



doi 10.33188/vetheder.1353693

Derleme Makale / Review Article

Parazitlerin konak davranışlarına etkileri

Elif Burcu GENÇAY TOPÇU^{1,a*}, Cenk Soner BÖLÜKBAŞ^{1,b}

¹ Ondokuz Mayıs Üniversitesi Veteriner Fakültesi, Parazitoloji Anabilim Dalı, Samsun, Türkiye

ORCID 0000-0002-0621-3125^a; 0000-0002-4863-696X^b

MAKALE BİLGİSİ / ARTICLE INFORMATION:

Geliş / Received:

01 Eylül 23
01 September 23

Revizyon/Revised:

04 Aralık 23
04 December 23

Kabul / Accepted:

19 Aralık 23
19 December 23

Anahtar Sözcükler:

Adaptasyon
Konak davranışı
Parazit
Paraziter manipülasyon

Keywords:

Adaptation
Host behavior
Parasite
Parasite manipulation

©2024 The Authors.
Published by Veteriner
Hekimler Derneği. This is
an open access article
under CC-BY-NC license.
(<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>)



ÖZET

Parazitler ve konakları evrimsel süreçte uzun yıllardır birlikte var olmuş ve birbirlerine karşı çeşitli savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir. Parazitin yerleştiği yere göre konakta davranış değişikliği meydana gelebilmektedir. Davranış değişiklikleri, parazitin yaşam döngüsünü tamamlamasını kolaylaştırarak enfeksiyon oluşma şansını ve konağa adaptasyonunu artırır. Bu durum konaklarda davranış, renk, morfoloji ve fizyoloji gibi pek çok değişikliğe sebep olur. Ayrıca saldırganlık, çiftleşme ve üreme, ebeveyn davranışı üzerine etkileri olmaktadır. Bu değişikliklerde nöral, endokrin, nöromodülatör, immunomodülatör gibi fizyolojik sistemlerin rolü büyüktür. Davranış manipülasyonları, genellikle indirekt yaşam döngüsüne sahip parazitlerde gözlenmektedir ve bu parazitlerin en önemlileri arasında *Dicrocoelium dendriticum* ve *Toxoplasma gondii* örnek olarak gösterilebilir. Son yıllarda parazitlerle enfekte hayvanlardaki davranış değişiklikleri, bilim dünyasında da oldukça ilgi çekici bir hal almış ve bu konuda birçok çalışma yapılmıştır. Bu derlemede, konuyla ilişkin yapılan çalışmalar bir araya getirilmiş ve örnekler ile parazitlerin bu davranış değişikliklerine sebep olma mekanizmaları açıklanmaya çalışılmıştır.

Effects of parasites on host behavior

ABSTRACT

Parasites and their hosts have co-existed for many years in the evolutionary process and have developed various defence mechanisms against each other. Behaviour changes may occur in the host depending on where the parasite settles. Behaviour changes make it easier for the parasite to complete its life cycle, increasing the chance of infection and adaptation to the host. This causes many changes in the host, such as behaviour, colour, morphology, and physiology. It also affects aggression, mating and reproduction, and parental behaviour. Physiological systems such as neural, endocrine, neuromodulator, and immunomodulatory systems play a significant role in these changes. Behavioural manipulations are generally observed in parasites with indirect life cycles, and the most important of these parasites are *Dicrocoelium dendriticum* and *Toxoplasma gondii*. In recent years, behavioural changes in parasite-infected animals have become very interesting in the scientific world, and many studies have been conducted on this subject. In this review, the studies on the subject are brought together, and the mechanisms of parasites causing these behavioural changes are tried to be explained with examples.

How to cite this article: Topçu Gencay EB, Bölükbaş CS. Parazitlerin konak davranışlarına etkileri. Vet Hekim Der Derg 95 (2): 164-173, 2024. DOI: 10.33188/vetheder.1353693

* Sorumlu Yazar e-posta adresi / Corresponding Author e-mail address: burcu.gencay@omu.edu.tr

1. Giriş

Parazitler ve konakları arasında çok yakın bir ilişki bulunmaktadır. Bu iki canlı bütün evrimsel süreçte birlikte var olmuş ve birbirlerine karşı çeşitli şekillerde mücadele etmişlerdir. Bu süreç boyunca parazitler, konakları bulmak ve onlardan faydalanmak için yeni yollar bulurken, konaklar ise immun yanıt geliştirme, parazitten kaçınma, vücuda giren paraziti yok etmeye çalışma veya yok edemediği parazitlerle birlikte yaşamayı öğrenme gibi çeşitli savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir (1). Parazitler ve konakları arasındaki fizyolojik etkileşimler, enfekte hayvanların davranışlarında sıklıkla değişikliklere neden olmaktadır. Parazitlerin neden olduğu bu davranış değişiklikleri parazitlere çeşitli faydalar sağlamakta iken konağa zarar vermektedir. Parazitin konakta yaptığı davranış değişiklikleri, konakta enfeksiyon oluşma ihtimalinin artmasına neden olmaktadır. Bu amaçla kullanılan mekanizmalar doğrudan ya da dolaylı olarak konağın hayatta kalmasını ya da üremesini de etkilemektedir. Böylece hem ekolojik hem de evrimsel olarak konak ile parazit arasında bir çıkar çatışması ilişkisi bulunmaktadır (2).

Son yıllarda parazitlerle enfekte hayvanlardaki davranış değişiklikleri araştırmacıların ilgisini çekmeye başlamış ve bu konuda birçok çalışma yapılmıştır. Yapılan bu çalışmalar ulusal ve uluslararası yayınlanan dergilerden farklı dizinlerde taranarak elde edilen veriler ışığında derlenmiştir. Yapılmış olan birçok çalışmada *Toxoplasma* türünün hayvanlarda ve insanlarda yaptığı davranış değişikliklerine odaklanılmıştır. Ancak bu derleme ile diğer parazitlerin de hayatta kalabilmek için hayvanlarda neden olduğu davranış değişikliklerinin mekanizması açıklanmaya çalışılmıştır.

2. Parazitlerin Yaşam Döngüleri ile Hayvanlarda Meydana Gelen Davranış Değişikliklerinin İlişkisi

Bir parazit yaşam döngüsünü tamamlarken arakonağa ihtiyaç duymuyorsa bu tip gelişim direkt gelişim, bir veya daha fazla arakonağa gereksinim duyuyorsa bu tip gelişmeye indirekt gelişme denir. Konak davranışlarındaki parazit kaynaklı değişimlerin birçoğu indirekt yaşam döngüsüne sahip parazitlerde gözlenirse de direkt yaşam döngüsüne sahip parazitlerde de rastlanmaktadır (2,3). Genel olarak parazit direkt yaşam döngüsüne sahipse, hayatta kalmak ve üremek için türler arasında etkileşimi artırır. Eğer parazit indirekt yaşam döngüsüne sahipse hayatta kalma ve üreme şansını saldırganlık yoluyla artırabilir. Bu durum, arakonaktaki sosyal davranışları etkilemektedir. Örneğin *Toxoplasma gondii* ile enfekte rodentlerin keşfetme davranışları ve saldırganlıkları artar, son konak olan kediden daha da az korkarlar. *Eimeria vermiciformis* ve *Trichinella spiralis* ise hem direkt hem de indirekt yaşam döngüsüne sahiptir. Bu tip yaşam döngüsüne sahip parazitler ise son konak türler arasında sosyal etkileşimleri azaltırlar; çünkü sosyal olarak bir arada bulunan hayvan grupları avcılığa karşı daha etkili bir savunma gerçekleştirmektedir. Enfekte konaklarda, sosyal etkileşimler azaldıkça av olma ihtimalleri de artacaktır (4).

3. Paraziter Kaynaklı Etkiler

Parazitler konak davranışlarını kendi çıkarları için değiştirebilmektedir. Manipülasyonun en klasik örneği *Acanthocephala*'lardır (3). Bu parazitler konakların vücut boşluklarında enfektif hale gelir. Son konak olan omurgalı tarafından ağız yoluyla alındıktan sonra bağırsakta yerleşim gösterir. Bu zamana kadar yaklaşık 30 *Acanthocephala* türünün arakonaklarda davranış değişikliğine neden olduğu gözlenmiştir. Bu kimi zaman sosyal davranışlara etki şeklinde, kimi zaman ise konak fizyolojisini etkileyerek gerçekleşmektedir (5). Bu durumla ilgili çeşitli örnekler değişimin mekanizmalarına girilmeden bu bölümde başlıklar halinde anlatılacaktır.

Sosyal davranışlarda paraziter etki

Konak ile parazitin birlikte evrimi sırasında, konaklar enfeksiyondan kaçınmak için, parazitler ise konak savunma mekanizmalarından saklanmak için çeşitli mekanizmalar geliştirmişlerdir (4).

Çoğu durumda, bu karşı mekanizmalar enfekte ve duyarlı canlılar arasında ilişkiyi artırmak için konak davranışının manipüle edilmesini içerir (3). Parazitle enfekte olan konağın sosyal davranışlarında oluşan değişikliklerle ilgili çok sayıda örnek vardır (Tablo 1).

Tablo 1: Sosyal davranışlarda enfeksiyon kaynaklı değişimlerin örnekleri ve omurgalılarda bu etkilere aracılık eden mekanizmalar (4,16,18,26,30,31,32)

Table 1: Examples of infection-induced changes in social behavior and the mechanisms mediating these effects in vertebrates (4,16,18,26,30,31,32)

Konak	Patojen	Davranış etkileri	Kaynak
Fare	<i>Eimeria vermiformis</i>	Seksüel ilgi ↓	(6)
Fare	<i>T. spiralis</i>	Baskınlık ↓ Çiftleşme davranışı ↓ Sosyal keşif ↓	(7)
Fare	<i>Trypanosoma cruzi</i>	Sosyal statü ↓	(8)
Fare	<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	Saldırganlık ↓ İtaat ↑	(9)
Fare	<i>Schistosoma mansoni</i>	Çiftleşme davranışı ↓	(10)
Fare (yalnız erkekler)	<i>Taenia crassiceps</i>	Çiftleşme davranışı ↓	(11)
Fare	<i>Toxocara canis</i>	Saldırganlık ↓ Sosyal keşif ↓ Savunma davranışı ↑	(12)
Fare/sıçan	<i>Toxoplasma gondii</i>	Saldırganlık ↑ Dominantlık ↑ Sosyal keşif ↑ Savunma davranışı	(13)
Sıçan	<i>Hymenolepis diminuta</i>	↓ Yavruların bakımı	(14)
Sıçan	<i>Taenia taeniaeformis</i>	Çiftleşme davranışı ↓ Üreme ↓	(15)
Orman Tavuğu (<i>Lagopus lagopus scoticus</i>) (yalnızca erkekler)	<i>Trichostrongylus tenuis</i>	Bağışıklık ↓ Testesteron ↓	(16)
Amerika Kerkenezi (<i>Falco sparverius</i>)	<i>Trichinella pseudospiralis</i>	Saldırganlık ↓ Ebeveyn bakımı ↓	(17)
Bayağı kerkenez (<i>Falco tinnunculus</i>)	<i>Haemoproteus tinnunculi</i>	Enfekte erkek canlılarla çiftleşen dişilerde kuluçka süresi ↑ yumurta büyüklüğü ↓	(18)
Adaçayı tavuğu (<i>Centrocercus urophasianus</i>)	<i>P. pediocetti</i>	Çiftleşme davranışı ↓	(19)
Büyük baştankara (<i>Parus major</i>)	<i>Plasmodium</i> spp.	Ebeveyn davranışı ↑	(20)
Kara sinekkapan (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	<i>Trypanosoma</i> spp.	Üreme alanına geç gidiş ↑	(21)

Kındıra kamışçını (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>)	<i>Haemoproteus</i> <i>Plasmodium spp.</i> <i>Trypanosoma</i>	Ötüş çeşitliliği ↓ Ebeveyn davr. ↓	(22)
Kızıl orman kuşu (<i>Gallus gallus</i>)	<i>Ascaridia galli</i>	Sosyal statü ↓ Çiftleşme şansı ↓	(23)
Kır kırlangıcı (<i>Hirundo rustica</i>)	<i>Ornithonyssus bursa</i>	Ötüş ve çiftleşme şansı ↓	(24)
Kertenkele (<i>Sceloporus occidentalis</i>)	<i>Plasmodium mexicanum</i>	Saldırganlık ↓ Sosyalleşme ↓ Dominantlık ↓ Bölgecilik ↓	(25)
Kertenkele (<i>Sceloporus occidentalis</i>) (yalnızca erkekler)	<i>Malaria sp.</i>	Kur davranışı ↓	(26)
Kırmızı benekli semender (<i>Notophthalmus viridescens</i>)	<i>T. diemyctyli</i>	Üreme ↓	(27)
Lepistes (<i>Poecilia reticulata</i>)	<i>Gyrodactylus turnbulli</i>	Kur davranışı ↓	(28)
Üç dikenli balık (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	<i>Pomphorhynchus laevis</i>	Ebeveyn davranışı ↓	(29)
Üç dikenli balık (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	<i>Schistocephalus solidus</i>	Vücut ağırlığı ↓ Avlanma riski ↑ Enerji metabolizması ↓	(30,31,32)
At kuyruklu geyik (<i>Odocoileus virginianus</i>)	<i>Fascioloides magna</i>	Vücut büy. ↓ Boynuz noktaları ↓ Sosyal statü ↓	(33)

↑: Artış, ↓: Azalış

Parazitler, konakları ile uyum içerisinde yaşaması gereken canlılardır. Eğer parazit, konağının ölümüne neden olursa bu onun da ölümü anlamına gelecektir. Parazitin ve konağın hayatta kalması ve üremesi için davranış değişikliğinin olduğuna dair çeşitli hipotezler bulunmaktadır. Konaktaki davranıştaki değişiklikleri, parazitin yaşam döngüsüne bağlı olabilir. Arakonak kullanan parazitler, konaklarda üreme davranışında artış gözlenmesine neden olur. Çeşitli araştırmalar, parazitlerin yayılımını artırmak için konağın sosyal davranışında değişikliklerine neden olabileceğini göstermektedir. Parazitler, merkezi sinir sistemi ve nörokimyasal sistem üzerindeki etkileri ile konak davranışını değiştirir (4). Örneğin, *Toxocara canis* ile enfekte farelerde saldırganlık azalır, savunma ve kaçma davranışı artar (34).

Uyumsal davranış etkileri

Enfekte bir hayvanın normal davranması beklenemez. Bu nedenle parazitlerle enfekte olan ve olmayan hayvanlar arasında davranış farklılıkları gözlenmektedir. Son 30 yıldaki literatürlerde parazitlerle enfekte hayvanlardaki davranış değişiklikleri için üç alternatif düşünce öne sürülmüştür. İlk düşünceye göre, parazitin neden olduğu etkiler, konağın davranışını parazite yarar sağlayacak şekilde değiştirmektedir. Bu durum parazit genomunda konak manipülasyonu için ilgili genlerin olabileceğini düşündürmektedir. İkinci düşünceye göre, meydana gelen değişiklikler konağın enfeksiyona tepkisini içermekte, bu da enfeksiyonun ortadan kaldırılmasına ya da paraziter yan etkilerin azaltılmasına yardımcı olmaktadır. Üçüncü düşünceye göre ise konak davranışındaki değişiklikler, patolojik durum kaynaklı olabileceği gibi tesadüfen veya bazı enfeksiyonlardan kaynaklı olabileceğini de düşündürmektedir (35).

Bir trematod olan *Podocotyloides stenometra*'nın bulaştığı mercan polipleri uyumsal davranış değişikliğine örnek olarak verilebilir. Enfekte polipler parlak pembe renge dönüşür ve görünürlüğünün artması, parazitin son konakları olan kelebek balıkları tarafından yenmesine neden olur (36).

Parazitlerin konaklardaki enerji metabolizmasına etkileri

Parazitler, yaşamları için gerekli olan enerjiyi konaklarından sağlamaktadırlar. Parazitlerin konaktan elde ettikleri enerji miktarı konağın fizyolojisini bozacak düzeyde olursa, konak düşük fiziksel performans gösterebilir veya tam tersi daha aktif hale gelebilir ve yiyecek arama davranışını arttırabilir. Her iki davranıştaki değişiklik de parazit için faydalı olmaktadır (37). Parazitler, konaklarının fiziksel aktivitelerini düşürebilir ve bu durum konakları avcı hayvanlar için hedef haline getirebilir. Örneğin son konağın akciğerlerine yerleşim gösteren hidatik kistler, akciğer kapasitesini azaltmakta ve enfekte hayvanların kurtlara daha kolay av olmalarına neden olmaktadır (37, 38).

Son konağı kuşlar, arakonağı ise balıklar olan *Schistocephalus solidus* cinsine ait parazit balıkların vücut boşluklarında bulunurlar. Parazitin larva formu olan plerocercoidler çok hızlı büyüme göstermektedir. Bu büyümeye bağlı olarak balıklarda vücut ağırlığı düşer, enerji metabolizması bozulur ve oksijen ihtiyacı artar. Bu durum balıkların daha fazla yem tüketimine sebep olur. Ancak yine de yüzme gibi günlük aktivitelerini dahi kısıtlayıcı bir hal alan enerji eksikliği ve oksijen eksikliği nedeniyle su yüzeyine yakın yüzerler. Bunun sonucunda balıkçıl kuşlar tarafından daha çabuk avlanabilmektedirler (30, 32, 39).

Bütün bu örneklerden görüldüğü üzere parazitlerin konaklarının besinlerine ortak olup, onların enerjilerini azaltmaları konağın davranışlarını etkilemektedir. Bu durum arakonağın ya da vektörün son konakla temasını arttırmakla birlikte bazen de konağı diğer tehlike unsurlarına yaklaşmasına neden olup risk altında bırakabilmektedir.

Parazitlerin konak morfolojisine etkileri

Bir trematod cinsi olan *Leucochloridium* spp. arakonak olarak salyangozları kullanır. Parazit arakonakta dokunaçların (antenlerin) büyüklüğünü, şeklini, rengini değiştirir ve ışığa tepki olarak titreşmesine neden olur. Bu sayede parazit; arakonak olan salyangozları son konak olan kuşlar için çekici hale getirir ve avlanma ihtimalini artırır (35, 40).

Yine bir trematod olan *Diplostomum spathaceum*'un metaserkerleri balıklarda göze yerleşerek parazitik katarakta neden olur (41, 42). Bu trematodla enfekte olan balıklar görme kayıplarından dolayı beslenmek için yüzeyde daha fazla vakit geçirmeye başlarlar ve bu da onları son konak avcı kuşlara daha görünür hale getirir (37).

Sacculina carcini, yengeçlerde parazitlenen bir krustasea türüdür. Bu parazit konağın üzerine yerleşir ve yengecin androjenik bezini tahrip ederek konağın feminizasyonuna (dişilik özellik kazanmasına) neden olur. Enfekte olan yengeçler yavru üretmezler ancak dişi canlılar gibi davranırlar ve üzerlerinde taşıdıkları krustesea yumurtalarını kendi yumurtaları gibi korurlar. Sadece dişilerin yaptığı yumurtaları koruma iç güdüsü bu nedenle erkekler tarafından da yapılmış olur. Bu örnekte anlaşılabileceği üzere organları enfekte etmek de konağı manipüle etmenin etkili bir yolu olabilir (37).

4. Parazitlerin Konak Davranışlarındaki Etki Mekanizması

Parazitler; omurgalı ve omurgasız canlılarda davranışları etkileyen dört fizyolojik sistemi hedef alır. Bunlar nöral, endokrin, nöromodülatör ve immunomodülatör sistemlerdir. Bu sistemler nörotransmitterler, hormonlar, nöromodülatör, immunomodülatör kimyasallar aracılığıyla birbirine bağlanır ve iletişim kurarlar. Direkt yaşam döngüsüne sahip olan parazitler, merkezi sinir sistemine zarar vererek konak manipülasyonuna neden olurlar (37). Bu konudaki birçok örnek konak davranış değişikliğine neden olan mekanizmaların karmaşık bir yapıya sahip olduğunu göstermektedir. Parazitler, konakların beynini bütünüyle kontrol etmemekte, sadece belirli davranışlardan sorumlu bölgeleri etkilemektedir (43).

Konak sinir sisteminde paraziter etki

Parazitlerin konakların davranışlarını değiştirmek için pek çok mekanizma kullanmaktadır. *Toxoplasma gondii* ve *Toxocara canis* gibi birçok parazit, MSS'deki nöronları, sosyal davranışları etkileyecek şekilde enfekte edebilir.

Aynı zamanda parazitler konaklarının sosyal davranışlarını, MSS'nin immünolojik tepkileri uyararak ve nörokimyasal bağlantıyı değiştirerek de yapabilmektedirler (4).

Normal şartlarda, parazitin arakonağı olan fare ve sıçanların kedi idrarı ve kokusundan korkarak o bölgeden uzak durmaları beklenir. Beyinlerinde parazitin doku kistini taşıyan kronik toksoplazmozlu kemiricilerin, kedilerden korkmamasından kaynaklı davranış değişikliği, bu hayvanların kediler tarafından kolay avlanmalarını sağlar. Kedi idrarına karşı oluşan doğal ve öğrenilmiş korkuya bağlı tepkilerin enfekte kemiricilerde azalmakla kalmadığı, hatta bu hayvanların kokuyu feromon olarak algıladıkları ve seksüel olarak ilgilerinin arttığı ortaya konulmuştur (44).

Toxoplasma gondii gibi parazitler, MSS boyunca nöronları, glial hücreleri ve endotel hücrelerini enfekte eder (45) ve beyindeki birkaç nörokimyasal yolu da değiştirir (4). Enfekte farelerde norepinefrin konsantrasyonları azalırken, dopamin ve onun metaboliti olan homovanillik asitin (HVA) konsantrasyonları artmaktadır. Bu nörokimyasal değişiklikler ve bunun yanında beyinde oluşan kistler, *T. gondii* ile enfekte olmuş kemirgenlerde bildirilen saldırganlığın ve keşfetme davranışlarının artmasının nedeni olabilir (4, 45).

Parazitler konaklarının üreme davranışları üzerine de etkisi bulunmaktadır. Bu etkiyi direkt MSS üzerinden değil, perifer dokulara etki ederek de yapabilirler. Bu dokuların perifer organlardan MSS'ye gönderilen kimyasal sinyalleri değiştirebildiği bilinmektedir. Örneğin *Taenia crassiceps* ve *T. taeniaeformis*, konakta testosteron salınımını etkileyerek erkek farelerde üreme davranışını baskılamaktadır. Dişi farelerde bulunan östadiol hormonu parazitin gelişimini ve üremesini artırır, bu nedenle dişi fareler bu parazitlerden kaynaklanan enfeksiyonlara erkek farelerden daha duyarlıdır. Erkek farelerin *T. crassiceps* veya *T. taeniaeformis* ile enfeksiyonu hem serum hem de testisteki testosteron konsantrasyonlarını azaltır, östradiol konsantrasyonlarını artırır ve bu durum çiftleşme davranışını engeller. Enfeksiyondan sonra erkek kemirgenlerde şekillenen endokrinolojik ve davranışsal değişiklikler parazitlerin gelişmesi ve üremesi için uygun ortam hazırlamaktadır (4, 46, 47).

Dicrocoelium dendriticum ile enfekte olmuş karıncalar çevrelerindeki en yakın bitkiye tırmanırlar ve mandibulaları ile kendilerini bitkiye sabitlerler (48). Bu davranış, karıncaların bir ruminant tarafından yenme olasılığını arttırmakta ve bu sayede trematod yaşam döngüsünü tamamlamayı garanti altına almaktadır (49). Birçok araştırmacı, parazitlerin nöromodülatörler salgılayarak konağın davranışını parazitin yararına olacak şekilde değiştirdiğini düşünmektedir (3, 49).

Manipülatif protein yapıları üzerine yapılan çalışmalar

Proteomik, genomik bilginin çevirisini araştırma yeteneği ile parazitlerin neden olduğu konak MSS'nin protein ekspresyonundaki değişiklikleri incelemek için bir yaklaşım sunar (43).

Bu konuda yapılan öncü proteomik çalışmalarında artropod konak/parazit modelleri oluşturularak mekanizmalar çözülmeye çalışılmıştır. Araştırmalarda manipülatif sürece etkili olmayan proteinleri dışlamak ve konak davranış değişikliği ile potansiyel bağlantılı proteinleri bulmayı kolaylaştırmak için birçok işlem gerçekleştirilmiştir (43).

Çalışmaların çoğunda Nematomorpha kökünden kıl kurtları olan *Spinichordodes tellinii* ve *Paragordius tricuspidatus* ile son konak olan çekirge türleri kullanılmıştır. Nematomorfaların enfektif dönemleri su kenarlarında bulunmaktadır. Bu formlar son konak çekirgeler tarafından su içme esnasında yutulduktan sonra parazit hızla büyüme gösterir (yaklaşık 10-15 cm) ve neredeyse çekirgenin bütün vücut boşluğunu doldurur. Parazit eş bulup çiftleşebilmek ve yaşam döngüsünü tamamlayabilmek için konaktan çıkıp suya dönmek zorundadır. Parazit, bu aşamada konak üzerinde manipülatif bir davranışa sebep olur; konağın bir su birikintisi aramasını ve bulunca da suya sıçramasını sağlar. Konak suya düştüğünde parazit, konak vücudundan dışarı çıkar ve çiftleşmek üzere eşini arar. Suya düşmek konağın ölümüne sebep olur. Eğer çekirge balık ya da kurbağa gibi bir avcı tarafından yenirse parazit hiçbir zarar görmeden onların sindirim sisteminden çıkmakta ve yaşam döngüsünü devam ettirmektedir (50).

Vektörlerin davranışları da parazitlerin omurgalı konaklarla karşılaşma ihtimallerini artıracak şekilde manipüle edilmektedir (43, 51). Bu davranış değişikliğine neden olabilecek protein yapıları hakkında incelemeler yapılmıştır. Örneğin: (i) *Anopheles gambiae-Plasmodium berghei* (52); (ii) *Glossina papalis gambiensis-Trypanosoma brucei* (53). Bu çalışmalar parazitlerin vektörlerinin protein yapısında bazı değişiklikler olabileceğini göstermiştir.

Değişmiş protein yapılarının bazıları dipteralar arasında da benzerdir (şeker metabolizması, sinyal iletimi ve ısı şoku tepkisi gibi). Her iki parazitli vektörün MSS'ine ait enerji metabolizmasında değişiklik gözlenmiştir (52, 53). Bu çalışmalarla *P. berghei* ve *T.b. brucei*'nin şeker metabolizmalarını değiştirebildiği görülmüştür.

5. Parazit-Konak İlişkisi

Konak manipülasyonu, ilk olarak beslenme davranışı ile kendini göstermektedir. Bu davranış şeklinde; son konak arakonağı yiyerek arakonak içerisindeki parazitin larval dönemlerini alır. Manipülasyon arakonağın davranışını veya görünümünü etkileyerek, arakonağın daha görünür olmasını sağlamaktadır. Karmaşık yaşam döngüsüne sahip pek çok trematod, sestod, nematod, acantocephala ve protozoa türlerinde bu manipülasyon tipi görülmektedir (35). Örneğin bir tatlı su amfipodu olan *Gammarus roeseli*, *Polymorphus minutus* ile enfekte olduğunda yer çekimine karşı davranış gösterir ve su yüzeyine yakın yüzer. Bu da onun son konak için daha görünür olmasını sağlar (54).

Konak manipülasyonun yaygın olarak görüldüğü ikinci bulaşma yolu ise, konağın yaşadığı habitattan başka habitata yayılmasıdır. Burada parazit tarafından yapılan manipülasyon, konağın bazen kendisine hiç uygun olmayan farklı bir habitata gitmesine neden olur. Birçok trematod türü, arakonakları olan salyangozları enfektif dönemlerinin yayılmasını sağlamak için uygun mikrohabitatlara geçmeleri için uyarır (35).

Konak manipülasyonun düzenli olarak görüldüğü üçüncü durum ise vektör kaynaklı bulaşmadır. En iyi bilinen örnekleri; omurgalılar ile kan emici sinekler arasında taşınan patojenleri içerir. Parazitin doğru konakla karşılaşabilmesi için vektörün mümkün olduğu kadar çok konaktan kan emmesi gerekmektedir. Bu durumda parazit, vektörün kan emme süresini kısaltarak ziyaret edilen konak sayısının artmasını sağlayabilir. Bu parazitlere örnek *Trypanosoma*, *Plasmodium* ve filariyal nematodları verebiliriz (35).

Konak fenotipinde meydana gelen farklılıklar, parazitlerin konakta neden olduğu biyokimyasal ve fizyolojik değişiklikler sonucu meydana gelmektedir. Parazitlerin konak manipülasyonu üzerine yapılan çalışmaların çoğunda sadece renk, morfoloji ve görünür davranış değişikliği üzerine odaklanılmıştır. Çoğu zaman manipülasyonlar, küçük farklılıklar yaratarak davranış değişikliğine neden olur. Örneğin, manipülasyon sonucu hayvanın belirli bir mikrohabitatta geçirdiği zaman veya belirli bir davranışı gerçekleştirme zamanında azalma olabilir. Bu davranış modellerinde meydana gelen değişiklikler, konağın farklı mikrohabitata doğru hareket etmesine, avcı hayvanlara karşı savunmasız kalmasına ya da parazitin bulaşma şansını arttıracak davranışlara neden olmaktadır (3, 35).

Konağın davranış değişikliği parazitin yaşam döngüsünü tamamlamak için kullanılmaktadır. Eğer bu yaşam döngüsü herhangi bir zorlukla karşılaşmıyorsa parazitin konak davranışını değiştirme ihtimali azalmaktadır.

6. Sonuç

Parazitle enfekte olan hayvanlarda parazitlerden kaynaklanan birtakım davranış değişiklikleri olmaktadır. Bu davranış değişiklikleri parazitlerin başka canlılara bulaşma ihtimalini artırıp parazitin yaşam döngüsünü tamamlamasını amaçlamaktadır. Paraziter manipülasyonlar, çoğunlukla arakonak kullanılarak gerçekleştirilir. Eğer parazitler bir arakonağı manipüle ediyorsa buradaki etkileri genellikle arakonağın parazite konaklık yapabilecek bir başka canlı tarafından tüketilmesini ve hızlıca konağa geçiş yapmasını amaçlamaktadır. Konakta görülen bu davranış değişikliklerinin çoğu merkezi sinir sistemi kökenlidir. Bunun yanında nöromodülatörler, hormonal sistem, sinir sistemi ve enerji metabolizmasında da değişiklikler görülmektedir. Parazitler, eğer yaşam siklusunu tamamlarken herhangi bir engelle karşılaşmıyorsa konak davranışını değiştirme ihtimali azalır veya ortadan kalkar.

Çıkar Çatışması Beyanı

Makalenin yazarları arasında bu derleme çalışması kapsamında herhangi bir kişisel ve finansal çıkar çatışması bulunmamaktadır.

Finansal Kaynak Beyanı

Bu çalışma sırasında, yapılan araştırma konusu ile ilgili doğrudan bağlantısı bulunan herhangi bir ilaç firmasından, tıbbi alet, gereç ve malzeme sağlayan ve/veya üreten bir firma veya herhangi bir ticari firmadan, çalışmanın değerlendirme sürecinde, çalışma ile ilgili verilecek kararı olumsuz etkileyebilecek maddi ve/veya manevi herhangi bir destek alınmamıştır.

Yazar Katkısı Beyanı

Fikir/kavram: Elif Burcu GENÇAY TOPÇU, Cenk Soner BÖLÜKBAŞ
Kaynak taraması: Elif Burcu GENÇAY TOPÇU, Cenk Soner BÖLÜKBAŞ
Makalenin yazımı: Elif Burcu GENÇAY TOPÇU

Etik Onay

Bu makaledeki sunulan verilerin, bilgilerin ve dokümanların akademik ve etik kurallar çerçevesinde elde edildiği, tüm bilgi, belge, değerlendirme ve sonuçlarının bilimsel etik ve ahlak kurallarına uygun olarak sunulduğuna dair yazarlardan etik beyan alınmıştır.

Kaynaklar

1. Poulin R. "Adaptive" changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *Int J Parasitol* 1995; 25: 1371-1383.
2. Dobson A. The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *Q Rev Biol* 1988; 63: 139-165.
3. Moore J. *Parasites and the behavior of animals: Oxford University Press on Demand, Oxford; 2002.*
4. Klein SL. Parasite manipulation of the proximate mechanisms that mediate social behavior in vertebrates. *Physiol Behav* 2003; 79: 441-449.
5. Bakker TC, Frommen JG, Thünken T. Adaptive parasitic manipulation as exemplified by acanthocephalans. *Ethology* 2017; 123: 779-784.
6. Kavaliers M, Colwell D, Ossenkopp K-P, Perrot-Sinal T. Altered responses to female odors in parasitized male mice: neuromodulatory mechanisms and relations to female choice. *Behav Ecol Sociobiol* 1997; 40: 373-384.
7. Edwards J. The effects of *Trichinella spiralis* infection on social interactions in mixed groups of infected and uninfected male mice. *Anim Behav* 1988; 36: 529-540.
8. Pittella JEH. Central nervous system involvement in experimental trypanosomiasis cruzi. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1991; 86: 141-145.
9. Kavaliers M, Colwell D, Choleris E. Analgesic responses of male mice exposed to the odors of parasitized females: effects of male sexual experience and infection status. *Behav Neurosci* 1998; 112: 1001.
10. Isseroff H, Sylvester PW, Held WA. Effects of *Schistosoma mansoni* on androgen regulated gene expression in the mouse. *Mol Biochem Parasitol* 1986; 18: 401-412.
11. Larralde C, Morales J, Terrazas I, Govezensky T, Romano M. Sex hormone changes induced by the parasite lead to feminization of the male host in murine *Taenia crassiceps* cysticercosis. *J Steroid Biochem Mol Biol* 1995; 52: 575-580.
12. Cox D, Holland C. The relationship between numbers of larvae recovered from the brain of *Toxocara canis*-infected mice and social behaviour and anxiety in the host. *Parasitology* 1998; 116: 579-594.
13. Berdoy M, Webster J, MacDonald D. The manipulation of rat behaviour by *Toxoplasma gondii*. *Mammalia* 1995; 59: 605-614.
14. Willis C, Poulin R. Effects of the tapeworm *Hymenolepis diminuta* on maternal investment in rats. *Can J Zool* 1999; 77: 1001-1005.

15. Lin YC, Rikihisa Y, Kono H, Gu Y. Effects of larval tapeworm (*Taenia taeniaeformis*) infection on reproductive functions in male and female host rats. *Exp Parasitol* 1990; 70: 344-352.
16. Mougeot F, Irvine JR, Seivwright L, Redpath SM, Piertney S. Testosterone, immunocompetence, and honest sexual signaling in male red grouse. *Behav Ecol* 2004; 15(6): 930-937.
17. Henderson D, Bird DM, Rau ME, Negro JJ. Mate choice in captive American kestrels, *Falco sparverius*, parasitized by a nematode, *Trichinella pseudospiralis*. *Ethology* 1995; 101: 112-120.
18. Korpimäki E, Tolonen P, Bennett GF. Blood parasites, sexual selection and reproductive success of European kestrels. *Ecoscience* 1995; 2(4): 335-343.
19. Johnson LL, Boyce MS. Female choice of males with low parasite loads in sage grouse. *Bird parasite interactions* Oxford University Press, Oxford. 1991: 377-388.
20. Richner H, Christe P, Oppliger A. Paternal investment affects prevalence of malaria. *Proc Natl Acad Sci* 1995; 92: 1192-1194.
21. Rätti O, Dufva R, Alatalo RV. Blood parasites and male fitness in the pied flycatcher. *Oecologia* 1993; 96: 410-414.
22. Buchanan KL, Catchpole C, Lewis J, Lodge A. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Anim Behav* 1999; 57: 307-314.
23. Zuk M, Thornhill R, Ligon JD, Johnson K. Parasites and mate choice in red jungle fowl. *Am Zool* 1990; 30: 235-244.
24. Møller AP. Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Anim Behav* 1991; 41: 723-730.
25. Dunlap KD, Schall JJ. Hormonal alterations and reproductive inhibition in male fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) infected with the malarial parasite *Plasmodium mexicanum*. *Physiol Zool* 1995; 68: 608-621.
26. Dunlap KD, Church DR. Interleukin-1 β reduces daily activity level in male lizards, *Sceloporus occidentalis*. *Brain Behav Immun* 1996; 10(1): 68-73.
27. Gill DE, Mock BA. Ecological and evolutionary dynamics of parasites: the case of *Trypanosoma diemyctyli* in the red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. In: Rollinson D, Anderson RM, editors. *Ecology and genetics of host-parasite interactions*. London: Academic Press 1985; 157-183.
28. Kennedy C, Endler J, Poynton S, McMinn H. Parasite load predicts mate choice in guppies. *Behav Ecol Sociobiol* 1987; 21: 291-295.
29. Bakker TC, Mundwiler B. Pectoral fin size in a fish species with paternal care: a condition-dependent sexual trait revealing infection status. *Freshw Biol* 1999; 41: 543-551.
30. Barber I, Huntingford FA. The effect of *Schistocephalus solidus* (Cestoda: Pseudophyllidea) on the foraging and shoaling behaviour of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour* 1995; 132(15-16): 1223-1240.
31. Berger CS, Laroche J, Maaroufi H, Martin H, Moon KM, Landry CR, Aubin-Horth N. The parasite *Schistocephalus solidus* secretes proteins with putative host manipulation functions. *Parasit Vectors* 2021; 14(1): 1-20.
32. Baer J, Gugele SM, Roch S, Brinker A. Stickleback mass occurrence driven by spatially uneven parasite pressure? Insights into infection dynamics, host mortality, and epizootic variability. *Parasitol Res* 2022; 121(6): 1607-1619.
33. Mulvey M, Aho J. Parasitism and mate competition: liver flukes in white-tailed deer. *Oikos* 1993: 187-192.
34. Cox DM, Holland CV. The relationship between numbers of larvae recovered from the brain of *Toxocara canis*-infected mice and social behaviour and anxiety in the host. *Parasitol* 1998; 116(6): 579-594.
35. Poulin R. Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. *Adv Stud Behav*. 41: Elsevier 2010; 151-186.
36. Aeby G. Trade-offs for the butterflyfish, *Chaetodon multicinctus*, when feeding on coral prey infected with trematode metacercariae. *Behav Ecol Sociobiol* 2002; 52: 158-165.
37. Lafferty KD, Shaw JC. Comparing mechanisms of host manipulation across host and parasite taxa. *J Exp Biol* 2013; 216: 56-66.
38. Joly DO, Messier F. The distribution of *Echinococcus granulosus* in moose: evidence for parasite-induced vulnerability to predation by wolves? *Oecologia* 2004; 140: 586-590.

39. Giles N. Predation risk and reduced foraging activity in fish: experiments with parasitized and non-parasitized three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. *J Fish Biol* 1987; 31(1): 37-44.
40. Heil M. Host Manipulation by Parasites: Cases, Patterns, and Remaining Doubts. *Front Ecol Evol* 2016; 4: 80.
41. Lyholt H, Buchmann K. *Diplostomum spathaceum*: effects of temperature and light on cercarial shedding and infection of rainbow trout. *Dis Aquat Organ* 1996; 25: 169-173.
42. Gopko M, Mikheev VN, Taskinen J. Deterioration of basic components of the anti-predator behavior in fish harboring eye fluke larvae. *Behav Ecol Sociobiol* 2017; 71: 68.
43. Lefevre T, Adamo SA, Biron DG, Misse D, Hughes D, Thomas F. Invasion of the body snatchers: the diversity and evolution of manipulative strategies in host–parasite interactions. *Adv Parasitol* 2009; 68: 45-83.
44. Koçak OM, Atmaca HT, Terzi OS, Büyükkayaer S, Özdemir H, Uzunalioğlu T, ve ark. Deneysel kronik Toksoplazmoz fare modeli: beyin lezyonlarının davranış değişiklikleri ile ilişkilendirilmesi. *Noro Psikiyatr Ars* 2012; 49: 139-144.
45. Kristensson K, Mhlanga J, Bentivoglio M. Parasites and the brain: neuroinvasion, immunopathogenesis and neuronal dysfunctions. *Curr Topics Microbiol Immunol* 2002; 265: 227-257.
46. Morales J, Larralde C, Arteaga M, Govezensky T, Romano M, Morali G. Inhibition of sexual behavior in male mice infected with *Taenia crassiceps cysticerci*. *J Parasitol* 1996: 689-693.
47. Anderson RM, May RM. Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology* 1982; 85: 411-426.
48. Romig T, Lucius R, Frank W. Cerebral larvae in the second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) and *Dicrocoelium hospes* looss, 1907 (Trematodes, Dicrocoeliidae). *Z Parasitenkd* 1980; 63: 277-286.
49. Adamo SA. Modulating the modulators: parasites, neuromodulators and host behavioral change. *Brain Behav Evol* 2002; 60: 370-377.
50. Menigoz A, Hanelt B, Joly C, Ponton F, Thomas F, Biron DG. Water-seeking behavior in insects harboring hairworms: should the host collaborate? *Behav Ecol* 2005; 16: 656-660.
51. Lefevre T, Thomas F. Behind the scene, something else is pulling the strings: emphasizing parasitic manipulation in vector-borne diseases. *Infect Genet Evol* 2008; 8: 504-519.
52. Lefevre T, Thomas F, Schwartz A, Levashina E, Blandin S, Brizard JP ve ark. Malaria Plasmodium agent induces alteration in the head proteome of their *Anopheles* mosquito host. *Proteomics* 2007; 7: 1908-1915.
53. Lefevre T, Thomas F, Ravel S, Patrel D, Renault L, Le Bourligu L ve ark. *Trypanosoma brucei brucei* induces alteration in the head proteome of the tsetse fly vector *Glossina palpalis gambiensis*. *Insect Mol Biol* 2007; 16: 651-660.
54. Haine ER, Boucansaud K, Rigaud T. Conflict between parasites with different transmission strategies infecting an amphipod host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 2005; 272: 2505-2510.