

KATARZYNA NIEWIADOMSKA

*Instytut Parazytologii im. W. Stefańskiego PAN
Twarda 51/55, 00-818 Warszawa
e-mail: niewiadk@twarda.pan.pl*

JAK PASOŻYTY OPANOWUJĄ SWOICH ŻYWICIELI?

Zgodnie z najprostszą definicją pasożytństwa, pasożytami są organizmy żyjące kosztem swoich żywicieli. Do żywiciela należy więc zapewnienie pasożytowi przestrzeni życiowej i pożywienia, żeby mógł żyć i rozmnażać się. Natomiast odnalezienie i opanowanie żywiciela jest domeną wyłącznie pasożyta, bo żywiciel może żyć bez pasożyta, ale pasożyt bez żywiciela żyć nie może. Organizm żywiciela jest siedliskiem krótkotrwałym i nie zawsze pasożytowi przyjaznym. Nowe generacje pasożytów muszą stale opanowywać nowych żywicieli doskonaląc swoje metody i przeciwstawiając je wciąż doskonalonym reakcjom obronnym żywiciela. Często te procesy opisuje się jako „wyścig zbrojeń”, w którym oba elementy układu pasożyt-żywiciel starają się uzyskać uprzywilejowaną pozycję. Walka może się odbywać na wielu poziomach, włącznie z poziomem genomu, co szeroko analizuje COMBES (1999) w swojej interesującej i dynamicznie napisanej książce, poświęconej długotrwałym wzajemnym oddziaływaniom pasożytów i żywicieli, a w tym też sposobom opanowania żywiciela.

W końcu dziewiętnastego i w dwudziestym stuleciu w centrum zainteresowania znajdowało się tak zwane krążenie pasożytów w biocenozie, w którym centralne miejsce zajmowały cykle rozwojowe i możliwość ich zamknięcia. Zebrano ogromną ilość obserwacji, poznano wiele niezwykle intrygujących cykli rozwojowych i sposobów, w jakie

pasożyty są w stanie osiągać swoich żywicieli, nawet w warunkach, kiedy odpowiedni żywiele żyją w środowiskach oddalonych od larw.

Omówienie bogactwa przystosowań jest trudnym wyzwaniem i być może nie wszystkich czytelników zadowoli. Postaram się zarysować główne drogi kontaktu i warunki niezbędne, żeby pasożyt mógł odnaleźć i opanować żywiciela. Do tego celu prowadzą dwie drogi: (1) pasożyt dopasowuje się do wymagań życiowych żywiciela oraz (2) pasożyt zmienia zachowanie się żywiciela korzystnie dla siebie. Główny nacisk w tym artykule zostanie położony na cykle rozwojowe i warunki, w jakich pasożyty, aby przejść z żywiciela do żywiciela, musiały wykształcić różnorodne sposoby ich opanowania. Biorąc w tym udział postaci dyspersyjne (jaja, larwy), wydalone do środowiska zewnętrznego, oraz larwy, korzystające z sieci pokarmowych, dzięki którym przekazywane są z żywiciela do żywiciela. Omówiony zostanie skomplikowany i słabo jeszcze poznany proces penetracji larw do żywiciela, a także warunki konieczne do spotkania pasożyta i żywiciela, takie jak występowanie w tym samym środowisku i w tym samym czasie oraz rytmiczność niektórych kontaktów (tzw. zegar pasożyta). Dużo uwagi poświęcę sterowaniu behawiorem żywiciela. To właśnie na przykłady ze świata pasożytów zwraca uwagę DAWKINS (1982) ilustrując swoją koncepcję fenotypu rozszerzonego.

CYKLE ROZWOJOWE

Pasożyty w rozwoju ontogenetycznym przechodzą przez wiele stadiów larwalnych,

które albo występują w blisko spokrewnionych grupach wolnożyjących (np., nicienie,

stawonogi), albo powstały w związku z pasożytniczym trybem życia (przywry, tasiemce, kolcogłowy, niektóre pierwotniaki). Część stadiów rozwojowych (lub larwalnych) żyje w środowisku zewnętrznym (formy dyspersyjne, inaczej zwane propagulami), część w organizmie żywiciela. Całość sekwencji rozwoju pasożyta w środowisku zewnętrznym i w żywicielach, od jaja do postaci dorosłej produkującej jaja, nazywamy cyklem rozwojowym. Wśród żywicieli biorących udział w cyklu rozwojowym, wyróżniamy żywicieli ostatecznych, w których rozwijają się i żyją dojrzałe postaci pasożyta, oraz żywicieli pośrednich, w których larwy pasożyta osiągają właściwy etap rozwoju, a do dalszego rozwoju potrzebna jest zmiana żywiciela.

Obserwuje się różny stopień komplikacji cyklu rozwojowego – od prostego rozwoju od jaja do postaci dorosłej, do wysoce skomplikowanego cyklu z przemianą pokoleń. Typowe cykle rozwojowe, prowadzące od jaja do jaja, występują u pasożytów wielokomórkowych. Organizmy jednokomórkowe wykształciły inny sposób krążenia w środowisku. Często wykorzystują one organizmy krwio pijne jako wektory, ułatwiające przeniesienie i rozprzestrzenianie stadiów inwazyjnych do innych żywicieli. W wektorach może się odbywać część procesu rozmnażania.

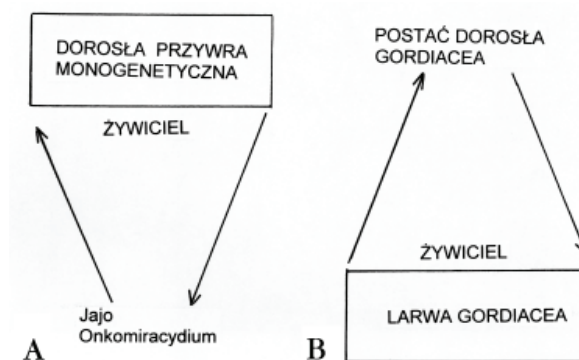
Cykle rozwojowe **proste** mogą przebiegać bez metamorfozy, jak np. u Monogenea, lub z metamorfozą, jak np. u pasożytniczych skorupiaków. U większości Monogenea, które są pasożytami ryb, z jaja znajdującego się w środowisku zewnętrznym, rozwija się orzęsiona larwa, onkomiracydium. Larwa ta aktywnie odszukuje żywiciela, osiedla się na nim, rośnie, dojrzewa, składa jaja, a te wydostają się do środowiska zewnętrznego rozpoczynając nowy cykl (Ryc. 1A). Nicienie, chociaż w rozwoju muszą przejść przez cztery stadia larwalne przedzielone linką, mogą mieć jednego żywiciela. Przykładem może być *Ascaris lumbricoides* (Ascaridida), pospolity pasożyt człowieka. Jaja wydostają się z kałem na zewnątrz, w jaju larwa przechodzi dwa linienia i osiąga inwazyjne stadium L3. Kiedy człowiek połknie inwazyjne jajo, larwa uwalnia się z osłonki jajowej i rozwija się do postaci dorosłej. Również pasożytnicze widłonogi (Copepoda) mają rozwój złożony (metamorfoza niepełna). Z jaja wylęga się larwa, która przechodzi przez kolejne fazy larwalne wyznaczone przez kolejne linienia, do postaci dorosłej. W porównaniu ze skorupiakami wolnożyjącymi, które, zanim

osiągną postać dorosłą, przechodzą przez 5 stadiów nauplialnych i 5 stadiów kopepodita oddzielonych linkami, u pasożytów następuje dłuższy rozwój w jaju i zmniejszenie liczby stadiów larwalnych, szczególnie nauplialnych. Na przykład, według PIASECKIEGO (1995), u *Caligus elongatus* (Siphonostomatoidea) występuje 8 stadiów oddzielonych linkami: dwa stadia nauplius, kopepodit, cztery stadia chalimus (postaci przyczepionych filamentum do żywiciela, ale jeszcze nie dojrzałych płciowo) i stadium adultus. Po kopulacji dorosłe samce wkrótce giną. W tej grupie stawonogów pierwszy kopepodit jest zawsze stadium inwazyjnym (oponowującym żywiciela). Wyczerpujące dane dotyczące procesu przystosowywania się do pasożytnictwa w tej grupie znaleźć można w opracowaniu KABATY (1981).

Inaczej proste cykle przebiegają u Nematomorpha (Ryc. 1B). W tej grupie pasożytniczy tryb życia charakterystyczny jest dla stadium larwy, natomiast postać dorosła żyje w środowisku zewnętrznym.

Wśród pierwotniaków można znaleźć wiele przykładów cyklu z jednym żywicielem, ale w czasie cyklu pasożyt przechodzi podziały (nieliczne lub liczne) na zmianę z procesem płciowym. Stadiami inwazyjnymi są spory, które zawierają jedno- lub dwujądrową sporoplazmę i torebkę biegunową z nicią biegunową. Wydalane są na zewnątrz i umożliwiają opanowanie żywiciela. Taki cykl występuje na przykład w podgromadzie Coccidea (Apicomplexa).

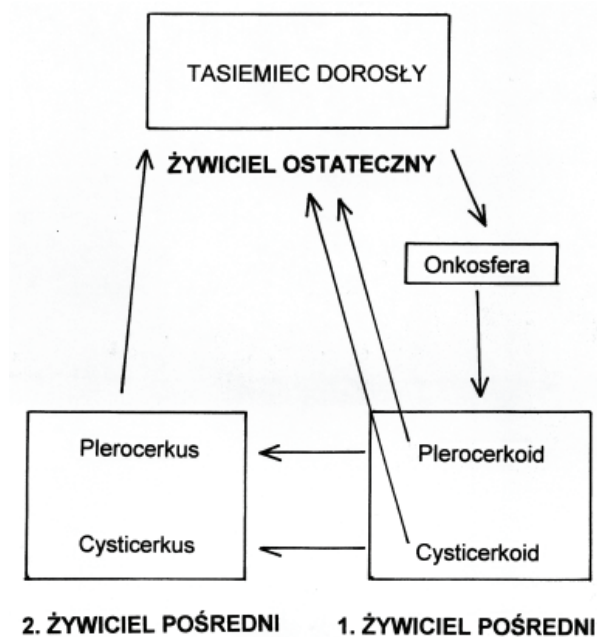
W cyklach **złożonych** występuje kilku żywicieli: ostateczny, w którym pasożyt



Ryc. 1. Proste cykle rozwojowe

A. Cykl rozwojowy Monogenea, w którym postać dorosła prowadzi pasożytniczy tryb życia; B. cykl rozwojowy Nematomorpha z pasożytniczym stadium larwy.

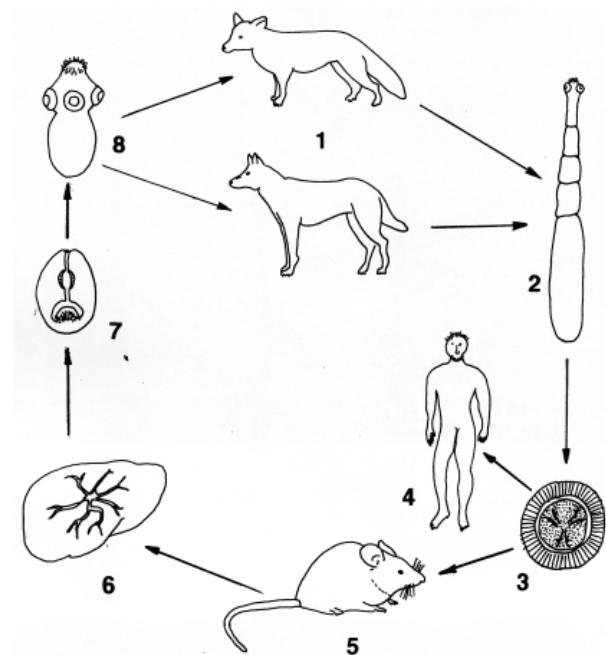
osiąga dojrzałość płciową, i pośredni (jeden lub dwóch), w których rozwijają się larwy. U tasiemców żyworodnych (Cyclophyllidea) w macicy rozwija się onkosfera, zarodek opatrzone sześcioma haczykami i otoczony licznymi osłonkami embrionalnymi. Razem z członami macicznymi onkosfery wydostają się do środowiska zewnętrznego i tam albo są zjadane przez żywiciela pośredniego razem z członem (w środowisku lądowym), albo po uwolnieniu się z członów (w środowisku wodnym). Żywicielami pośrednimi są skorupiaki i inne bezkręgowce. Zarodki przechodzą z jelita do jamy ciała, gdzie rozwijają się do stadium cercoida (jest to ogólna nazwa dla drugiego stadium larwalnego w rozwoju tasiemców, które może mieć różną budowę). Po dostaniu się do żywiciela ostatecznego, tasiemiec osiąga dojrzałość płciową (Ryc. 2). W przypadku tasiemców jajorodnych (Pseudophyllidea), na przykład



Ryc. 2. Złożone cykle rozwojowe tasiemców, w których może brać udział jeden lub dwóch żywicieli pośrednich.

Z jaja rozwija się larwa onkosfera, która w żywicielu pośrednim może się przekształcić w plerocerkoid lub cysticerkoid. Larwy te rozwijają się w żywicielu ostatecznym w postać dorosłą. W cyklach z dwoma żywicielami, w drugim żywicielu pośrednim (rybie) plerocerkoid przekształca się w plerocerkus, a cysticerkoid w larwę typu cysticerkus. Po zjedzeniu żywiciela pośredniego przez kręgowce, rozwija się postać dorosła tasiemca. (wg NIEWIADOMSKIEJ i POJMAŃSKIEJ 2004).

Diphyllobothrium latum, który może też występować u człowieka, jajo rozwija się w wodzie, z niego wylęga się larwa koracydium. Po zjedzeniu przez skorupiaka planktonowego zarodek z sześcioma haczykami (tzw. hexacanth embryo) przechodzi do hemocelu, rośnie i osiąga następne stadium procerkoida. Zarażony skorupiak musi być zjedzony przez rybę, aby mogło się rozwinąć następne stadium larwalne – plerocerkoid. W jelicie ssaka, żywiciela ostatecznego, rozwinię się postać dorosła tasiemca. Inny tasiemiec, *Echinococcus multilocularis*, ma cykl przebiegający całkowicie w warunkach lądowych (Ryc. 3). Jego żywicielami ostatecznymi są lisy, rzadziej psy, a żywicielami pośrednimi gryzonie, które zarażają się przez połknięcie onkosfery. W wątrobie gryzonia rozwija się larwa typu cysticercus, która tworzy później liczne bąble wypełnione skoleksami tasiemców, powstającymi przez pączkowanie. Lisy



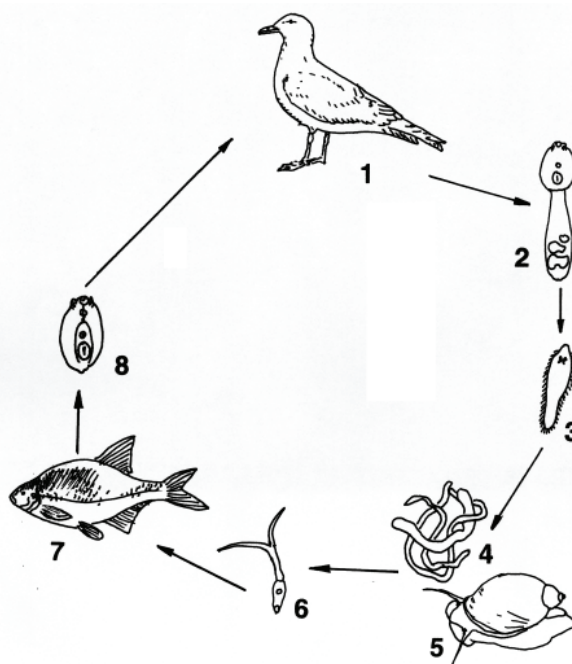
Ryc. 3. Cykl rozwojowy tasiemca *Echinococcus multilocularis*.

W jelicie lisa (rzadziej psa) (1) żyje dorosła postać tasiemca (2). Z jaj tasiemca powstaje onkosfera (3), która po zjedzeniu przez gryzonie (5) przechodzi do wątroby (6) i tam osiąga stadium cysticercus (7); ma on postać bąbla z ogromną liczbą skoleksów (8). Jeśli gryzonie zje lis, skoleksy rozwiną się w dorosłe tasiemce. Onkosferą może się też zarazić człowiek (4) (żywiciel pośredni) (wg NIEWIADOMSKIEJ i POJMAŃSKIEJ 2004).

macierzystą (jej larwą jest miracydium). Sporocysta się rozmnaża, a jej potomstwo (sporocysty potomne lub redie macierzyste, zależnie od grupy systematycznej), migruje do trzustkowatrobry mięczaka. Sporocysty potomne nie mają układu pokarmowego, natomiast w rediach macierzystych i kilku generacjach redii potomnych, występuje dobrze wykształcone jelito i gardziel. (Pokolenia występujące w ślimakach określane są zbiorczą nazwą paratenity). W sporocystach i rediach potomnych rozwijają się larwy cercarie – drugie stadium dyspersyjne. Cercarie charakteryzują się obecnością ogonka, narządu larwalnego, który ułatwia poruszanie się w środowisku zewnętrznym, a także może służyć jako ochrona zagłębionego w nim ciała cercarii. Tylko w wyjątkowych przypadkach cercaria nie opuszcza żywiciela. Morfologicznie ciało cercarii ma już wyraźnie cechy przyszłej postaci dorosłej (przyssawki, przewód pokarmowy, itp.). Po opanowaniu następnego żywiciela (bezkęgowce lub kręgowce, rzadziej otaczają się cystą na roślinach wodnych, wtedy ich żywicielami są zwierzęta roślinożerne), cercaria zwykle otacza się cystą, rośnie i rozwija do stadium metacercarii, różnie zaawansowanej, ale niedojrzałej jeszcze płciowo młodej przywry. Dojrzałość płciową przywra może osiągnąć wtedy, kiedy metacercaria trafi do przewodu pokarmowego żywiciela ostatecznego (możliwe są wszystkie grupy kręgowców). W cyklach rozwojowych większości Digenea bierze udział trzech żywicieli: mięczak, w którym rozwija się i rozmnaża kilka pokoleń sporocyst i redii, żywiciel pośredni, do którego penetruje cercaria przekształcając się w metacercarię i żywiciel ostateczny, w którym kończy się rozwój przywry. Przykładem może być pospolity pasożyt mew (Laridae), przywra *Diplostomum pseudospathaceum* (Diplostomidae) (Ryc. 5): z jaja w wodzie rozwija się miracydium, penetruje do ślimaka *Lymnaea stagnalis*, w ślimaku przekształca się w sporocystę macierzystą, która rodzi sporocysty potomne; w sporocystach potomnych rozwijają się cercarie opatrzone długim rozgałęzionym ogonkiem, zwane furkocercariami. Cercarie wychodzą ze ślimaka, atakują ryby, penetrują przez skórę, a następnie bezpośrednio albo przy pomocy krążenia krwi osiedlają się w soczewce oka (w przypadku rodzaju *Diplostomum* metacercarie nie otaczają się cystą). Jeśli zarażona ryba zostanie zjedzona przez mewę, w jelicie cienkim rozwija się postać dorosła. Cykle z przemianą pokoleń podlegały licznym modyfikacjom,

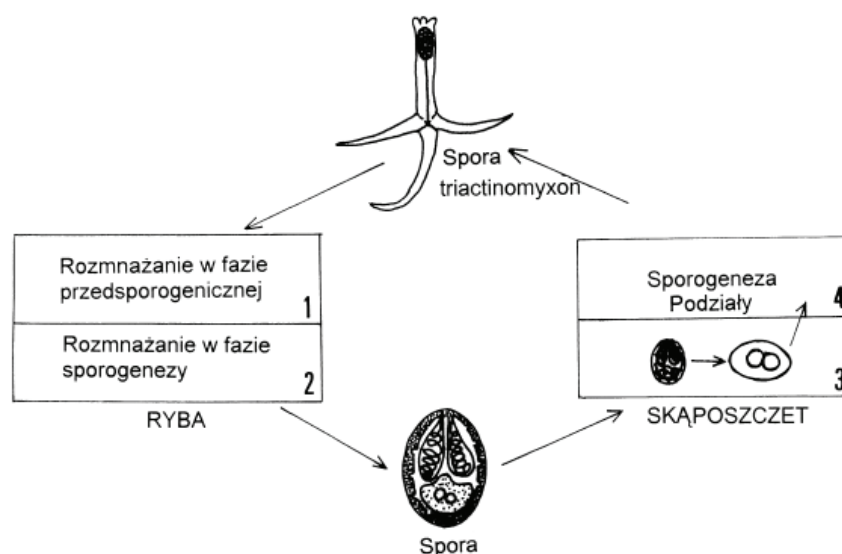
w których następowała utrata żywicieli lub/ i stadiów rozwojowych, albo też przeciwnie wzbogacenie o dodatkowe stadia rozwojowe oraz żywicieli paratenicznych, powodujących wydłużenie cyklu rozwojowego. Modyfikacje te będą dokładniej omówione dalej.

Inny typ cykli z przemianą pokoleń występuje u organizmów jednokomórkowych. Pasożyt może przechodzić cały cykl, w którym na zmianę występują podziały i proces płciowy, w jednym żywicielu (na przykład gregaryny – Apicomplexa). Mogą też występować cykle złożone z przemianą pokoleń. Jest to najczęściej przemiana wielu pokoleń rozmnażających się przez podział oraz procesu płciowego. Proces płciowy zaczyna się zwykle w żywicielu-kręgowcu, a kończy się w bezkręgowcu, w którym też następuje namnażanie się sporozoitów. Żywicieli, w których odbywa się proces płciowy, uważa się za ostatecznych, a tych, w których następuje rozmnażanie bezpłciowe, jako pośrednich.



Ryc. 5. Cykl rozwojowy przywry *Diplostomum pseudospathaceum*.

W mewie (1) żyje dorosła postać przywry (2); w jajach rozwijają się miracydia (3), które wychodzą do wody, wnikają do ślimaka (5), rozwijają się dalej dając sporocystę macierzystą, która z kolei rodzi sporocysty potomne (4). Cercarie (6) opuszczają sporocystę, wychodzą do wody, atakują żywiciela pośredniego rybę (7), osiedlają się w oczach i przekształcają w metacercarię (8). W mewie, która zje zarażoną rybę, rozwija się postać dorosła. (wg NIEWIADOMSKIEJ i POJMAŃSKIEJ 2004).



Ryc. 6. Cykl rozwojowy z przemianą pokoleń u *Myxobolus cerebralis*.

W rybie odbywają się dwie fazy rozmnażania – przedsporogoniczna, w której następują liczne podziały w różnych tkankach (1 – nabłonek, skóra właściwa, układ nerwowy) i faza sporogenezy, która przebiega w układzie szkieletowym (2) i daje na końcu oprócz komórek wegetatywnych również generatywne. Po połączeniu jąder generatywnych powstaje spora, która wydostaje się do wody i opada na dno. Spora dostaje się do jelita skąposzczeta (3), wychodzi z niej zarodek, wnika do komórek nabłonka jelita (4), następują podziały, następnie sporogeneza, a na końcu wykształcają się duże spory triactinomyxon, które ryba zjada razem z planktonem.

W przypadku, kiedy żywicielami pierwotniaków są bezkręgowce krwio pijne określa się je mianem przenosicieli lub wektorów. Bezkręgowce te w czasie pobierania krwi zmieniają swoich żywicieli, a przy okazji przenoszą z żywiciela na żywiciela postaci inwazyjne pierwotniaków, które się w nich rozwijają. Ten typ cyklu występuje na przykład u *Haemosporidia*. W przypadku *Myxosporidia* (*Myxobolidae*) przenosiela zastępuje prze-

kazywanie na drodze pokarmowej przy pomocy szczególnej formy dyspersyjnej – spory triactinomyxon, na tyle dużej, że jest ona atrakcyjnym pokarmem dla ryby. W rybach rozwijają się z niej drobne spory, które wydalone są na zewnątrz, a po opadnięciu na dno zjadane są przez skąposzczety. Z nich rozwijają się w skąposzczetach inwazyjne dla ryb spory triactinomyxon (Ryc. 6).

KOSZTY ZAMKNIĘCIA CYKLU ROZWOJOWEGO

Opanowanie żywiciela jest dla pasożyta trudnym wyzwaniem. Ogromne ilości propagul (jaj i larw różnych generacji) wydalanych do środowiska zewnętrznego oraz larw otorbionych w żywicielach pośrednich, które wchodzą w skomplikowane sieci pokarmowe, mają za zadanie osiągnięcie właściwych dla siebie żywicieli i zamknięcie cyklu rozwojowego. Dwie są drogi umożliwiające opanowanie żywiciela – czynna, kiedy larwy aktywnie odszukują żywiciela i penetrują do jego ciała, albo bierna, kiedy pasożyt musi być zjedzony. Zjadane mogą być jaja z larwami wewnątrz, larwy znajdujące się w żywicielach pośrednich oraz, rzadziej, larwy

upodobnione do organizmów stanowiących pokarm żywiciela. Zjadane są przez żywicieli właściwych i niewłaściwych. Niezależnie od sposobu zarażenia, tylko w małym procencie pasożyty odnoszą sukces, osiągając właściwy gatunek żywiciela; w większości ponoszą straty i to olbrzymie. Rozmiary tych strat widoczne są w badaniach, które prowadził DRO- NEN (1978) nad przywrą *Haematoloechus coloradensis*, pasożytującą u żab. Przez dwa kolejne lata autor badał liczbę różnych stadiów rozwojowych znajdujących się w 1 m³ wody wybranego zbiornika. W wodzie znaleziono odpowiednio (średnio) 30240 lub 86400 jaj złożonych przez przywry. Spośród larw, mi-

racydiów, które rozwinęły się w tych jajach, tylko średnio 4,6 lub 8,4 opanowało swoich żywicieli — ślimaki *Physa virgata*. W generacji sporocyst potomnych, które rozwinęły się ze sporocysty macierzystej, rozwijały się cercarie. Ze ślimaków znajdujących się w badanym obszarze, wyszło odpowiednio 1320 lub 2880 cercarii, których zadaniem było czynne opanowanie wązek. Na tym etapie sukces odniosło średnio 1,1 lub 3,0 cercarii. Z metacercarii, które rozwinęły się w wądze, do żywiciela ostatecznego dostało się i rozwinęło średnio 0,01 lub 0,6 nowych przywr. Inne badania prowadził SUDARIKOV i współaut. (1976). Autorzy badali cercarie *Diplostomum spathaceum*, które opuściły ślimaka w naturalnym zbiorniku. Okazało się, że tylko około 1% cercarii udaje się odszukać i wnikać do żywiciela pośredniego (ryby). Spośród pozostałych prawie 99%, część jest wyjadana przez organizmy planktonożerne, część trafia do niewłaściwych żywicieli, część po udanej penetracji do żywiciela jest niszczone przez jego silną reakcję obronną, inne giną zanim odnalazły żywiciela, opadają na dno i tam wzbogacają warstwę detrytus. Źródła i rozmiary płodności schistosom, a także straty przy poszukiwaniu i odnajdywaniu żywiciela omawia szerzej COMBES (1999). Schistosomy, afrykańskie rozdzielnopłciowe pasożyty człowieka, mają tylko jednego żywiciela pośredniego, ślimaka. Rozmnażanie ma miejsce w żywicielu pośrednim i w żywicielu ostatecznym: z jednego miracydium, które po wyjściu z jaja dostało się do ślimaka, może powstać w ciągu kilku miesięcy od 100000 do 200000 cercarii. Teoretycznie obliczono, że jedna para schistosom może w ciągu 3–4

lat życia złożyć 1000000 jaj; gdyby każde jajo trafiło do żywiciela, to każda para mogłaby mieć 200 miliardów potomków. Czynniki zmniejszające liczebność (powodujące straty) są bardzo różnorodne: duża liczba jaj pozostaje uwięziona w organizmie człowieka (powodując chorobę zwaną schistosomatozą); duża część jaj nie dostanie się do wody, jeżeli poziom higieny jest odpowiednio wysoki; duża liczba cercarii nie ma szans spotkania człowieka i penetracji przez skórę; cercarie po penetracji giną na skutek działania reakcji obronnych żywiciela, albo gubią się w układzie krwionośnym; fakt, że są to przywry rozdzielnopłciowe, powoduje, że nie wszystkie osobniki znajdują partnera przeciwnej płci, a przez to nie będą miały możliwości rozmnożenia się. W rzeczywistości populacja schistosom jest raczej stała w czasie, a jedna para daje tylko dwóch potomków.

Skalę rozrodczości w innych grupach pasożytów przybliżają też następujące dane: w ciągu roku glista ludzka (*Ascaris lumbricoides*) składa 64 miliony jaj; również w ciągu roku tasiemiec uzbrojony (*Taenia solium*), pasożyt człowieka, wytwarza 80 milionów jaj; człowiek zarażony pełzakiem czerwoni (*Entamoeba histolytica*) wydała każdego dnia do 50 milionów cyst inwazyjnych. Zwiększenie płodności można też osiągnąć, jak u niektórych tasiemców poprzez zwiększenie liczby członów i liczby układów rozrodczych w każdym członie. Na przykład, u tasiemca z rodzaju *Tetragonoporus*, pasożyta waleni, strobila składa się z około 45000 proglotydów, a w każdym z nich znajduje się kilka układów rozrodczych męskich i żeńskich.

ZAMKNIĘCIE CYKLU ROZWOJOWEGO

W zamykaniu cyklu rozwojowego ważną rolę odgrywa sposób transmisji pasożyta z żywiciela do żywiciela. Można wyróżnić pięć sposobów transmisji: przez aktywne odszukiwanie i penetrację, przez bezpośredni kontakt, przez konsumpcję, przez przenosicieli oraz przez transmisję bezpośrednią.

Aktywne stadium inwazyjne może się przyczepiać do żywiciela, albo przenikać przez pokrywę ciała. Jest to sposób mniej pospolicie stosowany, niż zarażenie przez konsumpcję, i występuje częściej u pasożytów zewnętrznych niż wewnętrznych. Na przykład, pływająca larwa *Monogenea*, onkomiracydium, przyczepia się do powierzchni

ciała żywiciela, głównie ryb. Aktywne stadia inwazyjne (miracydium i cercaria) występują u większości przywr (Digenea), również aktywne larwy występują w niektórych grupach nicieni (Nematoda) i wśród różnych grup pasożytniczych stawonogów.

Proces odszukiwania i penetracji jest bardzo słabo poznany, dlatego też cenne są badania prowadzone w latach 90. XX w. przez Haasa i jego współpracowników (HAAS 1994, HAAS i współaut. 1995). Obserwowali oni penetrację dwóch stadiów transmisyjnych u przywr — miracydiów i cercarii. Organizmy te mają długość życia ograniczoną przez wyczerpanie się zapasowych substancji od-

żywczych. Zwykle wynosi ona od kilku do kilkunastu godzin (miracydia) lub jeden do dwóch dni (cerkaria). Autorzy obserwowali, że miracydia *Schistosoma japonicum* opuszczały jaja w tym czasie, kiedy w pobliżu pojawiał się żywiciel. Stwierdzili, że wokół żywiciela (ślimaka), występuje obszar złożony z substancji chemicznych o wyraźnym gradiencie. Miracydia, trafiając do tego obszaru, poruszają się wzdłuż zwiększającego się sygnału chemicznego, wchodzą w kontakt z ciałem ślimaka i, jeśli jest to gatunek właściwy, rozpoczynają penetrację, w czasie której zrzucają urzęsiony nabłonek.

Inaczej jest w przypadku cercarii. Po opuszczeniu ślimaka cercarie oddalają się od niego kierując się w stronę, gdzie mogą napotkać odpowiedniego żywiciela. Szybkość poruszania się cercarii nielicznych zbadanych gatunków wynosiła 0,8 do 25,9 mm/s i zależała od temperatury. W fazie rozpraszania ważne są takie czynniki, jak grawitacja, prąd wody, światło, temperatura, zawartość jonów w otoczeniu. Kiedy cercarie znajdują się w przestrzeni aktywnej żywiciela, reagują również na bodźce pochodzące od żywiciela, jak cień lub ruch wody.

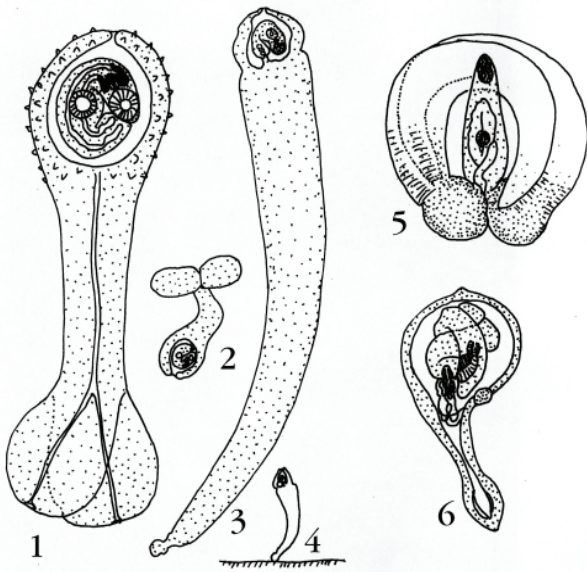
Dokładniej proces opanowywania żywiciela prześledzimy na przykładzie cercarii *Diplostomum pseudospathaceum*. Ruch cercarii w wodzie składa się z fazy aktywnej, w czasie której cercaria płynie w określonym kierunku lub wykonuje ruchy pionowe, i z fazy spoczynkowej, kiedy opada na rozłożonych ramionach furki. W fazie aktywnej może płynąć z prędkością 1,6–8,9 mm/s. Cercaria porusza się dzięki ruchom ogona skierowanego do przodu. Jeśli pojawi się cień, to wprowadzie cercaria reaguje zahamowaniem, jeśli jest w fazie ruchu, lub pobudzeniem, jeśli jest w stanie spoczynku, jednak ten bodziec nie ma wyraźnego związku z poszukiwaniem żywiciela. Ważne są drgania wody lub dotyk. Wtedy następuje długi okres pływania i przyczepianie się do każdego napotkanego substratu. Pierwszy kontakt z rybą nie jest specyficzny, ponieważ cercaria reaguje też na wszechobecny dwutlenek węgla. Cercaria kontaktuje się z rybą najpierw z pomocą ogonka, a następnie dochodzi do kontaktu ciała cercarii opatrzonego przyssawkami. W rozpoznawaniu żywiciela biorą udział liczne i różnorodne (13 różnych typów, patrz CZUBAJ i NIEWIADOMSKA 1996) zakończenia zmysłowe, znajdujące się na furce, na ogonku i na ciele cercarii w okolicy otworu gębowego. Do tego, aby pozostać

na żywicielu pobudzają cercarię bardziej specyficzne sygnały chemiczne niż w chwili pierwszego kontaktu. W procesie penetracji stymulatorami mogą być kwasy tłuszczowe, glikoproteiny i kwasy sjałowe. Choć dane są wciąż jeszcze bardzo ograniczone, wskazują, że w zachowaniu cercarii występują sekwencje faz, których wzorce ruchu są niezależnie określone przez szczególne bodźce środowiskowe i żywicielskie.

Transmisja przez kontakt ma miejsce wtedy, kiedy w czasie bliskiego kontaktu między żywicielami pasożyt przechodzi z osobnika zarażonego na niezarażonego tego samego lub innego gatunku. Dobrym przykładem jest *Parasymphylodora markewitschi*. W ślimaku *Bithynia tentaculata* rozwijają się bezogonowe cercarie, zwane cercarieum. Żywicielem, w którym rozwijają się metacercarie otoczone cystą jest ślimak *Lymnaea limosa*. Cercarie wychodzą na zewnątrz ciała ślimaka, gromadzą się na jego czulkach i wyczekują na dogodną okazję. *Bithynia* przemieszcza się z czulkami wysuniętymi do przodu, a kiedy zetknie się z przechodzącym ślimakiem *L. limosa*, larwy pasożyta przyczepiają się do niego silnymi przyssawkami, penetrują w głąb ciała i otaczają się cystą. Żywiciel ostateczny (ryba) zaraża się zjadając metacercarie razem ze ślimakami.

Transmisja przez konsumpcję odbywa się dzięki włączeniu pasożyta w sieci pokarmowe. Jest to droga bardzo szeroko wykorzystywana przez wiele grup robaków (helminatów). Połykane są postaci larwalne znajdujące się w środowisku zewnętrznym (larwy inwazyjne w jaju lub larwy wolnożyjące), postaci larwalne otorbione w żywicielach pośrednich lub postaci larwalne znajdujące się na roślinach. Zjedzone tak pasożyty osiedlają się w przewodzie pokarmowym, migrują do jamy ciała lub innych narządów, otaczają się cystą (albo żywiele dodatkowo wytwarzają wokół nich kapsułki) i w takim stanie oczekują na zjedzenie przez następnego żywiciela, a na końcu przez żywiciela ostatecznego.

Szczególnie interesujący, choć rzadki, sposób zachęty do konsumpcji ma charakter mimikry. Cercarie niektórych przywr upodabiają się do organizmów, którymi żywią się ich żywiele (Ryc. 7). Na przykład *Azygia lucii*, pasożyt ryb drapieżnych, głównie szczupaka, ma ogromny ogon, w którym, w specjalnej jamie, znajduje się ciało cercarii. Szerokie płatowate furki poruszają ogonem. Cercarie przypominają pływającą larwę owada, którą chętnie zjadają młode szczupaki.



Ryc. 7. Przykłady mimikry u różnych rodzajów cercarii.

1 i 2 – *Azygia*, 3 i 4 – *Gorgodera*, 5 – *Rhipidocotyle*, 6 – *Halipegus* (wg NIEWIADOMSKIEJ i współaut. 2001).

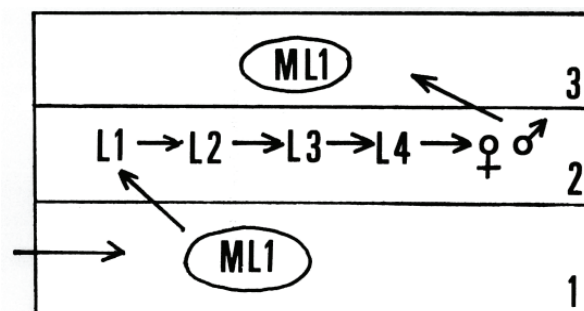
ki. W jelicie szczupaków ciało cercarii rozwija się do stadium dojrzałego płciowo. Cercarie *Rhipidocotyle campanula* podobne są do skorupiaków dzięki szerokim i grubym ramionom otaczającym ciało w czasie opadania cercarii na dno. Są one zjadane przez różne gatunki ryb karpiowatych, w których osiedlają się w pobliżu jamy gębowej, otaczają cystą i przechodzą w stadium metacercarii. Postać dojrzała płciowo rozwija się dopiero w jelicie ryb drapieżnych.

Transmisja przez wektory występuje przeważnie wśród pierwotniaków, choć także wśród nicieni. Przenosicielami (wektorami) są przeważnie stawonogi krwio pijne, które przy okazji pobierania krwi pobierają również pasożyty; po jakimś czasie, potrzebnym do przejścia określonej fazy rozwojowej, przy następnym posiłku przenoszą go do innego żywiciela. W ten sposób komary z rodzaju *Anopheles* przenoszą pierwotniaki z rodzaju *Plasmodium*, powodujące malarię, meszki (*Simulium*) przenoszą nicienie z rodzaju *Onchocerca*, które powodują onchocerkozę, czyli ślepotę rzeczną, muchy tse-tse (rodzaj *Glossina*) przenoszą pierwotniaki z rodzaju *Trypanosoma* wywołujące śpiączkę. Wektorami mogą być też krwio pijne pijawki, które przenoszą świdrowce ryb i płazów.

Transmisja bezpośrednia odnosi się do tych przypadków, kiedy pasożyt jest prze-

noszony z żywiciela na jego potomstwo. Jest to tak zwany transfer pionowy. Ten sposób transmisji często występuje u ssaków i jest związany z możliwością przenikania larw helmintów do łożyska albo do przewodów mlecznych sutków. Dobrze poznana jest ta droga zarażenia u *Toxocara canis*, nicieni pasożytujących u psów. Larwy L2 jeśli trafią do przewodu pokarmowego samicy, przez krążenie duże roznoszone są po całym organizmie i osiedlają się w mięśniach, różnych narządach, w tkance tłuszczowej. W czasie ciąży hormony pobudzają do migracji larwy osiadłe w tkankach. Larwy ponownie wchodzi do układu krążenia, przechodzą przez łożysko, wchodzi do płodu i gromadzą się w wątrobie. Po urodzeniu się szczenięcia, larwy rozpoczynają nowy okres migracji przez płuca trafiają do przewodu pokarmowego. Larwy przechodzą kolejne linienia (L3 i L4) i osiągają dojrzałość płciową. Bliski gatunek *Toxocara cati*, pasożyt kotów, też może się zarażać od matki, ale w tym przypadku larwy L₂ pobudzone hormonami wędrują do gruczołów mlecznych. Kocięta zarażają się już po urodzeniu przez mleko matki. Podobnie może następować zarażenie potomstwa żywiciela w przypadku *Alaria marcianae*, digenetycznej przywry z rodziny Diplostomidae. Jej żywicielem jest szop pracz (*Procyon lotor*). Kiedy samica szopa zje żywiciela, w którym znajdują się mezocercarie *A. marcianae*, opuszczają one przewód pokarmowy i poprzez układ krwionośny przedostają się do płuc, a następnie do gruczołów mlecznych. W tym czasie mezocercaria przechodzi rozwój do stadium metacercarii. Kiedy osesek zaczyna ssać mleko, pasożyt razem z mlekiem dostaje się do przewodu pokarmowego i tam osiąga postać dojrzałej przywry. Droga transowarialna, jako jeden ze sposobów lub jedyny sposób, wykorzystywana jest przez pierwotniaki, np. *Microsporidia*, a wśród nich *Nosema granularis*. Niewielka liczba merozoitów (stadium w cyklu rozwojowym, które powstaje na skutek wielokrotnego jednoczesnego podziału schizonta, wnika do komórek żywiciela lub przekształca się w gamety) przechodzi u młodych zwierząt do tkanki gonad. Tam następuje sporogeneza i zarażenie oocytów. Potomstwo żywiciela, które się z nich rozwinię, jest zarażone pasożytem. W przypadku pierwotniaków często występuje zarażenie mieszane: pionowe – przez łożysko lub siarę, i poziome – inwazyjnymi formami pochodzącymi od innego żywiciela.

W niektórych przypadkach do transmisji bezpośredniej wykorzystane zostaje drapieżnictwo. Najbardziej znanym przykładem są nicienie z rodzaju *Trichinella*. Larwy znajdujące się w mięsie ofiary (tzw. mięśniowe L1), kiedy dostaną się do jelita drapieżnika, wchodzi do komórek nabłonka jelita i tam przechodzą szybki rozwój przez stadia L2, L3, L4 do dorosłych samców i samic; po zapłodnieniu samica rodzi larwy (tzw. new born larvae L1), które przedostają się do mięśni szkieletowych. Żywiciel wytwarza wokół nich grubą kapsułę, w której pozostają długi czas żywe i inwazyjne. Dalszy ich rozwój jest możliwy dopiero wtedy, kiedy ich żywiciel zostanie pożarty przez drapieżnika. Warto pamiętać, że jeden z gatunków, *Trichinella spiralis*, pasożyt przede wszystkim świni domowej, stanowi poważne zagrożenie dla zdrowia człowieka, jeśli do konsumpcji trafi zarażone mięso (Ryc. 8).



Ryc. 8. Transmisja bezpośrednia u nicieni *Trichinella spiralis*.

Larwy mięśniowe (ML1) uwalniają się w jelicie (1) z torebki żywicielskiej, wchodzi do komórek nabłonka jelita (2), przechodzą szybki rozwój przez stadia L2, L3, L4, do dojrzałych samców i samic. Samice rodzą larwy L1, które penetrują do mięśni szkieletowych (3), gdzie żywiciel otacza je torebką.

WARUNKI KONIECZNE DO SPOTKANIA PASOŻYTA I ŻYWICIELA

Żeby zarażenie mogło nastąpić, konieczne jest spotkanie pasożyta i żywiciela w tym samym siedlisku i w tym samym czasie.

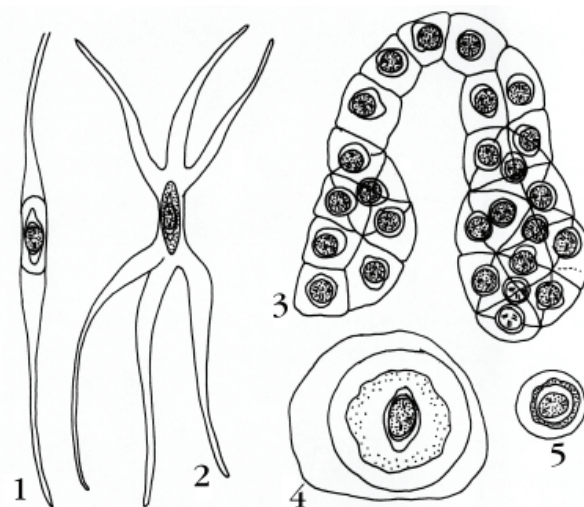
PASOŻYTY I ŻYWICIELE WYSTĘPUJĄ W TYM SAMYM SIEDLISKU

Zarówno bierny, jak i czynny kontakt z żywicielem wymaga występowania obu składników przyszłego układu pasożyt-żywiciel w tym samym areale i w tym samym środowisku. Rozmieszczenie pasożyta jest wyraźnie ogniskowe, a ogniska występują przeważnie w miejscach w pobliżu gniazdowania lub żerowania żywiciela. Takim dość dolegliwym sprawdzianem ogniskowości zarażenia może być świąd pływaków, krótkotrwała choroba wywoływana przez cercarie dość pospolitego gatunku przywry *Trichobilharzia ocellata* (Schistosomatidae). W jeziorach, w miejscach gdzie hodowane są kaczki domowe i pływają kaczki dzikie, ślimaki *Lymnaea stagnalis* są w wysokim procencie zarażone tym gatunkiem pasożyta. Ze ślimaków wychodzą ogromne ilości cercarii, które, poszukując ostatecznego żywiciela, penetrują do różnych organizmów stałocieplnych, w tym też do człowieka, który w tym miejscu zażywa kąpiele. Cercarie powodują bolesny świąd skóry, jednak pasożyt rozwinąć się nie może. W innych miejscach kąpielowych, daleko od

nagromadzenia kaczek (od ogniska zarażenia), ślimaki są niezwykle rzadko zarażone i pływakom świąd nie grozi.

Obecność pasożyta i żywiciela w tym samym siedlisku osiąga niekiedy wysoki stopień dopasowania. Można to zilustrować (patrz GRABDA-KAZUBSKA 1969) na przykładzie cercarii dwóch gatunków przywry z rodzaju *Opisthioglyphe* (Plagiorchiidae), pasożytów żab. Cercarie jednego z nich, *O. rastellus*, po wyjściu ze ślimaka (*Galba palustris*) opadają na dno leżąc w pozycji spoczynkowej. Kiedy kijanki *Rana temporaria* przepływając wprawiają wodę w ruch, cercarie natychmiast stają się aktywne; płyną one w kierunku kijanek trzymających się blisko dna, gdzie zwykle żerują, penetrują przez otwór gębowy i skrzelowy, tworząc cysty na nabłonku jamy gębowej. Po paru dniach cysty odrywają się, kijanka je przełyka i przywra rozwija się dalej. Cercarie drugiego gatunku, *O. ranae*, rozwijają się w błotniarce, *Lymnaea stagnalis*; po wyjściu ze ślimaka płyną pod powierzchnię wody, gdzie oczekują na pojawienie się dorosłej żaby. Drgania wody, które powoduje żaba poruszając podgardlem, są bodźcem uaktywniającym cercarie. Płyną one w tym kierunku, przedostają się do jamy gębowej żaby i przełyku i tam w nabłonku otaczają się cystą. Są potem połykane razem ze złuszczonego nabłonkiem, a w jelicie rozwija się postać dorosła.

Do tej grupy przystosowań można też zaliczyć zjawisko obserwowane u onkosfer niektórych tasiemców. JARECKA (1961) zauważyła, że jeśli różne gatunki mają tych samych żywicieli pośrednich, ich onkosfery mają podobny kształt i wielkość (Ryc. 9). Onkosfery duże i kuliste (np. *Hymenolepis compressa*, *Diploposthe laevis*, *Fimbriarioides intermedia*) zjadane są przez duże litoralne gatunki Copepoda (np. *Acanthocyclops viridis*). Inne onkosfery (np. *Anomotaenia ciliata*, *Hymenolepis furcifera*) są drobne i stają się pokarmem małych gatunków Cladocera. Onkosfery z otoczkami wyciągniętymi na biegunach w długie pojedyncze lub potrójne wyrostki, są pokarmem małżoraczków (np. *Cypridopsis vidua*, *Cyclocypris laevis*). Te wyrostki zatrzymują onkosfery na roślinach wodnych, wśród których małżoraczki żerują. Natomiast duże i ciężkie pakiety onkosfer opadające na dno, stają się pożywieniem żerujących tam Oligochaeta i Amphipoda. Modyfikacje jaj umożliwiają występowanie pasożyta w tym samym miejscu, co żywicieli.



Ryc. 9. Adaptacje morfologiczne niektórych onkosfer tasiemców, ułatwiające kontakt z żywicielem.

1 – *Diorchis nyrocae*, 2 – *Diorchis ransomi*, 3 – *Aploparaksis furcigera*, 4 – *Hymenolepis compressa*, 5 – *Hymenolepis abortiva* (wg JARECKIEJ 1961)

PASOŻYT I ŻYWICIEL WYSTĘPUJĄ W TYM SAMYM CZASIE

Do spotkania żywiciela i pasożyta konieczne jest pojawianie się w tym samym czasie. Szczytową formę synchronizacji osiągnęły nicianie z rodziny Filariidae (z rzędu Spirurida), pasożyty ssaków. Nicianie te żyją w układzie krwionośnym i limfatycznym, w wielu innych tkankach, a także w płucach, jamie płucnej różnych grup kręgowców z wyjątkiem ryb, a także w workach powietrznych ptaków. Dojrzała samica rodzi larwy, tak zwane mikrofilarie, otoczona cienką otoczką, która szybko pęka i larwy dostają się do krwi. Opanowanie nowego żywiciela jest możliwe tylko z pomocą przenosicieli (wektorów), których rolę pełnią owady krwiopijne. W ciągu dnia mikrofilarie przebywają w narządach położonych głębiej, głównie w płucach. Aby umożliwić kontakt z przenosicielem, pojawiają się wieczorem w krwi obwodowej. Zwykle czas pojawiania się jest dopasowany do największej aktywności przenosiciela, odpowiedniego dla danego gatunku mikrofilarii. Kiedy przenosicielami są komary z rodzaju *Culex* lub *Aedes*, jak w przypadku afrykańskiego gatunku *W. bancrofti*, mikrofilarie gromadzą się w naczyniach skórnych wieczorem. W ciągu dnia 99% mikrofilarii znika z krwi obwodowej. Mikrofilarie pacyficznej (poline-

zyjskiej) odmiany *Wucheria bancrofti* gromadzą się w krwi obwodowej w dzień, bo wtedy aktywny jest ich przenosiciel, *Aedes pseudoscutellaris*. Podobnie mikrofilarie *Loa loa* obecne są we krwi w dzień, co się wiąże z aktywnością jej żywiciela, bąka z rodzaju *Chrysops*. Mikrofilarie mogą się też pojawiać w krwi obwodowej w nocy, odpowiednio do występowania ich żywiciela, komara z rodzaju *Aedes*. Obserwowano też dwukrotną koncentrację mikrofilarii we krwi w ciągu doby (rano o godzinie 6 i wieczorem o 18) w przypadku gryzoni zarażonych *Litomosoides carinii*.

Podobnie rytmicznie zachowują się cercarie przywr z rodzaju *Schistosoma*, groźnych pasożytów człowieka (*S. masoni* wywołuje schistosomatozę, zwaną też bilharczożą jelitową), zwierząt kopytnych i gryzoni. Żywicielami tych przywr są ślimaki płucodyszne z rodzaju *Biomphalaria*. Po opuszczeniu ślimaka cercarie żyją około doby i w tym krótkim czasie powinny odszukać i wnikać do żywiciela ostatecznego, którym poza człowiekiem mogą być też gryzoni. Gatunki pasożytujące u człowieka (*S. haematobium*, *S. intercalatum*, *S. mansoni*) wychodzą ze ślimaka w ciągu dnia (między godziną 11 a 15); cercarie gatunków pasożytujących u kopytnych (*S. bovis* i *S. curassoni*) opuszczają ślimaka wcześniej rano; mogą też, jak u *S. margrebowiei* występować dwa szczyty emisji cercarii

— o świcie i o zmroku; w jeszcze innej porze, bo na początki nocy, wychodzą ze ślimaka cerkarie gatunków pasożytujących u gryzoni (*S. rodhaini*). Zróznicowanie czasu emisji cercarii odpowiada porom najlepszego kontaktu przenosicieli z żywicielami.

Rytmiczność obserwuje się też wśród pierwotniaków (Haemosporidia). Wiąże się ona z synchronicznym schizogamiczym podziałem komórek pasożyta. W rodzaju *Plasmodium* wykryto gatunki, które mają cykle 24-godzinne (np. *P. knowlesi*), 48-godzinne (np. *P. cynomolgi*) i 72-godzinne (np. *P. malariae*). Te podziały mogą następować w południe, wcześniej rano lub o północy. Rytmicznej schizogonii bezpłciowych form pasożyta towarzyszy podobny cykl infekcyjności gametocytów.

Inny typ dopasowania w czasie występuje w cyklach rozwojowych, w których tylko przez krótki moment wystąpią warunki do zamknięcia cyklu rozwojowego. Przywra *Heronimus mollis*, przedstawiciel rodziny Heronimidae, żyje w płucach żółwia. W czasie, kiedy żółw jest w stanie snu zimowego jaja zbierają się w macicy przywry, a w nich rozwijają się miracydia, które opuszczają otoczki jajowe. Wczesnym latem przywry wędrują przez tchawicę do jamy gębowej żółwia. Kiedy żółw kontaktuje się z wodą, ciało przywry pęka, miracydia wysypują się do wody, a na-

stępnie penetrują do ślimaka, *Physa integra*. W ślimaku rozwijają się rozgałęzione sporocysty, a w nich cerkarie, które nie wychodzą i nie otaczają się cystą. Żółwie zarażają się zjadając ślimaki. W jamie gębowej żółwia lub w górnych drogach pokarmowych cerkarie wychodzą ze ślimaka i przez tchawicę wędrują do płuc. Inny gatunek przywry, *Acertodextra amiuri* (Cryptogonimidae), żyje w jajniku ryb, zębacza (Ictaluridae). Kiedy pasożyty są jeszcze młode, wchodzą do rozwijających się jaj ryby, gromadzą jaja w macicy i czekają do momentu, kiedy ryba składa ikrę. W wodzie przywry uwalniają się z ikry, ich ciało pęka, jaja wysypują się do wody.

W cyklach rozwojowych wszystkich grup pasożytniczych występować mogą modyfikacje ułatwiające zamknięcie cyklu rozwojowego. Mogą one prowadzić do skracania lub wydłużania cyklu rozwojowego. W pierwszym przypadku wiąże się to z eliminacją niektórych żywicieli, zmniejszeniem liczby stadiów larwalnych lub pokoleń (u przywr), a także ze skróceniem okresu spędzanego poza organizmem żywiciela. Drugi kierunek modyfikacji prowadzi do wydłużenia cyklu, przez zwiększenie liczby żywicieli, oraz w niektórych cyklach również do wykształcenia się dodatkowej postaci larwalnej — mezocercarii.

MODYFIKACJE CYKLU ROZWOJOWEGO

Eliminacja żywicieli może dotyczyć żywicieli pośrednich lub ostatecznych, niekiedy mogą zostać wyeliminowani nawet obaj żywiele (porównaj warianty cyklu rozwojowego przywr diagenetycznych na Ryc. 3). W przypadku przywr jednak eliminacji nie podlega pierwszy żywiciel — mięczak. Eliminacja żywiciela pośredniego widoczna jest w omawianych już cyklach rozwojowych dwóch gatunków przywr, pasożytów żab, *Opisthoglyphe ranae* i *O. rastellus*. Opuszczające ślimaki cerkarie wchodziły do otworów gębowych, w pierwszym przypadku żab, w drugim kijanek żab. W jamie gębowej pod śluzówką przekształcały się w metacercarie, które po złuszczeniu razem z nabłonkiem i połknięciu dostawały się do jelita, gdzie dalej się rozwijały i osiągały dojrzałość płciową. Cykle rozwojowe obu gatunków przywr uległy skróceniu, a żaba, czy kijanka, pełniła

w nich jednocześnie funkcje żywiciela pośredniego i ostatecznego.

Skracanie cyklu może prowadzić przez eliminację żywiciela ostatecznego, a następnie pośredniego do cyklu z jednym żywicielem. Ten kierunek ewolucji można prześledzić na przykładzie trzech gatunków przywr z rodzaju *Paralepoderma* (Plagiiorchiidae). Jeden z nich, *P. cloacicola*, ma normalny cykl rozwojowy z udziałem trzech żywicieli: ślimaka *Planorbis planorbis* (żywiciela cercarii), kijanki i dorosłego płaza (żywiciela metacercarii) oraz węża z rodzaju *Natrix* (żywiciel ostateczny). Metacercarie tego gatunku mają dość dobrze rozwinięte gonady a u starszych osobników można niekiedy obserwować tworzenie się jaj. Jednak rozwój przywry kończy się dopiero w żywicielu ostatecznym, gdzie zaczyna się intensywna produkcja jaj. Drugi gatunek, *P. brumpti*, ma

cykl skrócony do dwóch pierwszych żywicieli — ślimaka *Planorbis planorbis* oraz żaby i płazów dorosłych. Metacerkarie rozwijające się w płazach dojrzewają płciowo i produkują duże ilości jaj zdolnych do rozwoju. Jeśli metacerkarie zostaną połknięte przez węża pozostają w kloace, ale się nie rozwijają. Taki wcześniejszy etap dojrzewania płciowego nazywamy progenezą. Trzeci gatunek, *P. progeneticum*, rozwija się do stadium progenetycznej metacerkarii już w pierwszym żywicielu, ślimaku *Planorbis planorbis*. Cerkarie nie opuszczają ślimaka, otaczają się cystą, dochodzą do dojrzałości płciowej i zaczynają produkować jaja. GRABDA-KAZUBSKA (1975), która badała te cykle rozwojowe uważa, że *P. progeneticum*, nie jest samodzielnym gatunkiem, a tylko modyfikacją w cyklu rozwojowym *P. brumpti*. Inny progenetyczny gatunek, *Metorchis progenetica*, z rodziny Opisthorchiidae, również osiąga dojrzałość płciową już w pierwszym żywicielu, mięczaku, eliminując pozostałych żywicieli. Podobnie jak w przypadku *P. progenetica*, jaja wydostają się do wody dopiero po śmierci ślimaka.

Redukcja stadiów rozwojowych dotyczy liczby pokoleń rozwijających się w ślimaku oraz (rzadziej) mogą być wyłączone niektóre stadia rozwojowe. W cyklu rozwojowym charakterystycznym dla rodzaju *Leucochloridium* (Leucochloridiidae) cały rozwój do stadium metacerkarii odbywa się w ślimaku. Z miracydium rozwija się rozgałęziona sporocysta, od której odchodzą długie nitkowate wyrostki przechodzące w palczaste barwne worki, sięgające w głąb czułków ślimaka. Formujące się w sporocystie zarodki wchodzi w nitkowate przewody i w trakcie przesuwania się przez nie przechodzą cały rozwój i wchodzi do worków jako młodociane metacerkarie. W miarę jak metacerkarie się nagromadzają i wypełniają worek sporocysty, tworzy się na ich powierzchni gruba cysta. Barwny deseń na workach sporocysty i pulsujące ruchy zachęcają ptaki do zjadania worka, który przypomina larwę owada.

Inaczej skrócenie cyklu przebiega w rodzinie Cyclocoelidae. Składane przez przywry jaja mają wewnątrz miracydium, a w nim rozwiniętą młodą redię. W wodzie miracydia opuszczają jaja, w trakcie penetracji do ślimaka redia wydostaje się z miracydium i dociera do gruczołu wątrobowego ślimaka. Rosnie szybko, a w jamie rodnej rozwijają się cerkarie. Wychodzą one z redii przez otwór rodny, ale nie wydostają się do wody tylko otaczają się cystą w tkankach ślimaka. Razem

ze ślimakiem trafiają do swoich żywicieli ostatecznych — ptaków wodnych żywiących się ślimakami.

Skrócenie fazy wolnożyjącej odbywa się kosztem wydłużenia fazy pasożytniczej lub izolacji od wpływów środowiska zewnętrznego, jaką dają cysty adolesekarii przywr, grube skorupki jaj, zawierające larwy w różnym stopniu rozwinięte. Na przykład u nicieni larwy opuszczają otoczki jajowe w różnych fazach rozwoju — u nicieni z rodzaju *Capillaria* larwy L1, u przedstawicieli *Ascaris* zazwyczaj larwy L2. Faza wolnożyjąca może być zastąpiona przez włączenie dodatkowych żywicieli, jak np. przenosicieli (wektorów) — krwio pijnych stawonogów w cyklach rozwojowych nicieni z rodziny Filariidae. Podobnie całkowitą eliminację fazy wolnożyjącej obserwujemy w omawianym już wyżej cyklu rozwojowym nicieni z rodzaju *Trichinella*.

Wydłużenie cyklu rozwojowego wiąże się przede wszystkim z powstaniem pasożytnictwa (i żywicielstwa) paratenicznego oraz (nie zawsze) z powstaniem dodatkowego stadium rozwojowego (porównaj warianty cyklu rozwojowego przywr diagenetycznych na Ryc. 5). Pasożytnictwo parateniczne jest specyficznym przystosowaniem, które pozwala larwie pasożyta, jeśli trafi do nieodpowiedniego żywiciela, opuścić jelito i pozostawać w tkankach tak długo, aż zostanie zjedzona (razem z żywicielem) przez następnego drapieżnika w łańcuchu pokarmowym, aż w końcu trafi do właściwego żywiciela ostatecznego lub pośredniego. W żywicielach paratenicznych pasożyt się nie rozwija lub przechodzi niewielki etap rozwoju. Pasaże mogą się odbywać wielokrotnie, do momentu natrafienia na właściwego (specyficznego) żywiciela. Pasożytnictwo parateniczne występuje u przywr digenetycznych, tasiemców, nicieni, i kolcogłów, ale nie jest szeroko rozprzestrzenione.

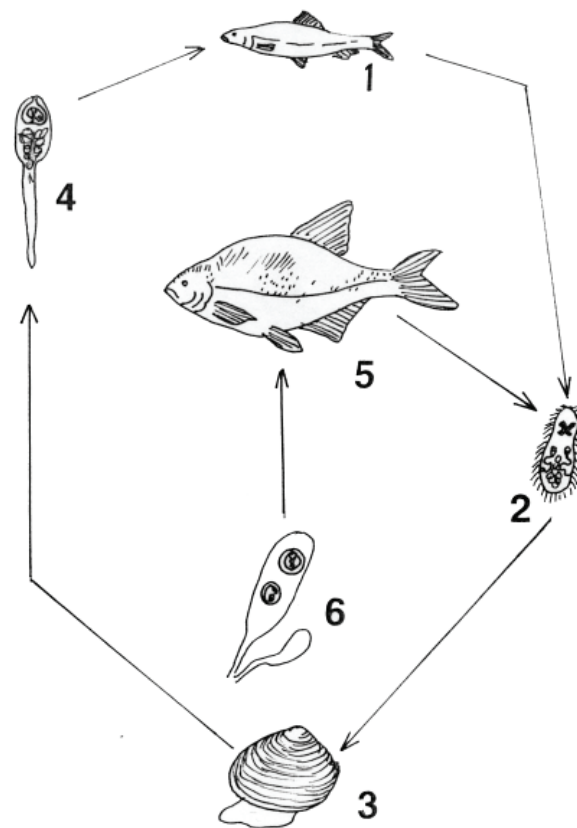
W cyklach morskich kolcogłów, żywiciel parateniczny pomaga w zamknięciu cyklu rozwojowego. W jaju kolcogłowa znajduje się rozwinięta larwa — akantor. Jeśli dostanie się do wody, zostaje zjedzona przez skorupiaki lub owady. W jelicie akantor uwalnia się z otoczki jajowej, przedostaje się do jamy ciała i tam się rozwija przechodząc przez stadium akantelli, do stadium inwazyjnego, cystakanta. W jelicie żywiciela ostatecznego (wszystkie grupy kręgowców) z cystakantów rozwijają się w dojrzałe samce lub samice. Jednak w środowisku morskim kontakt między skorupiakiem a żywicielem ostatecznym

(rybą drapieżną lub ssakiem) jest utrudniony. Cykl może się zamknąć przy pomocy żywicieli paratenicznych. Na przykład, w cyklu *Corynosoma strumosum*, pasożyta fok, pierwszym żywicielem są skorupiaki z rodzaju *Pantoporeia*, w którym pasożyt osiąga inwazyjne stadium cystakanta. Żywicielami paratenicznym dla tego gatunku są ryby, które żywią się skorupiakami a zarazem stanowią pokarm dla fok. W rybach larwy przechodzą do jamy brzusznej i tam zostają otoczone cystą żywicielską. Kiedy ryba zostanie zjedzona przez fokę, w przewodzie pokarmowym rozwijają się samce i samice.

Znacznie rzadziej, i tylko u niektórych przywr, włączeniu żywiciela paratenicznego towarzyszy wykształcenie dodatkowego stadium rozwojowego mezocerkarii. Jej budowa odpowiada stadium między cercarią a metacercarią. Ma większe od cercarii wymiary, bardziej rozwinięty układ wydalniczy z większą liczbą komórek płomykowych, lepiej rozwinięty układ pokarmowy i silniejsze przyssawki, ale zachowane charakterystyczne dla cercarii gruczoły penetracyjne, które ułatwiają przemieszczanie się poza jelito. Taki cykl rozwojowy mają gatunki z rodzaju *Alaria* (Diplostomidae). Cercarie *A. alata*, które rozwinęły się w ślimakach *Planorbis planorbis*, atakują kijanki żab lub żaby i w nich rozwijają się do stadium mezocerkarii. Mezocerkarie mogą następnie poprzez łańcuch pokarmowy przechodzić do szerokiego kręgu żywicieli paratenicznych, wśród których znajdują się płazy, gady, ptaki i różne grupy ssaków. W żadnym z tych żywicieli mezocerkaria się nie rozwija. Dopiero, kiedy mezocerkaria trafi do jelita żywiciela ostatecznego (ssaki drapieżne z rodziny Canidae), może zakończyć rozwój. Jednak zanim osiedli się w jelicie, odbywa skomplikowaną migrację w organizmie żywiciela. Przechodzi przez ścianę jelita do wątroby i przez jamę brzuszną, płuca, drogi oddechowe dochodzi do gardzieli, a po przełknięciu powtórnie trafia do jelita. W trakcie tej wędrówki mezocerkaria stopniowo się rozwija i kiedy dochodzi do gardzieli morfologicznie odpowiada stadium metacerkarii. W jelicie kończy rozwój osiągając dojrzałość płciową. Cykl rozwojowy *A. alata* jest wyjątkiem wśród innych gatunków z rodzaju *Alaria*, ponieważ wydłużeniu cyklu, dzięki pasażom przez żywicieli paratenicznych, towarzyszy eliminacja drugiego żywiciela pośredniego. U innych gatunków metacerkarie rozwijają się w żywicielach pośrednich (gryzoniach).

W cyklach rozwojowych tasiemców żywicieli parateniczni mogą niekiedy tworzyć dodatkowe ogniwo w cyklu rozwojowym. Na przykład *Diphyllbothrium latum* (pasożyt człowieka) ma dwóch żywicieli pośrednich – skorupiaka i rybę żywiącą się skorupiakami. Jeśli ryba zostanie zjedzona przez rybę drapieżną, larwa przeżywa, zachowuje inwazyjność i może zarazić człowieka.

Żywiciel parateniczny pełni jeszcze inne role w cyklach rozwojowych, a mianowicie gromadzi rozproszone w środowisku formy larwalne, ułatwiając zarażenie, oraz umożliwia przechodzenie pasożytów związanych ze środowiskiem wodnym do żywicieli lądowych. Takie zjawisko występuje w cyklach rozwojowych gatunków z rodzaju *Strigea* (Strigeidae), które pasożytują w ptakach drapieżnych żywiących się organizmami lądowymi. Rozwijające się w zbiornikach wodnych



Ryc. 10. Cykl rozwojowy *Phyllodistimum elongatum*.

Miracydium (2) zaraża małża *Pisidium amnicum*; ze sporocyst wykształconych w małżu wychodzą cercarie (4) zjadane przez narybek (1). Wyróżnione ryby (5), żywiące się między innymi małżami, zarażają się jesienią metacercariami, które pozostają otorbione w sporocystach (6).

cerkarie penetrują do kijanek i żab, przechodzą w stadium, która i są przez żywicieli paratenicznych „wynoszona” jest do organizmów lądowych, będących pokarmem ptaków drapieżnych.

Dopasowanie cyklu do wymagań żywieniowych żywiciela związanych z wiekiem. Tu przykładem może być przywra *Phyllodistomum elongatum* (Gorgoderidae) (Ryc. 10). Narybek, który odżywia się planktonem, zjada pływające w wodzie cerkarie. Są one opatrzone dużym ogonem, w którym schowane jest ciało cerkarii; ogon wykonu-

je ruchy imitujące organizmy planktonowe. Duże ryby odżywiają się większymi zwierzętami, wśród których występują też mięczaki. Jesienią cerkarie nie opuszczają żywiciela (małża), pozostają w sporocystach, a ciało cerkarii otacza się cystą. Po zjedzeniu małża, przechodzą z jelita ryby do moczowodów i tam osiągają dojrzałość płciową. Ten ostatni przykład wiąże się z raczej rzadkim zjawiskiem mimikry, występującym u larw przywr i tasiemców. Ułatwia ona zjedzenie larwy dzięki podobieństwu do wolnożyjących organizmów.

MANIPULACJA BEHAVIOREM ŻYWICIELA (FENOTYP ROZSZERZONY)

Najbardziej zadziwiającą adaptacją, która zwiększa prawdopodobieństwo spotkania pasożyta z odpowiednim żywicielem, jest manipulowanie behawiorem żywiciela. DAWKINS (2003) w swojej koncepcji fenotypu rozszerzonego, czyli fenotypu sięgającego poza obszar osobnika będącego nosicielem genów, sformułowanej w 1982 r. (polskie tłumaczenie 2003) wiele miejsca poświęcił pasożytom dla ilustracji tego zjawiska. Uważa je za odpowiednik genetycznej ewolucji konstrukcji wytwarzanych przez zwierzęta, takich jak domki chrzączek czy misterne gniazda ptaków altanników. Zjawisko to opiera się na ekspresji genomu pasożyta w żywicielu i może się odbywać na poziomie molekularnym, przez bezpośrednie produkty genomu pasożyta, jak np. neurotransmittery, hormony, czynniki wzrostu, enzymy (neurotransmittery wydzielane przez pasożyta są rozpoznawane przez żywiciela). Wskazują na to wstępne wyniki doświadczeń, w których zdrowe kielże, po wstrzyknięciu serotoniny, przemieszczały się ze strefy ocienionej do oświetlonej. Można na tej podstawie sądzić, że pasożyt wpływa na obieg serotoniny w żywicielu. Dokładniejsze poznanie mechanizmów oddziaływania na żywiciela wymaga jeszcze wielu szczegółowych badań.

Obecność pasożyta w żywicielu powoduje, że fenotyp żywiciela może ulegać wpływom obcego genomu, co może powodować zmiany morfologiczne, anatomiczne, fizjologiczne oraz zmiany w sposobie życia. Rozszerzony fenotyp daje pasożytom możliwość dwójakiej manipulacji: może zmusić żywiciela dawcę, aby się zbliżył do żywiciela biorcy lub może tak zmodyfikować cechy dawcy (kształt, barwę, zachowanie), że wzbudzi za-

interesowanie i zbliżenie się biorcy; mogą też wystąpić obie manipulacje jednocześnie.

Zbliżenie żywiciela dawcy do żywiciela biorcy obserwować można dość często. Na przykład, ciekawych obserwacji dostarczyły badania cyklu rozwojowego przywry *Gynaecotyle adunca* (Microphallidae), pasożyta morskich mew. Jaja przywry w momencie wydalania razem z odchodami ptaka, mają wewnątrz rozwinięte miracydia. Po dostaniu się do wody wykluwają się i zarażają mięczaki morskie *Ilyanassa obsoleta*, które żyją na głębokości kilku metrów. Cerkarie nie mają ogona i nie są zdolne do pływania. Żywicielami pośrednimi są skorupiaki z rodziny Talitridae i mały krab *Uca puginator* żyjące na plaży, na samej granicy zasięgu fal. Ptaki zarażają się zjadając skorupiaki. W tym cyklu rozwojowym brak wyraźnej możliwości kontaktu między cerkarią a skorupiakiem. I tu wkracza działanie fenotypu rozszerzonego. Rozwijające się cerkarie powodują zmianę rozmieszczenia pionowego mięczaków. Osobniki zarażone wznoszą się w kierunku brzegu, a cerkarie uwalniają się w pobliżu skorupiaków, które w tym czasie przejawiają największą aktywność, i mogą opanować żywiciela biorcę. Co ciekawe, mięczaki wielokrotnie podróżują w kierunku plaży i pozostają wynurzone podczas nocnego odpływu (ale nie podczas dziennego odpływu), co je zabezpiecza przed wyschnięciem. Jeżeli jednak mięczak zarażony jest też innymi gatunkami cerkarii, ogólna tendencja się zachowuje, ale w mniejszym natężeniu.

Czasem nie pobudzenie, a zmniejszenie ruchliwości dawcy stwarza lepsze warunki do uzyskania kontaktu. Tu przykładem może być przywra, *Parasymphylodora markewit-*

schi, której cercarie bezogonowe (*cercariaeum*) rozwijają się w ślimaku, *Bithynia tentaculata*, a drugim żywicielem jest też ślimak *Lymnaea limosa*. Przejście z żywiciela na żywiciela odbywa się przez kontakt obu ślimaków, przy czym cercariae po wyjściu ze ślimaka przechodzą na czułki i tam pozostają. Jeśli w pobliżu przepęłza ślimak natychmiast zmieniają żywiciela. Czułki ślimaka są zwykle bardzo ruchliwe, ale w przypadku obecności na nich oczekujących postaci cercariaeum, stają się niewrażliwe na docierające bodźce. To umożliwia pasożytowi przejście na kolejnego żywiciela.

Ułatwienie zjedzenie zarażonego żywiciela może być skutkiem prostego upośledzenia jakiegoś narządu, może być wywołane bardziej skomplikowanymi zaburzeniami, może też prowadzić do pełnej manipulacji fizjologią organizmu.

Cel, jakim jest spowodowanie zjedzenia żywiciela-dawcy przez żywiciela-biorcę, można osiągnąć przez (i) przemieszczenie się bliżej drapieżnika, (ii) większą podatność żywiciela na schwytanie przez drapieżnika, (iii) większą dostępność żywiciela dla drapieżnika, oraz (iv) łatwiejsze dostrzeganie żywiciela przez drapieżnika.

(i) Przemieszczenia bliżej drapieżnika obserwowano, na przykład u leszczy, *Abramis brama*, zarażonych plerocerkoidami tasiemca *Ligula intestinalis*. Pływają one nie w toni wodnej, a blisko powierzchni zbiornika, stając się łatwiejszym łupem dla ostatecznych żywicieli tasiemca, mew i innych ptaków rybożernych, w tym perkozów. Innym pospolicie znanym przykładem jest przywra, *Dicrocoelium dendriticum*, której cercarie rozwijają się w ślimaku lądowym, metacercarie w mrówkach, a postać ostateczna w owcach (w przewodach żółciowych). Cercarie po opuszczeniu ślimaka znajdują się w małej kropli śluzu (z jamy płaszczowej ślimaka), którą zjadają mrówki. Wewnątrz mrówki jedna cercaria wędruje w stronę mózgu i tam tworzy cystę w zwoju podprzetykowym, inne pozostają w hemocelu. Ta jedna metacercaria całkowicie zmienia zachowanie się mrówki. Wędruje ona na szczyt źdźbła trawy, przyczepia się do niego szczękami, co ułatwia zarażenie owcy skubiącej trawę. Mrówki pozostają na źdźbłach wieczorem i w nocy, rano odczepiają się i wracają do gniazd, a wieczorem znów wracają na szczyt traw. Ciekawe jest też zachowanie się larw komarów z rodzaju *Aedes*, zarażonych metacercariami *Plagiorchis noblei*. Przebywają one dłużej niż

larwy niezarażone pod powierzchnią wody, co ułatwia zjedzenie larw żywicielom ostatecznym – ptakom lub gryzoniom. Jednak ta zmiana zachowania występuje dopiero wtedy, kiedy w larwie komara są, co najmniej trzy metacercarie, jeśli mniej (1-2), larwa komara spędza więcej czasu przy dnie, blisko mięczaków wydających cercarie. Wyraźnie widać, że larwy słabiej zarażone kierują się tam, gdzie jeszcze mogą się zarażić, a silniej zarażone do miejsca, w którym mają szansę znalezienia się w żywicielu ostatecznym.

(ii) Większa podatności na schwytanie przez drapieżnika wiąże się często z osłabieniem zdolności do ucieczki, co ułatwia drapieżnikowi zdobycie ofiary. W cyklu rozwojowym *Cainocreadium labracis* metacercarie incystują w babkach (*Gobius niger*), a przywry dorosłe w rybach drapieżnych *Dicentrarchus labrax*, żywiących się babkami. Metacercarie umiejscawiają się u podstawy mięśni płetw, głównie brzusznych, tworzących rodzaj przyssawki, która pozwala na przyleganie pod kamieniami. Metacercarie ograniczają babkom ruchliwość i utrudniają schowanie się przed drapieżnikiem. Tym samym ułatwiają ich pożarcie.

(iii) Większa dostępność pośredniego żywiciela pasożyta dla drapieżnika ułatwia jego zjedzenie. Takie zjawisko obserwuje się u przywry *Gymnophallus fossarum*, której żywicielem ostatecznym jest ostrygojad. Ptak ten żywi się głównie ostrygami, ale też i sercówkami (*Cardium*). W sercówkach i w małżach z rodzaju *Tapes* rozwijają się metacercarie *G. fossarum*, którymi ostrygojady mogą się zarażać. W cyklu tym występuje jednak dodatkowe ułatwienie polegające na tym, że pasożyt powoduje niedomykanie się skorup, a u *Tapes* zmianę położenia, w obu przypadkach ułatwiające dostęp do zdobyczy. Ciekawe rozwiązanie wykształciło się w cyklu *Paratimonia gobii*. Cercarie rozwijają się w morskich małżach z rodzaju *Abra*, wychodzą do wody i tworzą cysty w innych osobnikach tego samego gatunku. Żywicielami ostatecznymi są babki, niewielkie rybki żyjące u wybrzeży morskich, które nie jadają tych małży. Drogą do zarażenia jest autotomia (oderwanie) fragmentu syfonu, w którym nagromadzone są metacercarie. Syfon porusza się w wodzie przez jakiś czas przypominając organizmy bentosowe. Przyciąga babki, które zjadają kawałek małża razem z pasożytami.

(iv) Łatwiejsze dostrzeganie żywiciela osiągnęte jest przez zmianę barwy (na lepiej widoczną) lub zachowania się. Przykładem

mogą być cykle rozwojowe trzech gatunków kolecogłowów z rodzaju *Acanthocephalus* (PILECKA-RAPACZ 1986). Ich larwy, cystakanty, rozwijają się w skorupiakach, *Asellus aquaticus* (Isopoda) i mogą wpływać na ubarwienie ośliczki, przy czym różne gatunki kolecogłowów mogą powodować inny kierunek zmian. Zarażone skorupiaki mogą zmieniać barwę na ciemniejszą (*A. anguillae*), jaśniejszą lub ciemniejszą (*A. lucii*) albo nie zmieniać barwy (*A. ranae*). Obecność cystakantów powodowała też, że ośliczki przemieszczały się w górną warstwę wody, podczas gdy niezarażone pozostawały przy dnie. Również zmieniało się zachowanie zarażonych ośliczek. Były one bardziej ruchliwe, przemieszczały się do strefy powierzchniowej, a nawet wychodziły na rośliny ponad powierzchnię wody.

Ciekawa jest modyfikacja behawioru żywiciela pośredniego przywry *Microphallus papillorobustus*, pasożyta mew. Z jaj złożonych z kałem mew do wody rozwijają się miracydia, które penetrują do ślimaka *Hydrobia ventrosa*. Cerkarie po wyjściu do wody penetrują do małych skorupiaków z rodzaju *Gammarus* i w nich się incystują. Gammarusy zjadane są przez mewy i tak cykl się za-

myka w płytkich lagunach Morza Śródziemnego. Metacerkarie w kielbach gromadziły się zwykle w głowie, w okolicach zwoju nerwowego. Kiedy ten rejon jest już wypełniony, lokują się też w innych częściach ciała. Obecność metacerkarii w mózgu powoduje zmiany w zachowaniu się kielży. Niezarażone kielże swoim sposobem życia kryją się przed ptakami, przebywając częściej na dnie zbiornika, a każdy najmniejszy sygnał powoduje, że nieruchomieją wśród roślin. Kielże zarażone nie uciekają od światła, przebywają blisko powierzchni wody, a w razie niebezpieczeństwa reagują zwiększoną ruchliwością. W doświadczeniu stwierdzono, że czterokrotnie większą szansę zjedzenia przez ptaka miały kielże zarażone niż niezarażone. Inne doświadczenie dotyczyło ryb *Fundulus parvipennis* zarażonych metacerkariami *Euhaplorchis californiensis*, osiedlającymi się w mózgu, i wolnych od pasożyta, odpowiednio oznakowanych. Po 20 dniach przetrzymywania w sadzach (otwarty dla ptaków rybożernych – czapli, rybitw, perkozów i kormoranów – i zamknięty kontrolny) stwierdzono, że ryby zarażone były 10 do 30 razy bardziej podatne na złowienie ich przez ptaki.

UWAGI KOŃCOWE

Ograniczona objętość artykułu jest przyczyną bardzo skróconego przedstawienia głównych kierunków przystosowań, umożliwiających pasożytom opanowanie jednego lub kolejnych żywicieli, zamknięcie cyklu i osiągnięcie sukcesu rozrodczego, mimo wielu ograniczeń i niefortunnych decyzji. Adaptacje, które omówiłam nie wyczerpują ogromnego bogactwa, jakie oferuje świat pasożytów w zróżnicowanych warunkach panujących w środowisku wodnym i lądowym. W wielu przypadkach obserwujemy współdziałanie różnych adaptacji w przebiegu jednego cyklu rozwojowego, jak choćby wydłużenie cyklu przez włączenie żywicieli paratenicznych, a jednocześnie skrócenie przez eliminację żywiciela pośredniego, jak to było widać u *Ala-*

ria alata. Wiedza na temat różnych przystosowań jest ogromna i zawiera fascynujące przykłady niezwyklej wprost przemysłowości pasożyta, która umożliwia mu opanowanie żywicieli nawet takich, z którymi w środowisku nie zawsze może się spotkać. Chciałabym zachęcić do zapoznania się z dostępnymi dla polskich czytelników opracowaniami takimi, jak Zarys Parazytologii Ogólnej (NIEWIADOMSKA i współaut. 2001), Ekologia i Ewolucja Pasożytnictwa (COMBES 1999) i Zarys Morskiej Parazytologii Rybackiej (GRABDA 1977), w których mogą znaleźć wiele ciekawych danych, pominiętych w tym artykule. Trudniejsze i bardziej specjalistyczne terminy można znaleźć w Słowniku Parazytologicznym pod redakcją ZŁOTORZYCKIEJ (1998).

HOW DO PARASITES FIND THEIR HOSTS?

Summary

In the host-parasite system, finding of the host is the task of a parasite. There are various adaptations in the parasite life cycle leading to satisfactory results. Most important is a huge reproduction

of progeny, since only a low percentage of eggs or larvae can infect the host in, both, active or passive ways of infection. There are the following ways of transmission by parasites: active penetration into

the host which is characteristic of the larvae, transmission by contact, by consumption, and by direct transmission. The necessary condition for the parasite and host to meet is their presence in the same place at the same time. Very often some modification of the life cycle is also needed and it may either shorten or lengthen it. A shortened life cycle may result from elimination of intermediate or final host(s), from reduction of development stages, or by reduction of the free-living stage. On the contrary, a longer life cycle may include supplementary

paratenic hosts and, rarely, an additional developing stage – mesocercaria. Most important and interesting are possibilities to manipulate host behaviour by a parasite (after Dawkins the extended phenotype of parasite). Parasites influence their hosts so as to make feeding by the next host easier. They do this by directing the host directly into the proximity of the next host, and/or by changing the host's colour or behaviour to make them more visible to the next host. All of these modifications have been discussed and illustrated by examples and by figures.

LITERATURA

- COMBES C., 1999. *Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływania*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- CZUBAJ A., NIEWIADOMSKA K., 1996. *Ultrastructure of sensory endings in Diplostomum pseudospathaceum* NIEWIADOMSKA, 1984 cercariae (Digenea, Diplostomidae). Int. J. Parasitol. 26, 1217-1225.
- DAWKINS R. 2003. *Fenotyp rozszerzony. Dalekosieężny gen*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- DRONEN N. O. Jr., 1978. *Host-parasite population dynamics of Haematoleechus coloradensis Cort, 1915 (Digenea, Plagiorchiidae)*. Am. Midd. Nat. 99, 330-349.
- GRABDA J., 1977. *Zarys morskiej parazytologii rybaczkiej*. Wydawnictwo Akademii Rolniczej, Szczecin.
- GRABDA-KAZUBSKA B., 1969. *Studies on abbreviation of the life cycle in Opisthioglyphus ranae Frölich, 1971 and O. rastellus (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchiidae)*. Acta Parasitol. Pol. 16, 249-269.
- GRABDA-KAZUBSKA B., 1975. *Zjawiska skracania się cyklu rozwojowego jako wyraz tendencji ewolucyjnych u przywr z rzędu Plagiorchiata*. Kosmos 24, 565-583.
- HAAS W., 1994. *Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success*. Parasitology 109, S15-S29.
- HAAS W., HABERL B., KALBE M., KÖRNER M., 1995. *Snail-host finding by miracidia and cercariae: chemical host cues*. Parasitol. Today 11, 468-472.
- JARECKA L., 1961. *Morphological adaptations of tapeworm eggs and their importance in the life cycle*. Acta Parasitol. Pol. 9, 409-426.
- KABATA Z., 1981. *Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: problems and perspectives*. Adv. Parasit. 19, 1-71.
- NIEWIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., 2004. *Organizmy pasożytnicze – dlaczego należy monitorować ich występowanie*. Biuletyn Monitoringu Przyrody 1, 43-51.
- NIEWIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., MACHNICKA B., CZUBAJ A., 2001. *Zarys parazytologii ogólnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- PIASECKI W. 1995. *Cykl rozwojowy Caligus elongatus von Nordmann, 1832 (Crustacea, Copepoda, Siphonostomatoida)*. Akademia Rolnicza w Szczecinie, Rozprawy, 165.
- PILECKA-RAPACZ M., 1986. *On the development of acanthocephalans of the genus Acanthocephalus Koelreuter, 1771, with special attention to their influence on intermediate host, Asellus aquaticus L.* Acta Parasitol. Pol. 30, 233-250.
- ZŁOTORZYCKA J. (red), LONC E., MAJEWSKA A.C., OKULEWICZ A., POJMAŃSKA T., WĘDRYCHOWICZ H., 1998. *Słownik Parazytologiczny*. Monografie Parazytologiczne 13, PTP, Warszawa.