UPPSALA
UNIVERSITET

Evolutionära avvägningar i halsbandsflugsnapparens (*Ficedula albicollis*) livshistoria

- En populationsstudie om livshistorieevolution som genomförs på Gotland

Josefin Högström

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2015
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

En organisms begränsade tillgång till mängd tid och resurser under en livstid resulterar i att avvägningar sker mellan olika livshändelser genom livet. Hur ser dessa avvägningar ut? Förekommer det avvägningar kring reproduktion och individens egen tillväxt, överlevnad och framtida reproduktion? Förekommer fysiologiska avvägningar mellan immunförsvar och reproduktion? Syftet med detta arbete är att, genom att sammanställa information från populationsstudier utförda på halsbandsflugsnapparen (*Ficedula albicollis*) på Gotland, undersöka dessa frågeställningar.

Halsbandsflugsnapparen är lämplig som modellorganism vid studier av livshistorieteori då det går att följa enskilda individer samt populationens utveckling i tiden. Dessa populationsstudier underlättas på Gotland tack vare att det är en geografiskt begränsad ö. Halsbandsflugsnapparen återkommer till samma häckningsplats år efter år och är lätt att studera då de kan bygga bo i fågelholkar. Studierna av halsbandsflugsnapparen på Gotland har pågått i över 30 år. Det är i stort sett unikt att en studie av detta slag pågått under så lång tid.

Vad gäller halsbandsflugsnapparens livshistoria har forskningen visat att avvägningar sker för att investera i sekundära sexuella egenskaper som stor pannfläck, mycket vitt på vingen och på den tredje tertialen samt lång tars (mellanfotsben). Dessa är ärliga signaler som uttrycks olika mycket beroende på en individs fitness.

När avvägningar kring reproduktion undersökts har man funnit att det selekteras för att individer fortplantar sig redan första säsongen de är könsmogna. Det är dock kostsamt att reproducera sig vid tidig ålder och det kan påskynda det fertila åldrandet. Det finns även ett selektionstryck för en stor kullstorlek redan under första häckningssäsongen. Honor som ej fortplantar sig första säsongen har dock möjlighet att lägga större kullar efterföljande säsonger. Den kullstorlek som ger flest flygfärdiga fåglar har visat sig vara större än den mest förekommande storleken. Storleken på kullen påverkar inte adult överlevnad hos halsbandsflugsnapparen. Däremot har man sett att fågelungar i större kullar generellt är mindre till storlek och vikt. Ungarna i en stor kull tycks dessutom mer sällan återkomma efterföljande år. Slutsatsen är att fågelungars fitness i en experimentellt förstorad kull påverkas negativt. Studier visar även att en avvägning finns mellan att producera en stor kull och föräldrarnas, samt avkommans, fortsatta förmåga att reproducera sig.

De malariaparasiter som studeras hos halsbandsflugsnapparen på Gotland är tre släkten av encellig eukaryot haemosporidian, *Haemoproteus*, *Leuocytozoon* och *Plasmodium.* Motståndskraften mot parasiter har visat sig minska vid ökad reproduktiv ansträngning. När en hona infekterats har detta i sin tur visat sig leda till en försämrad reproduktionsframgång över livstid. En infekterad individ får även en försämrad förmåga att investera i fjädertäckning. Analyserna visar också att fågelungar som är mindre i storlek vad gäller vikt och längd på tarsus vid 12 dagars ålder är mer mottagliga för malariaparasiter senare i livet. Inget samband har dock hittats mellan infektion av malariaparasiter och överlevnad bland halsbandflugsnappare.

Inledning

Under en livstid har en organism begränsningar vad gäller fördelning av tid och resurser. Det resulterar i olika former av avvägningar i en organisms livshistoria. Med avvägningar menar man att något går förlorat för att något annat ska vinnas. Framförallt studerar man inom livshistorieteori avvägningar mellan individens reproduktion, tillväxt, överlevnad och framtida reproduktion (Williams 1966, Stearns 1992). På senare år har forskning varit aktuell där man även studerar fåglar med avseende på fortplantningens inverkan på immunförsvaret. Resultat visar på att där tycks finnas en fysiologisk avvägning (Nordling 1998).

En lämplig modellorganism för studier av livshistorieteori är halsbandsflugsnapparen. Artens utbredning i Sverige är i stort sett begränsad till öarna Gotland och Öland. På båda dessa öar pågår populationsstudier och artbildningsprocesser studeras då halsbandsflugsnapparen samexisterar med den närbesläktade arten svartvit flugsnappare (*Ficedula hypoleuca*) (Gustafsson 1989, Qvarntröm *et al* 2010). En studie av halsbandsflugsnappare (*Ficedula albicollis*) har i över 30 år utförts på södra delen av ön Gotland utav Gustafsson et al. (L. Gustafsson, muntligen) Populationen halsbandsflugsnappare på Gotland utgör en i stort sett unik forskningsmöjlighet då man över denna ovanligt långa tid följt en population där fåglarna återkommer till samma häckningsplats år efter år (Gustafsson *et al*. 1988b). Denna grupp fåglar är lättare att studera på Gotland än på många andra platser då de under häckningssäsongen endast rör sig över det begränsade område ön erbjuder. Populationen halsbandsflugsnappare på Gotland kan därmed tillföra intressant information inom forskningsområdet kring livshistorieteori (Gustafsson & Pärt 1990).

Denna översiktsartikel syftar till att sammanställa information om forskningen som bedrivs på Gotland om avvägningar som sker i halsbandsflugsnappares livshistoria. Hur ser dessa avvägningar ut? Förekommer det avvägningar kring reproduktion och individens egen tillväxt, överlevnad och framtida reproduktion? Förekommer det fysiologiska avvägningar mellan immunförsvar och reproduktion?

Bakgrund om livshistorieteori och relevanta begrepp

Optimalt för en organism vore om den under sin livstid kunde fördela resurser och tid på aktiviteter som maximerar tillväxt, fortplantning och överlevnad. Detta är dock inte möjligt då alla organismer har en begränsad tillgång av mängd tid och resurser. Att investera i en livshistorieegenskap innebär därmed att det finns mindre resurser tillgängliga för andra livshistorieegenskaper. En avvägning mellan olika resurskrävande aktiviteter blir således aktuell och är det som definierar livshistorieteori (Williams 1966, Gustafsson *et al.* 1994).

Avvägningar över en livshistoria sker mellan viktiga livshistorieegenskaper i livet som påverkar fitness, d.v.s. individens reproduktion och överlevnad, såsom tillväxt, könsmognad, ålder vid första reproduktion, antal och storlek på avkomma, investering i omhändertagande av avkomma, åldrande och livslängd. Det är avgörande att en balans finns mellan avvägningar i den reproduktiva processen, fortsatt reproduktion över livstid och hur individer allokerar resurser för sin egen tillväxt och överlevnad (Williams 1966, Gustafsson *et al.* 1994).

Tillväxt och överlevnad

Åldrande

Åldrande definieras som en vid ökad ålder naturlig försämring av en organism och de komponenter som utgör dess totala fitness, så som fruktbarhet och förutsättningar för fortsatt överlevnad. Enligt livshistorieteori genereras åldrande genom de avvägningar som blir aktuella under en livstid (Gustafsson & Pärt T 1990). Åldrande som fenomen kommer ej behandlas vidare i denna uppsats.

Morfologiska karaktärer

Information om en arts form och uppbyggnad (morfologi) är av intresse när man undersöker korrelationer mellan vilka faktorer som påverkar en organisms livshistoria (Pärt & Gustafsson 1989).

Sekundära sexuella egenskaper skiljer sig från primära sexuella egenskaper, likt könsorgan, som är direkt nödvändiga för att möjliggöra reproduktion. Sekundära sexuella egenskaper är egenskaper som ger fördelar i både intrasexuell selektion (aggressiva interaktioner mellan hanar inom arten) och intersexuell selektion (val av partner) och främjas via sexuell selektion (Williams 1966). Exempel på sekundära sexuella egenskaper hos en fågel kan vara en vacker fjäderdräkt eller en varierad sång (Sirkiä & Laaksonen 2009).

Hamilton och Zuk lade redan år 1982 fram en teori om att sekundära sexuella egenskaper uttrycks olika mycket beroende på en individs fitness. Därmed skulle dessa egenskaper fungera som en så kallad ärlig signal på en individs fitness. Val av partner utifrån dessa sekundära sexuella egenskaper skulle kunna ge direkta fördelar i form av exempelvis goda förutsättningar vid uppfödning av avkomma eller indirekta fördelar som att bra gener förs vidare till nästa generation (Hamilton & Zuk 1982, Hill 1991).

Reproduktion

Reproduktionsframgång över livstid

En hög insats tidigt i livet vad gäller reproduktion bör enligt generell livshistorieteori vara kostsamt för individen och kommer därmed leda till reducerad livslängd eller sämre efterföljande fruktbarhet. Reproduktion tidigt i livet kan därmed komma att påverka den totala reproduktionsframgången över livstid. Forskning för att utreda sambanden kring denna reproduktionsframgång över livstid genomförs med hjälp av genetiska studier samt

via fenotypiska studier där manipulering av reproduktionshastighet förekommer (Gustafsson & Pärt 1990).

Antal och storlek på avkomma
Inom livshistorieteori finner man det intressant att undersöka avvägningar mellan antal och storlek på avkomma hos en organism. Enligt Lack's teori (Lack 1954) finns det en avvägning mellan antal ägg i nästet och antalet avkommor som överlever. Därmed bör det mest förekommande antalet i en kull vara det antal som resulterar i mest livskraftig avkomma (Gustafsson & Sutherland 1988).

Den evolutionära kostnaden av immunförsvar
Avvägningar mellan att resurser läggs på immunförsvar eller att de läggs på övriga funktioner över en livshistoria benämns "den evolutionära kostnaden av immunförsvar" (Schmid-Hempel 2003). Det syftar på en teori om att immunförsvaret selekteras för på bekostnad av övrig fitness (Stearns 1992). De fysiologiska kostnaderna för immunförsvaret ökar hos en individ som infekterats av en parasit. Immunförsvaret måste för att bekämpa parasiten konkurrera om resurser som annars skulle kunna användas till exempelvis tillväxt eller reproduktion.

Ett genombrott för forskningen om parasit-värd interaktioner var då Hamilton och Zuk år 1982 föreslog att blodparasiter kan begränsa uttrycket av en sekundär sexuell egenskap. Dessa egenskaper ansåg de fungera som en ärlig signal på en individs motståndskraft mot parasiter. Detta indikerar på att det finns avvägningar mellan en individs livshistorieegenskaper och immunförsvar. Immunförsvar kan därmed vara av intresse att studera när man försöker förstå vilka val som är optimala i en livshistoria (Hamilton & Zuk 1982, Norris *et al.* 1999). Även Zuk och Stoehr (2002) menar att immunförsvaret bör beaktas vid studier på livshistorieteori eftersom man visat att parasiter utövar ett selektionstryck på värddjuret.

Halsbandsflugsnapparen som modellorganism

Halsbandsflugsnapparen är lämplig som modellorganism då den är relativt lättstuderad eftersom arten, som är trädbyggare, kan bygga bo i fågelholkar. Arten är även lämplig som studieobjekt i evolutionära studier då den återkommer till samma häckningsplats år efter år. Därmed finns möjlighet att följa individer under hela deras livstid och på så vis få en bild av halsbandsflugsnapparens livshistoria (Kulma 2013).

Figur 1. Halsbandsflugsnappare, adult hane (t.v.) adult hona (t.h.).

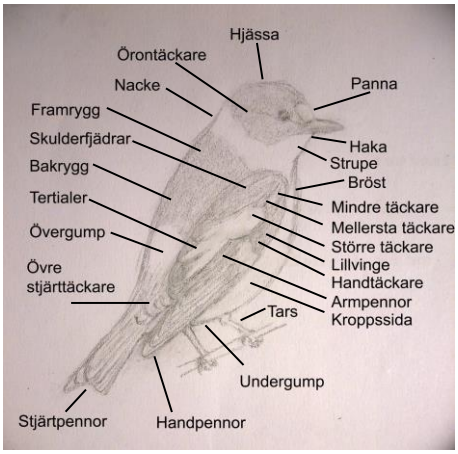
Utseende

Halsbandsflugnapparen (*Ficedula albicollis*) av släktet *Ficedula*, familjen flugsnappare (Muscicapidae), är en liten fågel tillhörande ordningen tättingar (Passeriformes). Halsbandsflugsnapparen som kan bli upp till 8-9 år blir omkring 13 cm lång och har en genomsnittlig vikt på 12-13 gram under häckningssäsong. Dess vingspann uppmäts till 22,5-24,5 cm (Cramp & Perrins 1993, Sendecka 2007, Svensson *et al.* 2009).

Hane

Halsbandsflugsnapparen känns främst igen på den häckande adulta hanens svartvita täckning (se figur 1). Ovansida och handpennor är mycket svarta medan undersida; bröst, kroppssida och undergump är vita (se figur 2). Utmärkande i fjäderdräktens täckning är den vita kragen runt halsen, den stora vita pannfläcken, ett vitt tvärgående fält längs basen av de i övrigt svarta handpennorna och det vita mönstret på tertialerna. Även på fågelns övergump finns ett tydligt vitt fält. Stjärten är ofta helsvart, men vita inslag förekommer. Kala delar som näbb och ben är svarta (Cramp & Perrins 1993, Svensson *et al.* 2009).

Efter häckningssäsong ruggar halsbandsflugsnapparen innan de migrerar under hösten. Hanens täckning blir då mindre distinkt och den svarta ovansidan går mer i brunt (Cramp & Perrins 1993).



Figur 2. Fjädertrakter och kroppsdelar hos halsbandsflugsnapparen. Egen bild omritad efter Svensson *et al.* (2009).

Hona
Honorna har inte lika distinkt täckning som hanarna och går i mer brungrå ton (se figur 1). Honorna saknar halsband och har ingen eller endast en liten pannfläck (Svensson *et al.* 2009).

Fågelunge/Juvenil
En fågelunge av arten halsbandsflugsnappare liknar första säsongen ungar hos den närbesläktade svartvita flugsnapparen (*Ficedula hypoleuca*). Kontrasterna på vingarna kan dock vara något skarpare hos halsbandsflugsnapparen än hos den svartvita flugsnapparen (Cramp & Perrins 1993).

Figur 3. Halsbandsflugsnappare, ca 12 dagar gammal.

De unga hanarna liknar den första vintern övriga hanar inom arten. Det går dock att skilja dem åt om man tittar noggrant. Adulta hanar har visserligen en mindre distinkt täckning under vintern, men de unga hanarnas täckning är än mindre skarp. Utöver den mindre skarpa täckningen går en ung hane att skilja från en äldre då de unga hanarnas huvud ofta går i brunt istället för svart. Den första sommaren, som följer efter den första vintern, har hanen den för arten specifika täckningen. Dock går handpennorna i en brunare ton och de karakteristiska vita märkena är mindre och inte lika skarpa som hos de adulta fåglarna (Cramp & Perrins 1993, Svensson *et al.* 2009).

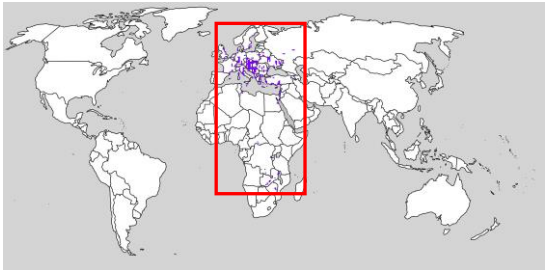
Unga honor, första vintern, har samma fjäderdräkt som en adult hona. Därmed går det inte att endast med ögat avgöra om en hona är från en årskull eller om hon är äldre (Cramp & Perrins 1993).

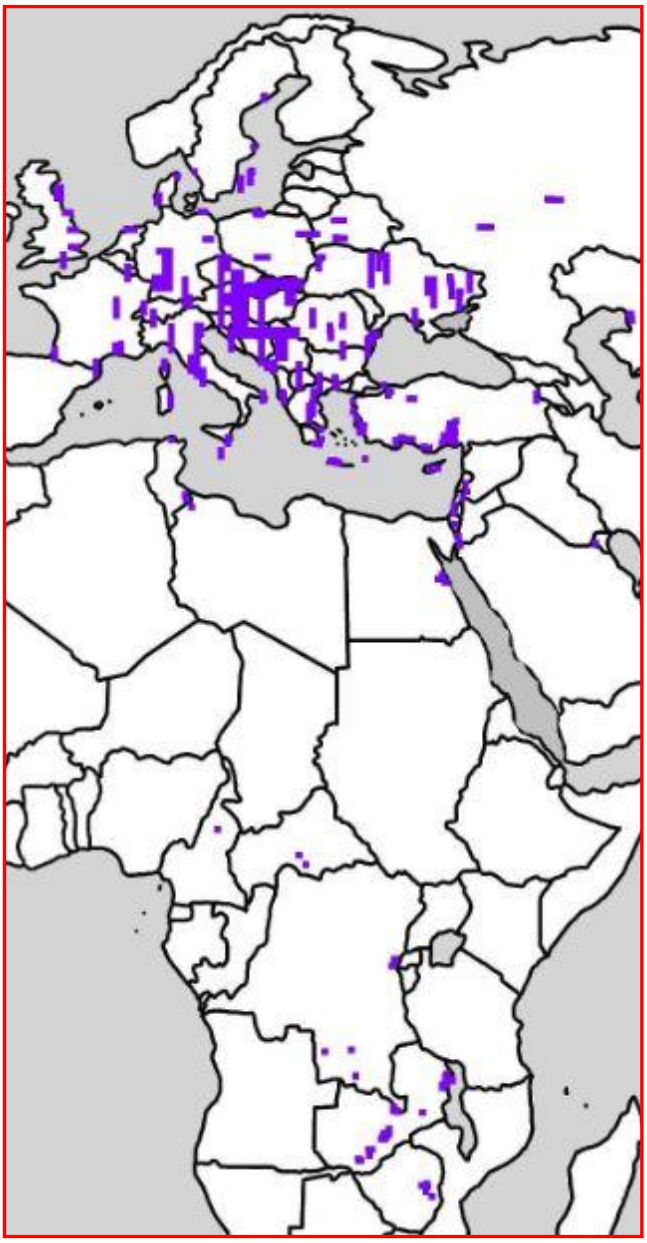
Läte
Lock- och varningsläte är hos halsbandsflugnapparen en lång och utdragen vissling; ”iihp”. Ett rakt och tunt läte. Det förekommer även att de smackar lågmält; ”tett” (Svensson *et al.* 2009).

Föda
Halsbandsflugsnapparen intar föda bestående av larver samt både flygande och icke-flygande insekter. Intaget av larver ökar under häckningssäsongen. De intar sin föda genom att direkt picka i sig byte från löv eller mark, alternativt utgår de från en position i exempelvis träd och flyger ut för att fånga flygande föda i luften. Unga fåglars föda består till största delar av larver och spindlar (Cramp & Perrins 1993).

Biotop
Arten håller till i sådan bland- och lövskog som har gläntor och undervegetation, samt i trädgårdar och parker med mycket växtlighet. Där bygger de bon av torrt gräs i naturliga håligheter i träd, alternativt i fågelholkar (Svensson *et al.* 2009).

Migration
Halsbandsflugnapparen är en flyttfågel som övervintrar i Afrika men som under våren och sommaren häckar i sydvästra Asien, östra och mellersta Europa samt även begränsat i Sverige (se figur 4). I Sverige häckar halsbandsflugsnapparen mellan maj och augusti på Gotland och på Öland, endast ett fåtal par har registrerats på fastlandet (Svensson *et al*. 2009, Kulma 2013).





Figur 4. Utbredningskarta för halsbandsflugsnapparen. Omritad efter eBird (2015).

Häckning
Hanarna anländer till häckningsplatsen innan honorna. Hanarna konkurrerar intraspecifikt (inom arten) och interspecifikt (med andra arter) för att få tillgång till ett revir (Gustafsson 1988a). Många hanar omkommer under denna tid, främst på grund av interspecifik konkurrens om området (Andersson 2001).

När en hane vunnit ett revir visar han upp sig och sjunger för att attrahera en partner. Honorna, som anländer omkring tio dagar efter hanarna, väljer partner baserat på revir samt hanens fjäderdräkt och sång (Gustafsson 1988a). Omkring 9 % av hanarna har flera honor, och därmed även fler kullar samtidigt (Gustafsson & Qvarnström 2006).

Vanligtvis lägger halsbandsflugsnapparen fyra till åtta ljusblå ägg. Honan lägger ett ägg per dag och börjar ruva den dag då det sista ägget lagts. Efter 14 dagars inkubation kläcks äggen och cirka två veckor efter det är ungarna flygfärdiga och lämnar boet. Hanen och honan tar hand om ungarna tillsammans (se figur 5) (Andersson 2001).

Figur 5. En häckande hane och hona tar tillsammans hand om sina ungar.

Likhet med närbesläktade arter
Halsbandsflugsnapparen är till storlek och täckning lik de två närbesläktade arterna svartvit flugsnappare och balkanflugsnappare (*Ficedula semitorquata*) (se figur 6). Halsbandsflugsnapparens vita krage runt halsen är dock karakteristisk för arten och förekommer varken hos den svartvita flugsnapparen eller hos balkanflugsnapparen. Övriga karaktärer hos halsbandsflugsnapparen är annars särskilt lika de hos de svartvita flugsnappare som kommer från områden i centrala Spanien och nord västra Afrika. Svartvita flugsnappare från dessa områden har jämfört med andra individer inom arten större vit pannfläck, svartare rygg och handpennor, större vit fläck på handpennebaserna och helsvart stjärt och närmar sig därmed täckningen hos halsbandsflugsnapparen. Jämfört med svartvita flugsnappare från övriga områden och balkanflugsnapparen är de vita fälten större, renare vita och skarpare hos halsbandsflugsnapparen. Ett undantag är det vita basalt på yttre stjärtpennorna som finns hos balkanflugsnapparen, men som ej förekommer hos halsbandsflugsnapparen (Svensson *et al.* 2009). Halsbandsflugsnapparen har marginellt längre vingar än den svartvita flugsnapparen (Cramp & Perrins 1993).

Honor hos halsbandsflugsnapparen skiljer sig från honor hos den svartvita flugsnapparen genom det vita på handpennorna som hos halsbandsflugsnapparen är skarpare och når längre ut mot vingkanten. Om våren är honorna hos halsbandsflugsnapparen även något gråare och ljusare än de svartvita flugsnapparna (Svensson *et al.* 2009).

Att skilja på honorna hos halsbandsflugsnapparen och balkanflugsnapparen är svårare då skiljetecknen är ytterst få och mindre tydliga. De mellersta vingtäckarna utgör hos balkanflugsnapparen ibland en vit spets., men det är en karaktär som ofta saknas. En annan karakteristisk skillnad är att det vita på handpennebaserna ofta är mindre tydligt hos balkanflugsnapparen jämfört med de hos halsbandsflugsnapparen. Balkanflugsnapparen lever dock nere i sydöstra Europa under häckningssäsong och därmed kan man i norden inte ta miste mellan en halsbandsflugsnappare och balkanflugsnappare (Svensson *et al.* 2009).

Att skilja på halsbandsflugsnapparen, den svartvita flugsnapparen och balkanflugsnapparen då det ej är häckningssäsong är svårt då fjäderdräkterna ofta liknar varandra. Halsbandsflugsnapparen hybridiserar med den svartvita flugsnapparen och balkanflugsnapparen (Cramp & Perrins 1993).

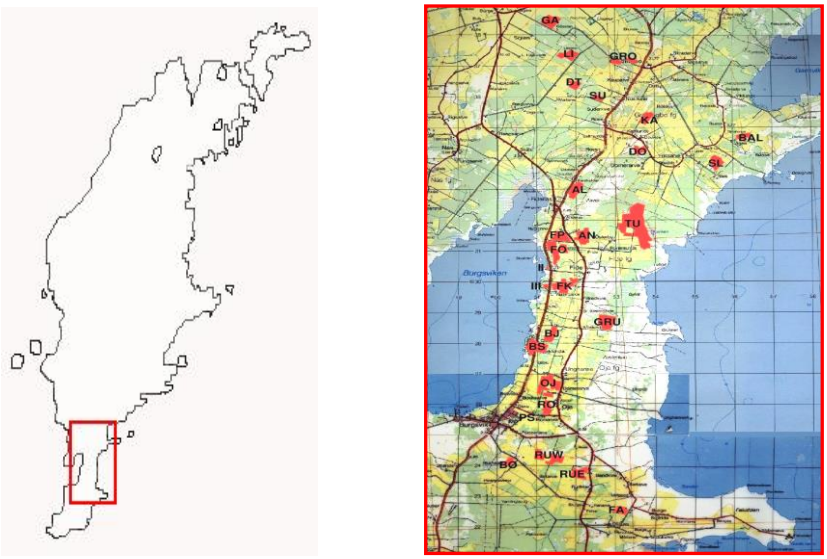
Figur 6. Täckning hos adult hane, halsbandsflugsnapparen (t.v.) och den svartvita flugsnapparen (t.h.).

Metoder som används vid datainhämtning

Exakt när halsbandflugsnapparen började häcka på Gotland är inte känt, men man tror att den dök upp i slutet av 1950-talet (Kulma 2013). Studien av halsbandsflugsnapparen på Gotland har pågått sedan år 1980 (Gustafsson *et al.* 1994). Att populationen på Gotland under häckningssäsong är geografiskt begränsad till ön möjliggör att man kan studera överlevnad samt fortplantning hos både föräldrar och dess avkomma (Gustafsson & Pärt 1990). Då flertalet individer är ringmärkta med individuella ringar (se figur 7) kan man i flera fall följa enskilda individer samt populationens utveckling i tiden. Ringmärkningen med en lång tidsserie ger unika data som skapar en bild av livshistorien. Då åldern på de ringmärkta individerna är känd utgör populationen på Gotland även ett perfekt system för att studera åldersrelaterade förändringar av bland annat fitness (Sendecka 2007). Tillgången till en sådan population där man noggrant kan studera både unga och adulta fåglar i en naturtrogen miljö är i stort unik (Gustafsson & Sutherland 1988). De data som genom åren samlats in från halsbandsflugsnapparen på Gotland innehåller bland annat information om reproduktion, släktskapsförhållanden, morfologi (artens form och uppbyggnad), immunologi och beteende (Sendecka 2007).

Figur 7. Ringmärkt fågelunge.

Södra populationen av halsbandsflugsnapparen på Gotland består uppskattningsvis av 4000 till 5000 par (Kulma 2013). Dessa häckar i uppsatta fågelholkar i 24 olika områden på södra delen av ön (Fletcher 2014).



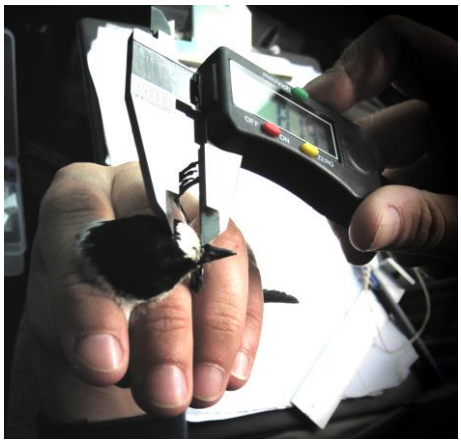
Figur 8. Områdeskarta över lokalerna där halsbandsflugsnapparen studeras på ön Gotland. Omritad efter K. Fletcher, opublicerade data.

Inhämtning av data gällande häckning
På Gotland inhämtas en mängd data om halsbandsflugsnapparen från april till augusti med hjälp av standardiserade fältprotokoll. Fågelholkarna inspekteras var fjärde dag under tiden för äggläggning för att en uppskattning om när första ägget lagts ska bli så korrekt som möjligt. Efter att det första ägget noterats i en fågelholk besöks denna holk varje dag fram till att antalet ägg slutar att öka i antal. Med denna information kan datum för förväntad kläckning av äggen beräknas. Boet besöks igen vid beräknad dag för kläckning och återbesöks fram till dess att samtliga ägg är kläckta. Fågelungarna ringmärks sju dagar efter att äggen kläckts. Fågelholkarna återbesöks för att registrera hur många ungar som blir flygfärdiga och kan lämna boet (Blomgren 2011, Kulma 2013).

Inhämtning av data gällande morfologiska karaktärer
I samband med att fågelungarna ringmärks blir de vägda och mätta. Kroppsvikt och längd på tars används för att uppskatta en individs storlek. Uppföljning av fågelungarnas morfologiska karaktärer sker vid återbesök när ungarna är 12 dagar gamla (Pärt & Gustafsson 1985, Blomgren 2011, Kulma 2013).

På adulta individer kontrolleras de morfologiska karaktärerna, vikt (se figur 9) och längd på tars, när de fångas inför övrig provtagning . Honorna fångas under tidsperioden för ruvning, medan hanarna fångas när ungarna är minst sex dagar gamla för att undvika störande moment när ungarna är som minst. De adulta fåglarna fångas genom att en fälla fästes inne i boet, vilken stänger för hålet på fågelholken när fågeln väl flugit in. Adulta fåglar som saknar märkning, köns- och åldersbestäms utifrån fjäderdräkt i samband med att de ringmärks (Pärt & Gustafsson 1985, Blomgren 2011, Kulma 2013).

Figur 9. En adult hane blir vägd.



Figur 10. En adult hanes pannfläck mäts.

På Gotland studeras adulta halsbandsflugsnappares fjäderdräkt som sekundär sexuell egenskap. I samband med att de adulta fåglarna fångas in för provtagning undersöks mängden vitt i individens fjäderdräkt. Mängden vitt på vingen uppskattas och den tredje tertialen rycks loss, samlas in, vartefter andelen vitt på fjädern beräknas i efterhand på lab. På lab skannas tertialen som placerats på svart papper och en dator beräknar andelen vitt i förhållande till den svarta yta den ligger på (Sirkiä & Laaksonen 2009, Blomgren 2011). På adulta hanar mäts och registreras storleken på pannfläcken (se figur 10). Honorna saknar, eller har endast en liten, pannfläck varför denna ej är av intresse att mäta (Gustafsson *et al.* 1995).

Inhämtning av data gällande reproduktionsframgång över livstid

Då populationen halsbandsflugsnappare på Gotland är isolerad är det möjligt att mäta överlevnad och reproduktion hos både föräldrar och avkomma och att fortsätta följa de som återvänder. Populationens reproduktionsframgång över livstid utforskas genom fenotypiska studier med manipulering av reproduktionshastighet. Dessa studier sker genom att individer som fortplantar sig för första gången år ett över tid jämförs med individer som börjar fortplanta sig år två. Dessutom jämförs individer med experimentellt förstorad kullstorlek med individer vars kullar reducerats alternativt inte manipulerats i storlek (Gustafsson & Pärt 1990).

Inhämtning av data gällande antal och storlek på avkomma

Inom populationen på Gotland manipuleras nästen experimentellt. Syftet med denna manipulation är att studera vilka faktorer som påverkar halsbandsflugsnapparens kullstorlek, det vill säga på vilket sätt allokering av resurser till reproduktion (kullstorlek) påverkar andra livshistorieegenskaper. Nästena manipuleras genom att två fågelungar, två dagar gamla flyttas från ett bo till ett annat där äggen kläckts samma datum. Med i studien är också omanipulerade kontrollgrupper samt kontrollgrupper där en till två ungar byter näste med varandra för att bevara antalet i nästet (Gustafsson & Sutherland 1988, Gustafsson *et al*. 1994). Enligt Gustafsson och Sutherland (1988) har studien den fördel att den liknar den ärftliga variationen då man ej manipulerat nästet med fler än två ungar.

Inhämtning av data gällande den evolutionära kostnaden av immunförsvar

Vid studier av den evolutionära kostnaden av immunförsvar tittar man på parasit-värd interaktioner. Bland fåglar finns flera möjliga blodparasiter att studera vad gäller dessa interaktioner. De som studeras bland halsbandsflugsnapparna på Gotland är tre släkten av en encellig eukaryot haemosporidian som benämns malariaparasiter, *Haemoproteus*, *Leuocytozoon* och *Plasmodium* (Pérez-Tris *et al*. 2005).

Studier av fågelmalaria har visat sig vara användbart då man funnit de nämnda parasiterna i flertalet vilda fågelarter. Provtagningen är okomplicerad och det finns möjlighet att samla in många prov från fåglar i jämförelse med exempelvis vid studier på primater och människor (Marzal 2012). I fåglar som smittats, via blodsugande insekter som myggor och flugor, finner man parasiten i röda blodkroppar och i cellvävnad (Friend & Franson 1999, Pérez-Tris *et al*. 2005).

För att studera den fysiologiska avvägningen mellan reproduktiv ansträngning och immunförsvarets respons samlar man på Gotland blodprover samt fjädrar (tredje tertialen) från adulta halsbandflugsnappare utöver det att man observerar häckande par och deras reproduktion. Mängden vitt på tertialen kontrolleras mot reproduktionsframgång, ålder och hälsa som fågelunge. Med hjälp av data från tidigare år överblickar man om storleken och hälsa som 12 dagar gammal fågelunge påverkar framtida känslighet för malariaparasiter. Olika åldrars utsatthet för malariaparasiter har även det undersökts (Blomgren 2011).

Resultat av studier på evolutionära avvägningar i halsbandsflugsnapparens livshistoria

Resultat gällande morfologiska karaktärer

Studier visar att när honor bland halsbandsflugsnappare väljer hane främjas sekundära sexuella egenskaper som mycket vitt på vingen och på den tredje tertialen, lång tars samt varierad sång (Sirkiä & Laaksonen 2009, Blomgren 2011). Hanar med dessa egenskaper, samt stor pannfläck, väljs tidigt av honorna under häckningssäsongen och studier har visat att dessa hanar har fler fågelungar till antal i sina nästen (Sheldon & Ellegrent 1999). Därmed finns en teori om att hanar med dessa sekundära sexuella egenskaper en högre reproduktionsframgång över livstid (Gustafsson *et al.* 1995).

Den vita fläcken på hanens huvud har det framförallt selekterats för genom intrasexuell selektion, men även intraspecifik konkurrens då pannfläcken avspeglar hanens kvalitet och konkurrenskraft (Pärt & Qvarnström 1997). En hona som väljer en hane med stor pannfläck kan direkt gynnas av detta då ett bra territorium ger ökade möjligheter till att förse ungar med mat. Honan gynnas även indirekt då den goda fitness som hanar med stor pannfläck visats ha genetiskt kan föras vidare till hennes avkomma (Hill 1991). Det finns dock även studier som visar på att en hane med stor pannfläck i mindre utsträckning bidrar till att hjälpa till med att föda upp ungarna, vilket kan vara till honans och ungarnas nackdel (Sendecka 2007).

En hane som tvingas öka sin insats vad gäller ungvårdnad till följd av en förstorad kull har visat sig återkomma med en minskad pannfläck efterföljande år. Liksom att en hane observerats få större pannfläck efterföljande år om dess faderliga insats experimentellt minskat ett år (Sheldon & Ellegrent 1999).

Det har även visat sig att hanar som växt upp i en förstorad kull får en i storlek reducerad pannfläck (Gustafsson *et al.* 1995).

Resultat gällande reproduktionsframgång över livstid

Studier visar att halsbandsflugsnapparens reproduktionsframgång över livstid främst påverkas av antalet säsonger de fortplantar sig. Därmed verkar selektionen för att individer fortplantar sig redan första säsongen de är könsmogna. Till följd av detta är reproduktionen hög tidigt i livet och avtar sedan med ökad ålder. Honor som är äldre än tre år visar tydliga tecken av åldrande där fertiliteten snabbt avtar. Att reproducera sig vid tidig ålder är dock kostsamt och påskyndar det fertila åldrandet ytterligare (Gustafsson & Pärt 1990, Sendecka 2007). Enligt Sendecka *et al.* (2007) beror den höga reproduktiva kostnaden vid tidig ålder på brist på erfarenhet, vilket medför att en större reproduktiv ansträngning krävs för att föda upp ungarna.

Selektionen verkar även för stor kullstorlek första säsongen. Det har dock visat sig att honor som ej fortplantar sig första säsongen kan lägga större kullar efterföljande säsonger än vad de honor som fortplantar sig första säsongen kan (Gustafsson & Pärt 1990).

Resultat gällande antal och storlek på avkomma

Efter experiment där fågelnästen manipulerats har man visat att den kullstorlek som ger flest flygfärdiga fåglar är större än den mest förekommande storleken. Detta går emot Lack's teori som påstår att den mest förekommande kullstorleken ska vara den som resulterar i till antalet flest flygfärdiga fåglar. Alternativa teorier har lagts fram om orsaken till varför halsbandsflugsnappare, men även andra fåglar, inte lägger fler ägg om det resulterar i fler livskraftiga avkommor (Gustafsson & Sutherland 1988, Sendecka *et al.*

2007). Vissa förespråkar att hänsyn måste tas till fler avvägningar än de mellan antal ägg och antal flygfärdiga avkommor, exempelvis kring huruvida en större kullstorlek skulle innebära en försämrad överlevnad hos de flygfärdiga ungfåglarna, reduktion i föräldrarnas överlevnad men även reducerad efterföljande fruktbarhet hos avkomma och/eller hos förälder. Det har även föreslagits att föräldrarnas och revirets kvalité kan påverka kullens storlek (Gustafsson & Sutherland 1988, Sendecka *et al.* 2007).

Tidiga studier av Gustafsson & Sutherland (1988) har inte gett några bevis för att storlek på kullen påverkar varken överlevnad hos de adulta eller hos ungarna i boet. Istället tycks större kullar resultera i fler flygfärdiga fågelungar som lämnar nästet. Sendecka *et al.* (2007) menar dock att studier visar på att i en experimentellt förstorad kull minskar antalet flygfärdiga ungar med omkring 23 %. Fågelungar i större kullar är också individuellt mindre till storlek vad gäller vikt och längd på tars. Fågelungar från nästen som manipulerats, där antalet ungar är fler än i utgångsläget, tycks dessutom mer sällan komma tillbaka som rekryter kommande år. I dessa större kullar har det även visat sig att både föräldrar och avkomma får en reducerad efterföljande fruktbarhet (Gustafsson & Sutherland 1988, Sendecka 2007).

Resultat gällande den evolutionära kostnaden av immunförsvar

Utifrån analys av blodprover har man funnit att något mindre än 50 % av populationen halsbandflugsnappare på Gotland bär på studerade malariaparasiter. Analyserna visar att unga samt äldre halsbandsflugsnappare, i mindre omfattning än medelålders fåglar, bär på malariaparasiter (Blomgren 2011, Kulma *et al.* 2014).

Det har visat sig att fågelungar som är mindre i storlek vad gäller vikt och längd på tars vid 12 dagars ålder är mer mottagliga för malariaparasiter senare i livet (Blomgren 2011, Kulma *et al.* 2014).

Forskningen visar på samband mellan halsbandsflugsnapparens fjädertäckning och deras immunförsvar. Bland annat har man funnit att hanar med stor vit pannfläck är mindre drabbade av malariaparasiter (Anderson 2001). Vidare har samband mellan malariainfektion och mängden vitt på den tredje tertialen påträffats. Bland hanar över två år har man funnit att individer infekterade med malariaparasiter har reducerad mängd vitt på fjädern jämfört med friska individer. Bland hanar under två år har ingen signifikant skillnad hittats. Hos honor har det istället observerats att individer under två år har mindre vitt på tertialen om de är infekterade med malariaparasiter jämfört med friska individer. Hos honor över två år finns dock inget som visar på någon signifikant skillnad. Ingen korrelation har påträffats vad gäller mängden vitt på tredje tertialen hos adult fågel och individens kondition som fågelunge (Blomgren 2011).

Studier har visat på att en ökad reproduktiv ansträngning, såsom en ökad kullstorlek, minskar motståndskraften mot parasiter (Nordling 1998). När en hona väl infekterats har honan visat sig uppträda annorlunda gentemot en frisk hona vad gäller sitt reproduktiva mönster. En frisk hona upplever att reproduktionsframgången försämras under pågående häckningssäsong som en följd av att tillgången till mat minskar. En infekterad hona har tvärtom visat sig föda upp fler flygfärdiga ungar sent under säsongen och dessa ungar väger dessutom ofta mer än friska individers ungar. En infekterad hona kompenserar därmed för att få ungar föds upp tidigt under säsongen och har inte påvisats föda upp färre flygfärdiga ungar, eller färre antal ungar som återkommer efterföljande säsong, jämfört med friska honor (Kulma *et al.* 2014). En infekterad hona har dock visat sig ha en försämrad reproduktionsframgång över livstid (Blomgren 2011). Bland annat har

kullmanipulation visat att föräldrar drabbade av malariainfektion har det svårare att föda upp en förstorad kull då det påverkar antalet flygfärdiga avkommor. Inget samband har hittats mellan infektion av malariaparasiter och överlevnad hos halsbandflugsnapparen (Kulma 2013).

Diskussion

Morfologiska karaktärer

Den teori som Hamilton och Zuk lade fram år 1982 om att sekundära sexuella egenskaper uttrycks olika mycket beroende på en individs fitness får stöd i forskningen på Gotland. Studierna på Gotland visar även att mycket vitt på vingen, på den tredje tertialen samt lång tars är exempel på sekundära sexuella egenskaper och att dessa fungerar som ärliga signaler på en individs kondition. Därmed är det kostsamt för en individ att investera i sekundära sexuella egenskaper och en avvägning sker mellan detta och övriga investeringar över en livshistoria (Hamilton & Zuk 1982, Sirkiä & Laaksonen 2009, Blomgren 2011).

Den goda fitness som hanar med stor pannfläck visats ha kan genetiskt föras vidare till dess avkomma (Hill 1991). Dock påverkas storleken på en individs pannfläck även av förhållanden under dess livshistoria. Det har visat sig mindre fördelaktigt att vara en av många fågelungar som föds upp i en stor kull (Gustafsson *et al.* 1995). En individ som föds upp i en stor kull tycks därmed få det svårare att nå den goda fitness som krävs för att resurser ska kunna läggas på sekundära sexuella egenskaper. Det har även visat sig kostsamt att vara omhändertagande hane då det går åt mycket energi att föda upp en förstorad kull (Sheldon & Ellegrent 1999). Avvägningar sker därmed mellan att investera i avkomma eller i fjäderdräkt, sekundära sexuella egenskaper.

Jag upplever att mycket studier är gjorda vad gäller halsbandsflugsnapparens pannfläck som en sekundär sexuell egenskap. Det vore intressant att vidare studera i vilken utsträckning den vita täckningen på tertialerna, samt stjärten, verkar som sekundär sexuell egenskap och hur det selekteras för genom intersexuell selektion.

Reproduktionsframgång över livstid samt antal och storlek på avkomma

Experiment har visat att fortplantning tidigt i livet ger en permanent effekt av tidigt åldrande (Gustafsson & Pärt 1990). Detta beror enligt Sendecka *et al.* (2007) på att unga fåglar saknar tidigare erfarenhet, vilket medför en större reproduktiv ansträngning och därmed en förhöjd reproduktiv kostnad vid en första reproduktion. Mekanismerna bakom detta har inte behandlats närmre i detta arbete. Det vore intressant att se vidare på detta för att se om det har sin förklaring i en fysiologisk utmattning som dröjer sig kvar från år till år, genetiska förändringar under livet eller genetiska variationer bland individer. Det vore även givande att se över hur ett påskyndat åldrande tar sig uttryck vad gäller förändringar av exempelvis tid för migration, häckning, ruggning samt val av och kvalité på territorium.

Forskning har visat att en avvägning finns mellan att producera en stor kull och föräldrarnas, samt avkommans, fortsatta förmåga att reproducera sig. Dessutom återvänder färre av de flygfärdiga fågelungarna i en stor kull, jämfört med de i en liten kull, till häckningsplatsen kommande år (Gustafsson & Sutherland 1988). Minskad rekrytering efterföljande år kan bero på att ungarna i en stor kull har sämre fitness och därmed klarar sig mindre bra under året jämfört med ungar från en liten kull. Stöd för detta finns då mätningar visat att fågelungar i större kullar individuellt är mindre till storlek (Gustafsson och Sutherland 1988, Sendecka *et al.* 2007). Blomgren (2011) har även visat att fågelungars storlek som 12 dagar gamla

påverkar framtida förutsättningar för att stå emot malariaparasiter.

Den evolutionära kostnaden av immunförsvar
Fåglar i en medelålder (3-5 år) bär i större omfattning malariaparasiter än unga samt äldre halsbandsflugsnappare (Blomgren 2011). Detta kan möjligtvis förklaras med att det tar tid innan en individ utsätts för och drabbas av malariaparasiter. Att färre äldre individer bär malariaparasiter kan förklaras med att överlevnad påverkas negativt av infektion. Det finns dock oklarheter kring när i livet fåglar drabbas av malaria varför detta bör undersökas ytterligare.

Avkommans storlek som 12 dagar gammal påverkar framtida förutsättningar för att stå emot malariaparasiter. Detta kan även komma att påverka reproduktionsframgång över livstid (Blomgren 2011, Kulma *et al.* 2014). Hur uppväxten påverkar framtida utsatthet för infektion kan undersökas närmre via exempelvis kullmanipulation som visat sig påverka fågelungars storlek.

Studier på halsbandsflugsnapparen visar att hanar över två år har mindre mängd vitt på den tredje tertialen om de är infekterade med malariaparasiter jämfört med om de är friska (Blomgren 2011). Mängden vitt på den tredje tertialen fungerar därmed som en ärlig signal på en individs fitness och har även visat sig vara en sekundär sexuell egenskap. Detta stämmer väl överens med Hamilton och Zuks (1982) teori om parasit-värd interaktioner där de ansåg att sekundära sexuella egenskaper uttrycks olika mycket beroende på en individs fitness.

Vad gäller mängden vitt på den tredje tertialen hos honor visar studier på en skillnad i resultatet i jämförelse med hanarnas fjädertäckning. Honor under två år har mindre vit tertial om de är infekterade av malariaparasiter, medan det för honor över två år inte observerats någon skillnad mellan sjuka eller friska honor (Blomgren 2011). Vad detta resultat visar på vore intressant att undersöka i framtiden.

En förhöjd reproduktiv ansträngning leder till försämrad motståndskraft mot parasiter (Nordling 1998). Dessutom är reproduktionsframgången över livstid reducerad hos honor som infekterats av malariaparasiter (Blomgren 2011). Detta tyder på att det finns en avvägning mellan reproduktiv ansträngning och immunförsvarets respons. Därmed stärks teorin om ”den evolutionära kostnaden av immunförsvar” där en avvägning sker mellan att resurser allokeras till immunförsvar eller övriga livshistorieegenskaper (Schmid-Hempel 2003).

Studien av Kulma *et al.* (2014) visar på att en infekterad hona ändrar sitt reproduktiva mönster och föder upp fler, ofta stora, ungar i slutet av säsongen. Detta kan bero på att infekterade honor lever i ett habitat där tillgången till mat är mer stabil och jämt fördelad över häckningssäsongen, men där även risken för infektion är högre. Att friska honor sparar på sina resurser för att förbereda sig för migration i slutet av säsongen medan infekterade honor, som inte har mindre chans till överlevnad, fortsätter fokusera på reproduktion är en annan förklaring till infekterade honors förändrade beteende. Då inget samband enligt Kulma (2013) hittats mellan infektion och överlevnad verkar dock den första förklaringen mer trolig. För att bättre förstå vilka faktorer som inverkar på detta ovanliga reproduktiva mönster behövs mer epidemiologiska studier. Mer forskning inom området parasit-värd interaktioner är också aktuellt inför framtiden då det ännu inte finns någon helhetssyn av hur fågelmalaria påverkar fitness hos värddjuret (Marzal 2012). Vidare behöver man även fortsätta att se över hur olika grad av malaria påverkar en organism.

Kulma (2013) är en av de som påbörjat studier av individuella skillnader då hon menar att individuella variationer i resursfördelningsproblemet mellan malariainfektion och ökad kullstorlek är det som möjliggör evolutionär förändring. Den globala klimatförändringen förmodligen kommer leda till stora förändringar vad gäller arters utbredningsmönster. Därmed håller jag med henne om att ytterligare ett aktuellt framtida studiefält är att se över hur sjukdomsdynamiken förändras med nya utbredningsmönster och hur detta påverkar parasit och värddjur.

Tack

Katariina Kiviniemi Birgersson, Lars Gustafsson, Eric Blomgren, Kevin Fletcher, Juho Könönen, Susanna Gustavsson, Irma de la Cruz Melara, Emelie Geijstedt, Maria Ingmar, Thomas Karlsson, Fredrik Schubert, Lage Cerenius.

Referenser

Andersson MS. 2001. Physiological trade-offs in reproduction and condition dependence of secondary sexual trait. Doktorsavhandling, Uppsala universitet.

Blomgren E. 2011. Avian malaria in Collared flycatchers – Fitness consequences and a relation to a secondary sexual character. Masteruppsats, Uppsala Universitet.

Campell NA, Reece JB. 2008. Biology. 8:e uppl. Pearson Benjamin Cummings, San Francisco.

Cramp S, Perrins CM. 1993. Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Volume VII Flycatchers to shrikes. Oxford University press, New York.

eBird 2015. WWW-dokument: http://ebird.org/ebird/map/colfly1?neg=true&env.minX=&env.minY=&env.maxX=&env.maxY=&zh=false&gp=false&ev=Z&mr=112&bmo=1&emo=12&yr=all&byr=1900&eyr=2015. Hämtad 2015-06-02

Friend M, Franson J.C. 1999. Field manual of wildlife diseases – general field procedures and diseases of birds. Biological resource division, Washington D.C.

Gustafsson L. 1988. Inter- and intraspecific competition for nest holes in a population of the collared flycatcher *Ficedulla albicollis*. Ibis **130**: 11-16.

Gustafsson L. 1989. Lifetime reproductive success in the Collared flycatcher. I: Newton I. (red.), Lifetime reproductive success in birds, ss. 75-89. Academic press, New York.

Gustafsson L, Pärt T. 1990. Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. Nature **347**: 279-281

Gustafsson L, Sutherland WJ. 1988. The cost of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. Nature **335**: 813-817

Gustafsson L, Qvarnström A, Sheldon B.C. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. Nature **375**: 311-313.

Gustafsson L, Nordling D, Andersson MS, Sheldon BC, Qvarnström A. 1994. Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. Philosophical transactions of the royal society **346**: 323-326

Hamilton WD., Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds. A role for parasites. Science **218**: 384-339

Hill G. E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. Nature **350**: 337-339.

Kulma K. 2013. Avian malaris, life-history trade-offs and interspecific competition in *Ficedula* flycatchers. Doktorsavhandling, Uppsala universitet.

Kulma K, Low M, Bensch S, Qvarnström A. 2014. Malaria-infected female Collared Flycatchers (*Ficedula albicollis*) do not pay the cost of late breeding. PLoS ONE **9(1)**: e85822.
Lack D. 1954. The evolution of reproductive rates. I. Huxley J.S., Hardy A.C., Ford E.B. (red.). Evolution as a process. Allen and Unwin, ss. 367. London.
Marzal A. 2012. Recent Advances in Studies on Avian Malaria Parasites. I: Okwa OO. (red.). Malaria parasites, ss. 136-158. InTech.
Nordling D. 1998. Trade-offs between life history traits and immune defence in the collared flycatcher Ficedula albicollis. Doktorsavhandling, Uppsala universitet.
Norris K, Evans MR. 1999. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defence in birds. Behavioural ecology **111**: 19-26.
Peréz-Tris J, Hasselqvist D, Hellgren O, Krizanauskiene A, Waldenström J, Bensch S. 2005. What are malaria parasites? Trends in parasitology **21**: 209-211.
Pärt T, Gustafsson L. 1985. Breeding dispersal in the collared flycatcher: possible causes and reproductive consequences. Journal of animal ecology **58**: 307-322.
Pärt T, Qvarnström A. 1997. Badge size in collared flycatchers predict outcome of male competition over territories. Animal behaviour **54**: 893-899.
Qvarnström A. 1997. Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male parental care in collared flycatchers. Proceedings of the royal society **264**: 344-347.
Qvarnström A, Gustafsson L. 2006. A test of the “sexy son” hypothesis: sons of polygyneous collared flycatchers do not inherit their fathers mating status. The American naturalist: **167**: 297-302.
Qvarnström A, Rice A.M, Ellegren H. 2010. Speciation in Ficedula flycatchers. Philosophical transactions of the royal society of London biological sciences **365**: 1841-1852.
Schmid-Hempel P. 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. Proceedings of the royal society **270**: 357-366.
Sendecka J. 2007. Age, longevity and life-history trade-offs in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). Digital comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the faculty of science and technology. Uppsala universitet.
Sendecka J, Chichon M, Gustfasson L. 2007. Age-dependent reproductive costs and the role of breeding skills in the collared flycatcher. Acta zoologica: **88**: 95-100.
Sheldon B. C, Ellegrent H. 1999. Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers. Animal behaviour **57**:285-298.
Sirkiä P. M, Laaksonen T. 2009. Distinguishing between male and territory quality: females choose multiple traits in pied flycatcher. Animal behaviour **78**: 1051-1060.
Svensson L, Mullarney K, Zetterström D. 2009. Fågelguiden. 2nd edition. Bonnier fakta
Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Journal of evolutionary biology **6**: 304-306.
Williams G. C. 1966. Natural selection and the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. The American naturalist **100**: 687-690
Zuk M, Stoehr AM. 2002. Immune defence and host life history. The American naturalist **160**: 9-19.