

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar  
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék

**A Harrison-szabály és Poulin növekvő variancia elméletének tesztelése  
a Ricinidae és a Philopteridae tetűcsaládokban**

**Készítette:** Petrás Dóra  
Biológia BSc III. évfolyam

**Témavezetők:**

Dr. Harnos Andrea  
SZIE ÁOTK, Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék

Dr. Rózsa Lajos  
MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport

Budapest

2015

## Tartalom

1. Bevezetés.....	4
1.1. A parazitizmus.....	4
1.2. A madarak tetvei .....	5
1.3. Harrison-szabály.....	8
1.4. Poulin növekvő variancia elmélete .....	9
1.5. Célkitűzések .....	10
2. Anyag és módszer .....	11
2.1. A testméret adatok.....	11
2.2. Törzsfa készítése .....	12
2.3. Statisztikai elemzések .....	14
2.3.1. Az általánosított legkisebb négyzetek módszer (GLS) .....	15
2.3.2. A filogenetikai modell.....	15
2.3.3. A modellek illesztése .....	16
2.3.4. Páronkénti összehasonlítás .....	16
3. Eredmények.....	17
3.1. Ricinidae.....	17
3.2. Philopteridae.....	19
3.2.1. A teljes család.....	19
3.2.2. Guild-enkénti vizsgálat .....	21
4. Eredmények értékelése.....	28
4.1. Ricinidae.....	28
4.2. Philopteridae.....	28
4.3. Egyéb észrevételek .....	30
5. Összefoglaló .....	31
6. Summary .....	32
Irodalomjegyzék.....	33

Köszönetnyilvánítás .....	36
1. melléklet: A tetű adatok gyűjtése során felhasznált irodalom.....	37
1.1. Ricinidae.....	37
1.2. Philopteridae.....	38
2. melléklet: A Ricinidae család gazdamadarainak Ericson-alapú törzsfája.....	47
3. melléklet: A Philoteridae család gazdamadarainak Ericson-alapú törzsfája.....	48

# 1. Bevezetés

## 1.1. A parazitizmus

A parazitizmus olyan interspecifikus aszimmetrikus populációs kölcsönhatás, amely során az interakcióban részt vevő egyik fél valamilyen előnyhöz jut a másik fél kihasználásával, károsításával. Egy stabil, evolúciósan régóta fennálló kapcsolat esetén ez a kártétel sohasem olyan mértékű, hogy az egyébként egészséges gazda halálát okozza. Ez alól természetesen kivételt képeznek az olyan speciális életmenetek, ahol a gazda/köztingazda elhullása az élősködő fejlődési menetének részét képezi. A parazitizmus az egész élővilág szerte igen elterjedt jelenség. Minden nagyobb rendszertani kategóriában találhatunk parazita életmódot folytató csoportokat és HAMILTON és munkatársai (1990) szerint még a legkisebb nem-parazita élőlények között is nehéz olyat találni, aminek ne lenne valamilyen formájú élősködője. Ez többek között azért is lehet, mert hagyományosan a mikroparaziták között tartják számon a vírusokat is. Ezen obligát sejtparazita „fertőző gének” széles körben elterjedtek, a baktériumoktól az emberi sejtekig egyaránt megtalálják gazda-partnereiket. Ismeretük mind a humán-, mind az állategészségügy szempontjából fontos, és tanulmányozásuk nem csak járványtani, hanem génebézészeti és egyéb molekuláris biológiai szempontok miatt is fontos. A makroparaziták közé sorolt állatcsoportok mind rendszertanilag, mind életmódjukban igen változatosak. Közismert a kakukk (*Cuculus canorus*) fészekparazita fiókannevelési stratégiája, a kullancsok (Ixoidae) és piócák (Hirundinea) vérszívó életmódja, vagy a közönséges májmétely (*Fasciola hepatica*) többgazdás endoparazita fejlődési ciklusa.

A gazda-parazita kapcsolat az élővilág egy igen figyelemre méltó jelensége, melyet többen az evolúciós folyamatok egyik fontos mozgatórugójának tartanak (PIROSS, 2013). Ennek oka a folytonos alkalmazkodási kényszer, mely mindkét félre hatással van. A parazita jelenléte befolyásolhatja a gazda energiamérlegét, akadályozhatja táplálékfelvételét, mozgását, ronthat kondícióján és párválasztási sikerén, és ezeken keresztül közvetve vagy sok esetben közvetlenül is csökkentheti utódainak számát (FARAGÓ and NÁHLIK, 1997). A fitnesscsökkenés elkerülése érdekében a gazda újabb és hatékonyabb védekezési módszereket igyekszik kialakítani. A paraziták pedig, elsősorban az erős szelekciónak köszönhetően, olyan irányban változnak, hogy képesek legyenek kijátszani hordozóikat és minél inkább észrevehetetlenebbek legyenek. Ez az intenzív „fegyverkezési verseny” az oka a sokféle, gyakran igen specifikus gazda-parazita kapcsolat

kialakulásának, és annak, hogy a legtöbb élősködő nem okozza a megfertőzött egyed halálát.

## **1.2. A madarak tetvei**

A tetvek (Phthiraptera) rendjébe tartozó élőlények az élővilág legnagyobb elsődlegesen testi érintkezéssel terjedő parazitái. A rovarok legnagyobb olyan csoportja, ami kizárólag élősködő életmódot folytató fajokat foglal magába. Másodlagosan szárnyatlan, emlősök szőrében vagy madarak tollzatában élő ektoparaziták. A jelenlegi rendszertan négy, egymástól jól elkülöníthető alrendbe sorolja a fajokat. Az elefánttetvek (Rhyncophthirina) alrendjébe tartozó három faj vastagbőrű emlősökre specializálódott. A szívótetvek (Anoplura) alrendjének tagjait emlősök vérszívó élősködőiként tartják számon. A fonalascsapú tetvek (Ischnocera) és a bunkóscsapú tetvek (Amblycera) alrendjéből kerül ki a négy, madarakon élősködő fajokat tartalmazó család: a Menoponidae, a Laemobothriidae és a Ricinidae család az utóbbiból, a Philopteridae pedig az előbbiből.
























A Menoponidae család tagjai a madarak minden rendjén megtalálhatóak, éppen ezért megjelenésük és életmódjuk is igen változatos. Leggyakrabban a még növekvő tokos tollak megrágásával jutnak vérhez és egyéb szöveti elemekhez. A Laemobothriidae család elsősorban a sólyom-, gólya- és darualakú madarakon fordulnak elő. Nagyméretű, vérrel táplálkozó fajok. A Ricinidae család tagjai kizárólag kistermetű énekesmadarakon és kolibriken élősködnek. Megjelenésükben és életmódjukban is hasonlítanak az előző család fajaira. Rágó szájszervük a bőr megsebzésére módosult, ez is jól mutatja vérszívó táplálkozásmódjukat. Az Ischnocera alrendbe tartozó Philopteridae család a fajokban legnépesebb és életmódjában legváltozatosabb a négy család közül. Széles körben elterjedtek és olyan mértékben adaptálódtak a tollzatban való közlekedéshez, hogy más felületen alig képesek mozogni. Az Amblycera családokkal ellentétben vért gyakorlatilag nem fogyasztanak, pihetollakkal és a nagyobb tollak piheszerű ágival táplálkoznak. Ezzel negatívan befolyásolják a madár hőháztartását és jelentősen megnövelik az energiaigényét (RÓZSA, 2003).

Még nem egyértelműen tisztázott, hogy az élősködő tetvek kialakulása az emlősökhöz, a madarakhoz vagy bizonyos ősi tollas dinoszauruszokhoz köthető, az azonban bizonyosnak látszik, hogy a madarak (Aves) törzsfajlásának korai szakaszában már megjelenik a tetvekkel kialakított gazda-parazita kapcsolat (SMITH et al. 2011). E

hosszú idő alatt a tolltetveknek sikerült, a folytonos dinamika mellett, a lehető legnagyobb mértékben alkalmazkodni gazdáikhoz. A tetvek evolúciós sebessége gyorsabb, mint a madaraké (Page et al. 1998). Ennek oka egyrészt a gyorsabb generációs idő, másrészt hogy minden egyes továbbfertőzés a populációméret csökkenését is eredményezi, az így bekövetkező populációgenetikai 'bottleneck effect' pedig felgyorsítja a mikroevolúciós változásokat. A továbbfertőzés a tetvek életciklusának egy rövid, ám annál kritikusabb pillanata. Mint a legtöbb endo- és ektoparazita, a tetvek is egy jól körülhatárolható szigetszerű élőhelyhez, a gazdához kötődnek. A földrajzi értelemben vett szigetekkel ellentétben azonban a gazda élettartalma jóval rövidebb. A parazitákknak legjobb esetben is csak néhány generációja tud felnevelkedni és szaporodni egy egyeden, éppen ezért az eredményes továbbfertőzés a populáció létkérdése. A tetvek, mint azt már korábban említettük, elsődlegesen testi érintkezéssel terjednek. CLAYTON és TOMPKINS (1994) szerint leggyakrabban a szülő-utód útvonalon adódnak át paraziták. Átfertőzés történhet még párázaskor, verekedések és egyéb szociális érintkezések alkalmával. A bunkóscsápú tetvek (*Ambycera*) között előfordul, hogy elhagyják a beteg vagy elpusztult gazdát és szabadon vándorolva próbálnak egy új egyedre találni. A fonalascsápú tetvek (*Ishnocera*) erre a tollakhoz való nagyfokú adaptációjuk miatt nem képesek, ám esetükben megfigyelték, hogy rágóikkal kullancslegyekhez (*Hippoboscidae*) rögzülve képesek új gazdaegyedekhez eljutni (KEIRANS, 1975).

Habár a továbbfertőzés sikere nagyban meghatározza, hogy mely egyedek genetikai állománya adódik tovább, a gazda védekezéséből adódó szelekciós nyomásról sem szabad megfeledkeznünk. A tetvek külső élősködő életmódjukból adódóan nincsenek folyamatos kapcsolatban a gazda immunrendszerével, így a madár leghatékonyabban mechanikus módon, elsősorban tolláskodással védekezhet ellenük. A tetveknek limitált számú lehetőségük van a védekezésre, ám a választott elkerülési mechanizmus jelentős mértékben meghatározza morfológiai sajátosságait. A tolltetvek fajsámának közel felét adó *Philopteridae* család nagy változatosságát nem csak az okozza, hogy a madarak legtöbb rendjén megtalálhatóak, hanem hogy a gazda testfelületének különböző részeihez való alkalmazkodás náluk nyilvánul meg a legerősebben. JOHNSON és munkatársai (2012) négy menekülési stratégiát különböztettek meg, amik szoros összefüggés mutattak azzal, hogy a tetvek a madár testének mely régiójában éltek és ott milyen testalak a legelőnyösebb (1. ábra). A szárnyon élő tetvek menekülési stratégiája, hogy az elsőrendű evezők tollágai közötti árkokba lapulnak. Ebből adódóan testük hosszú és karcsú, és színében a madár

árnyalatához igazodik. A törzsön élők rövidek és gömbölydedek, védekezésük jóval aktívabb. Mélyen a pihetollak közé bújnak, vagy egyik tollról a másikra menekülnek. A fejen élők magával az élőhely megválasztásával védekeznek a tolláskodás ellen, hiszen ott már nem érheti el őket a madár a csőrével. Háromszögletű fej és ovális test jellemzi őket és erősebben adaptálódtak a kapaszkodásra, hogy elkerüljék a rázással, vakarózással történő eltávolítást. Mivel nincsenek szem előtt, náluk nem annyira jellemző a madárhoz alkalmazkodó rejtő színezet. A negyedik kategóriába, a generalisták közé, az egész testen előforduló tetvek tartoznak. Morfológiailag átmeneti testalakjuk és legtöbbször gömbölyded fejük van. A tolláskodást a tollak között szaladva igyekeznek elkerülni.

	DUCKS (Anseriformes)	GULLS (Charadriiformes)	IBIS (Ciconiiformes)	PIGEONS (Columbiformes)	HAWKS (Falconiformes)	CHACHALACA (Galliformes)	SONGBIRDS (Passeriformes)	ALBATROSS (Procellariiformes)	PARROTS (Psittaciformes)	TINAMOUS (Tinamiformes)
HEAD LOUSE	 Analoecus	 Saemundssonina	 Ibidoecus		 Craspedorhynchus		 Sturnidoecus	 Dicoaphoroides	 Forficuloecus	 Pseudophilopterus
WING LOUSE	 Anaticola		 Ardeicola	 Columbicola	 Falcopterus	 Oxyloperus		 Hemionella	 Psittacornis	 Pseudopterus
BODY LOUSE				 Campanulotes		 Chelopistes			 Psittococcus	 Discocorpus
GENERALIST		 Quadriceps			 Degeeriella		 Rubeella			

1. ábra: Eltérő parazita testalakok különböző madárrendeken a madáron elfoglalt élettér függvényében. Sorok fentről lefelé: fejtetvek, szárnytetvek, törzstetvek, generalisták. Oszlopok jobbról balra: lúdalakúak, lilealakúak, gólyaalakúak, galambalakúak, sólyomalakúak, tyúkalakúak, énekesmadarak, vihardár-alakúak, papagájalakúak, tinamuk (Johnson et al. 2012. Fig.1.)

### 1.3. Harrison-szabály

A testméret egy élőlény legszembeötlőbb tulajdonsága. Meghatározza élettani és életmódbeli sajátosságait, mint például hogy szüksége van-e légző- vagy kiválasztószervrendszerre, belső vagy külső szilárd vázra, képes-e a széllel terjedni vagy saját erejéből repülni, mennyire képes ellenállni a környezet változásainak vagy dominánssá válni fajtársai felett. A parazitáknak is legfontosabb tulajdonságaik közé tartozik a méretük (POULIN, 2007). Egyfelől meghatározza rejtőzködési sikerüket, másfelől befolyásolja termékenységüket és ezen keresztül a virulenciájukat is. A tetvek esetében is, mint annyi más rovarfajnál, megfigyelhető a spermakompetíció jelensége (RÓZSA, 2003). Ez első sorban a hímekre fejt ki erős szelekciós nyomást. A tollászkodás elkerülése a kisebb testméretnek kedvez, ám a nagyobb termetű hímek több spermát képesek termelni, ezáltal az ő hímivarsejtjeik nagyobb arányban lesznek jelen a nőtények spermatárolóiban, mint kisebb társaiké, és így nagyobb eséllyel adódik tovább a genetikai állományuk.

A gazdák és parazitáik testméretei közötti összefüggést először HARRISON (1915) vizsgálta kiviik tetveinek tanulmányozása során. Arra a következtetésre jutott, hogy az egyes parazita nemzetségeken belül az élősködők mérete szoros összefüggést mutat a gazdák méretével, azaz a nagyobb madárfajokon a genusz nagyobb fajai találhatóak, míg a kisebbeken a kisebb méretűek. Évszázados pályafutása során ez a megállapítás több kutató által is alátámasztást nyert többféle parazita taxonra, Harrison-szabály megnevezéssel kerülve be az irodalomba. Több tanulmány is született, melyek különböző élősködő fonálféreg (Nematoda) taxonokra igazolták a pozitív kapcsolatot (KIRCHNER et al. 1980; MORAND et al. 1996; MORAND and SORCI 1998). KRIK (1991) bolhák és gazdáik között mutatta ki az összefüggést, POULIN és HAMILTON (1997) pedig az élősdű kacslábúak (Rhizocephala) rendje és az általuk parazitált tízlábú rákok vizsgálata során jutottak Harrisonnal megegyező következtetésre.

A tetvek rendjén belül vizsgálódva is sikerült további példákat találni, melyek megfelelnek a Harrison-szabálynak. HARVEY és KEYMER (1991) a rágcsálókon élősködő Trichodectidae család tetveit vizsgálta, MORAND és munkatársai (2000) pedig a tasakospatkány-féléken (Geomyidae) élősködő tetveket és gazdáik között mutatta ki a pozitív korrelációt. CANNON (2010) szakdolgozatában a szívótetvek (Anoplura) alrendjén belül végzett átfogó vizsgálatokat és bizonyította a Harrison-szabályt. A testméretek



korrelációja mellett pozitív összefüggést figyelt meg a kapaszkodáshoz használt karmok közti rés nagysága és az emlősfaj szőrszálainak átmérője között is.

A madarak tetveinek testméret-evolúciójával kapcsolatba Harrison óta csak néhány vizsgálatot végeztek. KRIK (1991) az Actornithophilus nemzetség tagjai és gazdáik között fedezett fel pozitív összefüggést, JOHNSON és munkatársai (2005) pedig kísérletet tettek egy átfogóbb elemzés készítésére. Vizsgálatukban 78 tetűfaj adatait dolgozták fel, fonalascsapú (Ischnocera) és bunkóscsapú (Amblycera) génezetűből vegyesen. Szignifikáns kapcsolatot kaptak a testméretek között, ám a korreláció mértéke taxononként nem volt egységes. Ennek feltárására kiemelten is megvizsgáltak két csoportot, melyek egyaránt galambfélék élősködői voltak: 19 szárnyon élő *Columbicola* fajt és 24 törzsön élő Physconelloidinae alcsaládba tartozó fajt. A szárnyon élőkön erős pozitív korrelációt sikerült kimutatniuk mind az evezőtollak ágainak távolságával, mind a gazda méretével. A tollágak távolsága szintén korrelált a gazdamadár méretével. A törzstetvek esetében nem lehetett szignifikáns összefüggés kimutatni egyik aspektusban sem. A szerzők ennek magyarázatát a szárnyon élőkre kifejtett nagyobb szelekciós kényszerben látják.

#### **1.4. Poulin növekvő variancia elmélete**

ROBERT POULIN könyveiben (1998, 2007) megemlíti, hogy míg a nagy paraziták csak nagy gazdákon fordulnak elő, addig a kis paraziták egyaránt megtalálják az életterüket a kis- és a nagyméretű gazdákon is. Ennek értelmében a gazdák növekvő testméretével nem csak a parazitaméret átlagának, hanem varianciájának is növekednie kellene. A gazda-parazita testméret-összefüggések ilyen aspektusú vizsgálatára az irodalomból nem találtam példákat, még maga Poulin sem végzett tesztekkel elmélete igazolására (Poulin, személyes közlés).

A biológiában HUXLEY és TESSIER (1936) óta ismert az allometria fogalma. Általánosan megfogalmazva azt írja le, hogy hogyan változik egy bizonyos tulajdonság az élőlény testméretének növekedésével. Szó szerinti jelentése „eltérő mérték”, ebből is következik, hogy olyan összefüggések megnevezésére használják, melyek esetében a növekedés üteme a két változó esetében eltérő. A biológiában rengeteg ilyen kapcsolat feltárására került sor az elmúlt száz évben. Nem csak szervek vagy testfüggelékek (pl. integetőrák ollója vagy az emberi fej), hanem fiziológiai (pl. metabolizmus) és

viselkedésbeli (pl. madarak szárnyhossza és verekedési sikerük) tulajdonságok esetén is kimutatták (SHINGLETON, 2010).

A Poulin által megfigyelt összefüggés egyik magyarázata is lehet, hogy az allometrikus kapcsolat természetéből származóan az abszolút hiba variancia nem állandó, hanem multiplikatívan nő az átlaggal. Éppen ezért Poulin variancia elméletének vizsgálatakor mindenképpen érdemes az allometrikus összefüggéseknél jól bevált logaritmus transzformációk elvégzése a vizsgált változókra. Ezzel biztosíthatjuk, hogy egy magától értetődő matematikai összefüggés helyett egy ezen túlmutató, ökológiailag releváns eredményt kapjunk, azaz homogenizáljuk és additívvá tesszük a hibtagot, ami így a relatív vagy méretfüggetlen varianciának felel meg, és linearizáljuk a kapcsolatot. Ha a relatív variancia nem homogén, akkor elmondhatjuk, hogy a gazda testméret-növekedésével nő a paraziták testméret varianciája.

### **1.5. Célkitűzések**

Szakedolgozatomban a Ricinidae és a Philopteridae tetűcsaládokban végeztem átfogó vizsgálatokat a testméret-összefüggésekre. Filogenetikai kontroll mellett és logaritmizált skálán a következő kérdésekre kerestem a választ:

- 1) Megfigyelhető-e a Harrison-szabály a két említett családban?
- 2) Megfigyelhető-e a paraziták testméretének növekvő relatív varianciája a növekvő gazdamérettel, azaz igaz-e Poulin megfigyelése?
- 3) Van-e eltérés az előbbi összefüggések mértékében a Philopteridae család különböző menekülési stratégiát alkalmazó nemzetségei között?

Célom elsősorban az volt, hogy ez eddig madarak tetvein végzett ilyen irányú vizsgálatokhoz képest nagyobb fajspektrumon dolgozva tárjam fel a gazda-parazita testméret-összefüggések ezen aspektusainak sajátosságait a két családra nézve, valamint hogy statisztikai szempontból, nagy valószínűség szerint elsőként, igazoljam vagy megcáfoljam Poulin elmélet ezen családok esetén.

## 2. Anyag és módszer

### 2.1. A testméret adatok

A vizsgálatban felhasznált testméret adatok tetvek esetében az interneten fellelhető szakirodalomból, elsősorban fajleírásokból származtak (1. melléklet). Az adatgyűjtést Dr. Rózsa Lajos végezte 1998 és 2009 között. Vizsgálatomhoz a nőstény egyedek teljes testhosszának adatait használtam. A hímeket azért zártam ki, mert testméretüket nagyban befolyásolja a szexuális szelekció, és ennek vizsgálata túlmutat eme szakdolgozat keretein. Olyan esetekben, ahol az adott parazita fajhoz ugyanazon gazdafajon több testméret adat is fellelhető volt, ott ezeket átlagoltam. Amennyiben egy adott tetűfaj esetén több méretet is találtunk, annak függvényében, hogy milyen gazdán élősöknek, ott az egyes párok külön leszármazási vonalként kerültek rögzítésre. Ahol egy parazitához több gazdafaj is fel volt sorolva, ám csak egy testméret értékkel rendelkezett, ott a taxonómiai típusgazdához kapcsoltam az adatot.

A madárfajok testméret adatait egységes forrásból, DUNNING (1993) madarak testtömegére vonatkozó nagy összefoglaló munkájának második kiadásából gyűjtöttem. Adatgyűjtés közben, ahol az szükséges volt, a tojók és a hímek értékeinek átlagolásával kaptam a későbbiekben használt testtömeget.

A paraziták hosszadatai mikrométerben ( $1 \mu\text{m} = 1 \times 10^{-6} \text{ m}$ ) lettek kigyűjtve, a gazdák tömege pedig egységesen grammban (g) lett megadva. A vizsgálatok során mindkét tengely mentén az értékek természetes alapú logaritmus transzformáltját használtam a kapcsolat linearizálása érdekében.

Az irodalomban fellelhető munkák többségében a filogenetikai kontrollt a paraziták törzsfája mentén végezték, már ahol végeztek ilyen kontrollt. A gazda méretét tekintették a parazita tulajdonságának. Johnson és munkatársai (2005) azonban amellet érveltek, hogy a parazita testméretének evolúciója követi a gazdát és nem fordítva, CLAYTON és munkatársai (1999) pedig rámutattak, hogy a gazda által kifejtett szelekció akár néhány hónap leforgása alatt is jelentős változást tud kifejteni a parazita populáció testméretében. Éppen ezért jobbnak láttam a gazdamadár tulajdonságának tekinteni a rajta élő tetvek méretét és a madarak törzsfája mentén végezni a filogenetikai kontrollt. A módszer sajátosságaiból adódóan egy madárhoz csak egy parazita adatot társíthattam, így a több élősökkel rendelkező gazdák esetében a tetvek méretéből egy átlagos értéket számoltam,

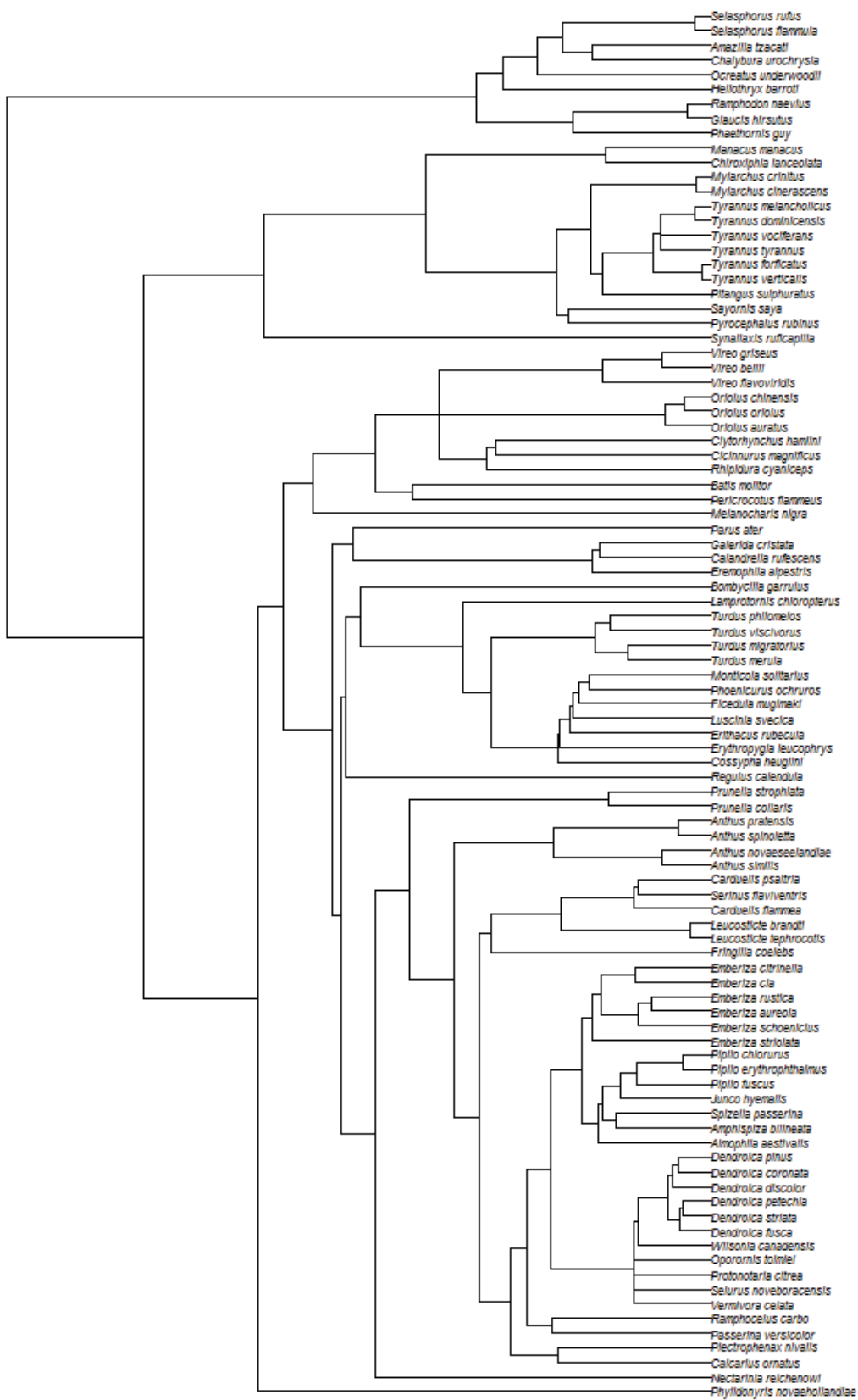
és ezzel végeztem el az elemzéseket. A Philoteridae családbnál külön figyeltem, hogy csak az egyforma menekülési stratégiát alkalmazók között számoljak átlagot. Ha az adott gazdának több guild-ből származó parazitái is voltak és egyenlő arányban, akkor azokat a gazda-parazita adatkárokat ki kellett zárnom az elemzésekből.

A vizsgálatokban összesen 442 gazda-parazita adatkárral dolgoztam. A Ricinidae családból 95, a Philoteridae családból 351 adat állt rendelkezésre. Ez utóbbit JOHNSON és munkatársainak (2005) vizsgálatát alapul véve négy ökológiai guild-be osztottam, így 98 szárnyon, 36 törzsön, 111 fejen és 115 a test egészén fellelhető különböző gazda-parazita pár adatait elemeztem.

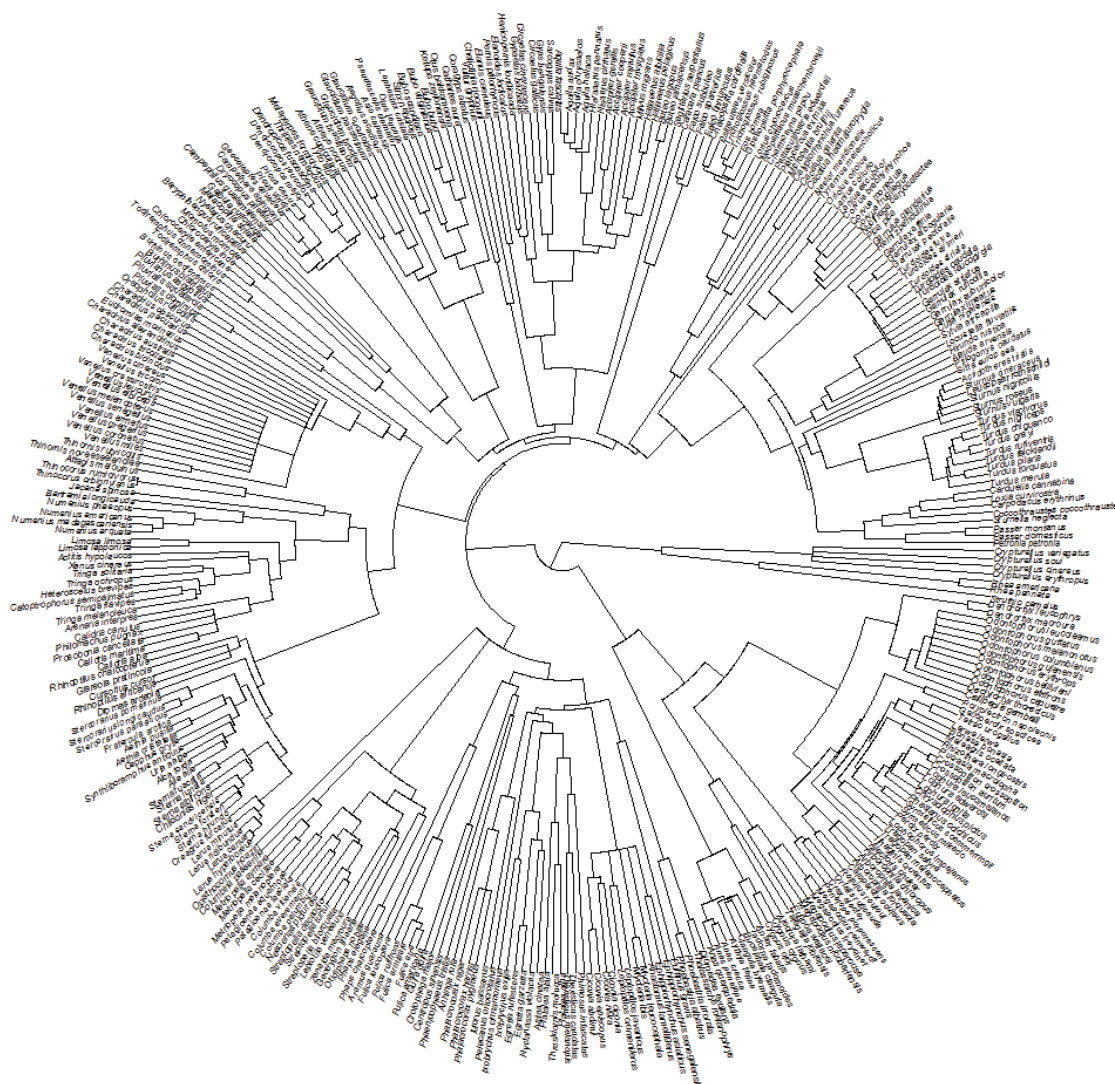
## 2.2. Törzsfá készítése

A filogenetikai kontroll elvégzéséhez nélkülözhetetlen volt a vizsgálatban szereplő madarak törzsfájának elkészítése. RUBOLINI és munkatársai (2015) útmutatását követve a BirdTree internetes adatbázisból (<http://www.birdtree.org>) dolgoztam (JETZ et al., 2012). A honlapon elérhető 9993 ma élő madárfaj adata, melyek egyaránt letölthetőek genetikai kód és előre elkészített törzsfá formájában. A törzsfák két csoportba oszthatók attól függően, hogy készítésükkor HACKETT és munkatársai (2008) vagy ERICSON és munkatársai (2006) vizsgálatát vették alapul. A különbség a  $\beta$ -fibrinogén génnek a törzsfá készítéséből való kihagyásában illetve bevitelében van. A kétféle felfogás az említett gén madarakban betöltött szerepének vitatott helyzetéből adódik. A honlapon mindkét típusból 10000 kész fá érhető el és tölthető le ingyenesen. A felhasználó saját adatainak megfelelően, csak a számára érdekes fajokat tartalmazó részfákat tölthet le, melyeket a rendszer véletlenszerűen válogat le számára az előbb említett 10000 ultrametrikus, csak kettős elágazásokat tartalmazó fá közül. RUBOLINI és munkatársai (2015) ajánlását követve 1000-1000 fát válogattam le a 'Hackett' és az 'Ericson' fák közül a későbbiekben használni kívánt két konszenzus fá elkészítéséhez.

A letöltött törzsfákból az 50%-os többségi szabály alkalmazásával készítettem a konszenzus fákat. Ennek lényege, hogy az átlagolni kívánt fák elágazásainak összevetésekor csak azokat tartja meg kettős elágazásnak, ahol a vizsgált fák több mint 50%-ánál egyezést talál. Ahol ez nem történik meg, ott politóm elágazásokat képez. A konszenzus fá (2. ábra; 3. ábra; 2. melléklet; 3. melléklet) létrehozása a DendroPy Python könyvtár részét képező SumTrees programmal történt (SUKUMARAN and HOLDER, 2010).



2. ábra: A Ricinidae család gazdamadarainak Hackett-alapú törzsfája



3. ábra: A *Philoteridae* család gazdamadarainak Hackett-alapú törzsfája

### 2.3. Statisztikai elemzések

A statisztikai elemzések elvégzéséhez az R program 3.0.3-as verzióját használtam (R CORE TEAM, 2013). Külön vizsgáltam a *Ricinidae* és a *Philopteridae* családot. Az utóbbit nagy változatossága miatt a már korábban többször említett ökológiai guild-ek szerint kisebb csoportokra bontva is elemeztem.

### 2.3.1. Az általánosított legkisebb négyzetek módszer (GLS)

Azért, hogy figyelembe vehessem a variancia inhomogenitást és az adatok korreláltságát az általánosított legkisebb négyzetek (generalized least squares = GLS) módszerét használva illesztettem a modellek. Ez a közönséges legkisebb négyzetek (ordinary least squares) kiterjesztéseként fogható fel (PARADIS, 2012). Többek között a modellbe beépíthető egy variancia struktúra, mely esetünkben az úgynevezett kovariáns hatványa (power of the covariate) volt. R-ben ez a varPower függvény alkalmazásával adható meg, képlete:

$$\text{var}(\varepsilon_{ij}) = \sigma^2 \times |DML_{ij}|^{2\delta}$$

Azaz a reziduumok varianciáját egy  $\sigma^2$  és egy  $2\delta$  hatványon vett kovariáns szorzataként modellezzük, azaz a hiba eloszlása:

$$\varepsilon \sim N(0, \sigma^2 \times |DML_{ij}|^{2\delta}).$$

Vizsgálatomban minden modell esetében a kovariáns a gazda tömegének logaritmus volt, a  $\delta$  értékét pedig a modell becsli (ZUUR, 2009). A Philopteridae család vizsgálatakor lehetőség volt az egyes guild-ek esetében egyéni hatvány értékek guild-enkénti illesztésére, illetve különböző kombinációk (azonos hatványkitevők, konstans variancia) tesztelésére.

### 2.3.2. A filogenetikai modell

A filogenetikai lineáris modellek (phylogenetic generalized least squares = PGLS) a GLS modellekhez képest egy filogenetikai korrelációs struktúrával bővülnek, így lehetőség van az adott tulajdonság evolúciójának egy törzsfá mentén történő kontrollálására, ezzel biztosítva a vizsgált adatok függetlenségét. Modelljeimben a Pagel-féle korrelációs struktúrát használtam, amely a konszenzus fa korrelációs mátrix megfelelője. Ehhez az 'ape' programcsomag corPagel függvényét használtam (PARADIS et al. 2004). Ez a korrelációs struktúra a Brown-féle evolúcióelméleti modellen alapul, amely a vizsgált tulajdonág véletlen irányú evolúcióját feltételezi (PARADIS, 2012). A korrelációs mátrix megalkotásánál a két összehasonlítandó faj legközelebbi közös ősenek és a törzsfá gyökerének távolságával veszi arányosnak a korrelációjukat. Az így kapott mátrixból a PGLS modell maga számol ki maximum likelihood becsléssel egy  $\lambda$  értéket, amellyel a korrelációs mátrix diagonálison kívüli elemeit szorozza, és amelyből az evolúció

sebességére lehet következtetni. Ha  $\lambda=1$ , akkor a Brown modellt kapjuk, ha  $\lambda=0$ , akkor az adatok filogenetikai szempontból függetlenek.

### **2.3.3. A modellek illesztése**

A variancia inhomogenitást és a filogenetikai összefüggéseket figyelembe vevő modellek elkészítéséhez az 'nlme' programcsomagra (PINHEIRO et al., 2014) volt szükség. Minden modell esetében a logaritmizált teljes testhossz volt a függő változó és a logaritmizált gazdatömeg, valamint a Philoteridae család szétbontásakor a guild-enkénti csoportosító faktor is, a magyarázó változó. Kétféleképpen is illesztettem a modelleket, egyszer filogenetikai korrelációs struktúrával (PGLS modellek), egyszer pedig nélküle (GLS modellek). Minden filogenetikai korrelációt tartalmazó vizsgálat esetén a Hackett és az Ericson alapú konszenzus fákkal is illesztettem a modelleket. A legjobb modell kiválasztásához az Akaike- és a Bayes-féle információs kritériumot (AIC, BIC) használtam. Mindkét kritérium bünteti az egyes modellek túlparaméterezettségét – a Bayes szigorúbban – és mindkét esetben a kisebb értékkel rendelkező modell illeszkedik jobban a vizsgált adatokhoz. A modellekben használt statisztikai tesztek előfeltételeinek teljesülését a QQ-ábrákkal (normalitás vizsgálat), valamint a reziduumok illesztett értékek függvényében való ábrázolásának vizuális vizsgálatával (homogén variancia, illetve modell típus) ellenőriztem.

### **2.3.4. Páronkénti összehasonlítás**

A Philoteridae család ökológiai guild-jein végzett vizsgálat esetében fontos volt, hogy a kapott egyenesek meredekségét összehasonlíthassam. Ehhez az 'lsmeans' könyvtár (LENTH and HERVÁ©, 2015) megegyező nevű függvényét használtam. Ez lehetővé teszi a becsült paraméterek szimultán összehasonlítását, figyelembe véve azt, hogy az egyes becslések egymástól nem függetlenek (REICZIGEL et al., 2014).



### 3. Eredmények

#### 3.1. Ricinidae

A Ricinidae családra alapvetően három fő modell típust illesztettem. Egyet filogenetikai kontroll nélkül (GLS modell) és kettőt filogenetikai korrelációs struktúrával. A kétféle konszenzus fával illesztett modellek között nem volt jelentős különbség (1. táblázat), ezért a továbbiakban csak a Heckett-alapú fával készített, legjobban illeszkedő, modellt isertetem, ezt értem PGLS modell alatt. A GLS és PGLS modellt összehasonlítva szignifikáns különbséget kaptam ( $p < 0,0001$ ), és ezen utóbbi illeszkedése az AIC és BIC értékek alapján is sokkal jobbnak bizonyult (2. táblázat). A diagnosztikai ábrák alapján is jónak mondható a modell (4. ábra).

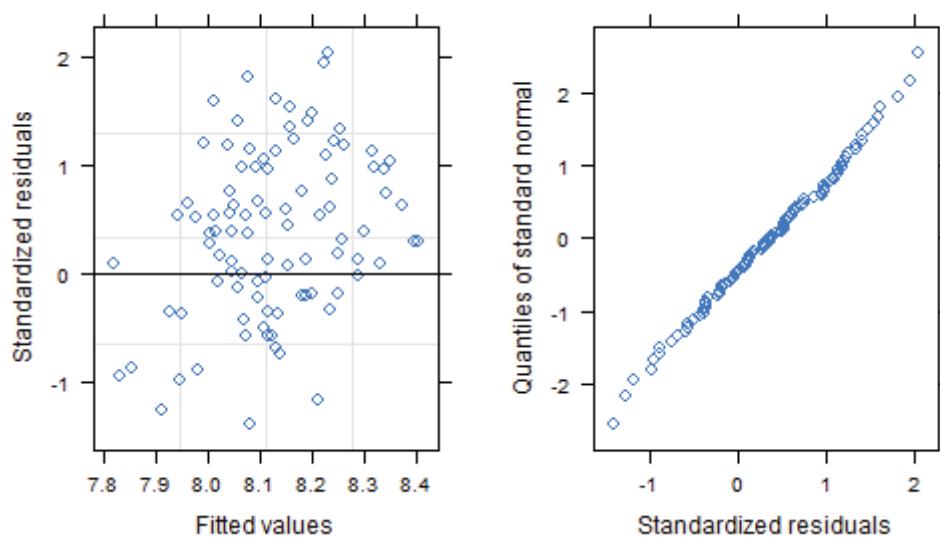
A legjobb modell alapján elmondható, hogy a Ricinidae családon belül szignifikáns növekedés figyelhető meg a paraziták testhosszában a gazdaméret függvényében ( $p < 0,0001$ ). Ez azonban nem mondható el a varianciáról, sem filogenetikai korrelációval, sem anélkül (2. táblázat). A két modellel illesztett egyenes az 5. ábrán látható.

	tengelymetszet	meredekség	variancia	hatványkitevő	$\lambda$
Hackett	7,65	0,15	-0,6606		0,7822
Ericson	7,66	0,15	-0,6628		0,7779

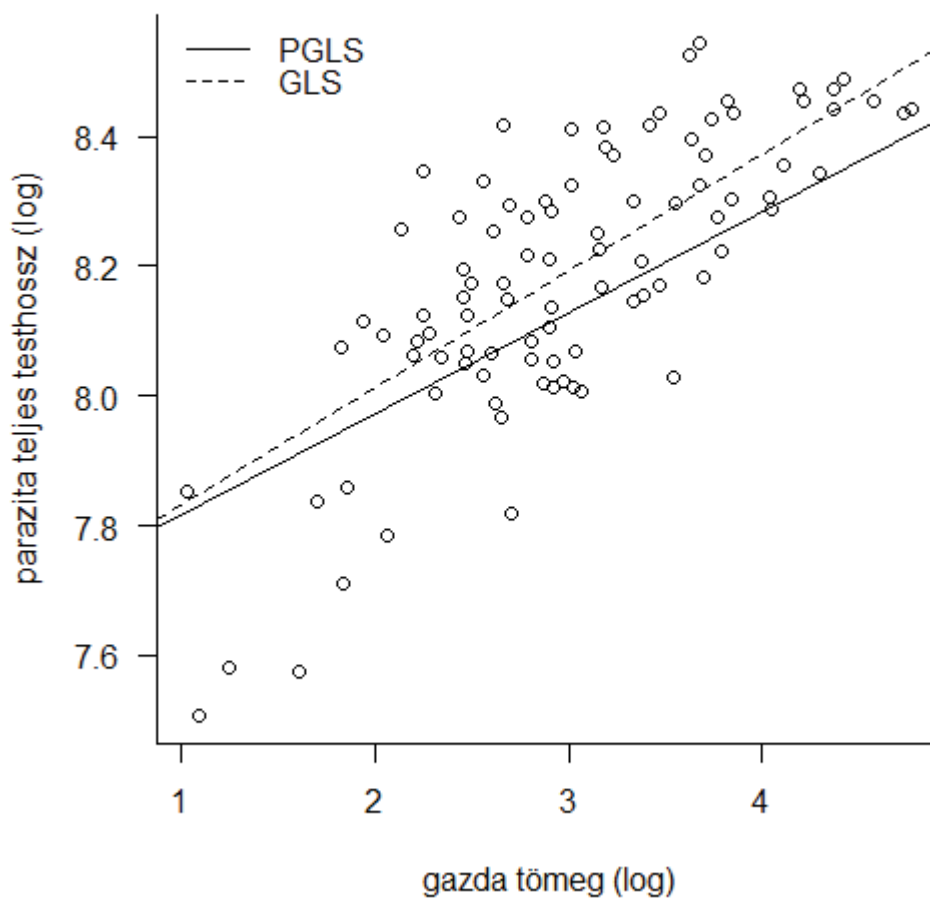
*1. táblázat: A különböző konszenzus fával készített filogenetikai korrelációt tartalmazó modellek paraméterei a Ricinidae családban.*

	tengelymetszet	meredekség (95% KI)	variancia hatványkitevő (95% KI)	AIC	BIC	minta elemszáma
<b>GLS</b>	7,65	0,18 (0,1465;0,2145)	-0,8418 (-1,3970;-0,2868)	-95,61	-85,47	95
<b>PGLS</b>	7,65	0,15 (0,1053;0,2073)	-0,6606 (-1,1915;-0,1298)	-109,35	-96,68	95

2. táblázat: A Ricinidae családra illesztett modellek fontosabb paramétereinek bemutatása, az egyenes meredeksége és a variancia hatványkitevő esetében 95% konfidencia-intervallum (95% KI) feltüntetésével.



4. ábra: A Ricinidae családra illesztett PGLS modell vizuális diagnosztikája: a standardizált reziduuumok az illesztett értékek függvényében (balra) és a QQ-ábra a normalitás vizsgálatára (jobbra)



5. ábra: A GLS és a PGLS modell illesztése a Ricinidae család adataira

## 3.2. Philopteridae

### 3.2.1. A teljes család

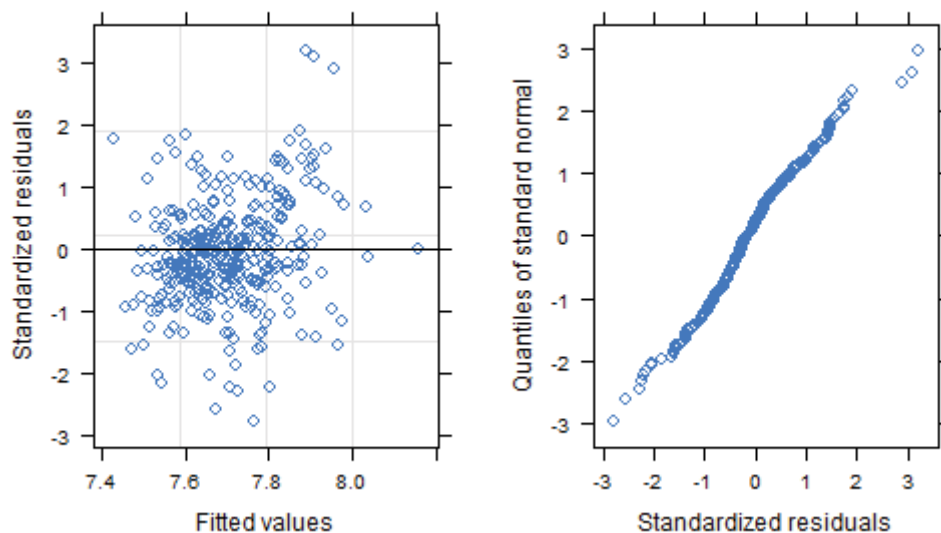
A Philopteridae család egészen végzett elemzés hasonlóan zajlott, mint a Ricinidae esetében. A kétféle törzsfá alapú filogenetikai modell között itt sem volt jelentős különbség (3. táblázat), így ebben az esetben is a Hackett-alapú konszenzusfával vizsgálódok tovább, mint PGLS modell. Akárcsak a Ricinidaenél, itt is szignifikáns különbséget kaptam a GLS és a PGLS modell között ( $p < 0,0001$ ), és ebben az esetben is az utóbbi modell illeszkedése volt a jobb (4. táblázat). A diagnosztika alapján a PGLS modell használhatóságának feltételei teljesülnek (6. ábra).

	tengelymetszet	meredekség	variancia hatványkitevő	$\lambda$
<b>Hackett</b>	7,25	0,077	1,0433	0,7721
<b>Ericson</b>	7,25	0,08	1,0337	0,7828

3. táblázat: A különböző konszenzus fával készített filogenetikai korrelációt tartalmazó modellek paraméterei a Philopteridae családban.

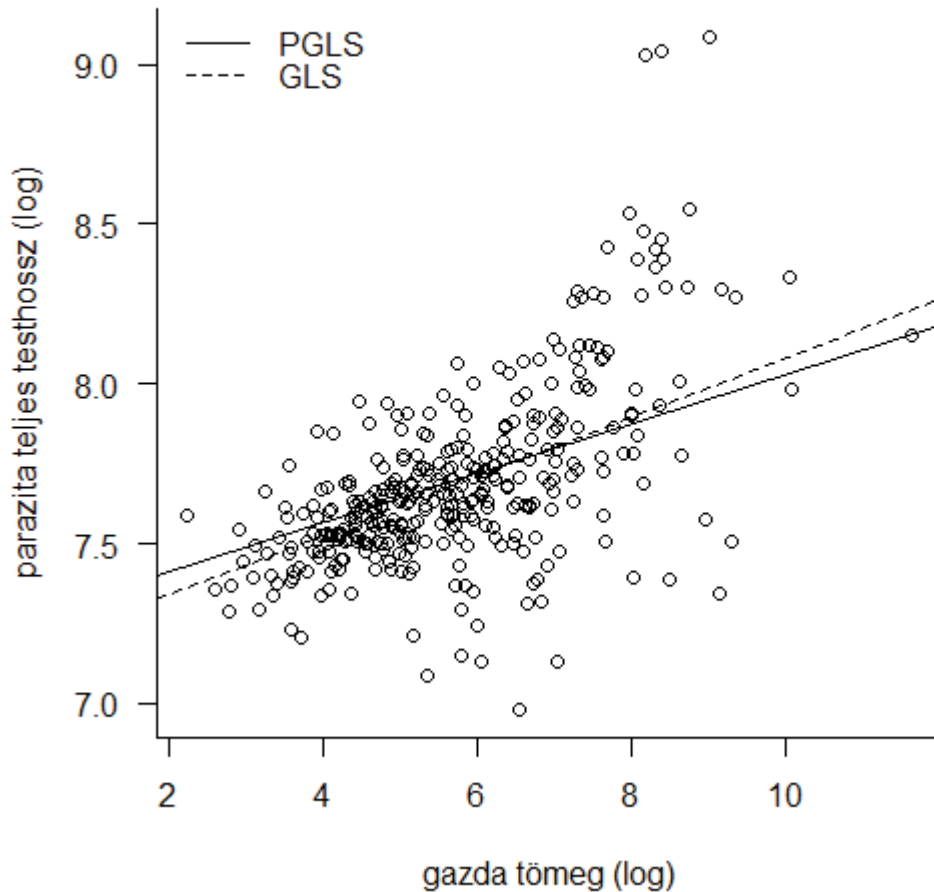
	tengelymetszet	meredekség (95% KI)	variancia hatványkitevő (95% KI)	AIC	BIC	minta elemszáma
<b>GLS</b>	7,15	0,093 (0,0795;0,1065)	1,3362 (1,1165;1,5556)	-132,72	-117,29	351
<b>PGLS</b>	7,25	0,077 (0,0446;0,1103)	1,0433 (0,8138;1,2729)	-255,62	-236,35	351

4. táblázat: A Philopteridae családra illesztett modellek fontosabb paramétereinek bemutatása, az egyenes meredeksége és a variancia hatványkitevő esetében 95% konfidencia-intervallum (95% KI) feltüntetésével



6. ábra: A Philopteridae családra illesztett PGLS modell vizuális diagnosztikája: a standardizált reziduuumok az illesztett értékek függvényében (balra) és a QQ-ábra (jobbra)

A Philopteridae családra is igaz a gazda-parazita testméretek összefüggő növekedése ( $p < 0,0001$ ), ám a Ricinidae családdal ellentétben itt a variancia növekedése is megfigyelhető (4. táblázat). A két modell által meghatározott egyenesek az 7. ábrán láthatók.



7. ábra: A GLS és a PGLS modellel illesztett egyenesek a Philopteridae család szórásdiagramján

### 3.2.2. Guild-enkénti vizsgálat

Mint azt már korábban kifejtettem, a Philopteridae családon belül erősen meghatározza a testalakot, hogy az adott tetűfaj a madár mely testtáján él, azaz milyen ökológiai guild-be tartozik (JOHNSON et al., 2012). Ennek megfelelően az adott guild-et azonosító csoportosító változóval is elvégeztem az analíziseket, úgy hogy a

'guild:log(gazdatömeg)' interakciót is belevettem a modellbe. Itt nem csak három modell került illesztésre, mivel lehetőség volt a csoportokon belül eltérő variancia hatványkitevők feltételezésére. Éppen ezért első körben kétféleképpen is illesztettem a GLS és a Hackett-alapú PGLS modelleket: egyszer egyforma kitevőt feltételezve a négy guild-re (GLS, PGLS), egyszer pedig guild-enként különböző viselkedést engedve meg (GLS<sub>g</sub>, PGLS<sub>g</sub>). Mindkét esetben az eltérő szórás-változást feltételező modell bizonyult jobbnak (5. táblázat). A filogenetikai korrelációt tartalmazó modellt ezúttal is lefuttattam Ericson-alapú konszenzus fával is, de a két eredmény ezúttal is nagyon hasonló volt egymáshoz, így a továbbiakban csak a Hackett-alapú modell eredményei kerülnek bemutatásra.

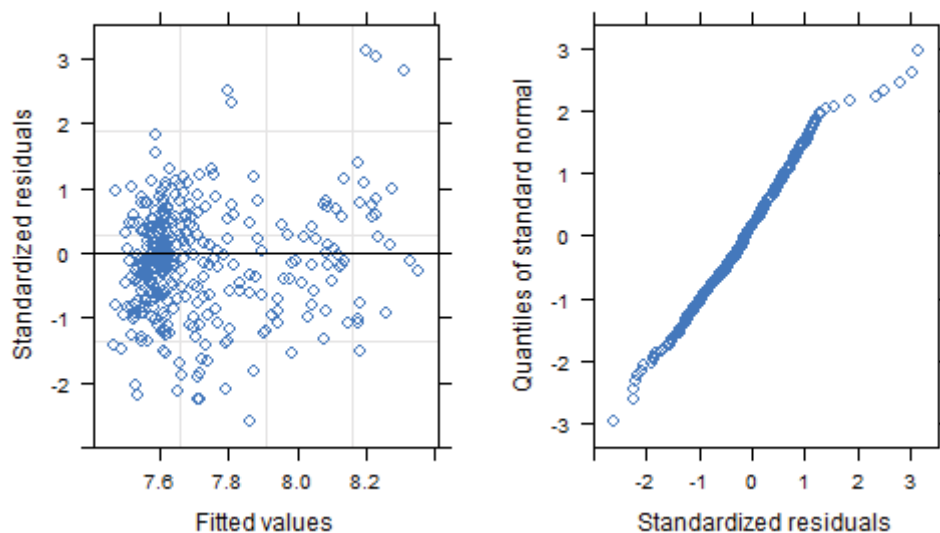
	AIC	BIC
<b>GLS</b>	-213,61	-175,23
<b>GLS<sub>g</sub></b>	-238,56	-188,67
<b>PGLS</b>	-306,36	-267,98
<b>PGLS<sub>g</sub></b>	-367,45	-313,73

5. táblázat: A *Phloptoridae* családra illesztett modellek AIC és BIC értékei. A GLS és a PGLS modell egyforma szórás-változást feltételez a négy guild-ben, a GLS<sub>g</sub> és a PGLS<sub>g</sub> pedig eltérő viselkedést enged meg.

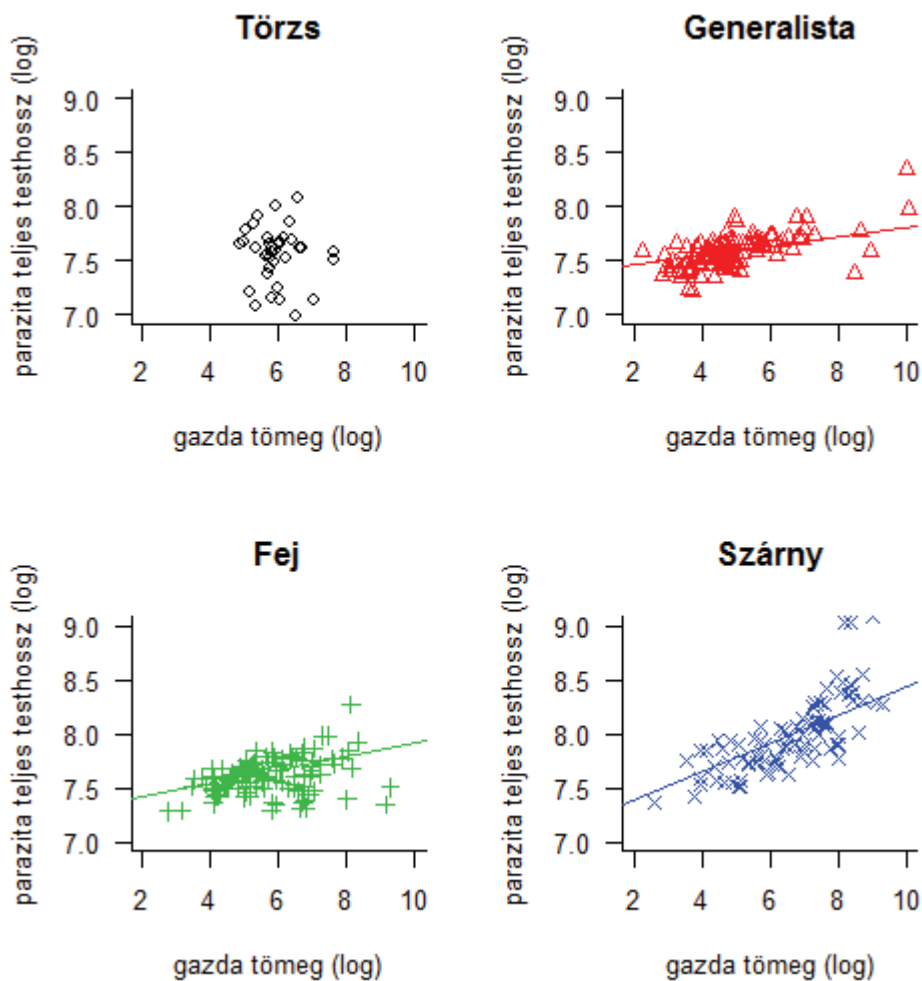
A négy guild együttes vizsgálatának legjobban illeszkedő modellje (PGLS<sub>g</sub>) alapján elmondható, hogy a törzsön élő tetveken kívül a guild-ekben is megfigyelhető a szignifikáns pozitív összefüggés a parazita és a gazda testmérete között, és mind a négy esetben megfigyelhető a variancia növekedése (6. táblázat). A modell  $\lambda$  paramétere 0,82 lett (95%-os KI: 0,73; 0,91). A diagnosztikák alapján a modell jónak mondható (8. ábra).

	tengely- metszet	meredekség (95% KI)	p	variancia hatványkitevő (95% KI)	minta elemszáma
<b>Törzs</b>	7,59	0,005 (-0,14;0,151)	0,9435	0,41 (0,12;0,7)	36
<b>Generalista</b>	7,38	0,043 (0,02;0,065)	0,0002	0,37 (0,11;0,63)	115
<b>Fej</b>	7,29	0,062 (0,04;0,085)	<0,0001	0,82 (0,53;1,11)	111
<b>Szárny</b>	7,13	0,13 (0,098;0,162)	<0,0001	0,52 (0,28;0,77)	89

6. táblázat: A Philopteridae guildekre illesztett Hackett-alapú, guildenként eltérő szórás-változást megengedő PGLS<sub>g</sub> modell fontosabb paramétereinek bemutatása az egyes meredekségekre vonatkozó p-érték feltüntetésével. A modellt úgy paramétereztük, hogy az illesztett egyenesek együtthatóira kapjunk becsléseket.



8. ábra: A Philopteridae guildekre illesztett Hackett-alapú, guildenként eltérő szórás-változást megengedő PGLS<sub>g</sub> modell vizuális diagnosztikája: a standardizált reziduumok az illesztett értékek függvényében (balra) és a QQ-ábra (jobbra)



9. ábra: A *Phlopteridae* guildekre illesztett Hackett-alapú, guild-enként eltérő szórás-változást megengedő PGLS<sub>g</sub> modell alapján számolt egyenesek illesztése a guildek szórásdiagramjaira

Mivel a 4 guild közül egyedül a törzsen élőknél nem lett szignifikáns az eredmény ( $p = 0,9435$ ) és a szórásdiagramon (9. ábra) is látszik, hogy eloszlásuk teljesen más jellegű, így második körben a törzsen élő tetvek kihagyásával illesztettem modelleket, hogy szemléletesebben összehasonlíthassam a másik három guild-et. Ezt azért is tettem meg, mivel a törzstetvekkel illetve azok nélkül illesztett modell AIC és BIC értékei között elhanyagolható volt a különbség.

A három fennmaradt guild-re illesztett modellek esetében elsősorban a variancia függvény kitevőjének paraméterével variáltam. Az illesztett modellek közül a legkisebb AIC és BIC értékeket az a PGLS modell kapta, ahol a generalisták és a fejtetvek variancia



változása egyformának volt tekintve, a szárnytetveké pedig ezektől eltérően alakulhatott (a továbbiakban  $PGLS_{3g}$ ). Illeszkedése nem csak a három guild-es vizsgálatok, hanem a teljes guild-ek szerinti bontás modelljei közül is a legjobbnak bizonyult (7. táblázat). A vizuális diagnosztika alapján használhatóságának feltételei teljesülnek (10. ábra). Eredményei alapján (8. táblázat) megerősíthetjük azon megállapításunkat, hogy a fejen, a szárnyon és az egész testen előforduló tetvek esetén is növekedés figyelhető meg a testhosszban a gazdatömeg emelkedésével, ennek mértéke azonban eltérő (11. ábra), és a szárnyon élők esetében szignifikáns különbséget mutat a másik két guildhez képest (9. táblázat).

	$\lambda$ (95% KI)	AIC	BIC
<b>PGLS<sub>3g</sub></b>	0,81 (0,72;0,95)	-386	-349

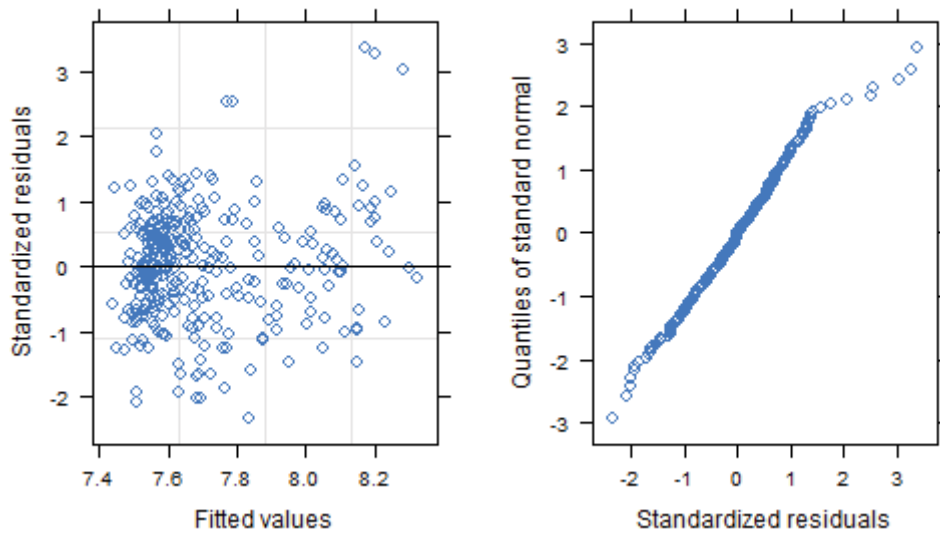
7. táblázat: A három guildre végzett elemzések legjobb modelljének  $\lambda$  paramétere 95%-os konfidencia intervallummal, valamint az AIC és BIC értékei.

	tengelymetszet	meredekség (95% KI)	p	variancia hatványkitevő (95% KI)	minta elemszáma
<b>Generalista</b>	7,35	0,044 (0,022;0,066)	<0,0001	0,40 (0,14;0,66)	115
<b>Fej</b>	7,28	0,061 (0,038;0,084)	<0,0001	0,40 (0,14;0,66)	111
<b>Szárny</b>	7,10	0,131 (0,099;0,163)	<0,0001	0,51 (0,27;0,75)	89

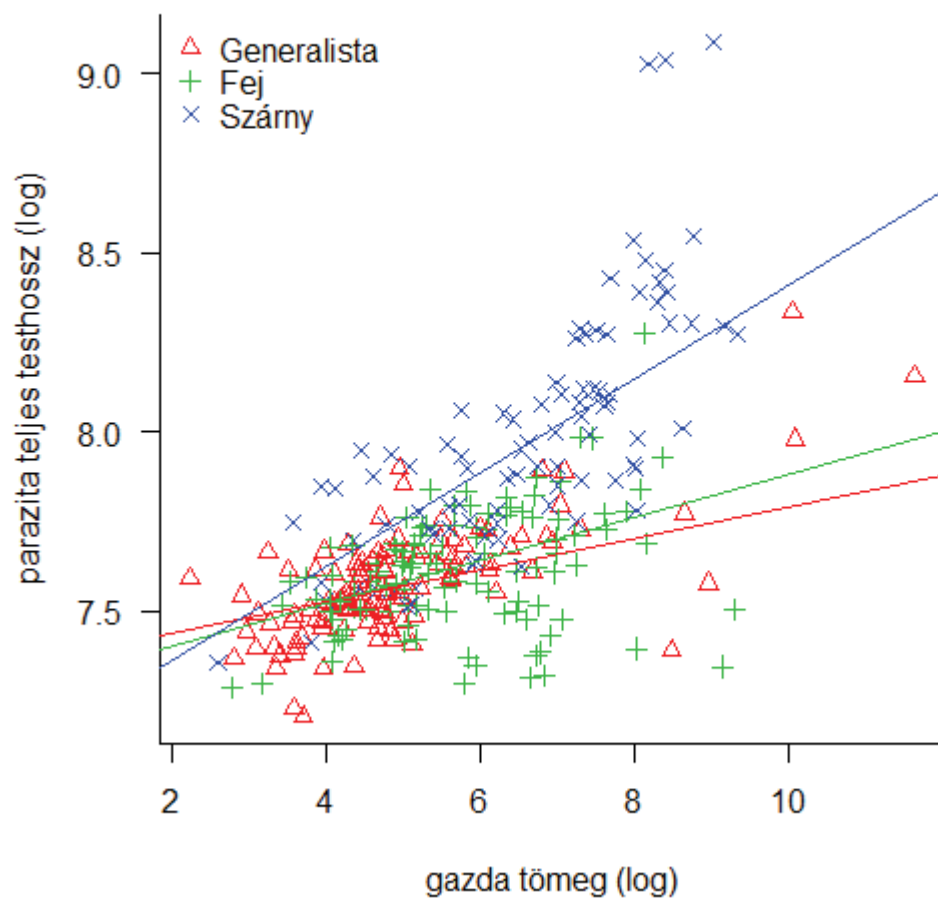
8. táblázat: A  $PGLS_{3g}$  modell fontosabb paramétereinek bemutatása, a meredekség és a variancia hatványkitevő esetében 95% konfidencia intervallum feltüntetésével. A modellt úgy paramétereztem, hogy az illesztett egyenesek együtthatóira kapjak becsléseket.

kontraszt	becsült különbség	standard hiba	p-érték
G – F	-0.017	0.013	0.427
G – Sz	-0.087	0.018	<.0001
F – Sz	-0.07	0.018	0.0003

9. táblázat: A  $PGLS_{3g}$  modell alapján számolt guild-enkénti meredekségek páronkénti összehasonlításának eredményei. G = generalisták, F = fejtetvek, Sz = szárnytetvek



10. ábra: A  $PGLS_{3g}$  modell vizuális diagnosztikája: a standardizált reziduumok az illesztett értékek függvényében (balra) és a QQ-ábra (jobbra)



11. ábra: A  $PGLS_{3g}$  modell alapján számolt egyenesek a Philoteridae család fejen, szárnyon és egész testfelszínén élősködő fajainak szórásdiagramján

## 4. Eredmények értékelése

### 4.1. Ricinidae

Az elemzések során kapott eredmények szerint a Ricinidae családon belül igazoltuk a Harrison-szabályt. Ez azonban nem mondható el Poulin elméletéről. Eredményeim alapján a parazita testméret varianciája a Ricinidae családban nem növekszik a gazda testmérettel.

Mint azt már a bevezetőben is említettem, e család tagjai kifejezetten apró madarakon találhatóak meg. Széles körben elterjedtek kolibriken és kistermetű énekesmadarakon, ám már a közepes termetű fajok esetében sokkal ritkább az előfordulási arányuk, kifejezetten nagytestű madarakon pedig egyáltalán nem lelhetők fel. Ebből következően gazdához viszonyított nagyságuk alapján, arányaiban tekintve valószínűleg a legnagyobb méretűek a négy tolltetű család közül. A gazda testméretével mutatott szoros kapcsolatuk oka is ebben keresendő. Ez a relatív nagy testméret arra enged következtetni, hogy a család tagjai már megfelelően alkalmazkodtak gazdáikhoz, és a tolláskodás által kifejtett nyomás ellenében elérték a lehető legnagyobb testméretet. Az, hogy a variancia növekedésének nincs nyoma, feltehetően arra vezethető vissza, hogy a Ricinidae család fajainak elég hasonló és jól körülírható testalkatuk és életmenetük van.

### 4.2. Philopteridae

A Philopteridae család vizsgált fajain belül is kimutatható volt a Harrison-szabály. Habár elemzéseimben a jóval ezer fölötti fajszámmal rendelkező családnak csak egy kis hányadát sikerült vizsgálni, a 351 fajokból, alfajokból és leszármazási vonalakból összeálló adatkár így is messze meghaladja az irodalomban eddig elemzett minták számát. És mivel a Philopteridae családot meghatározó minden jelentős ökológiai formából szerepelt kellő mennyiségű faj, meglátásom szerint nincs akadálya annak, hogy a vizsgálatomban kimutatott összefüggéseket a Philopteridae család egészére általánosíthassuk.

A Harrison-szabály mellett ezúttal Poulin növekvő variancia elmélete is igazolható volt az adatokon. Ez annak fényében, hogy a Ricinidae családnál a nem növekedés magyarázatául a hasonló alak és életmenet szolgált, jelen esetben szinte magától értetődőnek tűnik a különböző stratégiák és alakok ismeretében. Mégis, hogy ezen túl is

meghúzódik valami az összefüggés hátterében, azt az mutatja, hogy guild-ek szerint külön vizsgálva is megmaradt a variancia növekedése.

A négy guild-re bontott vizsgálat esetében csak a törzsön élőködő tetveknél nem kaptunk szignifikáns eredményt. Esetükben tehát nem tudtuk bizonyítani a Harrison-szabályt. Akárcsak JOHNSON és munkatársai (2005) vizsgálatában, az én adataim sem mutatták a pozitív kapcsolatot. Habár a legjobb modell alapján a törzstetvek esetében is kimutatható volt variancianövekedés, a szórásdiagramra (9. ábra) pillantva ez az eredmény nem tűnik relevánsnak. Az eloszlás alapján semmilyen tendencia nem állapítható meg. Ennek legvalószínűbb oka, hogy ezeknek a tetveknek kizárólagos életterük a pihetollazat, ennek struktúrájához alkalmazkodnak. A pehelytollak sajátosságainak alakulása azonban nem mutat összefüggést a testmérettel (JOHNSON et al. 2005), hiszen minden madár esetében ugyan azt a szigetelő funkciót töltik be, és ennek hatékony ellátásához bizonyos méretbeli határok között kell maradniuk.

A törzstetvek guild-jének eltávolítása után lehetőség volt a maradék három csoport módszeresebb és átfogóbb összehasonlítására. Mindhárom esetben kimutatható volt a Harrison-szabály, de ahogy az várható volt, az egyenesek meredekségében eltérések voltak. A szárnytetvek esetében volt a legmeredekebb az emelkedés, és különbsége a másik két csoporttól szignifikáns volt. A csoport parazitái és gazdáik testmérete közötti szoros összefüggés várható volt, hiszen menekülési stratégiájuknak köszönhetően az ebbe a guild-be tartozó fajok vannak leginkább rákényszerítve a tollak méretéhez való lehető legpontosabb alkalmazkodásra. Az, hogy erre a csoportra sikerült kimutatni a Harrison-szabályt, alátámasztja JOHNSON és munkatársai (2005) eredményeit. A fejtetvek és a generalisták eloszlása hasonló volt, és illesztett egyenesek meredeksége között sem lehetett szignifikáns különbséget kimutatni. Növekedésük azonban szignifikánsnak bizonyult, és így erre a két guild-re is igazolódott a Harrison-szabály.

A variancianövekedés tekintetében a három guild-re illesztett legjobb modell alapján elmondható, hogy mindegyik esetben igazolható Poulin növekvő variancia elmélete. Tekintve, hogy az egyes csoportokon belül a menekülési stratégiák miatt erősen körülhatárolt a testalak, a guild-eken belül a test alakjának változatossága csak kicsiny mértékű. Jelen esetekben tehát a legvalószínűbb magyarázat erre a mintázatra Poulin megállapításában keresendő. Valószínűleg a hasonló testalakú ám kisebb méretű tetvek remekül megtalálják életterüket egy nagyobb gazdán, akár méretesebb rokonfajaik

szomszédságában. Itt is visszaköszönt a fejtetvek és generalisták eloszlásának hasonlósága, ugyanis az a modell bizonyult a legjobban illeszkedőnek, amelyben a varianciafüggvény hatványkitevőjét esetükben egyformának állítottuk be.

### 4.3. Egyéb észrevételek

Habár minden esetben egyaránt készült Hackett- és Ericson-alapú konszenzus fával is filogenetikai kontrollt tartalmazó modell, ezek eredményeit tekintve nem tapasztaltam jelentős különbséget. Azonban a filogenetikai korrelációt tartalmazó modell minden esetben jobb illeszkedést mutatott, mint a csak variancia-struktúrával vizsgáltak. Ebből is látható, hogy az evolúciós tényezők jelen vizsgálatok esetében egyáltalán nem elhanyagolhatóak. Ezt az is alátámasztja, hogy a  $\lambda$  értéke minden eseten elég nagy volt.

Összességében elmondható, hogy sikerült igazolnom a Harrison-szabályt a Ricinidae és a Philopteridae családban egyaránt, valamint a törzsön élősködő tetvek kivételével a Philopteridae ökológiai guild-jeiben is. Ezen túlmenően sikerült statisztikailag igazolni Poulin növekvő variancia elméletét a Philopteridae családon és ezen belül külön a szárnytetvek, a generalisták és a fejtetvek esetében is. A jelenséget magyarázó háttértényezők mélyebb feltárása és ismertetése nem szerepelt ennek a szakdolgozatnak a célkitűzései között. Meglátásom szerint vizsgálataimmal sikerült választ adnom a bevezető végén megfogalmazott kérdésekre, új taxonómiai csoportokra igazolnom a Harrison-szabályt, valamint egy újféle aspektusból is megvizsgálni a gazda-parazita testméret-összefüggéseket.

## 5. Összefoglaló

Egy évszázaddal ezelőttről származik Lancelot Harrison (1915) gazda-parazita testméret-összefüggések kapcsán tett azon megállapítása, mely szerint a nagyobb gazdákon átlagosan nagyobb élősködők fordulnak elő, mint a kisebbeken. A Harrison-szabályként ismerté vált testméretek közötti pozitív korrelációt azóta több kutató is igazolta számos különböző élősködő taxon esetében. Robert Poulin, kortárs kutató, munkáiban (1998; 2007) felveti, hogy nem csak a paraziták testméret-átlagának, hanem a szórsának is növekednie kell a növekvő gazdamérettel, hiszen a kis élősködők egyaránt megtalálják életterüket a kis és a nagy gazdákon is. Poulin növekvő variancia elméletére az irodalomból nem találtam precedenst. Szakdolgozatom célja az volt, hogy a Ricinidae és a Philopteridae (Insecta: Phthiraptera) madarakon élősködő tetűcsaládok esetében megvizsgáljam a gazda-parazita testméret-összefüggések ezen két aspektusát.

Vizsgálataimban 95 Ricinidae és 351 Philoteridae családra vonatkozó adatpárral dolgoztam. Ez utóbbi családot közismert alaktani változatossága miatt JOHNSON és munkatársait (2012) követve négy ökológiai guild-be osztva is megvizsgáltam. A törzstetvek, a generalisták, a fej- és a szárnytetvek esetében 36, 115, 111 és 89 adatpár állt a rendelkezésemre. A madarak és a tetvek testméretének esetében is egyaránt logaritmus transzformációt alkalmaztam, annak érdekében, hogy elkerüljem a természetes variancainövekedésből adódó téves eredményeket. A modellek illesztésénél egyaránt figyelembe vettem a variancia inhomogenitást és a filogenetikai összefüggéseket. A filogenetikai kontrollt a madarak törzsfája mentén végeztem.

Eredményeim alapján elmondhatom, hogy sikerült igazolni a Harrison-szabályt a Ricinidae és a Philoteridae családra, valamint ez utóbbin belül a generalistákra, a fej- és a szárnytetvekre egyaránt, habár ezek korreláltságának mértéke eltérő volt. A Philoteridae családon valamint az előbb említett három guild-en belül kimutatható volt a variancia növekedése, így ezekre a csoportokra sikerült igazolni Poulin elméletét. A törzstetvek adatainak eloszlásában nem lehetett kimutatni releváns tendenciákat.

## 6. Summary

### **A test of the Harrison's rule and Poulin's increasing variance hypothesis in Ricinid and Philoterid lice**

A century ago Lancelot Harrison (1915) concluded that in host-parasite relationships a bigger host has bigger parasites than the small ones. This positive correlation, known as Harrison's rule, was tested in many studies and seems to be true in many different parasite taxa. This hypothesis was supplemented by Robert Poulin. He proposed that not only the mean, but also the variance of parasite body size should increase with the increasing host body size, because small parasites species can live in both small- and large-bodied hosts. This latter hypothesis has never been tested. The aim of this study was to test Harrison's rule and Poulin's hypothesis across the louse families Ricinidae and Philoteridae (Insecta: Phthiraptera).

Data on the body size of 95 Ricinid and 351 Philopterid species, and also of their respective host species were gathered from the literature. Because of the body shape diversity within Philopterid lice, I followed Johnson et al. (2012) to outline four ecological guilds: body lice, generalists, head lice and wing lice (31, 111, 115 and 89 species or subspecific lineages). I used log-transformed values of host body mass and parasites body length. I applied phylogenetic generalized least square models to take both phylogenetic non-independence and the variance inhomogeneity into account. The phylogenetic control was done along host phylogeny.

Based on my results, Harrison's rule was verified for Ricinid and Philopterid families, and also for three out of the four Philoterid guilds: generalists, head lice and wing lice. However, the slopes of these relationships were different. Within the Philoterid family as a whole and also in the aforementioned three guilds taken separately Poulin's increasing variance hypothesis was also verified. Within Ricinids and Philopterid body lice this tendency was not verified.



## Irodalomjegyzék

- CANNON, S. M. 2010. Size Correlations between Sucking Lice and Their Hosts Including a Test of Harrison's Rule. *MSc Thesis, Georgia Southern University*
- CLAYTON, D. H. AND TOMPKINS, D. M. 1994. Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 256:211-217
- CLAYTON, D. H., LEE, P. L. M., TOMPKINS, D. M. AND BRODIE III., E. D. 1999. Reciprocal natural selection on host-parasite phenotypes. *Am. Nat.* 154:261–270.
- DUNNING, J. B. 1993. CRC handbook of avian body masses. *CRC press, Boca Raton, Florida*
- ERICSON P. G., ANDERSON, C. L., BRITTON, T., ELZANOWSKI, A., JOHANSSON, U. S. ET AL. 2006. Diversification of Neoaves: Integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, 2:543-547
- FARAGÓ, S. AND NÁHLIK, A. 1997. A vadállomány szabályozása - A fenntartható vadgazdálkodás populációökológiai alapjai – 8. fejezet: A parazitizmus és betegségek
- HACKETT, S. J., KIMBALL, R. T., REDDY, S., BOWIE, R. C., BRAUN, E. L. ET AL. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320:1763-1768
- HAMILTON, W. D., AXELROD, R. AND TANESE, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 87:3566-3573
- HARRISON, L. 1915. Mallophaga from Apteryx, and their significance; with a note on the genus Rallicola. *Parasitology*, 8:88–100
- HARVEY, P. H. AND KEYMER, A. E. 1991. Comparing life histories using phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 332:31-39
- HUXLEY, J. S. AND TESSIER, G. 1936. Terminology of relative growth. *Nature* 137:780-781
- JETZ, W., THOMAS, G. H., JOY, J. B., HARTMANN, K. AND MOOERS, A. O. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444–448
- JOHNSON, K. P., BUSH, S. E. AND CLAYTON, D. H. 2005. Correlated evolution of host and parasite body size: tests of Harrison's rule using birds and lice. *Evolution*, 59:1744–1753
- JOHNSON, K. P., SHREVE S. M. AND SMITH, V. S. 2012. Repeated adaptive divergence of microhabitat specialization in avian feather lice. *BMC Biology*, 10:52
- KEIRANS, J. E. 1975. A review of the phoretic relationship between Mallophaga (Phthiraptera:Instcta) and Hippoboscidae (Diptera:Insecta). *Jurnal of Medical Entomology* 12:71-76
- KIRCHNER, T. B., ANDERSON, R. V. AND INGHAM, R. E. 1980. Neutral selection and the distribution of nematode sizes. *Ecology*, 61:232-237
- KIRK, W. D. 1991. The size relationship between insects and their hosts. *Ecological Entomology*, 16:351-359

- LENTH, R. V. AND MAXIME HERVÉ © 2015. lsmeans: Least-Squares Means. *R package version 2.17*. <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>
- MORAND, S., LEGENDRE, P., GARDNER, S. L. AND HUGOT, J. P. 1996. Body size evolution of oxyurid (Nematoda) parasites: the role of hosts. *Oecologia*, 107:274-282
- MORAND, S. AND SORCI, G. 1998. Determinants of life-history evolution in nematodes. *Parasitology Today*, 14:193-196
- MORAND, S., HAFNER, M. S., PAGE, R. D. M. AND REED, D. L. 2000. Comparative body size relationship in pocket gophers and their chewing lice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70:239-249
- PAGE, R. D. M., LEE, P. L. M., BECHER S. A., GRIFFITHS, R. AND CLAYTON, D. H. 1998. A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 9:276-293
- PARADIS, E., CLAUDE, J. AND STRIMMER, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289-290
- PARADIS, E. 2012. Analysis of Phylogenetics and Evolution with R. *Springer*
- PINHEIRO, J. C. AND BATES, D. M. 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. *Springer*
- PINHEIRO, J. C., BATES, D. M., DEBROY, S., SARKAR, D. AND R CORE TEAM 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R package version 3.1-117*, URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- PIROSS, I. S. 2013. Gazdaivar- és korfüggő transzmissziós mintázatok a kék vércse (*Falco vespertinus*) tolltetveinél. *SZIE-ÁOTK, BSc szakdolgozat, Budapest*
- Poulin R 1998. Evolutionary ecology of parasites: From individuals to communities. London: Chapman and Hall.
- POULIN, R. 2007. Evolutionary ecology of parasites (Second edition). Princeton University Press, Princeton
- POULIN, R. AND HAMILTON, W. J. 1997. Ecological correlates of body size and egg size in parasitic Ascothoracida and Rhizocephala (Crustacea). *Acta Oecologica*, 18:621-635
- R CORE TEAM (2013). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL <http://www.R-project.org/>
- REICZIGEL, J., HARNOS, A., AND SOLYMOSI, N. 2014. Biostatisztika nem statisztikusoknak. *Pars Kft., Nagykovácsi*
- RÓZSA, LAJOS 2003. A madarak tetvei (Phthiraptera). *Állattani Közlemények*, 88:3-29
- RUBOLINI, D., LIKER, A., GARAMSZEGI, L. Z., MOLLER, A. P. AND SAINO, N. 2015. Using the BirdTree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: A primer. *Current Zoology*
- SHINGLETON, A. 2010. Allometry: The Study of Biological Scaling. *Nature Education Knowledge*, 3(10):2

SMITH, V. S., FORD, T., JOHNSON, K. P., JOHNSON, P. C. D., YOSHIZAWA, K. AND LIGHT, J. E. 2011. Multiple lineages of lice pass through the K–Pg boundary. *Biology Letters*, 7:782–785

SUKUMARAN, J., HOLDER, M. T. 2010. DendroPy: A Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics* 26:1569–1571

ZUUR, A. F., IENO, E. N., WALKER, N. J., SAVELIVE, A. A., SMITH, G. M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. *Springer*

## **Köszönetnyilvánítás**

Első sorban szeretném megköszönni témavezetőimnek Dr. Harnos Andreának és Dr. Rózsa Lajosnak a rengeteg segítséget, amit munkám során tőlük kaptam. Hálás vagyok a sok útmutatásért, anekdotáért, a számomra új statisztikai módszerek megtanításáért és hogy munkájukat figyelve bepillantást nyerhettem a tudományos életbe és a publikációírás rejtelmeibe.

Szeretném továbbá megköszönni családomnak, hogy a nehezebb időszakokban kellő türelemmel és megértéssel kezeltek, valamint barátaimnak, hogy mindig a segítségemre voltak ha tanácsra vagy némi biztatásra volt szükségem.

## 1. melléklet: A tetű adatok gyűjtése során felhasznált irodalom

### 1.1. Ricinidae

Carriker, M. A. 1962. On some mallophaga from Trinidad, W.I. and British Guiana in the collections of the British Museum (Natural History). *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 13.* 5:449-483.

Carriker, M. A. 1960. Studies in neotropical Mallophaga, XVII: a new family (*Trochiliphagidae*) and a new genus of the lice of hummingbirds. *Proceedings of the United States National Museum* 112(3438):307-342.

Mey, E. 2007. *Ricinus gutheili* nov. spec. und weitere neue australische und neuguineische *Ricinus*-arten (Insecta, Phthiraptera, Amblycera) aus dem Naturhistorischen Museum in Rudolstadt (Thüringen). *Rudolstädter Naturhistorische Schriften.* 14:27-42.

Nelson, B. C. 1972. A revision of the New World species of *Ricinus* (Mallophaga) occurring on Passeriformes (Aves). *University of California Publications in Entomology.* 68:1-175.

Oniki, Y. & Emerson, K. C. 1982. A new species of *Trochiloectes* (Mallophaga, Ricinidae) from the saw-billed hermit, *Ramphodon naevius* (Dumont) (Apodiformes: Trochilidae). *Rev. Brasil Biol.* 42:85-87.

Oniki, Y. 2000. *Ricinus butleri* n. sp. (Insecta, Phthiraptera, Amblycera, Ricinidae) from the rufous-capped spinetail *Synallaxis ruficapillata* (Aves, passeriformes, Furnariidae). *Rudolstädter Naturhistorische Schriften.* 10:53-58.

Oniki, Y., Mey, E. & Willis, E.O. 2004. *Ricinus ruficapillus* n. sp. (Insecta, Phthiraptera, Amblycera, Ricinidae) - a second *Ricinus* species on the Rufous-capped Spinetail *Synallaxis ruficapilla* (Aves, Passeriformes, Furnariidae). *Rudolstädter Naturhistorische Schriften.* 12:129-132.

Rheinwald, G. 1968. Die Mallophagengattung *Ricinus* De Geer, 1778. Revision der ausseramerikanischen Arten. *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.* 65:181-326.

Sychra, O., Literák, I., Čapek, M., Havlíček, M. 2006. New data on chewing lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) from wild non-passerine birds in Costa Rica, with description of one new species of the genus *Trochiloectes*. In: Sychra, O. Všenky (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) ptáků Kostariky. PhD thesis, Masarykova univerzita Brno

Tenderio, J. 1994. Quelques remarques complémentaires sur le genre *Ricinus* De Geer, 1778. (Phthiraptera, Mallophaga, Ricinidae). *Garcia de Orta. Sér. Zool. Lisboa.* 20:131-136.

Zavata, D. 1943. Una nueva especie de *Trochiloectes* (Mallophaga). *Anales del Instituto de Biología Mexico.* 14: 613-618

## 1.2. Philopteridae

Aksin, N. 2003. The presence of Mallophaga species on wild partridge in the Elazig district. Turkish Journal of Veterinary Animal Science. 27: 559-565.

Ansari, M. A. R. 1956. A brief survey of Bruelia species (Ischnocera: Mallophaga) parasitic on the babblers and laughing thrushes (Timaliidae). Pakistan Journal of Health. 6:133-174.

Balát, F. 1981. A contribution to the knowledge of biting lice (Mallophaga) found on passerines (Passeriformes). Folia Parasitologica. 28: 273-282.

Balát, F. 1981. New Species of Biting Lice (Mallophaga) of the Genera Penenirmus and Rostrinirmus. Folia Parasitologica. 28:161-168.

Blagoveshtchensky, D. I. 1940. Mallophaga s ptic Talisa. [Mallophaga from birds of the Talysh lowlands] Magasin de parasitologie de l'institut zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS. 8:25-90.

Blagoveshtchensky, D. I. 1951. Mallophaga Tadzykistana. Parazitologiceskij Sbornik (Moscow and Leningrad). 13:272-327.

Büttiker, W. 1967. A new species of Ardeicola Clay (Mallophaga: Philopteridae). The Journal Ent. Soc. Sth. Africa, 30:107-110.

Carmen Castro, D. & Cicchino, A. C. 1983. Contribucion al conocimiento de los Malofagos Argentinos XIII. Dos nuevas as especies del genero Incidifrons Ewing, 1929 (Mallophaga - Philopteridae) parasitas del genero Fulica (Aves - Gruiformes) de Argentina. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina. 42:273-281.

Carriker, M. A. 1903. Mallophaga from birds of Costa Rica, Central America. University of Nebraska Studies. 3(2):123-197.

Carriker, M. A. 1940. Studies in Neotropical Mallophaga - Part II. New genera and species. Lloydia. 3(4):281-300.

Carriker, M. A. 1945. Neotropical mallophaga miscellany. No. 1 New species of Struthiolipeurus, Multicola, Microtenia and Pseudocophorus. Boletin de Entomologia Venezolana. 4:165-189.

Carriker, M. A. 1945. Neotropical mallophaga miscellany. No. 1 New species of Struthiolipeurus, Multicola, Microtenia and Pseudocophorus. Boletin de Entomologia Venezolana. 4:165-189.

Carriker, M. A. 1947. Neotropical Mallophaga miscellany. No. 2. The genus Ibidoecus Cummings. Boletín de Entomología Venezolana. 6:111-136.

Carriker, M. A. 1949. Neotropical Mallophaga miscellany V. New genera and species. Revista Brasileira de Biologica. 9: 297-313.

Carriker, M. A. 1949. On a collection of Mallophaga from Guam Marianas Islands. Proceedings of the United States National Museum. 100:1-24.

- Carriker, M. A. 1949. Some bird lice of the genera *Acidoproctus* and *Quadriceps* (Neotropical Mallophaga Miscellany No. 3). *Proceedings of the United States National Museum*. 100:377-386.
- Carriker, M. A. 1953. Studies in Neotropical Mallophaga. XII Part 1. Lice of the tinamous. *Revista Brasileira de Biologia*. 13(3):209-224.
- Carriker, M. A. 1953. Studies in Neotropical Mallophaga. XII Part 2. Lice of the tinamous. *Revista Brasileira de Biologia*. 13(4):325-346.
- Carriker, M. A. 1959. New species of Mallophaga (*Alcedoffula* and *Philopterus*) from Columbia and the United States. *Neotropical miscellany* 12. *Novedades Colombianas*. 1(4):205-213.
- Carriker, M. A. 1967. Posthumous papers of Melbourne A. Carriker, Jr. II. New species of *Trichodomea* (Mallophaga: Philopteridae) from neotropical Gallinaceous hosts. *United States National Museum Bulletin*. 248:22-29.
- Cicchino, A. C. & Emerson, K. C. 1983. Contribution al conocimiento de los Malofagos Argentinos. XIV. Philopteridae (Mallophaga Ischnocera) Nuevos o poco conocidos parasitos de Rallidae (Aves Gruiformes). *Neotropica*. 29:157-172.
- Cicchino, A. C. 1985. Contribucion al conocimiento de los Malofagos Argentinos XIX. Cuatro nuevas especies del genero *Brueelia* Keler 1936 (Philopteridae) parasitas de especies de *Turdus* Linne 1758 (Aves, Passeriformes, Muscicapidae, Turdinae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 44:91-102.
- Cicchino, A. C. 1986. Mallophaga Nearctica I. Una nueva especie del genero *Brueelia* Keler, 1936 (Mallophaga Philopteridae), probablemente parasita de *Sturnella neglecta* Audubon, 1844 (Aves, Passeriformes, Emberizidae, Icterinae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 44:85-89.
- Clay, T. & Hopkins, G. H. E. 1950. The early literature on Mallophaga: Part I. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.* 1(3): 223-272.
- Clay, T. & Hopkins, G. H. E. 1951. The early literature on Mallophaga: Part II. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.* 2(1): 1-36.
- Clay, T. & Hopkins, G. H. E. 1954. The early literature on Mallophaga: Part III. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.* 3(6): 223-266.
- Clay, T. & Hopkins, G. H. E. 1960. The early literature on Mallophaga: Part IV. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.* 9(1):1-61.
- Clay, T. 1938. Revision of the Genera and Species of Mallophaga occurring on Gallinaceous hosts. - Part I. *Lipeurus* and related genera. *Proceedings of the Zoological Society of London. Series B*, 108:109 - 204.
- Clay, T. 1941. A New Genus and Species of Mallophaga. *Parasitology*. 33:119-129.
- Clay, T. 1949. Species of the genus *Saemundssonina* (Mallophaga) from the Sterninae. *American Museum Novitates*. 1409:1-25.

- Clay, T. 1958. Revisions of Mallophaga genera. *Degeeriella* from the Falconiformes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*. 7:121-207.
- Clay, T. 1958. Revisions of Mallophaga genera. *Degeeriella* from the Falconiformes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*. 7:5-207.
- Clay, T. 1962. The identity of *Ditopos biprosapiae* Carriker (Mallophaga, Insecta). *Annals and Magazine of Natural History*. (Series 13) 5:177-183.
- Clay, T. 1966. The species of *Strigiphilus* (Mallophaga: Philopteridae) parasitic on the barn owls *Tyto* (Tytonidae). *Journal of the Entomological Society of Queensland*. 5:10-17.
- Clayton, D. H. & Price, R. D. 1984. Taxonomy of the *Strigiphilus cursitans* group (Ischnocera: Philopteridae), parasites of owls. *Annals of the Entomological Society of America*. 77:340-363.
- Clayton, D. H. & Price, R. D. 1999. Taxonomy of New World *Columbicola* (Phthiraptera: Philopteridae) from the Columbiformes (Aves), with descriptions of five new species. *Annals of the Entomological Society of America*. 92(5):675-685.
- Clayton, D. H. 1990. Host specificity of *Strigiphilus* owl lice (Ischnocera: Philopteridae), with the description of new species and host associations. *Journal of Medical Entomology*. 27:257-265.
- Dalgleish, R. C. 1969. The *Picicola* (Mallophaga: Ischnocera) of the *Picidae* (Aves: Piciformes). *Proceedings of the Royal entomological Society London (B)*. 38:101-113.
- Dalgleish, R. C. 1971. The *Brueelia* (Mallophaga: Ischnocera) of the *Picidae* (Aves: Piciformes). *Journal of the New York Entomological Society*. 79:139-146.
- Dik, B., Uslu, U. 2008. Mallophaga Species Observed in White Pelicans (*Pelecanus onocrotalus*, Linnaeus) in Turkey. *Türkiye Parazitoloji Dergisi*. 32:71-76.
- Eichler, W. 1944. Mallophagan Synopsis. XI. Genus *Alcedoecus*. *Zoologischer Anzeiger*. 145:75-76
- Elbel, R. E. & Price, R. D. 1970. Two new species of ischnoceran Mallophaga from an oriental partridge (Mallophaga: Philopteridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 43(2):238-242.
- Elbel, R. E. & Price, R. D. 1973. Three new oriental and New Guinean *Degeeriella* (Mallophaga: Philopteridae). *Pacific Insects*. 15(1):95-101.
- Emerson, K. C. & Elbel, R. E. 1957. New species and records of *Strigiphilus* (Philopteridae: Mallophaga) from Thailand. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 70:195-200.
- Emerson, K. C. & Price, R. D. 1973. A new species of *Strigiphilus* from the saw-whet owl, *Aegolius acadicus*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 75: 45-48.



- Emerson, K. C. & Price, R. D. 1979. *Columbicola fortis*, *Cavifera abdita*, and *Quateia irianensis* (Mallophaga) from the magnificent ground pigeon (*Otidiphaps nobilis*) from New Guinea. *Pacific Insects*. 20(1):59-61.
- Emerson, K. C. & Price, R. D. 1985. The identity of *Quadriceps crassipedalis* (Harrison) and two new species of *Quadriceps* (Mallophaga: Philopteridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 87(2):395-401.
- Emerson K. C. & Price, R. D. 1986. Two new species of *Quadriceps* (Mallophaga: Philopteridae) from Australia. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 88:93-97.
- Emerson, K. C. & Ward, R. A. 1958. Philippine Zoological Expedition 1946-1947. Notes on Philippine Mallophaga, I. Species from Ciconiiformes, Anseriformes, Falconiformes, Galliformes, Gruiformes and Charadriiformes. *Fieldiana - Zoology, Chicago Nat Hist Mus* 42(4):49-61.
- Emerson, K. C. 1953. New North American Mallophaga. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 26:132-136
- Emerson, K. C. 1960. Two new species of *Craspedorrhynchus* (Mallophaga) from North America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 73:39-44.
- Emerson, K. C. 1961. Three new species of Mallophaga from the great horned owl. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 74:187-192.
- Emerson, K. C. 1966. A new species of Mallophaga (Ischnocera: *Degeeriella*) from the caracara. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 79:21-23.
- Fedorenko, I. A. 1983. Rasprostranenie puhoedow roda *Brueelia* na skwortsah fauni SSSR. *Vestnik Zoologii, Kiev*, 3:76-78.
- Gállego, J., Martín Mateo, M. P. & Aguirre, J. M. 1987. Malófagos de rapaces españolas. II. Las especies del género *Craspedorrhynchus* Keler, 1938 parásitas de falconiformes, con descripción de tres especies nuevas. *Eos.*, 63:31-66.
- Gonzalez-Acuna, D., Fischer, C., Palma, R., Moreno, L., Barrientos, C., Muñoz, L., Ardiles, K., Cicchino, A. 2006. Piojos (Phthiraptera: Insecta) de aves de la familia Laridae (Aves: Charadriiformes) en Chile. *Parasitologia Latinoamericana*. 61:188-191.
- Guimaraes, L. R. 1974. Ischnocera (Mallophaga) infesting parrots (Psittaciformes) II. Genera *Psittoecus* Conci, 1942, and *Forficuloecus* Conci, 1941. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 28, 163-180.
- Hajela, K. P. & Tandan, B. K. 1970. Species of *Ardeicola* (Insecta: Mallophaga) parasitic on birds of the family Threskiornithidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 49(4):309-334.
- Hopkins, G. H. E. & Timmermann, G. 1954. Revision of the species of *Quadriceps* (Mallophaga) parasitic on *Tringinae*. *Transactions of the Royal Entomological Society London*. 105:131-150.

- Kéler, S. 1958. The genera *Oxylipeurus* Mjöberg and *Splendoroffula* Meinertzhagen (Mallophaga). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. 5:299-362.
- Kéler, S. 1960. Zur Kenntnis von Mallophagen des Straußes und des Nandu. *Zoologischer Anzeiger*. 165:448-462.
- Kellogg, V. L. 1906. Mallophaga from Argentina. *Journal of the New York Entomological Society*. 14(1):45-49.
- Kumar, P. & Tandan, B. K. 1971. The species of *Ardeicola* (Phthiraptera: Ischnocera) parasitic on the Ciconiidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*. 26(2):119-158.
- Lakshminarayana, K. V., Vijayalakshmi, S. & Talukdar, B. 1980. The chewing-lice (Phthiraptera: Insecta) from Andaman and Nicobar Islands with remarks on some host relationships. *Records Zoological Survey of India*. 77:31-37.
- Liu, S. 1990. Two new species of the genus *Goniocotes* (Mallophaga: Philopteridae) from Chinese pheasants. *Entomotaxonomia*. 12:119-122. (in Chinese)
- Martens, J. M. 1980. Die Regenpfeifer-Parasiten *Quadriceps dominella* und *Qu. novaeseelandie* von Neuseeland (Insecta: Mallophaga: Ischnocera). *Senckenbergiana Biol.* 60:349-354.
- Martin Mateo, M. P. & Gallego, J. 1992. Redescription of two species of Mallophaga (Insecta) parasites on *Sagittarius serpentarius* (Miller) (Aves). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*. 55:137-147.
- Martin Mateo, M. P. 1992. Estudio de las Especies de malĀlfagos (Phthiraptera) parasitas de Glareolidae (Aves) y consideraciones sobre el "status" taxonomico del genero *Glareolites* Eichler. *Annales de la Societe Entomologique de France*. 28:409-420.
- Mey, E. 1982. Zur Taxonomie und Biologie der Mallophagen von *Talegalla jobiensis longicauda* A. B. Meyer, 1891 (Aves, Megapodiidae). *Reichenbachia*. 20:223-246.
- Mey, E. 1989. Die auf *Leucopsar* und *Gracupica* (Sturnidae) parasitierenden *Sturnidoecus*-Arten (Phthiraptera, Ischnocera). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* (Suppl. Ann. Orn. 13) 65: 153-165.
- Mey, E. 1989. Ein neuer Sturmvogelfederling (Insecta, Phthiraptera) aus dem Sudatlantik. *Rudolstädter Naturhistorische Schriften*. 2: 51-56.
- Mey, E. 1990. Zur Taxonomie der uaf Grossfusshühnern (Megapodiidae) schmarotzenden *Oxylipeurus*- Arten (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera: Lipeuridae). *Zoologische Abhandlungen*. 46:103-116.
- Mey, E. 1995. Wiederbeschreibung des Sperlingskauz-Federlings *Strigiphilus splendens* (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera) und parasitophyletische Anmerkungen über die Eulen (Strigiformes). *Anz Ver Thüring Ornithol.* 2:193-195.

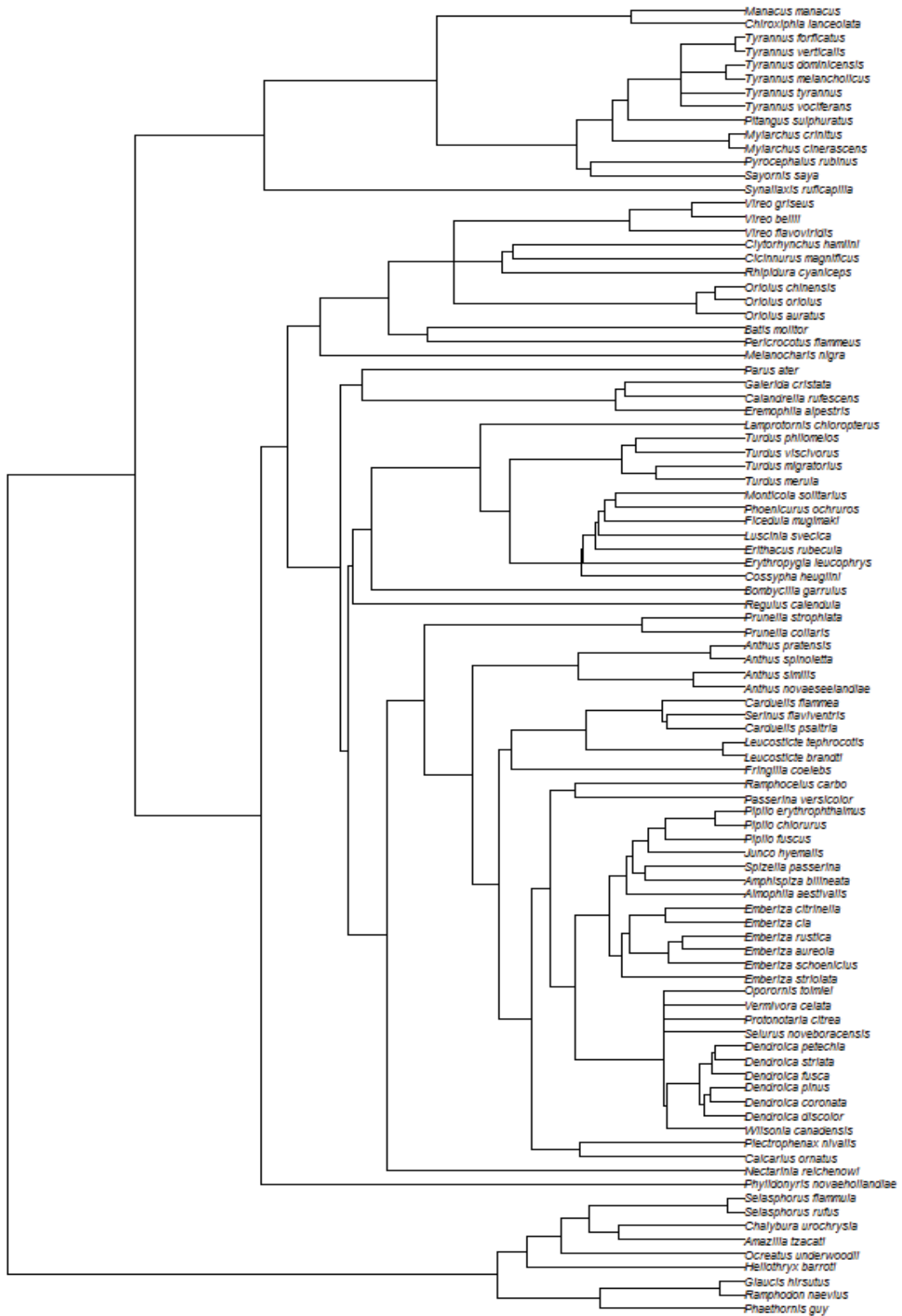
- Mey, E. 1997. Leben auf dem Reissenseeadler *Haliaeetus pelagicus* zwei *Degeeriella*-arten (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)? - Mit Anmerkungen zur biografie Georg Wilhelm Stellers. *Ornithologischer Anzeiger*. 36:1-18.
- Mey, E. 1998. Zur Taxonomie, Lebensweise und parasitophyletischen Evidenz der Federlingsgattung *Struthiolipeurus* sensu lato (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe*. 74:65-93.
- Mey, E. 1999. Neue, auf Grossfusshühnern (Megapodiidae) lebende und zumeist aus Indonesien stammende Federlinge (Insecta, Phthiraptera: Amblycera & Ischnocera). *Rudolstadter nat. Hist. Schr. Suppl.* 3:119-137.
- Mey, E. 2001. A new *Craspedorrhynchus* species (Phthiraptera, Ischnocera) from Australia, with annotated checklist of this chewing louse genus. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Dtsch. Entomol. Z.* 48:117-132.
- Oniki, Y. & Emerson, K. C. 1981. A new species of *Brueelia* (Mallophaga, Philopteridae) from the rufous motmot *Baryphthengus ruficapillus* (Vieillot) (Coraciiformes: Momotidae). *Rev. Brasil Biol.* 42:263-265.
- Oniki, Y. & Emerson, K. C. 1981. A new species of *Picicola* (Mallophaga, Philopteridae) from the crescent-chested puffbird, *Malacoptila striata* (Spix) (Piciformes, Bucconidae). *Rev. Brasil Biol.* 41:511-513.
- Palma, R. L. & Pilgrim, R. L. C. 1984. A revision of the genus *Harrisoniella* (Mallophaga: Philopteridae). *New Zealand Journal of Zoology*. 11(2):145-166.
- Palma, R. L. 1994. New synonymies in the lice (Insecta: Phthiraptera) infesting albatrosses and petrels (Procellariiformes). *New Zealand Entomologist*. 17: 64-69.
- Palma, R. L. 2000. The species of *Saemundsonia* (Insecta: Phthiraptera: Philopteridae) from skuas (Aves: Stercorariidae). *New Zealand Journal of Zoology*. 27:121-128.
- Perez, J. M. & Martin-Mateo, M. P. 1995. First description of male *Craspedorrhynchus subbuteonis* Gallego, Martin & Aguirre, 1987 (Phthiraptera: Ischnocera: Philopteridae). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*. 3:285-291.
- Price, R. D. & Clayton, D. H. 1983. A review of the genus *Psittaconirmus* (Mallophaga: Philopteridae) from south pacific parrots (Psittaciformes). *International Journal of Entomology*. 25:56-70.
- Price, R. D. & Clayton, D. H. 1984. Three new species and two new subgenera of *Psittaconirmus* (Mallophaga: Philopteridae) from New Guinea parrots (Psittaciformes). *International Journal of Entomology*, 26:241-248.
- Price, R. D. & Emerson, K. C. 1986. New Mallophaga from the black curassow (Galliformes: Craciidae) in Venezuela. *Journal of Entomological Science*. 21:309-314.
- Price, R. D., Clayton, D. H. & Adams, R. J. 2000. Pigeon lice down under: taxonomy of Australian *Campanulotes* (Phthiraptera: Philopteridae)? With a description of *C. durdeni* n. sp. *Journal of Parasitology*. 86:948-950.

- Price, R. D., Palma, R. L. & Clayton, D. H. 2003. Taxonomic review of the genus *Saemundssonina* Timmerman (Phthiraptera: Philopteridae) from the Alcidae (Aves: Charadriiformes), with description of a new species and new host-lice records. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 105:915-924.
- Schumilo, R. P. & Lunkaschu, M. I. 1972. Mallophaga from wild terrestrial birds of the Dnester-Prut region. *Moldavian Academy of Sciences, Kishinau, Moldavia*
- Somadder, K. & Tandan, B. K. 1970. Mallophaga from birds of the Oriental region. Part VIII. *Cuculicola hardayali* sp. n. (Ischnocera:Philopteridae). H.D. Srivastava commemoration volume: 127-132., Izatnagar, India: Division of Parasitology, Indian Veterinary Research Institute
- Somadder, K. & Tandan, B. K. 1970. Mallophaga from birds of the Oriental region. Part X. Two new species of *Cuculicola* (Ischnocera, Philopteridae) from *Centropus* (Aves). *Journal of Medical Entomology*. 7:357-361.
- Tandan, B. K. & Kumar, P. 1969. Mallophaga from birds of the Indian subregion part VII (1). *Ardeicola hardayali*, n. sp. [Ischnocera, Philopteridae] from *Leptoptilos javanicus*. *Annales de la Societe Entomologique de France*. 5:145-154
- Tandan, B. K. 1952. Mallophagan parasites from Indian birds. Part II. *Pectinopygus* (*Philichthyophaga*) *makundi* sp. n. (Ischnocera), from the little cormorant, *Phalacrocorax niger* (Vieillot). *Annals and Magazine of Natural History (Series 12)*. 5:299-304.
- Tandan, B. K. 1952. Mallophagan parasites from Indian birds. Part III. New species belonging to the genera *Falcolipeurus* and *Quadriceps*. *Annals and Magazine of Natural History (Series 12)*. 5:460-465.
- Tandan, B. K. 1955. Mallophagan parasites from Indian birds. Part IV. Species belonging to the genera *Philopterus*, *Capraiella* and *Pectinopygus* (Superfamily Ischnocera). *Annals and Magazine of Natural History (Series 12)*, 5:417-433.
- Tandan, B. K. 1964. Mallophaga from birds of the Indian subregion. Part VI *Falcolipeurus* Bedford. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (Series B)* 33:173-180.
- Tandan, B. K. 1976. The species of *Ardeicola* (Phthiraptera) on *Threskiornis* (Aves). *Systematic Entomology*. 1:75-87.
- Tendeiro, J. 1969. Estudos sobre os Goniódideos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes. III - Novas observações sobre o género *Nitzschiella* Keler, 1939, com descrição de uma espécie nova, *N. emersoni* n. sp., parasita da *Columba vitiensis griseigularis* (Walden e Layard). *Revista De Ciências Veterinárias, Universidade De Lourenço Marques (Serie A)* 2:333-363.
- Tendeiro, J. 1969. Estudos sobre os Goniódideos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes. V - *Nitzschielloides campanulatus* n. gen., n. sp., parasita de *Streptopelia p. picturata* (Temminck). *Revista De Ciências Veterinárias, Universidade De Lourenço Marques (Serie A)* 2:467-481.

- Thompson, G. B. 1940. Notes on species of the genus *Pectinopygus* (s. l.) (Mallophaga) - I. *Annals and Magazine of Natural History* (Series 11). 5:372-381.
- Thompson, G. B. 1940. Notes on species of the genus *Pectinopygus* (s. l.) (Mallophaga) - II. *Annals and Magazine of Natural History* (Series 11). 5:429-432.
- Timmermann, G. 1951. Investigations on some ischnoceran bird lice (genus *Saemundssonina*) parasitic on waders. *Annals and Magazine of Natural History* (Series 12) 4:390-401.
- Timmermann, G. 1952. New and little-known species of *Quadriceps* (Mallophaga) from pratincoles, coursers and other plover-like birds. *Annals and Magazine of Natural History* (Series 12) 5:1026-1037.
- Timmermann, G. 1952. The species of the genus *Quadriceps* (Mallophaga) from the Larinae, with some remarks on the systematics and the phylogeny of the gulls. Part 1. *Annals and Magazine of Natural History* (Series 12) 5:209-222.
- Timmermann, G. 1969. Gruppen-Revisionen bei Mallophaga. VIII. Die Formenkreise *Saemundssonina scolopacis-phaeopodis* (Schrank), 1803, *Saemundssonina platygaster* (Denny), 1842 und *Saemundssonina africana* Timmermann, 1951. *Zoologischer Anzeiger*. 183:225-256.
- Timmermann, G. 1977. Mallophagologische Kollektaneen. 3. *Bonner Zoologische Beiträge*. 28:135-140.
- Tuff, D. W. 1967. A review of North American *Ardeicola* (Mallophaga: Philopteridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 40:241-263.
- Tuff, D. W. 1970. A new species of *Ardeicola* (Mallophaga: Philopteridae) from Thailand. *Annals of the Entomological Society of America*. 63:945-946.
- Valim, M. P. 2006. Some Phthiraptera (Insecta) parasitic on the Bucconidae and Galbulidae (Aves: Piciformes) of the University of Brasilia Experimental Farm, Brasília - Distrito Federal. MSc thesis, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasília
- Ward, R. A. 1955. Biting lice of the genus *Saemundssonina* (Mallophaga: Philopteridae) occurring on terns. *Proceedings of the United States National Museum*. 105:83-100.
- Williams, N. S. 1986. A review of the *Brueelia* (Mallophaga: Philopteridae) from North and Central American Corvidae (Aves: Passeriformes). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 59:428-436.
- Zlotorzycza, J. 1963. Studien über Raubvogelfederlinge I. *Trollipeurus* nov. gen., eine neue Mallophagengattung von Neuweltgeiern. *Angewandte Parasitologie*, 4:3-12.
- Zlotorzycza, J. 1964. Mallophaga parasitizing Passeriformes and Pici II. *Brueeliinae*. *Acta Parasitologica Polonica*. 12:239-282.
- Zlotorzycza, J. 1970. Studien an den mitteleuropäischen Arten der Gattung *Anatoecus* Cumm. (Esthiopteridae, Mallophaga). *Polskie Pismo Entomologiczne*. 40(1):7-67.

Złotorzycka, J. 1972. Klucze do oznaczania owadów Polski. Polskie Towarzystwo Entomologiczne.

2. melléklet: A Ricinidae család gazdamadarainak Ericson-alapú törzsfája



### 3. melléklet: A Philoteridae család gazdamadarainak Ericson-alapú törzsfája

