

Rola żywicieli paratenicznych w cyklach rozwojowych helmintów

The role of paratenic hosts in the life cycles of helminths

Anna Okulewicz

Zakład Parazytologii, Instytut Genetyki i Mikrobiologii Uniwersytetu Wrocławskiego, ul. Przybyszewskiego 63, 51-148 Wrocław; E-mail: annaok@microb.uni.wroc.pl

ABSTRACT. Paratenic hosts, especially of nematodes, play a major role in spreading many parasite species. The phenomenon of „paratenic parasitism” is illustrated by examples of development of *Syngamus trachea* and *Proteocephalus longicollis*. Moravec introduced a concept of „natural paratenic host” for *P. longicollis* infecting common sculpion, *Cottus gobio*, in Europe. According to Kennedy, paratenic host richness of *Anguillicola crassus* is an adaptation to new environmental conditions. New studies, involving laboratorial experiments, have shown that the nematodes parasitizing fishes, with a single intermediate host in their life cycles, acquired numerous paratenic hosts. It is also evident that a paratenic host can be present or absent in the life cycles of related (congeneric) parasite species (*Bothriocephalus gregarius* and *B. barbatus*; *Halipegus occidentalis* and *H. ovocaudatus*; *Dracunculus insignis* and *D. medinensis*). Sometimes infective larvae of parasites are reported in accidental hosts, which do not occur in the food chain of the definitive host. Paratenic host is more an ecological than a physiological phenomenon in the transmission of helminths. Under extreme environmental conditions the transmission of parasites is facilitated mainly by paratenic hosts (e.g., *Toxascaris leonina* or *Toxocara* sp. occurring in zoological gardens where sanitation is rigorously observed).

Key words: paratenic host, helminths, life cycle

Pasożytnictwo i żywicielstwo parateniczne odgrywa poprzez łańcuch pokarmowy bardzo ważną rolę w umożliwianiu kontaktu pasożyta z różnorodnymi żywicielami i opanowywaniu nowych środowisk, z którymi pasożyty są słabiej związane [1]. Definicja pasożyta paratenicznego (*parasitus paratenicus*) zawarta w *Słowniku parazytologicznym* [2] brzmi: „pasożyt bytujący w żywicielu niekoniecznym do zamknięcia cyklu rozwojowego, w którym nie przechodzi żadnej, albo prawie żadnej fazy rozwojowej”. Przymiotnik „parateniczny” ma źródło słów grecki od słowa „przedłużać” i został po raz pierwszy zastosowany przez Baera w roku 1952. Czasami w piśmiennictwie można spotkać termin wprowadzony przez Skrjabina i Szulca w 1940 r. – pasożyt rezerwurowy, pasożytnictwo rezerwurowe (cyt. za [3]). Za Michajłow [4] za Riżikovem stosuje termin pasożytnictwo rezerwowe.

Sumakowicz i Ryżikow (1954) dokonali

podziału helmintów u których występuje pasożytnictwo parateniczne na dwie grupy w zależności od rodzaju cyklu rozwojowego – holoksenicznego lub heteroksenicznego (cyt. za [3]). W cyklu holoksenicznym żywiciel parateniczny ułatwia kontakt żywicielowi ostatecznemu z wolno żyjącą formą inwazyjną, a w cyklu heteroksenicznym „wklinowuje się” pomiędzy żywiciela pośredniego (pierwszego lub drugiego) a ostatecznego.

W niektórych jednak przypadkach rola żywicieli paratenicznych wydaje się prawie niezbędna do zamknięcia cyklu rozwojowego i przeżycia gatunku. Dotyczy to nicienia *Syngamus trachea* pasożytującego w tchawicy wielu gatunków ptaków domowych i dziko żyjących. W rozwoju tego holoksenicznego pasożyta bardzo ważną rolę odgrywają żywiele parateniczni (głównie dżdżownice, ale także ślimaki nagie, skorupkowe, larwy owadów, lądowe równonogi), w których następuje nagromadzenie

rozproszonych form larwalnych pasożyta. Wylęgające się z jaj w środowisku zewnętrznym inwazyjne larwy L3 nicienia mają cienką kutikulę, są wrażliwe na czynniki zewnętrzne i nie mogą przetrwać zimy. Natomiast połknięte przez żywicieli paratenicznych, encystują się i zachowują żywotność przez długi czas, w mięśniach dżdżownicy nawet do 3,5 lat. Ponieważ całkowita długość życia *S. trachea* w żywicielu wynosi tylko 46–61 dni i zima mogłaby położyć kres życiu larwy, udział żywicieli paratenicznych w cyklu wydaje się niezbędny [5].

Czasem udział żywicieli paratenicznych w cyklach rozwojowych pasożytów jest tak duży, że uważani są jako „naturalni żywiele parateniczni”. Takiego sformułowania używa Moravec [6], który stwierdził w Republice Czeskiej 60% ekstensywność zarażenia populacji głowacza białopłetwego *Cottus gobio* larwami tasiemca *Proteocephalus longicollis*. Pasożyt ten w formie dojrzałej występuje u ryb łososiowatych w Europie, a jego żywicielami pośrednimi są skorupiaki widłonogie. Głowacz, stanowiący istotny składnik diety pokarmowej ryb łososiowatych (Salmonidae), został uznany jako pierwszy naturalny żywiciel parateniczny *P. longicollis* w Europie [6].

Żywiele parateniczni znakomicie ułatwiają kontakt pasożyta z żywicielem pośrednim lub ostatecznym przez transmisję form larwalnych. Na przykład larwy L2 nicienia *Pseudoterranova decipiens*, pasożyta waleni morskich, występują często w widłonogach Copepoda, które są głównym pokarmem ryb – żywicieli pośrednich tego pasożyta. Zaś zarażenie drapieżnych nerek amerykańskich *Mustela vison* nicieniami płucnymi *Aelurostrongylus pri-dhami* następuje głównie przez zjedzenie żywicieli paratenicznych (gryzoni, ptaków wróblowych, żab i ryb), a nie drobnych ślimaków [5].

Analizę losów postaci larwalnych helmintów w żywicielach paratenicznych przeprowadził Odening [7], który w zależności od ich stopnia rozwoju wyróżnił:

– **żywicieli euparatenicznych**, w których larwa przebywa przez pewien okres czasu bez zmian morfologicznych;

– **żywicieli para-paratenicznych**, w których pasożyt osiąga nowe stadium rozwojowe kończąc rozwój zaczęty w innym żywicielu lub środowisku zewnętrznym;

– **żywicieli metaparatenicznych**, w których zaczyna się etap rozwoju właściwy dla żywiciela ostatecznego. Jest to część rozwoju właściwa dla żywiciela pośredniego i przejawia się jako migracja

w ciele żywiciela ostatecznego.

Moravec [8], analizując stopień rozwoju larw nicieni ryb w żywicielach paratenicznych, wyróżnił wśród żywicieli metaparatenicznych dwie grupy:

– **żywicieli prometaparatenicznych**, w których następuje tylko wzrost larwy, bez rozwoju (częściowa stadiogeneza) – larwa pozostaje w III stadium;

– **żywicieli eumetaparatenicznych**, w których następuje rozwój (stadiogeneza) – larwa osiąga IV stadium.

Przeżywanie pasożyta w żywicielu paratenicznym wymaga odpowiednich adaptacji, dzięki którym nie ulega on strawieniu, przenika przez ścianę jelita do tkanek i tam izoluje się otoczką, zachowując żywotność przez długi okres czasu. Nazywa się to zdolnością do pasażu. Pasaże mogą odbywać się wielokrotnie aż do momentu natrafienia na właściwego (specyficznego) żywiciela [9]. Ma to miejsce na przykład w przypadku metacerkarii przywry digenicznej *Alaria alata*, które poprzez żywicieli paratenicznych (dziki, świnie domowe, zwierzęta futerkowe, jaszczurki, węże, dzikie gęsi) w łańcuchu pokarmowym przedostają się do żywicieli ostatecznych, którymi są ssaki mięsożerne. Znane są przypadki pasażu metacerkarii tej przywry do organizmu człowieka po spożyciu mięsa zarażonych dzikich gęsi [10], ale wówczas dochodzi do unieczystwienia larwy pasożyta. Taki żywiciel, w tym przypadku człowiek, może być określany jako „parateniczna pułapka żywicielska”. Innym przykładem mogą być larwy nicienia świń – *Physocephalus sexualatus* zgromadzone w mięśniach wielu gatunkach kręgowców, a wśród nich i takich które praktycznie nie są zjadane przez świnie (np. gawrony *Corvus frugilegus*) [11].

Zatem umiejscowienie larw w zwierzęciu, które nie wchodzi w skład diety pokarmowej żywiciela ostatecznego nie zawsze czyni go żywicielem paratenicznym w dosłownym znaczeniu [5].

Transmisja pasożyta poprzez żywicieli paratenicznych wynika często z uwarunkowań ekologicznych a nie fizjologicznych. Na przykład w warunkach nienaturalnych dla żywicieli i ich pasożytów, jakimi są ogrody zoologiczne, gdzie przeprowadzana jest okresowa dehelmintyzacja i dezynfekcja, transmisja *Toxascaris leonina* czy *Toxocara* sp. odbywa się prawie wyłącznie poprzez żywicieli paratenicznych (gryzoni).

Pasożytnictwo parateniczne występuje we wszystkich grupach helmintów: Digenea, Cestoda, Nematoda i Acanthocephala, jednak uważa się, że nie jest ono szeroko rozpowszechnione [1]. Najczęściej

notowane jest u nicieni, które są najbardziej zróżnicowanymi biologicznie helmintami.

Znane są blisko spokrewnione gatunki pasożytów, które mają nieco odmienne cykle rozwojowe – bez udziału lub z udziałem żywicieli paratencicznych. Przykładem mogą być dwa gatunki tasiemców z rodzaju *Bothriocephalus*, pasożytujące u morskich ryb płastugokształtnych żyjących w tych samych środowiskach. I tak *B. gregarius* jest pasożytem turбота (*Psetta maxima*), a *B. barbatus* – nagłada (*Scophthalmus rhombus*). Żywicielami pośrednimi obu gatunków tasiemców są widłonogi, w których wykształca się procerkoid. W cyklu rozwojowym *B. gregarius* rolę żywicieli paratencicznych pełnią małe rybki z rodziny *Gobiidae* (babki), w których rozwijają się plerocerkoidy. Badania zawartości jelit turbotów wykazały, że właśnie te ryby stanowią znaczny procent ich pokarmu, a widłonogi są pobierane w niewielkich ilościach. Czyli włączenie żywiciela paratencicznego do cyklu rozwojowego *B. gregarius* przyczynia się do zwiększenia infropopulacji tych tasiemców. Zaś drugi gatunek, *B. barbatus*, ma typowy cykl *Bothriocephalidae*: koracydium połknięte przez widłonoga przekształca się w procerkoid, a następnie w inwazyjny plerocerkoid; kiedy ryba (nagład) połknie widłonoga, plerocerkoid osiąga stadium dorosłego pasożyta [12]. Drugi przykład dotyczy przywr digenicznych z rodziny *Hemiuridae* pasożytujących u żab. U gatunku *Halipegus ovocaudatus* mezocerkarie rozwijają się w hemocelu widłonogów (pierwszy żywiciel pośredni), a rozwój metacerkarii kończy się w ważce – drugim żywicielu pośrednim [1]. Doświadczalnie stwierdzono [13], że u siostrzanego gatunku *H. occidentalis*, może występować skrócenie cyklu poprzez wyeliminowanie charakterystycznego dla tych helmintów stadium mezocerkarii i całkowitego rozwoju cercarii do stadium metacerkarii w widłonogu, a ważki pełnią rolę jedynie żywicieli paratencicznych. Również wśród spokrewnionych nicieni są gatunki, których rozwój może zachodzić z udziałem lub bez udziału żywicieli paratencicznych. Kijanki i dorosłe żaby z rodzaju *Xenopus* i *Rana* mogą pełnić rolę żywicieli paratencicznych nicienia *Draunculus insignis* pasożytującego u ssaków mięsożernych (jenoty, norki), zaś rozwój *D. medinensis* zachodzi tylko z udziałem żywicieli pośrednich (oczlików *Cyclops*) [14].

Tak więc żywiele paratenciczni odgrywają dużą rolę w rozprzestrzenianiu pasożyta, i ułatwiając kontakt między jego larwą a żywicielem ostatecznym, przyczyniając się do wzrostu prevalencji

w określonej populacji żywiciela. Potwierdzeniem mogą być badania Reperanta i wsp. [15], którzy porównali stopień zarażenia helmintami lisów *Vulpes vulpes* w okolicach Genewy. Autorzy przypuszczają, że malejąca u żywicieli prevalencja *Toxascaris leonina* wraz z wzrastającym stopniem urbanizacji (z 59,6% w środowisku wiejskim do 8% w miejskim) może być spowodowana zmniejszonym występowaniem gryzoni, które są żywicielami paratencicznymi tego nicienia.

Kennedy [16] uważa, że włączenie do cyklu przez pasożyty nowych żywicieli paratencicznych związane jest ze znalezieniem się w obcym dla nich ekosystemie. Przykładem może być nicienie *Anguillicola crassus*, pasożyt pęcherza pławnego, który został zawleczony do Europy z importowanym narybkiem węgorza japońskiego. Nicienie w postaci dorosłej jest coraz częściej notowany u krajowych węgorzy europejskich *Anguilla anguilla*, u których osiąga prevalencję nawet do 100% – np. u węgorzy z jeziora Łebsko [17]. Żywicielami pośrednimi pasożyta są planktonowe widłonogi, natomiast małe ryby karpowate i okoniowate pełnią rolę żywicieli paratencicznych. Eksperymentalne zarażenia okoni *Perca fluviatilis* larwami L3, uzyskanymi ze skorupiaków, potwierdzają dalszy rozwój nicienia do czwartego stadium L4. Wskazuje to, że okonia należy traktować jako żywiciela metaparatencicznego *A. crassus* [18]. Lista żywicieli paratencicznych tego obcego dla fauny Europy nicienia jest długa, oprócz wspomnianych wielu gatunków ryb karpowatych i okoniowatych, głównie jazgarza *Gymnocephalus cernuus* [19], obejmuje także ślimaki wodne *Galba corvus* oraz żaby i traszki (*Bombina bombina* i *Triturus vulgaris*), jak również larwy owadów wodnych: ważek (Odonata), chruścików (Trichoptera) i wielkoskrzydłych (Megaloptera) [18, 20].

Za słusznością opinii Kennedy'ego [16] przemawiają wyniki eksperymentalnych badań dotyczących zarażenia dżdżownic larwami glisty *Ascaris suum*. Podawanie żyjącym w Danii dżdżownicom *Lumbricus terrestris* inwazyjnych jaj *A. suum* i następnie skarmianie świń tymi skąposzczetami nie spowodowało rozwoju larw glisty. Larwy nie rozwinęły się ani w organizmie dżdżownic ani świń. Natomiast kiedy zarażano dżdżownice importowane z Kanady (sprzedawane wędkarzom jako przynęta ryb), można było z nich wyizolować larwy nicieni, jak również larwy znajdowano w płucach świń, które spożywały te dżdżownice. Autorzy tych badań sugerują, że dżdżownice być może mogą pełnić rolę żywicieli paratencicznych *A. suum* [21].

Na przestrzeni lat zmieniały się poglądy dotyczące rozwoju niektórych pasożytów i roli żywicieli pośrednich bądź paratenicznych w ich cyklach rozwojowych. Ma to miejsce w przypadku pospolitego niciania drapieżnych ryb słodkowodnych – *Raphidascaris acus*. Według wcześniejszych doniesień uważano, że pierwszymi żywicielami pośrednimi tego niciania są skąposzczety (Tubificidae, Lumbricidae), a rolę drugiego żywiciela pośredniego pełnią ryby. Jednak eksperymentalne badania rozwoju pasożyta, przeprowadzone później przez kilku autorów wykazały, że tylko ryby pełnią funkcję żywicieli pośrednich, podczas gdy bezkręgowce są żywicielami paratenicznymi i w nich kumulowane są larwy L2. [cyt. za 22]. Moravec [22] uważa, że w cyklach rozwojowych wszystkich nicieni pasożytujących u ryb (w przeciwieństwie do Digenea) zawsze występuje tylko jeden żywiciel pośredni, natomiast mogą występować liczni żywiele parateniczni. Zaś Marcogliese [23] przypuszcza, że bardzo duża różnorodność fauny pasożytów ryb morskich związana jest ze zróżnicowanymi łańcuchami troficznymi, w których dużą rolę odgrywają żywiele parateniczni.

Również zmieniła się opinia dotycząca funkcji ryb planktonożernych w cyklu rozwojowym *Anisakis simplex* – niciania waleni morskich. Według Grabdy [24] ryby te pełnią rolę II żywiciela pośredniego, podczas gdy późniejsze badania [25–27] wykazały, że ryby są tylko żywicielami paratenicznymi. Bowiem inwazyjna dla żywiciela ostatecznego larwa L3 rozwija się już w skorupiakach z rzędu Euphausiacea (żywicielach pośrednich). Te larwy połknięte wraz ze skorupakiem (kryłem) ulegają w organizmie ryb spiralnemu skręceniu i inkapsulacji, po czym umiejscawiają się w jamie brzusznej (przede wszystkim w krezce i błonach surowiczych narządów wewnętrznych) oraz mięśniach [22].

Obecnie prowadzone badania nad rozwojem poszczególnych gatunków helmintów rzucają nowe spojrzenie na udział żywicieli pośrednich i ujawniają nie znanych dotąd żywicieli paratenicznych. Pasożytnictwo parateniczne powoduje komplikowanie cykli rozwojowych pasożytów i prowadzi do opanowywania przez pasożyty nowych żywicieli pośrednich a nawet ostatecznych, którzy jeszcze skutecznie się bronią przez zahamowanie rozwoju i otoczenie cystą. Pasożytnictwo parateniczne jest zjawiskiem dynamicznym i nie do końca poznanym. Przez niektórych badaczy [28] jest uznawane za ewolucyjną preadaptację do pasożytnictwa, a w pewnych przypadkach (niektóre Ascaroididae)

może być uważane za reminiscencję filogenetyczną dawnego żywicielstwa pośredniego [3].

Jednak nie każde znalezienie w żywicielu formy larwalnej jakiegoś helminta świadczy, że jest on nowym żywicielem paratenicznym danego gatunku pasożyta, może być żywicielem postcyklowym co jest szczególnym przypadkiem pasożytnictwa paratenicznego. Na przykład stwierdzenie u wydry europejskiej (*Lutra lutra*) w Bułgarii, niespecyficznego gatunków kolcogłowów, m.in. *Pomphorhynchus laevis*, zdaniem autorów [29] umiejscawia tego żywiciela w roli albo paratenicznego albo postcyklowego. Bowiem *P. laevis* jest pasożytem ryb słodkowodnych, a jego żywicielami pośrednimi są Amphipoda. Notowano już wcześniej przypadki występowania pasożyta w formie juwenilnej, u żywicieli paratenicznych – kilku gatunków ryb i żab. Jednak eksperymenty Kennedy'ego [30] wskazują, że *Lutra lutra* może być zarówno żywicielem paratenicznym jak i postcyklowym tego kolcogłowa.

Zdaniem Combesa [31] żywiciel parateniczny jest *opcją* mieszczącą się w ramach plastyczności fenotypowej, podczas gdy żywiciel pośredni w cyklu rozwojowym jest *koniernością* uwarunkowaną genetycznie.

Literatura

- [1] Niewiadomska K., Pojmańska T., Machnicka B., Czubaj A. 2001. Zarys parazytologii ogólnej. PWN, Warszawa.
- [2] Złotorzycka J. (red.) 1998. Słownik Parazytologiczny. Polskie Towarzystwo Parazytologiczne, Warszawa.
- [3] Czaplński B. 1963. Pasożytnictwo parateniczne i jego znaczenie w helmintologii. *Wiadomości Parazytologiczne* 9: 3–16.
- [4] Michajłow W. 1983. Zarys parazytologii ewolucyjnej. PWN, Warszawa.
- [5] Anderson R.C. 2000. Nematode Parasites of Vertebrates 2nd Edition: Their Development and Transmission. 5. Order Ascaridida. Department of Zoology, University of Guelph, Ontario, Canada.
- [6] Moravec F. 2001. Common sculpin *Cottus gobio* as a natural paratenic host of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of salmonids, in Europe. *Inter-Research Diseases of Aquatic Organisms* 45: 155–158.
- [7] Odening K. 1976. Conception and terminology of hosts in parasitology. In: *Advances in Parasitology*. (Ed. B. Dawes). Vol. 14. London-New York-San Francisco: 1–93.
- [8] Moravec F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. Academia, Praha.
- [9] Niewiadomska K. 2005. Jak pasożyty opanowują

- swoich żywicieli? *Kosmos* 54: 21–38.
- [10] Wójcik R., Franckiewicz-Grygon B., Żbikowska E. 2001. Badania nad inwazją *Alaria alata* (Goeze, 1782) w województwie Kujawsko-Pomorskim. *Wiadomości Parazytologiczne* 47: 423–427.
- [11] Sharpilo V.P., Tkach V.V., Lisitsyna O.I. 1995. Paratenic parasitism and „trap hosts”. In: *Proceedings of the Jubilee Conference of the Ukrainian Society of Parasitologists*, Kijew, May 16–17, 1995: 111–118.
- [12] Morand S., Robert F., Connors V.A. 1995. Complexity in parasite life cycles: population biology of cestodes in fish. *Journal of Animal Ecology* 64: 256–264.
- [13] Zelmer D.A., Esch G.W. 1998. Bridging the gap: The odonate naiada as a paratenic host for *Halipegus occidualis* (Trematoda: Hemiuridae). *Journal of Parasitology* 84: 94–96.
- [14] Eberhard M.L., Brandt F.H. 1995. The role of tadpoles and frogs as paratenic hosts in the life cycle of *Dracunculus insignis* (Nematoda: Dracunculoidea). *Journal of Parasitology* 81: 792–793.
- [15] Reperant L.A., Hegglin D., Fischer C., Kohler L., Weber J.M., Deplazes P. 2007. Influence of urbanization on the epidemiology of intestinal helminths of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Geneva, Switzerland. *Parasitology Research* 101: 605–611.
- [16] Kennedy C.R. 1994. The distribution and abundance of the nematode *Anguillicola australiensis* in eels *Anguilla reinhardi* in Queensland, Australia. *Folia Parasitologica* 41: 279–285.
- [17] Morozińska-Gogol J. 2005. Occurrence of the asiatic nematode *Anguillicola crassus* in european eel from the Łebsko Lagoon (Central coast, Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 34, suppl. 1: 113–119.
- [18] Moravec F. 1996. Aquatic invertebrates (snails) as new paratenic hosts of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) and the role of paratenic hosts in the life cycle of this parasite. *Diseases of Aquatic Organisms* 27: 237–339.
- [19] Rolbiecki L. 2002. On the role of paratenic hosts in the life cycle of the nematode *Anguillicola crassus* in the Vistula Lagoon, Poland. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 32: 109–116.
- [20] Moravec F., Skorikova B. 1998. Amphibians and larvae of aquatic insects as new paratenic hosts of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea), a swimbladder parasite of eels. *Diseases of Aquatic Organisms* 34: 217–222.
- [21] Roepstorff A., Gronvold J., Larsen M., Kraglund H., Fagerholm H. 2002. The earthworm *Lumbricus terrestris* as a possible paratenic or intermediate host of the pig parasite *Ascaris suum*. *Comparative Parasitology* 69: 206–210.
- [22] Moravec F. 1994. Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe. Academia, Praha.
- [23] Marcogliese D.J. 2007. Evolution of parasitic life in the ocean: paratenic hosts enhance lateral incorporation. *Trends in Parasitology* 23: 519–521.
- [24] Grabda J. 1981. *Zarys parazytologii ryb morskich*. PWN, Warszawa.
- [25] Smith J.W. 1983. Larva *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) and larva *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea. *Journal of Helminthology* 57: 167–117.
- [26] Smith J.W. 1983. *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea): morphology and morphometry of larvae from euphausiids and fish, and a review of the life-story and ecology. *Journal of Helminthology* 57: 205–224.
- [27] Heys R., Measures L.N., Huot J. 1998. Euphausiids as intermediate hosts of *Anisakis simplex* in the St. Lawrence estuary. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1226–1235.
- [28] Shoop W. 1991. Vertical transmission of helminths: hypobiosis and amphiparatensis. *Parasitology Today* 7: 51–54.
- [29] Dimitrova Z.M., Tzvetkov Y., Todev I. 2008. Occurrence of acanthocephalans in the Eurasian otter *Lutra lutra* (L.). *Helminthologia* 45: 41–47.
- [30] Kennedy C.R. 1999. Post-cyclic transmission in *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). *Folia Parasitologica* 46: 111–116.
- [31] Combes C. 1999. Ekologia i ewolucja pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływania. PWN, Warszawa.

Wpłynęło 24 września 2008

Zaakceptowano 20 listopada 2008