

JULITA KORCZYŃSKA

*Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego
ul. Pasteura 3, 02-093 Warszawa
e-mail: jk@nencki.gov.pl*

ZMIANY ZACHOWANIA BEZKRĘGOWCÓW WYWOŁYWANE PRZEZ ORGANIZMY PASOŻYTNICZE

WSTĘP

Pasożytnictwo jest pojęciem powszechnie znanym, jednak precyzyjne zdefiniowanie tego terminu nastęrcza pewne trudności. Wynikają one z faktu, że w przyrodzie występuje kontinuum zjawisk i nie ma wyraźnych granic pomiędzy takimi zjawiskami jak pasożytnictwo, symbioza, komensalizm i drapieżnictwo. Różne definicje kładą nacisk na różne aspekty pasożytnictwa i w związku z tym obejmują węższą lub szerszą grupę związków pomiędzy organizmami (NIEWIADOMSKA i współaut. 1980). Pozostawiając specjalistom spory na temat terminologii, będę nazywała pasożytami organizmy przebywające w organizmie żywiciela (należącego do innego gatunku) lub na nim przez dłuższy czas, pobierające z niego pożywienie, przystosowane do takiego trybu życia i powodujące szkody w organizmie swojego żywiciela (KOFTA 1998). Zgodnie z tą definicją do pasożytów zaliczyłam również parazytoidy, czyli organizmy, które żyją kosztem żywiciela i uśmiercają go po pewnym czasie. Parazytoidyzm jest więc w zasadzie zjawiskiem z pogranicza pasożytnictwa i drapieżnictwa (NIEWIADOMSKA i współaut. 1980).

Pasożytniczy tryb życia związany jest z koniecznością dostosowania się pasożyta do gatunku lub gatunków żywicieli. W toku długotrwałych procesów ewolucji pasożyty wykształciły liczne morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne przystosowania umożliwiające im spotkanie żywiciela, wnikięcie do jego organizmu i życie jego kosztem. W niektórych przypadkach pasożyt może również wpływać na wygląd i/lub sposób życia swojego żywiciela.

Zmiany wywoływane przez pasożyta u zarażonego osobnika HOLMES i BETHEL (1972) podzielili na cztery kategorie: zmniejszenie sił życiowych, dezorientacja, zmiana wyglądu i zmiana reakcji.

Zmniejszenie sił życiowych jest efektem szkodliwego wpływu pasożyta na organizm żywiciela. Może być jednak korzystne dla pasożyta o złożonym cyklu rozwojowym (tzn. mającego dwóch lub więcej różnych żywicieli), gdyż osłabione zwierzę łatwiej staje się ofiarą drapieżnika. W konsekwencji, wzrastają szanse pasożyta na przedostanie się do następnego żywiciela i ukończenie rozwoju. Dezorientacja zarażonego zwierzęcia pojawia się w wyniku uszkodzenia przez pasożyta układu nerwowego lub narządów zmysłów żywiciela. Na skutek dezorientacji żywiciel bardziej się wyróżnia, wędruje do niewłaściwych dla siebie siedlisk, często naruszona jest lub całkiem zanika jego reakcja ucieczki od drapieżcy, a więc również jest on łatwiejszym łupem. Zmiany w wyglądzie zarażonego żywiciela, na przykład kolorowe plamy na jego ciele, wyróżniają go spośród osobników zdrowych. Jest on lepiej widoczny i przez to bardziej narażony na presję drapieżników niż reszta populacji.

Najciekawszą według mnie kategorią zmian będących wynikiem inwazji pasożyta są zmiany zachowania żywiciela. W dalszej części artykułu opiszę przykłady takich zmian występujących u bezkręgowców.

W większości przypadków zmienione reakcje obserwowane u zarażonych zwierząt, wydają się być korzystne dla pasożyta, zwiększając jego szanse na przetrwanie i dalszy rozwój. Czasami jednak sprawa jest kontrowersyjna i trudno jest rozstrzygnąć, czy to pasożyt manipuluje zachowaniem żywiciela, czy żywiciel stara się ograniczyć pasożyta, czy też zmiany w zachowaniu żywiciela są przypadkowe i nie powstały w wyniku doboru ukierunkowanego na korzyści jednej ze stron.

PASOŻYTY O ZŁOŻONYCH CYKLACH ROZWOJOWYCH

W przypadku pasożytów o złożonych cyklach rozwojowych, formy larwalne występują u żywicieli pośrednich (jednego lub kilku), a postaci dojrzałe (rozmnażające się płciowo) u żywicieli ostatecznych. Warunkiem przeżycia pasożyta jest przedostanie się do organizmu żywiciela specyficznego dla danego stadium rozwojowego pasożyta. Związana z tym redukcja liczebności jest ogromna, może osiągać wartości rzędu 99%. Podstawową adaptacją pasożytów umożliwiającą przetrwanie gatunków jest ich niezwykle wysoka płodność (NIEWIADOMSKA i współaut. 1980). Niektóre pasożyty wykształciły dodatkowo zdolność wywoływania takich zmian zachowania swojego gospodarza, które zmniejszają straty związane ze zmianą żywiciela. Liczne przykłady opisane w literaturze dotyczą zmian reakcji zarażonych bezkręgowców, które powodują, że są one bardziej narażone na wyżeranie przez drapieżniki niż reszta populacji.

Małże *Macoma balthica* żyją w strefie przybrzeżnej mórz. Zwykle pozostają dobrze ukryte, zagrzebane do 12 cm głębokości w osadach dennych. Jednakże małże zarażone larwami przywr z rodziny Gymnophallidae pełzają w strefie przypływów, tuż pod powierzchnią piasku, pozostawiając widoczne ślady, które wskazują ich położenie. SWENNEN (1969) w próbkach pozyskanych na końcu śladów pełzania znalazł 100% zarażonych małży, podczas gdy w próbkach dennych z tej samej lokalizacji jedynie od 5 do 13% małży było zarażonych tym pasożytem. Zmienione zachowanie małży zwiększa ryzyko ich pożarcia przez polujące przy pomocy wzroku ptaki wybrzeża, które są żywicielami ostatecznymi tych przywr.

Podobnie SPARKS i CHEW (1966) znajdowali małże *Venerupis staminea* zawierające liczne larwy tasiemca z rodzaju *Echeneibothrium* częściej na powierzchni pokładów żwiru, niż w typowej pozycji zagrzebanej. Takie małże były bardziej narażone na zjedzenie przez raje lub płaszczki, żywicieli ostatecznych tasiemca.

Kiełż drojowy *Gammarus pulex* normalnie przebywa w strefie przydennej, lecz kiełże zarażone larwami kolcogłowa *Echinorhynchus truttae* częściej spotykane są w nurcie wodnym. Część autorów przypisuje to osłabieniu zarażonych kiełży, jednak HOLMES i BETHEL (1972) przypuszczają, że takie kiełże mają zmienione reakcje na światło i prąd wody. W efekcie są one podatniejsze na drapieżnictwo pstraga, żywiciela ostatecznego kolcogłowa.

Inny gatunek kiełża, *Gammarus lacustris*, jest żywicielem pośrednim kolcogłowa *Poly-morphus paradoxus*. Zarażone kiełże zamiast unikać światła i chronić się wśród przydennej roślinności, przyczepiają się do roślinności lub przedmiotów pływających w powierzchniowych warstwach wody. Są tam łatwo wyżerane przez kaczki, żywicieli ostatecznych kolcogłowa (HOLMES i BETHEL 1972).

Chrząszcz trojszyk ulec *Tribolium confusum* jest gatunkiem silnie fotonegatywnym, lecz osobniki zarażone larwami kurzego tasiemca *Raillietina cesticillus* nie unikają światła i nie szukają przed nim schronienia. GRAHAM (1966) symulował żerowanie kury, wyłapując pensetą najlepiej widoczne chrząszcze z powierzchni mąki. Uzyskał w ten sposób próbkę z koncentracją zarażonych chrząszczy.

Mrówki *Leptothorax nylanderi* są żywicielami pośrednimi przywry *Anomotaenia brevis*. Żywicielami ostatecznymi tego pasożyta są dziecięcioły i sójki. Zarażone robotnice pozostają w gnieździe w pobliżu larw, nie opiekują się jednak potomstwem i bezustannie proszą zdrowe mrówki o pokarm. Zaniepokojone nie uciekają, lecz przyczepiają się do podłoża. Może to zwiększyć szanse schwytania ich przez dziecięcioły, które rozkuwają gniazda tych mrówek, zakładane zwykle w martwym drewnie (PLATEAUX 1972, BUSCHINGER 1973, GABRION i współaut. 1976).

CARNEY (1967, 1969) opisał szczegółowo zmiany zachowania mrówek wywoływane przez inną przywrę, *Brachylecithum mosquensis*. Postać dojrzała tego pasożyta żyje w przewodach żółciowych ptaków drozdowatych, pierwszym żywicielem pośrednim jest ślimak lądowy *Allogona ptychophora*, a drugim mrówki *Camponotus herculeanus* i *Camponotus pennsylvanicus*. Mrówki te zwykle zakładają gniazda w martwych pniach drzew. Zdrowe robotnice zbierają pokarm w lasach i na porośniętych roślinnością terenach wzdłuż rzek, natomiast robotnice zarażone przywrą koncentrują się na nagich kamieniach na brzegach rzek. W próbkach zebranych na odkrytej skalistej powierzchni aż 91% mrówek zawierało w pełni dojrzałe metacerkarie *B. mosquensis* (stadium larwalne zdolne do zarażenia żywiciela ostatecznego), podczas gdy w próbkach pochodzących z przyległych powierzchni leśnych tylko 9% mrówek zawierało metacerkarie tej przywry w różnych stadiach rozwojowych.

Zachowanie się zarażonych mrówek jest również nietypowe. Niektóre z nich krążą ospa-

le, inne godzinami pozostają w bezruchu na nagich kamieniach. Robotnice z rodzaju *Campotonus* w rejonach umiarkowanych są silnie fotonegatywne. Zarażone mrówki nie tylko pozostają na oświetlonych kamieniach, ale nie reagują na zmiany intensywności światła. Gdy autor przesuwiał nad nimi rękę, zacieniając je w ten sposób na moment, mrówki kontynuowały pozostawanie w bezruchu lub powolne krążenie. Stukanie w kamień wywoływało chwilowe zamieszanie, lecz robotnice szybko wracały do poprzedniego wzorca zachowania. Późną jesienią gdy, mrówki rozpoczynały okres hibernacji, wszystkie robotnice schwytane na zewnątrz gniazda zawierały larwy pasożyta. Zarażone robotnice wyróżniają się również wyglądem, mają one specyficznie rozdęte odwłoki.

Mechanizmy działania pasożyta nie zostały jeszcze dokładnie poznane. Pierwszy żywiciel przywry — ślimak — zaraża się podczas żerowania, biernie połykając jaja przyklejone do roślin. Zarażone ślimaki wydzielają z otworu oddechowego kulki śluzu zawierające tysiące cercarii. Kulki te są bardzo atrakcyjne dla mrówek i chętnie przez nie zjadane. W ten sposób cercarie dostają się do wola mrówki, następnie przebijają jego ścianę i przedostają się do jamy ciała. Z odwłoka cercarie wędrują w rejon zwoju nadprzelykowego, gdzie tylko jedna lub dwie z nich otorbiają się i przekształcają w metacercarie. Pozostałe wracają do odwłoka i dopiero tam przekształcają się w metacercarie.

Niezależnie od ilości metacercarii rozwijających się w mrówce, zawsze przynajmniej jedna znajdowana była wewnątrz lub w pobliżu zwoju nadprzelykowego. Wydaje się, że właśnie ta metacercaria jest odpowiedzialna za zmiany zachowania i wyglądu mrówki. Zwój nadprzelykowy bezpośrednio unerwia oczy i czułki z ich licznymi narządami zmysłów oraz koordynuje pracę całego systemu nerwowego mrówki. Fizyczna obecność stosunkowo dużej metacercarii i wydzielane przez nią metabolity powodują zaburzenia funkcji kontrolowanych przez to centrum. Metacercarie, które osiedliły się w głowie mają cieńsze i mniej twarde ścianki niż te, które rozwijają się w odwłoku, co może ułatwiać przenikanie substancji chemicznych. Zmiana reakcji na światło obserwowana u zarażonych mrówek wskazuje na uszkodzenie ośrodka związanego z percepcją bodźców świetlnych. Bezruch lub powolne krążenie robotnic może być wynikiem uszkodzenia ich narządów zmysłów, a zwłaszcza zmysłu chemicznego. Pozostawanie zaś mrówek późną jesienią na zewnątrz gniazda sugeruje zaburzenia ośrodka termicznego. Można by przypuszczać, że rozdęcie odwłoka robotnicy powodują rozwijające się w

nim liczne larwy. Jednak takie same zmiany obserwowano u mrówek, które miały tylko jedną metacercarię w głowie. Rozdęcie odwłoka mrówki jest więc prawdopodobnie efektem zaburzenia systemu regulacji hormonalnej.

Duże, ciemne mrówki ospale krążące po odsłoniętych i oświetlonych kamieniach są dobrze widoczne dla człowieka z odległości 8-10 metrów; przypuszczalnie są więc dobrze widoczne również dla ptaków owadożernych, które polują na brzegach rzek. Nie są też w stanie uciec przed zbliżającym się ptakiem i są wyjątkowo łatwym łupem. Tak więc zmiany zachowania i wyglądu mrówek znacznie zwiększają szanse przywry na zmianę żywiciela i ukończenie rozwoju.

We wszystkich dotychczas omówionych przypadkach zmiany zachowania wywoływane przez pasożyta zwiększały jedynie podatność żywiciela pośredniego na presję jego naturalnych drapieżników. Znane są jednak przykłady pasożytów rozwijających się w żywicielu pośrednim, który nie stanowi normalnego pokarmu żywiciela ostatecznego. Prawdopodobieństwo przypadkowego zjedzenia żywiciela pośredniego przez żywiciela ostatecznego jest wówczas tak małe, że nawet przy ogromnej rozrodzności gatunek pasożyta nie mógłby przetrwać. W tej sytuacji sukces pasożyta może zapewnić tylko zupełnie nietypowe zachowanie jego żywiciela pośredniego.

Przykładem takiego pasożyta jest inny gatunek przywry — motyliczka (*Dicrocoelium dendriticum*), która była przedmiotem badań wielu autorów (m.in. KRULL i MAPES 1953, SVADJIAN 1960, HOHORST i GRAEFE 1961, HOHORST 1962, HOHORST i Lämmle 1962, ANOKHIN 1966, GRUS 1966, BADIE i współaut. 1973, BADIE 1975, PARASCHIVESCU 1982). Żywicielami pośrednimi motyliczki są również ślimaki lądowe (z rodzajów *Cionella*, *Helicella* lub *Zebrina*), a następnie mrówki (głównie z rodzaju *Formica*). Postać dojrziała przywry występuje natomiast w wątrobie przeżuwaczy, zwykle u owiec i bydła, sporadycznie jest też spotykana u zajęcy, królików, świń, koni i człowieka. Podobnie jak w omówionym już przypadku przywry *B. mosquensis*, mrówki zarażają się zjadając zawierające cercarie kulki śluzu wydzielane przez zarażone ślimaki. W ciele mrówki cercarie otorbiają się i przekształcają w metacercarie.

Analogicznie jak w przypadku przywry *B. mosquensis*, w odwłoku mrówek znajdowano nawet do 300 metacercarii, lecz zawsze przynajmniej jedną, a czasem dwie lub trzy w głowie (HOHORST 1962). Jak wykazał ANOKHIN (1966), metacercarie motyliczki umiejscawiają się jednak w innym rejonie głowy, w okolicy zwoju

podprzelykowego, a dokładnie w przedniej części tego zwoju, przy wyjściu korzonków nerwowych biegnących do żuwaczek i przydatków gębowych. Taka lokalizacja metacerkarii wywołuje inne konsekwencje, zaburzeniu ulega przede wszystkim działanie ośrodka regulującego ruchy żuwaczek. Obserwacje zachowania mrówek sugerują, że metacerkaria, prawdopodobnie poprzez produkty metabolizmu, oddziałuje również na ośrodek termiczny swojego żywiciela.

ANOKHIN (1966) opisał też szczegółowo skomplikowane zmiany zachowania mrówek, umożliwiające motyliczce zmianę żywiciela.

W miesiącach letnich zmiany zachowania zarażonych robotnic wykazują wyraźną cykliczność. Pod koniec dnia, gdy temperatura zaczyna się obniżać, a wilgotność powietrza podwyższać, pojedyncze mrówki wolno wpełzają na rośliny rosnące wokół mrowiska i łażą po nich w górę i w dół w poszukiwaniu odpowiedniego miejsca. Obserwuje się u nich swoiste „ataki” choroby objawiające się tym, że konwulsyjnie otwierają i zaciskają żuwaczki i odruchowo chwytają nimi rośliny. Potem przyczepiają się żuwaczkami na wierzchołku rośliny, zazwyczaj głową w dół i przechodzą w stan odrętwienia.

Początkowo takie mrówki ruszają czułkami i kończynami. Są też wrażliwe na bodźce zewnętrzne i nawet lekkie dotknięcie może je wprowadzić z odrętwienia. W miarę obniżania temperatury liczba zdrętwiałych robotnic zwiększa się stopniowo, osiągając maksimum w czasie zachodu słońca. Nocą pokrywają się one rosą i nie przejawiają żadnych oznak życia. Takie mrówki bardzo trudno oderwać od rośliny, ponieważ są do niej kurczowo przyczepione żuwaczkami, w charakterystycznej skróconej pozycji. Rano ze wschodem słońca i podwyższeniem temperatury odrętwiałe mrówki wysychają i wyprostowują się. Można u nich zauważyć drganie odnóży i czułków, a następnie stopniowo powracają do normalnego stanu. Schodzą one na ziemię, wchodzą do mrowiska, mieszają z pozostałymi robotnicami i nie można ich odróżnić od zdrowych mrówek. W zależności od strefy klimatycznej zarażone robotnice zapadają w odrętwienie, gdy temperatura powietrza spadnie poniżej 10°C (GRUS 1966) lub 14°C (BADIE i współaut. 1973, BADIE 1975). Wartość progowa temperatury powodującej ich odrętwienie obniża się w okresach długotrwałych chłódów.

Obecność metacerkarii motyliczki zmienia zachowanie się mrówek w sposób, który optymalnie zwiększa szanse przetrwania pasożyta. Zarażone mrówki zapadając w odrętwienie wybierają rośliny żywe, a więc najatrakcyjniejsze

dla pasących się zwierząt (PARASCHIVESCU 1982). Zdrowe robotnice pożywiają się na tej samej roślinności w ciągu dnia, ale wracają do podziemnych gniazd na chłodniejsze pory dnia i nocie (HOHORST 1962). Mrówki zapadają w odrętwienie dopiero wtedy, gdy larwy motyliczki rozwiną się w stadium inwazyjne dla następnego żywiciela (ANOKHIN 1966). Głębokie odrętwienie mrówek na wierzchołkach traw i ziół powoduje ich przypadkowe zjadanie przez pasące się zwierzęta. W środku dnia, gdy przeżuwacze zwykle pasą się mniej intensywnie, robotnice wracają do normalnej aktywności. Możliwość wyjścia ze stanu odrętwienia i odżywiania się, przedłuża życie tych mrówek i również zwiększa szanse przetrwania pasożyta. Według HOHORSTA i GRAEFA (1961) zarażone mrówki w warunkach laboratoryjnych żyją około roku.

W sytuacji, gdy żywiciel pośredni nie jest atrakcyjnym pokarmem dla żywiciela ostatecznego, a jednocześnie jest zbyt duży, aby mógł być połknięty przypadkowo, sama zmiana zachowania nie wystarcza, by zapewnić sukces pasożyta. Natomiast zmiana zachowania w połączeniu ze zmianą wyglądu może wprowadzić w błąd żywiciela ostatecznego i skłonić go do pożarcia nietypowej ofiary. Doskonały przykład takiego pasożyta omawiają w artykule przeglądowym HOLMES i BETHEL (1972).

Larwy przywr z rodzaju *Leucochloridium* i *Neoleucochloridium* rozwijają się w ciałach ślimaków lądowych z rodziny bursztynkowatych (Succineidae). Dojrzewają natomiast w steku ptaków śpiewających, które w zasadzie nie jedzą ślimaków. Sporocysty tych pasożytów rozwijające się w ślimaku są bardzo nietypowe. Tworzą one długie, buławkowate rozgałęzienia, z których nieliczne przybierają kształt barwnego worka, wnikają do czułków ślimaka i powodują ich rozdęcie. Wewnątrz worka znajdują się liczne metacerkarie, będące stadium inwazyjnym przywry. Różnokolorowy barwnik układa się poprzecznymi pasami i upodobnia worek do gąsienicy motyla. W zmienionych czułkach ślimaka worki pulsują pod wpływem światła, co dodatkowo zwraca na nie uwagę. Ptak, który zwabiony wyglądem czułka schwyta i zje domniemaną gąsienicę, ulega zarażeniu. HOLMES i BETHEL (1972) przytaczają obserwacje, z których wynika, że obecność metacerkarii zmienia również zachowanie ślimaka. Podczas gdy zdrowe ślimaki unikają światła i kryją się wśród nadwodnej roślinności, zarażone osobniki wpełzają wysoko na oświetlone gałązki roślin, gdzie mogą być łatwo zauważone przez ptaki. Współczesne obserwacje terenowe poddają jednak w wątpliwość występowania tego zjawiska (POJMAŃSKA, inf. ustna).

PARAZYTOIDY

Postaci dojrzałe parazytoidów są wolnożyjące, a więc zjedzenie żywiciela przez drapieżnika eliminuje także żyjącego w nim pasożyta. Jednakże parazytoidy również mogą wpływać na zachowanie swoich gospodarzy w sposób zwiększający ich własne szanse na przetrwanie.

Przykładem takiego parazytoidea jest błonkówka z rodziny mszycarzowatych (Aphidae) - *Aphidus nigripes*, której larwy rozwijają się w żyjącej na ziemniakach mszycy *Macrosiphum euphorbiae*. Zarażona mszyca pod koniec rozwoju larwy jest kompletnie wyjedzona i pozostaje z niej tylko kutikula przyczepiona przez parazytoidea do podłoża. Wewnątrz takiej „mumii” larwa przedzie kokon i następnie przepoczwarza się. Poczwarka zamknięta w mumii mszycy jest zupełnie bezbronna, może zostać zjedzona przez drapieżnego bezkręgowca, lub zaatakowana przez hiperpasożyta (pasożyta żyjącego w pasożycie). BRODEUR i McNEIL (1989, 1992) w serii doświadczeń terenowych i laboratoryjnych wykazali, że *A. nigripes* może zmieniać zachowanie mszycy zwiększając własne szanse na przetrwanie tego niebezpiecznego okresu.

Zdrowe mszyce skupiają się na spodniej powierzchni liści, która jest dla nich najdogodniejsza do żerowania. Natomiast mszyce zawierające parazytoidea zwykle przemieszczają się na górną powierzchnię liści na 24 do 36 godzin przed śmiercią. Śmiertelność poczwerek błonkówek w mumiach przyczepionych do górnej strony liści okazała się istotnie mniejsza niż tych, które pozostały na stronie dolnej. Parazytoidy przepoczwarzające się na dolnej powierzchni liści częściej giną zarówno z powodu drapieżnictwa, jak i hiperpasożytnictwa, które jest głównym czynnikiem ograniczającym ich liczebność. Zmiana mikrośrodowiska poprzedzająca śmierć mszycy jest więc wyraźnie korzystna dla parazytoidea.

Poczwarki, które rozwijają się późną jesienią, przechodzą diapauzę wewnątrz zmumifikowanych mszyc. Szansa poczwarki na przetrwanie zimy na liściu ziemniaka jest niewielka, gdyż jest ona narażona nie tylko na ataki pasożytów i drapieżników, lecz również na niekorzystne czynniki klimatyczne i mechaniczne. *A. nigripes* ma jednak zdolność wywoływania odmiennych zmian zachowania gospodarza zależnie od własnego stanu fizjologicznego. Mszyce zawierające parazytoidea wchodzącego w okres diapauzy wykazują silną tendencję do opuszczania rośliny ziemniaka i ukrycia się w szczelinie pnia lub gałęzi drzewa, a więc miejscach zwykle wybie-

ranych przez owady na okres zimy. Nawet te mszyce, które nie opuszczają rośliny żywicielskiej, szukają schronienia na przykład w zwiniętych liściach. Tak więc parazytoid wpływając na zachowanie gospodarza może dokonać wyboru mikrośrodowiska optymalnego dla własnego przetrwania.

Analogicznego przykładu dostarczają badania STAMP (1981). Larwy pasożytniczej błonkówki z rodziny męczelkowatych (Braconidae) — *Apanteles euphydryidis* — rozwijają się w gąsienicach motyla *Euphydryas phaeton*. Zarażone gąsienice motyla występują na roślinach wyżej niż gąsienice zdrowe. Aby sprawdzić wpływ takiego zachowania motyla na przeżywalność parazytoidea, autorka przywiązywała zarażone gąsienice na nitkach na wysokości 38 i 76 cm nad ziemią. Larwy umieszczone niżej były dwa razy częściej atakowane przez hiperpasożyta niż larwy umieszczone wyżej. Przebywanie zarażonych gąsienic motyla wysoko na roślinach jest więc korzystne dla *A. euphydryidis* i zwiększa szanse jego przeżycia. Ponadto może ułatwiać formom dorosłym parazytoidea odnalezienie płci przeciwnej, gdyż feromony łatwiej się tam rozchodzą niż w gąszczu roślinności.

McALLISTER i współaut. (1990) opisali ciekawy przypadek zmiany zachowania gospodarza, która, w przeciwieństwie do przykładów opisanych powyżej, zwiększa prawdopodobieństwo śmierci parazytoidea. Badania przeprowadzono na mszycach *Acyrtosiphon pisum* zarażonych larwami *Aphidius ervi*, pasożytniczej błonkówki z rodziny męczelkowatych (Braconidae).

Zaobserwowano, że zdrowe mszyce, które znalazły się w bezpośrednim sąsiedztwie drapieżnika (biedronki) mogą reagować na trzy alternatywne sposoby: wycofać się i pozostać w bezruchu, uciec lub spaść na ziemię. Jeśli mszyca pozostanie na roślinie, prawdopodobieństwo jej śmierci w wyniku ataku drapieżnika wynosi 17%. Mszyca, która spadła na ziemię unika ataku drapieżnika, lecz może zginąć z powodu szoku termicznego i wysuszenia. Prawdopodobieństwo śmierci takiego osobnika zależy więc od rejonu, jaki zamieszkuje i wynosi 17% w łagodnym klimacie wybrzeża, a aż 44% w suchym i gorącym klimacie centralnej części Kolumbii Brytyjskiej.

McALLISTER i współaut. (1990) wykazali, że mszyce z centralnej części Kolumbii Brytyjskiej, które zarażano parazytoidem *A. ervi* podczas drugiego stadium larwalnego, w obecności drapieżnika spadają na ziemię częściej niż mszyce

zdrowe. Jednakże mszyce z tego samego rejonu zarażone w czwartym stadium larwalnym oraz zawierające parazytoida mszyce pochodzące z wybrzeża nie zwiększają częstości tego zachowania w porównaniu ze zdrowymi. To dziwne zjawisko autorzy wyjaśniają za pomocą hipotezy „samobójstwa gospodarza” zaproponowanej przez SMITH TRAIL (1980). Hipoteza ta zakłada, że gospodarz może zwiększyć swoje łączne dostosowanie (tzn. przeżywalność krewnych noszących takie same jak on geny) poprzez zwiększenie ryzyka własnej śmierci i jednoczesną eliminację pasożyta, jeżeli prawdopodobieństwo, że pasożyt zarażyby krewnych gospodarza jest wyższe, niż prawdopodobieństwo zarażenia osobników z nim nie spokrewnionych. Według MCALLISTERA i współaut. (1990) sytuacja taka zachodzi w przypadku mszycy *A. pisum*. Zarażone mszyce z wybrzeża nie zmieniają zachowania, gdyż w łagodnym klimacie prawdopodobieństwo śmierci na roślinie i na ziemi jest podobne. W gorącym i suchym klimacie prawdopodobieństwo śmierci na ziemi jest znacznie większe niż prawdopodobieństwo pożarcia przez drapieżnika, a więc mszyce, które spadają z rośliny zwiększają ryzyko własnej śmierci. Takie „samobójstwo” mszycy zabija też pasożyta, który po przepoczwarczeniu mógłby zaatakować znajdujących się w pobliżu krewnych swojego gospodarza. Częstość tego zachowania wzrasta tylko u mszyc zarażonych we wczesnym stadium rozwoju, czyli tych, które nie mają szansy dożyć do momentu, gdy będą zdolne do wydania własnego potomstwa. Ponieważ potencjał reprodukcyjny takich mszyc jest zerowy, a ich wczesna śmierć może zwiększyć przeżywalność krewnych, zwiększenie ryzyka własnej śmierci wydaje się przystosowawcze dla gospodarza.

Jak już wspomniałam na wstępie, w niektórych przypadkach trudno jest ocenić, która ze stron w układzie pasożyt-żywiciel kontroluje zmiany zachowania pojawiające się u zarażonych zwierząt. Aby rozstrzygnąć tą kwestię, konieczna jest szczegółowa kalkulacja korzyści i strat każdej ze stron takiego układu. Ocena tych samych faktów przez różnych badaczy może być jednak całkowicie odmienna. Gorącą polemikę wywołało zachowanie obserwowane u trzmiela gajowego *Bombus lucorum* zarażonego parazytoidem, muchówką z rodziny wysłepkowatych (Conopidae).

Samica muchówki składa jajo do ciała robotnicy trzmiela. Larwa rozwija się w ciągu około 12 dni i wypełnia odwłok trzmiela zabijając go. Potem przepoczwarcza się, pozostając w miejscu, gdzie zginął gospodarz, aż do wyjścia z poczwarki następnego lata. Zaobserwowano, że

zarażone robotnice trzmieli pozostają dłużej poza gniazdem lub całkowicie je porzucają. SCHMID-HEMPEL i MÜLLER (1991) sądzą, że takie zmiany zachowania mogą być wynikiem stresu fizjologicznego lub selektywnej presji pasożyta w celu manipulowania zachowaniem gospodarza. Utrzymując gospodarza na zewnątrz gniazda i nie dopuszczając do jego śmierci w gnieździe, parazytoid w stadium poczwarki jest mniej narażony na zainfekowanie przez grzyby i bakterie, które zwykle rozwijają się w opuszczonych gniazdach trzmieli. Robotnice nie odnoszą natomiast korzyści z pozostawiania na zewnątrz gniazda.

POULIN (1992) nie zgadza się z tym stwierdzeniem i uważa, że zmiany zachowania zarażonych robotnic trzmieli są niekorzystne dla pasożyta, wydaje się więc nieprawdopodobne, by były przez niego kontrolowane. Robotnice trzmieli, które opuściły kolonię są bardziej narażone na zjedzenie przez ptaki i owady. Są też narażone na ponowny atak parazytoida, gdyż stwierdzono, że robotnice mogą zawierać więcej niż jedno jajo lub larwę muchówek z rodziny Conopidae. Pod koniec okresu rozwoju parazytoida robotnice mogą nie być zdolne do zdobycia dostatecznej ilości pokarmu i paść z głodu przed jego przepoczwarczeniem się. Według POULINA (1992) zmiany zachowania zarażonych trzmieli są korzystne dla gospodarza i zwiększają jego łączne dostosowanie. Koszty, jakie ponosi kolonia na skutek odejścia zarażonej robotnicy i jej ewentualnej wcześniejszej śmierci (na przykład pożarcia przez drapieżnika) są znikome. Wydajność pracy zarażonej robotnicy spada gwałtownie już po kilku dniach, więc nie wnosi ona znaczącego wkładu w tworzenie zapasów pokarmu kolonii, a pod koniec rozwoju pasożyta może je nawet uszczuplać. Natomiast zarażone robotnice przebywając stale na łąkach kwiatowych w pobliżu kolonii ściągają na siebie ataki pasożytów i drapieżników, chroniąc niezarażonych krewnych. Tak więc robotnice opuszczając kolonię, gdy są zarażone, odnoszą korzyści i nie ponoszą istotnych strat, co sugeruje, że ta zmiana zachowania jest przystosowawczą odpowiedzią gospodarza.

Z poglądami POULINA polemizują MÜLLER i SCHMID-HEMPEL (1992). Zwracają one uwagę na fakt, że wydajność zbieraczki zarażonej parazytoidem nie spada tak szybko. Larwa jest mała przez około 10 pierwszych dni rozwoju, tylko w ostatnim stadium trwającym około dwóch dni jest na tyle duża, by utrudniać żerowanie. Zdrowa zbieraczka żyje zwykle 20–30 dni, więc przez 10 dni może wnieść istotny wkład w zapasy kolonii. MÜLLER i SCHMID-HEMPEL (1992) podkreślają też, że zarażone robotnice przebywają

ce w pobliżu kolonii nie chronią swoich krewnych przed pasożytami. Trzmiele zbierają pokarm rozproszone i często daleko od gniazda, więc zarażona robotnica wystawiając się na ponowny atak parazytoidea nie chroni swoich krewnych bardziej niż trzmiele nie spokrewnione, a nawet należące do innych gatunków. Zarażone robotnice nie chronią swoich krewnych również przed drapieżnikami. Tylko nieliczne ptaki i pajaki kwietniki polują na żerujące trzmiele i presja drapieżników polujących na nie jest niska w porównaniu z pasożytnictwem i drapieżnictwem gniazdowym. Ponadto zarażone trzmiele mogłyby przyciągać ptaki do miejsc, gdzie zbierają pokarm zdrowi krewni, powodując efekt odwrotny. Nie odciążają swoich krewnych od presji pajaków polujących na kwiatach, gdyż mają tendencję do wybierania innych kwiatów niż osobniki zdrowe (SCHMID-HEMPEL i SCHMID-HEMPEL 1990). Według obserwacji MÜLLER i SCHMID-HEMPEL (1992) nie ma też dowodów na to, że zarażone trzmiele nie mogą same wyżywić się na kwiatach i opuszczają kolonię, aby nie uszczuplać jej zapasów pokarmu. Autorki przypuszczają więc, że to pasożyt manipuluje zachowaniem gospodarza, by poprawić swoje szanse rozprzestrzenienia się i przeżycia zimy.

Mniej kontrowersyjnie budzą zmiany zachowania wywołane przez te same parazytoidey u innego gatunku trzmienia — trzmienia ziemnego *Bombus terrestris*. Robotnice zarażone larwami muchówek z rodziny Conopidae często pozostają na noc poza gniazdem, jednak nie porzucają go na stałe: w dzień kontynuują pracę na rzecz kolonii. Zarażone robotnice wylatują na żerowanie przy niższej temperaturze niż zdrowe, a w warunkach doświadczalnych aktywnie wybierają niższą temperaturę. Takie zachowanie opóźnia rozwój parazytoidea, przedłuża więc okres życia i pracy trzmienia. Jednocześnie zmniejsza szanse pasożyta na ukończenie rozwoju, gdyż niska temperatura ma negatywny wpływ na jego wielkość ciała i zdolność do przepoczwarczenia się (MÜLLER i SCHMID-HEMPEL 1993).

Zarażone robotnice przestawiają się na zbieranie nektaru z kwiatów o krótszej koronie. Łatwiejszy dostęp do pokarmu powoduje skrócenie czasu i kosztów energetycznych zbierania nektaru, a wydajność chorej robotnicy pozostaje bez zmian (SCHMID-HEMPEL i SCHMID-HEMPEL 1990).

Zarażone robotnice tuż przed śmiercią zakopują się w ziemi na głębokość 2 do 10 cm. Jest to zachowanie korzystne dla parazytoidea, ponieważ jego poczwarka zimuje wówczas pod ziemią. Jest tam mniej narażona na ataki hiperparazytoideów i drapieżników, wahania temperatury oraz odwodnienie. Gwałtowne wahania temperatury mogą powodować u pasożyta różne deformacje, zwłaszcza skrzydeł oraz mniejszą wagę ciała formy dorosłej (MÜLLER 1994).

Robotnice w początkowych stadiach rozwoju parazytoidea mogą skutecznie z nim walczyć spędzając więcej czasu w niższej temperaturze, co przeszkadza w rozwoju pasożyta. Później parazytoide przejmuje kontrolę nad zachowaniem gospodarza, zmuszając go do zachowań, które zwiększają szanse przetrwania parazytoidea (MÜLLER 1994).

Najnowsze badania przeprowadzone na trzmielu rudym (*Bombus pascuorum*) i trzmielu zmiennym (*B. humilis*) wykazały, że robotnice zarażone larwami muchówek z rodziny Conopidae rzadziej niż osobniki zdrowe wybierają kwiaty preferowane przez daną kolonię. Jednocześnie charakteryzują się mniejszą stałością wyboru kwiatu niż zdrowe robotnice. Mechanizmy oraz znaczenie biologiczne tej zmiany zachowania nie zostały jeszcze poznane (SCHMID-HEMPEL i STAUFFER 1998).

Robotnice *B. pascuorum* zawierające duże larwy Conopidae zbierają raczej nektar niż pyłek. Robotnice w których rozwinęło się ostatnie stadium larwalne parazytoidea (na 2-4 dni przed śmiercią), zwykle odlatują z terenów, na których żeruje ich macierzysta kolonia. To zachowanie może być korzystne dla parazytoidea i umożliwiać jego lepsze rozprzestrzenianie się (SCHMID-HEMPEL i SCHMID-HEMPEL 1991).

PASOŻYTNICZE GRZYBY

Zmiany zachowania gospodarza mogą być wywołane nawet przez organizmy stosunkowo prymitywne. Znany przykładem jest tak zwana „choroba wierzchołkowa”, której charakterystycznym objawem jest wspinanie się zarażonych zwierząt na wierzchołki roślin i kurczowe przyczepianie się do nich za pomocą żuwaczek. Omówiłam już występowanie tej choroby u mrówek zarażonych przywrą motyliczką,

lecz może ona być wywołwana również przez liczne gatunki grzybów, a nawet wirusy. „Choroba wierzchołkowa” znana jest u wielu gatunków mrówek, gąsienic motyli, koników polnych i szarańczy (MARIKOVSKY 1962, LÉVIEUX 1967, TURIAN i WUEST 1969, LOOS-FRANK i ZIMMERMANN 1976). Podobne objawy wywołane grzybicą obserwowano też u muszki *Drosophila hydei*. Zaobserwowano, że osobniki tego gatunku za-

rażone grzybem *Entomophthora muscae* przed śmiercią kurczowo przyczepiały się odnóżami do firanek (TURIAN i WUEST 1969).

Wyjątkowo ciekawy przypadek „choroby wierzchołkowej” opisał MARIKOVSKY (1962) u mrówek *Formica rufa*. Jest ona wynikiem inwazji grzyba, prawdopodobnie *Alternaria tennis*. Choroba ta rozprzestrzenia się z reguły późnym latem i wczesną jesienią. Zarażone robotnice na kilka godzin przed śmiercią wyglądają bardzo zdrowo, mogą normalnie się poruszać oraz bronić się, jeśli są atakowane. Zazwyczaj wieczorem chore mrówki wychodzą z gniazda i wspinają się na koniec długiego źdźbła trawy, zawsze wybierając rośliny rosnące w pobliżu kopca lub jednego z uczęszczanych szlaków wychodzących z gniazda. Po zbadaniu źdźbła trawy robotnica przyczepia się do niego mocno za pomocą żuwaczek i nieprzerwanie rusza nogami w powietrzu, próbując uzyskać oparcie dla stóp. Po chwili w charakterystyczny sposób przyciska tułów do łądygi. Jeśli mrówkę oderwie się od rośliny i położy na szczycie kopca, to wraca ona w pobliże gniazda i znowu wspina się na źdźbła traw. Dość szybko robotnica chwytając nogami łądygę i stopniowo się uspokaja. W tym momencie na szwach pomiędzy segmentami w centralnej części tułowia pojawia się lepka substancja, która następnie szybko twardnieje i przykleja mrówkę do rośliny. Jednocześnie robotnica coraz silniej zamyka żuwaczki na łądydze. Jest to rodzaj skurczu, mrówka nie może już otworzyć żuwaczek, nawet jeśli jest dotykana i jest przymocowana do rośliny tak mocno, że bardzo trudno ją oderwać. Po unieruchomieniu robotnica ledwie może poruszać nogami i wkrótce umiera.

Drugiego dnia rano na ciele martwej mrówki w fałdach międzysegmentalnych pojawiają się wąskie paski jaskrawobiałej grzybni. Na trzeci dzień grzybnia stopniowo szarzeje i pojawiają się konidia na długich nóżkach, pokrywając prawie całe ciało mrówki, która wygląda jak kulka wełny. Dla wzrostu grzyba najlepsza jest pogoda wilgotna i ciepła. Prawdopodobnie w wilgotnym powietrzu grzyby łatwiej przerastają fałdy międzysegmentalne, które stają się miękkie i elastyczne. Podczas słonecznej pogody objawy grzybicy nie pojawiają się na większości martwych mrówek.

Zdrowe robotnice z reguły nie wspinają się na trawy. Jednakże dzień lub dwa po wybuchu zarazy zdrowe mrówki zaczynają bardzo starannie przeszukiwać rośliny wokół kopca i blisko szlaków. Gdy zdrowa robotnica odnajdzie martwą mrówkę, z największym wysiłkiem usuwa ją z trawy. Martwe mrówki są tak mocno przyklejone do roślin, że robotnice odrywają je w

kawałkach. Szczególnie trudnym zadaniem jest oderwanie głowy z zaciśniętymi żuwaczkami, więc podczas okresów wysokiej umieralności mrówek można zobaczyć liczne głowy wiszące ze źdźbeł traw i zdrowe mrówki ciężko pracujące przy ich odrywaniu. Zarażone robotnice w pierwszym stadium choroby nie wyglądają na chore, chociaż próbują już przyczepiać się do roślin. Zdrowe mrówki nie dotykają ich, ale pilnują podejrzliwie przez długi czas. Natomiast robotnice z wyraźnie zaznaczonymi objawami grzybicy usuwane są natychmiast.

Usunięte mrówki są zwykle wnoszone do gniazda i tam zjadane, jednakże martwe mrówki pokryte konidiami nigdy nie są używane jako pokarm. Autor nie znalazł zarażonej królowej, ani jej szczątków. Wydaje się więc, że zarażenie grzybem zachodzi na zewnątrz gniazda, a źródłem infekcji są martwe mrówki wiszące na źdźbłach trawy. Długie okresy zimnej pogody, podczas których mrówki pozostają wewnątrz gniazda powodują wstrzymanie choroby. Prawdopodobnie wszystkie zarażone mrówki są zabijane wewnątrz gniazda na samym początku choroby, co zapobiega jej rozprzestrzenieniu się.

Zmiany zachowania zarażonych mrówek wywołwane są zapewne za pomocą substancji chemicznych wydzielanych przez grzyba, a być może również poprzez wrastanie grzybni w tkankę mózgową mrówki. Są one niewątpliwie korzystne dla grzyba. Przyczepianie się zarażonych robotnic do roślin ułatwia rozprzestrzenianie się zarodników grzyba. Chore mrówki zawsze wspinają się na rośliny rosnące w bliskim sąsiedztwie kopca i głównych szlaków. Wybierają tylko niskie rośliny, a więc wiatr nie może przenosić zarodników daleko od skupisk zdrowych robotnic. Przyczepiają się na samym szczycie łądyg, co sprawia, że mniej zarodników przykleja się do rośliny. Silny skurcz żuwaczek utrudnia zdrowym mrówkom usunięcie martwych robotnic. Chore mrówki z wyjątkiem okresów zimnej pogody nie umierają w gnieździe, gdzie byłyby zjedzone przez zdrowe współtowarzyszki przed rozwinieniem się konidiów. Wychodzą z gniazda i wspinają się na rośliny zawsze wieczorem, to znaczy w czasie najniższej aktywności robotnic, co ogromnie zmniejsza szanse usunięcia ich z rośliny przed pojawieniem się zarodników. Ponadto powietrze w nocy jest wilgotniejsze, co ułatwia przerośnięcie grzybni przez ciało mrówki. Być może mrówki unikają również leczniczego działania słońca, gdyż autor stwierdził, że promieniowanie słoneczne może hamować rozwój innego pasożytniczego grzyba u koników polnych (MARIKOVSKY 1962). Tak więc grzyb wymusza u zarażonej

mrówki cały kompleks zachowań ułatwiających jego rozprzestrzenianie.

W odpowiedzi mrówki wykształciły zachowania skutecznie hamujące rozwój choroby. Usuwanie martwych robotnic i zjadanie ich ciał przed pojawieniem się zarodników znacznie ogranicza rozprzestrzenianie się grzyba. Nie jest to jedyny przykład takich przystosowawczych

reakcji u mrówek. MARIKOVSKY (1962) obserwował również grzybicę wywołaną przez *Tarichium sp.* u *Tetramorium caespitum*. Jedna z kolonii mrówek wyemigrowała na znaczną odległość. Część zarażonych robotnic pozostała w gnieździe, inne były zbyt słabe by nadażyć za zdrowymi. W ten sposób kolonia uwolniła się od pasożytniczego grzyba.

ZAKOŃCZENIE

W toku długotrwałych procesów ewolucji pasożyty doskonaliły morfologiczne i fizjologiczne przystosowania do swoich żywicieli. Przedstawione przykłady dowodzą, że modyfikacje zachowania gospodarza mogą w decydujący sposób zwiększać szanse przetrwania gatunku pasożyta. Ciekawe jest, że zdolność wywoływania analogicznych zmian zachowania żywiciela wykształciły niezależnie pasożyty należące do różnych grup systematycznych. Przykładem jest tak zwana „choroba wierzchołkowa”. Objawy tej choroby mogą być tak podobne niezależnie od jej przyczyny, że LOOS-FRANK i ZIMMERMANN (1976) kolekcjonując przyczepione do roślin mrówki *Formica pratensis* zarażone motylczką, przypadkiem zebrali też mrówki zarażone grzybem *Entomophthora sp.* Autorzy ci podkreślają, aby podczas badań mrówek zarażonych przywrócić baczną uwagę na ewentualne występowanie osobników zarażonych grzybem.

Analizując zmiany zachowania pojawiające się u zarażonych zwierząt należy pamiętać, że ewolucja pasożyta jest nierozdzielnie związana z ewolucją jego żywicieli. Zgodnie z tak zwaną „hipotezą Czerwonej Królowej” VAN VALENA (1973), wzrost dostosowania jakiegoś gatunku pociąga za sobą wzrost dostosowania gatunków będących z nim w stosunkach antagonistycznych (tzn. konkurentów, drapieżników, pasożytów lub ofiar). Dostosowanie jest tu rozumiane jako traktowana na tle całości populacji przeży-

walność osobnika i liczba potomstwa noszącego jego geny. Nazwa tej hipotezy pochodzi z powieści Lewisa Carolla („O tym co Alicja odkryła po drugiej stronie lustra.”), w której Czerwona Królowa mówi do Alicji: „Tutaj, jak widzisz, aby utrzymać się w tym samym miejscu, trzeba biec, ile sił.” (KRZANOWSKA i współaut. 1995). Z hipotezy tej wynika, że zmiany pojawiające się w trakcie ewolucji u pasożyta powodują spadek dostosowania jego żywiciela, co z kolei prowadzi do powstania w wyniku doboru naturalnego przystosowawczych zmian u żywiciela. Taką koewolucję gatunków tworzących związek antagonistyczny nazywa się często „wyścigiem zbrojeń”. Jednakże ewolucja układu pasożyt-żywiciel nie musi prowadzić do eskalacji „zbrojeń”, pasożyt może stopniowo zmniejszać swoją patogeniczność, a żywiciel osłabiać reakcje obronne. W każdym przypadku istnienie gatunku pasożyta uzależnione jest od istnienia gatunku jego żywiciela, a więc aby przetrwać pasożyt musi nadażyć w „wyścigu ewolucyjnym” za swoim żywicielem, nie może jednak doprowadzić do jego wyginięcia.

Pragnę serdecznie podziękować prof. Katarzynie Niewiadomskiej oraz doc. Ewie J. Godzińskiej za cenne uwagi dotyczące tej pracy. Dziękuję również prof. Teresie Pojmańskiej za przekazanie mi wyników własnych obserwacji ślimaków bursztynkowatych.

MODIFICATIONS OF INVERTEBRATE BEHAVIOUR CAUSED BY PARASITIC ORGANISMS.

Summary

This paper reviews behavioural alterations appearing in invertebrates infested by parasitic organisms. In most cases such changes in behaviour of the host are beneficial to the parasite. The modifications of behaviour of the intermediate host that increase the chance of its being eaten by the final host, and, thus, of completion of the life cycle of the parasite, are discussed for the following parasite-host pairs: trematode of the family Gymnophallidae — mollusc *Macoma balthica*; tapeworm of the genus *Echeneibothrium* — mollusc *Venerupis staminea*; acanthocephalans *Echinorhynchus truttae* and *Polymorphus paradoxus* — crustaceans of the genus *Gammarus*; tapeworm *Raillietina cesticillus* — beetle *Tribolium confusum*; trematode *Anomotaenia brevis* — ant *Leptothorax nylanderi*; trematode *Bra-*

chylecithum mosquensis — ants *Camponotus herculeanus* and *C. pennsylvanicus*; trematode *Dicrocoelium dendriticum* — ants of the genus *Formica*; trematodes of the genus *Leucochloridium* and *Neoleucochloridium* — terrestrial snails of the family Succineidae. Modifications of the host behaviour leading to the selection of a microhabitat decreasing the risk of death of the parasite, or increasing the chance of its dispersal, are also described for the following parasite-host pairs: parasitoid hymenopteran *Aphidius nigripes* — aphid *Macrosiphorum euphorbiae*; parasitoid hymenopteran *Apanteles euphydryidis* — caterpillar *Euphydryas phaeton*; larvae of parasitoid dipterans of the family Conopidae — bumblebees *Bombus lucorum*, *B. terrestris* and *B. pascuorum*; ant *Formica rufa* — fungus *Alternaria*

ria tennis. Finally, some examples of modifications of behaviour of the host unfavourable for the parasite are also discussed: „suicidal” behaviour observed in aphids *Acyrtosiphon pisum* infested with larvae of the parasitoid hymenop-

teran *Aphidius ervi*, and altered behaviour of bumblebees *B. terrestris* infested with larvae of conopid flies delaying the development of the parasitoid.

LITERATURA

- ANOKHIN I. A., 1966. Daily rhythm in ants infected with metacercariae of *Dicrocoelium lanceolatum*. Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R. (Biol. Sci. Sect.) 166, 757–759.
- BADIE A., 1975. Cycle annuel d'activité des fourmis parasitées par les métacercaries de *Dicrocoelium lanceolatum* (RUDOLPHI, 1819). Ann. Rech. Vétér. 6, 259–264.
- BADIE A., VINCENT M., MOREL-VAREILLE C., RONDELAUD D., 1973. Cycle de *Dicrocoelium dendriticum* (RUDOLPHI, 1819) en Limousin. Ethologie des fourmis parasitées par les métacercaries. C. R. Soc. Biol. 167, 725–727.
- BRODEUR J., MCNEIL J. N., 1989. Seasonal microhabitat selection by an endoparasitoid through adaptive modification of host behavior. Science. 244, 226–228.
- BRODEUR J., MCNEIL J. N., 1992. Host behaviour modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: a strategy to reduce hyperparasitism. Ecol. Entomol. 17, 97–104.
- BUSCHINGER A., 1973. Ameisen des Tribus Leptothoracini (Hym., Formicidae) als Zwischenwirte von Cestoden. Zool. Anz., Leipzig. 191, 369–380.
- CARNEY W. P., 1967. Notes on the life cycle of *Brachylecithum mosquensis* (Skrjabin and Isaitschikoff, 1927) from the bile ducts of the robin, *Turdus migratorius*, in Montana. Can. J. Zool. 45, 131–134.
- CARNEY W. P., 1969. Behavioral and morphological changes in carpenter ants harboring dicrocoeliid metacercariae. Am. Midl. Nat. 82, 605–611.
- GABRION C., PLATEAUX L., QUENTIN C., 1976. *Anomotaenia brevis* (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908 Cestode Cyclophyllide, parasite de *Leptothorax nylanderi* (Forster) Hyménoptère, Formicidé. Annales de Parasitologie (Paris) 51, 407–420.
- GRAHAM G. L., 1966. The behavior of beetles, *Tribolium confusum*, parasitized by the larval stage of a chicken tapeworm, *Raillietina cesticillus*. Trans. Am. Microsc. Soc. 85, 163.
- GRUS I., 1966. Prilog poznavanju epizootologije dikrocelioze i drugog pre lazog domacina na terenima Srbije. Acta Vet. (Belgrade) 16, 249–255.
- HOHORST W., 1962. Die Rolle der Ameisen im Entwicklungsgang des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). Z. Parasitenk. 22, 105–106.
- HOHORST W., GRAEFE G., 1961. Ameisen — Obligatorische Zwischenwirte des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). Naturwiss. 7, 229–230.
- HOHORST W., LÄMMLER G., 1962. Experimentelle Dicrocoeliose-Studien. Z. Tropenmed. Parasitol. 13, 377–397.
- HOLMES J. C., BETHEL M., 1972. Modification of intermediate host behaviour by parasites. Zool. J. Linn. Soc. 51 (suppl.1), 123–149.
- KOFTA W., 1998. Oszustwo za cenę życia. Wiedza i Życie. 11, 20–24.
- KRULL W. H., MAPES C. R., 1953. Studies on the biology of *Dicrocoelium dendriticum* (RUDOLPHI, 1819) LOOS, 1899 (Trematoda, Dicrocoeliidae), including its relation to the intermediate host, *Cionella lubrica* (MÜLLER). IX. Notes on the cyst, metacercaria, and infection in the ant *Formica fusca*. Cornell Vet. 43, 389–410.
- KRZANOWSKA H., ŁOMNICKI A., RAFIŃSKI J., SZARSKI H., SZYMURA J., 1995. Zarys mechanizmów ewolucji. Warszawa, PWN, str. 404.
- LÉVIEUX P. J., 1967. La place de *Camponotus acvapimensis* Mayr (Hyménoptère Formicidae) dans la chaîne alimentaire d'une savane de Côte-d'Ivoire. Ins. Soc. 14, 313–322.
- LOOS-FRANK B., ZIMMERMANN G., 1976. Über eine dem *Dicrocoelium*-Befall analoge Verhaltensänderung bei Ameisen der Gattung *Formica* durch einen Pilz der Gattung *Entomophthora*. Z. Parasitenk. 49, 281–289.
- MARIKOVSKY P. I., 1962. On some features of behavior of the ants *Formica rufa* L. infected with fungous disease. Ins. Soc. 9, 173–179.
- MCALLISTER M. K., ROITBERG B. D., WELDON K. L., 1990. Adaptive suicide in pea aphids: decisions are cost sensitive. Anim. Behav. 40, 167–175.
- MÜLLER Ch. B., 1994. Parasitoid induced digging behaviour in bumblebee workers. Anim. Behav. 48, 961–966.
- MÜLLER Ch. B., SCHMID-HEMPEL R., 1992. To die for host or parasite? Anim. Behav. 44, 177–179.
- MÜLLER Ch. B., SCHMID-HEMPEL P., 1993. Exploitation of cold temperature as defence against parasitoids in bumblebees. Nature, 363, 65–67.
- NIEWIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., MACHNICKA B., GRABDA-KAZUBSKA B., 1980. Zarys parazytologii ogólnej. Warszawa, PWN, str. 508.
- PARASCHIVESCU D., 1982. Freiland- und Laboruntersuchungen zum Entwicklungskreislauf von *Dicrocoelium dendriticum* (Kleiner Leberegel) in einem Wald/Feld-Biotop bei Würzburg (Unterfranken) unter besonderer Berücksichtigung des 2. Zwischenwirtes *Formica pratensis*. Waldhyg. 14, 141–157.
- PLATEAUX L., 1972. Sur les modifications produites chez une fourmi par la présence d'un parasite cestode. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris 12 Série, 14, 203–220.
- POULIN R., 1992. Altered behaviour in parasitized bumblebees: parasite manipulation or adaptive suicide? Anim. Behav. 44, 174–176.
- SCHMID-HEMPEL P., SCHMID-HEMPEL R., 1990. Endoparasitic larvae of conopid flies alter pollination behaviour of bumblebees. Naturwiss. 27, 50–52.
- SCHMID-HEMPEL P., STAUFFER H-P., 1998. Parasites and flower choice of bumblebees. Anim. Behav. 55, 819–825.
- SCHMID-HEMPEL R., MÜLLER C. B., 1991. Do parasitized bumblebees forage for their colony? Anim. Behav. 41, 910–912.
- SCHMID-HEMPEL R., SCHMID-HEMPEL P., 1991. Endoparasitic flies, pollen-collection by bumblebees and a potential host-parasite conflict. Oecologia 87, 227–232.
- SMITH TRAIL D. R., 1980. Behavioral interactions between parasites and hosts: host suicide and the evolution of complex life cycles. Am. Nat. 116, 77–91.
- SPARKS A. K., CHEW K. K., 1966. Gross infestation of the littleneck clam, *Venerupis staminea*, with a larval cestode (*Echeneiobothrium* spp.). J. Invert. Path. 8, 413–416.
- STAMP N. E., 1981. Behavior of parasitized aposematic caterpillars: advantageous to the parasitoid or the host? Am. Nat. 118, 715–725.
- SVADJIAN P. K., 1960. The development of metacercaria of *Dicrocoelium lanceatum* Stiles and Hassal, 1896, in the second intermediate host, the ant. Zool. Zh. 39, 1568–1571.
- SWENNEN C., 1969. Crawling-tracks of trematode infected *Macoma balthica* (L). Neth. J. Sea Res. 4, 376–379.
- TURIAN G., WUEST J., 1969. Mycoses à Entomophthoracées frappant des populations de Fourmis et de Drosophiles. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen 42, 197–201.
- VAN VALEN L., 1973. A new evolutionary law. Evolutionary Theory. 1, 1–30.