

TERESA POJMAŃSKA

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

PASOŻYTNICTWO, PASOŻYTY I ŻYWICIELE

Organizmy pasożytnicze, jak wszystkie inne organizmy wchodzące w skład jakiegokolwiek ekosystemu, stanowią jego integralną część i funkcjonują na tych samych zasadach, co organizmy wolno żyjące. Ich cechą szczególną jest to, że ich właściwym, choć na ogół nie jedynym, środowiskiem jest inny żywy organizm, bez którego nie mogą istnieć. Takie różnogatunkowe związki, „w których jest miejsce na długotrwałe interakcje są”, jak pisał COMBES (1999) w swoim dziele poświęconym ewolucji pasożytnictwa, „nieskończenie liczne w żywej przyrodzie. W rzeczywistości nie istnieje i prawdopodobnie nigdy nie istniał (z wyjątkiem samego momentu narodzin życia) ani jeden organizm, który nie ustanowiłby lub nie podlegał interakcjom z innym

organizmem... Co więcej, te interakcje odegrały podstawową rolę w ewolucji biologicznej i ciągle odgrywają główną rolę w funkcjonowaniu współczesnej biosfery”. Te ściśle związki przedstawicieli dwóch odrębnych gatunków określane są ogólną nazwą „symbioza”. Obecnie wyróżnia się kilka kategorii związków symbiotycznych, w oparciu o różne stopnie jednostronnego lub obustronnego uzależniania się partnerów, aż do sytuacji, kiedy żaden z partnerów nie może żyć bez drugiego. Takimi związkami są: z jednej strony mutualizm, związek w którym obaj partnerzy czerpią korzyści z wspólnego życia, z drugiej — pasożytnictwo — w którym korzyści są raczej jednostronne.

DEFINICJE PASOŻYTNICTWA

Choć człowiek ma od dawien dawna świadomość istnienia pasożytów, można przyjąć, że pierwsze definicje pasożytnictwa, które odegrały zasadniczą rolę w ukształtowaniu się parazytologii jako odrębnej gałęzi nauk biologicznych, pojawiły się dopiero w XIX w. Pierwsza definicja LEUCKARTA, sformułowana w 1852 r., odnosi się tylko do organizmów zwierzęcych wykorzystujących inne zwierzęta i podkreśla tylko jeden aspekt pasożytnictwa: zdobycie pokarmu bez zabijania ofiary: „jeśli zwierzę jest zbyt małe i nieodpowiednio uzbrojone, aby zabić inne zwierzę przeznaczone mu na pokarm, musi zadowolić się splądrowaniem go i życiem kosztem jego krwi, soków lub części”. Tylko kilka lat

później KÜCHENMEISTER (1855) znacznie rozszerza pojęcie pasożytnictwa; traktuje jako pasożyty organizmy roślinne i zwierzęce, potrzebujące innego organizmu roślinnego lub zwierzęcego, w którym lub na którym przebywają stale lub okresowo i od którego stale lub okresowo pobierają pokarm, aby móc się rozwijać i rozmnażać. Ta definicja mówi dużo więcej o uzależnieniu pasożyta od żywiciela, gdyż uwzględnia nie tylko dostarczanie pasożytowi przez żywiciela odpowiedniego pokarmu, ale również siedliska. Pośrednio wskazuje również na straty ponoszone przez żywiciela (na którego koszt żyje pasożyt). Wyraźnie mówi o tym Van Beneden (1869), który, rozróżniając różne formy relacji mię-

dzy dwoma organizmami, stwierdził, że pasożyt musi żyć kosztem swojego żywiciela, natomiast komensal jest tylko towarzyszem przy stole.

W pierwszej połowie XX w. zarysowuje się kilka nowych trendów w podejściu do istoty pasożytnictwa. Nowy kierunek badaniom parazytologicznym nadało rozwinięcie koncepcji, wypowiedzianej jeszcze pod koniec XIX w. przez BRAUNA (1891), że pasożytnictwo jest przede wszystkim pojęciem ekologicznym. Wyniki szeroko rozwijanych, głównie przez badaczy rosyjskich (Beklemiszew, Dogiel, Moshkovskij, Pawlowskij, Skrjabina), ekologicznych badań związków między pasożytami a ich żywicielami zostały najpełniej wykorzystane w definicji pasożytnictwa sformułowanej przez DOGIELA (1947), określającej pasożyty jako organizmy wykorzystujące inne żywe organizmy jako źródło pokarmu i środowisko życia i przenoszące częściowo lub całkowicie na swoich żywicielach obowiązek regulacji stosunków z otaczającym środowiskiem zewnętrznym. Definicja ta obciąża jeszcze bardziej żywiciela kosztami utrzymywania pasożyta, i pasożyty zostają uznane przede wszystkim za istoty szkodliwe i niepożądane. Takie podejście znalazło swój wyraz w hasle szeroko lansowanym przez Skrjabina „parazit vseгда вредит” (które głosił także w trakcie swoich pobytów w Polsce w latach 50. ubiegłego stulecia), a co za tym idzie, wszystkie pasożyty należy bezwarunkowo zwalczać.

W miarę postępu wiedzy w różnych dziedzinach biologii i medycyny (ekologii, ewolucjonizmu, fizjologii, immunologii, patologii) i gromadzenia danych na temat różnych aspektów pasożytnictwa pojawiała się potrzeba pogłębiania definicji i precyzowania pojęcia pasożytnictwa. Przede wszystkim stało się jasne, że wśród wielu różnych typów dość ścisłych związków między organizmami reprezentującymi odrębne gatunki, opartych głównie na związkach ekologicznych, w przypadku pasożytnictwa w grę wchodzi także ścisłe związki fizjologiczne, sprawiające, że pasożyt nie może istnieć bez żywiciela, choć nie zawsze jest on niezbędny w trakcie całego cyklu ontogenetycznego. Od tego momentu w definicjach pasożytnictwa będą się pojawiać oba aspekty: szeroko rozumianych związków ekologicznych i fizjologicznych, dotyczących obu partnerów. Obiektem badań stają się nie tylko pasożyty, ale również reakcje żywiciela na obecność pasożyta. Pojawia

się pojęcie „układu pasożyt-żywiciel” (BAER 1952), w którym zwrócono także uwagę na aspekt historyczny kształtowania się pasożytnictwa: ewolucyjne uwarunkowania powstania układu, w którym nieustająco zachodzą procesy utrzymujące stan względnej równowagi między partnerami.

I tak, MICHAJŁOW (1960) już dość wcześnie definiuje pasożytnictwo jako stały lub czasowy, ewolucyjnie zmienny stosunek między dwoma organizmami, charakteryzujący się obustronnym oddziaływaniem, w którym jeden (żywiciel) stanowi dla drugiego (pasożyta) jedyne lub częściowe źródło pożywienia oraz bezpośrednie środowisko przebywania (środowisko I rzędu), poprzez które częściowo lub całkowicie zachodzi związek drugiego organizmu ze środowiskiem zewnętrznym (środowisko II rzędu). Drugi organizm (pasożyt) w mniejszym lub większym stopniu odkształca normalny przebieg procesów życiowych pierwszego, nie doprowadzając jednak z reguły do jego zagłady.

ROGERS (1961) i SPRENT (1963) podkreślają wzajemne fizjologiczne, a szczególnie immunologiczne oddziaływania obu partnerów. Poprzez ścisły makromolekularny kontakt żywiciel jest w stanie rozpoznać pasożyta i zwalczać go, a pasożyt może bronić się przed niesprzyjającymi warunkami, jakie stwarza mu żywiciel. LINCICOME (1971) określa pasożytnictwo jako metaboliczno-ekologiczny związek dwóch organizmów, mający podłoże biochemiczne. SMYTH (1976) próbował nawet wyrazić procentowo uzależnienie metaboliczne różnych zwierząt pozostających w bliskich związkach (nie tylko pasożytniczych): od 0% między zwierzętami wolno żyjącymi do 100% między pasożytem rozwijającym się i rozmnażającym w żywicielu.

Takie podejście do zagadnienia pasożytnictwa przedstawia również EICHLER (1970). Według niego pasożytnictwo to specjalny przypadek zasiedlenia niszy ekologicznej, w którym zwierzę będące pasożytem poprzez cybernetyczne sprzężenie zwrotne nabywa coraz bardziej wyspecjalizowane przystosowanie do tej niszy (żywego organizmu), zawężając swoje związki z żywicielem (wyrażające się zawężaniem specyficzności względem żywiciela), a żywiciel rozwija specyficzne środki utrzymywania równowagi w stosunku do wchodzących w grę pasożytów. Wynikiem tych wzajemnych przystosowań jest obserwowane w przyrodzie zjawisko równoległej ewolucji pasożytów i żywicieli.

Według CROFTONA (1971) pasożytnictwo charakteryzuje się następującymi ekologiczno-fizjologicznymi zależnościami:

- pasożyt jest fizjologicznie uzależniony od żywiciela;

- pasożyt ma wyższy potencjał rozrodczy niż żywiciel, ale charakteryzuje się również większą śmiertelnością;

- proces zarażania żywicieli prowadzi do rozprzestrzenienia pasożytów w populacji żywiciela, ale powoduje również śmierć pasożytów;

- silne zarażenie powoduje śmierć żywiciela, co prowadzi również do śmierci pasożytów, przy czym ginie więcej pasożytów niż żywicieli.

Następuje więc wzajemna regulacja liczebności populacji: pasożytów przez żywicieli i żywicieli przez pasożyty; regulacja ta jest podstawowym czynnikiem utrzymywania dynamicznej równowagi między partnerami związku i zapewnia ich przetrwanie. Opierając się na tych cechach Crofton stwierdza, że pasożytnictwo od komensalizmu różni zdolność zabicia żywiciela, a od drapieżnictwa fakt, że potencjał rozrodczy drapieżnika jest niższy niż jego ofiary (odwrotnie niż w pasożytnictwie).

Crofton wyraźnie podkreśla inną, niż szkodliwość dla żywiciela, rolę pasożytów w przyrodzie – ich udział w utrzymywaniu równowagi w biocenozie. Przenosi on także zjawisko pasożytnictwa z poziomu osobniczego na poziom biologii populacyjnej tak pasożyta, jak i żywiciela. Był to ogromny krok naprzód w rozwoju parazytologii.

Podsumowując wcześniejsze poglądy na istotę pasożytnictwa i opierając się na nowych zdobyczach wiedzy ODENING (1974) definiuje pasożytnictwo jako układ autekologiczno-fizjologiczny wyrażający się w zależności przestrzenno-fizyczno-czasowej i pokarmowej pasożyta od żywiciela i następująco określa różne aspekty związku pasożyt-żywiciel:

- mieszkanie: współżycie i wzajemne oddziaływanie, regulacja stosunków pasożyta ze środowiskiem zewnętrznym poprzez żywiciela, uzależnienie ekologiczne przez fakt posiadania żywiciela;

- pożywienie: zależności fizjologiczne;

- równowaga: niezabijanie żywiciela; aspekty antagonistyczne, immunologiczne i cybernetyczne;

- antagonizm/anybioza: aspekt szkody wyrządzanej żywicielowi; stan wojny między

pasożytem a żywicielem; aspekt immunologiczny;

- przystosowawczość: aspekt ewolucyjny i cybernetyczny.

Burzliwy rozwój genetyki w drugiej połowie XX w. znalazł swoje odbicie również w koncepcjach dotyczących pasożytnictwa. COMBES (1999) przedstawia rolę wzajemnych długotrwałych interakcji między organizmami pozostającymi w związku jako wzajemne oddziaływanie dwóch genomów, przynoszące korzyść jednemu lub obu partnerom i uzależniające ich od siebie w różnym stopniu. Pasożytnictwo występuje wtedy, kiedy korzyści czerpie głównie jeden z partnerów i kiedy ten partner nie może przeżyć bez „pomocy” drugiego partnera. Omawiając warunki, jakie sprzyjały powstawaniu pasożytnictwa, kładzie nacisk na dwa czynniki – zależności koszt-zysk oraz dobór naturalny – i przyjmuje za pewnik że:

- istoty wolno żyjące, które stały się pasożytami znalazły w zaakceptowaniu nowego trybu życia więcej korzyści niż strat;

- istoty wolno żyjące, które stały się żywicielami, albo nie potrafiły pozbyć się pasożytów kosztem mniejszym niż koszt ich tolerowania, albo również znalazły w tym związku korzyści.

Wynikiem doboru naturalnego i przekazywania potomstwu cech „najlepiej przystosowanych” do wspólnego życia, było zdaniem Combes’a wytworzenie tak ścisłych związków, że określony układ pasożyt-żywiciel można rozpatrywać jako jeden „superorganizm”, z jednym „supergenomem”, w którym procesy życiowe są regulowane przez genomy obu partnerów. Combes wymienia cztery główne konsekwencje „współpracy” obu genomów:

- 1) geny wniesione przez pasożyta mogą modyfikować ekspresję genomu żywiciela wyrażającą się w zmianach jego fenotypu (patrz: teoria DAWKINSA 1982 o rozszerzonym fenotypie), z reguły zmieniają też fizjologię żywiciela;

- 2) geny wniesione przez pasożyta mogą spowodować, że niektóre geny w „supergenomie” zostają zdublowane. W takiej sytuacji na ogół jeden z partnerów (najczęściej pasożyt) traci zdolność ekspresji swoich genów, przelicując ich funkcję na genom żywiciela. Pozwala to pasożytom wykorzystać „zaoszczędzoną” energię na inne cele (np. na rozród). Konsekwencją takiej utraty genów przez pasożyty jest ich ściśle uzależnienie się od żywiciela;

3) niekiedy geny wniesione przez pasożyta mogą okazać się korzystne również dla żywiciela. Jeśli jest to gen nowy, kodujący nową funkcję (np. nową możliwość syntezy organicznej lub nową ścieżkę metaboliczną) może u żywiciela nastąpić „skok ewolucyjny”. Takim skokiem, jak wskazuje na to szeroko obecnie akceptowana teoria MARGULIS (1981, 2000) o pochodzeniu mitochondriów i chloroplastów, było pojawienie się pierwszych Eukariota, powstałych z połączenia się beztlenowej komórki bakteryjnej z bakterią tlenową;

4) długotrwały związek między dwoma organizmami o różnych genomach może sprzyjać wymianie genów między tymi organizmami. Taka wymiana (która może się dokonywać za pomocą elementów ruchomych DNA, plazmidów, wirusów lub innych dotychczas nieznanych mechanizmów) może odgrywać ważną rolę w różnych procesach ewolucyjnych, w tym, być może, w wypracowaniu przez pasożyty mechanizmów pozwalającym im unikać obrony immunologicznej żywiciela.

PASOŻYTY I ICH ŻYWICIELE

W omówionych wyżej definicjach pasożytnictwa mieści się również definicja pasożyta. Mówiąc najogólniej, pasożytem jest organizm, który, przynajmniej w określonej fazie rozwoju osobniczego, jest metabolicznie uzależniony od żywiciela. Pasożyty spotyka się zarówno wśród Prokaryota (wszystkie wirusy i wiele bakterii), jak i Eukaryota (niektóre grzyby, nieliczne rośliny i wiele zwierząt, a także organizmy cudzożywne z grupy pierwotniaków, do niedawna uważane za zwierzęta). Pasożytniczy tryb życia przypisuje się także niektórym elementom wewnątrzkomórkowym, na przykład plazmidom, wiroidom, pseudochromosomom (patrz COMBES 1999), a nawet niektórym sekwencjom DNA: elementom ruchomym, powtarzającym się sekwencjom czy pseudogenom (patrz BIÉMONT i BROOKFIELD 1996). Nie jest pasożytem (choć może się stać) organizm, który przypadkowo dostał się do innego organizmu i jakiś czas tam przeżywa (w trakcie badań faunistycznych, zdarza się napotkać pasożyty w „nietypowych” dla nich żywicielach).

Choć zarówno pasożyty, jak i ich żywieleli można znaleźć we wszystkich królestwach żywej przyrody, w dalszych rozważaniach zostaną pominięte pasożyty roślin i rośliny pasożytnicze. Pasożyty można spotkać zarówno na zewnątrz, jak i wewnątrz organizmu żywicielskiego. Stąd wywodzi się podział pasożytów na dwie podstawowe kategorie.

Za **pasożyty zewnętrzne** uważa się organizmy, które, choć związane z żywicielem, nie tracą kontaktu ze środowiskiem zewnętrznym, a więc żyjące na powierzchni ciała żywiciela, w jamach skrzelowych, w jamie gębowej, w pęcherzu moczowym. Odżywiają się one złuszczaającym się naskórkiem, błoną

śluzową, śluzem, bakteriami i innymi mikroorganizmami, znajdującymi się w miejscach ich przebywania, ale także krwią żywiciela. Tradycyjnie za pasożyty zewnętrzne uważano, między innymi, komary, kleszcze i pijawki, które nawiedzają żywiciela wielokrotnie, ale na krótko, wyłącznie w celu pobrania pokarmu. Obecnie niektórzy badacze (np. ODENING 1974, COMBES 1999, MEEÛS i RENAUD 2002) wyrażają pogląd, że nie są to pasożyty, gdyż nie tworzą z żywicielami związków na tyle długotrwałych, żeby mogły powstać między nimi trwałe zależności. Combes uważa, że takie czasowe związki są bliższe drapieżnictwu, niż prawdziwemu pasożytnictwu.

Za **pasożyty wewnętrzne** uważa się organizmy zasiedlające światła i ścianki narządów wewnętrznych i narządy mięsiste (**pasożyty tkankowe**), a także penetrujące do wnętrza komórek (**pasożyty wewnątrzkomórkowe**). Głównym kryterium jest tu brak bezpośredniego kontaktu pasożyta ze środowiskiem zewnętrznym. Z tego względu niektórzy badacze (np. COMBES 1999) wyróżniają dodatkową kategorię — **mezopasożytów** — dla organizmów żyjących w świetle narządów komunikujących się ze środowiskiem zewnętrznym, a tradycyjnie uważanych za pasożyty wewnętrzne (np. żyjące w przewodzie pokarmowym) lub zewnętrzne (Monogenea żyjące w pęcherzu moczowym). Rozróżnianie tej kategorii nie przyjęło się szeroko wśród parazytologów.

Do powstania obu typów pasożytnictwa prowadziły podobne drogi: poszukiwanie pokarmu, schronienia i/lub środka transportu. Uważa się, że na przykład początkowo luźny związek typu mikrodrapieżnictwa mógł zacieśniać się poprzez pasożytnictwo czasowe

do właściwego pasożytnictwa zewnętrznego, a niekiedy nawet wewnętrznego, jeśli pasożyt wnikał głębiej w okrywy ciała żywiciela, skąd mógł przenikać do układu krwionośnego. Jednak za główną drogę pojawienia się pasożytnictwa wewnętrznego uważa się opanowywanie żywiciela *per os*. Pierwotnym siedliskiem byłoby w tym przypadku światło przewodu pokarmowego, skąd pasożyty mogłyby przenikać do innych narządów.

Odrębną kategorię stanowią **parazytoidy**. Są to organizmy, głównie pasożytnicze owady z rzędu Hymenoptera i Diptera oraz nicienie Mermithoidea, które składają jaja na powierzchni lub do wnętrza organizmu żywicielskiego (głównie innych owadów), a rozwijające się larwy „wyjadają od środka” swojego żywiciela, zachowując jego żywotność aż do zakończenia swojego rozwoju. Parazytoidy są obecnie wykorzystywane na skalę przemysłową do biologicznego zwalczania szkodników roślin.

Można jeszcze wspomnieć o **hiperpasożytach**, organizmach wykorzystujących inne pasożyty jako swoich żywicieli. Mogą to być pasożyty zewnętrzne lub wewnętrzne. Zjawisko hiperpasożytnictwa jest dość rozpowszechnione w przyrodzie.

Choć pasożyty rekrutują się z wszystkich wyróżnianych przez MARGULIS (2000) pięciu królestw, nie we wszystkich grupach systematycznych są jednakowo licznie reprezentowane. Są grupy zawierające wyłącznie gatunki pasożytnicze, są i takie, gdzie pasożytów nie ma prawie wcale. Do niedawna przyjmowano, że od 50 % do 70% znanych dotychczas gatunków to pasożyty, zakładając, że każdy gatunek żywiciela ma przynajmniej jednego, specyficznego dla siebie pasożyta. Znacznie niższy odsetek gatunków pasożytniczych podają MEEÛS i RENAUD (2002), w przeglądowym artykule na temat nowej filogenetyki Eukaryota. Według danych, zebranych przez nich z różnych źródeł, odsetek pasożytów wśród żywych organizmów nie przekracza 30% znanych gatunków. Ta duża różnica w wartościach szacunkowych może z jednej strony wynikać z „innego sposobu liczenia” pasożytów (dawniej brano pod uwagę głównie organizmy zwierzęce, pomijając bakterie i grzyby, podczas gdy szacunki przedstawione przez wymienionych autorów obejmują wszystkie organizmy eukaryotyczne, a więc także rośliny, grzyby i bakterie, wśród których przeważają organizmy wolno żyjące). Z drugiej strony, co mocno podkreślają MeeÛs i Renaud, liczba gatunków pasożytni-

czych, które są niewątpliwie trudniejsze do wykrycia, w stosunku do gatunków wolno żyjących, może być znacznie niedoszacowana. Dotyczy to przede wszystkim Nematozoa i Arthropoda; choć już dziś wiadomo, że pasożyty w tych dwóch grupach stanowią prawie 90% (a pamiętajmy, że wymienieni autorzy nie traktują jako pasożyty organizmów, które tylko „odwiedzają” żywicieli w celu pobrania pokarmu), to zdaniem tych autorów, wiele gatunków wciąż czeka na odkrycie. Pasożyty niektórych grup zwierząt są niemal zupełnie nieznane i wnikliwsze badania mogą przynieść wiele niespodzianek. Wymienieni autorzy podają przykład niedawno odkrytego przez FUNCHA i KRISTENSENA (1995) u homara norweskiego nowego pasożyta, dla którego trzeba było stworzyć nowy typ Cyclophora; biorąc pod uwagę wąską specyficzność żywicielską tego pasożyta (związek z jednym tylko gatunkiem żywiciela) można się spodziewać innych pokrewnych gatunków u innych, bardzo licznych Malacostraca. Podobnie jest z innymi grupami wykazującymi wąską specyficzność. Na przykład, dawno poznana grupa gregaryn (pierwotniaki) liczy obecnie około 2000 gatunków o wąskiej specyficzności żywicielskiej, podczas gdy liczba stawonogów, które mogą być ich potencjalnymi żywicielami, przekracza jeden milion. Podobnie jest w przypadku przywr monogenetycznych: znanych jest około 5000 gatunków, podczas gdy ich potencjalnych żywicieli – ryb i płazów – jest około 20000, a w wielu przypadkach u jednego gatunku ryby może występować więcej niż jeden gatunek tych pasożytów. Na przykład w Polsce, gdzie pasożyty ryb są dość dobrze poznane, u 90 zbadanych gatunków ryb (na 102 zarejestrowane) stwierdzono 125 gatunków Monogenea.

Odsetki gatunków pasożytniczych w różnych grupach systematycznych Eukaryota nie rozkładają się równomiernie. MEEÛS i RENAUD (2002) odeszli od tradycyjnej systematyki i operują kładami, skupiającymi taksony różnych szczebli, czasami odmiennie niż w tradycyjnych, raczej szeroko akceptowanych systemach Protozoa i Metazoa. Na najwyższym poziomie kładów – Bilateria (obejmującym większość bezkręgowców i wszystkie kręgowce) i „inne niż Bilateria” (pierwotniaki, brunatnice, grzyby, gąbki, parzydełkowce, żebroplawy, płaskowce, rośliny) – zaznaczają się podstawowe różnice: w kładzie Bilateria gatunki pasożytnicze stanowią około 36% (477780 na 1329217 gatunków), podczas

gdy w grupie kładów „innych niż Bilateria” – tylko około 8% (36886 na 468214). W każdej z tych dwóch podstawowych grup znajdują się kłady niższego rzędu zarówno nie zawierające organizmów pasożytniczych, jak i wyłącznie pasożytnicze. W kładzie Bilateria, który obejmuje dwa kłady niższego szczebla, 99,95% wszystkich gatunków pasożytniczych skupia się w grupie Prostomia (większość bezkręgowców), podczas gdy w grupie Deuterostomia (Echinodermata, Hemichordata i Chordata) prawie nie ma pasożytów. Wśród Prostomia gatunki pasożytnicze stanowią 34% (440671 na 1270871), wśród Deuterostomia jest ich tylko 0,4% (233 na 58346). W kładach niższych szczebli z grupy „innych niż Bilateria” gatunki pasożytnicze znajdują się głównie wśród Alveolata (zaliczanych w „bardziej tradycyjnej” systematyce do Protozoa – pierwotniaków zwierzęcopodobnych) – około 40% (6907 na 17035 gatunków), około 10% (1202 na 11200) wśród parzydełkowców – Cnidaria, (włączonych do kładu Choanozoa), znacznie mniej – około 4% (1266 na 30453) wśród Chromista (gdzie obok organizmów tradycyjnie uważanych za rośliny, jak brunatnice, znalazła się także wyłącznie pasożytnicza grupa „dawnych” pierwotniaków – Opalina) i ponad 20% (20531 na 87700) wśród grzybów – Myceta (do których autorzy zaliczają także Microsporidia, uważane dawniej za pierwotniaki). Wśród „zielonych alg” i roślin (kład I Rzędu: Viridiplanta) pasożyty stanowią nieco ponad 1%: 4047 na 283915 gatunków (wszystkie dane liczbowe z artykułu MEEÛSA i RENAUDA 2002).

Ponieważ w tej i kilku innych próbach skonstruowania nowych systemów, które odzwierciedlałyby filogenetyczne powiązania między kładami, kilka grup zawierających pasożyty nie zostało uwzględnionych w opracowanych przez de MEEÛSA i RENAUDA (2002) dendrogramach, dla szczegółowszego przedstawienia występowania gatunków pasożytniczych w królestwie Protozoa i Metazoa celowy wydaje się powrót do bardziej tradycyjnego systemu zwierząt (BARNES i współaut. 1993, JURA 1999 w odniesieniu do Metazoa; HAUSMANN i HÛLSMAN 1996 z modyfikacjami KAZUBSKIEGO 2000 w odniesieniu do Protozoa). Dane co do liczby gatunków opisanych w poszczególnych grupach pochodzą głównie z prac: BARNESA i współaut. (1993), MAYA (1988), TOFT (1991), a także MEEÛSA i RENAUDA (2002), jeśli znacznie odbiegają od danych wymienionych wyżej autorów.

Występowanie pasożytniczych pierwotniaków w królestwie Protista zostało wcześniej szeroko omówione w KOSMOSIE (KAZUBSKI 2000). W celu przypomnienia: pierwotniaki (Protozoa) obejmują około 50 tysięcy gatunków, zebranych w 22 typy: 9 zawierających wyłącznie pierwotniaki wolno żyjące, 10 – w których obok gatunków wolno żyjących występują gatunki pasożytnicze, 4 – wyłącznie pasożytnicze i 1 – **Axostylata** – obejmujący gatunki żyjące w związkach z innym zwierzętami, jako pasożyty lub komensale. Komensalami w tym typie są przedstawiciele gromady **Oxymonadea** żyjące w przewodzie pokarmowym owadów, które żywią się drewnem i pomagające w trawieniu celulozy (modelowy przykład obustronnych korzyści w związku dwóch partnerów reprezentujących różne gatunki). Przedstawiciele gromady **Parabasalea** (dawniej nazywane wiciowcami) pasożytują u bezkręgowców (owadów i mięczaków) i kręgowców, w tym u zwierząt użytkowych i u człowieka. Niektóre są silnie chorobotwórcze (patogeniczne), na przykład szeroko rozprzestrzeniony *Trichomonas vaginalis* wywołujący schorzenia układu moczopłciowego u ludzi.

Typy Apicomplexa, Haplospora, Opalinata i Myxozoa zawierają wyłącznie pasożytnicze gatunki (w nawiasach: przybliżona liczba gatunków w danym taksonie).

Apicomplexa – czyli sporowce właściwe (5000) stanowią dość zróżnicowaną grupę, obejmującą pasożyty wewnętrzne (w tym wewnątrzkomórkowe), żyjące w bezkręgowcach i kręgowcach (również u człowieka), o prostym lub złożonym cyklu rozwojowym (cykl prosty – z jedną postacią rozwojową i jednym żywicielem; złożony – z kilkoma różnymi postaciami rozwojowymi w pełnym cyklu, niekiedy z przemianą pokoleń: płciowego i kilku bezpłciowych, oraz ze zmianą żywiciela). Wszystkie gregaryny (**Gregarina**), pasożyty o prostym cyklu rozwojowym żyją w przewodzie pokarmowym głównie bezkręgowców (rzadko strunowców). Wśród kokcydiów (inaczej ziarniaków – **Coccidea**), które są pasożytami bezkręgowców i kręgowców (w tym człowieka), są gatunki o cyklu rozwojowym prostym i o cyklu złożonym; zamieszkujące przewód pokarmowy lub żyjące wewnątrz komórek żywiciela. Niektóre gatunki są silnie patogeniczne, szczególnie dla organizmów o obniżonej odporności, jak na przykład pasożyty z rodzaju *Cryptosporidium* dla ludzi chorych na AIDS.

Wszystkie **Haematozoa** są pasożytami wewnątrzkomórkowymi: u kręgowców (u których rozmnażają się bezpłciowo) żyją w elementach komórkowych krwi i w komórkach układu siateczkowo-śródbłonkowego naczyń krwionośnych, u bezkręgowców (u których zachodzi rozmnażanie płciowe) – w przewodzie pokarmowym i gruczołach ślinowych. Bezkręgowce określane są zwykle jako przenosiciele (wektory), gdyż przenoszą do kręgowców „zarazki” niekiedy groźnych chorób. Wiele gatunków jest silnie patogenicznych dla zwierząt i dla człowieka, na przykład wszystkie gatunki *Plasmodium*, wywołujące malarię.

Haplospora są związane z bezkręgowcami wodnymi. Jest to grupa bardzo nieliczna i słabo poznana. Przedstawiciele tego typu spotykano przede wszystkim u mięczaków, ale także u skorupiaków, pierścienic, szkarłupni, a także płazińców.

Opalinata są nieliczną (400) grupą pasożytów, zaliczanych wcześniej do orzęsków a obecnie wydzielanych w odrębny typ, żyjących w przewodzie pokarmowym płazów i (rzadziej) ryb.

Myxozoa (1200) żyją w tkankach, komórkach lub świetle różnych narządów zwierząt wodnych. Wszystkie mają złożony cykl rozwojowy, w którym wytwarzają tak różne formy rozwojowe, że dla pasożytów znajdujących u bezkręgowców (pierścienic), utworzono początkowo odrębną gromadę. Dopiero przebadanie pełnych cykli rozwojowych kilku gatunków pozwoliło stwierdzić, że jest to jedna z postaci występujących w ontogenezie tych pasożytów. Nie jest to jedyne, nowe podejście do tej grupy. Obecnie kwestionuje się pozycję systematyczną Myxozoa w królestwie organizmów jednokomórkowych. Wytwarzanie w żywicielu ostatecznym wielokomórkowych struktur – sporoblastów – skłania coraz większą liczbę zoologów do umieszczania ich w podkrólestwie Metazoa. Myxozoa mogą wywoływać poważne choroby ryb, szczególnie groźne dla narybku.

Spośród typów, w których występują (a czasami przeważają) pasożyty warto wspomnieć o Kinetoplastida, Ciliophora, Amoebozoa i Retortomonada. We wszystkich tych grupach obok pasożytów występują organizmy wolno żyjące i komensale.

Ponad 90% (z około 600 gatunków) **Kinetoplastida** to pasożyty bezkręgowców, kręgowców, a nawet roślin. Są wśród nich gatunki silnie patogeniczne, także dla człowieka, jak na przykład świdrowce *Trypano-*

soma gambiensae i *T. rhodesiensae* wywołujące śpiączkę, *T. cruzi* wywołująca chorobę Chagasa, *Leishmania donovani* i *L. tropica* – patogeny dwóch różnych postaci leishmaniozy, *Bodo urinarius* – pasożyt układu moczopłciowego.

Również wśród **Retortomonada** przeważają pasożyty i komensale, żyjące w przewodzie pokarmowym bezkręgowców i kręgowców. Są między nimi znane pasożyty człowieka: *Giardia intestinalis* i *Enterobius hominis*. Niektóre gatunki, uważane za komensale odżywiające się bakteriami, mogą niekiedy wywoływać u człowieka biegunki.

W typie **Ciliophora** – orzęsków (8000) jest tylko około 20 % gatunków pasożytniczych, ale rozproszonych w niemal wszystkich gromadach. Pasożytują zarówno w środowisku wodnym, jak i lądowym, w najróżniejszych bezkręgowcach i kręgowcach. Jest wśród nich wiele pasożytów ryb, jest także pospolity pasożyt człowieka – *Balantidium coli*. Związki z różnymi żywicielami są często niejasne, na pograniczu pasożytnictwa i komensalizmu.

Najliczniejszy wśród pierwotniaków typ **Amoebozoa** – pełzakowce (15000), zawiera głównie organizmy wolno żyjące. Pasożyty występują tylko w jednej gromadzie tego rzędu, tworząc zwartą grupę szczepła rzędu (Gymnoamoebia). Można je spotkać u niemal wszystkich zwierząt i we wszystkich środowiskach, a nawet u innych pierwotniaków. Niektóre gatunki są silnie patogeniczne, jak na przykład pełzak czerwony – *Entamoeba histolytica*.

W typie **Euglenozoa** – wiciowców, gatunki pasożytnicze, choć nieliczne, występują w kilku rzędach. Są to głównie pasożyty owadów wodnych i skorupiaków: niektóre gatunki są hiperpasożytami u skorupiaków pasożytujących na rybach.

W typie **Dinoflagellata** – bruzdnic (4000) pasożyty stanowią tylko około 2 %. Są to głównie pasożyty morskich bezkręgowców (jamochłonów, mięczaków, wieloszczetów, osłonic), pojedyncze gatunki notowano u innych pierwotniaków i u ryb.

Trzeba na koniec wspomnieć o mikrosporydiach – **Microspora** (800), tworzących wyłącznie pasożytniczą grupę, uważaną do niedawna za jeden z typów Protozoa. Drobiazgowo badania, w tym biochemiczne, pozwoliły wykryć u nich cechy, wskazujące na ścisłe pokrewieństwo z grzybami, i jako grzyby są obecnie traktowane przez większość badaczy. Między innymi w kładzie Myceta umiesz-

czają je MEEÛS i RENAUD (2002). Więcej informacji na ten temat można znaleźć w przeglądowym artykule OW CZARENKI i WITY (2002).

Ogólnie pasożyty stanowią wśród pierwotniaków (nie licząc *Microspora*) ponad 40% gatunków.

Wśród **Metazoa** gatunki pasożytnicze rekrutują się głównie spośród bezkręgowców, jednak, podobnie jak w przypadku pierwotniaków, ich liczba w różnych grupach systematycznych jest bardzo zróżnicowana. Spośród 33 typów bezkręgowców [nie wliczam tu typu Chordata, choć w systemie przedstawionym przez JURĘ (1999), zawiera on dwa podtypy zaliczane do naddziału bezkręgowców] gatunków pasożytniczych nie stwierdzono w 16, na ogół mało licznych. Są to: płaskowce – **Placozoa** (1), szczeciogębe – **Gnathostomulida** (80), brzuchorzęski – **Gastrotricha** (450), ryjkogłowe – **Kinorhyncha** (150), kolczugowce – **Locifera** (20), kielichowce – **Kamptozoa** (150), niezmogowce – **Priapula** (20), sikwiaki – **Sipuncula** (320), szczetnice – **Echiura** (150), pazurnice – **Onychophora** (80), kryzelnice – **Phorona** (15), mszywioly – **Bryozoa** (4000), ramienionogi – **Brachiopoda** (350), szczecioszczękie – **Chaetognatha** (90), rurkoczułkowce – **Pogonophora** (150), przedstrunowce **Hemichordata** (150).

Kilka typów zawiera niewiele gatunków pasożytniczych. Dotychczas opisano po kilka gatunków pasożytów wśród szkarłupni – **Echinodermata** (7000) i wśród niesporczaków – **Tardigrada** (400). Podobnie wśród gąbek – **Porifera** (10000) kilka gatunków należących do rodzaju *Cliona*, żyje w wywierconych przez siebie tunelach w muszlach morskich małży. Więcej, bo około 10% gatunków pasożytniczych znaleziono wśród parzydełkowców – **Cnidaria** (11000); nieliczne stułbiopławcy, które są pasożytami innych stułbiopławców, mięczaków i ryb, liczniejsze koralowce – pasożyty innych koralowców i żebropławów. Z dwóch gromad wstężnic – **Nemertea** (900), jedna (*Enopla*) zawiera wyłącznie gatunki wolno żyjące, a druga (*Anopla*) – wyłącznie pasożyty lub komensale, związane głównie z mięczakami i osłonicami, rzadziej z krabami i koralowcami. Z kolei w typie wrotków – **Rotifera** (1800) nieliczne gatunki pasożytnicze rozsiane są we wszystkich rzędach. Są to pasożyty kolonijnych pierwotniaków, mięczaków, skorupiaków, pierścienic i strzykw. Pasożytnicze pierścienice – **Annelida** (14000) występują w dwóch z trzech rzędów tego typu, przy

czym wszystkie pijawki – *Hirudinea* żywiące się krwią kręgowców, nie są przez niektórych badaczy uważane za pasożyty; wśród skąposzczetów – *Oligochaeta* kilkadziesiąt gatunków, pasożytów głównie bezkręgowców (innych skąposzczetów, skorupiaków, gąbek, mięczaków), rzadziej ryb i płazów, jest rozproszonych w różnych rzędach; wśród wieloszczetów – *Polychaeta* rząd *Myzostomida* liczący około 100 gatunków obejmuje wyłącznie pasożyty szkarłupni.

W bardzo licznej grupie mięczaków – **Mollusca** (130000) pasożyty rekrutują się z dwóch gromad: pasożytami są larwy wszystkich gatunków małży (*Lamellibranchiata*), tak zwane glochidia, które przyczepiają się do skrzel, płetw lub skóry ryb i odżywiają się ich tkanką; ponadto około 100 gatunków brzuchonogów (*Gastropoda*) pasożytuje na szkarłupniach.

Ogromny typ stawonogów – **Arthropoda** (ponad 1 milion gatunków) zawiera w sumie około 40 % gatunków pasożytniczych. Występują one we wszystkich trzech wyróżnianych przez MAYA (1988) podtypach, tworząc we wszystkich pasożytnicze taksony różnych szczebli. I tak: w podtypie **Chelicerata** (76000 wg MEEÛSA i RENAUDA 2002; 35000 wg MAYA 1988), pasożytami w stadium dorosłym bądź larwalnym są Pycnogona (= Pantopoda; 1000), związane z licznymi bezkręgowcami (gąbkami, koralowcami, pierścienicami, małżami, szkarłupniakami); wśród pajęczaków – *Arachnida* – pasożytami są kleszcze, tworzące podrząd *Ixodida*, i wiele roztoczy rozproszonych w różnych taksonach niższej rangi. Kleszcze są niezwykle ważną grupą, gdyż nie tylko same są pasożytami, ale są również przenosicielami wielu wirusowych, bakteryjnych i pierwotniaczych chorób, groźnych dla człowieka i zwierząt. Pasożytnicze roztocze prowadzą różny tryb życia. Niektóre są pasożytami bezkręgowców, inne są pasożytami skóry kręgowców stałocieplnych (np. świerzbowiec – *Sarcoptes scabiei*), jeszcze inne żyją w upierzeniu ptaków. Ogólnie około 10% *Chelicerata* to gatunki pasożytnicze.

W podtypie **Crustacea** (40000) wśród 10 wyróżnianych gromad jedna – *Branchiura* jest wyłącznie pasożytnicza (są to pasożyty ryb morskich i słodkowodnych), a w czterech pasożyty występują w różnych jednostkach taksonomicznych niższych szczebli. Wśród *Copepoda* cztery z 10 rzędów zawierają wyłącznie pasożytnicze gatunki, w dwóch pasożyty występują obok gatunków wolno żyjących. Są to pasożyty strzykw, sikwiaków

i ryb. Większość gatunków pasożytuje w stadium kopepodita i postaci dorosłej, tylko Monstrilloidea pasożytują jako larwy, a dojrzewają w wodzie. Pasożytnicze Cirripedia występujące w trzech z 5 rzędów, związane są z parzydełkowcami, szkarłupniami i krabami. Nieliczne pasożyty z gromady Malacostraca występują tylko w trzech (z 12) rzędach, tworząc grupy pasożytnicze na szczeblu podrzędów. Są to pasożyty innych skorupiaków, mięczaków i ryb, rzadko morskich ssaków. Większość pasożytuje tylko w postaci dorosłej, u nielicznych pasożytem jest także larwa (następuje zmiana żywicieli). Szacuje się, że wśród Crustacea jest około 5% (2000) gatunków pasożytniczych.

Najliczniejszy podtyp **Uniramia** obejmuje dwie gromady. Mniej liczna gromada wijów – Myriapoda (13000) zawiera wyłącznie wolno żyjące organizmy, druga, bardzo liczna gromada owadów – Hexapoda lub Insecta (950000) zawiera wg MEEÛSA i RENAUDA (2002) około 40% gatunków pasożytniczych, wszystkie skupione w jednej (z 6) podgromadzie Pterygota. Cztery (spośród 29) rzędy tej podgromady: Mallophaga (wszoły), Anoplura (wszy), Siphonaptera (pchły) i Strepsiptera są wyłącznie pasożytnicze, w 5. innych pasożyty występują obok gatunków wolno żyjących. Wszoły (3000) i pchły (1500) są pasożytami zewnętrznymi ptaków i ssaków, wszy (250) – wyłącznie ssaków, Strepsiptera są pasożytami wewnętrznymi innych owadów; pasożytują tylko samice. Spośród pasożytniczych pluskwiaków – Heteroptera, przedstawiciele rodziny Cimicidae (75) są związani ze ssakami, w tym z człowiekiem (pospolita pluskwa), rzadziej z ptakami; Reduviidae (4000) – głównie z owadami, rzadko ze ssakami z człowiekiem wyłącznie; Polycetemidae (<10) pasożytują na nietoperzach. W rzędzie błonkówek – Hymenoptera (100000) aż 50% gatunków to pasożyty lub parazytoidy. Pasożytują wyłącznie larwy, w organizmie bezkręgowców, głównie innych owadów. Kilka gatunków Coleoptera (270000) znaleziono na ssakach: bobrach, nornicach i ryjówkach, ale nie jest jasne, czy są to pasożyty czy komsale. Rząd muchówek – Diptera (85000) obfituje w gatunki pasożytnicze. Wszystkie Simuliidae (600), Culicidae (1200) i Tabanidae (300) żywią się krwią ptaków i ssaków. Larwy niektórych gatunków z rodzin Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Oestridae, Chloropidae, Conopidae, Tachynidae i Cordyluridae żyją w różnych tkankach bezkręgowców i kręgowców, w tym u człowieka.

Meszki i komary, choć nie przez wszystkich badaczy traktowane jako pasożyty, pozostają zawsze w kręgu zainteresowania parazytologów ze względu na ich rolę w przenoszeniu na człowieka i zwierzęta użytkowe groźnych chorób pasożytniczych. Ogólnie szacuje się, że wśród Arthropoda jest ponad 40% gatunków pasożytniczych.

Również typ nicieni – **Nematoda** (26000 wg MEEÛSA i RENAUDA 2002) zawiera około 60% gatunków pasożytniczych, jeśli liczyć również liczne pasożyty roślin. Jest to grupa bardzo zróżnicowana; gatunki wolno żyjące zasiedlają wszystkie typy środowisk; gatunki pasożytnicze (wyłącznie pasożyty wewnętrzne) spotyka się zarówno w bezkręgowcach, jak i kręgowcach; niektóre mają cykl życiowy prosty (z jednym żywicielem), inne złożony (z dwoma lub trzema żywicielami); są gatunki, które pasożytują tylko w fazie larwalnej lub tylko jako dorosłe, inne prawie całe życie spędzają w kolejnych żywicielach, są też takie, których żadne stadium nie występuje w środowisku zewnętrznym, a opanowywanie kolejnych żywicieli odbywa się przez przenosicieli lub przez łańcuch pokarmowy łączący żywicieli pośrednich i ostatecznych na zasadzie związku drapieżca-ofiara. Nematoda są najczęściej dzielone na dwie gromady: Adenophorea i Secernentea. **Adenophorea** są w większości wolno żyjące, ale trzy rzędy zawierają pasożyty ważne z punktu widzenia człowieka. Z tej gromady wywodzą się liczne parazytoidy – pasożyty wielu szkodników roślin – wykorzystywane w biologicznej walce z tym szkodnikami. Trichinellida (wyłącznie pasożyty) pasożytują głównie jako dorosłe u ptaków i ssaków, rzadziej ryb i płazów, ale mogą też cały rozwój przechodzić w jedynym żywicielu. Tak jest w przypadku przedstawicieli rodzaju *Trichinella*, pasożytów o bardzo szerokim kręgu żywicieli (wyłącznie kręgowce), które w żadnej postaci nie występują w środowisku zewnętrznym. Przez wiele lat rozróżniano w tym rodzaju najpierw jeden, potem dwa gatunki. W ciągu ostatnich kilkunastu lat, w wyniku intensywnych badań nad tymi pasożytami, opisano co najmniej 10 innych gatunków (lub genotypów). Najpospolitszym pasożytem człowieka jest *Trichinella spiralis*, ale nie jest to już jedyny gatunek notowany u człowieka. W gromadzie **Secernentea** przeważają pasożyty; cztery z sześciu rzędów zawierają wyłącznie gatunki pasożytnicze, w dwóch pasożyty występują obok gatunków wolno żyjących. Wszystkie Oxyurida (o prostym cyklu rozwojowym) są pasożyta-

mi ssaków. *Ascaridida* pasożytują u płazów, ptaków i ssaków; niektóre gatunki mają złożony cykl rozwojowy – żywicielami pośrednimi są w tym przypadku skąposzczety lub ryby. Żywicielami ostatecznymi *Spirurida* (o złożonym cyklu rozwojowym) są wszystkie grupy kręgowców, żywicielami pośrednimi bezkręgowce (owady, skorupiaki, rzadko małże). *Strongylida* występują głównie u ptaków i ssaków, rzadziej u płazów i gadów. U pasożytniczych przedstawicieli rzędu *Rhabditida* pasożytuje głównie larwa L3 (w bezkręgowcach), rzadziej postać dorosła (u płazów, gadów i ssaków). W pełnym cyklu ontogenetycznym niektórych gatunków występuje przemiana pokolenia wolno żyjącego i pasożytniczego. Rząd *Tylenchida* obejmuje gatunki wolno żyjące, pasożyty roślin i pasożyty zwierząt (pijawek, owadów i płazów).

W gromadzie *Secernentea* występuje kilka gatunków patogenicznych dla człowieka: *Ascaris lumbricoides* (glista ludzka) i *Enterobius vermicularis* (owsik) – pasożyty przewodu pokarmowego, *Toxocara canis* i *T. calis* – których larwy osiadają w różnych narządach, wywołując groźne stany chorobowe, *Ancylostoma duodenale* – krwio pijny pasożyt dwunastnicy, *Dracunculus medinensis* żyjący w tkance podskórnej, a także kilka gatunków *Filariidae*, między innymi *Wuchereria bancrofti* i *Loa loa*, których larwy, znane jako mikrofilarie występują w układzie krwionośnym, a dorosłe w układzie limfatycznym.

Niemal wyłącznie pasożytnicze, bo w prawie 80%, są płazińce – **Platyhelminthes** (25000). Na ten typ składa się 7 gromad, z których 6 obejmuje wyłącznie gatunki pasożytnicze. Większość tych pasożytów jest związana ze środowiskiem wodnym.

Gromadą zawierającą głównie organizmy wolno żyjące są wirki – **Turbellaria** (1600). Gatunki pasożytnicze (80) stanowią około 5%; są to pasożyty skorupiaków i małży, rzadziej ślimaków, szkarłupni, innych wirków i, wyjątkowo, ryb. Jest bardzo prawdopodobne, że przynajmniej niektóre związki są bliższe komensalizmowi, niż pasożytnictwu.

Temnocephala, niegdyś traktowane jako jeden z rzędów *Turbellaria*, są niewielką grupą pasożytów zewnętrznych o prostym cyklu rozwojowym, związanych głównie z bezkręgowcami (mięczakami i skorupiakami), rzadziej z gadami.

Przywry monogenetyczne – **Monogenea** (5000 wg MEEÛSA i RENAUDA 2002) są również pasożytami o prostym cyklu rozwojowym. Występują głównie u ryb i płazów,

rzadko u głowonogów, skorupiaków, ssaków wodnych. U ryb żyją na skrzelach, płetwach i skórze, u płazów w pęcherzu moczowym, u hipopotama pod powieką oka, dlatego tradycyjnie uważane są za pasożyty zewnętrzne, choć niektóre wnikają głęboko w układ krwionośny żywicieli.

Udonellida, traktowane dawniej jako jeden z rzędów *Monogenea*, są nieliczną grupą hiperpasożytów; występują na skorupiakach pasożytujących u ryb morskich.

Tasiemce – **Cestoda** (5000 wg MEEÛSA i RENAUDA 2002) należą do pasożytów ze złożonym cyklem rozwojowym, z jednym lub dwoma żywicielami pośrednimi. Są to organizmy pozbawione przewodu pokarmowego, a odżywiające się przez okrywy ciała. Większość dorosłych tasiemców pasożytuje w przewodzie pokarmowym kręgowców (szczególnie ptaków), żywicielami larw mogą być bezkręgowce (stawonogi, pierścienice, rzadziej mięczaki) i kręgowce (ryby, płazy, gady, ssaki). Wiele gatunków jest związanych, przynajmniej w niektórych fazach rozwoju, ze środowiskiem wodnym, ale cykl niektórych (głównie *Taeniidae*) przebiega wyłącznie u zwierząt lądowych. Niektóre tasiemce wywołują groźne choroby człowieka. Do takich należały kiedyś *Diphyllbothrium latum* i dwa gatunki *Taenia*, którymi człowiek зараżał się zjadając surowe lub niedogotowane ryby (w pierwszym przypadku) lub wołowinę i wieprzowinę (w drugim przypadku). Obecnie nie notuje się w Polsce przypadków zachorowań człowieka na difylobotriozę i teniozę. Problem stanowi natomiast echinokoza, wywoływana przez dwa gatunki tasiemców z rodzaju *Echinococcus*, dla których człowiek jest żywicielem pośrednim. Szczególnie groźny jest dopiero niedawno zarejestrowany w Polsce *Echinococcus multilocularis*, którego larwy tworzą w wątrobie lub innych narządach rozgałęzione, trudne do operacyjnego usunięcia cysty, doprowadzając w zaatakowanym narządzie do nieodwracalnych zmian i, często, do śmierci człowieka.

Niektórzy badacze dzielą **Cestoda** na podgromadę **Eucestoda** (omówiona wyżej grupa) i podgromadę **Cestodaria**, obejmującą **Gyrocotyloidea** i **Amphilinidea** – pasożyty również bez przewodu pokarmowego, ale o prostym cyklu rozwojowym. Dlatego w niektórych systemach występują jako odrębne gromady płazińców. *Gyrocotyloidea* liczą tylko kilka gatunków pasożytujących w jelicie ryb głębinowych. Równie nieliczne *Amphilinidea* żyją w jamie ciała ryb jesiotro-

watych. Ich lokalizacja skłania niektórych badaczy do traktowania ich jako neotenicznych¹ larw tasieńców.

Duża gromada **Trematoda** (8000) dzieli się na dwie podgromady. **Aspidogastrea** (30) są pasożytami bezkręgowców i kręgowców zmiennocieplnych (ryby, gady). Niektóre gatunki mają prosty, inne złożony cykl rozwojowy. W tym drugim przypadku żywicielami pośrednimi są małże. Wszystkie przywry digenetyczne – **Digenea** (8000) mają złożony cykl życiowy, a na pełną ontogenezę („od jaja do jaja”) składa się przemiana pokolenia płciowego (hermafrodytycznego), produkującego larwę – miracydium, i kilku pokoleń partenogenetycznych, lub według niektórych badaczy rozmnażających się bezpłciowo (sporocysta macierzysta, sporocysta lub redia potomna), z których ostatnie produkują larwy zwane cercariami. U większości gatunków występuje trzecia forma larwalna, metacercaria, rozwijająca się z cercarii w żywicielu pośrednim. Żywicielami pokolenia partenogenetycznego są mięczaki, żywicielami metacercarii różne bezkręgowce (mięczaki, pierścienice, stawonogi, rzadko żebroplawy i parzydełkowce) i kręgowce (ryby, płazy, gady, rzadziej ptaki i ssaki), żywicielami postaci hermafrodytycznej zwanej także postacią dorosłą, przedstawiciele wszystkich grup kręgowców. Niektóre gatunki przywr są patogeniczne dla zwierząt użytkowych i dla człowieka. Można tu wymienić motylicę wątrobową – *Fasciola hepatica*, lokalizującą się w wątrobie, i kilka gatunków przywr z rodzaju *Schistosoma*, lokalizujących się w układzie krwionośnym.

Tylko 5 typów: Cyclophora, Mesozoa, Acanthocephala, Nematophora i Pentastomida, wszystkie nieliczne, zawierają wyłącznie pasożytnicze gatunki.

Niedawno kreowany typ **Cyclophora**, spokrewniony z Ectoprocta i Entoprocta, zawiera dotychczas tylko jeden gatunek, ale zdaniem MEEÛSA i RENAUDA (2002) z pewnością wiele gatunków czeka na odkrycie.

Mesozoa – wielokomórkowce pośrednie (50), charakteryzują się szczególną budową ciała, składającą się tylko z dwóch warstw: zewnętrznej – somatycznej i wewnętrznej – rozrodczej. Choć uważane za najprymitywniejsze Metazoa, mają skomplikowany rozwój, przypominający nieco rozwój Digenea. Są to pasożyty morskich pierścienic, szkarłupni i głowonogów.

Pentastomida (lub Linguatulida) – wrzęchy (100) uważane są za organizmy spokrewnione ze stawonogami. Są to głównie pasożyty płazów, gadów i ptaków, ale jeden gatunek, *Linguatula serrata*, pasożytujący u zwierząt drapieżnych, może zarażać także człowieka.

Acanthocephala – kolcogłowy (1200), są pasożytami o złożonym cyklu rozwojowym. Jako dorosłe pasożyty w przewodzie pokarmowym kręgowców, głównie ryb, formy larwalne – w jamie ciała bezkręgowców (owadów, skorupiaków). Kolcogłowy mogą być silnie patogeniczne, gdyż ich uzbrojony w haki ryjek wwierca się głęboko w ściankę jelita, powodując niekiedy jego perforację, a prócz uszkodzeń mechanicznych, otwiera drogę do zarażeń bakteryjnych.

Nematomorpha (lub **Gordiaceae**) – nitnikowce (200) pasożytują tylko w stanie larwalnym, w jamie ciała owadów. Postać dorosła żyje (krótko) w wodzie, gdzie nie pobiera pokarmu, ale wydaje potomstwo.

Nie stwierdzono dotychczas gatunków pasożytniczych w dwóch podtypach Chordata, zaliczanych do bezkręgowców: wśród osłonic – **Tunicata** i beczaszekowców – **Acrania**.

Pasożytnicze gatunki wśród kręgowców – **Vertebrata**, należą do rzadkości. Są to organizmy prowadzące, podobnie jak pijawki, tryb życia na pograniczu drapieżnictwa i pasożytnictwa, odżywiając się krwią innych zwierząt. Kilka gatunków smoczkoustych żyje na koszt ryb, znany jest jeden gatunek ryby wykorzystującej inne ryby jako źródło pokarmu, wśród ssaków kilka gatunków nietoperzy żywi się krwią ssaków owadożernych. Żaden z tych „pasożytów” nie wchodzi w ścisłe związki przestrzenno-metaboliczne ze swoimi żywicielami. Nie ma pasożytniczych płazów, gadów i ptaków, choć niektórzy badacze skłonni są traktować jako pasożyty kukłki, podrzucające jaja do gniazd innych gatunków ptaków, gdyż młode, wylęgające się w gnieździe, korzystają zarówno z siedliska, jak i pokarmu, zdobywanego przez „przybranych rodziców”.

Z przedstawionych wyżej danych można wyciągnąć pewne ogólne wnioski. Przede wszystkim ten, że pasożytniczy tryb życia jest szeroko rozpowszechniony zarówno wśród Protozoa, jak i bezkręgowych Metazoa. Przynajmniej połowa wyróżnionych typów zwierząt zawiera mniejszą lub większą liczbę gatunków pasożytniczych. Nie spoty-

¹Larwy, które przedwcześnie osiągnęły dojrzałość płciową i produkują potomstwo.

ka się jednak pasożytów, lub jest ich bardzo mało, wśród zwierząt, pokrytych zewnętrznym szkieletem, jak pierwotniaki z grupy Foraminifera, gąbki, koralowce, szkarłupnie, czy mięczaki. Taki szkielet musiał być poważną przeszkodą w tworzeniu trwałych związków między organizmami. Znacznie większą plastyczność wykazują organizmy pozbawione takiego szkieletu, którym łatwiej przyczepić się do żywiciela, przebić się przez jego okrywy ciała (w czym pomagają im substancje ułatwiające rozpuszczanie tkanek), czy usadowić się w świetle jelita lub innych narządów żywiciela. Zwierzęta prowadzące pasożytniczy tryb życia mogą tworzyć zwarte grupy różnych szczebli począwszy od typu, skończywszy na rodzaju, mogą też występować w różnych rodzajach czy rodzinach, obok gatunków wolno żyjących. Niektóre pasożyt-

nicze grupy wyższego szczebla – typu lub gromady – są bardzo liczne (jak Monogenea, Digenea, czy Cestoda, niektóre pierwotniaki i nicienie), inne (jak Acanthocephala, Nematomorpha czy Pentastomida) zawierają niewiele gatunków. W grupach, gdzie część gatunków prowadzi pasożytniczy, a część swobodny tryb życia, odsetek pasożytów jest bardzo różny: od ponad osiemdziesięciu procent u płazińców do dziesiątych części procenta np. u mięczaków. Jednak nie każdy organizm, który żyje w/lub na innym organizmie jest pasożytem; szeroko rozpowszechniony jest również związek typu komensalizm, i czasami bez dodatkowych skrupulatnych badań trudno określić charakter związków między dwoma organizmami reprezentującymi dwa różne gatunki.

RÓŻNORODNOŚĆ ŻYWICIELI

Podobnie jak wśród pasożytów, również wśród żywicieli wyróżnia się kilka kategorii. Z ontogenezą pasożytów związane są dwie główne kategorie: żywicieli ostatecznych i żywicieli pośrednich.

Za **żywiciela ostatecznego** uważa się ten organizm, w którym zachodzi rozmnażanie pasożyta na drodze płciowej. Jest to więc w przypadku Metazoa żywiciel postaci dorosłej, a w przypadku Protozoa – żywiciel, w którym pasożyt wytwarza gamety męskie i żeńskie, łączące się w zygotę. W przypadku przywr digenetycznych, w których ontogenezie występują co najmniej dwa pokolenia partenogenetyczne i jedno pokolenie płciowe, żywicielem ostatecznym jest żywiciel ostatniego stadium tego pokolenia, tradycyjnie nazywanego również postacią dorosłą.

Żywicielem pośrednim jest organizm, w którym pasożytują larwy Metazoa, lub te pokolenia pierwotniaków, które rozmnażają się bezpłciowo. Larwy Metazoa na ogół nie rozmnażają się w żywicielu pośrednim. Wyjątkiem są larwy nielicznych tasiemców (w tym wspomniane wcześniej gatunki z rodzaju *Echinococcus*, a także niektóre Hymenolepididae), których larwy wytwarzają w żywicielu pośrednim liczne skoleksy („główki” tasiemca), a każdy ze skoleksów może w żywicielu ostatecznym rozwinąć się w dorosłego osobnika. W ontogenezie przywr digenetycznych za żywicieli pośrednich uważa się mięczaki, w których ciele pasożyt wytwarza co najmniej dwa pokolenia partenogenetycz-

ne, w tym larwę, z której w żywicielu ostatecznym rozwinię się postać dorosła. Wiele pasożytniczych Metazoa wytwarza w cyklu rozwojowym dwie postaci larwalne, a rozwój każdej z nich wiąże się ze zmianą żywiciela. W takim przypadku rozróżnia się **pierwszego i drugiego żywiciela pośredniego**.

Niekiedy larwa pasożyta zostaje „zjedzona” przez niewłaściwego żywiciela, w którym przeżywa, ale nie może się dalej rozwijać. Zwykle przechodzi z jelita do narządów mięsnych lub mięśni i tam „czeka na zjedzenie” przez właściwego żywiciela. Taki przejściowy żywiciel jest nazywany **żywicielem paratenicznym**. W cyklu niektórych pasożytów spełnia on ważną rolę w utrzymaniu i rozprzestrzenianiu gatunku pasożyta w biocenozie, gdyż, po pierwsze, sprawia, że larwy przebywają w niej przez dłuższy okres, a po drugie są często dobrym ogniwem pośrednim, zwiększającym szanse osiągnięcia właściwego żywiciela.

W niektórych przypadkach jeden organizm żywicielski spełnia rolę żywiciela ostatecznego i pośredniego. Tak jest w rozwoju nicieni z rodzaju *Trichinella*: jeśli inwazyjne larwy, ocystowane w tkance mięśniowej różnych kręgowców, dostaną się (w pożywieniu) do przewodu pokarmowego innego kręgowca, uwalniają się w jego jelicie, bardzo szybko dojrzewają i rodzą larwy nowego pokolenia, które przedostają się do krwiobiegu i wędrują do mięśni (w tym momencie żywiciel ostateczny przejmuje rolę żywiciela po-

średniego), gdzie ulegają otorbieniu i mogą przetrwać nawet kilka lat w oczekiwaniu na przejście do kolejnego żywiciela.

Żywicieli, którzy „przekazują dalej” pasożyta na drodze powiązań pokarmowych między drapieżnikiem a jego ofiarą, nazywani są **wektorami** lub **przenosicielami**. Terminy te są stosowane przede wszystkim do owadów i kleszczy, wszczepiających żywicielowi w trakcie pobierania krwi patogeny groźnych chorób, jak wirusowe zapalenie mózgu, czy malarię. W zasadzie (choć niektórzy badacze lansują takie podejście) nazwa ta nie jest stosowana w odniesieniu do żywicieli pośrednich, przenoszących formy larwalne Metazoa pomiędzy żywicielami pośrednimi i z żywicieli pośrednich do żywicieli ostatecznych na zasadzie związku ofiara-drapieżnik.

Dotychczas nie we wszystkich grupach Eukariota zarejestrowano pasożyty pochodzenia zwierzęcego, przy czym w odniesieniu do bezkręgowców występuje tu pewna paralela między grupami, z których wywodzą się gatunki pasożytnicze, a grupami, u których nie wykryto pasożytów. Są to: Placozoa, Gnathostomulida, Locifera, Priapula, Echiura, Kampo-zoa, Onychophora, Phorona, Pogonophora, ale także takie grupy, wyłącznie pasożytnicze lub zawierające wiele gatunków pasożytniczych, jak Acanthocephala, czy większość Protozoa i Platyhelminthes. Wydaje się, że ten brak informacji o pasożytach można w dużej mierze przypisać słabemu rozpracowaniu tych grup zarówno pod względem ich różnorodności biologicznej, jak również znajomości ich pasożytów. Poszukiwanie w drobnych bezkręgowcach pasożytów, które na ogół są mniejsze od swoich żywicieli, na pewno nie jest rzeczą łatwą. Tym niemniej znaleziono w pierwotniakach kilka gatunków pasożytniczych pierwotniaków, wrotków i nicieni, a u wirków, kilku gatunków przywrr digenetycznych (we wszystkich stadiach rozwojowych) i tasiemców zarejestrowano mikrosporydia i wielokomórkowce pośrednie (Mesozoa). Niższe bezkręgowce są przede wszystkim żywicielami pierwotniaków i innych niższych bezkręgowców: głównie wielokomórkowców pośrednich, gąbek i parzydełkowców, choć również nielicznych płazińców, pierścienic, wrotków, owadów, wstężnic, kikutnic i nicieni. Znacznie bogatszą i bardziej urozmaiconą faunę pasożytniczą mają wyższe bezkręgowce: pierścienice, stawonogi, mięczaki. Można u nich spotkać przedstawicieli niemal wszystkich grup bezkręgowców, choć często reprezentowanych przez nieliczne gatunki.

Wszystkie gromady kręgowców mają bogatą i różnorodną faunę pasożytniczą (więcej na ten temat można znaleźć w książce NIEWIADOMSKIEJ i współaut. 2001).

Jak widać z przedstawionego przeglądu grup pasożytów i grup żywicieli, w większości przypadków żywicieli wywodzą się z grup stojących wyżej na drabinie ewolucyjnej niż ich pasożyty, choć w nielicznych przypadkach pasożyt i żywiciel reprezentują tę samą grupę systematyczną, a czasem (bardzo rzadko) pasożyty stoją wyżej w hierarchii systematycznej. Ten „hierarchiczny” związek między pasożytem a żywicielem widoczny jest także w roli, jaką określony żywiciel spełnia w ontogenezie pasożyta.

Wyższe bezkręgowce są często żywicielami pośrednimi pasożytniczych Metazoa. Na pierwszym miejscu należałoby wymienić tu mięczaki, które są koniecznym ogniwem w cyklu rozwojowym wielu płazińców, przede wszystkim przywrr digenetycznych (dla których są żywicielami pokoleń partenogenetycznych, a w niektórych przypadkach również żywicielami metacerkarii). W pierścienicach rozwijają się larwy przywrr i tasiemców, mogą też one być żywicielami paratenicznymi niektórych nicieni. Podobnie liczne stawonogi są żywicielami pośrednimi płazińców (owady i skorupiaki), kolcogłowów (skorupiaki) i nicieni (różne grupy), ale przede wszystkim liczne gatunki są wektorami chorób wirusowych, bakteryjnych i pasożytniczych.

Wszystkie kręgowce spełniają wieloraką rolę w cyklach rozwojowych pasożytów. Szczególnie dotyczy to ryb, które są żywicielami ostatecznymi dla licznych Protozoa, Monogenea, Crustacea i Aspidogastrea ze złożonym cyklem rozwojowym, żywicielami pośrednimi dla Pentastomida, żywicielami pośrednimi lub ostatecznymi (w zależności od gatunku – niekiedy jednym i drugim) dla Digenea, Cestoda, Nematoda i Acanthocephala. Podobną rolę spełniają płazy i gady, choć ich fauna pasożytnicza jest w Polsce znacznie uboższa, bo poza dość dużą różnorodnością Digenea i Nematoda obejmuje ona na przykład tylko jeden gatunek Monogenea (u płazów) i 2 gatunki Cestoda. Ptaki są przede wszystkim żywicielami ostatecznymi Digenea i Cestoda. Formy larwalne (głównie nicieni) są u nich rzadkością. Natomiast ssaki, choć najczęściej pełnią rolę żywicieli ostatecznych, są również żywicielami pośrednimi niektórych Protozoa, Cestoda i Nematoda. Jak już wspominałam, są wśród nich groźne pasożyty człowieka.

UKŁAD PASOŻYT-ŻYWICIEL

W każdym ekosystemie istnieją różnego typu powiązania między zasiedlającymi go żywymi organizmami, nie brakuje też powiązań opartych na pasożytnictwie. Powstanie określonego układu pasożyt-żywiciel jest uwarunkowane kilkoma czynnikami: po pierwsze pasożyty i potencjalni żywicieli muszą mieć możliwość spotkania się, a więc muszą występować w ekosystemie w tym samym czasie (czynnik ekologiczny), ich tryb życia musi doprowadzić do bezpośredniego kontaktu (czynnik etologiczny), żywiciel musi odpowiadać zapotrzebowaniom pokarmowym pasożyta (czynnik metaboliczny), a wreszcie obaj partnerzy muszą się wzajemnie tolerować, to znaczy ani jeden z nich nie powinien doprowadzić do śmierci drugiego (czynnik immunologiczny). Zacieśnianie się związków między pasożytem a żywicielem następowało niewątpliwie na drodze doboru naturalnego utrwalającego cechy przystosowawcze obu partnerów. Po pokonaniu barier ekologicznych i etologicznych, najważniejsze dla obu partnerów staje się pokonanie barier fizjologicznych, pozwalających pasożytowi na osiedlenie się i rozwój w żywicielu (skolonizowanie żywiciela), a żywicielowi na przetrwanie inwazji i trwałego osiedlenia się pasożytów. Istnieje wiele dowodów pozwalających sformułować hipotezę, że w związkach starych filogenetycznie, pasożyty nie wyrządzają żywicielowi większej szkody, natomiast są silnie patogeniczne w odniesieniu do nowo opanowanych żywicieli. Występowanie lub brak patogeniczności wiąże się, między innymi, z liczebnością pasożytów w organizmie żywiciela. Wiadomo, że ogniska inwazji z reguły zawierają duże ilości patogenów i ich „atak na żywiciela” jest zwykle masowy, a żywiciel broni się eliminując pewną ich liczbę (przeżywają „najlepiej przystosowani”), co pozwala na wytworzenie się stanu pewnej „neutralności” między partnerami. Uważa się, że patogeniczność wielu pasożytów człowieka wynika właśnie stąd, że w skali ewolucyjnej układy „pasożyt-człowiek” są dość młode i człowiek nie wypracował jeszcze odpowiednich mechanizmów obronnych, ustalających liczebność pasożyta na poziomie nie wywołującym choroby. Nieprzystosowanie partnerów w młodych ewolucyjnych układach potwierdzają obserwowane współcześnie przypadki opanowywania nowych

żywicieli przez pasożyty. Wymownym przykładem są pasożyty zawlekanie wraz z coraz częściej introdukowanymi zwierzętami z innych stref klimatycznych. W Polsce zetknęliśmy się z pasożytami zawleczonymi w latach 60. z Dalekiego Wschodu wraz z amurem i dwoma gatunkami tołpyg. Wśród tych pasożytów niektóre miksozorydia i dwa gatunki tasiemców okazały się niezwykle groźne dla rodzimego karpia (szczególnie dla narybku). Co więcej, jeden z tych tasiemców wyparł pokrewny rodzimy gatunek, nieprzynoszący szkody karpowi.

Proces tworzenia się nowych układów pasożyt-żywiciel zachodzi prawdopodobnie w przyrodzie nieprzerwanie, szczególnie w odniesieniu do pasożytów niezaskorupiałych w starych filogenetycznie związkach, a zdolnych opanowywać nowe środowiska, w tym żywe organizmy, z którymi nie miały wcześniej styczności. A trzeba pamiętać, że w przypadku pasożytów ze złożonym cyklem rozwojowym, jak na przykład wspomniane tasiemce, wymaga to opanowania również nowych żywicieli pośrednich; ryba nie może się zarazić tasiemcem od innej ryby, ale tylko od żywiciela pośredniego, w którym znajdują się inwazyjne larwy.

Ta zdolność kolonizowania nowych środowisk (w tym przypadku nowych żywicieli) jest najważniejszą przyczyną wielości i różnorodności układów pasożyt-żywiciel. Można przypuszczać, że z upływem czasu (raczej długiego), w tych nowych układach również zadziałają te same mechanizmy doboru „najlepiej przystosowanych”, które złagodzą patogeniczne oddziaływania pasożytów na żywicieli.

Zdolność kolonizacji nowych środowisk przez pasożyty przejawia się także w możliwości wykorzystywania na określonym etapie rozwoju większej liczby gatunków żywicielskich. Mówimy wtedy o szerokim kręgu żywicieli lub **szerokiej specyficzności żywicielskiej**. Nie wszystkie pasożyty posiadają tę zdolność; na przykład bardzo **wąską specyficznością** ograniczającą krąg żywicieli do jednego lub dwóch gatunków, charakteryzują się przywry monogenetyczne. Wspomniane już introdukowane ryby (amur i tołpyga) przyniosły ze sobą również kilka gatunków Monogenea. Jednak, choć te pasożyty zaakceptowały nowe warunki klimatyczne, pozostawiały one

stały „wierne” swoim właściwym żywicielom. Ani jeden gatunek nie skolonizował karpia, ani jeden rodzimy gatunek Monogenea nie przeszedł z karpia na introdukowane ryby (choć te pasożyty mają prosty cykl rozwojowy, a więc nie potrzebują żywiciela pośredniego). Spośród pasożytów człowieka bardzo szeroką specyficzność względem żywicieli wykazują nicienie z rodzaju *Trichinella* i dorosła postać tasiemca bruzdogłowca szerokiego *Diphyllobothrium latum*, mogące się rozwijać w wielu gatunkach ssaków. Ale ten ostatni pasożyt wykazuje raczej wąską specyficzność względem żywiciela pośredniego: jego larwa (plerocerkoid) rozwija się głównie w szczupaku (dlatego, dzięki odpowiednio przeprowadzonej akcji edukacyjnej, w wielu krajach opanowano zachorowania na difylobotriozę; rezygnacja z jedzenia surowych lub niedogotowanych ryb przerwała najsłabsze ogniwo cyklu i pasożyt został wyeliminowany; podobnie zostały prawie zupełnie wyeliminowane zachorowania na teniozę). Niekiedy nawet blisko spokrewnione gatunki wykazują różny stopień specyficzności względem określonego żywiciela. Postać dorosła przywry *Schistosoma haematobium* pasożytuje tylko u człowieka, podczas gdy *S. mansoni* – u człowieka i kilku gatunków gryzoni. Niektóre gatunki, jak na przykład przywry digenetyczne z rodzaju *Diplostomum*, wykazują szeroką specyficzność względem żywicieli pośrednich, a wąską względem żywicieli ostatecznych. Dlatego w odniesieniu do pasożytów ze złożonym cyklem rozwojowym można mówić wyłącznie o zakresie specyficzności danej postaci rozwojowej, a nie o zakresie specyficzności gatunku. Różnorodność układów pasożyt-żywiciel może przedstawiać się odmiennie w każdej fazie cyklu życiowego określonego gatunku pasożyta.

Warto jeszcze wspomnieć, że w przypadku szerokiego kręgu żywicieli gatunek pasożyta ma znacznie większe możliwości utrzymania się w biocenozie, choć nie wszystkie gatunki żywicieli odgrywają w tym procesie jednakową rolę. Zwykle można w tym kręgu wyróżnić **żywiciela głównego**, zarażonego częściej i silniej, i **żywicieli pomocniczych** – zarażonych rzadziej i zwykle słabiej. Tym niemniej, istnienie kilku układów pasożyt-żywiciel jest dla gatunku pasożyta korzystne.

Trwałość układów pasożyt-żywiciel jest według COMBES'A (1999) wynikiem istnienia „ewolucyjnego wyścigu zbrojeń” między pasożytem a żywicielem: ze strony żywiciela przeżywają te osobniki, które wytworzą mechanizmy (na ogół immunologiczne) niepozwalające osiedlić się zbyt dużej liczbie pasożytów, ze strony pasożyta te, które nie ulegną atakowi systemu obronnego żywiciela. Ten „wyścig zbrojeń” wpisany w syndrom hipotezy „czerwonej królowej”¹ pozwala na nieustanne regulowanie stanu równowagi w układzie pasożyt-żywiciel, a tym samym pomaga utrzymać stan równowagi w ekosystemie. Trzeba zaznaczyć, że pasożyty wydawnie „pomagają” żywicielowi w tej walce, przez samoograniczenie własnej liczebności na zasadzie konkurencji wewnątrzgatunkowej (w literaturze można znaleźć sporo dowodów na istnienie takiej konkurencji), a także przez samobójcze z ich strony (bo prowadzące także do ich śmierci) eliminowanie słabszych, nieumiejących się bronić żywicieli.

Występowanie pasożytów w niemal wszystkich grupach świata zwierzęcego wskazuje, że żywe organizmy stanowią atrakcyjne środowisko życia dla innych żywych organizmów, i pasożyty umiejętnie to środowisko wykorzystują.

PARASITISM, PARASITES AND THEIR HOSTS

Summary

The article presents the main information on the nature of parasitism and place of parasites among living creatures. In the course of studies

on parasites the definition of parasitism developed from a very simple one, formulated by Leuckart at the end of XIX century, emphasizing that parasites

¹Teoria Czerwonej Królowej, to teoria Van Valena, który zaczerpnął nazwę z „Alicji w krainie czarów”. Alicja, która biegnie z Czerwoną Królową, stwierdza, że krajobraz się nie zmienia, a królowa tłumaczy jej, że biegną po to, aby pozostać w tym samym miejscu. Teoria Van Valena mówi, że każdy gatunek w ekosystemie podlega presji innych gatunków. Nawet, jeśli środowisko fizykochemiczne nie zmienia się, gatunki powinny ewoluować w określonym tempie, odpowiadając na zmiany ewolucyjne zachodzące w innych gatunkach. Stąd, między pasożytem a żywicielem stały „wyścig zbrojeń”, prowadzący do tego, że pasożyt nie szkodzi żywicielowi, a żywiciel toleruje pasożyta (patrz COMBES 1999).

gain their nourishment without killing the host, up to very complex ones, which include such elements, as ecological, metabolic, and physiological relations between the parasite and its host, expressed in the host-parasite interdependence.

Currently about 30–50% (according to different calculations) of protozoans and animals lead a parasitic mode of life. They originate from almost all groups of living creatures, but among animals the parasitic species are most abundant in invertebrates. They may belong to all parasitologic taxa at various levels (from type to genus), or are dispersed within different taxa together with free-living organisms.

The hosts of parasites originate usually from the taxons of a higher systematic level. In consequence, the richest parasite fauna is recorded in vertebrates, especially in birds. According to their role in the life cycle of parasites, they are called intermediate (host-

ing larvae or asexual generations of Protozoa and Metazoa) or final (definitive) hosts (harbouring adult forms of Metazoa or sexual generations of Protozoa). Any host-parasite relationship can be established when some ecological, metabolic and immunological factors allow the infective stages of a parasite to colonize the potential host. These reciprocal adaptations were elaborated during a long natural selection and continual "armaments race" between hosts and their parasites. This is the reason that in evolutionary "young" host-parasite relationship (as for example in the case of human parasites), the parasites are often pathogenic for their hosts. As in some unfavourable conditions the host kills their parasites, or the parasites kill their host, either partner plays a great role in maintaining the demographic equilibrium between the components of biocenosis.

LITERATURA

- BAER J. G., 1952. *Ecology of animal parasites*. The University of Illinois Press, Urbana.
- BARNES R. S. K., CALLOW P. J., OLIVE P. J. W., 1993. *The invertebrates; a new synthesis. Second Edition*. Blackwell Scientific Publications.
- BENEDEN P. J. van. 1869. *Le commensalismme dans le règne animal*. Bulletin de l'Académie r. de Belgique, Classe de Sciences 28, 621–648.
- BIÉMONT C., BROOKFIELD J. F. Y., 1996. *Les éléments transposables du génome, facteurs de variabilité génétique*. La Recherche 287, 50–55.
- BRAUN M., 1891. *Helmintologische Mitteilungen*. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene 9, 52–56.
- COMBES C., 1999. *Ekologia i ewolucja pasożytnictwa; długotrwałe wzajemne oddziaływania*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- CROFTON H. D., 1971. *A quantitative approach to parasitism*. Parasitology 62, 179–193.
- DAWKINS R., 1982. *The extended Phenotype*. Oxford University Press.
- DOGIEL V. A., 1947. *Kurs obshchej parazitologii*. UCHPEDGIZ, Leningrad.
- EICHLER W., 1970. *Evolutionische Aspekte der Wirt-Parasit Verhältnisses*. Angewandte Parasitol. 11, 134–140.
- FUNCH P., KRISTENSEN R. M., 1995. *Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta*. Nature 378, 711–714.
- HAUSMANN K., HÜLSMANN N., 1996. *Protozoology*. Second Edition. Thieme Medical Publisher, New York.
- JURA Cz., 1999. *Podział systematyczny organizmów*. [W:] *Encyklopedia Biologiczna*. OTAŁĘGA Z. (red.). T. VIII, 282–297.
- KAZUBSKI S. L., 2000. *Pierwotniaki pasożytnicze*. Kosmos 49, 627–657.
- KÜCHENMEISTER G. F. H., 1855. *Die in und an dem Körper des lebendes Menschen vorkommenden Parasiten*. 1 Abt., *Die tierischen Parasiten*. Leipzig.
- LEUCKART R., 1852. *Parasitismus und Parasiten*. Archiv Physiologischen Heilkunde 11, 199–259, 379–437.
- LINCICOME D. R., 1971. *The goodness of parasitism: A new hypothesis*. [W:] *Aspects of the biology of symbiosis*. CHENG T. C. (red.). University Park Press, Baltimore.
- MARGULIS L., 1981. *Symbiosis in the cell evolution*. W. H. Freeman, San Francisco.
- MARGULIS L., 2000. *Symbiotyczna planeta*. Wydawnictwo CiS.
- MAY R. M., 1988. *How many species are there on Earth?* Science 241, 1441–1449.
- MEEÛS T. de, RENAUD F., 2002. *Parasites within the new phylogeny of eukaryotes*. Trends Parasitol. 18, 247–251.
- MICHAJŁOW W., 1960. *Pasożytnictwo a ewolucja*. PWN, Warszawa.
- NIEMIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., MACHNICKA B., CZUBAJ A., 2001. *Zarys parazytologii ogólnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- ODENING C., 1974. *Parasitismus. Gruntfragen und Grundbegriffe*. Akademie Verlag, Berlin.
- OWCZARENKO M., WITA I., 2002. *Meandry systematyki mikroskoporydiów*. Wiadomości Parazytol. 48, 319–331.
- ROGERS W. P., 1962. *The nature of parasitism. The relations of some metazoan parasites to their hosts*. New York and London, Academic Press.
- SMYTH J. D., 1976. *Introduction to animal parasitology*. Hodder and Stoughton, London, Sydney, Auckland, Toronto.
- SPRENT F. A., 1963. *Parasitism. An introduction to parasitology and immunology for students of biology, veterinary science and medicine*. University of Queensland Press, St. Lucia.
- TOFT C. A., 1991. *An ecological perspective: the population and community consequences of parasitism*. [W:] *Parasite-host associations: Coexistence or conflict?* TOFT C. A., AESCHLIMAN A., BOLIS L. (red.), 1–12.
- VAN VALEN L., 1973. *A new evolutionary law*. Evolution theory 1, 1–30.