

DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

KAPOSVÁRI EGYETEM

AGRÁR- ÉS KÖRNYEZETTUDOMÁNYI KAR

Környezettudományi és Természetvédelmi Intézet

A Doktori Iskola vezetője:

Dr. KOVÁCS MELINDA

az MTA levelező tagja

Témavezető:

Prof. Dr. SUGÁR LÁSZLÓ CSc

egyetemi tanár, professzor emeritus

SZARVASFÉLÉK *DICTYOCAULUS* TÜDŐFÉRGEINEK ELŐFORDULÁSI JELLEMZŐI ÉS GAZDAFAJLAGOSSÁGA DNS VIZSGÁLATOK SEGÍTSÉGÉVEL

Készítette:

ÁCS ZOLTÁN

DOI: 10.17166/KE2016.010

Kaposvár

2016

A KUTATÁSI TÉMA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK

A kérődzők és lófélék tüdőféreg (*Dictyocaulus* spp.) fertőzöttsége (dictyocaulosis) jól ismert probléma az állattenyésztők és vadgazdák számára világszerte. A háziállatok közt szórványosan kialakuló dictyocaulosis járványok oka nem teljesen tisztázott, egyesek szerint a vadon élő állatok szolgálnak rezervoárként e parazitáknak. A szarvasfélék (Cervidae) legfontosabb parazitájának a tüdőférget tekintik, legalábbis kerti tartás esetén. Európában a vadon élő kérődzőkben néhány *Dictyocaulus* faj előfordulását jelezték (*D. capreolus*, *D. eckerti*, *D. filaria*, *D. viviparus*). A *D. viviparus* elterjedt a mérséklet övi szarvasmarhákban, míg a *D. filaria* közönséges a juhokban és kecskében. A dictyocaulosis enyhébb fertőzéskor növekedésbeli visszaesést, míg súlyosabb esetben elhullást okozhat.

Annak ellenére, hogy a világon elterjedtek a *Dictyocaulus* tüdőférgesek, és gazdasági vonatkozása miatt számos kutatás célpontjai voltak, a létező fajok elkülönítéséről, elterjedéséről nem sokat tudunk. Az egyes *Dictyocaulus* fajok elkülönítése morfológiai jellegeik alapján kétséges, a molekuláris módszerek viszont jelentős segítséget jelentenek e téren. Ha a hagyományos morfológiai karaktereken alapuló *Dictyocaulus* fajazonosításon alapuló közleményeket vesszük figyelembe, akkor igen tág, és átfedő gazdakörrel jellemezhető az idetartozó fajok többsége. Ha viszont csupán a molekuláris (DNS) módszerekkel azonosított/elkülönített tüdőférgesekkel foglalkozó irodalmat nézzük, akkor igen szűk gazdakörű *Dictyocaulus* fajokat találunk.

Korábban csak Svédországban végeztek populációgenetikai vizsgálatot tüdőférgesekkel. A szarvasmarha telepek közti *D. viviparus* genetikai diverzitásának és génáramlásának elemzése erősen elkülönült genetikai

struktúrát mutatott (Hu és mtsai, 2002; Höglund és mtsai, 2004, 2006, 2008), melyet valószínűleg emberi tevékenységek befolyásoltak. Vadon élő állatok tüdőférgelével viszont még nem végeztek populációgenetikai vizsgálatot. Míg a *D. capreolus* csak Európából és Kis-Ázsiából ismert, addig a *D. eckerti* világszerte elterjedt a mérsékelt övben: Észak-Amerika, Európa, Szibéria és Új-Zéland.

A jelenleg használatos féreghajtó szerekkel szembeni rezisztencia elterjedt és gyakori, ami alternatív védekezési módszerek keresését teszi szükségessé. A tüdőférgeléről való ismereteink bővülésével lehetőség nyílik az életciklusuk gyenge pontjainak megtalálására, ezáltal pedig a védekezési módszerek fejlesztésére. A tüdőféreg fajok elkülönítése, biológiájuk megismerése még számos ismeretet igényel, amelyek hozzájárulhatnak a dictyocaulosis tüdőférgesség megértéséhez, megelőzéséhez és kezeléséhez.

A disszertáció célkitűzései a következők voltak:

1.) a hazai szarvasfélék, így a gímszarvas (*Cervus elaphus*), a dámszarvas (*Dama dama*) és az európai őz (*Capreolus capreolus*) tüdőféreg fajainak azonosítása DNS vizsgálati módszerekkel, illetve az elkülönített tüdőférgel genetikai távolsága alapján, a feltehetően biológiai fajok megállapítása;

2.) saját DNS szekvencia eredményeimet összevetve a korábban közölt adatokkal, a *Dictyocaulus* nem belüli filogenetikai rokonsági viszonyok elemzése;

3.) a genetikailag elkülönített tüdőféreg fajok azonosítására gyors, olcsó, gyakorlatban is használható PCR alapú fajelkülönítő módszerek kipróbálása, leírása;

4.) a hazai szarvasfélék tüdőférgének fajszerű gazda-parazita kapcsolatainak megállapítása, nemzetközi adatokkal való összevetése, ezáltal a *Dictyocaulus* fajok gazda-fajlagosságának leírása;

5.) a hazai szarvasfélékben előforduló tüdőf férgek populációgenetikai vizsgálata, a gazdaegyed, gazdafaj, lokális és nagyobb tájegység szerinti férgek állományok genetikai diverzitásának leírása, a populációk elkülönültségének elemzése, illetve a populációk közti génáramlások, múltbeli populációdinamika becslése.

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. Kifejlett tündőférgeket gyűjtöttünk be a vadászatokon elejtett szarvasok, így dámszarvasok, gímszarvasok és őzek légcsőveiből és hörgőiből. A minták Magyarország 23 helyéről származtak, illetve egy gyűjtőhelyről a szomszédos Romániából (Kászon, Keleti-Kárpátok). Teljes genomiális DNS-t vontam ki egyedenként 312 féreg példányból. Öt gén fragmentumról végeztem PCR-es felsokszorosítást majd szekvenálást: sejtmagi riboszomális kis alegység (18S rDNS), riboszomális nagy alegység (28S rDNS), riboszomális 'internal transcribed spacer 2' (ITS2), sejtmagi 'major sperm protein 1' (MSP1) és mitokondriális citokróm c oxidáz 1 alegység (cox1).

2.2. Multigénes módszerrel, azaz 5 lókuszon végeztem filogenetikai elemzést a hazai szarvasfélék nagy tündőféreg mintáinak felhasználásával. A 4 sejtmagi és egy mitokondriális genomban elhelyezkedő lókusznak nukleotid polimorfizmusa különböző mértékű volt, ami alkalmassá tette az analízist, hogy a közeli és régmúlt evolúciós kapcsolatokat is feltárhasson. A DNS szekvenciákat ClustalX v. 2.0 programmal illesztettem. Modeltest programmal választottam ki az egyes lókuszekre legjobban illeszkedő DNS szekvencia evolúciós modellt, melyeket a tündőféreg fajok evolúciós kapcsolatainak vizsgálataiban alkalmaztam. Minden vizsgált lókuszra Maximum Likelihood (ML), Maximum Parsimony (MP), Neighbor Joining (NJ) és Bayes statisztika alapú filogenetikai fákat állítottam fel MEGA6 és MrBayes programokkal. A filogenetikai kládok megbízhatóságát 1000 bootstrap ismétlés támasztotta alá az ML, MP és NJ elemzéseknél.

2.3. Munkám egyik gyakorlati alkalmazásának tekinthető, hogy találjak olyan PCR alapú eljárást, amellyel a szarvasfélékben élő, küllemileg

nehezen vagy nem elkülöníthető *Dictyocaulus* féreg fajokat meg lehet különböztetni. E célból az alábbi DNS vizsgálati módszereket alkalmaztam: PCR termék olvadáspont analízis, PCR termék hossz polimorfizmus, PCR termék restrikciós fragmentum hossz polimorfizmus (PCR-RFLP) és random amplifikált polimorf DNS (RAPD).

2.4. A *cox1* és RAPD molekuláris markerekkel identifikált nagy tüdőféreg egyedek gazdafaja alapján (saját eredmények), illetve szakirodalmi közleményekből összegyűjtött, molekuláris markerekkel igazolt gazda-parazita kapcsolatokat elemeztem.

2.5. *Cox1* DNS szekvenciák felhasználásával derítettem fel a tüdőféregnek populációgenetikai struktúráit, illetve vizsgáltam azokat a tényezőket, melyek befolyásolhatják a jelenlegi eloszlásukat. A genetikai diverzitási értékeket DnaSP programmal számoltam. Mértem a fajok közötti és fajon belüli változékonyságot 4 vizsgálati szinten (gazdaegyed, gazdafaj, lokális és regionális gyűjtő területek) a teljes populációra vonatkoztatva. A nukleotid variabilitás elemzésekből értékeltem a populáció struktúrákat, génáramlást. A magyarországi *Dictyocaulus* populációk múltját is becsültem Tajima D és Fu F_s tesztekkel, „nukleotid-mismatch” eloszlás elemzéssel, és a legközelebbi közös ős múltbeli idejének meghatározásával (tMRCA).

3. EREDMÉNYEK

3.1. DNS szekvenciák alapján 106 *Dictyocaulus* példányt sikerült fajba sorolni. A filogenetikai elemzés 3 erősen alátámasztott kládba sorolta a magyarországi tüdőféreg mintákat (99% bootstrap támogatás). Az átlagos DNS szekvencia eltérések kládon belül 2% alattiak, míg a kládok közt 13% feletti. Az analízis során egy leíratlan fajt mutattam ki, melyet *D. sp. n.*-nek neveztem munkámban. A rejtett faj létét mind az 5 vizsgált gén szekvencia elemzése alátámasztotta. A *D. sp. n.* példányokat délnyugati magyarországi gímszarvasokból gyűjtöttük be.

3.2. A *Dictyocaulus* nemben belül 3 filogenetikai evolúciós vonal különböztethető meg. A (1) *D. filaria* és (2) a *D. arnfieldi* jelentősen eltérnek egymástól csakúgy, mint a (3) szarvasfélékben (Cervidae) és tülkösszarvúakban (Bovinae) élő tüdőféregektől. A *cox1* szekvenciák alapján az utóbbi (3) csoportban 5 *Dictyocaulus* filogenetikai faj különböztethető meg: *D. capreolus*, *D. eckerti*, *D. viviparus*, *D. sp. n.* és 'D. sp. gím-Új-Zéland' fajok. Ez utóbbi, új-zélandi gímből származó tüdőféreg genotípus valószínűleg újabb rejtett fajt reprezentál a *Dictyocaulus* nemben belül, mely legközelebbi rokonságot az európai *D. eckerti* fajjal mutat. A *D. capreolus* faj nagy valószínűséggel bazális helyzetű a többi faj alkotta klaszterhez viszonyítva. A *Dictyocaulus* tüdőféreg legközelebbi evolúciós rokonai a *Metastrongyloidea* családsorozat egyes fajai.

3.3. A magyarországi szarvasfélékben élősködő 3 *Dictyocaulus* faj elkülönítésére teszteltem 12 RAPD primert. A *cox1* szekvenciák alapján 3 fajba sorolt tüdőféregket 3 jól megkülönböztethető sávmintázattal tette láthatóvá az OPB-01 primer mind a 106 mintánál. További 125 – faji szinten nem ismert – tüdőféreg DNS mintájára is elvégeztem a RAPD

elemzéseket. DNS szekvencia ismeret nélküli tüdőféreg példányok RAPD módszerrel történt faji azonosítását, mindig előzőleg ismert DNS szekvenciájú *Dictyocaulus* példányok kontrol DNS-ének sávmintázatával való hasonlósága alapján tettem. Ezen DNS szekvencia nélküli RAPD mintázatok is konzekvensen 3 különböző sávmintázatot adtak, mely mintázatok megegyeztek az előző, faji szinten ismert tüdőféreg sávmintázataival.

3.4. A gazda-parazita kapcsolatokat illetően kimutattam, hogy a vizsgált területen a *D. eckerti* elsődleges gazdaállata a gímszarvas. Annak ellenére, hogy mindhárom szarvasféléből előkerültek *D. eckerti* minták (n=184), a férgek nagy többsége gímszarvasból származott (n=158). A dámvadakból származó minden tüdőférget (n=13) *D. eckerti*-nek azonosítottam. A többnyire szigetszerű elterjedésű dámszarvas csak másodlagos gazdája e parazitának. Csupán egy *D. capreolus* féreg származott gímszarvasból, a többi 34 minta őzből. A *D. capreolus* gímszarvasban való előfordulása új gazda-parazita kapcsolat. Emellett első alkalommal mutattam ki molekuláris vizsgálattal a *D. eckerti* előfordulását őzben (n=13). A *D. sp. n.* férgek kizárólag gímszarvasból származtak.

3.5. Elsőként végeztem populációgenetikai analízist vadon élő kérődzők nagy tüdőférgen. Magas fokú nukleotid variabilitást mutattam ki a szarvasfélékben élő *Dictyocaulus* fajokon belül, a haplotípus diverzitásuk közel 1. A 3 fajból vizsgált 106 magyarországi tüdőféreg példányban összesen 70 haplotípust azonosítottam. A *D. capreolus* kisebb genetikai diverzitást mutatott ($\pi=0,0086$), mint a *D. eckerti* ($\pi=0,0184$). A *D. eckerti* populációgenetikai elemzése nagyfokú génáramlást becsült a gyengén strukturált térbeli populációk között és a tanulmányozott 3 átfedő elterjedésű szarvas gazdafaj szerint is. Az eredmények alapján a *D.*

eckerti a vadon élő kérődzők diverz genetikai hátterű, generalista élősködője. A vizsgált *D. eckerti* populációk genetikailag változatosak ($\pi=0,0099-0,0239$), de a haplotípus-eloszlásuk látszólag nem mutat populációs különbségeket. A vizsgált *Dictycaulus* fajok két különböző populációgenetikai osztályt mutattak. (1) *D. eckerti* gazdái nagy vándorlási hajlammal rendelkeznek, a féreg populációk gyenge elkülönültséget ($F_{ST}\leq 0,044$), következésképpen magas migrációs Nm (szaporodásban részt vevő immigránsok száma) értéket mutatnak. A magas Nm érték erős genetikai kapcsolódást jelez a *D. eckerti* populációk között. (2) A *D. capreolus* közepes populációgenetikai struktúrát mutat ($F_{ST}=0,15$), gazdaállata az őz kevésbé vándorló. A *D. capreolus* populációgenetikai struktúrája alacsonyabb diszperziós képességet jelez ($Nm=3$), mint a *D. eckerti* fajé ($Nm=11-17$).

4. KÖVETKEZTETÉSEK, JAVASLATOK

A disszertáció témájának evolúciós, ökológiai tudományos eredményein túl, állategészségügyi vonatkozásai is vannak, mivel a nagy tüdőféreg fontos paraziták a háziállatokban és egyes vadgazdálkodási szempontból lényeges nagyvadfajokban.

A filogenetikai analízis szerint a magyarországi szarvasokban élő tüdőféreg 3 kládba csoportosulnak. A hazai szarvasokban élő tüdőféreg *cox1* DNS szekvenciáinak kládon belüli és kládok közötti változékonysága nagyságrendileg különbözik, következésképpen a filogenetikai kládok különböző tüdőféreg fajoknak feleltethetők meg, melyek szimpatrikusan élnek Magyarországon. Eredményeim alapján, a mitokondriális citokróm c oxidáz 1 (*cox1*) gén 5' „barcoding” régió nukleotid sorrendje jól alkalmazható a *Dictyocaulus* fajok molekuláris azonosítására, új fajok kimutatására, filogenetikai kapcsolatok becslésére és populációgenetikai elemzésekhez.

Eredményeim szerint, az OPB-01 primerrel való RAPD analízis alkalmasnak tűnik a szarvasfélékben élő *Dictyocaulus* fajok elkülönítésére, azonosítására, legalábbis a magyarországi tüdőféreg esetében. Azonban e módszernek további validálása szükséges nagyobb mintaszámmal. A *Dictyocaulus* fajok megbízható elkülönítésére a *cox1* DNS szekvencia analízis javasolható.

A tüdőféreg gazda preferenciája nagy fontosságú e paraziták állategészségügyi relevanciája miatt. A *D. capreolus* gazdafajlagosságát a gazdafaj határozza meg elsődlegesen. A *D. capreolus* az őz specialista parazitája, legalábbis Magyarországon. A *D. eckerti* és *D. sp. n.* tüdőféreg fajok gazdakör fajlagosságát, specializáltságát feltehetően más tényezők is befolyásolják. Munkámban kimutattam a *D. eckerti* és *D. sp. n.*

szimpatrikus előfordulását ugyanazon gazdafajban (gímszarvas) több élőhelyen is (Gemenc, Hőgyész, Gálosfa). Nem találtam olyan ökológiai tényezőt, ami indokolhatná e parazita fajok genetikai elkülönülését. További kutatások lennének szükségesek, hogy megtudjuk milyen tényezők vezettek e két tüdőféreg faj reprodukív izolációjához. A korábbi véleménnyel ellentétben, miszerint a *Dictyocaulus* fajoknak széles gazdakörük van, az újabb vizsgálatok és a saját eredmények alapján, a *Dictyocaulus* fajok csupán egy vagy néhány gazdafajban képesek élősködni. Kivéve a *D. eckerti* tüdőféreg, amely generalista faj.

Mivel a szarvasmarhák és a vadon élő szarvasok gyakran ugyanazt a legelőt használják, elméletileg nagy lehetőség lenne a szarvasmarha és a szarvasok tüdőférgesével való keresztfertőzésre hazánkban is. Ennek ellenére egyetlen *D. viviparus* férget sem találtam a vizsgált szarvasfélékben.

Eredményeim alapján a hazai szarvasfélék nem rezervoárjai a szarvasmarhában élősködő *D. viviparus* tüdőféregnek. Viszont tisztázásra vár még, hogy a szarvasfélék tüdőférgesei (*D. capreolus*, *D. eckerti*, *D. sp. n.*) vajon élősködnék-e szarvasmarhákbán. E kutatáshoz jól használható a munkámban alkalmazott *Dictyocaulus* fajazonosítás molekuláris markerekkel, mint pl. RAPD mintázatok vagy *cox1* szekvenciák. További gazda-parazita vizsgálatokra lenne szükség a tüdőférgesek valós, teljes gazdaspektrumának a megismeréséhez, mégpedig a molekuláris markerekkel jellemzett tüdőféreg fajok teljes elterjedési területén, annak megismerésére, hogy adott parazita fajnak adott földrajzi régióban mely kérdő az elsődleges gazdája. Ezen ismereteknek állategészségügyi haszna is lehet, ismerve a parazita férgek rezervoár gazdafajait.

Populációgenetikai vizsgálatom a természetes környezetben levő *Dictyocaulus* tüdőférgesek genetikai strukturáltságát célozta feltárni,

szarvasféle gazdaállatokra fókuszálva. A *D. capreolus* rejtett genetikai struktúrája távolságfüggő, ami a gazdaállatának (őz) diszperziós viselkedésének a következménye. Jelentős populációgenetikai különbség van a magyarországi *D. eckerti* és *D. capreolus* fajok között. A *D. capreolus* diszperziós képessége jóval alacsonyabb, mint a *D. eckerti* fajé, ezáltal a *D. capreolus* populációk között alacsonyabb a génáramlás, ami magyarázhatja a populációk erősebb genetikai elkülönültségét. Jelentős eltérés van a gazdaállatok diszperziós mintázatai között is. A *D. eckerti* gazdái, a dámvad és a gímszarvas, nagy távolságokra vándorolhatnak, míg az őz kevésbé vándorló, illetve territoriális fajnak tekinthető. Az őz többnyire egyedenkénti eloszlású (bak), vagy kisebb csoportokban él (suta és gida) tavasztól ősziig, amikor a legvalószínűbb a tüdőféreg fertőzés veszélye. Az őznek két ökotípusát különböztethetjük meg Magyarországon: erdei és mezei őzet. Ősztől tavaszig az erdei őz kisebb csoportokban (4-10 egyed), a mezei őz nagyobb egyedszámú csapatokban él (néhány tucattól akár több száz egyedig). Feltételezhetjük, hogy a tüdőféreg fertőzések a nagy egyedszámú csapat egyedei között nagyobb valószínűséggel történnek meg (gímszarvas, mezei őz), mint a magányos vagy kis egyedszámú csapat egyedei között (erdei őz). Így a gazdafajok eltérő vándorlása és diszperziós viselkedése jelentősen befolyásolhatja a tüdőféreg populációgenetikai struktúráit.

Populációdinamikát és evolúciós potenciált befolyásoló hatása is van az eltérő génáramlásoknak. Eredményeimből következően a *D. eckerti*-nek nem volt erős populációméret csökkenése az evolúciós közelmúltban. Továbbá az is megbecsülhető, hogy kb. 11.500 évvel ezelőtt kezdődhetett a populáció expanziója. Feltételezésem szerint a *D. eckerti* populáció expanziójának hátterében a gazdafaj populáció növekedése állhat. A becsült populáció expanziós idő egybevág gazdaállatának a legutolsó

jégkorszak utáni vándorlásával és populáció méretének növekedésével, szétterjedésével. A gímszarvas európai expanziója megközelítőleg 10.000 évvel ezelőtt kezdődött.

A magyarországi gímszarvasok többsége már szopós korban, az első nyáron fertőződik *Dictyocaulus* tüdőféreggel. Míg szarvasborjakban 75%-os, őzgidákban 31-40% prevalencia tapasztalható. A *D. eckerti* jelenleg ismert gazdafajainak (gímszarvas, európai dámvad, európai őz, jávorszarvas, pézsmatulok) igen nagy földrajzi elterjedési területe van, jelentős átfedésekkel. A nagy elterjedési terület, nagy genetikai diverzitás és magas migrációs ráta lényeges evolúciós következménnyel jár a *D. eckerti* számára, ami tág gazdakörrel párosulva nagy lehetőséget kínál ahhoz, hogy az új, előnyös mutációs allélok gyorsan elterjedjenek.

A haszonállataink sokféle parazita féрге ellen általánosan féreghajtószerekkel védekezünk. A féreghajtó szerekkel szemben mutatott növekvő rezisztencia egyre komolyabb kihívás elé állítja az állattenyésztőket. Következésképpen, tudományos fejlesztésekre lenne szükség, hogy új megközelítési módszerekkel tudjuk megvédeni haszonállatainkat a féregfertőzésektől a mezőgazdasági termelékenység és élelmiszerbiztonság fenntartása érdekében.

A jelen dolgozat felismeréseinek jelentős következménye lehet a tüdőférgesség kezelésben, mivel a magas mutációs ráta kialakíthatja az anthelmintikum rezisztenciát, a génáramlás pedig elősegíti az hathatós elterjedését, ami már komoly probléma számos parazita féreg elleni védekezésben. Abamectin, trichlorfon anthelmintikumok elleni rezisztencia jelenséget már tapasztaltak szarvasmarha tüdőférgénél Dél-Amerikában. Ezen anthelmintikumokat hazánkban is gyakran alkalmazzák, így Magyarországon is feltételezhető, vagy várható a rezisztens férgek jelenléte, elterjedése. Szarvasokban élő nagy

tüdőférgekben tapasztalt rezisztenciát ugyan eddig még nem közöltek, de ennek a veszélye is fennáll, különösen a *D. eckerti* faj esetében.

5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Magyarországon élő *Dictyocaulus* tüdőférgéken először alkalmaztam molekuláris vizsgálatokat, fajazonosítást nemzetközi szakirodalmi ismeretek alapján, és először mutattam ki a *Dictyocaulus capreolus* és egy új faj, a *Dictyocaulus* sp. n. faj magyarországi előfordulását.
2. Az új fajnak tekintett *Dictyocaulus* sp. n. magyarországi példányaiból 5 gén DNS szekvenciáját határoztam meg, melyek közül a citokróm c oxidáz 1 alegység (*cox1*), a sejtmagi riboszomális nagy alegység (28S rDNS) és a 'major sperm protein 1' (MSP1) gének DNS szekvenciái új adatok.
3. DNS szekvencia elemzéseimből megállapítottam a *D. noeneri* Raillet & Henry, 1907 név és a *D. capreolus* Gibbons & Höglund, 2002 faj azonosságát. Mivel a *D. noeneri* leírása hiányos, a *D. capreolus* név használandó e fajra.
4. Először végeztem populációgenetikai vizsgálatot vadon élő kérődzők *Dictyocaulus* férgerein. A *cox1* gén DNS szekvencia alapú elemzése alapján kisebb genetikai változatosságot mutattam ki a *D. capreolus* és a *D.* sp. n. fajoknál, mint a *D. eckerti* faj esetében.
5. Kimutattam, hogy a vadon élő *D. eckerti* tüdőféreg populációk gyengén strukturáltak, feltehetően a nagy génáramlás következtében. Ennek oka valószínűleg a gazdaállat (gímszarvas)

csoportos viselkedése, alkalmi vándorlása, illetőleg populáció-expanziója.

6. Kis elemszámú vizsgálat alapján feltételezhető, hogy a *D. capreolus* magyarországi populációi közepesen fragmentáltak, közepes génáramlást mutatva. Az alföldi populáció több mint négyszer nagyobb genetikai diverzitással rendelkezik a dél dunántúli populációhoz viszonyítva. Ennek feltételezhető oka a mezei őz ősztől tavaszig tartó csoportos viselkedése.
7. Új gazda-parazita kapcsolatokat mutattam ki: *Cervus elaphus* – *Dictyocaulus capreolus*, *Cervus elaphus* – *Dictyocaulus* sp. n., és molekuláris markerekkel először igazoltam a *Capreolus capreolus* – *Dictyocaulus eckerti* parazita viszonyt.
8. Az 5 gén DNS szekvenciája alapján filogenetikai rokonsági viszonyokat állapítottam meg a *Dictyocaulus* fajok között. A nemen belül 3 fő filogenetikai csoportot különböztettem meg: (1) *D. filaria*, (2) *D. arnfieldi* és (3) szarvasfélékben (Cervidae), tülkösszarvúakban (Bovidae) élősködő tüdőférges csoportját, amit a *D. capreolus*, *D. eckerti*, *D. viviparus*, *D. sp. n.* és *D. sp. 'gím-Új-Zéland'* fajok alkotnak. Kimutattam a *D. capreolus* faj bazális helyeződését a (3) csoporton belül.

6. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBŐL ÍRT TUUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK, ELŐADÁSOK

Idegen nyelvű közlemény

Ács Z., Hayward A., Sugár L. (2016). Genetic diversity and population genetics of large lungworms (*Dictyocaulus*, Nematoda) in wild deer in Hungary. Parasitology Research, DOI: 10.1007/s00436-016-5088-0. (IF=2,027)

Magyar nyelvű közlemények

Sugár L., Ács Z., Kovács Sz., Kovács A. (2006). Szarvasok, paraziták és más apróságok a legelőn – egy soktényezős, változatos biocönózis. In: Vinczeffy I. (szerk.): Gyepgazdálkodási Közlemények. Az MTA Agrártudományok Osztálya, Gyepgazdálkodási Bizottság Tudományos Folyóirata 4: p. 33-37.

Ács Z., Sugár L. (2016). A kérődzők nagy tüdőférgessége (dictyocaulosis). Magyar Állatorvosok Lapja 138(4): p. 219-230. (IF=0,212)

Konferencia kiadványban megjelent absztraktok idegen nyelven

Ács Z., Sugár L., Péntes Zs. (2006). ITS2 sequences of *Dictyocaulus* lungworms from red and fallow deer in Hungary: molecular evidences for a new genotypes. In: Ludek Bartoš, Adam Dušek, Radim Kotrba, Jitka Bartošová-Víchová (Szerk.) Advances in Deer Biology, Deer in a changing world. Proceedings of the 6th International Deer Biology Congress. Prága, Cseh Köztársaság, 2006. 08. 7-11.: p. 78.

Sugár L., Kovács Sz., Ács Z. (2007). Certain parasites and other invertebrates on the deer pasture: a unique biocenosis. In: 1st

International Conference on Genus *Cervus*. Fiera di Primiero, Olaszország, 2007. 09. 14-17.

Ács Z., Sugár L. (2011). *Dictyocaulus* lungworms in red, fallow and roe deer: molecular evidences for a new species. In: Puigcerver, M., Domingo, J., Buner, F. (Szerk..) XXX IUGB Congress (International Union of Game Biologists) and Perdix XIII. Barcelona, Spanyolország, 2011. 09. 05-09.: p. 275.

Ács Z., Sugár L. (2014). Molecular characteristics of *Dictyocaulus* Lungworm Species in deer. In: Jianzhang Ma, Minghai Zhang, Richard Halbrook, Bingwan Liu, Weiqi Zhang (szerk.) Proceeding of the 8th International Deer Biology Congress and International Wildlife Management Symposium, Northeast Forestry University. Harbin, Kína, 2014. 07. 27-31.: p. 19-20.

Előadások

Ács Z., Sugár L. (2008). *Dictyocaulus* fajok genetikai változatossága, életciklusa és ökológiai kapcsolatai. Magyar Parazitológusok Társasága, 2008. 11. 14.

Ács Z., Sugár L. (2010). Hazai szarvasfélék tüdőférgének genetikai változatossága. Magyar Biológiai Társaság, Állattani Szakosztály, 986. előadónál, 2010. 10. 06.

Ács Z., Sugár L. (2011). Hazai szarvasfélék nagy tüdőférgének (*Dictyocaulidae*, Nematoda) gazdafajlagossága. Doktoranduszok Kaposvári Workshopja. 2011. 06. 08.

Ács Z., Sugár L. (2015). A szarvasfélék nagy tüdőférgének (*Dictyocaulus* spp.) genetikai változatossága. Magyar Parazitológusok Társasága 50 éves Jubileumi Emlékülése, 2015. 06. 03.