

7.

A GAZDA–PARAZITA KAPCSOLAT VISELKEDÉSÖKOLÓGIÁJA

RÓZSA LAJOS > Veszprémi Egyetem
Tanárképző Kar Biológiai Intézet Zoológia Tanszék – *Veszprém*

7. 1. ÖSSZEFOGLALÁS

A fejezet ökológiai szemléletű definíciót ad a parazitizmus fogalmának meghatározására, majd áttekinti a parazitizmushoz többé-kevésbé közel álló, ezért azzal gyakran összekevert életmódok körét. Az állatokban élősködő vírusok, baktériumok, gombák és állatok főbb csoportjainak áttekintése a parazitizmus formagazdagságába nyújt rövid bepillantást. Ezt követi a gazdaállatok paraziták ellen mutatott viselkedési adaptációinak, majd a paraziták gazdáik támadásai ellen mutatott viselkedési adaptációinak áttekintése. A kétféle adaptáció kölcsönhatása, a gazda–parazita „fegyverkezési verseny” jellegének tárgyalása zárja a fejezetet.

7. 2. BEVEZETÉS: A PARAZITIZMUS FOGALMA

A parazitizmust a fajok közti kölcsönhatások egyik típusának tekintjük, bár a fajokat egy adott élőhelyen valójában mindig populációk képviselik. A parazita állat életciklusának legalább egy jelentős részét, de gyakran több generáció-váltásnyi időtartamot is egyetlen gazdaegyed(b)en éli, abból táplálkozik, szükség-szerűen csökkenti annak túlélési és szaporodási esélyeit (virulencia), sőt, esetleg tünetekkel jellemezhető betegséget (patogenitás) is okoz. A paraziták rendszerint nem ölik meg a gazdát. A gazda–parazita kapcsolat tehát hosszas, „intim”, egyedi kapcsolat. Növényi paraziták például a levéltetvek és a lepkék, hiszen a hernyók, a lepkék lárvái, rendszerint egyetlen növényegyeden fejlődnek. Állati paraziták például a bélférges és tetvek, melyek rendszerint hosszasan kötődnek egyetlen gazdaegyedhez. A növényélősködők populációnövekedését gyakran nem maga a gazdanövény védekezése, hanem parazitoidok és ragadozók limitálják. Az állati paraziták ennél szorosabban kötődnek a gazdaállathoz, mert az állati élősködők populációnövekedését leginkább közvetlenül a gazda védekezési reakciói limitálják. A forráslimitáció a gazdaegyeden ritka

és rendszerint jelentéktelen. Az állati élősködők számára tehát a gazdaegyed egyesíti a habitat, a táplálékforrás és az egyetlen jelentős természetes ellenség fogalmát is. E fejezet tárgya az állati élősködésre szűkített.

Az azonos társulásban élő populációk közt sokféle kölcsönhatás lehetséges, ezek néhány, a parazitizmushoz egyes vonásaiban hasonló alaptípusai az alábbiak.

A legelő és vérszívó állatoknak sok, rövid időtartamú kapcsolatuk van számos különböző „zsákmány”-egyeddel. A legelő/vérszívó állat táplálkozik belőlük, majd anélkül, hogy megölné, gyorsan elhagyja őket. Ilyen például a sás-kák és a füvek, vagy a szúnyogok és az emlősök kapcsolata.

A parazitoid állat életciklusa jelentős részét egyetlen gazdaegyedben tölti, abból táplálkozik, és kifejlődése során szükségszerűen megöli őt. A rovarok számos fajgazdag csoportja parazitoid életmódot él, mint például a fürkészlegyek és fürkészdarazsak, ezek jellemző gazdaállatai a növényevő rovarok.

A szimbióta kapcsolat a benne szereplő mindkét populáció számára biztosítja a túlélési és szaporodási siker növekedését. Időbeli lefutása lehet röpké egyedi kapcsolat (pl. megporzó rovarok és növények kapcsolata) és tartós együttélés (nitrogénkötő *Rhizobium* baktériumok és gazdanövényeik) egyaránt.

A lehetséges interakciók olykor csak a populációkat, nem pedig a fajokat jellemzik. Elképzelhető, hogy egyazon fajpár kapcsolata különböző időpontokban vagy különböző helyeken vizsgálva más és más jellegű. Így például egy fűfaj és a gyökérzetéhez kapcsolódó gombafaj kapcsolata szimbiózisnak bizonyulhat egy száraz évben, és ugyanez parazitizmusnak bizonyulhat egy csapadékos évben, amikor a gombafonalakkal fertőzött gyökérzet fokozott vízfelvevő képessége értéktelenné válik. Hasonlóképp, bár a ruhatetűt (*Pediculus humanus corporis*) rendszerint az ember (*Homo sapiens*) parazitájának tartjuk, sok anekdotikus információ utal arra, hogy az ősi eszkimó kultúrában a hónapokig tartó téli éjszaka átvészeléséhez nélkülözhetetlen C-vitamin forrását a tetvek evése biztosította, itt tehát az ember–ruhatetű kapcsolat szimbiózis lehetett.

A lehetséges kapcsolatok tipizálása csak egy durva közelítés, hiszen a természetben számos átmeneti forma figyelhető meg. Alább felsorolok néhány, a parazitizmushoz többé-kevésbé közel álló életmódot, amely a fenti tipizálás alapján sehová sem sorolható.

A „tágon értelmezett élősködés” célpontja olykor nem egy gazdaegyed, hanem inkább a gazdafaj valamilyen egyedfölötti, „szuperorganizmus” jellegű egysége, mint például fészekben együtt fejlődő kölykök vagy fiókák, euszociális rovarok kolóniái, koralltelep stb. A gazdaalom vagy fészekalj kizsákmányolása jellemzi például a legtöbb bolhafajt (*Siphonaptera*), sok ászkapók- (*Pycnogonum*-) faj korallszirtek „élősködője”, a hangyásztücsök (*Myrmecophila acervorum*) a hangyák euszociális rendszerének kizsákmányolásával szerzi táplálékát.

A költésparazita fajok, például a kakukk (*Cuculus canorus*), más fajok ivadékgondozási erőfeszítéseit zsákmányolják ki, oly módon, hogy eltérítik a saját ivadékaik irányába (lásd a 8. fejezetet).

A „szimbionta-parazita” fajok eltértenek és kizsákmányolnak olyan erőforrásokat, amelyeket egyes gazdafajok eredetileg a szimbionta partnereik számára biztosítanak. Ilyen faj például az áltisztogatóhal néven közismert fűrészfogú nyálkásal (*Aspidontus taeniatus*), amely a kis tisztogatóhal (*Labroides dimidiatus*) és annak szimbiotikus partnerei közti kapcsolatot zsákmányolja ki.

Végül sok eset egyszerűen azért nem tipizálható, mert nem két, hanem több populáció szövevényes összefonódása figyelhető meg bennük.

7. 3. RÖVID, SZÜBJEKTÍV ÁTTEKINTÉS AZ ÁLLATI PARAZITÁKRÓL

Vírusok, viroidok és prionok

A vírusok valamely gazdaszervezet genomjának kiszakadt és önálló evolúciós pályára sodródott genetikai szakaszaiból származnak. A vírusok DNS- vagy RNS-örökítőanyagból és egy fehérjemolekulákból álló kapszulából épülnek föl. Közismert, hogy a vírusoknak nincs saját anyagcseréjük, az új generációt mindig a fertőzött gazdasejt hozza létre. Az influenzavírus, többek között, jelentős szelekciós nyomást fejt ki az emberi népességre.

A viroidok fehérjekapszula nélküli, néhány száz bázispárból álló RNS-molekulák, mintegy ezerszer kisebbek a vírusoknál. Növényi sejteket fertőzhetnek, reprodukciójuk alapelve a vírusokéhoz hasonló.

A prionok olyan fertőző fehérjék, amelyhez nukleinsavak nem csatlakoznak. Ismertek az emlősök idegsejtjeinek membránját fertőző prionok. Úgy tűnik, hogy a fertőzés képes a sejtmembrán egyes fehérjéit fertőzőképes prionná alakítani. Prionok okoznak olyan letális emberi betegségeket, mint például a kuru és a Creutzfeld-Jakob szindróma.

A vírusok, viroidok és prionok nem élőlények abban az értelemben, hogy szaporodási ciklusuk során számos, főleg az anyagcserével kapcsolatos életjelenség nem figyelhető meg, hiszen gyakorlatilag különböző információs rendszerek élősködői. Más életjelenségeik viszont kifejezettek, ilyenek elsősorban a tulajdonságok örökítésére és az evolúcióra való képesség. Éppúgy, mint a szűk értelemben vett élő paraziták, ők is csökkentik a gazdaszervezetek túlélési és szaporodási esélyeit, tehát virulensek, esetleg orvosi-állatorvosi értelemben vett betegségtüneteket is okoznak, tehát patogének.

Baktériumok (Eubacteria)

A prokarióták elterjedtségüket tekintve az élővilág egyik legsikeresebb csoportjának tekinthetők, nagy taxonómiai változatosságban és nagy mennyiségben népesítik be a legkülönbözőbb élőhelyeket. Számos különböző életmód lelhető föl kö-
rükben, egyes csoportjaik fakultatív vagy obligát paraziták. Egy átlagos, egészsé-

ges emberi testben föllehető sejtek számszerűen mintegy fele nem emberi sejt, hanem endoszimbionta vagy parazita baktérium. Mivel a prokarióta sejtek jóval kisebbek az eukarióta sejteknél, ezért mindez csak mintegy 1 kilogramm biomasszát jelent egy emberben – nem számítva persze mitokondriumaink mennyiségét, amelyek valójában endoszimbionta baktériumok. Emlősök bélcsatornájában elterjedt az *Escherichia coli*, jelentős emberi patogének a *Yersinia pestis* és a *Vibrio cholerae*.

Heterotróf protiszták (Protozoa)

Az állati egysejtűek mintegy tízezer faja állatokban élősök. Sok fajuk nem patogén, viszont néhány fajuk az emberiség negyedét veszélyezteti. Szemben a patogén baktériumok gyors lefolyású fertőzéseivel, a protiszták okozta fertőzések gyakran hosszadalmas lefutásúak, mert az immunrendszer előli kitérés sok kifinomult módját alkalmazzák. Ezek közül talán a legáltalánosabban jellemző a fejlődési ciklus komplexitása.

Mind az evolúciós múltban, mind a jelenben a legfontosabb emberi kórokozók a *Plasmodium*-fajok, amelyek az *Anopheles* szúnyogok vérszívása során terjednek. Más *Plasmodium*-fajok elsősorban madarak és szúnyogok élősök. Említésre méltó faj a *Toxoplasma gondii*, mely szaporodási ciklusának ivaros szakaszát csak macskafélékben (*Felidae*) képes megvalósítani. A macskák által ürített terjesztő képlet lényegében bármely emlőst és madarat megfertőzheti, és bennük kialakuló ivartalan fejlődési alakokat hoz létre. A magyar népesség mintegy harmada átesik a fertőzésen, mely rendszerint kevésbé patogén. Figyelemre méltó azonban, hogy a terhesség első néhány hetében – ha ez a nő életének első *Toxoplasma*-fertőzése – a kiváltott immunválasz spontán vetélést okozhat.

Gombák (Fungi)

A gombák egy kis hányada állati élősök. A *Pneumocystis carinii* az emberi népesség 80 százalékában van jelen, rendszerint nem patogén, de AIDS-áldozatoknál letális lehet. A *Microspora*-csoportot hagyományosan az egysejtűek közé sorolták, de ma már leegyszerűsödött gombáknak tekintjük őket (Cavalier-Smith 1998). Elsősorban rovarok sejten belüli élősök, de például az *Encephalitozoon cuniculi* a rágcsálók és háziállatok állományait tizedeli.

Csalánozók (Cnidaria)

A nyálkás spórákat (*Myxosporea*) a közelmúltig szintén az egysejtűek közé sorolták, sejttani és molekuláris genetikai bizonyítékok alapján azonban ma már a csalánozók leszármazottainak tekintjük őket (Siddall et al. 1995). Legtöbb is-

mert fajok halakban és gerinctelenekben él, bonyolult fejlődési ciklusaikban a gazdasejten belül élő egysejtű alakok is vannak (Molnár 1994), de terjesztő kép-
leteik többsejtűek, és két csalánsejtet is tartalmaznak.

Laposférgek (Platyhelminthes)

A közvetlen fejlődésű mótelyek (*Monogenea*) elsősorban halak kültakaróján, gyakran a légzőhám felületén élnek. A közvetett fejlődésű mótelyek (*Trematoda*) fejlődési ciklusa gazdaváltáshoz kötött. Ivartalan fejlődési alakjaik puhatestűekben élnek, az ivaros alakok madarak és emlősök, olykor hullók belső élősködői. A galandférgek (*Cestoda*) ivartalanul szaporodó lárvái a legkülönbözőbb gerinces és gerinctelen fajokban előfordulhatnak, a kifejlett férgek gerincesek bélcsatornájában élnek.

Fonálférgek (Nematoda)

A fonálférgek kis hányada (néhány ezer faj) állatokban élősködik. Gyakori a „geohelminth” életmód, ilyenkor a kifejlett féreg a bélcsatornában él, a terjesztő képletként szolgáló pete vagy lárva pedig a külvilágban szétszóródva várja a fertőzés lehetőségét. A sikeres fertőzés után a lárva gyakran hosszú és komplex vándorlási útvonalat jár be a gazda testében. Emlősökben elterjedtek az *Ascaris*, madarakban az *Ascaridia* orsóféregfajok. A parazitikus fonálférgek egy másik, madarakban és emlősökben elterjedt életmódja a gazda véredényrendszerében való élősködés. E fajok mikroszkopikus méretű lárvákat, mikrofiláriákat szülnek, amelyek a vérben keringenek, és vérszívó rovarokkal (pl. szúnyogok, bögölyök és tetvek) terjednek. Így például a bütykös hattyú (*Cygnus olor*) szívében élő *Sarconema eurycerca* mikrofiláriáit a *Trinoton anserinum* bunkóscsápú tetű terjeszti (Cohen et al. 1991).

Buzogányfejűek (Acanthocephala)

A buzogányfejűek lárvái ízeltlábúakban (*Arthropoda*) fejlődnek, és rendszerint manipulálják azok magatartását, hogy megnöveljék a továbbfertőzés esélyét (Moore 1984). A kifejlett állatok ízeltlábúakkal táplálkozó gerincesek (*Vertebrata*) bélcsatornájában élnek.

Puhatestűek (Mollusca)

Az *Unionidae* családba tartozó kagylók glochidium lárvái halak kültakaróján élő ektoparaziták. A kifejlett állatok kémiai, mechanikus és vizuális érzékszervekkel figyelik a közelítő halakat, hogy lárváikat alkalmas pillanatban lövelljék a vízbe. A glochidium lárvák hazai halakon is elterjedtek.

Rákok (*Crustacea*)

A vízi élőhelyeken, különösen a tengerben, az élősködők jelentős hányadát adják a rákok (Rohde 1993). Hiperparazita rákfaj a *Danalia curvata* (*Isopoda*), gazdaállata a *Sacculina carcini* (*Cirripedia*) élősködő rák, amely a *Carcinus meanas* (*Decapoda*) rák parazitája. A pontytetű (*Argulus foliaceus*) hazánkban is közönséges képviselője a haltetvek rendjének (*Brachiura*). E renddel rokoníthatók a féregatkák (*Pentastomida*), melyeknek alig 100 fajuk ismert. Lárvaik rendszerint köztigazdában fejlődnek, majd a kifejlett állatok a köztigazdát zsákmányként elfogyasztó hüllők légutaiban fejlődnek ki. Alig néhány fajuk él madarakban vagy emlősökben, sirályokban elterjedt a *Reighardia sterna*.

Poloskák (*Heteroptera*)

A poloskák életmódja változatos, fajaik többsége szárazföldön él, és növények nedveit szívogatja, de vannak ragadozó és vérszívó csoportjaik is. A *Cimicidae* családba vérszívó fajok tartoznak, ezek elsősorban madarak, kisebb mértékben emlősök fészkeiben elterjedt vérszívók. Az ágyi poloska (*Cimex lectularius*) nemcsak az ember vérszívója, hanem a nagyüzemi baromfitelepeken is előfordulhat, míg az *Oeciacus hirundinis* fecskéfészkek lakója.

Tetvek (*Phthiraptera*)

A rovarok legnagyobb olyan csoportja, amely kizárólag parazita fajokból áll, valamennyi faj madarak vagy emlősök ektoparazitája. Minden madárfajon él egy vagy inkább több tetűfaj, ugyanakkor az emlősök néhány rendje (rovar-evők, denevérek, cetek) teljesen mentesek a tetvektől. Sok fajuk erősen gazdaspécifikus, tehát csak egyetlen gazdafajon fordulhat elő, mások számos különböző gazdafajon is élhetnek. Mivel szárnyatlanok, általában közvetlen testi érintkezéssel fertőznek.

A fonalascsapú tetvek (*Ischnocera*) alrendje a madarak tollazatán vagy emlősök szőrzetén élő tetveket foglal össze. Főként a pihetollazatot legelik, a szarut endoszimbionta baktériumok (ezeket petesejten belül örökítik) segítségével emésztik, de olykor hámtörmelékekkel, bőrmirigyek váladékával és atkákkal is táplálkoznak. Testük alakja lehetővé teszi, hogy meglapuljanak valamely tolltípus felületi mélyedéseiben. Rágó szájszerveik erőteljesek, jelentős szerepük van az állat rögzítésében a tollazaton vagy a szőrzeten. Túlnyomó többségük madarakon élősködik, de a szórtetvek (*Trichodectidae*) emlősökön élnek. A bunkóscsapú tetvek (*Amblycera*) madarak kültakarójában, elsősorban a bőr felszínén élnek, és gyakran a megrágott tollcsévekezdeményből szívárgó vérrel táplálkoznak. Ausztráliában és Dél-Amerikában emlősökre specializált csoportjaik is

vannak. A szívótetvek (*Anoplura*) csak emlősökön találhatók, vérrel táplálkoznak. Az emberen elterjedt fejtetű (*Pediculus humanus*) egy változata házinyúlón él, legközelebbi rokonai bögőmajmokon (*Alouatta spp.*) fordulnak elő.

Bolhák (Siphonaptera)

Néhány ezer bolhafaj él a Földön, fajaik háromnegyede kifejezetten a rágcsálók (*Rodentia*) specialistája, további fajaik más emlősökön vagy madarakon élnek. A szigorú gazdafajlagosság általában nem jellemzi őket. Eredetüket tekintve közel állnak a legyekhez, így a bolhák is holometamorfózissal fejlődnek, lárváik a legyek nyüveihez hasonlóak, de szőrözöttek. A bolhák petéiket rendszerint nem a gazdaállatra, hanem annak fészkebe rakják, a lárvák pedig többnyire az imágók ürülékeként a fészekbe aláhulló, emésztetlen alvadt vérrel táplálkoznak, majd itt is bábozódnak (Marshall 1981). A legtöbb faj imágói viszonylag kevés időt töltenek a gazda testén. Az emberen és háziállatain gyakori az emberbolha (*Pulex irritans*) és a macskabolha (*Ctenocephalides felis*). A patkánybolha (*Xenopsylla cheopis*) a rágcsálók pestisbaktériumát (*Yersinia pestis*) esetenként az emberre közvetíti, majd ezután a baktérium bolhák nélkül is fönmaradó járványként terjedhet éveken át az emberi népességben. A pestisjárványok jelentős hatást gyakoroltak a középkor történelmére, de olykor manapság is föltűnnek.

Kétszárnyúak (Diptera)

Legyek gyakorlatilag minden szárazföldi és számos édesvízi élőhelyen előfordulnak. Egyes csoportjaik gombák, növények vagy állatok külső vagy belső élősködői, sokuk gazdasági szempontból is jelentős.

Az igazi vagy csípő szúnyogok (*Culicidae*) lárvái édesvízben élnek, és légköri oxigént lélegeznek, az imágóknak szűrő-szívó szájszervük van. A nőtények madarak és emlősök vérére szívják, a hímek növényi nedvekkel táplálkoznak. Az emberi maláriát okozó *Plasmodium*-fajokat *Anopheles*-fajok, a madármalária kórokozóit *Aedes*-fajok terjesztik. Fonálféreg mikrofilária-típusú lárváit szintén terjeszthetik szúnyogok.

A bögölyök (*Tabanidae*) lárvái mocsarakban, pocsolyákban élő ragadozók, a kifejlett nőtények emlősök vérére szívják, a hímek virágokat látogatnak. Hazánkban a marhabögöly (*Tabanus bovinus*) és rokon fajaik gyakoriak (Majer 1987). Egyes fajaik baktérium és mikrofilária jellegű fertőzéseket is terjeszthetnek.

A méhtetvek (*Braulidae*) közé tartozó méhtetülég (*Braula coeca*) kicsiny, szárnyatlan élősködő, háziméhállományokban elterjedt.

Az igazi legyek (*Muscidae*) családjának egyes taxonjai vérrel vagy szövetnedvekkel táplálkoznak, ilyenek például a szuronyos istállólegy- (*Stomoxys calci-*

trans) és a bökölégyszajkófajok (*Haematobia spp.*). Lárvaik a trágyában fejlődnek, az imágók számos kórokozót terjeszthetnek.

A gyomorbagócsok (*Gasterophilidae*) lárvai lovak, az orr- és garatbagócsok (*Oestridae*), valamint a bőrbagócsok (*Hypodermatidae*) lárvai párosujjú patások és rágcsálók belső élősködői. Néhány fajuk hazánkban is előfordul (Papp és Szapannos 1992).

A fémleslegyek (*Calliphoridae*) és húslegyek (*Sarcophagidae*) egyes fajai dögbé vagy élő állat sebébe egyaránt petézhetnek, ezek fakultatív paraziták, mások, mint például a pettyes húslégy (*Wohlfahrtia magnifica*) lárvai csak élő állatok sebében fejlődnek, ezek obligát paraziták. A *Protocalliphora* és *Philornis* nyúvek fészeklakó madarak fiókáiban fejlődnek.

A kullancslegyek (*Hippoboscidae*) ún. bábtojó legyek, lárvaik egyenként fejlődnek az anyaállat testében, a megszülető lárva azonnal bábozódik. Az imágók madarak és emlősök külső élősködői, vért szívnak. Lehetnek szárnyatlanok, mint például a juhcsimbe (*Melophagus ovinus*), szárnyasok de gyakorlatilag röpképtelenek, mint a sarlósfecske-kullancslégy (*Crataerina pallida*), vagy röpképesek, mint az énekesmadarak *Ornithomyia* kullancslegyei. Denevéreken élősködő bábtojó legyek a denevérlegyek (*Nycteribidae*, *Streblidae*).

Csáprágósok (*Chelicerata*)

Mintegy 15–20 ezer állatokon élősködő fajuk ismert. A kullancsok (*Ixodidae*) kifejletlen főleg emlősök vérszívói, de a lárvaik madaraktól és hüllőktől is szívják a vért. Életük során két vagy három gazdaegyedből táplálkoznak, ennek alapján „kétgazdás” vagy „háromgazdás” fajokról beszélünk. A trópusokon „egygazdás” kullancsfajok is élnek. E tulajdonságuk meghatározza az általuk terjesztett egysejtűek, baktériumok és vírusok fertőzési útvonalát. Fajaik gyakran kevésbé gazdaspecifikusak. Hazánkban leggyakoribb a közönséges kullancs (*Ixodes ricinus*), amely a vérszívás során a Lyme-kórt okozó baktériumot (*Borrelia burgdorferi*) és vírusos agyhártyagyulladást terjeszthet az emberre is. Az *Ixodes lividus* a partifecsken (*Riparia riparia*) való élősködésre specializált faj.

Az óvantagok (*Argasidae*) kullancsokra emlékeztetnek, de az imágókon a szájszervek a hasoldalra helyeződtek, kültakarójuk gyengén kitinizált, pergamenszerű. Elsősorban madarak és denevérek vérszívói, de a lárvaik olykor akár embert is támadnak. Hazánkban a baromfióvantag (*Argas persicus*) és rokon fajai gyakoriak.

A tetűatkák (*Dermanyssidae*) madarak és emlősök fészkében élnek, és szövetnedveket szívogatnak. A fészeklakó madarak fészkeiben gyakran tízezer-százezer példányuk is él. A madártetűatka (*Dermanyssus gallinae*) a baromfiólakban közönséges, az *Ornithonyssus bursa* énekesmadarak, köztük a füstifecske (*Hirundo rustica*) fészkeinek lakója.

A *Rhinonyssidae* atkák madarak orrüregében és légjárataiban élősködő vérszí-

vó állatok. E családtól függetlenül az atkák két más csoportja is a madarak légzőszerveiben való élősködésre specializálódott. A *Mesomyssus melloi* galambok orrüregében gyakori.

A *Varroidae* család egyetlen hazai faja az ázsiai nagy méhatka (*Varroa jacobsoni*), amely a mézelő méh külső élősködőjeként jelentős károkat okoz.

A bársonyatkákat (*Trombidiidae*) lárvái hüllők, madarak és emlősök szövetnedveit szívogatják, az imágók ragadozók. A hüllők számos, egymástól független fejlődési ágán kialakultak olyan atkazsebek, melyek mechanikailag védett, páradús és vérbő zugok a hüllő testén, úgy tűnik, mintha a bársonyatkalárvák védelmét és táplálását szolgálnák (Benton 1987). Az atkazsebek kialakulásáért felelős adaptációs mechanizmus nem ismert.

A szőrtüszőatkák (*Demodicidae*) emlősök szőrtüszőiben élő, apró, csökevényes lábú, szemek és légzőnyílások nélküli állatok. Emberben két, háziegérben három különböző *Demodex*-faj gyakori, általában kevésbé patogének.

A *Psoroptidae*, *Sarcoptidae* és *Knemidocoptidae* családok fajai emlősök és madarak kültakarójában élő apró, tizedmilliméteres atkák, melyek szövetnedveket szívogatnak. Jelenlétük gyakran tünetmentes. A rühösség mint betegség volta-képpen a gazdaállat bőrének heves immunreakciója az atkák anyagcsere-meléktermékei (levedlett bőr és ürülék) ellen. A *Psoroptes* atkák emlősök bőrének felületén élnek, a *Sarcoptes* atkák járatokat rágnak az emlősök bőrébe, míg a *Knemidocoptes* atkák ugyanezt teszik madarakon. A *Sarcoptes scabiei* az ember rühatkája. A *Proctophyllodidae* fajok madarak tollain gyakoriak, nem patogének.

Az édesvízi atkák (*Hydrachnidae*) lárvái vízi rovarok vagy puhatestűek élősködői, az imágók ragadozók.

Gerincesek (Vertebrata)

E törzsben nincsenek szűk értelemben vett parazita fajok. Közel áll a parazitizmushoz az állkapocsnélküliek közé tartozó mintegy ötven körszájú (*Cyclostomata*) faj, kifejlett egyedeik halak vérét szívják. A madarak közt kilencvennégy költésparazita faj, az emlősök közt három vérszívó vámpírdenevér- (*Desmodontinae*-) faj említhető. Ugyanakkor a gerincesek, talán nagy testméreteik és nagy anatómiai komplexitásuk miatt, az állati élősködés kiemelten gyakori célpoltjai.

7. 4. SZELEKCIÓ ÉS ADAPTÁCIÓ A GAZDA–PARAZITA KAPCSOLATBAN

7. 4. 1. A gazdák elkerülési és védekezési stratégiái

A paraziták akkor fejthetnek ki szelekciós nyomást a gazdapopulációra, ha a) a gazdaegyedek védekezési képessége a populáción belül változatos; b) e változatoság legalább részben genetikailag meghatározott; és c) ezért a különböző

genotípusok különböző rezisztenciát és az ezzel együtt járó költség- és haszontényezők különböző mértékeit biztosítják a gazdaegyedeknek. Ennek eredménye lehet a parazitákkal szembeni védekezés mint adaptáció megjelenése a gazdapopulációban.

Mindennek egyik alapvető feltétele, hogy a parazitát többé-kevésbé kifejezett virulencia jellemezze. A virulencia számos komponensre bontható, ilyenek lehetnek például a táplálék megvonása a gazdaszervezettől, a gazdaszervezetben kiválasztott anyagcsere-melléktermékek toxicitása vagy carcinogenitása, más parazitákkal való pozitív kölcsönhatás, a gazdapopuláción belül zajló ivari versengésben okozott hátrány, vagy akár a gazdaszervezet magatartásának direkt manipulációja is. Bár a paraziták definíció szerint virulensek, a virulencia mértéke a gyakorlatban rendszerint messze elmarad a kísérletekben mérhető és dokumentálható mértéktől. Egy másik, szintén gyakorlatias feltétel, hogy a gazda vizsgált magatartásformája valóban hatékony védekezési mód legyen a parazita ellen. E magatartás irányulhat a fertőzés elkerülésére (pl. habitat, fészkelőhely, préda, nemi partner megfelelő megválasztása), a parazita szaporodásának akadályozására, a parazita eltávolítására, megölésére, a nem rokon fajtáknak való továbbadására, vagy éppen a fertőzés rokonok felé való átadásának szabotálására.

Az alábbiakban áttekintek néhány figyelemre méltó állati magatartásformát, melyeket – több-kevesebb megalapozottsággal – paraziták elleni adaptációnak értelmezhetünk.

Védekezési formák fészeklakó vérszívók ellen

A fészeklakó madarak és emlősök fiókáit és kölykeit gyakran jelentős mértékben károsítják vérszívó vagy szövetnedveket szívó poloskák, bolhák, kullancsok és atkák. Elterjedt védekezési mód minden költéshez új fészket építeni, illetve – ahol ez jelentős környezeti korlátokba ütközik – a kevésbé fertőzött fészket választani (Moller 1990a).

A madarak teles költése általában kedvez a fészeklakó vérszívók mennyiségi növekedésének, ezért a telep méretének csökkentése vagy a magányos költés ellenük adott adaptív válasz is lehet (Brown és Brown 1986).

Néhány madárfaj rovar- és atkarepellens növényeket épít fészkebe, ez jól ismert védekezési mód például a házi veréb (*Passer domesticus*) és a seregély (*Sturnus vulgaris*) esetében, de hatékonysága vitatott például a seregély kapcsán (Clayton és Wolfe 1993). A fészekanyagot alkotó növények faji összetétele e madaraknál a véletlenszerűnél nagyobb arányban tartalmazott aromás növényeket (rendszerint közismert gyógynövényeket), s ezek eltávolítása a fészkekből növelte az atkák számát. Figyelemre méltó vizsgálati lehetőséget nyújthatna hazai kutatóknak a kis őrgébics (*Lanius minor*), mely az Alföldön főként mentából vagy cickafarkból építi fészket (Zágon András és Lovászi Péter szóbeli közlése). A só-

lyomalakúak (*Falconiformes*) sok hazai fajára szintén jellemző a fiókás fészkek rendszeres „díszítése” friss, zöld ágakkal, ennek adaptív értékét nem ismerjük.

Védekezési mód lehet egyes fajoknál a fészeklakó vérszívók elárasztása guanóval. A guanó ammóniatartalma és cementálódó struktúrája miatt eredményes eszköz tengeri madarak, például pingvinek kolóniáiban a kullancsok számának csökkentésére (Duffy 1991).

Néhány fajnál szimbionta partnerek tartják távol a vérszívókat a fészkekből. Így például a galléros csirőge (*Scaphidura oryzivora*) a gulyajárók közé tartozó költésparazita madárfaj, mégis szimbionta partnerként elfogadott a gazda (kacika, *Cacicus sela*) azon fészkeiben, ahol a *Philornis* légynyüvesség a gazda fiókáit jelentősen sújthatná, mert a csirőge fiókái képesek a légy petéit és nyüveit a mostohaestvérekről lecsipegetni. A csirőge e helyzetben nem mutat tojásmimikrit, és könnyen fölismerhető tojásait a gazda nem távolítja el a fészkekből. A csirőge-fiókás fészkekben a gazda fiókáinak mortalitása kisebb, mint az anélküli, nyüves fészkekben. Más fészkelőhelyeken viszont a gazdafajt nem fenyegetik a *Philornis* legyek, itt a csirőge tojásmimikrit mutat, a gazda pedig a fölismert idegen tojásokat eltávolítja (Smith 1968). A lármás füleskuvik (*Otus asio*) fészkebe olykor texasi karcú vakkígyót (*Leptotyphlops dulcis*) hord – noha más eleven zsákmányt nem visz a fészkekbe –, és a fészkekben a kígyó ízeltlábúakkal táplálkozik (Gehlbach és Baldrige 1987). A kutatók szerint a fiókák gyorsabban nőnek és kisebb mortalitást mutatnak a kígyós fészkekben, mint a kígyó nélküli fészkekben.

További védekezési mód a dezertálás; a túlságosan fertőzött fészkekben lévő, magatehetetlen fiókákat a szülők sorsukra hagyhatják, hogy erőfeszítéseiket később majd kevésbé fertőzött fiókák fölnevelésére fordíthassák (Duffy 1983; Székely et al. 1996). Emlősöknél lehetséges védekezési mód az utódok új fészkekbe költöztetése, madaraknál pedig a fiókák túl korai kiröptülése (Loye és Carroll 1991; Szép és Møller 1999). Makroevolúciós idotávlatban ez utóbbi akár a fészekhagyó életmód megjelenéséhez is elvezethet.

Védekezés kültakaróban élő ektoparaziák ellen

A kültakaróban élő, testi érintkezéssel terjedő „ragályos” ektoparaziták, mint például a tetvek, atkák, kullancslegyek és denevérlegyek számos elkerülési és védekezési magatartásra szelektálták gazdáikat.

A madarak csőrrel való tolláskodásának egyik motívuma a paraziták, elsősorban tetvek eltávolítása a tollazatból. A tolláskodás egyszerű kísérleti kezeléssel is könnyen manipulálható, ezért hatékonysága a tetvek ellen könnyen mérhető (Clayton 1991). A vadon élő madarak a nappal mintegy 10 százalékában (0,3–25,4 százalék) tolláskodnak (Cotgreave és Clayton 1994). A fejét és nyak felületét azonban nem tudja csőrrel elérni, ezért ha a madárnak nincs alkalmas partnere, e testtájakat lábbal vakarja. Clayton és Cotgreave (1993) fajok közti összehasonlító elemzésben kimutatta, hogy a különösen nagy csőrű ma-

dárfajok (mint pl. tukán, gulipán, pelikán stb.) csőrük viszonylagos alkalmatlanságát a tolláskodásra úgy kompenzálják, hogy a lábbal való vakaródzás arányát növelik a csőrrel való tolláskodás terhére. A madarak fején és nyakán rendszerint más tetűfajok élnek, mint a test többi részén, és e fajok morfológiailag is alkalmazkodtak a kicsi, rövid tollakhoz. Mivel a fej vakarása közben a láb igen gyorsan mozog, fölmerül a kérdés, vajon a madárgyűrűzés nem fokozza-e a fej fertőzöttségét.

Az emlősök szintén sok morfológiai adaptációt mutatnak a tetvek eltávolítására. Így például a szarvasmarha (*Bos taurus*) és más kérődzők nyelvének felületén kiálló papillák fésűként távolítják el a szőrzetből a tetveket, míg a háziegér (*Mus musculus*) és sok más rágcsáló két alsó metszőfoga oldalirányban mozgatható, így csipeszként szolgálhatja ugyanezt a célt (Murray 1990).

E védekezési módok testtájspecifikusak, s ez a specifitás a paraziták testtájspecifitásával összerendezettnek tűnik (Rózsa 1993). Az ektoparaziták előfordulása vagy azért testtájspecifikus, mert eltávolításuk a testről nem véletlenszerű, vagy azért, mert szelektíve keresik a gazda által kevésbé védett testtájukat, vagy – és ez a legvalószínűbb – mindkét ok miatt együttesen.

Kevésbé testtájspecifikus védekezési módok az emlősök és madarak porfürdővel, sárfürdővel (dagonya), napfürdővel és vízfürdővel kapcsolatos magatartásformái. Egyes madárrendek képviselői, mint például a galambok és gerlek (*Columbiformes*), soha nem fürdenek porban, mások viszont gyakran teszik ezt.

A madarak és emlősök sok szociális faja kurkászik, vagyis fajtársait megtisztítja a fölismerhető és elérhető ektoparazitáktól. Az etológusok hagyományosan alábecsülik ennek parazitaellenes jellegét, s úgy tekintik, hogy a fajtársak kurkászása inkább csak jelképes altruizmus, melynek igazi értéke a csoporton belüli agresszió csökkentése és a szociális kötelékek megerősítése (Csányi 1994). Elképzelhető azonban egy fordított értéksorrend is; egyes fajoknál talán éppen azért fontos csökkenteni az agressziót, és azért fontos a szociális kapcsolat, mert mindez lehetőséget nyújt a nehezen elérhető testtájak mentesítésére az ektoparazitáktól.

A gerincesek sok faja laza szimbiózis jellegű kapcsolatban „tisztoogat” más gerinces fajokat. Ismert példák a kis tisztoatóhal (*Labroides dimidiatus*), a krokodilusmadár (*Pluvianus aegyptius*), vagy kérődzőkön bögölyökre és kullancsokra vadászó pásztorgém (*Bubulcus ibis*) stb.

Mintegy kétszáz madárfaj esetében ismert, sajátos védekezési mód a hangyázás. Passzív hangyázást mutat például a seregély (*Sturnus vulgaris*), mely hangyabolyba ülve tollazatát kiteríti, és hagyja, hogy a hangyák bejárják a testét. Aktív hangyázást végez például a szajkó (*Garrulus glandarius*), mely hangyabolyba ülve fölcsippent egyes hangyákat, és a kifecskendezett hangyasavval keni tollazatát. A hangyázás ektoparazita-fertőzések elleni hatását eddig nem sikerült kielégítően igazolni (Hart 1997).

A hangyázás valószínűleg csak az egyik speciális formája a madarak és emlősök egy hasonló, de sokkal elterjedtebb magatartásformájának, a kültakaró ké-

miaailag aktív hatóanyagokkal, mint például aromás vegyületekkel, savakkal és illatanyagokkal való kezelésének. Anekdotikus információk szerint egyes fajok például a margarétát (hatóanyaga, a pyrethrum közismert rovarölő), mások citromdarabokat is fölhasználnak (Clayton és Wolfe 1993). Különös jelentőségű lehet mindez például a sün- (*Erinaceus spp.*) és süntanrek- (*Ericulus spp.*) fajok esetében, hiszen e fajok képtelenek vakaródnizni. Egy elterjedt, sajátos viselkedésformájuk, hogy a számukra elérhető aromás és mérgező anyagokat megrágják, majd nyálukkal elkeverve testükre nyalják. A nyugati sün (*Erinaceus europaeus*) gyakran használ kamillavirágot, varangyfűtömrigyvet és cigarettacsikket kultakarójának kezelésére (Nowak és Paradiso 1983). E viselkedés hatékonyságát ektoparaziták ellen még nem vizsgálták.

A ragályos parazitákkal különösen fertőzött egyedek úgy is csökkenthetik parazitáik egyedszámát, ha fajtársaiknak átadják azokat (Hart 1997). Ennek előfeltétele, hogy a parazita fejlődési ciklusában a terjedésre képes forma ne különüljön el a táplálkozó formától. Egy állat megszabadulhat például bolhákától és tetvektől, ha a fajtársak csoportjába vegyülve elősegíti azok továbbterjedését. Fordítva is igaz: a csoportos állatok vélhetően fontos fertőzéselkerülési adaptációja, hogy az idegen fajtársakat lehetőleg kizárják a csoportból (Freeland 1976).

A ragályos paraziták elkerülésének egyik hatékony módja az, hogy az állatok párválasztáskor preferálják a nem fertőzött nemi partnereket, hiszen ezzel elkerülhetik a párzás során terjedő fertőzéseket. A szelektív párválasztás persze egyéb adaptív hasznot is hozhat; hiszen a kevésbé fertőzött nemi partner várhatóan jobb ivadékgondozó, s az utódokba örökített génjei vélhetően hatékonyabb rezisztenciát biztosítanak majd az utódoknak (Møller 1990b).

Védekezési formák vérszívó legyek ellen

A vérszívó legyek, így például csípőszúnyogok és bögölyök elkerülésére számos magatartásforma alakult ki a madarak és emlősök körében. Bár e rovarok nem szűk értelemben vett paraziták, de számos vírus, baktérium és protozoa parazitát terjesztenek, így a vérszívók elleni adaptáció egyúttal az általuk terjesztett paraziták elleni adaptációként is szolgálhat.

Madarak esetében általános védekezési mód a legyek hessegetése a fej és a csőr rázásával, szárnyacsapkodással, nagy testű emlősöknél fej- és farokmozdulatokkal.

Valószínűsíthetően szintén szúnyogok elleni adaptáció a védett helyen, illetve a defenzív pózban való alvás. E viselkedés hatékonyságát gyakorlatilag nem vizsgálták, s így csak anekdotikus információ utal a jelentőségére. A Hawaii-szigeteken nincs endemikus madármalária, ezért a szúnyogok madarakra gyakorolt hatása elenyésző volt. A madárélősködő *Plasmodium*-fajok véletlen betelepítése után az endemikus gyapjasmadarak (*Drepanididae*) 55 fajából 22 kihalt, a fennmaradt fajok azonban jelentősen változtattak korábbi alvásmódjukon.

A madarak éjszakára a hegyeken fölfelé, magasabb régióba „vonulnak” aludni, és elterjedt a korábban ott ismeretlen, defenzív alvási póz. E póz lényege a szúnyogcsípésnek kitett, tollatlan testfelület minimalizálása azáltal, hogy az alvó madár egyik lábát és az orrnyílásait a tollzatba rejti (van Riper et al. 1986).

A csoportokba tömörülés, habár nem feltétlenül hátrányos a vérszívóknak, mégis kedvező lehet a fenyegetett gazdaegyednek. A szúnyogok és bögölyök általi relatív fenyegetettség ugyanis csökkenthető („hígítható”) a csoportokhoz csatlakozással, illetve a csoport periferiájáról a középpontja felé való elmozdulással (Hart 1997). Mindez az önző csorda-hipotézis (Hamilton 1971) megnyilvánulási módjaként értelmezhető.

Kulturális védekezési módok

A főemlősöknek az ember kialakulásához vezető fejlődési ágán megjelent a paraziták szelekciós nyomására adott kulturális válasz képessége. A ruha és a tűz a legjelentősebb korai találmányok közé tartozik. Bár ezeket hagyományosan az időjárás viszontagságaival és ragadozókkal szembeni védelemmel kapcsolatban szokták emlegetni, de lehetséges, hogy valós jelentőségük egészen más. A tűz és a ruha védelmet nyújtott a nagyragadozóknál sokkal rettegettebb paraziták ellen. Őseink tűzben sütötték-főzték táplálékukat, ezáltal lépéselőnybe kerülhettek a táplálékkal bejutó kórokozókkal szemben. A ruházat tetszőlegesen cserélhető kültakaróként szolgált, a túlságosan tetves vagy bolhás ruhát fertőtleníteni lehetett (elegendő hangyabolyba tenni), vagy el lehetett hajítani. Legnagyobb jelentősége abban rejlik, hogy képes az alvó embert megvédeni a *Plasmodium*mal fertőzött nőstény *Anopheles* szúnyogtól. Korunkban a grizzli-medve évente átlagosan három, a fehércápa ötven, a malária pedig két-három millió emberi áldozatot szed, és nem valószínű, hogy az ember evolúciós múltjában a nagyragadozók és a paraziták ettől lényegesen eltérő arányban tizedeltek volna a népességet. Úgy tűnik, hogy a ruha és a tűz őseinknek az állatvilágban kivételes védelmet nyújtott a külső és belső élősködőkkel szemben, s ezzel hozzájárult fajunk példátlan népességrobbanásához.

Egyéb védekezési formák

Az endoparaziták sok képviselője táplálékkal felvehető terjesztő képletek (peték, spórák stb.) által fertőz. Általánosan elterjedt ellenadaptáció a potenciálisan fertőző anyagok elkerülése. Számptalan faj, mint például az ember, veleszületett készletet mutat a fajtársak ürülékének vagy holttestének elkerülésére. A legelő juhok (*Ovis aries*) sajátos döntési kényszerrel néznek szembe, az ürülékcsomók közelében egyrészt nagyobb a gyep tápértéke (N-tartalma), másrészt nagyobb az *Ostertagia circumcincta* fonalféreg fertőzés veszélye is (Hutchings et al. 1999).

A szarvasmarha (*Bos taurus*) lehetőleg kerüli a borz (*Meles meles*) ürülékével szennyezett legelőt, így csökkenti a szarvasmarha-tuberkulózis (*Mycobacterium bovis*) fertőzésének veszélyét (Hutchings és Harris 1997).

A paraziták ellen elvileg hatékony védekezési mód lehet az öncsonkítás, sőt szélsőséges esetben az öngyilkosság is. Az öngyilkosság különösen költséges védekezési mód, ezért megjelenésére csak akkor számíthatunk, ha a parazita szélsőségesen patogén (tehát parazitoid), és a térben szomszédos fajtársak egymásnak különösen közeli rokonai, mint például az ivartalan klónok tagjai esetében. Az első ismert példa a borsó-levéltetű (*Acyrtosiphon pisum*), mely gyakran leveti magát a tápnövényről, ha parazitoid tetvésző faj (*Aphidius ervi*) fertőzi (McAllister és Roitberg 1987). Egyes fertőzött poszméhek (*Bombus spp.*) fertőzés esetén szintén elhagyják kolóniájukat, azonban ennek adaptív öngyilkosság jellege vitatható (Poulin 1992).

Az állatok sok faja válaszol a legkülönbözőbb endoparazita fertőzésekre a testhőmérséklet növelésével, ez a jelenség a láz. A „változó testhőmérsékletű”, ectotherm állatok esetében jellemző a magatartási láz, ilyenkor a fertőzött állat a forró helyeket keresi, hogy teste átmelegedjen. A humán gyógyászatban is ajánlott az infravörös lámpa használata például homloküreg-gyulladásokor. Az „állandó testhőmérsékletű”, endotherm állatok esetében jellemző az élettani láz, amelyet a test hőszabályozó központjának megváltozott működése okoz. A láz tehát gyakran – de korántsem mindig – defenzív tünet, tehát a gazda adaptív válasza a fertőzés folszámolására, és legalábbis egy határon belül (<38° C) e tünet orvosi kezelése lassítja a gyógyulást (Ewald 1994).

A gerincesek körében az immunológiai védelem általánosan elterjedt védekezési mód az endoparazita fertőzések elhárítására, de hatékony lehet a vérszívó állatok ellen is. A vérszívók rendszerint a nyálukkal bejuttatott biokémiai hatóanyagokkal manipulálják az állat vérkeringését, és e hatóanyagok az immunrendszer számára gyakran fölismerhetők és kicsaphatók. Nem alakulhat ki immunválasz olyan parazitákkal szemben, amelyek a gazdának csak az elhalt szöveteivel táplálkoznak. Ilyen például a fonalascsapú tetvek sok olyan faja, amelyek csak a tollazat hőszigetelő piherétegét legelik.

Az immunválasz mechanizmusával itt nem foglalkozunk részletesen, mert hagyományosan nem tekintik a „viselkedés” fogalomkör részének. Lényeges azonban leszögezni, hogy az immunválasz kialakulásának minden lépése több-kevésbé genetikailag meghatározott, és a populáción belül rendszerint poligenikus öröklődésre utaló fenotípusos változatosságot mutat. Mindez háziállatok nemesítési kísérleteiben is jól vizsgálható (Wakelin és Apanius 1997). Jellemző továbbá, hogy az immunválasz energetikailag igen költséges, és gyakran magát a gazdát is jelentősen károsítja (Sheldon és Verhulst 1996). Emberben például spontán vetélést okozhat a *Toxoplasma* elleni immunválasz.

Mint azt a fenti példák is illusztrálják, a gazdák paraziták elleni védekezését általánosságban az jellemzi, hogy a védekezés gyakran nagyon költséges, tehát jelentősen csökkenti a gazdák túlélési és szaporodási sikerét. Másrészt a haté-

kony védekezés szelekciós nyomást fejt ki a parazitákra, s így kiprovokálja a paraziták evolúciós ellenlépéseit.

7. 4. 2. A paraziták elkerülési, védekezési és manipulációs stratégiái

A gazdák hatékony parazitaelkerülési és -védekezési stratégiái vélhetően arra szelektálják a parazitákat, hogy adaptálódjanak a gazda támadásainak elkerülésére vagy kivédésére. Ez akkor lehetséges, ha a) a parazita egyedek védekező/elkerülő képessége a populáción belül változatos; b) e változatosság legalább részben genetikailag meghatározott; és ezért c) a különböző parazita-genotípusok különböző túlélési és szaporodási sikert biztosítanak hasonló gazdaállatokban. Ennek eredménye lehet a gazda támadásainak elkerülésére vagy kivédésére való képesség mint adaptív jelleg kialakulása a gazdapopulációban.

Mindennek egyik gyakorlati, alapvető feltétele, hogy a gazda vizsgált magatartásformája valóban hatékony képesség legyen a fertőzés elkerülésére, a parazita gazdaszervezetben való szaporodásának gátlására, a parazita eltávolítására, megölésére vagy a rokonok továbbfertőzésének akadályozására. Egy másik, szintén gyakorlatias feltétel, hogy a parazita elkerülési vagy védekezési viselkedése valóban hatékony legyen a gazda támadásai kivédésére. E magatartás irányulhat például a támadások időbeli vagy térbeli elkerülésére (komplex fejlődési ciklus, gyakran változó gazdafaj- és testtájspecifitással), vagy a biokémiai jellegű védekezés biokémiai elkerülésére például az immunológiai mimikri néven emlegetett viselkedésformák által.

Ha egyazon gazdapopulációt több parazita faj fertőz egy időben, az együtt élő parazita fajok rendszerint eltérő testtájspecifitást, azaz testtáj-szegregációt mutatnak. A testtáj-szegregációt korábban a kompetíció elkerülése szempontjából adaptív értékű niche-szegregációnak tekintették (Marshall 1981). E felfogás mára már tarthatatlan, hiszen a parazita populációk a gazdaegyeden rendszerint nem forráslimitáltak. Modellek viselkedésének tanulmányozása alapján valószínűsíthető, hogy a gazda támadásai testtájspecifitásra szelektálják a parazitákat, majd ha a különböző parazita fajok véletlenül eltérő testtájakra szegregálódnak, akkor stabil, ellenkező esetben instabil parazitaegyüttes jön létre. A stabilitást lényegében a gazdák parazita elleni támadásainak optimalizációja biztosíthatja, hiszen a gazdapopuláció arra szelektálódik, hogy a kevésbé fertőzött testtáj védelmét gyöngítse azért, hogy a fertőzöttebb testtáj védelmét fokozhassa (a különböző testtájak védelme közti cserearányt feltételezve). Ha ez a modell realisztikusnak tekinthető, akkor a testtáj-szegregációt lényegében fajszelekció szintű szelekciós nyomás alakítja ki (Reiczigel és Rózsa 1998). Elképzelhető, hogy az együtt élő paraziták testtáj-szegregációra való erős hajlama makroevolúciós távon jelentős akadálya lehetett a morfológiai komplexitás növekedésének. Egy túlzottan bonyolult anatómiai fölépítés talán túlzottan sok parazita faj együttes megjelenését tenné lehetővé.

A kitérésre a gazdák által kialakított immunvédelem elől a paraziták számos biokémiai és élettani adaptációt fejlesztettek ki. Ezek körébe tartozik például a kültakaró jellegének vagy a testtájspecifitásnak megváltoztatása a parazita egyedfejlődési ciklusa során, valamint a gazda ellenanyagait kicsapó hatóanyagok (*immunoglobulin binding proteins, IGBP*) vérbe juttatása. A *Rhipicephalus appendiculatus* kullancsfajban a hím és az általa megtermékenyített nőstény szoroson egymás mellett, fejüket összedugva szívnek vért. A hímnak viszonylag kevesebb vérre van szüksége, s így képes a nőstényt segíteni oly módon, hogy az általa termelt IGBP-t a nőstény számára szükséges mértékben bocsátja a sebbe (Wang et al. 1998).

Egyes parazitafajok képesek a gazda morfológiai, élettani és magatartási jellemzőit úgy manipulálni, hogy a megváltozott tulajdonságok elősegítsék a parazita továbbterjedését. A szakirodalom számos példát említ e jelenségre, hasznos lehet azonban a kritikai szemlélet e téren is, mert a fölhozott példák jelentős része másképp is értelmezhető (Poulin 1995). Figyelemre méltó példa viszont a lándzsásmétely (*Dicrocoelium dendriticum*) fejlődési ciklusa. Petéjét a zebracsiga (*Zebrina detrita*) táplálékként fogyasztja el, majd a csigában két ivartalan szaporodási szakasz után alakulnak ki a cercária lárvák. A csoportosan ürülő cercáriákat egyes hangyák megeszik. Egy-két cercária a hangya agydúcába vándorol, és módosítja a hangya magatartását. A fertőzött hangya fűszál hegyére mászva rágóival rögzíti magát, növelve annak esélyét, hogy a lárva a végleges gazda, egy kérődző emésztőcsatornájába jusson. A hangya agydúcában lévő lárvák azonban elhalnak, s csak azok a klóntestvérek fertőzhetnek, amelyek nem vándoroltak az agydúcba (Poulin 1998). Úgy tűnik, öngyilkos lárvák manipulálják a gazda magatartását, hogy rokonaik tovább fertőzhessenek.

7. 4. 3. A virulencia

A parazitavirulenciát és -patogenitást a mikroevolúció által gyorsan és hatékonyan formált tulajdonságok együttese határozza meg. A jelenséget itt egy leegyszerűsített rendszerben szemléltetjük, amelyben a gazda–parazita kölcsönhatás kizárólag metabolikus jellegű: a parazita a gazdából táplálkozik, és abba üríti anyagcseréjének salakanyagait. Tekintsünk egy olyan hipotetikus allélt, amely az őt hordozó parazitának nagyobb szaporodási rátát biztosít egy adott gazdán belül, mint az azonos lókuszerűt versengő alternatív allélpárja. A nagyobb szaporodási rátát biztosító parazitagenotípus vélhetően élénkebb anyagcserét folytat majd a gazdában, mint az alternatív genotípus. Mivel a virulencia komponenseit ebben a leegyszerűsített esetben kizárólag a parazita-anyagcsere határozza meg, feltételezhetjük, hogy a gyorsabban szaporodó genotípus egyúttal virulensebb genotípus is lesz. Melyik allél biztosít szelekciós előnyt?

A kérdésre adott válasz az adott fertőzési szituáció függvénye. Egy gazdaegyeden belül nyilván a magasabb szaporodási rátát biztosító, tehát virulen-

sebb allél válik gyakoribbá. A gazdaegyedben egymást követő generációváltások során tehát az várható, hogy a parazita virulencia folyamatosan nő. Csak-hogy egyetlen gazda élettartama sem korlátlan, s ezért az újabb gazdákra való továbbfertőzés a paraziták élettörténetének sűrűn és rendszeresen bekövetkező, jelentős szelekciós nyomást kifejtő szituációja. Ha egy gazdaegyedben a fertőzés virulenciája igen magas, az ott élő parazitáknak rosszak az esélyeik arra, hogy bármelyikük is továbbjusson egy újabb gazdába. Az ilyen gazdaegyedet fajtársai kizárják a szociális és szexuális kapcsolatokból, várható élettartama lecsökken, ezért parazitái egyfajta mikroevolúciós zsákutcába jutottak. Egy másik gazdában viszont, ahol a paraziták egy másik csoportja véletlenül egy egyelőre kevésbé virulens fertőzést hozott létre, ott a parazitáknak jobb esélyeik vannak a továbbfertőzésre, mert gazdájuk aktív a szociális és szexuális kapcsolatokban, és a várható élettartama hosszú. A továbbfertőzés tehát a szaporodási ráta és ezáltal a virulencia csökkenésére szelektálja a parazitákat (Ewald 1995).

A paraziták életmenetét gyakran a gazdaegyeden belül szelektált versenyképesség (nagy szaporodási ráta) és a továbbfertőzés során szelektált fertőzési képesség (kis szaporodási ráta) közti kompromisszum határozza meg. Ebből számos tesztelhető predikció vezethető le. A legfontosabb közülük, hogy ha a parazita életciklusjellege vagy a környezeti szituáció folytán a virulencia növekedése nem gátolja, sőt esetleg még segíti is a továbbfertőzést, akkor a virulencia drasztikus növekedése várható. Az alábbiakban néhány jellemző példát sorolok föl Ewald (1995) alapján.

A betegségtünetek egy része manipulatív tünet, ilyenkor a parazita manipulálja a gazda morfológiai, élettani vagy magatartási jellemzőit, hogy ezzel növelje a továbbfertőzés esélyét, ez tehát a parazita adaptív tulajdonságkészletének szerves része. Ebben az esetben a patogenitás növelése fokozza a továbbfertőzés esélyét. Gyakori ez a különböző gazdafajok közti gazdaváltással terjedő patogéneknél. A *Plasmodium*-fertőzés úgy manipulálja az embert, hogy mintegy felkínálja a szúnyogoknak (lázroham okozta magatehetetlenség, a vér viszkozitásának változása stb.). A préda–predátor útvonalon terjedő fajok, mint például a galandférgek, a *Trichinella*-fajok és a buzogányfejű férgek gyakran olyan tünetet okoznak a köztigazdában, amely növeli annak esélyét, hogy azt egy következő gazdafajnak alkalmas predátor elfogyassza (Moore 1984). E fertőzések a manipulált gazdában rendszerint nagyon virulens lefutásúak.

Az ivóvízzel terjedő patogének esetében a hasmenés a parazita számára adaptív, manipulatív tünet. Ha az ivóvíz ürülékkel szennyeződhet, a patogenitás növelése elősegíti a fertőzés továbbadását, s ilyenkor halálos hasmenés kiváltására szelektálódik például a kolerabaktérium (*Vibrio cholerae*).

Ha a parazitának aktív térbeli terjesztő képlete, például egy röpképes fejlődési alakja is van, akkor terjedését kevésbé befolyásolja a korábban megfertőzött gazdaegyed állapota. A rovarok lárvaként gazdaállatban fejlődő és imágóként jól repülő fajai rendszerint letális fertőzéseket okoznak, tehát parazitoidok.

Ha a parazita időben jelentős periódusokat képes inaktívan átvészelni, ez az

„ülni és várni” stratégia szintén függetleníti a terjedési sikert a korábban fertőzött gazdaegyed állapotától. Így például az emberi tüsszentéssel terjedő kórokozónál az időbeli kitartóképesség és a patogenitás pozitív korrelációt mutat. Szélsőséges időbeli kitartásra képesek egyes prionok, mint például a letális Creutzfeld-Jakob szindróma kórokozója.

A kórházi eszközökkel és a személyzettel terjedő patogének továbbadásának esélyét kifejezetten növelheti a fokozódó patogenitás, hiszen az eszközök és a személyzet kontaktusai sűrűbbek a súlyosabb beteg emberrel. És valóban, az *Escherichia coli*-, valamint a *Salmonella*-, *Staphylococcus*- és *Streptococcus*-fajok kórházakban előforduló ökotípusai (= törzsei) rendszerint virulensebbek, mint a környező városban föllehető változatok.

A háború és a járvány mindig is együtt járt az emberi történelem során. A második világháborúban, és a történelem minden korábbi nagy háborújában több ember halt meg a járványok, mint a fegyverek áldozataiként. Háborúban a kórokozók terjedését elősegítette a növekvő patogenitás; ahol a fertőzések egyre jobban tizedelték a katonákat, oda a hadvezetés egyre több egészséges tartalékost vezényelt. A beteg embereket, ha életben maradtak, leírhatatlan zsúfoltságú frontkórházakba szállították. A frontvonaltól biztonságos távolban telepített frontkórházak személyzetének halandósága nagyobb volt, mint a fronton aktívan harcoló katonáké. Az első világháború négy év alatt mintegy 10 millió áldozatot követelt, míg a nyugati front lövészárkaiból kiindult influenzajárvány, a spanyolnátha két év alatt világszerte mintegy 20 millió áldozatot szedett. Sok virológus szerint a spanyolnáthát egy korábban csak sertésben specifikus vírus emberre adaptált változatának megjelenése okozta. Lehet, hogy így volt, de a vírus eredetével kapcsolatos vita nem mond ellent annak a véleménynek, hogy a különösen patogén változat elterjedésének ökológiai feltételeit a háború alapozta meg (Ewald 1994).

Melyek azok a környezeti szituációk, amelyek a virulencia csökkentésére szelektálják a parazitákat? A gazda túlélési és szaporodási sikerének csökkenése különösen rontja a továbbfertőzés esélyeit, ha a parazita vertikális fertőzési útvonalon, tehát a szülő–utód vonalon, vagy – tágabban értelmezve – rokoni kapcsolatok mentén terjed. Számos parazita csoportban valóban kimutatható, hogy a vertikális fertőzés arányának növekedésével csökken a virulencia (Anderson és May 1982; Clayton és Tompkins 1994). Ennek szélsőséges példája a petesejten belül továbbadott „paraziták” esete. Ezek rendszerint „negatív virulenciát” mutatnak, hatásukra tehát a gazda fitness növekszik, és ezért szimbionta szervezetként defináljuk őket. Ilyenek például saját mitokondriumaink.

7. 5. A GAZDA–PARAZITA FEGYVERKEZÉSI VERSENY JELLEGE

Az egymásra kölcsönösen szelektációs nyomást kifejtő fajtárok koevolúcióját gyakran fegyverkezési versenyhez hasonlítják. Ez azt sugallja, hogy az egyik fél evolúciós változása szelektációs nyomást fejt ki a másik félre, amely ott evolúciós

változást okoz, majd megfordítva. Valóban, a gazdák védekeznek a parazitáik ellen, de a paraziták számára ez támadás, és védekezni fognak ellene stb. A fegyverkezési verseny azonban csak egy metafora.

A gazda növekvő védekezési hatékonyságának eredményeképpen csökken a továbbfertőzés esélye, ezért várhatóan nő az egyazon gazdaegyedben való hosszú kitartás képességének adaptív értéke, ezért csökken a virulencia is. Ekkor viszont nő a gazdapopuláció egységsűrűsége, ezért várhatóan növekedni kezd a virulencia is, és kialakulhat a virulencia egyfajta oszcillációja.

A gazda–parazita érdekellentét nem feltétlenül hálózza be a kapcsolat minden szakaszát. A fertőzött gazdaegyed számára esetleg adaptív értékkel bírhat a paraziták terjesztésének direkt elősegítése, ha a fertőzési útvonal az átlagosnál kevésbé rokon egyedek felé irányul. A fertőzött állatok számára például adaptív tulajdonság lehet kivándorolni, és a fertőzést távoli, idegen fajtársak felé irányítani (Rózsa 1999). Mindez a rosszindulat („*spiteful behaviour*”) egy speciális megvalósulási módja lehet (Hamilton 1970).

Ebben a furcsa, jelképes fegyverkezési versenyben mintha a felek olykor fegyverszünetet is kérhetnének, máskor mintha az időszakos érdek-összefonódás motívuma is megjelenne közöttük.

A gazda–parazita koevolúciós kapcsolatot formáló kölcsönös szelekciós nyomás nem szimmetrikus. A parazita számára a gazda habitat, táplálékforrás és természetes ellenség egyben, amellyel minden parazita együtt él. A gazda számára viszont az adott parazitapopuláció csak egyetlen, gyakran nem is túl jelentős környezeti tényező, amellyel korántsem minden gazdaegyed találkozik. Az egyedi szintű kapcsolatban is aszimmetrikus a tét, a parazita az életét, a gazda gyakran csak egy csepp vérének kockáztatja. A paraziták gyakran erősen gazdaspecifikusak, tehát egyetlen vagy alig néhány gazdafajra specializáltak, míg a gazdafaj rendszerint sok különböző parazitafajjal áll kapcsolatban (Poulin 1994). Várható tehát, hogy a gazdapopuláció nem adaptálódik az elképzelhető maximális mértékben a parazitáihoz, míg a paraziták – a biológiai realitások határai között – maximális mértékben adaptálódnak gazdafajaihoz. Mindez a növények és fitofág rovarok között tapasztalt aszimmetrikus szelekciós nyomáshoz hasonlítható (Jermy 1987).

A gazdapopuláció tehát csak korlátozott mértékben adaptálódik bármely parazitafajhoz, ezért a (tágon értelmezett) rezisztencia mértéke a populáción belül várhatóan a normális eloszlást közelíti: az egyedek többsége egy átlagos, közel optimális mértékű rezisztenciát mutat, kevés példány ezt jóval meghaladó vagy jóval alulmúló mértékben rezisztens. A paraziták éppen ezért várhatóan aggregált eloszlást mutatnak, kevés gazdaegyeden nagyon sok, sok gazdaegyeden nagyon kevés vagy nulla parazita fordul elő (Crofton 1971). Ezért egy parazitapopuláció egyik jelentős hányada néhány gazdaegyeden nagy tömegbe sűrűsödve él, gyakran egyfajta zsákutcába rekedve, a továbbfertőzés esélye nélkül. A populáció másik jelentős hányada rengeteg gazdaegyeden szétszóródva fordul elő, gyakran éppen ők a populációt fönntartó, továbbfertőző hányad.

7. 6. KONKLÚZIÓK ÉS JAVASOLT KUTATÁSI IRÁNYOK

Nem értjük a parazitizmus általános jelentőségét a földi bioszféra alakításában, legfeljebb sejtésekre hagyatkozunk. Vélhetően limitálják a földi állatvilág testméreteit, anatómiai komplexitását, egyedsűrűségét, földrajzi elterjedését, befolyásolják magatartási stratégiáit és fajgazdagságát. Hatnak az emberi magatartásra, a népességnövekedésre, a kultúrára és történelemre. Mindez érdekes, de a rendelkezésünkre álló metodikákkal nem vizsgálható. A gazda–parazita kapcsolat evolúciós és viselkedésökológiai elemzése egy ma még alig létező tudományterület, gyakran csak anekdoták, kérdések és kételyek vannak. A történelmünk lassan mégis átalakul; be kell látnunk, hogy a gyarmatosítás története során nem az európai civilizáció, hanem az európai járványok hódították meg a világot (Diamond 2000). Vajon a közeljövő biztonságpolitikájának döntő eleme, a migrációs politika paraziták és patogének által diktált politika lesz-e? Ha jobban megérthetnénk a fertőző betegségek természetrajzát, vajon megváltozna-e a társadalom viszonya a kórokozókhoz? A paraziták globális eradikációjának nagyra törő tervét (Kobulej 1952) fel kellene váltania a kórokozókkal való tartós együttélés kifinomultabb lehetőségeit kereső, realisabb stratégiával (Ewald 1994).

A parazitákról szóló tudományos információ túlnyomó többsége a kiirtásuk technikáira korlátozódik, miközben szinte semmit nem tudunk a természetes élőhelyeiken folytatott életmódjukról és viselkedésükről. Sok eredmény várható a viszonylag új vizsgálati eljárásoktól, mint amilyenek a filogenetikai összehasonlító metodikák és a molekuláris genetikai módszerek. A várható eredmények interpretációja azonban nem lesz könnyű, mert továbbra is hiányterület a természetrajzos szemléletű, „terepen” végzett zoológiai munka. Alapvető irodalomként a tudományterület összefoglaló kézikönyveit és tankönyveit ajánlhatom (Barnard és Behnke 1990; Loye és Zuk 1991; Toft et al. 1991; Clayton és Moore 1997, Poulin 1998).