

Generell parasittologi

av

Bjørn Gjerde

15. utgåve

Føreord

Dette kompendiet handlar om ein del grunnleggjande omgrep innanfor parasittologien og ein del fellestrekk ved dei ulike parasittgruppene. Desse gruppene vil så bli nærare omtala i den spesielle parasittologien. Kompendiet er meint som ein introduksjon til fagområdet parasittologi. Mange av definisjonane og døma vil likevel kunna vera tungt tilgjengelege tidleg i studiet av fagområdet. Dette vil truleg betra seg etter at ein har lest og lært om dei ulike parasittgruppene, og kompendiet vil då kunna gje ei nyttig oppsummering av fagområdet.

Oslo, 2011

Bjørn Gjerde

Innhaldsliste

1. Grunnleggjande omgrep	1
2. Systematikk og zoologisk nomenklatur	7
3. Hovudgruppene av parasittar	8
4. Generelt om parasittar og parasittisme	10
Tilpassingar til parasittisme	10
Infeksjonsvegar	11
Skadeleg effekt av parasittar	12
Vertsimunitet, paramunitet og resistens mot parasittar	13
Epidemiologi og bekjemping	15

Copyright © 2004–2011 Bjørn Gjerde

Den skriftlege og elektroniske (PDF) versjonen av dette kompendiet er kun til personleg bruk. Det er forbode å kopiera (digitalt eller mekanisk) heile kompendiet eller delar av kompendiet for vidareformidling til andre utan løyve frå forfattaren.

1. GRUNNLEGGJANDE OMGREP

Parasittologien omhandlar parasittane sin systematikk (taksonomiske plassering), morfologi og biologi, tilhøvet mellom parasitt og vert, og dei parasittære sjukdomane (parasittosane) sin epidemiologi, patogenese, påvising (diagnostikk), førebygging og kontroll (bekjemping).

Fagområdet parasittologi

Den veterinærmedisinske parasittologien omhandlar parasittar som er viktige i veterinærmedisinen, det vil fyrst og fremst seia parasittar som finst hos husdyr, men også parasittar som kan overførast til menneske med matvarer eller drikkevatt (næringsmiddeloverførte parasittar). Den humanmedisinske parasittologien omhandlar parasittar som kan smitta menneske. Sidan somme parasittar kan finnast hos både dyr og menneske (zoonotiske parasittar), og sidan ein del spesifikke humane parasittar kan smitta menneske via næringsmiddel, omfattar den veterinærmedisinske parasittologien også ein del humanmedisinsk parasittologi.

Den basale parasittologien legg hovudvekta på kunnskapar om sjølve parasittane og vert-parasitttilhøvet, medan den kliniske parasittologien legg hovudvekta på kunnskapar om dei parasittære sjukdomane. Desse to sidene av parasittologien grip likevel så sterkt inn i kvarandre at det er vanskeleg å trekkja eit klart skilje mellom basal og klinisk parasittologi. *Gode kunnskapar i basal parasittologi er heilt naudsynte for å kunna arbeida med klinisk parasittologi.*

Fagområdet (veterinærmedisinsk) parasittologi innanfor faget Infeksjonslære ved NVH omfattar primært den basale parasittologien, der ein legg hovudvekta på kunnskapar om sjølve parasittane. Ein går likevel også ein god del inn på parasittære sjukdommar hos husdyr for å illustrera kva parasittane har å seia i praksis. Fagområdet parasittologi omhandlar fyrst og fremst parasittar som finst hos våre tradisjonelle husdyr (storfe, sau, geit, tamrein, gris, hest, kanin, hund, katt, farmrev, farmmink, høns, kalkun, and, gås, tambier) og hos dei vanlegaste artene av oppdrettsfisk (laks, regnbogeaure). Enkelte parasittar som finst hos ville dyr eller hos eksotiske selskapsdyr i Noreg, eller hos husdyrslag i andre land vil berre bli kort nemnde. Fagområdet omfattar også parasittar som kan overførast med næringsmiddel, både zoonotiske og spesifikke humane parasittar. Hovudvekta er lagt på parasittar som er viktige i veterinærmedisinen under norske (og nord-europeiske) tilhøve, men ein del parasittar som er svært viktige hos husdyr i tropiske og subtropiske område, vil også bli nemnde.

Definisjonar

I vidaste forstand kan både vert og parasitt vera plante eller dyr. I veterinærmedisinen er det berre eukaryote parasittar som tilhøyrer riket Animalia (fleircella parasittar) eller riket Prot(oc)tista (eincella parasittar),

og som finst hos veterinærmedisinsk relevante vertsdyr eller menneske, som vi er opptekne av. Bakteriar, sopp og virus kan også definerast som parasittar, men desse organismane blir vanlegvis omhandla i fagområdet mikrobiologi (bakteriologi, mykologi, virologi) og ikkje i fagområdet parasittologi.

Det er mange ulike definisjonar på kva ein **parasitt** eller **snyltar** er. Med *parasittisme* meiner vi eit avhengigheitstilhøve, eller eit samspel, mellom to organismar, parasitten og verten. Eit samliv mellom to ulike organismar kan vera til gagn for begge, eller til skade for den eine. Vanlegvis klassifiserer ein dei ulike formene for samliv mellom to organismar slik:

- (1) *Symbiose* er eit samliv mellom to ulike organismar (a='vert' og b='gjest') som begge partar er avhengige av for å overleva, og som dei dermed begge har fordel av (a: +; b: +). Eit døme på slik symbiose er vominfusoriane hos drøvtyggjarar. Ein *symbiont* er ein organisme (vanlegvis nytta om den minste organismen i eit symbiotisk par) som lever i symbiose med ein annan, større organisme. Symbiose blir også definert som eit samliv som begge partar har nytte av, og omfattar då også mutualisme.
- (2) *Mutualisme* er eit samliv mellom to ulike organismar (a='vert' og b='gjest') som begge partar har fordel av (a: +; b: +), men som ikkje er naudsynt for at dei skal overleva.
- (3) *Kommensalisme* er eit samliv mellom to ulike organismar som den eine parten har fordel av uten å skada den andre (a: 0, b: +). Verten (a) gjev altså kommensalen (b) eit leveområde (habitat), og til dels også næring, uten å ha fordel av det, eller ta skade av det.
- (4) *Parasittisme* er eit samliv mellom to ulike organismar som den eine organismen, *parasitten*, har fordel av, men som er til skade for den andre organismen, *verten* (b: +, a: -). Parasittisme har også blitt definert som ein tilstand der éin organisme (parasitten) i større eller mindre grad er metabolsk avhengig av ein annan organisme (verten).

Desse definisjonane er svært skjematisk, og det er mange grensetilfelle som ikkje høver inn. Grensene mellom symbiose, kommensalisme og parasittisme er difor flytande. Vanlegvis assosierer vi parasittisme med ein eller annan skadeleg effekt på verten. Hadde parasittane ikkje gjort skade, hadde parasittologien neppe vore ein del av veterinærstudiet! Men dette kan variera mykje frå vert til vert, og sjølv eitt og same vertsdyr kan reagere svært ulikt på ulike tidspunkt mot same parasittart. Ofte er det talet på parasittar i/på verten som avgjer om han skal ta skade av vedkomande parasittart. Talet på parasittar er igjen avhengig av smittepress og verten si evne til å forsvare seg mot parasittane. Hos ein vert med mangelfull utvikla immunforsvar (foster, speddyr, ungdyr), eller ein vert

som er svekt av ulike årsaker (underernæring, andre infeksjonar, stress), kan parasittane bli talrike.

Det er altså vanskeleg å gje ein biologisk dekkjande definisjon av parasittisme. I litteraturen finn vi også mange ulike definisjonar på kva ein parasitt eller snyltar er. Her er nokre døme:

Parasitt: Ein organisme som er metabolsk avhengig av ein annan organisme, som han er tilpassa til å nytta som miljø (Soulsby).

Parasitt: Organisme som forbigåande eller vedvarande held til i eller på ein organisme av ei anna art (verten), og som heilt eller delvis lever på sistnemnde arts bekostning (i boka Veterinärmedizinische Parasitologie, 1992).

Parasitt: Enhver organisme (parasitt) som i det minste ett sted i sin livssyklus har en intim og vedvarende assosiasjon med, og en metabolsk avhengighet av (bl.a. mat), en annen levende organisme av en annen art (vert), som den er tilpasset (ofte også morfologisk) til å måtte bruke som sitt miljø for å kunne fullføre sin livssyklus. En parasitt er vanligvis skadelig for vertsorganismen i større eller mindre grad (T.A. Bakke, 1991).

I dei to fyrste definisjonane kan 'organisme' tolkast både som 'art' og som 'eit bestemt stadium av ei art'; i den tredje definisjonen er derimot 'organisme' synonymt med 'art'. Det er viktig å ha klart for seg at arter som blir kalla parasittar, som regel har meir enn eitt utviklingsstadium, men at ikkje alle utviklingsstadia treng vera parasittiske (parasittar). I definisjonane burde ein difor kanskje presisera om ein med 'organisme' meiner eit konkret stadium av ei art, eller arta generelt.

Parasitt (parasittisk art): Ein organisme (ei art) som i kortare eller lengre tid på minst eitt av sine utviklingsstadium kan eller må opphalda seg hos og ta opp næring frå, ein annan levande organisme av ei anna art for å koma vidare i si utvikling, og som gjennom dette kan vera til ulempe eller skade for sistnemnde art. Den parasittiske arta er gjerne spesielt tilpassa den andre organismen (Gjerde 1994).

Parasitt (parasittisk stadium): Eit stadium av ei art (ein organisme) som i kortare eller lengre tid kan eller må opphalda seg hos og ta opp næring frå ein annan levande organisme av ei anna art for å kunna gje opphav til neste utviklingsstadium, og som gjennom dette kan vera til ulempe eller skade for sistnemnde art. Det parasittiske stadiet er gjerne spesielt tilpassa den andre organismen. (Gjerde 1994).

Frittlevande stadium: Eit stadium av ei parasittisk art som i kortare eller lengre tid kan overleva uavhengig av ein vert, og der det å overleva uavhengig av verten er ein naudsynt og naturleg del av livssyklusen (til dømes larvestadia L_1 til L_3 til nematodar i overfamiliane Strongyloidea og Trichostrongyloidea). Ein nyttar altså ikkje "frittlevande stadium" om parasittiske stadium som har falle av verten, og som er i stand til å overleva ei kort tid

utanfor verten. Frittlevande *arter* er organismar som ikkje har eit parasittisk levevis.

Ein av grunnane til at det er så vanskeleg å finna ein dekkande definisjon på 'parasitt' er at mange parasittiske arter berre er parasittar i delar av sitt liv eller sin utviklingssyklus. For å få meir presise (og forståelege) definisjonar, kan ein definera ulike typar av parasittar:

Fakultative parasittar: Dette er organismar som ikkje er avhengige av eit parasittisk levevis for å overleva som art (...kan opphalda seg hos..."), men som kan opptre som parasittar under visse vilkår, dvs. når høvet byr seg (dei er opportunistar). Eit døme på dette er organismar som normalt lever av daudt materiale, men som av og til kan finnast i levande vev, til dømes spyflugelarver i ullhamen og i huda hos sau.

Obligate parasittar: Dette er organismar som er heilt avhengige av eit parasittisk levevis, dvs. av meir eller mindre langvarig kontakt med ein annan levande organisme (verten) for å overleva som art (...må opphalda seg hos..."). Dei obligate parasittane er gjerne spesielt tilpassa det parasittiske leveviset og dei vertane dei nyttar. Det er fyrst og fremst dei obligate parasittane som blir omhandla i parasittologien.

Uavhengig av denne inndelinga talar ein også om *periodiske* i motsetnad til *permanente* parasittar, avhengig av i kor stor del av *heile* livssyklusen arta er parasittisk, og om *temporære* i motsetnad til *stasjonære* parasittar, avhengig av i kor stor del av *den parasittiske fasen* av livssyklusen dei faktisk er parasittiske og er knytt til ein vert. Desse to inndelingane er også uavhengige av kvarandre, men somme nyttar periodiske parasittar synonymt med temporære (sporadiske, intermitterande parasittar), slik at det blir mykje forvirring omkring desse omgrepa. Inndelinga i periodiske og permanente parasittar kan nyttast om både innvortes og utvortes snyltarar, medan inndelinga i temporære og stasjonære parasittar fyrst og fremst blir nytta om ektoparasittar som relativt lett kan gå av og på verten (insekt, middedyr, krepssdyr, visse flagellatar og ciliatar). Dei aller fleste innvortes parasittane er stasjonære.

Periodiske parasittar: Arter der berre somme av stadia er parasittiske, medan andre stadium er frittlevande. Slike arter er altså parasittiske berre i visse periodar av sin livssyklus. Hos visse insekt er til dømes berre larvestadia eller berre dei vaksne insekta parasittiske, og hos mange nematodar er visse larvestadium frittlevande, medan andre larvestadium og dei vaksne nematodane er parasittiske. Periodiske parasittar har altså ei veksling mellom frittlevande og parasittiske stadium.

Permanente (livslange) parasittar: Arter der alle stadia er parasittiske, til dømes pelslus og blodsugande lus, skabbmidd, nematoden *Trichinella spiralis* og nematodar i ordenen Spirurida, der stadia anten er

parasittiske i endeverten eller i mellomverten. Permanente parasittar har altså ingen heilt frittlevande stadium.

Temporære (sporadiske, intermitterande) parasittar:

Arter som berre er parasittiske no og då i den parasittiske fasen av livssyklusen, dvs. dei parasittiske stadia vekslar mellom næringsopptak på verten og opphald utanfor verten (t.d. det vaksne stadiet av mange tovengja insekt, som fluger, mygg, knott, sviknott, m.fl. og visse middedyr).

Stasjonære (vertsbundne) parasittar: Arter som er knytt til ein vert i heile den parasittiske fasen av livssyklusen (til dømes bremselarver, lus, skabbmidd, dei aller fleste eincella parasittar og helmintar).

Basert på desse definisjonane er det fire kategoriar av parasittar, men ein skil fyrst og fremst mellom temporære og stasjonære parasittar.

Temporære, periodiske parasittar: Arter som har frittlevande og parasittiske stadium; dei parasittiske stadia finst vekselvis hos verten og i miljøet rundt verten. Dette gjeld visse ektoparasittar som til dømes blodsugande fluger, mygg, knott, sviknott og mange lopper.

$$A_1 \text{ (frittlev.)} \rightarrow A_2 \text{ (frittlev.)} \rightarrow A_3 \text{ (frittlev.)} \rightarrow A_4 \text{ (parasittisk)} \\ \Leftrightarrow [A_4 \text{ (parasittisk)}]$$

Stasjonære, periodiske parasittar: Arter som har frittlevande og parasittiske stadium; dei parasittiske stadia finst heile tida i/på verten. Dette gjeld dei fleste nematodane, der eggja og til dels somme av

larvestadia er frittlevande, medan dei resterande larvestadia og dei vaksne nematodane er parasittiske. Andre døme er bremsene, der larvene er parasittiske og dei vaksne frittlevande.

$$A_1 \text{ (frittlev.)} \rightarrow A_2 \text{ (frittlev.)} \rightarrow A_3 \text{ (frittlev.)} \rightarrow [A_4 \text{ (parasittisk)}]$$

Temporære, permanente parasittar: Arter som berre har parasittiske og ingen frittlevande stadium, dvs. alle stadia må oppsøkja ein vert for å ta opp næring. Kvart stadium finst vekselvis på ein vert og i miljøet utanfor verten. Dette gjeld m.a. veggedyret, *Cimex lectularius*, og flått i familien Argasidae.

$$A_1 \text{ (parasittisk)} \Leftrightarrow [A_1 \text{ (parasittisk)}] \rightarrow A_2 \text{ (parasittisk)} \\ \Leftrightarrow [A_2 \text{ (parasittisk)}] \rightarrow A_3 \text{ (parasittisk)} \Leftrightarrow [A_3 \text{ (parasittisk)}]$$

Stasjonære, permanente parasittar: Arter der alle stadia er parasittiske og heile tida held til på ein vert, dvs. parasittar som lever heile sitt liv på verten. Slike parasittar smittar ved direkte kontakt mellom dyr, eller ved indirekte kontakt, sidan dei ulike stadia også kan overleva ei kort stund utanfor verten. Døme på denne typen parasittar er pelslus og blodsugande lus, skabbmidd, hårsekkmidd, og protozoar og nematodar som blir overførte av blodsugande vektorar.

$$[A_1 \text{ (parasittisk)} \rightarrow A_2 \text{ (parasittisk)} \rightarrow A_3 \text{ (parasittisk)} \\ \rightarrow A_4 \text{ (parasittisk)}]$$

Dei ulike parasitt-typene sin relasjon til sine er oppsummert i Tabell 1 nedanfor.

Tabell 1: Oversyn over ulike typar av obligate parasittar sine vertsrelasjonar.

		Periodiske parasittar		Permanente parasittar
		Frittlevande stadium	Parasittiske stadium	Parasittiske stadium (alle)
Temporære parasittar	På/i vert	Aldri hos vert	Ein del av tida	Ein del av tida
	I miljøet	Heile tida i miljøet (ofte egg- og larvestadium hos insekt og helmintar, og resistente overføringsstadium som cyster, oocyster og sporar hos protozoar)	Ein del av tida (vekselvis hos vert og i miljø)	Ein del av tida (vekselvis hos vert og i miljø)
Stasjonære parasittar	På/i vert	Aldri hos vert	Heile tida hos vert	Heile tida (livet) hos vert
	I miljøet	Heile tida i miljøet	Aldri (unntaksvís) i miljøet	Aldri (unntaksvís) i miljøet

Avhengig av lokalisasjonen av parasitten i verten, talar ein om ektoparasittar og endoparasittar.

Ektoparasittar (utvortes snyltarar) lever på vertens ytre overflater, dvs. på overflata av huda, i pels eller fjørham.

Endoparasittar (innvortes snyltarar) lever inni verten i vertens indre organ og vev (inter- eller intracellulært), eller i indre holrom (luftvegar, mage-tarmkanalen, serøse holrom). Også parasittar (midd) som lever inni spolene av fjørerne hos fugl, blir rekna som endoparasittar.

Hyperparasitt er ein parasitt hos ein annan parasitt, t.d. *Babesia divergens* hos *Ixodes ricinus*.

Pseudoparasittar (falske parasittar): (1) Normale parasittstadium som finst i eit vertedyr utan å vera eit resultat av naturleg infeksjon og etablering. Ein vil til dømes kunna finna parasittegg i feces på grunn av inntak og passasje av egg gjennom mage-tarmkanalen, m.a. spolormegg i feces hos hundetispe etter inntak av kvalpefeces med spolormegg i (såkalla tarmpassantar). (2) Parasittliknande, men ikkje-parasittære strukturar, som til dømes pollenkor.

Forvilla parasittar er parasittar som har slått seg ned andre stader i vertsorganismen enn der dei normalt finst, til dømes leverikter i lungene.

Parasittisk/parasittær: Som har eigenskapane (naturen eller vanane) til ein parasitt, eller som skuldast parasittar.

Parasittiske/parasittære sjukdomar eller infeksjonar: Sjukdomar eller infeksjonar framkalla av parasittar. ("Parasittsjukdomar" tyder eigentleg sjukdomar hos parasittar (jfr. storfesjukdomar), men blir også ukorrekt nytta om sjukdomar framkalla av parasittar).

Vert: Ein organisme som er bærar av ein parasitt (men han treng ikkje bli parasittert, jfr. transportvert).

Normal (vanleg, primær) vert: Ein vert som vedkomande parasitt vanlegvis finst hos (ein parasitt kan ha fleire normale vertar).

Unormal (uvanleg, sekundær) vert: Ei art som er vert for vedkomande parasitt ein sjeldan gong. Parasitten er altså betre tilpassa til å leva hos ein normal vert enn hos ein unormal vert.

Feilvert: Ein vert som parasitten ikkje kan fullføra utviklinga si hos, eller overleva i lengre tid hos.

Endevert (sluttvert): Vert for dei kjønnsmodne stadia av fleircella parasittar, eller for dei kjønna stadia til eincella parasittar som har både kjønna og ukjønna stadium (t.d. koksidiar). Egg og oocyster, som er produkt av kjønna formeiring, finst difor alltid hos endeverten.

Mellomvert: Vert for dei ikkje-kjønnsmodne utviklingsstadia (larver) til fleircella parasittar, eller for dei ukjønna stadia (som kan formeira seg ukjønna) til eincella parasittar med både kjønna og ukjønna

formeiring. I mellomverten føregår det alltid ei viss utvikling av parasitten, anten differensiering og vekst eller ei ukjønna formeiring. Somme parasittar brukar meir enn éin mellomvert, og desse vertane blir då kalla fyrste og andre (tredje) mellomvert, avhengig av deira plassering i parasitten sin livssyklus. Mange av dei parasittane som nyttar mellomvert, har tilpassa seg endeverten sine matvanar, slik at larvestadia eller dei ukjønna stadia finst i dyr som endeverten normalt et i seg. Når endeverten er eit rovdyr, er mellomverten gjerne det naturlege byttedyret som dette rovdycet lever av. Endeverten er då altså ein kjøttetar eller altetar, medan mellomverten er ein planteetar (t.d. hos *Toxoplasma gondii*, *Sarcocystis*-artene, bendelormar i familien Taeniidae). Når endeverten er planteetar, er mellomverten gjerne ein liten invertebrat, som meir eller mindre tilfeldig blir teken opp saman med graset (jordmidd for bendelormar i familien Anoplocephalidae; sniglar eller meitemakk for nematodar i overfamilien Metastrongyloidea; maur for leverikta *Dicrocoelium dendriticum*).

Hos somme parasittar kan den normale endeverten også fungera som mellomvert i tillegg til andre mellomvertar. Katt kan såleis også fungera som mellomvert for *Toxoplasma gondii*, som har talrike vertebratar som "naturlege" mellomvertar, og menneske kan fungera som mellomvert for bendelormen *Taenia solium*, som har gris som den "normale" mellomverten.

For parasittar som ikkje dannar kjønna stadium, til dømes flagellatar, bør ein ikkje nytta uttrykka endevert (og mellomvert) om nokon av vertane i livssyklusen. Dersom livssyklusen vekselvis føregår i ein vertebrat og ein arthropode, kan ein bruka uttrykka vertebratvert og arthropodevert, eller vertebratvert og vektor (sjå seinare).

Vertsspesifisitet (vertsspekter): Vertsspesifisiteten er eit uttrykk for kor mange arter parasitten kan nytta som vert (normal og unormal) i ein viss fase av si utvikling. Ein parasitt med indirekte utvikling kan altså ha ulik vertsspesifisitet i ulike delar av sin livssyklus. *Toxoplasma gondii* kan nytta over 300 arter av varmblodige vertebratar som mellomvert, men berre eit par arter av kattedyr (Felidae) som endevert. Talet på vertsararter blir indikert med uttrykka monoxen, stenoxen og euryxen (xenos = vert).

Ein **monoxen** parasitt nyttar berre éin vert (art) og er altså svært vertsspesifikk.

Ein **stenoxen** parasitt kan nytta nokre få vertar og har relativt stor vertsspesifisitet (har eit smalt vertsspekter).

Ein **euryxen** parasitt kan infisera mange ulike vertsararter og har liten vertsspesifisitet (har eit breitt vertsspekter).

Parasittar med moderat eller liten vertsspesifisitet vil ha større sjansar til å overleva som art enn dei strengt

vertsspesifikke parasittane, sidan dei fyrstnemnde har fleire potensielle vertar å halda til hos. Lite vertsspesifikke parasittar er også vanskelegare å bekjempe. Somme husdyrparasittar finst også hos ville dyr, og dei kan då overleva hos dei ville dyra, sjølv om ein driv med intensiv behandling av husdyra. Slike ville vertar blir også kalla **reservoirvertar**, sidan dei fungerer som eit smittereservoir for husdyr og/eller menneske.

Larvestadium eller ukjønna stadium av ein parasitt kan også finnast i ein transportvert eller ein paratenisk vert. Men i desse to vertstypene skjer det inga utvikling av parasitten slik som i ein mellomvert.

Transportvert: Dette er ein *mellombels (midlertidig)* bærer av eit umoge eller ukjønna stadium av ein parasitt, dvs. at parasittstadiet held til på, eller passerer gjennom (mage-tarmkanalen til) transportverten, for så å bli sett fri att frå denne. Under dette opphaldet kan parasitten bli transportert eit godt stykke frå utgangspunktet, og transportvertane medverkar dermed til spreining av parasittane. Ein *mekanisk vektor* (sjå nedanfor) kan også kallast ein transportvert.

Paratenisk vert: Dette er ein *permanent* bærer av eit ukjønna eller ikkje kjønnsuge parasittstadium, der parasittstadiet (til dømes L₂ av *Toxocara canis*) slår seg ned (og ofte blir innkapsla) i den parateniske verten sitt vev. Fyrst når den parateniske verten, eller delar av han, blir teken opp av ein mellomvert eller endevert, blir parasitten fri og kan utvikla seg vidare i den nye verten. (Somme nyttar 'paratenisk vert' også om transportvertar). Bruk av parateniske vertar aukar parasitten sine sjangsar til å nå fram til den normale verten, spesielt når denne er eit rovdyr. Dei parateniske vertane samlar nemleg opp infektive parasittstadium frå miljøet og lagrar desse inni seg til dei sjølv eventuelt blir etne av rovdyret. Fleire parasittar hos hund og katt kan til dømes nytta smågnagarar som parateniske vertar.

Når ein parasitt blir overført mellom vertebratar ved hjelp av ein invertebrat, brukar ein ofte omgrepet *vektor* om sistnemnde, uavhengig av om han er endevert, mellomvert eller berre ein transportvert.

Ein **vektor** er ein *invertebrat* (arthropode, blautdyr) som overfører ein parasitt til ein vertebrat. Ein vektor kan sjølv vera ein parasitt, til dømes eit blodsugande insekt eller middedyr.

(a) Ein **mekanisk vektor** er ein invertebrat som overfører ein parasitt til ein vertebrat utan at parasitten formeirar seg eller utviklar seg på annan måte i invertebraten/vektoren. Ein slik vektor overfører altså det same stadiet som han tok opp, til ein ny vert (sjå også asyklisk overføring). Han fungerer dermed som ein transportvert.

(b) Ein **biologisk vektor** er ein invertebrat som overfører ein parasitt til ein vertebrat etter at parasitten har utvikla seg og/eller formeira seg i invertebraten/vektoren. Ein biologisk vektor kan vera mellomvert eller endevert i livssyklusen til

parasittar med kjønna utvikling. Ein slik vektor overfører altså eit anna stadium enn det han tok opp, til ein ny vert (sjå også syklisk overføring).

I litteraturen blir arthropodar ofte kalla vektorar, sjølv om dei fungerer som endevertar eller mellomvertar, medan blautdyr (som oftast sniglar) gjerne blir kalla mellomvertar sjølv om dei også er vektorar.

Vektorar inngår i livssyklusen til mange protozoar som finst i blodet, t.d. *Trypanosoma*, *Leishmania*, *Plasmodium*, *Leucocytozoon*, *Haemoproteus*, *Babesia*, *Theileria*. Desse vektorane er blodsugande insekt eller middedyr (flått). Nematodar i ordenen Spirurida nyttar insekt som vektorar (mellomvertar), medan nematodar i overfamilien Metastrongyloidea nyttar sniglar eller meitemakk som vektorar og mellomvertar. Jordmidd er vektorar (mellomvertar) for bendelormar i familien Anoplocephalidae.

Syklisk overføring: Parasitten formeirar seg eller omdannar seg i vektoren før han blir overført i ei ny form til vertebratverten. Når det er syklisk overføring, er vektoren ein biologisk vektor.

Asyklisk overføring: Parasitten blir overført i uendra form og gjennomgår inga formeining eller differensiering i vektoren, som altså er ein mekanisk vektor.

Livssyklus: Parasitten sin *livssyklus* eller *utviklings-syklus* omfattar alle utviklingsstadium parasitten som *art* går gjennom, til dømes frå egg (eller oocyster) til neste generasjon av egg (eller oocyster). Livssyklusen omfattar prosessane vekst, omdanning (differensiering) og ukjønna og/eller kjønna formeining. Hos nematodar, ein del cestodar og arthropodar er det vanlegvis eitt og same individ som gjennomgår alle stadia i livssyklusen (fra egg til kjønnsuge individ). Hos trematodar og visse cestodar er det derimot innskote ein fase med ukjønna formeining i livssyklusen, slik at det oppstår mange nye individ på vegen frå egg til kjønnsuge individ. Hos eincella parasittar kan utviklings-syklusen omfatta mange ulike stadium med ulike morfologi og ulike eigenskapar elles. Ofte oppstår eit nytt stadium frå det føregåande ved ukjønna formeining (todeling, mangedeling, knoppskyting), og det er difor ikkje ei og same celle ("individ") som gjennomgår heile livssyklusen.

Somme parasittar treng berre éin vert for å gjennomføra livssyklusen; andre treng to eller fleire vertar og må dermed skifta vert på bestemte trinn i si utvikling. Mange parasittiske arter gjennomfører ein del av si utvikling ute i det fri, og/eller har resistente overføringsstadium som kan overleva lenge ute i det fri (frittlevande stadium).

Direkte utvikling (livssyklus): Ein utviklingssyklus som berre omfattar éin vertstype/vert (dvs. endevert for arter med kjønna utvikling). Parasittar med *direkte utvikling* smittar frå dyr til dyr innan same gruppe/art (VertA), utan å måtta gå vegen om ein mellomvert eller vektor av ei anna art (sjå også *homoxen parasitt*). Heile den parasittiske utviklinga

kan altså skje hos eitt og same vertsendivid.

$\text{VertA}_1(\text{par}) \rightarrow \text{VertA}_2(\text{par}) \rightarrow \text{VertA}_3(\text{par})$

Indirekte utvikling (livssyklus): Ein utviklingssyklus som omfattar minst to ulike vertstypar/vertar, der éin del av livssyklusen blir gjennomført i den eine verten og ein annan del av livssyklusen i ein annan vert av ei anna art. Parasittar med *indirekte utvikling* kan ikkje smitta direkte frå dyr til dyr av same art/type (VertA), men må gå vegen om ein vert av ei anna art (VertB) for å få danna stadium som på nytt kan smitta den fyrstnemnde vertstypen (sjå også *heteroxen parasitt*). $\text{VertA}_1(\text{par}) \rightarrow \text{VertB}_1(\text{par}) \rightarrow \text{VertA}_2(\text{par}) \rightarrow \text{VertB}_2(\text{par})$

Direkte og indirekte *utvikling* må ikkje forvekslast med direkte og indirekte (*smitte-*)overføring. Direkte overføring skjer ved direkte kroppskontakt mellom potensielle vertar, medan indirekte overføring skjer via stadium av parasitten i miljøet utanfor vertane.

Homoxen parasitt: Einvertparasitt. Ein parasitt som har ein direkte livssyklus (ingen mellomvert eller vektor), og som difor berre treng éin vertstype for å gjennomføra heile sin livssyklus.

(Obligat) heteroxen parasitt: Ein parasitt som treng meir enn éin vertstype for å gjennomføra sin livssyklus (til dømes pattedyr/snigle, rovdyr/planteetar). Ein parasitt som har ein indirekte livssyklus med både endevert og mellomvert, eller med vertebratvert og vektor, er altså ein heteroxen parasitt. Avhengig av talet på mellomvertar, blir heteroxene parasittar også kalla tovertsparasittar (endevert + mellomvert), trevertsparasittar (endevert + to mellomvertar), og så vidare.

Fakultativ heteroxen parasitt: Ein parasitt som i tillegg til å ha ein direkte syklus, også kan ha ein indirekte livssyklus. Ein slik parasitt kan dermed smitta direkte frå endevert til endevert, eller frå endevert via ein mellomvert til ein ny endevert. *Toxoplasma gondii* er ein fakultativ heteroxen parasitt, der endeverten katt anten kan bli smitta frå ein annan katt, eller frå ein mellomvert (talrike arter).

Infeksjon: Det at ein parasitt (eller eit anna infektiøst agens) slår seg ned på/i (tek til å leva på/i) ein vert. Etter etableringa kan parasitten ta til å formeira seg. Somme skil mellom *infeksjon* og *invasjon*: Infeksjon blir då definert som etablering med påfylgjande formeiring, medan *invasjon* blir definert som etablering utan påfylgjande formeiring. For ekto-parasittar nyttar ein ofte *infestasjon* i staden for *infeksjon*, uavhengig av om det skjer ei formeiring eller ikkje etter at ektoparasitten har slått seg ned på verten.

Prepatenstid: Tida frå infeksjon til dei fyrste reproduksjonsprodukt av parasitten kan påvisast hos verten. Omgrepet blir særleg nytta om helmintinfeksjonar, og er då tida frå infeksjon til egg, larver, eller mikrofilarier kan påvisast i feces, blod, eller urin (hos endeverten). Prepatenstid blir også nytta om

somme protozoainfeksjonar, t.d. koksidiainfeksjonar, og er då tida frå infeksjon til dei fyrste oocystene kan påvisast i feces (hos endeverten).

Patenstid: Lengda på den perioden då ein kan påvisa reproduksjonsprodukt av parasitten (egg, larver, oocyster).

Inkubasjonstid: Tida frå infeksjon til dei fyrste sjukdomssymptoma opptrer. Hos endevertar avvik inkubasjonstida ofte frå prepatenstida. Når inkubasjonstida er kortare enn prepatenstida, byr det på problem å finna årsaka til dei kliniske symptoma (t.d. diaré hos lam som skuldast utviklinga av ikkje-kjønnsmodne stadium av *Nematodirus battus*, dvs. før egg blir skilde ut med feces). Ofte er *parasitt-infeksjonane subkliniske, det vil seia at det ikkje er synlege teikn på infeksjon*.

Diapause: Kvilefase under utviklinga då metabolismen er sterkt redusert og vekst og utvikling har stogga mellombels opp, eller går svært sakte. Omgrepet blir fyrst og fremst nytta om den dvaleliknende tilstanden hos mange insekt i vinterhalvåret.

Hypobiose: Som for diapause; kvilefase under utviklinga då metabolismen er sterkt redusert og vekst og utvikling mellombels har stoppa opp, eller går svært sakte. Hypobiose blir særleg nytta om visse nematodelarver sin pause i utviklinga etter etableringa i verten. Dette blir også kalla arrestert eller inhibert utvikling.

Epidemiologi: (1) Læra om utbreiinga av sjukdommar i populasjonen, og dei faktorene som påverkar utbreiinga. (2) Studiet av alle interrelasjonane mellom ein sjukdom, omgjevnadene og vertsgruppene, eller populasjonane.

Somme reserverer uttrykket epidemiologi til sjukdomar hos menneske, og nyttar uttrykket *epizoot(i)ologi* om sjukdomar hos dyr.

Epidemiologien ved parasittinfeksjonar omfattar eigenskapar ved sjølve parasitten (direkte/indirekte livssyklus, kor tilgjengelege potensielle vertar eller vektorar er, evne til å utvikla seg i og overleva i miljøet, kor raskt utviklinga kan føregå i verten og miljøet), eigenskapar ved vertedyra (alderssamanstelling; kor mottakelege for parasitten vertedyrpopulasjonen er, immunstatus, resistens), og miljøfaktorar som påverkar i kva grad parasittane kan spreia seg (klima, driftsformer, dyretettleik).

Parasittære zoonosar: Parasittære infeksjonar som kan overførast frå andre vertebratar til menneske under *naturlege* tilhøve. Somme zoonosar kan overførast med infektiøse stadium som finst i animalske matvarer, hovudsakleg kjøtt (til dømes *Taenia saginata*, *Trichinella spiralis*, *Toxoplasma gondii*), eller med infektiøse stadium som stammar frå feces og som kontaminerer drikkevann eller (som oftast) vegetabiliske matvarer (*Cryptosporidium parvum*, *Toxoplasma gondii*). Somme zoonotiske parasittar, hovudsakleg ektoparasittar, kan overførast ved

direkte kontakt mellom menneske og dyr (*Cheyletiella*, *Sarcoptes*).

Skadedyr: Det er vanskeleg å gje ein presis definisjon av kva skadedyr er. Ein vid definisjon er organismar som kjem eller kan koma i konflikt med menneska sine interesser, det vil seia organismar som er meir eller mindre uynskte i miljøet rundt oss. Skadedyr omfattar alt frå arthropodar til pattedyr (m.a. mus, rotter, somme fuglar) som er til direkte skade på avlingar, lagra matvarer, klede, treverk og bustader,

eller som er til sjenanse, irritasjon eller plage for menneske, eller har hygienisk og helsemessig betydning for menneske. Parasittar hos husdyr og menneske blir såleis også definerte som skadedyr i mange lærebøker. Skadedyra kan altså vera parasittar, men dei fleste skadedyra er frittlevande arter som i større eller mindre grad har tilpassa seg å leva i eller ved bustadhus eller driftsbygningar, i lager for fôr og matvarer, på åker og eng, eller på andre stader der dei kjem i konflikt med menneska.

2. SYSTEMATIKK OG ZOOLOGISK NOMENKLATUR

Systematikk

Systematikken eller taksonomien omfattar ei klassifisering (inndeling) av dyr (og planter) i eit bestemt, allment akseptert system. Klassifiseringa er eit forsøk på å gruppere dei ulike organismane etter det forventede slektskapet mellom dei. Klassifiseringa skal helst avspege evolusjonen. Organismar som er nært i slekt med kvarandre, reknar ein med har utvikla seg frå ei felles stamform som har eksistert i ei ikkje altfor fjern fortid (relativt sett i høve til heile evolusjonen), medan organismar som er lite i slekt med kvarandre blir rekna å nedstamma frå former som har skilt lag tidleg under evolusjonen.

Arta (species) er den grunnleggjande taksonomiske kategorien eller eininga i klassifiseringa av parasittar og andre levande organismar. Ein vanleg definisjon av *art* er at den omfattar organismar som (potensielt) er i stand til å danna reproduksjonsdyktige avkom saman. Kva organismar som tilhøyrer ei gitt art er dermed bestemt frå naturen si side. For encella organismar utan kjønna formeiring er det derimot vanskelegare å definera ei art. Ein del organismar dannar genetisk identiske avkom (kloner), og nye variantar oppstår ved mutasjonar. Spørsmålet blir då kor store skilnadene i genetiske eigenskaper mellom den opprinnelige og den muterte populasjonen må vera før ein kan kalla mutantane ei ny "art".

Med moderne molekylærbiologiske metodar kan ein studera og sammanlikna sjølv genome til ulike individ/organismar. Ofte studerer ein berre nukleotidsekvensane til eitt eller nokre få gener som grunnlag for inndeling i arter og genotypar. Spørsmålet blir då kor store skilnader i den genetiske oppbygginga det må vera før ein skal seia at individa/organisme tilhøyrer ulike genotypar eller arter.

Klassifisering av artene i høgare taksonomiske kategoriar, dvs. i slekt (genus), underfamilie, familie, overfamilie, underorden, orden, klasse og rekkje (phylum), er derimot i stor grad avhengig av korleis ein definerer dei ulike kategoriane. I utgangspunktet undersøker ein nokre eksemplar av ei art og opprettar så sekundært ei slekt, som blir definert ut frå eigenskapane til dei undersøkte eksemplara av vedkomande art. Om ein tek med mange av eigenskapane til

denne arta som kriterium for den nye slekta, vil som regel få andre arter kunna oppfylle desse kriteria, og vi får ei slekt med berre éi, eller nokre få arter. Men talet på arter i ei slekt er også avhengig av om det faktisk er få eller mange arter med nesten dei same eigenskapane. Grupperinga av artene i ulike slekter er altså ikkje berre avhengig av graden av likskap mellom dei når det gjeld morfologi og biologi (utviklingssyklus, vertsforhold), men er også avhengig av korleis ein vel å definera dei ulike slektene. Tilsvarende gjeld for grupperinga av slektene i familiar og grupperinga av familiar i ordenar, osv. Dei som driv med taksonomi (klassifisering), har ofte ulike oppfatningar av korleis dei ulike taksonomiske einingane over artsnivå skal definerast. Dette kan føra til at ei gitt art blir plassert i ulike slekter av ulike forfattarar, eller at grupperinga av slekter i familiar og grupperinga av familiar i ordenar varierer. Ny kunnskap om morfologien og biologien til dei ulike parasittane, eller moderne genetiske analysar, kan også gjera det nødvendig å reklassifisera enkelte parasittar.

Ved studiet av parasittologi er systematikken fyrst og fremst et hjelpemiddel til å gje oversikt over kva parasittar og grupper av parasittar som har om lag dei same morfologiske og/eller biologiske eigenskapane.

Zoologisk nomenklatur

Den zoologiske nomenklaturen har meir eller mindre faste reglar for korleis dei ulike taksonomiske kategoriane skal skrivast. Eit artsnamn er samansett av to ord; eit slektsnamn, som blir skriva med stor førebokstav, og eit latinsk eller latinisert ord (substantiv eller adjektiv) som karakteriserer vedkomande art. I trykt tekst blir slekts- og artsnamn skriva med kursiv, i skrivemaskinskriven tekst blir/blei desse namna understreka (t.d. Haemonchus contortus). Bak artsnamnet til parasitten, eller ein annan organisme, blir ofte namnet på den som først beskreiv parasitten oppført saman med årstalet då arta blei beskriven for fyrste gong, til dømes: *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803. Ofte blir ei høgare systematisk klassifisering også føyd til: *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803. Klasse: Nematodar (Trichostrongylidae).

Rudolphi beskrev parasitten fyrst under namnet *Strongylus contortus*. Seinare delte Cobb slekta *Strongylus* opp i fleire nye slekter og plasserte *Strongylus contortus* i slekta *Haemonchus*. I systematikken blir difor slekta ståande som beskriven av Cobb. Arta *Haemonchus contortus* kan difor karakteriserast slik: *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898.

Slike revurderingar vrimlar det av i systematikken, og for mange artar sitt vedkomande er det mykje uorden. Ei og same art kan vera beskriven av ulike forskarar under ulike namn, og det som har vore sett på som éi art, kan i realiteten vera fleire ulike artar. Generelt har det fyrste namnet ei art har fått tildelt, *prioritet* i høve til seinere gjevne namn. Det eldste namnet på ei art blir dermed det gyldige namnet på vedkomande art, medan nyare namn på same art blir synonym til det eldste artsnamnet.

I parasittologien er det ingen faste reglar for forkorting av slektsnamnet i artsnamn. Som regel blir berre fyrste bokstav i slektsnamnet nytta i det forkorta namnet, for eksempel blir *Cooperia curticei* forkorta til *C. curticei*. Dette fører til at fleire slekter kan ha same forkorting, men det framgår gjerne av samanhengen kva for slektsnamn det er som er forkorta ved at namnet er skrive fullt ut fyrste gong det er nemnd i avsnittet eller kapitlet. Ein kan også nytta dei 2-3 fyrste bokstavane i artsnamnet for lettare å skilja to artar i ulike slekter i same tekst, t.d. *Ch. ovina* for *Chabertia ovina* og *Co. curticei* for *Cooperia curticei*.

Namn på familiar og underfamiliar har faste endingar, respektive **-idae** og **-inae**, medan namna på taxa (grupper) i dei høgare taksonomiske kategoriane har hatt varierende endingar i ulike delar av parasittologien. Det er ønskeleg å standardisera desse endingane, og følgjande endingar er blitt føreslått (sjå også kompendiet i systematikk):

Kategori	Ending	Taxon
Klasse	-a	Nematoda
Orden	-ida	Strongylida
Underorden	-ina	Strongylina
Overfamilie	-oidea	Strongyloidea
Familie	-idae	Strongylidae
Underfamilie	-inae	Strongylinae

Når det gjeld namn på parasittære infeksjonar (sjukdommar) har ein innen veterinærmedisinsk parasittologi rådd til å nytta endinga **-osis**, i fleirtal **-oses** (på norsk **-ose**), men endinga **-iasis** er framleis ein del nytta, spesielt i humanmedisinsk parasittologi (f.eks. trypanosomiasis). Parasittære sjukdommar eller infeksjonar generelt blir kalla *parasittosar*, medan namnet på infeksjonar som skuldast spesifikke parasittar eller parasittgrupper som regel blir danna ved å føya endinga **-osis** til rota av nominativforma av vedkomande taxa.

Her følgjer nokre døme: *Trypanosoma* → trypanosomosis; *Sarcocystis* → sarcocystiosis, *Dicrocoelium* → dicrocoeliosis; *Trichinella* → trichinellosis; *Varroa* → varroosis; Trichostrongylidae (familie) → trichostrongylidosis. For taxa som endar på **-x**, blir sjukdomsnamnet danna frå rota av genitivforma av vedkomande taxa: *Demodex* → Demodicis → demodicosis; *Pulex* → Pulicis → pulicosis. Når slektsnamnet endar på **-zoon**, føyer ein endinga **-osis** til heile slektsnamnet: *Encephalitozoon* → encephalitozoonosis. Reglane for namngjevinga og ei fylldig liste med namn på parasittar og dei sjukdommane dei framkallar, står i artikkelen "Standardized Nomenclature of Animal Parasitic Diseases (SNOAPAD)" i tidsskriftet *Veterinary Parasitology* 1988, 29:299-326.

3. HOVUDGRUPPENE AV PARASITTAR

Parasittane tilhøyrer ikkje ei bestemt taksonomisk gruppe av organismar, men er ei svært heterogen samling av organismar med representantar frå svært ulike "zoologiske" grupper. Parasittane frå dei ulike hovudgruppene har eigentleg berre det til felles at dei er avhengige av ein annan organisme, ein vert, for å kunna overleva, medan dei er svært ulike i morfologi og utviklingsbiologi. Tilpassinga til eit parasittisk levevis har likevel ført til visse fellestrekk i biologi, som vi skal sjå nærare på i dei etterfølgjande kapitla.

Parasittane omfattar eukaryote eincella og fleircella organismar. Dei fleircella parasittane tilhøyrer underriket METAZOA innanfor dyreriket, ANIMALIA. Dei eincella parasittane blei tidlegare klassifiserte i underriket PROTOZOA innanfor dyreriket. Men i dei seinare åra har levande organismar blitt grupperte i dei fire rika ANIMALIA (dyr), PLANTAE (planter), FUNGI (sopp) og PROTOCTISTA eller

PROTISTA (eincella og enkelte fleircella organismar som korkje er typiske dyr, planter eller sopp). Dei eincella parasittane har i dette systemet blitt plasserte i underriket Protozoa i riket PROTOCTISTA, og dei kan såleis ikkje kallast eincella *dyr*. Underriket Protozoa er igjen blitt inndelt i sju rekkjer (phyla), men berre fem av desse rekkjene omfattar parasittiske artar som har noko å seia i veterinærmedisinen. Denne klassifiseringa er nytta i oversynet nedanfor og i dei andre kompendia i parasittologi av denne forfattaren. Men i dei seinare åra har det kome fleire framlegg til omfattande omklassifiseringar av dei eincella organismane, inkludert dei parasittiske formene. Etter desse framlegga blir eincella organismar grupperte i minst tre rike, ARCHEZOA, PROTOZOA og CHROMISTA. Fleirtalet av dei parasittiske artene av interesse i veterinærmedisinen finst framleis i gruppa Protozoa, medan ein del flagellatar og alle mikrosporidiane er

overførte til riket Archezoa. Rekkja Myxozoa er av somme føreslått overført til dyreriket av di medlemmene av denne gruppa ser ut til å vera "primitive" fleircella organismar. Desse endringsframlegga er eit resultat av nyare forskning, som viser andre slekt-

skapstilhøve mellom ulike grupper enn dei ein tidlegare har rekna med. Denne nye klassifiseringa vil etter kvart også måtta innarbeidast i læremateriell i parasittologi, sjølv om den systematiske plasseringa ikkje har noko å seia for eigenskapane til dei einskilte parasittane.

Overrike: **EUCARYOTAE** (med cellekjerne omslutta av membran)

Rike: **PROTISTA/PROTOCTISTA** (organismar som korkje er typiske dyr, planter eller sopp)

Underrike: **PROTOZOA** (eincella organismar)

Rekkje: **Sarcomastigophora**

Klasse: Zoomastigophorea (flagellatar) - frittlevande eller parasittiske med direkte el. indirekte utvikling.

Klasse: Lobosea (amøber) - frittlevande/parasittiske med direkte eller indirekte utvikling.

Rekkje: **Apicomplexa**

Klasse: Sporozoea (sporozoar) - alle er parasittiske med direkte eller indirekte utvikling.

Rekkje: **Microspora**

Klasse: Microsporea (mikrosporidiar) - alle er parasittiske, dei fleste med direkte utvikling.

Rekkje: **Myxozoa** (myxosporidiar) - alle er parasittiske med direkte (?) eller indirekte utvikling [blir no rekna som primitive fleircella dyr og vil truleg bli overført til dyreriket].

Rekkje: **Ciliophora** (ciliatar) - frittlevande eller parasittiske med direkte utvikling.

Rike: **ANIMALIA** (dyreriket)

Underrike: **METAZOA** (fleircella dyr)

Rekkje: **Platyhelminthes** (flatormar) - *acoelomate*; manglar kroppshole, rommet mellom tarmkanalen og det ytre tegumentet er utfyllt av eit svampliknande parenkym.

Klasse: **Monogenea** (haptorormar) - alle parasittiske med direkte utvikling; tvekjønna.

Klasse: **Trematoda** (trematodar, ikter) - alle parasittiske med indirekte utvikling; tvekjønna med unntak av medlemmer av familien Schistosomatidae, som er særkjønna.

Klasse: **Cestoda** (cestodar, bendelormar) - alle parasittiske, dei aller fleste med indirekte utvikling; tvekjønna med 1-2 sett med hankjønns- og hokjønnsorgan i kvart ledd.

Rekkje: **Nemathelminthes** (rundormar) - *pseudocoelomate*, har ei "falsk" kroppshole, dvs. tarmkanalen (sentralt) er omgjeven av eit væskefylt holrom, men dette holrommet er ikkje avgrensa av peritoneum.

Klasse: **Nematoda** (nematodar, rundormar) - frittlevande eller parasittiske med direkte eller indirekte utvikling; særkjønna.

Rekkje: **Acanthocephala** (krassarar) - *pseudocoelomate*; alle parasittiske med indirekte utvikling, særkjønna).

Rekkje: **Arthropoda** (arthropodar, leddyr) - *eucoelomate*; dvs. dei har ei ekte kroppshole utkledd med peritoneum.

Klasse: **Arachnida** (edderkoppdyr)

Underklasse: **Acari** (middedyr) - frittlevande eller parasittiske med direkte utvikling; særkjønna.

Klasse: **Insecta** (insekt) - frittlevande eller parasittiske med direkte utvikling; særkjønna.

Klasse: **Crustacea** (krepssdyr) - frittlevande eller parasittiske med direkte utvikling; særkjønna.

Rekkje: **Pentastomida** (femmunnar, tungeormar) - *eucoelomate*; alle parasittiske, dei fleste med indirekte utvikling, særkjønna.

4. GENERELT OM PARASITTAR OG PARASITTISME

Tilpassingar til parasittisme

Parasittane kan oppfattast som sterkt spesialiserte organismar, som har tilpassa seg til å leve i spesielle miljø. Samanlikna med dei opprinnelege frittlevande formene har det skjedd morfologiske og fysiologiske forandringar som gjer dei parasittiske formene betre i stand til å finna ein vert, opphalda seg i/på ein vert, og overføra smitte til nye vertsorganismar. Parasittane er økonomiske. Dei brukar ikkje tid og energi på å utvikla organ/organellar som dei ikkje har bruk for i sitt spesielle miljø. Samanlikna med sine frittlevande slektningar kan parasittane vera svært omdanna. Hos torsk finst ein ormeliknande parasitt (*Lernaeocera branchialis*) på gjellene. Det er eit krepsdyr, men dei vaksne stadia liknar på ingen måte på frittlevande krepsdyr. Larvene, derimot, er typiske for krepsdyra.

Vi har fleire typar av tilpassingar:

1. Tilpassingar for å finna verten

- Passivt: Egg av spolorm er klebrige og heftar seg lett til hudoverflata til verten, og kan deretter slikka opp, t.d. frå spenane til purka når grisungane pattar mora.
- Aktivt: Insekt kan vera utrusta med kjemo-reseptorar som hjelper dei å finna verten.

2. Endringar av munnparti og fordøyingskanal, og utvikling av tilheftingsreiskapar

Blodsugande arthropodar som t.d. mygg og klegg har utvikla stikkemunn (snabel). Mygg har svært tunne munnreiskapar, slik at dei kan suga blod direkte frå kapillæra. Klegg har grovare reiskapar, og 'klipper' eit lite hol i huden, og syg deretter opp blod som siv ut i dette holet (pool feeders). Dei fleste blodsugande parasittar skil ut antikoagulerande stoff slik at dei lett skal kunna suga opp blodet frå verten. Somme parasittar skil ut vevsoppløysande enzym, anten for å kunna suga opp vevet og nytta det som næring, eller for å kunna bane seg veg gjennom vevet. Munnrelane kan vera forsynt med hakar for tilhefting til verten (t.d. hypostomen hos flått, *Ixodidae*). Bendelormane har sugeskåler eller sugefurer i framenden (på scolex), som dei nyttar for å halda seg fast til tarmslimhinna hos verten. Mange bendelormar har i tillegg krokliknande strukturar på scolex.

3. Modifikasjon, reduksjon eller tap av organ

Lemnene hos ektoparasittar er ofte utstyrte med tilheftingsreiskapar som klør o.l., slik at dei skal kunna halda seg på verten. Insekt har i utgangspunktet to par venger, men hos dei obligat parasittiske gruppene lus og lopper er vengene blitt heilt borte, og hos gruppa tovenger (*Diptera*), som omfattar mange parasittiske arter, er det eine vengeparet blitt borte. Og somme tovenger er heilt utan venger, som sauekraabben, *Melophagus ovinus*, eller dei kastar av seg vengene etter at dei har funne ein vert, som hjortelusfluga, *Lippoptena cervi*. Dei fleste endoparasittar manglar auge, og dei har som regel ingen organ for rørsle (lemmer, venger, osv.). Fordøyingskanalen er borte hos cestodane, som tek opp næring gjennom

tegumentet. Desse parasittane lever i tarmkanalen hos verten, der dei er omgjevne av næringshaldig substans.

4. Modifisering av reproduksjonen

Når berre larvestadiet er parasittisk og mordyret aktivt kan oppsøka verten (t.d. bremsehaa), er det tilstrekkeleg med en moderat reproduksjonsevne. Det same gjeld insekt og middedyr som har heile sin utviklingsyklus på ein vert og blir overførte ved direkte kroppskontakt mellom vertane. Hovudlusa hos menneskets, *Pediculus humanus*, produserer såleis berre 80-100 egg, og flatlusa, *Phthirus pubis*, produserer 40 egg. For dei mange parasittane som sender sine reproduksjonsprodukt (egg, cyster, oocyster) meir eller mindre på lykke og fromme ut i miljøet utanfor verten, er det derimot naudsynt med ei svært stor reproduksjonsevne, fordi det berre er ein ørliten sjanse for at det enkelte avkommet skal treffa på nokon ny vert.

Reproduksjonsevna kan aukast på fleire måtar:

(a) *Auka eggproduksjon*: Det kan skje ved at kvart ovarium har ein auka kapasitet for produksjon av egg. Hoer av spolormen *Ascaris suum* har to ovarium, og kan produsera 200 000 egg om dagen, og opptil 60 millionar egg på eit år. Eggproduksjonen kan også aukast ved å auka talet på kjønnsorgan. Hos bendeldormane, som er samansette av ei kjede av opptil fleire hundre ledd, inneheld kvart ledd 1-2 sett med hannlege og hولة kjønnsorgan. Hos bendelormane og mange andre parasittar utgjer kjønnsorgana størstedelen av kroppen. Men eggproduksjonen hos ei parasittart kan vise store variasjonar frå individ til individ. Reaksjoner fra verten si side kan også hemma parasitten sin eggproduksjon. Når talet på innvollorm hos ein vert aukar, vil ofte eggproduksjonen per orm gå ned. Vertsdyret sin ernæringsstilstand og immunstatus kan også påverka parasitten sin eggproduksjon.

(b) *Modifikasjonar som aukar sjansane for befrukting av egg*: Bendelormar og iktar er hermafroditte (tvekjønna), og kan befrukta seg sjølve, medan dei fleste andre fleicella parasittane er særkjønna og må finna ein make å para seg med. Rundormar i slekta *Strongyloides* har derimot partenogenese (jomfrufødsel), slik at det berre finst vaksne hoer og ingen vaksne hannar. Særkjønna parasittar kan ha strukturar som gjer det lettare for to individ av motsett kjønn å halda kontakt med kvarandre. Hannar i ordenen *Strongylida* har til dømes ein paraply-liknande struktur, Bursa copulatrix, i bakre ende, som dei brukar for å klamra seg fast til hoene med under kopulasjonen. Hos *Syngamus trachea*, som tilhøyrer denne gruppa, sit hannar og hoer konstant kopulasjon i eit Y-forma par. (c) *Ukjønna formeining i lussyklusen*: Hos somme iktar, m.a. hos den store og vesle leverikta, og hos somme bendelormar, kan visse larvestadium formeira seg ukjønna, slik at eit enkelt egg utskilt frå endeverten kan gje opphav til mange infektive larver i mellomverten. Hos bendelormen *Echinococcus granulosus* kan det bli danna tusenvis av anlegg til nye bendelormer inni hydatiden frå kvart egg eller sekskake-larve som kom inn i mellomverten. Hos dei eincella koksidiene kan det inni verten bli danna tusenvis av nye, infektive organismar frå ein einskild infektiv sporozoit gjennom ukjønna formeining i form av mangedeling eller stadig todeling. Dette fører til at det blir danna tusenvis av nye oocyster for kvar oocyste som

blei teken opp.

5. Tilpassing til verten sitt levevis, som aukar sjansane for overføring av parasitten

(a) Aktive handlingar frå parasitten si side: Larvene av mange nematodar hos planteetarar kryp opp på beitegraset, og aukar dermed sjansane for å infisera ein vert samanlikna med passive infektive stadium som larver inni egg (det er usikkert om larvene aktivt kryp opp på graset, eller berre følgjer passivt med i væskefilmen utanpå graset; larvene kan berre koma seg opp på graset når dette er vått på grunn av regn eller dogg). Cercariar av leverikta *Fasciola hepatica* forlet mellomvertssniglen hovudsakleg når denne er neddykka i reint vatn ved kraftig nedbør og flaum. Når så flaumen er over og vatnet trekkjer seg tilbake, sit larvene på graset eit stykke oppe på land, der graset er godt og dyra beitar.

Larvene til somme nematodar finst i blodet hos pattedyr, og blir overførte ved hjelp av blodsugande insekt (mygg). Det kan vera stor døgnvariasjon i førekomen av larver i blodet, gjerne slik at talet på larver er størst morgon og kveld når myggen syg blod.

(b) Passive infektive stadium: Desse kan koma i kontakt med verten gjennom ein aktiv mellomvert, transportvert eller paratenisk vert. Ein transportvert som meitemakk kan til dømes frakta parasittlarver eller egg opp av jorda. Parasittar med ein indirekte livssyklus har gjerne "valt" ein mellomvert eller vektor som endeverten eller vertebratverten normalt: (1) medvite (bevisst) brukar som næring (t.d. vertskombinasjonen rovdyr/byttedyr for *Toxoplasma*, *Sarcocystis*, *Taenia*, *Echinococcus*; og skogflått/storfe for *Babesia*, *Theileria*), (2) meir tilfeldig, men nokså regelmessig, får i seg med føret (t.d. planteetarar/sniglar som for små lungeormar hos småfe), eller (3) som aktivt oppsøker endeverten eller vertebratverten (t.d. pattedyr/blodsugande insekt for trypanosomar og filariar).

Infeksjonsveggar

Ektoparasittar

Ektoparasittane kan smitta verten på følgjande måtar:

- (1) Temporære ektoparasittar (f.eks. fluger, mygg) oppsøker sjølv verten si hud, der dei hentar næring med munndelane, som er tilpassa stikking, suging eller slikking.
- (2) Periodiske, stasjonære ektoparasittar hos fisk (f.eks. visse ciliatar og krepsdyr) kan ha spesielle bevegelege spreingsstadium som kan oppsøka og etablara seg på nye vertsdyr, sjølv om det er ein viss avstand mellom vertane.
- (3) Permanente, stasjonære ektoparasittar som lus og skabbmidd lever på hudoverflata mellom hår eller fjører. Lusa har ein flatttrykt kropp, og føtene har kraftige klør, som dei brukar til å klamra seg fast til verten med. Somme middar kan grava gangar i huda. Desse permanente ektoparasittane smittar nye vertsdyr hovudsakleg ved direkte kontakt mellom dyra, ofte frå mor til avkom i dieperioden. Men dei kan også overførast ved indirekte kontakt

mellom dyra, dvs. via felles børstar, dekken eller liggjeunderlag, eller hender og klede til personar som steller dyra.

Endoparasittar

Endoparasittane kan koma inn i verten på følgjande måtar:

1. Gjennom naturlege opningar

(a) Gjennom munnen. Peroralt opptak er den vanlegaste infeksjonsmåten. Slik smitte skjer ved vatn- og føropptak, og hos nokre parasittar (til dømes *Strongyloides*, *Toxocara cati*) også med kolostrum og morsmjølk. Vidare kan det skje ved slikking av hårlaget, bingeolv, innreiing, o.l. Hos storfe, småfe og hest er oral smitte via larver på beitegraset i beiteperioden svært viktig.

(b) Gjennom opningane for ekskresjonsorgana, inkludert anus. Dette er lite aktuelt hos husdyr.

(c) Gjennom respirasjonsvegane. Dette er lite aktuelt hos husdyr, men svelgbremsen hos rein sprøyter larver inn i naseborane til reinen.

(d) Gjennom opningane for reproduksjonsorgana (seksuell overføring). Nokre få parasittar nyttar dette; til dømes flagellatane *Tritrichomonas foetus* hos storfe og *Trypanosoma equiperdum* hos hest.

2. Gjennom huda (perkutan infeksjon)

(a) Ved eigen hjelp kan larver av hudbrems (*Hypoderma*, *Oedemagena*) penetrera huda og vandra inn i kroppen. Dette gjeld også larver av visse nematodar (*Strongyloides* og hakeormar) og sømjande larver (cercariar) av ikter i familien Schistosomatidae (m.a. årsak til cercariedermatitt hos menneske).

(b) Ved hjelp av blodsugande, temporære parasittar, for eksempel insekt eller middedyr, kan parasittane bli inokulerte i cutis eller subcutis. Dette gjeld for mange protozoar og nematodelarver.

3. Transplacental (intrauterin) infeksjon

Smitte av fosteret i uterus er vanleg for spolormen *Toxocara canis* hos hund og rev, og for spolormen *Toxocara vitulorum* hos storfe/kalv. Protozoen *Toxoplasma gondii* kan også smitta fosteret dersom mora blir smitta med denne parasitten for første gang under graviditeten/drektigheita, dvs. dersom mora ikke er immun mot parasitten.

4. Transovarial infeksjon

Med dette meiner ein at egga hos infiserte hoer blir infisert av parasitten, slik at avkommet til den infiserte hoa også blir smitta. Dette skjer bl.a. ved *Babesia divergens*-infeksjon av skogflåtten *Ixodes ricinus*. Flåtten er endevert for protozoen *Babesia divergens*, som er parasitt i erythrocyttane hos storfe. Hos hoflåttan blir egga infisert med *Babesia*, slik at alle avkom av flåtten også blir infisert, og dermed smittefarlege for storfe.

Skadeleg effekt av parasittar

Graden av skadeverknader av parasitten på verten er avhengig av fleire faktorar:

1. Talet på parasittar

Som regel vil skadeverknaden av ei parasittart stiga med talet på parasittar i dyret. Dette talet treng ikkje vera identisk med talet på parasittar som kom inn i dyret (infeksjonsdosen). Dei aller fleste eincella parasittar, og nokre få fleircella parasittar, vil såleis formeira seg ukjønna i vertedyret. I slike tilfelle kan relativt få organismar infisera ein vert, oppformeira seg ukjønna, og likevel føra til stor skade i verten. Når det gjeld dei fleste flercella parasittar, som ikkje formeirer seg i verten, blir skaden større om ei bestemt mengde infektive stadium kjem inn i verten i løpet av eit kort tidsrom, enn om opptaket skjer over ein lengre periode.

2. Virulensen til parasitten

Parasittene si evne til å skada verten varierer sterkt fra art til art. Også innanfor same art kan det vera stammer med ulik virulens.

3. Lokalisasjonen av parasitten

Ektoparasittar er som regel mindre skadelege enn endoparasittar. Intracellulære parasittar øydelegg meir enn ekstracellulære parasittar. Parasittar som lever i livsviktige organ, som hjernen, kan ha svært store skadeverknader.

4. Alder og immunstatus til verten

Vertens immunstatus har mykje å seia for om ein parasitt skal kunna føra til skade eller ikkje. Dyr på fosterstadiet, spedyr og ungdyr vil som regel bli hardare ramma av ein parasitt enn eldre dyr. Dette gjeld sjølvsagt berre for parasittar som kan finnast hos både unge og eldre individ. Dei yngste aldersgruppene blir hardare ramma fordi dei har mangelfullt utvikla forsvarssystem mot parasittar og andre infektive agens.

Ulike forhold som svekkar immunforsvaret, vil også føra til at verten blir meir utsett for alvorlege parasittinfeksjonar. Dette kan vera stress, feilernæring/-underernæring, spesielt mangel på protein, strålebehandling eller immunsviktsjukdommar som AIDS hos menneske. Manglande immunreaksjonar fører til at fleire parasittar greier å etablere seg i verten, og dermed kan skadane bli større. Encellede parasittar som oppformerer seg i verten (dei aller fleste), vil kunna fommeire seg langt sterkare og over lengre tid hos ein vert med dårlege immunreaksjonar, enn hos ein vert med eit godt immunforsvar. Dette ser ein tydeleg hos AIDS-pasientar, som kan få kroniske og livstruande infeksjonar med ei rekkje eincella parasittar, som er relativt ufarlege for personar med et normalt immunforsvar.

Parasittane kan skada verten på ulike måtar:

1. Direkte vevsskade, betennelsesreaksjonar og abnorme vekstreaksjonar

Parasittane kan skada vertens celler og vev direkte.

Koksidiane utviklar seg i tarmepitelceller og øydelegg cellene. Direkte vevsskade kan også oppstå når larver eller vaksne parasittar aktivt vandrar gjennom veva. I fordøyingskanalen kan visse nematodar (strongylidar) skada slimhinna med sin munnkapsel eller tenner. Parasittane kan også framkalla vevsskade indirekte gjennom dei betennelsesreaksjonane dei fører til. Parasittane kan føra til akutte eller kroniske betennelsar med celleinfiltrasjonar, degenerasjonar og forkalkingar. Ved kronisk betennelse kan det oppstå granulom. Vidare kan verten svara på parasittinfeksjonar med abnorme vekstreaksjonar i form av hyperplasi, til dømes gallegangshyperplasi ved *Fasciola hepatica*-infeksjon, eller neoplasi, som til dømes sarkom (bindevævssulst) i oesophagus hos hund ved *Spirocerca lupi*-infeksjon.

2. Giftige eller allergene stoff frå parasittane

Somme parasittar kan skilja ut giftige stoff som kan framkalla sterke reaksjonar, til dømes eit toksin i spyttet til knott. Stoffskifteprodukt frå parasittane kan også ha slik verknad. Blodsugande parasittar kan injisera antikoagulerande stoff i stikksåra. Spyttet til mange blodsugande parasittar inneheld komponentar som verkar som allergen, og som fører til hypersensitivitetsreaksjonar ved ny kontakt med parasitten (t.d. allergiske reaksjonar mot loppestikk og myggstikk).

3. Mekaniske skadar

Mekanisk trykk på omkringliggjande vev kan ha store skadeverknader. Larven av cestoden *Taenia multiceps*, som blir kalla coenur(us), finst i hjernen hos sau, og fører til trykktrofi av hjernen med fatale følger. Echinococclærar av cestoden *Echinococcus granulosus* kan gje trykktrofi i lungene og lever. Grisens spolorm, *Ascaris suum*, kan føra til tilstopping av tarm eller gallegang. Lungeorm hos storfe kan blokkera store delar av luftvegane, slik at dyra får store pustevanskar. Mekaniske skadar kan også oppstå når parasittane vandrar i veva, t.d. skade av leverparenkymet p.g.a. larver av *Fasciola hepatica* og *Taenia hydatigena*.

4. Tap av eller redusert utnytting av næringsstoff

Blodsugande parasittar i tilstrekkeleg mengde kan føra til eit så stort blodtap at verten blir klinisk sjuk eller dør av anemi. Blodtapet omfattar både det blodet parasittene syg i seg, og det blodet som går tapt på grunn av etterblødnigar frå stikksåra til parasitte. Parasittar i tarmen kan fjerna næringsstoff frå verten. Bendelormen *Diphyllobothrium latum* konkurrerer med verten (menneske) om B₁₂ i tarmen, slik at anemi kan oppstå. Mage-tarmparasittar kan føra til redusert førtutnytting og tap av protein fra tarmen ved å skada tarmslimhinna og framkalla betennelsesreaksjonar, som fører til utsiving av serum til tarmlumen. Mange tunntarmsparasittar fører til forkortingar eller samanvaksingar mellom tarmtottane og dermed mindre areal for fordøying og absorpsjon av næring. I tillegg

kan dei føra til redusert enzymaktivitet i børstesaumen (mikrovilli) og nedsett fordøying av den grunn. Somme parasittar kan også føra til redusert føropptak ved å påverka nivået av dei appetittregulerande hormona.

5. Overføring av bakteriar, virus eller andre parasittar

(a) *Overføring av andre parasittar*: Blodsugande insekt og middedyr kan fungera som vektorar og overføra mange ulike parasittar. Ved *syklisk overføring* gjennomgår den parasitten som blir overført, ei utvikling i arthropoden. Det gjeld t.d. med protozoar som *Babesia divergens* i flåtten *Ixodes ricinus*, og *Trypanosoma*-arter hos tsetse-fluger. Ved *mekanisk overføring* gjennomgår den parasitten som blir overført, inga utvikling i/på den parasitten (vektoren) som overfører førstnemnde. *Trypanosoma evansi* kan overførast direkte fra dyr til dyr med blodsugande insekt, t.d. klegg. Kleggane sug blod frå eitt dyr, flyg over til neste, og inokulerer parasittane med stikkesnabelen når dei sug blod att. Flyger kan føre med seg larver av nematoden *Oesophagostomum* frå grisehus til grisehus. Larvene festar seg til bena på flugene når flugene spaserer på gjødsel.

(b) *Overføring av bakteriar og virus*: Både ekto- og endoparasittar kan overføra bakteriar og virus. I Noreg er det m.a. påvist at miltbrannsbakterien er blitt overført til storfe av klegg. Bakterien *Borrelia burgdorferi* blir overført av skogflått. Influenzavirus hos gris kan overførast med lungeorm. Ei rekkje meir uspesifikke bakteriar og virus kan implanterast ved insektsstikk i huda og bakteriar kan sekundært infisera lesjonar framkalla av parasittane, t.d. i tarmslimhinna.

6. Reduksjon av vertens resistens mot bakteriar, virus eller andre parasittar

Parasittisme vil ofte redusera trivnaden til eit dyr og gjera det meir mottakeleg for mange andre infeksjonar. I mange tilfelle er det ein gjensidig skadevirknad av parasittane og dei andre infektive agens, slik at det er vanskeleg å seia kva som er det primære. Somme parasittar har også ein direkte immunhemmande effekt på verten, t.d. hårsekkmidd *Demodex canis* hos hund.

Vertsimmunitet, paramunitet og resistens mot parasitter

Vertens forsvarssystemer mot parasitter

En verts forsvarssystem mot parasitter og andre infektive agens omfatter to hovedtyper av reaksjoner: antigenspesifikke og antigenuspesifikke. De antigenspesifikke reaksjonene fører til et spesifikt vern mot helt bestemte antigen, og blir kalt for immunitet. Immunreaksjonene er karakterisert ved dannelse av antigenspesifikke antistoffer og immunceller. Et individ kan ha fått immuniteten mot et gitt antigen passivt fra moren (intrauterint eller med kolostrum), eller aktivt etter selv å ha blitt utsatt for antigenet, enten ved naturlig infeksjon eller ved vaksinerings. Et individ

bruker en viss tid (1-4 uker) på å utvikle immunitet mot et antigen, men når immuniteten først er utviklet, har den relativ lang varighet (fra måneder til år). Videre vil immunreaksjonene gjerne bli forsterket ved nye eksponeringer for et antigen (boostereffekt).

De uspesifikke reaksjonene er rettet mot mange ulike (de fleste) infektive agens og annet kroppsfremmed materiale. De viktigste uspesifikke reaksjonene ved parasittinfeksjoner er fagocytose (endocytose) og betennelse. Fagocytose medfører at kroppsfremmed materiale, som for eksempel protozoer, blir tatt inn i spesielle celler (monocytyter, polymorfkjernede leukocytyter, reticuloendoteliale celler i lever og milt), og fordøyd i disse cellene. Fagocytose kan foregå uavhengig av de antigenspesifikke reaksjonene, men foregår i langt større grad dersom antistoff mot vedkommende antigen også er tilstede.

En betennelsesreaksjon starter ved at histamin blir frisatt fra mastceller lokalt der parasittene (eller andre mikroorganismer) forårsaker vevsskade. Histamin fører til vasodilatasjon og øket kapillærpermeabilitet. Dette fører så til øket blodgjennomstrømming, lekkasje av plasmaprotein, og utvandring av leukocytyter. I den første, akutte fasen av en betennelse finner en vesentlig polymorfkjernede (nøytrofile) leukocytyter i det betente området, men etter hvert blir disse erstattet av monocytter/makrofager og lymfocytyter. Betennelsesreaksjonene, sammen med de andre uspesifikke reaksjonene, kan bidra til å eliminere parasittene fra verten, enten ved fagocytose (protozoer), eller ved at disse reaksjonene endrer nærmiljøet til parasittene på en slik måte at det hemmer parasittenes videre utvikling. Men vanligvis må disse uspesifikke reaksjonene få hjelp fra de immunologiske reaksjonene som etter hvert utvikles, for at verten skal greie å kontrollere parasittene.

Ved parasittinfeksjoner taler en også om resistens. *Resistens* er en medfødt, genetisk bestemt beskyttelse (uimottakelighet) hos visse dyrearter eller raser (individ, organ, aldersgrupper) mot visse infektive agens. Resistensen er altså spesifikt rettet mot visse organismer eller antigen, den er antigenspesifikk. Resistensen er helt passiv fra et individs side, dvs. at ingen aktive cellulære eller humorale reaksjoner er nødvendige for å hindre utviklingen av en parasitt som vedkommende er resistent mot. Grunnlaget for resistensen er de spesielle anatomiske eller fysiologiske forholdene hos vedkommende dyreart (rase, individ, aldersgruppe). Visse stoffer som er nødvendige for en parasitts vekst og reproduksjon kan for eksempel mangle hos de resistente artene eller hos individ i den resistente aldersgruppen. Resistensen kan til en viss grad svekkes ved feil- eller underernæring. Ved seleksjon kan en få fram dyr som er mindre mottakelige mot visse parasitter, dels pga. bedre resistens og dels pga. bedre immunforsvar.

Arter som er resistente mot en parasitt, kan altså ikke fungere som vert for vedkommende parasitt. Dette ytrer seg ved at en bestemt parasitt bare forekommer hos visse arter av vertsdyr. I husdyrholdet kan dette være av stor betydning. De aller fleste nematodene hos hest

forekommer ikke hos drøvtyggere. Av drøvtyggernes nematoder er det bare en eneste art, *Trichostrongylus axei*, som leilighetsvis kan angripe hest. På grunn av dette kan hest beite arealer som er sterkt infisert med frittlevende, infektive stadier av storfenematoder, og likeledes kan storfe trygt benytte beiter med mye hestenematoder. Alternierende beiting med hest og storfe (ett år med hest, ett år med storfe, osv.) er derfor et godt profylaktisk eller beitehygienisk tiltak mot parasitter hos både hest og drøvtyggere. ("Men hva skal vi med alle hestene?", spurte en dypsindig student i sitt eksamenssvar).

Vertsimmunitet mot parasitter

Parasitter framkaller ofte en rekke immunreaksjoner hos verten, både cellulære og humorale, men det er ikke alltid disse immunreaksjonene er i stand til å eliminere parasittene fra verten eller hindre en ny infeksjon. Ofte er de spesifikke immunreaksjonene alene ikke i stand til å eliminere en parasitt, men må virke sammen med de uspesifikke reaksjonene for å gi verten effektiv beskyttelse mot parasitten. Den relative betydningen av den cellulære (T-lymfocytter) og den humorale (antistoff) immuniteten ved de ulike parasittinfeksjonene er lite kjent. Parasitter som holder til ute i vertens vev og blodbaner (for eksempel mange protozoer) induserer gjerne sterkere immunreaksjoner enn parasitter som holder til i mage-tarmkanalen eller på kroppsoverflaten.

Mange protozoer lever og fomerer seg intracellulært, men de finnes også ekstracellulært i vevene når de sprer seg fra celle til celle og i blodet når de spres til andre deler av organismen. Når de ligger intracellulært er de beskyttet mot den humorale immuniteten, men kan til en viss grad påvirkes av cellulær immunitet. Humoral immunitet kan hemme spredningen med blodet.

I mange tilfelle er de immunologiske reaksjonene fra vertens side ikke særlig framtrekkende. En del av forklaringen på dette er at et parasitt-verts-forhold har utviklet seg over lang tid, slik at en har fått en seleksjon av parasitter som forårsaker moderate immunreaksjoner. Slike parasitter vil nemlig ha størst sjanse til å overleve som art. Parasittene har også utviklet metoder for å unngå vertens immunreaksjoner. Mange trypanosomer (flagellater) er for eksempel i stand til stadig å forandre sin antigene overflatestruktur, slik at på det tidspunkt verten har utviklet immunreaksjoner mot én type antigener, finnes det allerede noen trypanosomer som har en ny overflatestruktur, og dermed kan overleve angrepet fra vertens immunapparat. Dette fører til vedvarende immunreaksjoner som kan skade verten, uten at parasittene blir eliminert.

Graden av vertsimmunitet som blir utviklet etter naturlig infeksjon med en parasitt er bl.a. avhengig av infeksjonsdosen og infeksjonsmåten. Hvis mange parasitter angriper verten over et kort tidsrom, kan en slik massiv dose effektivt stimulere vertens immunapparat og føre til rask utvikling av immunitet. Derimot kan flere små doser over et lengre tidsrom stimulere immunapparatet for dårlig til at det utvikles effektive

immunreaksjoner. Men det motsatte forhold kan også forekomme, bl.a. fordi dyret trenger en viss tid på å utvikle effektive immunreaksjoner. Blir mange parasitter tatt opp i løpet av kort tid, kan de nå kjønnsmodning før vertens forsvarsmekanismer er utviklet. Om samme mengde infektive stadier blir tatt opp over et lengre tidsrom, vil verten få tid til å utvikle immunreaksjoner som påvirker de sist opptatte parasittene. Dette er vanlig bl.a. ved lungeorminfeksjon hos storfe.

Immuniteten mot mange parasittinfeksjoner taper seg hvis det ikke er et lite reservoar av parasitter igjen i organismen. Dette fenomenet kalles *premunitet*. Hvis parasittene dør ut, tapes immuniteten gradvis, og dyrene kan få kliniske symptomer ved en reinfeksjon.

Generelt er immunitet overfor flere celledede parasitter meget labil, og hos ett og samme individ kan den variere i løpet av året. Endringer i vertens hormonstatus kan påvirke immuniteten. Dette sees tydelig hos sau, der prolactinproduksjonen i samband med lemming og laktasjon om våren nedsetter immuniteten mot nematoder. Dette fører til at flere reaktiverte hypobiotiske larver utvikler seg til kjønnsmodne ormer, og til at de kjønnsmodne hunnene produserer flere egg enn i ikke-lakterende søyer eller i værer. Vi kan dermed få en sterk utsmitting av beitene med parasittegg fra søyene om våren ("spring rise"). Dårlige ernæringsforhold kan også svekke immuniteten, spesielt proteinmangel.

Immunprofylakse mot parasitter

Det noe mangelfulle kjennskapet til immunreaksjonene ved ulike parasittinfeksjoner har gjort det vanskelig å utvikle effektive vaksiner mot parasitter. En vaksine mot parasitter kan enten bestå av levende parasitter, eller av dødt materiale (ekstrakt) fra parasitter. For å være effektiv, må en vaksine basert på dødt materiale inneholde antigener som framkaller immunreaksjoner som er skadelige for parasitten, mens alle de andre antigenene er uvesentlige. Men ofte vet en ikke hvilke antigener (hvilken del av/stoff fra parasitten) som induserer beskyttende immunreaksjoner, dvs. immunreaksjoner som kan føre til at parasitten blir eliminert.

En levende vaksine kan bestå av normale, infektive parasitter, eller av normale parasitter som er forandret (attenuert) på en eller annen måte, slik at de er blitt mindre patogene. Ved bruk av normale parasitter til vaksiner, benytter en enten en liten mengde med parasitter, eller en gir en større infeksjonsdose, men kontrollerer infeksjonen ved hjelp av medikamenter. Mot koksidiøse (*Eimeria*-infeksjon) hos kyllinger har man brukt en vaksine som består av en liten dose med oocyster av de aktuelle artene. Disse oocystene blir gitt i drikkevann eller fôr til kyllingene i deres første leveuke. Kyllingene blir altså utsatt for en kontrollert, moderat infeksjon, slik at de utvikler immunitet mot senere naturlige infeksjoner. I senere år har man tatt i bruk vaksiner basert på *Eimeria*-stammer med forkortet livssyklus, slik at de gjør mindre skade under utviklingen, men likevel stimulerer immunapparatet.

Til immunisering mot bl.a. *Babesia divergens*-

infeksjon hos storfe brukes injeksjon av blod fra infiserte dyr som inneholder normale, virulente organismer, men man gir dyra samtidig et medikament for å kontrollere infeksjonen. Denne prosedyren gir en effektiv immunisering.

Til vaksinasjon mot lungeormen *Dictyocaulus viviparus* hos storfe brukes infektive larver som er svekket (attenuert) ved bestråling. Disse larvene er så sterkt svekket at de ikke kan utvikle seg videre til de mer patogene stadier. Men de utvikler seg såpass lenge i vertsorganismen at de induserer dannelse av immunitet. Denne vaksinen har hatt stor betydning i bekjempelsen av lungeorm hos storfe, spesielt i Storbritannia.

I tillegg til bestråling kan parasittene attenueres (tape virulensen) ved vedvarende passasje i unormale verter, eller i cellekulturer. I noen tilfelle kan en også benytte apatogene, naturlig forekommende heterologe arter eller stammer. Dette innebærer at en immuniserer en vert mot en patogen parasitt ved å infisere verten med en annen, apatogen art eller stamme. Vertsimmuniteten mot parasitter er imidlertid ofte svært artsspesifikk, slik at immunitet mot én art normalt ikke gir beskyttelse mot infeksjon mot en annen art, selv om denne tilhører samme slekt.

Drepte parasitter, eller homogenat av parasitter, spesielt av metazoer, har vist seg å være lite effektive i å indusere beskyttende immunitet. Ekstrakt av visse parasitter, dvs. visse løselige parasittantigener, sannsynligvis enzymer, har derimot vist seg å være i stand til å indusere effektiv immunitet.

Som et resultat av en langvarig tilpasning mellom parasitt og vert er mange parasitter ikke særlig immunstimulerende, og vaksinasjon med ytre antigener, som verten normalt blir eksponert for har gitt dårlige resultater. I det siste har man derfor tatt i bruk antigener som normalt er skjult for verten, f.eks. komponenter fra parasittens tarmkanal hos blodsugende parasitter som flått, for å immunisere dyra. Dyras antistoffer/immun-celler reagerer med disse skjulte antigenene, og fører til dødelige skader på parasitten. Moderne genteknologi har også øket mulighetene for å utvikle effektive vaksiner mot visse parasitter.

I tillegg til spesifikk immunisering mot bestemte parasitter, kan en benytte en uspesifikk stimulering av immunapparatet for å gjøre verten mindre mottakelig for parasittinfeksjoner.

Epidemiologi og bekjempelse

I et naturlig økosystem der dyregruppene lever i balanse med hverandre, vil ofte ikke parasittene påføre verten noen påviselig skade. Blir en dyregruppe spesielt tallrik i et område, kan visse parasittgrupper formere seg sterkt, og vertedyrene blir utsatt for en så stor parasittbyrde at de blir syke og dør, eller bukker under av andre sykdommer, eller drepes av rovdyr. Her kommer altså parasittene inn som en faktor som

begrenser antall dyr i økosystemet.

Ved intensivt husdyrhold er det som regel langt flere dyr i et område enn det man finner under naturlige forhold. Vi må her regne med at naturen, bl.a. ved hjelp av parasitter, motarbeider denne konsentrasjonen av dyr. Visse miljøtyper, for eksempel kultarbeiter, kan gi meget store muligheter for parasittangrep, mens for eksempel husdyr under stallforhold kan være fullstendig beskyttet mot mange parasitter. Det er derfor viktig at vi for hvert enkelt husdyrslag kjenner de parasitter som kan forekomme, og hvilke miljøtyper som de respektive parasitter forekommer under. Ved bekjempelse med medikamenter, må vi kjenne til hva slags miljø det behandlede dyr skal oppholde seg i etter behandlingen. Finnes parasittene bare i dyret, bare i miljøet, eller begge steder? Effekten av en enkelt behandling på den totale parasittpopulasjonen i en besetning/beiteområde er i høy grad avhengig av parasittens biologi, slik som følgende eksempel med nematoder fra sau illustrerer.

I vårt land finnes løpeormen *Haemonchus contortus* om våren bare i sauene, idet den har dødd ut i beitet i løpet av vinteren. Behandles sauene i inneføringsperioden, kan denne parasitten fjernes fra eiendommen. Nematoden *Nematodirus battus* finnes om våren fortrinnsvis i form av egg som har overlevet vinteren i beitet, mens det er minimalt med ormer i dyra. Behandling av sau i inneføringsperioden for å beskytte beiten mot tilførsel av smitte med denne ormen har derfor liten effekt. Ulike stadier av nematoden *Ostertagia circumcincta* finnes om våren både i sauene og i beiten. Den har frittlevende larver som overlever vinteren i beitet. En slik orm er vanskelig å bekjempe. En må altså bruke forskjellige bekjempelsesstrategier mot disse tre parasitt-typene.

Det er også et spørsmål om i hvor sterk grad parasittene skal bekjempes. For parasitter hos ville dyrearter er det ikke aktuelt å drive parasittbekjempelse, da det gjerne er praktisk umulig. I husdyrbruket har vi muligheter til parasittbekjempelse i mange tilfelle. I visse tilfelle er parasittbekjempelse absolutt nødvendig for å oppnå et økonomisk husdyrhold. I mange tilfelle vil bekjempelse kunne resultere i bedre husdyrproduksjon, men det er ikke alltid inntektene av en høyere produksjon oppveier kostnadene ved bekjempelsen. Ofte savner en også eksakt kunnskap om de ulike parasittenes betydning for husdyrenes produksjon under ulike driftsforhold, slik at det blir vanskelig å gi generelle råd om nødvendigheten av bekjempelse.

I de senere år er medikamentell bekjempelse av parasitter hos spesielt småfe og hest blitt vanskeliggjort i mange land på grunn av at parasittene har utviklet medikamentresistens. Dette vil trolig også bli et økende problem her i landet i årene som kommer. Andre bekjempelsesmetoder vil derfor få økende betydning i framtiden.