

IZABELA FISCHER, WŁODZIMIERZ MEISSNER

*Pracownia Ekofizjologii Ptaków  
Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców  
Uniwersytet Gdański  
Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk  
E-mail: w.meissner@univ.gda.pl*

## GRUCZOŁ KUPROWY – CZY JUŻ WSZYSTKO WIEMY O ROLI JEGO WYDZIELINY?

### WSTĘP

Gruczoł kuprowy (łac. *glandula uropygii*) jest dużym, jedynym u ptaków, z wyjątkiem gruczołów małżowinowych u kuraków, gruczołem o pochodzeniu skórnym. Znajduje się on po stronie grzbietowej ciała u nasady ogona, pomiędzy czwartym kręgiem ogonowym a pygostylem (SALIBIAN i MONTALTI 2009). Gruczoł ten występuje u wszystkich ptaków w okresie zarodkowym, później jednak może u niektórych gatunków zanikać (SALIBIAN i MONTALTI 2009). Brak go u kiwi (Apterygidae), emu (Dromaiidae), strusi (Struthionidae), nandu (Rheidae), kazuarów (Casuaridae), dropi (Otidae), madagaskarników (Mesitornithidae), paszczaków (Podargidae) oraz u niektórych gołębi (Columbiformes) i niektórych papug (Psittaciformes) z rodzajów *Amazona* i *Ara*. Może też pozostawać tylko w postaci szczątkowej, np. u niektórych gołębiowych, czaplowatych (Ardeidae), fregat (Fregatidae) czy kagu (Rhinchochitidae) (ELDER 1954, JACKOB 1978, MOYER i współaut. 2003), co przekłada się na wyraźnie mniejszą ilość produkowanej wydzieliny (BARNARD 1984).

Gruczoł kuprowy jest gruczołem holokrynowym, tj. uwolnienie wytwarzanej wydzie-

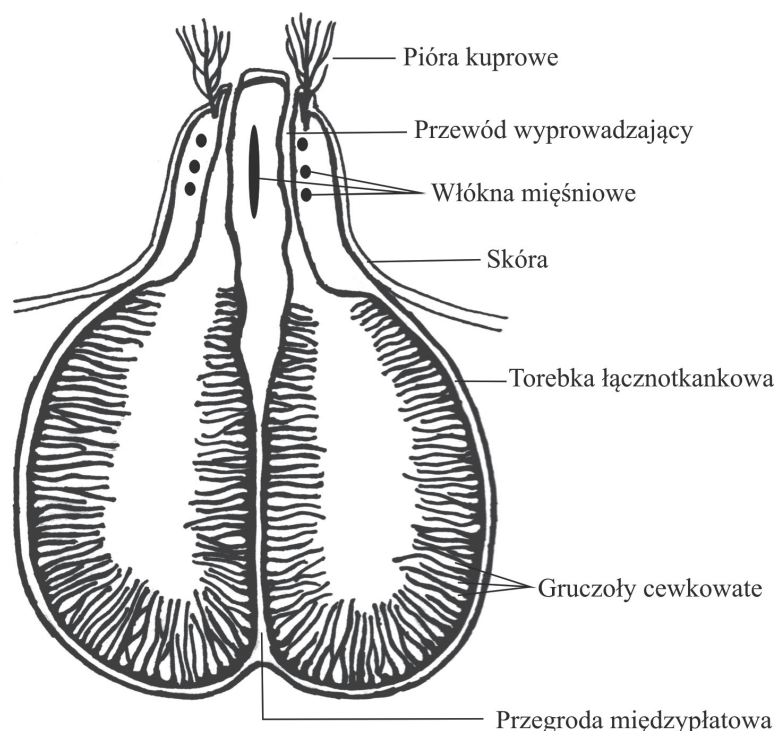
liny następuje poprzez rozpad całych komórek gruczołowych, a przez to bezpowrotnie ich zniszczenie. Produkuje on tłustą wydzielinę, którą ptak pobiera za pomocą dzioba, a następnie rozprowadza po całym upierzeniu (VAN RHIJN 1977a).

Rola gruczołu kuprowego jest badana od dawna, a o jego przypuszczalnych funkcjach można czytać już w wydanej w XIII w. książce *The art of falconry* Fryderyka II Hohenstaufa. W ciągu ostatniego stulecia powstało kilka hipotez dotyczących funkcji, jaką może pełnić wydzielina gruczołu kuprowego, a niektóre z nich nadal pozostają sporne. Obecnie sądzi się, że głównym zadaniem tej wydzieliny jest utrzymanie piór w dobrej kondycji, poprzez ich ochronę przed wilgocią, nadmiernym ścieraniem czy rozwojem ektopasożytów. Jednak jak pokazują niektóre badania (np. CRISTOL i współaut. 2005 *versus* GIRAUDEAU i współaut. 2013) może to nie dotyczyć wszystkich gatunków ptaków. Niniejsza publikacja ma na celu przedstawienie najważniejszych informacji o budowie i funkcji gruczołu kuprowego i współczesnych poglądów na rolę jaką pełni jego wydzielina.

### BUDOWA GRUCZOŁU KUPROWEGO

Gruczoł kuprowy został dokładnie opisany przez wielu autorów (np. STETTENHEIM 1972, HODGES 1974, JACOB 1978, SALIBIAN i

MONTALTI 2009) Jego kształt, budowa i wielkość może różnić się w zależności od gatunku. Zwykle zbudowany jest on z dwóch pła-



Ryc. 1. Schemat gruczołu kuprowego (rys. M. Fischer wg JACOB 1978 i GILL 1995).

tów oddzielonych łącznotkankową przegrodą międzypłatową. Całość otoczona jest torebką łącznotkankową, z dużą ilością włókien kolagenowych, retikuliny i elastycznych. Od torebki do wnętrza gruczołu odchodzą przegródki łącznotkankowe z nerwami i naczyniami krwionośnymi, otaczające i wzmacniające gruczoły cewkowe, które stanowią miąższ gruczołu. Liczne, proste cewki ułożone są promieniście, rozpoczynając się ślepo w pobliżu torebki gruczołu i otwierając się do centralnie położonej komory płata, stanowiącej zbiornik wydzieliny (Ryc. 1).

Ściana odcinków wydzielniczych zbudowana jest z nabłonka wielowarstwowego. W jego obrębie wyróżnia się kilka warstw. Zewnętrzną część stanowi warstwa podstawna, składająca się z jednego lub dwóch pokładów komórek płaskich bądź sześciennych, w których obserwowane są podziały mitotyczne. Warstwa ta przechodzi w warstwę pośrednią, zbudowaną z jednego do pięciu pokładów komórek wielobocznych, a następnie w warstwę wydzielniczą składającą się z jednej do dziesięciu warstw dużych komórek, zawierających w cytoplazmie kropelki wydzieliny. Najbliżej światła gruczołów wyróżnia się warstwę degeneracyjną z ziarnami keratohialiny i rozpadającymi się jądrami w komórkach. Komórki osiagające warstwę

wydzielniczą wytwarzają kropelki tłuszczu i w miarę przesuwania się ku wewnętrznym warstwom zwiększają swoją objętość, rozpadają się, przedostają wraz z wydzieliną do światła cewki i są razem z nią usuwane (MONTALTI i współaut. 2001).

Dodatkowo, w obrębie każdej cewki wyróżnia się dwa odcinki: strefę tłuszczową położoną zewnętrznie, tj. bliżej torebki gruczołu, oraz wewnętrzną strefę glikogenową. Strefa tłuszczowa charakteryzuje się dużą aktywnością enzymów rozkładających wiązania estrowe w cząsteczkach tłuszczów. W strefie glikogenowej syntetyzowane są trójglicerydy, które zwykle nie wchodzi w skład wydzieliny. Strefa glikogenowa charakteryzuje się obecnością glikogenu i kwaśnej fosfatazy, które w strefie tłuszczowej nie występują (CATER i LAWRIE 1950). Niektórzy badacze wy-

różniają jeszcze trzeci odcinek położony wewnątrz, najbliżej centrum gruczołu (strefa glikogenowa jest wówczas nazywana strefą pośrednią) (STETTENHEIM 1972). W strefie tej obserwuje się rozpad komórek, jednak nie wiadomo czy następuje tu synteza składników wydzieliny (JACOB 1978).

Wydzielina uchodząca z cewek do centralnej komory płata gruczołu jest następnie usuwana na zewnątrz przewodem wyprowadzającym, wyścielonym nabłonkiem wielowarstwowym płaskim. Przewód wyprowadzający otwiera się na szczycie brodawki skórnej, na wysokości ostatniego kręgu ogonowego. Brodawka gruczołu u niektórych ptaków może wystawać nawet do 1 cm ponad powierzchnię skóry. Wnętrze brodawki wypełnia tkanka łączna ze znaczną liczbą włókien mięśniowych. W górnej części brodawki włókna są ułożone okrężnie tworząc zwieracz przewodu wyprowadzającego (HODGES 1974). Liczba ujść przewodu waha się od 1 u dudka (*Upupa epops*) do 18 u pelikanów (*Pelicanus* sp.). Wokół ujścia przewodu często występuje kępka małych pędzelkowatych piór, tzw. piór kuprowych, na których osadza się wydzielina. Pozostała powierzchnia brodawki jest nieopierzona (STETTENHEIM 1972).

Gruzoł jest unerwiony poprzez pierwszą parę nerwów ogonowych oraz włókna współczulne, których stymulacja prawdopo-

dobnie powoduje rozszerzenie mięśni zwieraczy otaczających ujście przewodu wyrowadzającego (STETTENHEIM 1972).

#### SKŁAD CHEMICZNY WYDZIELINY

JACOB (1978) zestawiał i szczegółowo opisał skład chemiczny wydzieliny gruczołu krokowego u ponad stu gatunków ptaków. W skład wydzieliny produkowanej przez gruczoł kuprowy wchodzi głównie woski, tj. estry kwasów tłuszczowych i alkoholi. Kwasy tłuszczowe i alkohole, tworzące estry mogą różnić się długością łańcucha węglowego oraz liczbą i miejscem występowania odgałęzień. Stąd wydzielina gruczołu kuprowego może być mieszaniną złożoną z nawet 100 różnych związków, charakterystyczną dla danego gatunku.

Wśród wosków stanowiących główny składnik wydzieliny dominują monoestry, czyli estry zbudowane z jednej cząsteczki kwasu tłuszczowego zestryfikowanego z jedną cząsteczką alkoholu, a więc zawierające w cząsteczce tylko jedną grupę estrową. Kwasy tłuszczowe budujące woski stanowią ich najbardziej zróżnicowaną składową, a ich cząsteczki mogą być nierozgałęzione lub zawierać od jednego do około 4 rozgałęzień. W kwasach tłuszczowych głównie występują podstawniki metylowe, rzadziej etylowe, chociaż mogą też występować grupy propylowe i butylowe, jak np. u uszatki (*Asio otus*). Wśród alkoholi zdecydowanie dominują nierozgałęzione alkohole pierwszorzędowe, a także alkohole z podstawioną jedną grupą metylową. Alkohole z czterema i większą liczbą podstawników są rzadko spotykane. Długość łańcucha węglowego zarówno kwasów i alkoholi waha się od kilku do ponad 20 atomów węgla, dając cząsteczki wosków od 20 do prawie 40 atomów węgla (DEKKER 2000, HARRIBAL 2005, SOINI 2007, THOMAS i współaut. 2010).

Poza monoestrami, w wydzielinie ptaków stwierdzano również występowanie diestrów, a więc związków, w których występują dwie grupy estrowe. Podstawę diestrów stanowią hydroksykwasy, zestryfiko-

wane z kwasem tłuszczowym i alkoholem lub diole (alkohole zawierające dwie grupy hydroksylowe) zestryfikowane z dwoma cząsteczkami kwasu tłuszczowego. Diestry w sezonie lęgowym stanowią nawet 100% składu wydzieliny u siewkowców (Charadrii) (RENEERKENS i współaut. 2006). Diole były znajdowane m.in. w wydzielinie bażanta (*Phasianus colchicus*), przepiórki (*Coturnix pectoralis*), kury domowej (*Gallus domesticus*), indyka (*Meleagris gallopavo*), a także u ptaków z rzędu żurwiowych (Gruiformes), wróblowych (Passeriformes) i dzięciołowych (Piciformes).

Oprócz wosków, w wydzielinie gruczołu kuprowego znajdowane też były inne związki organiczne, zwykle w małych ilościach, chociaż zdarzają się wyjątki. U kilku gatunków stwierdzono obecność skwalenu. Skwalen jest węglowodorem wielonienasyconym należącym do lipidów. Znajdowany jest m.in. w warstwie tłuszczowej ludzkiej skóry, a u ptaków również w oleistym płynie występującym w żołądkach niektórych gatunków petreli (WARHAM 1977). Skwalen stanowił aż 87% składu wydzieliny gęsi skąpopłetwej (*Anseranas semipalmata*) (poza stałe 13% stanowiły woski) i 66% wydzieliny piżmówki amerykańskiej (*Cairina moschata*). A ostatnie badania wykazały, że wydzielina ptaków z rodziny mrówkowodów (Formicariidae) składała się jedynie ze skwalenu i jego pochodnych (HARRIBAL i współaut. 2009). Dodatkowo, u perkozów (złotoczubego *Podiceps occipitalis* i białoczubego *Rollandia rolland*) do 60% składu wydzieliny stanowiły alkany (węglowodory nasycone, w których atomy węgla połączone są ze sobą wyłącznie wiązaniami pojedynczymi), zawierające od 15 do 26 atomów węgla i podstawniki metylowe przy 2, 3, 5, 7, 9, 11 i 13 atomie węgla.

#### FUNKCJE WYDZIELINY

Pierwsze wzmianki dotyczące gruczołu kuprowego, jak wspomniano, pochodzą z pierwszej połowy XIII w., kiedy to cesarz

Fryderyk II Hohenstauf w *Traktacie o sokolnictwie* wspominał o zdolności wydzieliny do ochrony piór przed wilgocią, a także o

jej toksycznych właściwościach. Trująca wydzielina drapieżnych ptaków rozprowadzana na szponach miałyby powodować szybszą śmierć ofiary. Od tego czasu powstało wiele hipotez odnośnie funkcji, jakie miałyby pełnić wydzielina gruczołu kuprowego. Najczęściej wymienianą i najważniejszą jest utrzymywanie dobrego stanu upierzenia ptaków.

#### OCHRONA PRZED WILGOCIĄ

Woski, stanowiące główny składnik wydzieliny, wykazują właściwości hydrofobowe, dlatego bardzo często mówi się o ochronie upierzenia przez nadmiernym przemakaniem, sugerując przy tym, iż ptaki związane ze środowiskiem wodnym mają silniej rozwinięty gruczoł kuprowy. MONTALTI i SALIBIÁN (2000) nie wykazali jednak związku pomiędzy wielkością gruczołu kuprowego a środowiskiem życia ptaków, chociaż jak twierdzą, nie można wykluczyć, że przystosowanie do środowiska wodnego wiąże się nie z rozmiarami gruczołu, a z odpowiednim składem chemicznym wydzieliny. Dla przykładu, woski, będące estrami alkoholi i nierozgałęzionych kwasów tłuszczowych, mają większe zdolności do odpychania cząsteczek wody niż te składające się z rozgałęzionych kwasów tłuszczowych (SWEENEY i współaut. 2004). Już ponad 50 lat temu pokazano, że wodoodporne właściwości upierzenia silnie zależą od czasu spędzonego przez ptaki na jego pielęgnacji, niezależnie od ilości nakładanej na pióra wydzieliny. Podczas pielęgnacji upierzenia ptaki przywracają zwichrzonym piórom odpowiedni kształt. Tłusta wydzielina wnikając do wnętrza stosiny i promieni pióra nadaje mu większą elastyczność i tym samym ułatwia utrzymanie odpowiedniej struktury pióra, a także zapobiega jego nadmiernemu ścieraniu (VAN RHIJN 1977b). VAN RHIJN (1977b) wykonał eksperyment, w którym porównywał absorpcję wody przez pióra kaczek pokryte wydzieliną gruczołu kuprowego i jej pozbawione. W 12 z 20 przebadanych przypadków odnotowano większą absorpcję wody przez pióra bez wydzieliny, jednak tylko w trzech przypadkach ten wzrost był istotny statystycznie i to tylko dla piór z piersi, szyi i piór otaczających gruczoł kuprowy. Jak widać, mimo że funkcja wydzieliny do ochrony piór przed wilgocią była znana od wieków i jest często przytaczana w podręcznikach zoologii (GRODZIŃSKI 1976, KARDONG 1998, KURYSZKO i ZARZYCKI 2000), mogą nasuwać się wątpliwości czy większe znaczenie w utrzymywaniu właściwości hydrofobowych ma sama struktura

chorągiewki pióra (RIJKE i JESSER 2011), czy też pokrywająca pióro wydzielina.

#### BAKTERIE I EKTOPASOŻYTY

Sądzi się również, że związki zawarte w wydzielinie hamują rozwój bakterii, grzybów czy pasożytniczych stawonogów, które występując w upierzeniu ptaków stopniowo degradują strukturę piór. Wydzielina gruczołu kuprowego może wpływać na rozwój bakterii na dwa sposoby. Po pierwsze, same związki zawarte w wydzielinie mogą hamować rozwój mikroorganizmów. Antybakteryjne właściwości różnych alkoholi wobec *Streptococcus mutans* zostały przedstawione przez KUBO i współaut. (1993) i SOINI i współaut. (2007). Po drugie, skład wydzieliny może być wzbogacony w pewne związki o działaniu antybakteryjnym, produkowane przez występujące w gruczole kuprowym symbiotyczne bakterie. Bakterie takie (*Enterococcus faecalis*) zostały znalezione podczas okresu lęgowego u samic i piskląt dudka, a wytwarzane przez nie bakteriocyny (enterocyny) hamowały wzrost zarówno bakterii gram dodatnich jak i niektórych gram ujemnych (MARTÍN-PLATERO i współaut. 2006, RUIZ-RODRÍGUEZ i współaut. 2009). Również u sierpodudka purpurowego (*Phoeniculus purpureus*) znaleziono bakterię *Enterococcus phoeniculicola*, która może wytwarzać związki hamujące wzrost innych bakterii (LAW-BROWN i MEYERS 2003, BURGER i współaut. 2004). Związki zawarte w wydzielinie gruczołu kuprowego dziwonii ogrodowej (*Carpodacus mexicanus*) powodowały zahamowanie wzrostu u czterech z 13 wyizolowanych u tego gatunku szczepów bakterii (*Kocuria rhizophila*, *Staphylococcus epidermidis*, *S. hemolyticus*, *Bacillus* sp.), z których 3 odznaczały się dużą zdolnością do niszczenia piór, mierzoną produkcją keratynazy – enzymu rozkładającego keratynę, budującą pióra. Nie odnotowano natomiast wpływu wydzieliny gruczołu kuprowego na wzrost 8 innych wyizolowanych szczepów bakterii, w tym tych, które również niszczyły upierzenie ptaków (*Pseudomonas stutzeri* i *P. fulva*), a w przypadku *Micrococcus nishinomyaensis*, również zdolnej do produkcji keratynazy, obserwowano nawet intensywniejszy wzrost kolonii bakteryjnych pod wpływem tej wydzieliny (SHAWKEY i współaut. 2003).

U gołębi skalnych (*Columba livia*), których gruczoł kuprowy został operacyjnie usunięty stwierdzono, że po czterech miesiącach stan upierzenia był dużo gorszy niż u ptaków

z obecnym gruczołem (MOYER i współaut. 2003). Ci sami autorzy sprawdzili też czy na stan upierzenia gołębi mogą wpływać wszoły żywiące się piórami. Testy *in vitro* wykazały, że obecność wosków na piórach wpływa na podwyższoną śmiertelność wszołów *Columbicola columbae* i *Campanulotes bidentatus compar*. Jednak nie potwierdziły tego testy *in vivo*, gdzie u ptaków, którym usunięto gruczoł kuprowy nie stwierdzono istotnych zmian w liczbie wszołów bytujących w ich upierzeniu (MOYER i współaut. 2003).

Liczba pasożytów występujących w upierzeniu może zmieniać się wraz z wielkością gruczołu kuprowego, ponieważ im większy gruczoł tym więcej jest produkowanej wydzieliny, która może zawierać związki szkodzące pasożytom, ale z drugiej strony, wydzielina może też stanowić dla nich pożywienie. Według GALVÁNA i SANZA (2006) oraz GALVÁNA i współaut. (2008) u bogatki (*Parus major*) oraz innych ptaków wróblowych istnieje pozytywna korelacja między liczbą roztoczy a wielkością gruczołu kuprowego. PAP i współaut. (2010) zaobserwowali odwrotną zależność u wróbla (*Passer domesticus*). U tego gatunku gruczoł kuprowy osiąga największe rozmiary podczas sezonu lęgowego, a liczba roztoczy (*Proctophylloides*) w upierzeniu, przeciwnie do wielkości gruczołu, osiągała maksimum w miesiącach zimowych, z gwałtownym spadkiem przypadającym na okres lęgowy. Jednak autorzy ci uważają, że liczba roztoczy może raczej wynikać ze zmian fotoperiodu niż z wielkości gruczołu kuprowego. U wróbla stwierdzono też ujemną korelację między wielkością gruczołu kuprowego i wielkością ubytków w strukturze piór (MORENO-RUEDA 2010). Również u dymówki (*Hirundo rustica*) stwierdzono, że liczba bakterii zdolnych do niszczenia upierzenia maleje wraz z większymi rozmiarami gruczołu kuprowego, natomiast liczebność grzybów i bakterii, które nie mają negatywnego wpływu na stan upierzenia takiej zależności nie wykazuje (MØLLER i współaut. 2009).

Rozwój jednego z gatunków roztoczy z rodzaju *Fainalges*, obecnych na konurze meksykańskiej *Aratinga holochlora*, jest uzależniony od gruczołu kuprowego, a dokładnie od piór kuprowych (kępki piór przy ujściu gruczołu). Dolna część tych piór, w tym wnętrze dutki oraz skóra wokół nich, stanowią jedyne miejsce składania jaj i wylinki, podczas gdy, aktywne formy roztoczy wędrują w inne części ciała, aby zdobyć pokarm.

Wydzielina gruczołu kuprowego w obrębie piór kuprowych nie wpływa negatywnie na te roztocza i ich jaja, ale również nie stanowi dla nich wystarczająco obfitego pożywienia (PÉREZ 1992).

Gruczoł kuprowy nie hamuje wzrostu wszystkich mikroorganizmów bytujących w upierzeniu ptaków, a na niektóre może nawet działać pozytywnie – przyspieszać ich wzrost czy stanowić jedyne miejsce ich rozwoju. Najprawdopodobniej jednak odgrywa on istotną rolę w zwalczaniu bakterii i ektopasożytów niszczących pióra. MØLLER i współaut. (2010) wykazali, że im większy gruczoł kuprowy ma dany ptak, tym mniejsze jest prawdopodobieństwo, że padnie on ofiarą ze strony ptaków szponiastych. Większy gruczoł produkuje bowiem więcej wydzieliny utrzymującej upierzenie w dobrej kondycji. Wydzielina ta hamuje wzrost bakterii niszczących pióra, w tym lotki, od jakości których zależy zdolności do ucieczki przed drapieżnikami.

#### KOLOR UPIERZENIA

U niektórych gatunków wydzielina gruczołu kuprowego nakładana na pióra powoduje zmianę ich zabarwienia. Wydzielina gruczołu kuprowego flamingów (*Phoenicopterus roseus*) zawiera karotenoidy, które rozprowadzane wraz z wydzieliną po upierzeniu dają intensywniejszy różowy kolor (AMAT i współaut. 2011). Co więcej, intensywność koloru rośnie wraz ze wzrostem ilości karotenoidów w rozprowadzanej wydzielinie. Flamingi używają wydzieliny jako barwnika głównie podczas przebywania w większych grupach, co sugeruje, że intensywniejszy kolor jest informacją o jakości osobnika i ma ułatwiać znalezienie potencjalnego partnera (AMAT i współaut. 2011). Również u samców dziwonii ogrodowej wydzielina gruczołu kuprowego zwiększa intensywność czerwonego koloru upierzenia (LÓPEZ-RULL i współaut. 2010). Nie chroni ona jednak piór przed blaknięciem, ponieważ światło w takim samym stopniu powodowało blaknięcie koloru niezależnie od występowania na nich wydzieliny (SURMACKI 2008).

#### WITAMINA D

Na początku XX w. pojawiły się przypuszczenia, że gruczoł kuprowy może być źródłem witaminy D. W jego wydzielinie miałby występować ergosterol, który pod wpływem promieniowania UV przekształca się w witaminę D (ELDER 1954). Ptak roz-

prowadzając wydzielinę po upierzeniu przy pomocy dzioba, może przy okazji połykać jej część, wpływając tym samym na ilość wapnia w organizmie. Stan gołębia z krzywicą, któremu usunięto wcześniej gruczoł kuprowy, poprawiał się po podaniu mu w pokarmie tkanek gruczołu kuprowego wystawionego uprzednio na promieniowanie UV. Nie odnotowano jednak poprawy u ptaka, któremu podano gruczoł nienaświetlany. Co więcej 8 ptaków (4 z gruczołem i 4 bez) z objawami niedoboru wapnia wystawiono na działanie UV i stwierdzono poprawę tylko u ptaków, którym nie usunięto gruczołu (ELDER 1954). Na tej podstawie można było przypuszczać, że gruczoł kuprowy pełni istotną rolę w dostarczaniu witaminy D do organizmu. Witamina D wpływa na prawidłowy rozwój kości, dlatego gdyby gruczoł był jej źródłem, to ptaki bez gruczołu powinny mieć słabiej rozwinięty kościec. Jednak nie stwierdzono różnicy pomiędzy zawartością związków mineralnych w ciele kurcząt z gruczołem a tymi, którym w wieku dwóch tygodni gruczoł usunięto (MURPHY 1936). Również stosunkowo niedawne badania przeprowadzone na gołębiach skalnych nie wykazały istotnych zmian w ilości wapnia w organizmie ptaków po trzech miesiącach po usunięciu gruczołu (MONTALTI i współaut. 2006). Co więcej, ROSENBERG (1953) w ogóle nie stwierdził obecności prowitaminy D w gruczole kuprowym kaczek, gęsi i kur. Występowała ona za to w stopach tych ptaków. TIAN i współaut. (1994) wykazali, że ptaki uzyskują witaminę D z syntezy zachodzącej pod nieopierzoną skórą nóg pod wpływem promieniowania UV. Wystawienie kurcząt na działanie promieniowania UV spowodowało produkcję prowitaminy D<sub>3</sub> w skórze nóg i stóp, podczas gdy w skórze pleców prowitaminy tej nie znaleziono. Napromieniowywanie skóry nóg spowodowało po 30 godzinach 4-krotny wzrost stężenia witaminy D<sub>3</sub> we krwi ptaków (TIAN i współaut. 1994). Nie potwierdza się więc powszechne przekonanie o roli gruczołu kuprowego w dostarczaniu witaminy D do organizmu ptaków.

#### ZAPACH

Wydzieliną gruczołu kuprowego zawierają lotne związki, które są wykrywane przez inne zwierzęta, jako specyficzna woń charakterystyczna dla danego osobnika (KARLSSON i współaut. 2010). Ten indywidualny

zapach może być wykorzystywany w „komunikacji” między osobnikami, np. w kontaktach między piskletami i rodzicami czy podczas wyboru partnera. Samice papużki falistej (*Melopsittacus undulatus*) potrafią odróżnić samice od samców na podstawie ich zapachu. U samców tego gatunku stwierdzono cztery razy większą zawartość oktadekanolu, nonadekanolu i ejkozanolu niż u samic, sugerując, że związki te mogą działać jak feromony. Faktycznie, samice wykazywały większe zainteresowanie wydzieliną samców, bądź samą mieszanką tych trzech związków niż wydzieliną samic, natomiast usunięcie jednego z wymienionych alkoholi, powodowało mniejsze zainteresowanie samic (ZHANG i współaut. 2010). Inne badania pokazały, że koguty rzadziej pokrywały kury, którym gruczoł usunięto niż te, u których gruczoł funkcjonował, a w przypadku samców z operacyjnie usuniętymi opuszkami węchowymi (a więc pozbawione węchu) nie stwierdzono istotnej różnicy w liczbie kryć kur bez gruczołu i z gruczołem (HIRAO i współaut. 2009). Sugeruje to, iż w wydzielinie samic występują związki zwiększające zainteresowanie samców (HIRAO i współaut. 2009). Co więcej, brojlery mające kontakt z rozpylanym w powietrzu analogiem wydzieliną kwoki, są mniej zestresowane i wykazują mniejszą skłonność do zachowań agresywnych oraz następuje u nich szybszy przyrost masy (MADEC i współaut. 2008).

Zapach może też służyć do obrony przed drapieżnikami. Sierpodudek purpurowy w momencie zagrożenia eksponuje gruczoł kuprowy, na którego szczycie pojawia się ciemna wydzielina o ostrym, nieprzyjemnym zapachu, służąca najprawdopodobniej do odstraszania drapieżników. Ta cuchnąca wydzielina jest wynikiem obecności w gruczole kuprowym symbiotycznych bakterii (LAW-BROWN i MEYERS 2003).

#### AKUMULOWANIE ZANIECZYSZCZEŃ

Zanieczyszczenia organiczne, przedostając się ze środowiska do organizmu ptaka, mogą częściowo odkładać się w gruczole kuprowym, a następnie być usuwane z organizmu wraz z wydzieliną. Potwierdzały to badania m.in. sroki (*Pica pica*) i zawartości związków chloroorganicznych: polichlorowanych bifenyli (PCB), DDT i pochodnych, oraz polibromowanych difenyloestrów (PBDES) (JASPERS i współaut. 2008), DDT, DDE i dieldryny u kaczek (CHARNETSKI i

STEVENS 1974), czy DDT i PCB u lodowca (*Gavia immer*) (FRANK i współaut. 1983). Według PILASTRO i współaut. (1993) szpak (*Sturnus vulgaris*) poprzez gruczoł kuprowy może usuwać również kadm, natomiast zeberka (*Taeniopygia guttata*) – ołów (DAUWE i współaut. 2002). Zjawisko to

może służyć do monitorowania ilości tego typu zanieczyszczeń w środowisku i w organizmie ptaka. Prawdopodobnie jednak nie dotyczy to wszystkich metali, ponieważ nie potwierdzono tego w przypadku rてci (FRANK i współaut. 1983).

#### ZMIENNOŚĆ SKŁADU WYDZIELINY GRUCZOŁU KUPROWEGO

Skład chemiczny wydzieliny produkowanej przez gruczoł kuprowy jest uznawany za charakterystyczny dla gatunku. Często obserwuje się jednak zmiany w zależności od sezonu, płci, wieku osobników czy stosowanej diety. Najczęściej opisywane są zmiany obserwowane w ciągu roku. PIERSMA i współaut. (1999) zaobserwowali gwałtowną zmianę składu chemicznego wydzieliny produkowanej przez biegusy rdzawe następującą w okresie łączenia się w pary na łągowiskach i utrzymującą się do końca inkubacji. Przez większość roku biegusy rdzawe wytwarzają wydzielinę będącą mieszaniną monoestrów, natomiast podczas okresu łągowego w jej skład wchodzi już wyłącznie diestry. Podobną zmianę składu wydzieliny zaobserwowano też u 25 innych gatunków siewkowców z rodzin Charadriidae, Scolopacidae i Haematopodidae (RENEERKENS i współaut. 2006).

Początkowo sądzono, że taka zmiana u biegusów ma służyć lepszemu wyglądowi upierzenia i przez to ułatwiać znalezienie partnera. Jednak w późniejszych badaniach stwierdzono brak istotnego wpływu obu typów wydzieliny na stopień odbijania światła od upierzenia w zakresie widzialnym dla ptaków (RENEERKENS i KORSTEN 2004), a więc brak wpływu na kolorystykę upierzenia widzianą przez potencjalnego partnera.

RENEERKENS i współaut. (2007) sprawdzali, jak zmiana składu wydzieliny z monoestrów na diestry zachodzi u siedmiu gatunków biegusów o różnym udziale płci w opiece nad łągiem. U biegusa rdzawego i biegusa alaskańskiego (*Calidris mauri*) jaja wysiadują na zmianę samiec i samica. W przypadku pięciu pozostałych badanych gatunków tylko jeden z rodziców zajmuje się wysiadywaniem jaj. U biegusa małego (*C. temminckii*) wysiadywać jaja mogą zarówno samiec jak i samica, ale robią to niezależnie od siebie, tj. pierwszym łągiem zajmuje się samiec, a drugim samica. U biegusów krzywodziobych (*C. ferruginea*), biegusów płowych (*Tryngites subruficollis*) i batalionów (*Philomachus*

*pugnax*) tylko samice wysiadują jaja, a u płaskonogów płaskodziobych (*Phalaropus fulicarius*) tylko samce. W przypadku biegusów: rdzawego, alaskańskiego i małego wszystkie badane osobniki wydzielają diestry, natomiast u pozostałych gatunków diestry były produkowane w większej mierze przez osobniki płci wysiadującej jaja. Sugeruje to, że zmiana składu wydzieliny podczas okresu łągowego ma większe znaczenie dla wysiadywania jaj niż na znalezienie partnera. Wszystkie wspomniane tu gatunki siewkowców zakładają gniazda na ziemi, dlatego ich łągi mogą być łatwo znalezione przez drapieżniki. Diestry, jako związki mniej lotne niż monoestry, ograniczają zapach ptaka i zmniejszają prawdopodobieństwo wykrycia wysiadującego ptaka przez drapieżne ssaki, które posługują się węchem przy wyszukiwaniu ofiary (RENEERKENS i współaut. 2005). Wydzielina może też przechodzić z piór na jaja, również zmniejszając ich wykrywalność przez ssaki. Ponadto gęstsza wydzielina prawdopodobnie w większym stopniu chroni upierzenie ptaka przez ścieraniem przy kontakcie z podłożem i roślinami, na co szczególnie narażone są ptaki gniazdujące na ziemi wśród gęstej pokrywy roślinnej.

Zmiana składu wydzieliny gruczołu kuprowego może mieć też wpływ na występowanie mikroorganizmów i ektopasożytów w upierzeniu. RENEERKENS i współaut. (2008) stwierdzili obecność u biegusów bakterii *Bacillus licheniformis* niszczącej pióra. Występowała ona jednak tylko u ptaków produkujących wydzielinę zawierającą monoestry, w przeciwieństwie do ptaków wytwarzających tylko diestry. Jednak w innym eksperymencie pokazano, że *B. licheniformis* w takim samym stopniu powoduje zniszczenia piór pokrytych mono- i diestrami (RENEERKENS i współaut. 2008). Stąd woski zawarte w wydzielinie mogą ograniczać rozwój bakterii w upierzeniu ptaków, działając bardziej jak mechaniczna bariera niż poprzez zmiany właściwości chemicznych.

W przeciwieństwie do biegusa rdzawego, u dudka obserwowana jest odwrotna zależność. W okresie lęgowym samice, produkują ciemną wydzielinę składającą się ze związków o mniejszej masie cząsteczkowej, podczas gdy przez pozostałą część roku wytwarzana jest wydzielina o jasnym zabarwieniu zawierająca związki o większej masie cząsteczkowej, a więc mniej lotne. Lotne związki zawarte w ciemnej wydzielinie podczas okresu lęgowego nadają jej bardzo nieprzyjemną woń, odstrasżającą potencjalne drapieżniki mogące zagrozić gniazdu. Co ciekawe, część lotnych związków wydzieliny z okresu lęgowego jest produkowana przez symbiotyczne bakterie występujące w gruczole kuprowym (MARTIN-VIVALDI i współaut. 2010).

Zwiększoną produkcję lotnych związków organicznych w wydzielinie gruczołu kuprowego w sezonie lęgowym stwierdzono również u junko (*Junco hyemalis*). Większa zawartość lotnych alkoholi (od dekanolu do oktadekanolu) podczas okresu lęgowego miałyby działać maskująco. Junko, podobnie jak biegusy, zakłada gniazda na ziemi wśród roślin, w liściach których znajdują się alkohole. Przypuszcza się więc, że ptaki te miałyby upodabniać swój zapach do zapachu otoczenia, aby w ten sposób zmylić drapieżniki i chronić swoje gniazdo (SOINI i współaut. 2007).

Skład chemiczny wydzieliny zależy również od wieku. U kurcząt wraz z wiekiem następowały istotne zmiany w składzie estrów (diestrów alkan-2,3-diolu) zawartych w wydzielinie. Pomiędzy 3 a 5 miesiącem życia zmniejszyła się zawartość tetrakozano-2,3-diolu i nastąpił wzrost zawartości dokozano-2,3-diolu i trikozano-2,3-diolu (KOLATTUKUDY i SAWAYA 1974). Dodatkowo, wraz z wiekiem malała zawartość kwasów o mniejszej masie na rzecz tych z większą masą cząsteczkową, a także malała zawartość treo izomerów dioli (KOLATTUKUDY i SAWAYA 1974). U innych ptaków domowych stwierdzono natomiast w wydzielinie gruczołu kuprowego spadek zawartości kwasów tłuszczowych C12:0 i C13:0 oraz wzrost zawartości kwasów C19:0 i C24:0 pomiędzy 15 a 20 tygodniem życia. Zmiany związane z wiekiem są najprawdopodobniej związane ze zmianami hormonalnymi występującymi u dorastających ptaków (SANDILANDS i współaut. 2004).

Wydzielina gruczołu kuprowego pasówek białogardłych (*Zonotrichia albicollis*) trzymanyh w klatkach zawierała mono-

estry o dłuższych łańcuchach węglowych niż u ptaków żyjących na wolności. Ponadto, hodowane ptaki, żywione pokarmem wzbogaconym olejem sezamowym, miały w wydzielinie dłuższe monoestry niż te żywione dietą z tłuszczem rybnym, mimo że olej sezamowy ma mniejszą masę cząsteczkową niż rybi (THOMAS i współaut. 2010). Co więcej, u pasówki udział monoestrów o większej masie cząsteczkowej jest większy w okresie migracji niż zimą. Dlatego THOMAS i współaut. (2010) zaproponowali nową hipotezę dotyczącą funkcji wydzieliny gruczołu kuprowego, która miałaby zmniejszać opór aero- i hydrodynamiczny. Obecność wydzieliny na piórach może wygładzać ich powierzchnię i przez to łagodzić przepływ powietrza i wody wokół ciała. Potwierdzeniem tego miałyby być stwierdzone u pasówki białogardłej prawie dwa razy większy udział monoestrów na głowie ptaków w okresie migracji jesiennej niż w porze lęgowej, ponieważ podczas lotu, to głowa jako pierwsza „rozcina” powietrze i jest narażona na największy jego opór. Autorzy ci argumentują też, że za tą teorią przemawia brak gruczołu kuprowego u ptaków niezdolnych do lotu lub niemigrujących na dalekie odległości, jak np. strusie, nandu, kazuary czy dropie.

Rola wydzieliny gruczołu kuprowego nie ogranicza się jak widać tylko do impregnacji upierzenia, ale również polega na ochronie piór przed działaniem ektopasożytów, ochronie przed drapieżnikami czy „komunikacji” z innymi osobnikami. Niektóre z wciąż szeroko przytaczanych w podręcznikach zoologii informacji na temat funkcji gruczołu kuprowego zostały podważone przez nowe badania. Wydzielina gruczołu kuprowego prawdopodobnie nie jest źródłem prowitaminy D, tak jak do tej pory sądzono, a na podstawie innych badań można się też zastanawiać czy rzeczywiście decyduje ona o ochronie piór przed wilgocią. Ogromne zróżnicowanie składu chemicznego wydzieliny, może pociągać za sobą różne jej właściwości fizyczne i chemiczne, a przez to wpływać na pełnione przez nią funkcje. Dlatego nie u wszystkich ptaków rola jaką spełnia wydzielina gruczołu kuprowego będzie taka sama.

Większość badań sprawdzających skład chemiczny wydzieliny polegała na hydrolizie zawartych w niej wosków. Pociągało to za sobą utratę informacji o budowie całej cząsteczki estru i jej fizycznych właściwo-



ściach. DEKKER i współaut. (2000) przedstawili metodę pozwalającą na identyfikację całych estrów. Możliwe jest również sprawdzanie składu lotnych związków organicznych (SOINI i współaut. 2007). Postęp che-

micznych metod analizy składu wydzieliny gruczołu kuprowego powinien umożliwić dokładniejsze badanie budujących ją związków, co zapewne pozwoli na formułowanie nowych hipotez na temat jej funkcji.

## GRUCZOŁ KUPROWY – CZY JUŻ WSZYSTKO WIEMY O ROLI JEGO WYDZIELINY?

### Streszczenie

Gruczoł kuprowy jest jedynym gruczolem skórnym, poza małżowinowymi u kuraków, występującym u większości ptaków. Położony jest po stronie grzbietowej ponad ostatnimi kręgami ogonowymi. Gruczoł produkuje tłustą wydzielinę, którą ptak rozprowadza po upierzeniu przy pomocy dzioba. Wydzielina gruczołu kuprowego jest złożoną mieszaniną związków organicznych, głównie wosków, których skład może różnić się w zależności od gatunku, sezonu, wieku i płci ptaków czy stosowanej diety.

Funkcje wydzieliny gruczołu kuprowego wciąż są dyskutowane. Najczęściej wymienia się ochronę piór przed wilgocią i nadmiernym ścieraniem czy też ektopasożytami. Do niedawna uważano też, że jest ona źródłem witaminy D, jednak współczesne badania zupełnie tego nie potwierdziły. Wraz z rozwojem technik analizy składu chemicznego tej wydzieliny powstają nowe hipotezy na temat roli pełnionej przez gruczoł kuprowy.

## PREEN GLAND – DO WE KNOW ALL ABOUT FUNCTIONS OF ITS SECRETION?

### Summary

Preen gland (also known as uropygial or oil gland) is a major skin gland that occurs in most birds. It is located dorsally at the base of the tail and produces oily secretion which birds smear onto their feathers with the beak. The preen gland secretion is a complex mixture of diverse organic compounds, mainly waxes, which may vary among birds depending on the species, season, age and gender of

bird, and diet. The functions of preen gland secretion are still under discussion. Most often they are said to provide plumage maintenance, protection of feathers against moisture, abrasion or ectoparasites; until recently the secretion was also regarded erroneously as the source of vitamin D. However, contemporary studies negate some of these functions and new ones are being suggested.

## LITERATURA

- AMAT J. A., RENDÓN M. A., GARRIDO-FERNÁNDEZ J., GARRIDO A., RENDÓN-MARTOS M., PÉREZ-GÁLVEZ A., 2011. *Greater flamingos *Phoenicopterus roseus* use uropygial secretions as make-up*. Beh. Ecol. Sociobiol. 65, 665–673.
- BARNARD C. J., 1984. *The evolution of food-scrounging strategies within and between species*. [W:] *Producers and Scroungers: Strategies of Exploitation and Parasitism*. BARNARD C. J. (red.). Croom Helm, London, 95–126.
- BURGER B. V., REITER B., BORZYK O., DU PLESSIS M. A., 2004. *Avian exocrine secretions. I. Chemical characterization of the volatile fraction of the uropygial secretion of the green woodhoopoe, *Phoeniculus purpureus**. J. Chem. Ecol. 30, 1603–1611.
- CATER D. B., LAWRIE N. R., 1950. *Some histochemical and biochemical observations on the preen gland*. J. Physiol. 111, 231–243.
- CHARNETSKI W. A., STEVENS W. E., 1974. *Organochlorine insecticide residues in preen glands of ducks: possibility of residue excretion*. Bull. Environ. Contamin. Toxicol. 12, 672–676.
- CRISTOL D. A., ARMSTRONG J. L., WHITAKER J. M., FORTYTH M. H., 2005. *Feather-degrading bacteria do not affect feathers on captive birds*. Auk 122, 222–230.
- DAUWE T., BERVOETS L., BLUST R., EENS M., 2002. *Tissue levels of lead in experimentally exposed Zebra finches with particular attention on the use of feathers as biomonitors*. Archiv. Environ. Contamin. Toxicol. 42, 88–92.
- DEKKER M. H. A., PIERSMA T., SINNINGHE DAMSTÉ J. S., 2000. *Molecular analysis of intact preen waxes of *Calidris canutus* (Aves: Scolopacidae) by gas chromatography/mass spectrometry*. Lipids 35, 533–541.
- ELDER W. H., 1954. *The oil gland of birds*. Wilson Bull. 66, 6–31.
- FRANK R., LUMSDEN H., BARR J. F., BRAUN H. E., 1983. *Residues of organochlorine insecticides, industrial chemicals, and mercury in eggs and in tissues taken from healthy and emaciated Common Loons, Ontario, Canada, 1968–1980*. Archiv. Environ. Contamin. Toxicol. 12, 641–654.
- GALVÁN I., SANZ J. J., 2006. *Feather mite abundance increases with uropygial gland size and plumage yellowness in great tits *Parus major**. Ibis 148, 687–697.
- GALVÁN I., BARBA E., PICULO R., CANTÓ J. L., CORTÉS V., MONRÓS J. S., ATIÉNZAR F., PROCTOR H., 2008. *Feather mites and birds: an interaction mediated by uropygial gland size?* J. Evol. Biol. 21, 133–144.

- GILL F. B., 1995. *Ornithology*. W. H. Freeman and Company, New York.
- GIRAUDEAU M., CZIRJÁK G. Á., DUVAL C., BRETAGNOLLE V., GUTIERREZ C., GUILLON N., HEEB P., 2013. *Effect of preen oil on plumage bacteria: An experimental test with the mallard*. *Behav. Proc.* 92, 1-5.
- GRODZIŃSKI Z., 1976. *Pokrycia ciała*. [W:] *Anatomia porównawcza kręgowców*. SZARSKI H. (red.). Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 43-90.
- HARIBAL M., DHONDT A. A., ROSANE D., RODRIGUEZ E., 2005. *Chemistry of preen gland secretions of passerines: different pathways to same goal? Why?* *Chemoecology* 15, 251-260.
- HARIBAL M., DHONDT A., RODRIGUEZ E., 2009. *Diversity in chemical compositions of preen gland secretions of tropical birds*. *Biochem. Systemat. Ecol.* 37, 80-90.
- HIRAO A., AOYAMA M., SUGITA S., 2009. *The role of uropygial gland on sexual behavior in domestic chicken Gallus gallus domesticus*. *Behav. Proc.* 80, 115-120.
- HODGES R. D., 1974. *The histology of the fowl*. Academic Press, London.
- JACOB J., 1978. *Uropygial gland secretions and feather waxes*. [W:] *Chemical Zoology*. LORKIN M., SCHEER B.T., BRUSH A. (red.). New York. Academic Press, 165-211.
- JASPERS V. L. B., COVACI A., DELEU P., NEELS H., EENS M., 2008. *Preen oil as the main source of external contamination with organic pollutants onto feathers of the common magpie (Pica pica)*. *Environ. Int.* 34, 741-748.
- KARDONG K. V., 1998. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. W.C.B. McGraw-Hill, Boston.
- KARLSSON A. C., JENSEN P., ELGLAND M., LAUR K., FYRNER T., KONRADSSON P., LASKA M., 2010. *Red junglefowl have individual body odors*. *J. Exp. Biol.* 213, 1619-1624.
- KOLATTUKUDY P. E., SAWAYA W. N., 1974. *Age dependent structural changes in the diol esters of uropygial glands of chicken*. *Lipids* 9, 290-292.
- KUBO I., MUROI H., KUBO A., 1993. *Antibacterial activity of long-chain alcohols against Streptococcus mutans*. *J. Agricult. Food Chem.* 41, 2447-2450.
- KURYSZKO J., ZARZYCKI J., 2000. *Histologia zwierząt*. PWRiL, Warszawa.
- LAW-BROWN J., MEYERS P. R., 2003. *Enterococcus phoeniculicola sp. nov., a novel member of the enterococci isolated from the uropygial gland of the red-billed woodhoopoe, Phoeniculus purpureus*. *Int. J. Systemat. Evol. Microbiol.* 53, 683-685.
- LÓPEZ-RULL I., PAGÁN I., MACÍAS GARCÍA C., 2010. *Cosmetic enhancement of signal coloration: experimental evidence in the house finch*. *Behav. Ecol.* 21, 781-787.
- MADEC I., GABARROU J. F., SAFFRAY D., PAGEAT P., 2008. *Broilers (Gallus gallus) are less stressed if they can smell a mother odorant*. *South African J. Animal Sci.* 38, 201-206.
- 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)*. *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 4245-4249.
- MARTÍN-VIVALDI M., PEÑA A., PERALTA-SÁNCHEZ J. M., SÁNCHEZ L., ANANOU S., RUIZ-RODRÍGUEZ M., SOLER J. J., 2010. *Antimicrobial chemicals in hoopoe preen secretion are produced by symbiotic bacteria*. *Proc. Royal Soc. B* 277, 123-130.
- MØLLER A. P., CZIRJÁK G. Á., HEEB P., 2009. *Feather micro-organisms and uropygial antimicrobial defences in a colonial passerine bird*. *Funct. Ecol.* 23, 1097-1102.
- MØLLER A. P., ERRITZØE J., NIELSEN J. T., 2010. *Predators and microorganisms of prey: goshawks prefer prey with small uropygial glands*. *Funct. Ecol.* 24, 608-613.
- MONTALTI D., GUTIÉRREZ A. M., REBOREDO G. R., SALIBIÁN A., 2006. *Removal of the uropygial gland does not affect serum lipids, cholesterol and calcium levels in the rock pigeon Columba livia*. *Acta Biologica Hungarica* 57, 295-300.
- MONTALTI D., QUIROGA M. A., MASSONE A. R., IDIART J. R., SALIBIÁN A., 2001. *Histochemical and lectin-histochemical studies of the secretion from the uropygial gland of the Rock dove Columba livia (Columbidae-Columbiformes)*. *Braz. J. Morphol. Sci.* 18, 35-39.
- MONTALTI D., SALIBIÁN A., 2000. *Uropygial gland size and avian habitat*. *Ornitologia Neotropical* 11, 297-306.
- MORENO-RUEDA G., 2010. *Uropygial gland size correlates with feather holes, body condition and wingbar size in the house sparrow Passer domesticus*. *J. Avian Biol.* 41, 229-236.
- MOYER B. R., ROCK A. N., CLAYTON D. H., 2003. *Experimental test of the importance of preen oil in rock doves (Columba livia)*. *Auk* 120, 490-496.
- MURPHY E. F., 1936. *An experimental study of the relation between the uropygial gland and vitamin D deficiency in chicks*. *J. Agricult. Res.* 53, 67-71.
- PAP P. L., VÁGÁSI C. I., OSVÁTH G., MUREŞAN C., BARTA Z., 2010. *Seasonality in the uropygial gland size and feather mite abundance in house sparrows Passer domesticus: natural covariation and an experiment*. *J. Avian Biol.* 41, 653-661.
- PÉREZ T. M. 1992. *Feather mites (Acarina, Xolalgidae) in the uropygial gland tuft of Aratinga holochlora (Sclater) (Aves, Psittacidae)*. *Tijdschrift Voor Entomologie* 135, 87-90.
- PIERSMA T., DEKKER M., SINNINGHE DAMSTÉ J. S., 1999. *An avian equivalent of make-up?* *Ecol. Lett.* 2, 210-203.
- PILASTRO A., CONGIU L., TALLANDINI L., TURCHETTO M., 1993. *The use of bird feathers for the monitoring of cadmium pollution*. *Archiv. Environ. Contamin. Toxicol.* 24, 355-358.
- RENEERKENS J., ALMEIDA J. B., LANK D. B., JUKEMA J., LANCTOT R. B., MORRISON R. I. G., RIJSTRA W. I. C., SCHAMEL D., SCHEKKERMAN H., SINNINGHE DAMSTÉ J. S., TOMKOVICH P. S., TRACY D. M., TULP I., PIERSMA T., 2007. *Parental role division predicts avian preen wax cycles*. *Ibis* 149, 721-729.
- RENEERKENS J., KORSTEN P., 2004. *Plumage reflectance is not affected by preen wax composition in red knots Calidris canutus*. *J. Avian Biol.* 35, 405-409.
- RENEERKENS J., PIERSMA T., SINNINGHE DAMSTÉ J. S., 2005. *Switch to diester preen waxes may reduce avian nest predation by mammalian predators using olfactory cues*. *J. Exp. Biol.* 208, 4199-4202.
- RENEERKENS J., PIERSMA T., SINNINGHE DAMSTÉ J. S., 2006. *Discerning adaptive values of seasonal variation in preen waxes: comparative and experimental approaches*. *Acta Zoologica Sinica* 52S, 272-275.
- RENEERKENS J., VERSTEEGH M. A., SCHNEIDER A. M., PIERSMA T., BURTT E. H. JR., 2008. *Seasonally changing preen wax composition: red knots' flexible defense against feather-degrading bacteria?* *Auk* 125, 285-290.

- RIJKE A. M., JESSER W. A., 2011. *The water penetration and repellency of feathers revisited*. Condor 113, 245–254.
- ROSENBERG H. R., 1953. *The site and nature of provitamin D in birds*. Archiv. Biochem. Biophys. 42, 7–11.
- RUIZ-RODRÍGUEZ M., VALDIVIA E., SOLER J. J., MARTÍN-VIVALDI M., MARTÍN-PLATERO A. M., MARTÍNEZ-BUENO M., 2009. *Symbiotic bacteria living in the hoopoe's uropygial gland prevent feather degradation*. J. Exp. Biol. 212, 3621–3626.
- SALIBIAN A., MONTALTI D., 2009. *Physiological and biochemical aspects of the avian uropygial gland*. Braz. J. Biol. 69, 437–446.
- SANDILANDS V., POWELL K., KEELING L., SAVORY C. J., 2004. *Preen gland function in layer fowls: factors affecting preen oil fatty acid composition*. Brit. Poultry Sci. 45, 109–115.
- SHAWKEY M. D., PILLAI S. R., HILL G. E., 2003. *Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria*. J. Avian Biol. 34, 345–349.
- SOINI H. A., SCHROCK S. E., BRUCE K. E., WIESLER D., KETTERSON E. D., NOVOTNY M. V., 2007. *Seasonal variation in volatile compound profiles of preen gland secretion of the dark-eyed junco (Junco Hyemalis)*. J. Chem. Ecol. 33, 183–198.
- STETTENHEIM P., 1972. *The integument of birds*. [W:] *Avian biology. Tom II*. FARNER D. S., KING J. R. (red.). New York, Academic, 1–63.
- SURMACKI A., 2008. *Preen waxes do not protect carotenoid plumage from bleaching by sunlight*. Ibis 150, 335–341.
- SWEENEY R. J., LOVETTE I. J., HARVEY E. L., 2004. *Evolutionary variation in feather waxes of passerine birds*. Auk 121, 435–445.
- THOMAS R. H., PRICE E. R., SEEWAGEN C. L., MACKENZIE S. A., BERNARDS M. A., GUGLIELMO C. G., 2010. *Use of TLC-FID and GC-MS/FID to examine the effects of migratory state, diet and captivity on preen wax composition in White-throated Sparrows Zonotrichia albicollis*. Ibis 152, 782–792.
- TIAN X. Q., CHEN T. C., LU Z., SHAO Q., HOLICK M. F., 1994. *Characterization of the translocation process of vitamin D3 from the skin into the circulation*. Endocrinology 135, 655–661.
- VAN RHIJN J. G., 1977a. *The patterning of preening and other comfort movements in a herring gull*. Behaviour 63, 71–109.
- VAN RHIJN J. G., 1977b. *Processes in feathers caused by bathing in water*. Ardea 65, 126–147.
- ZHANG J. X., WEI W., ZHANG J. H., YANG W. H., 2010. *Uropygial gland-secreted alkanols contribute to olfactory sex signals in budgerigars*. Chem. Senses 35, 375–382.
- WARHAM J., 1977. *The incidence, functions and ecological significance of petrel stomach oils*. Proc. Zealand Ecol. Soc. 24, 84–93.