

ARTYKUŁY PRZEGLĄDOWE

PASOŻYTY JAKO NATURALNY SKŁADNIK EKOSYSTEMU¹

TERESA POJMAŃSKA

Instytut Parazytologii im. W. Stefańskiego, Polskiej Akademii Nauk,
ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; E-mail: t.pojman@twarda.pan.pl

ABSTRACT. Parasites as a natural element of any ecosystem. The article presents some ideas upon the functioning of the parasite populations and communities in relation to the whole ecosystem. The author underlines that the parasites are one of the natural elements of every biocenosis and their existence submits to similar ecological rules as the populations and communities of free-living organisms. Colonization of their particular environment (living organism) demands some adaptations allowing to resist immunological defense of the host, and to coexist with other parasite species harboured by the same host, not exploiting the supplies over the host "caring capacity", what could provoke the strong pathogenic effects, including host death. The mechanisms maintaining the state of relative stability in host-parasite system are similar as in the case of free-living organisms, and are of both parasite- and host origin. They can confine the number of parasites (elimination of some specimens) or their biomass (growth restraint), limit their fecundity (maturation restraint), or make particular species to use different supply (niches separation). On the other hand parasite can regulate the demography of host population: restrict their fecundity, or kill their host directly or indirectly (making them an easier prey for predators). The author presents and discusses some examples illustrating the activity of the regulating mechanisms in host-parasite relationship, as well as the role of parasites in energetic ballance of ecosystem and in "engineering of ecosystem".

Key words: ecosystem, host-parasite relationship, parasite, regulating processes.

WSTĘP

Pasożytnictwo stanowi jeden z przejawów symbiozy, a układy symbiotyczne istniały prawdopodobnie od zarania życia na Ziemi. Niektórzy badacze uważają nawet, że stanowią one siłę napędową ewolucji i odegrały podstawową rolę w historii życia na Ziemi. Warto tu przypomnieć szeroko obecnie akceptowaną teorię amerykańskiej uczonej, Lynn Margulis, według której rozwój życia od najprostszej bakterii do mnogości obserwowanych dziś form

¹ Referat wygłoszony na sesji plenarnej XIX Zjazdu Polskiego Towarzystwa Parazytologicznego w Łodzi, 6 września 2001 r.

eukariontów dokonał się dzięki połączeniu się anaerobowej komórki bakteryjnej z bakterią tlenową, która w komórkach współczesnych eukariontów występuje w postaci mitochondrium, oraz z bakterią fotosyntetyzującą, która w komórkach współczesnych eukariontów występuje w postaci chloroplastów (Margulis 1981, 2000).

Mimo to pasożyty są z reguły traktowane jako szkodliwy element przyrody żywej, wrogi zarówno samemu człowiekowi jak i jego gospodarce. Na poglądy mojego pokolenia silnie wpłynęła rozpowszechniona w latach 50. teoria rosyjskiego uczonego, Konstantego Skrjabina, o szkodliwości wszystkich pasożytów i konieczności ich zwalczania, aż do całkowitego ich unicestwienia. Poglądy te są zresztą żywe do dziś, gdyż człowiek kieruje się własnym interesem, a w naszym otoczeniu ciągle jeszcze istnieją poważne choroby pasożytnicze, które należy zwalczać lub przynajmniej minimalizować ich skutki; wystarczy przypomnieć malarię i schistosomozę u ludzi, czy choroby powodowane przez niczenie żołądkowo-jelitowe i płucne u bydła, owiec i koni. Nic więc dziwnego, że tak wiele prac parazytologicznych poświęconych jest problemom patogeniczności pasożytów i metodom ich zwalczania, wiele wysiłków skierowanych jest na opracowywanie nowych, coraz skuteczniejszych leków i szczepionek, na wzmacnianie systemu obronnego zwierząt użytkowych, czy na próby wyprowadzania linii zwierząt opornych na określone infekcje pasożytnicze.

Ale choć trudno nam pogodzić się z tym, że nie jesteśmy panami świata, a tylko małą częścią życia na ziemi, musimy uznać, że pasożyty są również jednym z naturalnych elementów przyrody żywej, występującym w każdej biocenozie, i nie należy dążyć za wszelką cenę do ich unicestwienia. Obserwacja przyrody powinna nam uzmysłwić, że stawianie sobie takiego zadania jest z góry skazane na niepowodzenie, a czasem mija się z celem. Pasożyty występują powszechnie; nie istnieje chyba ani jeden gatunek reprezentujący przyrodę żywą, który nie byłby żywicielem jakiegoś pasożyta w szerokim znaczeniu tego słowa. Jeśli w trakcie trwającej miliony lat ewolucji świata istot żywych żywicieli nie zdołali się uporać ze swoimi pasożytami, ich istnienie należy przyjąć za naturalne i wkalkulowane w bilans równowagi ekologicznej w ekosystemach, podobnie jak istnienie drapieżników.

Artykuł ten ma na celu przedstawienie pewnych cech populacji i wielogatunkowych zgrupowań pasożytów w środowiskach względnie naturalnych (bo dziś nie można chyba mówić o środowiskach w żadnym stopniu nie zmienionych przez działalność człowieka) i wykazanie, że nie odbiegają one zasadniczo od cech populacji i biocenoz organizmów wolno żyjących, i że między pasożytami a ich żywicielami zachodzą interakcje, przypominające interakcje między różnymi wolno żyjącymi gatunkami wspólnie zasiedlającymi ekosystem.

Zatrzymam się na trzech zagadnieniach związanych z ekologicznym aspektem układów pasożyt-żywicieli:

- (1) kolonizacja żywiciela jako środowiska życia;
- (2) rola pasożytów w regulacji liczebności populacji żywicielskich;
- (3) rola pasożytów w „inżynierii” ekosystemu.

KOLONIZACJA ŻYWCIELA JAKO ŚRODOWISKA ŻYCIA

Definicja pasożytnictwa jest trudna do sformułowania ze względu na złożoność zjawiska i brak wyraźnych granic między pasożytnictwem, a innymi typami związków symbiotycznych między żywymi organizmami. Na ogół przyjmuje się, że dany organizm jest pasożytem, jeśli spełnia trzy warunki:

- wykorzystuje inny organizm jako środowisko bytowania;
- wykorzystuje inny organizm jako źródło pożywienia;
- szkodzi żywicielowi.

Najbardziej drastycznym przejawem „szkodliwości” pasożyta jest spowodowanie śmierci żywiciela. Jednak w warunkach naturalnych taki skutek pasożytnictwa nie jest często obserwowany. Zwykle pasożyty tworzą ze swoimi żywicielami trwałe układy, pozwalające żywicielowi przeżyć inwazję pasożytów, a pasożytowi osiedlić się, rosnąć i rozwijać do stadium inwazyjnego dla kolejnego żywiciela, lub dojrzeć i wydać potomstwo (w zależności od stadium pasożyta i kategorii żywiciela), czyli, mówiąc inaczej, skolonizować żywiciela. W tych kategoriach populacja pasożyta zachowuje się jak każda inna populacja, wchodząca w skład biocenozy, a różnica polega głównie na tym, że jako bezpośrednie środowisko bytowania pasożyt wykorzystuje żywy organizm.

Na ogół przyjmuje się, że równowaga w układzie pasożyt-żywiciel wytworzyła się na drodze selekcji i doboru naturalnego w trakcie wspólnej ewolucji. Ze strony żywicieli największe szanse przeżycia (i przekazania swoich genów) miały osobniki wykazujące cechy odporności na infekcję, ze strony pasożytów skolonizować żywiciela mogły osobniki wykazujące cechy słabej wirulentności z jednej strony, a z drugiej – umiejętności unikania systemów obronnych żywiciela. Nie wiemy, jak reagowali pierwsi żywiele na inwazje obcych organizmów. Z pewnych obserwacji współczesnych układów można wnioskować, że pierwsze kontakty przynosiły znacznie większą „szkodę” żywicielom, że wywoływały znacznie większą ich śmiertelność. Uważa się, że w układach starych ewolucyjnie pasożyt w zasadzie nie szkodzi żywicielowi, w każdym razie nie doprowadza do zagłady żywiciela w skali populacyjnej. Takie właśnie układy tworzy prawdopodobnie większość współczesnych pasożytów i ich żywicieli w warunkach naturalnych. Natomiast w układach filogenetycznie młodych, „szkodliwość” pasożytów może być bardzo duża; może prowadzić do ciężkich chorób i do śmierci żywiciela. Tak jest prawdopodobnie w przypadku pasożytów człowieka i zwierząt użytkowych, które tworzą związki ewolucyjnie młode. Ale i w tym przypadku obserwujemy zależność stopnia „szkodliwości” od długości i częstości kontaktów z patoge-

nem. Na przykład niektóre gatunki *Plasmodium* wywołujące malarię na terenach endemicznych są znacznie mniej groźne dla tubylców niż dla ludności napływowej. Podobnie *Trypanosoma brucei* jest nieznacznie patogeniczna dla afrykańskich dzikich kopytnych, natomiast śmiertelna dla bydła domowego, sprowadzanego do Afryki.

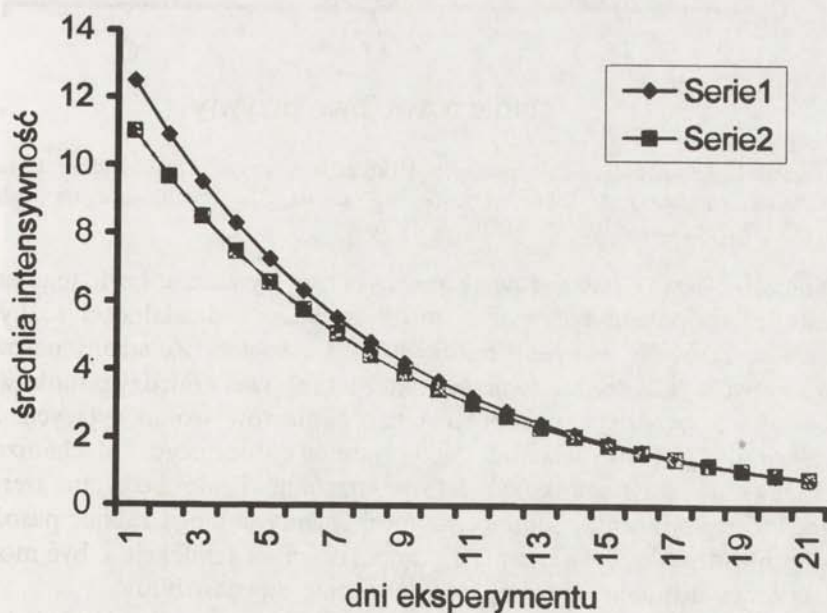
Dobrym przykładem ilustrującym „starość i „młodość” ewolucyjną układów pasożyt-żywiciel są dwa pokrewne gatunki przywr pasożytujące w żabach. Jeden z nich, *Pleurogenes claviger*, znany jest od bardzo dawna i tworzy najprawdopodobniej bardzo stary ewolucyjnie związek z żywicielem. Przywry te żyją w jelicie żab, nie wyrządzając im widocznej szkody. Stosunkowo niedawno prof. Bożena Grabda-Kazubska (1972) opisała nowy dla nauki gatunek, *Pleurogenes hepaticola*, żyjący w przewodach żółciowych żab i uszkadzający w znacznym stopniu ich wątrobę. Autorka sugerowała, że jest to młody filogenetycznie gatunek, który powstał z poprzedniego drogą mutacji, zmieniając lokalizację i sposób odżywiania, a jednocześnie silnie „szkodząc” żywicielowi.

Innych przykładów dostarczają pasożyty zawleczone w nowe tereny, gdzie potrafiły się zaklimatyzować i skolonizować nowy gatunek żywiciela. Można tu wymienić tasiemce ryb *Bothriocephalus acheilognathi* i *Khawia sinensis* zawleczone z Dalekiego Wschodu, które opanowały karpia w chowie stawowym, wywołując u niego znacznie silniejsze objawy chorobowe (aż do wywołania śmierci włącznie), niż u swoich pierwotnych żywicieli.

Wiele danych wskazuje, że pasożyty doprowadzają do śmierci żywiciela w przypadku licznego występowania. Prof. Wincenty Wiśniewski, którego należy uznać za pioniera badań biocenoparazytologicznych w Polsce, sformułował teorię pułapu pojemności żywiciela na dany gatunek pasożyta (obecnie w literaturze anglojęzycznej używa się często określenia „caring capacity”), jako wyrazu wzajemnej adaptacji tych dwóch komponentów układu. Według Wiśniewskiego (1955) w trakcie ewolucyjnego kształtowania się układu pasożyt-żywiciel wytworzyły się procesy ograniczające biomasę pasożytów w żywicielu. W granicach liczebności, określonej pojemnością żywiciela na dany gatunek pasożyta, rozwój pasożytów przebiega normalnie, aż do osiągnięcia odpowiedniego stadium, inwazyjnego dla kolejnego żywiciela, czy dojrzałości i wydania potomstwa, zaś dana biomasa pasożytów nie działa szkodliwie na żywiciela i nie wywołuje objawów chorobowych. W zrównoważonych układach, z chwilą osiągnięcia lub zbliżenia się do pułapu pojemności, następuje zahamowanie wzrostu i rozwoju pasożytów, co z kolei prowadzi do zahamowania przyrostu ich biomasy, a tym samym ogranicza ich patologiczne działanie. Przekroczenie pułapu pojemności następuje wskutek braku takich przystosowań (na przykład w układach ewolucyjnie młodych) lub zachwiania równowagi układu i powoduje skutki patogeniczne dla żywiciela. Teoria Wiśniewskiego zwraca uwagę na istnienie jakichś procesów regulacyjnych w populacji pasożytów, choć ich bliżej nie określa.

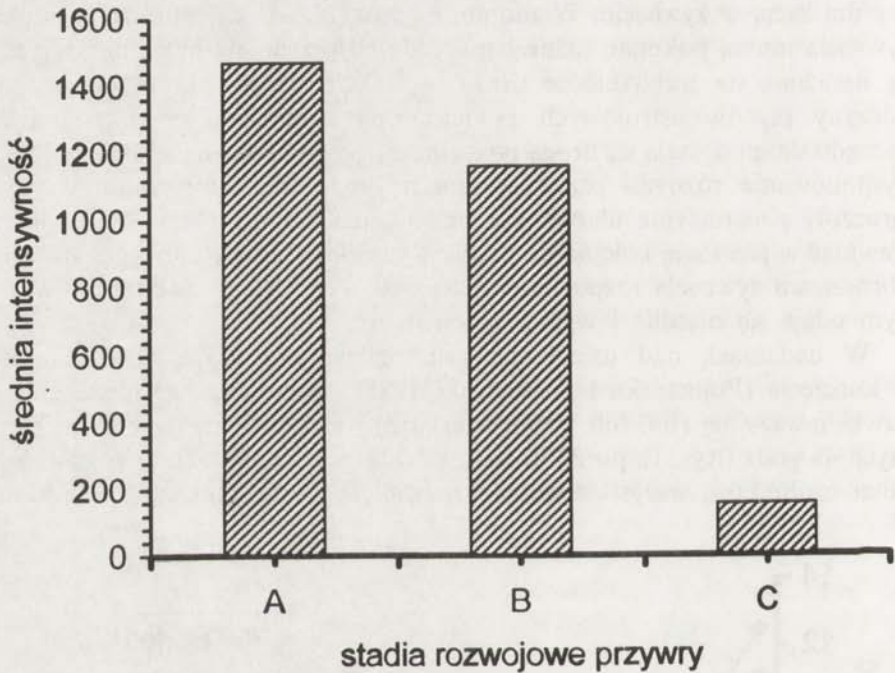
W warunkach naturalnych najczęściej spotyka się układy zrównoważone. Rzadko w pojedynczym żywicielu znajduje się liczne pasożyty, a jeżeli jest ich więcej niż kilka, najczęściej są one niedojrzałe. Z wielu obserwacji wynika, że w żywicielu osiedla się i rozwija się najczęściej tylko niewielka liczba pasożytów, wnikających do żywiciela. Większość ginie w trakcie pierwszych godzin, czy dni życia w żywicielu. Wiadomo, że larwy, które wnikają do organizmu żywiciela muszą pokonać różne bariery. Jeżeli przenikają przez okrywy ciała, są narażone na mechaniczne urazy w trakcie penetracji, na niekorzystne odczyny płynów ustrojowych żywiciela, na zabłąkanie do niewłaściwego narządu. Jeżeli dostają się drogą pokarmową, są narażone na strawienie. Mimo dysponowania różnymi przystosowaniami zwiększającymi szanse przeżycia (gruczoły penetracyjne ułatwiające przenikanie przez powłoki ciała, otoczki trawione w pierwszej kolejności, mimikra molekularna, utrudniająca układowi obronnemu żywiciela rozpoznanie pasożyta jako obcego ciała) tylko nieliczne udaje się osiedlić i wydać potomstwo.

W badaniach nad osiedlaniem się przywr z rodzaju *Leucochloridium* w kurczęciu (Pojmańska i Uchmański 1987) stwierdzono, że niezależnie od dawki inwazyjnej (100 lub 50 metacerkarii) większość ginęła w ciągu pierwszych 48 godz (Rys. 1); po 20 dniach w badanych kurczętach pozostawało po kilka osobników, wszystkie dobrze rozwinięte i produkujące jaja. Podobną



Rys. 1. Krzywa śmiertelności *Leucochloridium paradoxum* w kurczętach w trakcie trzytygodniowej infekcji. 1 – przy dawce 50 metacerkarii, 2 – przy dawce 100 metacerkarii (według Pojmańskiej i Uchmańskiego 1987)

sytuację w zarażeniu naturalnym obserwował Maillard (cytowane za Combes'em 1999) w odniesieniu do przywr *Cainocreadium labracis* w rybach (Rys. 2). Stadia młodociane występowały w rybach licznie, natomiast liczba dojrzewających lub dojrzałych przywr była bardzo niska.

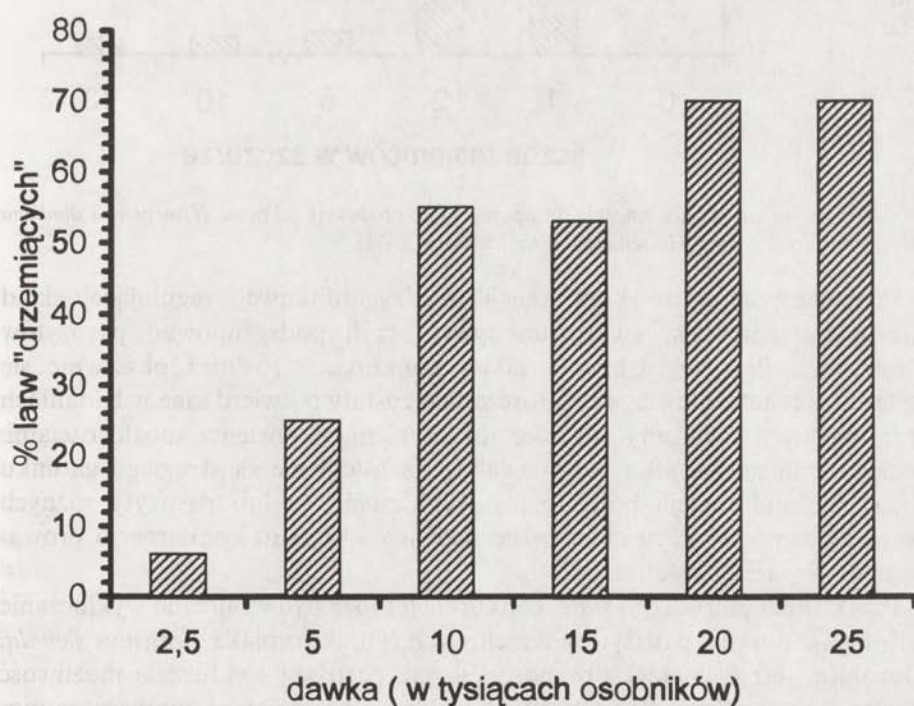


Rys. 2. Liczebność infrac populacji młodocianych i dojrzałych przywr *Cainocreadium labracis* w rybach *Dicentrarchus labrax*. A – bardzo młode, B – młode, C – produkujące jaja (według Combes'a 1999; na podstawie danych Maillarda 1976)

Ograniczanie liczby pasożytów w pojedynczym żywicielu, czyli regulacja liczebności infrac populacji pasożytów, może wynikać z działalności różnych mechanizmów zarówno ze strony pasożyta jak i żywiciela. Ze strony pasożytów może to być wynik konkurencji wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej, podobnie jak to się dzieje w populacjach organizmów wolno żyjących. Ze strony żywiciela jest to działanie jego systemu obronnego. Mechanizmy obronne żywicieli są stosunkowo dobrze poznane i nie będą tu szerzej omawiane. Warto tylko przypomnieć, że mechanizmy te mogą zabijać pasożyty, mogą prowadzić do wytwarzania się odporności na reinfekcje i, być może, mogą hamować normalny rozwój i rozmnażanie się pasożytów.

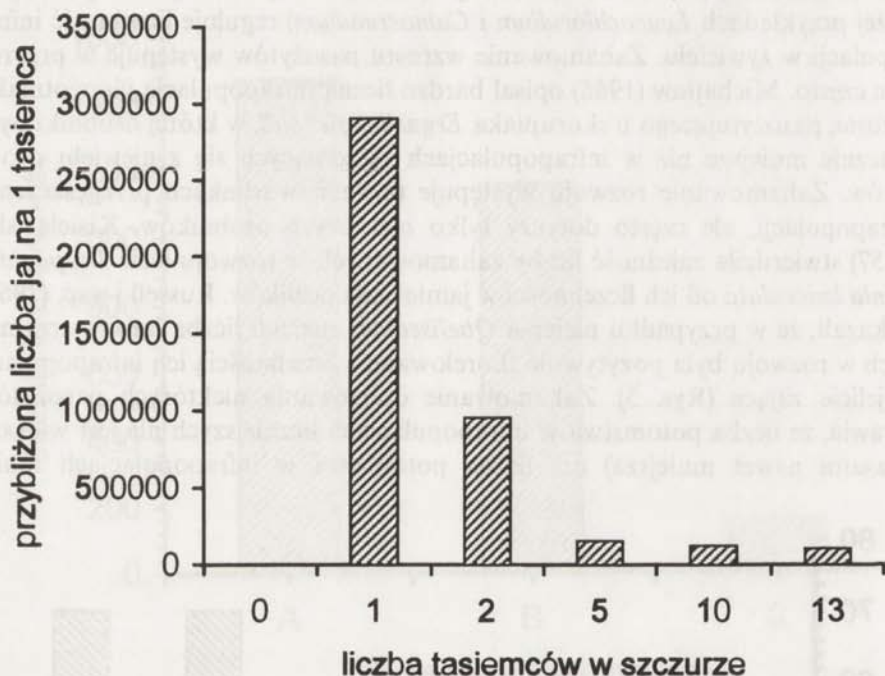
O istnieniu konkurencji między pasożytami tego samego gatunku świadczą liczne sytuacje obserwowane w naturze. Konkurencja wewnątrzgatunkowa wynika głównie z ograniczonych zasobów pokarmowych i miejsca do życia w żywicielu, a więc jest zależna od eksploatacji żywiciela przez pasożyty.

Można założyć, że po osiągnięciu określonej intensywności zarażenia, larwy nowonabyte, lub niektóre larwy przy silnym jednoczesnym zarażeniu, nie mogą się normalnie rozwijać, co może przejawiać się w różny sposób: w ich eliminacji (są słabsze i usuwane z organizmu żywiciela), zahamowaniu wzrostu i rozwoju lub zmniejszonej płodności. Eliminacja pewnej liczby larw (jak w podanych wyżej przykładach *Leucochloridium* i *Cainocreadium*) reguluje liczebność infrapopulacji w żywicielu. Zahamowanie wzrostu pasożytów występuje w przyrodzie często. Michajłow (1968) opisał bardzo liczną infrapopulację pierwotniaka *Astasia*, pasożytującego u skorupiaka *Ergasilus sieboldi*, w której osobniki były znacznie mniejsze niż w infrapopulacjach składających się z niewielu osobników. Zahamowanie rozwoju występuje także w warunkach przegęszczenia infrapopulacji, ale często dotyczy tylko niektórych osobników. Kisielewska (1957) stwierdziła zależność liczby zahamowanych w rozwoju larw *Drepanidotaenia lanceolata* od ich liczebności w jamie ciała oczlików. Russell i wsp. (1966) wykazali, że w przypadku nicienia *Obeliscoides cuniculi* liczba larw wstrzymanych w rozwoju była pozytywnie skorelowana z liczebnością ich infrapopulacji w jelicie zająca (Rys. 3). Zahamowanie dojrzewania niektórych pasożytów sprawia, że liczba potomstwa w infrapopulacjach liczniejszych nie jest większa (czasami nawet mniejsza) niż liczba potomstwa w infrapopulacjach mniej



Rys. 3. Zależności między liczebnością infrapopulacji *Obeliscoides cuniculi* w jelicie zająca a liczbą larw „drzemiących” (na podstawie danych z pracy Russela i wsp. 1966)

licznych. Ten sam wynik daje zmniejszenie płodności poszczególnych dojrziałych osobników. Wpływ zagęszczenia infrac populacji na liczbę jaj przypadających na jednego osobnika wykazali na przykład Hesselberg i Andreassen (1975) w odniesieniu do tasiemca *Hymenolepis diminuta* w jelicie szczura (Rys. 4).



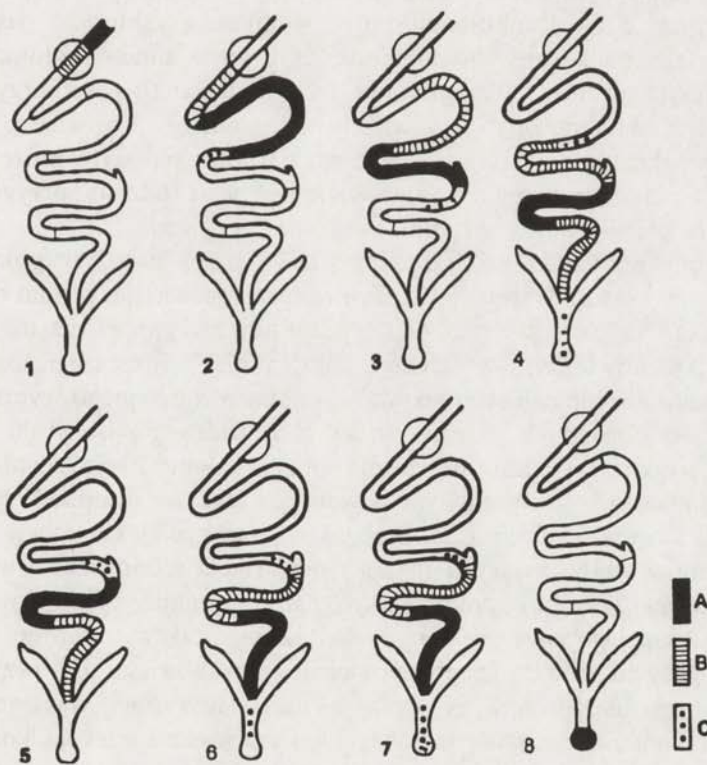
Rys. 4. Zależności między liczebnością infrac populacji, a produkcją jaj przez *Hymenolepis diminuta* w jelicie szczura (według Hesselberga i Andreassena 1975)

Przejdźmy teraz do konkurencji międzygatunkowej, regulującej skład i liczebność zespołów wielogatunkowych, czyli podzgrupowań pasożytów w żywicielu. Przejawy istnienia takiej konkurencji również obserwuje się w warunkach naturalnych, a niektóre z nich zostały potwierdzone w badaniach laboratoryjnych. Możemy tu mieć do czynienia z dwiema możliwościami: pasożyty jednego gatunku nie pozwalają na osiedlenie się drugiego gatunku – jest to konkurencja powodująca wykluczenie – lub pasożyty różnych gatunków zajmują w żywicielu różne siedliska – jest to konkurencja prowadząca do separacji siedlisk.

Przykładem pierwszego typu konkurencji może być wzajemne wykluczenie się dwóch gatunków pasożytów skrzelowych ryb, skorupiaka *Ergasilus sieboldi* i glochidów (larwy małży): obecność jednego pasożyta wykluczała możliwość osiedlenia się drugiego (Wilson 1916), wykluczające działanie przywry monogentycznej *Dactylogyrus vastator* na *Dactylogyrus extensus* (oba pasożyty karpia) (Paperna 1964), czy brak innych pasożytów jelitowych w przypadku

występowania w jelicie kaczki tasiemca *Diploposthe laevis* i *D. bifaria* (Sulgos-towska 1977).

Przykładów konkurencji prowadzącej do separacji siedlisk jest bardzo dużo. Poszczególne gatunki pasożytów często zajmują określone odcinki w danym narządzie i rzadko ich strefy występowania się pokrywają. Zjawisko to, nazywane specyficzną topicznością, Combes (1999) uważa za „fantom przeszłości”; jego zdaniem taka lokalizacja ustaliła się w trakcie ewolucji układów pasożyt-żywiciel na drodze selekcji. Przykładem takiej ewolucyjnej segregacji może być obserwowane przez Czaplińskiego (1975) rozmieszczenie 8 gatunków tasiemców z rodziny *Hymenolepididae* w przewodzie pokarmowym łabędzia niemego (Rys. 5). Ale również współcześnie obserwuje się zmianę



Rys 5. Rozmieszczenie 8 gatunków tasiemców *Hymenolepididae* w przewodzie pokarmowym łabędzia niemego. 1 – *Gastrotaenia paracygni*, 2 – *Cladogynia guberiana*, 3 – *Anatinella kazachstanica*, 4 – *Parabisacanthos philactes*, 5 – *Nematoparataenia southwelli*, 6 – *Wardium aequabile*, 7 – *Wardoides nyrocae*, 8 – *Hymenolepis megalops*; A – rozmieszczenie najczęstsze, B – mniej częste, C – najrzadsze (według Czaplińskiego 1975)

specyficznej lokalizacji jednego gatunku w przypadku osiedlenia się w żywicielu drugiego, konkurencyjnego gatunku pasożyta, lub segregację siedlisk w przypadku dużego zagęszczenia gatunków nieantagonistycznych, zajmują-

cych zwykle wspólne siedlisko. Tasiemiec *Hymenolepis diminuta* przewędrowuje ku tyłowi jelita szczura, jeśli zarazi się go dodatkowo kolcogłowem *Moniliformis dubius*, który osiedla się w przedniej części jelita (Holmes 1961). Rozmieszczenie trzech gatunków tasiemców z rodzaju *Diorchis* w przewodzie pokarmowym łyski zależało od ich liczebności (Pojmańska 1982); przy wzrastającej liczbie osobników któregośkolwiek gatunku następowała stopniowa segregacja, aż do całkowitego rozdzielenia siedlisk gatunków. Fizyczne niszczenie konkurenta, a więc drapieżnictwo, jest między pasożytami rzadkością. Znane są właściwie tylko niektóre redie *Echinostomatidae*, które pożerają sporocysty i redie innych gatunków przywr, rozwijające się w tym samym osobniku żywicielskim.

Trzeba zaznaczyć, że nie zawsze między gatunkami występuje walka konkurencyjna. Brak konkurencji może wynikać z faktu, że pasożyty te wykorzystują inne zasoby pokarmowe, czyli inne nisze ekologiczne, lub — z niewysycenia nisz. Wspomniane trzy gatunki *Diorchis* przy małych liczebnościach występowały w żywicielu obok siebie. Co więcej, niektóre obserwacje wskazują, że obecność jednego gatunku pasożyta może sprzyjać osiedlaniu się innego, być może na zasadzie pewnego rodzaju „przygotowania miejsca” dla osiedlenia się gatunku niekonkurencyjnego.

Omówione przykłady kolonizacji żywiciela przez pasożyty pokazują, że obaj partnerzy układu dysponują mechanizmami, pozwalającymi im nawzajem się tolerować. Na pierwszy rzut oka wydaje się, że żywiciel nie ma żadnego interesu w tym, aby utrzymywać swoim kosztem niekiedy rzesze pasożytów, ale z punktu widzenia bilansu strat i zysków, koszty ewolucyjnego wypracowania mechanizmów obronnych przeciw wielu różnorodnym pasożytom mogłyby okazać się wyższe, niż koszty udzielenia im schronienia i wyżywienia w „rozsądnych granicach”. Natomiast na pewno nie leży w „interesie” pasożytów uśmiercanie swoich żywicieli. Podobnie jak w „interesie” jakiegokolwiek populacji organizmów wolno żyjących nie leży dewastacja środowiska i nadmierna eksploatacja jego zasobów pokarmowych, gdyż mogłoby to doprowadzić do wygaśnięcia danej populacji w danym ekosystemie, tak w „interesie” pasożyta nie leży doprowadzenie do śmierci żywiciela, gdyż, w większości przypadków, oznacza to również śmierć żyjących w nim pasożytów. Wytwarzanie się różnych mutacji zarówno u pasożyta, jak i żywiciela i selekcja korzystnych cech, czyli nieustający „wyścig zbrojeń”, prowadzą do utrzymywania układu w stanie względnej stałej równowagi, choć nie można wykluczyć, że w toku nieustającej walki między adwersarzami niektóre układy przestają istnieć.

ROLA PASOŻYTÓW W REGULACJI LICZEBNOŚCI POPULACJI ŻYWIELSKICH

Jednym z czynników regulujących liczebność populacji organizmów wolno żyjących jest istnienie drapieżników, żywiących się innymi organizmami na zasadzie włączenia ich do swojego łańcucha pokarmowego, a więc na zasadzie

zależności drapieżca-ofiara. Podobnym czynnikiem regulacyjnym w populacjach żywicieli mogą być pasożyty. Ich działalność regulacyjna może być różnorodna.

Po pierwsze może to być bezpośrednia fizyczna likwidacja żywiciela. W warunkach naturalnych w każdej populacji żywicielskiej istnieje nieliczna grupa osobników silnie zarażonych. Są to prawdopodobnie osobniki o układzie immunologicznym osłabionym przez czynniki genetyczne, lub czynniki zewnętrzne, na przykład przez inne choroby (niekoniecznie pasożytnicze), niedożywienie itp. Z najnowszej historii można przytoczyć liczne pasożytnicze choroby oportunistyczne, towarzyszące zarażeniu wirusem HIV. Przywołując teorię Wiśniewskiego o pułapie pojemności żywiciela na pasożyty, można powiedzieć, że u tych żywicieli dochodzi do nadmiernego wzrostu biomasy pasożytów, co w konsekwencji może doprowadzić do śmierci żywiciela. Rzadkość występowania w przyrodzie osobników silnie zarażonych może wynikać właśnie z fizycznej likwidacji żywicieli przez pasożyty. Pamiętajmy jednak, że śmierć silnie zarażonego żywiciela powoduje również śmierć dużej liczby pasożytów, a więc reguluje również liczebność populacji pasożyta.

Pasożyty mogą przyczyniać się do śmierci niektórych osobników żywicielskich również pośrednio. Nie będę tu omawiać licznych, dobrze znanych przykładów zmian behawioru, czy wyglądu żywiciela wywołanych obecnością pasożyta (zasada działalności rozszerzonego fenotypu), a ułatwiających mu zamknięcie cyklu rozwojowego; zmanipulowany żywiciel staje się łatwiejszym łupem drapieżnika, będącego kolejnym żywicielem pasożyta.

Łatwiejszym łupem drapieżnika stają się też osobniki żywicielskie, u których obecność pasożyta wywołuje skutki patogeniczne, a tym samym osłabienie jego sprawności i kondycji. W podręcznikach podaje się zwykle przykład ryb karpiowatych, oslepionych przez osiedlające się w ich oczach metacerkarie *Diplostomum*. Interesującą ilustrację wpływu pasożytów na regulację liczebności populacji żywiciela można znaleźć w pracach Hudsona i współbadaczy nad populacjami pardw z Wysp Brytyjskich. Stwierdzili oni, że zbierane w terenie ptaki zmarłe śmiercią naturalną i ptaki schwyte przez drapieżniki (które nie zdążyły jeszcze ich skonsumować) były silniej zarażone nicieniami *Trichostrongylus tenuis*, niż ptaki zabite przez myśliwych. Sugeruje to, że nicienie mogły być bezpośrednią przyczyną śmierci niektórych osobników, lub przyczyną pośrednią; tak osłabiały ich kondycję, że stawały się one łatwiejszym łupem drapieżników (Dobson i Hudson 1992; Hudson i wsp. 1992a, b).

Można powiedzieć, że w obu przypadkach pośredniej regulacji liczebności populacji żywicielskich (manipulacji fenotypem żywiciela i osłabiania kondycji żywiciela przez pasożyty) mamy do czynienia z ukierunkowaniem śmiertelności żywicieli, w pierwszym przypadku działającym głównie na korzyść populacji pasożyta (ułatwienie zamknięcia cyklu rozwojowego), w drugim głównie na korzyść populacji żywiciela (eliminacja osobników słabych, a więc z jednej strony wzmocnienie puli genowej populacji żywicielskiej, a z drugiej – usunięcie z biotopu pewnej liczby pasożytów).

Jeszcze innym przejawem pośredniej regulacji liczebności populacji żywicielskich przez pasożyty jest obniżanie ich płodności. Zjawisko to znane jest od dawna, szczególnie w odniesieniu do bezkręgowców, u których obecność pasożytów może wywołać nawet całkowitą kastrację. Obniżenie płodności wywołane przez pasożyty wykazano także u kręgowców, między innymi we wspomnianych pracach nad pardwami. W doświadczeniu stwierdzono, że samice odrobaczane składały więcej jaj, niż samice nieodrobaczane; wyższy był również procent wylęgłych piskląt. Stwierdzono również obniżenie sukcesu rozrodczego innych ptaków wywołane przez pasożyty zewnętrzne (Mazgajski i Kędra 1997; Tompkins i Begon 1999). Można by tu przytoczyć jeszcze przykłady pasożytów, głównie bakterii, zmieniających stosunki płci w populacjach żywicieli, jak to się dzieje w przypadku równonoga *Armadillidium vulgare* zarażonego przez bakterie z rodzaju *Wolbachia* (Rousset i wsp. 1992). Obecność bakterii wywołuje tak zwaną feminizację samców; choć genetycznie są one samcami (samiec ZZ, samice WZ) funkcjonują jako samice, co w populacji wpływa zasadniczo na proporcję płci i w niektórych przypadkach może być korzystne dla przetrwania gatunku żywiciela.

Przedstawione przykłady wskazują, że pasożyty odgrywają niebagatelną rolę w utrzymywaniu równowagi między różnymi gatunkami wchodzącymi w skład biocenozy. Dodajmy do tego, że stanowią one także ważny element w bilansie energetycznym ekosystemu. Liczne formy dyspersyjne, przebywające w środowisku zewnętrznym, szczególnie wodnym (koracydia, miracydia, cerkarie), ale i lądowym (formy przetrwalnikowe pierwotniaków, jaja tasiemców, przywr, nicieni, larwy nicieni) stanowią pokarm zwierząt wolno żyjących, głównie bezkręgowców. Również larwy trafiające do przewodu pokarmowego niewłaściwego żywiciela są przez niego trawione, stanowiąc dla niego dodatkowe źródło energii. Nie jest to może regulacja liczebności populacji żywicielskich w dosłownym znaczeniu tego słowa, ale bilans energetyczny jest ważnym czynnikiem w funkcjonowaniu ekosystemu i przy jego rozpatrywaniu nie można pomijać roli pasożytów.

ROLA PASOŻYTÓW W „INŻYNIERII” EKOSYSTEMU

Wiadomo od dawna, że żywe organizmy mogą zmieniać strukturę środowiska. Wystarczy przypomnieć erozję skał wywoływaną przez mchy i porosty, które „przygotowują” podłoże, pozwalające osiedlić się innym roślinom. Człowiek zmienia strukturę środowiska rekultywując zdewastowane przez siebie lub przez żywioły tereny, zalesiając nieużytki, umacniając wydmy itp. Przyroda często sama „naprawia” szkody, wywołane działalnością człowieka; na zdewastowane tereny powoli wkraczają najpierw rośliny, a za nimi również zwierzęta. Żywe organizmy mogą modyfikować środowisko, zmieniając je czasami tak bardzo, że tworzą się nowe siedliska dla innych żywych organizmów. Wiele prac poświęciło ostatnio tym zagadnieniom Jones i współpracow-

nicy, wprowadzając pojęcie „inżynierów ekosystemu”. Inżynierami ekosystemu nazywają oni organizmy, które bezpośrednio lub pośrednio modulują dostępność zasobów dla innych gatunków, wywołując zmiany fizyczne w materiale biotycznym lub abiotycznym, a tym samym wywierając silny wpływ na procesy zachodzące w ekosystemie przez modyfikowanie istniejących, lub tworzenie nowych siedlisk. „Inżynierowie autogeniczni” zmieniają środowisko przez własne struktury fizyczne, „inżynierowie allogeniczni” – przez transformację struktur fizycznych innych organizmów, które z kolei zmieniają środowisko (Jones i wsp. 1994, 1997).

W parazytologii jest to zagadnienie zupełnie nowe. Zajmują się nim od kilku lat Thomas i współpracownicy (Thomas i Poulin 1998; Thomas i wsp. 1998, 1999; Lafferty i wsp. 2000), którzy badali manipulacyjne wpływy pasożyta na żywicieli. Wyszli oni z założenia, opartego na licznych, znanych od dawna przykładach, iż pasożyty często w tak znacznym stopniu zmieniają cechy fizyczne i behawioralne żywiciela, że zmanipulowany żywiciel może być ekwiwalentem nowego organizmu, wchodzącego w nowe, bezpośrednie lub pośrednie interakcje z innymi gatunkami. W ten sposób manipulujący pasożyt, zmieniający cechy populacji żywiciela, może wywierać różnorodny pośredni wpływ na gatunki żywicielskie, które z kolei mogą modyfikować środowisko; pasożyt jest więc „allogenicznym inżynierem ekosystemu”. Na poparcie swoich tez przedstawili przykład mięczaka *Austrovenus stutchburgi*, żyjącego w mulistej strefie przybrzeżnej Nowej Zelandii, i jego pasożyta, metacerkarii przywry *Curtuteria australis*. Mięczaki te należą do grupy organizmów, zagrzebujących się na kilka cm w mule. Ponieważ na tym mulistym wybrzeżu ich skorupy stanowią jedyne twarde podłoże, są one dobrym siedliskiem dla licznych organizmów osiadłych lub pełzających, takich jak inne mięczaki, skąposzczety, mszywioly, pąkle, ukwiały itp. Autorzy stwierdzili, że zarażone metacerkariami mięczaki mają słabiej rozwiniętą nogę i nie zagrzebują się, a pozostają na powierzchni mułu. Obecność pasożyta zmienia więc cechy fizyczne (mniejsza noga) i behawioralne (pozostawanie na powierzchni mułu) zarażonego mięczaka. Zmanipulowane przez pasożyta (określanego przez autorów jako „inżynier allogeniczny”) mięczaki tworzą w ekosystemie odrębne siedlisko na powierzchni mułu. Wytworzenie się dwóch odrębnych siedlisk ma swoje reperkusje w rozmieszczeniu innych gatunków zwierząt, a więc wpływa na strukturę przestrzenną całej biocenozy; dlatego mięczaki są „inżynierami autogenicznymi”. Na skorupach grupy „powierzchniowej” osiadają głównie inne mięczaki, szczególnie licznie występujący w tym ekosystemie skałoczepekny małż *Notoacmea helmsi*, podczas gdy równie liczny ukwiał, *Anthopleura aureoradiata*, preferuje skorupy mięczaków zagrzebanych. Następuje więc segregacja przestrzenna tych dwóch gatunków, między którymi, zdaniem autorów, istnieje związek troficzny typu drapieżca-ofiara. Rozdzielenie siedlisk tych dwóch gatunków powoduje przerwanie tego związku, co jest dodatkowym wynikiem „inżynieryjnej” działalności pasożyta w ekosystemie.

Jak widać, prace te otwierają nowe pole badań w dziedzinie parazytologii. Dlatego, choć wyniki dotychczas są raczej skromne, warto się im przyjrzeć i dalej śledzić rozwój tego kierunku badań.

PODSUMOWANIE

Zadajmy sobie na koniec pytanie, dlaczego żywicielowi nie udało się w trakcie ewolucji pokonać pasożytów.

Opierając się na cybernetycznej definicji życia sformułowanej niedawno przez dr Bernarda Korzeniowskiego (2001) z Uniwersytetu Jagiellońskiego, można powiedzieć, że dlatego, iż pasożyty mają wszystkie cechy charakteryzujące żywe organizmy; są „ewoluonami”, to znaczy systemami wewnętrznymi ujemnych sprzężeń zwrotnych czyli mechanizmów regulacyjnych zapewniających przetrwanie, podporządkowanych nadrzędnemu dodatniemu sprzężeniu zwrotnemu, czyli powielaniu samych siebie w możliwie dużej liczbie kopii, zapewniających ekspansję. Ponieważ takimi samymi ewoluonami są ich żywiele, trwa między nimi nieustający „wyścig zbrojeń” (dzięki mutacjom zarówno w genomie pasożyta, jak i żywiciela), prowadzący raczej do wytworzenia się w układzie pasożyt-żywiciel stanu równowagi, niż do wyeliminowania jednego z adwersarzy. Liczy się także bilans kosztów i zysków. Być może, w toku ewolucji bardziej opłacało się żywicielowi dać schronienie i pokarm pewnej liczbie pasożytów, niż zużyć mnóstwo energii na wypracowanie wydajniejszych systemów obronnych przeciw wielu gatunkom pasożytów.

Obok niewątpliwych przykrości sprawianych przez pasożyty jednostce, która jest „objadana” i niekiedy cierpi, a nawet umiera, w skali populacji i zgrupowań żywych organizmów pasożyty odgrywają pozytywną rolę: pomagają utrzymać równowagę ekologiczną w biocenozie i są w pewnym zakresie dodatkowym źródłem energii dla organizmów wolno żyjących.

Na koniec chciałabym jeszcze raz powtórzyć: człowiek powinien chronić siebie i swoją gospodarkę przed patogenicznymi skutkami infekcji pasożytniczych, to znaczy zwalczać choroby ludzi, zwierząt użytkowych, szkodniki upraw. Jednak w warunkach naturalnych pasożyty powinny być traktowane jako normalny element danej biocenozy. Ingerencja człowieka, „poprawianie” naturalnych, samoregulujących procesów, może naruszyć istniejącą równowagę w ekosystemie i przynieść więcej szkody, niż pożytku. I jeszcze jedno: ekologowie powinni poświęcać w swoich pracach więcej uwagi pasożytom, a systematycy nie powinni o nich zapominać, opracowując katalogi flory i fauny różnych terenów.

LITERATURA

- Combes C. 1999. Ekologia i ewolucja pasożytnictwa; długotrwałe wzajemne oddziaływania. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Czapliński B. 1975. Hymenolepididae parasitizing mute swans *Cygnus olor* (Gm.) of different age in Poland. *Acta Parasitologica Polonica* 23: 305–327.
- 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. *Journal of Animal Ecology* 61: 487–500.
- Grabda-Kazubska B. 1972. *Pleurogenes hepaticola* sp. n. (Trematoda, Pleurogenidae), a parasite of the biliary ducts of *Rana esculenta* L. in Poland. *Acta Parasitologica Polonica* 20: 45–54.
- Hesselberg C.A., Andreassen J. 1975. Some influences of population density on *Hymenolepis diminuta* in rats. *Parasitology* 71: 517–523.
- Holmes J.C. 1961. Effect of the concurrent infection on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowdings. *Journal of Parasitology* 47: 209–216.
- Hudson P.J., Dobson A.P., Newborn D. 1992a. Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *Journal of Animal Ecology* 61: 681–692.
- Hudson P.J., Newborn D., Dobson A.P. 1992b. Regulation and stability of a free-living host-parasite system, *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiment. *Journal of Animal Ecology* 61: 477–486.
- 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 Parasitologica Polonica* 5: 63–90.
- Korzeniowski B. 2001. Cybernetic formulation of the definition of life. *Journal of Theoretical Biology* 209: 275–286.
- Lafferty K.D., Thomas F., Poulin R. 2000. Evolution of host phenotype manipulation by parasites and its consequences. In: Evolutionary biology of host-parasite relationships: Theory meets reality (Eds: R. Poulin, S. Morand, A. Skorping). Elsevier Science B.V.: 117–127.
- Margulis L. 1981. Symbiosis in the cell evolution. San Francisco, W.H. Freeman.
- Margulis L. 2000. Symbiotyczna planeta. Wydawnictwo CiS.
- Mazgajski T.D., 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.
- Paperna I. 1964. Competitive exclusion of *Dactylogyrus extensus* by *Dactylogyrus vastator* (Trematoda, Monogenea) on gills of reared carp. *Journal of Parasitology* 50: 94–98.
- Pojmańska T. 1982. The co-occurrence of three species of *Diorchis* Clerc, 1903 (Cestoda: Hymenolepididae) in the European coot, *Fulica atra* L. *Parasitology* 84: 419–429.
- Pojmańska T., Uchmański J. 1987. Settlement and regulation of infrapopulation density of *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835 (Digenea, Leucochloridiidae) in experimental chicks. *Acta Parasitologica Polonica* 32: 29–38.
- Rousset F., Bouchon D., Pintureau B., Juchault P., Solignac M. 1992. *Wolbachia* endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods. *Proceedings of the Royal Society of London B* 250: 91–98.
- Russell S.W., Baker N.F., Raizes G.S. 1966. Experimental *Obeliscoides cuniculi* infections in rabbits: comparison with *Trichostrongylus* and *Ostertagia* infections in cattle and sheep. *Experimental Parasitology* 19: 163–173.
- Sulgostowska T. 1977. Redescription of the species *Diploposthe laevis* (Bloch, 1782) and *D. bifaria* (Siebold in Creplin) and revision of the genus (Cestoda, Hymenolepididae). *Acta Parasitologica Polonica* 24: 231–248.

- Thomas F., Poulin R. 1998. Manipulation of mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? *Parasitology* 116: 431-436.
- 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.
- Thomas F., Renaud F., de Meeus T., Poulin R. 1998. Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceedings of the Royal Society of London B*: 265, 1091-1096.
- Tompkins D.M., Begon M. 1999. Parasites can regulate wild life populations? *Parasitology Today* 15: 311-313.
- Wilson C.B. 1916. Copepod parasites of fresh-water fishes and their economic relations to the mussel glochidia. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 34 (1914): 331-374.
- Wiśniewski W.L. 1955. Zagadnienia biocenologiczne w Parazytologii. *Wiadomości Parazytologiczne* 1: 7-41.