *et al.* 2014). In addition, clutch size has been shown to increase with the size of the nesting cavity, either through individual plastic adjustment or non-random distribution of individuals varying in reproductive capacity (Slagsvold 1987). Breeding in a large cavity might limit hyperthermia risks, reduce nestling competition for space or decrease predation risks inside the cavity, therefore not penalizing larger broods (Slagsvold 1987). This makes it possible to lure cavity-nesting birds to the areas with low levels of food available, thus, potentially causing ecological traps or sink habitats where individual fitness will decrease and mortality exceeds the birth rate (Gates & Gysel 1978; Kokko & Sutherland 2001; Schlaepfer *et al.* 2002). Moreover, insect outbreaks can deteriorate the environment themselves by defoliating local plants, reducing flowering and seed production, and diminishing the availability of arthropod (Arthropoda) food. The latter may cause hunger and death of nestlings in the nests of many insectivorous birds attracted by putting up artificial nest boxes. Thus, the activities to protect forests and agricultural land against pest insects by installing nest boxes to attract insectivorous birds may cause ecological traps for the birds lured to the area. It is important to note that the use of nest boxes and attraction of insectivorous birds to the forests, rural areas and cities has always been considered a “green” activity that improves environmental quality, protects nature and maintains populations of several bird species. This suggests that humans may possibly create ecological traps even during their environmental and nature protection activities, which needs more attention and research.

1.4. Blood parasites, water bodies and ecological traps

Landscape variables and ecological factors have often been used to understand and explain the spatial variation of the malaria disease in human populations (Kibret *et al.* 2017, 2019a, b; Endo & Eltahir 2018). These studies showed that the proximity to nearest water bodies, where parasite vectors reproduce, significantly affect the incidence of malaria risk across landscapes (Beck *et al.* 1994; Cano *et al.* 2006; Endo *et al.* 2015). It was found that malaria prevalence in

households within 160 m from nearest water body in Senegal was 74 %, while the prevalence at 900 m from the marsh was around 17 % (Trape *et al.* 1992). Similar results were obtained also in other human studies (Jobin 1999; Endo & Eltahir 2018; Kibret *et al.* 2019a, b).

In non-human animals, parasitism is considered to be one of the strongest forces shaping the community structure of host species through the effects on trophic interactions, food webs, competitive interactions and biodiversity (Svensson-Coelho & Ricklefs 2011; Schmid-Hempel 2011).

Haemosporidians (Haemosporida) are obligate parasites that infect a wide range of vertebrates and use dipteran insects as vectors (Valkiūnas 2004). Infections of avian hosts with blood parasites belonging to the genera *Plasmodium*, *Haemoproteus* and *Leucocytozoon* may have detrimental effects on host reproductive success and survival probability (Valkiūnas 1998; Merino *et al.* 2000; Valkiūnas & Iezhova 2004; Valkiūnas 2004; Palinauskas *et al.* 2009; Martínez-de la Puente *et al.* 2010; Krams *et al.* 2013; de Jong *et al.* 2014). Parasite prevalence and infection intensity (parasitemia) often depend on the host immune system and the outcome of an arms race between host immunity and the ability of parasites to invade their hosts (*e.g.*, Krams *et al.* 2012a). However, vector prevalence and distribution may also have significant effects on an individual's risk of infection (*e.g.*, Allander & Bennett 1994; Zhou *et al.* 2012; Krams *et al.* 2010, 2013; Martínez-De la Puente *et al.* 2010; Loiseau *et al.* 2012).

It has been found that avian haemosporidian parasites are not homogeneously distributed across their hosts' habitats and populations (Lacorte *et al.* 2013). Blood parasites are often absent in the blood of birds in marine, saline, arid or alpine/high altitude environments, which can be explained by the absence or scarcity of parasite vectors (Bennett *et al.* 1992; Rytönen *et al.* 1996; Piersma 1997; Figuerola 1999; Sol *et al.* 2000; Atkinson *et al.* 2005; Hellgren *et al.* 2008; Krams *et al.* 2012a; Martínez-De la Puente *et al.* 2013). At high latitudes, the period of active transmission of blood parasites occurs during the summer season (van Riper 1991; Atkinson *et al.* 1988), while at low latitudes, it is associated with the rainy season (Young *et al.* 1993). Thus, proliferation of vector-borne parasitic diseases is linked not only to the immunity of hosts, but also to various aspects of their ecology, such as the availability of suitable habitats for the vectors (*e.g.*, Arriero *et al.* 2008; Arriero 2009; Sehgal 2010).

However, relatively little is known about the habitat preferences of the dipteran vectors that transmit avian blood parasites. It is certain that mosquitoes (*Culicidae*) require standing water to reproduce, which increases the probability of *Plasmodium* infections in the vicinity of lakes and ponds (Kettle 1995; Ishtiaq *et al.* 2008; Njabo *et al.* 2009; Krams *et al.* 2010, 2012a,

b), and slow rivers (Wood *et al.* 2007). Biting midges (*Ceratopogonidae*) are found in fens, bogs, marshes, compost, mud and stream margins (Hendry 1989). Blackflies (*Simuliidae*) are found wherever there is permanent or semi-permanent running water, which is required for development during larval and pupal stages. Thus, the majority of vectors of bird blood parasites require wetlands to reproduce. Although this may increase the prevalence of blood parasites in some birds living near lakes, streams and bogs (*e.g.*, Wood *et al.* 2007; Krams *et al.* 2010), the associations between parasite prevalence and habitat type of their hosts are not yet well understood. Moreover, a negative relationship between the distance from water bodies and the intensity and prevalence of avian haemosporidian infections might suggest ecological traps for the birds that attempt to breed in the vicinity of water bodies.

1.5. Aims of the thesis

The main aim of the thesis is to test whether ecological traps of bird populations are more widespread than previously considered and whether these traps can arise, because of nature protection-related activities by humans, and whether the areas around forest lakes and streams, beautiful land with a high biodiversity level, can decrease offspring survival of breeding birds.

Putting up nest boxes in the forest patches affected by insect outbreaks may attract cavity-nesting birds to ecological traps. The first goal of this thesis (**I**) was to test whether great tits breeding in Scots pine (*Pinus sylvestris* Linnaeus 1753) forests heavily damaged by outbreaking of the great web-spinning pine-sawfly (*Acantholyda posticalis* Matsumura, 1912) suffer fitness costs. Although insect larvae are the preferred food for great tit nestlings and fledglings (Rytönen & Krams 2003), the sawfly is a defoliator pest, which during its outbreaks decreases the number and biomass of other insects. Therefore, we predicted (1) similar clutch sizes between the patches damaged by web-spinning sawflies and healthy patches. We expected (2) smaller fledgling numbers, lower fledgling body mass and shorter tarsus lengths due to malnutrition in the nest boxes located in the patches damaged by sawflies. Since total larval biomass (sawfly and other insect larval biomass) can be expected to be related to the amount of available foliage, we used estimates of live tree crown volume and canopy cover as indirect measures of larval biomass (Brūmelis *et al.* 2020). We expected lower larval biomass in the areas affected by great web-spinning sawflies (**I**).

Some previous studies done on humans and other animals showed that blood parasite burden and their detrimental effect may increase near water bodies. The second goal of this thesis (**II**) was to test whether there is a positive association between proximity to the nearest

wetlands and parasite prevalence in the breeding pied flycatcher, and whether forest stands located further away from forest lakes and streams can be considered parasite-free areas. To find out the effects caused by the proximity of forest water bodies, we performed a study to test for associations between blood parasite prevalence, infection intensities, reproductive success, fledgling body mass, tarsus length and the distance to the nearest forest wetland (II).

Most studies of bird blood parasites have been conducted during the reproductive season of birds, when parasite vectors are predicted to be most abundant. However, some studies have also demonstrated high parasite prevalence outside the breeding season and even during the winter (Hauptmanová *et al.* 2002; Dunn *et al.* 2013, 2014), showing that birds may be at risk of infection in late summer and early autumn, while parasite vectors remain active (*e.g.*, Cheke *et al.* 1976; Rintamäki *et al.* 1999; Ishak *et al.* 2010; Kimura *et al.* 2010). The effects of blood parasite infections on their hosts outside the breeding season, however, have not yet been tested. The third goal of this thesis (III) was to investigate whether prevalence and infection intensity of blood parasites are related to the distance of territories of wintering mixed-species tit (*Paridae*) groups, consisting of willow tits (*Poecile montanus* Conrad von Baldenstein, 1827) and crested tits (*Lophophanes cristatus* Linnaeus, 1758), from forest lakes, streams and bogs where parasite vectors reproduce. We predicted a negative correlation between prevalence and intensity of infection and the distance of bird territories from water bodies, as it is reported in human malaria (Midega *et al.* 2012) (III). We also checked whether haemosporidian infections of parids increase their probability of being predated upon by the pygmy owl (*Glaucidium passerinum* Linnaeus, 1758), the principal predator of passerine (Passeriformes) birds in northern Europe (Kullberg 1995; Kullberg & Ekman 2000) (III).

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study sites and bird species (I, II, III)

The breeding ecology of great tits was investigated near Daugavpils, south-eastern Latvia (55.55° N, 26.34° E), where the study area covers young Scots pine stands affected by an on-going mass outbreak of the great web-spinning pine-sawfly (I).

The second (II) and third (III) study was conducted in the vicinity of Krāslava in south-eastern Latvia (56° N, 27° E). The study area covers coniferous (Pinopsida) and mixed forest plantations dominated by Scots pines (Rytönen & Krams 2003). The second study (II) area was surrounded by drainage basins of three small forest streams that consisted of cascades of small lakes, naturally occurring ponds, beaver-constructed ponds and bogs. The diverse system of forest water bodies provided suitable habitats for reproduction of all kinds of blood parasite vectors (III). Notably, the major part of the study area located away from forest water bodies (II) was covered by a markedly homogeneous coniferous habitat dominated by Scots pine, while forests near water bodies contained much higher tree species biodiversity consisting of Scots pine, grey alder (*Alnus incana* Moench, 1794), black alder (*Alnus glutinosa* Gaertner, 1791), Norway spruce (*Picea abies* Karsten, 1881), silver birch (*Betula pendula* Roth, 1788), bird cherry (*Prunus padus* Linnaeus, 1753), European hazel (*Corylus avellana* Karsten, 1881), English oak (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) and common juniper (*Juniperus communis* Linnaeus, 1753) (Rytönen & Krams 2003; Brūmelis *et al.* 2020). The higher tree diversity within 40–60 m zones around forest lakes, streams and beaver-constructed ponds is generally caused by mesic soil conditions and lack of forestry measures, such as clear-cuts and less regular forest thinning, around the majority of water bodies in the Joint Stock Company (JSC) “Latvia’s State Forests” managed pine stands and private forests. The third study (III) was done at the same area, but it covered a larger territory (c. 10 km²) containing forest lakes, bogs, small streams and one large river with a number of bays suitable for mosquito reproduction. As in study II, the majority of the area was dry pine forest on sandy soil with nearly no understory and did not contain any ditches or temporary water pools.

The studies I and II were carried out during the reproductive season of great tits and pied flycatchers, while the study III was performed outside the breeding season of willow tits and crested tits.

Pied flycatchers are small (10-18 g) insectivorous cavity-nesting passerine birds (Lundberg & Alatalo 1992). This species reproduces in Europe and spends the winter season in western Africa. Pied flycatchers are among the most common bird species in Europe during

the summer season, which prefers to nest in artificial nest boxes. By installing nest boxes, this bird can be attracted to almost any type of woods, parks, gardens.

Great tits are small passerine birds that belong to the family *Paridae*. These birds are common and widespread throughout Europe, Central and Northern Asia, the Middle East and North Africa. They live in any kind of woodland, parkland and are common in populated areas. Great tits live in Latvia throughout the year. This species occupies natural cavities and artificial nest boxes. Great tits are mostly insectivorous in summer, while they can eat any kind of food outside the breeding season and especially in winter. The population of pied flycatchers and great tits at Krāslava has been studied as part of a long-term project of the ecology of cavity-nesting birds carried out since the mid-1980s (Rytönen & Krams 2003; Ruuskanen *et al.* 2011; Samplonius *et al.* 2018). The pied flycatcher and the great tit are one of the most intensely studied bird species in the world.

2.2. Outbreak of the great web-spinning pine-sawfly (I)

The outbreak of the great web-spinning pine-sawfly was last observed in summer 2013. This is the second observed outbreak of this pest in Latvia. The previous outbreak was observed some 40 km eastwards during 1966–1982. Prolonged outbreaks are typical for great web-spinning sawflies. Years of intensive flight are followed by years when the majority of larvae fall in diapause. Consequently, years with heavy tree defoliation are followed by years when trees are able to partly recover their foliage. This study was conducted in 2019 when flight activity was low and the larvae of great web-spinning sawflies were hardly available as a food resource for birds in the spring–summer period.

Great web-spinning sawfly adults emerge from the soil and females lay eggs on needles of Scots pine in June (Voolma *et al.* 2016). Sawfly larvae consume the needles of pines and feed on the needle substrate until the beginning of August. At the fourth larval instar stage the larvae move to the soil where they stay for two to five years before they emerge after a short (8 – 10 days) pupation (Ghimire *et al.* 2013). The highly variable larval stage makes outbreaks of great web-spinning sawflies unpredictable (Ghimire *et al.* 2013). Importantly, patches damaged by a web-spinning sawfly outbreak are easy to distinguish from healthy patches, because in the damaged areas pines are strikingly defoliated (Brūmelis *et al.* 2020).

2.3. Nest box arrangement to study effects caused by phytophagous great web-spinning pine-sawfly (I)

Breeding success, fledgling number, fledgling body mass and tarsus length of great tit nestlings were recorded in two contrasting types of forest patches - the pine forest damaged by web-spinning sawflies and a nearby healthy pine forest. We chose six areas in the affected pine forest and five areas in the nearby healthy forest. We put up 12 nest boxes in each of these patches (72 nest boxes in the affected forest and 60 nest boxes in the healthy forest). Out of 132 nest boxes, great tits occupied 34 nest boxes in the damaged forest and 31 nest boxes in the healthy forest (65 nest boxes in total). Great tit offspring successfully fledged in 59 nest boxes (30 nest boxes in the damaged areas and 29 nest boxes in the healthy areas). The total area of the damaged forest was c. 120 ha. The total size of studied patches with nest boxes was c. 3.8 ha. The distance between study patches (each containing 12 nest boxes) was at least 480 m. To avoid competition, the distance between neighbouring boxes was c. 50 m in each of the 11 study patches. The nest boxes were checked regularly to record basic breeding parameters, such as the number of eggs and the number of fledglings, which is an indication of breeding success. To assess offspring quality, all nestlings were weighed with a Pesola spring balance to a precision of 0.1 g and their tarsi were measured with sliding callipers to the nearest 0.1 mm on day 15 post hatch. The internal size of the nest boxes was $0.13 \times 0.13 \times 0.25$ m and the diameter of the entrance was 0.036 m.

2.4. Food resources of breeding birds (I)

We estimated the amount of food resources available in each forest patch by using the frassfall method (Rytkönen & Krams 2003). Frass production by larvae was measured using plastic funnels (diameter 35 cm) with a paper coffee filter (size 1×4) attached to each funnel. The filter lets rainwater go through, but frass produced by herbivory larvae is retained inside the filter. We used three funnels in each study patch ($n = 33$). The funnels were attached to trunks of randomly chosen pines, and the distance between the funnels was c. 60 m. As soon as the first nestlings in the patch reached the age of 7 days, the funnels were placed for a period of 4 days. The filters with the frass were preserved in a freezer. The frass production was determined by counting the frass items in each filter, and the average diameter of the frass items was determined by measuring randomly sampled frass items in each filter with an ocular micrometre. We estimated larval biomass from frass dry mass by using an allometric relationship between frass diameter and frass dry mass (Rytkönen & Orell 2001), and the

equation by Tinbergen and Dietz (1994). As we could not discriminate between frass produced by larvae of other insects - autumnal moths (*Epirrita autumnata* Borkhausen, 1794) and sawflies (Zandt 1994), this research provided an estimation of the total food resources available in each forest patch.

2.5. Tree canopy in the patches of sawfly outbreak and in the unaffected patches (I)

We studied how the condition of forest patches affects breeding parameters of great tits. We distinguished between healthy (< 25 % foliage loss), damaged (25–75 % foliage loss) and dead trees (< 25 % foliage remaining) (Brūmelis *et al.* 2020). We measured the following three condition parameters: (1) total canopy cover of pines (%), (2) the relative number of dead and dying trees with 75–100 % loss of needles due to web-spinning sawfly damage (%) and (3) the total tree crown volume ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$). The relative number (%) of dead trees reflects the rate of damage done by a pest. High amounts of leaf (needle) damage eventually led to the death of a tree. The total volume of tree crowns in the patch is important, because it reflects the total amount of substrate that insectivorous birds can use to collect their food.

In each plot, diameter (DBH - diameter at breast height) of all trees at a height of 1.3 m was measured. In addition, measurement of tree crown parameters (height to top and base of the live tree crown, and width of the tree crown in two perpendicular directions) were made in each plot for 2 – 4 trees with different size and extent of damage. A Haglof VL5 vertex was used to measure height to top and base (lowest living branch) of the live tree crown. The GRS densitometer was used to precisely locate the edge of the crown for width measurements. Tree crown measurements were made for 76 healthy and 16 damaged (more than 25 % of needles lost) pine trees. Tree crown volume was estimated as an ellipsoid, as suggested for practical purposes for Scots pine (Rautiainen *et al.* 2008). The allometric relationship between stem diameter and crown volume for sampled trees for crown parameters was used to estimate volume for all trees in plots using an exponential regression model, separately for healthy [volume = $10.529588 * \text{EXP}(0.068715 * \text{DBH})$] and damaged [volume = $3.85498 * \text{EXP}(0.09189 * \text{DBH})$] trees. The exponential model was found to best explain the relationship between DBH and crown volume ($R^2 = 0.525$ and $R^2 = 0.605$ for healthy and damaged trees, respectively), and was superior or similar to a linear and power relationship, respectively. For the calculations, we also included data from 82 pine trees measured in this study area (Brūmelis *et al.* 2020). The total tree crown volume per hectare in the stands was then estimated.

2.6. Nest box arrangement to study bird blood parasite abundance in relation to the distance to forest water bodies in the breeding season (II)

Pied flycatcher nest boxes were mounted on pine trunks at a height of 1.5 m. We kept the entrance of all nest boxes closed until the end of April when the first migrating pied flycatchers arrived. This prevented the nest boxes from being occupied by great tits, a competing cavity-nesting species. The nest boxes were arranged in lines, with adjacent nest boxes being set 95–105 m apart. We had seven lines of nest boxes, each consisting of 10 nests. However, not all nest boxes in all lines had been occupied by pied flycatchers. On average, birds occupied 8 nest boxes in each line. In total, the flycatchers occupied 50 nest boxes. The first nest box in a line was placed within a 20–30 m distance from a forest lake or small stream in a mixed pine/spruce/birch forest with a tall shrub layer. The most distant nest box of the line was located approximately 1 km away from the nearest water body in a pine-dominated forest with a sparse shrub layer. Nest boxes were checked to record basic breeding parameters such as clutch size, brood size and the number of fledglings, which reflected reproductive success. No nests were depredated by the European pine marten (*Martes martes* Linnaeus, 1758) or other predators, and none were deserted due to our study activities. All but two adult pied flycatchers were young (the first calendar-year vs. the second calendar-year and older) individuals and, therefore, the age did not affect the results. The age of pied flycatchers was determined based on the shape and cover of the outer wing covert feathers (Ojanen 1987; Lundberg & Alatalo 1992).

2.7. Investigation of blood parasites in the blood of members of mixed-species tit groups in relation to the distance to nearest forest water bodies during wintering season (III)

The data were obtained from 20 mixed-species flocks containing 4–5 crested tits (mean number of individuals 4.30 ± 0.44 , mean \pm standard deviation (SD); 86 individuals in total) and 4–6 willow tits (mean number of individuals 4.10 ± 0.49 , mean \pm SD; 82 individuals in total). The birds were trapped by mist nets at temporary feeders baited with sunflower seeds. All flock members were captured in September. Willow tits and crested tits were sexed and aged (as adult or juvenile). The shape of the rectrices of willow and crested tits (Laaksonen & Lehikoinen 1976), and the colour of the iris of crested tits (Bardin 1979; Lens & Dhondt 1992) were used to determine age. Sexual dimorphism in wing and tarsus length were used to sex

individuals (Koivula & Orell 1988). Each bird was banded with metal and individual plastic bands. Each mixed-species flock was followed for 18–24 h within 5–6 days to detect its boundaries using a Magellan GPS receiver (MiTAC Digital Corporation, Santa Clara, CA, USA). An observer recorded the flock's coordinates every five minutes, while following adult willow and crested tits. We determined the distance between the flock and the nearest water-body as the distance between the edge of the bog (all of the lakes were surrounded by bogs), stream or river, and the closest point of the territory to the water-body visited by flock members. The distances were measured on a digital map.

2.8. Bird survival in winter in relation to their infection status (III)

We estimated the winter survival of birds in the beginning of February. The birds that disappeared from the flocks, but were found again as members of adjacent flocks or as breeding birds in spring, were included in the analysis as survivors. We estimated the predation rate of willow tits and crested tits by counting the number of individuals in food caches of pygmy owls, while checking nest boxes between October and January. We assume that all other birds not found were dead.

2.9. Blood parasite detection and identification (II, III)

At capture, blood samples (150 μ L) were taken from the tarsal vein. For identification of blood parasites and leucocytes, a drop of blood was smeared on two to three individually marked microscope slides, air-dried, fixed in absolute methanol (CH₃OH) and stained with Giemsa stain (Bennett 1970; Valkiūnas 2004). Smears were screened with a light microscope under oil immersion at 1,000 \times magnification for *Haemoproteus* and *Plasmodium*, and at 500 \times magnification for *Leucocytozoon*, *Trypanosoma* and *Microfilaria* detection. Parasites were enumerated from 100 fields by moving the slide to areas where blood cells formed a monolayer for *Leucocytozoon*, and from more than 250 fields for *Haemoproteus* and *Plasmodium*. Individuals were classified as infected when smears were positive for at least one haemoparasite taxon. The intensity of infection was estimated as the number of parasite gametocytes per 10,000 erythrocytes (Valkiūnas 2004).

2.10. Estimation of blood parasite vector numbers in the nest boxes of pied flycatchers (II)

To check for relationships between the number of blood-sucking insects within nest boxes and the distance to the nearest water body, we attached sticky traps to the nest boxes' ceilings. We had between three and six nest boxes occupied by pied flycatchers at distances of 100, 250, 400, 550, 700, 850 and 1000 m away from the nearest water body. Each trap was constructed as a square (14×14 cm) of thick paper covered by a layer of non-hardening epoxide resin (Krams *et al.* 2013). The trap was attached to the ceiling of the nest box using pins. We prevented adult flycatchers from sticking themselves to the sticky surface of epoxide resin by attaching a wire mesh (mesh size 1×1 cm) 1 cm above the trap, which did not constrain insects' movements. We removed all of the bloodsucking insects trapped daily, identified and counted them, and estimated the relative number of trapped bloodsucking insects per day.

3. RESULTS

3.1. Larval biomass in damaged and healthy forest patches (I)

The overall biomass of canopy-dwelling insect larvae during the nestling period of great tits was significantly negatively associated with sawfly damage. Larval biomass in the canopy increased from the damaged forest patches to the healthy forest patches: the biomass was higher in patches with greater canopy volume ($r_s = 0.882$, $P = 0.001$; Fig. 1A), it increased in patches with greater total pine canopy cover ($r_s = 0.945$, $P < 0.001$; Fig. 1B), while the biomass decreased in patches with a high number of dead trees ($r_s = -0.934$, $P < 0.001$; Fig. 1C).

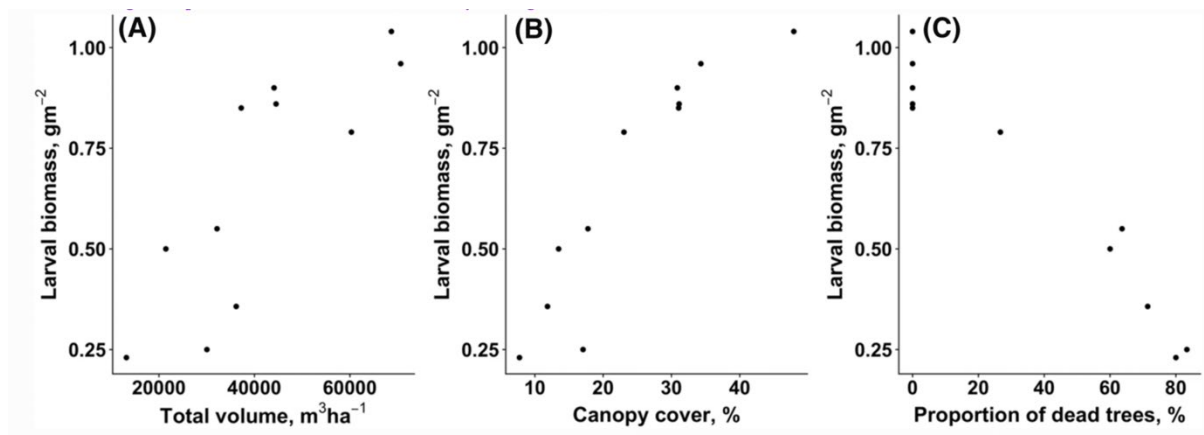


Figure 1. Correlations between larval biomass and total canopy volume (A), total pine canopy cover (B), and rate of dead trees (C).

3.2. Fitness parameters: clutch size, number of clutches, fledgling number, fledgling size and body mass (I)

Clutch size did not depend on the total pine canopy cover (slope estimate: -0.0001 , 95 % credibility interval (CI): $(-0.007, 0.007)$, $P = 1.00$, Fig. 2A), the proportion of dead trees (estimate: -0.000 , CI: $(-0.002, 0.002)$, $P = 0.984$, Fig. 2B), nor on total canopy volume (estimate: -0.004 , CI: $(-0.087, 0.078)$, $P = 0.992$, Fig. 2C). We did not observe second clutches of great tits in the forest damaged by the outbreak of great web-spinning sawflies, while 58.6 % ($n = 17$) of the great tits had second clutches in the forest unaffected by the pest.

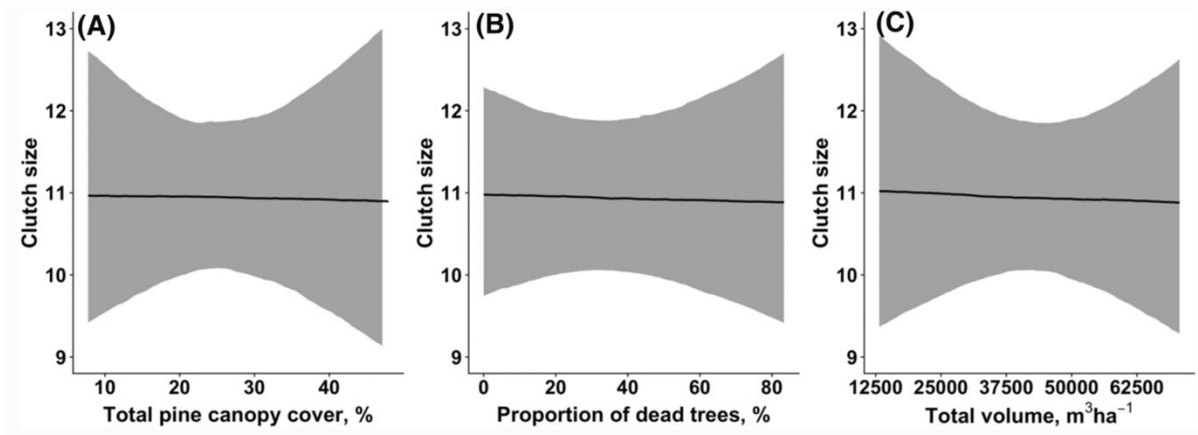


Figure 2. Associations between the clutch size of great tits and total pine canopy cover (A), rate of dead trees (B), total canopy volume (C). Solid lines show the estimated trend lines by the model and grey-shaded areas represent 95 % credibility intervals.

The number of fledglings increased with the total pine canopy cover (estimate: 0.099, CI: (0.062, 0.135), $P < 0.001$, Fig. 3A), decreased with the number of dead trees (estimate: -0.033, CI: (-0.040, -0.027), $P < 0.001$, Fig. 3B) and increased with total canopy volume (estimate: 0.973, CI: (0.371, 1.565), $P = 0.016$, Fig. 3C).

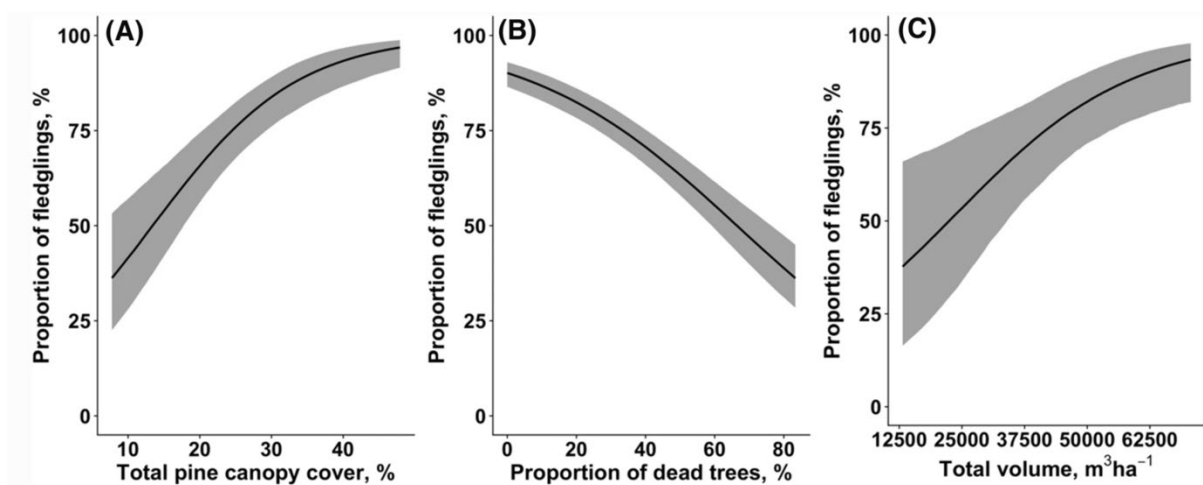


Figure 3. Associations between the proportion of fledglings per clutch and total pine canopy cover (A), rate of dead trees (B) and total canopy volume (C).

Great web-spinning sawfly outbreak negatively affected the size of fledglings. Tarsus length of fledglings increased with the total pine canopy cover (estimate: 0.011, CI: (0.001, 0.020), $P = 0.071$, Fig. 4A), declined with increased number of dead trees (estimate: -0.004, CI: (-0.007, -0.001), $P = 0.061$, Fig. 4B) and increased with total canopy volume (estimate: 0.110, CI: (0.000, 0.222), $P = 0.128$, Fig. 4C).

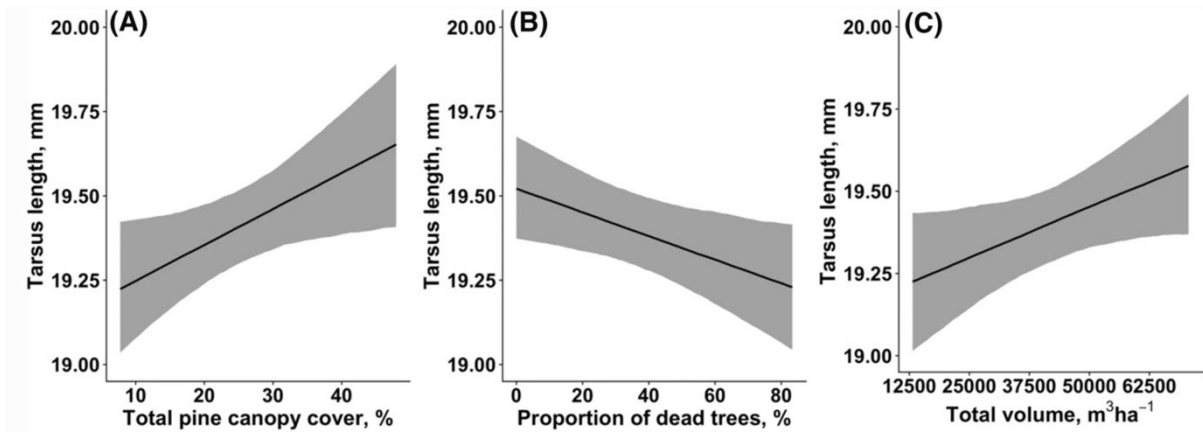


Figure 4. Associations between fledgling tarsus length and total pine canopy cover (A), rate of dead trees (B) and total canopy volume (C).

Body mass of fledglings increased with the total pine canopy cover (estimate: 0.033, CI: (0.017, 0.048), $P < 0.001$, Fig. 5A), declined with increasing number of dead trees (estimate: -0.012, CI: (-0.014, -0.010), $P < 0.001$, Fig. 5B) and non-significantly increased with the total canopy volume (estimate: 0.289, CI: (0.006, 0.567), $P = 0.084$, Fig. 5C).

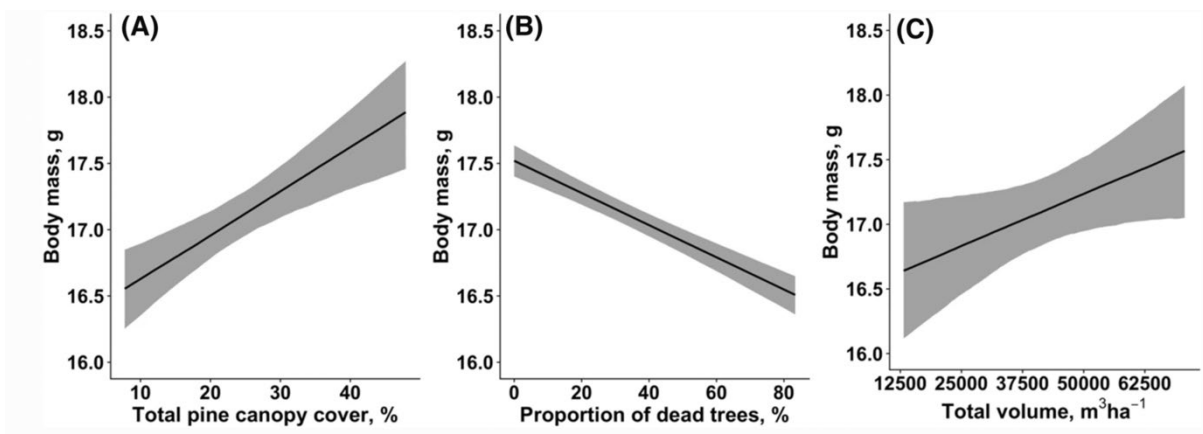


Figure 5. Associations between fledgling body mass and total pine canopy cover (A), rate of dead trees (B) and total canopy volume (C).

3.3. Parasite abundance (prevalence, parasitemia) in relation to the distance to forest water bodies in breeding pied flycatchers (II)

Haemoproteus

Significant differences in *Haemoproteus* prevalence between sexes and within each sex at the beginning of the breeding season, the end of the season or across the season were not found (Fig. 6A). *Haemoproteus* prevalence significantly differed only between females at the beginning of the season and males at the end of the season (difference estimate: -5.55, CI: (-11.71, -0.03); Fig. 6A), suggesting a rise in *Haemoproteus* prevalence in males from the beginning to the end of the breeding season. Importantly, *Haemoproteus* prevalence significantly decreased as distance from the nearest water body increased at the end of the breeding season (slope difference estimate: -4.44, CI: (-9.34, -1.10); Fig. 6B), but had no significant effect at the beginning of the season (estimate: -3.23, CI: (-7.59, 0.15); Fig. 6B). Distance and sex interaction had no significant effect on *Haemoproteus* prevalence (estimate: 3.33, CI: (-1.35, 8.45)).

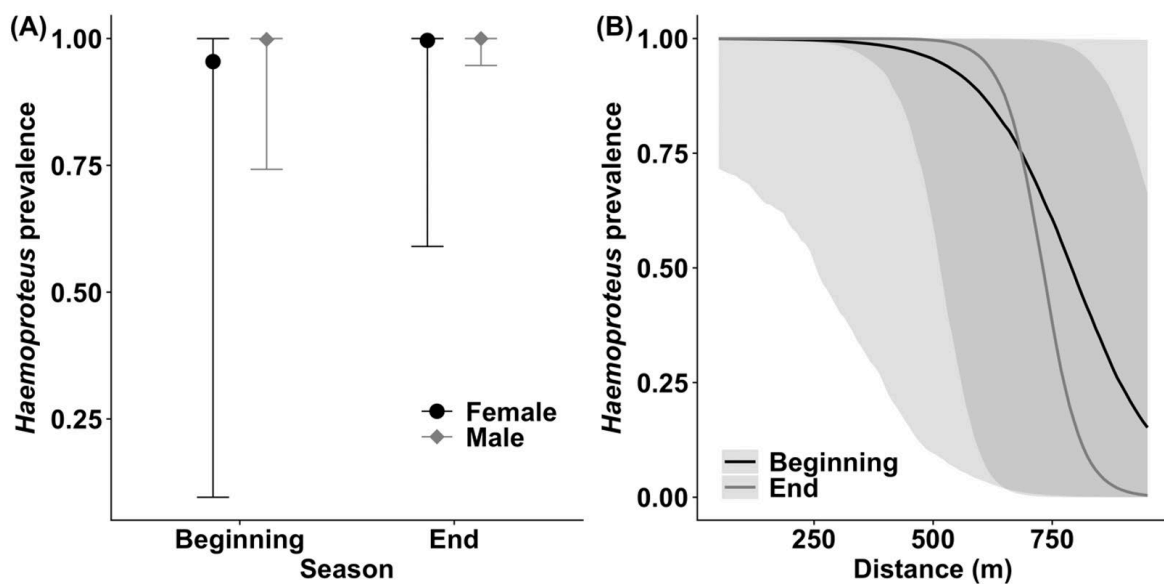


Figure 6. (A) *Haemoproteus* prevalence in the blood of male and female pied flycatchers at the beginning and the end of the breeding season. Error bars represent 95 % credibility intervals. (B) The association between the distance from the nearest water bodies and *Haemoproteus* prevalence at the beginning and end of the breeding season. Solid lines show the estimated trend lines by the model and grey-shaded areas represent 95 % credibility intervals.

Haemoproteus parasitemia did not differ between the sexes (estimate: 0.53, CI: (-0.16, 1.25), Fig. 7A). *Haemoproteus* parasitemia significantly increased during the breeding season in both sexes (estimates from -2.686 to -0.918; Fig. 7A). The distance to the nearest water body had a significant negative effect on *Haemoproteus* parasitemia; it differed between seasons, being more distance-dependent at the end of the breeding season (estimate: -0.80, CI: (-0.90, -0.69); Fig. 7B).

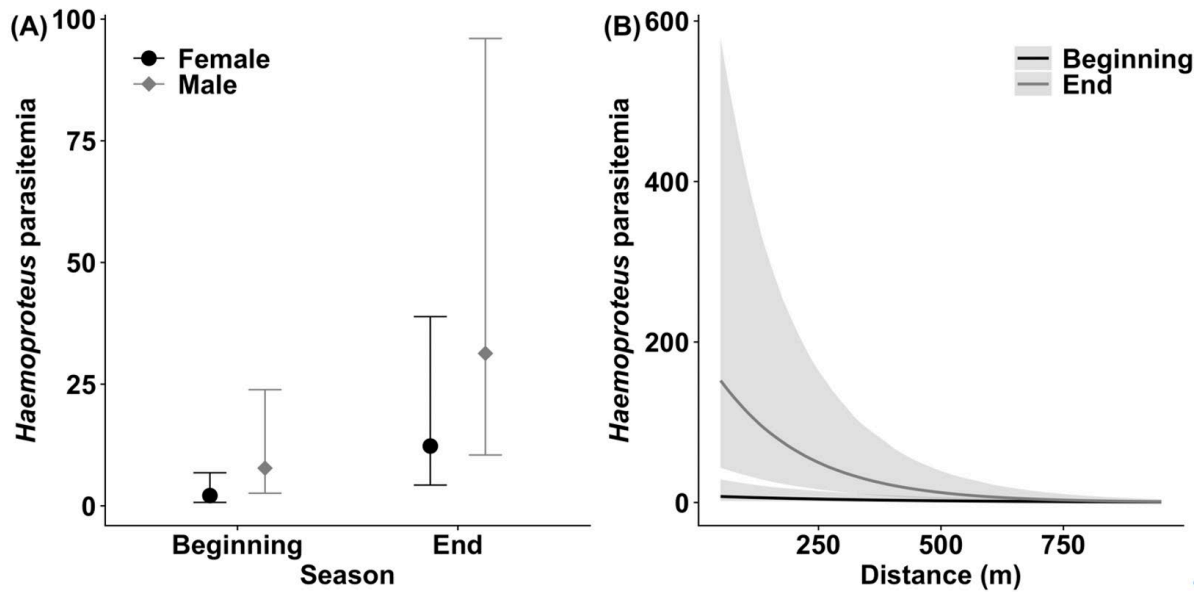


Figure 7. *Haemoproteus* parasitemia in male and female pied flycatchers at the beginning and the end of the breeding season. Error bars represent 95 % credibility intervals. (B) The relationship between the *Haemoproteus* parasitemia and the distance to the nearest water bodies at the beginning and the end of the breeding season. Solid lines show the estimated trend lines by the model and grey-shaded areas represent 95 % credibility intervals.

Plasmodium

Plasmodium infection prevalence significantly increased from the beginning of the breeding season until its end in female (estimate: -7.22, CI: (-12.38, -2.94); Fig. 8A) and male flycatchers (estimate: -5.96, CI: (-13.08, -1.61); Fig. 8A). The distance to the nearest water body had a significant effect (estimate: -3.37, CI: (-7.29, -0.49)) on *Plasmodium* prevalence at the end of the breeding season (Fig. 8B). Interaction between the distance to the nearest water body and sex had no significant effect on *Plasmodium* prevalence (estimate: 1.14, CI: (-2.31, 4.76)).

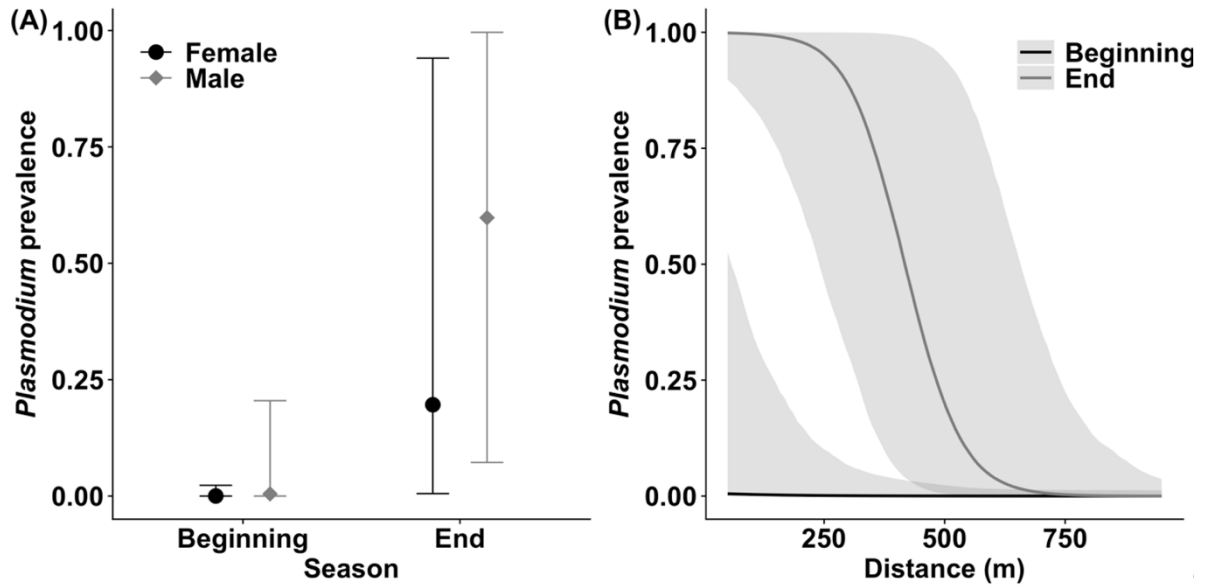


Figure 8. (A) *Plasmodium* prevalence in the blood of male and female pied flycatchers at the beginning and the end of the breeding season. Error bars represent 95 % credibility intervals. (B) The relationship between the distance from the nearest water bodies and *Plasmodium* prevalence at the beginning and end of the breeding season. Solid lines show the estimated trend lines by the model and grey-shaded areas represent 95 % credibility intervals.

Plasmodium parasitemia significantly increased from the beginning to the end of the breeding season in female and male pied flycatchers (estimate: -2.85, CI: (-4.14, -1.72); Fig. 9A). *Plasmodium* parasitemia was not related to the distance to the nearest water body (estimate: 1.51, CI: (-3.27, 0.07); Fig. 9B), nor to the interaction between the distance and the season (estimate: -1.20, CI: (-2.50, 0.12)), or sex (estimate: 0.85, CI: (-0.48, 2.33)).

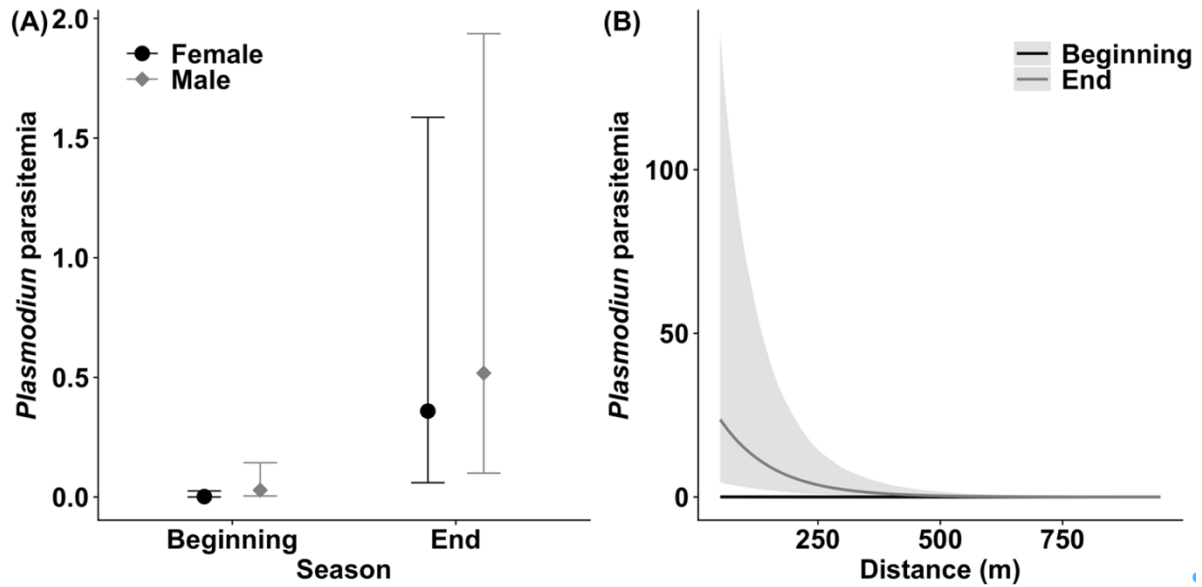


Figure 9. (A) *Plasmodium* parasitemia in male and female pied flycatchers at the beginning and end of the breeding season. Error bars represent 95 % credibility intervals. (B) The relationship between *Plasmodium* parasitemia and the distance to the nearest water bodies at the beginning and end of the breeding season. Solid lines show the estimated trend lines by the model and grey-shaded areas represent 95 % credibility intervals.

3.4. Parasite vector abundance (II)

In total, during 7 days, we trapped 1130 blood-sucking insects (524 biting midges, 575 mosquitoes and 31 blackflies) that entered 32 nest boxes inhabited by pied flycatchers. We found a significant negative correlation between the number of parasite vectors and the distance to the nearest water body (Spearman's $r = -0.886$, $n = 32$, $P < 0.0001$, Fig. 10).

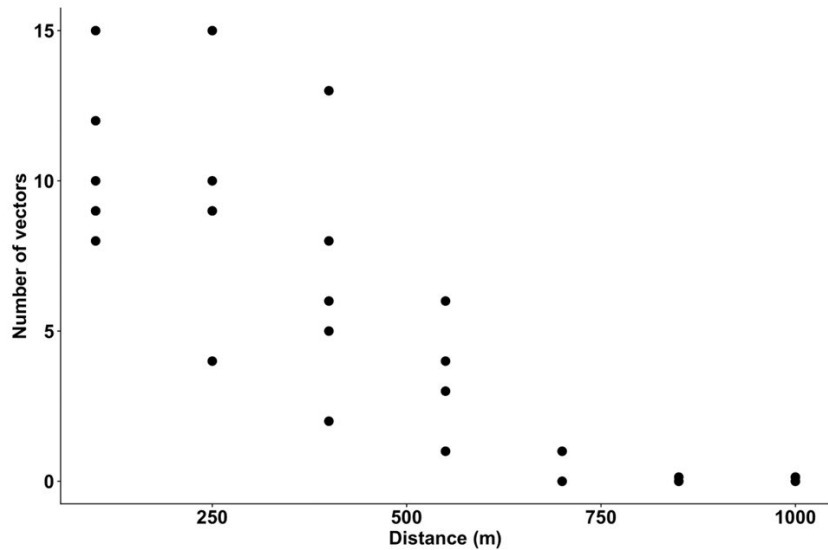


Figure 10. The relationship between the distance to the nearest forest water body and the number of parasite vectors trapped in nest boxes of pied flycatchers.

3.5. Fitness parameters of pied flycatchers (II)

The distance to the nearest water body did not affect clutch size (estimate: 0.02, CI: (-0.09, 0.12), Fig. 11A), while the distance had a positive effect on the fledgling number (estimate: 0.13, CI: (0.02, 0.25), Fig. 11B). Non-linear effects were observed for the distance to the nearest water body on fledgling body mass (estimate: 7.21, CI: (3.76, 12.39), Fig. 11C) and fledgling tarsus length (estimate: 0.22, CI: (0.07, 0.55), Fig. 11D), but non-significant effect on body condition estimated as residuals from the linear regression of body mass on tarsus length (estimate: 0.11, CI: (-0.43, 0.88)). The distance to the nearest water body was not related to adult bird body mass at the beginning of the breeding season (slope estimate: 0.01, CI: (-0.04, 0.05)). At the end of the breeding season the distance had a positive effect on adult body mass (slope difference estimate: 0.26 (0.21, 0.32)).

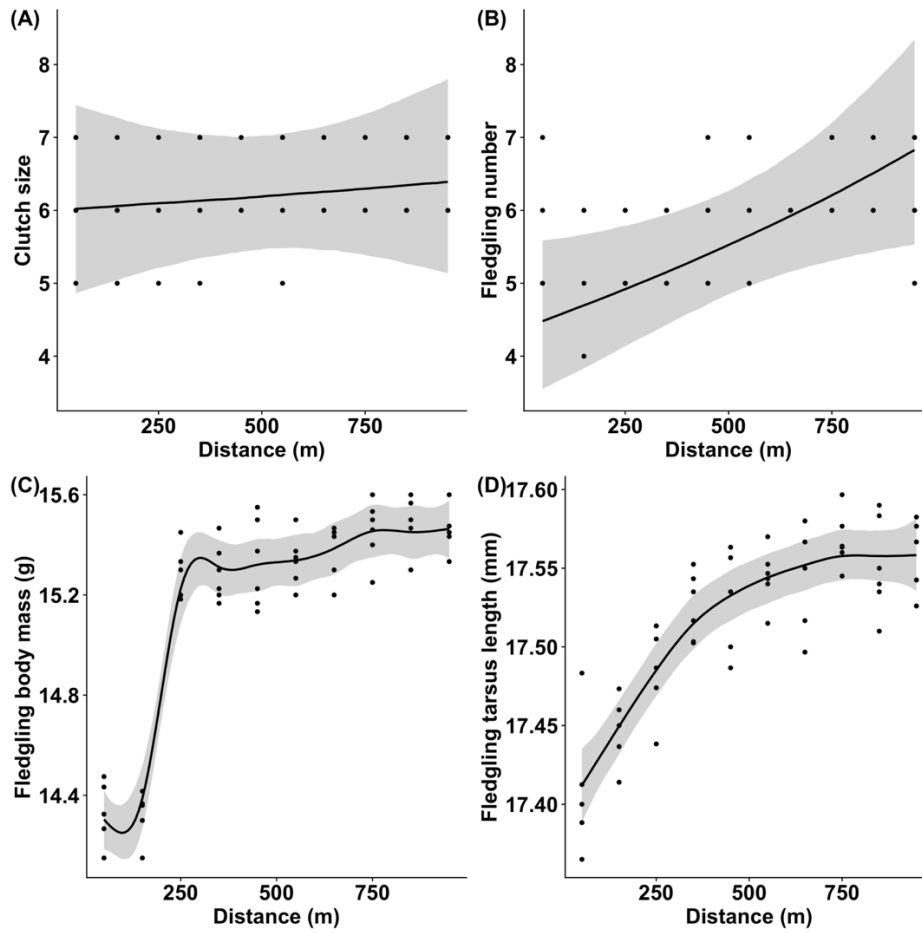


Figure 11. The relationships between the distance to the nearest forest water bodies and clutch size (A), fledgling number (B), fledgling body mass (C) and fledgling tarsus length of pied flycatchers (D). Solid lines show the estimated trend lines by the model and grey-shaded areas represent 95 % credibility intervals.

3.6. Parasite prevalence and parasitemia in members of wintering mixed-species groups of willow tits and crested tits (III)

Crested tits were infected only by *Haemoproteus majoris* (Laveran, 1902), while willow tits were infected with *Haemoproteus majoris* and *Plasmodium circumflexum* (Kikuth, 1931). *Leucocytozoon*, *Trypanosoma* and *Microfilaria* parasites were not found. The parasitemias of crested tits infected by *Haemoproteus* (1.57 ± 4.24 gametocytes/10,000 erythrocytes) and willow tits infected by *Haemoproteus* (1.19 ± 2.80 gametocytes/10,000 erythrocytes), and *Plasmodium* (0.35 ± 0.72 gametocytes/10,000 erythrocytes) were identified as being low. Both bird species did not differ statistically in *Haemoproteus* parasitemias (one-way ANOVA, $F_{1,162} = 0.47$, $P = 0.50$). In crested tits, *Haemoproteus* parasitemia did not vary significantly with distance from water bodies (one-way ANOVA, $F_{19,66} = 0.88$, $P = 0.61$). In willow tits, we also

did not find any significant variation of *Haemoproteus* parasitemia (one-way ANOVA, $F_{19,63} = 1.23$, $P = 0.27$), while we found a significant variation in *Plasmodium* parasitemia (one-way ANOVA, $F_{19,63} = 4.07$, $P < 0.0001$) with distance from water bodies.

Prevalence of infected individuals with *Haemoproteus* within each bird group in crested tits varied from 0 to 50 % (18.75 ± 19.25 %) and from 0 to 100 % in willow tits (32.50 ± 38.41 %). The prevalence of *Haemoproteus* significantly differed between crested tits (15 infected and 71 non-infected, prevalence 17.44 %) and willow tits (26 infected and 56 non-infected, prevalence 31.71 %; Fisher's exact test, $P = 0.047$). The proportion of individuals infected with *Plasmodium* varied between 0 and 100 % (23.75 ± 35.80 %) in willow tit flocks. *Plasmodium* prevalence of willow tits (19 infected and 63 non-infected, prevalence 23.17 %) and crested tits (all 86 non-infected and 0 infected, prevalence 0 %) differed significantly as no *Plasmodium* infection was detected in crested tits (Fisher's exact test, $P = 0$). *Haemoproteus* and *Plasmodium* prevalence did not differ between adult (13 infected and 27 non-infected) and young willow tits (13 infected and 29 noninfected; Fisher's exact test, $P = 1$). Fifteen willow tits had mixed infections of *Haemoproteus* and *Plasmodium*.

Binary logistic regression (Nagelkerke's $R^2 = 0.272$, $P = 0.001$) revealed that proximity to water bodies increased the prevalence of *Haemoproteus* in crested tits ($b = -0.005$, $P = 0.002$, Fig. 12), while age ($b = 0.27$, $P = 0.62$), sex ($b = -0.48$, $P = 0.39$), tarsus length ($b = 0.07$, $P = 0.67$), wing length ($b = 0.052$, $P = 0.71$) and body mass ($b = 0.09$, $P = 0.49$) did not affect the prevalence of *Haemoproteus*.

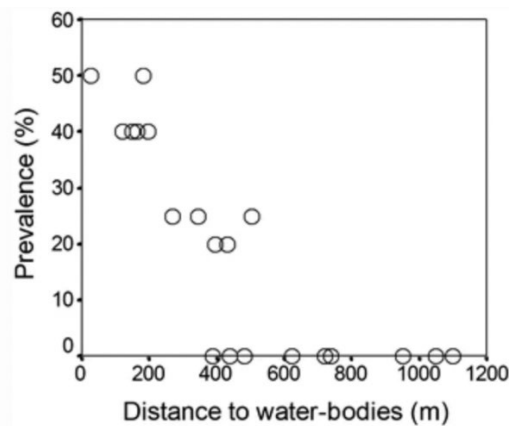


Figure 12. Relationship between distance to the nearest water bodies and prevalence of *Haemoproteus* in crested tits.

Binary logistic regression analysis (Nagelkerke's $R^2 = 0.543$, $P < 0.001$) showed that distance to water bodies was inversely related to *Haemoproteus* prevalence in flocks of willow tits ($b =$

-0.009, $P < 0.0001$, Fig. 13), while age ($b = 0.22$, $P = 0.64$), sex ($b = 0.30$, $P = 0.53$), tarsus length ($b = 0.01$, $P = 0.69$), wing length ($b = 0.093$, $P = 0.44$) and body mass ($b = 0.50$, $P = 0.35$) did not affect parasite infection.

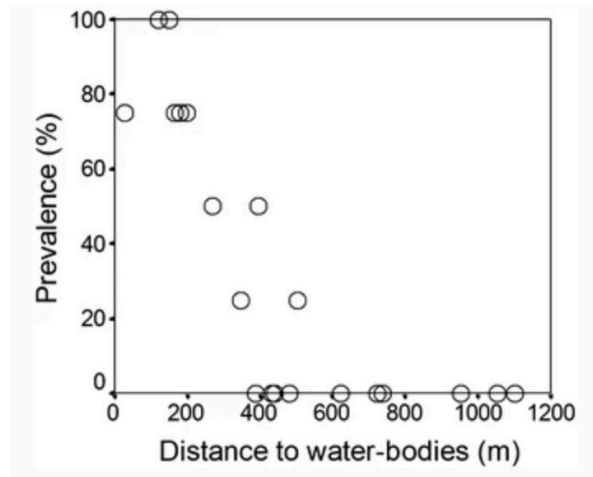


Figure 13. Relationship between distance to the nearest water bodies and prevalence of *Haemoproteus* in willow tits.

Proximity to forest lakes increased the risk of *Plasmodium* infection in willow tits ($b = -0.01$, $P < 0.0001$, Fig. 14). The age of willow tits ($b = 0.60$, $P = 0.26$), sex ($b = -0.44$, $P = 0.40$), tarsus length ($b = 0.02$, $P = 0.59$), wing length ($b = -0.044$, $P = 0.74$) and body mass ($b = 0.10$, $P = 0.52$) did not contribute to *Plasmodium* infection (Nagelkerke's $R^2 = 0.589$, $P < 0.001$).

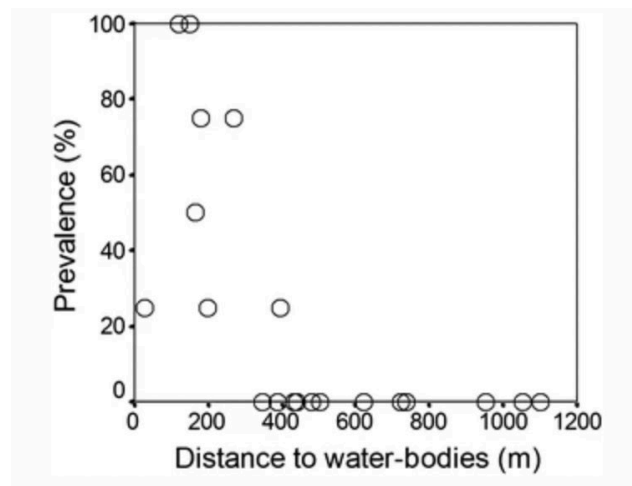


Figure 14. Relationship between distance to the nearest water bodies and prevalence of *Plasmodium* in willow tits.

3.7. Survival of wintering crested tits and willow tits in relation to distance to nearest water bodies (III)

A total of 69 out of 86 (80.23 %) crested tits and 61 out of 83 (73.49 %) willow tits survived, which did not reveal any significant differences in survival rates between willow (22 found dead or disappeared) and crested tits (17 found dead or disappeared; Fisher's exact test, $P = 0.37$).

The proportion of crested tits in flocks that survived until the next breeding season significantly correlated with the distance from the water bodies ($r = 0.74$, $n = 20$, $P < 0.0001$, Fig. 15). We found that survival of both adult crested tits ($r = 0.62$, $n = 20$, $P = 0.004$) and young individuals ($r = 0.75$, $n = 20$, $P < 0.0001$) increased away from water bodies.

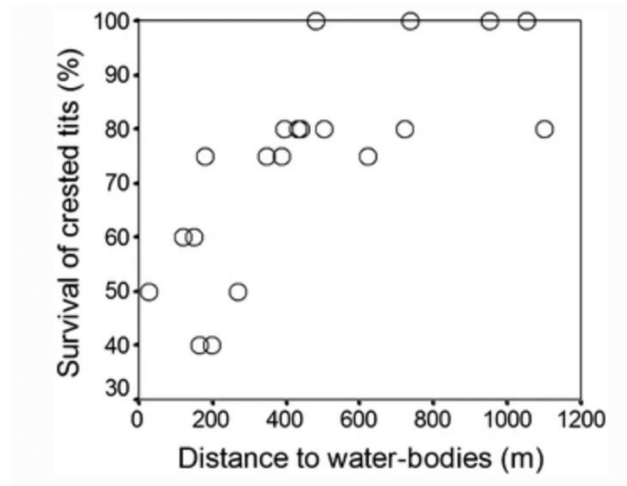


Figure 15. Correlation between distance to the nearest water bodies and overwinter survival of crested tits.

Willow tits also survived significantly better further from the lakes and bogs ($r = 0.79$, $n = 20$, $P < 0.0001$, Fig. 16). Both adult willow tits ($r = 0.58$, $n = 20$, $P = 0.008$) and young willow tits ($r = 0.83$, $n = 20$, $P < 0.0001$) survived significantly better away from the water bodies.

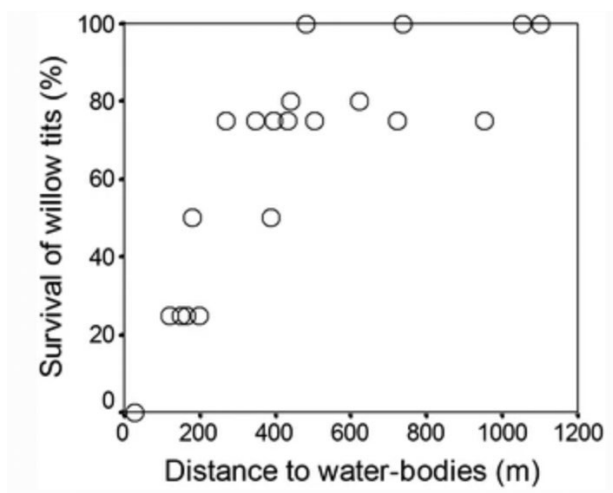


Figure 16. Correlation between distance to the nearest water bodies and overwinter survival of willow tits.

3.8. Survival association with infection status (III)

Un-infected crested tits survived (69 survived and 2 disappeared) significantly better than infected individuals (2 survived and 13 disappeared; Fisher's exact test, $P = 0.0001$). Non-infected willow tits also survived significantly better (54 survived and 2 disappeared) than willow tits infected (6 survived and 20 disappeared; Fisher's exact test, $P = 0.0001$).

3.9. Links between infection status and the predation by pygmy owls (III)

Thirty individual crested tits and willow tits were found in caches of pygmy owls. Thirteen crested tits were found cached by pygmy owls in nest boxes and all of them were infected individuals (Fisher's exact test, $P = 0.044$). Seventeen willow tits were found in caches of pygmy owls (16 infected vs. 1 un-infected; Fisher's exact test, $P = 0.022$), showing that pygmy owls mostly depredated infected willow and crested tits.

4. DISCUSSION

4.1. The synopsis of the results (I, II, III)

The results of this thesis show that ecological traps may occur not only in anthropogenically altered environments, but also in the areas affected by pest insects (I). The research done in this thesis also shows that habitats located near areas of high concentration of disease vectors can represent ecological traps, because breeding near water bodies may affect birds' condition (II), winter survival (III), predation pressure (III) and reproductive fitness (II).

4.2. Pest insect outbreaks and nest boxes as human-created ecological traps for cavity-nesting birds (I)

Study I shows that habitat quality of wild organisms can be impaired and habitats can be transformed in low-quality patches or even ecological traps caused not only by humans alone. It is shown that forests damaged by pest insects are transformed into ecological traps in such cases when artificial nest boxes are provided for the hole-nesting birds. While installing nest boxes is considered a simple and traditional way of attracting insectivorous birds to the areas of pest outbreaks (Jedlicka *et al.* 2011), leaf eating larvae of pest insects significantly reduce both, the total leaf area and even kill the trees. Since these activities reduce the total number of insects other than forest pests, this may significantly affect the total amount of food available for insectivorous birds and lower their reproductive fitness measured as fledgling numbers. Thus, the attraction of birds to forest patches occupied by outbreaking insects leads to maladaptive outcomes.

Notably, cavities are among the most important cues for habitat selection of cavity-nesting birds (Hildén 1965). Cavities and holes probably represent a super stimulus the birds cannot resist, making the impaired area attractive and raising the density of nesting birds well above the capacity the area can sustain. In this way, birds can be attracted independent of the actual number of resources available in the habitat (Mänd *et al.* 2005; Kilgas *et al.* 2007) causing malnutrition, starvation and even the death of nestlings of cavity-nesting birds. Therefore, providing surplus nest boxes to attract cavity-nesting birds to the areas of insect outbreaks can create ecological traps or sink habitats that are preferred habitats where individual fitness does not increase, or where mortality exceeds the birth rate (Kokko & Sutherland 2001; Hale *et al.* 2015).

The results of this study indicate that attracting cavity-nesting birds should be done with caution, because it may negatively impact birds' nutritional status and reproductive fitness.

These findings may have important conservation and management implications. First, although cavity-nesting birds are easy to attract to particular areas where they can be used as biological control agents to fight agricultural and forestry pests, it is important to discuss the extent to which it is ethical to lure birds to ecological traps. It is equally important to develop the theory of ecological traps, because of our limited ability to predict the formation of ecological traps, identify them when they do exist and to mitigate their impact (Robertson & Hutto 2006; Hale & Swearer 2016). However, we show that forest patches deteriorated by pest insects are easy to identify, which may help to prevent the attraction of insectivorous birds to the area of the ecological trap. Our results also raise the question of whether other human activities have the potential to turn large forest areas into ecological traps. For example, if modern forestry measures such as regular removal of understory trees and bushes from the plantations of coniferous forests reduces biomass of insects, and simultaneously erecting nest boxes for insectivorous birds increases the density of birds above naturally occurring levels, it might form ecological traps at the level of populations, environmental niches and ecosystems (Lindenmayer *et al.* 2008; Hale *et al.* 2015; Hale & Swearer 2016).

The results of this study also highlight the need to balance conservation efforts with research on habitat quality and the carrying capacity of ecosystems. For example, ecological traps may ruin an investment in the conservation of a species if the area contains too many competitors (*e.g.*, in high biodiversity spots) or its future quality is compromised. Ecological traps, such as low-quality forests may also decrease landscape connectivity even if these traps result in minor immediate fitness consequences (Sánchez-Mercado *et al.* 2014; Hale *et al.* 2015). Low genetic heterogeneity of organisms in these areas can further decrease their fitness and reduce the success of conservation measures (Prunier *et al.* 2017).

4.3. Forest water bodies as causes of ecological traps during the breeding season (II)

Overall, our results show that the forests near water bodies constitute an ecological trap for the birds that attempt to breed in the floristically diverse tree stands around lakes, streams and bogs. The birds may prefer these habitats, because of nest box availability, the higher diversity of trees and the higher numbers of land snails and arthropods (Jokimäki *et al.* 1998), while not being able to estimate the risks associated with blood parasite vectors that reproduce in the nearby water bodies. The higher numbers of parasite vectors and higher incidence of infections can lead to fledgling malnutrition, lower survival and low recruitment rate, suggesting the role

of haemosporidian parasites and stress in determining the habitat quality of breeding birds (Illera *et al.* 2017; Muriel *et al.* 2021; Pigeault *et al.* 2023).

This study shows associations between the infection status of individual birds, their condition (body mass) at the end of the breeding season and their fitness parameters estimated with fledgling number, fledgling body mass and tarsus length. Although infection status at the beginning of the reproductive season and distance from water bodies did not affect clutch size in pied flycatchers (Dale *et al.* 1996), the fitness of the birds was found to be significantly lower close to forest water bodies such as lakes and bogs. Pied flycatchers breeding in the vicinity of forest water bodies had fewer and smaller fledglings. Importantly, body mass and body size are reliable predictors of fledgling postnatal survival, because these physical traits are beneficial when escaping predators (Magrath 1991; Marzal *et al.* 2005). It has been known that *Haemoproteus* and *Plasmodium* parasites cause various adverse physiological and growth effects on their hosts (Marzal *et al.* 2005; Ishtiaq *et al.* 2008). Wild animals show sickness behaviours, which make them more exposed to predation risk, and they are less efficient in finding food during acute stages of haemosporidian infection (Krams *et al.* 2013; Gutiérrez-López *et al.* 2015). The results of this study suggest that the infection status of females and males, and their abilities to provide parental care are significantly associated, as shown by the number of fledglings and fledgling physical traits.

Importantly, we found that proximity to forest water bodies significantly increased only *Haemoproteus* parasitemia, whereas the intensity of *Plasmodium* infection was not significantly linked with the distance to the nearest water body. Evidence suggests that average dispersal distances of mosquitos exceed three km, and their flight range is larger than that of biting midges (Elbers *et al.* 2015), which may explain the results of this study. However, flight distances of blood-sucking insects exhibit large variation and depend on wind direction, wind strength, day and night temperatures, local topography, illumination, humidity, season and their interactions (Carter *et al.* 2000; Thomas *et al.* 2013; Elbers *et al.* 2015; Kluiters *et al.* 2015; Brand *et al.* 2017), suggesting that more research is needed to elucidate key environmental determinants of vector flights and local distribution.

Although some flycatchers were infected already before their arrival to their breeding grounds (Wiersch *et al.* 2007; Dubiec *et al.* 2018; Jones *et al.* 2018), this study showed that *Haemoproteus* prevalence, *Haemoproteus* parasitemia, *Plasmodium* prevalence and *Plasmodium* parasitemia significantly increased during the breeding season. This shows that *Haemoproteus* and *Plasmodium* parasites mostly infected the breeding pied flycatchers during the current reproductive season.

We did not estimate the amount of food resources available to the birds in this study. However, our previous studies showed that tree diversity affects food resource availability to small passerines (Krams *et al.* 2001; Rytönen & Krams 2003). Canopy, subcanopy, sapling and shrub strata were recorded in all forest plots near water bodies, whereas only canopy and sparse shrub strata were available to the birds in the remote breeding areas. Besides having the highest tree diversity, areas near forest lakes and streams are usually more diverse in snails and slugs, which are important calcium sources during egg production for birds (Mänd *et al.* 2000; Dhondt *et al.* 2001). Thus, despite choosing the highest quality habitats possible, pied flycatchers had higher haemosporidian prevalence, the most intense parasitemia and the lowest adult body mass at the end of the breeding season, the lowest number of fledglings and the worst-condition fledglings, when breeding near forest water bodies, suggesting ecological traps around forest water bodies.

4.4. Haemosporidian parasite infections and survival of wintering territorial parids (III)

Some previous studies have already demonstrated a negative relationship between the distance from forest lakes and streams, and the prevalence of haemosporidian parasites during the reproductive season of passerine birds (Wood *et al.* 2007; Krams *et al.* 2010, 2012b). This study on crested tits and willow tits, wintering in territorial winter groups with the closed social system, represents the first evidence showing a similar relationship outside the reproductive season of birds. Importantly, the results suggest an overlooked issue affecting winter mortality in temperate passerines. In brief, this study links the infection status of individual birds and their overwinter survival by showing that overwinter survival of members of mixed-species tit groups is significantly lower in vicinities close to forest water bodies such as lakes and bogs.

The results of this study show that wintering territories located far from the water bodies may represent a safer environment in terms of pathogen risk, especially in willow tits. The probability of acquiring of a haemosporidian infection in both parid species in late summer and early autumn was much lower in areas distant from the forest lakes and bogs than in territories close to the water bodies. Noteworthy, the intensity of *Plasmodium* infection decreased further from water bodies in willow tits. Although we did not find any direct cost linked with disease incidence *per se*, the results of this study show that infected hosts incur severe mortality costs via predation. We demonstrate a positive association between infection and mortality by showing that infected willow and crested tits constitute a substantial part of the diet of wintering

pygmy owls. Some studies have shown that diseased prey is easier to catch than healthy individuals and that predators will often consume infected prey (Packer *et al.* 2003; Johnson *et al.* 2006; Duffy & Sivars-Becker 2007). This is probably, because the infected individuals are less vigilant due to their seemingly elevated energy requirements under low ambient temperature.

Overwinter survival did not differ between adults and young individuals, and between sexes of crested and willow tits. However, we found a significantly lower prevalence of *Haemoproteus* infection in crested tits than in willow tits. Moreover, we did not find any *Plasmodium* infection in crested tits. A possible explanation would be a better immune response of crested tits against *Plasmodium* parasites, as many bird species may have efficient immune responses against blood parasites (*e.g.*, Krams *et al.* 2013).

Another explanation for the low prevalence of *Haemoproteus* and the lack of *Plasmodium* might be a dominance rank-related distribution of members of tit groups within the tree canopy. Within mixed-species flocks of forest parids, a linear dominance hierarchy exists in which crested tits dominate willow tits, while males, with a few exceptions, dominate females and adults dominate juveniles (Ekman 1979; Hogstad 1987). Thus, age is a rough equivalent of social rank in wintering parids (Ekman 1989). It is noteworthy that the presence of dominant crested tits in wintering flocks is important in determining the fattening strategies of willow tits (Krams 1998), a crucial factor not only for wintering birds, but also migrating birds. In the tree canopy, dominant crested tits prefer the upper parts, while subordinate willow tits are forced to forage in the lower canopy, a part of the tree that may be more exposed to attacks of parasite vectors. Although the abundance/presence of insect vectors was not quantified in this study, it was shown that numerous species of mosquitoes are recognized to preferentially inhabit lower parts of tree canopies (*e.g.*, Anderson *et al.* 2004; Savage *et al.* 2008). Vertical stratification is also influenced by humidity, temperature and light (Clements 1992), which may make crested tits foraging in the upper canopy less vulnerable to mosquito attacks than willow tits in the middle or lower canopy (Černý *et al.* 2011). Moreover, it has been shown that midges prefer to bite near the ground and are uncommon at heights more than about 3 m from the ground (Mitchell 1982), making these parasite vectors less important to dominant individuals high in the canopy.

To sum up, the results of this field study show that overwinter survival of members of mixed-species flocks of parids depend not only on the availability of food, the presence of predators and dominance rank (Krams 1998; Krams *et al.* 2001), but also on parasite infections and proximity to areas where parasite vectors reproduce. We show a lower prevalence of blood

parasites in dominant members of mixed-species tit flocks foraging in the upper parts of the canopy (Krams 2001). It indicates that some forest and canopy parts may be less accessible to parasite vectors and more preferable to birds (Ekman 1987; Krama *et al.* 2008), while areas close to the forest lakes and other water bodies might become ecological traps for breeding and wintering birds. We suggest that foraging and perhaps nesting, and singing in higher parts of the canopy might be beneficial in terms of lower parasitism and higher survival, because of supposedly lower densities of blood parasite vectors there. Overall, our study shows the importance of linking the research on spatial distribution and life history of hosts, and the distribution of vectors of their haemosporidian parasites (Valkiūnas 2011; Oakgrove *et al.* 2014). Finally, the effect of predation on the distribution of parasites and virulence evolution is addressed in a few studies. Choo *et al.* (2003) and Morozov and Adamson (2011) suggested that adding predators into host–parasite systems can result in evolutionary suicide in the parasite. The results of this study support this theoretical idea. As an explanation for the rarity of relapses in chronically infected individuals during the next breeding season, we suggest that most infected hosts are depredated during the wintering season. Future correlational and experimental studies are required to reveal the impact of predation on the resulting outcome of virulence evolution and its epidemiological consequences in detail.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The use of nest boxes to attract cavity-nesting birds to areas of insect outbreaks is a traditional measure to protect forest ecosystems. However, these forests can become deteriorated by pest insects so that the attracted birds lack sufficient resources to feed their offspring. In the first study (I), we conclude that (1) ecological traps can arise in forest areas where humans attract insectivorous cavity-nesting birds to fight outbreaking insects. By installing nest boxes, the density of birds can be easily raised above naturally occurring densities, thus exceeding the carrying capacity of bird habitats. Our results (I) suggest that the use of cavity-nesting birds in the biological control of insect pests should be done with caution, because it may negatively impact birds' reproductive fitness in areas of unintended ecological traps.

The second study (II) provides evidence on an overlooked issue affecting reproductive success in forest passerine birds by showing that haemosporidian parasites affect their hosts' fitness and turn large forest areas around water bodies into ecological traps. (2) This ecosystem property must be considered when planning investments in the conservation of a species vulnerable to infections of haemosporidian parasites, as these powerful parasites may ruin conservation attempts by creating unintended ecological traps around forest water bodies.

The results of the third study (III) show that members of mixed species winter groups of parids staying further from the forest water bodies and spending more time foraging in the upper parts of the canopy have higher chances of survival into the next breeding season. (3) This suggests that different forest and canopy areas may differ in terms of parasite risk and associated mortality. Finally, we found that the infection status of parids increases the probability of predation by the pygmy owl. (4) We conclude that distance from water bodies and foraging location in the forest canopy may affect the intensity of parasite infection with fitness consequences in wintering parids.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am sincerely grateful to my family, especially to my father and scientific supervisor, senior researcher of the Latvian Biomedical Research and Study Centre and a professor of the University of Latvia, Dr. biol. Indriķis Krams, and my mother and scientific advisor, senior researcher of the Daugavpils University, Dr. biol. Tatjana Krama for my Ph.D. thesis supervision and for their generous and continuous support, guidance, teaching, advice, inspiration, motivation, understanding, time and energy investment, huge patience and contribution throughout my doctoral studies and scientific career.

I express my gratitude towards other co-authors of my thesis publications: Prof. Guntis Brūmelis, Dr. Didzis Elferts, asoc. prof. Iluta Dauškane, Dr. Linda Strode, Dr. Agnis Šmits, Dr. Janīna Daukšte, Dr. Dina Cīrule, Patrīcija Raibarte, Dr. Markus J. Rantala, Dr. Severi Luoto and Dr. Fhionna R. Moore, for their hard and professional work, contribution in conceiving and designing studies, participation in the drafting of manuscripts, giving valuable comments and discussion, assistance and help in performing studies, including data collection, extraction, analysis and results interpretation.

My sincere thanks to the co-author, senior researcher of the Latvian State Forest Research Institute “Silava”, Dr. biol. Agnis Šmits for providing the data and results from the study “Monitoring of the great web-spinning pine-sawfly and recommendations to mitigate the effects of its impact to pine stands”, commissioned by the JSC “Latvia’s State Forests” (contract Nr. 5-5.5_0029_101_16_60) and necessary for the first publication of my thesis.

My special thanks go to our co-author, Ph.D. Severi Luoto, for his immense help in making our scientific papers beautiful and stylish. I want to thank my younger brother, a third-year student of the Rīga Stradiņš University bachelor study program “Multimedia Communication,” Kristers-Raivo Krams for his help with maps and figures and for taking measurements in the first and second studies of my thesis. I am thankful to Aleksejs Osipovs for his help in fieldwork with birds in the third study of the thesis. Many thanks to the Fulbright U.S. Student Program award recipient Colton Adams, who read and corrected the final version of the thesis. Colton, you are welcome back to Latvia when your Fulbright scholarship mobility ends!

I want to express my sincere thanks to the rest of the members of the Laboratory of Animal Ecology and Evolution of Daugavpils University research team, my colleagues and friends Sergejs Popovs, Māris Munkevics, Dr. biol. Giedrius Trakimas, Tatjana Grigorjeva, and Krists Zants. I would also like to thank Dr. biol. Sanita Kecko and Dr. biol. Anna Rubika,

for all kinds of cheerful and productive technical, material, and emotional support and help during our everyday scientific work.

I highly appreciate the ESF project Nr. 8.2.2.0/18/A/022 for the financial support in developing my doctoral thesis and I'm grateful to this project's implementers at Daugavpils University, especially to Dr. Irēna Kaminska, Dr. Jānis Kudiņš and Zaiga Vītola, for giving me a chance to participate in the project, endless support, and motivation in submitting and defending my thesis.

Many thanks to all of the Daugavpils University Institute of Life Sciences and Technology, Department of Biodiversity staff members, especially to the former head of the institute and senior researcher, Dr. biol. Uldis Valainis, to the current head of the department, senior researcher, Dr. biol. Maksims Balalaikins and to the researcher, Dr. biol. Rolands Moisejevs, as well as to the Daugavpils University Department of Science staff members – head of the department Anna Vanaga, Daiga Saulīte and Olita Miglāne, for sharing your experience, expertise and advice in finalizing my thesis and assisting with paperwork related to the thesis submission.

The Ph.D. thesis studies were also financially supported by the Latvian Council of Science Fundamental and applied research projects Nr. lzp-2022/1-0348, Nr. lzp-2021/1-0277, Nr. lzp-2020/2-0271, Nr. lzp-2018/2-00057 and Nr. lzp-2018/1-0393.

IZMANTOTĀS LITERATŪRAS SARAKSTS / REFERENCES

1. Allander, K. & Bennett, G.F. (1994). Prevalence and intensity of haematozoa infection in a population of great tits *Parus major* from Gotland, Sweden. *Journal of Avian Biology*, 25:69–74.
2. Anderson, J.F., Andreadis, T.G., Main, A.J. & Kline, D.L. (2004). Prevalence of West Nile virus in tree canopy-inhabiting *Culex pipiens* and associated mosquitoes. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 71:112–119.
3. Arriero, E., Moreno, J., Merino, S. & Martínez, J. (2008). Habitat effects on physiological stress response in nestling blue tits are mediated through parasitism. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81:195–203.
4. Arriero, E. (2009). Rearing environment effects on immune defence in blue tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. *Oecologia*, 159:697–704.
5. Atkinson, C.T., Forrester, D.J. & Greiner, E.C. (1988). Pathogenicity of *Haemoproteus meleagridis* (Haemosporina: Haemoproteidae) in experimentally infected domestic turkeys. *Journal of Parasitology*, 74:228–239.
6. Atkinson, C.T., Lease, J.K., Dusek, R.J. & Samuel, M.D. (2005). Prevalence of pox-like lesions and malaria in forest bird communities on leeward Mauna Loa volcano, Hawaii. *Condor*, 107:537–546.
7. Barbosa, P., Letourneau, D.K. & Agrawal, A.A. (2012). *Insect outbreaks revisited*. Hoboken, New Jersey, Wiley-Blackwell, 480 p.
8. Bardin, A.V. (1979). Method of age determination in field for *Parus cristatus*. *Zoologicheskii Zhurnal*, 58:582-584.
9. Beck, L.R., Rodriguez, M.H., Dister, S.W., Rodriguez, A.D., Rejmankova, E., Ulloa, A., Meza, R.A., Roberts, D.R., Paris, J.F., Spanner, M.A., Washino, R.K., Hacker, C. & Legters, L.J. (1994). Remote sensing as a landscape epidemiologic tool to identify villages at high risk for malaria transmission. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 51:271–280.
10. Bennett, G.F. (1970). Simple techniques for making avian blood smears. *Canadian Journal of Zoology*, 48:585-586.
11. Bennett, G.F., Montgomere, R. & Seutin, G. (1992) Scarcity of haematozoa in birds breeding on the Arctic tundra of North America. *Condor*, 94:289–292.

12. Brand, S.P.C. & Keeling, M.J. (2017). The impact of temperature changes on vector-borne disease transmission: *Culicoides* midges and bluetongue virus. *Journal of the Royal Society Interface*, 14:20160481.
13. Brūmelis, G., Dauškane, I., Elferts, D., Strode, L., Krama, T. & Krams, I. (2020). Estimates of Tree Canopy Closure and Basal Area as Proxies for Tree Crown Volume at a Stand Scale. *Forests*, 11:1180.
14. Cano, J., Descalzo, M.Á., Moreno, M., Chen, Z., Nzambo, S., Bobuakasi, L., Buatiche, J.N., Ondo, M., Micha, F. & Benito, A. (2006). Spatial variability in the density, distribution and vectorial capacity of anopheline species in a high transmission village (Equatorial Guinea). *Malaria Journal*, 5:21.
15. Carter, R., Mendis, K.N. & Roberts, D. (2000). Spatial targeting of interventions against malaria. *Bulletin of the World Health Organization*, 78:1401–1411.
16. Cheke, R.A., Hassall, M. & Peirce, M.A. (1976). Blood parasites of British birds and notes on their seasonal occurrence at two rural sites in England. *Journal of Wildlife Diseases*, 12:133–138.
17. Choo, K., Williams, P.D. & Day, T. (2003). Host mortality, predation and the evolution of parasite virulence. *Ecology Letters*, 6:310–315.
18. Clements, A.N. (1992). *The Biology of Mosquitoes. Volume 1: Development Nutrition and Reproduction*. First edition. London, Chapman & Hall, 509 p.
19. Cody, M.L. (1985). *Habitat Selection in Birds*. Orlando, Academic Press, 558 p.
20. Černý, O., Votýpka, J. & Svobodová, M. (2011). Spatial feeding preferences of ornithophilic mosquitoes, blackflies and biting midges. *Medical and Veterinary Entomology*, 25:104–108.
21. Dale, S., Kruszewicz, A. & Slagsvold, T. (1996). Effects of blood parasites on sexual and natural selection in the pied flycatcher. *Journal of Zoology*, 238:373–393.
22. de Jong, M.E., Fokkema, R.W., Ubels, R., van der Velde, M. & Tinbergen, J.M. (2014). No evidence for long-term effects of reproductive effort on parasite prevalence in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 45:179–186.
23. Demeyrier, V., Lambrechts, M.M., Perret, P. & Gregoire, A. (2016). Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment. *Animal Behaviour*, 118:1-10.
24. Dhondt, A.A. & Hochachka, W.M. (2001). Variations in Calcium Use by Birds During the Breeding Season. *Condor*, 103:592–598.

25. Duan, J.J., Bauer, L.S., Abell, K.J., Ulyshen, M.D. & Van Driesche, R.G. (2015). Population dynamics of an invasive forest insect and associated natural enemies in the aftermath of invasion: implications for biological control. *Journal of Applied Ecology*, 52:1246–1254.
26. Dubiec, A., Podmokła, E., Harnist, I. & Mazgajski, T.D. (2018). Haemoparasites of the pied flycatcher: inter-population variation in the prevalence and community composition. *Parasitology*, 145:912–919.
27. Duffy, M.A. & Sivars-Becker, L. (2007). Rapid evolution and ecological host–parasite dynamics. *Ecology Letters*, 10:44–53.
28. Dunn, J.C., Goodman, S.J., Benton, T.G. & Hamer, K.C. (2013). Avian blood parasite infection during the non-breeding season: an overlooked issue in declining populations? *BMC Ecology*, 13:30.
29. Dunn, J.C., Goodman, S.J., Benton, T.G. & Hamer, K.C. (2014). Active blood parasite infection is not limited to the breeding season in a declining farmland bird. *Journal of Parasitology*, 100:260–266.
30. Ekman, J. (1979). Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow Tit *Parus montanus* and the Crested Tit *P. cristatus*. *Ornis Scandinavica*, 10:56–68.
31. Ekman, J. (1987). Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Animal Behaviour*, 35:445–452.
32. Ekman, J. (1989). Ecology of non-breeding social systems of Parus. *Wilson Bulletin*, 101:263–288.
33. Elbers, A.R.W., Koenraadt, C. & Meiswinkel, R. (2015). Mosquitoes and *Culicoides* biting midges: vector range and the influence of climate change. *Revue scientifique et technique*, 34:123–137.
34. Endo, N., Kiszewski, A.E. & Eltahir, E.A. (2015). Laboratory experiments on stranding of *Anopheles* larvae under different shoreline environmental conditions. *Parasites & Vectors*, 8:38.
35. Endo, N. & Eltahir, E.A. (2018). Modelling and observing the role of wind in *Anopheles* population dynamics around a reservoir. *Malaria Journal*, 17:48.
36. Figuerola, J. (1999). Effects of salinity on rates of infestation of waterbirds by haematozoa. *Ecography*, 22:681–685.
37. Gates, J.E. & Gysel, L.W. (1978). Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, 59:871–883.

38. Ghimire, R.P., Markkanen, J.M., Kivimäenpää, M., Lyytikäinen-Saarenmaa, P. Holopainen, J.K. (2013). Needle removal by pine sawfly larvae increases branch-level VOC emissions and reduces below-ground emissions of Scots pine. *Environmental Science & Technology*, 47:4325–4332.
39. Gosler, A.G. (1993). *The Great Tit (Hamlyn Species Guides)*. London, Hamlyn, 128 p.
40. Gutiérrez-López, R., Gangoso, L., Martínez-de la Puente, J., Fric, J., López-López, P., Mailloux, M., Muñoz, J., Touati, L., Samraoui, B. & Figuerola, J. (2015). Low prevalence of blood parasites in a long-distance migratory raptor: the importance of host habitat. *Parasites & Vectors*, 8:189.
41. Hale, R., Treml, E.A. & Swearer, S.E. (2015). Evaluating the metapopulation consequences of ecological traps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282:20142930.
42. Hale, R. & Swearer, S.E. (2016). Ecological traps: current evidence and future directions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283:20152647.
43. Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford, Oxford University Press, 313 p.
44. Hauptmanová, K., Literák, I. & Bartová, R. (2002). Haematology and Leucocytozoonosis of great tits (*Parus major*) during winter. *Acta Veterinaria Brno*, 71:199–204.
45. Hellgren, O., Bensch, S. & Malmqvist, B. (2008). Bird hosts, blood parasites and their vectors - associations uncovered by molecular analyses of blackfly blood meals. *Molecular Ecology*, 17:1605–1613.
46. Hendry, G. (1989). *Midges in Scotland*. Aberdeen, Aberdeen University Press, 83 p.
47. Hildén, O. (1965). Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 2:53–75.
48. Hogstad, O. (1987). Social rank in winter flocks of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis*, 129:1–9.
49. Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22:415-427.
50. Illera, J.C., López, G., García-Padilla, L. & Moreno, Á. (2017). Factors governing the prevalence and richness of avian haemosporidian communities within and between temperate mountains. *PLoS One*, 12:e0184587.
51. Ishak, H.D., Loiseau, C., Hull, A.C. & Sehgal, R.N.M. (2010). Prevalence of blood parasites in migrating and wintering California hawks. *Journal of Raptor Research*, 4:215–223.

52. Ishtiaq, F., Guillaumot, L., Clegg, S.M., Phillimore, A.B., Black, R.A., Owens, I.P., Mundy N.I. & Sheldon, B.C. (2008). Avian haematozoan parasites and their associations with mosquitoes across Southwest Pacific Islands. *Molecular Ecology*, 17:4545–4555.
53. Jedlicka, J.A., Greenberg, R. & Letourneau, D.K. (2011). Avian conservation practices strengthen ecosystem services in California vineyards. *PLoS One*, 6:e27347.
54. Jobin, W. (1999). *Dams and Disease: Ecological Design and Health Impacts of Large Dams, Canals and Irrigation Systems*. London, CRC Press, 600 p.
55. Johnson, P.T.J., Stanton, D.E., Preu, E.R., Forshay, K.J. & Carpenter, S.R. (2006). Dining on disease: how interactions between infection and environment affect predation risk. *Ecology*, 87:1973–1980.
56. Jokimäki, J., Huhta, E., Itämies, J. & Rahko, P. (1998). Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 28:1068–1072.
57. Jones, W., Kulma, K., Bensch, S., Cichoń, M., Kerimov, A., Krist, M., Laaksonen, T., Moreno, J., Munclinger, P., Slater, F.M., Szöllösi, E., Visser, M.E. & Qvarnström, A. (2018). Interspecific transfer of parasites following a range-shift in *Ficedula* flycatchers. *Ecology and Evolution*, 8:12183–12192.
58. Kettle, D.S. (1995). *Medical and veterinary entomology*. 2nd edition. Oxford, Oxford University Press, 736 p.
59. Kibret, S., Wilson, G.G., Ryder, D., Tekie, H. & Petros, B. (2017). Malaria impact of large dams at different eco-epidemiological settings in Ethiopia. *Tropical Medicine and Health*, 45:4.
60. Kibret, S., Lautze, J., McCartney, M., Nhamo, L. & Yan, G. (2019a). Malaria around large dams in Africa: effect of environmental and transmission endemicity factors. *Malaria Journal*, 18: 303.
61. Kibret, S., Wilson, G.G., Ryder, D., Tekie, H. & Petros, B. (2019b). Environmental and meteorological factors linked to malaria transmission around large dams at three ecological settings in Ethiopia. *Malaria Journal*, 18:54.
62. Kilgas, P., Tilgar, V., Mägi, M. & Mänd, R. (2007). Physiological condition of incubating and brood rearing female great tits *Parus major* in two contrasting habitats. *Acta Ornithologica*, 42:129–136.
63. Kimura, M., Darbro, J.M. & Harrington, L.C. (2010). Avian malaria parasites share congeneric mosquito vectors. *Journal of Parasitology*, 96:144–151.

64. Kluiters, G., Swales, H. & Baylis, M. (2015). Local dispersal of palaeartic *Culicoides* biting midges estimated by mark-release-recapture. *Parasites & Vectors*, 8:86.
65. Koivula, K. & Orell, M. (1988). Social rank and winter survival in the willow tit *Parus montanus*. *Ornis Fennica*, 65:114-120.
66. Kokko, H. & Sutherland, W.J. (2001). Ecological traps in changing environments: ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research*, 3:537–551.
67. Krama, T., Krams I. & Igaune, K. (2008). Effects of cover on loud trill-call and soft seet-call use in the crested tit *Parus cristatus*. *Ethology*, 114:656–661.
68. Krams, I. (1998). Rank-dependent fattening strategies for willow tit *Parus montanus* and crested tit *P. cristatus* mixed flock members. *Ornis Fennica*, 75:19–26.
69. Krams, I. (2001). Seeing without being seen: a removal experiment with mixed flocks of willow and crested tits *Parus montanus* and *cristatus*. *Ibis*, 143:476–481.
70. Krams, I., Krams, T. & Cernihovics, J. (2001). Selection of foraging sites in mixed Willow and Crested Tit flocks: rank-dependent survival strategies. *Ornis Fennica*, 78:1–11.
71. Krams, I., Cīrule, D., Krama, T., Hukkanen, M., Rytönen, S., Orell, M., Iezhova, T., Rantala, M.J. & Tummeleht, L. (2010). Effects of forest management on haematological parameters, blood parasites, and reproductive success of the Siberian tit (*Poecile cinctus*) in northern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 47:335–346.
72. Krams, I., Suraka, V., Rattiste, K., Āboliņš-Ābols, M., Krama, T., Rantala, M.J., Mierauskas, P., Cīrule, D. & Saks, L. (2012a) Comparative analysis reveals a possible immunity-related absence of blood parasites in common gulls (*Larus canus*) and black-headed gulls (*Chroicocephalus ridibundus*). *Journal of Ornithology*, 153:1245–1254.
73. Krams, I., Suraka, V., Cīrule, D., Hukkanen, M., Tummeleht, L., Mierauskas, P., Rytönen, S., Rantala, M.J., Vrubļevska, J., Orell, M. & Krama, T. (2012b). A comparison of microscopy and PCR diagnostics for low intensity infections of haemosporidian parasites in the Siberian tit *Poecile cinctus*. *Annales Zoologici Fennici*, 49:331–340.
74. Krams, I.A., Suraka, V., Rantala, M.J., Sepp, T., Mierauskas, P., Vrubļevska, J. & Krama, T. (2013). Acute infection of avian malaria impairs concentration of hemoglobin and survival in juvenile altricial birds. *Journal of Zoology*, 291:34–41.
75. Krausman, P.R. & Morrison, M.L. (2016). Another plea for standard terminology. *The Journal of Wildlife Management*, 80:1143–1144.
76. Kullberg, C. (1995). Strategy of pygmy owl while hunting avian and mammalian prey. *Ornis Fennica*, 72:72–78.

77. Kullberg, C. & Ekman, J. (2000). Does predation maintain tit community diversity? *Oikos*, 89:41–45.
78. Laaksonen, M. & Lehikoinen, E. (1976). Age determination of willow and crested tits *Parus montanus* and *P. cristatus*. *Ornis Fennica*, 53:9-14.
79. Lacorte, G.A., Félix, G.M.F., Pinheiro, R.R.B., Chaves, A.V., Almeida-Neto, G., Neves, F.S., Leite, L.O., Santos, F.R. & Braga, É.M. (2013). Exploring the diversity and distribution of neotropical avian malaria parasites - a molecular survey from Southeast Brazil. *PLoS One*, 8(3):e57770.
80. Lambrechts, M.M., Adriaensen, F., Ardia, D.R., Artemyev, A.V., Atiénzar, F., Bañbura, J., Barba, E., Bouvier, J.C., Camprodon, J., Cooper, C.B., Dawson, R.D., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Garamszegi, L.Z., Goodenough, A.E., Gosler, A.G., Grégoire, A., Griffith, S.C., Gustafsson, L., Johnson, L.S., Kania, W., Keiřs, O., Llambias, P.E., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Moller, A.P., Moreno, J., Naef-Daenzer, B., Nilsson, J.Å., Norte, A.C., Orell, M., Otter, K.A., Park, C.R., Perrins, C.M., Pinowski, J., Porkert, J., Potti, J., Remes, V., Richner, H., Rytkönen, S., Shiao, M.T., Silverin, B., Slagsvold, T., Smith, H.G., Sorace, A., Stenning, M.J., Stewart, I., Thompson, C.F., Török, J., Tryjanowski, P., van Noordwijk, A.J., Winkler, D.W. & Ziane, N. (2010). The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica*, 45:1–26.
81. Lens, L. & Dhondt, A.A. (1992). Variation in coherence of crested tit winter flocks: an example of multivariate optimization. *Acta Oecologica*, 13:553-567.
82. Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Mac Nally, R., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J. & Zavaleta, E. (2008). A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, 11:78–91.
83. Loiseau, C., Harrigan, R.J., Cornel, A.J., Guers, S.L., Dodge, M., Marzec, T., Carlson, J.S., Seppi, B. & Sehgal, R.N.M. (2012). First evidence and predictions of *Plasmodium* transmission in Alaskan bird populations. *PLoS One*, 7(9):e44729.
84. Lundberg, A. & Alatalo, R.V. (1992). *The Pied Flycatcher*. London, T. & A. D. Poyser, 266 p.

85. Magrath, R.D. (1991). Nestling Weight and Juvenile Survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*, 60:335-351.
86. Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., García-Fraile, S. & Belda, E.J. (2010). The blood parasite *Haemoproteus* reduces survival in a wild bird: a medication experiment. *Biology Letters*, 6:663–665.
87. Martínez-de la Puente, J., Martínez, J., Rivero-De-Aguilar, J., Del Cerro, S. & Merino, S. (2013). Vector abundance determines *Trypanosoma* prevalence in nestling blue tits. *Parasitology*, 140:1009–1015.
88. Marzal, A., de Lope, F., Navarro, C. & Møller, A.P. (2005). Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia*, 142:541–545.
89. Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*, Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic Publishers, pp. 19–47.
90. Maziarz, M., Wesolowski, T., Hebda, G., Cholewa, M. & Broughton, R.K. (2016). Breeding success of the great tit *Parus major* in relation to attributes of natural nest cavities in a primeval forest. *Journal of Ornithology*, 157:343–354.
91. Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P. & Tilgar, V. (2009). Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability. *Ecoscience*, 16:145-157.
92. Mänd, R., Tilgar, V. & Leivits, A. (2000). Calcium, snails, and birds: a case study. *Web Ecology*, 1:63–69.
93. Mänd, R., Tilgar, V., Lõhmus, A. & Leivits, A. (2005). Providing nest boxes for hole-nesting birds – Does habitat matter? *Biodiversity & Conservation*, 14:1823-1840.
94. Merino, S., Moreno, J., Sanz, J.J. & Arriero, E. (2000). Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267:2507–2510.
95. Midega, J.T., Smith, D.L., Olotu, A., Mwangangi, J.M., Nzovu, J.G., Wambua, J., Nyangweso, G., Mbogo, C.M., Christophides, G.K., Marsh, K. & Bejon, P. (2012). Wind direction and proximity to larval sites determines malaria risk in Kilifi District in Kenya. *Nature Communications*, 3:674.
96. Mitchell, L. (1982). Time segregated mosquito collections with a CDC miniature light trap. *Mosquito News*, 42:12–18.
97. Mols, C.M.M. & Visser, M.E. (2007). Great tits (*Parus major*) reduce caterpillar damage in commercial apple orchards. *PLoS One*, 2:e202.

98. Morozov, A. & Adamson, M. (2011). Evolution of virulence driven by predator–prey interaction: possible consequences for population dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 276:181–191.
99. Moulinier, J., Lorenzetti, F. & Bergeron, Y. (2013). Effects of a forest tent caterpillar outbreak on the dynamics of mixedwood boreal forests of eastern Canada. *Ecoscience*, 20:182–193.
100. Møller, A.P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bańbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.C., Camprodon, J., Cecere, F., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Demeyrier, V., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P.N., Forsman, J.T., García-Del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A.E., Gosler, A.G., Gózdź, I., Grégoire, A., Gustafsson, L., Hartley, I.R., Heeb, P., Hinsley, S.A., Isenmann, P., Jacob, S., Järvinen, A., Juškaitis, R., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Leclercq, B., Lehikoinen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morales-Fernaz, J., Morin, X., Nager, R.G., Nilsson, J.Å., Nilsson, S.G., Norte, A.C., Orell, M., Perret, P., Pimentel, C.S., Pinxten, R., Priedniece, I., Quido, M.C., Remeš, V., Richner, H., Robles, H., Rytönen, S., Senar, J.C., Seppänen, J.T., da Silva L.P., Slagsvold, T., Solonen, T., Sorace, A., Stenning, M.J., Török, J., Tryjanowski, P., van Noordwijk, A.J., von Numers, M., Walankiewicz, W. & Lambrechts, M.M. (2014). Variation in clutch size in relation to nest size in birds. *Ecology and Evolution*, 4:3583–3595.
101. Muriel, J., Marzal, A., Magallanes, S., García-Longoria, L., Suarez-Rubio, M., Bates, P.J.J., Lin, H.H., Soe, A.N., Oo, K.S., Aye, A.A., Wilbur, N.D., Win, N.N., Soe, Y.T., Linn, K.K. & Renner, S.C. (2021). Prevalence and Diversity of Avian Haemosporidians May Vary with Anthropogenic Disturbance in Tropical Habitats in Myanmar. *Diversity*, 13:111.
102. Njabo, K.Y., Cornel, A.J., Sehgal, R.N., Loiseau, C., Buermann, W., Harrigan R.J., Pollinger, J., Valkiūnas, G. & Smith, T.B. (2009). *Coquillettidia* (Culicidae, Diptera) mosquitoes are natural vectors of avian malaria in Africa. *Malaria Journal*, 8:193.
103. Oakgrove, K.S., Harrigan, R.J., Loiseau, C., Guers, S., Seppi, B. & Sehgal, R.N. (2014). Distribution, diversity and drivers of blood-borne parasite co-infections in Alaskan bird populations. *International Journal for Parasitology*, 44:717–727.
104. Odum, E.P. & Barrett, G.W. (2004). *Fundamentals of Ecology*. 5th edition. Boston, Massachusetts, Cengage Learning, 624 p.

105. Ojanen, M. (1987). A Method for Age Determination of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Spring. *Acta Regiae Societatis Scientiarum Et Litterarum Gothoburgensis: Zoologica*, 14:95–101.
106. Packer, C., Holt, R.D., Hudson, P.J., Lafferty, K.D. & Dobson, A.P. (2003) Keeping the herds healthy and alert: implications of predator control for infectious disease. *Ecology Letters*, 6:797–802.
107. Palinauskas, V., Valkiūnas, G., Križanauskienė, A., Bensch, S. & Bolshakov, C.V. (2009). *Plasmodium relictum* (lineage P-SGS1): further observation of effects on experimentally infected passeriform birds, with remarks on treatment with Malarone. *Experimental Parasitology*, 123:134–139.
108. Piersma, T. (1997). Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos*, 80:623–631.
109. Pigeault, R., Ruiz De Paz, A., Baur, M., Isaïa, J., Glaizot, O. & Christe, P. (2023). Impact of host stress on the replication rate of *Plasmodium*: take it easy to avoid malaria recurrences. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11:1191664.
110. Prunier, J.G., Dubut, V., Chikhi, L. & Blanchet, S. (2017). Contribution of spatial heterogeneity in effective population sizes to the variance in pairwise measures of genetic differentiation. *Methods in Ecology and Evolution*, 8:1866–1877.
111. Rautiainen, M., Möttus, M., Stenberg, P. & Ervasti, S. (2008). Crown envelope shape measurements and models. *Silva Fennica*, 42:19–33.
112. Rintamäki, P.T., Huhta, E., Jokimäki, J. & Squires-Parsons, D. (1999). Leucocytozoonosis and Trypanosomiasis in Redstarts in Finland. *Journal of Wildlife Diseases*, 35:603–607.
113. Robertson, B.A. & Hutto, R.L. (2006). A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology*, 87:1075-1085.
114. Robertson, B.A., Rehage, J.S. & Sih, A. (2013). Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 28:552–560.
115. Ruuskanen, S., Siitari, H., Eeva, T., Belskii, E., Järvinen, A., Kerimov, A., Krams, I., Moreno, J., Morosinotto, C., Mänd, R., Möstl, E., Orell, M., Qvarnström, A., Salminen, J.P., Slater, F., Tilgar, V., Visser, M.E., Winkel, W., Zang, H. & Laaksonen, T. (2011). Geographical variation in egg mass and egg content in a passerine bird. *PLoS One*, 6(11):e25360.

116. Rytkönen, S., Ilomaki, K., Orell, M. & Welling, P. (1996). Absence of blood parasites in willow tits *Parus montanus* in northern Finland. *Journal of Avian Biology*, 27:173–174.
117. Rytkönen, S. & Orell, M. (2001). Great tits *Parus major* lay too many eggs: experimental evidence in mid-boreal habitats. *Oikos*, 93:439–450.
118. Rytkönen, S. & Krams, I. (2003). Does foraging behaviour explain the poor breeding success of great tits *Parus major* in northern Europe? *Journal of Avian Biology*, 34:288–297.
119. Samplonius, J.M., Bartošová, L., Burgess, M.D., Bushuev, A.V., Eeva, T.; Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., Krams, I., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Potti, J., Török, J., Trnka, M., Visser, M.E., Zang, H. & Both, C. (2018). Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*, 24:3780–3790.
120. Savage, H.M., Anderson, M., Gordon, E., McMillen, L., Colton, L., Delorey, M., Sutherland, G., Aspen, S., Charnetzky, D., Burkhalter, K. & Godsey, M. (2008). Host-seeking heights, host-seeking activity patterns, and West Nile virus infection rates for members of the *Culex pipiens* complex at different habitat types within the hybrid zone, Shelby County, TN, 2002 (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 45:276–288.
121. Sánchez-Mercado, A., Ferrer-Paris, J.R., García-Rangel, S., Yerena, E., Robertson, B.A. & Rodríguez-Clark, K.M. (2014). Combining threat and occurrence models to predict potential ecological traps for Andean bears in the Cordillera de Mérida, Venezuela. *Animal Conservation*, 17:388–398.
122. Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:474–480.
123. Schmid-Hempel, P. (2011). *Evolutionary Parasitology: The Integrated Study of Infections, Immunology, Ecology, and Genetics*. Oxford, Oxford University Press, 516 p.
124. Sehgal, R.N.M. (2010). Deforestation and avian infectious diseases. *Journal of Experimental Biology*, 213:955–996.
125. Slagsvold, T. (1987). Nest site preference and clutch size in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 18:189–197.
126. Sol, D., Jovani, R. & Torres, J. (2000). Geographical variation in blood parasites in feral pigeons: the role of vectors. *Ecography*, 23:307–314.

127. Svensson-Coelho, M. & Ricklefs, R.E. (2011). Host phylogeography and beta diversity in avian haemosporidian (*Plasmodiidae*) assemblages of the Lesser Antilles. *Journal of Animal Ecology*, 80:938–946.
128. Szymkowiak, J. (2013). Facing Uncertainty: How small songbirds acquire and use social information in habitat selection process? *Springer Science Reviews*, 1:115–131.
129. Thomas, C.J., Cross, D.E. & Bøgh, C. (2013). Landscape movements of *Anopheles gambiae* malaria vector mosquitoes in rural Gambia. *PLoS One*, 8(7):e68679.
130. Tilgar, V., Mänd, R. & Leivits, A. (1999). Effect of calcium availability and habitat quality on reproduction in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 30:383–391.
131. Tinbergen, J.M. & Dietz, M.W. (1994). Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Functional Ecology*, 8:563–572.
132. Trape, J.F., Lefebvre-Zante, E., Legros, F., Ndiaye, G., Bouganali, H., Druilhe, P. & Salem, G. (1992). Vector density gradients and the epidemiology of urban malaria in Dakar, Senegal. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 47:181–189.
133. Valkiūnas, G. (1998). Haematozoa of wild birds: peculiarities in their distribution and pathogenicity. *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*, 8:39–46.
134. Valkiūnas, G. (2004). *Avian Malaria Parasites and other Haemosporidia*. Boca Raton, Florida, CRC Press, 946 p.
135. Valkiūnas, G. & Iezhova, T.A. (2004). Detrimental effects of Haemoproteus infections on the biting midge *Culicoides impunctatus* (Diptera, Ceratopogonidae). *Journal of Parasitology*, 90:194–196.
136. Valkiūnas, G. (2011). Haemosporidian vector research: marriage of molecular and microscopical approaches is essential. *Molecular Ecology*, 20:3084–3086.
137. van Riper, C. (1991). The impact of introduced vectors and avian malaria on insular Passeriform bird population in Hawaii. *Bulletin of the Society of Vector Ecology*, 16:59–83.
138. Vindstad, O.P.L., Jepsen, J.U. & Ims, R.A. (2015). Resistance of a sub-arctic bird community to severe forest damage caused by geometrid moth outbreaks. *European Journal of Forest Research*, 134:725–736.
139. Voolma, K., Hiisaar, K., Williams, I.H., Ploomi, A. & Jõgar, K. (2016). Cold hardiness in the pre-imaginal stages of the great web-spinning pine-sawfly *Acantholyda posticalis*. *Agricultural and Forest Entomology*, 18:432–436.

140. Wiersch, S.C., Lubjuhn, T., Maier, W.A. & Kampen, H. (2007). Haemosporidian infection in passerine birds from Lower Saxony. *Journal of Ornithology*, 148:17–24.
141. Wood, M.J., Cosgrove, C.L., Wilkin, T.A., Knowles, S.C., Day, K.P. & Sheldon, B.C. (2007). Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Molecular Ecology*, 16:3263–3273.
142. Young, B.E., Garvin, M.C. & McDonald, D.B. (1993). Blood parasites in birds from Monteverde, Costa Rica. *Journal of Wildlife Diseases*, 29:555–560.
143. Zandt, H.S. (1994). A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. *Oecologia*, 97:399–406.
144. Zhou, S., Zhang, S., Wang, J., Zheng, X., Huang, F., Li, W., Xu, X. & Zhang, H. (2012). Spatial correlation between malaria cases and water bodies in *Anopheles sinensis* dominated areas of Huang-Huai plain, China. *Parasites & Vectors*, 5:106.