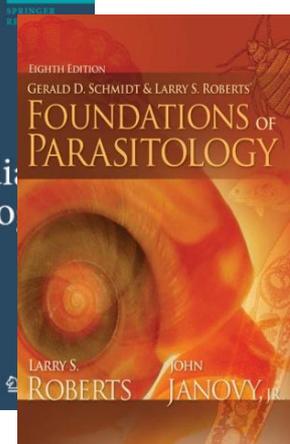
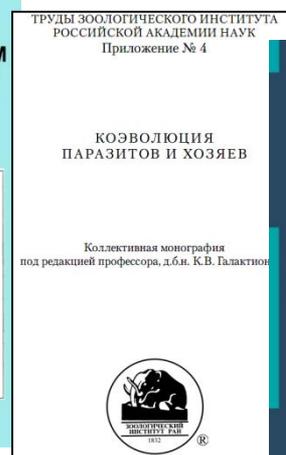
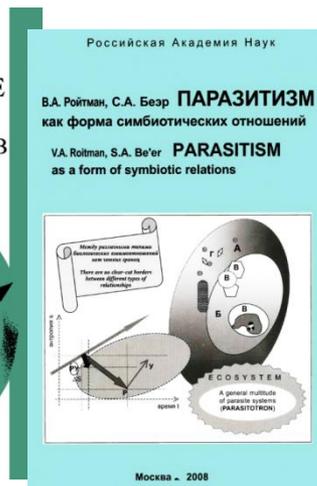
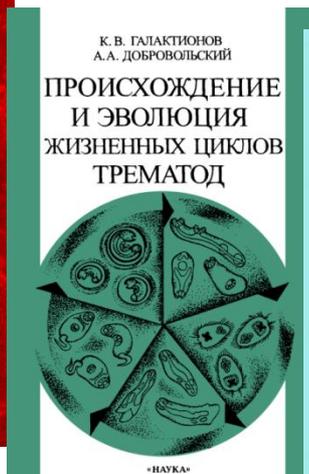
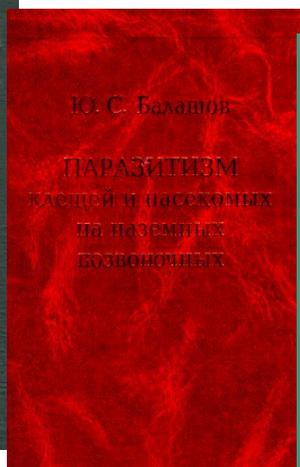
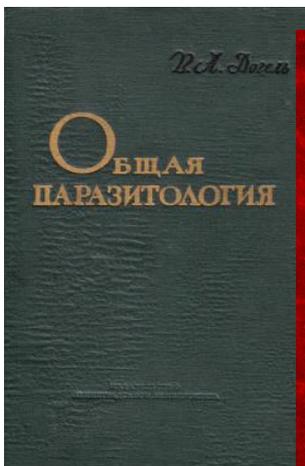


# Эволюция жизненных форм паразитов

А.В. Катохин  
ИЦиГ СО РАН



# Базовые термины для описания паразитарных систем

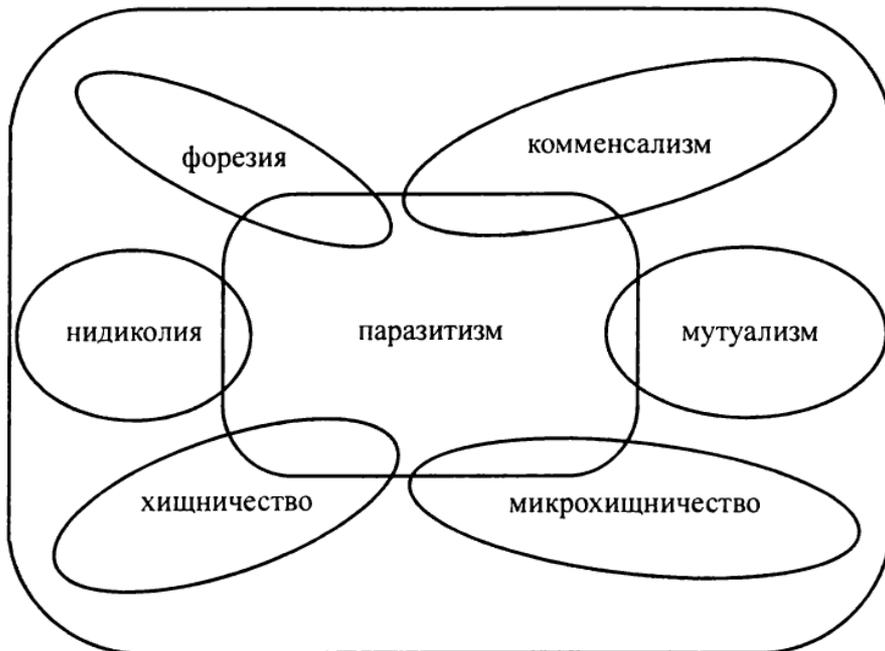
«Паразиты — это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве источника пищи и среды обитания, возлагают при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой»;

Догель, 1947

« Паразитизмом называется такая форма симбиоза, при которой один из симбионтов живет и питается в теле или на теле хозяина или на нем в течение всего периода питания личиночной или взрослой форм.... Нападающий симбионт называется паразитом».

Суитмен, 1964

## Симбиоз



## Паразитизм:

- облигатный, факультативный, случайный
- эндо- и экто-
- постоянный, временный, фазовый/периодический
- макро-, микро-
- гипер-

## Хозяева:

- окончательные, промежуточные
- основные, дополнительные, случайные, специфические, неспецифические

## Жизненные циклы:

- ❖ моноксенные (однохозяинные)
- ❖ ди-, три-, ... поли- ксенные
- ❖ гомо- и гетероксенные

# Место паразитов и хозяев на Древе Жизни

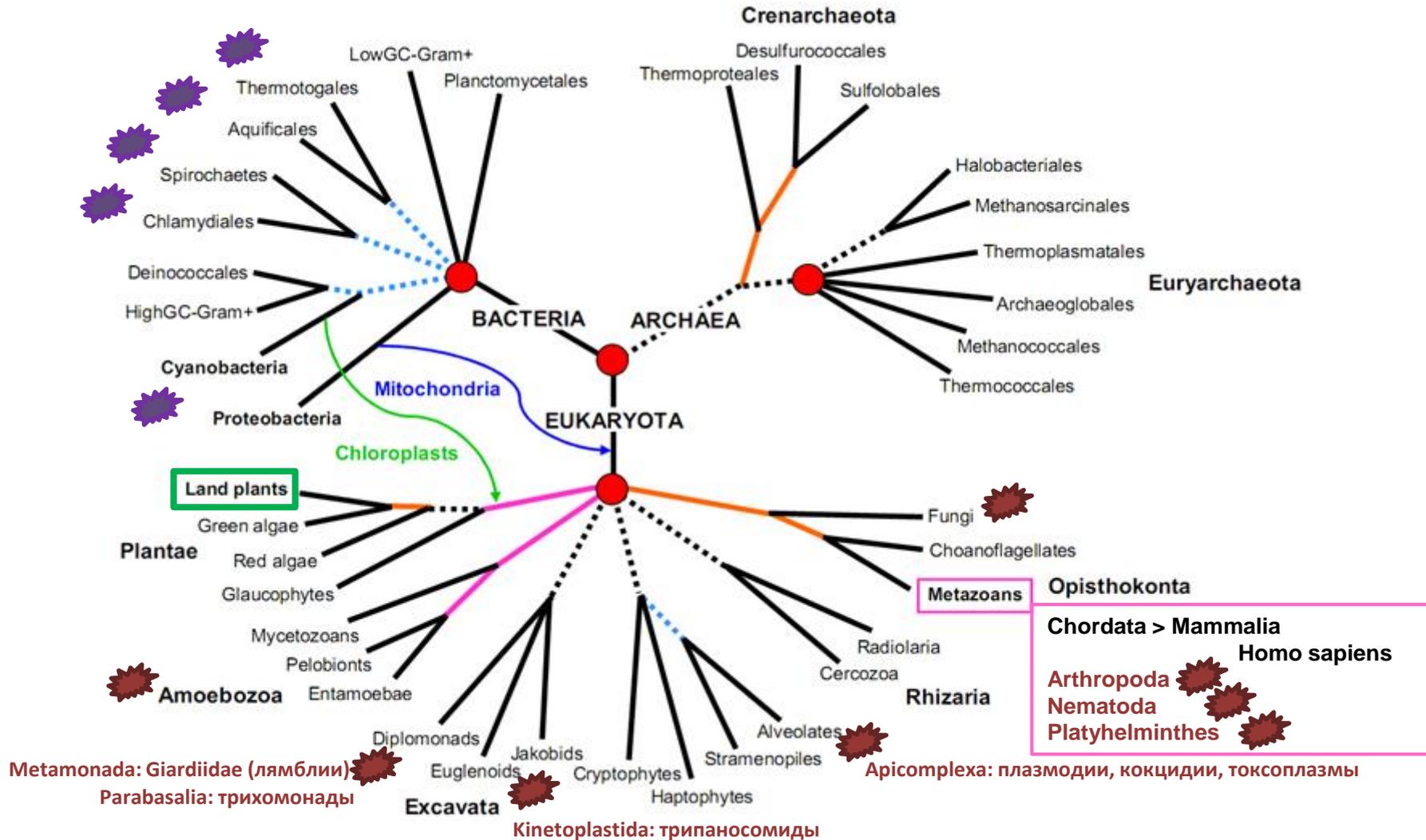
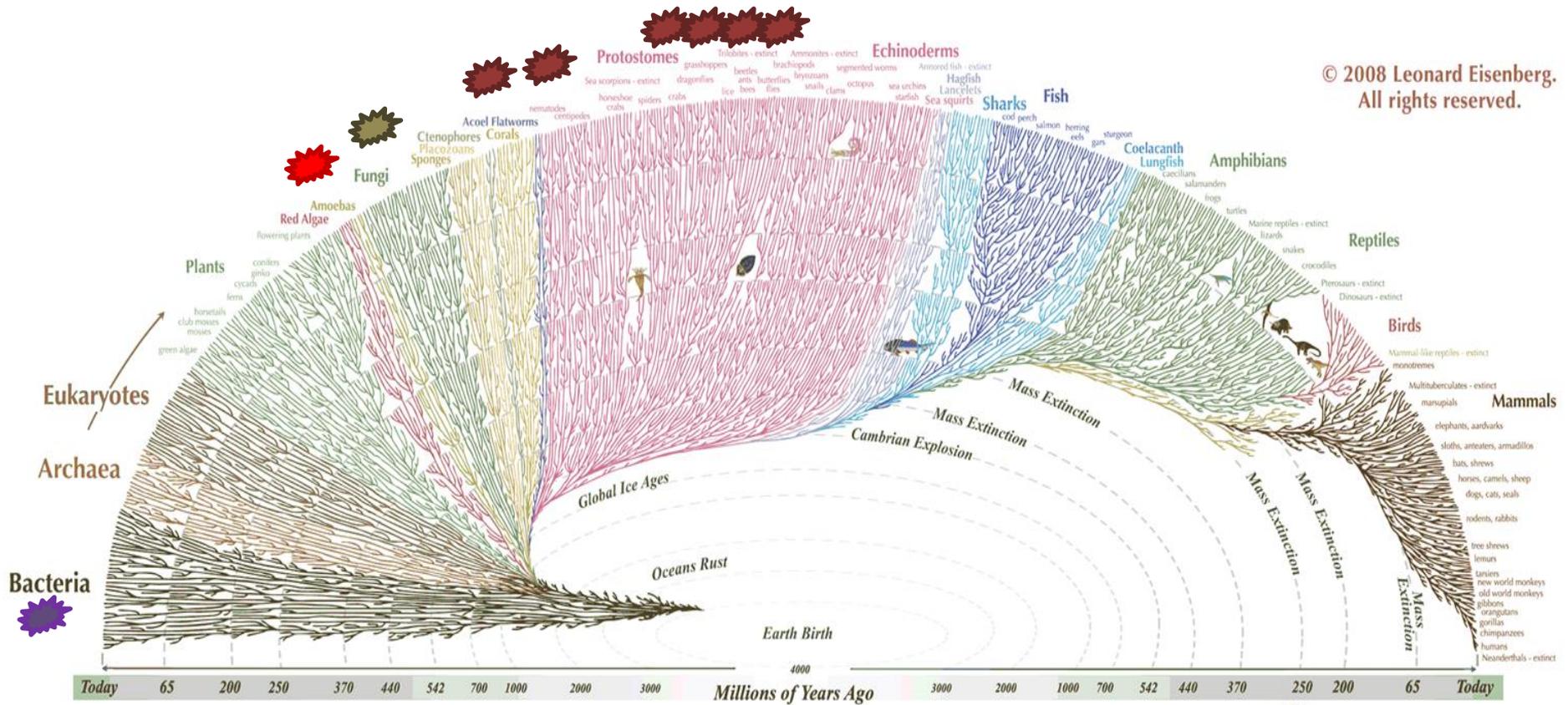


Fig 1 | Phylogenomics and the tree of life [Delsuc, Brinkmann, Philippe. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. Nature Reviews Genetics, 2005]

# Возраст видов паразитов и хозяев на Древе Жизни



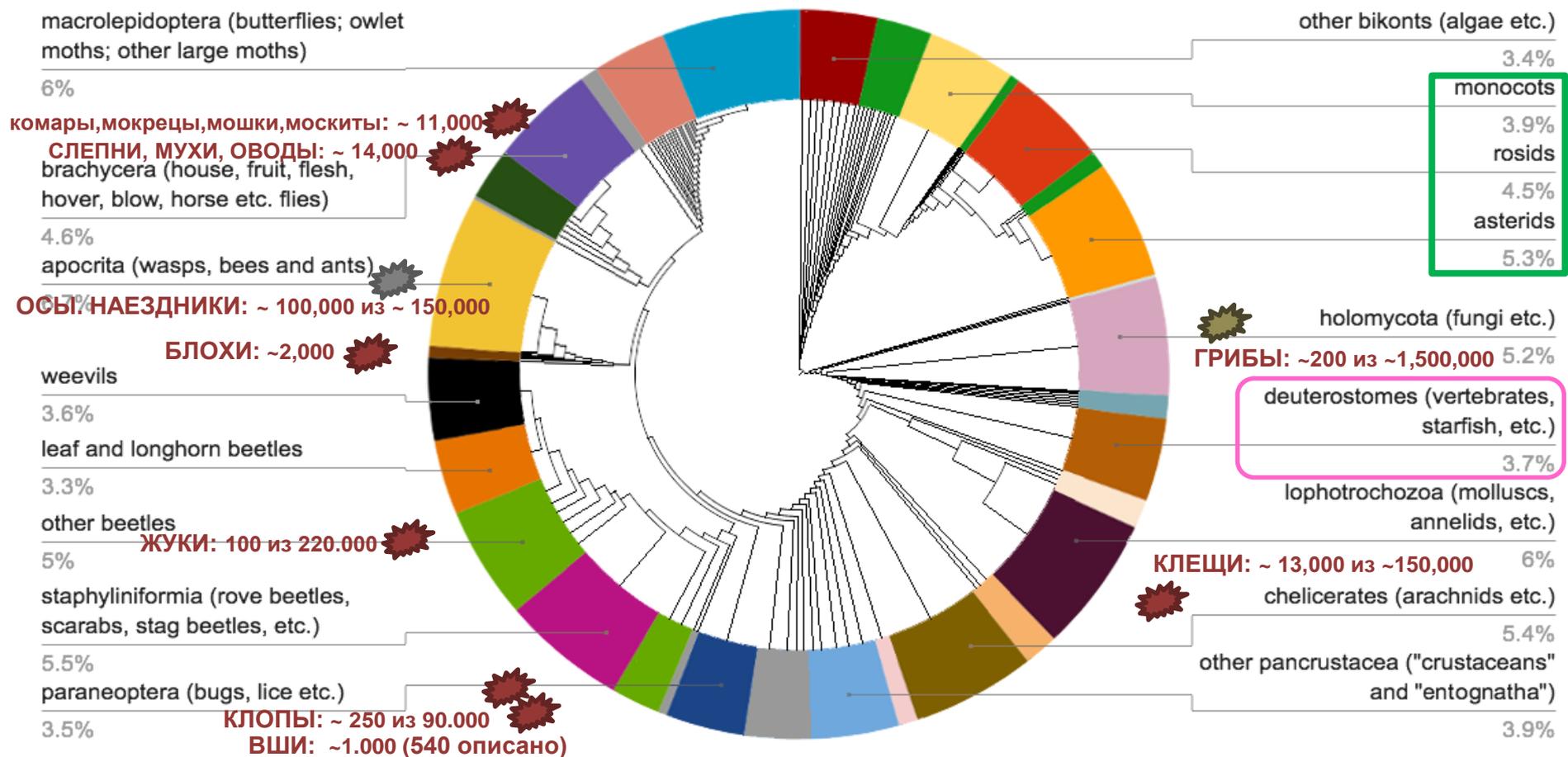
All the major and many of the minor living branches of life are shown on this diagram, but only a few of those that have gone extinct are shown. Example: Dinosaurs - extinct 

© 2008 Leonard Eisenberg. All rights reserved. [evogeneo.com](http://evogeneo.com)

<http://blogs.bu.edu/pbokulic/2013/09/25/free-evolution-stuff/>

# Количество видов паразитов и хозяев на Древе Жизни (эукариотные виды)

Alveolata: Apicomplexa: плазмодии, кокцидии, токсоплазмы ~5000  
Excavata: Euglenozoa: трипаносомиды ~500



# Коэволюция паразитов и хозяев

## Правило Фаренгольца или «максимума коспециации»:

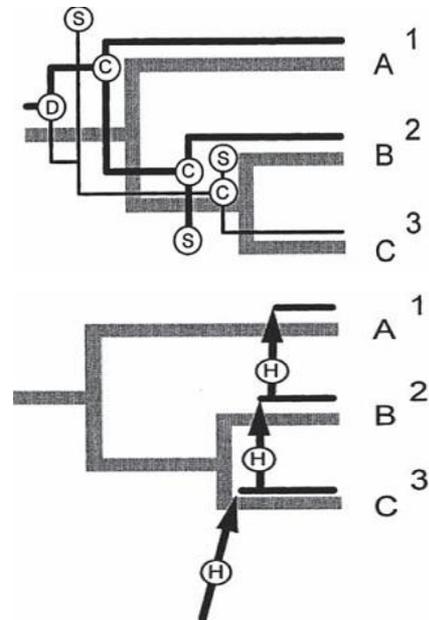
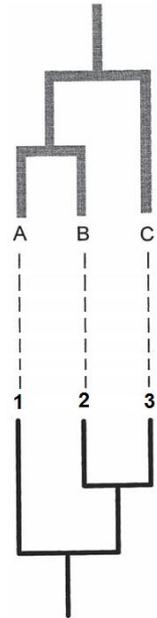
филогения паразитов как зеркало отражает филогению хозяев, т. е. филогении паразитов и хозяев согласованы. Три основных филогенетических следствия (Hoberg and Brooks 2008):

- 1) несоответствие филогений паразита и хозяина, скорее, следствие вымирания, чем горизонтального перехода (см. ниже);
- 2) у паразитов, круг хозяев которых включает более одного вида, в расчет принимается тот хозяин, с филогенией которого наилучшим образом совпадает филогения паразита, а остальные хозяева игнорируются;
- 3) наиболее богатые видами таксоны паразитов находятся в ассоциации с таксонами хозяев, наиболее богатыми видами, и наоборот.

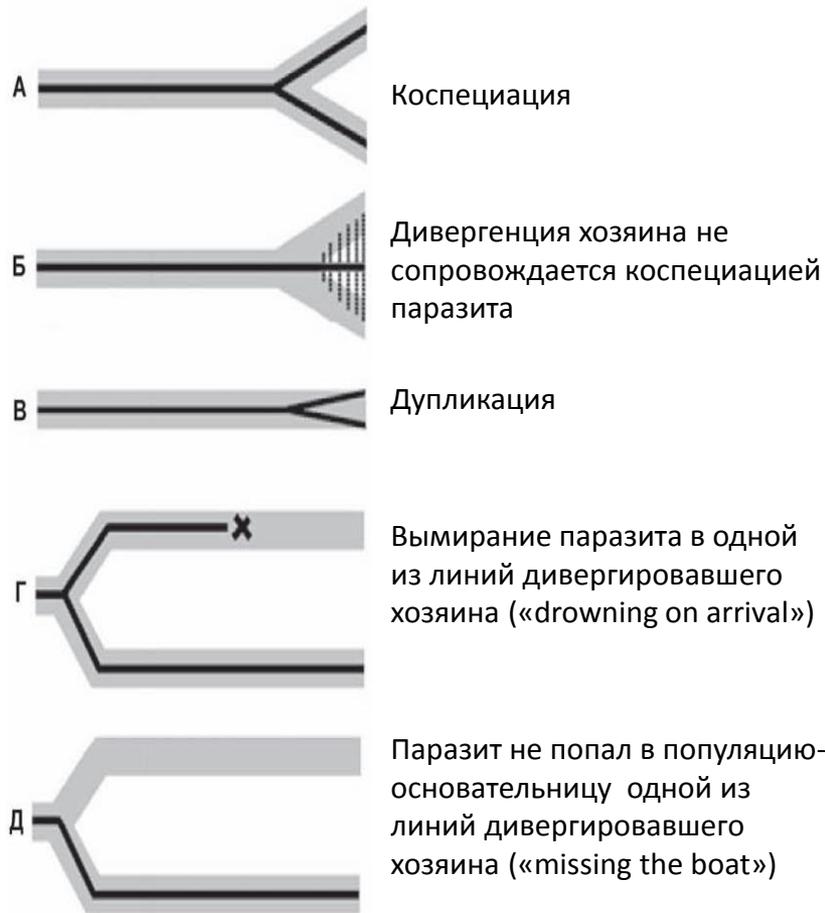
Альтернативный подход основан на признании возможности горизонтального перехода (host-switching), т.е. колонизации паразитами неродственных хозяев.

Проведено разграничение понятий «коспециация» и «коадаптация» (коаккомодация). В первом случае речь идет о согласовании филогений паразита и хозяина, т. е. о макроэволюционной составляющей коэволюционного процесса; во втором же – о взаимной адаптации паразита и хозяина, которая обычно идет на микроэволюционном уровне по сценарию «гонки вооружений».

Именно на уровне коадаптации и определяется специфичность паразита к хозяину, причем узкая специфичность далеко не всегда служит свидетельством древности данной паразито-хозяинной ассоциации.



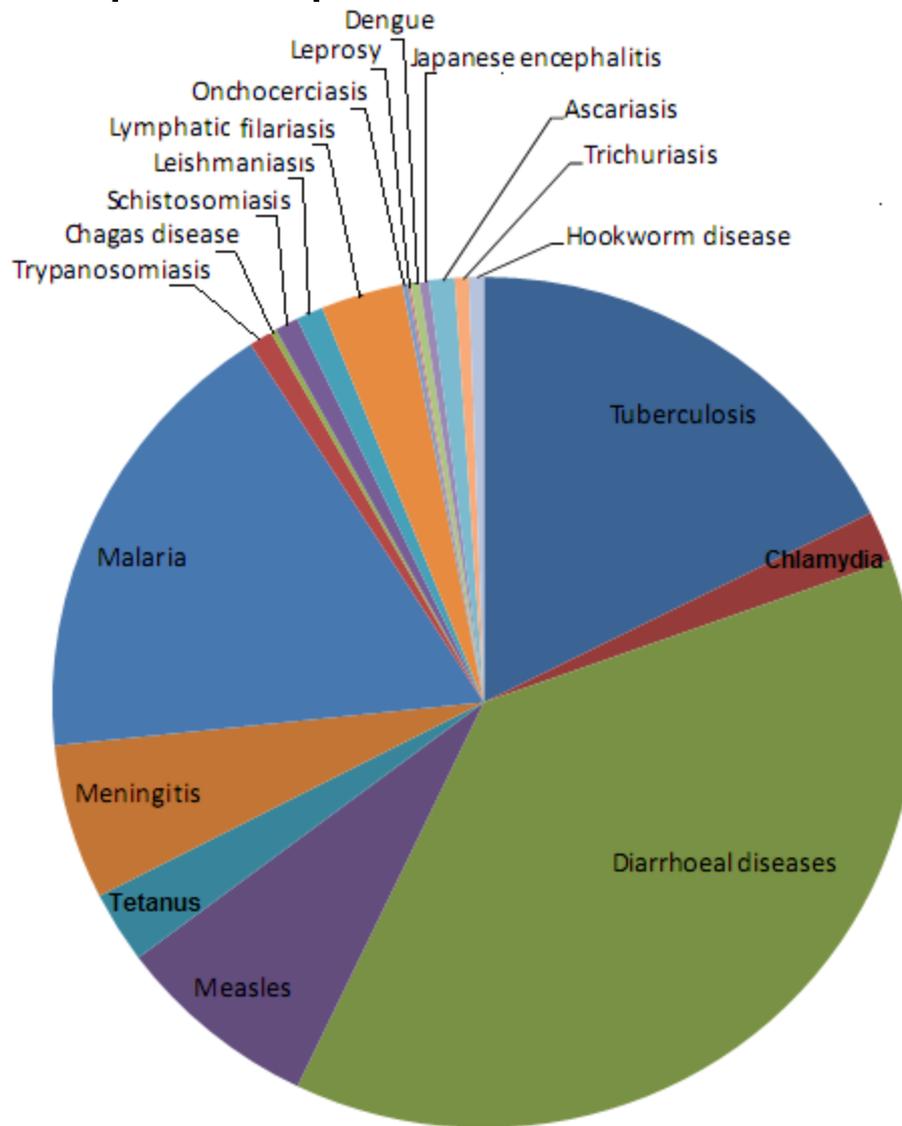
# Возможные кофилогенетические процессы в коэволюции паразито–хозяинных систем (По Johnson et al. 2003)



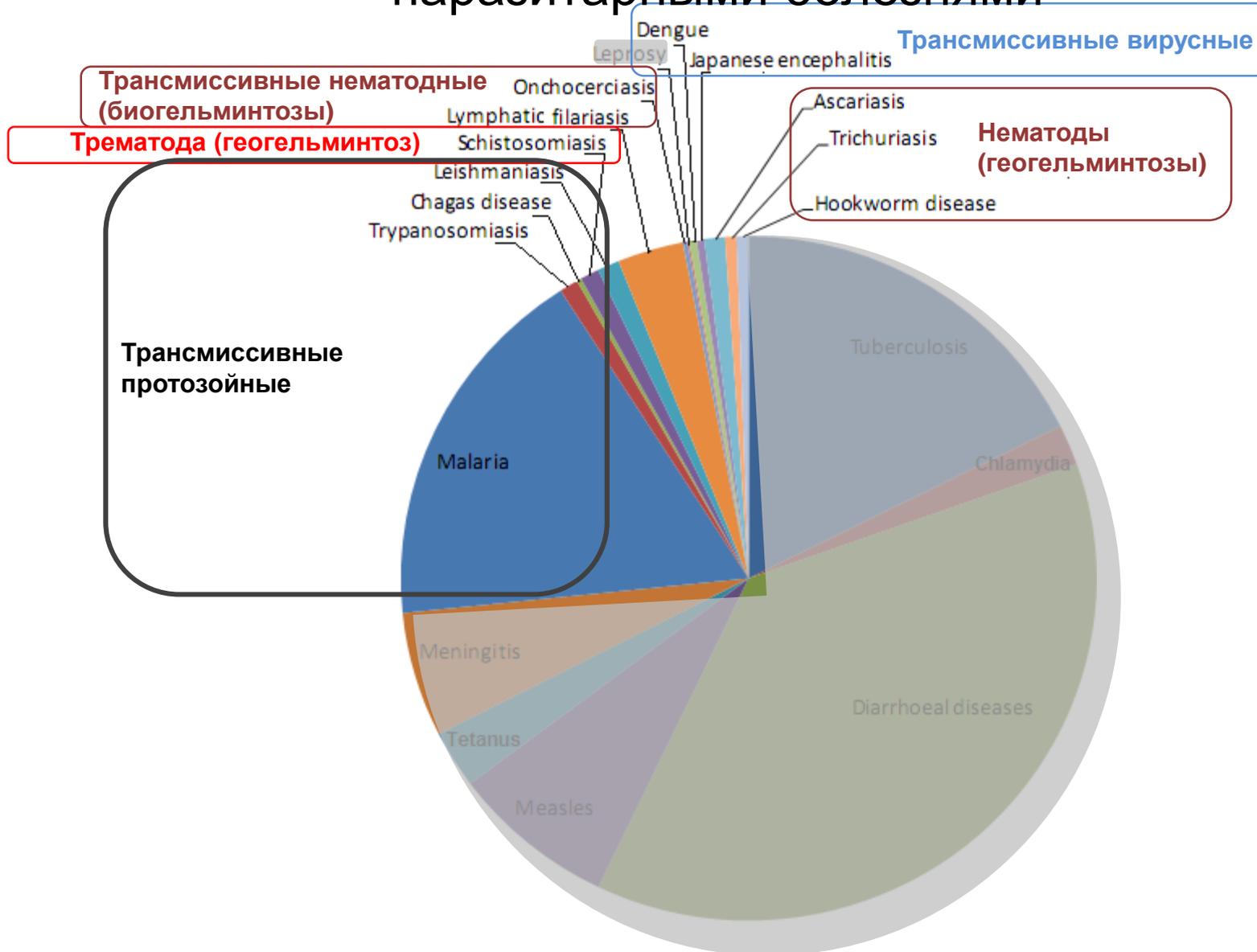
Различные варианты горизонтального перехода («host switching») и «коадаптация» (коаккомодация)



# Современное распределение заболеваемости паразитарными болезнями



# Современное распределение заболеваемости паразитарными болезнями



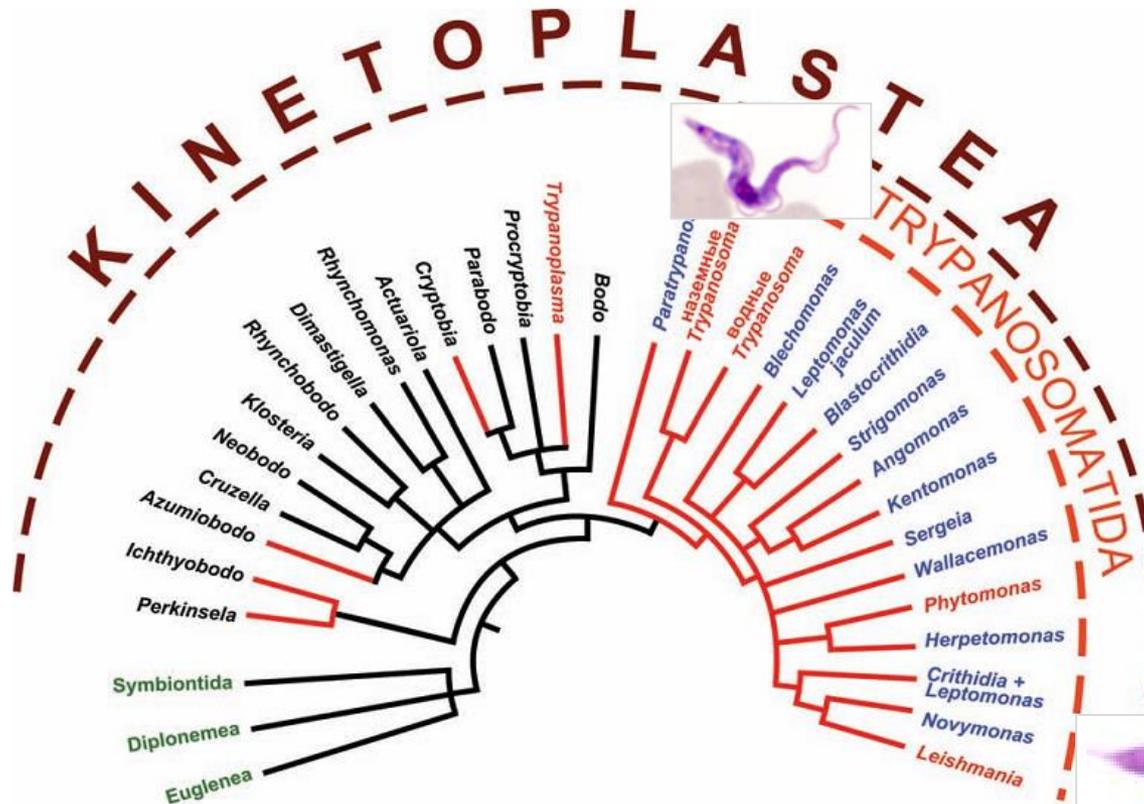
# Современное распределение заболеваемости паразитарными болезнями



**Рассмотрим примеры эволюции жизненных циклов:**

- ✓ трипаносомид
- ✓ плоских червей (трематоды и цестоды)

# 1. Примеры эволюции жизненных циклов трипаносоматид



Шрифты: *зеленый* – внешняя группа, *красный* – диксенные паразиты, *синий* – моноксенные паразиты насекомых.

- Численность паразитических кинетопластид многократно превышает число их свободноживущих видов
- Переход к паразитизму происходил у кинетопластид независимо и неоднократно в нескольких отрядах;
- Обособление группы облигатных паразитов – трипаносоматид;

➤ Насекомые объективно остаются единственными кандидатами на роль первичных хозяев трипаносоматид.

# 1. Примеры эволюции жизненных циклов трипаносоматид

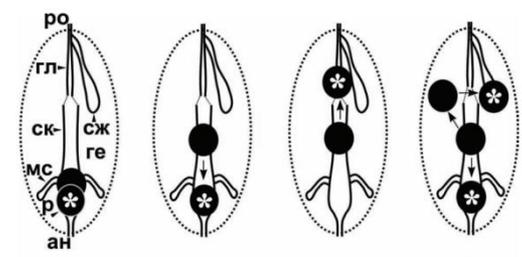
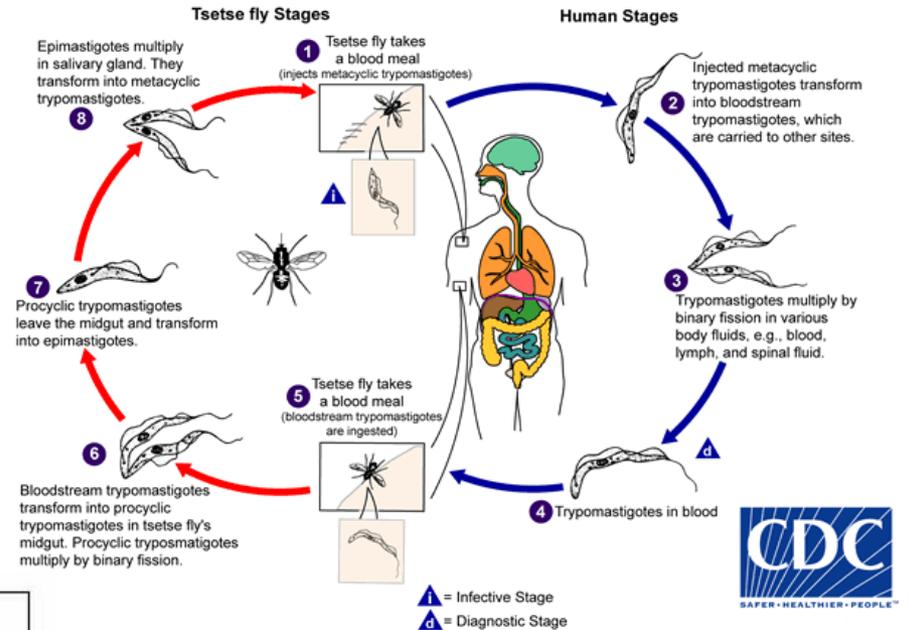
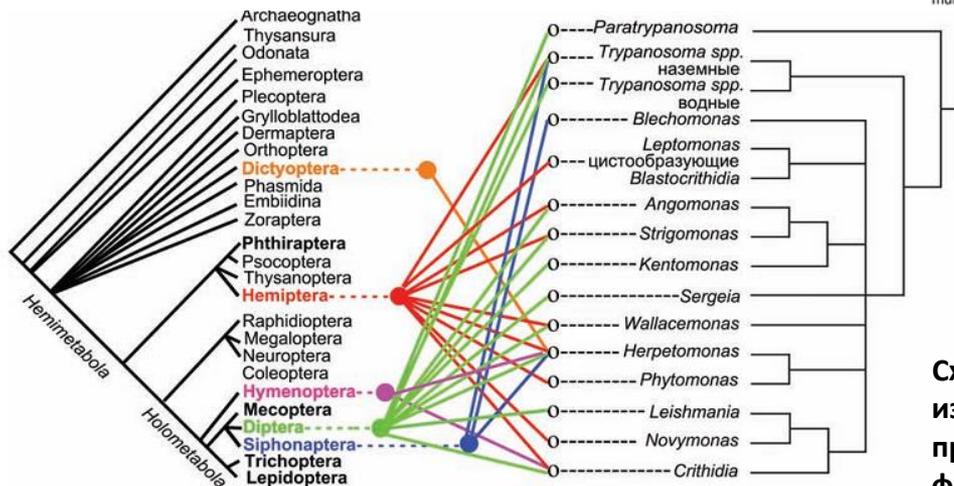
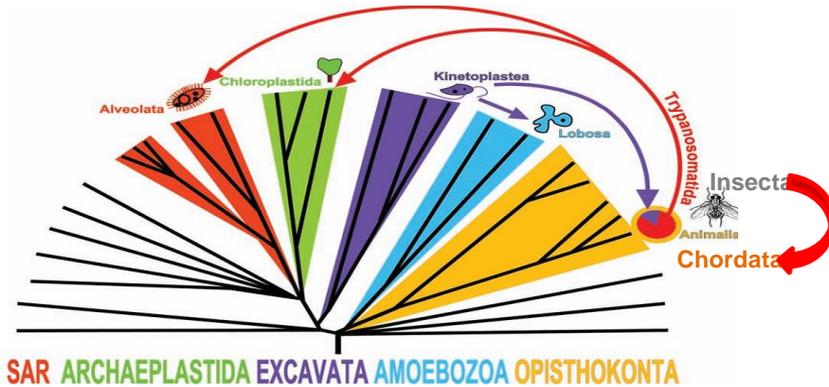


Схема различных типов жизненных циклов трипаносоматид: изменение числа и топологии дифференцированных фаз пролиферации паразитов в насекомых. Звездочками отмечены фазы пролиферации, ассоциированные с формированием расселительных стадий

# 1. Примеры эволюции жизненных циклов трипаносоматид

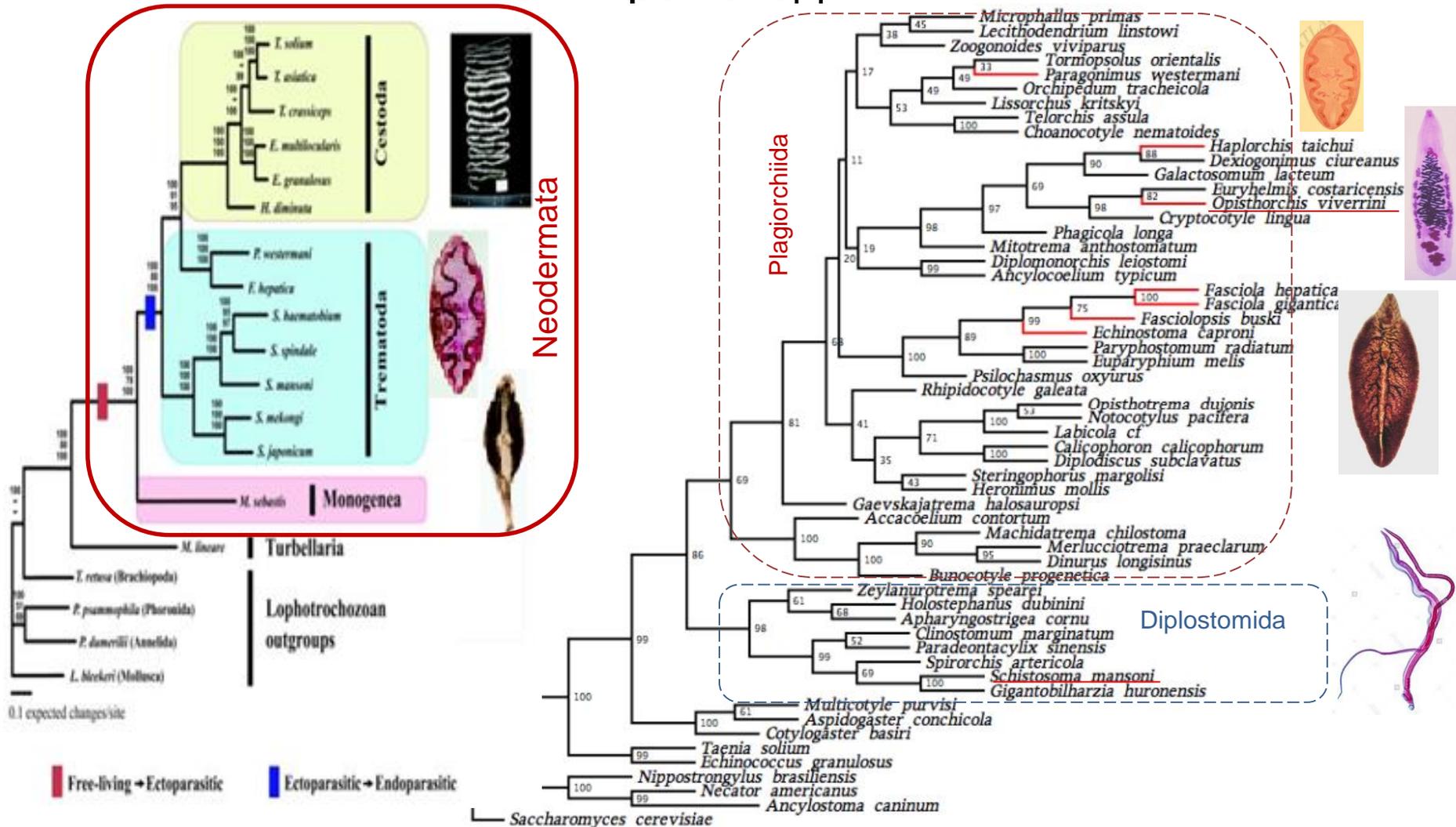


Факты географической изоляции комплексов видов различных трипаносоматид, ассоциированных с определенными кровососами:

- *T. cruzi* и триатомовые клопы (Triatominae) из Южной и Центральной Америки,
- африканские *T. brucei* и мухи цеце,
- лейшмании Старого Света (*Leishmania* и *Sauroleishmania*) и москиты из родов *Phlebotomus* и *Sergentomia*,
- лейшмании Нового Света (*Viania* и *Paraleishmania*), ассоциированные исключительно с москитами из рода *Lutzomia*.

- происхождением трипаносом и лейшманий целиком укладывается в рамки мелового периода (65–145 млн).
- такие древние системы паразит–хозяин должны обладать исключительной эволюционной пластичностью и устойчивостью

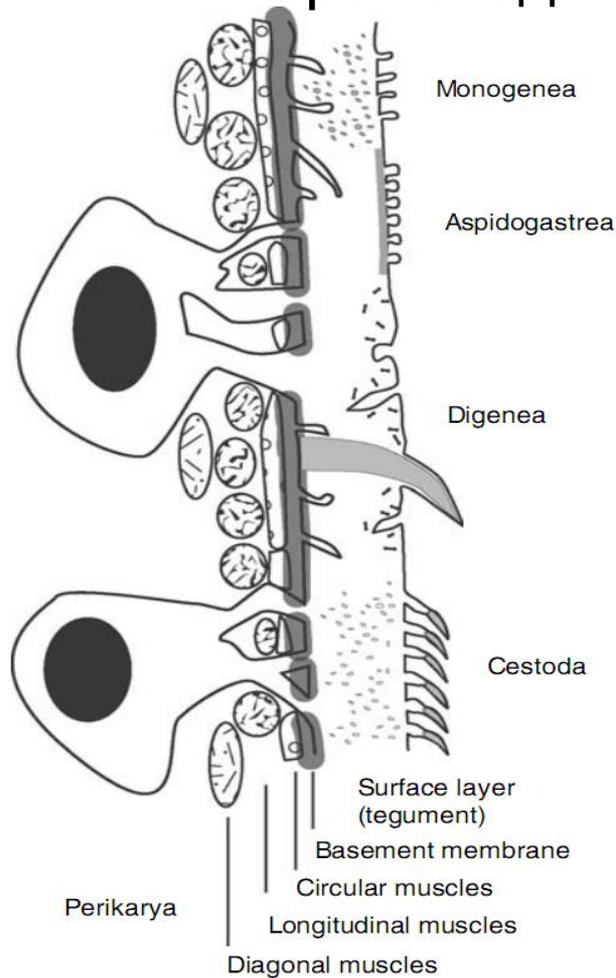
## 2. Примеры эволюции жизненных циклов и форм трематод



[https://openi.nlm.nih.gov/detailedresult.php?img=PMC180085\\_1\\_1471-2148-7-11-2&req=4](https://openi.nlm.nih.gov/detailedresult.php?img=PMC180085_1_1471-2148-7-11-2&req=4)

[http://trematode.net/TN\\_frontpage.cgi?navbar\\_selection=home&subnav\\_selection=phyla](http://trematode.net/TN_frontpage.cgi?navbar_selection=home&subnav_selection=phyla)  
<http://atlas.or.kr/>

## 2. Примеры эволюции жизненных циклов и форм трематод как системы адаптаций



**Схема строения тегумента неодермат. Показано прогрессивное погружение ядер сцинцития.** Littlewood, D.T.J. The evolution of parasitism in flatworms. In: Maule, A.G., Marks, N.J. (Eds) 2005, Parasitic flatworms: molecular biology, biochemistry, immunology and physiology.

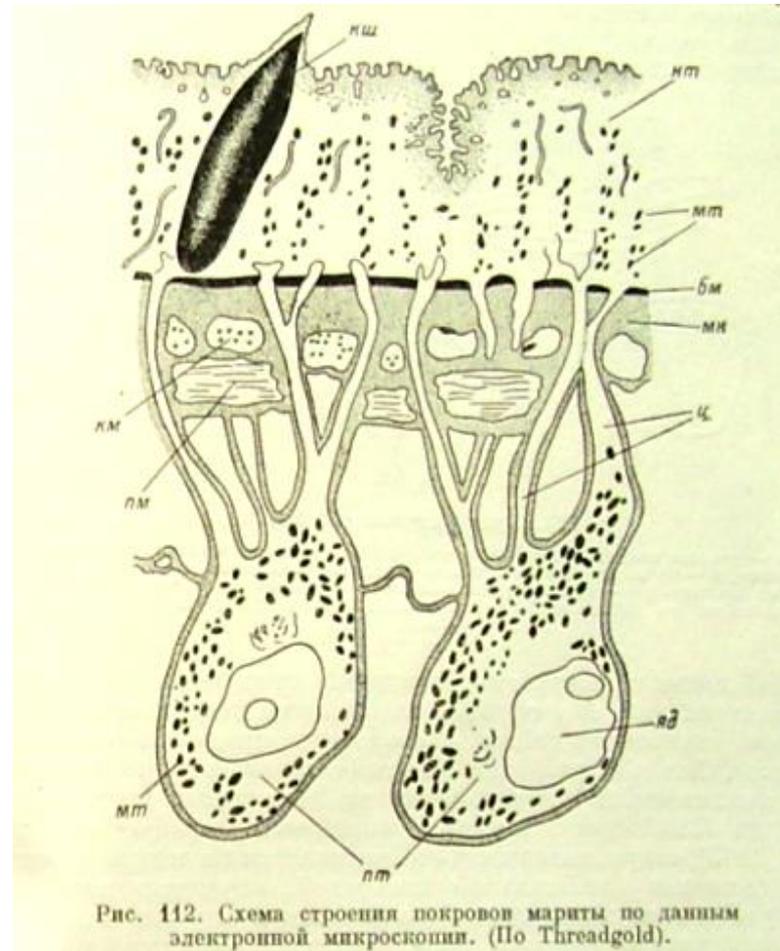
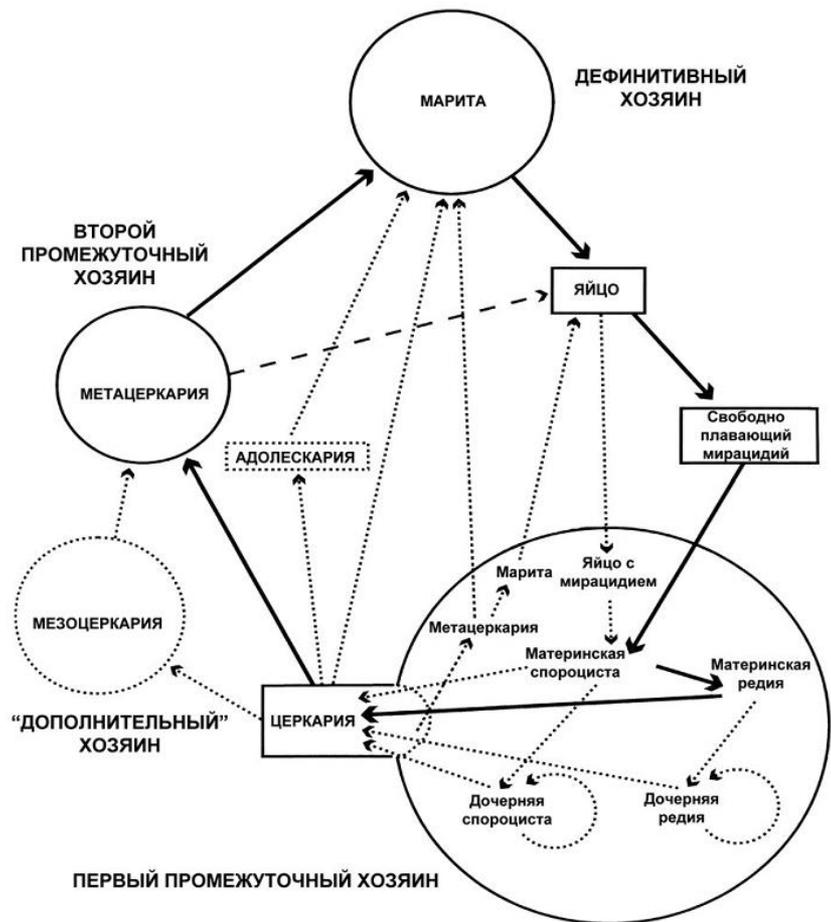
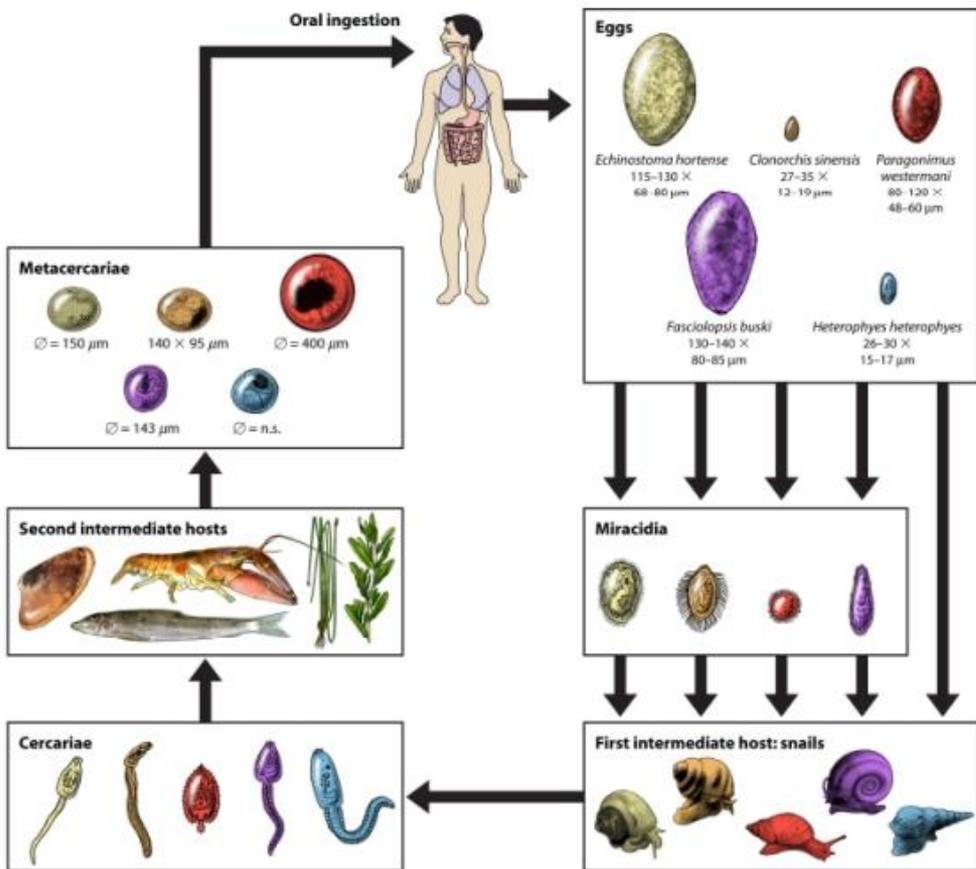


Рис. 112. Схема строения покровов мариты по данным электронной микроскопии. (По Threadgold).  
Гинецинская Т.А. Трематоды. Их жизненные циклы. Биология и эволюция— 1969.

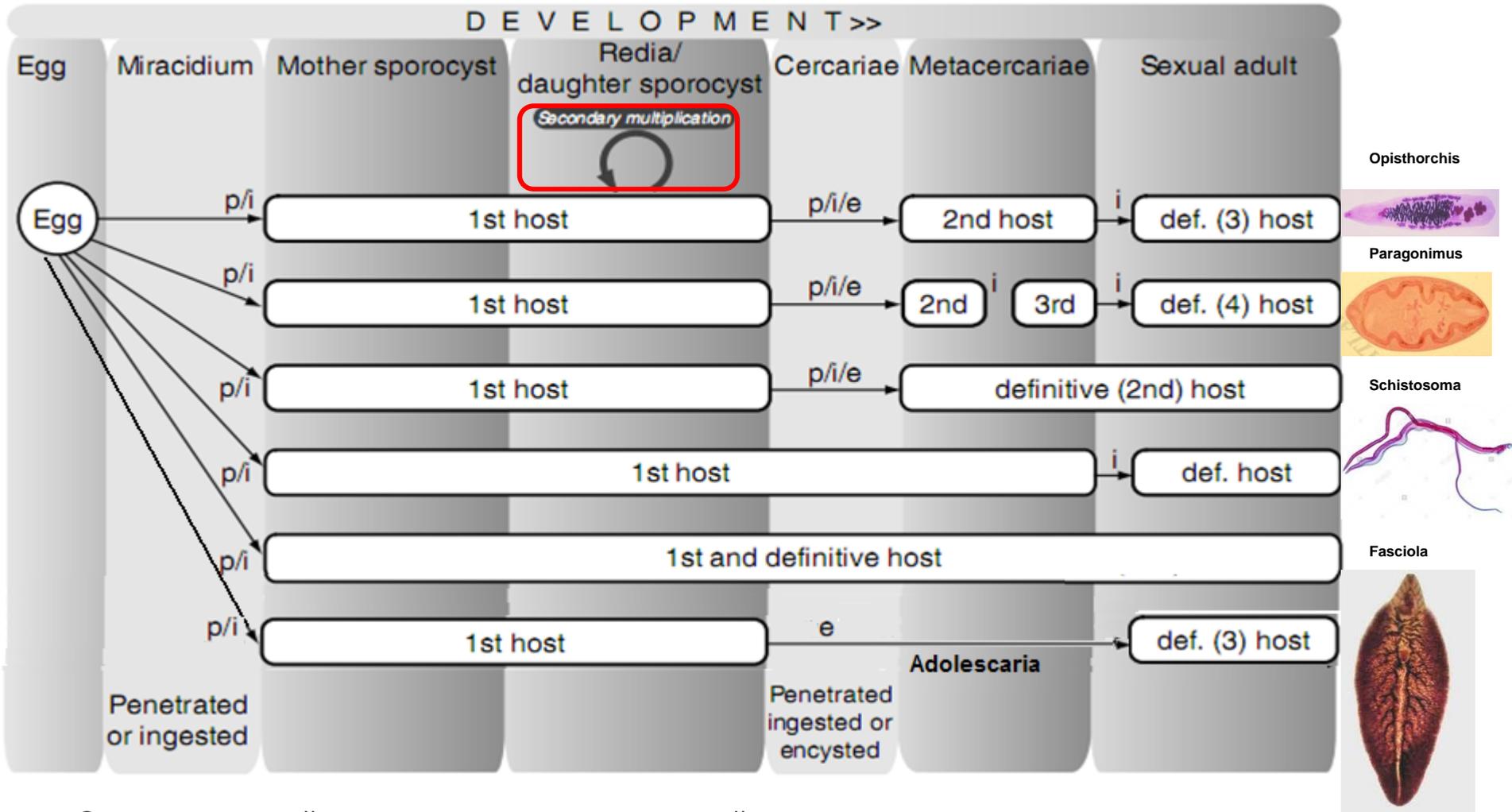
## 2. Примеры эволюции жизненных циклов и форм трематод как системы адаптаций



[http://trematode.net/TN\\_frontpage.cgi?navbar\\_selection=home&subnav\\_selection=phyla](http://trematode.net/TN_frontpage.cgi?navbar_selection=home&subnav_selection=phyla)

Галактионов К.В. Гл 2. Эволюция и биологическая радиация трематод: краткий очерк идей и мнений. В кн.: К.В. Галактионов (ред.) Козволюция паразитов и хозяев (Коллективная монография). – 2016.

## 2. Примеры эволюции жизненных циклов и форм трематод как системы адаптаций



### Схема вариаций жизненного цикла у дигеней.

Littlewood, D.T.J. The evolution of parasitism in flatworms. In: Maule, A.G., Marks, N.J. (Eds) 2005, Parasitic flatworms: molecular biology, biochemistry, immunology and physiology.

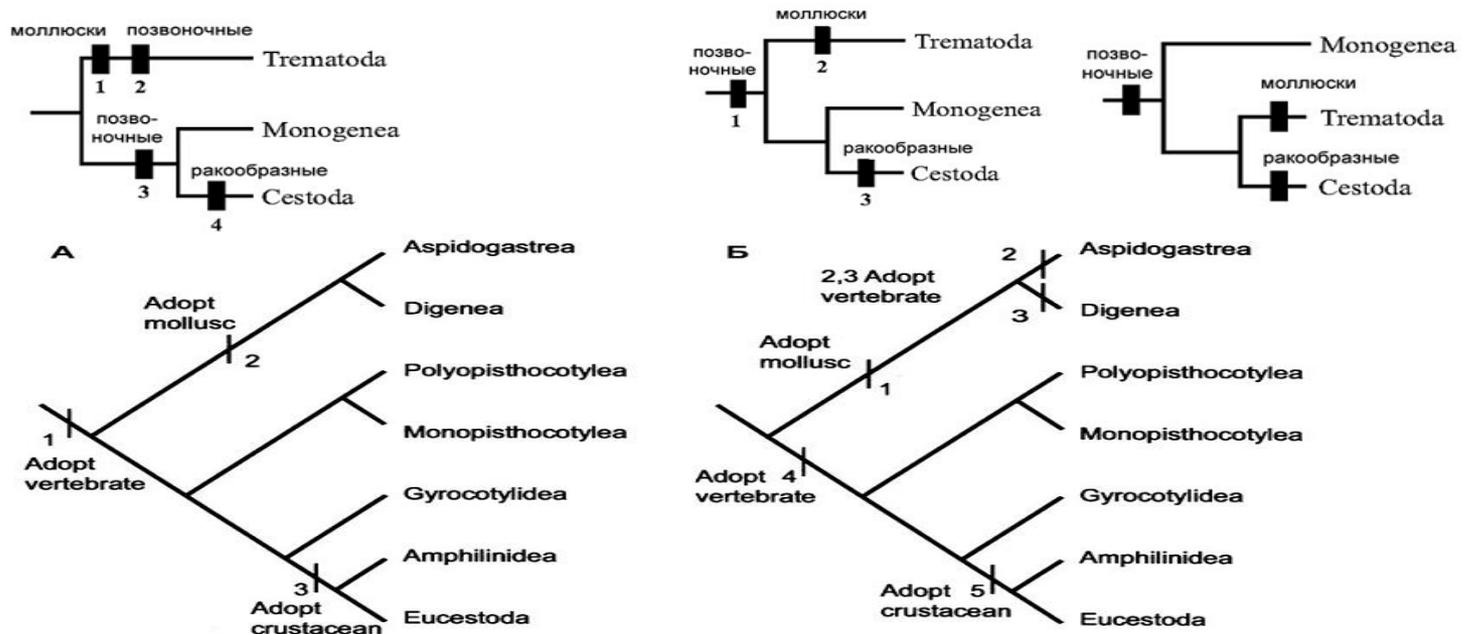
## 2. Закономерности эволюции жизненных циклов и форм трематод

- ❑ Обязательным первым промежуточным хозяином в жизненном цикле служит моллюск;
- ❑ пассивное заражение мирацидием моллюска более прогрессивно, развивается способность поддерживать жизнеспособности мирацидия в яйце в состоянии гипобиоза;
- ❑ Этап партеногенетического размножения в моллюске служит своеобразным «усилителем паразитарного сигнала»:
  - редукция стадии «редия» с развитым кишечником и мускулатурой, питание через покровы дочерних спороцист (более эффективно и менее травматично для моллюска-хозяина);
  - в герминальной массе (произошедшей, вероятно, из яичника) происходит апомиктический партеногенез, появляются партениты с модульной организацией;
- ❑ Появление стадии церкарии и резкое повышение дисперсионного потенциала:
  - сложное поисковое поведение (активный поиск, пассивное ожидание, активное ожидание и подражание добыче - в зависимости от экологического контекста всей системы);
  - ювенилизация и миниатюризация личинок;
- ❑ Разные способы использования транспортного хозяина на стадии метацеркарии, что позволило освоить новых хозяев и выйти за пределы привычных экосистем;
- ❑ Максимальное увеличение индивидуальной плодовитости мариты (второй «усилитель паразитарного сигнала»): две стратегии – производить немного крупных яиц или много мелких в зависимости от экологического контекста всей системы;
- ❑ Триксенный жизненный цикл наиболее сбалансированный в отношении своих дисперсионных возможностей и их обеспечения необходимым числом дисперсионных личинок.

## 2. Происхождение жизненных циклов трематод

Выяснение происхождения жизненных циклов трематод связано с решением вопроса о направлении эволюции плоских червей

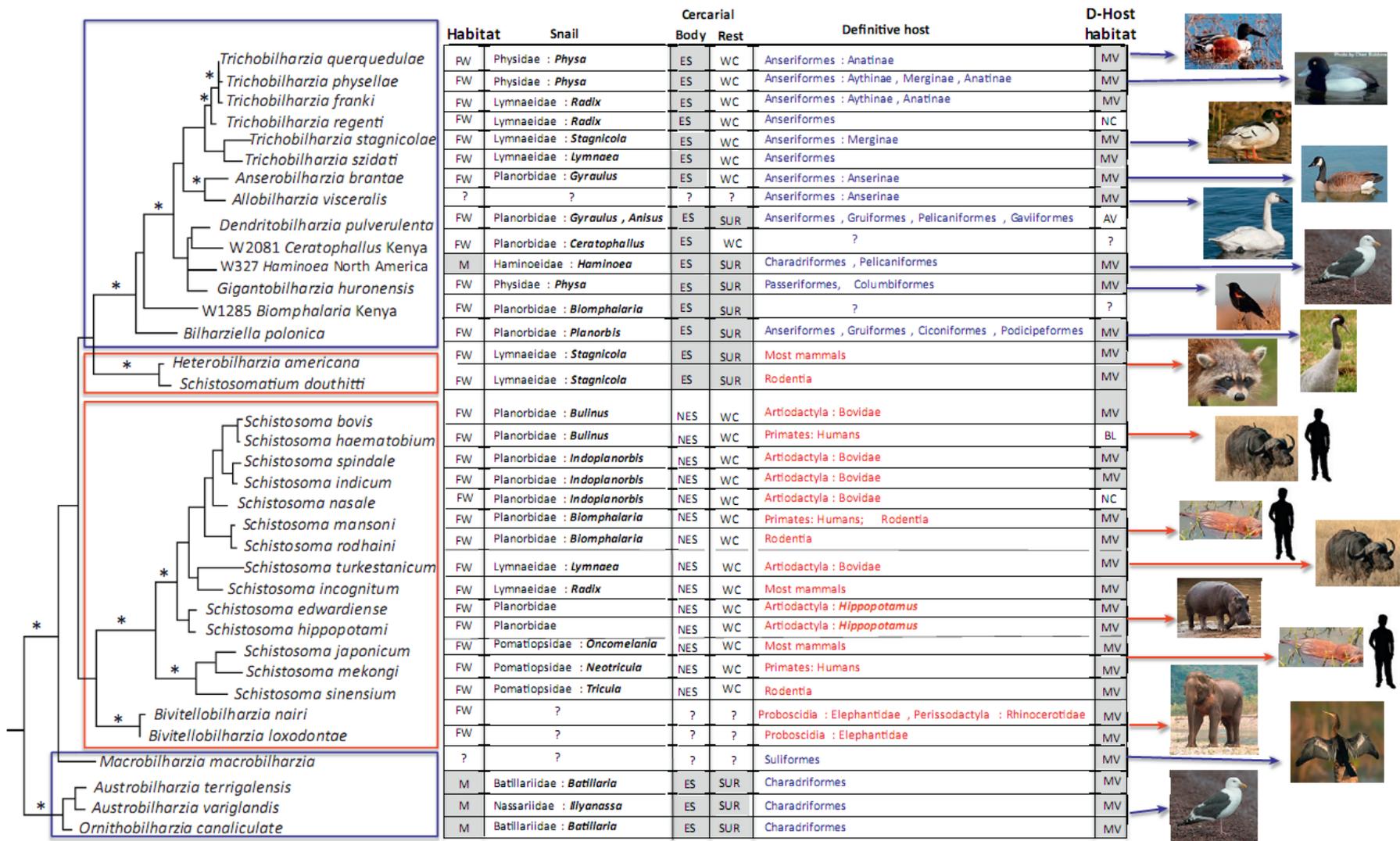
Первичность диксенных циклов (моллюск-моллюскоядные рыбы) общепризнанна, но что было в начале - сценарий «mollusc first» или «vertebrate first» ?



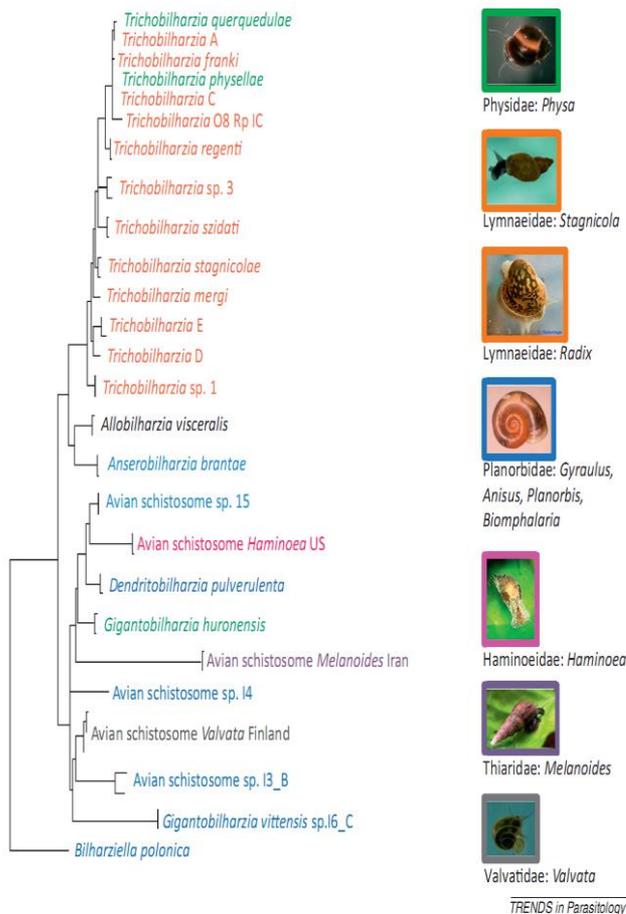
Включение четырехногих позвоночных произошло позже с образованием трехсенных циклов.

У шистосом (кровяных двуусток), вероятно, произошел переход к вторичной диксенности с превращением второго промежуточного хозяина в окончательного на фоне развития гемофагии, что обусловило их биологический прогресс.

## 2. Биологический прогресс шистосом



## 2. Биологический прогресс шистосом



Множественные горизонтальные переходы («host switching») и «коадаптации» - переход с моллюсков-пульмонат на поматиопсид, а среди пульмонат – с планорбид на лимнеид.

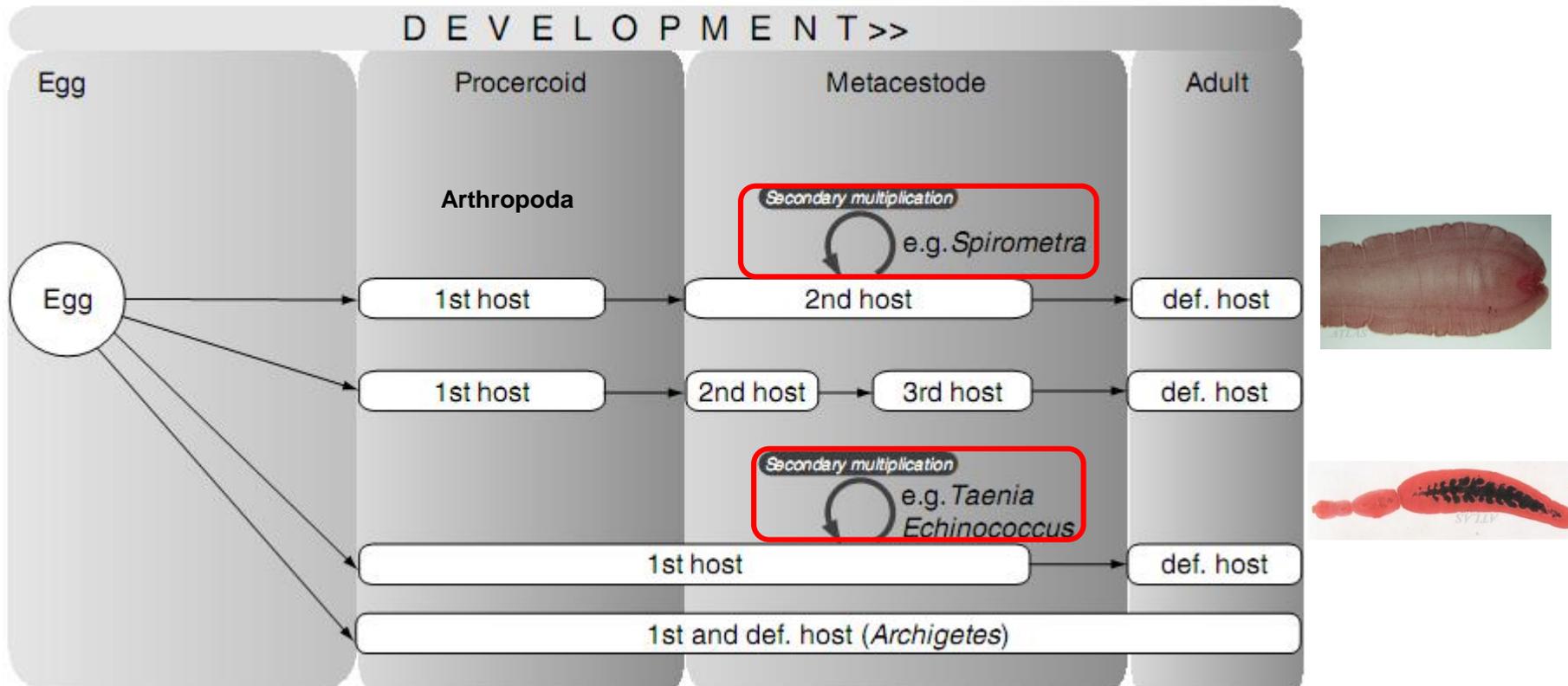
Самый яркий недавний пример - колонизация шистосомами Южной Америки.

Африканские шистосомы заносились туда вместе с прибывающими на американский континент африканскими рабами примерно с XVII по XIX века;

За это время в Южной Америке распространилась *S. mansoni*, но не *S. haematobium*.

В Южной Америке партениты *S. mansoni*, которые в Африке паразитируют в моллюсках р. *Biomphalaria*, стали развиваться в южноамериканском виде *B. glabrata*, а вот моллюски р. *Vulinus*, которые в Африке служат первыми промежуточными хозяевами *S. haematobium*, в Южной Америке отсутствуют.

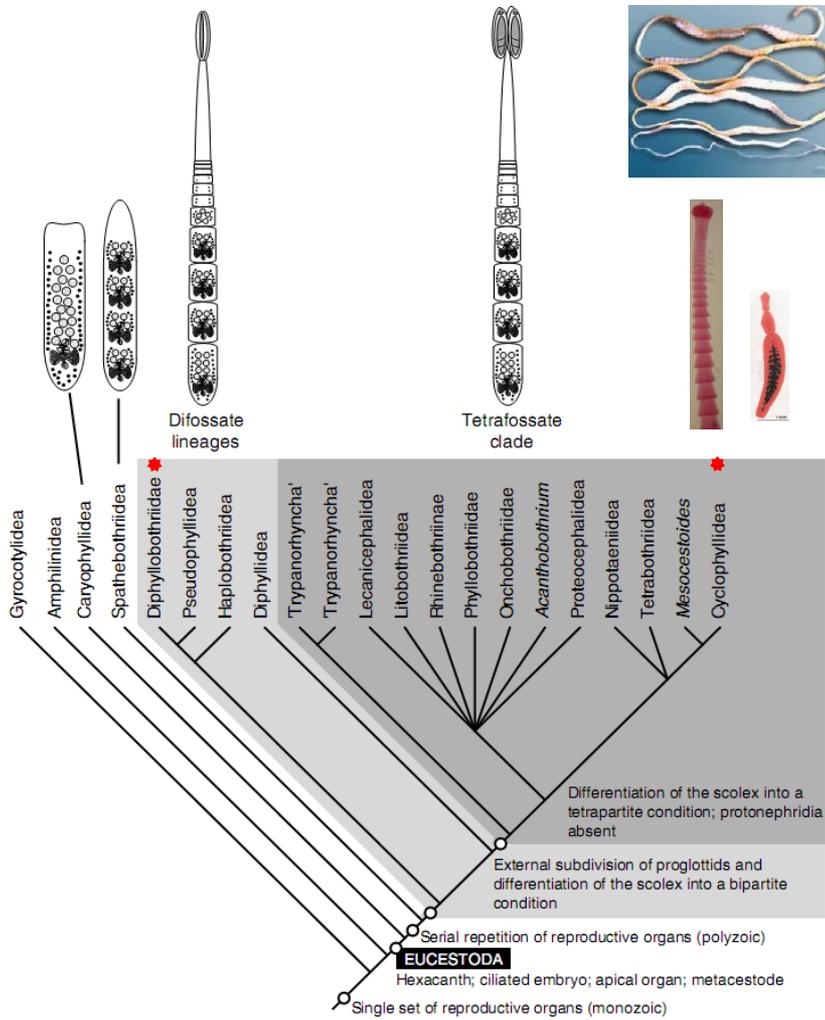
### 3. Закономерности эволюции жизненных циклов у цестод



#### Схема вариаций жизненного цикла у цестод.

Littlewood, D.T.J. The evolution of parasitism in flatworms. In: Maule, A.G., Marks, N.J. (Eds) 2005, Parasitic flatworms: molecular biology, biochemistry, immunology and physiology. Фото: <http://atlas.or.kr/atlas/>

### 3. Закономерности эволюции жизненных циклов у цестод



- ❑ Как правило, в цикле не менее двух хозяев и переход из хозяина в хозяина пассивный;
- ❑ Первый хозяин – членистоногое (ракообразные, клещи, кровососущие насекомые, жуки);
- ❑ Освоили наземные экосистемы и обратно в водные (с морскими млекопитающими);
- ❑ Долгоживущие, репродуктивный потенциал обеспечивается многократным копированием гонад в формирующихся рядах проглоттид с образованием стробил;
- ❑ У некоторых есть бесполое размножение в цистах.
- ❑ Эволюционный тренд - обеспечение плодовитости, и усиление вооружения сколекса для закрепления в кишечнике;

# 3. Примеры жизненных циклов цестод

Опасные для людей цестоды:

*Spirometra erinaceieuropaei*, *Hymenolepis nana*, *Taenia saginata*, *T. solium*, *T. asiatica*, *Echinococcus granulosus*, *E. multilocularis*, *Diphyllobothrium latum*, *Dilipidium caninum*

Жизненный цикл цестод из рода *Spirometra* (возбудители спарганоза)

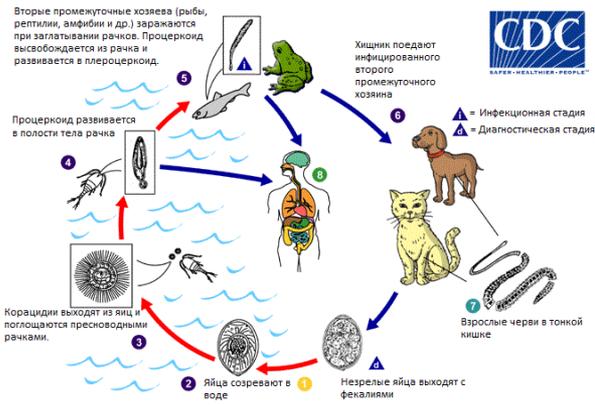
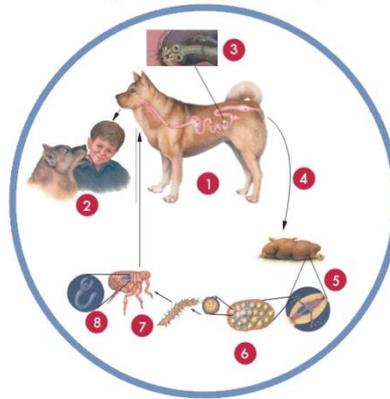


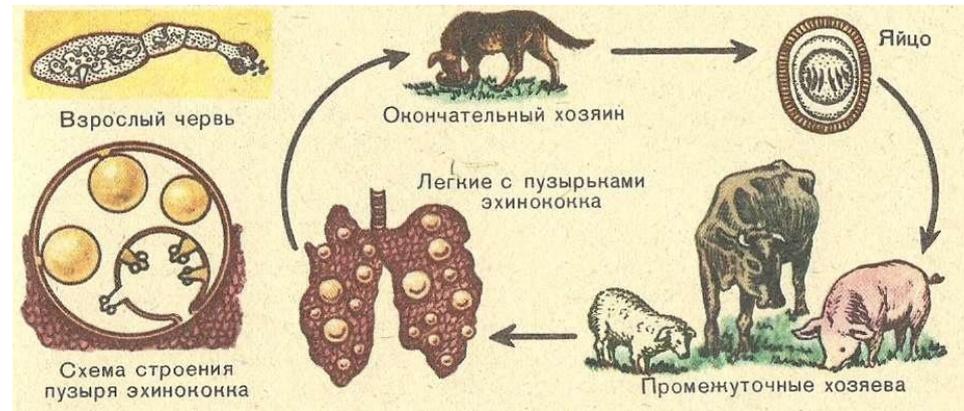
Схема заражения огуречным цепнем (дипилидиоз)



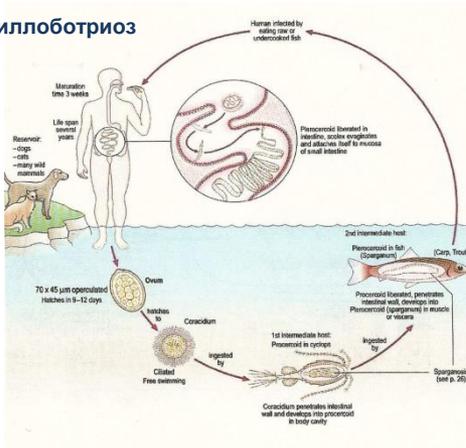
Гименолепидоз



Эхинококкоз



Дифиллоботриоз



Схемы: <https://gelmintoz.net>, <http://parazitipro.ru>



Предупрежден – значит не заражен!

Спасибо за внимание