

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Aile Sumberg

**SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUS JA SELLE ROLL
LINDUDEL**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Grete Lüütsepp, MSc

TARTU 2013

SISUKORD

SISUKORD	2
SISSEJUHATUS	3
2. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUS	5
2.1. Bakterid	6
2.1.1. Kasulikud ja neutraalsed bakterid	8
2.1.2. Kahjulikud ja patogeensed bakterid	9
Tabel 1.	12
Tabel 2	14
2.2. Seened	15
2.2.1. Keratinolüütlikud seened	16
2.2.2. Patogeensed seened	17
3. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUST KUJUNDAVAD TEGURID	18
3.1. Elupaiga ja toitumistüübi mõju	18
3.2. Geograafilise asupaiga ja kliima mõju	19
3.3. Sugudevahelised erinevused	21
3.4. Vanuse, sigimisetappide ja aastaegade vahelised erinevused	22
3.5. Kolooniaalsed eluviisi ning rände mõju	24
4. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUSE KONTROLLIMINE NING UROPÜGIAALNÄÄRME ROLL	26
5. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUSE MÕJU LINDUDELE	29
5.1. Sulestiku mikroobikoosluse mõju sigimisedukusele	29
5.2. Sulgilagundavate mikroobide mõju linnu konditsioonile, lennuefektiivsusele ning sulgede värvusele	31
5.2.1. Mõju konditsioonile ja lennuefektiivsusele.....	31
5.2.2. Mõju sulgede värvusele.....	32
KOKKUVÕTE	35
SUMMARY	36
TÄNUAVALDUSED	37
KASUTATUD KIRJANDUS	38

SISSEJUHATUS

Mikroorganismid on laialt levinud kõikjal loomariigis (Archie ja Theis, 2011).

Mikroorganismid, eelkõige patogeensed või kahjulikud, mängivad loomade elukäigu kujundamisel tähtsat rolli (Burt ja Ichida, 2004; Shawkey *et al.*, 2007; Gunderson *et al.*, 2009). Üheks evolutsiooni peamiseks ökoloogiliseks teguriks on sümbiontide (parasiidid ja mutualistid) ja nende peremeeste vahelised suhted (Archie ja Theis, 2011). Enamik sümbionte (nt bakterid, seened) on väga väikesed, mistõttu on nende uurimine olnud kaua pidurdatud. Hiljutine revolutsiooniline areng molekulaarsetes ja mikrobioloogilistes tehnikates on selles valdkonnas aga avanud täiesti uued võimalused (Burt, 2009).

Sulestiku mikroobikoosluste uurimine on hetkel aktuaalne teadusvaldkond ning järjest enam avaldatakse artikleid lindude sulestiku mikroorganismide ja nende võimalike mõjude kohta (Burt *et al.*, 2011; Giraudeau *et al.*, 2013; Ruiz-de-Castañeda *et al.*, 2011b; Kilgas *et al.*, 2012b). Ehkki lindude sulestikust on leitud mitmeid erinevaid mikroorganisme (Burt ja Ichida, 1999; Shawkey *et al.*, 2005, Goodenough ja Stallwood, 2009; Shawkey *et al.*, 2006), pole mikroorganismide roll ja mõju lindude elukäigule veel selge, ent mitmed mikroorganismid võivad mängida seni arvatust märgatavalt suuremat rolli lindude kohasuse kujunemisel ja sigimiskäitumise evolutsioonis (Burt, 2009). Seepärast otsitakse üha rohkem põhjuslikke seoseid mikroorganismide mõju ja lindude sigimiskäitumise (Ruiz-de-Castañeda *et al.*, 2011a; Martin-Vivaldi *et al.*, 2009), kaitsemehhanismide tekke (Shawkey *et al.*, 2003; Reneerkens *et al.*, 2008) ja sulestiku karakteristikute kujunemise vahel (Burt ja Ichida, 2004; Shawkey *et al.*, 2007). Et enamik uuringuid on esmakordsed, siis napib võrdlusandmeid ning mikroobide mõjud lindude elukäigule on oletuslikud. Samuti baseeruvad enamik artikleid korrelatiivsetel uuringutel, seevastu eksperimentaalsetest uuringutest, mis oleksid võimelised tõestama põhjuslikke seoseid, on seni puudus.

Enim uuringuid ning katseid on läbi viidud värvuliste (*Passeriformes*) seltsi esindajatega: rasvatihane (*Parus major*), sinitihane (*Cyanistes caeruleus*), suitsupääsuke (*Hirundo rustica*), harilik kuldnokk (*Sturnus vulgaris*), koduvarblane (*Passer domesticus*), kuid samas pole tähelepanuta jäänud ka arktilised linnuliigid, kellel võiksid keskkonnast tulenevalt olla täiesti teistsugused mikroobikooslused, kui seda on pehmemas kliimas elavatel liikidel (Shawkey *et al.*, 2006). Palju katseid on tehtud ka kodulindudega, kuid antud töö keskendub looduses esinevatele liikidele. Siiski on uurimuses kasutatud ka võrdlusi ning andmeid kodulindude mikroobikoosluste kohta, kui vastav teave vabaltelavate lindude kohta puudub.

Selle töö eesmärgiks on anda ülevaade lindude sulestiku mikroorganismidest, sulgede mikroobikooslusi kujundavatest teguritest ja võimalikest mõjudest lindudele. Vaatluse all on sulestikku asustavad bakterid ja seened, kõige laialdasemalt käsitletakse neist baktereid. Mikroobikooslusi kujundavatest teguritest tuleb töös juttu elupaiga ning kliimatingimuste (Saag *et al.*, 2011a; Burt ja Ichida, 2004), linnu soo (Lucas *et al.*, 2005; Saag *et al.*, 2011b), koloonialise eluviisi (Møller *et al.*, 2009) ning rände (Bisson *et al.*, 2007; Bisson *et al.*, 2009) ja toitumise (Burt ja Ichida, 1999) mõjust sulestiku mikroobikoosluste kujunemisele. Vähem oluline pole ka mikroobide mõju lindudele, millest töös kajastatakse mõju sigimisedukusele ja sulgede värvuse kujunemisele (Burt ja Ichida, 2004; Shawkey *et al.*, 2007; Gunderson *et al.*, 2009). Samuti olen välja toonud seoseid erinevate uurimusartiklite vahel, püüdes luua tervikpilti lindude sulestiku mikroobikooslusest ning selle rollist lindude elukäigule.

2. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUS

Lindude eksogeense ehk välise (siia ei kuulu seedesüsteemis ning väljaheidetes leiduvad mikroskoopilised organismid) mikroobikoosluse kujundavad peamiselt bakterid, seened ja protistid, kes elavad lindude sulgedel ja kehal, koloniseerides erinevaid elupaiganišše. Sulestiku mikroobide kooslused võivad erinevate linnuliikide vahel ning isegi liigisiselt olla väga mitmekesised, kuna mikroobistik sõltub lindude elupaigast (Burt ja Ichida, 1999; Bisson *et al.*, 2009, Ruiz-de-Castaneda *et al.*, 2011a; Saag *et al.*, 2011a), toitumistüübist (Burt & Ichida 1999), linnu soost (Saag *et al.*, 2011b), rännetest (Bisson *et al.*, 2009), kliimast (Burt ja Ichida, 2004; Shawkey *et al.*, 2006; Bisson *et al.*, 2007; Peele *et al.*, 2008) ja sugemiskäitumisest (Soler *et al.*, 2012). Lindude eksogeenset mikroobistikku jaotatakse peamiselt kaheks: paljudel liikidel levinud mikroorganismid ning keskkonna- või liigispetsiifilised mikroorganismid (Shawkey *et al.*, 2006). Paljudel linnuliikidel elavaid mikroorganisme nimetatakse ka mõnikord „normaalseks“ mikroobikoosluseks (Shawkey *et al.*, 2006), sest neid leidub väga erinevatel linnuliikidel, hoolimata sellest, et nad asuvad taksonoomiliselt üksteisest kaugel või elavad varieeruvates keskkonnatingimustes. Näiteks, Czczuga *et al.* (2004) uurisid 48 linnuliigi sulgi ning leidsid, et viburseen (*Chytridiomycota*) *Rhizophyidium keratinophilum* kasvas mitmetel eri seltsidesse kuuluvate linnuliikide sulgedel (nt värvulistel (*Passeriformes*), haukalistel (*Accipitriformes*) ja kanalistel (*Galliformes*)), kelle elupaigad ning toiduobjektid on väga erinevad. Lisaks on sulgilagundavaid ehk keratinolüütilisi baktereid leitud nii värvuliste, kanaliste, haneliste (*Anseriformes*), tuviliste (*Columbiformes*), rähnaliste (*Piciformes*) ning kurvitsaliste (*Charadriiformes*) sulestikest (Burt, 2009). Samuti võib mikroorganisme klassifitseerida nende mõju järgi peremeesorganismile – sümbiondid (Ruiz-Rodriguez *et al.*, 2009), kommensalistid (Goodenough ja Stallwood, 2009), oportunistlikud või obligatoorsed patogeenid (Fudge, 2001); või eluviisi alusel – kinnitunud ja vabaltelavad mikroobid (Saag *et al.*, 2011; Lucas *et al.*, 2005).

2.1. Bakterid

Bakterid on linnu sulestikes kõige enam levinud mikroorganismid. Hoolimata sellest, et sulestik on üsna kuiv ja toitainetevaene kasvukeskkond ning linnud kasutavad sulestiku korrashoiuks pärani punäärme õli, milles leidub antibakteriaalseid aineid, mis võivad mõjutada bakterite kasvu ning paljunemist (Soler *et al.*, 2008; Bisson *et al.*, 2009), on sulestikus elutsevate bakterite mitmekesisus suur (Goodenough ja Stallwood, 2009; Shawkey *et al.*, 2006; Shawkey *et al.*, 2005a). Seega võib arvata, et sulestik pakub üsna stabiilset elukeskkonda ning sobivaid toiduallikaid, milleks võivad olla nii teised bakterid, uropügiaalnõre orgaanilised ained või muud sulgedel leiduvad orgaanilised või anorgaanilised ühendid (Shawkey *et al.*, 2005a).

Bisson *et al.* (2007) näitasid oma uurimustöös, et igal linnul on individuaalne mikroobide kooslus, mis erineb just bakterite liigilise koosseisu poolest. Üldiselt domineerivad sulestikus *Pseudomonas* bakteriperekonna esindajad, ent sulgede mikroobikooslus on tugevalt mõjutatud ka ümbritsevast keskkonnast, kliimast ning rändest (Bisson *et al.*, 2007). Lisaks tuvastas uurimisgrupp, et elupaiga valik mõjutas bakterite kooslust enam kui geograafiline asukoht: niiskemates elupaikades elavatel lindudel tuvastati kõige varieeruvamad bakterikooslused.

Bakterite jaotus linnu kehapiirkondades on varieeruv, sõltudes suures osas linnu toitumistüübist (Burt ja Ichida, 1999). Nimelt leiti mitmete linnuliikide ventraalsetelt sulgedelt enam baktereid, kui dorsaalsetelt. Erinevus ventraalsete ning dorsaalsete sulgede bakterite arvukuses tuleneb ilmselt lindude toitumisest – maastoituvate lindude ventraalsed suled satuvad maapinnaga rohkem kontakti ning seetõttu võib neil sulgedel olla rohkem baktereid kui selgmistel sulgedel (Burt ja Ichida, 1999). Ka Saag *et al.* (2012) tuvastasid, et lindude eri kehapiirkondade bakterite arvukused varieeruvad erinevalt Burt ja Ichida (1999) uuringust, kus leiti, et dorsaalsetel sulgedel on enam baktereid kui ventraalsetel. Kahe uuringu vastukäivus võib tulla asjaoludest, et Burt ja Ichida uurisid ainult sulgilagundavaid baktereid, mis moodustavad suhteliselt väikese osa kogu mikroobidest ning Saag *et al.* uurisid pigem linnu kogu mikroobset kooslust tervikuna.

Täheldatud on ka bakterite ebahühtlast jaotumist üksikutel sulgedel. Muza *et al.*, 2000 leidsid, et kattesulgede distaalsetel struktuuridel leidub rohkem baktereid kui kehapoolsetel ehk proksimaalsetel osadel. Ilmselt tuleneb kahe piirkonna bakterite arvukuse erinevus sellest, et distaalne osa sulest puutub rohkem kokku maapinna, õhukeskkonna või taimedega ning seega koguneb sule tipuosale rohkem baktereid. Samas on sule distaalsed struktuurid bakterite

kasvuks ebasobivamad, sest sealne temperatuur on kõikumavam ning ultraviolettkiirguse mõju tugevam (Muza et al. 2000). Seetõttu on paljud sule distaalselt osalt leitud bakterid (näiteks *Bacillus* perekonna esindajad) moodustanud spoorid, et taluda ebasobivatest keskkonnatingimustest põhjustatud stressi.

Teised uuringud mikroobide koosluste kohta tõestavad suurt varieeruvust nii linnuliigi siseselt kui liikide vahel (Goodenough ja Stallwood, 2009; Shawkey, et al., 2006). Sulestiku mikroobikoosluse varieeruvust näitasid Saag et al. (2011b), uurides suluspesitsejate rasvatihase (*Parus major*) ja must-kärbsenäpi (*Ficedula hypoleuca*) populatsioone samal uurimisalal. Nende kahe liigi pesapaiga eelistused on sarnased, kuid rasvatihaste sulgedel oli kõrgem mikroobide arvukus kui must-kärbsenäpil, mistõttu võib arvata, et sulestiku mikroobistik ei sõltu ainult elu- ja pesapaiga valikust. Kuna tihane teeb pesa peamiselt loomakarvadest ja samblast (Goodenough ja Stallwood, 2009), kärbsenäpp seevastu kasutab peaaegu alati männikoore ebemeid ning rohukõrsi, siis võivad erinevused bakterite arvukuses ning mitmekesisuses tulla pesamaterjali erinevusest (Saag et al., 2011b).

Nii Lucas et al. (2005) kui ka Saag et al. (2011a) on sulestiku baktereid klassifitseerinud nende eluviisi alusel kinnitunud ning vabaltelavateks bakteriteks. Kinnitunud bakterid seonduvad sulestruktuuridele biokile abil ning seega on nad vähem tundlikud keskkonna või linnu käitumise muutustele (Lucas et al., 2005; Saag et al., 2011a). Ilmselt on kinnitunud bakterite näol tegemist linnule kahjulikult mõjuvate mikroorganismidega, sest Saag et al. (2011a) leidsid sigimisperiodil emaslinnu kehamassi ning kinnitunud bakterite rohkuse vahel negatiivse seose. Seda sellepärast, et kinnitunud bakterid võivad lagundada sulgede keratiini ning mõjutada seeläbi linnu elukäiku (Saag et al., 2011a). Kuna vabaltelavate bakterite ning emaslinnu kehamassi vahel leidsid Saag et al. (2011a) positiivse seoses, võib arvata, et vabaltelavad bakterid ei mõju linnule negatiivselt.

Kuigi tänane mikrobioloogia on kiiresti arenev teadus, pole bakterite identifitseerimine siiski väga lihtne. Traditsioonilisi kultuurides kasvatamise meetodeid alati kasutada ei saa, sest looduslike tüvede kasvatamine laboris pole võimalik, kuna paljude mikroobide optimaalsed kasvutingimused pole teada (Shawkey et al., 2005a). Seega pole ka lindude sulestiku bakteriliikide kohta palju teada. Siiski võib välja tuua teatud bakterite hõimkonnad, perekonnad ja liigid, mis on lindudel laialdasemalt levinud.

Enamik sulestiku bakteritest kuuluvad hõimkondadesse *Firmicutes* ning proteobakterid (*Proteobacteria*), täpsemalt klassidesse gammaproteobakterid (*Gammaproteobacteria*), beetaproteobakterid (*Betaproteobacteria*) (Shawkey *et al.*, 2006; Shawkey *et al.*, 2004).

Gammaproteobakterid on tüüpilised gram-negatiivsed bakterid, kelle hulgas võib leida mitmeid patogeene (Fudge, 2001). Kõige levinum perekond sellest taksonist on pseudomonaadid (*Pseudomonas*), kelle enim identifitseeritud esindajad on *Pseudomonas fluorescens* ja *P. putida* (Goodenough ja Stallwood, 2009). Veel on leitud sulgedelt perekondi *Aeromonas*, *Acinetobacter*, *Shigella*, *Escherichia*, *Xanthomonas*, *Enterobacter* ja *Serratia*. (Bisson *et al.*, 2007)

Beetaproteobakterid on samuti gram-negatiivsed, aeroobid või fakultatiivsed anaeroobid (Garrity *et al.*, 2005). Lindudel levinud perekonnad on *Burkholderia* ja *Janthinobacterium* (Shawkey *et al.*, 2005a). *Firmicutes* hõimkonna esindajad on enamasti gram-positiivsed, endospoore moodustavad bakterid (Garrity *et al.*, 2009). Lindudelt on leitud perekondi *Staphylococcus*, *Enterococcus*, *Paenibacillus* ning mitmeid *Bacilluse* liike (Shawkey *et al.*, 2005a; Goodenough ja Stallwood, 2009). Tähelepanuväärsed on *Bacillus licheniformis*, *B. pumilus*, *B. megaterium*, kuna *in vitro* katsetes on nendel bakteritel leitud kõige enam keratinolüütilist aktiivsust (Burt, *et al.*, 1999), mis tähendab, et nimetatud bakteriliigid on võimelised lagundama sulgede keratiini.

2.1.1. Kasulikud ja neutraalsed bakterid

Enamik sulestiku mikroobidest on peremeesorganismile kahjutud ning ei põhjusta oma elukäiguga haigusi ega riku sulestiku konditsiooni. Sellist seost peremehe ning vastavate bakterite vahel saab vaadelda kui kommensalistlikku kooseluvormi, kus vaid bakteril on vastavast suhtest kasu. Normaalse mikroobistik on bakterite kooslus, mis on iseloomulik paljudele erinevate linnuliikidele (Shawkey *et al.*, 2006).

Terve linnu mikroobikoosluses domineerivad gram-positiivsed bakterid (Fudge, 2001). Gram-negatiivsed bakterid on sageli, ent mitte alati, oportunistlikud patogeenid (Fudge, 2001). Kui peremeesorganismi elutegevus või -kvaliteet on mingil moel häiritud, näiteks immuunsüsteemi mittefunktsioneerimise, alatoitumuse või haiguse tõttu, muutuvad kommensaalsed mikroorganismid oportunistlikeks patogeenideks (Fudge, 2001).

Nagu ka inimese normaalses mikroobikoosluses on oluline roll sümbiontsetel bakteritel, kes oma külluse või teatud antimikroobsete ainevahetusproduktidega patogeenide kasvu inhibeerivad (Neish, 2009), on ka lindude sulestikus mikroobe, kelle olemasolu võib olla oluline haiguste või muude kahjulike mõjude ära hoidmiseks (Soler *et al.*, 2010). Lindude nahalt võib leida ka inimese normaalsesse mikroobikooslusesse kuuluvaid liike nagu *Staphylococcus epidermis*, *Streptococcus* perekonna esindajad ning *Corynebacterium* perekonna esindajad (Fudge, 2001). Tavalised lindude normaalse mikroobide koosluse moodustajad on *Lactobacillus*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Bacillus*, *Corynebacterium* perekonnad (Reavill, 1996), siiski võivad osad nendest bakteritest osutada oportunistlikeks patogeenideks ning põhjustada haigusi (Fudge, 2001).

2.1.2. Kahjulikud ja patogeensed bakterid

Kuigi enamik sulestiku mikroobidest näivad olevat peremeesorganismile kahjutud, siis leidub ka mitmeid selliseid baktereid, mis põhjustavad haigusi, võivad rikkuda sulestiku konditsiooni või olla isegi surmavad.

Üheks selliseks kahjulike bakterite grupiks on sulgilagundavad bakterid. Tegemist on polüfüleetilise rühmaga, mida ühendab võime lagundada sulgi (Onifade *et al.* 1998). Enamik kartinolüütilistest bakteritest kuulub *Bacillus* perekonda, kellest enim uuritud on *B.licheniformis* 'e esinemine sulgedel (Burt ja Ichida, 1999; Shawkey *et al.*, 2003; Whitaker *et al.*, 2005). Sulgede lagundamine pole mikroorganismide hulgas kuigi levinud, sest suled koosnevad peamiselt β -keratiinist, mis moodustab stabiilseid ning vastupidavaid β -struktuure, mida nimetatakse β -lehtedeks. Lisaks on β -keratiinis palju disulfiid- ja vesiniksildu ning hüdrofoobseid sidemeid, mis keratiini utiliseerimise veelgi keerulisemaks muudavad (Gupta ja Ramnani, 2006).

Keratinaasi tootvaid baktereid on leitud nii mullast (Bach *et al.*, 2010) kui ka sulestikest (Burt ja Ichida 1999, Gunderson *et al.*, 2008). Burt ja Ichida (1999) leidsid oma uuringutes, et sulgilagundavaid baktereid leidub rohkem veelindudel ning maapinnal toituvatel lindudel, millest võib järeldada, et need bakterid saadakse otsesest kontaktist keskkonnaga. Nende kogutud andmetel oli 7,4% lindude sulestikus sulgilagundavaid baktereid. Whitaker *et al.* (2004) leidsid, et keratinolüütiliste bakterite, eriti aga *B. licheniformis* 'e esinemissagedus võib olla alahinnatud. Kogudes proove kaheksalt erinevalt linnuliigilt ning umbes viiesajalt isendilt, tuvastasid nad, et keskmiselt 39% lindudest on keratinolüütiliste bakterite kandjad ning vastavatest bakteriproovidest leiti *B.licheniformis* 't 69 protsendil. Ka uuring ida-

sinilinnul (*Sialia sialis*) leiduvate keratinolüütiliste bakterite kohta (Gunderson *et al.*, 2009) näitas, et sulgilagundavate bakterite hulk sulestikus on ilmselt suurem, kui eelnevad uuringud on tuvastanud. Gunderson *et al.* (2009) leidsid, et 99% uuritud ida-sinilindudest kandsid sulgedel keratinolüütilisi baktereid. Lähedase tulemuseni olid jõudnud Shawkey *et al.* (2007), leides sulgilagundavaid baktereid 89-l protsendil isastel ida-sinilindudel.

Burt ja Ichida (2004) uurisid seoseid Glogeri reegli ning sulgilagundavate bakterite arvukuse vahel laulusidriku (*Melospiza melodia*) sulestikus. Glogeri reegli järgi on niiskemas kliimas elavatel lindudel tumedamad suled, kui nende kuivemas kliimas elavatel liigikaaslastel. Ka Burt ja Ichida tuvastasid, et laulusidriku sulestik oli niiskemates tingimustes tumedam ning sulgedelt võis leida rohkem keratinolüütilisi baktereid, kui heledama sulestikuga lindudelt. Lisaks oli selline varieeruvus aastate lõikes püsiv. Kuna bakterid kasvavad paremini niiskemates tingimustes (Staley *et al.*, 2009) ning tumedamad suled on lagundamisele vastupidavamad (Goldstein *et al.*, 2004), siis võib oletada, et sulevärvuse üheks evolutsiooniliseks tekkepõhjusteks võivad olla sulgilagundavad bakterid. Samale järeldusele jõudsid ka Grande *et al.* (2004), kes uurisid erinevate linnuliikide pigmenteerunud ning pigmentideta sulgi ja nende lagundamist keratinolüütiliste bakterite poolt. Jõudes tulemuseni, et pigmentideta suled lagundatakse kiiremini kui pigmenteerunud suled, oletasid ka nemad, et sulgilagundavad bakterid võivad mõjutada lindude sulgede värvuse kujunemist.

Lisaks palju uuritud *B. licheniformis*'ele on leitud mitmeid teisi bakteriliike, kes on võimelised sulgede keratiini lagundama. Uurides aed-karmiinleevikese (*Carpodacus mexicanus*) sulgede mikroobikooslusi, identifitseeriti liikidel *Kocuria rhizophila*, *Pseudomonas stutzeri*, *P. fulva*, *Micrococcus nishinomyaensis*, *Staphylococcus epidermidis* ja *Bacillus* sp. ning vähesel määral ka *Staphylococcus hemolyticus*, *S. hominis*, *Enterococcus faecalis* keratinaasi tootmise võime, seega võivad ka antud bakteriliigid mõjutada sulestiku konditsiooni (Shawkey *et al.*, 2003).

Ehkki uuringutes on leitud tõendeid keratinolüütiliste bakterite esinemise kohta sulgedel (Burt ja Ichida 1999, Shawkey *et al.*, 2005a; Gunderson *et al.*, 2008), pole teadlased täiesti kindlad, kuidas ja millisel määral need bakterid lindude sulestiku kvaliteeti mõjutada võiksid. On pakutud teooriaid, et sulgilagundavad bakterid degradeerivad sulestikku, põhjustades sellega termoregulaatorseid häireid (Brush, 1965; Stettenheim, 2000), vähendavad lennuefektivsust (Swaddle *et al.*, 1996, Burt ja Ichida, 1999) ning sulestiku värvuse muutusi (Gunderson *et al.*, 2009; Grande *et al.*, 2004; Burt ja Ichida, 2004). Samas kindlaid tõendeid

pole looduses siamaani bakteriaalse sulgede lagundamise ning lindude eluvõime vähenemise vaheliste seoste kohta leitud. Cristol *et al.* (2005) kandsid kuldnokkade ning kardinalide sulgedele *B. licheniformis* 'e rakke, et uurida, millisel määral sulgilagundav bakter võiks sulestiku konditsiooni muuta. Üllatavalt ei tuvastanud Cristol *et al.* (2005), et sulestiku seisund oleks muutunud ka peale pikemaajalist sulgilagundava *B. licheniformis* 'ega mõjutamist. Samas on tõenäoline, et sulgede konditsioon ei muutunud, kuna lindudel oli võimalik oma sulgi puhastada ning võida uropügiaalnäärme nõrega. Need tegevused võivad vähendada bakterite arvukust sulestikus. Lisaks on võimalik, et sulgedele kantud bakterid ei hakanud ebasobivate keskkonnatingimuste tõttu kasvama, vaid moodustasid inaktiivseid spoore ning seega ei avaldunud nende sulgilagundav mõju.

Samas leidsid Gunderson *et al.* (2009), et sulgilagundavad bakterid on ida-sinilindude sulestikus aktiivsed ning võivad mõjutada sulestiku värvuse kujunemist ning ka emaslindude kehamassi, mis lubab arvata, et ilmselt on keratinolüütilistel bakteritel siiski teatav mõju linnu elukäigule.

Järgmisel leheküljel on tabelina kokku võetud sulgedelt ning mullakeskkonnast leitud keratinolüütilised bakterid.

Tabel 1. Sulgedelt ja mullast leitud keratinolüütilised bakterid

Bakter	Leiukoht	Allikas
<i>B. licheniformis</i>	linnu sulestik muld	Burt ja Ichida, 1999; Whitaker <i>et al.</i> , 2005 Lucas <i>et al.</i> , 2003
<i>B. subtilis</i>	linnu sulestik muld	Burt ja Ichida, 1999; Whitaker <i>et al.</i> , 2005 Bach <i>et al.</i> , 2011
<i>B. pumilus</i>	linnu sulestik	Burt ja Ichida, 1999;
<i>B. cereus</i>	muld	Bach <i>et al.</i> , 2011
<i>Staphylococcus epidermis</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>S.hominis</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>S. hemolyticus</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>Enterococcus faecalis</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>Kocuria rosea</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>K. rhizophila</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>Pseudomonas stutzeri</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>P. fulva</i>	linnu sulestik	Shawkey <i>et al.</i> , 2003
<i>P. fragi</i>	muld	Lucas <i>et al.</i> , 2003
<i>Janthinobacterium lividum</i>	muld	Lucas <i>et al.</i> , 2003
<i>Serratia marcescens</i>	muld	Bach <i>et al.</i> , 2011

Sulgilagundavad bakterid moodustavad vaid osa linnule kahjulikest bakteritest. Lindude sulestiku mikroobikoosluses leidub mitmeid kommensaalseid baktereid, mis linnu immuunsüsteemi nõrgenemise või bakteri elutsüklile soodsate keskkonnamõjude tõttu võivad muutuda patogeenseteks ning põhjustada mitmeid haigusi (Fudge, 2001).

Enamik lindude haigustekitajatest on gram-negatiivsed bakterid, mis kuuluvad gammaproteobakterite (*Gammaproteobacteria*) klassi. Gammaproteobakterite hulgas on mitmeid oportunistlikke patogeene, mis võivad põhjustada haigusi (Fudge, 2001; Friend ja Franson, 1999) ning keda on leitud ka lindude sulgedelt (Shawkey *et al.*, 2005a; Shawkey ja Hill, 2004; Goodenough ja Stallwood, 2009). Tabelis loetletud bakterite liigid ja perekonnad on oportunistlikud patogeenid ning võivad linnu nõrgenenud immuunsuse korral põhjustada erinevaid haiguslikke seisundeid, ühtlasi on neid leitud erinevate uuringute käigus lindude sulestikest või pesadest (Shawkey *et al.*, 2005a; Goodenough ja Stallwood, 2009).

Tabel 2. Sulestikust leitud oportunistlike bakterite võimalikud mõjud linnule

Kahjulik bakter	Mõju linnule	Allikas
<i>Acinetobacter sp.</i>	kõhulahtisus hingamisteede haigused	Reavill, 1996 Shawkey <i>et al.</i> , 2005a;
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	ülemiste hingamisteede haigused	Fudge, 2001 Reavill, 1996 Shawkey <i>et al.</i> , 2005a;
<i>Aeromonas sp.</i>	infektsioonid	Fudge, 2001 Goodenough ja Stallwood, 2009
<i>Escherichia coli</i>	hepatiit kopsupõletik	Reavill, 1996 Goodenough ja Stallwood, 2009
<i>Staphylococcus sp.</i>	dermatiitne nahapõletik veremürgitus	Friend ja Franson, 1999 Reavill, 1996 Fudge, 2001 Goodenough ja Stallwood, 2009
<i>Streptococcus sp.</i>	infektsioonid	Fudge, 2001 Shawkey <i>et al.</i> , 2005a;

2.2. Seened

Sulestiku mükoflooraks võib nimetada kõiki sulgedel leiduvaid seeni. Mükofloorat on võrreldes bakterite kooslustega vähem uuritud, ent nende tähtsus sulgede mikroobikoosluse moodustamisel ei pruugi olla sugugi väiksem. Seened, nagu ka bakterid, võivad sulestiku konditsiooni rikkuda, omades keratinolüütilist aktiivsust (Shawkey *et al.*, 2003) või põhjustades infektsioone (Pinowski *et al.*, 1994; Chege *et al.*, 2013; Friend ja Franson, 1999). Mitmed seeneliigid võivad põhjustada infektsioone või olla patogeensed ja seepärast on nende esinemist uuritud ka lindude pesades (Goodenough ja Stallwood, 2010). Linnud kasutavad sulgi pesamaterjalis ning seened võivad kanduda vanematelt poegadele (vertikaalne transmissioon), seega võivad linna sulestiku seened mõjutada pesas leiduvate seente kooslust ja linnupoegade mikroobikooslusi, mis omakorda võiks seletada haiguste ning infektsioonide päritolu noorlindudel.

Paraku on enamik uuringuid sulgedel leiduvate seente kohta tehtud kodulindudel ja keskendunud levinud seenhaiguste uurimisele või sulgede tööstusliku lagundamise tarbeks, mis ei anna aga ülevaadet vabaltelavate lindude mükofloorast. Kodulindudega läbi viidud uuringute (Efuntoye ja Fashanu, 2001; Mandeel *et al.*, 2009) tulemused näitavad, et suur osa mükofloorast jaotub kahte gruppi: keratinolüütilised ja patogeensed seened. Sageli pole piirid nende kahe jaotuse vahel selged, näiteks sulgilagundava võimega *Microsporium gallinae* (Shawkey *et al.*, 2003) võib olla ka haigustekitaja, põhjustades lindudel naha seenhaigusi (Friend ja Franson, 1999).

Efuntoye ja Fashanu (2001) leidsid Nigeeria kodulindudel (kanad, pardid, kalkunid, tuvid) 15 seeneliiki perekondadest *Chrysosporium*, *Trichophyton*, *Microsporium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Penicillium* ja *Trichoderma*. Antud uuringus olid enim isoleeritud seened *Microsporium gypseum* ja *Chrysosporium keratinophilum*, mis tuvastati kolmandikul uuritud kodulindudel.

Mandeel *et al.* (2009) uurisid Bahraini kodulinde (nende hulgas samuti kanu, tuvisid, parte) ning tuvastasid sulgedel 11 liiki keratinolüütilisi seeni. Sarnaselt Efuntoye ja Fashanu (2001) uuringule olid kõige levinumad seeneperekonnad *Chrysosporium*, *Trichophyton*, *Arthroderma*, *Scopulariopsis* ja *Sepedonium*. Neist kõige levinum liik oli *C. keratinophilum*, keda isoleeriti rohkem kui pooltest uuritud isenditest.

Vabalt elavate lindude uuringute tulemused näivad ühtivat eelneva kahe uurimusega. Deshmukh (2004) uuris India linnades elavate tuvide sulestikke ning leidis sulgedel 10 liiki

seeni perekondadest *Chrysosporium*, *Microsporum*, *Malbranchea*, *Myriodontium*, *Trichophyton*, neist kõige levinum oli seeneliik *Chrysosporium indicum* (24-1 % isenditel).

Võrreldes eelnevaid töid Hubaleki (1978) uuringuga sulestiku mükofloora kohta, on tulemused varieeruvad. Ka Hubalek tuvastas sulgedel seeneperekondi *Chrysosporium*, *Mucor*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Athroderma* nagu eelpool mainitud uuringutes leiti, ent protsentuaalselt olid leiud erinevad. Kui Efuntoye ja Fashanu (2001) ja Mandeel *et al.* (2009) näitasid, et *Chrysosporium* oli üks levinumaid perekondi sulgedel, siis Hubaleki andmetel oli sama seeneperekonna tähtsus kogu sulestiku mükofloora moodustamisel väiksem. Erinevused uuringute vahel võiksid tulla sellest, et vabalt elavate ja kodulindude mikroobikooslused ongi teatud määral erinevad, ent ilmselt on mõju ka meetodikal ning vahenditel, mida vastavate uuringute läbiviimiseks kasutati, sest uuringute toimumiste ajaline vahe oli üsna suur.

2.2.1. Keratinolüütilised seened

Sarnaselt sulgilagundavatele bakteritele on ka keratinolüütilised seened võimelised lagundama sulgede β -keratiini ning seega vähendama linnu kohasust (Goodenough ja Stallwood, 2009). Kuna sulgilagundavad bakterid võivad kahjustada sulestiku konditsiooni ja seeläbi põhjustada muutusi linnu lennuefektiivsuses (Swaddle *et al.*, 1996, Burt ja Ichida, 1999), termoregulaatorseid häireid (Stettenheim, 2000) või sulestiku värvuse muutusi (Gunderson *et al.*, 2009; Grande *et al.*, 2004; Burt ja Ichida, 2004), on tõenäoline, et keratinolüütilistel seentel on linnu elukäigule sarnane mõju

Keratinolüütilised seened on sageli levinud mullas, kus toimub keratiinirikka orgaanika (loomade karvad, lindude suled, nahad, küünised) lagundamine (Moallaei *et al.*, 2006; Kacinova *et al.*, 2013). Mullakeskkonnast leitud keratinolüütilisi seeni on tuvastatud ka sulestikes, näiteks sulgilagundavaid seeneperekondi *Chrysosporium*, *Athroderma*, *Microsporum*, *Trichophyton* on leitud nii mullast (Moallaei *et al.*, 2006; Kacinova *et al.*, 2013) kui ka lindude sulgedelt (Mandeel *et al.*, 2009; Deshmukh, 2004; Hubalek, 1978), mistõttu võib arvata, et linnud saavad keratinolüütilised mikroobid kokkupuudetest mullakeskkonnaga. Eelnevat kinnitab ka Mandeel *et al.* (2009) uurimus, milles leiti, et maapinnal elavatel lindudel on rohkem sulgilagundavaid seeni (5,3 seeneliiki linnu kohta) kui teistel lindudel (3,0 seeneliiki linnu kohta).

2.2.2. Patogeensed seened

Lisaks keratinolüütistele seentele moodustavad suure osa lindude mükofloorast patogeensed seened, mis võivad põhjustada mitmesuguseid haigusi ja infektsioone. Seente poolt põhjustatud haigus on näiteks lindude aspergilloos, mis esineb nii vabalt kui ka vangistuses elavatel lindudel (Chege *et al.*, 2013). Aspergilloosi põhjustavad kerahalliku (*Aspergillus*) liigid *Aspergillus flavus* ja *A. fumigatus* kottseente (*Ascomycota*) hõimkonnast (Friend ja Franson, 1999), millest kõige tavalisem aspergilloosi tekitaja on oportunistlik patogeen *A. fumigatus* (Chege *et al.*, 2013). Seeneoste sissehingamisel tekivad lindudel kopsupõletik (Chege *et al.*, 2013) või muud hingamisteede haigused (Friend ja Franson, 1999). Kuna *Aspergillus* perekonna esindajaid on leitud kasvamas lindude sulgedel (Hubalek, 1978; Efuntoye ja Fashanu, 2001), võib arvata, et organismi immuunsüsteemi nõrgenemisel või sobivatel keskkonnatingimustel võivad need samad sulestikus leiduvad patogeensed seened põhjustada lindudel infektsioone.

Teiseks laialt levinud seenhaiguseks on *Candida albicans* poolt põhjustatud kandidoos, mis peamiselt nakatab mune ja poegi ning põhjustab nende hukkumise (Pinowski *et al.*, 1994). Pinowski *et al.* (1994) uurisid kodu- (*Passer domesticus*) ja põldvarblase (*Passer montanus*) embrüote või siis koorunud poegade suremust ning leidsid, et bakterite ja seente rohkus munadel mängis olulist rolli embrüote hukkumisel – umbes 30 % koduvarblase ja 25 % põldvarblase munadest nakatus ning hukkus. Samuti hukkus 25-30 % koorunud poegadest (Pinowski *et al.*, 1994). Kuna *C. albicansi* on leitud ka lindudel sulestikust (Hubalek, 1978), on võimalik, et täiskasvanud linnud nakatavad mune ning koorunud poegi, põhjustades nende hukkumise. Kandidoosi esineb ka täiskasvanud lindudel ning tavaliselt avaldub haigus seedeelundkonna infektsioonidena (Friend ja Franson, 1999).

Lisaks on lindude sulestikest (Mandeel *et al.*, 2009; Deshmukh, 2004; Hubalek, 1978) ja pesadest (Goodenough ja Stallwood, 2010) leitud perekondadesse *Microsporium* ja *Trichophyton* kuuluvaid liike, mis on tuntud nahainfektsioonide põhjustajad nii vabaltelavatel kui kodulindudel (Friend ja Franson, 1999). Neist *Microsporium gallinae* ja *Trichophyton gallinae* on kõikjal maailmas levinud ja tuntuimad lindude nahapatogeenid (Friend ja Franson, 1999).

3. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUST KUJUNDAVAD TEGURID

3.1. Elupaiga ja toitumistüübi mõju

Sulestiku mikroobikoosluse kujunemine sõltub suure osas linnu elupaigast (Burt ja Ichida, 1999; Bisson *et al.*, 2007; Saag *et al.*, 2011a), eriti elupaiga mullakooslusest, kuna muld võib olla oluline sulestikubakterite, sealhulgas sulgilagundavate bakterite (Lucas *et al.*, 2003), allikas (Burt ja Ichida 1999, Shawkey *et al.*, 2005a).

Uurides rasvatihase sulestiku bakterikooslust, leidsid Saag *et al.* (2011a), et ka väikesel geograafilisel alal eri biotoopides pesitsevate isendite sulestiku bakterikooslused erinevad. Lehtmetsas pesitsevatel rasvatihastel oli bakterite arvukus suurem, samas okasmetsas elavate tihaste sulestiku bakterikooslus oli liigirikkam võrreldes lehtmetsa tihaste sulestiku bakterikooslusega.

Ka Bisson *et al.* (2007) leidsid, et elupaiga keskkonnatingimused mõjutavad sulestiku mikroobikooslusi. Punasaba-säälik (*Setophaga ruticilla*) võib elada erinevates biotoopides: nii niisketes mangroovimetsades kui kuivades põõsastikes. Uurides punasaba-sääliku sulestikku, leiti, et kahes eri biotoobis elavatel lindudel on sulgedel erinevad mikroobide kooslused. Niiskemaid elupaiku eelistavatel lindudel leiti sulestikus rohkem taimedelt pärit baktereid. Kui Burt ja Ichida (1999) leidsid oma uuringus, et kokkupuude mullaga võib olla üks olulisemaid tegureid linnu sulestiku mikroobikoosluste kujundamisel, siis Bisson *et al.* (2007) leidsid, et muld ei pruugi olla kõige olulisem mikroobikooslusi mõjutav faktor. Nimelt uurisid nad eelpool nimetatud biotoopide muldade mikroobikooslusi ning võrdlesid neid proove sulestikest võetud proovidega. Erinevused mulla ning sulestike mikroobikoosluste vahel olid suured. Eriti spetsiifiliselt vaatlesid nad ventraalsete sulgede mikroobistikku ning leidsid, et ventraalsete sulgede ning mulla mikroobikoosluste vahelised erinevused olid isegi suuremad kui mulla ja muudelt kehaosadelt võetud proovide erinevused. See tulemus lubab arvata, et lisaks mullale mõjutavad sulgede mikroobikooslusi ka mingid muud faktorid. Samas ei saa tähelepanuta jätta fakti, et punasaba-säälik on putuktoiduline lind (Sherry ja Holmes, 1997), puutudes vähe kokku mullakeskkonnaga, mistõttu võibki tema ventraalsete sulgede mikroobistik tugevasti erineda mulla mikroobikooslustest.

Sulestiku mikroobikooslust võib mõjutada ka linnu toitumistüüp, kuna sellest sõltub, kui palju puutub lind kokku erinevate substraatidega. Burt ja Ichida (1999) leidsid, et maastoituvatel ja veelindudel on rohkem baktereid, kui õhus- ja võrastikes toituvatel lindudel. Selline erinevus võib tuleneda sellest, et bakterite arvukus on suurem maapinnal ja vee läheduses ning suur osa

bakteritest saadakse otseselt kontaktist keskkonnaga. Kuna mullast on leitud ka mitmeid sulgilagundavaid baktereid (Lucas *et al.*, 2003), võib linnu kokkupuude mullakeskkonnaga mõjutada sulestiku mikroobikooslust. Samas kokkupuude mullaga sõltub suuresti linnu toitumistüübist, kuna sellest oleneb, kui palju aega lind maapinnal viibib ehk kui palju lind mullakeskkonnaga ning mullas leiduvate bakteritega kontakti satub. Seega võib toitumistüüp mõjutada nii mikroobide rohkust kui ka liigilist koosseisu sulgedel. Burt ja Ichida (1999) leidsid, et maapinnal toituvatel lindudel on sulgedel rohkem sulgilagundavaid baktereid kui õhustoitujatel. Lucas *et al.* (2005) leidsid maapinnal toituva kuldnoka sulgedel rohkem bakteriliike, kui Saag *et al.* (2011b) puude võrastikes toituvatel rasvatihasel ning must-kärbsenäpil. Samas võivad kuldnoka ning rasvatihase mikroobikoosluste erinevused olla põhjustatud pelgalt sellest, et kuldnokk on kehamõõtmelt ning massilt suurem lind kui rasvatihane ning seetõttu võib kuldnoka sulestikus olla ka rohkem baktereid.

3.2. Geograafilise asupaiga ja kliima mõju

Geograafilise asupaiga kliima- ja keskkonnatingimused mõjutavad bakterite kasvu ning kujundavad seega linnu sulestiku mikroobikooslusi (Bisson *et al.*, 2007). Bisson *et al.* (2007) uurisid niiskes ja kuivas biotoobis elavate punasaba-säälikute sulestiku mikroobikooslusi ning mulla mikroobikooslusi kahes kliimaatiliselt erinevas geograafilises asupaigas (Marylandis ja Jamaical). Uurimuse tulemused näitasid, et Jamaica ning Marylandi lindude sulestike mikroobide kooslused olid erinevad, millest võib oletada, et sulgede mikroobikoosluste kujunemine sõltub biogeograafilisest regioonist. Samas täheldasid teadlased, et geograafilisest asukohast olulisem mikroobistikku muutev tegur võib olla biotoop (vaata 3.1.) ning täpsemalt biotoobis valitsevad niiskustingimused. Kuna niisked keskkonnatingimused soodustavad bakterite kasvu (Ruiz-de-Castañeda *et al.*, 2011), siis on ilmselt ka niiskemates tingimustes elavatel lindudel sulestikus rohkem mikroobe. Sarnaselt Bisson *et al.* (2007) uurisid ka Burt ja Ichida (2004) kahes kliimaatiliselt erinevas asupaigas lindude sulestikke. Nimetatud uurimuses võrreldi kuivemas Arizonas ja niiskemas Washingtonis elavate laulusidrikute (*Melospiza melodia*) mikroobikooslusi ning leiti, et niiskemas keskkonnas elavatel laulusidrikutel leidis sulestikus rohkem sulgilagundavaid baktereid. Ehkki erinevused kahe asupaiga isendite mikroobikooslustes ei olnud suured, olid need mitme aasta lõikes püsivad. Burt ja Ichida (2004) uurimuse edasiarendusena vaatlesid Peele *et al.* (2008) soosidrikute (*Melospiza georgiana*) sulestiku mikroobikoosluse erinevusi kahes asupaigas, kus valitsesid samasugused niiskustingimused, kuid elukohad erinesid keskkonna soolsuse poolest. Kuna

sulgilagundavad bakterid nagu *Bacillus sp.* on halotolerantsed (Garrity *et al.*, 2009), annab see neile kasvueelise soola vähem taluvate bakterite ees. Kõrgema soolsusega asukohas leiti 82-1 % soosidrikutel sulestikus sulgilagundavaid baktereid, vähema soolsusega keskkonnas leidis sulgilagundavaid baktereid vaid 40-1 % uuritud lindudest. Kogu bakterite arvukus oli samuti suurem kõrgema soolsusega elupaigas, kuid see on ilmselt seletatav keskkonna kõrgema üldise temperatuuriga antud piirkonnas, mis soodustab bakterite kasvu.

Ka ekstreemne elukeskkond oma spetsiifilise mikroobikooslusega võib mõjutada lindude sulestiku mikroobikoosluse kujunemist. Shawkey *et al.* (2006) leidsid oma uuringus, et kahe arktilise liigi kääbusõrdi (*Aethia pusilla*) ja tuttõrdi (*Aethia cristatella*) ning tavalise kodukana (*Gallus gallus domesticus*) sulestiku mikroobide kooslustes leidub mitmeid erinevusi. Arktiliste alklaste (*Alcidae*) sulgedel leiti külmalembeseid (psührofiilseid) ja halotolerantseid *Psychrobacter* perekonna esindajaid, keda kodukanal ei leitud. Võib arvata, et halotolerantne *Psychrobacter* esineb veelindudel, kellel on pidev kokkupuude külma ja soolase ookeaniveega. Üldiselt mõjutavad sulestiku mikroobikoosluse kujunemist erinevate keskkonnatingimuste (niiskused, temperatuur, soolsus) kokkulangemised, mis soodustavad või pärsivad mikroorganismide elutegevust.

3.3. Sugudevahelised erinevused

Mitmed värvulistega (*Passeriformes*) tehtud uuringud on näidanud, et mikroobikoosluste kujunemine sõltub linnu soost. Näiteks on leitud, et emaste sulestikus on oluliselt rohkem baktereid kui isaste sulestikus (Lucas *et al.*, 2005, Møller *et al.*, 2009, Saag *et al.*, 2011a). Tavaliselt panustavad emased järglaste üleskasvatamisse rohkem kui isased (Møller *et al.*, 2009). Suurem panus poegade üleskasvatamisse võib tähendada, et emaslinnul on vähem aega oma sulestiku hooldamiseks, mis omakorda võib suurendada sulestikus leiduvate mikroorganismide arvukust.

Møller *et al.* (2009) leidsid, et suitsupääsukese (*Hirundo rustica*) isaslindude sulestikus on vähem sulgilagundavaid baktereid. Mis võib tuleneda sellest, et isastel on suuremad uropügiaalnäärmed, mis toodavad rohkem nõret, mis võib pärssida sulgedel elavate mikroorganismide kasvu. Samas emased suitsupääsukesed panustavad rohkem pesaehitusse (Møller *et al.*, 2009), puutudes selle käigus kokku mulla ning erineva taimse materjaliga, mis võib soodustada bakterite kandumist sulgedele. Emaslinnud hauvad ning tegelevad intensiivsemalt poegade toitmisega, mistõttu puutuvad nad rohkem pesamaterjaliga kokku, omandades sel moel enam baktereid kui isaslinnud (Møller *et al.*, 2009). Ka Saag *et al.* (2011a) leidsid rasvatihaste ning must-kärbsenäppide sulestikke uurides, et emastel on sulgedel rohkem kinnitunud baktereid, sealhulgas sulgilagundavaid baktereid, kui isastel. Saag *et al.* (2011a) pakkusid välja, et sugudevahelised erinevused bakterite arvukuses võivad olla tingitud emaste suuremast panusest järglastesse, mille tõttu puutuvad emaslinnud rohkem kokku pinnase ning pesamaterjaliga, mis mõjutavad sulestiku mikroobikoosluse kujunemist.

Uurides sinikael-partide (*Anas platyrhynchos*) sulgede mikroorganismide kooslusi, leidsid Giraudeau *et al.* (2013), et isastel sinikael-partidel oli sulestikus rohkem sulgilagundavaid baktereid ning ka üldine bakterite arvukus oli suurem kui emasel. Varasemate uuringute (Møller *et al.*, 2009; Saag *et al.*, 2011b) tulemused näitavad aga vastupidist tendentsi – emaslinnade sulgedelt leiti rohkem sulgilagundavaid baktereid ning üldine bakterite arvukus oli emastel ja isastel samasugune. Giraudeau *et al.* (2013) erinevad tulemused võivad tuleneda sellest, et erinevalt isastest, muutub emaste sinikael-partide uropügiaalnäärme nõre keemiline koostis sigimisperioodil (Kolattukudy *et al.*, 1987), ning muutunud nõre võib omada mikroobidele väiksemat mõju. Kui Møller *et al.* (2009) ja Saag *et al.* (2011b) uurisid värvuliste sulestiku mikroobe, siis Giraudeau *et al.* (2013) aga haneliste (*Anseriformes*) seltsi kuuluva sinikael-pardi mikroobikooslusi. Kuna Shawkey *et al.* (2006) on näidanud, et erinevatesse seltsidesse kuuluvatel lindudel on erinevad sulestiku mikroobikooslused, on

tõenäoline, et lindude seltsid võivad üksteisest erineda ka sellepolest, kummal sugupoolel on sulgedel rohkem baktereid.

Siiski pole isaste ning emaste lindude mikroobikooslused alati erinevad. Mitmetes uurimustes (Lucas *et al.*, 2005; Gunderson *et al.*, 2009; Saag *et al.*, 2011b) on leitud, et sigimispartnerite sulgede mikroorganismide arvukus korreleerub emas- ning isaslindude vahel. Tõenäoliselt omandavad sigimispartnerid sarnase mikroobikoosluse horisontaalse ülekande teel, puutudes kokku üksteise, pesa ning poegadega (Saag *et al.*, 2012; Kulkarni ja Heeb, 2007). Saag *et al.* (2011b) leidsid, et vabaltelavate bakterite kooslused isaste ning emaste rasvatihaste kui ka must-kärpsenäppide vahel on sarnasemad, kui kinnitunud bakterite kooslused, mis võib tuleneda sellest, et vabaltelavad bakterid kanduvad linnult linnule suurema tõenäosusega.

3.4. Vanuse, sigimisetappide ja aastaegade vahelised erinevused

Kuna aasta lõikes muutuvad elupaiga keskkonnatingimused kui ka lindude käitumine (näiteks sigimis- ja rändeperioodil), on tõenäoline, et ka sulestiku mikroobikooslus on linnu erinevatel eluetappidel varieeruv. Näiteks Kilgas *et al.* (2012a) leidsid, et emaslindude sulestiku bakterite arvukus sõltus sigimisetapist. Täpsemalt vaadeldi lindude sulestikku kolmel erineval sigimisperioodi etapil: enne munemist, esimese kurna üleskasvatamise ajal ning teise kurna üleskasvatamise ajal. Kui isaste sulestiku bakterite arvukus sigimisperioodil ei muutunud, siis emaste sulgedelt leiti kõige rohkem baktereid pesa ehitamise ajal. Nagu ka eelnevalt mainitud, panustavad emased rohkem aega pesa ehitamisele ning puutuvad seetõttu rohkem kokku mulla ja taimse materjaliga ning võivad seega keskkonnast rohkem baktereid omandada. Ühtlasi jääb emastel vähem aega sulestiku korrastamiseks, mis võib samuti tõsta sulgedel leiduvate bakterite arvukust. Kinnitunud bakterite hulk emaste sulestikus kasvas, kuni pesa ehitamine oli lõpetatud, samas kui sulgilagundavate bakterite liigirikkus sulestikus ei suurenenud (Kilgas *et al.*, 2012a). Peale pesa valmimist langeb sulestiku bakterite arvukus ilmselt sellepärast, et emaslinnud puutuvad vähem kokku mullakeskkonnaga ning neil on piisavalt aega oma sulestiku eest hoolt kanda. Kui aga võrrelda sulestiku bakterite arvukust esimese ning teise kurna ajal, siis teise kurna üleskasvatamise jooksul leiti emaste sulestikust rohkem baktereid. Kuna teine kurn munetakse tavaliselt suvel, mil niiskustingimused ning kõrgem temperatuur võivad soosida bakterite kasvu (Ruiz-de-Castañeda *et al.*, 2011a), siis võib see olla ka põhjus, miks hilisema kurna üleskasvatamisel ajal on emaslindude sulgedel rohkem mikroobe.

Kui Lucas *et al.* (2005) leidsid, et kurna suuruse ning emaslindude sulestikus leiduvate vabaltelavate bakterite arvukuse vahel on positiivne seos, siis Saag *et al.* (2011a) vastavat seost ei leidnud. Lucas *et al.* (2005) põhjendasid sulestikus leiduvate bakterite arvukuse tõusu sellega, et emastel on suuremat kurna üles kasvatades vähem aega oma sulestiku korrastamiseks. Kui lindudel on rohkem poegi, kulutavad nad toiduhankimisele rohkem ressursse (Wright *et al.*, 1998), seega jääb vähem aega oma sulestiku eest hoolitsemiseks, mis omakorda aga võiks suurendada mikroorganismide rohkust sulgedel. Samas Saag *et al.* (2011a) pakkusid välja, et kuna linnud reguleerivad oma kurna suurust vastavalt oma võimekusele poegade eest hoolt kanda või toiduobjektide kättesaadavusele (Slagsvold ja Lifjeld, 1990), siis on võimalik, et kvaliteetsemad isendid suudavad üles kasvatada rohkem poegi, ilma et see nende sulestiku bakterite arvukust suurendaks ning seeläbi linnule kuidagi kahjulikult mõjuks.

Lucas *et al.* (2005) täheldasid, et noorlindudel oli sulgedel rohkem kinnitunud baktereid ning sulgilagundavate bakterite kooslus oli liigirikkam kui täiskasvanud lindudel. Noortel emastel kuldnokkadel, kes kasvasid oma esimesel sigimiskorral poegi üksi, oli sulgedel rohkem kinnitunud baktereid kui teistel emastel. Tõenäoliselt on nende noorte emaslindude sulestiku bakterite arvukus kõrgem seetõttu, et nad peavad rohkem panustama järglaste eest hoolitsemisse, et kompenseerida isahoole puudumist (Lucas *et al.*, 2005). Ka Bisson *et al.* (2009) leidsid, et noorlindude mikroobikooslus erines täiskasvanud lindude mikroobikooslusest ning täiskasvanud linnule omane mikroobistik kujunes noortel lindudel välja peale esimest rännet talvitumiskohta.

3.5. Koloonialised eluviisi ning rände mõju

Lindudel on kolooniates elamine sageli seotud pesitsusperioodiga, mil linnud kogunevad munema ning järglasi kasvatama ühte kindlasse piirkonda (Hoogland ja Sherman, 1976). Kolooniates elavatel lindudel on täheldatud kõrgemat parasiitide arvukust kui üksikeluviisiga lindudel (Hoogland ja Sherman, 1976; Rifkin *et al.*, 2012). Koloonias paiknevad pesad lähestikku ning linnud puutuvad üksteisega tihedamini kokku, mis muudab parasiitide ülekandumise linnult linnule lihtsamaks (Hoogland ja Sherman, 1976). Sarnaselt teistele parasiitidele võib kolooniaalne eluviis soodustada ka mikroorganismide ülekannet lindude vahel. Samuti kasutavad linnud koloonia pesi korduvalt mitme aasta vältel (Rifkin *et al.*, 2012), mis loob soodsad tingimused parasiitide ja mikroobide paljunemiseks. Seega võib kolooniaalne eluviis mõjutada sulestiku mikroorganismide liigirikkust ja arvukust. Møller *et al.* (2009) leidsid, et koloonias elavate suitsupääsukeste sulgedel on rohkem sulgilagundavaid baktereid kui üksikeluviisiga isenditel. Lisaks leidsid Møller *et al.* (2009), et koloonia suurenedes kasvas ka sulgilagundavate bakterite hulk, samas kui üldine bakterite ning seente arvukus jäi muutumatuks.

Rändlinnud võivad olla mitmete patogeensete mikroorganismide kandjad ning levitajad (Reed *et al.*, 2003), kuid väga vähe on uuritud, kuidas lindude ränne võiks mõjutada sulestiku mikroobikooslusi. Nagu ka eelnevates peatükkides mainitud, mõjutavad linnu elupaik (Burt ja Ichida, 1999; Bisson *et al.*, 2007; Saag *et al.*, 2011a) ning seal valitsevad keskkonnatingimused (Bisson *et al.*, 2007; Burt ja Ichida, 2004; Shawkey *et al.*, 2006) sulestiku mikroobikoosluse kujunemist. Kuna rändel puutuvad linnud kokku erinevate keskkondade ning asupaikadega (Bisson *et al.*, 2009), on tõenäoline, et ka nende mikroobistik muutub rändeperioodi jooksul. Bisson *et al.* (2007) leidsid, et neotroopika ning nearktika asupaikade vahel rändavate punasaba-säälikute mikroobikooslused on talvitumis- ning pesitsuspaigas erinevad. Bisson *et al.* (2009) täiendasid eelnevat tööd ning võrdlesid ränd- ning paigalindude mikroobikooslusi. Leiti, et paigalindude sulestiku mikroobikooslused olid liigirikkamad ning sarnanesid rohkem asukoha mulla mikroobistikuga kui rändlindudel. Lisaks leidsid Bisson *et al.* (2009), et noorlindude sulestiku mikroobikoosluse väljakujunemine algab pesaperioodil. Mikroobikooslus muutub ning rikastub esimese rände jooksul ning alles talvitumispaigas hakkab sarnanema täiskasvanud lindude omaga. Kuigi ränd- ning paigalindude mikroobikooslused on erinevad (Bisson *et al.*, 2009), pole siiski täpselt teada, kuidas ränne linnu sulestiku mikroobide mitmekesisust mõjutab.

Mikroobikoosluse kujunemine sõltub ilmselt paljudest faktoritest, mis võivad ka linnu elu jooksul mikroobikooslust korduvalt muuta (Bisson *et al.*, 2007; Bisson *et al.*, 2009). Üldiselt näib, et kõige olulisem tegur mikroobikoosluse väljakujunemisel on ilmselt linnu elupaik. (Burt ja Ichida, 1999; Bisson *et al.*, 2007; Saag *et al.*, 2011a). Elupaiga keskkonnatingimuste mõju sulestiku mikroobikooslusele võib olla üsna lihtsasti seletatav. Kuna mikroorganismid kasvavad paremini niisketes tingimustes (Ruiz-de-Castañeda *et al.*, 2011), on tõenäoline, et niiskemas elupaigas elavatel lindudel on seetõttu ka sulestiku mikroobide arvukus kõrgem. Uurimuste (Burt ja Ichida, 2004; Bisson *et al.*, 2007) tulemused näitasidki, et niiskemates elupaikades elavatel lindudel on sulgedel rohkem mikroobe. Lisaks üldistele keskkonnafaktoritele nagu niiskus või temperatuur, mis mõjutavad mikroobikoosluse kujunemist, on teadlased leidnud, et ka elupaiga biotoop võib olla oluline sulestiku mikroobikoosluse kujundaja. Nimelt leidsid Saag *et al.* (2011a), et lehtmetsas pesitsevatel rasvatihastel oli bakterite arvukus suurem, okasmetsas oli aga bakteritekooslus liigirikkam. Ilmselt tulenevad kahe biotoobi erinevused sellest, et lehtmetsakooslus on mitmekesisem ja seal on rohkem nišše. Seega on lehtmetsas suurem tõenäosus lindudel mikroobe omandada. Samas võivad sealsed domineerivad bakteriliigid kiiresti koloniseerida lindude sulestikku ning pärssida teiste mikroobiliikide kasvu. Seega on lehtmetsas pesitsevate tihaste sulestiku bakterikooslused liigivaesemad kui okasmetsa lindudel. Kuigi uuritud okasmets on ühetaolisem ning taimestiku osas vähem varieeruv, siis ilmselt on keskkonnatingimused bakterite külluslikuks kasvuks ebasobivamad kui lehtmetsas ning see hoiab dominantide arvukuse madalana, ent soosib liigilist mitmekesisust.

4. SULESTIKU MIKROOBIKOOLUSE KONTROLLIMINE NING UROPÜGIAALNÄÄRME ROLL

Linnud kontrollivad sulestiku mikroobikooslusi sugemise abil (Shawkey *et al.*, 2007). Kõige lihtsam on mikroorganisme eemaldada nokaga, aga ilmselt on see tõhusam siiski sulestiku ektoparasiitide (nagu lestad või väivid) kõrvaldamiseks, kuna bakterid on väga väikesed ning seetõttu raskemini kätte saadavad. Samas on lindudel täheldatud ka muid käitumuslike kohastumusi, et mikroobide arvukust kontrolli all hoida. Näiteks päikese käes peesitamine vähendab sulestiku mikroobide arvukust, kuna UV-kiirgus on bakteritele kahjulik (Saranathan ja Burt, 2007). Uuritud on ka sipelgatelt pärinevate keemiliste ühendite mõju lindude sulestiku mikroorganismidele. Sipelghappel on täheldatud antimikroobseid omadusi, ent katseliselt pole leitud, et sipelghappe pärsiks sulestiku mikroobide kasvu (Revis ja Waller, 2004). Lisaks on võimalik, et tolmus kümblemine hoiab mikroobikoosluse arvukust kontrolli all, sest see muudab sulestiku kuivaks, mistõttu ei saa mikroobid seal ka kasvada (Clayton, 1999). Kõige olulisemat rolli sulestiku korrashoiul mängib ilmselt aga uropügiaalnäärme. Uropügiaalnäärme nõre keemiline koostis varieerub ning selle omadused sõltuvad linnuliigist (Sweeney *et al.*, 2004), aastaajast (Reenerkens *et al.*, 2006) ning linnu soost (viide). Uropügiaalnäärme nõre kaitseb linnu sulestikku mürgumise eest (Jacob ja Ziswiler, 1982), antud töö seisukohalt on aga olulisem, et uropügiaalnäärme nõrel on täheldatud antimikroobseid omadusi (Shawkey *et al.*, 2003; Reenerkens *et al.*, 2009).

Mitmed uuringud on leidnud, et uropügiaalnäärme nõre võib inhibeerida sulgedel leiduvate mikroorganismide kasvu (Shawkey *et al.*, 2003; Reenerkens *et al.* 2009; Gunderson *et al.*, 2009). Pugh ja Evans (1970) testisid uropügiaalnäärme nõre antimikroobseid omadusi ning leidsid, et nõre inhibeerib osade ning soodustab teiste keratinolüütiliste seente kasvu, millest võiks järeldada, et nõre soodustab mutualistlike ja pärsib patogeensete mikroorganismide kasvu. Shawkey *et al.* (2003) leidsidki, et uropügiaalnäärme nõre pidurdab mitmete keratinolüütiliste bakterite kasvamist lindude sulgedel. Reneerkens *et al.* (2008) leidsid samuti, et uropügiaalnäärme nõre inhibeerib sulgilagundavate mikroorganismide kasvu, kuid seda mitte keemilise koostise mõjul nagu Shawkey *et al.* (2003) välja pakkusid, vaid füüsiliselt, takistades bakterite seondumist sulestruktuuridele.

Samas on keratinolüütiliste mikroobide mõju linnule looduslikus keskkonnas vähe uuritud, enamik uurimustöödest on läbi viidud laborikeskkonnas ning lindudelt eemaldatud sulgedega (Shawkey *et al.*, 2003, Reneerkens *et al.*, 2009). Katsed vabalt elavate lindudega on andnud

laborikatsetega vastukäivaid tulemusi. Kui Giraudeau *et al.* (2013) uurisid uropügiaalnäärme nõre mõju lindude sulestiku mikroobikooslusele, ei tuvastanud nad nõre mõju mikroobikooslustele. Ehkki lindudel ei võimaldatud kuue kuu jooksul oma sulgi uropügiaalnäärme nõrega võida, ei toimunud selle aja jooksul mikroobikoosluses olulisi muutusi. Czirjak *et al.* (2013) eemaldasid koduvarblaste uropügiaalnäärmed ning uurisid muutusi mikroobikooslustes. Sarnaselt Giraudeau *et al.* (2013), ei leidnud Czirjak *et al.* (2013), et uropügiaalnõre puudumine oleks mõjutanud sulgilagundavate bakterite arvukust sulgedel. Siiski tuvastasid Czirjak *et al.* (2013), et pärast uropügiaalnäärme eemaldamist üldine sulestiku bakterite arvukus kasvas. Nii Czirjak *et al.* (2013) kui Giraudeau *et al.* (2013) tulemused on vastuolus varasemate uurimustega (Reneerkens *et al.*, 2008; Shawkey *et al.*, 2003), milles leiti, et uropügiaalnäärme nõrel on antimikroobsed omadused, mis aitavad sulestiku mikroobikooslusi kontrolli all hoida. Czirjak *et al.* (2013) pakkusid välja, et kuna üldine bakterite arvukus on pärast näärme eemaldamist suurem, võivad need bakterid inhibeerida patogeensete ning sulgilagundavate bakterite kasvu.

Moyer *et al.* (2003) kui ka Giraudeau *et al.* (2013) on näidanud, et kui linnud ei saa sulgi võida uropügiaalnäärme nõrega, muutub sulestiku konditsioon kehvemaks, ehkki sulgilagundavate mikroobide arvukus sulgedel ei kasva. See lubab arvata, et uropügiaalnõre võib olla lihtsalt oluline sulgede kvaliteedi säilitamiseks, olenemata sellest, kas nõrel on antimikroobsed omadused või mitte. Moreno-Rueda (2011) näitas, et suuremate uropügiaalnäärmed toodavad rohkem uropügiaalnõret (sarnase korrelatsiooni leidsid ka Martin-Vivaldi *et al.* 2009) ning suuremate uropügiaalnäärmetega koduvarblastel on suled parema kvaliteediga ehk vähem kulunud. Samas ei uurinud Moreno-Rueda (2011), kas nõrel on antimikroobsed omadused või muudab nõre suled lihtsalt vastupidavamaks kulumisele

Vaenukäo uropügiaalnääret uurides leidsid Martin-Vivaldi *et al.* (2009a), et sigimisperioodil muutub emaslinnu nääre ning näärme nõre kogus suuremaks, erinedes isastest või mittesigivatest emastest. Lisaks muutus ka nõre värvus valgest tumedaks. Näärme suurus ning nõre värv saavutasid oma tavapärased omadused, kui pojad olid umbes kaheksa päeva vanused. On tõenäoline, et näärme ning nõre kogus suureneb selleks, et kaitsta mune ning hiljem poegi patogeenide eest (Reneekers *et al.*, 2006). Vaenukäo uropügiaalnäärrest on leitud sümbiontseid antimikroobseid ühendeid sünteesivaid enterokokke (Soler *et al.*, 2008; Martin-Vivaldi *et al.*, 2009b), mis võivad pärssida teiste mikroorganismide kasvu (Martin-Platero *et al.*, 2006). Martin-Vivaldi *et al.* (2009) täheldasid, et emaslinnud võivad mune

nõrega või satub nõre emaslinnu sulgedelt munadele, nii et munad värvuvad tumeda uropügiaalnõre tõttu pruunikaks.

Ilmselt on uropügiaanäärme nõre siiski oluline kaitsemehhanism, millega linnud oma sulestiku mikroobikooslusi kontrollida saavad. Sellegipoolest oleks vaja teha lisakatseid, kinnitamaks, milline uropügiaalnäärme täpne roll lindude elukäigule.

.

5. SULESTIKU MIKROOBIKOOSLUSE MÕJU LINDUDELE

5.1. Sulestiku mikroobikoosluse mõju sigimisedukusele

Sulestiku mikroobikooslus on mitmekesine ja varieeruv (Burt, 2004; Shawkey *et al.*, 2005a; Bisson *et al.*, 2009). Sulgedelt on leitud mitmeid keratiini lagundavaid mikroobe (Burt ja Ichida, 1999; Deshmukh, 2004; Shawkey *et al.*, 2005a) kui ka patogeenseid mikroorganisme (Fudge, 2001, Efuntoye ja Fashanu, 2001, Shawkey *et al.*, 2005a). Seetõttu on järjest enam hakatud uurima, kas ja kuidas võiksid sulestiku mikroorganismid linnu elukäiku mõjutada.

Saag *et al.* (2011b) tuvastasid rasvatihastel negatiivse seose sulestiku bakterite arvukuse ning üleskasvatatud poegade arvu vahel. Ilmselt on baktereid rohkem vähemkvaliteetsetel noorlindudel, kes ei suuda oma järglaste eest piisavalt tõhusalt hoolt kanda. Samuti võib bakterite rohkus tuleneda sellest, et noorlinnud peavad poegade eest hoolitsemisse rohkem panustama ning seega jääb neil vähem aega oma sulestiku korrastamiseks. Teisalt aga ei täheldanud Gunderson *et al.* (2009) seoseid emaslinnu sulgede mikroobikoosluse liigirikkuse ning üleskasvatatud poegade arvu vahel, mistõttu näib, et mikroobide rohkus emase sulgedel ei mõjuta linnu sigimisedukust.

Munakoortel leidub mikroorganisme, mis sobivatel keskkonnatingimustel võivad mune nakatada ning põhjustada embrüote hukkumist (Pinowski *et al.*, 1994; Cook *et al.*, 2005). Ruiz-de-Castañeda *et al.* (2011a) tuvastasid, et bakterid võivad munadele sattuda emaslinnu sulgedelt, aga ka kloaagist või kokkupuutest pesamaterjaliga. Kuna lindude sulestikust (Shawkey, *et al.*, 2006; Goodenough ja Stallwood, 2009) on leitud mitmeid patogeene, mis võiksid põhjustada embrüote hukkumist (Pinowski *et al.*, 1994; Cook *et al.*, 2005), on võimalik, et need mikroobid kanduvad emaslinnult üle munadele ning poegadele. Ruiz-de-Castañeda *et al.* (2011a) leidsidki, et mida rohkem oli emaslinnu kloaagis baktereid, seda arvukam olid ka munade mikroobikooslus, lisaks olid kloaagi ja munade mikroobikooslused sarnased, mis tõestab vertikaalse ülekande toimumist emaslinnult munadele. Samas ei leitud uurimuses seost munadel leiduvate bakterite arvukuse ning embrüote hukkumise vahel. Vertikaalne transmissioon emaslinnu kloaagist munadele lubab arvata, et mikroorganismid võiksid üle kanduda ka emaslinnu sulgedelt munadele. Kuna sulgedel on leitud baktereid, mis võiksid mune nakatada (Shawkey *et al.*, 2005a; Goodenough ja Stallwood, 2009) ning patogeenide sattumine linnu sulestikust munadele näib võimalikuna, peaks ka lindudel olema kaitsemehhanismid kahjulike bakterite kasvu inhibeerimiseks. Kuna munadele sattuvad patogeenid võivad põhjustada embrüote hukkumist (Pinowski *et al.*, 1994; Cook *et al.*, 2005),

siis on tõenäoline, et emaslindudel on kujunenud kohastumus kasutada uropügiaalnäärme nõret infektsioonide ärahoidmiseks.

5.2. Sulgilagundavate mikroobide mõju linnu konditsioonile, lennuefektiivsusele ning sulgede värvusele

5.2.1. Mõju konditsioonile ja lennuefektiivsusele

Sulestiku mikroobikoosluse bakterid võivad mitmeti mõjutada linnu konditsiooni. Kuna konditsiooni on seostatud linnu sigimisedukusega (Vleck ja Vleck, 2002), on oluline mõista, kuidas mikroobide arvukus võib mõjutada linnu konditsiooni ning seeläbi ka sigimisedukust. Linnu kehamassi ning sigimisedu seoseid uurinud Vleck ja Vleck (2002) leidsid, et madalama kehamassiga emased *Adeelia* pingviinid (*Pygoscelis adeliae*) hakkavad väiksema tõenäosusega munema kui suurema kehamassiga emaslinnud.

Gunderson *et al.* (2009) leidsid, et väiksema kehamassiga emastel oli võrreldes raskemate emastega rohkem baktereid, samas isaste puhul leiti vastupidine seos. Siiski ei leidnud Gunderson *et al.* (2009) seoseid emaslinnu sulgede mikroobikoosluse mitmekesisuse ning lennuvõimestunud poegade arvu vahel, mistõttu näib, et sulestiku mikroobide arvukus ei mõjuta emaste sigimisedukust.

Ka Saag *et al.* (2011a) tuvastasid emaste rasvatihaste puhul kehamassi ning sulgedele kinnitunud bakterite arvukuse vahel negatiivse seose, samas vabaltelavate bakterite arvukus seostus emaste massiga positiivselt. Võimalik, et kehamassi ning vabaltelavate bakterite arvukuse vaheline positiivne seos tuleneb suuremate emaste paramast kvaliteedist, kes panustavad rohkem poegade toitmisel ning puutuvad seetõttu rohkem kokku erinevate keskkondadega, mis võivad mõjutada sulestiku mikroobide rohkust (Saag *et al.*, 2011a).

Moreno-Rueda (2010) leidis, et suurema uropügiaalnäärme emastel koduvarblastel on ka suurem kehamass, mis lubab arvata, et uropügiaalnäärme nõre on oluline linnu elukvaliteedi säilitamiseks. Lisaks tuvastas Moreno-Rueda (2010), et suurem uropügiaalnäärme on korrelatsioonis väiksema parasiitide (väivide *Mallophaga*) arvukusega sulestikus. Seega võivad parasiidid mõjutada linnu konditsiooni negatiivselt, uropügiaalnäärme nõre võimaldab linnul kontrollida parasiitide arvukust ning seega säilitada suuremat kehamassi. Kuna ka sulestiku mikroobikoosluses on mitmeid bakteri- ning seeneliike, mis võivad olla linnule kahjulikud (Fudge, 2001; Burt ja Ichida 1999; Gunderson *et al.*, 2008), on tõenäoline, et need kahjulikud mikroobid mõjuvad linnu elukäigule sarnaselt teiste parasiitidega ning nende arvukuse kontrolli all hoidmiseks kasutatakse samuti uropügiaalnäärme nõret.

Linnu suled jaotuvad talitluse alusel lennu-, kätte- ning udusulgedeks (Gill, 2007). Kuigi on teada, et lennusulgede pikkused võivad indiviidide ning isegi linnupopulatsioonide vahel varieeruda (Swaddle *et al.*, 1996), siis sulgede mehhaaniline või mikrobioloogiline kahjustumine võib mõjutada linnu elukäiku (Swaddle *et al.*, 1996). Swaddle *et al.* (1996) modifitseerisid kuldnokkade lennusulgi: sulgede lühemaks lõikamine raskendas kuldnokkade lendutõusmist ning vähendas nende lennukiirust, asümmeetria aga raskendas lennul manööverdämist. Ka kulumine või mikroorganismide elutegevus sulestikus võivad sulgede konditsiooni samamoodi rikkuda, vähendades sedasi linnu lennuefektiivsust ning alandades linnu kohasust.

Muza *et al.*, (2000) leidsid rohkem baktereid sulgede distaalsetes struktuurides, seega võib sule distaalsete osade kahjustumine bakterite elutegevuse tõttu olla ulatuslikum. Distaalsete struktuuride rikkumine võib aga katkestada lennul tekkiva normaalse õhuvoolu ning seega vähendada lennuefektiivsust (Clayton, 1999).

Siiski näib, et sulestiku mikroorganismide rohkus võib mõjutada sulestiku kvaliteeti ja seeläbi ka lennuefektiivsust. Linnud võivad kasutada uropügiaalnäärme nõret, et säilitada sulgede konditsiooni.

5.2.2. Mõju sulgede värvusele

Goldstein *et al.* (2004) tuvastasid, et melaniini sisaldavad suled on *B.licheniformis*'e poolt põhjustatud sulgede lagundamisele vastupidavamad kui melaniinita suled ehk tumedad suled lagunevad aeglasemalt kui heldad suled. Samas ei selgitanud Goldstein *et al.* (2004) mehhanismi, kuidas melaniin sulgede lagunemist pärsib. Samas Grande *et al.* (2004) uuring *B.licheniformis*'e langudavast toimest erinevalt pigmenteerunud sulgedel näitas, et melaniini sisaldavad suled lagunesid kiiremini kui valged suled, kuid kõige vastupidavamad olid karotenoididel põhineva värvusega suled. Lisaks tuvastasid nad, et papagoiliste (*Psittaciformes*) seltsi kuuluvatel lindudel lagunesid bakterite toimetel rohelised suled aeglasemalt kui mustad või valged suled. Nagu ka Goldstein *et al.* (2004) ei suutnud Grande *et al.* (2004) selgitada, miks just karotenoididega suled kõige aeglasemalt lagunesid. Eelnevate vastukäivate tulemustega uuringutest ajendatult, testisid ka Gunderson *et al.* (2008) sulgilagundavate bakterite mõju eri värvi sulgedele ning leidsid sarnaselt Goldstein *et al.* (2004) tulemusele, et melaniini sisaldavad suled lagunevad aeglasemalt kui melaniinita suled.

Nii Burt ja Ichida (2004) kui Peele *et al.* (2009) leidsid, et niisked keskkonnatingimused mõjuvad bakterite kasvule soodsalt ja seepärast võivad liigisisese erinevused sulestiku värvuses olla tekkinud kaitseks sulgilagundavate bakterite eest. Burt ja Ichida (2004) tuvastasidki vastavalt Glogeri seadusele, et niiskemas keskkonnas elavate lindude sulestik oli tumedam, kui kuivemas keskkonnas elavatel isenditel. Samuti leidsid nad, et niiskemas keskkonnas oli sulestiku bakterite arvukus kõrgem ning sulgilagundavad bakterid lagundasid sulgedes leiduvat keratiini kiiremini. See lubab arvata, et niiskemas elupaigas elavatel lindudel on rohkem baktereid ja seetõttu peavad ka nende suled olema lagunemisele vastupidavamad.

Lähtuvalt Grande *et al.* (2004) uurimusest, uurisid ka Burt *et al.* (2011) papagoiliste seltsi kuuluvate lindude sulgede lagunemist *B.licheniformis*'e mõjul. Nagu ka Grande *et al.* (2004) leidsid Burt *et al.* (2011), et papagoiliste pigmenteeritud suled lagunevad sulgilagundavate bakterite juuresolekul aeglasemalt kui pigmendita suled. Papagoilised elavad troopilises kliimas, kus niiskustingimused soodustavad bakterite kasvu, siis on võimalik, et evolutsiooni käigus on sulestiku värvus kujunenud kaitseks sulgilagundavate bakterite eest (Burt *et al.*, 2011). Samas pole see ilmselt sulgede värvuse tekkimise ainus roll, sest sulgede värvus on oluline näiteks ka lindudevahelises kommunikatsioonis (Gill, 2007).

Shawkey *et al.* (2009) uurisid seoseid sulestiku bakterite rohkuse ning isaste aedkarmiinleevikeste (*Carpodacus mexicanus*) sulgede värvuse vahel ning leidsid, et emased eelistasid isaslindude, kelle sulestik oli erksamalt värvunud ning erksama värvusega kaasnes madalam sulgilagundavate bakterite arvukus. Kuid samas leiti et üldine mikroobide rohkus kõigi uuritud isaslindude vahel oluliselt ei erine. Sellest võib järeldada, et sulgede värvust mõjutab vaid sulgilagundavate bakterite rohkus, mitte üldine bakterite arvukus sulestikus. Samas pole teada, kuidas sulgilagundavad bakterid sulevärvust muudavad. Shawkey *et al.* (2009) pakkusid välja, et bakterid võivad otseselt lagundada sulgede mikrostruktuure ning seeläbi muutub sule värvus, ent samas ei ole seda katseliselt tõestatud. Sulgede erinev värvus võib tuleneda hoopis isaste erinevast kvaliteedist - kvaliteetsematel (antud juhul siis punasematel) isaslindudel on sulgedel vähem kahjulikke mikroobe ning bakterid ei mõjuta otseselt sulgede värvust (Shawkey *et al.*, 2009).

Vastupidiselt Shawkey *et al.* (2009) uuringule on leitud, et bakterite rohkus võib muuta sulgede värvi, ilma et see isaslinnule kulukas oleks (Shawkey *et al.*, 2007; Gunderson *et al.*, 2009). Selline seos leiti ida-sinilindudel, kui tuvastati, et sulgilagundavate bakterite rohkus

sulestikus on seotud sulgede eredama värvusega (Shawkey *et al.*, 2007). Varasemast on teada, et ka emased sebra-amadiinid (*Taeniopygia guttata*) eelistavad sigimispartneritena erksama sulestikuga isaseid (Hunt *et al.*, 2001). Shawkey *et al.* (2007) katse viidi läbi laborikeskkonnas, kuid nii Shawkey *et al.* (2007) kui Gunderson *et al.* (2009) leidsid, et ka looduslikus keskkonnas on tuhmima sulestikuga isastel ida-sinilindudel vähem sulgilagundavaid baktereid. Samas leidsid Gunderson *et al.* (2009), et seos ei kehtinud emaslindude puhul – suurema bakterite arvukusega emaslindudel olid tuhmimad suled. Kuna emaste ning isaste ida-sinilindude suled on erineva struktuuriga (Shawkey *et al.*, 2005b), võib ka see olla põhjus, miks sulgilagundavate bakterite rohkus emaste ning isaste sulgede värvusele erinevalt mõjub.

Sulgilagundavate bakterite rohkus sulgedel võib lindude sulgede värvusele erinevalt mõjuda, ent siiski näib, et mikroobide rohkus sulestikus võib mõjutada sulgede värvuse evolutsiooni või lindude sigimiskäitumist ning seeläbi ka sigimisedukust.

Ilmselt on kõige keerulisem hinnata sulestiku mikroobikoosluste mõju kohta lindude elukäigule, kuna paljudes uuringud andsid vastuolulisi tulemusi ning enamik uurimustöid leidis korrelatiivseid, mitte põhjuslikke seoseid linnu elukäigu ning sulestiku mikroobikoosluste vahel. Siiski võib arvata, et sulestiku mikroobid mõjutavad linnu elukäiku vähemalt teatud määral, ehkki üldiselt oleks vaja läbi viia täiendavaid uuringuid, mis kinnitaksid mikroobikoosluste mõjusid lindudele.

KOKKUVÕTE

Sulestiku mikroobikoosluse uurimine ühendab ökoloogia ning evolutsioonilise bioloogia erinevaid aspekte. Sulgede mikroobikooslus on varieeruv ning mitmekesine, koosnedes mikroskoopilistest bakteritest ja seentest, keda võib jagada erinevatesse gruppidesse, tulenevalt nende mõju järgi linnule. Lindude sulgedelt on leitud mitmeid haigustekitajaid ning sulgilagundavaid mikroobe, kes võivad linna elukäiku negatiivselt mõjutada. Samas on sulgedelt isoleeritud ka mutualistlike mikroorganismide, kellel on täheldatud kahjulike mikroobide kasvu inhibeerivaid omadusi.

Sulestiku mikroobikoosluse kujunemine sõltub paljudest erinevatest teguritest, millest olulisem võiks olla linna elupaik. Linna kokkupuuted elupaiga erinevate niššidega võivad mõjutada sulestiku mikroobide liigirikkust või arvukust. Kuna erineva toitumistüübiga linnud puutuvad erineval määral kokku elupaiga niššidega, on ka nende sulestiku mikroobikooslused osaliselt sõltuvad keskkonnas leiduvatest mikroobidest. Samas mõjutavad sulgede mikroobikoosluse kujunemist ka linna koloonialine eluviis, mis võib tõsta mikroobide arvukust ning ränne, mille käigus puutuvad linnud kokku erinevate keskkondadega. Samuti linna vanus või sugu võivad mõjutada sulestiku mikroobikooslusi.

Sulestikus elavad mikroobid varieeruvad nii liigiliselt kui arvukuslt ent samas on nad paljudel lindudel levinud. Seega võib arvata, et neil on roll linna elukäigu kujundamises. Mitmed uuringud on leidnud seoseid linna sigimiskäitumise, sulevärvuse, konditsiooni ja sulestiku seisundi ning sulestiku mikroobikoosluste vahel. On täheldatud, et mikroobide rohkusel on negatiivne mõju linnule, seepärast on uuritud ka linna kaitsemehhanismide kahjulike mikroorganismide vastu. Olulisem neist on ilmselt uropügiaalnäärme nõre, millel on leitud antimikroobseid omadusi. Siiski pole veel kindel, milline on uropügiaalnäärme täpne mõju ning roll linna elus.

Antud töö eesmärgiks on anda ülevaade lindude sulestiku mikroobikooslusest, selle kujunemisest ning mõjudest linna elukäigule. Keskendusin sulestikus leiduvatele bakteritele ning seentele, kelle arvukus või liigirikkus sulestikus võib sõltuda erinevatest teguritest nagu näiteks linna elupaik, sugu, vanus ning rändamine. Lisaks olid töös vaatluse all mikroobikoosluse mõjud linna elukäigule ja sigimisedukusele ning lindude evolutsioonile.

SUMMARY

The research on plumage microbial community links different aspects of research in ecology and evolutionary biology. Plumage microbial community is diverse and varied, it consists of bacteria and microscopic fungi, that can be divided into groups. Several pathogens and keratinolytic microbes, that may harm birds, have been isolated from plumage. Mutual microbes, however, have also been found in the plumage of birds. Mutual microbes may possess characteristics that inhibit the growth of harmful bacteria.

The forming of plumage microbial community depends on many different factors, the most important factor seems to be the habitat. Exposure to distinct parts of the habitat may influence the abundance of microbes. Birds that have different foraging-types, contact various niches of the habitat, and so they may acquire microbes from the environment. Microbial communities are also dependent on the ecology of the host, colonial birds may carry more microbes than solitary birds, migrating birds are exposed to varied environments, that have various microbes. Also the age and sex may influence the microbial communities of plumage.

As plumage harbours microbial community that varies in the composition of microbial species and abundance of microbes, it suggests that bacteria and fungi may affect host's life history. Several studies have found correlations between reproductive behavior, plumage color, body condition or plumage condition and the composition of plumage microbial communities. Studies have also implied that the abundance of certain microbes might be costly to the host and that is the reason birds may have defense mechanisms like the antimicrobial properties of uropygial gland secretions against harmful bacteria. Although quite many studies have focused on the properties and role of uropygial gland, researchers are still puzzled by the precise effects of gland secretions on birds' plumage.

TÄNUAVALDUSED

Täna väga oma juhendajat Gretet, kes oli vastutulelik, abivalmis ja kannatlik, kelle abi antud töö valmimisel oli asendamatu. Lisaks täna oma kõige kallimaid pereliikmeid, kes on mulle alati toeks olnud.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Archie, E. A., Theis, K. R. 2011. Animal behaviour meets microbial ecology. *Animal Behaviour*, 82: 425-436
- Bach, E., Cannavan, F. S., Duarte, F. R. S., Taffarel, J. A. S., Tsai, S. M., Brandelli, A. 2011. Characterization of feather-degrading bacteria from Brazilian soils. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 65: 102-107
- Bisson, I.-A., Marra, P.P., Burt Jr, E.H., Sikaroodi, M., Gillevet, P. M. 2007. A molecular comparison of plumage and soil bacteria across biogeographic, ecological and taxonomic scales. *Microbial Ecology*, 54: 65-81
- Bisson, I.-A., Marra, P.P., Burt Jr, E.H., Sikaroodi, M., Gillevet, P.M. 2009. Variation in plumage microbiota depends on season and migration. *Microbial Ecology*, 58: 212-220
- Burt, E. H. Jr, Ichida, J. M. 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *The Auk*, 116: 364-372
- Burt, E. H. Jr., Ichida, J. M. 2004. Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor*, 106: 681-686
- Burt, E. H. Jr. 2009. A future with feather-degrading bacteria. *Journal of Avian Biology*, 40: 349-351
- Burt, E. H. Jr., Schroeder, M.R., Smith, L.A., Sroka, J. E., McGraw, K. J. 2011. Colourful parrot feathers resist bacterial degradation. *Biology Letters*, 7: 214-216
- Brush, A. 1965. Energetics, temperature regulation and circulation in resting, active and defeathered California Quail, *Lophortyx californicus*. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular and Integrative Physiology*, 15: 399-421.
- Clayton, D. H. 1999. Feather-busting bacteria. *The Auk*, 116: 302-304
- Chege, S., Howlett, J., Toosy, A., Al Qassimi, M., Kinne, J., Obanda, V. 2013. Opportunistic infection of *Aspergillus* and bacteria in captive Cape vultures (*Gyps coprotheres*). *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, 3: 401-406

- Czirjak, G. A., Pap, P. A., Vágási, C. I., Giraudeau, M., Mureşan, C., Mirleau, P., Heeb, P. 2013. Preen gland removal increases plumage bacterial load but not that of feather-degrading bacteria. *Naturwissenschaften*, 100: 145-151
- Czeczuga, B., Godlewska, A., Kiziewicz, B. 2004. Aquatic fungi growing on feathers of wild and domestic bird species in limnologically different water bodies. *Polish Journal of Environmental Studies*, 13: 21-31
- Deshmukh, S. K. 2004. Keratinophilic fungi on feathers of pigeon in Maharashtra, India. *Mycoses*, 47: 213-215
- Efuntoye, M. O., Fashanu, S. O. 2001. Occurrence of keratinophilic fungi and dermatophytes on domestic birds in Nigeria. *Mycopathologia* 153: 87–89
- Fudge, A. M. 2001. Diagnosis and treatment of avian bacterial diseases. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine*, 10: 3-11
- Friend, M., Franson, J.C. 1999. *Field Manual of Wildlife Diseases. General Field Procedures and Diseases of Birds*. U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey
- Gill, F.B. 2007. *Ornithology*; 3. edition. W.H.Freeman and Company.
- Giraudeau, M., Czirjak, G.A., Duval, C., Gutierrez, C., Bretagnolle, V., Heeb, P. 2010. No detected effect of moult on feather bacterial loads in mallards *Anas platyrhynchos*. *Journal of Avian Biology*, 41: 678-680
- Giraudeau, M., Czirjak, G.A., Duval, C., Bretagnolle, V., Gutierrez, C., Guillon, N., Heeb, P. 2013. Effect of preen oil on plumage bacteria: an experimental test with the mallard. *Behavioural Processes*, 92: 1-5
- Garrity, G., Brenner, D. J., Krieg, N. R., Staley, J. T. (editors). 2005. *The Proteobacteria. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology 2C (2nd ed.)*. New York: Springer.
- Garrity, G., Vos, P., Jones, D., Krieg, N.R., Ludwig, W., Rainey, F.A., Schleifer, K.-H., Whitman, W.B. (editors). 2009. *The Firmicutes. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology 3 (2nd ed.)*. Springer

- Goodenough, A. E., Stallwood, B. 2010. Intraspecific variation and interspecific differences in the bacterial and fungal assemblages of blue tit (*Cyanistes caeruleus*) and Great Tit (*Parus major*) nests. *Microbial Ecology*, 59: 221-232
- Cook, M.I., Beissinger, S.R., Toranzos, G.A., Arendt, W.J. 2005. Incubation reduces microbial growth on eggshells and the opportunity for trans-shell infection. *Ecological Letters* 8: 532–537
- Goldstein, G., Flory, K.R., Browne, B.A., Majid, S., Ichida, J.M., Burt, E. H. Jr. 2004. Bacterial Degradation of Black and White Feathers. *The Auk*, 121: 656-659
- Gunderson, A. R., Frame, A. M., Swaddle, J. P., Forsyth, M. H. 2008. Resistance of melanized feathers to bacterial degradation: is it really so black and white? *Journal of Avian Biology*, 39: 539-545
- Gunderson, A. R., Forsyth, M. H., Swaddle, J. P. 2009. Evidence that plumage bacteria influence feather coloration and body condition of eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology*, 40: 440-447
- Grande, J. M., Negro, J. J., Torres, M. J. 2004. The evolution of bird plumage colouration: a role for feather-degrading bacteria? *Ardeola*, 51: 375-383
- Hirshfield, M. F., Tinkle, D.W. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *PNAS*, 72: 2227-2231
- Hoogland, J. L., Sherman, P. W. 1976. Advantages and disadvantages of bank swallow *Riparia riparia* coloniality. *Ecological Monographs*, 46: 33-58
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Church, S.C., Partridge, J.C. 2001. Is the ultraviolet waveband a special communication channel in avian mate choice? *The Journal of Experimental Biology*, 204: 2499–2507
- Jacob, J., Ziswiler, V. 1982. The uropygial gland. *Avian Biology*, 6: 199–314
- Kacinova, J., Tancinova, D., Labuda, R. 2013. Keratinophilic fungi in soils stressed by occurrence of animals. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Science*, 2: 1436-1446

- Kilgas, P., Saag, P., Mägi, M., Tilgar, V., Mänd, R. 2012a. Plumage bacterial load increases during nest-building in a passerine bird. *Journal of Ornithology*.
- Kilgas, P., Saag, P., Mägi, M., Edenberg, M., Tilgar, V., Mänd, R. 2012b. Variation in assemblages of feather bacteria in relation to plumage coloration in female great tits (*Parus major*). *The Condor*, 114
- Kolattukudy, P.E., Bohnet, S., Rogers, L. 1987. Diesters of 3-hydroxy fatty acids produced by the uropygial glands of female mallards uniquely during the mating season. *Journal of Lipid Research*, 28
- Kose, M., Mand, R., Møller, A. P. (1999). Sexual selection for white tail spots in the barn swallow in relation to habitat choice by feather lice. *Animal Behaviour*, 58: 1201–1205.
- Kulkarni, S., Heeb, P. 2007. Social and sexual behaviours aid transmission of bacteria in birds. *Behavioural Processes*, 74: 88–92
- Lucas, F.S., Broennimann, O., Febbraro, I., Heeb, P. 2003. High diversity among feather-degrading bacteria from a dry meadow soil. *Microbial Ecology*, 45: 282-290
- Lucas, F. S., Moureau, B., Jourdie, V., Heeb, P. 2005. Brood size modifications affect plumage bacterial assemblages of European starling. *Molecular Ecology*, 14: 639-646
- Mandeel, Q., Nardoni, S., Mancianti, F. 2009. Keratinophilic fungi on feathers of common clinically healthy birds in Bahrain. *Mycoses*, 54: 71-77
- Martin-Vivaldi, M., Ruiz-Rodriguez, M., Soler, J.J., Peralta, J.M., Mendez, M., Valdivia, E., Martin-Platero, A.M., Martinez-Bueno, M. 2009a. Seasonal, sexual and developmental differences in Hoopoe preen gland morphology and secretions. Evidence for a role of bacteria. *Journal of Avian Biology*, 40:191–205.
- Martín-Vivaldi, M., Peña, A., Peralta-Sánchez J.M., Sánchez, L., Ananou, S., Ruiz-Rodríguez, M., Soler, J.J. 2009b. Antimicrobial chemicals in hoopoe preen secretions are produced by symbiotic bacteria. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 123–130
- Martin-Platero, A. M., Valdivia, E., Ruiz-Rodriguez, M., Soler, J. J., Martin-Vivaldi, M., Maqueda, M., Martinez-Bueno, M. 2006. Characterization of antimicrobial substances

- produced by *Enterococcus faecalis* MRR 10-3, isolated from the uropygial gland of the Hoopoe (*Upupa epops*). *Applied and Environmental Microbiology*, 72: 4245-4249
- Moallaei, H., Zaini, F., Pihet, M., Mahmoudi, M., Hashemi, J. 2006. Isolation of keratinophilic fungi from soil samples of forests and farm yards. *Iranian Journal of Public Health*, 35: 62-69
- Møller, A. P., Czirjak, G. A., Heeb, P. 2009. Feather micro-organisms and uropygial antimicrobial defences in a colonial passerine bird. *Functional Ecology*, 23: 1097-1102
- Moreno-Rueda, G. 2010. Uropygial gland size correlates with feather holes, body condition and wingbar size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, 41: 229-236
- Moreno-Rueda, G. 2011. House Sparrows *Passer domesticus* with larger uropygial glands show reduced feather wear. *Ibis*, 153: 195-198
- Moyer, B. R., Rock A. N., Clayton, D. H. 2003. Experimental test of the importance of preen oil in rock doves (*Columbia livia*). *The Auk*, 120: 490-496
- Muza, M. M., Burt, E. H. Jr., Ichida, J. M. 2000. Distribution of bacteria on feathers of some Eastern North American birds. *The Wilson Bulletin*, 112: 432-435
- Peele, A. M., Burt, E. H. Jr., Schroeder, M. R., Greenberg R. S. 2009. Dark color of the Coastal Plain Swamp Sparrow (*Melospiza georgiana nigrescens*) may be an evolutionary response to occurrence and abundance of salt-tolerant feather-degrading bacilli in its plumage. *The Auk*, 126: 531-535
- Peralta-Sanchez, J. M., Moller, A. P., Martin-Platero, A. M., Soler, J. J. 2010. Number and colour composition of nest lining feathers predict eggshell bacterial community in barn swallow nests: an experimental study. *Functional Ecology*, 24: 425-433
- Pinowski, J., Barkowska, M., Kruszewicz, A. H., Kruszewicz, A. G. 1994. The causes of mortality of eggs and nestlings of *Passer* spp. *Journal of Bioscience*, 19: 441-451
- Pugh, G. J. F., Evans, M. D. 1970. Keratinophilic fungi associated with birds. II. Physiological studies. *Transactions of the British Mycological Society*, 54: 241-250.

- Reavill, D.R. 1996. Bacterial Diseases. Roskopf, W.J. Jr., Woerpel R.W. (editors). Diseases of Cage and Aviary Birds. Williams and Wilkins. 1k 586-595
- Reed, K. D., Meese, J. K., Henkel, J. S., Shukla, S. K. 2003. Birds, migration and emerging zoonoses: West Nile Virus, Lyme Disease, Influenza A and enteropathogens. *Clinical Medicine & Research*, 1: 5-12
- Revis, H. C. ,Waller, D. A. 2004. Bactericidal and fungicidal activity of ant chemicals on feather parasites: an evaluation of anting behavior as a method of selfmedication in song-birds. *The Auk*, 121: 1262-1268
- Rifkin, J.L., Nunn, C. L., Garamszegi, L. Z. 2012. Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. *The American Naturalist*, 180
- Ruiz-de-Castañeda, R., Vela, A. I., Lobato, E., Briones, V., Moreno, J. 2011a. Bacterial loads on eggshells of the Pied Flycatcher: environmental and maternal factors. *The Condor*, 113: 200-208
- Ruiz-de-Castañeda, R., Vela, A. I., Lobato, E., Briones, V., Moreno, J. 2011b. Prevalence of potentially pathogenic culturable bacteria on eggshells and in cloacae of female Pied Flycatchers in a temperate habitat in central Spain. *Journal of Field Ornithology*, 82: 215-224
- Ruiz-de-Castañeda, R., Burt Jr, E. H., Gonzalez-Braojos, S., Moreno, J. 2012. Bacterial degradability of an intrafeather unmelanized ornament: a role for feather-degrading bacteria in sexual selection? *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 409-419
- Ruiz-Rodriguez, M., Valdivia, E., Soler, J. J., Martin-Vivaldi, M., Martin-Platero, A. M., Martinez-Bueno, M. 2009. Symbiotic bacteria living in the hoopoe's uropygial gland prevent feather degradation. *The Journal of Experimental Biology*, 212: 3621-3626
- Saag, P., Tilgar, V., Mänd, R., Kilgas, P., Mägi, M. 2011a. Plumage bacterial assemblages in a breeding wild passerine: relationships with ecological factors and body condition. *Microbial Ecology*, 61: 740-749
- Saag, P., Mänd, R., Tilgar, V., Kilgas, P., Mägi, M., Rasmann, E. 2011b. Plumage bacterial load is related to species, sex, biometrics and fledging success in co-occurring cavity-breeding passerines. *Acta Ornithologica*, 46

- Saag, P., Kilgas, P., Mägi, M., Tilgar, V., Mänd, R. 2012. Inter-annual and body topographic consistency in the plumage bacterial load of Great Tits. *Journal of Field Ornithology*, 83: 94-100
- Saranathan, V., Burt, E. H. Jr. 2007. Sunlight on feathers inhibits feather-degrading bacteria. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119: 239–245
- Shawkey, M. D., Pillai, S. R., Hill, G. E. 2003. Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. *Journal of Avian Biology*, 34: 345-349
- Shawkey, M. D., Hill, G. E. 2004. Feathers at a fine scale. *Auk*. 141:652-655.
- Shawkey, M.D., Estes, A.M., Siefferman, L.M., Hill, G.E. 2005b. The anatomical basis of sexual dichromatism in non-iridescent ultraviolet-blue structural coloration of feathers. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 259-271.
- Shawkey, M. D., Mills, K. L., Dale, C., Hill, G. E. 2005a. Microbial diversity of wild bird feathers revealed through culture-based and culture-independent techniques. *Microbial Ecology*, 50: 40-47
- Shawkey, M. D., Jawaad Hussain, M., Strong, A. L., Hagelin, J. C., Vollmer, A. C., Hill, G. E. 2006. Use of culture-independent methods to compare bacterial assemblages on feathers of Crested and Least Auklets (*Aethia cristatella* and *Aethia pusilla*) with those of passerines. *Waterbirds*, 29: 507-511
- Shawkey, M., Pillai, S. R., Hill, G. E., Siefferman, L. M., Roberts, S. R. 2007. Bacteria as an agent for change in structural plumage color: correlational and experimental evidence. *The American Naturalist*, 169
- Sherry, T. W., and R. T. Holmes. 1997. American Redstart (*Setophaga ruticilla*), *The Birds of North America*, No. 277. A. Poole and F. Gill, eds. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists's Union, Washington, D.C.
- Slagsvold, T., Lifjeld, J.T. 1990. Influence of male and female quality on clutch size in tits (*Parus spp.*). *Ecology*, 71: 1258-1266
- Soler, J.J., Martín-Vivaldi, M., Ruiz-Rodriguez, M., Valdivia, E., Martín-Platero, A.M., Martínez-Bueno, M., Peralta-Sanchez, J.M., Mendez, M. 2008. Symbiotic association

- between hoopoes and antibiotic producing bacteria that live in their uropygial gland. *Functional Ecology*, 22: 864-871
- Soler, J. J., Martin-Vivaldi, M., Peralta-Sanchez, J. M., Ruiz-Rodriguez, M. 2010. Antibiotic producing bacteria as a possible defence of birds against pathogenic microorganisms. *The Open Ornithology Journal*, 3: 93-100
- Soler, J. J., Peralta-Sanchez, J. M., Martinez-Bueno, M., Martin-Vivaldi, M., Martin-Galvez, D., Vela, A. I., Briones, V., Perez-Contreras, T. 2011. Brood parasitism is associated with increased bacterial contamination of host eggs: bacterial loads of host and parasitic eggs. *Biological Journal of the Linnean Society*
- Soler, J. J., Peralta-Sanchez, J. M., Martin-Platero, A.M., Martin-Vivaldi, M., Martinez-Bueno, M., Møller, A. P. 2012. The evolution of size of the uropygial gland: mutualistic feather mites and uropygial secretion reduce bacterial loads of eggshells and hatching failures of European birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1779–1791
- Staley, J. T., Gunsalus, R. P., Lory, S., Perry, J. J. 2009. *Microbial Life*, Second Edition. Sinauer Associates
- Stettenheim, P. R. 2000. The integumentary morphology of modern birds – an overview. *American Zoologist*, 40: 461-477.
- Wright, J., Both, C., Cotton, P. A., Bryant, D. 1998. Quality vs. quantity energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *Journal of Animal Ecology*, 67: 620-634
- Swaddle, J. P., Witter, M. S., Cuthill, I. C., Budden, A., McCowen, P. 1996. Plumage condition affects flight performance in Common Starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. *Journal of Avian Biology*, 27: 103-111
- Vleck, C. M., Vleck, D. 2002. Physiological condition and reproductive consequences in Adélie Penguins. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 76-83

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Aile Sumberg _____

(*autori nimi*)

(sünnikuupäev: _____ 01.08.1991 _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

_____ **SULESTIKU MIKROBIKOOSLUS JA SELLE ROLL LINDUDEL**

_____ ,

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ Grete Lüütsepp _____ ,

(*juhendaja nimi*)

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 23.05.2013