

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar

Parazitológiai és Állattani Tanszék

**A CSIGÁKBAN FEJLŐDŐ *HEXAMERMIS ALBICANS*
FONÁLFÉREG ELŐFORDULÁSÁNAK ELSŐ
MAGYARORSZÁGI MEGÁLLAPÍTÁSA**

TDK dolgozat

Készítette: Juhász Alexandra

V. évfolyam

Témavezető: Dr. habil. Majoros Gábor Ph.D.

tudományos főmunkatárs,
SZIE ÁOTK,

Budapest

2012

1. TARTALOMJEGYZÉK

1.	TARTALOMJEGYZÉK.....	1
2.	BEVEZETÉS.....	2
3.	IROALMI ÁTTEKINTÉS.....	3
3.1.	A MERMITHIDA FÉRGEK ÉS A <i>H. ALBICANS</i> KUTATÁSÁNAK IRODALMA.....	6
3.2.	A <i>HEXAMERMIS ALBICANS</i> (SIEBOLD, 1848) POLOZHENTSEV ET ARTYUKHOVSKY, 1959 FÉREG TAXONÓMIÁJA, ANATÓMIÁJA ÉS BIOLÓGIÁJA	8
3.2.1.	A <i>H. albicans</i> rendszertani helye	8
3.2.2.	A kifejlett <i>H. albicans</i> általános morfológiája	8
	<i>A test felépítése és méretei.....</i>	8
	<i>Idegrendszer.....</i>	10
	<i>Emésztőrendszer.....</i>	11
	<i>Keringés, légzés.....</i>	11
	<i>Kiválasztás</i>	11
	<i>Ivarszervek</i>	11
3.3.	A <i>H. ALBICANS</i> ELTERJEDÉSE ÉS ÉLŐHELYE	12
3.4.	A <i>H. ALBICANS</i> ELŐFORDULÁSÁNAK SZEZONALITÁSA	13
3.5.	A <i>H. ALBICANS</i> ÉLETMÓDJA ÉS A GAZDÁVAL VALÓ KAPCSOLATA.....	15
4.	ANYAG ÉS MÓDSZER.....	18
4.1.	A GYŰJTÉSEK ÉS AZOK HELYSZÍNEI	18
4.2.	A GYŰJTÉS MÓDJA ÉS KONZERVÁLÁS	20
4.3.	IDENTIFIKÁCIÓ.....	21
4.4.	STATISZTIKAI ELEMZÉS	21
4.5.	DNS VIZSGÁLAT.....	22
4.6.	ELEKTROFORÉZIS	22
4.7.	TALAJMINTA VIZSGÁLAT	22
5.	EREDMÉNYEK	23
5.1.	ELŐFORDULÁS ÉS FERTŐZÖTTség	23
5.2.	AZ IDENTIFIKÁCIÓ EREDMÉNYE.....	24
5.3.	A FÉRGEK MORFOLÓGIAI VIZSGÁLATA	25
5.4.	DNS VIZSGÁLAT.....	26
5.4.	TALAJMINTA VIZSGÁLAT	26
6.	MEGBESZÉLÉS	27
7.	ÖSSZEFOGLALÁS.....	30
8.	SUMMARY	32
9.	IRODALOMJEGYZÉK.....	34
10.	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	36
11.	KÉPMELLÉKLET.....	37

2. BEVEZETÉS

„Aller Anfang ist schwer. - Minden kezdet nehéz.”

A jelen dolgozat célja egy egészen különleges parazitacsoport, a mermitidák bemutatása, amellyel Magyarországon eddig egyáltalán nem foglalkoztak és még semmilyen gyakorlati jelentőségű vonatkozásaikat nem használták ki. Munkám a fonalférgek törzsének e sajátos rendjét egy olyan képviselőjén keresztül mutatja be, amelyik szárazföldi csigákban fejlődik és ahhoz, hogy szaporodóképes egyeddé váljon, el kell pusztítania gazdáját. Az ilyen férgek megtalálásához több szerencse kell, mint szakismeret, mert elvileg a számtalan makrogerinctelen faj mindegyikében fejlődhet hasonló féreg, de természetes előfordulásuk olyan alkalmoszerű, hogy a felfedezésük, illetve megtalálásuk szinte minden esetben véletlen eseményen múlik. Ezért annak ellenére, hogy a külföldi szakirodalom tanulmányozásán túlmenően semmilyen hazai tapasztalatot nem használhattam fel e férgek tanulmányozásához, a témavezetőm tanácsára mégis megpróbáltam belekezdeni a mermithidák tanulmányozásába abból a kivételes alkalomból adódóan, hogy sikerült egy olyan fajukat megtalálnom, amelyet eddig még senki sem észlelt az országban.

Rejtélyes és az időjárástól erősen függő életciklusuk csak hosszabb időn át végzett megfigyeléssel teszi lehetővé alapos tanulmányozásukat, ezért a tudományos diákköri munkám viszonylag rövid ideje alatt nem volt túl sok lehetőségem saját vizsgálatok végzésére, így az általam talált faj ismertetése során alaposabban igyekeztem feldolgozni a szárazföldi mermithidákkal, és különösen az általam talált fajjal kapcsolatos ismereteket, mint ahogy az a szakdolgozatokban általában szokásos. A célom az volt, hogy még ha főleg külföldi megfigyelések alapján is, de összeállítsak egy összefoglalást az első Magyarországon identifikált szárazföldi mermithida fajról és inspiráljak másokat is ezeknek az elhanyagolt, de nem jelentőség nélküli férgeknek a tanulmányozásához.

A jelenleg semmilyen állatorvosi vonatkozással nem rendelkező parazita tanulmányozásához a Parazitológiai és Állattani Tanszék biztosított lehetőséget számomra, hogy a lentebb tárgyalt vizsgálatokat elvégezzem, s témavezetőm bátorított, hogy a várható szerény eredmények ellenére az itt leírt vizsgálatokat a TDK munkám témájául válasszam. Egyrészt az általam talált féreg unikális volta indokolta a vele való foglalkozást, másrészt azt az inspirációt kaptam, hogy a felfedezés kiváló alkalom arra, hogy szülessen végre egy dolgozat a mermithidáknak legalább egyetlen fajáról magyar nyelven. A következőekben bemutatom, hogy a most megtalált *Hexamermis albicans*, még a csoportján belül is különlegesen viselkedő parazita faj, amely további tanulmányozást érdemel annak érdekében, hogy jobban megérthessük a gazda és az élősködő közt kialakuló kapcsolatot.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

Miért foglalkozunk velük? – a mermithidákról és a rovarparazita fonálférgekről általánosságban

A Duna menti ártereken élő gímszarvasok parazitás fertőzöttségeinek kutatása során Majoros Gábor, a SZIE ÁOTK Parazitológiai és Állattani Tanszékének munkatársa nagyszámú csigát gyűjtött, amelyek vizsgálatában részt vettem. E munka kapcsán találtam meg a csigákban lévő férgeket, amelyek előfordulására egyáltalán nem számítottunk, tekintve, hogy a csigák semmilyen rendellenes elváltozást vagy megváltozott viselkedést nem mutattak a gyűjtésük alkalmával. A férgek morfológiai vizsgálatával megállapíthattuk, hogy Magyarországon először sikerült megtalálnunk a *Hexamermis albicans* fonálféreg fajt, amely a *Succinea putris* csigákban élősöködik. A megtalált parazita jelentőségét az adja, hogy célzott kutatással sem lehet e féreg nyomára bukkanni, ha nem tudjuk az élőhelyét. Nem mindenhol fordul elő, ahol a *Succinea* csiga él, s mivel a csiga aktivitása is szezonális, továbbá gradációs típusú, még egy elvileg ismert előfordulási helyen is kivételes eseményszámba megy a féreg felbukkanása. Ezért annak ellenére, hogy a magyar malakológusok a múzeumi példányokkal bizonyíthatóan eddig már sok ezer élő *Succinea* csigát gyűjtöttek (PINTÉR, et al., 1979), eddig még soha nem figyeltek fel ennek a féregnek az előfordulására. A Succineidae családba tartozó borostyánkő-csigák pontos meghatározásához a legtöbb esetben anatómiai vizsgálat szükséges (KERNEY, et al., 1983), tehát az élve gyűjtött borostyánkő-csigákat általában felboncolják. A férgek eddigi detektálásának hiánya tehát arra utal, hogy Magyarországon nem gyakori.

A féreg a parazitoid életmódú *Mermithida* fonálférgek közé tartozik, azon belül is a szárazföldi fajokat képviseli. Teljesen kifejlett állapotát a talajban éri el, ahová a csigából való kibúvása után kerül. Amikor a féreg a csigát elhagyja, a csiga elpusztul, ezért parazitoid életmódúnak mondjuk, mint például a rovarölő fürkészeket, amelyek a fejlődésük során szintén elpusztítják a gazdájukat. A szárazföldi mermithidákon kívül gyakoribbak a vízben élő mermithida fajok, amelyeknek néhány képviselőjét már az első világháború előtti Magyarországon is megtalálták, de azt nem tudjuk, hogy az ország jelenlegi területén előfordulnak-e (ANDRÁSSY, 1958). A vízi mermithidákat könnyebb a természetben megtalálni, mint a szárazföldieket, mert azok a vízből gyűjtött mintákban az egyéb fonálférgekkel együtt gyakran előfordulnak (DADAY, 1911). A szárazföldi fajok esetében azonban a gazdaállatot kell begyűjteni, hogy a férgek jelenlétét egyáltalán meg tudjuk állapítani. Nincs tudomásom arról, hogy a hazai nematológiai irodalomban leírtak volna

szárazföldi fajt, mivel a magyar fonálféreg faunát tartalmazó áttekintő munka egyetlen fajt sem említ, amelyet 1920 után mutattak volna ki az országból (ANDRÁSSY, 1958).

Annak ellenére, hogy az általam vizsgált féreg csigában fejlődik, az úgynevezett rovarpatogén fonálféreg közé tartozik, mert a csoport legtöbb tagja rovarokban fejlődik, és azok pusztulását okozza. A rovarpatogén férgek csoportja azonban taxonómiaiilag nem egységes, mert több, egymással rokonságban nem lévő fonálféreg is tartozik bele. Közülük a legnagyobb a Mermithida rendet alkotó fajok csoportja. A mermithidák minden faja valamilyen gerinctelen állatban fejlődik, és gazdájuknak obligát parazitái, azaz a gazda nélkül nem képesek megvalósítani életciklusukat. Az egyes fajoknak rendszerint nagyon szűk a gazdaspektruma, azaz egy vagy csak néhány közeli fajrokon gazdát képesek fertőzni. Ahogy korábban említettem, fajaik többsége vízi szervezet, de sok fajuk fejlődik szárazföldi gerinctelenekben is. A voltaképpeni szárazföldi mermithidák tanulmányozása technikailag is igen nehézkes, mert a földben fejlődő formáikat csak taláalomra végzett ásással lehet megtalálni, szemben a vízi mermithidákkal, amelyeket a vízből szoktak kiszűrni vagy az iszapból kimosni. Napjainkban viszont jelentősen növekedett a rovarpatogén fonálféreg alkalmazása a mezőgazdaságban, ezért érdemes foglalkozni velük. Az emberiség számára ugyanis hasznos jelentenek a rovarokban élősködő fonálféreg, amelyek megtámadják a kártékony gazdákat, illetve azok lárváit, megszakítva ezzel szaporodási ciklusukat, s így korlátozzák elterjedésüket (CHRISTIE, 1936; COBB, et al., 1923; POINAR, 1979). Ezért minden adat, amely hasznos lehet a rovarparazita férgek tanulmányozásához, tudományos szempontból értékes.

A rovarparazita féregfajok közül a *Steinernema* (= *Neoaplectana*) és a *Heterorhabditis* nembe tartozó fajok növényvédelmi felhasználása a legelterjedtebb (HUNT, 2007). Ezek azonban nem mermithidák, de mesterséges szaporításuk már megoldott, s így gyakorlati felhasználásuk módját kifejlesztették. Mindkét említett nem fajaira jellemző, hogy a velük szimbiózisban élő baktériumok (*Xenorhabdus spp.*) toxinjai ölik meg a megtámadott rovar, majd az elpusztult gazdaállat testnedveit felhasználva fejlődnek ki a fonálféreg és indítják útjukra a következő generációt (BOEMARE, 2002). Az ilyen módon rovart ölni képes férgek általában nem szűk gazdaspektrumú élősködők, hanem mindenféle rovarba képesek behatolni – s ez lehetőséget ad arra is, hogy akaratlanul, hasznos rovarokat is elpusztítsanak velük (KAYA, 1993). A fenti genusok fajain kívül még ígéretes kísérletek folynak más, szűkebb gazdaspektrumú rovarparazita fonálféreg fajokkal is, ezek azonban nem rendelkeznek toxint termelő szimbionta baktériummal, s ezért hatásukat is lassabban fejtik ki (POINAR, 1979; 1983, 1985). Ez utóbbi csoportba tartoznak az általam tárgyalt mermithida férgek is.

A rovarparazita férgeknek a malária ellen folytatott harc során is eredményes lehet az alkalmazásuk. A malária az *Anopheles* szúnyog nőtényei által terjesztett *Plasmodium* egysejtűek által okozott betegség. Az emberek között évente kb. 350-500 millió megbetegedés történik, ezek közül a halálos kimenetelűek száma egymillió feletti (POINAR, 1979). Egyes remények szerint a szúnyogokban élősködő *Romanomermis culicivorax* parazitoid életmódot folytató mermithida féreg jelentheti a megoldást az előbb említett halálos betegség ellen folytatott küzdelemben, mivel a szúnyogoknak igen hatásos pusztítója lehet. Azért kényszerülünk előbb-utóbb a rovarparazita férgek alkalmazására, mert a malária elleni védekezés eddigi sikerei elenyészni látszanak az egyre nagyobb fokú gyógyszer-rezisztencia, illetve a szúnyogoknak az inszekticidekkel szembeni ellenálló-képességük növekedése következtében (POINAR, 1985).

A rovarpatogén fonálféreg nem támadják meg a növényeket, nem veszélyesek a melegvérűekre és így az emberre sem, s többségük a szelektivitásának köszönhetően a talaj gazdag és igen fontos szerepet betöltő élővilágát sem veszélyezteti, ráadásul a kártevők rezisztenciát sem tudnak ellenük kialakítani (KAYA, 1993). Magyarországon például ígéretes kísérletek folytak az ilyen férgekkel, amelyeknek elpusztítandó gazdaállataik lehetnek nálunk a barázdáshátú vincellérbogár (*Otiorhynchus sulcatus*), a kukoricabogár (*Diabrotia virgifera*), a lótücsök (*Gryllotalpa gryllotalpa*), a vetési bagolylepke hernyója (mocsospajor) (*Agrotis segetum*), és számos cserebogár faj (*Melolontha* spp.) lárvája (FÖLDES és LAKATOS, 2004).

Az általam vizsgált férgek a jelenlegi felfogás szerint a Nematoda törzs, Adenophorea osztály, Enoplia alosztályán belül egy önálló Mermithida rendet képviselnek. Az állatorvosi praxis során szabad szemmel megfigyelhető férgek közül leginkább a *Dirofilaria* férgekhez hasonlítanak, de nem rokonai azoknak. Viszonylag kicsiny, néhány milliméteres vagy legfeljebb néhány centiméter hosszú, valóban fonálszerű fajok tartoznak ide. Teljesen kifejlett állapotukban a nedves talajban, illetve a vízben élnek, juvenilis állapotukban pedig a kizárólag gerinctelen állatok testüregében fejlődnek, közülük is leginkább a legkülönbözőbb rovarokban, de ritkábban pókokban, rákokban vagy csigákban élősködnek. Jelenleg nincs állatorvosi jelentősége az említett csoportnak, de a fentebb említett okok miatt a fonálféreg alkalmazása világszerte jelentősen növekedett a kártevők irtásában, ezért elképzelhető az is, hogy e férgeket alkalmazhatják majd az állatállományt veszélyeztető kórokozókat hordozó vektorok elleni védekezés alkalmával.

3.1. A mermithida férgek és a *H. albicans* kutatásának irodalma

A szabadon élő és a parazitikus fonálférgekre vonatkozó tengernyi szakirodalom mellett eltörpül a különleges fejlődésű mermithidákra vonatkozó szakirodalom mennyisége. Ennek ellenére Helmut KAISER, teljességre törő monográfiájában felsorolt mintegy 300 hivatkozás alapos áttanulmányozása mégis nehézséget jelentene bárkinek is (KAISER, 1991). A mermithidák szakirodalma elsősorban a fajok morfológiájával és taxonómiájával foglalkozik, s a legtöbb közlemény más-más fajt tárgyal.

A mermithidákat elsősorban a holarktikus régióba tartozó földrajzi területeken tanulmányozták, és kevés adat van Afrikából, Dél-Amerikából és az Indopacifikus térségből (pl. STEINER, 1924; THIENGO, 1995). A féregcsoport első fajának felfedezését követően (DUJARDIN, 1842), a később felállított Mermithida renddel még a fonálférgek kutatásán belül is igen kevesen foglalkoztak. Ez érthető, mivel ezek a paraziták nehezen hozzáférhetők és morfológiailag is nehezen tanulmányozhatók. Szerencsénkre azonban a legtöbb cikk mégiscsak a borostyánkő-csigákban fejlődő *Hexamermis albicans* és az orthopterákban (tücskökben és szöcskékben) fejlődő *Mermis nigrescens* fajokat valamilyen formában tárgyalja, mivel ezek a legrégebben leírt fajok közé tartoznak, továbbá nagy testűek és alaktanilag viszonylag jobban tanulmányozható fajok (MÜLLER, 1931). Így az általam talált féregről a többi mermithidához képest több adatot tudtam gyűjteni. Bár az előbb említettek morfológiailag jól leírt fajoknak tekinthetők, azonban életciklusukról és előfordulásukról még sincs sok adat. Valószínű azonban, hogy valójában mégsem egységes fajokról van szó, mivel a szakértők szerint a róluk eddig megjelent leírások eltérnek egymástól (KAISER, 1991). A legtöbb korai közleményben több mermithidával foglalkoznak egyszerre, ezért az adekvát adatok összeegyeztetése nagy nehézségbe ütközik.

A kérdés tisztázását nagyban segíthetnék a nukleinsav vizsgálatok, azonban a régen talált példányok ilyen természetű elemzésére többnyire már nincsen mód.

A következőkben röviden összegzem a fontosabb feljegyzések forrását a *Hexamermis* genusról, azon belül is a *H. albicans*-ról.

A *H. albicans* férgeket VON SIEBOLD találta először különféle rovarokban, de könnyen lehet, hogy az általa *Mermis albicans*-nak nevezett féreg nem is az a faj volt, amit ma *H. albicans*-nak tartunk (SIEBOLD, 1848). Annyi biztos, hogy az első leírás azokra a férgekre illik, amelyeknek farokfüggelékük van a parazitikus stádiumban, majd az azt követő posztparazitikus stádium kezdetén. Rajta kívül MEISSNER tanulmányozta először alaposabban ezeket a férgeket (MEISSNER, 1854), majd Rauthner foglalkozott behatóbban a

H. albicans bőrizom-tömlőjével és annak működésével (RAUTHNER, 1906). A faj ezt követő említése a féreg rendszertani helyével foglalkozott (HAGMEIER, 1912), amelyre vonatkozóan a még közelmúltban is született egy közlemény (WOUTS, 1981), mégpedig *H. truncata* néven említve a fajt. Ez utóbbi a nevet ugyanis KAISER szinonimnak tartja, és szerint a leírás a *H. albicans*-ra vonatkozik. BAYLIS Észak-Amerikában írt le egy fajt *H. bussardi* néven, de ez a féreg KAISER szerint azonos a *H. albicans* fajjal (BAYLIS, 1933; KAISER 1991).

A szárazföldi csigákban élősködő *H. albicans* alaktanát és életsiklusát Barbara RATHKE tanulmányozta a legalaposabban. A monografikus formában 1953-ban közölt közleményében rendkívüli alaposággal tárgyalja a féreg anatómiai felépítését, a fejlődésének módját a csiga gazdában, a féreg és a gazda viszonyát és a parazita előfordulási viszonyait. Legalább nyolc éven át tanulmányozta a férget, mégis sok fontos kérdést hagyott megválaszolatlanul. Az általa vizsgált mermithidák az észak németországi Erlangen környékén fordultak elő parazitaként a *Succinea putris* csigában. Összegző véleménye szerint, ha a mermithidákat identifikálni akarjuk, a külső morfológiai jegyeiket kell figyelembe vennünk, mert a belső szervek morfológiája nem stabil. Az utóbbiak közül inkább csak a nőstények vaginájának szerkezete megbízható morfológiai bélyeg, s érdekes módon sokkal megbízhatóbb, mint a legtöbb fonálféreg azonosítására használt járulékos hím ivarszervek (spikulumok, farokpapillák) (RATHKE, 1953).

Manapság a RATHKE által vizsgált férgeket tartjuk a *H. albicans* legtipikusabb képviselőjének és az ő felfogását fogadják el a szakterület jelenlegi kutatói (KAISER, 1991; POINAR, 2001). A *H. albicans* féregről való ismereteimet is főleg az ő monográfiája alapján ismertetem.

3.2. A *Hexamermis albicans* (Siebold, 1848) Polozhentsev et Artyukhovsky, 1959 féreg taxonómiája, anatómiája és biológiája

3.2.1. A *H. albicans* rendszertani helye

A fonálféreg taxonómiája jelenleg igen vitatott, mert a korszerű, nukleinsavak hasonlóságán alapuló taxonómiai vizsgálatok eredménye nem mindig korrelál a morfológiai úton kapott eredményekkel. A mermithidák jelenlegi rendszertani helyzete sem mondható stabilnak, és a jelenleg „érvényes” besorolás is provizorikusnak tekinthető. Az alább közölt, több forrásból összeállított rendszertani pozíciót ennek tudatában adom meg, amely azonban azért arra alkalmas, hogy megközelítőleg tájékoztasson e feregcsoporthoz és a *H. albicans* rokonsági viszonyairól.

Ország:	<i>Animalia</i> - állatok
Tagozat:	<i>Bilateria</i> - kétoldalian szimmetrikus állatok
Törzscsoport:	<i>Protostomia</i> - összjájuak
Tartomány:	<i>Ecdysozoa</i> - vedlő állatok
Öregtörzs:	<i>Aschelminthes</i> - ál-testüregesek
Törzs:	<i>Nematoda</i> - fonálféreg
Osztály:	<i>Adenophorea</i> - érzékpálca nélküliek
Alosztály:	<i>Enoplia</i> - szuronyos fonálféreg
Rend:	<i>Mermithida</i> - parazitoid fonálféreg
Alrend:	<i>Mermithina</i>
Főcsalád:	<i>Mermithoidea</i>
Család:	<i>Mermithidae</i>
Nem:	<i>Hexamermis</i>
Faj:	<i>albicans</i>

3.2.2. A kifejlett *H. albicans* általános morfológiája

A test felépítése és méretei

A test alakja mindenkor szálszerűen vékony hengeres, szelvényezetlen, keresztmetszetben kör alakú, tagolatlan. (A csoport névadó nemének neve a „mermis” szál, fonalat jelent.) A testet kutikuláris kültakaró borítja. A kültakarójuk csillózat nélküli és három rétegű. A hozzá tapadó izmokkal együtt külső, merev vázként szolgál. A kutikula lipidekből, glikoproteinekből és kollagénhez hasonló fehérjékből áll, és rendkívül rugalmas. Funkciója a féreg testében uralkodó hidrosztatikai nyomás fenntartása és a védelem a külső behatásokkal szemben. A kültakaró sima, gyűrűzöttség vagy redők és bordák nem figyelhetők meg rajta.

Az epidermis a kutikula alatti, azt létrehozó sejtes szerkezetű, vagy sejthatárok nélküli syncytium. Az epidermis a *pseudocoel* típusú, azaz nem mesodermából, hanem a szövetek

közötti hasadás által képzett testüreg felé hosszában dorzálisan, ventrálisan és laterálisan is megvastagszik, azaz bordákat képez. A dorsoventrális bordákban idegtörzsek, a két oldalsóban a kiválasztó szervek csövei húzódnak.

Az izomréteg az epidermis alatt helyezkedik el, s minden rostja egyetlen óriássejtből áll. Az izomsejtnak két része van: egy fibrillumokat tartalmazó, összehúzódásra képes talprész és egy összehúzódásra képtelen, az idegrosthoz kapcsolódó, a szarkoplazmát és sejtmagot tartalmazó rész. A kültakaróhoz nőtt izomsejtek úgynevezett bőrízomtömlőt alkotnak. A bőrízomtömlő csak hosszanti lefutású izmokból áll, ami a fonálféreg minden fajára jellemző. Ezért, mint minden fonálféreg, ide-oda hajladoznak és tekeregnek, de nem tudnak összezsugorodni, s nem tudnak felemelkedni. Amelyik oldalukon az izmok összehúzódnak, a testük mindig abba az irányba hajlik el. Az izommozgások előről hátrafelé haladnak.

A mermithidák között általában a világosabb színű nőtények rendelkeznek nagyobb testmérettel és ez a *H. albicans* esetében is így van. A nőtények feji vége fokozatosan elkeskenyedik, míg a hímek feje tompán lekerekített. [HAGMEIER szerint a fej körvonala gyengén kerekített, ugyanakkor RATHKE szerint vízszintesen levágott a hímek elülső vége a feji papillák előtt (HAGMEIER, 1912).] A nyakon szűkület nincs, de gyenge kutikula vastagodás lehet a fejen lévő papillák mögött, s ez inkább a hímeknél szembetűnő. A test hossza feltűnően variábilis. A kifejlett *H. albicans*, 1. és 2. táblázatban feltüntetett fontosabb testméreteinek szélső értékei 50 állaton végzett mérés szerint az alábbiak (RATHKE, 1953):

1. táblázat: A nőivarú egyedek fontosabb méretei milliméterben.

Testhossz	45-145
Ideggyűrű távolsága a feji végtől	0,3173-0,6298
A test legnagyobb átmérője	0,2680-0,4824
Test átmérő a fejpapilláknál	0,0668-0,0117

A nőtények átlagos testhossza: 82,5 mm

2. táblázat: A hímivarú egyedek fontosabb méretei milliméterben.

Testhossz	22,5-69
Ideggyűrű távolsága a feji végtől	0,3752-0,5226
A test legnagyobb átmérője	0,1943-0,2948
Test átmérő a fejpapilláknál	0,0804-0,1072
Átmérő a végbélnyílásnál	0,1742-0,2613
A farok hossza	0,1474-0,3283

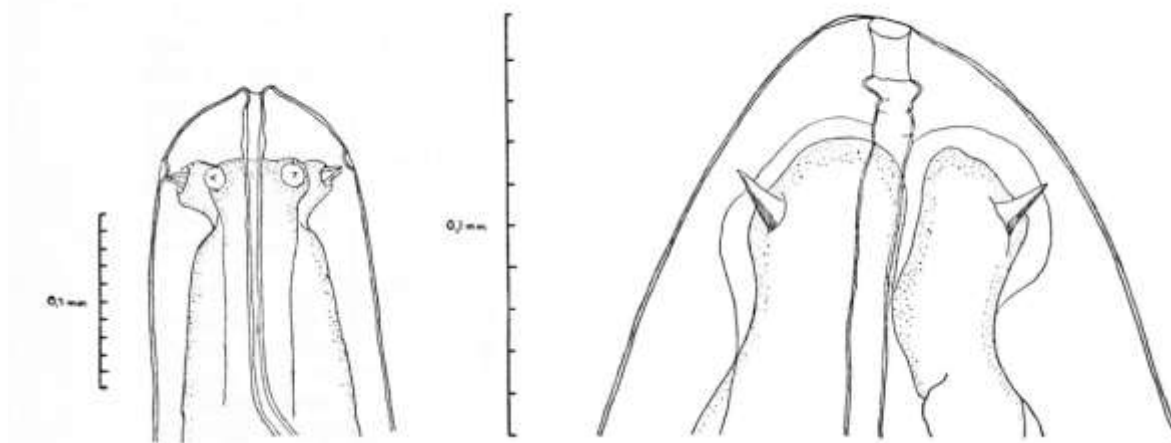
A hímek átlagos testhossza: 41,4 mm

A nőtények anális végén, ill. a hímek kloákájának nyílása után következő testtájat faroknak nevezzük. A kutikulában kereszttezett lefutású rostok vannak, az egyik irányba húzódó rostok általában erősebbek, mint a másik irányba tartóak. A feji végnél sok rost kanyarodik hátrafelé, ahogy Meissner is megfigyelte, de ha nem kanyarodnak a caudális cég felé, akkor a fejpapillák alapjához térnek (MEISSNER, 1854).

Idegrendszer

A többi fonálféreghez hasonlóan az idegrendszerük meglehetősen egyszerű felépítésű. Az idegközpontot a feji végen lévő garatideggyűrű képviseli, amely - mint a neve is mutatja - a garatot gyűrű alakban veszi körül. Izombeidegzésük igen sajátos, mert a gerincesek esetében megfigyelhető szituációtól eltérően, náluk az izomsejtek nyúlványai létesítenek kapcsolatot a hosszanti lefutású, nem elágazó idegekkel.

A *H. albicans*-nak kevés érzékszerve van. A test elülső és hátulsó részén találhatók meg az érzőserték és érzőszemölcsök. Az érzékelést szolgáló 6 fejpapillája van, amelyek közül 2 laterális, 4 submedián helyzetben helyezkedik el. (A genus erről kapta a „Hexameris” nevet.) A fej két oldalán lévő, úgynevezett oldalszervek szintén szerepet játszanak az érzékelésben, mivel a kémiai ingerek felvételére szolgálnak. Azonban a mermithidák oldalszervei csak ritkán láthatók: csak akkor, ha jó mikroszkópos megvilágítást használunk és kedvezők a megfigyelési körülmények. Például RATHKE csak élő hímek esetében figyelte meg az oldalszervet a *H. albicans*-on, de méretüket az állatok élénk mozgása miatt nem tudta megmérni. Az oldalszervek buborékszerű duzzanat formájában tűnnek fel a kutikulán és szűk, kerek nyílással rendelkeznek. A feltételezhetően szintén az érzékszervekhez tartozó nyakpapillák nehezen láthatók. Mindig 2 pár helyezkedik el a férgen, amelyek egymás alatt találhatók a fej alatt. A kifejlett féreg feji végének rajzát az 1. ábrán szemléltetem, amelyeken a papillákból 4 illetve 2 látszik.



1. ábra: A *H. albicans* hímjének (balra) és nőtényének (jobbra) feje RATHKE (1953) szerint.

Emésztőrendszer

A nagyon szűk szájníylás a feregtest elülső végén nyílik. A szájníylás peremén 2 ajak van, ami nőstényeknél jobban kidomborodhat, mint a hímeknél. RATHKE leírása szerint az ajkakon a tapintást, illetve a szaglást szolgáló szemölcsöket is találunk. Sokszor a nyelőcső bejáratánál egy dorzális és egy ventrális, lárva kori tüske maradványa van. RATHKE ezt csak a nőstényeknél figyelte meg. A nyelőcső falát alkotó, orsó alakú sejtek száma nem állandó. RATHKE soha nem talált belőlük többet, mint 16, de szerinte a különböző szerzők 30-at is említenek. Ebben az esetben azonban valószínűleg más feregfajjal keverték össze a *H. albicans*-t. A nyelőcső egy terminális orsósejttel vakon záródik, azaz nem funkcionál.

A mermithidáknak, így a *H. albicans*-nak sincs bélrendszere. A helyét a fereg egész hosszát kitöltő trophosoma (táplálótest) foglalja el, amelynek szikanyaga 2 sorban álló, nagy vakuolum sejtekből áll. Ezek tápanyagból álló golyócskákat tartalmaznak. A sejtekben apró sárgás-zöld színű kristálykák figyelhetők meg. Tábla formájú kristályok találhatók a testüregben is, amelyek feltehetőleg szintén tápanyagból állnak vagy anyagcsere termékek. Funkcionáló végbelet és végbélníylást sem lehet találni a férgekben.

Keringés, légzés

A férgeknek nincs specializált keringési rendszere és külön légzőszerv sincs az oxigén felvételére és elosztására. A férgek diffúzió útján jutnak az oxigénhez a kültakarójukon keresztül. A tápanyagok és az oldott gázok szállítását a pseudocoel-ben lévő haemolympha végzi, amelynek áramlását a test állandó mozgása biztosítja.

Kiválasztás

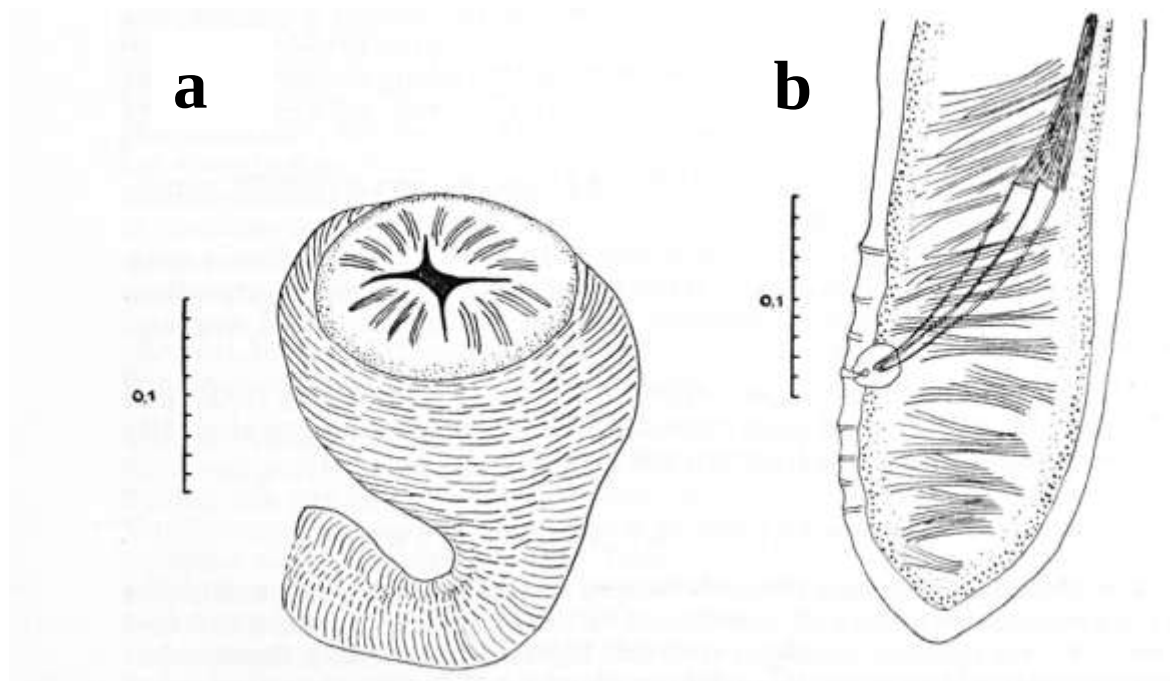
RATHKE a *H. albicans* feregben nem tudta megtalálni a kiválasztó szerveket. Ezek a fonálféreg esetében, az oldallécekben futó csatornákból állnak, amelyeket csak elektronmikroszkópos vizsgálattal lehetett felismerni (KAISER, 1991). Rathke 2 bilaterális, csatorna nélküli oldallécezt talált a test két oldalán. Az adult férgek esetében az oldalléc 3 sejtsorból állt, de fiatal korban még 4 sejtsor volt látható. A ventrális oldalon futó hasléc és a dorzális hátléc 2-2 sejtsorból állt, továbbá található volt az állatokon 2 szubventrális léc is.

Ivarszervek

Mint a legtöbb fonálféreg, a *H. albicans* is gonochorisztikus állat. A kifejlett hímek többnyire kisebbek a nőstényeknél. Mindkét nemből párosak a gonádok, amely kivételes jelenség a fonálféreg esetében. A vulva a hasi oldalon van, nagyjából a test közepén. A hüvely kitinizált, és a fala erősen izmolt. A vulva és a hüvely alakja faji bélyeg. A *H. albicans* vulvája ventrális irányból nézve 4 levelű alakot képez, ami a vagina falának 4 ráncából áll

össze (2. ábra: a). A női gonádok többi része a fonálszerű petefészkekből, petevezetőkből és az uterusokból állnak, de nincsen jelentőségük a faj azonosításában, minthogy minden fonálféregben hasonló felépítésűek.

A hímek ivarszervei, a herékből, vas deferens-ekből, vesicula seminalis-okból és a ductus ejaculatorius-okból állnak, amelyek egyesülnek a cloaca előtt. A féregnek 2 spikuluma van, de gubernakuluma nincs (MEISSNER, 1854). Míg megszokott, hogy a fonálféreg többségénél a hímek farki végénél lévő anális papillák száma a fajra jellemző, a *H. albicans* esetében ezek száma és elrendezése nem stabil. Régebbi szerzők szerint 3 vagy 2 sorban álló papillák vannak a *H. albicans* hímeken, de RATHKE ezt nem tudta megfigyelni. Ő csak rendezetlen papilla sorokat talált a példányain. Harminc állatot vizsgált meg, de nem talált közülük két egyformát sem. Legtöbbször 40-48 papillát talált a férgekben. Ötvennégy volt a legnagyobb, 25 pedig a legkisebb papillaszám. Általában minél kevesebb papilla volt, annál nagyobb volt a rendezetlenségük, és a papillák mérete is ingadozott. Ebből arra következtetett, hogy ezt az alaktani bélyeget nem lehet taxonómiai értékűnek venni.



2. ábra: A *H. albicans* női ivarnyílása (a) és a hím farki vége oldalnézetben (b), RATHKE után.

3.3. A *H. albicans* elterjedése és élőhelye

A *H. albicans* férget Európa kontinentális részén, Nagy-Britanniában, Észak-Amerikában és Oroszországban találták meg eddig, vagyis a faj holarktikus elterjedésűnek tartható (KAISER, 1991). Gazdáiknak, a Succineidae családba tartozó borostyánkő-csigáknak az elterjedése is nagyjából e területre tehető, noha délebbre is terjed (KERNEY, et al., 1983).

RATHKE a németországi Erlangentől főleg észak-nyugati irányban, áradásos, vizes területen gyűjtötte be vizsgálati anyagát. A talaj itt homokos, de tavasszal vagy a tél enyhébb szakaszában illetve erős esőzés után a réteken megáll a víz, bár gyorsan el is folyik. Geológiaiilag ez a talaj egy alluviális völgytalp, amiben főleg finomszemcséjű homokos-agyagos hordalék van, amit a területen átfolyó Regnitz folyó rakott le. A *Succinea* csigák az egész folyó mentén megtalálhatók voltak, s ahol a *H. albicans* előfordult, ott a *S. putris* előfordulása is nagyobb volt. RATHKE, nedves nyári napokon 25 méteres szakaszon 15-30 perc alatt 100 példányt szedett belőlük össze (RATHKE, 1953). Télen csak kifejlett férgek egyedeket lehetett találni a talajban. Kopuláció idején a férgek ketten vagy hárman vannak a földben, egy simafalú kis barlangban összegabalyodva. RATHKE $\frac{1}{4}$ m³ földben 1944. november 3-án egy helyen 227 db-t talált, 1947. október 21-én egy másik helyen pedig ugyanennyi mintából 232 példányt szedett ki. Az adultok tehát sűrűbben fordultak elő, mint a csigákban lévő lárvák.

3.4. A *H. albicans* előfordulásának szezonalitása

Ha az időjárási feltételek lehetővé teszik, a *H. albicans* az év minden szakaszában megtalálható, természetesen mindig csak a megfelelő fejlődési stádiumban. RATHKE erre vonatkozó vizsgálataiból egy táblázatot mutatok be (3. táblázat), amelyiken látható, hogy a férgek prevalenciájának maximuma a csigákban a nyár közepére esik (RATHKE, 1953).

3. táblázat: Fertőzött *S. putris* csigák aránya az 1947. évi gyűjtés különböző időpontjaiban

Gyűjtés időpontja	Fertőzött csigák aránya (%)	Gyűjtés időpontja	Fertőzött csigák aránya (%)
04.12.	25	07.01.	31,8
04.17.	27	07.11.	30,4
05.20.	10	07.26.	27,8
06.09.	12	08.12.	4,8
06.19.	16,7	08.23.	0,0

A csigák fertőződésének csúcsa július elejére tehető, utána lassan, majd meredeken csökken a parazita hordozó csigák száma. A fertőzések száma fokozatosan növekszik a tavasz elején, majd ingadozás tapasztalható. Ennek oka RATHKE szerint a gazdák számának tavaszi csökkenése.

Minden évben hasonló tendenciájú volt a parazitikus lárvák előfordulása a gazdában. RATHKE állítása szerint a csigák fertőződésének kezdete április első felében történik. Az első parazitikus lárvák július elején hagyták el a csigákat. Esős években általában lassabb volt a lárvák fejlődése, melegebb időjárás esetén azonban hamarabb kikeltek a lárvák a csigákból.

A csigákban olykor több lárv is előfordul. Ez RATHKE megállapítása szerint nem ritka, bár ahhoz képest, hogy több ezer csigát vizsgált, két év alatt mindössze 98 többszörösen fertőzött csigát talált csak. Az ezekben lévő férgek megoszlása az alábbi volt

51 csigában: 2 féreg

4 csigában: 3 féreg

9 csigában: 4 féreg

5 csigában: 5 féreg

2 csigában: 7 féreg

2 csigában: 8 féreg

1-1 csigában: 9, 12 illetve 13 féreg

RATHKE szerint a többszörös fertőzöttség a száraz években gyakoribb, mint egy csapadékosabb időszakban. Mivel az átlaghőmérséklet alig különbözött a száraz és nedves években, szerinte a nedvességnek jelentősebb szerepe volt a többszörös fertőzés létrehozásában, mint a hőmérsékletnek. Száraz évben kevesebb csigát talált, mint a nedves évben. A talajban élő adult mermithidák utódai ezért ekkor kevesebb gazdát találtak, mint a nedves években, és emiatt viszonylag több fertőzőképes lárv jutott egy csigára.

A csigából való kikelés után sok féreg található a talajban, de az év végére számuk csökken. A szabadon élő formák gyakoriságáról pontos statisztikai adatokkal nem rendelkezünk. Ahhoz, hogy megtaláljuk őket, általában tavasszal több földet kell átvizsgálni mint ősszel, amiből arra lehet következtetni, hogy a mermithidák száma a talajban a tél folyamán csökken. Főként a hímek száma csökken a tavasz közeledtével, mert feltehetően elpusztulnak a párosodás után, mint sok más fonalféreg hímje. A nőstények a peterakás után is tovább élnek a talajban, mivel pete nélküli nőstények is megfigyelhetők voltak a földben.

A pete és az abból kikelő lárv nagyon nehezen található meg. RATHKE 1947. május 2-án véletlenül talált petéből éppen kikelő mermithida lárvákat, s ez eddig egyetlen megfigyelés a természetben az első stádiumú lárvák kikelésével kapcsolatban. Szerinte a talajból a peték nem nyerhetők ki, mivel a kis méretük miatt nem találhatók meg. Csak a peterakás előtt álló férgekből nyerhetnénk könnyen petéket, de csak télen, amikor a talaj fagyos.

3.5. A *H. albicans* életmódja és a gazdával való kapcsolata

HAGMEIER szerint a petéből kikelt lárvák növekedése a gazdában gyorsan zajlik. Kísérletes fertőzés után 3-4 héttel már talált *H. albicans* lárvákat a csigákban, amelyek a kivándorlásra készek voltak. Mint ahogy írja, „a talajba posztparazitikus lárvát jut ki, amelyen még az utolsó lárvabőr van. A talajba jutó lárvákon fejlett ivarszerv még nem látszódik, de a nőstényeknél a vulva, a hímeknél az anus és olykor az egyik spikulum megtalálható. Az ivarérettség pár hét alatt kialakul, miután az utolsó vedlés is megtörtént. Az ivarérett állatok hosszabb ideig (?) a talajban élnek.” (HAGMEIER, 1912) Túl tömör leírásából nem derül ki a vedlések száma, a teljes ivarérettség morfológiai kritériuma és a kifejlett kor tartama sem.

RATHKE (1953) részletesebb megfigyelései szerint a *H. albicans* parazitikus lárváiban soha nincs pete, ami pedig például a *Paramermis contorta* esetében előfordulhat (KOHN, 1905). Amíg a féreg parazitaként él, addig a nőstények és hímek is a farki végükön egy kis tüskét hordanak. Ezt a tüskét elveszíti az állat a vedlések során, miután a talajba vándorolt. A vedléssel kialakult férgek a talajban kis üregeket ásnak és ott párosodnak. A hímek valamikor a párosodás után elpusztulnak, de a nőstények – feltehetően csak a megtermékenyült egyedek – a következő év tavaszát is megérhetik.

A vedlések számát eddig nem ismerjük. Egyes megfigyelések szerint a *H. albicans* a gazdán kívül összesen kétszer vedlik (RATHKE, 1953). Mivel azonban a féreg növekedésének teljes folyamata a csigán belül zajlik, azaz a kiszabadult parazitikus lárvát az adult kor eléréséig már nem növekszik, arra lehetne következtetni, hogy legalább egy vedlés még a csigában lévő parazitikus fázisban is történik. Kimutatták azonban, hogy a lárvák növekedése a gazdában folyamatosan zajlik, vedlés nélkül. Megfigyelhető, hogy a csigában hirtelen, ugrásszerű növekedés, ami egy esetleges vedlést követne, nem történik. Emellett RATHKE a csigában soha nem találta meg a benne lévő paraziták levedlett bőrét. Ez a megfigyelés azért érdekes, mert minden más fonálféreg az élete során négyszer vedlik (ANDERSON, 1992).

RATHKE (1953) megfigyelése szerint a csigából kikelt legtöbb *H. albicans* az első 3 hét alatt az első vedlést végrehajtotta, a 4-5. héten az összes befejezte és megkezdte a 2. vedlését. Nyolc hét alatt a férgek legnagyobb része másodszor vedlett. A második vedlés után alakulnak ki a belső ivarszervek kezdeményei. Ezek október közepén elérik a teljes fejlettségüket, és általában november első felében lehet a szexuális érettségre számítani. Ebben az időszakban a talajban a hím és nőnemű állatokat, egymást szorosan átfonva

találhatjuk meg. Általában 1 hím és 1 nőtény található együtt, néha 2 hím és 1 nőtény vagy fordítva (RATHKE, 1953).

Télen nem változik a férgek morfológiája. A peteképzés és peterakás körülményei még tisztázatlanok, mivel nem lehetett a fogságban kikelt férgeket a peterakásig életben tartani és ily módon megfigyelni szerveik változásait. Csak a szabadban gyűjtött állatokon lehetett májusban a peterakást megfigyelni. A szabadban valószínűleg március elejétől április közepéig zajlik ez az esemény.

A hímek száma a talajban tavasz felé erősen csökken. Németországban RATHKE július elején figyelte meg az előző évi hímek utolsó példányait. A nőtények viszont a peterakás után is még hosszú ideig túlélhetnek a talajban, de ennek időtartamát nem ismerjük..

A *H. albicans* gazdához való viszonya bonyolult. RATHKE szerint a kisebb csigákban olykor nagyobbak lehetnek a férgek, mint a nagyobb csigákban, a nagyobb csigákban pedig kisebbek is lehetnek a férgek, mint a nagyobbakban (4. táblázat).

4. táblázat: Néhány fertőzött csiga mérete és a belőlük nyert *H. albicans* férgek hossza.

Csigák mérete (cm)	0,55	0,6	0,6	0, 75	0, 85	1,0	1,15	1,2
Paraziták hossza (cm)	4,0	4,8	7,0	8,0	2,1	4,0	1,2	1,5

RATHKE (1953) megfigyelése szerint többnyire a többszörösen fertőzött csigák nagyobbak az egyszeresen vagy nem fertőzött csigáknál. A többszörösen fertőzött csigából származó mermithidák mérete nagyon eltérő lehet. RATHKE szerint ez valószínűleg a gazdába történő behatolásuk eltérő időpontjából adódik, nem pedig a fejlődésük eltérő intenzitásából. Sok esetben ugyanis teljesen azonos méretű férgek fejlődnek a gazdában, amelyek a szoliter fertőzés esetén felnövekvő férgekkel azonos nagyságúak.

A *S. putris* a fertőzést jól tűrő gazda. Bár sokszor több nagy, élénken mozgó parazita él benne, normális viselkedést és ingerlékenységet mutat. A *Hexamermis* a testüreg azon részében helyeződik el, amelyik a köpenyüreggel szomszédos, azaz a tüdő és a szív közelében fejlődik. Ha a féreg összecsaparodásával a szív mozgását gátolja, az áttetsző héjon keresztül jól megfigyelhető szívfrekvencia egyharmadára csökken, de a csiga szívének ritmusa azonnal regenerálódik, ha a parazita helyzetet változtat.

Amikor a *H. albicans* parazitikus életszakasza a végéhez közeledik, a borostyánkő-csigák vitalitása csökken. A csiga elpusztulása mindig a parazita kikelése után következik be, a legtöbb esetben 2-24 órán belül. Többszörös fertőzés esetén azonban előfordul, hogy a férgek nem egyszerre hagyják el a gazdát. Kedvező körülmények közt - lehet, hogy ebben a

csiga életkora is szerepet játszik - például hideg és csapadékos idő esetén, a csiga túléli 1-2 parazita kikelését, és két nap múlva még egy férget bocsát ki (RATHKE, 1953).

A fertőzött csigák petéket raknak le, még ha több nagyméretű mermithida is él bennük. Ezek a peték fertilisek és belőlük a kiscsigák a szokásos 16-18 nap alatt kelnek ki. Az utódokat fogságban ugyanannyi ideig életben lehetett tartani, mint azokat, amelyek egészséges csigákból származtak, s ebből RATHKE azt a következtetést vonta le, hogy a fertőzött csigák petéiből kikelő utódok ugyanolyan életképesek, mint a nem fertőzött csigákból kikelő utódok. A fertőzött csigák ivarszervei szövettani vizsgálattal kimutatható károsodást sem szenvednek (RATHKE, 1953).

A RATHKE előtt működött szerzők (HAGMEIER, 1912; MEISSNER, 1854) több gazdafajban vélték megtalálni a *H. albicans* férget, ezért úgy gondolták, hogy a *H. albicans* széles gazdaspektrumú parazita. RATHKE is sok rovar és pókfélét vizsgált meg a féregfertőzés szempontjából, de az ízeltlábúakban soha nem talált *H. albicans* férgeket, csak más fajú mermithidákat. Nyolc szárazföldi csigafajt is megvizsgált, amely a *S. putris* csigákkal egy helyen élt. Közülük csak az *Agriolimax agrestis* (syn: *Deroceras agreste*) meztelencsigában talált olykor *Hexamermis* férgeket. A féregnek ebben a csigában való előfordulási gyakoriságáról adatokat nem közölt.

Érdekes megfigyelése volt, hogy Erlangen területén kívül sáskákban talált *Mermis nigrescens* férgeket, de ezeken a területeken a *H. albicans* nem fertőzte a *S. putris* csigákat, noha azok előfordultak ott. Ezek szerint a *H. albicans* és a *M. nigrescens* kizárják egymás jelenlétét ugyanazon az élőhelyen, mivel a *M. nigrescens* sem fordult elő Erlangen környékén, ahol a *H. albicans*. A két mermithida tehát még annak ellenére is vikariál egymással, hogy nem azonos gazdáiban fejlődik. Ez alátámasztja azokat a vélekedéseket, amelyek szerint a mermithidák általában szűk gazdaspektrumúak, és minden valószínűség szerint a *H. albicans* korábban rovarokból és más ízeltlábúakból, különféle földrajzi területeken leírt példányai valójában nem tartoznak ebbe a fajba.

RATHKE (1953) terjedelmes monográfiájában külön fejezetet szentelt a *H. albicans* úgynevezett interszexuális formáinak. Ezek olyan féregpéldányok, amelyek mindkét ivar külsődleges ivari bélyegeit hordozzák, vagy belső ivarszerveik nem felelnek meg a külső ivarszervek felépítésének. Se nőstényként, se hímként nem funkcionálnak. Felismerésüknek a morfológiai bélyegek alapján történő identifikáció során van jelentősége, de ritka előfordulásuk és a férgek biológiájában betöltött alárendelt szerepük sem indokolja, hogy dolgozatomban foglalkozzak velük.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. A gyűjtések és azok helyszínei

1. A Gemenci Erdő- és Vadgazdaság területén, 2011. július 11-én egy nagy éjjeli esőt követően Majoros Gábor témavezetőm a szárazföldi csigák nagy aktivitását tapasztalta a Pörbölytől délre fekvő ártéri terület mesterséges gátjain. A Bátai-Holt-Dunából nyíló Alsó-Címer-fok nevű csatorna északi oldala mellett húzódó mesterséges gáton futó földes út gyepes szegélyén (N: 46° 10' 21"; E: 18° 49' 37") több száz élő csigát gyűjtött, amelyek zöme a *Succinea putris* Linnaeus, 1758 nevű borostyánkő-csiga volt (Képmelléklet: 4. és 5. ábra). Elmondása szerint a csigák elsősorban a homokos agyagból épült út sarában mászkáltak, és alig lehetett belőlük megfigyelni néhány példányt az út szegélyén lévő növényzeten. Általában ezek a csigák egyébként a zöld leveleken tartózkodnak, és csak peterakás idején jönnek le a talajszintbe.

A gáton csak lágyszárú növény nőtt, míg az ártéri erdő kétoldalt kísérte az ártéri erdő szintjéből 4-5 méter magasságban kiemelkedő gát alapját. A magyarországi meteorológiai viszonyok között a borostyánkő-csigák csak a félárnyékos, nedves helyeken hoznak létre stabil populációt, ezért a napsütötte gát tetején való tömeges előfordulásuk csak a szokatlan esőzéseknek volt köszönhető. A gát oldalában azonban az orvosi selyemkóró (*Asclepias syriaca*) sűrű állománya nőtt, amely dús és árnyékoló levélzetével valószínűleg megfelelő élőhely lehetett a *Succinea* csigáknak (MAJOROS, szóbeli közlés).

2. Mivel a fenti élőhelyen gyűjtött, majd konzervált csigák fertőzöttsége csak a 2011. év őszén végzett boncolásuk alkalmával derült ki, amikor már nem lehetett a talajfelszínen csigákat találni, témavezetőmmel együtt a következő gyűjtésre ugyanitt csak 2012. május 13-án kerítettünk sort, amikor már a csigák előbújtak téli rejtekhelyeikről. A borostyánkő-csigák esetében a telet általában az előző év őszén lerakott petéből kikelő, juvenilis állatok vészelik át, ezért tavasszal kevés kifejlett példányt lehet találni. A gáton futó út szegélyén a tavaszi időpontban egyetlen élő borostyánkő-csigát sem tudtunk találni, de a gát lábánál lévő ártéri erdőben 42 *S. putris* csigát találtunk, amelyek közül 11 egyed volt kifejlett példány. Ez utóbbi élőhelyen, ahol szakadozott telepű mohapárnák fedték a puha öntéstalajt, 18 *Oxyloma elegans* borostyánkő-csigát is találtunk, amelyeket azért gyűjtöttünk be, mert ez a faj közeli rokona a *S. putris* csigának, ezért feltételezhető volt a mermithidákkal való fertőzöttségük. A csigák gyűjtésére a száraz időjárás nem volt kedvező. A száraz időjárási viszonyok Tolna megyének

a gemenci részén egész évben fennálltak, s emiatt más élőhelyeken is megpróbálkoztunk a borostyánkő-csigák gyűjtésével.

3. A budapesti Palotai-szigetnek nevezett Duna-parti ártéri erdő (N: 47° 34' 44"; E: 19° 4' 26") nádasainak szegélyén 2012. július 12-én tudtunk ismét borostyánkő-csigákat gyűjteni, miután egy rövid esős periódus következett a száraz nyárban. A Palotai-szigetnek nevezett terület a Szentendrei-sziget déli csúcsa alatt, a folyó bal partján lévő nedves erdő. Nagyjából zavartalan élőhelyű, vízmű kezelés alatt álló terület, amelynek fűzeseiben nádasokkal tagolt, kisebb láprétek húzódnak meg. A láprétek közép magas, lágyszárú növényzetén 398 kifejlett *S. putris* példányt és 217 kifejlett *Oxyloma elegans* példányt gyűjtöttünk. A csigák ugyanolyan homokos öntéstalajon éltek, mint a Duna menti ártéri erdőkben Gemencen, és ugyancsak a lágyszárú, dúslevelű növényzet volt az élőhelyük, mint ott.

4. Tihanyban az MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézetének bejárata mellett lévő kis öbölben (N: 46° 54' 52,72"; E: 17° 53' 32,02") 2012. július 17-én gyűjtöttünk borostyánkő-csigákat, mivel a Balaton partján minden évben meg lehet találni ezeket a puhatestűeket. A náddal benőtt, iszapos-homokos partszegélyen 371 *Oxyloma elegans* csigát gyűjtöttünk. *Succinea putris* csiga itt nem fordult elő.

5. Mivel a száraz nyár továbbra sem kedvezett a borostyánkő-csigák gyűjtésének, nedvesebb, hegyvidéki élőhelyeken is megpróbálkoztunk a gyűjtéssel. A Bükk-fennsík északnyugati peremén lévő Csipkés-kúton 2012. július 23. és augusztus 2. között volt alkalmunk találni élő borostyánkő-csigákat az Állami Ménesgazdaság csikótelepének közepén lévő, körülrzárt, vizenyős láprét gyepében (N: 48° 5' 26"; E: 20° 29' 57"). Ez a gyep annak ellenére, hogy alkalmanként lekaszálják, ökológiai értelemben teljesen zavartalan gyepfolt, amit az is bizonyít, hogy több ritka növényfaj is él benne (pl. *Eriophorum latifolium* és *Carex lepidocarpa*). Területén 5-10 centiméter vastagságú moharéteg borítja a kicsapódott forrásvízi mészkőből álló talajfelszínt, amit a Csipkés-kút-forrásból elszivárgó ér tart állandóan nedvesen. Az alig egy hektárnyi területen 22 csigafajt és 2 kagylófajt találtak eddig, amelyek között az eredeti, természetes állapotot jelző, ritka fajok is vannak (Majoros, szóbeli közlés). A forrásból elfolyó ér mentén 112 *Oxyloma elegans* és 39 *Succinella oblonga* csigát gyűjtöttünk a borostyánkő-csigák családjából.

6. A nyár elmúltával újra felkerestük a gemenci élőhelyet, ahol az előző évben a fertőzött *Succinea* csigák voltak találhatóak. Az Alsó-Címer-fok gátján 2012. szeptember 8-án

nem találtunk egyetlen élő borostyánkő-csigát sem, és a mellette lévő ártéri erdőben is jobbra csak az állatok üres héjait tudtuk gyűjteni a folyamatosan tartó szárazság miatt. Mindössze egyetlen élő *Succinea putris* példányt leltünk fel a mohával lepett talajon.

4.2. A gyűjtés módja és konzerválás

Az egyes gyűjtések alkalmával a csigákat úgynevezett egyelő gyűjtéssel gyűjtöttük, ami az állatok célzott keresését jelenti. Mivel a csigák az éppen aktuális időjárástól függően viselkednek egy adott élőhelyen, csak ez az egyetlen módja annak, hogy minél nagyobb számú állatot össze lehessen szedni, illetve a gyéren előforduló egyedeket meg lehessen találni. Nedves környezetben a csigák mindig aktívan mozogtak az aljzaton, száraz időben pedig az aljzaton pihentek, rendszerint valamilyen korhadtnövényi rész felületére tapadva.

A fiolákba gyűjtött csigákat 50%-os etanolban fixáltuk közvetlenül a gyűjtést követően vagy a laboratóriumban. A konzerváló oldatban néhány napig tartott csigatestekben kicsapódik a nyálka, s ezután boncolható az állatok. A borostyánkő-csigák esetében a konzervált csigatest a belső szervek sérülése nélkül egy csipesz segítségével kicsavarható a héjból. Ezáltal a héj és a lágy részek is morfológiailag jól vizsgálhatók, ami a határozást és a csigatest boncolását megkönnyíti. A megszáritott csigahéjakat bizonyító példányokként Majoros Gábor magángyűjteményébe helyeztük a 3840, 3902, 3913, 3914, 3916 és 3945 gyűjtési alkalmakként jelzett naplósámok alatt. A konzervált testeket petricsészében 10-20%-os denaturált szeszbe helyezve, preparáló csipeszek segítségével, sztereo-mikroszkópos nagyítás alatt felboncoltuk és megkerestük a testüregükben lévő parazitákat. Vizsgálatunk kiterjedt az izomzatban lévő parazitákra is, de ezekkel a jelen dolgozatban nem foglalkozom, mert ilyeneket a mermithidák kutatása során a borostyánkő-csigákban nem találtunk.

A testüregben talált férgeket 40% glicerint tartalmazó desztillált vízbe helyeztük, és papírral lefedett petricsészékben hagytuk egy-két hétig, amíg a víz túlnyomó része el nem párolgott az oldatból. A férgek legnagyobb hányadát 70%-os glicerin oldatban tároltuk a további vizsgálatok céljára, és néhány példányukból mikroszkópos vizsgálatra alkalmas preparátumokat készítettünk. A mermithidák természetes állapotukban átlátszatlan állatok, ezért a belső szerveik tanulmányozhatósága érdekében áttetszővé kellett őket tennünk. A glicerinbe tett példányokat először néhány napig üveglemezek között préseltük, majd mikroszkóp tárgylemezen Fauré-Berlese oldatba helyeztük, fedőlemezzel lefedtük és néhány napi szárítás után lakkal lezártuk (NEMESÉRI és HOLLÓ, 1972).

Az Alsó-Címer-foki gáton és a lábánál lévő ártéri erdő azon pontjain, ahol borostyánkő-csigákat találtunk, a csigák gyűjtésével egyidejűleg megkíséreltük a csigákat fertőző mermithidák kifejlett alakjainak megtalálását a talajban. Néhány ponton egy-két ásonyomnyi mélységben megvizsgáltuk a talajt a feltehetően összetekeredett állapotban lévő férgek megtalálása érdekében. Ez a próbálkozásunk sikertelen maradt, mivel csak úgy sikerülhetett volna, ha pontosan azon a helyen ásunk, ahol a fertőzött csigák tartózkodtak. Mivel az első lelőhelyen, a gát tetején, ahol a fertőzött egyedek voltak, ismételten nem találtunk csigákat, nem tudtuk behatárolni a férgek biztos előfordulási helyét. Ennek ellenére 4 kg talajmintát vettünk azokról a pontokról, ahol feltételeztük a fertőzött csigák korábbi előfordulását.

4.3. Identifikáció

A csigákat témavezetőm útmutatása szerint a héjak alakja alapján tudtam azonosítani, illetve a belső szerveik felépítésének vizsgálata is segítette a határozást. Az európai borostyánkő-csigák identifikációjához a legalkalmasabb kézikönyvnek KERNEY, CAMERON és JUNGBLUTH 1983-ban kiadott munkája bizonyult (KERNEY, et al., 1983). A Succineidae családba tartozó borostyánkő-csigák különböző fajainak juvenilis példányai nagyon hasonlítanak egymásra, ezért a leghitelesebb identifikációt gyűjteményi példányokkal való összehasonlítás segítségével lehetett elvégezni. Ebben témavezetőm gyűjteményi anyagának tanulmányozása nagy segítségemre volt.

A csigákban talált fonálféreg parazitákat genus szinten POINAR, illetve fajsztint KAISER munkái alapján határoztuk meg (KAISER, 1991; POINAR, 2001) a férgek morfológiája és a gazdafaj alapján. Mivel a talajlakó mermithidák irodalma rendkívül nehezen hozzáférhető, több közleményt és könyvfejezetet kellett áttanulmányoznunk ahhoz, hogy ráébredjünk azok irreleváns voltára, ezért azokat itt nem sorolom fel.

4.4. Statisztikai elemzés

A férgek és a gazdák mennyiségi viszonyainak elemzéséhez a Quantitative Parasitology 3.0 verziójú, internetről ingyenesen letölthető programot használtam (REICZIGEL és RÓZSA, 2005) a számítások elvét bemutató cikk alapján (RÓZSA, et al., 2000). Csak egyetlen csigapopulációban tudtam megfigyelni a férgek előfordulását, ezért összehasonlító statisztikai elemzést nem végezhettem.

4.5. DNS vizsgálat

A mermithidák genetikai összehasonlításával több közlemény foglalkozik, de a *Hexamermis* genusz elemzését eddig még nem végezték el. A GenBank adatai között egyetlen *Hexamermis* faj szekvenciája található, de az nem csigában fejlődő faj.

Az általam talált fereg nukleinsavának vizsgálatához két olyan közleményt használtunk fel, amelyik módszertani utasításokat is ad a mermithida gének vizsgálatához (ST-ONGE, et al., 2008; KOBYLINSKI, et al., 2012). Ezek alapján a fereg 18S rRNS génjének vizsgálatát tervezzük, amelyet a DNS kivonással kezdtünk.

A feregmintákból módosított Miniprep Express Matrix protokoll (MP Biomedicals, Santa Ana, USA) segítségével nyertük ki a DNS-t. A feldarabolt férgeket egy éjszakán át proteináz-K enzimmal emésztettük. Ezután a lepipettázott felülúszóhoz adtuk a DNS-kötő mártixot, majd a szennyeződések alkoholos lemosással távolítottuk el. A tiszta mikrogyöngyöket kiszárítottuk, hogy az alkohol teljesen elpárologjon, majd puffer segítségével oldottuk le a gyöngyökről a megkötött DNS-t, amelyet ezután fagyasztva tároltunk.

4.6. Elektroforézis

A kivont DNS-t 1,5 %-os agaróz gélben futtattuk meg, 45 percig 80 mV feszültségen. A gél elkészítéséhez TBE puffert használtunk és a futtató közeghez etidium-bromidot adtunk, hogy UV sugárzás mellett készített fényképen is láthatóvá váljanak a nukleinsav csíkok.

4.7. Talajminta vizsgálat

A fertőzött csigák élőhelyén a második gyűjtési próbálkozás alkalmával gyűjtött talajmintát 2 mm lyukbőségű szitán csapvízben átszűrtek és a szitán keresztülment szüredéket felfogták. A keveréket egy óráig állni hagytuk, majd ülepedés után dekantáltuk róla a vizet. Az üledéket bőséges, 1300 g/cm³ sűrűségű vizes cink-szulfát oldattal összekevertük, majd centrifuga csövekbe töltve, kilendülő centrifugában 1000 G gyorsulással centrifugáltuk. A centrifugálás után a felülúszó felszínén összegyűlő, lebegő képleteket üvegbottal tárgylemezre leemelve, áteső fényes mikroszkópban kerestük közöttük a *H. albicans* petéit.

5. EREDMÉNYEK

5.1. Előfordulás és fertőzöttség

A gemenci élőhelyet leszámítva, más élőhelyen egyetlen mermithidával fertőzött borostyánkő-csigát sem sikerült találnunk. A budapesti Palotai-szigeten lévő csigák 2 egyedében a Brachylaimidae családba tartozó mótelyek sporocystáiban fejlődő farkatlan cercáriákat detektáltunk, amelyek énekes madarak belében válhatnak ivarérett mótellyé. A mermithidákon és e mótelyen kívül, egyéb élősködőt az általunk gyűjtött és megvizsgált csigákban nem tudtunk kimutatni.

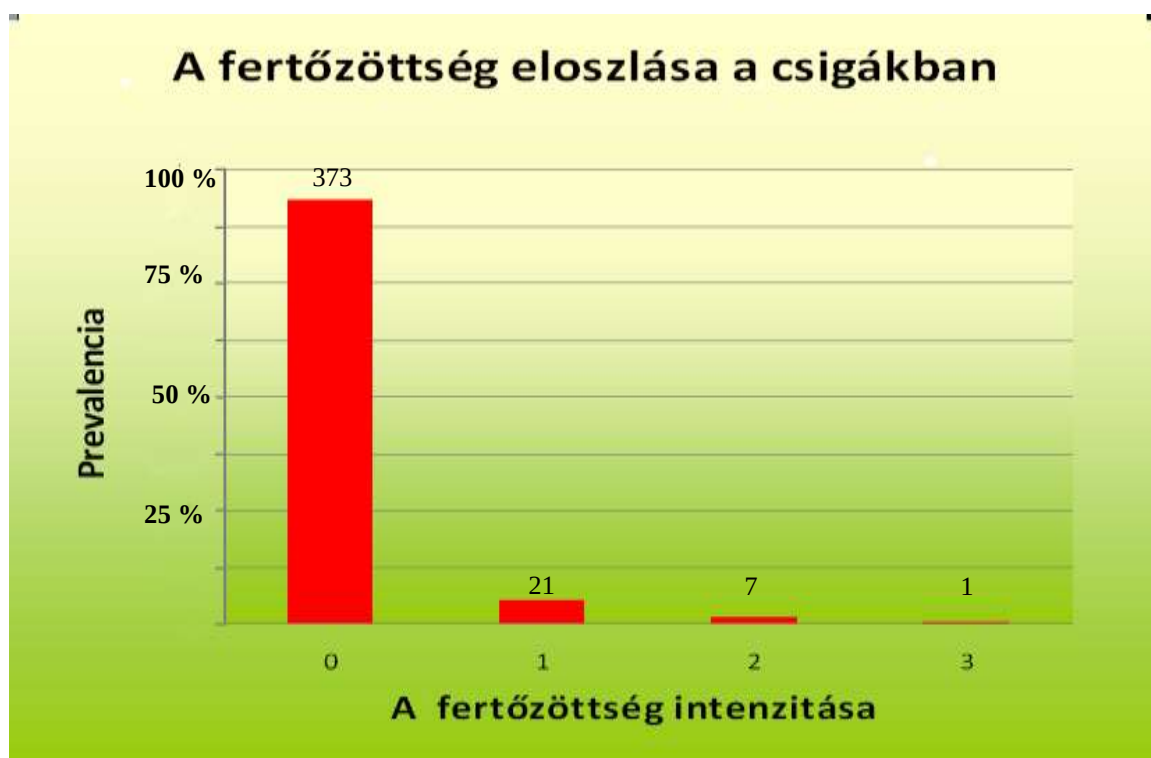
A gemenci Alsó-Címer-fok gátján 2011. július 11-én gyűjtött 402 *S. putris* csiga 29 egyede (7,2 %) 38 mermithida férget tartalmazott, amelyek eloszlását az 5. táblázatban és a 3. ábrán mutatom be. A csigák külső vizsgálatával nem lehetett felfedezni bennük a fertőzöttséget, és a sztereo-mikroszkópos vizsgálattal a belső szerveik állapotában sem lehetett szembeötlő változást tapasztalni a nem fertőzött egyedekhez képest. A nem fertőzött és a fertőzött csigák egyaránt fejlett ivarszervet tartalmaztak, de a peterakásra való képességüket természetesen már nem lehetett megvizsgálni. Mivel elváltozások hiányában az első vizsgálat előtt nem is sejthettük, hogy a Gemencen gyűjtött csigák egy része fertőzött, és a gyűjtött csigák feldolgozására csak szeptemberben került sor, abban az évben már nem remélhettük, hogy újabb kifejlett csigákat találhatunk.

5. táblázat: A *H. albicans* fertőzöttség megoszlása az Alsó-Címer-fok gátján gyűjtött *S. putris* csigákban.

A fertőzöttség intenzitása	A fertőzött csigák száma a különböző intenzitás mellett	A férgek száma a különböző intenzitású csoportokban
Egy férge a gazdában	21	21
Két férge a gazdában	7	14
Három férge a gazdában	1	3
Fertőzött egyedek száma, illetve a férgek abundanciája	29	38

A fertőzöttség átlagos intenzitása 1,31, a mediánja 1,0 volt, az átlag varianciája pedig 1,44. Az átlagos abundancia mindössze 0,09-nek bizonyult, amelynek konfidencia intervalluma 90%-os megbízhatóság mellett 0,06 és 0,12 között van. Az aggregáltságot mutató diszkrepancia index 0,938, azaz igen magas volt. Az egyes fertőzöttségi kategóriák száma nem érte el azt az értéket, amelynek alapján az eloszlás a negatív binomiális

eloszláshoz illeszthető lett volna. A fertőzöttség teljes abundanciáját és az intenzitási osztályok prevalenciáját a csigákban a 3. ábrán szemléltetem.



3. ábra: A csigák fertőzöttségének prevalenciája a különböző intenzitású fertőzöttség szerint.

A feregpopuláció 44,7%-át a többszörös fertőzöttségű egyedek tartották fenn, annak ellenére, hogy azok a fertőzött egyedeknek csak 27%-át alkották, illetve az összes gazdának csupán 2%-át.

A 2012. május 13-án Gemencen gyűjtött *S. putris* csigák közül mindössze egyetlen példány tartalmazott mermithida férget. Ez az adult csigapéldány sem mutatott semmilyen rendellenes elváltozást, sem külsőleg, sem belsőleg. Mivel tavasszal csak az előző évben született *Succinea* csigák ivarérettek, a talált példány nagy valószínűséggel olyan csiga volt, amely juvenilis állapotban vészelte át a telet, és a fertőzést még az előző nyáron szerezte.

5.2. Az identifikáció eredménye

A borostyánkő-csigákból kipreparált férgeket egyedül a határozó kulcsok segítségével nem tudtuk identifikálni, mivel azok az adult mermithidák azonosítására lettek kidolgozva. Példányainkat csak a genusok jellemzésére használt leírások összehasonlításával tudtuk azonosítani. Az általunk talált parazitikus formák mind juvenilis példányok voltak, s ezeken nagyon kevés olyan bélyeg ismerhető fel, amit a meghatározásukhoz felhasználhattunk. Mivel

azonban a talajban lévő adult formákat eddig nem tudtuk megtalálni, a parazitikus állapotú példányok adekvát identifikációja nélkülözhetetlenül szükséges volt. Szerencsére az összes ismert teresztriális mermithida közül, parazitikus állapotukban egyedül a *Hexamermis* nem fajainak van ujjacska szerű függeléke a farki végén (KAISER, 1991), amelyet minden általunk gyűjtött példányon meg lehetett figyelni (Képmelléklet: 13. ábra).

A *Hexamermis* nembe legalább 31 nominális faj tartozik, s ezek zöme nincs hitelesen leírva. Általánosan elfogadott azonban, hogy a SIEBOLD által elsőnek leírt faj ebből a genusból a *H. albicans*, amelyet még leírója *Mermis albicans* néven, 1848-ban vezetett be a zoológiai irodalomba. Ez a faj egyben a nem típusfaja is, de RATHKE megállapítása szerint e fajnév alatt sok, valószínűleg különböző fajt vizsgáltak már a régebbi szerzők. Mindaddig azonban, amíg az egyes „albicans” néven leírt példányok gazdakörét és genetikai viszonyait nem tanulmányozzák, a típusfajhoz tartozónak csak azokat a példányokat tekintik, amelyek a *Succinea* csigákban fejlődnek. Ez alapján mondhattuk ki azt, hogy az általunk talált mermithidák a POLOZHENTSEV és ARTYUKSHOVSKY által 1959-ben felállított *Hexamermis* genusába tartozó *albicans* fajba tartoznak (POLOZHENTSEV és ARTYUKSHOVSKY, 1959).

A kifejlett *H. albicans* példányokra egyébként jellemző, hogy 6 fejpapillájuk van, amelyek elrendezése csak frontális nézetből figyelhető meg. Terminális a szájníylásuk, és a pharyngealis cső kutikula-íve behatol a test kutikulájába közel a szájníyláshoz. [Ez utóbbi bélyeget a parazitikus lárvákön is meg tudtuk figyelni (Képmelléklet: 11. ábra).] A kutikulában egymást keresztező rostok vannak. Hat hypodermális vezetékük van a dorzális, a ventrális, a két laterális és a két szubventrális epidermisz-lécben. Nincs vulvafedőjük. A vagina erőteljesen izmolt, jól kutikularizált ürege van. Szarv, vagy S alakú görbülettel kapcsolódik a vulvanyílláshoz. A hímeknek 2, viszonylag rövid spikuluma van. A trophosoma sejtes.

Noha az adult egyedek fenti morfológiai jellemzői közül csak a szájníylás szerkezetét sikerült felderítenünk az általunk tanulmányozott parazitikus lárvákön, a gazda faja, a farki vég morfológiája és a szájníylás szerkezete olyan egymástól független adatoknak számítanak, amelyek egyértelműen alátámasztják identifikációnk helyességét.

5.3. A férgek morfológiai vizsgálata

Gazdaszervezetekből kipreparált parazitikus *H. albicans* példányok hossza 5,8 és 9,5 cm között volt, de minden egyedet nem lehetett pontosan megmérni, mivel az alkoholos

konzerválás megmerevítette testüket, amely szorosan tekeredett gomoly formájában töltötte ki a csigák haemocoeljét (Képmelléklet: 6. ábra) Boncolás nélkül nem lehetett megállapítani, hogy mennyi féregegyed található egy gazdában, mert a több féregegyed is ugyanannyi helyet foglalt el a csigában, mint egyetlen példány. Ennek ellenére a többszörös fertőzést okozó féregpéldányok nagyjából ugyanakkorák voltak, mint a szoliter példányok, és egymáshoz képest mindig azonos nagyságúak voltak (Képmelléklet: 7. és 8. ábra). A színük sötétebb vagy világosabb barna volt, (Képmelléklet: 9. ábra) a kutikulájuk sima. A szájníylást még éppen lehetett észlelni az áttetszővé tett példányokon, de a feji papillákat csak részben tudtuk megvizsgálni a rendelkezésünkre álló fénymikroszkópos technikákkal (Képmelléklet: 10. ábra). A szájníylás mindig zárt volt (Képmelléklet: 11. ábra). A férgek testét szemcsés, átlátszatlan táplálósövet töltötte ki, aminek csak orális végét (Képmelléklet: 12. ábra) és aborális végét (Képmelléklet: 13. ábra) lehetett látni. Primordiális ivarszerveket és járulékos ivarszerveket sem tudtunk megfigyelni a példányokon. A farokvég lekerekített, rajta minden esetben megfigyelhető volt a 200-300 mikrométer hosszúságú függelék (Képmelléklet: 13. ábra). A függelék csak kutikuláris hüvelyből állt, benne sejtek nem voltak láthatók.

5.4. DNS vizsgálat

A GenBank-ban nem találtunk a *H. albicans*-ra vonatkozó szekvenciát, ezért elkezdtük a *H. albicans* példányok molekuláris vizsgálatát.

Az ismertetett eljárás szerint végzett nukleinsav kivonás után sem a tárgylemezen preparált, sem az alkoholos glicerinben konzervált férgekől nem tudtunk etidium-bromidos gélen futtatva nukleinsavat kimutatni, mivel a gél-elektroforézis során nem lehetett felismerni egyetlen nukleinsav csíkot sem. Ez nem feltétlenül jelenti azt, hogy a minták egyáltalán nem tartalmazznak nukleinsavat, de sokat bizonyosan nem. A jövőben megkíséreljük a már rendelkezésünkre álló általános mermithida primerekkel amplifikálni a minták DNS tartalmát.

5.4. Talajminta vizsgálat

A férgek lelőhelyén gyűjtött 4 kg mennyiségű talajmintában a flotációs vizsgálattal nem tudtunk mermithida petéket kimutatni. Ez alátámasztja RATHKE azon állítását, mely szerint a talajban lévő peték kimutatása nehéz.

6. MEGBESZÉLÉS

A *H. albicans* parazitikus példányainak megtalálását véletlen szerencsének köszönhetjük, amiből az a következtetés vonható le, hogy minden élve gyűjtött borostyánkő-csigát érdemes megvizsgálni a mermithidák megtalálása érdekében. A sikertelen gyűjtések viszont azt mutatják, hogy nem minden csigapopulációban fordulnak elő ezek a férgek, hanem feltehetően nagyon korlátozott az elterjedésük. Elgondolkodtató, hogy még a természetes állapothoz közeli élőhelyeken sem találtunk fertőzött csigákat (Palotai-sziget, Csipkésút). Ez összhangban van a szakirodalomban leírtakkal, mert az általunk ismert közlemények mindegyike csupán egy-egy területről ismerteti a fajt, tehát a féreg elterjedése még az areáján belül is szórványos. Noha a szakirodalom a borostyánkő-csigák közül eddig csak a *S. putris* fajban említi a *H. albicans* előfordulását, nem indokolatlan a többi borostyánkő-csiga fajt is megvizsgálni, mivel RATHKE szerint a *H. albicans* a Succineidae családba nem tartozó *Deroceas agreste* meztelencsiga fajban is képes megtelepedni, s ebben az esetben a gazdaspecifitása nem korlátozódik a *S. putris* fajra. Az általunk gyűjtött kevés *S. oblonga* és *O. elegans* csigákban nem találtuk meg a férget, de ez nem zárja ki annak előfordulását ezekben a fajokban, mivel a legtöbb gyűjtőhelyen a *S. putris* csigákban sem találtunk férget, tehát a hiánya nem zárja ki az előfordulás lehetőségét.

A *H. albicans* férget legalaposabban vizsgáló RATHKE csak homokos öntéstalajon találta meg a fertőzött csigákat, és állítja, hogy a talajviszonyoknak jelentős hatása lehet a férgek elterjedése szempontjából. Az általunk vizsgált gemenci terület szintén homokos öntéstalajból áll, de a csigák budapesti és a tihanyi élőhelyén is homokos a talaj, mégsem találtunk ott féregfertőzött csigákat. Valószínűleg sok tényezőnek kell összegeződnie ahhoz, hogy a férgek stabil populációja megtelepedhessen egy adott területen. Mivel a féregfertőzött csigák megtalálásának esélyét az időjárási viszonyok egyértelműen meghatározzák, csak nagyon alapos vizsgálattal lehetne nyomon követni egy-egy féregfertőzött terület populációdinamikáját.

Kisszámú megfigyelésünk alapján csak feltételezni tudom, hogy a fertőzött csigákat a leginkább a nyár közepén lehet megtalálni, s ezt tapasztalta RATHKE is. Száraz nyár esetén azonban nincs sok esély a férgek megtalálására, mert a csigák is ritkán találhatók ilyenkor az élőhelyeiken. A *H. albicans* kifejlett, talajban élő példányainak megtalálása is nehézségekbe ütközik.

Figyelemre méltó, hogy a fertőzött csigák ivarszerve nem károsodik a mermithidával való fertőzés esetén, tehát a csigapopuláció minden egyede képes párosodni és petét rakni, ami azt jelenti, hogy a féreg nem csökkenti – legalábbis szembeötlő mértékben – a gazda szaporodási

sikerét. Ez azt jelenti, hogy elvileg minden prosperáló csiga állományban van esély a *H. albicans* megtalálására, vagyis minden Succineidae családba tartozó csigát érdemes megvizsgálni.

Az általam megfigyelt prevalencia mindössze 7,2% volt, ami RATHKE 30% körüli, júliusi adataihoz képest nagyon alacsony. A 0,9-es aggregáltsági mutató viszont, - amely 0 és 1 között helyezkedhet el - igen magas aggregáltságra utal. Tehát a férgek a gazdáknak csak kis hányadában fejlődnek, és kevés gazda tartja el a feregpopuláció nagy részét. Ez az eloszlási forma tovább növeli a gazdapopuláció fennmaradásának esélyét. Ugyanakkor a *H. albicans* a legtöbb fertőzött gazdában mégiscsak egy-egy példányban fordul elő, ami szintén a gazda életképességének és szaporodási képességének kímélését jelenti. A több féreggel való fertőzöttség valószínűleg jobban igénybe veszi a gazda szervezetét, de ez csak kevés gazdában valósul meg. A különféle szerzők azt állítják, hogy a *Succinea* elpusztul azután, amint a féreg elhagyta a gazdáját, azaz parazitoid módon viselkedik, de nem teljesen tisztázott, hogy ez a peterakás előtt vagy után történik-e? RATHKE mindenesetre megfigyelte a fertőzött csigák peterakását is.

Az általunk talált fertőzött *S. putris* állomány elég prosperálónak tűnt a fertőzöttség ellenére. Sajnos nem követhettem ennek az állománynak a sorsát a száraz időjárás következményei miatt, de feltételezhető, hogy az nem pusztult ki, csupán a csigák a sűrű gyeptalajszintjében túlélve vészelték át a száraz időszakot és ezért nem találhattam meg őket. Valószínű egyébként, hogy az időjárás viszontagságai jobban megtizedelik a *Succinea* populációkat, mint a mermithidákkal való fertőzöttség. Az a megfigyelés, hogy a csigák tömeges megjelenését következő év tavaszán a gát melletti ártéri erdőben találtam fertőzött *S. putris* egyedeket, bizonyítja, hogy a feregpopuláció Gemencen is átvészeli a telet, vagy az őszele fertőződött csigákban, vagy a talajban lévő adultok formájában.

Munkám szerény, de nem haszontalan eredményének tartom, hogy Magyarországon először sikerült felismerni egy olyan mermithida féreg lelőhelyet, amelynek kutatása a jövőben is folytatható. Nagy szerencse, hogy a *H. albicans* formájában a mermithidák olyan képviselőjét találtuk meg, amelyet már többen vizsgáltak, tehát az adatok összehasonlíthatók, de mégsem olyan kikutatott ez a faj, hogy akárcsak pontos gazdakörét ismernénk. Mivel alacsonyrendű gazdában, és viszonylag kis élettérben fejlődik, ígéretes kísérleti alany a laboratóriumi vizsgálatok számára. A gazdát kímélő fertőzési stratégiája, s ugyanakkor a gazdát elpusztítani kényszerülő fejlődésmenete ideális tanulmányozási lehetőséget teremt a gazda-parazita közti kapcsolat mélyreható vizsgálatához. Manapság, amikor egyre több adat gyűlik össze az élősködők mutualista, jótékony hatásáról, érdemes a parazitás fertőzöttséget árnyaltabb formában megközelíteni annál, mint hogy csupán gyógykezelendő betegséget lássunk benne. Fontos szempont az is, hogy a jövőben egyre nagyobb nyomás helyeződik a kutatókra annak érdekében,

hogya ne melegvérű állatokon kísérletezzenek, ezért a gerinctelenekkel végzett experimentális munka jelentősége felértékelődik. A helmintológiában különösen alig adódik erre lehetőség, ha mesterséges körülmények között kívánjuk tanulmányozni a teljes fejlődési ciklust.

A férgek nukleinsavának kinyerése a fentebb ismertetett módon nem volt detektálható, aminek több oka lehet. A parazitákban lévő nukleinsav legalább részben denaturálódhatott amiatt, hogy a csigák gyűjtése és boncolása közötti időszakban a minták nem voltak olyan módon tárolva, amely tökéletesen megfelelt volna a DNS konzerválásának, mivel a csigákat eredetileg nem molekuláris vizsgálat céljából, hanem boncolás céljából őriztük meg. Ennek ellenére valószínű, hogy az alkoholban és szobahőmérsékleten tartott csigatestekben lévő férgekben maradhatott annyi DNS, amennyi egy PCR vizsgálathoz elegendő, de a DNS festéssel történő kimutatásához ez nem volt elég. Mindenesetre a vizsgálni kívánt férgek testében eleve rendkívül kevés mennyiségű nukleinsav lehet.

Ennek a mermithida lárvák esetében két oka van. Az egyik az, hogy a fonálférgek szomatikus sejtjei nem osztódnak az egyes vedlések közötti időszakban a növekedés során, hanem egy adott lárvastádium kezdeti és végső állapota között csak nagyobbodnak, óriássejté vagy syncitiumokká válva (ANDERSON, 1992). A mermithidáknak a petéből kikelő, második stádiumú, fél milliméternél nem nagyobb, fertőző lárvái a legtöbb faj esetében nem vedlenek a gazdában a több centiméteres nagyság eléréséig, tehát legfeljebb ugyanannyi sejtjük van, mint a gazdába való behatoláskor (KAISER, 1991). RATHKE sem talált soha levedlett lárvaburkot a *S. putris* csigákban (RATHKE, 1953). A gazdában történő, több hónapos növekedés közben viszont nyilván elkerülhetetlen egyes sejtek elhalása is, például a syncitiumok képződése során, ezért okkal feltételezhető, hogy a csigából kikelő, nagy, parazitikus lárvának még kevesebb sejtmagja van - s ennek következtében kevesebb nukleinsava is, – mint annak a parányi lárvának, amely a gazdába eredetileg behatolt.

Mivel a mermithidák ivarérése csak jóval a gazdából való kikelés után, két vedlést követően következik be (KAISER, 1991), a csigában lévő mermithida lárvák alacsony nukleinsav tartalmának másik oka az, hogy a csíravonalat jelentő ősvarsejtjeik sem osztódnak e korai stádiumban, amely lehetőség szaporítaná a nukleinsavak mennyiségét. A *H. albicans* érett, parazitikus lárváinak testét elsősorban a szénhidrátokat és fehérjéket tartalmazó, óriási sejtekből álló trophosoma tölti ki, s az egyéb szövetek mennyisége elenyészően kevés. Ezért nem meglepő, hogy első próbálkozásunk a DNS kinyerésére nem volt sikeres. Mivel más mermithida félégből nem áll rendelkezésünkre pozitív kontrollként szolgáló nukleinsav, s ezenfelül csigában élő mermithidából származó nukleinsavat még senki nem vizsgált,

lehetséges, hogy a molekuláris vizsgálat protokolljának kidolgozása csak hosszas kísérletezéssel lesz megoldható.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A gazdájukat elpusztító, vagyis parazitoid életmódú élősködők egyik különleges csoportja az ízeltlábúakban és puhatestűekben fejlődő mermithida fonálféreg, amelyeket Magyarországon még egyáltalán nem vizsgáltak, és gyűjteményi példányok sincsenek belőlük. Ezeknek a vízi és szárazföldi életmódú férgeknek kutatása rendkívül nehéz, mert az ivarérett példányok csak a talajban találhatók, ahová petéiket is rakják. Bogarak, hangyák, szöcskék, sáskák illetve más ízeltlábúak, gyűrűsféreg és különféle csigák veszik fel a petékből kikelő lárvákat, majd bennük növekszik az élősködő lárv a kifejlett stádium eléréséig.

A fonálféreg (Nematoda) törzsén belül önálló rendet (Mermithida) képviselő férgekkel az állatorvosi parazitológia eddig nem foglalkozott, de reményteli jelöltjei a mezőgazdasági kártevők elleni biológiai védekezés egyik formájának, és a maláriaszúnyogok gyérítésére kidolgozott módszereknek. Kutatásuk fontos a gazda-parazita kapcsolat minél alaposabb megértéséhez is, mert nagyon ősi élősködési formát képviselnek: átmenetek a szabadon élő és a teljesen élősködő életmódú féregfajok között.

Magyarországon a Gemenci Erdő- és Vadgazdaság területén elsőként sikerült detektálnunk a *Hexamermis albicans* (Siebold, 1848) fonálféreg fajt, amely a szárazföldi *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) csigákban élősködik. A borostyánkő-csigáknak is nevezett *Succinea* csigák a kérődző állatok protostrongylida tüdőférgének (Protostrongylidae), a lándzsás mótelyeknek (*Dicrocoelium*), illetve több más trematoda-fajnak is köztigazdái lehetnek, ezért ez a felfedezés lehetőséget teremthetne a paraziták interspecifikus kompetíciójának vizsgálatára kísérleti körülmények között. Rendkívül figyelemre méltó tulajdonsága a *H. albicans*-nak az, hogy más parazitákkal ellentétben a fejlődése során a csiga reprodukív rendszere nem szenved károsodást. Így az fertilis petéket tud létrehozni annak ellenére, hogy a parazita benne él, és a fertőzés végén el is pusztítja azt, mint parazitoid szervezet. Mivel a *S. putris*, ha nem is azonnal, mint a féreg kijutása után, de mindenképpen elpusztul petéinek lerakása után, a *H. albicans* egy olyan különleges, kíméletes élősködő, amely feltétlenül halált okozó viselkedése ellenére sem befolyásolja mélyrehatóan a gazdaegyed életét. Ez a jelenség a féreg számára is előnyös, mivel ezáltal a következő generációja számára is biztosított lesz a gazdafaj intakt populációja.

A fertőzött csigákon külsőleg nem látszik a fertőzés, és ezért a *H. albicans* előfordulását egészen ritkán lehet detektálni. Nyári eső után gyűjtött, alkoholban konzervált csigák köpenyürege melletti testüreg-részből boncolással gyűjtöttem a férgeket, és meghatároztam a prevalenciát, illetve az egyes csigákban tapasztalt parazita intenzitást. Az identifikációt a preadult stádiumú férgek morfológiai vizsgálatával végeztem el, kézikönyvek segítségével. A fertőzött csiga-populáció élőhelyén több alkalommal is gyűjteni próbáltam fertőzött egyedeket, amely a száraz nyár miatt csak részben volt sikeres. A gazdák testéből eltávolított parazitákból későbbi molekuláris vizsgálatokhoz is alkalmas tárgylemez preparátumokat készítettem. Megkísértem a *H. albicans* fejlődési alakjainak talajból való kimutatását, amely eddig nem járt eredménnyel.

A *H. albicans* további vizsgálatát tervezem, mert a féreg fenntartását remélhetően laboratóriumban is meg lehet valósítani, amely lehetőséget teremt sokféle parazitológiai vizsgálat elvégzésére, például fonalféreg ellenes készítmények kipróbálására.

8. SUMMARY

Mermithid nematodes are a special group of the so-called parasitoid organisms, which kill their hosts during their development. They usually, infect arthropods and molluscs. These parasites have not been investigated in Hungary so far and there are no specimen collections of them. The research of these aquatic and terrestrial worms is extremely difficult because the mature specimens can only be found in soil, where they lay their eggs as well. Beetles, ants, wasps, grasshoppers, locusts and other insects, land snails and various kinds of lumbricid worms take larvae of mermithids emerged from eggs and the parasitic larvae grow to adult stage inside them.

In the phylum Nematoda mermithids represent a distinct order (Mermithida). They are not important for veterinary point of view but are hopeful candidates for agriculture as a form of biological pest control and methods to suppress the populations of mosquitoes which are vectors of malaria. The basic work on mermithids is important for the better understanding of the host-parasite relationship, because they represent an ancient form of parasitism. Actually, they are transient forms between free-living and parasitic worms.

We first detected the worm *Hexamermis albicans* (Siebold, 1848) in the Gemenc forestry in Hungary that parasitizes *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) land snails. The *Succinea* snails, also called amber snails, are the intermediate hosts of protostrongylid lungworms of ruminants and may act as intermediate hosts of more Trematoda species so the discovery of this parasitoid animal contributed to better exploration of the nature of competing parasites in same hosts. Remarkable feature of *H. albicans* is that unlike other parasites, this worm does not damage the reproductive system of snails during its development. Thus, the fertile eggs can be formed by the host snail, despite of the fact that the parasite grows in it and kills it in the end as parasitoid organism. As the *S. putris* always dies after egg laying, *H. albicans* seems to be a peculiar and merciful parasitoid which does not influence deeply the life of its host. This phenomenon is very advantageous even for the worm, because in this way the next generation can find hosts easily.

With external inspection the infection snails cannot be recognized in the effected snails. Therefore, the occurrence of *H. albicans* is very rarely detected. I collected my specimens of snails after a heavy summer rain, preserved them in alcohol, and dissected their mantle cavity for the worms. The prevalence and intensity of parasites were detected in snails. The identification of the worms was performed by morphological analysis of preadult stages using manuals. .On the locality of infected snail population I attempted to collect infected

individuals more times, which was only partially successful due to the dry summer. I made microscopic slide preparations suitable for subsequent molecular analysis of worms which was removed from the bodies of hosts. I tried to detect the developmental forms of *H. albicans* in soil, which has not been successful so far.

Further investigation is needed of *H. albicans*, because it might be possible to maintain the worm in laboratory, which would offer a great opportunity to perform a wide variety of research, for example testing anti-nematode chemicals.

9. IRODALOMJEGYZÉK

- ANDERSON, R. C. 1992: Nematode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, UK. in: p. 4-5.
- ANDRÁSSY, I. 1958: Szabadonélő fonálférgek - Nematoda libera. Fauna Hungariae 36. pp. 362
- BAYLIS, H. A. 1933: Two new species of the nematode genus *Mermis*. *Ann. Mag. Natur. Hist.* 105-420.
- BOEMARE, N. E. 2002: Biology, Taxonomy and Systematics of *Photorhabdus* and *Xenorhabdus*. Entomopathogenic Nematology. p. 35-56, In: R. Gaugler (Ed.). Oxon, CABI Publishing, Wallingford, UK.
- CHRISTIE, J. R. 1936: Life history of *Agamermis decaudata*, a nematode parasite of grasshoppers and other insects. *J. Agr. Res.* 52: 161-198.
- COBB, N. A., G. STEINER, CHRISTIE, J. R. 1923: *Agamermis decaudata* Cobb, Steiner and Christie; a nema parasite of grasshoppers and other insects. *J. Agr. Res.* 23: 921-926.
- DADAY, J. 1911: Freilebende Süßwasser-Nemathelminthen aus der Schweiz. *Rev. Suisse Zool.* 19: 501-536.
- DUJARDIN, F. 1842: Mèmoire sur la structure anatomique des *Gordious* et d'un autre heminthe, le *Mermis*, qu'on confondu avec eux. *Ann. Sci. Natur. Zool.*, 2nd series, 18: 129-151.
- FÖLDES L., LAKATOS T. 2004: A rovarpatogén fonálférgek cserebogárpajorok elleni alkalmazása. In: Inantsy F., Lakatos T. (Eds.). *Biológiai növényvédelem - A rovarpatogén fonálférgek gyakorlati alkalmazása. Újfehértói Gyümölcsstermesztési Kutató és Szaktanácsadó Kht, Újfehértó, Hungary* pp. 432.
- HAGMEIER, A. 1912: Beiträge zur Kenntnis der Mermithiden. 1. Biologische Notizen und systematische Beschreibung einiger alter und neuer Arten. *Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst.* 32: 521-612.
- HUNT, D. 2007: Overview of taxonomy and systematics. In: Nguyen K.B. and Hunt DJ (Eds.) *Entomopathogenic Nematodes: Systematics, Phylogeny and Bacterial Symbionts*. Brill Academic Publ., Leiden p. 25-57.
- KAISER, H. 1991: Terrestrial and semiterrestrial Mermithidae. in: Nickle, W. R. (Ed): *Manual of Agricultural Nematology*. CABI p. 899-965.
- KAYA, H. K. 1993: Entomopathogenic Nematodes. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 181-206.
- KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D., JUNGBLUTH, J. H. 1983: Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Verl. Paul Parey, Hamburg-Berlin, pp. 384.
- KOBYLINSKI, K. C., SYLLA, M., BLACK IV W., FOY, B. D. 2012: Mermithid nematodes found in adult *Anopheles* from southeastern Senegal. *Parasites and Vectors* 5: 131.
- KOHN, F. G. 1905: Einiges über *Paramermis contorta*. *Arb. aus den Zool. Instituten Wien* 15: 1-44.
- MEISSNER, G. 1854: Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Mermis albicans*. *Ztschr. Wiss. Zool.*, 5: 207-284, pl. 11-15.

- MÜLLER, G. W. 1931: Über Mermithiden. *Zeit.Morph. Ökol. Tiere* 24: 82-147.
- NEMESÉRI, L., HOLLÓ, F. 1972: Állatorvosi parazitológiai diagnosztika. 3. kiad. Mezőg. Kiadó, Budapest. in p.136.
- PINTÉR, L., RICHNOVSZKY, A., SZIGETHY, A. 1979: A magyarországi recens puhatestűek elterjedése. *Soósiana Suppl. I* .pp. 243.
- POINAR, G. O., Jr. 1979: Nematodes for biological control of insects. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 277.
- POINAR, G. O., Jr. 1983: The Natural history of Nematodes. Pretience-Hall. Englewood Cliffs, N J. pp. 323.
- POINAR, G. O., Jr. 1985: *Neoaplectana intermedia* n. sp. (Steinernematidae: Nematoda) from South Carolina. *Revue de Nematologie* 8: 321-327
- POINAR, G. O., Jr. 2001: Nematoda and Nematomorpha. in: Thorp, J. H. and Covich, A. P. (Eds): Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates (2nd ed.) Academic Press. p. 255-295.
- POLOZHENTSEV, A. P., ARTYUKSHOVSKY, A. K. 1959: On the systematics of the family Mermithidae Braun, 1883 (Dorylaimata, Enoplida). [in Russian] *Zool. Zshurnal*, 38: 816-828.
- RATHKE, B. 1953: Zur Biologie von *Hexamermis albicans* (Siebold). *Veröffentlich. überseemuseum, Bremen* 2: 161-210.
- RAUTHER, M. 1906: Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Mermis albicans* v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven-Muskelsystems. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. Tiere*, 23: 1-76, 3 pl.
- REICZIGEL J, RÓZSA L 2005: *Quantitative Parasitology* 3.0. Budapest. <http://www.zoologia.hu/qp/qp.html>
- RÓZSA L., REICZIGEL J., MAJOROS G 2000: Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasit.*, 86: 228-232
- SIEBOLD, v. C. T. 1848: Über die Fadenwürmer der Insekten. *Entom. Ztschr.*, 4: 78–84.
- STEINER, G. 1924: Beiträge zur Kenntnis der Mermithiden. 2. Teil. Mermithiden aus Paraguay in der Sammlung des Zoologischen Museums zu Berlin. *Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionsk.* 62: 90-110.
- ST-ONGE, M., LARUE, B., CHARPENTIER, G. 2008: A molecular revision of the taxonomic status of mermithid parasites of black flies from Quebec (Canada). *J. Invertebr. Pathol.* 98: 299-306.
- THIENGO, S. C. 1995: Presence of mermithid larvae (Nematoda, Mermithidae) in *Limax flavus* and *Sarasinula marginata* (Mollusca, Gastropoda) in Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 90(3): 347.
- WOUTS, W M. 1981: *Hexamermis truncata* (Rudolphi,1809) new combination, the valid name for *Hexamermis albicans* (von Siebold, 1848). *Syst. Parasitol.* 3: 127-128.

10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Megköszönöm mindazoknak a segítségét, akik bármilyen módon hozzájárultak tudományos diákköri munkám sikerességéhez.

Elsősorban a Parazitológiai és Állattani Tanszék munkatársainak tartozom hálás köszönettel, akik idejüket nem kímélve mindig segítségemre voltak, hasznos tanácsokkal láttak el, és irányították munkámat.

Kiemelném az Állatorvos-tudományi Könyvtárat és dolgozóit, különösen néhány nehezebben hozzáférhető szakkikk „full-text” változatának megtalálásában nyújtott segítségükért. Köszönöm továbbá családtagjaimnak, ismerőseimnek, hogy idejüket nem kímélve segítettek munkánkban, és hasznos javaslatokkal, ötletekkel láttak el, vagy dolgozatom egyes elemeiről, illetve a témáról alkotott véleményüket megosztották velem.

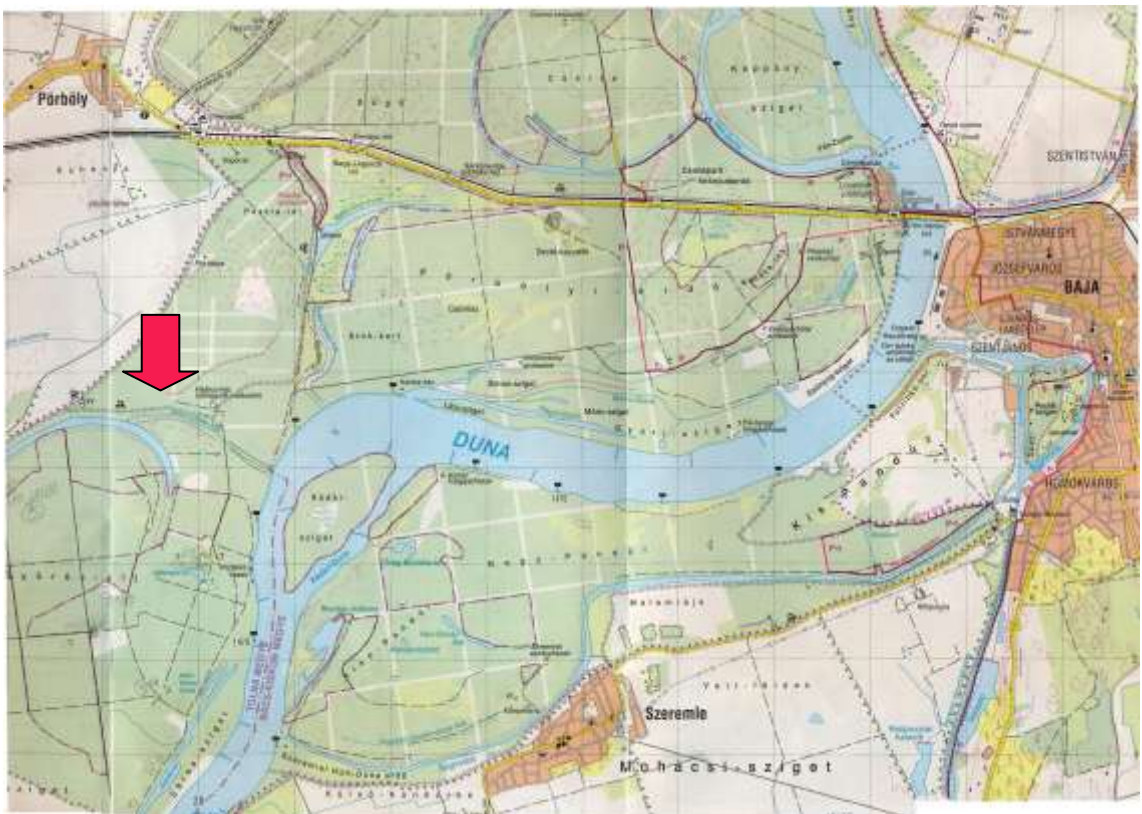
Köszönöm a Gemenci- Erdő és Vadgazdaság Zrt-nek, hogy lehetővé tette a kutatásom helyének többszöri felkeresését. E lehetőség nélkül a bemutatott dolgozat nem születhetett volna meg.

Végül, a legnagyobb köszönet témavezetőmet – Dr. Majoros Gábort – illeti, amiért támogatta tudományos diákköri munkámat és végig segítségemre volt; felmerülő kérdéseimre mindig válaszolt, nélkülözhetetlen útmutatása és javaslatai nélkül ez a dolgozat nem jöhetett volna létre.

11. Képmelléklet



4. ábra: A *S. putris* csiga az ártéri erdő avarján



5. ábra: A *H. albicans* detektált előfordulási helye a Pörboly és Baja közötti Duna ártéren



6. ábra: Összetekeredett *H. albicans* férgek a *S. putris* köpenyürege alatt (●). A képen látható a világosabb, izmos talp (●) és a sötét zsigerzacskó (●). (Méretvonal: 1,0 cm)



7. ábra: A csigatestből feszesen kitüremkedő *H. albicans* férgek. (Méretvonal: 1,5 cm)



8. ábra: Egy csiga testéből kiszabadított, azonos nagyságú, feltehetően azonos korú, parazitikus *H. albicans* lárvák. (Méretvonal: 1,5 cm)



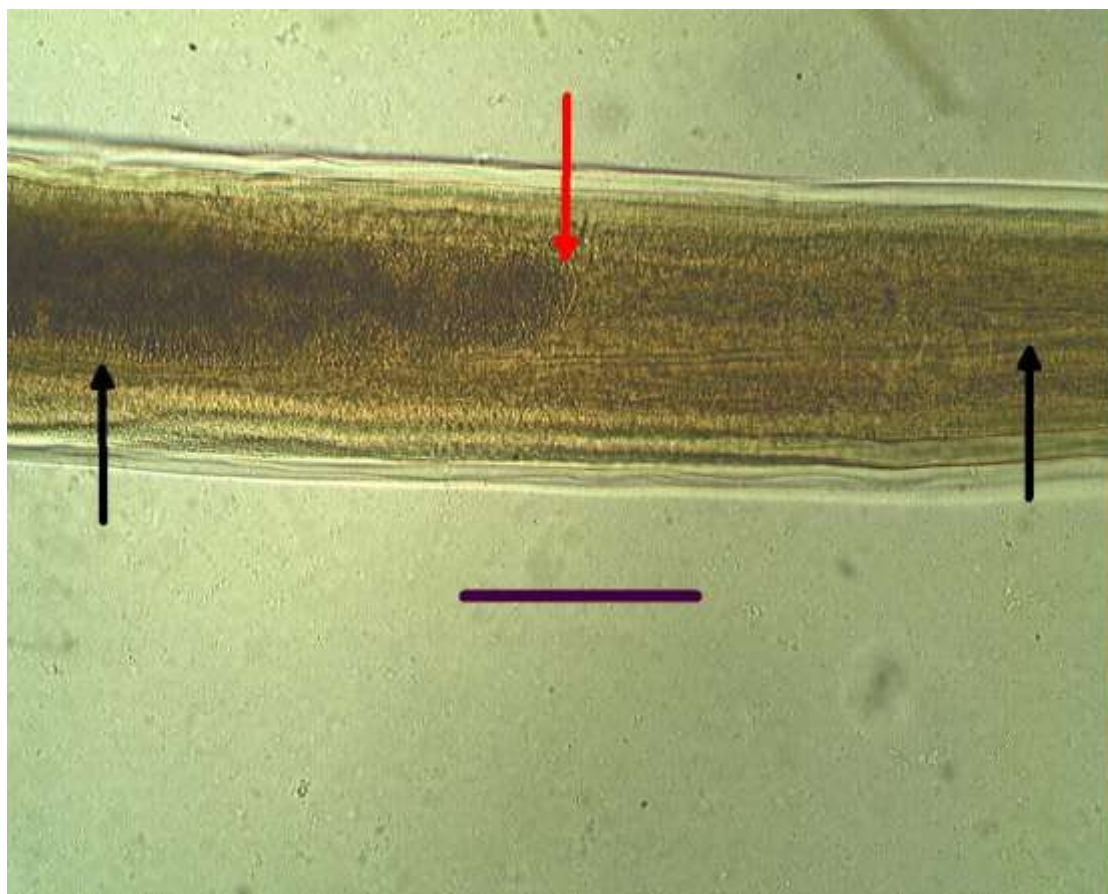
9. ábra: A *S. putris* csigákból kiszabadított, eltérő színű és nagyságú, valószínűleg különböző korú, parazitikus *H. albicans* lárvák. (Méretvonal: 1,0 cm)



10. ábra: A parazitikus *H. albicans* feji vége 2 laterális papillával. (Méretvonal: 50 μ m)



11. ábra: A *H. albicans* lárva szájnyílása. Az orális irányban elkeskenyedő nyelőcső végén, a nyíllal jelölt helyen a pharingeális cső ívesen áthajlik a testet fedő kutikulába. (Méretvonal: 30 μ m)



12. ábra: A *H. albicans* lárva nyaki része. A ferde lefutású nyelőcső a fekete nyilak közötti szakaszon jelölve. A trophosoma lekerekített, orális végét piros nyíl jelzi. (Méretvonal: 100 μ m)



13. ábra: A *H. albicans* lárva farki vége a kutikuláris faroknyúlvánnyal és az átlátszatlan trophosoma caudális végével. (Méretvonal: 50 μ m)