

ARTYKUŁY PRZEGLĄDOWE

WIADOMOŚCI PARAZYTOLOGICZNE

T. 42 (3) 1996: 271-282

ROLA BEHAWIORU ŻYWCIELA W CYKLU ROZWOJOWYM PASOŻYTA*

BOŻENA GRABDA-KAZUBSKA, KATARZYNA NIEWIADOMSKA I ANNA ROCKA

Instytut Parazytologii im. W. Stefańskiego PAN
00-973 Warszawa, ul. Pasteura 3, S.p. 153

THE ROLE OF HOST BEHAVIOUR IN THE LIFE CYCLE OF PARASITES

Abstract. Parasite is an organism which, at least in a part of its ontogeny uses another living organism as a proper environment for its life. In the „parasite-host” relationships, formed by both these components, the parasite itself bears the burden of formation and maintenance of these relationships in a balance. Three factors play the main role in this process: (1) physiological adaptations of the parasite, enabling survival in the host body and resistance against defence reactions of the host; (2) morphological adaptations, leading to changes in the body structure of the parasite, dependent on location in the host body; and (3) behavioural adaptations assuring contacts of parasites with their hosts.

In the process of evolution most groups of parasites evolved a complicated life cycle, with change of host and outer environment, succeeding in maturation of the parasite and production of the offspring. To pursuit this aim the parasite takes advantage from the behaviour of its potential host, its food preferences (e.g. by inclusion into a food chain), periodic or circadian migrations, and generally from its mode of life. The parasite modifies behaviour of its hosts, sometimes to a high degree, especially the behaviour of intermediate hosts, making them more conspicuously displayed for predators, the most often their final hosts. The parasite itself changes also its behaviour to be more attractive for a potential host or to enhance the possibility of finding a proper host. Finally, in a host population the parasite bears upon the position of particular host individuals by degradation of dominants and shifting them from reproduction. This phenomenon may be considered as a self-defence of the host population against reproduction of ill individuals, weaken by a burden of parasites.

W badaniach parazytologicznych większe zainteresowanie behawiorem rozpoczęło się na początku lat sześćdziesiątych, kiedy HOHORST i współpracownicy (HOHORST i GRAEFFE 1961, HOHORST 1962, HOHORST i LÄMMLER 1962) odkryli ciekawe zjawisko zmiany behawioru mrówek pod wpływem pasożytozowania w nich metacerkarii *Dicrocoelium dendriticum*, w sposób istotny ułat-

* Referat wygłoszony i wsparty obszerną wypowiedzią w dyskusji na IX Wrocławskiej Konferencji Parazytologicznej „Behawior żywiciela w pasożytach”, Wrocław, 24 maja 1996 r.

wiające dostanie się pasożyta do żywiciela ostatecznego i zamknięcie cyklu. Obserwacje te weszły do klasyki parazytologicznej i są cytowane w wielu podręcznikach. Już 10 lat później, w lipcu 1971 roku w Londynie, odbyło się sympozjum na temat behawioralnych aspektów w przenoszeniu pasożytów (Behavioural aspects of parasite transmission). W tomie wydanym po sympozjum (CANNING i WRIGHT 1972) zawarty jest przegląd danych na temat behawioru różnych pasożytów i sposobów wykorzystywania lub zmiany behawioru żywiciela. Następne ważne opracowanie dotyczące pasożytnictwa i behawioru żywiciela to „Parasitism and host behaviour” (BARNARD i BEHNKE 1990). Od tego czasu badania nad behawiorem w układzie pasożyt – żywiciel bardzo się rozszerzyły, można wręcz powiedzieć, że dziedzina ta stała się modna, co widać choćby w ostatnich rocznikach *Journal of Parasitology*. W każdym niemal zeszycie jest wyróżniony dział „Behaviour” lub „Invertebrate-parasite relationships”.

Pasożyt jest to organizm, dla którego, przynajmniej w części ontogenezy, właściwym środowiskiem życia jest inny organizm. W porównaniu ze środowiskiem zewnętrznym organizm żywiciela jest środowiskiem bardzo agresywnym, gdyż żywiciel wszelkimi sposobami broni się przed intruzem. Ponieważ pasożyt bez żywiciela żyć nie może, na nim spoczywa ciężar wytworzenia układu pasożyt – żywiciel i utrzymania go we względnej równowadze do chwili wydania potomstwa. W procesie tym zasadniczą rolę odgrywają trzy czynniki: (1) adaptacje fizjologiczne zapewniające pasożytowi przeżycie w ciele innego organizmu i przeciwstawienie się akcji obronnej żywiciela; (2) adaptacje morfologiczne, czyli przystosowanie budowy ciała do życia w innym organizmie; i (3) adaptacje behawioralne zapewniające kontakt między pasożytem a żywicielem.

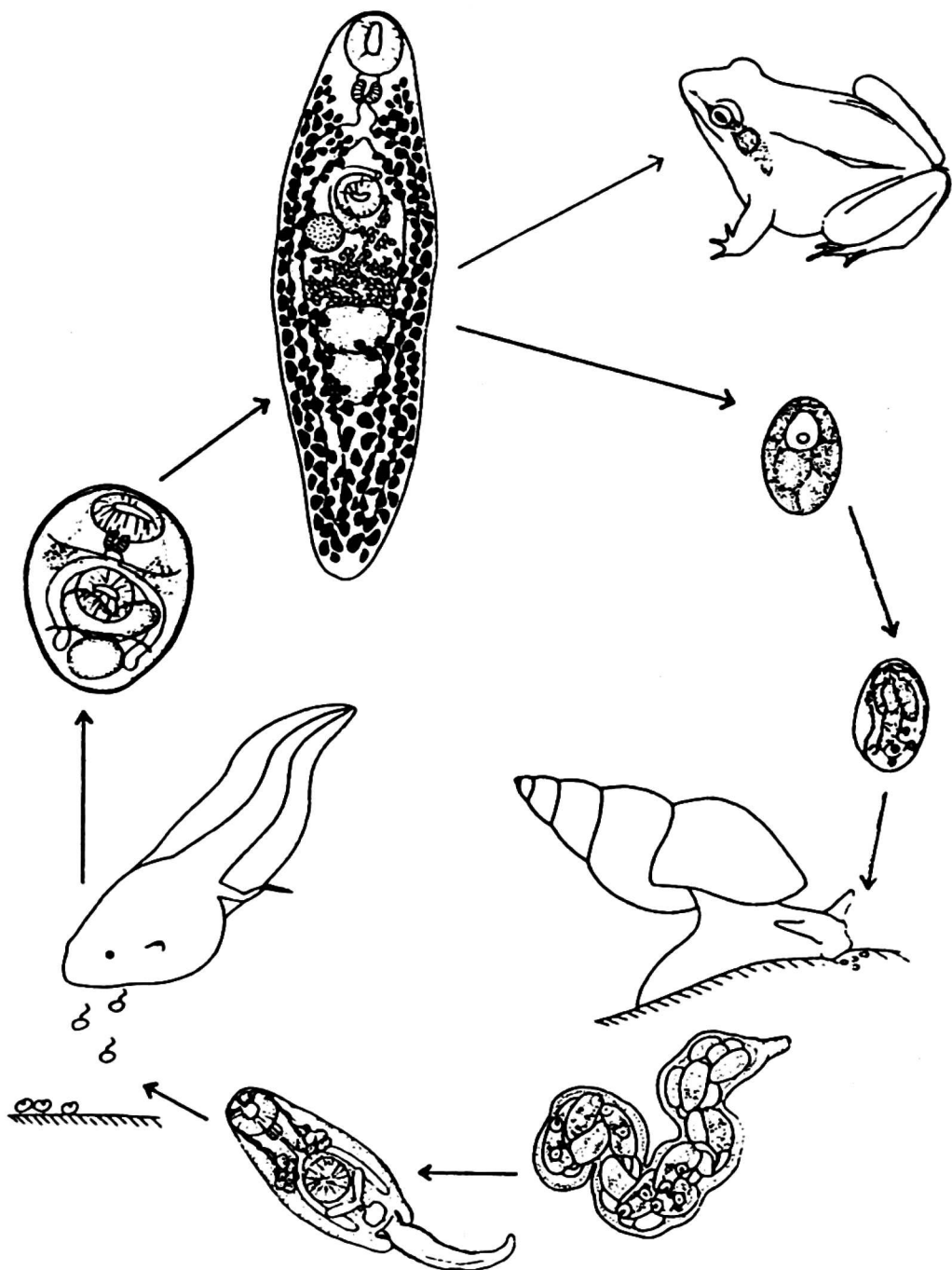
W toku ewolucji u większości grup pasożytniczych wytworzył się skomplikowany cykl życiowy ze zmianą środowisk i żywicieli, którego uwieńczeniem jest osiągnięcie dojrzałości płciowej i wydanie potomstwa. W kolejnych etapach cyklu rozwojowego pasożyt stosuje różne strategie ułatwiające dostanie się do kolejnego żywiciela. Najczęściej wykorzystuje łańcuch pokarmowy, który pozwala na bierne dostanie się do właściwego żywiciela, lub aktywnie wnika przez powłoki i otwory ciała, a niekiedy jest też wstrzykiwany przez krwiopijnych przenosicieli. W bardziej skomplikowanych cyklach zwykle występują dwie pierwsze strategie. Jednak nawet w przypadku prostego cyklu, jak u nicieni z rodzaju *Strongylus*, *Nippostrongylus* itp., gdzie larwa penetruje bezpośrednio do ciała żywiciela ostatecznego, można zaobserwować szczególne przystosowania do behawioru żywiciela. Na przykład badania HERNANDEZA i SUKHDEO (1995) wykazały, że w przypadku *Heligmosomoides polygyrus* najlepiej udaje się zarażenie, gdy larwy są szcesywane z futerka podczas wykonywanej przez gryzonia „toalety”.

W najbardziej skomplikowanych cyklach rozwojowych Digenea występuje i aktywna penetracja (miracidium i cercarie), i bierne przenoszenie (metacer-

karie). Powstała tu ogromna różnorodność przystosowań – niemal każdy gatunek wykazuje cechy szczególne, doskonale dopasowane do konkretnego żywiciela. Te szczególne przystosowania są w dużym stopniu odpowiedzialne za specyficzność pasożytów w stosunku do żywicieli, tak pośrednich jak i ostatecznych. Wyrazem tej specyficzności były obserwowane przez SNYDERA i JANOVEGO (1996) różnice w sposobie penetracji cercarii 4 gatunków przywr z rodzaju *Heamatoloechus* do żywiciela pośredniego: cercarie *H. longiplexus* penetrowały wyłącznie przez nasadę skrzelotchawek ogonowych larw ważek Zygoptera, *H. medioplexus* i *H. varioplexus* wyłącznie przez skrzelotchawkowy kosz w rektum larw Anisoptera (Libellulidae), a tylko jeden gatunek, *H. complexus*, penetrujący przez miękką chitynę pomiędzy płytkami segmentowymi stawonogów, mógł mieć szerszy wachlarz żywicieli.

Behavior cercarii i ich reakcje na przestrzeń aktywności żywiciela są ostatnio obiektem szczegółowych badań HAASA i jego współpracowników. Dotyczą one wzorca ruchu cercarii w wodzie, przystosowanego do minimalizacji kosztów energetycznych, zredukowania ryzyka pożarcia przez inne organizmy, opuszczenia środowiska żywiciela, z którego wyszły (temu służy pozytywna lub negatywna foto- i georientacja), rozpraszania w środowisku służącego zbliżeniu do przestrzeni aktywności kolejnego żywiciela. Takie bodźce, jak zacienienie, poruszenie wody, dotyk, gradient chemiczny, powodują wzmożenie aktywności ruchowej i kierowanie się pasożyta ku żywicielowi. Cercaria może opanować żywiciela według wielu wzorców behawioralnych spontanicznych lub w odpowiedzi na specyficzne sygnały żywicielskie. Wzorce te są różne w różnych grupach pasożytów i żywicieli. Na przykład wśród gatunków z rodzaju *Schistosoma*, których cercarie wnikają do ssaków, są takie, jak *S. mansoni*, krok po kroku identyfikujące żywiciela, i takie jak *S. japonicum*, przytwierdzające się do żywiciela przez przypadek, a reagujące na jego sygnały dopiero w fazie przygotowania do penetracji (HAAS 1994).

U cercarii wykształciły się różne reakcje na bodźce zewnętrzne. Niektóre, mające pigmentowane plamki oczne, reagują na światło i cień. Na przykład cercarie z rodzaju *Cryptocotyle* reagowały na sterowane komputerowo zmiany światła i cienia (REA i IRWIN 1991); w naturze pozwala im to zauważyć przepływającą rybę – żywiciela pośredniego. Inne cercarie, jak *Opisthioglyphe ranae* i *O. rastellus* z podrzędu Plagiorchiida (GRABDA-KAZUBSKA 1969) (a także inne, których metacercarie występują w płazach) leżą w pozycji spoczynkowej na dnie zbiornika, ale lekkie drgania wody powodują ich szybki ruch pionowo w górę. Spośród dwóch wspomnianych gatunków w ten sposób zachowuje się *O. rastellus*, którego metacercarie, a także postacie dorosłe rozwijają się w kijankach, natomiast cercarie *O. ranae*, które penetrują do żab dorosłych, trzymają się pod błoną powierzchniową wody, reagując na ruchy podgardla żab (ryc. 1 i 2). Bezogonowe cercarie (typ *cercarieum*) przywr z rodziny Monorchidae oczekują z podniesioną przednią częścią ciała na czułkach swojego żywiciela, podobnie jak kleszcze na roślinach. Wykorzystują one

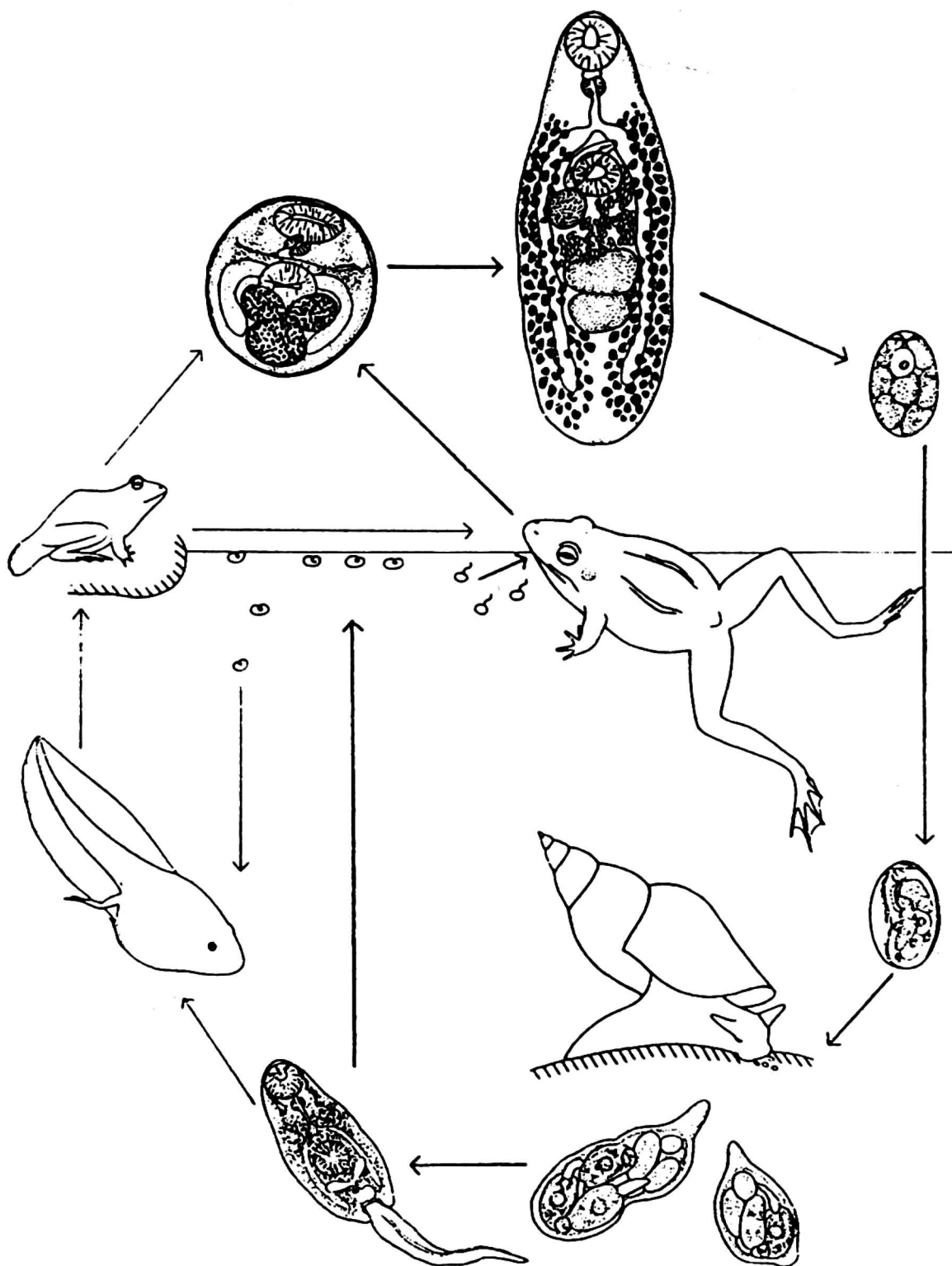


Ryc. 1. Cykl rozwojowy *Opisthioglyphe rastellus* – cercarie w pozycji spoczynkowej leżą na dnie, atakują przepływające kijanki (wg GRABDY-KAZUBSKIEJ 1976)

Fig. 1. Life cycle of *Opisthioglyphe rastellus* – cercariae in resting position lie on the bottom, invade tadpoles swimming by (after GRABDA-KAZUBSKA 1976)

nawet najkrótsze (w ślimaczym jednak tempie) spotkanie z innym ślimakiem do przejścia na niego i penetracji w głąb tkanek.

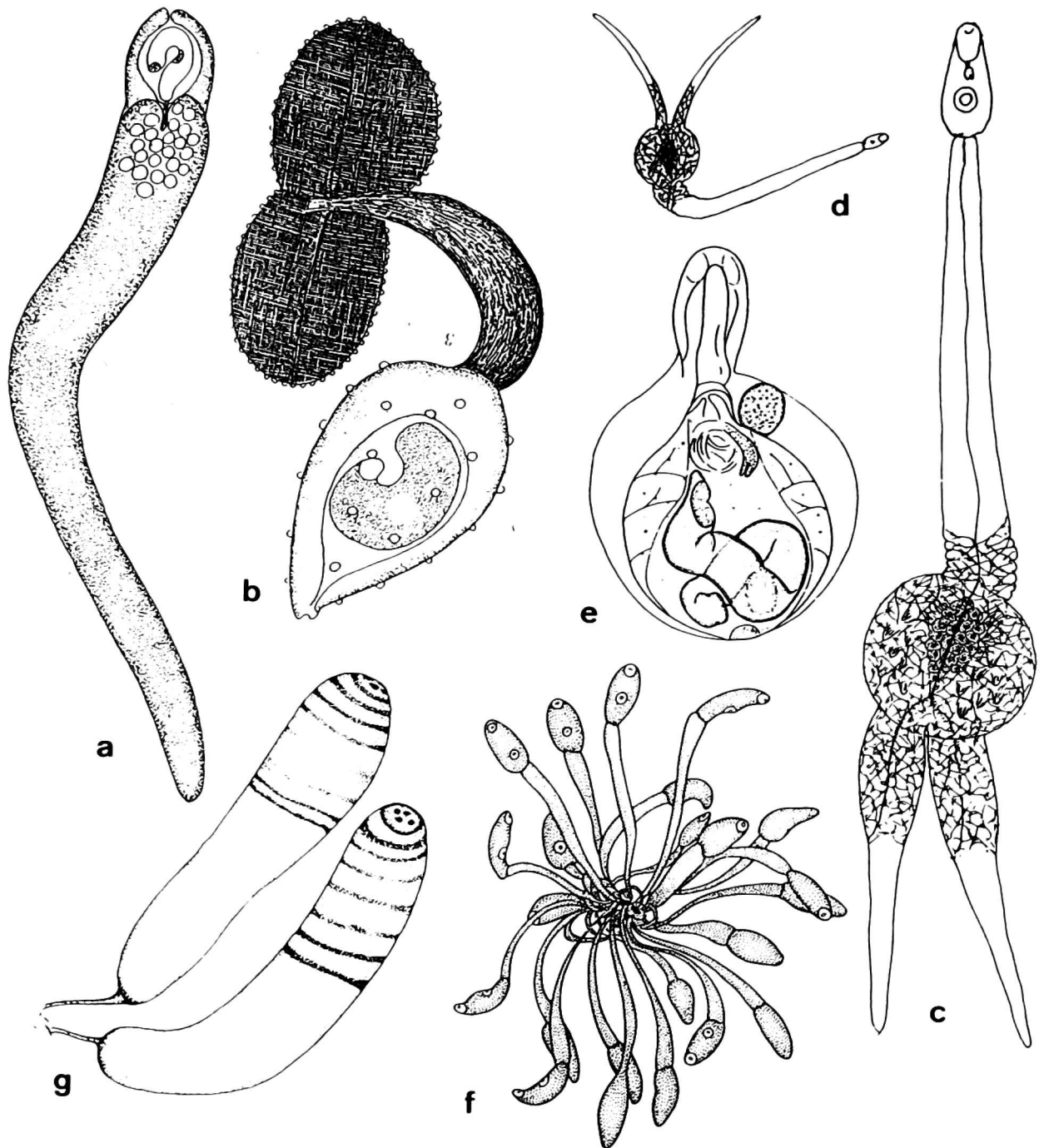
W niektórych grupach cercarii, a także u innych pasożytów, występuje zjawisko mimikry – upodobniają się one do normalnej zdobyczy ich żywicieli pośrednich lub ostatecznych i są przez nich po prostu zjadane (ryc. 3). Zjawisko to znane jest od dawna u *Leucochloridium*, u którego sporocysta wytwarza kolorowe worki wypełnione inwazyjnymi metacerkariami, atrakcyjne dla ptaków. Cercarie z rodzaju *Azygia* mają bardzo duży ogon, który w czasie pływania porusza się podobnie jak larwy komarów, a *Cercaria globocaudata* kształtem ogona i sposobem pływania do złudzenia przypomina oczliki



Ryc. 2. Cykl rozwojowy *Opisthioglyphe ranae* – cercarie w pozycji spoczynkowej zawieszono pod błoną powierzchniową wody, atakują dorosłe żaby (wg GRABDY-KAZUBSKIEJ 1976)

Fig. 2. Life cycle of *Opisthioglyphe ranae* – cercariae in resting position hanging at surface film of water, invade adult frogs (after GRABDA-KAZUBSKA 1976)

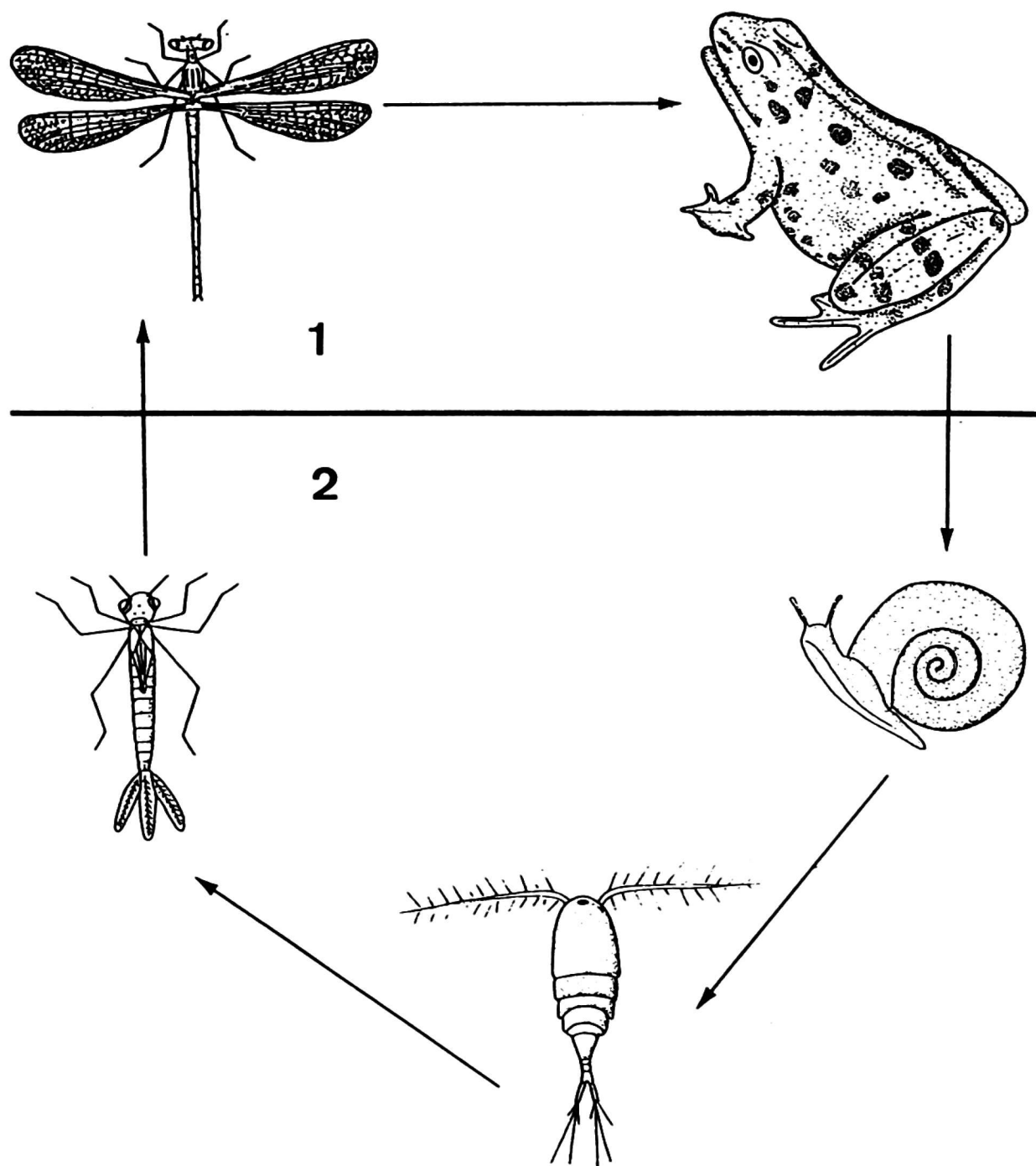
(NIEWIADOMSKA i KISELIENE 1993). Nic więc dziwnego, że ryby łatwo dają się „nabrać” i chętnie je połykają. Cercarie *Gorgodera* z silnie rozwiniętym ogonem często przyczepiają się do podłoża lub do skorupy małża, w którym się rozwinęły, i wykonują ruchy upodabniające je do skąposzczetów. Niektóre cercarie z podrodziny Echinochasminae skleją się końcami ogonów i pływają jak wirująca kula w wodzie. Do skorupiaków, a może nawet pierwotniaków,



Ryc. 3. Przykłady mimikry u postaci rozwojowych przywr Digenea: a – cercaria *Gorgodera* sp., b – cercaria *Azygia* sp., c i d – *Cercaria globocaudata*, e – cercaria *Halipegus ovocaudatus*, f – cercaria *Echinochasmus milvi*, g – worki sporocyst *Leucochloridium perturbatum* (a i b – wg WESENBERG-LUNDA 1934; c i d – wg NIEWIADOMSKIEJ i KISELIENE 1993; e – wg KECHEMIR 1978; f – wg BESPROZVANNYKH 1989; g – wg POJMAŃSKIEJ 1962)

Fig. 3. Examples of mimicy in developmental stages of digenetic trematodes: a – cercaria of *Gorgodera* sp., b – cercaria of *Azygia* sp., c and d – *Cercaria globocaudata*, e – cercaria of *Halipegus ovocaudatus*, f – cercaria of *Echinochasmus milvi*, g – brood sacs of sporocysts of *Leucochloridium perturbatum* (a and b – after WESENBERG-LUND 1934; c and d – after NIEWIADOMSKA and KISELIENE 1993; e – after KECHEMIR 1978; f – after BESPROZVANNYKH 1989; g – after POJMAŃSKA 1962)

upodobniają się cerkarie typu *cystophora* z rodziny Halipegidae i Hemiuridae (KOIE 1995) – ich żywicielami pośrednimi są skorupiaki planktonowe. W przypadku Halipegidae pasożytujących u żab występuje dodatkowy żywiciel pośredni – ważka, który wchodzi w skład pokarmu żab. W całym cyklu



Ryc. 4. Cykl rozwojowy *Halipegus ovocaudatus* z udziałem dodatkowego żywiciela pośredniego (ważki) wynoszącego metacerkarię poza środowisko wodne (wg KECHEMIR 1978, zmienione).

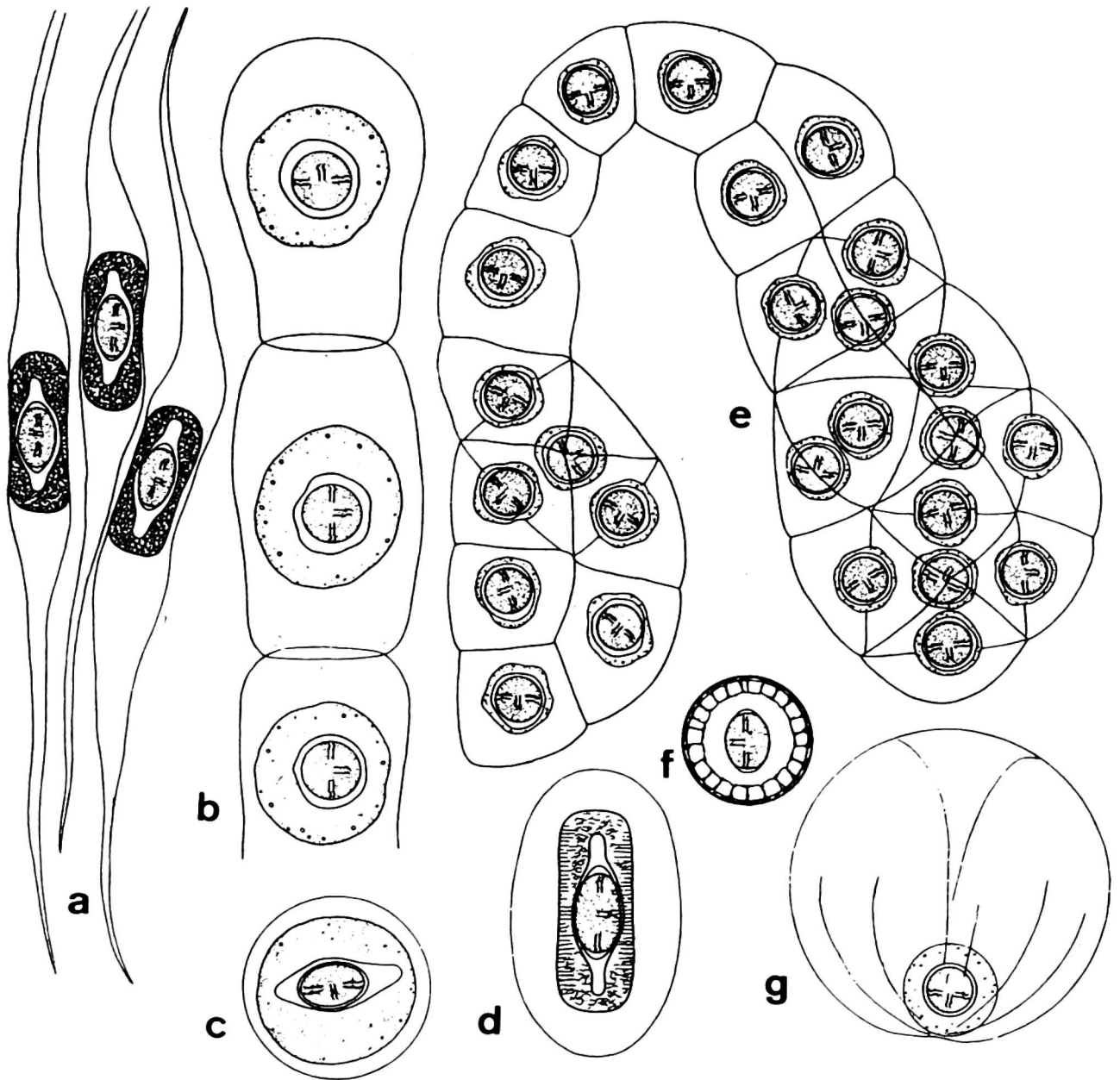
Objaśnienia: 1 – powietrze, 2 – woda

Fig. 4. Life cycle of *Halipegus ovocaudatus* with participation of additional intermediate host (dragon-fly) carrying metacercariae out of water (after KECHEMIR 1978, modified).

Explanations: 1 – air, 2 – water

rozwojowym *Halipegus* nie ma aktywnej penetracji, a zarażenie kolejnych żywicieli odbywa się na drodze pokarmowej (KECHEMIR 1978) (ryc. 4). Ciekawy przykład mimikry opisała JARECKA (1961) u jaj tasiemców, które upodobniają się do różnych organizmów wodnych, np. okrzemek, glonów itp., służących za pokarm dla żywicieli – skorupiaków (ryc. 5).

Nawet u przywr, których cerkarie incystują się na roślinach i różnych przedmiotach, też można zauważyć specjalizację. Na przykład cerkarie *Fasciola hepatica* incystują się na źdźbłach roślin rosnących na brzegu wody – ostatecz-



Ryc. 5. Przykłady mimikry jaj tasiemców. a – *Diorchis nyrocae*, b – *Fimbriaria fasciolaris*, c – *Hymenolepis vistulae*, d – *Diorchis stefanskii*, e – *Hymenolepis abortiva*, f – *H. megalops*, g – *Proteocephalus percae* (wg JARECKIEJ 1961)

Fig. 5. Examples of mimicy in cestode eggs (after JARECKA 1961). Explanations as above

nymi żywicielami są ssaki trawożerne (krowy, owce). U blisko spokrewnionego gatunku *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* metacerkarie incystują się pod błonką powierzchniową wody. Ich ostateczny żywiciel, łoś, preferuje bowiem ogryzanie krzewów i kory, a metacerkariami zaraża się u wodopoju. Z kolei cercaria *Diplodiscus subclavatus* incystuje się na nabłonku podgardla i brzucha żab. Żaba co jakiś czas zmienia nabłonek, a starą, złuszczoną warstwę połyka wraz z metacerkariami (GRABDA-KAZUBSKA 1980). Może też występować różnicowanie w obrębie jednego cyklu w zależności od tego, jakie stadium żywiciela ulega zarażeniu. Duże, pływające w wodzie cercarie *Phyllodistomum folium* są zjadane przez narybek, podczas gdy większe ryby zarażają się zjadając małże, w których pozostaje część cercarii otoczonych cystą (ZHOKHOV 1987).

Nie dość że pasożyty wykorzystują behavior żywiciela, to jeszcze mogą go w znacznym stopniu modyfikować przystosowując do własnych potrzeb.

Według HOLMESA i BETHELA (1972) może to nastąpić przez obniżenie witalności, zwiększoną widoczność żywiciela, jego dezorientację i zmienione zachowanie. Jest oczywiste, że silnie zarażony organizm, osłabiony przez pasożyty, staje się łatwiejszym łupem dla drapieżcy niż zwierzę zdrowe, w pełni sił. Na przykład ryby zarażone plerocerkoidami *Ligula intestinalis* i *Schistocephalus solidus* wykazują zmniejszoną aktywność, zanik instynktu stadnego, wypływają na płytkie przybrzeżne wody – miejsca żerowania ptaków rybożernych, żywicieli ostatecznych tych tasiemców. Odnotowano, że 30% diety kormorana, *Phalacrocorax carbo*, stanowiły zarażone tymi tasiemcami płocie, podczas gdy cała populacja płoci była zarażona tylko w 6,5% (DOB BEN 1952). Spadek kondycji fizycznej obserwowano również u północnoamerykańskich łosi i karibu zarażonych *Echinococcus granulosus*. Wycieńczone zwierzęta częstokroć padały podczas ucieczki przed wilkami, żywicielami ostatecznymi tego tasiemca. Temu samemu służy też dezorientacja przy ograniczeniu pola widzenia lub oślepieniu spowodowanym przez metacerkarie *Diplostomum*, występujące w oczach ryb. Dezorientację i zeszywnienie ciała mrówki trzymającej się zuwaczkami wysokich traw w pozycji nie koniecznie dla niej wygodnej, powodują incystowane w zwojach mózgowych wspomniane już metacerkarie *Dicrocoelium dendriticum*. Cysticerkoidy *Taenia multiceps* zlokalizowane w centralnym układzie nerwowym przeżuwaczy domowych i dzikich, powodują zanik instynktu ucieczki (HOLMES i BETHEL 1972). Cysticerkoidy innego gatunku, *Railletina cestitillus*, powodują u *Tribolium confusum* zanik fotofobii. Owad nie szuka kryjówki, przez co staje się łatwiejszą zdobyczą dla jego żywicieli ostatecznych, kurczaków (HURD 1990).

Ciekawym zjawiskiem jest zmiana ubarwienia i behawioru skorupiaków (Isopoda, Amphipoda) pod wpływem rozwijających się w nich larw kolcogłów. Zjawisko to było szeroko obserwowane i badane u kolcogłów z rodzaju *Acanthocephalus* zarówno w USA, jak i w Europie (HOLMES i BETHEL 1972, BETHEL i HOLMES 1973, MUZZALL i RABALAIS 1975, CAMP i HUIZINGA 1979, OETINGER i NICOL 1981, 1982a, 1982b, BRATTEY 1983 itd.). Obserwowane zmiany u skorupiaków to zwykle jaśniejsza pigmentacja (choć niekiedy bywa ciemniejsza niż normalnie) i znacznie zwiększona ruchliwość oraz brak reakcji ucieczki, np. na zmianę oświetlenia. Te cechy powodują, że zarażone skorupiaki stają się łatwą zdobyczą dla ich żywicieli ostatecznych, ryb. W żołądku ryb obserwowano też znacznie większy procent zarażonych skorupiaków niż w populacji skorupiaków w jeziorze czy rzece (AMIN 1978, CAMP i HUIZINGA 1979).

Ciekawe obserwacje na ten temat poczyniła PILECKA-RAPACZ (1986). Spośród trzech badanych przez nią gatunków, *Acanthocephalus anguillae* powodował czernienie ośliczek, *A. lucii* – czernienie lub odbarwienie, *A. ranae* natomiast nie powodował zmian ubarwienia. Wszystkie zarażone ośliczki wykazywały większą niż normalnie ruchliwość i przemieszczanie się w górne warstwy wody, a ośliczki zarażone *A. ranae* nawet wychodziły ponad powierzchnię wody na ścianki akwarium i wystające na powietrze rośliny. To zachowanie, a zapewne i ubarwienie, może być związane z charakterem środowiska, jak i z rodzajem

żywiciela ostatecznego. Dla *A. anguillae* są nimi głównie ryby rzeczne (jaź, boleń, brzana), dla *A. lucii* jeziorowe (okoń, jazgarz), a dla *A. ranae* żaby. W tym ostatnim przypadku należy zaznaczyć, że żaby tylko w wyjątkowych okolicznościach żerują pod wodą, wychodzenie więc zarazonych ośliczek ponad powierzchnię wody jest jak najbardziej uzasadnione. RUMPUS i KENNEDY (1974) przypuszczają, że zmiany ruchliwości skorupiaków i przemieszczanie się w wyższe warstwy wody związane są ze zwiększonym zapotrzebowaniem na tlen. OETINGER i NICKOL (1982a, 1982b) stwierdzali, że zmiana pigmentacji może nastąpić tylko w określonym momencie życia skorupiaków i polega na zakłóceniu procesu syntezy ommochromu, głównego składnika pigmentu. Również larwy tasiemców czynią żywiciela bardziej widocznym w środowisku. Na przykład ryby zarazone plerocerkoidami *Ligula intestinalis* lub *Schistocephalus solidus* mają zgrubiałe powłoki brzuszne; drapieżca widzi tę zmianę jako białe strzałki po bokach ciała (HOLMES i BETHEL 1972). Pod wpływem plerocerkoidów *Spirometra mansonioides* żywiciel pośredni (gryzoń) wykazuje przyspieszony wzrost i otyłość, staje się powolniejszy i bardziej widoczny dla żywiciela ostatecznego, kota (THOMPSON i KAVALIERS 1994). Plerocerkoidy te produkują somatotropinę oddziałującą na hormon wzrostu. Larwy tasiemca *Taenia multiceps* u zajęcokształtnych (Lagomorpha) hamują bądź uniemożliwiają zmianę ubarwienia sezonowego (HOLMES i BETHEL 1972) itp.

Wreszcie wspomnieć należy o aspekcie populacyjnym zmian behawioralnych wywoływanych przez pasożyty. Są to głównie wyniki prac doświadczalnych. Badania prowadzone przez RAU (1983, 1984) w układzie mysz – *Trichinella spiralis* wykazały, że pod wpływem zarażenia zmienia się struktura dominacji. Dotychczas dominujący samiec traci tę pozycję i do rozrodu mogą przystąpić inne samce. Zarażenie pasożytami może też wpływać bezpośrednio na dobór partnera do rozrodu i ewolucji behawioru seksualnego żywicieli (READ 1990, CLAYTON 1991, McLENNAN i SHIRBS 1995). Pasożyty mogą również obniżać wrażliwość samców na feromony samicy; także feromony zarażonej samicy słabiej aktywują samce do kopulacji (HURD i PARRY 1991). Te zjawiska mają duże znaczenie dla zwierząt stadnych, dając możliwość zwiększenia różnorodności genetycznej, co można traktować jako sposób samoobrony gatunku żywiciela przed negatywnym wpływem pasożytów. Z drugiej strony słabsze potomstwo chorych zwierząt łatwiej staje się łupem drapieżników, przez co osobniki silniejsze mają większe szanse przeżycia. Znane jest też zjawisko obniżania, niekiedy znacznego, płodności żywiciela pod wpływem pasożytów. Np. plerocerkoidy *L. intestinalis* hamują dojrzewanie gamet u ryb. Wiąże się to z oddziaływaniem pasożyta na przysadkę żywiciela; przypuszcza się, że produkuje on substancję działającą antagonistycznie do gonadotropiny (ARME 1968, ARME i OWEN 1968).

Kończąc chcemy zauważyć, że o pasożytach przyjęło się sądzić, że są to organizmy uwstecznione. Przytoczone przez nas przykłady świadczą, że mają one nadzwyczaj dobrze rozwinięty system odbioru i analizy bodźców, na co wskazuje choćby liczba zakończeń nerwowych na powierzchni ciała i różno-

rodność ich budowy (NIEWIADOMSKA i CZUBAJ 1996). O ich funkcji wiemy jeszcze bardzo mało, tylko na zasadzie analogii z innymi organizmami. Można więc powiedzieć, że pasożyty zrezygnowały z pewnych struktur przydatnych do życia w środowisku zewnętrznym na rzecz innych narządów potrzebnych im do życia w niesłychanie zróżnicowanym środowisku wnętrza innego organizmu. W tym procesie pasożyty osiągnęły znaczny stopień doskonałości.

LITERATURA

- AMIN O. M. 1978. On the crustacean hosts of larval acanthocephalan and cestode parasites in Southwestern Lake Michigan. *J. Parasitol.* 64: 842-845.
- ARME C. 1968. Effects of the pleocercoid larva of a pseudophyllidean cestode, *Ligula intestinalis*, on the pituitary gland and gonads of its host. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 134: 15-25.
- OWEN R. W. 1968. Occurrence and pathology of *Ligula intestinalis* infections in British fishes. *J. Parasitol.* 54: 272-280.
- BARNARD C. J., BEHNKE J. M. [Eds] 1990. Parasitism and host behaviour. Taylor and Francis Ltd., London UK.
- BESPROZVANNYKH V. V. 1989. Biology of the trematode *Echinochasmus milvi* from the South of the Far East of the USSR. *Parazitologiya* 23: 237-243 (po rosyjsku).
- BETHEL W. M., HOLMES J. C. 1973. Altered evasive behaviour and response to light in amphipods harbouring acanthocephalan cystacanths. *J. Parasitol.* 59: 945-956.
- BRATTEY J. 1983. The effects of larval *Acanthocephalus lucii* on the pigmentation, reproduction, and susceptibility to predation of the isopod *Asellus aquaticus*. *Ibid.* 69: 1172-1173.
- CAMP J. W. Jr., HUIZINGA H. W. 1979. Altered colour, behaviour and predation susceptibility of the isopod, *Asellus intermedius*, infected with *Acanthocephalus dirus*. *Ibid.* 65: 667-669.
- – 1980. Seasonal population interactions of *Acanthocephalus dirus* (Van Cleave, 1931) in the creek chubb, *Semotilus acromaculatus*, and isopod, *Asellus intermedius*. *Ibid.* 66: 299-304.
- CANNING E. U., WRIGHT C. A. [Eds] 1972. Behavioural aspects of parasite transmission. Academic Press, London.
- CLAYTON D. H. 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitol. Today* 7: 329-334.
- DOBLEN W. H. VAN. 1952. The food of the cormorant in the Netherlands. *Ardea* 40: 1-63.
- GRABDA-KAZUBSKA B. 1969. Studies on abbreviation of the life cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Fröhlich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae). *Acta Parasit. Pol.* 16: 249-269.
- 1976. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks. *Ibid.* 24: 125-141.
- 1980. Observations on the life cycle of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda, Diplodiscidae). *Ibid.* 27: 261-271.
- HAAS W. 1994. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success. *Parasitology* 109: S15-S29.
- HERNANDEZ A. D., SUKHDEO M. V. K. 1995. Host grooming and the transmission strategy of *Heligmosomoides polygyrus*. *J. Parasitol.* 81: 865-869.
- HÖHORST W. 1962. Die Rolle der Ameisen im Entwicklungsgang des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). *Z. Parasitenk.* 22: 105-106.
- GRAEFFE G. 1961. Ameisen-obligatorische Zwischenwirte des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). *Naturwissenschaften* 48: 229-230.
- LÄMMLER G. 1962. Experimentelle Dicrocoeliose-studien. *Z. Tropenmed. Parasit.* 13: 377-397.
- HOLMES J. C., BETHEL W. M. 1972. Modification of intermediate host behaviour by parasites. In: U. E. Canning and C. A. Wright [Eds], Behavioural aspects of parasite transmission. Academic press, London: 123-149.

- HURD H. 1990. Physiological and behavioural interactions between parasites and invertebrate hosts. *Adv. Parasitol.* 29: 271-318.
- PARRY G. 1991. Metacystode-induced depression of the production of, and response to, sex pheromone in the intermediate host, *Tenebrio molitor*. *J. Invertebr. Pathol.* 58: 82-87.
- JARECKA L. 1961. Morphological adaptations of tapeworms eggs and their importance in the life cycles. *Acta Parasit. Pol.* 9: 409-426.
- KECHEMIR N. 1978. Démonstration expérimentale d'un cycle biologique à quatre hôtes obligatoires chez les trématodes hémiurides. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 53: 75-92.
- KØIE M. 1995. The life-cycle and biology of *Hemiurus communis* Odhner, 1905 (Digenea, Hemiuridae). *Parasite* 2 (Suppl. 2): 195-202.
- MCLENNAN D. A., SHIRES V. L. 1995. Correlation between the level of infection with *Bunodera incostans* and *Neoechinorhynchus rutili* and behavioural intensity in female brook sticklebacks. *J. Parasitol.* 81: 675-682.
- MUZZAL P. M., RABALAI S. F. C. 1975. Studies on *Acanthocephalus jacksoni* Bullock, 1962 (Acanthocephala, Echinorhynchidae). III. The altered behaviour of *Lirceus lineatus* (Say) infected with cystacanths of *Acanthocephalus jacksoni*. *Proc. Helminth. Soc. Washington* 41: 116-118.
- NIEWIADOMSKA K., CZUBAJ A. 1996. Sensory endings in *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 cercariae (Digenea, Diplostomidae). *Acta Parasitol.* 41: 20-25.
- KISELIENE V. 1993. General morphology and SEM ultrastructure of *Cercaria globocaudata* U. Szidat, 1940 (Digenea). *Ibid.* 38: 62-68.
- OETINGER D. F., NICKOL B. B. 1981. Effects of Acanthocephalans on pigmentation of freshwater isopods. *J. Parasitol.* 67: 672-684.
- — 1982a. Spectrophotometric characterization of integumental pigments from uninfected and *Acanthocephalus dirus*-infected *Asellus intermedius*. *Ibid.* 68: 270-275.
- — 1982b. Developmental relationships between acanthocephalans and altered pigmentation in freshwater isopods. *Ibid.* 68: 463-469.
- PILECKA-RAPACZ M. 1986. On the development of acanthocephalans of the genus *Acanthocephalus* Koelreuther, 1771, with special attention to their influence on intermediate host, *Asellus aquaticus* L. *Acta Parasit. Pol.* 30: 233-250.
- POJMAŃSKA T. 1962. On sporocysts of the genus *Leucochloridium* Casus in Poland. *Ibid.* 10: 369-376.
- RAU M. E. 1983. Establishment and maintenance of behavioural dominance in male mice infected with *Trichinella spiralis*. *Parasitology* 86: 319-322.
- 1984. Loss of behavioural dominance in male mice infected with *Trichinella spiralis*. *Ibid.* 88: 371-373.
- REA J. G., IRWIN S. W. B. 1991. Behavioural responses of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* (Digenea, Heterophyidae) to computer-controlled shadow sequences. *Ibid.* 103: 171-177.
- READ A. F. 1990. Parasites and the evolution of host sexual behaviour. In: C. J. Barnard and J. M. Behnke [Eds], *Parasites and host behaviour*. Taylor and Francis Ltd. London, U.K.: 117-157.
- RUMPUS A. E., KENNEDY C. R. 1974. The effect of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* upon the respiration of its intermediate host, *Gammarus pulex*. *Parasitology* 68: 271-284.
- SNYDER S. D., JANOVY J. JR. 1996. Behavioural basis of second intermediate host specificity among four species of *Haematoloechus* (Digenea, Haematoloechidae). *J. Parasitol.* 82: 94-99.
- THOMPSON S. N., KAVALIERS M. 1994. Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour. *Parasitology* 109: 119-138.
- WESENBERG-LUND 1934. Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II. The biology of the freshwater cercariae in Danish freshwaters. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark*, Copenhagen, Sect. Sci. 5: 1-223, pl. 1-35.
- ZHOKHOV A. E. 1987. New data on the developmental cycle and biology of the trematode *Phyllodistomum elongatum* (Fasciolata, Gorgoderidae). *Parazitologiya* 21: 134-139.