

TERESA POJMAŃSKA i KATARZYNA NIEWIADOMSKA

*Instytut Parazytologii im. Witolda Stefańskiego PAN
Twarda 50/55, 00-818 Warszawa
E-mail: tpojman@aster.pl*

PASOŻYTY – KŁOPOTLIWY ELEMENT SIECI POKARMOWYCH W EKOSYSTEMACH

Rozwijająca się dynamicznie od kilkudziesięciu lat ekologia ciągle udoskonala swój warsztat poznawczy, dążąc do wypracowania takich metod badania i opisywania ekosystemów, które z jednej strony pozwolą na ich porównywanie, z drugiej, na prognozowanie wpływu różnych czynników na ich funkcjonowanie. Wiele z metod wypracowanych przez ekologów, jak również terminologii ekologicznej, zostało zaadaptowanych przez parazytologów. Tym niemniej ciągle jeszcze daleko jest do ściślejszej integracji tych dwóch dziedzin nauk biologicznych. Powstały niemal całkowicie odrębne dwa pola działania: ekologia w odniesieniu do organizmów wolno żyjących i ekologia w odniesieniu do organizmów pasożytniczych. Parazytologzy opracowują ekologiczne problemy układów pasażer-żywiciel przede wszystkim „z punktu widzenia pasażerów”: ich biologii populacyjnej, demografii, pozycji w zgrupowaniach w żywicielu, zdolności kolonizacyjnych nowych terenów i nowych żywicieli, znacznie rzadziej – przynajmniej do niedawna – jako jednego z elementów ekosystemu, ingerującego również w jego funkcjonowanie. Z kolei ekologowie, bardzo rzadko uwzględniają pasażerów w swoich badaniach ekosystemów, nawet tych najbardziej podstawowych, opisujących różnorodność tworzących je organizmów.

Również w podręcznikach ekologii rzadko wspomina się o pasażerach, a jeśli się nawet wspomina, to nie docenia się ich znaczenia. Na przykład w podręczniku prof. Januarego Weinerja *Życie i ewolucja biosfery* (niezastąpione źródło współczesnej wiedzy ekologicznej), w rozdziale o antagonistycznych formach interakcji międzygatunkowych, kilka

stron poświęconych jest pasożytnictwu, a w rozdziale poświęconym analizie sieci troficznych właśnie pasażerowie są wymienieni jako organizmy stojące „na najwyższym poziomie troficznym”, ale po tym stwierdzeniu następuje zdanie (WEINER 1999, str. 257): „Wydaje się jednak, że akurat to ogniwo łańcucha troficznego ma niewielki wpływ na przepływ energii i materii w ekosystemie”.

Niedoceniając roli pasażerów w funkcjonowaniu ekosystemów nie jest jednak jedynym powodem ich ignorowania. Wydaje się, że przyczyny należy szukać również, a może przede wszystkim w tym, że z różnych względów są one po prostu kłopotliwe.

Po pierwsze, pasażerowie są trudni do zauważenia, bo żyją w ukryciu we wnętrzu lub na ciele innego żywego organizmu. Żeby znaleźć pasażera trzeba mieć w rękach jego żywiciela.

Po drugie, pasażerowie nie mieszczą się w niektórych podstawowych założeniach klasycznej ekologii, wyznaczonych jeszcze w latach 20. XX w., które można by lapidarnie sformułować następująco:

1. w łańcuchu pokarmowym z reguły większy zjada mniejszego;

2. im wyższy poziom troficzny, tym mniejsze zagrożenia „bycia ofiarą”. Organizm, który jest ostatnim ogniwem w łańcuchu pokarmowym nie jest przez nikogo zjadany;

3. liczba organizmów zjadanych jest większa od liczby zjadających.

Z różnych przyczyn pasażerowie nie pasują do tych trzech założeń ponieważ:

1. pasażerowie są z reguły mniejsze, a nie większe od swoich żywicieli. Najczęściej, przynajmniej w odniesieniu do w miarę na-

turalnych środowisk, nie unicestwiają żywiciela, a tylko korzystają z części jego zasobów pokarmowych w tym samym czasie, kiedy ich źródło pokarmu korzysta z innych źródeł pokarmu z niższych poziomów troficznych. To, że pasożyty nie zabijają swojego żywiciela jest chyba dla ekologów dużą przeszkodą we włączaniu ich do ekologicznego modelowania, bo parazytoidy, które zabijają ofiarę, są uwzględniane w niektórych modelach, np. badających hipotezy związane z kontrolą biologiczną szkodników roślin¹;

2. pasożyt jest końcowym ogniwem w łańcuchu pokarmowym, a jednak może być ofiarą zwierząt, do których wniknął, ale które nie są jego żywicielami. Nie musi to być wcale taka mała porcja pożywienia; np. plerocerkoid (larwa) tasiemca z rodzaju *Ligula*, który ma do kilkunastu centymetrów długości i około 1 cm szerokości, może być znaczącą „przystawką” do ryby, z którą jest zjadany przez ptaka, niebędącego jego żywicielem ostatecznym. Pasożyty nie pasują do tego założenia również z tego względu, że atakują żywicieli z różnych poziomów troficznych, także swoich żywicieli z poziomu środkowego innego łańcucha pokarmowego, i ci żywicieli nie są bardziej bezpieczni, niż żywicieli z poziomu podstawowego tego łańcucha, bo są narażeni na podwójny atak: ze strony drapieżcy i ze strony pasożyta (zwłaszcza, o czym dalej, że pasożyt niekiedy predestynuje swojego żywiciela do stania się ofiarą drapieżcy);

3. założenie, że liczba zjadanych jest większa od liczby zjadających w większości przypadków również nie ma zastosowania do pasożytów, choć sprawa jest nieco skomplikowana. W zasadzie dany osobnik pasożyta eksploatuje jednego osobnika żywicielskiego, czyli mamy sytuację jeden kontra jeden. Ale pasożyty rzadko atakują swoją ofiarę w pojedynkę; zwykle w organizmie żywiciela znajduje się co najmniej kilka osobników jednego gatunku pasożyta (taki jednogatunko-

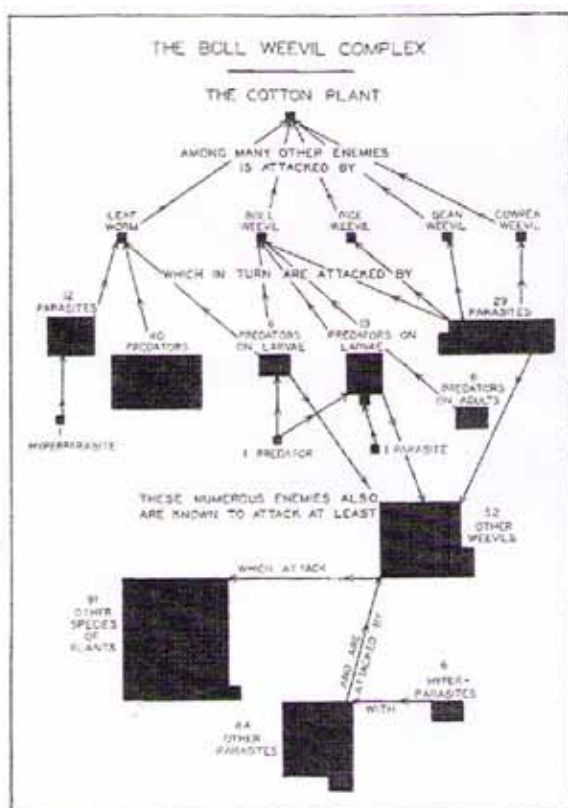
wy zbiór pasożytów zasiedlających organizm żywicielski określa się jako infrapopulację – ang. infrapopulation), lub reprezentujących różne gatunki (tworzące podzgrupowanie – ang. infracommunity). Czyli jeden osobnik żywicielski staje się ofiarą co najmniej kilku (czasami kilkuset) pasożytów. Wiele pasożytów ma jednak złożony cykl rozwojowy. Aby wydać potomstwo muszą kolejno przejść przez dwóch lub trzech żywicieli. Czyli w pełnej ontogenezie danego osobnika liczba „zjadanych” jest większa niż „zjadających”. Podobnie jest w przypadku krwiopijnych owadów i pajęczaków, które pobierają pokarm kilkakrotnie i z różnych osobników żywicielskich².

Jak podkreśla wielu autorów, badanie sieci troficznych jest trudne, gdyż są one z reguły skomplikowane, nawet jeśli liczba gatunków w badanym siedlisku jest ograniczona. Dotyczy to nawet tak względnie prostego układu, jak przedstawione przez PIERCE'A i współaut. (1912) powiązania między krzewami bawełny a ich szkodnikami i wrogami tych szkodników (Ryc. 1). O dziwo, w tej pierwszej wizualizacji „sieci troficznej” uwzględnione są również pasożyty. W tym schemacie warto zwrócić uwagę na jeden chwyt, upraszczający sieć: autor, który na pewno odróżniał gatunki drapieżników i pasożytów, ponieważ je policzył, umieścił je zbiorczo jako kategorie: xx drapieżników, xx pasożytów. Ten chwyt stosowany jest również współcześnie; wyróżnia się mianowicie kategorie gatunków troficznych, czyli grup gatunków zajmujących to samo miejsce w węźle sieci troficznej.

Sieci troficzne są ponadto w wielu przypadkach słabo zbadane, co też utrudnia ich analizę. Jak pisze prof. WEINER: „...Jesteśmy na etapie rozpoznawania powtarzalnych wzorców w zebranych materiale obserwacyjnym. Etap stawiania i testowania hipotez można uznać dopiero za rozpoczęty...” I dalej: „...Po pierwsze nie znamy kompletnych sieci troficznych naturalnych ekosystemów” (WEINER 1999, str. 250). Ta ostatnia uwaga szczególnie pasuje do przypadku pasożytów, których występowanie w wielu ekosystemach, szczególnie lądowych, jest słabo rozpoznane.

¹Przez długi czas nazwa „pasożyt” funkcjonowała wyłącznie w odniesieniu do organizmów zwierzęcych, eksploatujących inne organizmy zwierzęce. Z tego względu i ze względu na straty powodowane w uprawach organizmy pasożytujące na roślinach wydzielono w odrębną kategorię szkodników roślin. Obecnie najszerzej akceptowana jest definicja, określająca jako pasożyty wszystkie kategorie organizmów tworzących trwałe związki typu eksploatacyjnego z innymi organizmami, zarówno spośród Prokaryota, jak i Eukaryota. Jednak ze względów praktycznych termin „szkodniki roślin” nadal funkcjonuje, niezależnie od tego, czy dotyczy organizmów związanych z rośliną trwale, czy też tylko odwiedzających ją dla pobrania pokarmu.

²Wśród parazytologów zaczyna przeważać pogląd, że nie są to pasożyty, a mikrodrapieżniki, bo choć nie zabijają i nie zjadają swojej ofiary, to nie tworzą też z nią trwałego związku. Jednak prawdopodobnie będą one tradycyjnie umieszczane w publikacjach parazytologicznych, zwłaszcza, że większość z nich jest wektorami (przenosicielami) chorób pasożytniczych.



Ryc. 1. Najstarsza opublikowana „sieć troficzna” – plantacja bawełny; powiązania troficzne między krzewami bawełny, jej szkodnikami (chrząszcze-ryjkowce), drapieżnikami zjadającymi chrząszcze i ich pasożytami (PIERCE i współaut. 1912).

Polsce jedynymi badaniami, które miały pokazać drogi krążenia pasożytów, włączające gatunki żywicielskie z różnych poziomów troficznych, były zakrojone na szeroką skalę badania prof. WINCENTEGO WIŚNIEWSKIEGO (1958) na jeziorze Drużno. Ale i w tych badaniach najważniejszym podmiotem był pasożyt, co sprawiło, że wiele związków troficznych między organizmami wolno żyjącymi nie zostało uchwyconych. Zresztą w tym okresie (lata 50. XX w.) poziom nauk ekologicznych i ich narzędzia badawcze, zwłaszcza warsztat matematyczny, były dalekie od dzisiejszego poziomu.

Włączenie pasożytów jeszcze bardziej komplikuje sieć troficzną, co również może zniechęcać ekologów do ich uwzględniania, zwłaszcza przy założeniu, że nie odgrywają one większej roli w funkcjonowaniu ekosystemów³. Jednak wiele prac parazytologicznych, szczególnie prowadzonych od drugiej połowy XX w., pokazuje niesłuszność takiego

założenia, choć do niedawna nie nawiązywały one bezpośrednio do zagadnienia obecności pasożytów w sieci troficznej ekosystemów. Na ten aspekt parazytologii zwrócili uwagę dopiero w ostatnim dziesięcioleciu ubiegłego wieku, początkowo zajmując się głównie badaniem zjawiska „zagnieżdżenia” (ang. *nestedness*; patrz: Ramka 1) w strukturze zgrupowań pasożytniczych w określonych biotopach (GUÉGAN i HUGUENY 1994, ROHDE i współaut. 1998, VALTONEN i współaut. 2001), przy okazji wprowadzając nowe pojęcie: „anti-nestedness” (POULIN i GUÉGAN 2000) (anty-zagnieżdżenie?; patrz: Ramka 1), a także zwracając uwagę na różnice w uzyskiwanych, czasem sprzecznych wynikach, w zależności od zastosowanej metody badawczej (LAFFERTY i współaut. 2006b, TIMI i POULIN 2007).

Gwałtowny rozwój badań nad miejscem i rolą pasożytów w sieciach troficznych ekosystemów nastąpił na początku XXI w. (MARCOGLIESE i CONE 1997; MARCOGLIESE 2002; MOURITSEN i POULIN 2002; LAFFERTY i współaut. 2006a, b; HUDSON i współaut. 2006, WOOD 2006). Wśród nich szczególnie miejsce zajmują badania Lafferty’ego i jego współpracowników nad strukturą sieci troficznej w ekosystemie słonych bagien Carpinteria (Kalifornia). Wykorzystanie dostępnych informacji (wynikających z badań własnych i innych autorów) o cyklach rozwojowych pasożytów (głównie przywr) i diecie kręgowców, które mogłyby być żywicielami ostatecznymi tych pasożytów, dobitnie pokazało jak włączenie pasożytów zmienia strukturę tej sieci.

Skonstruowany przez LAFFERTY’EGO i współaut. (2006a) model sieci troficznej, uwzględniający pasożyty, pokazuje ogromne bogactwo łańcuchów pokarmowych i komplikacje wzajemnych powiązań między nimi. Porównując modele włączające pasożyty z modelem „kontrolnym” sieci zbudowanej tylko na bazie organizmów wolno żyjących autorzy ci wykazali znaczny wzrost wartości wskaźnika konektancji. Na podwyższenie wartości tego wskaźnika wpłynęła głównie obecność przywr, których skomplikowany cykl rozwojowy wymaga związków pokarmowych z żywicielami z co najmniej dwóch poziomów troficznych.

³Wyjątek stanowią badania epidemiologiczne, szczególnie w odniesieniu do patogenów z grupy wirusów i bakterii groźnych dla człowieka, a także badania szkodników roślin i ich parazytoidów.

Ramka 1

Konektancja (ang. connectance): proporcja realizowanych (stwierdzonych) związków troficznych w odniesieniu do liczby związków możliwych w sieci pokarmowej ekosystemu.

Zagnieżdżenie (ang. nestedness): miara asymetrii interakcji między organizmami; pokazuje, czy w badanym zbiorze można wyróżnić odrębne podzbiory i porównuje poziom ich podobieństwa.

Dotychczas w żadnej polskiej publikacji nie stworzono polskiego odpowiednika tego terminu. Użyty tu po raz pierwszy termin „zagnieżdżenie” został nam zasugerowany przez poproszonych o pomoc dwóch wybitnych ekologów, prof. Januarego Weinera z UJ i prof. Wernera Ulricha z Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu.

Anty-zagnieżdżenie (przeciwzagnieżdżenie)? (ang. anti-nestedness). Pojęcie to zostało zaproponowane przez POULINA i GUEGANA (2000) w odniesieniu do sytuacji, kiedy określony gatunek pasożyta nigdy nie występuje w zgrupowaniach bogatszych w gatunki, podczas gdy występuje w zgrupowaniach uboższych. Według autorów pojęcia „anti-nestedness” zgrupowania „anty-zagnieżdżeniowe” charakteryzują się niższą ekstenzywnością i średnią intensywnością występowania pasożytów niż zgrupowania „zagnieżdżeniowe”. Jest prawdopodobne, że termin ten dotychczas nie zaistniał w polskich publikacjach ekologicznych.

Drugim przedmiotem analizy LAFFERTY’E-GO i współaut. (2006 b) był charakter możliwych połączeń troficznych typu drapieżca-ofiara w badanym biotopie, przy uwzględnieniu pasożytów. Autorzy wyróżnili cztery podgrupy związków: klasyczne połączenie drapieżca-ofiara (oba organizmy wolno żyjące), również klasyczne połączenie pasożyt-żywiciel (gdzie ofiarą jest organizm wolno żyjący, a pasożyt pełni rolę drapieżcy), ponadto związek drapieżca-pasożyt (pasożyt ofiarą drapieżcy niebędącego jego żywicielem) oraz pasożyt-pasożyt (hiperpasożytnictwo). Okazało się, że w badanym ekosystemie występuje więcej związków pasożyt-żywiciel niż związków drapieżca-ofiara (więcej gatunków pasożytów niż zwierząt wolno żyjących występuje w charakterze drapieżcy) oraz więcej związków drapieżca-pasożyt niż drapieżca-ofiara (więcej gatunków pasożytów niż zwierząt wolno żyjących staje się ofiarami drapieżców). Autorzy wykazali, że włączenie do modelu pojedynczo każdej z trzech kategorii związków uwzględniających pasożyty powodowało wzrost wartości wskaźników konektancji i zagnieżdżenia. Według niektórych badaczy, im wyższa jest wartość tych wskaźników tym stabilniejszy jest ekosystem. Jeśli mają oni rację, to należałoby również założyć, że obecność pasożytów przyczynia się do utrzymywania ekosystemu w stanie względnej stabilności.

Niedoszacowanie liczby realizowanych związków troficznych i wynikające stąd poważne niedoszacowanie wskaźników konektancji i zagnieżdżenia nie jest jedynym nega-

tywnym skutkiem pomijania pasożytów przy badaniu funkcjonowania ekosystemów.

Rozpatrzmy tu jeszcze jedno założenie klasycznej ekologii: zmiany ilościowe jednego z poziomów piramidy troficznej powodują powstanie kaskady ekologicznej – kolejno następujących zmian na innych poziomach troficznych. W przeciwieństwie do poprzednio omówionych, obecność pasożytów doskonale pasuje do tego założenia, przede wszystkim poprzez różnorakie oddziaływanie na żywiciela. Na ten temat zebrano już bardzo wiele informacji, wskazujących między innymi na rolę pasożytów w regulacji liczebności populacji żywicieli w biotopach. Ten wpływ pasożytów może się realizować różnymi drogami.

Bezpośrednie powodowanie śmierci żywicieli jest zjawiskiem raczej rzadkim w naturalnych warunkach środowiskowych. Wiele informacji wskazuje, że w starych ewolucyjnych układach pasożyt-żywiciel pasożyty zabijają zwykle osobniki słabe, niedożywione lub nękanie innymi chorobami. Są w tym przypadku raczej dodatkowym, a nie głównym sprawcą śmierci osobnika (jak np. tak zwane choroby oportunistyczne u ludzi z osłabionym systemem immunologicznym). Zdrowy organizm chroni się przed pasożytami, uruchamiając swój system obronny, który nie dopuszcza do zbytnej eksploatacji żywiciela przez pasożyty. Natomiast w młodych ewolucyjnych układach, do których niewątpliwie należą pasożyty człowieka i zwierząt udomowionych, takie mechanizmy mogą jeszcze nie być w pełni rozwinięte, dlatego pasożyty

mogą (i robią to) wywoływać stany chorobowe. Nowe układy nie są wyłącznie zaszłościami historycznymi; możemy „na gorąco” obserwować ich powstawanie również w Polsce. Na przykład, introdukowane z Dalekiego Wschodu ryby, amur i tołpyga, przywlekły ze sobą kilka gatunków pasożytów, które okazały się ekspansywne i nie tylko skolonizowały ryby rodzime, ale w chowie mieszanym częściej były znajdowane w karpiu, niż w swoich oryginalnych żywicielach, z którymi zostały przywleczone (POJMAŃSKA i CHABROS 1993). W nowych układach patogeny, często niegroźne dla swojego właściwego żywiciela, mogą prowadzić do ciężkich schorzeń ze skutkiem śmiertelnym włącznie; mogą być szczególnie inwazyjne i wywoływać epidemie (np. przypadek AIDS oraz ptasiej i świńskiej grypy). Niekiedy również w warunkach naturalnych i w odniesieniu do starych ewolucyjnie układów może dojść do masowych pojawów pasożytów, co może mieć śmiertelne skutki dla żywicieli, ale zwykle jest to spowodowane jakimiś zmianami w środowisku, które (np. wzrost temperatury) zaburzą procesy życiowe żywicieli, w tym również procesy zapobiegające nadmiernej eksploatacji żywiciela przez pasożyty.

Istnieją udokumentowane przesłanki upoważniające do stwierdzenia, że w te procesy włączony jest nie tylko system obronny żywiciela, prowadzący do unicestwienia (zabicia) lub unieszkodliwienia (np. przez odizolowanie torbielą) pewnej liczby pasożytów, ale także konkurencja wewnątrz infrapopulacji lub podzgrupowania pasożytów. Opisane w polskiej literaturze przypadki mniejszych rozmiarów pierwotniaków z dużych liczebnie infrapopulacji w skorupiakach (ograniczenie masy pasożytów: MICHAJŁOW 1968) oraz zahamowania rozwoju części larw w żywicielu pośrednim (ograniczenie zapotrzebowania na pokarm: KISIELEWSKA 1957) są prawdopodobnie wynikiem takiej konkurencji o pożywienie. WIŚNIEWSKI (1955) nazwał to zjawisko pułapem pojemności żywiciela na pasożyty. Jeśli ten pułap zostanie przekroczony, to znaczy, jeśli zbyt dużo zasobów energetycznych przepłynie z żywiciela do pasożytów, nastąpi jego śmierć. Śmierć przypadkowych nielicznych osobników może nie mieć wpływu na liczebność populacji żywicielskich, a tym samym na funkcjonowanie ekosystemu. Natomiast jeśli dojdzie do śmierci takiej liczby żywicieli, która przekracza „normalny” wskaźnik śmiertelności danego gatunku w stabilnym ekosystemie (wskaźnik

śmiertelności wyższy od wskaźnika narodzin), jak na przykład w przypadku wybuchu epidemii, może to wywołać szereg następujących po sobie zmian w ekosystemie, czyli wywołać kaskadę ekologiczną. Jeśli taka sytuacja zaistnieje, może mieć dalekosiężne skutki pośrednie. Na przykład wielkim zagrożeniem wygaśnięcia niewielkiej populacji rysia iberyjskiego *Felis pardina* w Hiszpanii była choroba wirusowa, która w latach 50. XX w. zdziesiątkowała króliki, główny pokarm tego relikтового drapieżnika (FERRER i NEGRO 2004).

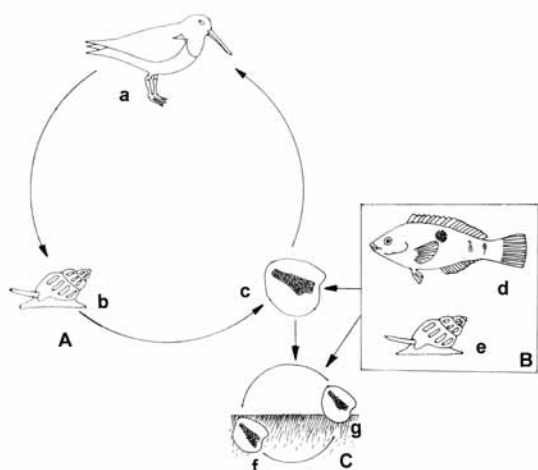
W warunkach naturalnych zjawiskiem częstszym niż bezpośrednio zabijanie, jest pośrednie przyczynianie się pasożytów do śmierci żywiciela. Wiadomo, że niektóre pasożyty nie zabijają, ale obniżają kondycję żywiciela, przez co jest on łatwiejszym łupem drapieżcy. W tym kontekście często wymienia się larwę tasiemca *Ligula intestinalis*, która osiedla się w jamie ciała ryby, gdzie znacznie rośnie i prawie osiąga dojrzałość płciową, nie tylko pozbawiając żywiciela liczącej się ilości substancji odżywczych, ale i uszkadzając jego narządy wewnętrzne. Taka osłabiona ryba pływa bliżej powierzchni wody, gdzie łatwo może być schwytana przez rybożerne ptaki. Innym podręcznikowym przykładem są metacerkarie przywr z nadrodziny Diplostomoidea, lokujące się w oku ryby, co może doprowadzić do jej ślepoty, a tym samym do kłopotów ze zdobywaniem pożywienia i unikaniem naturalnych wrogów. Ciekawe są wyniki prac nad populacjami pardw z Wysp Brytyjskich (DOBSON i HUDSON 1992; HUDSON i współaut. 1992 a, b); pardwy schwytane przez drapieżniki (badano niedojedzone pozostałości) lub znalezione martwe były silniej zarażone nicieniami *Trichostrongylus tenuis*, niż pardwy upolowane przez myśliwych; może to wskazywać, że silne zarażenie prowadziło bezpośrednio (pardwy martwe) lub pośrednio przez osłabienia kondycji (pardwy – łup drapieżników) do śmierci osobnika żywicielskiego, natomiast niewielka liczba pasożytów nie wywoływała takiego negatywnego oddziaływania.

Większa podatność na stanie się łupem żywiciela z wyższego poziomu troficznego może też być wynikiem manipulowania przez pasożyta fenotypem żywiciela – jego behawiorem lub cechami fizycznymi. Klasyyczny przykład podręcznikowy manipulowania behawiorem żywiciela, to metacerkaria *Dicrocoelium dendriticum*, która lokuje się w zwoju podprzelykowym mrówki. Ucisk

metacerkarii na zwój nerwowy powoduje zaciśnięcie szczęk mrówki na liściu czy źdźble trawy, co uniemożliwia jej powrót do mrowiska, a predestynuje do połknięcia przez pasącą się owcę – żywiciela ostatecznego tej przywry. Równie szeroko znana jest zmiana fototaksji kielży zarazonych larwami kolcogłów, powodująca że kielże pływają bliżej powierzchni wody, gdzie żerują kaczkami – żywicieli ostateczni tych pasożytów. Manipulowanie wyglądem też jest zjawiskiem często spotykanym w przyrodzie; szczególnie dotyczy to larw przywr i kolcogłów w żywicielach pośrednich. Są to na przykład ciemne, żółte lub czerwone plamy otaczające ulokowane pod skórą ryb metacerkarie, ciemno zabarwione cysty larw kolcogłów, prześwitujące przez półprzezroczyste okrywy ciała skorupiaków, lub wręcz zmiana zabarwienia okryw ciała zarazonych osobników (obszerniejsze omówienie tego zagadnienia w podręczniku NIEWIADOMSKIEJ i współaut., 2001). Choć manipulacje fenotypem żywiciela, ułatwiające kontakt drapieżcy z zarazoną ofiarą, są niewątpliwie ewolucyjnie wypracowaną strategią w określonym układzie pasożyt-żywiciel, korzystną dla pasożyta, ich oddziaływanie ma również inne skutki dla ekosystemu. Przede wszystkim pasożyty mogą uczestniczyć w procesach regulujących liczebność populacji obu partnerów układu, eliminując nie tylko zarazone osobniki żywicielskie, ale również pewną pulę pasożytów własnego lub innego gatunku, które przez połknięcie z żywicielem dostaną się do niewłaściwego dla nich łańcucha pokarmowego. W tym przypadku staną się ofiarą, źródłem pokarmu dla zwyczajcy. Inspirujące pod tym względem są badania AEBY (2002) nad koralowcami. Są one żywicielami metacerkarii *Podocotyloides stenometra* (Opecolidae), których obecność powoduje, że polipy są rozdęte i zabarwione na różowo; dzięki temu są lepiej widoczne i masowo zjadane przez ryby chetonikowate, które są z kolei żywicielami ostatecznymi tych przywr. Aeby stwierdziła, że ryba może w ciągu 30 min. połknąć wraz z polipami ponad 300 metacerkarii, ale tylko około 10% potrafi się w niej osiedlić i dalej rozwijać (LAFFERTY 1999, na podstawie ustnej informacji Greta Aeby). Pozostałe giną. Na takim „odrobaczaniu” zyskuje również kolonia koralowców, bo na miejscu zarazonych, rozwijają się zdrowe polipy.

Niezwykle interesujące badania eksperymentalne i terenowe, zinterpretowane w kilku publikacjach (THOMAS i POULIN 1998;

MOURITSEN 2002; MOURITSEN i POULIN 2002, 2003) zostały przeprowadzone w Nowej Zelandii. Dotyczyły one przywry *Curtuteria australis* (Echinostomatidae), która zamyka cykl w trzech żywicielach: ślimaku *Cominella glandiformis*, małżu *Austrovenus stutchburyi* i ptaku ostrygojadzie *Hameatopus ostralegus*. Cerkarie uwalniane ze ślimaka atakują małża i lokują się w jego nodze, co przy dużym zagęszczeniu pasożytów powoduje jej niedorozwój. Zarazony małż nie może zagrzebać się w mule i łatwiej staje się ofiarą ostrygojadów, co zostało udowodnione w odpowiednio zaprojektowanym terenowym eksperymencie. Mimo to, tylko niewielki procent metacerkarii ma możliwość zakończenia cyklu w żywicielu ostatecznym, bo małż ma jeszcze dwóch innych wrogów: przede wszystkim rybę *Notolabrus celidotus*, ale także ślimaka, który *nota bene* jest pierwszym żywicielem w cyklu rozwojowym tej przywry; oba te drapieżniki nie zjadają całego małża, a „obgryzają” tylko jego niezagrzebaną nogę, w której znajdują się metacerkarie. Jednak małż, uwolniony od nadmiaru metacerkarii, może odzyskać zdolność zagrzebywania się w mule (i ponownego zarażenia się cercariami), gdyż jego noga ma zdolności regeneracyjne. Według autorów (MOURITSEN i POULIN 2003) w tej skomplikowanej drodze od pierwszego żywiciela do żywiciela ostatecznego (patrz: Ryc. 2) tylko 2,5% metacerkarii osiąga sukces rozrodczy w żywicielu ostatecznym. Jeśli chodzi o rolę pasożytów w funkcjonowaniu tego ekosystemu, to mamy tu zarówno udział w regulacji liczebności populacji małża i samego pasożyta, wpływ na pionowe rozmieszczenie małża, udział w puli pokarmowej ptaka, ryby i ślimaka. Ponadto, biorąc pod uwagę tylko jedną postać rozwojową tej przywry, metacerkarię, możemy zaobserwować jej zmieniające się usytuowanie w sieci troficznej i splątanie łańcuchów pokarmowych. Jest ona szczytowym ogniwem w łańcuchu, w którym na niższym poziomie znajduje się małż, ale może też być szczytowym ogniwem względem ślimaka, jeśli przeżyje w nim jako w żywicielu paratenicznym (nie zostanie strawiona, a osiedli się w tkankach); w łańcuchu pokarmowym ryby „obgryzającej” nogę małża jest ogniwem środkowym. A przecież w pełnym cyklu życiowym przywry mamy jeszcze trzy stadia rozwojowe wymagające odrębnych powiązań w sieci troficznej: pokolenia partenogenetyczne: sporocystę i redię w ślimaku, oraz postać dorosłą w ptaku.



Ryc. 2. Miejsce przywry *Curtuteria australis* w strukturze i funkcjonowaniu ekosystemu przybrzeżnych wód morskich w Nowej Zelandii.

A – cykl rozwojowy przywry: a – ptak, żywiciel przywry dorosłej, b – ślimak, żywiciel pokoleń partenogenetycznych: sporocyst, redii i cercarii, c – małż, żywiciel metacerkarii, które lokalizują się w jego nodze, powodując jej niedorozwój i niemożność zagrzebania się w mule; B – wrogowie małża, „podgryzający” jego nogę, a przy okazji zjadający znajdujące się tam metacerkarie; d – ryba, e – ślimak (ten sam gatunek, co „b”); C – zmiana lokalizacji małża w środowisku pod wpływem obecności metacerkarii i zmiana jego podatności na stanie się pokarmem ptaka: f – niezarażony małż zagrzebany w mule, trudno dostępny dla ptaka, g – zarażony małż pozostający na powierzchni mułu z powodu niedorozwoju nogi, łatwa zdobycz ptaka (a tym samym szansa zamknięcia cyklu i wydania potomstwa przez przywry); niektóre z tych małży odzyskują zdolność zagrzebywania się, gdyż noga, uwolniona przez „podgryzaczy” od metacerkarii, łatwo regeneruje (według MOURITSENA i POULINA 2003, zmieniona).

Ciekawy jest też przypadek cyklu rozwojowego przywry *Gynaecocotyle adunca* (Microphaliidae) – pasożyta mew. Pierwszym żywicielem w tym cyklu jest ślimak *Ilyanassa obsoleta* żyjący w morzu na głębokości

kilku metrów. Z kolei, żywicielem metacerkarii są różne skorupiaki żyjące na granicy zasięgu fal i stanowiące pokarm mew. Mimo tej różnicy w strefach występowania dwóch kolejnych żywicieli cykl może się zamknąć dzięki manipulacji pasożyta behawiorem żywiciela i behawiorem samego pasożyta: zarażone ślimaki przenoszą się na płycznę bliżej brzegu i dopiero tam, gdzie już możliwy jest kontakt ze skorupiakiem, cercarie opuszczają swojego żywiciela. Manipulacja pasożyta powoduje zmiany w pionowym rozmieszczeniu tego mięczaka w środowisku (CURTIS 1987). Zagadnienie manipulacji fenotypem żywiciela omówił szerzej COMBES (1999) w książce poświęconej ewolucji pasożytnictwa.

Pasożyt nie musi bezpośrednio lub pośrednio doprowadzać do śmierci żywiciela, aby brać udział w regulacji liczebności jego populacji. Robi to, i być może znacznie skuteczniej, przez obniżanie jego sukcesu reprodukcyjnego. Najczęściej dzieje się to przez uszkodzenie męskich gruczołów płciowych, niekiedy nawet całkowitą kastrację. Przykładów jest wiele, szczególnie dotyczą one bezkręgowców (przegląd literatury na ten temat można znaleźć w artykule MOURITSENA i POULINA 2002). Obniżenie sukcesu rozrodczego obserwowano także u kręgowców: u ryb zarażonych plerocerkoidami tasiemców z rodzaju *Ligula* (m. innymi własne obserwacje), u pardw zarażonych nicieniami (DOBSON i HUDSON 1992; HUDSON i współaut. 1992a, b), u ptaków nękanych przez pasożyty zewnętrzne (MAZGAJSKI i KĘDRA 1997, TOMPKINS i BEGON 1999), ale tych obserwacji jest zdecydowanie mniej.

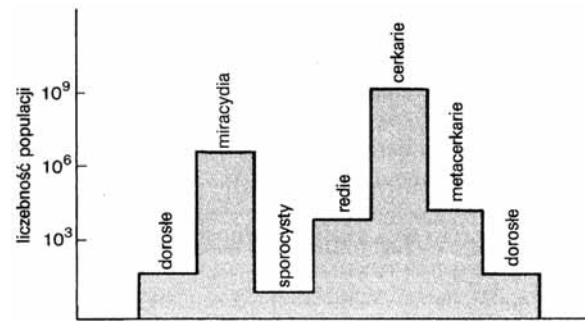
Słabo poznany, choć referowany w niektórych publikacjach, jest udział pasożytów w modulowaniu cech fizycznych środowiska, określanego jako „inżynieria ekosystemu”. Pojęcie „inżynierów ekosystemu” pochodzi z publikacji JONESA i i współaut. (1994, 1997), przy czym wyróżnili oni dwie kategorie „inżynierów”: autogenicznych i allogenicznych (Ramka 2).

Ramka 2

Inżynierami ekosystemu są organizmy, które bezpośrednio lub pośrednio modulują dostępność zasobów pokarmowych dla innych gatunków, przez wywoływanie zmian fizycznych w elementach biotycznych i abiotycznych ekosystemu, co powoduje modyfikację istniejących lub powstawanie nowych siedlisk, a tym samym wpływa na jego funkcjonowanie. Inżynierowie autogeniczni zmieniają środowisko przez własne struktury fizyczne, inżynierowie allogeniczni – przez zmianę struktur fizycznych innych organizmów, które z kolei zmieniają środowisko.

Zagadnienie to zostało opisane w oparciu o cytowane już badania nad małżami *Austrovenus stutchburi*, zarażonymi metacerkariami przywry *Curtuteria australis*, a przedstawione i zinterpretowane w cyklu prac (THOMAS i POULIN 1998; THOMAS i współaut. 1998, 1999; LAFFERTY i współaut. 2000; patrz: POJMAŃSKA 2002). Opierając się na wielu znanych przykładach i na własnych obserwacjach daleko idących zmian cech fizycznych i behawioralnych żywiciela, autorzy tych publikacji doszli do wniosku, że zmanipulowany osobnik może stać się ekwiwalentem nowego organizmu, wchodzącego w nowe, bezpośrednie lub pośrednie interakcje z innymi organizmami. W badanym terenie skorupy małży stanowiły w mulistym podłożu jedyne twarde elementy, chętnie wykorzystywane przez liczne organizmy osiadłe i pełzające. Ponieważ zarażone małże z powodu niedorozwoju nogi nie zagrzebują się w mule, tworzą na jego powierzchni odrębne siedlisko dla tych organizmów. To z kolei pociąga za sobą zmianę struktury przestrzennej niektórych elementów biocenozy, w tym rozdzielanie przestrzenne dwóch licznie występujących gatunków, między którymi, zdaniem autorów, występuje związek troficzny typu drapieżca-ofiara. Ten związek zostaje rozerwany, gdyż drapieżny małż *Notoacmea helmsi* osiada na skorupach małży niezagrzebanych, a ukwiał *Anthopleura aureoradiata* głównie na małżach zagrzebanych. W ujęciu tych autorów pasożyt, który manipuluje żywicielem jest „inżynierem allogenicznym”, natomiast zmanipulowany żywiciel, który bezpośrednio ingeruje w środowisko – „inżynierem autogenicznym”.

Należy jeszcze wspomnieć, że zwierzęta zagrzebujące się w mule mogą stabilizować jego strukturę dzięki sieci kanalików, w których się lokują. Pełzanie po powierzchni narusza tę strukturę, podobnie jak brak niektórych zagrzebujących się organizmów, powodując perturbacje w pionowym rozmieszczeniu fauny zamieszkującej tę strefę wód przybrzeżnych. MOURITSEN i współaut. (1998; cytowane za: MOURITSEN i POULIN 2002) opisali zmiany w strefie przybrzeżnej Atlantyku, gdzie masowa inwazja cerkarii przywry z grupy Microphaliidae spowodowała całkowite wymarcie zagrzebujących się w mule równonogów *Corophium volutator*. Pociągnęło to za sobą znaczne zmiany w topografii terenu, co było przyczyną równie znacznych zmian w liczebności mikro- i makrofauny.



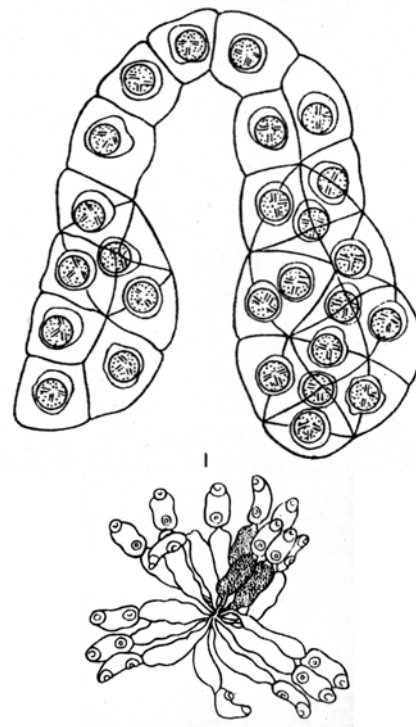
Ryc. 3. Wahania liczebności populacji na kolejnych etapach cyklu rozwojowego przywry (NIEWIADOMSKA i współaut. 2001; według JONESA 1967).

W tej samej publikacji autorzy, opierając się na udokumentowanych procesach zachodzących w skalistej strefie przypliwów Atlantyku i na dostępnych obserwacjach dotyczących pasożytów, opracowali modele prognozujące, jaki byłby los niektórych biocenoz, gdyby zabrakło w nich pasożytów. Pierwszoplanowymi aktorami w jednym z tych modeli były algi jako producenci, i konsumenci: ślimak *Littorina littorea*, który w zależności od wielkości żywi się różnymi gatunkami alg, i mewa, w której diecie znajdują się te ślimaki. W modelu bez pasożytów rozrodczość ślimaków była tak duża, że gatunek ten zdominował miejscową faunę i wyjadł większość gatunków alg; pozostały tylko nieliczne gatunki, odporne na wyżeranie. Nastąpiłoby katastrofalne zubożenie ekosystemu. Jeśli do modelu wprowadzi się przywry, których pierwszym żywicielem jest *Littorina littorea*, sytuacja ulega radykalnej zmianie. Rozwijające się pasożyty powodują śmierć niektórych osobników, u innych wywołują kastrację, nie dopuszczając ich do rozrodu. Liczebność ślimaków spada, a w następstwie pojawia się znacznie więcej gatunków alg, co pozwala osiedlać się innym gatunkom ślimaków, w tym o mniejszych rozmiarach: pojawia się *L. saxatilis*, *L. obtusata*, *L. obsoleta*. Środowisko staje się bardziej atrakcyjne również dla mniejszych ptaków; między innymi dla kilku gatunków brodziec. Powraca bogactwo i różnorodność ekosystemu. Również w pozostałych modelach, z udziałem innych aktorów, wynik obecności pasożyta był podobny. Nie dziwi więc, że twierdząca była odpowiedź HUDSONA i współaut. (2006) na pytanie zadane w tytule ich przeglądowego artykułu: *Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites?*

Opisane wyżej przykłady pokazują wielokierunkowe zaangażowanie pasożyta w dynamikę struktury i funkcjonowania ekosystemu. Pasożyt wykorzystuje żywiciela jako miejsce bytowania i źródło pokarmu; uczestniczy w procesach regulacji liczebności jego populacji poprzez bezpośrednie lub pośrednie przyczynianie się do śmierci niektórych osobników; zmieniając jego behavior może powodować również zmiany w jego przestrzennym rozmieszczeniu, co z kolei może wywoływać różnego rodzaju reperkusje w środowisku, dotykające także jego cech fizycznych. Ale jednocześnie uruchamia mechanizmy regulujące liczebność własnej populacji przez wywołanie odpowiedzi immunologicznej ze strony żywiciela, przez doprowadzanie do wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej konkurencji, przez wytworzenie w sieci pokarmowej dodatkowych węzłów, prowadzących go wprawdzie niekiedy do osobniczego unicestwienia, ale wpisujących go, jako niebagatelny element, w bilans energetyczny ekosystemu.

Ten ostatni aspekt obecności pasożytów w ekosystemie jest kompletnie pomijany przez ekologów, a również rzadko podnoszony przez parazytologów (z wyjątkiem jednego zjawiska, o którym dalej). Tym nie mniej nagromadziło się nieco informacji pozwalających z grubsza ocenić jego wagę.

W środowisku zewnętrznym znajduje się mnóstwo stadiów dyspersyjnych, wydalanych przez większość pasożytniczych Eukaryota: cysty pierwotniaków, jaja i larwy pasożytniczych Metazoa. Niektóre z nich mają bardzo krótki żywot, jak wolno pływające miracydia i cercarie przywr digenicznych, onkomiracydia przywr monogenicznych, koracydia tasiemców z rodziny Diphyllbothriidae; większość z nich albo jest zjadana przez organizmy bentoso- i planktonożerne, albo ginie śmiercią naturalną i staje się pokarmem organizmów detrytosożernych. Tych ginących (głównie w środowisku wodnym) postaci rozwojowych jest bardzo dużo: DRONEN (1978), który przez 2 lata badał liczbę stadiów rozwojowych przywry *Haematoloechus coloradensis* w 1 m³ wody wybranego zbiornika, obliczył, że z ponad 80 tysięcy jaj, tylko około 8 miracydiów dotarło do właściwego ślimaka, z prawie 3000 cercarii, które opuściły zarazone ślimaki tylko 3 osiągnęły w ważkach rozwój do postaci metacercarii, a średnia liczba postaci dorosłych nowego pokolenia w żywicielach ostatecznych nie osiągnęła nawet wartości równej 1. Podobnie SUDARIKOW i współaut. (1976)



Ryc. 4. Wydalane do środowiska zewnętrznego stadia dyspersyjne pasożytniczych płazińców, mogące stanowić pokarm planktonowych i bentosowych bezkręgowców.

A – wydalone w pakiecie jaja tasiemca *Aploparaksis furcigera*, B – grupa połączonych ogonami osobników *Cercaria rhionicola* (NIEWIADOMSKA i współaut. 2001).

stwierdzili, że aż 99% cercarii *Diplostomum spathaceum* nie ma możliwości opanowania właściwego żywiciela pośredniego. Straty ponoszone na każdym etapie skomplikowanego rozwoju przywr z kilkakrotnym rozmnażaniem (co najmniej dwa pokolenia partenogenetyczne i pokolenie płciowe) i co najmniej dwukrotną zmianą żywiciela wymownie pokazuje analiza przeprowadzona przez JONESA (1967) (Ryc. 3). Na pierwszy rzut oka może się wydawać, że przy niewielkich rozmiarach pasożyta jest to słabo wydajne źródło pożywienia. Ale w niektórych przypadkach jest to całkiem pokaźna porcja białka, jak wydalone pakietami lub z fragmentami strobili jaja niektórych tasiemców, cercarie wydalone w dużych skupiskach, lub nawet połączone ogonami w rozetę (Ryc. 4). Wolno pływające stadia rozwojowe pasożytniczych skorupiaków, czy występujące w glebie larwy pasożytniczych nicieni, wcale nie są mniejsze od różnych organizmów bentosowych i planktonowych oraz żyjących w glebie drobnych bezkręgowców, a połknięte przez niewłaściwego dla pasożyta

konsumenta zostają po prostu strawione. Podobny los spotyka zamknięte w żywicielach pośrednich larwy tasiemców, przywr, nicieni i kolcogłówów, a jak wspominałyśmy – niektóre z nich (jak np. *Ligula*) są całkiem duże.

Ale na szczególną uwagę zasługuje specyficzna forma współpracy między dostawcą (ale nie źródłem) pożywienia a zwierzęciem, które to pożywienie wykorzystuje. Polega ona na tym, że jedno zwierzę odżywia się pasożytami zewnętrznymi bytującymi na innym zwierzęciu. W anglojęzycznej literaturze zjawisko to jest określane jako „cleaning symbiosis”, a organizmy współdziałające – jako „client” i „cleaner”; na polski można by to przetłumaczyć jako „symbioza sprzątanania” w której biorą udział klient i sprzątacza⁴. Wydaje się jednak, że termin ten, choć wygodny w użyciu, nie oddaje dobrze charakteru tego zjawiska. Termin „symbioza” oznacza różnego rodzaju trwałe (choć czasem niekonieczny) związki między dwoma organizmami różnych gatunków, natomiast w tym przypadku jest to raczej zgoda jednego zwierzęcia (klienta) na krótką wizytę innego zwierzęcia (sprzątacza) i w pewnym sensie odpowiada polskiemu terminowi „protokooperacja”, który oznacza luźne i niekonieczne współbywanie dwóch organizmów różnych gatunków, korzystne dla obu partnerów. Z punktu widzenia sieci troficznej sytuacja każdego z partnerów symbiozy sprzątanania krańcowo się zmienia. Klient, który w łańcuchu pokarmowym pasożyta był ofiarą, w łańcuchu pokarmowym „sprzątacza” staje się niewykłanym w łańcuch pokarmowy przyjaznym środowiskiem, w którego obrębie pasożyt z pozycji zwycięzcy przeistacza się w ofiarę – środkowe ogniwo łańcucha pokarmowego konsumenta z wyższego poziomu troficznego.

Przykłady takiej kooperacji są liczne, niektóre bardzo znane i zadziwiające, jak na przykład ptaki wyjadające pasożyty z wnętrza szeroko rozwartej paszczy krokodyla. Jako sprzątacze znane są niektóre skorupiaki, ryby i ptaki, klientami są różne kręgowce. Skorupiaki (krewetki i kraby) pobierają na przykład pokarm z ryb i żółwi, ryby – z żółwi i innych ryb, ptaki – z różnych gadów i ssaków, głównie kopytnych (POULIN i GRUTTER 1996). Ogólnie więcej znanych przykładów dotyczy środowiska wodnego, niż lądowego. Najwięcej badań przeprowadzono w tropikach (w ekosystemach raf koralowych), nieliczne w strefie umiarkowanej

⁴Zagadnienie „cleaning symbiosis” nie było do tej pory w Polsce badane, ani poruszane w polskojęzycznej literaturze. Nie udało nam się znaleźć ani jednej polskiej publikacji omawiającej ten temat.

(Morze Śródziemne). Jak wynika z podsumowania obszernej, gromadzonej od lat 60. XX w. literatury, dokonanego przez GRUTTER (2002), która od wielu lat bada różne aspekty tego zjawiska, w środowisku morskim pasożytnicze Isopoda były pobierane z ryb przez 20 gatunków innych ryb i przez kraby; pasożytnicze Copepoda – z ryb przez 15 gatunków innych ryb; Amphipoda – przez ryby z innych ryb, przez ryby z wielorybów, przez kraby z żółwi i jaszczurek wodnych; Monogenea – z ryb przez 11 gatunków innych ryb. Według szacunków GRUTTER (1966, 2002) ryba sprzątająca może jednego dnia usunąć z ryby-klienta ponad 1000 pasożytniczych skorupiaków, przy czym dla niektórych ryb (*Labroides dimidiatus*) pasożyty te (głównie Gnathidae) stanowiły 90% dziennej porcji pokarmu. Biorąc te liczby pod uwagę, nie można bagatelizować, przynajmniej w ekosystemach morskich, udziału pasożytów zewnętrznych jako źródła pożywienia dla innych organizmów. Warto też podkreślić korzyści klienta: uwalnianie go od pasożytów poprawia jego kondycję, a być może, także jego sukces rozrodczy (POULIN i GRUTTER 1996). Te aspekty symbiozy sprzątanania zachęciły niektórych hodowców do wykorzystywania ryb-sprzątaczy w fermowym chowie ryb komercyjnych.

Omówione przykłady pokazują, dlaczego nie można lekceważyć miejsca i roli pasożytów w strukturze i funkcjonowaniu ekosystemów. Pasożyty tworzą w sieci troficznej nowe węzły i pokazują dodatkowe drogi krążenia materii i przepływu energii przez różne poziomy troficzne. Są nie tylko szczytowymi konsumentami, ale i źródłem energii w środkowych ogniwach wielu łańcuchów pokarmowych. Są jednym z elementów biorących udział w mechanizmach regulujących liczebność poszczególnych populacji konsumentów. Mogą wpływać na bogactwo i różnorodność biologiczną ekosystemu oraz na powstawanie nowych związków troficznych między organizmami. Pomijanie pasożytów w analizach ekologicznych nie tylko dajeubożony obraz struktury ekosystemu, ale również nie ujawnia wszystkich mechanizmów w nim działających. Należy mieć świadomość, że w badaniach ekosystemów każde matematyczne modelowanie, które nie uwzględnia pasożytów jako jednej ze zmiennych, jest obciążone poważnym błędem.

Być może, a nawet na pewno, włączanie pasożytów do matematycznego opisywania procesów, które zachodzą, lub mogą zachodzić w przyrodzie, wymaga udoskonalenia matematycznego warsztatu badawczego. Ale

z tymi trudnościami warto się zmierzyć, a na pewno wymaga to większego wysiłku i ściślejszej współpracy między „czystymi” („makroscopie”, jak to określił BYERS 2009) ekologami i parazytologami.

I jeszcze jedna uwaga. Modelowanie matematyczne jest niezwykle ważnym narzędziem w poszukiwaniu ogólnych prawideł rządzących krążeniem materii i przepływem energii na naszym globie, zwłaszcza w przewidywaniu zakłóceń wynikających z działalności człowieka. Jednak to modelowanie musi się opierać na solidnych obserwacjach współwystępowania różnych organizmów o różnych wymaganiach życiowych i w różnych okolicznościach, a tego nie da się osiągnąć wyłącznie w zaciszu gabinetów i laboratoriów. M. J. WOOD (2006) podsumowując w artykule: „*Parasites entangled in food webs*” dotychczasowe próby wykazania roli pasożytów w tej materii, napisał między innymi: „*Zrozumienie złożonych interakcji wśród żywicieli, pasożytów, drapieżników i ofiar [...] zostało osiągnięte głównie staroświeckimi*

metodami: z zabłoconymi buciorami i upa-pranymi rękami, przy pomocy zwykłego mikroskopu. Czy istnieje niebezpieczeństwo, że pokusy frapującego postępu technologicznego w biologii spowodują zanik tych fundamentalnych zdolności? Apokryfowy przepis Glasse’a na piezzonego zająca zaczyna się: ‘Najpierw złap swojego zająca!’”. Ten cytat można potraktować jako przesłanie, szczególnie dla młodych, żądnych postępu badaczy, aby w swojej pracy mądrze wykorzystywali wszystkie możliwości: aby nie rezygnując z fascynujących zdobyczy technologicznych, nie unikali bezpośredniego kontaktu z żywą przyrodą.

Autorki składają serdeczne podziękowania prof. Januaremu Weinerowi za cenne uwagi i wskazówki przekazane po przeczytaniu szkicu tego artykułu, jak również prof. Wernerowi Ulrichowi za przybliżenie znaczenia pojęcia „zagnieżdżenie”.

PARASITES – INCONVENIENT ELEMENT IN THE STRUCTURE OF ECOSYSTEM FOOD WEB

Summary

One of the fundamental aspects of ecological investigation is to describe the flow of mass and energy in an ecosystem, that is to define the trophic relations among the co-occurrent organisms. These relations form the complicate web of trophic chains, in which the subsequent links indicate “who eats whom”. In handbooks of ecology the role of parasites in ecosystem functioning is often underestimated or even ignored, probably because that is rather difficult to find them in or on the other living creatures, and because they do not fit to some fundamental theoretical concepts of ecology. The examples: 1) consumer is bigger than its prey – parasites are always smaller than their host; 2) the higher trophic level the weaker vulnerability to predators – parasites may increase the vulnerability of their hosts to predators, and parasites which are at the top of the trophic chain may be in some circumstances a prey of the predators; 3) the number of organisms being eaten is higher than the number of eating organisms (more preys than predators) – generally one animal hosted several parasites, therefore the number of eating organisms is higher than the number of individuals being eaten.

The inclusion of parasites greatly complicates the food webs by increasing the number of trophic chains. The case of digenans – with their complex life cycle – is the a remarkable example of such complications, especially because of the fact, that one parasite connects the hosts from at least two (or more) trophic levels. According to one of the concepts of classical ecology, the quantitative changes in one level of the trophic pyramid produce an ecological cascade of changes (often also qualitative) in all trophic levels. This is the case in the presence of parasites, which can play an important role in the regulation of the abundance of host populations. They may directly kill their host, decrease their physical condition, or by manipulation of their behavior make them more susceptible to predators; they may also reduce their reproductive success (fitness). The manipulation of host behavior may also have an impact on some physical characteristics of the environment, and, consequently, on the abiotic and biotic features of biocenosis. In a natural environment, the parasites should be regarded equally to free-living organisms, influencing both the structure and functioning of every ecosystem.

LITERATURA

- AEBY G. S., 2002. *Trade-off for butterfly fish, *Caetodon multinctus*, when feeding on coral prey infected with trematode metacercariae*. Behav. Ecol. Sociobiol. 52, 158-165.
- BYERS J.E., 2009. *Including parasites in food webs*. Trends Parasitol. 25, 55-57.
- COMBES C., 1999. *Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływanie*. (przekład z języka francuskiego: TERESA POJMAŃSKA i BOŻENA GRABDA KAZUBSKA). Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.

- CURTIS L. A., 1987. *Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite*. Science 235, 1509-1511.
- DOBSON A. P., HUDSON P. J., 1992. *Regulation and stability of a free-living host-parasite system: Trichostrongylus tenuis in red grouse. II. Population models*. J. Animal Ecol. 61, 487-500.
- DRONEN N. O., Jr., 1978. *Host-parasite population dynamics of Haematoloechus coloradensis Cort 1915 (Digenea, Plagiorchiidae)*. Am. Midland Nat. 89, 330-349.
- FERRER M., NEGRO J. J., 2004. *The near extinction of two large European predators: super specialist pay a price*. Conserv. Biol. 18, 344-349.
- GRUTTER A. S., 1996. *Parasite removal rates by the cleaner wrasse Labroides dimidiatus (Cuvier et Valenciennes) on the host fish Pomacentrus mollucensis (Bleeker)*. Marine Ecol. Prog. Ser. 130, 61-70.
- GRUTTER A. S., 2002. *Cleaning symbioses from the parasites' perspective*. Parasitology 124, S65-S81.
- GUÉGAN J.-F., HUGUENY B., 1994. *A nested species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure*. Oecologia 100, 184-189.
- HUDSON P. J., DOBSON A. P., NEWBORN D., 1992 a. *Do parasites make prey vulnerable to predation?* J. Animal Ecol. 61, 681-692.
- HUDSON P. J., NEWBORN D., DOBSON A. P., 1992 b. *Regulation and stability of a free-living host-parasite system: Trichostrongylus tenuis in red grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiment*. J. Animal Ecol. 61, 477-486.
- HUDSON P. J., DOBSON A. P., LAFFERTY K. D., 2006. *Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites?* Trends Parasitol. 21, 381-385.
- JONES A. W., 1967. *Introduction to parasitology*. Reding, Paolo Alto, London, Don Molls.
- JONES C. G., LAWTON J. H., SHACHAK M., 1994. *Organisms as ecosystem engineers*. Oikos 69, 373-386.
- JONES C. G., LAWTON J. H., SHACHAK M., 1997. *Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers*. Ecology 78, 1946-1957.
- KISIELEWSKA K., 1957. *O stosunkach wewnątrzpopulacyjnych u larw Drepanidotaenia lanceolata (Bloch) w niektórych żywicielach pośrednich*. Acta Parasitol. Pol. 5, 63-90.
- LAFFERTY K. D., 1999. *The evolution of trophic transmission*. Parasitol. Today 15, 111-115.
- LAFFERTY K. D., THOMAS F., POULIN R., 2000. *Evolution of host phenotype manipulation by parasites and its consequences*. [W:] *Evolutionary biology of host-parasite relationships: theory meets reality*. POULIN R., MORAND S., A. SCORPING A. (red). Elsevier Science B. V., 117-127.
- LAFFERTY K. D., DOBSON A. P., KURIS A. M., 2006a. *Parasites dominate food web links*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 11211-11216.
- LAFFERTY K. D., HECHINGER R. F., SHAW J. C., WHITNEY K. I., KURIS A. M., 2006b. *Food webs and parasites in a salt marsh ecosystem*. [W:] *Disease Ecology: Community Structure and Pathogen Dynamics*. COLLIGNE S., RAY C. (red). Oxford University Press, 119-134.
- MARCOGLIESE D. J., 2002. *Food web and transmission of parasites to marine fish*. Parasitology 124, S83-S99.
- MARCOGLIESE D. J., CONE D. K., 1997. *Food webs: a plea for parasites*. Trends Ecol. Evol. 12, 320-325.
- MAZGAJSKI D. T., KĘDRA A. H., 1997. *Are nestling of hole-nestling birds affected by ectoparasites? A review*. Wiadomości Parazytologiczne 43, 347-355.
- MICHAJŁOW W., 1968. *Zarys Parazytologii Ewolucyjnej*. PWN.
- MOURITSEN K. N., 2002. *The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle Austrovenus stutchburyi: a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms*. Parasitology 124, 521-528.
- MOURITSEN K. N., POULIN R., 2002. *Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems*. Parasitology 124, S101-S117.
- MOURITSEN K. N., POULIN R., 2003. *Parasite-induced trophic facilitation exploited by a non-host predator: a manipulator's nightmare*. Int. J. Parasitol. 33, 1043-1050.
- NIEWIADOMSKA K., POJMAŃSKA T., MACHNICKA B., CZUBAJ A., 2001. *Zarys parazytologii ogólnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- PIERCE W. D., CUSHMAN R. A., HOOD C. E., 1912. *The insect enemies of the cotton boll weevil*. Department of Agriculture, Bureau of Entomology Bulletin 100, 1-99.
- POJMAŃSKA T., 2002. *Pasożyty jako naturalny składnik ekosystemu*. Wiadomości Parazytologiczne 48, 139-154.
- POJMAŃSKA T., CHABROS M., 1993. *Parasites of common carp and three introduced cyprinid fishes in pond culture*. Acta Parasitol. 38, 101-108.
- POULIN R., GRUTTER A. S., 1996. *Cleaning symbioses: proximate and adaptive explanations. What evolutionary pressures led to the evolution of cleaning symbioses?* BioScience 46, 512-517.
- POULIN R., GUÉGAN J.-F., 2000. *Nestedness, anti-nestedness, and the relationship of marine fish: a spacial model of species coexistence*. Int. J. Parasitol. 30, 1147-1152.
- ROHDE K., WORTHEN B. W., HEAP M., HUGUENY B., GUÉGAN J.-F., 1998. *Nestedness in assemblages of metazoan ecto- and endoparasites of marine fish*. Int. J. Parasitol. 28, 543-549.
- SUDARIKOV V. E., SHIGIN A. A., KUDINOVA T. V., 1976. *Vsesojuznyi simpozium po boleznyam i parazitam ryb. Tezisy dokladov*. Leningrad, 64-65.
- THOMAS F., POULIN R., 1998. *Manipulation of molluscs by a trophically transmitted parasites: convergent evolution or phylogenetic inheritance?* Parasitology 116, 431-436.
- TOMPKINS D. M., BEGON M., 1999. *Parasites can regulate wild life populations?* Parasitol. Today 15, 311-313.
- THOMAS F., RENAUD F., DE MEEUS T., POULIN R., 1998. *Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone?* Proc. Royal Soc. London B, 265, 1091-1096.
- THOMAS F., POULIN R., DE MEEUS T., GUÉGAN J.-F., RENAUD F., 1999. *Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play?* Oikos 84, 167-171.
- TIMI J. T., POULIN R., 2007. *Different methods, different results: temporal trends in the study of nested subset patterns in parasites communities*. Parasitology 135, 131-138.
- VALTONEN E. T., PULKKINEN R., POULIN R., JULKUNEN M., 2001. *The structure of parasite component communities in brakish water fishes of the northeastern Baltic Sea*. Parasitology 122, 471-481.
- WEINER J., 1999. *Życie i ewolucja biosfery. Podręcznik ekologii ogólnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- WIŚNIEWSKI W. L., 1955. *Zagadnienia biocenologiczne w parazytologii*. Wiadomości Parazytologiczne 1, 7-41.
- WIŚNIEWSKI W. L., 1958. *Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake [Parasitofauna of the biocenosis of Drużno Lake - Part I]*. Acta Parasitol. Pol. 6, 7-41.
- WOOD J. M. 2006. *Parasites entangled in food webs*. Trends Parasitol. 23, 8-10.