

A madarak tetvei (Phthiraptera)

RÓZSA LAJOS

MTA–MTM Állatökológiai Kutatócsoport, H–1083 Budapest, Ludovika tér 2.

Összefoglalás. A dolgozatban először áttekintést nyújtok a rend eredetéről, mai elterjedéséről, fajgazdagságáról és gazdaspektrumáról. Ezután a tárgyat a madarak tetveire szűkítve összefoglalom az életmódbeli jellemzőket, így az egyedfejlődés és a továbbfertőzés módját, a testtájspecificitást, és a táplálkozási módokat. Majd a metodikai alapelveket (gyűjtés, határozás, statisztika) ismertetve áttérek a madártetvek evolúciós, ökológiai, és viselkedésbiológiai sajátosságaira. Itt tárgyalom a tetvek gazdaegyedek közti eloszlására és mennyiségére ható környezeti tényezőket, a külső (tehát a gazdán kívüli) környezeti tényezőknek és a madarak védekezési reakcióinak hatását a tetvességre, valamint a tetű ivari szelekció evolúciós-ökológiai meghatározottságát. Mindvégig törekszem arra, hogy (i) cáfoljam a széles körben elterjedt, de időközben hamisnak bizonyult tankönyvi dogmákat (például a gazdaspecificitás és vérszívás kapcsán), (ii) röviden utaljak egy új kutatási project indításánál minimálisan szükséges módszertani alapokra, és végül arra (iii), hogy rámutassak olyan konkrét kutatási témákra, amelyek terén a közeljövőben új, jól publikálható eredményeket lehet elérni akár szerény kutatói infrastruktúra birtokában is.

Kulcsszavak: tetvek (Phthiraptera), evolúció, ökológia, viselkedés.

Bevezetés

Az elmúlt évek során madarakkal dolgozó hallgatóim és kollégáim gyakran hoztak „tetveket” számomra, bízva abban, hogy talán ezzel is segíthetik munkámat. Miközben hálás vagyok mindenkinek, aki kitüntetett jóindulatával, be kell vallanom, hogy a minták jó része atkákat tartalmazott. Sokan nincsenek tisztában a tetvek és atkák közti különbségekkel, ami jelentős probléma, hiszen az atkáknak neveztetés egy tetű számára valószínűleg súlyosan megalázó (PAGE et al. 1996).

Jelen összefoglaló célja tehát a tetvek (Phthiraptera) rendjének általános áttekintése, különös tekintettel a madarakon élő tetvek evolúciós, ökológiai és viselkedésbiológiai kutatására. A dolgozat számos pontján támaszkodom ROTHSCILD és CLAY (1952), MARSHALL (1981), CLAYTON és MOORE (1997) valamint JOHNSON és CLAYTON (2003) összefoglaló műveire. Kitérek több metodikai kérdésre is (a gyűjtés, konzerválás és identifikáció, valamint a statisztikai eljárások kivitelezésének módjaira) abban a reményben, hogy ezzel segíthetek olyan hallgatókon, akik TDK vagy szakdolgozati vizsgálataik alanyául választhatják a tetveket – sőt, talán még témavezetőiken is. Az itt ismertetett gondolatok és metodikák egy része más parazita csoportok kutatói számára is hasznos lehet. A tetvek a legnagyobb testű ragályos kórokozók (testi érintkezéssel terjedő paraziták), ezért könnyen megszámlálhatók, morfológiájuk és viselkedésük pedig a hagyományos természetbúvár eszközökkel is jól vizsgálható. Kutatásuk ezért lehetőséget nyújt a gazda-parazita kapcsolat számos olyan elemének vizsgálatára, amelyek a vírusok, baktériumok, gombák, vagy férgek esetében metodikai nehézségek miatt nem kutathatók (RÓZSA 2004a).

A tetvek a rovarok legnagyobb olyan rendje, mely kizárólag állati élősködő fajokból áll. Másodlagosan szárnyatlan ektoparaziták, melyek kizárólag madarak tollzatában és emlősök szőrzetében élnek. Legfontosabb morfológiai jellemzőik az alábbiak:

- testhossz főként 1–4 mm közti (szélsőségekkel: 0,9–11 mm),
- a szájszervek rágó vagy szűrő-szívó típusúak,
- a tarsus 1 (Anoplura) vagy 2 ízből áll,
- a fejük (és gyakran a test is) háthasi irányban lapított,
- a petén (serkén) egy operkulumnak nevezett fedőlap zárja a kibúvónyílást,
- az állkapcsi tapogató redukált,
- az összetett szemek leegyszerűsödtek, pontszemeik nincsenek,
- a csáp 3 vagy 5 ízű, és
 - vagy a fej mélyedésébe visszahúzható (Amblycera),
 - vagy fonalas, a hímekben rögzítőszervvé módosulhat (Ischnocera),
 - vagy feltűnően rövid (Anoplura).

A tetvek eredete

A rend morfológiai (LYAL 1985) és genetikai (WHITING et al. 1997) bizonyítékok szerint egyaránt a fatetű (Psocoptera rend) rokonsági körből származik, ezen belül is talán a *Liposcelis* génuszhoz áll a legközelebb. Elképzelhető, hogy a fatetvek rendje ezért parafiletikusnak bizonyul, és a tetvek rendje valójában a Liposcelidae család ikerkládja (YOSHIZAWA & JOHNSON 2003). (Többen megkérdőjelezték a tetvek monofiletikus voltát is, azt sugallva, hogy esetleg több, közelrokon fatetű csoport is áttérhetett az obligát parazita életmódra, de ezt az elképzelést kevés adat támogatja.).

1. ábra. A tetvek madarak (vagy a madárös tollas dinoszauruszok) és emlősök közti „nagy ugrás” jellegű gazdaváltásainak legtakarékosabb menetrendjei a tetvek törzsfáján ábrázolva (a törzsfá ágai nem méretarányosak). A baloldali ábra azon a feltevésen alapszik, hogy a tetvek madarakon (vagy őseiken) alakultak ki, és innen legkevesebb 4 „nagy ugrással” (madarokról emlősökre: ↑, vagy emlősökről madarakra: Ő) terjedtek szét. A jobboldali ábra azon a feltevésen alapszik, hogy a tetvek emlősökön (vagy őseiken) alakultak ki, majd innen legalább 3 „nagy ugrás” során terjedtek szét. Mivel a „nagy ugrás” rendkívül valószínűtlen evolúciós esemény, a törzsfá inkább az emlősökön való kialakulást valószínűsíti. Érdekes, hogy mindkét menetrend (i) tartalmaz egy visszaugrást is, (ii) az ausztrál erszényes-tetveket (Boopidae) madártetvek leszármazottjaiként értelmezi, (iii) míg a madarak legelterjedtebb tetveit (Philopteridae család) emlőstetvek leszármazottaiként értelmezi. Jobboldali sávok az alrendeket jelölik, A: Amblycera, I: Ischnocera, R: Rhyncophthirina, A: Anoplura (RÓZSA 2004b).

Figure 1. Most parsimonious scenarios for the major switches of lice between birds (or their ancestors) and mammals (or their ancestors) illustrated along the phylogeny of lice (the tree is not drawn to scale). The left figure is based on the presumption that lice originate from birds (or their ancestors) and distributed through a minimum of 4 „major switches” (from birds to mammals: ↑, from mammals to birds: Ő). A figure on the right is based on the presumption that lice originate from mammals (or their ancestors) and distributed through a minimum of 3 „major switches”. Since a „major switch” is an extremely improbable evolutionary event, the present phylogeny supports a higher probability of origin from mammalian hosts. Interestingly, both scenarios (i) include a back-switch, (ii) interpret the Boopid lice of Australian Marsupials as descendants of avian lice, (iii) interpret the most widespread avian lice (Philopteridae) as descendants of mammal lice. Left bars indicate suborders, A: Amblycera, I: Ischnocera, R: Rhyncophthirina, A: Anoplura (Rózsa 2004b).

| madarakról ered | emiósokról ered | taxon | gazda, elterjedés | ismert génuszek, (al-)fajok száma | alrend |
|-----------------|-----------------|---|-------------------------------------|-----------------------------------|--------|
| | | egyéb Boopidae | erszényesek, Ausztrália, Új-Guinea | 7, 54 | A |
| | | <i>Therodoxus oweni</i> | sisakos kasuár, Új-Guinea | 1, 1 | |
| | | Menoponidae | madarak, kozmopolita | 67, 1043 | A |
| | | Laemobothriidae | madarak, kozmopolita | 1, 20 | |
| | | Ricinidae | madarak, kozmopolita | 3, 109 | I |
| | | Gyropidae | rágcsálók, Dél-Amerika | 9, 96 | |
| | | Trimenoponidae | erszényesek és rágcsálók, Dél-Am. | 6, 18 | |
| | | egyéb Philopteridae | madarak, kozmopolita | 137, 2738 | I |
| | | <i>Trichophilopterus babakotophilus</i> | lemurok, Madagaszkár | 1, 1 | |
| | | Trichodectidae | emiósók, Ausztrálián kívül | 19, 382 | H |
| | | Haematomyzidae | elefántok és disznók, Afrika, Ázsia | 1, 3 | |
| | | Anoplura | emiósók, Ausztrálián kívül | 49, 532 | A |

A fatetvek – és különösen a lapos és szárnyatlan *Liposcelis* fajok – ma is gyakori fakultatív kommenzalisták madarak és emlősök fészkeiben, olykor még az állat testén is előfordulnak. A tetvek rendjének eredetét az obligát ektoparazita életmód megjelenésétől számítjuk. Nem tudjuk azonban, hogy ez mely földtörténeti korban és milyen gazdaállaton történhetett.

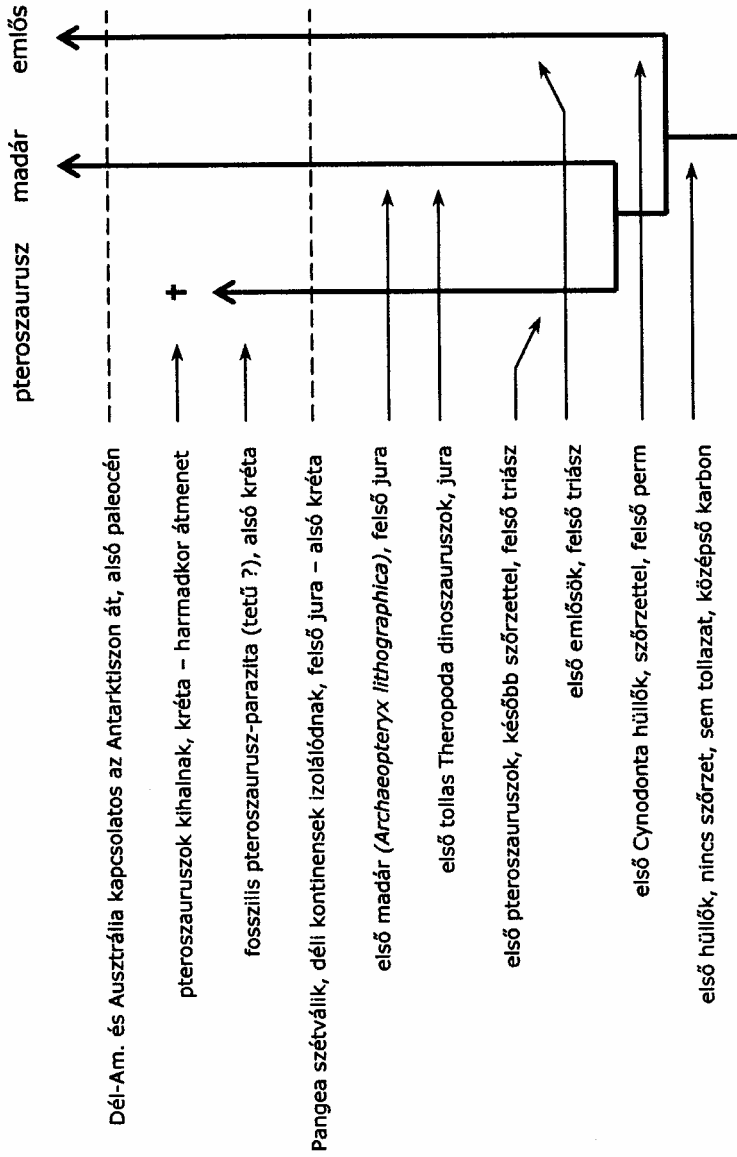
Mai elterjedésüket tekintve a tetvek elsősorban madárélősködők, az ismert fajok 78%-a, és az ismert génuszok 69%-a madarakon él. Nem csoda, hogy a rend eredetével kapcsolatban a legerősebben nézet az, hogy a tetvek madarakon alakultak ki, majd másodlagosan néhány kisebb csoportjuk emlősökön is megjelent. Az emlősökön élő taxonok ráadásul – két kivételtől (*Trichodectidae*, *Anoplura*) eltekintve – viszonylag szűk földrajzi elterjedéssel jellemezhetők. Amióta ismertté váltak a madarak kialakulását időben megelőző tollas dinoszauruszok is, megjelent a kézenfekvő lehetőség, hogy a tetvek esetleg azokon a tollas Theropoda dinoszauruszokon alakultak ki, melyek később a madarak őseivé váltak.

Csak hogy az emlősök másodlagos szerepe a jelenkorban megtévesztő. A ma élő állandó testhőmérsékletű gerincesek 68%-a madár, ha tehát az eddig ismert tetűfajok 78%-a madárélősködő, akkor az nem tükröz nagymértékű aránytalanságot. A különbséget a kutatásukra fordított erőfeszítés különbsége is okozhatja, hiszen az emlőstetvek nagy hányada rágcsálónkon él, és ezeket valószínűleg kevésbé kutatták, mint a madarakat. Az emlősök sokkal régebbi csoport, mint a tollas dinoszauruszok és a madarak, ezért hosszú földtörténeti időszakon keresztül ők voltak a potenciális tetvek számára legalkalmasabb gazdaállatok. Az a tény, hogy egyes emlőstetű taxonok mai elterjedése Dél-Amerikára, Ausztráliára és Madagaszkárra korlátozott, nem feltétlenül jelenti azt, hogy ezek viszonylag későn kialakult fejlődési ágak, amelyek a jura-kréta átmenet után a földrajzi akadályok miatt már nem tudtak szétterjedni más kontinenseken. Mindez úgy is értelmezhető, hogy az egykor világszerte elterjedt tetűcsoportok csak az emlősök néhány ősi jellegű, mára már erősen korlátozott elterjedésű csoportján maradtak fent.

A tetvek fejlődéstörténetében mindenesetre volt néhány „nagy ugrás”, vagyis olyan kivételes gazdaváltás, amikor egy madárspecifikus tetűfaj emlősökön hozott létre egy új, önfenntartásra képes populációt, vagy éppen megfordítva. Terepkísérletekből (TOMPKINS & CLAYTON 1999) és molekuláris törzsfák elemzéséből (JOHNSON et al. 2002a) tudjuk, hogy a gazdaváltás még közelrokon gazdafajok között is csak igen nehézkesen valósulhat meg – már ha megvalósul egyáltalán. De a szőrzet és a tollzat közti strukturális, mikroklimatikus és mikrobiológiai különbségek oly nagyok, hogy egy „nagy ugrás” megvalósulásának esélye még evolúciós távon is minimális.

2. ábra. Az ősi tetvek kialakulásával kapcsolatba hozható potenciális gazdaállatok, az emlősök, madarak és pterozsauruszok megjelenésének sorrendje. Csak a sorrendiséget ábrázoltuk (alulról felfelé), de törzsfá ágai nem tükrözik az időegységek arányát.

Figure 2. The sequence of the emergence of potential host taxa of ancient lice, pterosaurs, birds and mammals (the tree is not drawn to scale).



A tetvek kladogramján a madár és emlős gazdákat feltüntetve azt látjuk, hogy a tetvek emlős gazdán való kialakulását feltételezve legalább 3, míg a madár gazdán való kialakulást feltételezve legalább 4 „nagy ugrás” szükséges a ma megfigyelt mintázat kialakulásához. Tekintettel az ilyen események rendkívül valószínűtlen voltára, mindez az emlősökön való kialakulás mellett szóló erős érv (1. ábra). A törzsfá persze csak pillanatnyi hiányos tudásunkat tükrözi, fő vonalaiban sem feltétlenül végleges, ezért ez az érvelés a jövőben változhat.

Kövületek persze segíthetnék a rend eredetének feltárását, de a tetvek jellegüknél fogva rendszerint nem fosszilizálódnak. KUMAR és KUMAR (1999, 2001) leírt két ízeltlábút a triászából, melyeket ők emlős- és madártetű fajokként azonosítottak. A fajok közti összehasonlításban a tetvek testmérete rendszerint pozitív összefüggést mutat a gazdafajok testméretével (HARRISON 1915), ezért súlyos probléma, hogy a leírt fossziliák sokkal kisebbek (testhossza 0,23, illetve 0,60 mm), mint például a mai kolibri-tetvek. Testük körvonala ráadásul páncélos atkák (Oribatida) körvonalaire emlékeztetnek, összességében úgy tűnik tehát, hogy e fossziliák nem tetveket képviselnek. Még meghökkentőbb a RASNITSYN és ZHERIKHIN (1999) által leírt, 18,5 mm hosszú rovar a kréta korból, amely körvonalaiban is emlékeztet a mai tetvekre. A rovar különösen nagy mérete a ma élő tetvek szokásos méretarányai között is értelmezhető, ha figyelembe vesszük, hogy e faj valószínű gazdaállatai szőrös, repülő pteroszauruszok voltak, és ezek testmérete néha jóval meghaladta a mai madarak méretét. E fosszília tehát tovább bonyolítja a képet, hiszen most már a gerincesek 3 osztálya közötti „nagy ugrásokat” kellene figyelembe vennünk. Elképzelhető, hogy a tetvek pteroszauruszokon alakultak ki, és innen terjedtek szét madarakra és emlősökre. Vagy nem pteroszauruszokon alakultak ki, de ezek közvetítésével terjedtek a madarak és emlősök között, ekkor viszont érvényes marad a fenti érvelés az emlős eredet nagyobb esélye mellett. Végül az is lehetséges, hogy a pteroszaurusz-tetvek a madarak vagy emlősök tetveinek egy kihalt oldalága, esetleg téves a kövület pteroszaurusz-tetűként való értelmezése. Mindenesetre a pteroszaurusz eredet ellen szól, hogy e hullók – és különösen a szőrös fajaik – jóval az emlősök után jelentek meg (2. ábra), fészket valószínűleg csak a fiókanevelés idején használtak, és szőrzetük valószínűleg rövidebb volt sok emlős szőrzeténél.

Elterjedés, fajgazdagság és gazdaspecifitás

LINNAEUS (1758) mindössze egyetlen génuszba sorolt 23 tetűfajt nevezett meg, ezzel szemben a ma ismert 303 génuszban a fajok és alfajok száma közel 4500. Ezek leírása – kevés kivételtől eltekintve – kizárólag morfológiai alapon történt, ezért a faji és alfaji nevek jórészt „morfológiai fajokra” vagy „morfológiai alfajokra” vonatkoznak. A kevés rendelkezésre álló genetikai elemzés azonban azt mutatja, hogy a „morfológiai fajok” rendszerint meglepően jól illeszkednek a természetben valóban létező biológiai fajokhoz (lásd például JOHNSON et al. 2002a). A fajok leírása természetesen még ma sem zárult le, de úgy becsülhető, hogy a világ tetűfajainak talán a felét, talán a többségét már leírták, és Európában már alig akad ismeretlen tetűfaj (de lásd például RÉKÁSI 1998). A nagytestű, látványos madárfajok elég jól kutatottak, a legtöbb új faj az énekesmadarokról várható.

A tetvek minden kontinensen elterjedtek, egyes fajaik még a nyílt óceánokon is előfordulnak. A szívótetvek egy csoportja, az Echinophthiridae család, főképpen és rozmárokon

(Pinnipedia) él, míg a víz alá merülő madarak a Menoponidae és/vagy Philopteridae családok fajaival fertőzöttek.

A rendnek 4 jól elkülönült csoportja ismert, ezeket alrendeknek tekintjük. A szívótetvek (Anoplura) az elefánttetvekkel (Rhynchophthirina) alkotnak monofiletikus csoportot, ezek ikerkládja a fonalascsapú tetvek (Ischnocera), míg a bunkóscsapú tetvek (Amblycera) ez utóbbi közös kládnak az ikerkládja. A korábbi taxonómiai felfogás szerinti „rágótetvek rendje” (= „szőr- és tolltetvek, Mallophaga”), mely az Amblycera és Ischnocera alrendeket foglalta össze, parafiletikus csoport, és így értelmét veszítette. A madarakon elterjedt négy családból három a bunkóscsapúak közé tartozik. A Menoponidae család fajai változatos alakú és életmódú tetvek, a madarak minden rendjén előfordulnak. A Laemobothriidae család kevésbé elterjedt, fajai a daru-, gólya- és sólyomalakú madarak nagytermetű, sok vért fogyasztó tetvei. A Ricinidae család több szempontból is hasonló (fajokban szegény, nagytestű, és sok vérrrel táplálkozó) tetveket tartalmaz, de csak kolibriken és énekesmadarakon él. E családot a szűrő-szívó szájszerv jellemzi (CLAY 1949), de természetesen nem tartozik a szívótetvek (Anoplura) alrendbe. A madarakon legelterjedtebb és legváltozatosabb csoport a fonalascsapúak alrendjébe tartozó Philopteridae család. Ezek vért gyakorlatilag nem fogyasztanak, főként tollak élettelen sűrűjében rejtőzködnek, és pihezálakkal táplálkoznak.

Minden madárfajon él egy vagy több tetűfaj, ugyanakkor az emlősök sok, viszonylag nagy csoportja (a rovarevők többsége, denevérek, cetek stb.) mentes a tetvektől. A klasszikus parazitológia tankönyvek a tetveket szélsőségesen gazdaspecifikus parazitaként jellemzik. A rend α -taxonómiai feldolgozásában mindmáig alapvető probléma, hogy sok szerző eleve feltételezte a szigorú gazdaspecifitást, ezért ha egy génezt egy addig ismeretlen madárfajról gyűjtöttek, akkor szinte automatikusan új fajnak tekintették. Ez természetesen alapvető hiba, hiszen ha a tetűfajokat a gazdafajok alapján véljük definiálni, akkor azután már nem vizsgálhatjuk a természetben létező tetűfajok gazdaspecifitását. A tetvek egyes fajai valóban csak egyetlen gazdafajról ismertek, más fajok viszont számos különböző, egymástól morfológiailag és taxonómiai is távol álló gazdafajon is előfordulnak. Így például a *Menacanthus eurysternus* faj eddig a verébalakúak (Passeriformes) és harkályalakúak (Piciformes) 175 fajáról ismert. Hasonlóképp, két közelrokon faj, az *Anatoecus icterodes* és az *A. dentatus* egymással párhuzamosan fertőz sok tucát réce-, hattyú- és lúdfajt (Anseriformes).

A gazdaspecifitás elemzésében egy idejétmúlt és félrevezető eszme a természetben létező fertőzések egy részét a pusztá szokásjog alapján „normális” gazda-parazita kapcsolatnak, egy más részét pedig „nem-normális” („straggler” vagy „desertoer”) kapcsolatnak minősíteni (RÓZSA 1993a). Helyes kérdés viszont azt elemezni, hogy az adott tetűfaj képes-e önfenntartó népeséget létrehozni a kérdéses gazdafajon.

A gazdaspecifitást több különböző olyan korlát okozhatja, amely egymástól függetlenül is akadályozhatja az idegen gazdafajon való elterjedést. JOHNSON et al. (2002a) mindezt az amerikai gerléken elterjedt két géneuson vizsgálták. A *Columbicola* és a *Physconelloides* tetvek egyaránt széles földrajzi elterjedésűek, és egy-egy fajuk akár több különböző gerléfajon is előfordulhat. Egy-egy tetűfajon belül az eltérő gazdafajok szerint, illetve az azonos gazdafaj eltérő földrajzi helyzetű állományai szerint is kialakulnak genetikailag eltérő tetű rasszok. A *Columbicola* tetvek terjedése kevésbé szigorúan kötődik a fajon belüli szülő-utód és hím-nőstény kapcsolatokhoz (talán mert jobban terjednek kullancslegyeken való foréziával). Nem meglepő tehát, hogy a *Columbicola* fajok rasszai kevésbé tükrözik az eltérő gazdafajokon való előfordulást, mint a *Physconelloides* fajok rasszai, melyeknek az idegen

fajokra való terjedési képessége erősebben korlátozott. A *Columbicola* tetvek viszont nehezebben telepednek meg újabb gazdafajon, ha az eltérő testméretű. Ezek ugyanis elsősorban az evező és faroktollak felszíni árkaiban lapulnak, ezért különösen érzékenyek ezeknek az árkoknak az optimális méretére, végsősoron tehát a gazda testméretére. Ezzel szemben a *Physconelloides* tetvek a pihetollazatban élnek, és nagyon különböző testméretű gazdaegyeden is könnyen megtelepednek. A gazdaspecifitást tehát főként a fajok közti átterjedésre való képesség hiánya korlátozza a *Physconelloides* tetvek esetében, míg az átterjedés után az önfenntartó populáció létrehozására való képesség hiánya korlátozza a *Columbicola* tetvek esetében.

Genetikai háttér

A tetvek kromoszómái kicsinyek, és a kromoszómaszám alacsony ($n=2-12$). A tetveken végzett első genetikai vizsgálatok azonban nem a nukleáris, hanem a mitokondriális genom egyes szakaszainak vizsgálatán alapultak, ami azért probléma, mert a tetvek mitokondriális genomja kivételesen variábilis (JOHNSON et al. 2003), és így az eredmények ellentmondásokat is tartalmaznak. A mitokondriális genom egyes szakaszai összehasonlíthatók a madarak mitokondriális genomjának homológ szakaszaival. A citokróm *b* gén egy szakaszt elemezve PAGE et al. (1998) kimutatták, hogy e szakaszon a tetvek molekuláris evolúciója mintegy 2–3-szor gyorsabb, mint a madaraké. Ennek oka nemcsak a tetvek gyorsabb generációváltása, hanem talán az is, hogy náluk minden továbbfertőzési esemény együttjár a populációméret beszűkülésével („bottleneck effect”). Az újabb törzsfá-rekonstrukciók során már több lókuszt elemeznek, lehetőleg nukleáris és mitokondriális genomból egyaránt. Így ma már hozzávetőleges képünk van a rend főbb csoportjainak rokonsági viszonyairól (lásd például riboszómális RNS alapján: BARKER et al. 2002, mitokondriális és nukleáris DNS alapján: JOHNSON & WHITING 2002). Amint egyre jobban megismerjük a tetvek és madarak molekuláris törzsfáit, mind több csoportban elemezhetjük a két törzsfá összerendezett avagy független voltát. Gólyaalakú (Ciconiiformes) tengeri madarak és Philopteridae családba tartozó tetveik törzsfái között (PATERSON et al. 2000), valamint sarlósfecskék (Apodiformes) és Menoponidae családba tartozó tetveik (PAGE et al. 1998) törzsfái között szignifikáns hasonlóságot sikerült kimutatni, de nincs hasonlóság a Brueelia (Phlopteridae) tetvek és énekesmadár (Passeriformes) gazdáik törzsfái között (JOHNSON et al. 2002b).

Egyedfejlődés

Egyedfejlődésük kifejlés (epimorfózis), petéjüket serkének nevezzük, három lárvastádiumuk van. Általában ivarosán szaporodnak, de az emlősökön néhány parthenogenetikus tetűfaj is ismert. A serkét cementálóanyaggal rögzítik szőrszálakra vagy tollcsévékre, ezek a kikelésig mintegy 4–10 napig fejlődnek. Az egyes lárvastádiumok időtartama egyre növekvő, általában 3–12 napig tart. Az imágó stádium tartamát 1 hónapnyira becsülik, eközben a nőtények napi 1 petét raknak. Szaporodási rátájuk más rovarokhoz viszonyítva alacsonynak tűnik. Az életciklus minden szakasza a gazdaegyeden zajlik, és gyakran több, egymást követő generáció tagjai is egyazon madáron élnek.

A továbbfertőzés módja

Minden élősködő jól körülhatárolt, szigetszerű élőhelyen, a gazdaegyeden(-ben) él. E habitat-sziget természete alapvetően különbözik a valóságos földrajzi szigetek jellegétől, hiszen léte időben erősen korlátozott, belátható időn belül elpusztul, és ezért a paraziták legfeljebb néhány generációnyi (de gyakran kevesebb, mint 1 generációnyi) időtartamot tölthetnek egyazon gazdán. A továbbfertőzés a tetvek életmenetének rövid, de kockázatos pillanata, mely valószínűleg jelentős szelektációs nyomást gyakorol minden fajra. A tetvekhez legközelebb álló *Liposcelis* fatetvek nemcsak morfológiai téren tűnnek az ektoparazita életmódra „preadaptáltak”, hanem abból a szempontból is, hogy „továbbfertőzésre” alkalmas adaptációkat kellett kifejleszteniük, mert jellemző élőhelyeik – korhadó fatuskók, gerincesek fészkei stb. – térben jól elkülönült és rövid élettartamú habitat-szigetek.

A tetvek rendszerint a madarak közti közvetlen testi érintkezés kapcsán, és különösen a szülő-utód kapcsolatban (CLAYTON & TOMPKINS 1994) terjednek. A szülő-fióka kapcsolatban számos alkalom adódik a tetvek továbbjutásra, de a tetvek egy része mégis a szülőmadáron marad. Általában nem tudjuk, hogy mekkora az a hányad, amely továbbfertőz, illetve amely helyben marad, mely fejlődési stádiumok és melyik ivar milyen eséllyel dönt a továbbfertőzés illetve a helyben maradás mellett, és hogy e döntések meghozatalánál milyen környezeti tényezőket vesznek figyelembe (például a szülő és a fióka egészségi állapota, kondíciója?).

HILLGARTH (1996) fácánkakasok csüdjét ragasztóval kente be, és így kimutatta, hogy a tetvek a pázás pillanatában a kakas lábán szaladnak át egyik madárról a másikra. A kakukk (*Cuculus canorus*) és más obligát költésparazita fajok specifikus tetvei kizárólag a kifejlett kakukkok közti érintkezések, elsősorban nyilván a pázás során terjednek (BROOKE & NAKAMURA 1998).

Vannak másodlagos fertőzési módok, melyek a beteg vagy frissen elpusztult madárról történő menekülés esetén nyújtanak némi esélyt az életben maradásra. Így például a buncóscsápúak elhagyják az elpusztult gazdaállatot, és szabadon kószálva keresnek új gazdát. Ennek a terjedési módnak a hatékonyságát eddig senki sem vizsgálta. A fonalascsápú tetvek olykor kullancslegyeken (Hippoboscidae) rögzítik magukat rágóikkal, hogy foretikus módon jussanak át új gazdákra (KEIRANS 1975).

Testtájspecifitás

A tetvek nem egyenletesen oszlanak el a madár testének felületén, egyes régiókban sűrűsödnek, máshol ritkák vagy hiányoznak, ezt nevezik testtájspecifitásnak. A tetvek előfordulása részben azért testtájspecifikus, mert eltávolításuk a testről testtájanként különböző mértékű (RÓZSA 1993b), és részben azért, mert a tetvek maguk is szelektíven keresnek a madár tollzatának egyes helyeket (például mert védettebb, vagy több táplálékot biztosít). Az egyazon madárfajon együtt élő különböző tetűfajok rendszerint eltérő testtájakra specializálódnak, tehát testtájszegregációt mutatnak. E szegregációt valószínűleg nem a táplálékért való versengés okozza, hiszen például a vért fogyasztó fajok ugyanazt a táplálékforrást fogyasztják, akár elkülönültek egymástól akár nem. Modelleken végzett szimulációk szerint

a jelenséget okozhatja egy faji szintű szelekció. Ha a különböző fajok véletlenül azonos testtájra specializálódnak, akkor együttélésük instabil, de ha véletlenül különböző testtájakra specializálódnak, akkor a gazda védekezésének optimalizációja stabilizálja az együttélést (REICZIGEL & RÓZSA 1998).

A madarak tetvei szinte mindig a tollazatban (de soha nem a tollazat külső felszínén), vagy a tollazattal borított bőrön élnek. A csupasz bőrön nem fordulnak elő, talán mert onnan a madár könnyen eltávolíthatná őket (kivéve talán a pelikánok torokzacskójában élő fajokat). Néhány génusz, mint például a *Colpocephalum* fajok, a még fejlődő, „tokos” evezőtoll lágy csévéjébe üreget rágnak, majd az így kialakult, csökkent méretű evezőtoll csévéjének üregében rejtőznek, és a cséve nyílásán át járnak ki a tollazatba táplálkozni.

A lárvák gyakran kissé más testtájspecifitást mutatnak, mint kifejlett fajtársaik, és különösen a peték elhelyezkedése gyakran más, mint a kifejlett állatoké. A testtájspecifitás szoros kapcsolatban áll a tetű alakjával. Így például a szárny és a farok nagy tollain élő tetvek rendszerint keskeny, hosszúkás alakúak, és képesek e nagy tollak zászlóin az ágak közti felületi árkokban meglapulni. A nyakon és fejen élő tetvek viszont széles, ovális potrohuk és háromszögletű fejük miatt körte alakúak, őket a tolláskodó madár csőrével nem érheti el. A tetvek egy másik csoportja a testet borító pihetollazatban bujkál, ők igen kicsiny, ovális testű fajok. A Philopteridae családban a különböző testtájspecifitással jellemezhető különböző alakú tetvek egymással párhuzamosan több alkalommal is megjelentek (SMITH 2001).

Táplálkozás

A madarak tetveinek túlnyomó többségét adó fonalascsapú fajok pihetollakat rágnak. Más tollak, főként fedőtollak, de még az evező- és farktollak tövénél is képződnek finom, piheszerű tollágak, amelyek nem kapcsolódnak össze zászlóvá, természetesen ezt is lerágják. Az erősebben fertőzött madarak a piheréteg láthatóan nagy hányadát elveszítik.

A bunkóscsapúak elsősorban a madarak bőrén nagy mennyiségben képződő hámtörmelekekkel és vérrel táplálkoznak. A Menoponidae család fajai megrágnak az éppen növekedő, tokos tollakat, ezekből vérhez és más élő szövetekhez jutnak. Mint említettem, a Laemobothriidae és a Ricinidae családok képviselői sok vért fogyasztanak, ez utóbbiak talán kizárólag vérrel táplálkoznak.

Egyes tetvek többé-kevésbé ragadozók lehetnek, de ennek mértékét nem ismerjük. Néhány esetben atkák és rovarok kitintőredékeit ismerték fel a gyomorban (ONIKI & BUTLER 1989). Anekdotikus információk alapján valószínűsíthető, hogy a serkékre és tetűlárvákra jelentős predációs nyomást gyakorolnak akár a más fajba, akár az azonos fajba tartozó kifejlett tetvek is (DURDEN 1987). Elképzelhető, hogy a serkék szigorúbb testtájspecifitása és a gyakran igen különös nyúlványokkal mintázott operkulumai részben a predáció elhárítását szolgálják.

A madarak bőre és tollazata igen meleg és száraz élőhely, ezért a fajok többsége – mely vért nem fogyaszt – számára korlátozó tényező lehet a vízhiány. Psocoptera őseikhez hasonlóan sok fonalascsapú tetűnél és egyes bunkóscsapú fajoknál is a nyelven függőleges kintnyúlványok (szkleriték) helyezkednek el a labrum és a labium között, melyek lehetővé teszik a levegő páratartalmának hatékony felvételét (RUDOLPH 1982). A sarlósfecskén

(*Apus apus*) élő *Dennyus hirundinis* (Amblycera) faj rendszeresen iszik a madár szemnedvéből, legalábbis a fészekben ülő fiókákon, ahol ezt meg lehet figyelni. A sarlósfecskékkel szemben más madarak lábukkal könnyedén elérik a szemet vakarózás közben, és talán éppen ezért az ő tetveik a szemnedvekből való táplálkozást nem kockáztatják.

A fonalascsapúak többsége, és a bunkóscsapúak néhány faja Rickettsia-szerű baktérium-fertőzéseket hordoz. Az emlősök tetvei közt a baktériumok hiányoznak a Trichodectidae családból, de jelen vannak a Rhyncophthirina és az Anoplura alrendekben. A petesejten át, transzováriális fertőzéssel jutnak a következő generáció tagjaiba, és bakteriocitának (vagy micetocitának) nevezett, e célra specializált sejtekben élnek. Minden jel szerint szimbionták, a tolvévó fajoknál szerepük van a nehezen bontható keratin emésztésében, a vérszívó fajoknál talán vitaminokat szintetizálnak (REED & HAFNER 2002).

Tetvek gyűjtése, preparálása és identifikációja

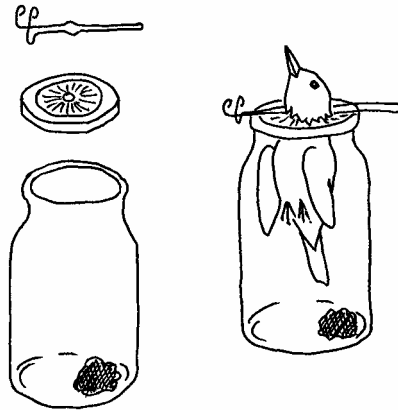
A terepen való gyűjtés hagyományos eszköze egy hegyes végű csipesz. Gyakorlott gyűjtő ezzel a tetvek egy jelentős hányadát kigyűjtheti a kézben tartott élő madár tollazatából. A legnagyobb probléma ezzel kapcsolatban az, hogy a mennyiségi eredmények a gyűjtő személyes tapasztaltságától függenek, ezért különböző gyűjtők mennyiségi adatai egymással kevésbé összehasonlíthatóak. Az eljárás megbízhatósága (tehát a számszerű eredmények megismételhetősége) némileg növelhető azáltal, ha egységesítjük az egyes madarak vizsgálatának időtartamát (egyedenként 10 vagy 15 perc ajánlható), és a megvilágítást. A módszer egyrészt faunisztikai és taxonómiai gyűjtések céljára ajánlható, másrészt az egyetlen alkalmas eljárás akkor, ha élő tetvekre van szükségünk.

Több kutató alkalmaz ölüveget, amelyben a madár teste kloroform gőznek van kitéve, miközben az üveg kupakját vékony gumihártya borítja, melynek lyukán átvezetve a madár feje az üvegen kívül van (3. ábra). A madár eközben egy, a nyaka köré rögzített drót csipeszen lóg (FOWLER & COHEN 1983). A kezelések időtartamát célszerű 10 vagy 15 percben egységesíteni. A módszer előnye, hogy jól standardizálható. Egyik hátránya, hogy állatkínzó jellegűnek tűnik, habár anatómiai okoknál fogva a madarak jól viselik a fejnél fogva való felfüggesztést. További hátrány, hogy a kloroform rákkeltő hatása hosszú távon a madarat és a gyűjtőt egyaránt veszélyezteti. A kloroformgőz egyetlen nagyobb belégzése azonnal megöli a madarat, ezért ha a tapasztalatlan gyűjtő nem mer elég szoros drótcsipeszt alkalmazni a madár nyakán, akkor az üvegbe pottyánó madár pillanatokon belül elpusztul. Gondot jelenthet, hogy a kezelés során a madarak az üvegbe ürítenek, és a tollazatból kipotyogó tetvek elvesznek az ürülékben. Az eljárás eleve alkalmatlan a fejen és nyakon élő fajok gyűjtésére.

Az állatkereskedésekben kapható rovarölő spray-k (például bolhairtó spray) leggyakoribb hatóanyaga valamilyen szintetikus pirethroid. Az effajta spray akkor alkalmas gyűjtési célra, ha a hatást gyorsító adalékanyagot, piperonil-butoxidot is tartalmaz (ezt a csomagoláson feltüntetik). A madár felületét enyhén lefűjjük a spray-vel, majd egy nagy fehér papírtálca fölött 10 vagy 15 percen át borzolgatjuk a tollazatát. A papírra potyogó ízeltlábúakat csipesszel vagy nedves ecsettel gyűjtjük össze (WALTHER & CLAYTON 1996). Az eljárás jól standardi-

zálható, emberre és madárra veszélytelen. Hátránya csak speciális esetekben merülhet fel (például a szer hatásának tartóssága miatt nem vizsgálhatjuk az újrafertőződés ütemét).

Néhány kutató kísérleteiben nem védett gazdamadarat – rendszerint házigalambot – alkalmaz, és a tetveket élő vagy leölt madaraktól nagyobb hatékonyságot biztosító laboratóriumi berendezésekkel nyeri ki. Ezek jó áttekintését adja CLAYTON és DROWN (2001).



3. ábra. Terepen való kvantitatív gyűjtéshez használatos ölüveg kloroformos vattával. Az üveg kupakjára vágott nagy nyílásra gumihártyát ragasztottak. Ennek anyaga fűzike méretű madaraknál gumióvszerből, poszáta-galamb méretű madaraknál gumikesztyűből készülhet. A madár fejét a hártya nyílásán átvezetik, majd a nyakon egy drótsipesszel rögzítik. Galambnál nem nagyobb madarak jól tűrik a fejnél fogva való felfüggesztést, nagyobb madaraknál hasonló ölüveget nem célszerű használni. A közelmúltig ez volt a legelterjedtebb módszer, de ma inkább a rovarölő spray-k használata ajánlható.

Figure 3. The use of chloroform vapour jar for quantitative sampling of lice in the field. This was a most widespread method up to recently, however, new types insecticide sprays are more advisable now.

Minden gyűjtési eljárás során törekedni kell arra, hogy a már befogott madarak közti véletlen fertőzéseket elkerüljük. Hibát okozhatnak például a madárgyűrűzői gyakorlatban a befogott madarak tárolására használatos vászonzacskók, különösen, ha egyszerre több madarat is tesznek bele. Ehelyett az egyszer használatos papírzacskók (és lezárásukra az irodai tűzőgépek) ajánlhatóak.

A begyűjtött tetvek 95%-os alkoholban bármeddig eltarthatók, de a genetikai elemzésre szánt példányokat célszerű $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on tárolni. Morfológiai vizsgálatokhoz és identifikációhoz preparátumot kell készíteni. Az állatot először KOH 10%-os oldatában szobahőmérsékleten tisztítjuk egy napon át, majd desztillált vízbe tesszük. A vízben az állat potrohát alkalmas eszközzel finoman összenyomva a test belseje finoman átmosandó. Ezután csak a kültakaró és a páرزószerv tiszta kitinváza marad meg, amit legalább 12 órára 95%-os alkoholban áztatunk.

A tárgylemez preparátum készítéséhez az állatot szegfűszegolajba tesszük legalább 5 percre, vagy ameddig az olaj átítatja. Kanada balsamot xilénnel olajszerűen hígva oldunk.

A tetvet az olajból a tárgylemezre cseppentett balszamba helyezzük (háti vagy a hasi oldalával felfelé), majd szobahőmérsékleten 12 órán át szárítjuk. Végül a hígított balszamból egy cseppet fedőlemezre teszünk, majd ezt lefordítva a preparátumra helyezzük, és legalább 48 órán át szárítjuk.

A tárgylemez preparátum készítése és kezdeti tárolása során a lemezek vízszintes elhelyezése ajánlható. Az identifikációhoz gyakran hím és nőstény imágó preparátumra is szükség lehet. E tárgylemez preparátumok fáziskontraszt mikroszkóppal jól vizsgálhatók. Fáziskontraszt nélküli fénymikroszkóp használata esetén ajánlható a tisztított állatok festése carbol fuchsinnal.

Az identifikáció alapja PRICE et al. (2003) monumentális műve, mely lehetővé teszi valamennyi ismert génusz megbízható identifikációját. Génuszon belül a fajok és alfajok határozását fajleírásokra és revíziókra kell alapoznunk. Az ehhez szükséges különlenyomatok beszerzése önmagában is fáradságos és költséges.

Az identifikációt tévútra viheti az a szokás, hogy a gazdafaj ismeretében abból a feltevésből indulunk ki, hogy a begyűjtött tetű nyilván az adott madár ismert, specifikus tetűfajának tagja. Ez rossz kiindulás, hiszen a gazdaspecifitás túl képlékenyen változó tulajdonság ahhoz, hogy taxonómiai bélyegnek tekinthetnénk.

Statistikai elemzések

A tetvek elterjedésének és mennyiségének elemzéséhez mintát kell vennünk a madarak egy populációjából, és minden madáron meg kell határozni és meg kell számolni a tetveket. Praktikus okoknál fogva a serkéket rendszerint nem számoljuk. Az egyedek megszámlálásánál célszerű legalább 3 kategóriát alkalmazni (hím, nőstény, lárva), de az alábbiakban most főként egyetlen tetűfaj össz-egyedszámának elemzésével foglalkozom. Az egyazon madáregyeden élő tetvek száma az abundancia (mely a nem-fertőzött madarak esetében 0), illetve az intenzitás, ha a mérőszámot csak a fertőzött madarakra értelmezzük (ennek tehát a minimuma=1) (BUSH et al. 1997).

Az adatok elemzése során rendszerint a madár populációk, illetve az őket reprezentáló minták fertőzöttségére vagyunk kíváncsiak, ezért adatainkat úgy rendezzük, hogy a megvizsgált madár egyedeket fertőzöttségi osztályokba soroljuk (a fertőzetlen példányok, az 1 tetűvel fertőzött példányok, a 2 tetűvel... stb.), majd kiszámoljuk, hogy az egyes osztályokba hány madár tartozik; és így egy gyakorisági eloszlást kapunk. A tetvek – és általában a paraziták – ilyesfajta eloszlásai nem szimmetrikusak, az eloszlások csúcsa nem közepén, hanem a középtől erősen balra tolva helyezkedik el. Az eloszlásnak jobbra, tehát a nagyon fertőzött példányok irányában van egy messze kinyúló, ellaposodó „farka”. Mindez azt jelenti, hogy sok madár nem, vagy csak kevéssé fertőzött, miközben kevés madár nagyon fertőzött. Mindezt aggregált eloszlásnak hívjuk (4. ábra).

Ennek egyik következménye, hogy az „átlag” kifejezés elveszíti azt az intuitív, hétköznapi értelmét, hogy ami átlagos, az gyakori. A mintákban az átlagos fertőzöttségű példányok nagyon ritkák, vagy esetleg hiányoznak. További következmény, hogy a biostatistika hagyományos eszköztárát, a parametrikus teszteket (Student-féle t-próba, ANOVA stb.)

nem alkalmazhatjuk, mert ezek szimmetrikus eloszlásokra vonatkoznak. Aki mégis e tesztet használja, becsapja önmagát és olvasóit, hiszen ezek eredményeit elsősorban a kiugró extrém értékek befolyásolják, ezért az eredmények egy-egy különösen fertőzött példány véletlen sorsától függenek (éppen bekerült-e a mintába vagy sem).

A közelmúltban sok szerző e kérdést a nem-parametrikus tesztek (Mann-Whitney-Wilcoxon U-teszt, Spearman rangkorreláció) alkalmazásával kerülte meg, mondván, hogy ezek az eljárások a medián értékeket hasonlítják össze, így az extrém értékekre nem érzékenyek. Ők is tévednek: e tesztek ugyanis csak akkor hasonlítják össze a minták medián értékeit, ha az eloszlások hasonló alakúak, és csak azt vizsgáljuk, hogy a számegyenesen e hasonló eloszlások azonos helyen, vagy egymástól eltolva helyezkednek el.

Ha az eloszlások különböző alakúak (bár gyakorlatilag mind aggregált eloszlás, de rendszerint nagyon különböző alakúak lehetnek, lásd 4. ábra), akkor e tesztek nem a fertőzöttség mediánját, hanem az ún. rangösszegét hasonlítják össze. A rangösszegek összehasonlításának pedig van egy érdekes sajátága, nevezetesen az, hogy nem kizárt a cirkularitás, tehát:

$$A < B < C < A^1$$

Megint mások az adataikat log-transzformálják, majd a transzformált adatokon parametrikus tesztek alkalmaznak abban a hitben, hogy azok már megközelítik a normális eloszlást. Ez is tévedés; a log-transzformált tetű-eloszlások többnyire nem közelítik a normális eloszlást. Melyik statisztikai teszt alkalmas két gazdapopuláció fertőzöttségének összehasonlítására?

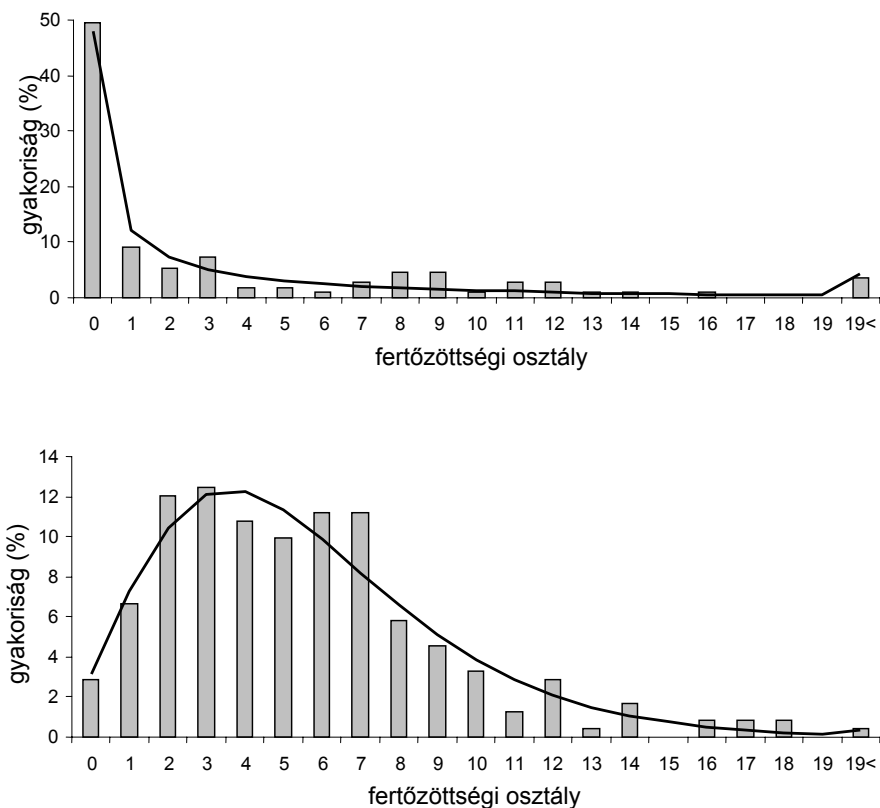
Mint mindjárt látni fogjuk, önmagában egyik sem. Egy populáció fertőzöttségét különböző mérőszámokkal jellemezhetjük, ezek egy része többé-kevésbé átfedő jelentésű, míg mások egymástól teljesen független jelentésűek. De egy statisztikai teszt csak az egyik mérőszámot hasonlíthatja össze, más mérőszámokra más tesztet alkalmazunk.

Mindez nemcsak öncélú statisztikai fejtörő, hiszen a fertőzöttség alkalmas mérőszámai különböző biológiai jelentésekkel bírnak, és az egyes környezeti hatásokra eltérő reakciókat mutatnak. Önmagában azonban egyikük sem jellemzi a „fertőzöttség” fogalmát.

Elsőként lássuk, hogyan írható le egyetlen minta fertőzöttsége. Nyilván meg kell adnunk a minta-elemszámot, ez a megvizsgált madarak száma. Majd megadjuk a prevalencia értékét, ez a fertőzött egyedek aránya a mintában. A prevalencia 95%-os szignifikancia szinthez tartozó konfidencia intervallumát a Clopper-Pearson féle eljárással számítjuk.

A tetvek mennyisége a mintában az abundancia vagy az intenzitás értékekkel adható meg. Általában az intenzitás értékek használata javasolható, hiszen a nem-fertőzött egyedek mennyiségét már megadtuk (a mintaelemszám és a prevalencia által) és ők tovább már nem jellemezhetők.

¹ Hasonlítjuk össze 3 Mann-Whitney U-teszttel az alábbi mintákat páronként. Kis minta-elemszámot alkalmazunk, ezért a különbségek nem szignifikánsak, de a cirkularitás így is megfigyelhető. A minta: 2, 3, 9; B minta: 4, 5, 7; C minta: 1, 6, 8.



4. ábra. A tetű-madár eloszlások, pontosabban madarak eloszlása a tetvekkel való fertőzöttség abundancia osztályai között. Sok madáron nincs, vagy csak kevés tetű van, kevés madár viszont nagyon tetves. Ezek tehát aggregált (balra tolt) eloszlások, egycsúcsúak, aszimmetrikusak, a leggyakoribb érték az átlagtól balra helyezkedik el. Fent *Columbicola columbae* és balkáni gerle (*Streptopelia decaocto*), lent egy jóval kevésbé aggregált, de még mindig határozottan aszimmetrikus eloszlás, *Halipeurus pelagicus* eloszlása viharfecsken (*Hydrobates pelagicus*) (RÉKÁSI et al. 1997, illetve FOWLER & MILLER 1984 adatai). Az oszlopok a tapasztalati értékeket ábrázolnak, a vonalak az eloszlások matematikai modellel (negatív binomiális eloszlással) való közelítései (Quantitative Parasitology 2.0 szoftverrel).

Figure 4. Frequency distributions of lice on birds as defined by the abundance classes (horizontal axis) and the proportion of louse individuals belonging to these classes (vertical axis). Above: *Columbicola columbae* on the collared dove (*Streptopelia decaocto*), below: a much less aggregated, but still left-biased distribution, *Halipeurus pelagicus* on the storm petrel (*Hydrobates pelagicus*) (data from RÉKÁSI et al. 1997, and FOWLER & MILLER 1984). Columns represent empirical data, while lines represent the most similar theoretical model distribution (a negative binomial fitted by the software Quantitative Parasitology 2.0).

A következő kérdés, hogy az átlagos vagy a medián intenzitást használjuk-e. Feltéve, hogy a mintaelemszám és a prevalencia már adott, az átlagos intenzitás egyszerűen a mintában talált összes parazita egyedszámát jelenti. Ezt nem elsősorban a gazdaállatok általában jellemző fertőzöttségi szintje, inkább néhány kivételesen fertőzött gazdaállat véletlen

sorsa határozza meg. Ezzel szemben a medián intenzitás a mintában általában jellemző egyedi fertőzöttségi szintet jellemzi, de várható értékét többé-kevésbé befolyásolja a mintaelemszám és a prevalencia is. Célszerű ezért az intenzitás átlagát és mediánját (illetve ezek konfidencia intervallumait) is megadni, hiszen mást jelentenek. Az átlagos intenzitás konfidencia-intervallumát bootstrap eljárással, a medián intenzitás konfidencia-intervallumát pedig a REICZIGEL JENŐ által leírt eljárás szerint számítjuk (RÓZSA et al. 2000).

Az aggregáltság a paraziták eloszlásának biológiai szempontból igen lényeges tulajdonsága, ezért gyakran fontos a mértékét is számszerűsíteni. Ennek három elterjedt mérőszáma ismert: (i) az abundancia varianciájának és átlagának a hányadosa (értéke aggregált eloszlás esetén mindig nagyobb mint 1, (ii) a valós eloszlást legjobban közelítő negatív binomiális eloszlás k kitevője (értéke gyakran 1–3 közötti; ha $k > 8$, akkor az eloszlás nem aggregált) (CROFTON 1971), és (iii) a POULIN (1993) által bevezetett diszkrepancia index (D). Az aggregáltsági indexek konfidencia intervallumát egyelőre nem tudjuk kiszámítani, és nincs olyan statisztikai tesztünk sem, mellyel értékét kettő vagy több minta közt összehasonlíthatnánk.

Lényegében tehát a prevalencia, az átlagos és a medián intenzitás, valamint az aggregáltság mértéke a populáció fertőzöttségének legfontosabb, biológiailag releváns mérőszámai.

A prevalenciát Chi-négyzet próbával vagy Fisher-féle egzakt teszttel hasonlítjuk össze. Az előbbi csak akkor ajánlható, ha a minták nagy száma (4–5 minta felett) miatt az utóbbi számítás időigénye túlságosan nagy, de az egyre gyorsabb számítógépek elterjedése miatt mindinkább a Fisher-féle egzakt teszt javasolható.

Az átlagos intenzitást – és ha indokolt, az átlagos abundanciát is – Bootstrap t-teszttel hasonlítjuk össze két minta között, ez sajnos kettőnél több mintára pillanatnyilag nem elérhető.

Kettő vagy több minta medián intenzitás értékeit Mood-féle medián teszttel hasonlítjuk össze. Valamennyi itt ajánlott statisztikai eljárás megvalósítható a Quantitative Parasitology 2.0 programcsomaggal (REICZIGEL & RÓZSA 2001), amely ingyenesen elérhető.

Sajnos elterjedt gyakorlat, hogy a szerzőnek egy előzetes preconcepciója van arról, hogy melyik mintának kellene fertőzöttebbnek bizonyulnia. Ezek után a számos statisztikai lehetőség közül kikeresi azt az egyet, amelyik éppen megerősíteni látszik a preconcepciót, majd közli, hogy lám csak, az egyik minta szignifikánsan fertőzöttebb, mint a másik. Így például évekkal ezelőtt összehasonlítottuk a területiálisan költő dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*), és a telepesen költő vetési varjú (*Corvus frugilegus*) fertőzöttségét (RÓZSA et al. 1996). A tetvek egyedszáma és fajgazdagsága nem különbözött, de a telepes fajban a tetvek eloszlása egyenletesebb volt, ezért a prevalencia értékek ott magasabbnak adódtak. A telepes életmódról a közelmúltban írott neves könyv mindezt úgy interpretálta, hogy lám, a telepes faj fertőzöttebb, mert ez illet a szerzők preconcepciójába (KRAUSE & RUXTON 2002). Nem vették észre, hogy ha a parazita mennyiségek (és a paraziták általi szelekciós nyomás egyéb feltételei) egyformák, akkor nyilván a kisebb prevalencia jelent erősebb szelekciós nyomást, hiszen a paraziták okozta hátrányok ekkor kevésbé egyenletesen oszlanak el (esetünkben tehát éppen a nem-telepes madárfaj esetében).

A fertőzöttség egyszerű mérőszámaiból, mint például a prevalencia, csak nagyon bizonytalan és kétes következtetések vonhatók le a paraziták által a gazdára gyakorolt szelekciós nyomás erejére nézve (CLAYTON et al. 1992).

Láthattuk tehát, hogy a különböző mérőszámok a fertőzöttség más és más vonásait jellemzik, és az egyes statisztikai elemzések csak az egyes mérőszámokra, de soha nem a fertőzöttség egészére vonatkozhatnak. Elképzelhető, hogy három mintát összehasonlítva azt találjuk, hogy az egyikben szignifikánsan nagyobb a prevalencia (a fertőzöttek aránya), a másokban szignifikánsan nagyobb az átlagos intenzitás (a tetvek mennyisége), a harmadikban pedig szignifikánsan nagyobb a medián intenzitás (a tetves példányok fertőzöttségének jellemző mértéke) mint a másik két mintában. A „melyik a fertőzöttebb?” kérdésnek itt nyilván nincs értelme, egyszerűen mást jelentenek, és más környezeti tényezőkre reagálnak az egyes mérőszámok által jelzett biológiai tulajdonságok. Erre látunk két példát a következőkben.

A madarak szocialitása és a tetvek eloszlása közti korreláció

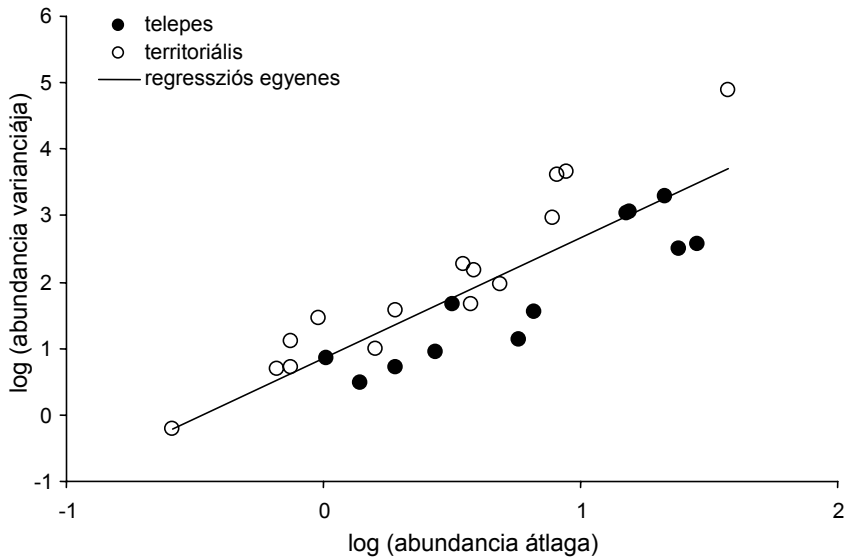
Mint említettem, az aggregáltság mértéke eltérőnek bizonyult a két varjúfaj közti összehasonlításban, ezért szeretnénk volna ezt a hatást sokkal több faj adatsorain elemezni. Áttekintettük az összes, valaha publikált madár/tetű eloszlást (12 faj), illetve közöltük további 15 faj statisztikai eloszlását.

Az adatok elemzése során sikerült igazolni, hogy a telepesen fészkelő madárfajok tetvei általában kevésbé aggregáltak oszlanak meg a gazdaegyedek között, mint a magányosan fészkelő fajok tetvei (5. ábra). Ennek valószínű oka, hogy a telepes fészkelési móddal rendszerint együttjár a testi érintkezések nagy gyakorisága, így a telepes madarak a fertőzéseiket mintegy jobban szétterjesztik egymás között (RÉKÁSI et al. 1997).

A gazdamadár testméretének hatása a tetvek mennyiségére

Mint említettem, a tetvek mennyisége nem különbözött a két varjúfaj között, de természetesen ezt az elemzést is szerettem volna minél több fajra kiterjeszteni. Mennyiségi adatokat gyűjtöttem a szakirodalomból. Az azonos madárfajon élő különböző tetűfajokat egy közös ökológiai guild képviselőinek tekintettem, és számukat egyszerűen összeadtam. Az egyes madárfajokra jellemző átlagos tetvesség mértéke szignifikánsan függött a gazdafaj testméretétől, de nem függött a szocialitás jellemző mértékétől (6. ábra). A testmérettel való összefüggés nem a madarak törzsejlődésének véletlen statisztikai mellékterméke, hanem a törzsfán egymástól független eseményekként, rendszeresen megjelenő jelenségnek bizonyult.

A jelenség magyarázataként az alábbi három hipotézis merült föl: (i) a nagyobb madarak teste nagyobb „élőhely-sziget” amelyen több állat élhet együtt; (ii) a nagyobb madarak teste több olyan rejtkehelyet biztosít, ahol a tetvek a tolláskodás (mint predáció) elől meglapulhatnak; végül (iii) a nagyobb madarak tovább élnek, és az “élőhely-szigetek” időbeli tartóssága csökkenti a madárról-madártra való továbbfertőzés kockázatait (RÓZSA 1997). E kérdés eldöntése még sok további munkát igényel.



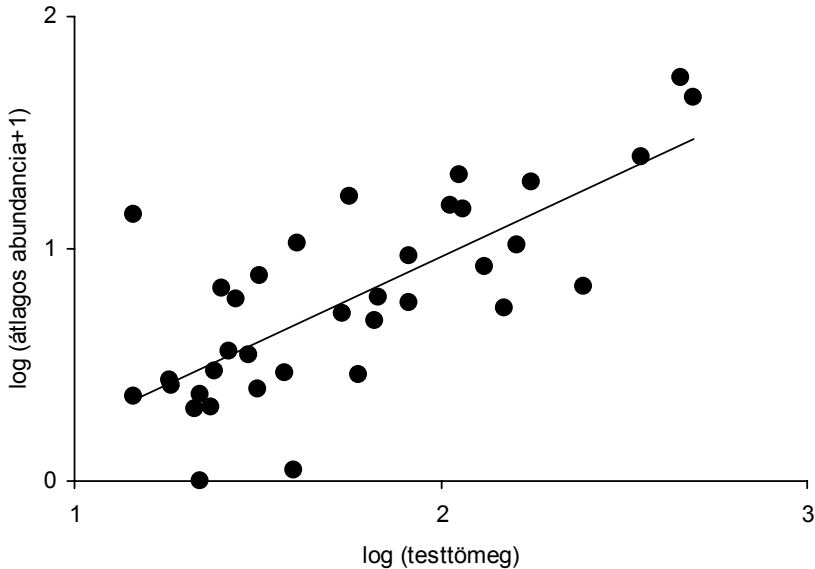
5. ábra. Madár/tolltetű fajpárok gyakorisági eloszlásainak különböző aggregáltsága. Logaritmikus skálán ábrázolva az abundancia (=tetvek száma madaranként) átlagának növekedésével arányosan növekszik az abundancia variáciája. A telepesen költő madarak tetvességének változatossága azonban rendszerint kisebb, míg a territoriálisan fészkelő madarak tetvességének változatossága nagyobb, mint a regressziós egyenes alapján várható érték (RÉKÁSI et al. 1997).

Figure 5. Different levels of aggregation of the frequency distributions of different bird/louse species pairs. Mean abundance (=the number of lice per bird individuals) is illustrated along the horizontal axis, while its variance is illustrated along the vertical axis, both axes use a logarithmic scale. Mean abundance covaries positively with variance, but colonial birds (black marks) tend to harbour lice characterised by a less aggregated frequency distribution than territorial breeders (white marks) (RÉKÁSI et al. 1997).

Külső környezeti tényezők hatása

A közelmúltig elterjedt nézet volt, hogy a madarak tollazatán belül a hőmérséklet és a páratartalom annyira állandó, hogy a külső (tehát a madáron kívüli) környezeti tényezők hatása elhanyagolható. MOYER et al. (2002) azonban kimutatták, hogy a tollazaton kívüli és belüli páratartalom szorosan összefügg, és a gerlek, valamint a galambok fonalascsapú tetveinek prevalenciája és intenzitása terepen és labor kísérletekben egyaránt erősen függ a légkör páratartalmától. Nem tudjuk, hogy eredményeik mennyire általánosíthatók. A tetűökológiai kutatások egyik nagy problémája, hogy a legtöbb kísérletes vizsgálat fonalascsapúakon történik, miközben a bunkóscsapúak életmódja azokétól sok vonásban nagyon eltérő. Mégis elképzelhető, hogy a jelenség általános, hiszen a nagyon száraz habitatban élő fajok, mint például a tűzokfélék (Otididae) és a pusztaityúkfélék (Pteroclididae) családjainak képviselői, aránytalanul kevés tetűfajt hordoznak a velük összehasonlítható családokhoz képest. Másrészt viszont a fauna listák alapján úgy tűnik, hogy a víz alá merülő madarakon (bár több jelentős csoport kivé-

telével) kevés tetűfaj él. Így például a pingvinfélék (Spheniscidae), vagy a hazai faunából a vöcskökfélék (Podicipedidae), a kormoránfélék (Phalacrocoracidae), a halászsas (*Pandion haliaetus*), a jégmadár (*Alcedo atthis*), vagy a vizirigó (*Cinclus cinclus*) rendre kevesebb tetűfaj gazdája, mint a velük összevethető rokon taxonok. A tetvek csökkent fajgazdagsága a száraz élőhelyeken élő és víz alá merülő madarakon azonban ma csak anekdotikus ismeret, egzakt vizsgálatok még nem történtek.



6. ábra. Egyes madárfajok átlagos tetvessége (madárfajonként minden tetűfaj összesítve) a madárfaj testméretének függvényében (log-transzformáció, -lineáris regresszió). Ugyanez az összefüggés a madarak törzsfáján végzett filogenetikai kontroll után is szignifikáns (itt nem ábrázolva) (RÓZSA 1997).
Figure 6. Mean abundance of lice on different bird species (the abundance of different louse species living on the same host species were added) as a function of host body mass (log-transformation, linear regression). This relationship is also significant after a phylogenetic controll on the host tree (not shown here) (RÓZSA 1997).

Tetvesség hatása madarakra

Erős fertőzés esetén a Philopteridae család fajai számottevő mértékben fogyasztják el a tollazat piheretégét, anélkül, hogy a madár testén (a kontúrtollak külső felületén) ebből bármi is látszana. Vadon élő házigalambok (*Columba livia*) ennek hatására jelentősen (8,5%) növelik anyagcseréjüket, mert pótolni kényszerülnek a romló hőszigetelés miatti hővesztésüket (BOOTH et al. 1993). A mechanikai károk másik formája inkább a Menoponidae család fajait jellemzi, melyek megrágnak a fejlődő tollak csévéjét, és így többé-kevésbé károsodott evező- és farktollak megjelenését okozzák. A *Machaerilaemus malleus* a füstifecske (*Hirundo rustica*) fejlődő farktollának zászlójára rág számottevő lyukakat (KOSE & MÖLLER 1999), a *Colpocephalum* és a hasonló életmódú génuszok fertőzései pedig teljes evező- és farktollak elvesztéséhez vezetnek.

A bunkóscsápúak több-kevesebb vért fogyasztanak, akár a fejlődő tollcsévék megrágása által, akár szűrő-szívó szájszervükkel. Az okozott vérvesztés mértékét és hatását nem ismerjük. A sok vért fogyasztó fajok azonban alkalmasak lehetnek arra, hogy vírusokat, baktériumokat, vagy akár állati parazitákat is terjesszenek madarak között. Így például a hattúyk szívében élő *Sarconema eurycerca* (Filarioidea: Nematoda) mikroszkopikus lárvai – a mikrofiláriák – a madár véreben keringenek, majd ezeket egy bunkóscsápú tetű, a *Trinoton anserinum* viszi át egy következő madárra (COHEN et al. 1991). BARLETT (1993) lilealakú madarak mikrofiláriáit vizsgálva több bunkóscsápú fajban, de néhány fonalascsápú tetűben is talált életképes főreglárvákat. Tudjuk tehát, hogy tetvek elvihetnek mikrofiláriákat a fertőzött madárról, de nem tudjuk még, hogy ezt a fertőzést valóban átadhatják-e egy újabb madárnak.

A párválasztási preferenciák, vagy például a csoportos állatok hajlama a fertőzött fajtársak kiközösítésére olyan magatartási adaptációk, melyek részben a ragályos fertőzések elkerülését szolgálják. Ha a madár a párválasztás során nem-fertőzött fajtársat választ, akkor növeli esélyét annak, hogy (i) utódai jó rezisztencia-allélokot örökölnek, hogy (ii) ő maga nem fertőződik a pázás és általában a párkapcsolat során, és végül, hogy (iii) párja jó ivadékgondozó képességgel megáldott partnernek bizonyul majd (HAMILTON & ZUK 1982, MÖLLER 1990, CLAYTON 1991a). Keveset tudunk arról, hogy a tetvek szerepet játszanak-e a madarak párválasztásában, és ha igen, akkor a madarak milyen bélyegek alapján ítélik meg egymás fertőzöttségét. CLAYTON (1990) szerint a házigalamb tojók preferálják a kevésbé fertőzött hímeket, és a fertőzöttség mértékét valószínűleg a tolláskodás intenzitása alapján becsülik. KOSE et al. (1999) szerint a füstifecskeben a farktollak fehér foltjainak nagyobb méretét preferáló ivari szelekció folyik. Mivel a fehér felület némileg kedvezőbb a tollakat rágó tetvek számára, mint a fekete felület (a melanintól keményebb a toll), ez a szignál talán a hátrányelv alapján értelmezhető (LIKER 2002).

Madarak tetvek elleni védelme és a tetvek kitérészi válaszreakciói

Ha a fertőzést nem sikerült elkerülni, akkor a madár megkísérelheti különféle védekezési reakciókkal kiirtani a tollzatában élő tetveket. Úgy tűnik, hogy a tetvekre ható legjelentősebb predációs nyomást a gazdamadarak aktív önvédelme jelenti (CLAYTON 1991b). A madarak csőrükkel tolláskodnak és lábukkal vakaródnak. E viselkedésformák részben a tetvekre való vadászatnak tekinthetők. A vadon élő madarak a nappal mintegy 10%-ban (0,3%–25,4%) tolláskodnak és vakaródnak (COTGREAVE & CLAYTON 1994). Különös, hogy bár a madarak talán idejük 1%-át sem töltik ragadozók előli meneküléssel, ez a magatartás mégis sokkal több kutatói érdeklődést vonz, mint az ektoparaziták elleni védelmi viselkedés. Ez utóbbi a madarak időgazdálkodása szempontjából sokkal jelentősebb, bár talán kevésbé látványos.

A fej és nyak felülete nem érhető el a csőrrel, ezért a madár ezt lábával vakarja. Ez azonban a tolláskodásnál kevésbé hatékony mód a tetvek eltávolítására, legalábbis ezt sugallja a fej-specifikus tetvek nagy mérete és széles alakja. CLAYTON és COTGREAVE (1993) fajok közti összehasonlító elemzésben kimutatta, hogy a különösen nagy csőrű madarak (például tukán, gulipán, pelikán fajok) csőrük tolláskodásra való viszonylagos alkalmatlanságát úgy kompenzálják, hogy a lábbal való vakarózás arányát növelik a csőrrel való tolláskodás kárára. A fej vakarása közben a láb igen gyorsan mozog, és ezért kérdéses, hogy a madár lábára helyezett jelölőgyűrű vajon nem zavarja-e ezt a mozgást, és ezáltal nem módosítja-e a fej fertőzött-

ségét. E kérdés még megválaszolatlan. A fej és a nyak védelme sok madárfajban megoldódik, ha a madár egy alkalmas szociális partnerre tesz szert. Ez leginkább egy nemi partner (esetleg rokon egyed is lehet), mely csőrével kurkássza partnere nyakát és fejét.

A tetvek testtájspecifitása, testük mérete, alakja és rejtőszíne, a tollazat alkalmas zugai-ban való rejtőzködés képessége, valamint a fény előli menekülés, mind a tollázkodás elől való kitérést szolgálják. A tollázkodás sok fajban kísérletesen gátolható, például egy „csip-pentő” (egy C alakban meghajlított drót, melynek végeit a galamb ornyílásaiban rögzítve a drót akadályozza a két csőrkéva pontos záródását, CLAYTON 1991b), vagy a felső csőrkéva hegyének 1–2 milliméternyi csonkítása révén (RÓZSA 1993b). A csőrével tollázkodni képtelen madáron nemcsak a tetvek mennyisége nő meg ugrásszerűen, de az átlagos testmérete is. Mindezt azt jelzi, hogy a tollázkodás igen erőteljes irányító szelekciót fejt ki a tetvek méretének csökkentésére, és a tollázkodás hiánya már néhány generáción (1–2 hónapon) belül is mérhető mikroevolúciós változásokat eredményez (CLAYTON et al. 1999). Hasonló egyszerű metodikákkal persze a lábbal való vakaródzás hatását is lehetne elemezni, de eddig ez nem történt meg.

Közismert, hogy a tollázkodás egyik funkciója a farktömirigy (glandula uropygii) által képzett zsír felhordása a tollazatra. Korántsem minden madárban van farktömirigy. A struccok (Struthionidae), nanduk (Rheidae), kazuárok (Casuariidae), túzokok (Otididae), galambok (Columbidae), papagájok (Psittacidae), bagolyfecskek (Podargidae), és harkályok (Picidae) sok fajából hiányzik. Léte vagy hiánya olykor – például a házigalambnál – még fajon belül is változó. A mirigyváladék persze nem csak zsírokat tartalmaz, hanem számos antibakteriális hatóanyagot is, és in vitro kísérletben a tetvek ellen is hatásosnak tűnik (MOYER et al. 2003a).

Sok madár idegen kémiai hatóanyagokkal kezeli tollazatát. Ennek egy látványos módja a hangyázás, mely eddig mintegy kétszáz madárfaj esetében ismert, sajátos védekezési mód. Passzív hangyázást mutat például a seregély (*Sturnus vulgaris*), mely hangyabolyba ülve tollazatát kiteríti, és hagyja, hogy azt a hangyák bejárják és közben némi hangyasavat juttassanak rá. Aktív hangyázást végez például a szajkó (*Garrulus glandarius*), mely hangyabolyba ülve felcsippent egyes hangyákat, hogy a kifecskenedett hangyasavval tollazatát kezelje. A hangyázás ektoparazita fertőzések elleni hatására eddig kevés adat utal. Sok madár használ aromás növényeket a fészkek bélésében, de ezek esetleges inszekticid vagy repellens hatása nem kielégítően ismert (MOYER et al. 2003b).

A madarak gyakran napoznak, vagy porban, vízben fürdenek, és mert a különösen száraz vagy különösen nedves tollazat a tetvek számára hátrányos tűnik, felmerül a gyanú, hogy e viselkedésmódok is védelmet nyújthatnak a tetvek ellen. Erről ma még alig tudunk valamit, jobbra még az is feltáratlan, hogy a madarak mely taxonjaiban milyen fürdési módok vannak jelen vagy hiányoznak. Pedig vannak taxonómiailag determinált mintázatok, hiszen például a galambalakúak (Columbiformes) sosem fürdenek porban.

A vérszívó ízeltlábúak általában nyálat juttatnak a sebbe, hogy különböző hatóanyagokkal érzéstelenítsenek és manipulálják a helyi vérkeringést. Ezért az ízeltlábúak vérszívásával szemben rendszerint lehetséges az immunológiai védelem, ahogyan például a szívótetvek és az emlősök kapcsolatában is régóta ismert (COLWELL HIMSL-RAYNER 2002), hiszen az immunválasz kicsaphatja a nyál hatóanyagait. Nyilván a madarak is mutathatnak immunválaszt a bunkóscsápú tetvekkel szemben, bár ezt még senki sem vizsgálta.

Ivari versengés

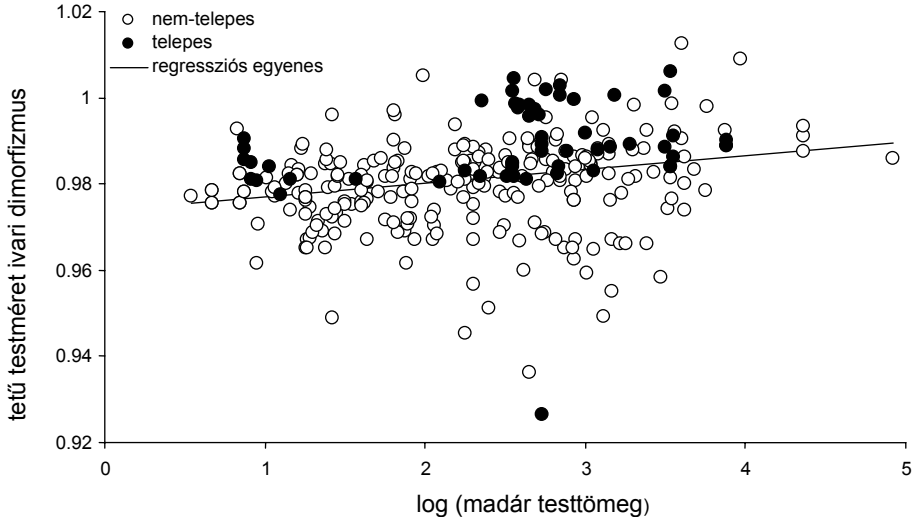
A tetvek ivarszervei igen nagyok, és a Philopteridae családban gyakran a hím csápja is fogószervvé módosul, amellyel a hím még a párzás után is sokáig tarthatja a nőtényt. A nőtények sokszor párzanak, és ivarszerveikben képesek spermát tárolni. Mindez azt sejteti, hogy a spermakompetíció, mint annyi más rovarfajnál, itt is jelentős szelekciós tényező lehet (ANDERSON 1994). Az ivari versengés azonban más és más mértékben hat a különböző fajokra. HAMILTON (1967) dolgozata óta tudjuk, hogy ha egy populációt kevés egyed alapít, majd leszármazottaik egymást közt párosodnak, akkor a beltenyésztés viszonyai között adaptációs előnyt jelent csökkenteni az ivari versengés mértékét. Kedvező ilyenkor növelni a kevésbé versengő ivar – rendszerint a nőtény – arányát, hiszen kevés fivér is elegendő a nővérei megtermékenyítéséhez, és a sok egymással versengő fivér csak csökkentené a létrehozható unokák számát. Más a helyzet, ha a populációba gyakran érkeznek genetikailag nem-rokon bevándorlók. Ekkor megéri a hím utódok arányát és minőségét növelni, hogy versenyképesek legyenek a nem-rokon vetélytársaikkal szemben. E predikciók szépen teljesültek a vetési és dolmányos varjak tetveinek ivararányának elemzésében, ahol (i) a hímek aránya kisebb volt a territoriális gazdafajon, mint a magasabb prevalenciákat mutató telepes gazdafajon, és (ii) mindkét madárfaj esetében a hím tetvek aránya kisebb volt a kisebb intenzitású fertőzésekben, mint a nagyobb intenzitású fertőzésekben (hiszen az utóbbiak nagyobb eséllyel eredtek többszörös fertőzésből) (RÓZSA et al. 1996).

Mivel a nőtény tetvek sok különböző hímmel párzanak, és egy spermatároló szervük is van, a hímek között létrejöhét az ivari versengés egy sajátos formája, a spermakompetíció. Ebben az esetben fontos tulajdonság a hím testméret. Egy kistestű hím nyilván tud annyi spermát termelni, amennyi a megtermékenyítéshez szükséges, és a kicsiny mérete miatt szelekciós előnyt is élvez a tolláskodás által kifejtett predációs nyomás alatt. Spermakompetíció esetében viszont hátrányba kerül, mert nagytestű riválisai sokkal több spermát termelnek, és azzal hatékonyan hígíthatják a spermatárolóban lévő kisebb spermamennyiségeket. Várható tehát, hogy a hímeknek a nőtényekhez viszonyított relatív testmérete azokban a fajokban lesz nagy, ahol a magas prevalencia miatt gyakoribbak a többszörös fertőzések, és ezért erős az ivari versengés. A fajleírásokból gyűjtött morfológiai adatok elemzése megerősíti ezt a predikciót, amennyiben (i) a hím tetvek relatív testmérete növekszik a gazdamadár testméretével (hiszen nagyobb madarakon rendszerint nagyobb a prevalencia; ROTHSCCHILD & CLAY 1952), és (ii) a hím tetvek relatív testmérete nagyobb az obligát telepesen fészkelő madárfajok esetében (7. ábra; CSOMAI 2003) (hiszen a telepes madarakon rendszerint nagyobb a prevalencia; RÉKÁSI et al. 1997).

Ígéretes kutatási területek

A tetvek viselkedésökológiai vizsgálatában várhatóan jelentős téma lesz a továbbterjedési döntéseket befolyásoló tényezők vizsgálata. A madarak viselkedési reakcióinak elemzése során nyilván fel kell hagynunk azzal a gyakorlattal, hogy általában a tetvek elleni védekezési mechanizmusokat tárgyaljuk, és e helyett a tetvek eltérő csoportjai ellen mutatott eltérő védekezési módokat kell leírnunk.

A tetvek faunisztikai és ökológiai kutatásában új lehetőséget nyújt a korábbinál megbízhatóbb kvantitatív módszerek fejlődése, ez lehetővé teszi mind a fizikai környezet, mind a gazdapopuláció által kifejtett „predációs nyomás” hatásának megbízhatóbb elemzését. Itt is várható, hogy a valamennyi tetűfajt általánosító megközelítések helyett legalább az alrendek közti különbségek elemzése új, árnyaltabb eredményeket hoz majd.



7. ábra. A tetű fajleírásokból gyűjtött adatokból ivari testméret dimorfizmus számítható, ha a hím testhosszat elosztjuk a nőstény testhosszal. (Esetünkben ez korrekt mérőszám, mert a két tulajdonság közti korreláció meredeksége nem különbözik szignifikánsan 1-től, lásd RANTA et al. 1994). A hím tetvek relatív testmérete növekszik a gazdamadár testméretével (N=307, lineáris regresszió, $P < 0.0001$), és (ii) a hím tetvek relatív testmérete az obligát telepesen fészkelő madárfajok esetében rendszerint nagyobb, mint a madár testmérete alapján várható érték volna (binomiális teszt, $P < 0.0001$) (CSOMAI 2003).

Figure 7. Sexual size dimorphism (male body length /female body length, vertical axis) based on data collected from species descriptions. (This defines a correct measure of sexual size dimorphism in this particular case, since the slope of the covariation between the two sizes is not differing from 1, see RANTA et al. 1994). Relative male size (i) increases with host body size (on the horizontal axis) (N=307, linear regression, $P < 0.0001$), and (ii) tend to be greater in the lice of obligate colonial breeders (black marks) than expected by the model of the covariation (binomial test, $P < 0.0001$) (CSOMAI 2003).

Az evolúcióbiológiai kutatásokat pillanatnyilag a molekuláris törzsfák egyre nagyobb számban és egyre jobb minőségben való megjelenése jellemzi. Ezek egyrészt megváltoztatják nézeteinket a tetvek eredetéről, másrészt egyre hatékonyabb komparatív elemzést (filogenetikai kontrollt) tesznek lehetővé. Továbbá a kényszerű „morfológiai faj” megközelítés egyre több csoportban túlléphető, miközben persze a hagyományos fajleírások publikációi remélhetőleg még sokáig folyamatosan érkeznek majd.

Epidemiológiai szempontból mindmáig fehér folt a madarak tetveinek vektor szerepe: milyen fertőzéseket vihetnek át egyik madárról a másikra, és ezt elég gyakran teszik-e ahhoz, hogy mindez járványtani szempontból is jelentős legyen.

Közönetnyilvánítás. Munkámat a T035150 számú OTKA pályázat támogatja.

Irodalom

- ANDERSON M. (1994): *Sexual Selection*. – Princeton University Press, Princeton.
- BARKER S. C., WHITING M., JOHNSON, K. P. & MURRELL A. (2002): Phylogeny of the lice (Insecta: Phthiraptera) inferred from small subunit rRNA. – *Zool. Scr.* 32: 407–414.
- BARLETT C. M. (1993): Lice (Amblycera and Ischnocera) as vectors of *Eulimdana* spp. (Nematoda: Filarioidea) in Charadriiform birds and the necessity of short reproductive periods in adult worms. – *J. Parasitol.* 79: 85–91.
- BOOTH D. T., CLAYTON D. H. & BLOCK B. A. (1993): Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. – *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 253: 125–129.
- BROOKE D. M. & NAKAMURA H. (1998): The acquisition of host-specific feather lice by common cuckoos (*Cuculus canorus*). – *J. Zool. London* 244: 167–173.
- BUSH A. O., LAFFERTY K. D., LOTZ J. M. & SHOSTAK A. W. (1997): Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. – *J. Parasitol.* 83: 575–583.
- CLAY T. (1949): Piercing mouth-parts in the biting lice (Mallophaga). – *Nature* 164: 617.
- CLAYTON D. H. (1990): Mate choice in experimentally parasitized rock doves: lousy males lose. – *Am. Zool.* 30: 251–262.
- CLAYTON D. H. (1991a): The influence of parasites on host sexual selection. – *Parasitol. Today* 7: 329–334.
- CLAYTON D. H. (1991b): Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. – In: LOYE J. E. & ZUK M. (eds.) *Bird-Parasite Interactions*, pp. 258–289. Oxford: Oxford University Press.
- CLAYTON D. H. & COTGREAVE P. (1993): Relationship between bill morphology to grooming behaviour in birds. – *Anim. Behav.* 47, 195–201.
- CLAYTON D. H. & DROWN D. M. (2001): Critical evaluation of five methods for quantifying chewing lice (Insecta: Phthiraptera). – *J. Parasitol.* 87: 1291–1300.
- CLAYTON D. H., LEE P. L. M., TOMPKINS D. M. & BRODIE E. D. (1999): Reciprocal natural selection on host-parasite phenotypes. – *Am. Nat.* 154: 261–270.
- CLAYTON D. H. & MOORE J. (eds.) (1997): *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. – Oxford: Oxford University Press.
- CLAYTON D. H., PRUETT-JONES S. G. & LANDE R. (1992): Reappraisal of the intraspecific prediction of parasite-mediated sexual selection: opportunity knocks. – *J. Theor. Biol.* 157: 95–108.
- CLAYTON D. H. & TOMPKINS D. M. (1994): Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. – *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 256: 211–217.
- COHEN S., GREENWOOD M. T. & FOWLER J. A. (1991): The louse *Trinoton anserinum* (Amblycera: Phthiraptera), an intermediate host of *Sarconema eurycerca* (Filarioidea: Nematoda), a heartworm of swans. – *Med. Vet. Entomol.* 5: 101–110.
- COLWELL D. D. & HIMSL-RAYNER C. (2002): *Linognathus vituli* (Anoplura: Linognathidae): population growth, dispersal and development of humoral immune responses in naive calves following induced infestations. – *Vet. Parasitol.* 108: 237–246.
- COTGREAVE P. & CLAYTON D. H. (1994): Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. – *Behaviour* 131: 171–187.
- CROFTON H. D. (1971): A quantitative approach to parasitism. – *Parasitology* 62: 179–193.
- CSOMAI A. (2003): Testméret és ivari dimorfizmus elemzése ragályos kórokozók egy csoportjában. – TDK dolgozat, Veszprémi Egyetem, Mérnöki Kar, Környezettudományi Szak.
- DURDEN L. A. (1987): Predator-prey interactions between ectoparasites. – *Parasitol. Today* 3: 306–309.
- FOWLER J. A. & COHEN S. (1983): A method for the quantitative collection of ectoparasites from birds. – *Ringing & Migration* 4: 185–189.

- FOWLER J. A. & MILLER C. J. (1984): Non-haematophagous ectoparasite populations of Procellariiform birds in Shetland, Scotland. – *Seabird* 7: 23–30.
- HAMILTON W. D. (1967): Extraordinary sex ratios. – *Science* 156: 477–488.
- HAMILTON W. D. & ZUK M. (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384–387.
- HARRISON L. (1915): Mallophaga from Apteryx, and their significance; with a note on the genus *Rallicola*. – *Parasitology* 8: 101–127.
- HILLGARTH N. (1996): Ectoparasite transfer during mating in the ring-necked pheasant *Phasianus colchicus*. *J. Avian Biol.* 27: 260–262.
- JOHNSON K. P. & CLAYTON D. H. (2003): The Biology, Ecology, and Evolution of Chewing Lice. – In: PRICE R. D., HELLENTHAL R. A., PALMA R. L., JOHNSON K. P. & CLAYTON D. H.: *The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview*. INHS Special Publication 24. Illinois Natural History Survey, Illinois, USA.
- JOHNSON K. P., CRUICKSHANK R. H., ADAMS R. J., SMITH V. S., PAGE R. D. M. & CLAYTON D. H. (2003): Dramatically elevated rate of mitochondrial substitution in lice (Insecta: Phthiraptera). – *Mol. Phylogenet. Evol.* 26:231–242.
- JOHNSON K. P. & WHITING M. F. (2002). Multiple genes and monophyly of Ischnocera (Insecta: Phthiraptera). – *Mol. Phylogenet. Evol.* 22: 101–110.
- JOHNSON K. P., WILLIAMS B. L., DROWN D. M., ADAMS R. J. & CLAYTON D. H. (2002a): The population genetics of host specificity: genetic differentiation in dove lice (Insecta: Phthiraptera). – *Mol. Ecol.* 11: 25–38.
- JOHNSON K. P., ADAMS R. J. & CLAYTON D. H. (2002b): The phylogeny of the louse genus *Brueelia* does not reflect host phylogeny. – *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 233–247.
- KEIRANS J. E. (1975): A review of the phoretic relationship between Mallophaga (Phthiraptera: Insecta) and Hippoboscidae (Diptera: Insecta). – *J. Med. Entomol.* 12: 71–76.
- KOSE M., MAND R. & MØLLER A. P. (1999): Sexual selection for white tail spots in the tail of the barn swallow in relation to habitat choice by feather lice. – *Anim. Behav.* 58: 1201–1205.
- KOSE M. & MØLLER A. P. (1999): Sexual selection, feather breakage and parasites: The importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 430–436.
- KRAUSE J. & RUXTON G. D. (2002): *Living in Groups* (Oxford Series in Ecology and Evolution). – Oxford University Press, Oxford, UK.
- KUMAR P. & KUMAR P. (1999): Insect remains from Upper Triassic sediments of Satpura Basin, India. – *Curr. Sci. India* 76: 1539–1541.
- KUMAR P. & KUMAR P. (2001): Phthirapteran insect and larval Acanthocephala from the late Triassic sediments of the Satpura Basin, India. – *Journal of the Paleontological Society of India* 46: 141–146.
- LIKER A. (2002): Az állatok jelzésrendszerének evolúciója. – In: BARTA Z., LIKER A. & SZÉKELY T. (szerk.) *Viselkedésökológia: Modern Irányzatok*. Osiris Kiadó, Bp.
- LINNAEUS C. (1758): *Systema Naturae*. Editio Decima, Reformata.
- LYAL C. H. C. (1985): Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference to lice (Psocodea: Phthiraptera). – *Syst. Entomol.* 10: 145–165.
- MARSHALL A. G. (1981): *The Ecology of Ectoparasitic Insects*. – Academic Press, London, NY.
- MØLLER A. P. (1990): Parasites and sexual selection: current status of the Hamilton and Zuk hypothesis – *J. Evol. Biol.* 31: 319–328.
- MOYER B. R., DROWN D. M. & CLAYTON D. H. (2002): Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. – *Oikos* 97: 223–228.
- MOYER B. R., ROCK A. N. & CLAYTON D.H. (2003a): An experimental test of the importance of preen oil in rock doves (*Columba livia*). – *Auk* 120: 490–496.
- MOYER B. R., PACEJKA A. J. & CLAYTON D. H. (2003b): How birds combat ectoparasites. – *Current Ornithology – in press*

- ONIKI Y. & BUTLER J.F. (1989): The presence of mites and insects in the gut of two species of chewing lice (*Myrsidea* sp. and *Philopterus* sp., Mallophaga): accident or predation? – *Revista Brasileira de Biologia* 49: 1013–1016.
- PAGE R. D. M., CLAYTON D. H. & PATERSON A. M. (1996): Lice and cospeciation: A response to Barker. – *Int. J. Parasitol.* 26: 213–218.
- PAGE R. D. M., LEE P. L. M., BECHER S. A., GRIFFITHS R. & CLAYTON D. H. (1998): A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice. – *Mol. Phylogenet. Evol.* 9: 276–293.
- PATERSON A. M., WALLIS G. P., WALLIS L. J. & GRAY R. D. (2000): Seabird and louse coevolution: Complex histories revealed by 12S rRNA sequences and reconciliation analyses. – *Syst. Biol.* 49: 383–399.
- POULIN R. (1993): The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. – *Int. J. Parasitol.* 23: 937–944.
- PRICE R. D., HELLENTHAL R. A. & PALMA R. L. (2003): World Checklist of Chewing Lice with Host Associations and Keys to Families and Genera. – In: PRICE R. D., HELLENTHAL R. A., PALMA R. L., JOHNSON K. P. & CLAYTON D. H.: *The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview*. INHS Special Publication 24. Illinois Natural History Survey, Illinois, USA.
- RANTA E., LAURILA A. & ELMBERG J. (1994): Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size. – *Oikos* 70: 313–321.
- RASNITSYN A. P. & ZHERIKHIN V. V. (1999): First fossil chewing louse from the lower Cretaceous of Baissa, Transbaikalia (Insecta, Pediculida = Phthiraptera, Saurodectidae fam. n.). – *Russian Entomological Journal* 8: 253–255.
- REED D. L. & HAFNER M. S. (2002): Phylogenetic analysis of bacterial communities associated with ectoparasitic chewing lice of pocket gophers: a culture-independent approach. – *Microbial. Ecol.* 44: 78–93.
- REICZIGEL J. & RÓZSA L. (1998): Host-mediated site-segregation of ectoparasites: an individual-based simulation study. – *J. Parasitol.* 84: 491–498.
- REICZIGEL J. & RÓZSA L. (2001): Quantitative Parasitology 2.0. – <http://bio.univet.hu/qp/qp.htm>
- RÉKÁSI J. (1998): Description of a new species of feather lice (Mallophaga) *Philopterus hungaricus* sp.n. from the wall creeper (*Tichodroma muraria* L., 1766) with additional notes on the description of *Menacanthus tichodromae* Rékasi, 1995. – *Aquila* 103–104: 73–85.
- RÉKÁSI J., RÓZSA L. & KISS J. B. (1997): Patterns in the distribution of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). – *J. Avian Biol.* 28: 150–156.
- ROTHSCHILD M. & CLAY T. (1952): *Fleas, Flukes and Cuckoos*. – Collins, London.
- RÓZSA L. (1993a): Speciation patterns of ectoparasites and "stragglings" lice. – *Int. J. Parasitol.* 23: 859–864.
- RÓZSA L. (1993b): An experimental test of the site-specificity of preening to control lice in feral pigeons. – *J. Parasitol.* 79: 968–970.
- RÓZSA L. (1997): Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). – *J. Avian Biol.* 28: 249–254.
- RÓZSA L. (2004a): *Az Élősködés: az Állati és Emberi Kórokozók Természettajza*. – Medicina Könyvkiadó Rt., Budapest, – *nyomdában*.
- RÓZSA L. (2004b): The major switches of lice (Phthiraptera). – *submitted manuscript*.
- RÓZSA L., REICZIGEL J. & MAJOROS G. (2000): Quantifying parasites in samples of hosts. – *J. Parasitol.* 86: 228–232.
- RÓZSA L., RÉKÁSI J. & REICZIGEL J. (1996): Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). – *J. Anim. Ecol.* 65: 242–248.
- RUDOLPH D. (1982): Occurrence, properties and biological implications of the active uptake of water vapour from the atmosphere in Psocoptera. – *J. Insect Physiol.* 28: 111–121.
- SMITH V. S. (2001): Avian Louse Phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera): A cladistic study based on morphology. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 132: 81–144.

- TOMPKINS D. M. & CLAYTON D. H. (1999): Host resources govern the specificity of swiftlet lice: Size matters. – *J. Anim. Ecol.* 68: 489–500.
- WALTHER B. A. & CLAYTON D. H. (1996): Dust-ruffling: a simple method for quantifying the ectoparasite loads of live birds. – *J. Field Ornithol.* 68: 509–518.
- WHITING M. F., CARPENTER J. C., WHEELER Q. D. & WHEELER W. C. (1997): The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. – *Syst. Biol.* 46: 1–68.
- YOSHIZAWA K. & JOHNSON K. P. (2003): Phylogenetic position of Phthiraptera (Insecta : Paraneoptera) and elevated rate of evolution in mitochondrial 12S and 16S rDNA. – *Mol. Phylogenet. Evol.* 29: 102–114.

Avian Lice (Phthiraptera)

LAJOS RÓZSA

Firstly, I review the origin, distribution, species richness and host spectrum of the order of lice. Then, focusing on avian lice, I summarise life history characters, such as development, transmission modes, site specificity and feeding habits. After discussing some methods (collection, identification, statistics), I review the basic evolutionary, ecological and behavioural characters. Environmental factors influencing the frequency distribution and abundance of lice, the influence of the environment outside of the host, the effects of host defence behaviours, and the evolutionary ecology of louse sexual selection are briefly described. I aim to (i) clarify widespread misbeliefs about avian lice (regarding blood feeding and host specificity), (ii) to provide the methodological basics needed to launch a research project focusing on lice, and also (iii) to point at the several unanswered questions in louse biology.

Keywords: lice (Phthiraptera), evolution, ecology, behaviour.