

Loomad elavad koosluses teiste loomadega, paljud on väga lähedases kokkupuutes nii keha sees kui ka väljas asuvate organismidega. Sellised “kommensalistid” varieeruvad kasulikest sümbiontidest kuni kahjulike parasiitideni. Käesolevas loengus keskendume loomadele, kes on väga lähedalt seotud oma peremehega ja omavad talle negatiivset mõju.

Parasiitne eluviis on hulkraksete loomade hulgas fülogeneetiliselt väga laialt levinud, evolutsiooni käigus on invasiooni teiste organismide kehapiindadele ja sisemusse korduvalt ette tulnud. Antud juhul piirdume loomadel elavatest hulkraksetest parasiitidest, loomulikult on olemas ka väga palju loomi kes parasiteerivad taimedel.

Parasiite võib leida enamikus loomarühmades, kuid eriti arvukalt esineb neid paelusside (tsestodoidide), imiusside (trematodoidide), kidakärssete (akantotsefaalide) ja ümarusside (nematodoidide) hulgas (helmindid), ning loomulikult ka putukate seas. Nematodoidid on väga laialt levinud ja kitsalt spetsialiseerunud. Putukate seas on suur hulk parasiitseid liike – eriti parasiitsed kiletiivalised ja kärbsed – kelle vastsed arenevad teiste loomade ja taimede sees.

Mille poolest erinevad vabalt elava looma ja parasiidi füsioloogia? Endoparasiidid peavad hakkama saama abiootiliste tingimustega. Enamuse parasiitide jaoks on elu suurema osa ajast füsioloogilises mõttes lihtne – peremehe homeostaatilised protsessid varustavad parasiiti energia ja toitainetega, reguleeritud on temperatuur ja veebalanss, aeroobse hingamise jaoks on lahustunud gaasid, ühtlasi eemaldatakse jääkproduktid. Samas on peremehes keskkondi, mis ei ole eluks nii sobivad (nt happelised ja anoksilised soolestiku osad), kuid parasiidid on võimelised üles näitama kohastumisi väga erinevatele pH tasemetele, redokspotentsiaalidele, lahustunud gaaside hulgale jne. Mõned sellistest kohastumustest sarnanevad vabalt elavate loomade kohastumustega, kes asustavad sarnast keskkonda.

Kõigile mugavustele vaatamata tähendab parasiitne eluviis pidevat interaktsiooni peremehega. Enamasti üritab peremees parasiidist lahti saada, seega on tegemist agressiivse keskkonnaga, mis vastu võitleb. Peremehed on arendanud välja palju viise vältimaks parasiite, mis omakorda nõuab parasiitidelt vastukohastumisi (Punase kuninganna hüpotees – et paigal püsida tuleb kiiresti joosta).

Parasiidid on võimelised manipuleerima peremehega, eritades teatavaid ühendeid, mis muudavad peremehe käitumist, kasvu, sigimist, liikuvust jne. Selleks, et olla edukas parasiit, tuleb peremehe eluea jooksul kas sigida võis siis edasi kanduda. Reeglina on järglaste suremus väga suur.

14.1 Parasiidi elukeskkond

Parasiitse organismi elukeskkond on ebaharilik, sisaldades korraga kahte Parasiidi elukeskkond komponenti:

- makrokeskkond, milles elab peremeesorganism;
- mikrokeskkond, mille moodustab see konkreetne osa peremehe organismist, kus parasiit elab.

Nende kahe komponendi olulisus parasiidi keskkonna määramisel varieerub väga laialt erinevate parasiit-peremees suhete vahel ja erinevates arengufaasides. Nii kogevad näiteks peremehe nahale kinnitunud ektoparasiidid samu keskkonnatingimusi, mis vabalt elavad loomad ja nende füsioloogilised taluvuspiirid ja kohastumised peavad olema sarnased vabalt elavate loomadega. Samas on endoparasiitide keskkond reeglina väga stabiilne, muutliku väliskeskkonnaga hakkama saamine on peremehe ülesanne. Endoparasiidid asustavad organismi erinevaid piirkondi, erinevused nende piirkondade vahel on põhjuseks nende erinevale füsioloogiale. Seega saame üldisemalt rääkida ektoparasiitidest nahal ja kolmest endoparasiitide nišist – hingamisteed, soolestik ja veri.

14.1.1 Nahk elukeskkonnana

Nii vee- kui maismaaloomade keha vahetus läheduses tekib kitsas Nahk elukeskkonnana mikrokeskkond, mis on vähem muutlik, kui väliskeskkond ja võimaldab parasiidile kitsamaid tolerantsipiire. Maismaaparasiitidel pole reeglina probleeme temperatuurikõikumiste ja veekaoga, seda eriti sel juhul, kui parasiit on permanentselt peremehe kapillaari või koesse kinnitunud.

Paljud ektoparasiidid suudavad elada vaid ühes keskkonnas, nii näiteks ei saa veeloomadel parasiteerivad kaanid elada kuivamaaloomadel, neid ähvardaks kiire surm kuivamise läbi.

14.1.2 Hingamisteed elukeskkonnana

Paljud endoparasiidid elavad peremehe hingamisteedes. Paljud kidakärssed Hingamisteed elukeskkonnana elavad mereloomade suuõõnes ja lõpustel. Teatavas mõttes on antud kohad rohkem 'ekto', kui 'endo', samas ei ole loomad siiski eriti suurel määral eksponeeritud väliskeskkonnale. Sellistes elukohtades on suhteline niiskus kõrge, sama kehtib ka maismaaloomade kopsude kohta. See tagab veekeskkonnast pärit parasiitidele eluks vajaliku niiskusastme, kuid hingamisteedes võivad parasiteerida ka maismaapäritolu loomad – lestad ja vaglad. Enamus parasiidi füüsilise keskkonna tingimustest on määratud peremehe poolt. Ka munade või sobiva vastestaadiumi lahkumine peremehest ei ole eriti problemaatiline, tuleb lihtsalt

mööda hingamisavasid välja ronida. Nt ninasõõrmetes elav kärbes, kelle sobivas vanuses vastne ronib ninaava suunas ja laseb peremehele end välja aevastada. Samas võib aevastamine ja köhimine olla parasiidile ka kahjulik, nimelt takistab see loomade invasiooni hingamisteedesse.

Paljud hingamisteedes elavad parasiidid toituvad peremehe verest, puurides oma toitumisaparaadi läbi hingamistrakti seinu. Selliselt satuvad nad aga veres leiduvatele patogeenide vastastele kaitsemehhanismide mõjuvälja. Seega võib nende elukohta pidada hingamisteede ja verekeskkonna vahepealseks.

14.1.3 Soolestik elukeskkonnana

Soolestikus elavate parasiitide, kellest suure osa moodustavad tsistodid, toiduks on peremeeste seeditav toit. Soole sein on hästi varustatud veresoontega, mis tagab rikkaliku toidulaua parasiitidele, kes kinnituvad soolte seintele ja läbistavad selle oma toitumisaparaadiga ning imevad verd või koevedelikke. Sisenemine suu kaudu on lihtne, samuti pole probleemi järglaste väljutamisega, mis toimub kas läbi päraku või suu. Soolestik elukeskkonnana

Probleemiks sellise elukeskkonna puhul on selle anoksilisus, seega on paljud parasiidid anaeroobid. Samuti ollakse eksponeeritud peremehe seedimisprotsessile, millega käivad kaasas pH äärmused, ensüümide kõrge aktiivsus ja peristaltika. Maos on tingimused eriti äärmuslikud – väga madal pH, palju proteolüütilisi ensüüme, mao seinte pidev liikumine – mis teeb neile kinnitumise raskeks. Väga vähesed hulkraksed parasiidid suudavad siin ellu jääda. Ka mõnes soolestiku osas võivad tingimused sama söögikorra ajal ekstreemselt muutuda. Mõned verepõhised kaitsemehhanismid võivad rünnata ka soolevalendikus elavaid verest mitte toituvad parasiite. Soolestikku saab parasiitidest puhastada ka soolesisu mehhaanilise väljutamisega (oksendamine, kõhulahtisus).

14.1.4 Koed ja veri elukeskkonnana

Kudede all mõistetakse siin organid, lihased, veri, lümf, kehaõõs. Nende Koed ja veri elukeskkonnana asustamine on kõige raskem. Ehkki siin ollakse kaitstud füüsilise eemaldamise eest, esinevad siin kaitsemehhanismid, mis eristavad oma kudesid võõrastest. Selle vastu on parasiitidel terve hulk vastukohastumisi: üritatakse leida kohta, mis ei oleks immuunsüsteemile avatud. Probleemne on ka munade ja küpsete vastsete väljutamine. Paljud puurivad end välja või lasevad vektoritel end edasi kanda (moskiito - malaaria).

14.1.5 Mikrokeskkonnad ajas ja ruumis

Niisiis oleme näinud, et parasiidid võivad elada peremehe väga erinevates osades. Mikrokeskkonnad ajas ja Neid elukeskkondi ei iseloomusta mitte lihtsalt nende füüsilised näitajad, vaid ruumis ka nende näitajate muutumine. Parasiidid peavad olema võimelised oma elukäiku vastavalt sellistele muutustele reguleerima (migratsioon, sigimine).

Peremehes toimuvad muutused võivad olla erineva pikkuse ja suunaga, nt suhteliselt pikka aega kestev ja ühesuunaline muutus on suguline küpsemine. Mõnevõrra lühem tsükliliselt esineva nähtus on suguhormoonide produktsioon täiskasvanul, putukatel kestumishormoonid. Lühemaajalistest muutustest võib mainida keemiliste ühendite sisalduse muutust soolestikus seedimise käigus ja ärkveloleku ja unega seotud muutusi.

Näide 1. Paeluss *Hymenolepis diminuta* valmikutel on tsirkadiaalne migratsioon mööda soolt vastavuses toidu paiknemisega. Kui peremehe magu on toitu täis asub paelussi pea väga lähedal püloorilisele sfinkterile (kohale, kus toit maost väljub). Toidu liikumisel maost edasi liigub paeluss sellega kaasa ja pärast tagasi kuni järgmise toidukorrani. Selle adaptiivseks seletuseks arvatakse olevat see, et nii tagab parasiit endale maksimaalsed toidu omastamise tingimused.

Näide 2. Parasiidid võivad oma elu jooksul peremehes liikuda väga erinevate keskkondade vahel. Kahepõlvne *Schistosoma mansoni* põhjustab inimesel bilharzia. Valmikud elavad veres, eelistades soolestiku ümbruses asuvaid veresooni. Nende munad on ogalised ja jõuvad rooja või uriiniga organismist välja. Vees arenevad munadest miratsiidid, kelle peremeheks on teod, kus neist arenevad sporotsüstid, mis paljunevad teo sees mittesuguliselt ja tulemuseks on teise põlvkonna sporotsüstid, millest saavad tserkaariad. Need lahkuvad teost ja ujuvad ringi kuni satuvad kontakti inimese nahaga, millest nad end läbi puurivad, seejärel kestuvad nad kiiresti väiksemaks valmikuks (ussiks; *schistosomula*). See staadium liigub mööda vereringet maksa portaalveeni. Nagu näha parasiteerib antud loom kahes väga erinevas peremehes ja omab sellele lisaks vabalt vees elavaid staadiume. Selline elukohtade mitmekesisus nõuab arengustaadiumikeskset füsioloogiat ja häid sensoreid, mis signaliseerivad keskkonnast ning on seotud mehhanismidega, mis vallandavad sobiva arengutsükli.

14.2 Parasiidi füsioloogia alused

14.2.1 Veetasakaal ja kohastumised ioonide sisalduse ning osmoosiga

Vedeliku koostis, millesse parasiidid on sukeldunud või mida nad pidevalt manustavad, on reeglina reguleeritud peremehe poolt. Seega on neil vähem

probleeme osmoosiga kui teistel loomadel, ka ei pea nad reeglina kokku puutuma veekaoga. Seoses sellega on neil puudulik või puuduv neerufunktsioon. Kuid ei tohi ära unustada vahestaadiume, mis võivad kokku puutuda vastavate probleemidega. Nt madala väliskeskkonna niiskuse korral jäävad putuka vastseid parasiteerivad nematoodid peremehe laibasse nii kauaks kui see vähegi võimalik.

Paljud veekeskkonna ektoparasiidid on väga tundlikud soolsuse muutuste suhtes. Siin tuleb ette juhte, kus parasiit on soolsuse suhtes tundlikum, kui tema peremees ja ei asusta peremehi, kes elavad näiteks kõrgema soolsusega vees. Maismaaloomi parasiteerivatel loomadel on reeglina veetasakaaluga vähem probleeme, kui nende peremeestel.

Endoparasiitidel pole reeglina probleeme osmoosiga, ka siin teeb kogu töö peremees, maismaaloomade, mageveeloomade ja mereselgroogsete parasiitidel siis osmootne rõhk 100-400mOsm ja mereloomadel 1000mOsm. Omapärane on mõnede parasiitsete kiletiivaliste vastsete etanoolitaluvus, nimelt parasiteerivad nad äädikakärbse (*Drosophila*) vastsetel, mis toituvad fermenteerival puuviljal.

14.2.2 Temperatuuriga seotud kohastumised

Vee-ektoparasiidid on otseselt mõjutatud väliskeskkonna temperatuuri poolt. Temperatuuritolerants
Mõned liigid ei talu teatavast piirist külmemat või soojemat keskkonda ja ei parasiteeri peremehi, kes elavad ebasobiva temperatuuriga vees. Ehk siis peremehe füsioloogilise taluvuse piirid on laiemad, kui parasiidi omad. Maismaa-ektoparasiidid elavad reeglina peremehe keha ümbritsevas pindkihis (ingl. k. *boundary layer*). Seega on ektoparasiidid maismaaselgroogsetel väga sagedased, siin saavad nad elada karvade või sulgede alla moodustuvas stabiilse temperatuuri ja kõrge niiskusega õhukihis. Seepärast vajavad need ektoparasiidid küll kõrget temperatuuritaluvust, kuid samas on piirid kitsad. Samuti pole vaja väga laiadel temperatuurivahemikel töötavaid ensüüme. Külmaes paikades ronivad parasiidid peremehe kõige soojemasse kohta (nt kaenla alla). Veeloomade parasiidid paiknevad reeglina ühtlaselt üle keha, suurematel veeimetajatel koonduvad nad vahel saba juurde või suguteede lähedusse sünnituse ajal.

Endoparasiidid reeglina termoregulaatorsete probleemidega tegelema ei pea, see on taas peremehe mure. Samas, kui on tegu keskkondi vahetavate parasiitidega ja eriti nendega, kes omavad vabalt elavat staadiumi, mis otsib parasiteerimiseks endotermset peremeest, tuleb osata toime tulla ka peremehe sisemuse temperatuurist erinevate keskkondadega. Sellisel juhul kasutatakse metabolismi kaitseks kuumašoki valke (ingl. k. *heat shock proteins*). Samuti on mobiilsete staadiumide termotolerantsi piirid laiemad, on teada, et osad liigid muudavad oma membraanide lipiidset koostist seoses liikumisega külmematesse keskkonnatingimustesse. Ka suudavad paljud parasiitsed nematoodid toota

kuumašoki valke seoses ülekuumenemisega, mis tekib näiteks peremehe lagunevas laibas.

Kuigi pole näidatud et parasiidid tegeleksid aktiivselt termoregulatsiooniga, on teada, et tundlikkus temperatuurile on neil olemas. Nende parasiitide jaoks, kes elavad endotermises peremehes on temperatuur teguriks, mis kutsub esile tungimise peremehesse ja munade koorumise. Ka kirbud liiguvad peremehe suunas mööda temperatuurigradiendi.

Kuigi parasiidid on kohanenud eluks kõrgetel temperatuuridel (37 – 41 °C), esineb siiski paljudel peremeestel reaktsioonina nakatmisele kehatemperatuuri tõus – palavik. Palaviku kutsub esile kas eksogeensete (parasiidi poolt toodetud) või endogeensete (vererakkude poolt toodetud) pürogeenide ilmumine vereringesse, mis mõjutavad hüpotaalamuses asuvat temperatuurikontrolli keskust ja tõstavad sel viisil temperatuuri nõutavat väärtust. Palavik võib esineda ka ektotermsetel loomadel, kuid sellisel juhul on tegemist käitumusliku termoregulatsiooniga. Ektotermide puhul on näidatud, et selline käitumine on kasulik bakteriaalse nakkuse korral. Kuid palavik on kahjulik ka peremehe enda organismile ja võib lõppeda peremehele surmaga.

Palavik

14.3 Hingamisega seotud kohastumised

14.3.1 Ektoparasiidid

Ektoparasiidid vahetavad gaase ja vett reeglina väliskeskkonnaga ja erilisi kohastumisi neil pole. Mõned erandid on siiski veeloomade parasiitidel. Nii näiteks hakkavad mõned lameussi *Entobdella soleae* anoksilistesse tingimustesse sattunud isendid oma keha sagedamini liigutama, tagamaks kiiremat veevahetust kehapiinal. Teiseks võimaluseks on sagedasem ventilatsioon. Ka mõned endoparasiitse eluviisiga liigid võivad olla hingamise mõttes ektoparasiidid – sel juhul läbistavad nad peremehe kehapiina ja hingavad välisõhku või puurivad end läbi õhukottide.

Ektoparasiitide hingamine

14.3.2 Endoparasiidid

Kõik endoparasiidid vajavad füsioloogilisi kohastumisi, et saada hakkama oma elukoha hapniku ja süsihappegaasi sisalduse ning muidugi ka pH tasemega. Samas on need näitajad suhteliselt stabiilsed, seega ei tohiks kohanemine kuigi raske olla. Vereringes ja kopsudes elavate parasiitide keskkond on aeroobne. Soolestiku väiksemates soppides on aga hapnikku väga vähe. Sellisel juhul tuleb omada võimet omastada hapnikku tingimustes, kus selle osarõhk on väga väike. Endoparasiitide hingamine on alati anaeroobne.

Endoparasiitide hingamine

14.3.3 Anaeroobse hingamise suhteline kasutamine

Anaeroobseid keskkondi asustavate parasiitide hingamine sarnaneb nende vabalt elavate loomade hingamisega, kes aeg-ajalt on eksponeeritud anaeroobstele tingimustele. Anaeroobset hingamist kasutavad ka need parasiidid, kes asustavad suhteliselt aeroobseid kohti peremehes (nt veres elavad ümarussid). Seda arvatavasti seepärast, et sobivaid metaboliite on nende keskkonnas piisavas koguses ja parasiitidel pole vajadust kasutada suurema energiasaldusega aineid, mis pealegi eeldaksid aeroobset hingamist. See, et parasiidid kasutavad anaeroobset hingamist, ei tähenda veel seda, et nad suudaksid elada täielikus hapnikupuuduses. Nt vajavad perekonna *Schistosomos* esindajad munade valmimiseks hapnikku ja selle puudusel nad suudavad küll elada aga ei sigi.

Paljud täiskasvanud parasiidid suudavad vähesel määral kasutada ka aeroobset metabolismi. Kuivõrd sel teel toodetakse rohkem ATP-d glükoosi molekuli kohta, siis on antud juhul ka aeroobse metabolismi piiratud kasutamine oluline täiendus parasiidi energiabilansis. Nt nematood *Litomosoides carinii* kasutab 2% süsivesikute lagundamiseks aeroobset rada ja 98% jaoks anaeroobset rada. Seega läheb 100 moolist glükoosist 98 mooli suunatakse anaeroobsele rajale ja sellest saab 196 mooli ATP-d. Järelejäänud 2 mooli glükoosi läbib aeroobse raja ja sellest saab 72 mooli ATP-d, mis on 27% kogu ATP saagisest.

Liimuksolge *Ascaris lumbricoides* kasutab läbi elutsükli mõlemat rada. Mõnedel liikidel on üleminekud ühelt hingamiselt teisele järsud, mõnedel aga sujuvad. Viimane on mõnel juhul seotud harjakeste olemasoluga mitokondrites, kehapiinna lähedal on mitokondritel harjakesed ja keha sisemuses mitte.

14.3.4 Anaeroobsed rajad

Parasiitide peamiseks energiaallikateks on glükogeen või eksogeene glükoos. Parasiitidel on anaeroobse metabolismi juures mõningaid erinevusi võrreldes vabalt elavate loomadega, kes kasutavad anaeroobset ainevahetust. Esiteks on parasiitidel selline ainevahetus permanentne, mitte seniks kuniks jälle hapnikku on, seega ei koguta sel viisil saadudprodukte nende ümbersünteesiks, kuni taastub aeroobne metabolism. Teiseks, anaeroobne hingamine säilib ka siis, kui keskkonnas on hapnikku.

Üldiselt võib jagada anaeroobsed parasiitsete usside ainevahetuse lõppsaaduste järgi kaheks:

- homolaktiline fermentatsioon, kus kasutatakse peamiselt glükolüüsi ja toodetakse laktaati või mõnda teist redutseeritud püruvaati;
- *Ascaris*-tüüpi fermentatsioon, kus glükolüüs toimub teisiti (lähemalt allpool).

Homolaktilise fermentatsiooni käigus toodetakse alates 30% laktaadist aeroobsel teel kuni 80% anaeroobsel teel. Atsetaat ja atsetoiin on teised saadused, mõnedel liikidel ka etanool ja väheses koguses suktsinaati.

Ascaris-tüüpi fermentatsioonil toodetakse glükolüüsi käigus *Ascaris*-tüüpi fermentatsioon fosfoenoolpüruvaat (PEP), mis ensüüm PEP-karboksükinaasi abil konverteeritakse oksaalatsetaadiks, selle käigus eraldub 1 ATP. Oksaalatsetaat redutseeritakse malaadi dehüdrogenaasi abil malaadiks. Selle käigus oksüdeeritakse NADH (tekkinud glükolüüsi käigus) NAD⁺ ja säilib NADH/NAD⁺ tasakaal. Malaat läheb edasi mitokondritesse, kus lõppproduktina toodetakse 2-metüülbutüraat. Energiat säilitatakse ka siin ATP vormis. Kui anaeroobse metabolismi käigus toodetakse ühest glükoosi molekulist 36 – 38 ATP molekuli. Siis siin toodetakse 3 – 5 molekuli ATP ühe glükoosi molekuli kohta.

14.4 Toitumine

Jaotatakse kahte rühma:

- toitumine peremehe kudedest ja vedelikest läbi suu, siia kuuluvad need, kes toituvad verest või hemolümfist ja ka need, kes toituvad eritistest, nt higist;
- toitumine absorptsiooni teel, omastavad peremehe vedelikke läbi keha pinna.

14.4.1 Toitumine suu kaudu

Suu kaudu toituvatel parasiitidel on keha tihti kaetud paksu kutiikuli või **Toitumine suu kaudu** metaboolset inertse kihiga kaitsmaks neid peremehe immuunsüsteemi ja proteolüütiliste ensüümide eest (nt sooles elavad ümarussid). Sama kehtib ka ektoparasiitide kohta, kes peavad end kaitsma välisingimuste eest. Verest toituvate loomade suuosad peavad olema kohastunud kinnitumiseks ja imemiseks.

Peamised probleemid ja kohastumised sellel grupil:

- tuleb hakkama saada suurte vedeliku kogustega;
- tuleb hakkama saada metabolismi laguproduktidega, nt raud;
- tuleb hakkama saada teiste veres elavate patogeenidega, nt bakterid;
- tuleb hakkama saada manustatud veres olevate humoraalse ja rakulise immuunsüsteemi osadega.

Paljud parasiidid erinevatest loomarühmadest toituvad verest. Selline **Vere söömine** toitumisviis võib tähendada harvu, kuid suuremahulisi toidukordi (nt kaanid, verd imevad putukad), sellisel juhul on vee diureetiline eemaldamine hormoonide

kontrolli all, et vältida äkilist veekadu pärast toidukorda. Vere esmane seedimine toimub süljenäärmetest eritatud ensüümide abil. Homogeensed mitterakulised osised (nt hemoglobiin) seeditakse reeglina rakkude sees. Raud sekreteeritakse eksotsütoosi teel soolevalendikku ja eritatakse väljaheidetega. Et vältida nakatumist peremehe veres leiduvate patogeenidega, käivitatakse toitumise ajaks immuunsüsteem

Mõned liigid võivad lisaks suu kaudu toitumisele mõningaid ühendeid ka läbi keha pinna omastada. Enamus parasiite suudavad sünteesida kõiki vajalikke aminohappeid, välja arvatud puriin, mida tuleb saada peremehelt.

14.4.2 Toitainete omandamine läbi katete

Selliselt toituvate loomade katted on metaboolselt äärmiselt aktiivsed: läbi skatete toimub pidev ioonide, toitainete ja vee vool. Isolatsioonikihti katetel ei ole. Nii toituvad paljud endoparasiidid ja mõnede parasiitsete kiletiivaliste vastsete esimesed staadiumid.

Toitainete omandamine läbi katete

Parasiitsete lameusside (*Plathelminthes*) katted koosnevad mitmest kihist. Väline kiht koosneb sünsüütsiumist, mis on elav kude ning mille tuumad asuvad sügaval ring- ja pikilihaskihis. Väliskiht on kaetud õhukese glükokaalüksi kihiga, mis koosneb mukopolüsahhariididest ja lipoproteiinidest. Sellel kihil on negatiivne laeng ja see on võimeline siduma anorgaanilisi ja orgaanilisi laetud osakesi ning ensüüme. Seotud ühendid võidakse seedida. Katete pind on suureneb kuni 10× tänu mikrohattudele, mis suurendavad absorbeerivat ja eritavat pinda. Kidakärssete (*Acanthocephala*) keha välispind on suurem tänu suurele pooride tihedusele, poorid moodustavad umbelt lõppevaid krüpte. Läbi katete toitaineid omastavate nematoodide keha on üleni kaetud mikrohattudega.

Peamised kohastumised on seotud seedimise ja absorptsiooniga, mis toimub parasiidi keha sees ja ka katete vahetus läheduses, samal ajal tuleb end kaitsta peremehe kaitsemehhanismide eest. Paelussid (*Cestodes*) ja kidakärssed (*Acanthocephala*), elades soolevalendikus, konkureerivad toitainete pärast peremehega. Selleks, et ellu jääda peab nende võime toitaineid omastada olema parem või vähemalt võrdne peremehe absorptsioonivõimega.

Soole keskkond ei ole just kuigi „sõbralik”, selleks, et vähendada kahjustusi on paljud sooleparasiidid kaetud limaga. Lima on hea laetud osakesi siduv maatriks ja see aitab vältida ekstreemsete pH väärtuste kahjulikku mõju. Mõned parasiidid inhibeerivad peremehe seedimist, samuti mõjutavad vitamiinide ja suhkrumetabolismi.

Osad parasiidid eritavad nn. antiensüüme, mis neutraliseerivad peremehe seedeensüüme, nii väldivad parasiidid seda, et neid endid ära ei seeditaks. Reeglina

saavad sooleparasiidid hakkama ka suhteliselt kõrgete toksiinide hulgaga keskkonnas.

14.5 Sigimine ja levimine

14.6 Transmissiooniga seonduvast

Peremehe eluiga ei ole lõputu. Selleks, et tagada pikaajaline ellujäämine peab parasiit peremeest vahetama. Veekeskkonnas toimub edasikandumine reeglina vabalt elavate järkude kaudu, mis nakatavad uue peremehe. Mõnel juhul on täheldatud, et parasiidi vabalt elavad vastsed kogunevad kohtadesse, kus on suurem tõenäosus kohata peremeest.

Transmissioon

Teine lugu on aga maismaaloomi parasitöerivate endoparasiitidega, kes reeglina ei ole võimelised väljaspool peremeest kuigi kaua elus püsima, ning kui nad piisavalt kiiresti uut peremeest ei leia, ähvardab neid kiire kuivamine. Otsene kandumine peremehelt peremehele on võimalik maismaa-ektoparasiitide puhul. Endoparasiitidel on uute peremeeste nakatamiseks spetsiaalselt kohastunud munad ja vastsejärgud. Üheks võimaluseks on suure hulga pikaealiste ja vastupidavate munade tootmine, mis väljutatakse keskkonda, kust need siis reeglina sissesöömise kaudu uude peremehesse jõuavad. Lõpp-peremees (kus elab täiskasvanud parasiit) võib olla keskkonnas levinud paiguti, mis võib muuta uue peremehe leidmise vähe tõenäoliseks. Selliseks puhuks on mõnedel parasiitidel välja kujunenud vaheperemehed, kelle arvukus keskkonnas on suurem. Paljudel parasiitidel toimub vaheperemehes mittesuguline paljunemine, seda selleks, et vähemalt mõni üksik vastne jõuaks, kas siis järgmisesse vaheperemehesse või lõppperemehesse. Tihti on vaheperemees järgmise vaheperemehe või lõppperemehe saagiks, sellega suureneb oluliselt parasiidi edasikandumise tõenäosus. Sama kehtib verdimevaid putukaid vektorina kasutavate parasiitide puhul.

Transmissiooniga seotud kohastumised:

- kohastumised järskude keskkonnamuutustega, mis leiavad aset peremehest väljudes ja/või neid vahetades;
- sigimise sünkronisatsioon peremehes toimuvate muutustega;
- manipuleeritakse peremehe käitumist.

14.6.1 Peremeeste vahetamine

Taasnakatamine eeldab seda, et on leitud uus peremees ja jõutud elutegevuseks sobivasse kehaossa. Ektoparasiitide edasikandumine võib toimuda läbi ümbritseva

Peremeeste vahetamine

keskkonna. Endoparasiitide puhul eeldab uue peremehe nakatamine aga munade või vastsete väljutamist ühest peremehesest ja nende tungimist järgmisesse. Nakatamine toimub reeglina läbi suu või naha, viimasel juhul kaasneb parasiidi keeruline migratsioon sihtkohta.

Mingi parasiidirühma füsioloogilise taluvuse piirid on seotud vabalt elavate järkude peremehe leidmisega seotud liikumistega. Paljud valmikud ja vastsed suudavad elus püsida vees, kuid mitte kuivas keskkonnas. Lameussidel (*Plathelminthes*) toimub nakatamine ainult veekeskkonnas. Paelusside munad suudavad ka kuivas keskkonnas kaua elus püsida. Maismaaloomade parasiitidest on nematoodid need, kes suudavad teiste endoparasiitidega võrreldes kõige paremini ka väliskeskkonnas elus püsida, mõnedel on vabalt mullas elavad staadiumid. Vektoritega edasikandumist kasutavad paljud nematoodid.

Alternatiivina vabalt liikuvatele vees elavatele vastsetele on maismaaloomadel munad ja vastsed, mis on kaetud paksu kaitsekihiga. Selline staadium ei ole mobiilne ja selle ainuke lootus on jõuda uude peremehesse enne, kui saabub surm kuivamise läbi. Selliseid kohastumisi võib võrrelda vabalt elavate loomade kohanemisega ebasoodsatele tingimustele.

14.6.2 Nakatamine valmiku või vabalt elavate vastsete poolt

Veekeskkonnas on võimalik, et valmikud lahkuvad ühe peremehe juurest ja ostivad endale aktiivselt järgmise. Vabalt peremehi vahetada ei saa need liigid, kes on sügavale peremehe kudedesse sisse kasvanud.

Nakatamine vabalt elavate vastsete poolt

Paljudes rühmades esineb vabalt elavaid vastsejärke, eriti lameussidel. Samas ei ole sellised järgud kuigi pikaajalised ja kui kiiresti ei leita uut peremeest, siis loom hukkub. Selleks, et uut peremeest leida on vaja spetsiaalseid kohastumusi, näiteks, tuleb osata orienteeruda valguse ja gravitatsiooni suhtes. Nii koonduvad põhjaloomi parasiteerivad loomad veekogu põhja ja veekogu pindmistes veekihtides elavaid kalu parasiteerivad loomad ujuvad üles valguse suunas. Peremees tuleb ka ära tunda, teatavad peremehespetsiifilised markerid tingivad munade koorumise ning vastsete kestumise.

Endoparasiitide puhul on situatsioon mõnevõrra teine, reeglina on neil suhteliselt keeruline elutsüklid, millega kaasnevad erinevad peremehed ja vabalt elavad järgud. Keskkondade vahetusega kaasneb ka järsk katete ja kuju muutus. Juhul kui on tegemist mitut peremeest vahetava loomaga, on vajalik igale järgule spetsiifiline käitumine ja peremehe äratundmine, signaalidena kasutatakse temperatuurigradiendi või peremehe naha spetsiifilist koostist. Äratundmisele järgneb peremehele kinnitumine ja osadel liikidel lima eritamine, mis aitab nahal püsida ja samas omab lüütilist aktiivsust - lahustab peremehe kudesid ja aitab

organismi sisse tungida. Peremehe sees olles toimub kestumine. Katted muutuvad metaboolset aktiivseks, samas on oluline kestumisele järgnev aeg, mil katted 'õpivad tundma' peremehe antigeene ja muudavad oma katete keemilist koostist nii, et peremehe kaitsesüsteem ei tunne parasiiti kui kehavõõrast kude.

Maismaal on nakatumine vabalt liikuvate vastsetega väga harv nähtus. Vabalt elavad mõnede nematoodide vastsed, kes liiguvad mulla pinnale ja kestuvad mittemobiilseks järguks, loetud päevade jooksul peavad leidma kontakti peremehega. Tundes soojust viskuvad vastsed järsult peremehele ja puurivad end läbi naha.

14.6.3 Vektoritega levimine

Vektoreid kasutavad parasiidid väldivad edukalt väliskeskkonda sattumist. Nad ei vaja uue peremehe leidmiseks haistmismeelt (selleks on vektor), samuti ei ähvarda neid kuivamine. Probleemid, millega vektoritega levivad parasiidid tegelema peavad on mõnevõrra teistsugused. Esmalt on vaja jõuda sellisesse kohta peremehes, kus nad on vektorite jaoks kättesaadavad. Sügaval sisekeskkonnas elavate parasiitide jaoks tähendab see liikumist pinna poole. Kui selleks kasutatakse vereringet, tähendab see enda eksponeerimist peremehe immuunsüsteemile. Selleks, et minimeerida peremehe immuunsüsteemist tulenevaid ohte, on nt nematood *Wuchereria bancrofti*, kohanenud nii, et liikumine kudedest vereringesse toimub nahapinna kapillaarides väga lühikest aega ja täpsel hetkel ööpäevases tsüklis. Liikumine vereringesse on täpselt ajastatud hetkele, mil on kõige suurem tõenäosus, et vektor tuleb peremehelt verd imema. Migratsiooni ajastamiseks kasutatakse peremehe biorütmide indikaatoreid, juhul, kui peremehe ööpäeva rütmid on segamini, siis ilmuvad parasiidi vastsed verre valed ajal ja jäävad vektoriteni jõudmata. Lisaks õigele ajastusele on vaja osata jõuda kohta, mida vektorid vere imemiseks eelistavad. Teiseks probleemiks on jõudmine vektori süljenäärmetesse, mis eeldab soolest verre ja sealt edasi kudesse liikumist. Samuti on vaja vältida vektori seedeensüümide ja immuunsüsteemi kahjulikku mõju.

Vektorid

14.6.4 Taasnakatamine soolestiku kaudu

See eeldab munade või tsüstidena levivate vastsete sattumist soolestikku. Spetsiaalsed katted väldivad munade või vastsete seedumist teel eluks sobivasse soolestiku ossa. Sobiva stiimuli olemasolul toimub seal katetest vabanemine. Reeglina parasiteeritakse väga spetsiifilist soole osa, arvatavasti on tegemist optimaalsete tingimustega parasiidi jaoks (suurim vastupanu kaitsemehhanismidele ja suurim toitainete omastamine). Soolestikku iseloomustavad füüsikaliste ja keemiliste tingimuste gradiendid, tõenäoliselt on

Taasnakatamine soolestiku kaudu

kestumise vallandamise jaoks vaja sobivat kombinatsiooni mõlemast. Vajalikud tingimused vastsete kestumiseks jagatakse kaheks:

- on vaja stiimulit, mis ütleks, et ebasoodsad kohad on läbitud, siin on reeglina signaaliks mao madal pH;
- tuleb olla kindel, et on jõutud kestumiseks sobivasse soolestikku ossa, siin jälgitakse temperatuuri.

Seega madal pH algatab kestumisreaktsiooni ja sobiv temperatuur lõpetab selle. Reeglina sünteesivad parasiidid ise ensüüme, mis lagundavad kaitsva kesta, kuid mõnel juhul teevad selle ära peremehe ensüümid.

14.7 Parasiitide meeleeelundid

Üldiselt arvatakse, et parasiitidel on halvasti arenenud meeleeelundid, eriti need, mille suhtes peremehe sees mingit stiimulit ei esine, nt valgus. See kehtib täiesti selliste parasiitide kohta nagu kottvähk *Sacculina*. See parasiit elab krabide sees, kus ta moodustab valmikustaadiumis krabi sees kudede vörgustiku (võrreldav oma kujult seeneniidistikuga) ja ulatub karbi alakehast välja kui vormitu mass.

Meeleeelundid

Samas ei saa meeleeelundite puudumist üldistada kõigi parasiitse eluviisiga loomade peale. Paljud parasiidid peavad olema võimelised leidma peremehe ja olles kord peremehe sisse jõudnud, leidma sobiva elukoha. Näiteks suudavad *Schistosoma* vastsed leida maksa vārativeeni.

Teoreetiliselt on muidugi võimalik, et parasiidid nakatavad peremehi juhuslikult ja hukuvad valedes peremeestes või kehaosades. Praktiliselt aga on meeleeelundid parasiitidel olemas, need suudavad vahet teha peremeeste vahel, ning võimaldavad õige elupaiga leidmist. Elukoha äratundmine võib olla seotud sellega, et parasiidid suudavad identifitseerida sellele kohale iseloomulikud rakud. Hiljutised uuringud on näidanud, et parasiitidel on keeruline närvisüsteem. Nt on sellisel suhteliselt lihtsal endoparasiidi nagu *Lobosoma manteri* kehal 20 000 – 40 000 retseptorit, mis jagunevad 14 erinevaks tüübiks. Selline kompleksne süsteem võib olla vajalik peremehe monitooringuks, et vältida peremehe üleekspluuteerimist, mis viiks viimase surmani.

Selleks, et leida omale sobivat elukohta peremehes (tuletame meelde, et paljud parasiidid on väga spetsiifilise elukohanõudega, asustades näiteks väga kitsalt piiritletud soolestiku osa), on vaja osata ära tunda täpset pH, osmootset kontsentratsiooni, hapniku osarõhu, vedelikurõhu ja temperatuuri kompleksi. Lisaks nõuab erinevate keskkondade vahetamine elu jooksul eri retseptorite kompleks aktiveerimist.

14.8 Peremehe füsioloogia mõjutamine parasiidi poolt

Parasiidid mõjutavad peremehe ressursside paigutamist, manipuleerimise tulemusena jääb rohkem ressursi parasiidile. Parasiit võib mõjutada suhteliselt väikest piirkonda enda ümber või siis kujundada ümber kogu peremehe keha. Milliseid vahendeid selleks kasutatakse pole alati teada, kuid mõnel juhul on selleks spetsiifilised parasiidi poolt eritatavad ühendid.

Peremehe füsioloogia
mõjutamine

14.8.1 Peremehe kudede kasvu mõjutamine

Parasiidid mõjutavad oma kõige vahetumas läheduses paiknevate rakkude arengut ja füsioloogiat. Sigade lihastes parasiteeriv nematood *Trichinella spiralis* oskab muuta oma sekretsiooniproduktidega ümbritsevaid rakke inkubeerivateks rakkudeks, arvatavasti muudab rakkude geeniekspressiooni. Näide kudede kasvu ja arengu mõjutamisest parasiidi poolt – liblika röövikut parasiteerivad parasitoidid mõjutavad testiste moodustumist ja arengut.

14.8.2 Mõju peremehe sigimisele ja elutsüklikele

Paljudel juhtudel mõjutavad parasiidid peremehe arengustaadiumide kestust, reeglina seda pikendades, et tagada endale pikem ja soodsam arenguaeg. Üheks viisiks on pärssida peremehe sugulist küpsemist, mis tagab suurema koguse toitainete jõudmise parasiidini ja mitte peremehe sugurakkudesse. Parasiidi sellist mõju on kirjeldatud tigudel ja harjaslõugsetel, kes on nakatunud trematoodi vastsetega ja krabidele, kes on nakatunud kottvähi *Sacculina* poolt. Trematoodi vastne mõjutab tigude arengut eritades ühendeid, mis sunnivad peremehe närvisüsteemi tootma spetsiaalset valku (schistosomin), mis mõjutab paljusid munade arengus osalevaid hormone. Selgroogsetel on sarnaseks näiteks paeluss, mis parasiteerib kaladel ja pärsib sugulist käitumist ja munade valmimist, arvatavasti on tegu mõjuga gonadotroopilisele hormoonile.

Peremehe arengu
mõjutamine

Aeg-ajalt ei ole parasiidi mõju peremehe sigimisele täielikult inhibeeriv, vaid lihtsalt aeglustav. Näiteks *Schistosoma* poolt nakatatud isastel hamstritel on madalam testosterooni tase ja nende sigimiskäitumine ning sekundaarsed sootunnused on tagasihoidlikumad võrreldes tervete indiviididega. Muuhulgas inhibeeritakse samal ajal ka peremehe immuunsüsteemi.

Teine parasiidi poolt esile kutsutud efekt peremehe arengule on gigantism, millega vahel kaasneb kastratsioon. Sellise mõju kasu parasiidile on suurema hulga ressursside jäämine parasiidi käsutusse. Selline mõju on tsestodi larvil (perekond *Spirometra*) hiirtele, kes parasiidiga nakatudes kasvavad erakordselt suureks. Otseseks mõjutajaks on siin hormoon (plerotserkoid kasvu faktor), mida parasiit eritab ja mis jäljendab hüpotaalamuse kasvuhormooni.

Gigantism

Mõned parasiidid on võimelised takistama peremehe kestumist. Näiteks mõned perekond *Sacculina* esindajad, kes parasiteerivad krabidel. Kestumise takistamine on vajalik, kui võrd parasiidil on krabi eksoskeletiga seotud osi ja kestumine tapaks mõlemad. Paljudel juhtudel tagab kestumise takistamine aga selle, et peremees jätkab kauem söömist ja nii on parasiidil võimalik efektiivsemalt kasvada.

Kõige paremad näited kestumise takistamisest parasiidi poolt on leitud liblikaröövikutes elavate parasitoidide puhul. Antud juhul tapab parasiit alati peremehe. *Idiobiondid* paralüseerivad peremehe juba munemise ajal ja peremehe edasist kasvu ei toimu. *Koinobiondid* lasevad peremehel pärast munemist edasi kasvada ja ei kahjusta peremehe ellujäämiseks ja kasvuks olulisi organeid. Samas manipuleeritakse peremehe endokriinsüsteemi, toitumist ja käitumist. Munad või vastsed ei arene kuigi intensiivselt enne, kui peremees on saavutanud teatava suuruse. Parasitoidid ei lase tihti peremehel nukkuda ja võivad esile kutsuda lisakasvujärke. Vältimaks peremehe nukkumist ei lase parasitoidid juveniilhormooni tasemel hemolümfis langeda (juveniilhormooni taseme langus ja 20-hüdroksüekdüsooni taseme tõus kustub reeglina esile nukkumise) ja mõnel juhul suudavad peatada inaktiivse ekdüsooni konverteerimist aktiivseks 20-hüdroksüekdüsooniks.

Paljudel juhtudel on peremehe ja parasiid elutsüklid sünkroonis – kestutakse samal ajal. Näiteks jänesel olevad kirbud tajuvad tiinete jäneste veres toimuvaid hormonaalseid muutusi ja sigivad samal ajal.

14.9 Peremehe käitumise mõjutamine

Peremehe käitumine omab otsest mõju parasiidile, nt puhastamine, köhimine, aevastamine, oksendamine aga ka kiskja vältimine. Parasiidi huvides on panna peremees käituma nii, et see parasiidile kasulik oleks. Peremehe käitumine sõltub interaktsioonist stiimuli detekteerimise ja assilimilatsiooni mehhanismide vahel (meeleelundid ja KNS), kommunikatsioonimehhanismidest (närv- ja endokriinsüsteem) ja efektormehhanismidest (lihased). On teada, et parasiidid suudavad mõjutada üht või mitut tegurit eespool mainitust, kasutades selleks peamiselt keemilisi vahendeid. Parasiidi mõjusid peremehe käitumisele jagatakse kolmeks:

Käitumise mõjutamine

- Käitumine, mis tagab parasiidi püsimise peremehes. Nt krabid, kes on nakatatud *Sacculina* poolt puhastavad ennast sagedamini ja kohtlevad parasiiti kui mune (isegi isased loomad).
- Käitumine, mis suurendab parasiidi edasikandumise tõenäosust. Nt teo *Ilyanassa obsoleta* terved isendid väldivad tõusu-mõõna piirkondi, ronivad nakkuse korral just sinna, tagamaks trematoodist parasiidi jõudmise järgmisesse peremehesse.

- Käitumine, mis tagab parasiidi ellujäämise pärast peremehe surma. Parasitoidide vastsed võivad nukkuda surnud peremehe sees, mõnel juhul sunnitakse peremees enne suremist jõudma kohta, kus parasiidi nukud jäävad ellu. Nt kimalastel parasiteerivate konopiidide larvid tagavad selle, et peremees enne surma kaevub mulda, tagades nii toidu ja kaitstuse parasitoidile.