

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

**Gazdaivar- és korfüggő transzmissziós mintázatok a kék vércsék
(*Falco vespertinus*) tolltetveinél**

Készítette: Piross Imre Sándor
Biológia BSc. III. évfolyam

Témavezető: Dr. Harnos Andrea
SZIE Állatorvos-tudományi Kar, Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék

Társ-témavezetők:

Fehérvári Péter
Magyar Természettudományi Múzeum, Állattár
Szabó Krisztián
SZIE Állatorvos-tudományi Kar, Ökológiai tanszék

Budapest

2013

Tartalom

1. Bevezetés.....	3
2. Anyag és módszer	8
2.1 A kék vércse.....	8
2.2 A mintavételi terület.....	8
2.3 Mintavétel az állományból.....	10
2.4 Ektoparazitológiai mintavétel	11
2.5 Tollminták vétele	11
2.6 Parazitológiai minták meghatározása.....	11
2.7 DNS kivonás a háttollakból	11
2.8 PCR.....	12
2.9 A PCR termékek gélelektroforézise.....	13
2.10 Statisztikai módszerek.....	14
2.10.1 A fertőzöttség leíró statisztikái	14
2.10.2 Az egyes tolltetű fajok abundanciáját leíró modellek.....	16
3. Eredmények.....	17
3.1 A talált ektoparazita fajok	17
3.2 A fertőzöttség leíró statisztikái.....	19
3.3 Az egyes fajok abundancia-értékeit befolyásoló tényezők elemzése	21
3.3.1 <i>Degeeriella rufa</i>	40
3.3.2 <i>Colpocephalum subzerafae</i>	42
4. Diskusszió	43
5. Összefoglalás.....	55
6. Summary	58
Köszönetnyilvánítás	61
Irodalomjegyzék.....	62

1. Bevezetés

A parazitizmus a fajok közti aszimmetrikus kölcsönhatások gyakori, a természetben igen elterjedt formája, melyet az evolúció egyik mozgatórugójának is tartanak. Azonban ha a jelenséget közegészségügyi- vagy agrárszempontról is vizsgáljuk, akkor láthatjuk, hogy nem csak az élővilág különböző szerveződési szintjein fontos formáló tényező, hanem mindennapi életünkre is közvetlen hatással van. A paraziták életciklusuk meghatározó hányadát a gazdaegyeden töltik, bár azt nem ölik meg, jelentős fitneszcsökkenést okozhatnak neki. Az élősködők számára a gazda táplálékforrás mellett élőhelyet is jelent, de ellenük változatos módon védekezve legközvetlenebb ellenségük is egyben. Az élővilágban az élősködésnek számos formája létezik. A vírusokat hagyományosan a mikroparaziták közé szokták sorolni. A vírusok kutatására a humán- és állategészségügy kiemelt figyelmet fordít, ezek az obligát sejtparaziták a lakosság és a haszon- vagy hobbiállatok mellett a vadvilágot sem kíméli (Fehérvári et al. In prep.). A törzsfajlás során számos alkalommal jelent meg az élősködő életmód. A makroparazita állatok származástaniilag, formájukban és életmódjukban is igen változatosak (Rózsa 2005), még a fonálféreg osztályán belül is többször, egymástól függetlenül alakult ki az élősködő életmód. A trichinellózist ragadozó vagy dögevő állatok tudják elkapni, és azon kívül, hogy a gazda szervezetét gyengíti, hatással lehet a fertőzött egyed viselkedésére, melyet a tarka vércsénél (*Falco spaverrus*) is megfigyeltek (Saumier et al. 1988). A kullancsokról (Ixodidae) köztudott, hogy vérszívásra specializálódott életmódjukkal betegségek terjesztői is lehetnek, de akár gazdafajuk populációdinamikáját is befolyásolhatják. Az *Ixodes uriae*-vel való fertőzöttség kihat a kolóniákban élő csüllő (*Rissa tridactyla*) szaporodási sikerére, erre válaszul a kullancsok elkerülése megjelenik a csüllök életmenet döntéseiben. A kullancsok abundanciája egy telepen hatással van az új költőpárok kolóniaválasztására, illetve kolóniában eddig fészkelők helyhűségére (Boulinier and Danchin 1996). Paraziták megjelenésére a populációk változatos védekezési módszerekkel válaszolhatnak, miközben élősködők folyamatosan alacsonyabb patogenitásra szelektálódnak. A tetvek valószínűleg már a madarak (Aves) törzsfajlásának (Smith et al. 2011) korai szakaszában tértek az élősködő életmódra, így nagyfokú alkalmazkodást mutatnak gazdáikhoz. A madarak megjelenésüktől napjainkig az egész Földet meghódították, a legkülönbözőbb morfológiai, életmód- és viselkedésszerű adaptációkat mutatva, miközben magukon hordozták tetveiket, akik nem kisebb evolúciós utat jártak be gazdáiknál.

A tetvek rendjének (Insecta: Phthiraptera) tagjai kizárólag állati élősködők, melyek a madarak tollzatában, vagy az emlősök szőrzetében élnek. A rend újabb eredmények szerint nem monofiletikus (Johnson et al. 2004), (Murrell and Barker 2005), valószínűleg a fatetvek (Psocoptera) egy csoportjából alakultak ki, ezt molekuláris taxonómiai vizsgálatokkal támasztják alá, azonban az, hogy törzsfajlásuk során először melyik taxonon kezdtek el élősködni, továbbra is kérdés marad. Egyes fatetvek (*Liposcelis sp.*) jelenleg is megtalálhatók bizonyos madár vagy emlősfajok fészkeiben. Valószínűsíthetően a ma élő fatetvek és tetvek közös őse számos olyan preadaptív tulajdonsággal rendelkezett, amely lehetővé tette az élősködő életforma felvételét. A tetveket jelenleg négy alrendbe soroljuk. A szívótetvek alrendje (Anoplura) kizárólag emlősök vérszívó élősködőiből áll, melyek közt emberen élő fajokat is találunk Ikerkládjuk az elefánttetvek alrendje (Rhynchophthirina) mindössze három fajt foglal magába, melyek vastagbőrű emlősök élősködői. A fonalascsapú tetvek (Ischnocera) az előbbi két alrenddel tartoznak egy monofiletikus csoportba, míg a bunkóscsapúak őse (Amblycera) az előző három alrendtől függetlenül tért át a parazita életmódra.

A tetvek epimorfózissal fejlődnek, három lárvastádiumuk van, melyekre összefoglalóan elsősorban az angol nyelvű irodalomban, nimfaként szoktak hivatkozni. A lárvák szaporító szervei még nem fejlődnek ki, és kevésbé szklerotizáltak, mint a kifejlett példányok. Obligát ektoparazitaként mindegyik fejlődési formájukban a gazda testfelületén találhatóak meg. A kifejlett egyedek nagyjából egy hónapig élnek. Ivarosan szaporodnak, a nőstények átlagosan naponta raknak egy petét, így szaporodási rátájuk a rovarok közt nem számít magasnak. Egy madáron sokszor több párhuzamos generáció is élhet együtt, szaporodási közösséget alkotva. Ivarszerveik testükhöz képest nagynak számítanak, különösen a hímek esetében. Szaporítószerveik morfológiája jellemző az egyes taxonokra, így a határozásnál bélyegként használhatóak. A tetvek számos olyan morfológiai adaptációt mutatnak, melyek élősködő életformájukban segítik őket. Testhosszuk átlagosan 1-4 mm közé esik, de ennél jóval szélsőségesebb értékeket is lehet találni mindkét irányban. Szájszerveik típusa életmódjuknak megfelelően rágó vagy szűrő-szívó lehet, állkapcsi tapogatóik redukálódtak. Tarsusuk két ízű az Anoplura rend kivételével, ahol egy ízű. A teljes testformájukra, de főleg a fejre jellemző a dorso-ventrális lapítottság, mely segíti megtapadásukat a gazda szőrzetén vagy tollzatán. A madarak tetveinek alakját nagyban befolyásolja, hogy melyik testtájon fordulnak elő. Csápjuk 3 vagy 5 ízű lehet mely a bunkóscsapúaknál a fej mélyedésébe visszahúzható, a fonalascsapúak hímjeinél rögzítőszervvé alakulhat. Összetett szemek leegyszerűsödtek, pontszemek nincsenek, szárnyaikat másodlagosan elvesztették (Clayton and Johnson 2003).

A madarak tollazata jellemzően száraz élőhely, ehhez alkalmazkodva a tetvek kitincsapjaik segítségével képesek a levegőből vizet megkötni, ezzel vízszükségletüket fedezni (Rudolph 1982).

A madarak tetvei az Ischnocera és Amblycera alrendekből kerülnek ki. A fonlasacsápúak két családja közül a Trichodectidae fajai csak emlősökön élősködnek, a Philopterae család tagjai változatosak, és igen elterjedtek a madarakon. A fonlasacsápú tetveket a bunkóscsapúaknál jóval kevésbé mobilisabbnak írják le, mozgásszerveik annyira adaptálódtak a tollazatban való mozgáshoz, hogy más felületen jóformán mozogni sem tudnak. Magukat a tollazathoz szájszervükkel rögzítik. Gyakorlatilag csak pihés tollakat rágják meg, de nagyobb méretű tollak piheszerű különálló ágait is fogyasztják (Rózsa 2003).

A bunkóscsapú tetvek alrendjébe összesen 6 család tartozik. A Menoponidae családból a madarak összes rendjén találunk fajokat, ennek megfelelően igen változatosak. A Laemobothriidae család tagjai közül többet a sólyomfélékről is leírták a Caracarinae alcsalád mellett a Falconinae alcsaládban is meg találjuk képviselőiket, mint például a vörös vércsén (*Falco tinnunculus*) is élősködő *Laemobothrion tinnunculi*-t. A fonlasacsápúakkal ellentétben nem csak tollanyagot fogyasztanak, hanem esetleg vért vagy más szöveti elemeket is (Mey et al. 2007). A *Colpocephalum* genus fajai fejlődésben lévő tollak csévélését megrágva, és abban rejtőzve, hátráltatják annak fejlődését.

Mivel a tetvek számára a madár időben véges, szigetszerű élőhelyet jelent, ezért a populációk egyes tagjai mind folyamatos továbbterjedési kényszer alatt állnak. Az új gazdára való áttérjedésnek több módja is ismert. A vertikális transzmisszió során a tetvek a jelenlegi gazdájukkal rokon egyedre adódnak át, mely jellemzően a szülő-utód útvonalat jelenti, míg a horizontális transzmisszió során nincs rokonsági kapcsolat a két gazdaállat között, ez főként párnó egyedek között történhet meg. Ezekon kívül még közös porfürdőzés alkalmával, levedlett tollakkal, más fészkekből ellopott fészekanyaggal vagy más madár fészkének használatával is átadódhatnak paraziták. Egyes fonlasacsápú tetvek kullancslegyekhez (Hippoboscidae) rögzülve is tudnak új gazdára terjedni, ezt forézia néven említik az irodalomban (Keirans 1975). Mivel ezek a terjedési útvonalak feltételezik, hogy madarak egymással közvetlenül viszonylag rövid időn belül érintkeznek, várható hogy, a gazda faj életmódja befolyásolja ektoparazita populációjának struktúráját. Az territoriális dolmányos varú (*Corvus corone corvix*) és a telepesen költő vetési varjú (*Corvus frugilegus*) parazitáltságának vizsgálatakor kimutatták, hogy a vetési varjakon a tolltvek kevésbé

aggregáltan oszlanak el. Ezt azzal magyarázták, hogy valószínűleg többször érintkeznek egymással koloniális költési rendszerük miatt, mint a dolmányos varjak (Rózsa et al. 1996). Egy későbbi tanulmányban számos madárfaj összehasonlításánál, nem találtak szignifikáns összefüggést a madarak szocialitásának mértéke és a tolltetvek abundancia értékei közt (Rózsa 1997). Észrevehetőek általános trendek a fertőzöttségi mintázatokban, azonban az az egyes tolltetű fajokra a madárfajok szociabilitása eltérő hatással lehet. A galápagoszi ölyvön (*Buteo galapagoensis*) talált két tolltetű faj a *Degeeriella regalis* és a *Colpocephalum turbinatum* abundanciáját és intenzitását vizsgálták a gazdák által alkotott csoportok méretének függvényében. A bunkóscsápú *Colpocephalum turbinatum* átlagos abundanciája magasabb volt a nagyobb méretű csoportokban, míg a fonalascsápú *Degeeriella regalis* átlagos abundanciájára nem volt szignifikáns hatással a csoportméret (Whiteman and Parker 2004).

Az irodalomban sokfelől vannak példaink arról, hogy a gazdáknál milyen morfológiai és viselkedéssel adaptációk jelentek meg élősködőkkel folytatott fegyverkezési versenyben. Viszonylag jól értjük, hogy a tolltetvek morfológiai adaptációi vagy testtájspecificitásuk hogyan segítik őket parazita életmódjukban. Azonban kevésbé vizsgált terület, hogy a tolltetvek gazdák közötti terjedésük során milyen stratégiákkal növelhetik túlélési és szaporodási esélyeiket. A tetveknek a különböző fiókák eltérő minőségű élőhelyet jelenthetnek. A fekete rigón (*Turdus merula*) élő tolltetvek transzmissziójának elemzésekor, a fióka ivarától és tömegétől függő abundancia értékeket találtak a kutatók, ami jelzi, hogy a tetvek szempontjából vizsgálódva a gazda-parazita kapcsolatok eddig fel nem ismert aspektusai tárulhatnak elének (Brooke 2010).

Bár a tolltetveket általában alacsony patogenitásra szelektálódott élősködőnek tartják, több szerző tanulmánya mutatott rá arra, hogy jelenlétükkel jelentős terhet róhatnak a gazdára (Brown et al. 1995). A fészekben töltött és a kirepülési utáni rövid időszak kritikus a fiókák fejlődésének szempontjából, az ekkor a paraziták miatt elvesztett energiát már nem tudják növekedésre, fejlődésre fordítani. A csökkent tollanyag miatt a gazdának megemelkedett termoregulációs költséggel kell szembenéznie, de nem tűnik mellékes kérdésnek, hogy a tollak károsodása hogyan hathat ki például egy levegőben aktívan zsákmányoló, összetett manővereket végző madár vadászati sikerére. A vonulás az egyes fajoknak nagy próbatételt jelent, ahol fontos számukra a megfelelő kondíció, és kritikus lehet tollazatuk állapota. Látható, hogy különböző tolltetvek más-más hatással lehetnek a gazdákra, míg az egyes

madárfajok is befolyásolják ektoparazitáik populációstruktúráját életmódjukkal és viselkedésükkel. Így az egyes madár-tolltetű kapcsolatok eltérő sajátosságokkal bírhatnak, melynek megismerése nagy jelentőségű lehet védett fajoknál. Ezek általában kiemelt figyelmet kapnak a természetvédelem részéről, mivel jelezhetik élőhelyük közösségeinek állapotát, az esernyőfajok érdekében végzett kezelések más fajok számára is előnyösek, a zászlóshajó fajok védelmi programjai pedig segítik felhívni a lakosság figyelmét a természetvédelem kulcsproblémáira.

A kék vércse (*Falco vespertinus*) Magyarországon fokozottan védett, megőrzéséért évek óta fajvédelmi programok folynak (<http://falcoproject.eu>). Hosszútávú vonulók, délnyugat-afrikai telelőterületükre szeptember végén vonulnak el. Magyarországra április végén érkeznek vissza, ekkor veszi kezdetét a szaporodási és utódgondozási időszak. A fiókák az itthon töltött periódus alatt készülnek fel a vonulásra, ezért kondíciójukat befolyásoló tényezők megismerése fontos a faj védelmének szempontjából is. Költési rendszerük sajátos, mivel zömében telepesen költő példányok mellett magányosan, elkülönülve fészkelő párokat találhatunk ugyanazon az élőhelyen (Bagyura és Palatitz 2004). A fenti bevezetőből kitűnik, hogy az egyes madárfajok szociabilitása befolyásolhatja a rajtuk élő tolltetű populáció szerkezetét. Az hogy a paraziták viselkedésükkel hogyan tudják optimalizálni, túlélési- és szaporodási esélyeiket, illetve terjedési lehetőségeik függvényében hogyan alakulnak életmenet döntéseik, kevésbé kutatott területnek számít. Ritkán nyílik lehetőség arra, hogy a szociabilitás élőködőkre gyakorolt hatását egy fajon belül vizsgáljuk. Hosszútávú vonulóként a kék vércsének különösen fontos tollazatuk állapota, mivel hazai költőállományuk aktív védelemre szorul fontos, hogy ismerjük, mi befolyásolja vonulás előtti kondíciójukat. Eltérő költési módot választó egyedek bevonásával, fajon belül végezhetőek olyan összehasonlítások ektoparazita populációikon, amiket eddig csak fajok között tudtunk vizsgálni, ezért a kék vércse jó modellállata lehet a parazitaökológiai vizsgálatoknak. Szakdolgozatom céljával a következő kérdések megválaszolását tűztem ki.

1. Milyen tolltetű fajok találhatóak a Cserebökényi, Vásárhelyi- és Csanádi-puszták kék vércse állományának fiókáin?
2. Megjelennek-e tolltetvek a fiókákon, és ha igen, azok milyen idős korában?
3. Hogyan befolyásolja a telepes és a szoliter költési mód, az állomány parazitapopulációjának struktúráját?
4. S végül a tolltetvek továbbterjedését milyen körülmények befolyásolják?

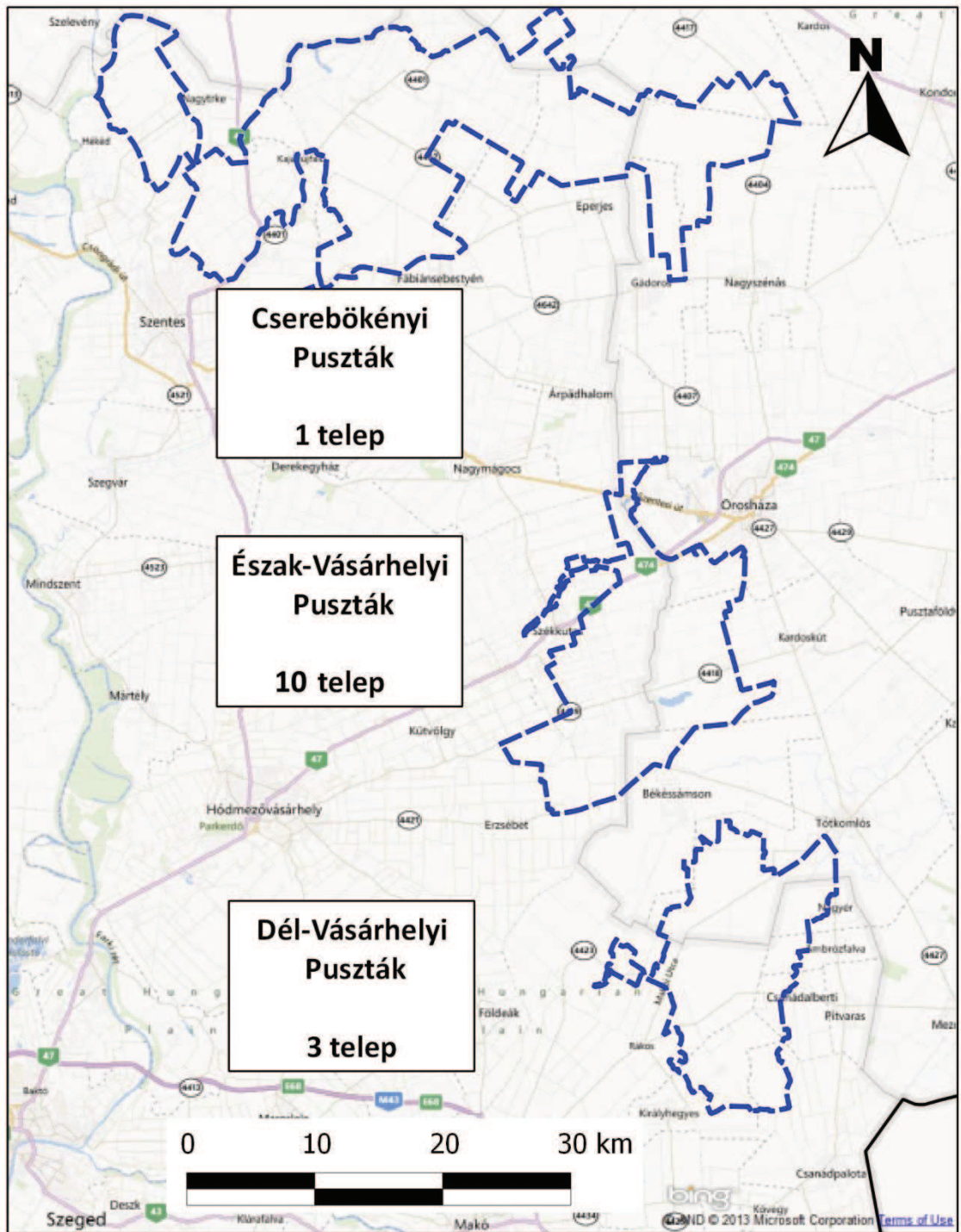
2. Anyag és módszer

2.1 A kék vércse

A kék vércse a sólyomfélék családjába (Falconidae) tartozó kistermetű, ragadozó madár. A kifejlett egyedeket erős ivari dimorfizmus jellemzi. Az adult hímek tollruhája erősen melanizált, kékes palaszürke, combjuk és alsó farokfedőik vörösek. A tojók átlagosan nagyobbak és nehezebbek, mint a hímek. Hátuk és farkuk szürke alapon feketével harántszínezett, testaljuk és fejük halvány vöröses-sárga. Fiókáik inkább a tojókra hasonlítanak, hátuk barnás színezetű, hasukat sárgás-barna alapon fekete foltok tarkítják, farktollaikon sötét-világos színezetűség figyelhető meg (Heinzel 2001). Az egyes ivarok csak az első vonulást követő vedlés után különíthetők el. Szaporodási- és párválasztási rendszerükről keveset tudunk, hasonló életmódú rokonára, a fehérkarmú vércsére (*Falco naumanni*) vonatkozó vizsgálatok alapján monogám fajnak tartják (Alcaide et al. 2005). Más sólyomfélékhez hasonlóan nem épít fészket, jellemzően varjúfélék fészkeit foglalja el, de a számukra kihelyezett költőládákat is előszeretettel használja, ezekben sikeresen költ. Jellemzően telepesen költő madárfaj, hazánkban leginkább a vetési varjú (*Corvus frugilegus*) kolóniák fészkeit használja leggyakrabban természetes körülmények között. Az utóbbi évek intenzív fajvédelmi intézkedéseinek eredményeként, az állomány nagyobb része már üresen álló facsoportokra telepített műfészkekből álló kolóniákban költ (Palatitz et al. 2008). Az utódgondozásból mindkét szülő kiveszi a részét. A tojó többet tartózkodik a fészkek közelében, a hím ideje nagy részét vadászattal tölti, így kevesebbet érintkezik a fiókákkal.

2.2 A mintavételi terület

A vizsgálat a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság (KMNPI) területén a Cserebökényi, Vásárhelyi- és Csanádi-pusztákon zajlott. A területen jelentős kék vércse állomány él, jellemzően a fajvédelmi program keretében létrehozott mesterséges kolóniákban. A területen az MME és a nemzeti park munkatársai már több éve folyamatosan végzik a költések monitorozását és a fiókák gyűrűzését (<http://falconproject.eu>).



1. ábra: A mintavételi terület. A Cserebökényi, Vásárhelyi- és Csanádi pusztákon több mesterséges kék vércse telep is található.

2.3 Mintavétel az állományból

A mintagyűjtés rétegzett véletlen mintavétellel történt, a mintavételi terület különböző telepein több fészket jelöltem ki véletlenszerű módon, majd ezek fészkeleiből választottam fiókákat. A mintába igyekeztem a lehető legtöbb telepet és fészkeleket bevonni. Mivel a tolltettek terjedésénél a vertikális transzmisszió kiemelt jelentőségű (Clayton and Tompkins 1995), és a paraziták az állományban aggregáltak oszlanak el, a két ivar közt esetlegesen fennálló abundancia különbségeket csak hím és tojó fészkelesek összehasonlításával lehet vizsgálni. Mivel a fiókák a fészkekben egymással szoros fizikai kontaktusban vannak, a fészkeken belül mért abundancia értékek egymással erősen korrelálnak, egy fészkelekből csak egy hím és egy tojó fiókaról vettünk mintát.

Fiókakorban a kék vércse fiókák ivara külső morfológiai bélyegek alapján nem határozható meg egyértelműen, de bizonyos jellegek alapján becsülhető. Az első vonulásból visszaérkező másodéves kék vércsék ivara az adult madarakra jellemző bélyegek alapján már egyértelműen meghatározható, de mivel ekkor általában részleges vedlésben vannak, azaz fiókakori tollak is találhatóak rajtuk, így lehetőség nyílik ezeken ivarfüggő mintázatok keresésére. Az MME Kékvércse-védelmi Munkacsoport terepen dolgozó munkatársai ivarra jellemző mintázatot figyeltek meg a fiókák faroktollain. A faroktollakon sötét és világos sávok váltakoznak, a tojókon a sötét sávok jellemzően vastagabbak, mint a világosak. Miután még nem készült a mintázat ivarfüggését kvantitatívan és egzaktul leíró tanulmány, a mintázat alapján nem tudjuk a fiókák ivarát egyértelműen meghatározni, így megkerülhetetlen a pontos PCR-alapú ivarmeghatározás. A faroktoll-mintázat alapján történő ivarbecslés csökkenti a szükséges terepi ráfordítást, így növelve a mintavétel hatékonyságát, illetve csökkenti a kék vércsére irányuló zavarást. Ezt a mintázatot ivarbecslésre használva egy fészkeleji fiókái közül csak egy hímnek és egy tojóknak becsült fiókaról vettünk ektoparazita mintát.

Az ektoparazitológiai minták gyűjtésére a fiókák gyűrűzése után került sor. A gyűrűző, miután karakteres alumínium és távcsővel leolvasható színes gyűrűkkel látta el a fiókákat, lemérte tömegüket, félszárnyhosszukat, a faroktoll- és felkarhosszukat. A gyűrűzés és az ektoparazitológiai mintavétel megkezdése előtt a fiókák külön vászonzsákokban voltak tárolva, hogy a rajtuk lévő paraziták ne tudjanak esetleg más egyedekre áttérjedni, torzítva az adatokat.

2.4 Ektoparazitológiai mintavétel

Az ektoparaziták legyűjtése madarakra és emberre ártalmatlan piretrin tartalmú rovarölő porral történt. A porral a madár teljes testfelületét egyenletesen kezeltük, majd egységes 5 perces időintervallumban (Rózsa 2003) gyűjtöttük a madár alá helyezett kartonlapra hulló ektoparazitákat. A mintavétel alatt a tollazatot egy csipesszel finoman borzolva segítettük elő a paraziták kihullását. A lapra eső parazitákat 70%-os etanollal feltöltött centrifuga csőbe helyeztük, és ebben tároltuk a továbbiakban.

2.5 Tollminták vétele

A tépett tokos tollak csévéjében maradó vér és egyéb szöveti elemek megfelelő mennyiségű és minőségű DNS-t tartalmaznak egy polimeráz láncreakcióhoz. A gyűrűző három tokos háttollat tépett ki a fiókából, majd ezt steril centrifuga csőbe helyezte. Minták a DNS kivonás megkezdéséig $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ fokon lettek tárolva.

2.6 Parazitológiai minták meghatározása

A parazitológiai minták meghatározását Vas Zoltán végezte a Magyar Természettudományi Múzeumban. Az egyes egyedeket Zeiss Stemi DRC sztereo mikroszkóp alatt vizsgálta 20X-os és 40x-es nagyításon. A határozás alapjául (Price et al. 2003) műve szolgált.

2.7 DNS kivonás a háttollakból

A DNS izolálás megkezdése előtt a tollat parafilm lapra helyeztem, majd sterilizált szikével a tollcsévé végét lemetszettem, és több kisebb darabra vágtam, hogy következő emésztési lépés minél hatékonyabb legyen. A DNS kivonását a tollmintákból módosított kisózáson protokoll szerint végeztük (Gemmell and Akiyama 1996). Az emésztési lépés célja, hogy a sejtek lízisével és a környező fehérjék bontásával a nukleinsavak más vegyületektől elválaszthatóak legyenek. A steril centrifugacsőbe helyezett tollcsévé darab mellé $12\text{ }\mu\text{l}$ Proteináz-K (Fermentas) univerzális fehérjebontó enzimet mértem. A hozzáadott $10\text{ }\mu\text{l}$ DTT (1,4-ditiothreitol, Fermentas) redukáló ágens – mely a fehérjék diszulfid kötéseit bontja – alkalmazása fontos, mivel a tollak ellenálló keratinos képleteket tartalmaznak. Az SDS (nátrium-dodecil-szulfát, 20%, $15\text{ }\mu\text{l}$) anionos felületaktív anyag, szerepe van a sejtmembránok feloldásában és a fehérjék denaturálásában. Az összetevőket $100\text{ }\mu\text{l}$ proteináz-k pufferben ($0,375\text{ M NaCl}$, $0,12\text{ M EDTA}$) és $155\text{ }\mu\text{l}$ desztillált vízben oldottam fel. Az

elegyet tartalmazó centrifugacsövet vortexeltem, majd 55 °C fokon vízfürdőbe helyeztem egy éjszakára.

A második lépésben az oldatot a megemésztetlen törmeléktől elválasztva új centrifugacsőbe pipettáztam, és 315 µl 5M LiCl oldatot adtam hozzá, ami az oldatban lévő fehérjéket kicsapja. Vortexelés után 630 µl 24:1 kloroform-izoamil-alkoholos oldatot adtam az elegyhez, a nem vízoldható komponensek elválasztásához, illetve a fehérjék denaturálásához, majd a cső tartalmát újra vortexeltem. 10 perc 13000 fordulat/percen végzett centrifugálás után a nukleinsavakat tartalmazó, felülúszó vizes fázist új csőbe mértem, majd 400 µl izopropanolt (propán-2-ol) adtam hozzá. Az izopropanol szerepe, hogy az oldatban lévő DNS-t kicsapja, így az megtisztítható lesz az oldathoz adott nagy mennyiségű sótól. Hogy a DNS minél jobban ki tudjon válni az oldatból a centrifugacsöveket egy éjszakára -20 °C fokos mélyhűtőbe tettem.

A harmadik lépésben másnap a kicsapódott DNS-t centrifugálással teljesen leülepítettem (15 perc 13000 fordulat/perc), majd folyadékot leöntve 800 µl 70%-os etanolt adtam, ami a DNS-t részlegesen rehidratálva elősegíti annak megtisztítását. Leöntés után a maradék etanos oldatot a DNS csapadékról sötét helyen elpárologtattam, majd 50 µl TE (10 mM TRIS/HCl, 0,1 mM EDTA) pufferben feloldottam. Az extraktumok további felhasználásig -20 °C fokos mélyhűtőben voltak tárolva.

Azoknál a mintáknál, ahol a PCR reakció ismételt újraizolálás után sem hozott eredményt, a megmaradt tollakból Quiagen[®] DNeasy Blood & Tissue Kit (Quiagen Valencia CA.) segítségével izoláltam DNS-t a Spin-Column protokollt használva, a gyártó utasításai szerint.

2.8 PCR

A jelen vizsgálatban használt PCR alapú ivarhatározás a CHD1 gén a különböző ivari kromoszómákon mutatott intronhossz polimorfizmusán alapul. A CHD1 gén a kromo-helikáz DNS-kötő fehérjét kódolja, és a különböző ivari kromoszómákhoz kötődően két változata ismert (Morinha et al. 2012). A használt 2550f-2718r primerpár (Fridolfsson and Ellegren n.d.) mindkét változat egy régióját szaporítja fel. A W és Z kromoszómáról amplifikált szakaszok mérete különböző, a bennük található intron eltérő hossza miatt. Így tojóknál mint heterogametikus ivarnál (WZ) a reakció kétféle eltérő hosszúságú terméket fog eredményezni,

szemben a hímekkel, ahol a két azonos ivari kromoszómáról (ZZ) azonos méretű szakaszok fognak képződni.

A PCR minden esetben 25 µl végtérfogatban zajlott. A reakcióelegy 3 µl TE pufferben feloldott DNS-t, 0,1 µl DreamTaq™ (Fermentas) polimeráz enzimet, 2,5 µl 10X DreamTaq™ puffert (Fermentas), 1 µl dNTP Mixet (2 mM, Fermentas), 1 µl MgCl₂-t (25 mM), 2-2 µl forward és reverz primert (5 pM) és 13,4 µl desztillált vizet tartalmazott.

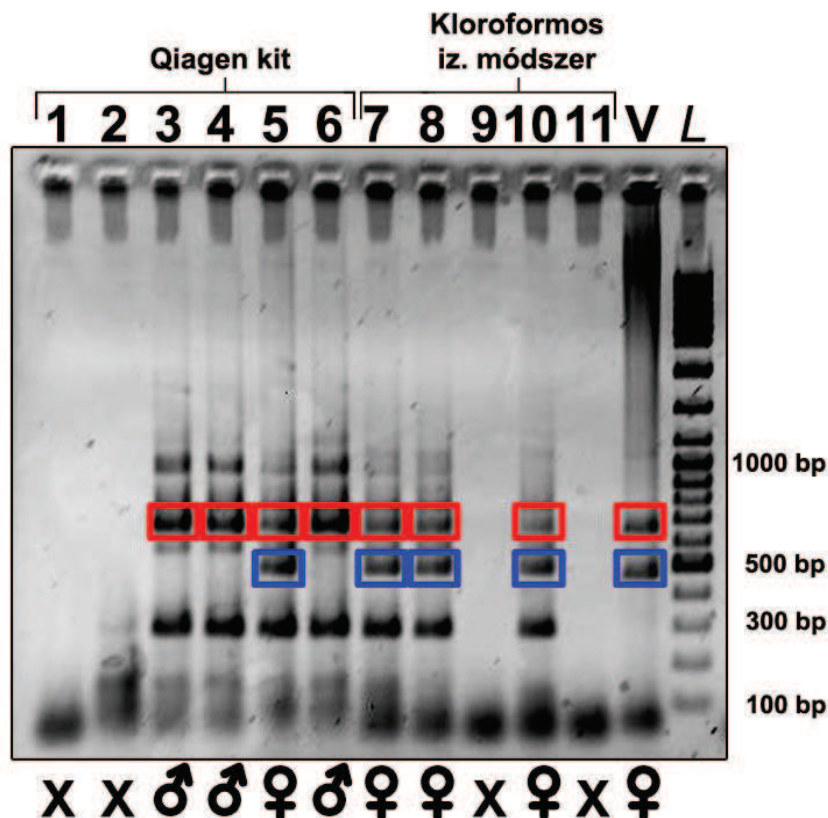
A PCR program kezdetén egy 2 perces kezdeti 95 °C fokon zajló denaturációs szakasz után 37 ciklusban zajlott az amplifikáció. A ciklus elemei sorban: 30 másodperc denaturációs lépés 95 °C-n, 1 perc annealáció 50 °C-n és 1 perc elongáció 72 °C fokon. Végül program zárásaként egy 5 perces elongációs szakasz következett 72 °C fokon.

2.9 A PCR termékek gélelektroforézise

A PCR termékek szétválasztását agaróz gélelektroforézissel végeztem. A 10 µl PCR terméket kevertem össze 2 µl brómfenolkéket és glicerint is tartalmazó felvivőfestékkel Parafilm® felszínén, majd 2,5 %-os agaróz gél zsebeibe mértem. A gélektroforézis 100V-on, 45 percig futott.

A gélben elválasztott termékek 8 perc etídium-bromidos áztatást követően, UV-asztalra téve váltak láthatóvá (2. ábra).

A PCR során több aspecifikus termék is keletkezett. Elképzelhető, hogy primerek nem illeszkednek pontosan az vizsgált faj szekvenciájára, illetve az érzékenységet növelő, azonban a specificitást csökkentő program-beállítások is okozhatták a műtermékek megjelenését. A felszaporítani kívánt szakaszok azonban megjelentek a gélben, a műtermékek detektálásukat nem zavarták, így a módszer alkalmas a kék vércsék ivarának meghatározására. A Z- és W-specifikus szakaszok megléte esetén az egyedeket tojónak, csak Z-specifikus termék megléte esetén azt hímnek határoztuk. Amennyiben a gélben nem észleltünk képződött terméket, ismételt kisozásos izolálás esetén sem, egy másik az adott egyedtől gyűjtött tollból Quiagen® kit segítségével vontunk ki DNS-t, ami ezeknél a mintáknál sikerrel működött.



2. ábra: A 2550f-2718r primerekkel végzett PCR termékei agaróz gélben. Két különböző DNS izolálási módszert is sikerrel alkalmaztam. Referenciaként egy háziveréb (*Passer domesticus*) mintát is futtattam. A W-specifikus szakasz (kék) 500 bázispár (bp), a Z-specifikus szakasz (piros) 800 bázispár körül látható.

2.10 Statisztikai módszerek

Mára általánosan ismert, hogy az élősködők a gazdaegyedeken aggregált módon oszlanak el (Crofton 1971). A statisztikai elemzések készítésénél és értelmezésénél, ezért körültekintően kell eljárni, mivel számos gyakran használt módszer nem alkalmazható az adatok erősen jobbra ferde eloszlása miatt. Fontos, hogy a használt mérőszámok, illetve az alkalmazható módszerek által szolgáltatott eredmények konkrét, értelmezhető biológiai jelentéssel bírjanak.

2.10.1 A fertőzöttség leíró statisztikai

Egy minta fertőzöttségének jellemzésére többféle leíró statisztikát használhatunk, melyek eltérő biológiai jelentéssel bírnak. Emiatt nem lehet találni egy olyan mérőszámot sem, amely önmagában képes lenne jellemezni egy minta fertőzöttségét. Az eredmények

korrekt közlése megkívánja, hogy az adott mérőszám értéke mellett közöljük a hozzátartozó választott megbízhatósági szintű konfidencia-intervallumot és a vizsgált gazdaegyedek számát, vagyis a mintaelemszámot.

A prevalencia az adott parazita fajjal fertőzött egyedek arányát adja meg a mintában található összes gazdaegyedhez képest. Ezt az arányt 0-1-ig terjedő skálán vagy százalékos formában lehet megadni. Reiczigel (2003) cikkében több konfidencia-intervallum szerkesztési eljárás közül a Sterne-féle módszer használatát javasolta.

A gazdaállatokon található paraziták számának jellemzésére az abundanciát, a csak fertőzött egyedekre vonatkozó intenzitást, valamint az ezekből számított átlag és medián értékeket használhatjuk. Az irodalomban inkább az intenzitás használatát javasolják (Rózsa et al. 2000), mivel a prevalenciával már kifejeztük a fertőzött egyedek arányát, így az abundanciával szemben az intenzitás megadásával a közlés nem lesz részben önismétlő, illetve az abundancia az előző két mérőszám, valamint a mintaelemszám ismeretében kiszámolható. Az egyes intenzitás értékekből számított átlag és medián intenzitás biológia jelentése eltér. Az átlagintenzitás által mutatott érték a paraziták aggregált eloszlása miatt nem arról nyújt információt, hogy átlagosan mennyi élősködő található egy gazdaállaton, hanem a gazdapopuláción található élősködők mennyiségét jellemzi. Azt, hogy várhatóan hány parazitát találunk a vizsgált populáció egy véletlenszerűen kiválasztott tagján, a medián intenzitás kiszámításával kaphatjuk meg, mivel ezt kevésbé befolyásolja mintába véletlenül bekerülő vagy abból kimaradó különösen fertőzött egyed. Az intenzitás átlagához tartozó konfidencia-intervallumot bootstrap eljárással szerkeszthetjük meg, míg a medián intenzitáshoz tartozót a Rózsa és munkatársai cikkében (2000) ismertettek szerint.

Egy minta aggregáltságának jellemzése fontos a gazda-parazita populációk vizsgálatánál. Ezt az abundancia és variancia hányadosával, a mintából kapott tapasztalati eloszlást legjobban közelítő negatív binomiális eloszlás k -kitevőjének megadásával, illetve (Poulin 1993) által javasolt diszkrepancia index-szel tehetjük meg. Ezen értékek megadása mellett érdemes a minta eloszlását grafikusán, hisztogrammal szemléltetni.

A dolgozatban közölt leíró statisztikákat és a hozzájuk tartozó konfidencia-intervallumokat az Quantitative Parasitology 3.0 programcsomag (Reiczigel és Rózsa 2005) segítségével készítettem el.

2.10.2 Az egyes tolltetű fajok abundanciáját leíró modellek

A mintavétel során több különböző telephez tartozó fészekalj fiókáiról gyűjtöttünk élősködőket. Mivel a tolltetvek terjedésénél a vertikális transzmisszió kiemelt jelentőségű, azt hogy hány tolltetvet találunk egy fiókán, nagyban befolyásolja a szülők fertőzöttsége, így az azonos fészekaljból származó fiókák intenzitás-értékei egymástól nem függetlenek. Hasonlóan az ugyanahhoz a telephez tartozó fészkeket érhetik olyan hatások, amik befolyásolják a fertőzöttségi intenzitást. Innen ered az adatok hierarchikus struktúrája, amit az elemzésnél figyelem kellett vennünk.

Adataink elemzése lineáris kevert modellekkel (LME) történt, ahol az egymásba ágyazott random faktorok a telepek és a fészekaljak azonosítója volt. A fix faktornak az ivart, a gyűrűzés kori tömeg és félszárnyhossz változókat választottuk. Bár az utóbbi két változó eltérő információkkal szolgál az egyes fiókák morfológiájáról, egymással korrelálnak. Ezért a modellbe ebből a két változóból szerkesztett indexet építettem bele, a multikollinearitás elkerülése érdekében. Ennek a testméret-indexnek a használata abból a szempontból is indokolt lehet, hogy egy olyan változót tudtam így a modellbe építeni, amely a kort és a kondíciót egyszerre figyelembe véve jellemzi a fejlettséget. A függő változó gyöktranszformálva szerepel a modellben (Clayton and Drown 2001), hogy megfeleljen az alkalmazhatósági kritériumoknak, a tömeg és a félszárnyhossz változókat nem transzformáltam.

A modellezéshez (Faraway 2005) az R statisztikai programot (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010) és a hozzá letölthető NLME könyvtárat használtam (Pinheiro et al. 2013)

3. Eredmények

3.1 A talált ektoparazita fajok

Összesen 14 telep 67 fészekaljának 95 fiókájáról gyűjtöttünk 802 tolltetű egyedet. Szoliter módon költő párok fiókái közül, csak egytől sikerült parazitológiai mintát venni, ezért költési mód hatását a tolltetűvel való fertőzöttségre nem tudtam vizsgálni. A szoliter párok fészkei mind más madarak által épített természetes fészkek, melyekből jellemzően keveset lehet találni a mesterséges telepek környékén, illetve ezekhez a fészkekhez általában nehezebb hozzáférni is. A vizsgált kék vércse állományban három tolltetű faj populációját találtuk:

Degeeriella rufa (Burmeister, 1838) (Phthiraptera: Ischnocera: Philopteridae)

Colpocephalum subzerafae Tendeiro, 1988 (Phthiraptera: Amblycera: Menoponidae)



3. ábra: A *Degeeriella rufa* egy kifejlett példánya. SID, British Museum of Natural History, London

'<http://sid.zoology.gla.ac.uk/upload/thumbCreate.php?filename=3143.tif&size=700>'



4. ábra: A *Colpocephalum* fajok jellegzetességeit jól mutató *C. zebra* kifejlett nőstény példánya. SID, British Museum of Natural History, London , <http://sid.zoology.gla.ac.uk/upload/thumbCreate.php?filename=141.tif&size=700>

A mintában talált harmadik tolltetű faj a bunkóscsápúak (*Amblycera*) alrendjébe tartozik, azonban nem egyezik a kék vércséről eddig kimutatott egyetlen tolltetű fajjal sem. Rendelkezésre álló ismereteink alapján egyelőre nem sikerült beazonosítani, a határozás a fajcsoport szakértőinek bevonásával jelenleg is zajlik. Az eddigi eredmények alapján lehet, hogy a parazita csak a *Falconidae* családban ismeretlen, de nem zárható ki az sem, hogy a tudományra nézve új fajt találtunk. Összesen 33 parazita egyedet azonosítottunk 23%-os prevalencia érték mellett (95%-os KI:15%-33%, N=95). Mivel hím, nőstény és lárva stádiumban lévő egyedek is voltak a mintában, kijelenthetjük, hogy a faj életképes populációját találtuk meg az állományban.

Bár vizsgálatunk a kék vércse tolltetveire irányult, a leggyűjtött parazitológiai mintákban egy *Carnus* faj (Insecta: Diptera) egyedeit is megtaláltuk. A faj prevalencia értéke a mintában alacsonyabb a két meghatározott tolltetű fajéval összehasonlítva (prevalencia: 33%, 95-os KI: 22%-41%, N=95).

3.2 A fertőzöttség leíró statisztikái

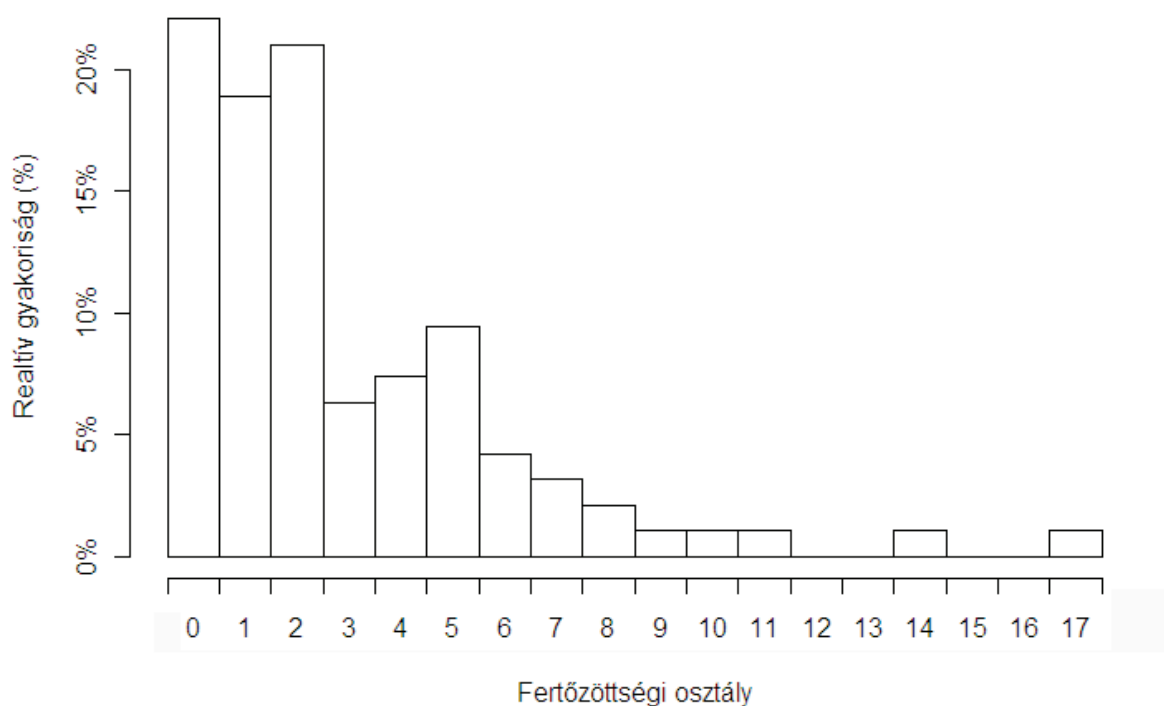
Rózsa és munkatársai (2000) ajánlása szerint egy minta fertőzöttségének jellemzéséhez a mintaelemszámot, a prevalenciát, a medián és átlagos intenzitást valamint ezek 95 %-os konfidencia-intervallumait célszerű megadni. A két meghatározott tolltetű faj leíró statisztikáit az 1. táblázat tartalmazza.

N=95	<i>D. rufa</i>	<i>C. subzerafae</i>
Parazita egyedek száma a mintában	271	498
Prevalencia	78%	78%
95%-os KI	68% - 86%	68% - 86%
Átlagos intenzitás	3,66	6,73
95%-os KI	3,07 – 4,53	5,58 – 8,28
Medián intenzitás	2	5.5
KI	99.9%: 2 - 4	99.5%: 4 – 7
Aggregáltság	3,438	7,025

1. táblázat: A mintában talált fajokhoz tartozó leíró statisztikák. N a vizsgált madarak száma. A medián intenzitás konfidencia-intervallumainál azt a diszkrét értékekre megszerkeszthető intervallumot tüntettük fel, ami a kívánt 95%-os megbízhatósági szintet már meghaladja. Az aggregáltság jellemzésére az abundancia varianciájának és átlagának hányadosát használtam.

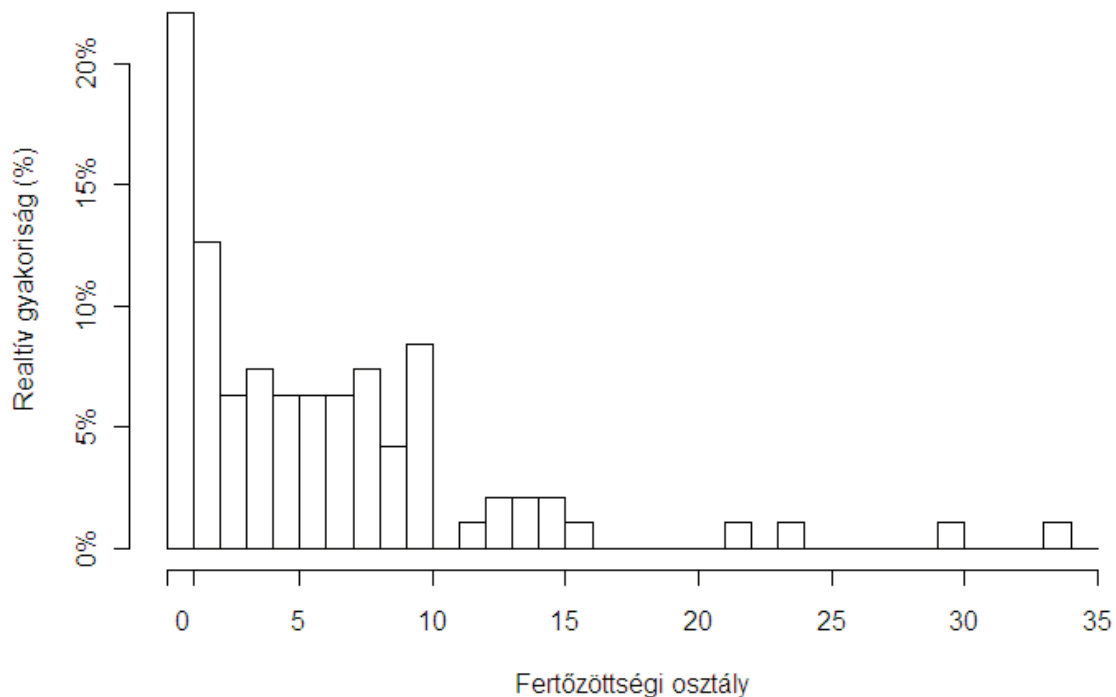
A vizsgált fiókák nagy arányban fertőzöttek *D. rufa*-val és a *C. subzerafae*-vel. Mindkét fajnál hím, nőstény és lárva stádiumban lévő egyedeket is találtunk. A megfigyelt intenzitásértékek tanulsága szerint a *C. subzerafae* egyedi találhatóak meg a fertőzött fiókákon a nagyobb arányban, de *D. rufa* egyedeket ugyanakkora valószínűséggel találunk rajtuk. Itt a prevalencia-értékek véletlen egyezést mutatnak mivel a mintában ugyanannyi madár volt fertőzött a két fajjal. A parazitológiai mintáknál általánosan megfigyelhető aggregált eloszlás itt is megjelenik. Az aggregáltság mértékének jellemzésére az abundancia varinációjának és átlagának hányadosát használtuk. Ez mindkét esetben 1-nél nagyobb, így a mintában talált eloszlások aggregáltak, de mivel nincs olyan ismert eljárás, amivel az aggregáltság-indexekhez konfidencia-intervallumot tudnánk szerkeszteni, a populációra vonatkozóan nem tudok számszerűsíthető becslést adni.

Degeeriella rufa



5. ábra: A fiókák eloszlása a *D. rufa*-val való fertőzöttség abundancia osztályai között. A vizsgált madarak száma 95.

Colpocephalum subzerafae



6. ábra: A fiókák eloszlása a *C.subzerafae*-vel való fertőzöttség abundancia osztályai között. A vizsgált madarak száma 95.

3.3 Az egyes fajok abundancia-értékeit befolyásoló tényezők elemzése

A mintában összesen 23 olyan fészekalj volt, ahol hím és tojó fiókát is találtunk. Mivel ivarfüggő abundancia mintázatok csak fészektestvérek összehasonlításával vizsgálhatók, a többi fióka adatait kizártam a további elemzésekből.

A fajok abundanciáját befolyásoló tényezők vizsgálata előtt felmértem, hogy a fiókák tömege illetve félszárnyhossza függ-e az ivaruktól. Az adatok struktúrájára tekintettel, itt is a random hatások figyelembevételével vizsgáltam az esetleges különbségeket. A két modell tanulsága szerint csak a fiókák tömege függ szignifikánsan az ivartól. A tojó fiókák tömege átlagosan 5-6%-kal nagyobb a hímekénél. A modellek eredményeit az 2. és 3. táblázat tartalmazza.

Tömeg	Becslés (g)	Standard hiba	Szabadsági fok	t-érték	p-érték
Hím	162.59	4.64	22	35.03	0
Tojó	+9.07	2.81	22	3.23	0.0038

2. táblázat: Az ivarok tömegbeli eltéréseit a mintában hierarchikus kevert modellekkel (LME) vizsgáltam. A táblázat tartalmazza a modell együtthatóit, az együtthatók standard hibáit, a szabadsági fokokat és az együtthatókra vonatkozó tesztek. A tojók átlagosan 9g-mal nehezebbek a hímeknél.

Félszárnyhossz	Becslés (mm)	Standard hiba	Szabadsági fok	t-érték	p-érték
Hím	142.75	4.63	22	30.83	0
Tojó	3.52	2.69	22	1.31	0.2046

3. táblázat: A fiókák félszárnyhossz értékeire illesztett hierarchikus kevert modell együtthatói, standard hibáik, a szabadsági fokok és az együtthatókra vonatkozó tesztek. A mintába került hím és tojó fiókák félszárnyhossza közt nincs szignifikáns különbség.

3.3.1 *Degeeriella rufa*

A modell két kiinduló magyarázó változója, az ivar és testméret-index közül csak az utóbbinak volt szignifikáns hatása a *Degeeriella rufa* abundanciájára (4. táblázat). Hogy megállapítsam, hogy a testméret-index melyik komponense milyen mértékben befolyásolja a függő változót, a félszárnyhossz és a tömeg változókat külön egy új modellbe építettem. Itt csak a félszárnyhossz bírt szignifikáns magyarázó erővel (5. táblázat). Az adatok alapján az ivari különbségek, köztük a tojók és a hímek közti tömegbeli eltérés nem játszik szignifikáns szerepet az abundancia értékek kialakításában.

	Becslés	Standard hiba	Szabadsági fok	t-érték	p-érték
Hím	-1.062	0.885	21	-1.20	0.2433
Tojó	-0.003	0.219	21	-0.01	0.9888
Testméret-index	0.009	0.004	21	2.38	0.0267

4. táblázat: A *D. rufa* abundanciájának négyzetgyökét leíró első hierarchikus kevert modell (LME) együtthatói, az együtthatók standard hibái, szabadsági fokai és az együtthatókra vonatkozó tesztek. Csak a testméret-index bizonyult szignifikáns befolyásoló tényezőnek.

	Becslés	Standard hiba	Szabadsági fok	t-érték	p-érték
Intercept	-3.323	1.620	21	-2.05	0.053
Tömeg	0.003	0.010	21	0.40	0.694
Félszárnyhossz	0.026	0.011	21	2.34	0.029

5. táblázat: A *D. rufa* abundanciájának négyzetgyökét leíró második hierarchikus kevert modell (LME) együtthatói, a hozzájuk tartozó standard hibák, a szabadsági fokok és az együtthatókra vonatkozó tesztek eredményei. A testméret-indexet komponenseire bontva, a félszárnyhossz bizonyul szignifikáns magyarázó tényezőnek.

3.3.2 *Colpocephalum subzerafae*

A modellbe épített két fix hatás, a testméret-index és az ivar közül csak a fiókák ivarától függött szignifikánsan a *Colpocephalum subzerafae* abundanciája (6. táblázat), a tojókon átlagosan 17%-kal több *C. subzerafae* egyed található a hím fészektövéikhez képest. Az eredményekből kitűnik, hogy a fiókák fejlettségével, a kort és kondíciót jellemző változókkal nem tudjuk magyarázni a mintában megfigyelhető abundancia értékeket. A két ivar közti átlagos tömegbeli differencia a tojók javára önmagában nem magyarázza az egyes fészeken belüli ivarfüggő abundancia különbséget.

	Becslés	Standard hiba	Szabadsági fok	t-érték	p-érték
Hím	1.524	1.432	21	1.06	0.299
Tojó	0.628	0.265	21	2.37	0.028
Testméret-index	-0.001	0.006	21	-0.24	0.815

6. táblázat: A *C. subzerafae* abundanciájának négyzetgyökére illesztett hierarchikus kevert modellben (LME) lévő együtthatók, a hozzájuk tartozó standard hibák, szabadsági fokok és az együtthatókra vonatkozó tesztek. A *C. subzerafae* abundanciáját a fióka ivara befolyásolja szignifikánsan.

4. Diszkusszió

Szakdolgozatomban megvizsgáltam, hogy milyen tolltetű fajok élőködnek a Cserebökényi, Vásárhelyi- és Csanádi-puszták kék vércse fiókáin, milyen értékek jellemzik ezeknek a fajoknak a populációit, és mi befolyásolja abundanciájukat.

Mivel a mintába nem sikerült szoliter párok fiókáit bevonni, egy kivételével, ezért csak a telepekről gyűjtött adatokból tudok következtetéseket levonni a populációstruktúrára vonatkozóan. Az itt megfigyelt prevalencia értékek összhangban vannak azzal, amit Rózsa és munkatársai (1996) figyeltek meg a koloniális vetési varjak parazitáltságának vizsgálatánál. A telepeken valószínűleg a gyakrabban bekövetkező testi érintkezések megnövelik a horizontális transzmisszió bekövetkeztének esélyét, a territoriális párokhoz képest magasabb prevalenciát létrehozva. A két költési mód parazitáltságra gyakorolt hatását pontosan egy megismételt vizsgálatban lehet majd felmérni, jobban fókuszálva a szoliter párokra a mintagyűjtés során.

Mintánkban a *Colpocephalum subzerafae* átlagos és medián intenziása magasabb volt, mint a *Degeeriella rufa*-é, a *Colpocephalum subzerafae* populáció- és egyedszinten is nagyobb számban van jelen a fiókákon. Hasonló értékeket figyeltek meg a galápagoszi ölyvön is, a rajtuk élő *Colpocephalum* faj abundanciája szignifikánsan nagyobb volt, mint a *Degeeriella* fajé, bár ott a *Colpocephalum* prevalenciája nagyobb a másik fajéhoz képest, amit a kék vércse fiókáknál nem figyeltünk meg

Egy tolltetű legfontosabb döntési kényszere, hogy átterjedjen-e egy másik gazdaegyedre, és ha igen, mikor. Az egyes tolltetű fajok terjedési lehetőségeit több tényező határozza meg, ezeknek talán legnagyobb része az adott gazdafaj morfológiai jellemzőiből, viselkedésének és életmódjának sajátosságaiból következik. A *Degeeriella rufa*-t a Falconinae alcsalád összesen 26 fajáról írták le, ezek között neotropikus (*Falco ruficularis*) vagy ausztráliai (*Falco berigora*) fajokat is találunk a holarktikus fehérkarmú vércse (*Falco naumanni*) mellett, de a kék vércse legközelebbi rokonának tartott amuri vércsét (*Falco amurensis*) is. Ezek a különböző éghajlaton élő, eltérő életmódú madarak más és más életteret nyújtanak a tetvek számára. Azonban jól meghozott terjedési döntések, segíthetik őket sikeres fennmaradásukban. A Pannon-régióban is előforduló madárfajok közül a kabasólymon (*Falco subbuteo*), a vörös vércsén (*Falco tinnunculus*), a kis sólymon (*Falco columbarius*), kerecsensólymon (*Falco cherrug*), és a vándorsólymon (*Falco peregrinus*) találták meg (Price

et al. 2003), így látható, hogy itt is hányféle különböző élettérhez kell megfelelően alkalmazkodniuk, lévén ezen gazdafajok közt jelentős méretbeli eltérés is van.

A kék vércsék fiókái a tojásból való kikeléstől a kirepülésig nagymértékű változásokon, fejlődésen mennek keresztül. Testméretük és tömegük gyakorlatilag a fészek elhagyásáig folyamatosan nő, miközben a testüket kezdetben borító pihetollak mellett megjelennek és fejlődnek testtollaik. A fizikai kontaktusok gyakorisága a szülő és a fióka között, mely a vertikális transzmisszió lehetőségét adja, az idő előrehaladtával folyamatosan csökken. A fiókák tollazatának fejlődésével javul a termoregulációs képességük, illetve ahogy megtanulnak önállóan táplálkozni, a szülők egyre kevésbé segítenek nekik a nagyobb zsákmányok feldarabolásában. A kirepülés után az érintkezések száma igen lecsökken, vagy teljesen meg is szűnik. Így az átterjedésre egy adott időspektrum áll rendelkezésére, ami alatt az élőhely minősége folyamatosan javul ugyan a fióka tollazatának fejlődésével, de valószínűleg még alatta marad a jelenlegi gazdáénak. Eddigi ismereteink alapján a faj teljes mértékben a tollruha közegére van utalva, rejtőzködése és táplálkozása szempontjából is, ezért nem mindegy számára, ha otthagyja jelenlegi gazdáját, új élőhelye milyen feltételeket biztosít. A modellek eredményei alapján a félszárnyhossz befolyásolja szignifikánsan a faj abundanciáját, ami jelzi, milyen fejlett már a fióka tollazata. Elgondolásom szerint ennek a fajnak akkor érdemes átterjednie, amikor a fiókák már olyan tollazati fejlettséget értek el, ami számukra megfelelő életteret biztosít. Elképzelhető az is, hogy a szülőkről az utódokra való átterjedés egy lassabb folyamat, mely során kor függvényében egyre több *Degeeriella rufa* egyed jelenik meg egy fiókán.

Az hogy a szülőkön lévő tetvek mi alapján döntenek az átterjedésről, még nem ismert. A vertikális transzmisszió valószínűleg rövidtávú kockázatot jelenthet számukra, mert a fiókák túlélési esélyei alacsonyabbak lehetnek, mint a jelenlegi gazdáéi. Az egyed élettartalma alatt nem biztos, hogy a szülő madár el fog pusztulni, de annak élete is véges, ezért utódok túlélésének szempontjából fontos, hogy ő vagy valamelyik utóda előbb utóbb elhagyja a gazdaegyedet, és új élőhelyen szaporodjon tovább.

Láthattuk, hogy egy tolltetű egyed sikerességének szempontjából a rövid és hosszútávú kilátások is egyaránt fontosak. A fészekaljok egyes fiókái valamennyire különböző minőségű élőhelyet jelenthetnek egy tetű számára, de felnőtt korra még markánsabb különbségek alakulnak ki a két ivar között. A *Colpocephalum subzerafae* abundanciáját a fiókákon csak a gazda ivara befolyásolta szignifikánsan, fejlettségük vagy tömegük nem. Ez talán annak

tudható be, hogy a tollakon kívül más táplálékot is el tudnak fogyasztani (például hámtörmelékek), a rendelkezésükre álló paletta szélesebb.

Arra, hogy miért érheti meg jobban tojó fiókákra áterjedni több, egymást nem kizáró hipotézis lehet felállítani. A kifejlett kék vércsénél nagymértékű ivari dimorfizmus figyelhető meg. A tojók tollruhája sokkal kevésbé melanizált, szemben a sötét színezetű hímekével. Korábbi vizsgálatok alapján a valószínűsíthető, hogy a tojók világosabb tollai az alacsonyabb melanin tartalom miatt a hímekénél jobb táplálékforrást jelenthetnek a fajnak, mivel az erősen melanizált tollak keményebbek, és nehezebben emészthetőek a tolltetvek számára (Bonser 1995), (Kose and Møller 1999). Bár a kék vércsénél a hím és a tojó is kiveszi a részét az utódgondozásból, szerepük eltérő (Kiss 2011). A tollazattal rendelkező fiókákkal inkább a tojó kerül gyakrabban fizikai kapcsolatba. Azzal, hogy már fiókakorban tojó gazdára terjednek tovább, a tolltetvek növelhetik utódaik esélyét a jövőbeli vertikális transzmisszióra, jelentős előnyhöz juttatva őket ezzel. Egyelőre hiányos ismeretekkel rendelkezünk a kék vércsék párválasztási rendszeréről és életmenetének részleteiről. Nem zárhatjuk ki azt sem, hogy különbség lehet az egyes gazdaivarok szaporodási és túlélési esélyei között.



7. ábra: Adult kék vércse tojó egy kihelyezett költőláda mellett. A tojók tollruhája kevésbé melanizált, mint a hímeké. '<http://falconproject.hu>' Fotó: Palatitz Péter

A vázoltak alapján láthatjuk, hogy többféle magyarázat van, miként növelheti egy tolltetű egyed túlélési és szaporodási esélyeit, gazdája ivarának megválasztásával. Az hogy milyen fiziológiai mechanizmus teheti képessé erre, még nem tisztázott. Táplálkozási jellegzetességei alapján például a *Degeeriella rufa*-val összehasonlítva sokkal közvetlenebb kapcsolatba kerül a gazdaegyed szervezetével, ami elképzelhető, hogy lehetőséget ad számára, hogy a gazda ivarára utaló információt kapjon. Mivel a fiókák a fészkekben általában szorosan összebújva találhatók meg, a tetvek több lehetséges új gazdaegyed közül is tudnak válogatni, míg a fiókák ki nem repülnek. A *Colpocephalum subzerafae* terjedési stratégiájáról átfogóbb képet kaphatunk, más gazdákon is vizsgálva viselkedésüket, ezt a Magyarországon előforduló fajok közül vörös vércsén (*Falco tinnunculus*), kis sólymon (*Falco columbarius*) és vándorsólymon (*Falco peregrinus*) tehetjük meg, de távolabbi fajokat nézve a nearktikus és neotropikus előfordulású tarka vércsén (*Falco sparverius*), az ausztrál vércsén (*Falco cenchroides*) és az amuri vércsén (*Falco amurensis*) is, összesen a Falconinae alcsalád 10 fájában (Price et al. 2003).

Az előzőekben igyekeztem sorra venni, milyen előnyök indokolhatják az ismertett stratégiák elterjedését. Annak az okát, hogy ezek miért nem egyeznek a két fajnál valószínűleg eltérő fiziológiájukban kell keresni. A *Colpocephalum subzerafae*-t valószínűleg eltérő táplálkozása és mozgásszerve miatt kevésbé kötik azok a körülmények, amit fejlődésben lévő fióka, mint élőhely biztosít számára. A részleges fejlettséget elért tollruha valószínűleg jobban korlátozza a *Degeeriella rufa*-t. Az adult tojók valószínűleg a *Degeeriella rufa* számára is jobb élőhelyet, és jobb szaporodási lehetőségeket biztosíthatna jelenlegi tudásunk szerint. Az hogy náluk miért nem figyeltünk meg a *Colpocephalum subzerafae*-hoz hasonló gazdaivar-függő vertikális transzmissziós mintázatot, nem tisztázott. Elképzelhető, hogy nem rendelkeznek olyan fiziológiai adottságokkal, amelyek lehetővé tenné számukra ivari különbségek felismerését, de nem kizárható teljes mértékben az sem, hogy egy nem ismert hatás miatt az ő fitnessüket nem vagy csak kevésbé befolyásolja a gazdaegyed ivara. Elgondolásom szerint azt, hogy a *Colpocephalum subzerafae* képes lehet egyes gazdaivarokat részleges vagy teljes bizonyossággal elkülöníteni, az élősködő és a gazdaegyed élő szöveteinek kapcsolatba kerülése teheti lehetővé.

Arra nézve, hogy a két faj számára milyen adaptív előnyökkel járhat az általuk alkalmazott terjedési stratégia, valószínűsíthető, bár nem egyszerűen tesztelhető hipotéziseket ismertettem. Azonban egyelőre messze vagyunk attól, hogy megértsük a sólyomfélék és

tolltetveik gazda-parazita rendszerét. Parazita faunisztikai leírásokból tudjuk, hogy az itt részletesebben bemutatott két faj a kék vércsén kívül még több sólyomfélén előfordul a szerte a Földön. Több olyan fajt is találunk köztük, amelyeken ez a két faj egyszerre is előfordul. Csak ezeket a parazita közösségeket is vizsgálva érthetjük meg ennek a rendszernek is a működését. Arra nézve, hogy ezek stratégiák hogyan alakultak ki, rokon parazitafajok vizsgálatával, és velük való összehasonlítással tudnánk választ adni.



7. táblázat: Adult kék vércse pár. A képen jól megfigyelhetőek a két ivar közti morfológiai különbségek. 'http://falconproject.hu' Fotó: Lóki Csaba

Ahhoz, hogy megállapítsuk, hogy *Colpocephalum subzerafae* esetleg más tetűfaj hogyan lehet képes ivari különbségek felismerésére, jobban meg kell értenünk, hogy milyen ingerek befogadására képesek a külvilágból. Parazitológiai kutatások gyakran korlátozódnak az élősködők gazdáikra gyakorolt hatására, miközben tudjuk, hogy a két fél közötti kapcsolat kétirányú. A gazdaállatok által gyakorolt szelekciós nyomás a parazitákra, nem csak adaptív morfológiai jellegek kialakulásához vezethet, hanem kifinomult viselkedési mintázatokéhoz is. Általánosan elfogadott nézet, hogy a parazita életmóddal általában együtt jár a testfelépítés leegyszerűsödése. Azonban különböző környezeti ingerek felvételére képes érzékelési utak megtartása, vagy fejlesztése, olyan a morfológiai adaptációknál valószínűleg gyorsabban kialakuló viselkedésformák létrejöttét tehetik lehetővé, amik nagyban hozzájárulhatnak az egyes élősködők sikeréhez. Jövőbeni vizsgálatok érdekes kérdése lehet, hogy egy tolltetű hogyan lehet képes olyan információhoz jutni gazdájáról, amit mi jelenleg csak molekuláris biológiai technikák alkalmazásával tudhatunk meg.

5. Összefoglalás

Számos tanulmány foglalkozott a paraziták gazdáikra gyakorolt hatásával, azonban gazdák életmenetének hatása a parazitákra kevésbé feltárt. A tolltetvek (Insecta: Phthiraptera) obligált ektoparaziták, melyek talán legfontosabb döntési kényszere az újabb gazdaegyedekre való átterjedés. A tetveknek a gazdák fizikai kontaktusára van szükségük az átterjedéshez, melyre leginkább a szülő-utód kapcsolat teremt lehetőséget (vertikális transzmisszió). Munkámban különböző tolltetű fajok átterjedési stratégiáját vizsgáltam egy telepesen költő madárfajon, a kék vércsén (*Falco vespertinus*).

A vizsgálatot 2012-ben a Cserebökényi, Vásárhelyi- és Csanádi-puszták mesterséges fészektelepein végeztük, fészekaljanként egy-egy hím és tojó fiókat mintavételezve. A paraziták begyűjtése gerincesekre ártalmatlan piretrin tartalmú rovarölő porral történt. A fiókák pontos ivarának meghatározását PCR alapú módszerrel végeztem, a gyűrűzésnél gyűjtött tokos tollminták felhasználásával. A gazdaivar és egyéb tényezők tolltetű fertőzöttségi intenzitásra gyakorolt hatását hierarchikus kevert modellekkel vizsgáltam.

Összesen 95 fiókaról gyűjtöttünk tolltetveket 14 különböző telepen. A mintában összesen 23 olyan fészekalj volt, ahol hím és tojó fiókat is találtunk. Mivel ivarfüggő abundancia mintázatok csak fészektestvérek összehasonlításával vizsgálhatók, a többi fióka adatait kizártam a további elemzésekből. Két különböző alrendbe tartozó tetűfajt azonosítottunk. Az egyik faj, a *Colpocephalum subzerafae* (n=498) a fejlődő tokos tollak megrágása mellett hámtörmelékkel és vérrel, míg a *Degeeriella rufa* (n=271) a tollak anyagával táplálkozik. Mindkét fajnál magas, 78 %-os prevalencia értékeket találtam. A *C. subzerafae* abundanciáját a gazda ivara befolyásolta, a tojó fiókák hím fészektestvéreikhez képest szignifikánsan több tetű volt. A *D. rufa* abundanciáját ugyanakkor a gazda korát és fejlettségét jellemző félszárnyhossz befolyásolta szignifikánsan. A fiókák tömege nem volt szignifikáns hatással egyik tetűfaj intenzitására sem. A kék vércse fiókákön talált két faj feltehetően eltérő átterjedési stratégiát alkalmaz. A *C. subzerafae* esetében a fióka ivarától függő vertikális transzmissziót mutattunk ki, míg a *D. rufa* esetén a fiókák tollazati fejlettsége tűnik fontosabbnak.

A kék vércsékre jellemző ivari dimorfizmus csak az első vedlés során alakul ki, a fészekben fejlődő fiókák tollazata még nagyon hasonló. A *C. subzerafae* esetén kapott mintázat arra utal, hogy ezek a tetvek képesek ivari különbségek felismerésére. A tojó-eltolt

fiókakori intenzitást okozhatja többek között, hogy a hímek jövőbeni tollruhája erősen melanizált, amely feltételezéseink szerint kevésbé optimális táplálékforrást jelent, mint az öreg tojók világosabb tollai. Ugyanakkor a tetvek optimalizálhatnak a jövőbeni vertikális transzmisszió esélyének növelésére is. A tojók gyakrabban kerülnek fizikai kontaktusba a már tollazattal rendelkező fiókákkal, illetve elképzelhető, hogy különbség van a gazdaivarok túlélési vagy szaporodási esélyeiben is.

A *D. rufa* mozgásszervei erősen adaptálódtak a gazdák tollazatához, így ennek a fajnak akkor érdemes áttérjednie, amikor a fiókák olyan tollazati fejlettségi szintet értek el, ami már megfelelő élőhelyet biztosít.

6. Summary

The effect of various parasites on their hosts has been widely studied, however how host traits affect parasites is less often in the focus of scientific interest. Avian lice (Insecta: Phthiraptera) are permanent obligatory ectoparasites. Presumably, one of the most important decision lice have to make throughout their life history is how and which new host they colonize. These ectoparasites need direct contact between hosts to infect new individuals, and in avian systems this occurs most frequently during parental care (vertical transmission). My study focuses on the colonization strategies during vertical transmission of various louse species parasitizing colonial Red-footed Falcons (*Falco vespertinus*).

The study was conducted in 2012, at the artificial Red-footed Falcon colonies located in the Körös-Maros National Park in southeast Hungary. We sampled a presumed male and/or a presumed female from each nest with administering piretrin powder to the plumage of the near full grown fledglings. The nestlings were kept over a cardboard for 5 minutes and all fallen lice specimens collected and stored in alcohol. Nestling sex was later confirmed with PCR based methods. The effect of host sex on transmission patterns of the lice species was analysed with linear mixed effect models with a hierarchical random structure.

We collected samples from a total of 95 nestlings originating from 14 different colonies. We found two louse species on the nestlings; *Colpocephalum subzerafae* (n=498) that feeds on contour feathers, skin and blood, while *Degeeriella rufa* (n=271) is only feeding on the material of larger feathers. I found a relatively high 78% prevalence of both species. The abundance of *C. rufa* depended significantly on host sex, while the same parameter for *D. rufa* was significantly influenced by wing length. This latter variable describes the age of the nestlings rather than their all-around size. Body mass had no effect on either louse species' abundance.

Although, Red-footed Falcons are sexually dimorphic, the sexes have very similar plumage as nestlings. Therefore, the female biased abundance of *C. subzerafae* indicates that this louse species has some kind of a sex detecting mechanism. We hypothesize that it is adaptive to choose females over males from a louse's perspective because a) females will moult into lighter, less melanistic plumage providing more favourable habitats, b) their contact rates with future offsprings will be higher due to the different roles the sexes play in parental care. Also, it is possible that Red-footed Falcons have sex biased post migratory

survival rates, further increasing the adaptivness of choosing amongst males and females for louse individuals.

D. rufa on the other hand is less mobile and has highly adapted locomotive organs that enable these lice to move only on feather. Therefore, selection may favour individuals whom colonize nestlings as late as possible, waiting for the new host to develop as mature plumage as possible. These animals are less mobile, therefore are less likely to be able to move amongst nestlings within a clutch, hindering their potential to favour either of the sexes.

Köszönetnyilvánítás

Legelőször köszönöm témavezetőim: Dr. Harnos Andrea, Fehérvári Péter és Szabó Krisztián útmutatásait és segítségét. Vas Zoltánnak a parazitológia minták meghatározását és szakmai észrevételeit. Köszönöm mindenkinek, aki lehetővé tette és segítette a terepi mintagyűjtést: Balogh Gábornak, Engi Lászlónak, Fajka Diánának, Horváth Évának, Kotymán Lászlónak, Lázár Bencének, Mészáros Csabának, Óze Péternek, Palatitz Péternek, Solt Szabolcsnak, Soltész Zoltánnak és Széles Zsaklinnak. Továbbá köszönöm a SZIE ÁOTK, Biológiai Intézet Konzervációgenetikai Munkacsoport munkatársainak és szakdolgozóinak: Vili Nórának Pásztory-Kovács Szilviának, Nemesházi Edinának és Papp Ritának, hogy tanácsaikkal segítették munkámat. Végül pedig családomnak, akik végig támogattak tanulmányaim és szakdolgozati munkám során.

Irodalomjegyzék

- ALCAIDE, M., J.J. NEGRO, D. SERRANO, J.L. TELLA AND C. RODRÍGUEZ. 2005. Extra-pair paternity in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*: a re-evaluation using microsatellite markers. *Ibis* 147: 608–611.
- BAGYURA, J. AND P. PALATITZ. 2004. Fajmegőrzési tervek, Kék vércse (*Falco vespertinus*). Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium, Természetvédelmi Hivatal.
- BONSER, R.H.C. 1995. Melanin and the abrasion resistance of feathers. *Condor*: 590–591.
- BOULINIER, T. AND E. DANCHIN. 1996. Population trends in Kittiwake *Rissa tridactyla* colonies in relation to tick infestation. *Ibis* 138: 326–334.
- BROOKE, M. DE L. 2010. Vertical Transmission of Feather Lice Between Adult Blackbirds *Turdus merula* and Their Nestlings: A Lousy Perspective. *Journal of Parasitology* 96: 1076–1080.
- BROWN, C.R., M.B. BROWN AND B. RANNALA. 1995. Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 262: 313–319.
- CLAYTON, D.H. AND D.M. DROWN. 2001. Critical evaluation of five methods for quantifying chewing lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Parasitology* 87: 1291–1300.
- CLAYTON, D.H. AND K.P. JOHNSON [online]. 2003. The biology, ecology, and evolution of chewing lice. In *Chewing lice: world checklist and biological overview* (Special Publication 24) pp. 451–475. Illinois Natural History Survey.
- CLAYTON, D.H. AND D.M. TOMPKINS. 1995. Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves (*Columba livia*). *PARASITOLOGY-CAMBRIDGE*- 110: 195–195.
- CROFTON, H.D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* 62: 179–193.
- FARAWAY, J.J. 2005. *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. Taylor & Francis.
- FRIDOLFSSON, A.-K. AND H. ELLEGREN. no date. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*: 116–121.
- GEMMELL, N.J. AND S. AKIYAMA. 1996. An efficient method for the extraction of DNA from vertebrate tissues. *Trends in genetics: TIG* 12: 338–339.
- HEINZEL, H. 2001. *Collins Pocket Guide - Birds of Britain and Europe*(Reissue). Collins.
- JOHNSON, K.P., K. YOSHIKAWA AND V.S. SMITH. 2004. Multiple origins of parasitism in lice. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 1771–1776.
- KEIRANS, J.E. 1975. A review of the phoretic relationship between Mallophaga (Phthiraptera: Insecta) and Hippoboscidae (Diptera: Insecta). *Journal of medical entomology* 12: 71–76.

- KISS, A. 2011. A szülői befektetések egyes aspektusai kék vércsénél (*Falco vespertinus*). Szeged.
- KOSE, M. AND A.P. MØLLER. 1999. Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 430–436.
- MEY, E., A. CICCHINO AND D. GONZÁLEZ-ACUÑA. 2007. CONSUMO DE SECRECIÓN OCULAR DE AVES POR PIOJOS AMBLYCERA EN CHILE Y ARGENTINA Consumption of ocular secretions in birds by lice in Chile and Argentina. *Boletín Chileno de Ornitología* 12: 30–35.
- MORINHA, F., J.A. CABRAL AND E. BASTOS. 2012. Molecular sexing of birds: A comparative review of polymerase chain reaction (PCR)-based methods. *Theriogenology* 78: 703–714.
- MURRELL, A. AND S.C. BARKER. 2005. Multiple origins of parasitism in lice: phylogenetic analysis of SSU rDNA indicates that the Phthiraptera and Psocoptera are not monophyletic. *Parasitology Research* 97: 274–280.
- PALATITZ, P., S. SOLT, P. FEHÉRVÁRI AND Á. EZER. 2008. Kékvércse-védelmi Munkacsoport 2008. évi beszámolója. *Heliaca*: 13–17.
- PINHEIRO, J., D. BATES, S. DEBROY AND D. SARKAR [online]. 2013. nlme:Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package. R Development Core Team.
- POULIN, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* 23: 937–944.
- PRICE, R.D., R.A. HELLENTHAL, R.L. PALMA, K.P. JOHNSON AND D.H. CLAYTON [online]. 2003. The chewing lice: World checklist and biological overview. Illinois Natural History Survey.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM [online]. 2010. R. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- REICZIGEL, J. 2003. Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Statistics in Medicine*: 611–621.
- REICZIGEL, J. AND L. RÓZSA. 2005. *Quantitative Parasitology*. Budapest.
- RÓZSA, L. 1997. Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology*: 249–254.
- RÓZSA, L. 2003. A madarak tetvei (Phthiraptera). *Állattani Közlemények*: 2–29.
- . 2005. *Élősködés: az állati és emberi fejlődés motorja*. Medicina Könyvkiadó Rt., Budapest.
- RÓZSA, L., J. REICZIGEL AND G. MAJOROS. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* 86: 228–232.

- RÓZSA, L., J. RÉKÁSI AND J. REICZIGEL. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*: 242–248.
- RUDOLPH, D. 1982. Occurrence, properties and biological implications of the active uptake of water vapour from the atmosphere in Psocoptera. *Journal of insect Physiology* 28: 111–121.
- SAUMIER, M.D., M.E. RAU AND D.M. BIRD. 1988. The influence of *Trichinella pseudospiralis* infection on the behaviour of captive, nonbreeding American kestrels (*Falco sparverius*). *Canadian Journal of Zoology* 66: 1685–1692.
- SMITH, V.S., T. FORD, K.P. JOHNSON, P.C. JOHNSON, K. YOSHIZAWA AND J.E. LIGHT. 2011. Multiple lineages of lice pass through the K–Pg boundary. *Biology letters* 7: 782–785.
- WHITEMAN, N.K. AND P.G. PARKER. 2004. EFFECTS OF HOST SOCIALITY ON ECTOPARASITE POPULATION BIOLOGY. *Journal of Parasitology*: 939–947.