

УДК 576.895.133

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОЙ КОНСЕРВАТИВНОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ АКАНТОЦЕФАЛОВ И СВЯЗИ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ С ШИРОКОЙ РАСПРОСТРАНЕННОСТЬЮ У НИХ ПАРАТЕНИЧЕСКОГО ПАЗАРИТИЗМА

В. П. Шарпило, В. В. Корнюшин, О. И. Лисицына

Институт зоологии НАН Украины, ул.Б.Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 24 сентября 1997

Об эволюционной консервативности жизненных циклов акантоцефалов и связи этого явления с широкой распространенностью у них паратенического паразитизма. Шарпило В. П., Корнюшин В. В., Лисицына О. И. — Наличие у акантоцефалов, по сравнению с другими метаксенными группами гельминтов, только диксенных жизненных циклов и слишком узкий таксономический состав облигатных промежуточных хозяев, ограниченный только членистоногими, рассматриваются как эволюционный консерватизм циклов. Исходя из особенностей их формирования (членистоногие — первичные хозяева, развитие личинки в них до ювенильного состояния), считается, что глубокая специализация к членистоногим и ювенилизация личинки исключили возможность приобретения акантоцефалами после освоения ими позвоночных в качестве окончательных хозяев еще одного, второго, промежуточного хозяина. Именно это воспрепятствовало возможной и, обычно, эволюционно перспективной трансформации жизненных циклов у акантоцефалов, которые навсегда остались диксенными. Осуществить же широкую гостальную экспансию среди водных и наземных позвоночных — окончательных хозяев акантоцефалам удалось не за счет разнообразия структуры жизненных циклов, а в основном благодаря паратеническому паразитизму и паратеническим хозяевам.

К л ю ч е в ы е с л о в а : акантоцефалы, консервативность жизненных циклов, паратенический паразитизм.

Evolutionary conservatism of the Life cycles of Acanthocephalans and its Connection with the Wide Distribution of Paratenic Parasitism. Sharpilo V. P., Korniyushin V. V., Lisitsina O. I. — Complex of such features as presence of only one intermediate host in life cycles of all acanthocephalans and restricted list of obligatory intermediate hosts which includes the arthropods only (mainly crustaceans, which are considered to be primary hosts of acanthocephalans in the process of evolution) is considered as an evidence of evolutionary conservatism of life cycles. The authors suggest that such peculiarities as deep specialisation of acanthocephalans to the arthropods and the juvenilisation of larva have excluded appearance of the second intermediate hosts after acquisition of the vertebrate definitive hosts. This prevented possible evolutionary perspective changes in the acanthocephalans life cycles. Wide hostal radiation of acanthocephalans among various aquatic and terrestrial vertebrates has become possible due to the paratenic parasitism and acquisition of paratenic hosts instead of development of various life cycles and intermediate hosts. Paratenic parasitism and acquisition of paratenic hosts is considered as an alternative way (contrary to development of numerous life cycle patterns and various intermediate hosts) which enabled wide hostal radiation of acanthocephalans among different aquatic and terrestrial vertebrates.

К e y w o r d s : Acanthocephalans, conservatism of the life cycles, paratenic parasitism.

В жизненных циклах акантоцефалов наряду с окончательным хозяином — позвоночным — участвует, как известно, лишь один облигатный промежуточный хозяин — беспозвоночное. Такие, диксенные, циклы свойственны всем без исключения систематическим группам этих паразитов вне зависимости от того, в водной или наземной среде проходит их развитие, а также от состава и экологических особенностей окончательных хозяев. При этом в круг промежуточных хозяев входят исключительно членистоногие, в основном ракообразные и,

значительно реже — насекомые (Schmidt, 1985). По сравнению с другими классами гельминтов, которые пошли по пути метаксении, в структуре жизненных циклов акантоцефалов явно просматриваются черты эволюционного консерватизма. Это выражается в однотипности структуры жизненных циклов, неизменно носящих диксенный характер, и ограниченном таксономическом составе облигатных промежуточных хозяев. Для сравнения отметим, что у трематод, например, жизненные циклы по своей структуре более разнообразны: обычно диксенные и триксенные, значительно реже — тетраксенные, и, как исключение — моноксенные. Жизненные циклы у цестод и нематод — паразитов позвоночных — не менее разнообразны: у цестод они чаще диксенные, реже триксенные, у нескольких видов наряду с диксенными известны и моноксенные циклы; у нематод — моноксенные, диксенные и триксенные, причем здесь все типы циклов достаточно обычны (Шульц, Гвоздев, 1970; Bohzkov, Odening, 1979; Bohzkov, 1986). Состав облигатных промежуточных хозяев у каждого из этих классов также несравненно шире, чем у акантоцефалов, и может включать наряду с беспозвоночными (моллюски, олигохеты, полихеты, пиявки, членистоногие, в том числе ракообразные, насекомые, клещи и др.) и позвоночных (чаще рыбы, амфибии, млекопитающие).

Такое разнообразие жизненных циклов — результат их эволюционных преобразований: с одной стороны, усложнения в результате последовательного вовлечения в структуру циклов одного, двух, а иногда и трех облигатных промежуточных хозяев, с другой — вторичного упрощения в результате выпадения некоторых из них. Закономерностям этого процесса посвящена обобщающая работа Д. К. Божкова (1976). Возникновение разнообразной структуры жизненных циклов у трематод, цестод и нематод сыграло важную роль в эволюции этих групп паразитов и в освоении ими широкого круга окончательных хозяев, повышении надежности и устойчивости паразитарных систем. Это, хотя и не единственная, но, несомненно, важная адаптация, сыгравшая решающую роль в гостальной экспансии данных групп паразитов.

Казалось бы, строгая диксенность жизненных циклов акантоцефалов при узком таксономическом составе промежуточных хозяев должна была бы отразиться на круге их окончательных хозяев. Однако и по таксономическому, и по экологическому разнообразию этих хозяев акантоцефалы мало чем отличаются от других классов гельминтов. Таковыми для акантоцефалов также служат различные группы рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих; хозяином акантоцефалов иногда может быть и человек.

При анализе причин этого возникает несколько вопросов: 1. Почему в процессе долгой эволюции акантоцефалы, в отличие от других метаксенных групп гельминтов, "остановились" на использовании лишь одного промежуточного хозяина? 2. Почему круг этих хозяев остался узким, ограниченным лишь членистоногими? 3. Что позволило акантоцефалам освоить, тем не менее, в качестве окончательных хозяев разнообразные таксономические и экологические группы позвоночных, в том числе и трофически не связанных с промежуточными хозяевами?

Несмотря на несомненный научный интерес, эти вопросы в их взаимосвязи, насколько нам известно, не рассматривались. Ответы, с нашей точки зрения, следует искать в особенностях становления жизненных циклов акантоцефалов. Исходя из существующих представлений (Golvan, 1958; Morris, Crompton, 1982a,b; Nickol, 1985; Schmidt, 1985 и др.), этот процесс становления выглядит следующим образом.

Акантоцефалы — очень древняя группа паразитических организмов, корни которой уходят в Кембрийский период. Предполагается, что их первыми хозяевами были членистоногие, вероятнее всего ракообразные, доминирующие в

кембрийских морях. При этом первоначально паразитизм был присущ только личинкам, в то время как взрослые формы оставались свободноживущими обитателями бентоса — некрофагами или хищниками. Эта точка зрения сейчас, по-видимому, общепризнана.

Жизненные циклы проакантоцефалов с паразитической личинкой и взрослой свободноживущей формой оставались таковыми, вероятно, достаточно долго в геологическом времени. При этом развитие личинки в хозяине-ракообразном достигало очень высокого морфологического уровня, что характерно и для современных акантоцефалов. По существу, мы уже имеем дело не с личинкой, а с молодым организмом, у которого развиты все системы органов, включая половую систему. Не случайно еще Ван Клив (Van Cleave, 1937) рассматривал эту стадию как ювенильную форму. Следует отметить, что ювенилизация личинки прослеживается и у некоторых трематод, цестод и нематод, однако здесь это явление, и это следует подчеркнуть, чаще связано с развитием во втором или третьем промежуточном хозяине (Судариков, 1964; Дубинина, 1966; Гинецинская, 1968; Anderson, 1988 и др.). Развитие личинки до ювенильной стадии в одном (и единственном) промежуточном хозяине существенно отличает акантоцефалов от большинства других метаксенных гельминтов.

Моноксенные жизненные циклы проакантоцефалов с участием ракообразных оставались, вероятно, таковыми до появления позвоночных, которые стали осваиваться ими в качестве хозяев. Этот процесс, судя по всему, осуществился достаточно быстро. Этому могло способствовать широкое использование первыми позвоночными ракообразных как пищевых объектов, открывшее доступ молодым формам проакантоцефалов в организм этих животных — потенциальных хозяев, но еще большую роль сыграл, несомненно, высокий уровень ювенилизации паразитической личинки. Известно, что личинки гельминтов, закончившие морфогенез и далеко продвинувшиеся морфологически, обычно легче оседают и приживаются в разнообразных хозяевах, в которых они могут созреть (Дубинина, 1966).

Включение позвоночных в жизненный цикл явилось, несомненно, решающим этапом в эволюции акантоцефалов. Связав свою судьбу с хозяевами-позвоночными, в которых они стали достигать зрелости, акантоцефалы не только в еще большей степени вышли из-под непосредственного влияния жестких условий внешней среды, но и значительно расширили свои эволюционные возможности. Формы проакантоцефалов со свободноживущей зрелой стадией в конце концов под давлением отбора исчезли. В результате жизненные циклы акантоцефалов приобрели диксенный характер. При этом позвоночные взяли на себя роль окончательных хозяев, а ракообразные с давно развивающейся в них ювенильной стадией, оказались в роли промежуточных хозяев. В этом также специфика акантоцефалов, поскольку у других групп гельминтов в большинстве случаев становление промежуточного хозяина происходило, когда у них уже был хозяин, в котором паразиты достигали зрелости. Исключение составляют лишь трематоды, у которых становление промежуточного хозяина (моллюска) в чем-то сходно с таковым у акантоцефалов. Диксенные жизненные циклы, установившиеся у акантоцефалов после освоения ими позвоночных в качестве окончательных хозяев, сохранились в неизменном виде, и сейчас свойственны, как отмечалось, всем современным группам этих паразитов.

Исторически первыми среди позвоночных окончательными хозяевами акантоцефалов стали, несомненно, рыбообразные и рыбы. С рыбами, в основном морскими, и сейчас, по нашим оценкам, связано в большей или меньшей степени около 2/3 известных родов этих паразитов (Yamaguti, 1963; Amin, 1985). Тесные пищевые связи большинства рыб с ракообразными обеспечивали надежность паразитарных систем акантоцефалов и их широкое распространение

среди этой группы позвоночных. Рыбы оставались, видимо, единственными или, по крайней мере, основными окончательными хозяевами акантоцефалов с их диксенными циклами до появления других позвоночных, заселивших моря или связанных с морскими экосистемами, включая ихтиозавров, птерозавров и другие вымершие группы позвоночных, а в дальнейшем рептилий, птиц и млекопитающих. Освоить эти группы животных в качестве окончательных хозяев оказалось, однако, не всегда возможным. Большинство из них, занимая достаточно высокий трофический уровень, не было связано с ракообразными как возможным источником заражения акантоцефалами. Приобретение же еще одного промежуточного хозяина, благодаря которому можно было бы решить эту проблему, для акантоцефалов, в отличие от других классов гельминтов, оказалось невозможным. Особенности лярвогенеза акантоцефалов и глубокая специализация к ракообразным их личинок, достигавших в этих хозяевах ювенильной стадии, сделали невозможным перенос части личиночного развития в какого-либо другого хозяина — потенциально второго промежуточного. Именно поэтому, как нам представляется, акантоцефалы оказались обреченными навсегда "остаться" с одним промежуточным хозяином, и не смогли использовать беспозвоночных других классов или позвоночных в роли второго промежуточного хозяина с его трансмиссионными возможностями. Это, кстати, пример специализации, которая стала непреодолимой преградой на пути структурного преобразования жизненных циклов и приобретения еще одного промежуточного хозяина. Единственное, что акантоцефалам удалось осуществить в процессе дальнейшей эволюции, — это лишь освоить в качестве промежуточных хозяев, дополнительно к морским ракообразным, пресноводных и наземных ракообразных и насекомых. Благодаря этому акантоцефалы смогли "выйти" на сушу, где их окончательными хозяевами стали чисто наземные виды в основном птиц и млекопитающих. Жизненные циклы акантоцефалов при этом остались диксенными, как и были первоначально.

Несмотря на консервативность структуры жизненных циклов, акантоцефалы, тем не менее, сумели решить проблему широкой гостальной экспансии и освоить различные экологические группы позвоночных в качестве окончательных хозяев. Решающую роль в этом сыграл паратенический паразитизм и паратенические хозяева. Такие хозяева выполняют, как известно, роль лишь чисто трансмиссионного звена, и поэтому не могут быть отнесены к категории промежуточных хозяев, за которых их ранее нередко принимали.

Паратенический паразитизм у акантоцефалов распространен очень широко. С этим столкнулись давно, однако количественная оценка его распространенности стала возможной лишь в последние годы (Шарпило, и др., 1996). По имеющимся у нас данным, паратенический паразитизм известен сейчас у 87,5% отрядов, 63,1% семейств и 30% родов паразитов. По его распространенности акантоцефалы значительно превосходят все остальные классы гельминтов, особенно трематод (отмечен всего у 7,2% семейств и лишь у 1,2% родов) и цестод (известен у 11,3% семейств и 3,2% родов). Ограниченность распространения паратенического паразитизма у этих классов гельминтов заслуживает специального рассмотрения. У нематод паратенический паразитизм, хотя и распространен значительно шире (48% семейств, 16,2% родов), но и они уступают в этом отношении акантоцефалам. К тому же следует иметь в виду, что, поскольку современные знания о жизненных циклах и паразитарных системах акантоцефалов, прежде всего связанных в своем развитии с морскими и, особенно, океаническими экосистемами еще очень неполны, паратенический паразитизм у них в целом может оказаться еще более обычным явлением, чем это известно к настоящему времени (рис. 1).

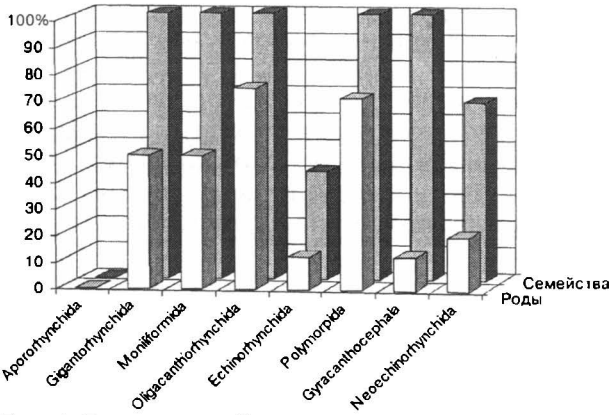


Рис. 1 Паратенический паразитизм в надвидовых таксонах (семействах и родах) акантоцефалов.
Fig. 1 Paratenic parasitism in supraspecific taxa (families and genera) of Acanthocephala.

беспозвоночных, так и позвоночных. У акантоцефалов в числе паратенических хозяев известны моллюски, ракообразные (декаподы), личинки некоторых водных насекомых и (?) аннелиды, но главным образом позвоночные (рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие). Источником заражения паратенических хозяев инвазионными стадиями чаще служат промежуточные хозяева, однако не меньшее значение имеет и другой путь — заражение одних паратенических хозяев от других, что нередко ведет к образованию целой сети паратенических хозяев. Способность инвазионных стадий акантоцефалов (цистакантов) к многократным пассажам по пищевым цепям от одного паратенического хозяина к другому специально исследовалась нами на примере двух видов акантоцефалов (Великанов, Шарпило, 1987). Проведенные эксперименты показали, что цистаканты *Sphaerirostris teres* и *Macracanthorhynchus catulinus* способны не менее чем к четырем-пятикратным пассажам. Вполне очевидно, что многократные пассажи цистакантов возможны и в природных условиях, что, естественно, ведет к увеличению круга потенциальных источников заражения. Такие пассажи получили название паратенеза (paratenesis) (Beaver, 1969).

Широкий таксономический состав паратенических хозяев у акантоцефалов явно контрастирует с узким кругом их промежуточных хозяев. Именно за счет паратенических хозяев у акантоцефалов появилось огромное число альтернативных источников заражения. Наиболее велика трансмиссионная роль таких паратенических хозяев как рыбы, рептилии и млекопитающие (микромаммалии). В частности, благодаря "мирным" рыбам в числе окончательных хозяев акантоцефалов могли оказаться различные группы хищных рыб (щуковые, угревые и др.), многие птицы-ихтиофаги (бакланы, цапли, пеликаны, пингвины и др.) и рыбацкие млекопитающие (особенно ластоногие, зубатые киты и др.). Такие же паратенические хозяева, как амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие (микромаммалии) служат основным или единственным источником заражения многих наземных животных — птиц (главным образом дневных хищников, сов и др.) и млекопитающих (собачьи, кошачьи, енотовые и др.). Без участия паратенических хозяев многие виды упомянутых групп водных и наземных животных вообще не могли бы оказаться в числе окончательных хозяев акантоцефалов. Можно поэтому считать, что и своим видовым разнообразием акантоцефалы обязаны паратеническим хозяевам.

Заключение. В отличие от других метаксенных групп гельминтов (трематод, цестод, нематод), структура жизненных циклов акантоцефалов характеризуется

Паратенический паразитизм, как известно, проявляется в способности инвазионных стадий паразитов (личинки или ювенильных форм), оказавшихся в хозяевах, в которых они обычно не могут продолжить дальнейшее развитие, сохранять жизнеспособность, оставаясь инвазионными достаточно продолжительное время, вплоть до нескольких лет. Такие хозяева, обычно служащие источником заражения, и получили название паратенических. Круг их в любом обществе нередко достаточно обширен и может включать как

явно выраженным эволюционным консерватизмом. Это проявляется в их строгой диксенности, сохраняющейся в неизменном виде на протяжении большей части эволюционного пути этих паразитов, а также в крайне ограниченном таксономическом составе промежуточных хозяев. Их роль выполняют исключительно членистоногие, в основном ракообразные. Очень давняя и глубокая специализация к первичным хозяевам — членистоногим, в которых личинка развивается до уровня ювенильной стадии, стала запретом, непреодолимой преградой для переноса части личиночного развития в каких-либо других хозяев. Именно в этом, как нам представляется, кроются причины наличия у акантоцефалов только одного промежуточного хозяина, узкого таксономического состава этих хозяев и строгой диксенности их жизненных циклов. При этом трансмиссионную роль в переносе инвазионных личинок к окончательному хозяину, которую у других групп гельминтов осуществляют обычно второй и третий (там, где он есть) промежуточные хозяева, у акантоцефалов взяли на себя паратенические хозяева. Широкая гостальная экспансия акантоцефалов среди различных экологических групп окончательных хозяев обусловлена именно значительным распространением у них паратенического паразитизма. На примере акантоцефалов проще, чем на какой-либо другой группе гельминтов, можно оценить значение паратенического паразитизма как одной из важных экологических стратегий паразитических организмов.

Авторы благодарят за помощь при оформлении статьи своих коллег Ю. И. Кузьмина, Н. Я. Белик и В. Я. Ичанскую.

Данная работа выполнялась в рамках проектов ГФФИ — 5.3/95 и 5.4/279.

- Божков Д. К.* О некоторых закономерностях при вторичном упрощении жизненных циклов гельминтов // *Паразитология*. — 1976. — 10, № 5. — С. 428–433.
- Великанов В. П., Шарпило В. П.* Новые данные по экспериментальному перезаражению личинками гельминтов резервуарных (паратенических) хозяев // 5 Закавказ. конф. по паразитол.: Тез. докл. — Ереван, 1987. — С. 83–84.
- Гинцеинская Т. А.* Трематоды. Их жизненные циклы, биология и эволюция. — М.: Наука, 1968. — 410 с.
- Дубинина М. Н.* Ремнецы фауны СССР. — М.; Л.: Наука, 1966. — 261 с.
- Судариков В. Е.* Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida // *Эксп. и экол. гельминтол.* (Тр. ГЕЛАН СССР). — 1964. — 16. — С. 201–220.
- Шарпило В. П., Солин М. Д., Лисицына О. И.* Паратенический паразитизм: распространение и закономерности проявления // *Вестн. зоологии*. — 1996. — № 6. — С. 3–12.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В.* Основы общей гельминтологии. — М.: Наука, 1970. — Т. 1. — С. 3–12.
- Amin O. M.* Classification // *Biology of the Acanthocephala* / Crompton D.W.T., Nickol B.B. — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 27–72.
- Anderson R. C.* Nematode transmission patterns // *J. Parasitol.* — 1988. — 74. — P. 30–45.
- Beaver P.C.* The nature of visceral larvae migrans // *J. Parasitol.* — 1969. — 55. — P. 3–12.
- Bozhkov D.* Conclusions from the comparison of some biological characteristics of trematodes, cestodes, acanthocephalans and nematodes // *Angew. Parasitol.* — 1986. — 27. — P. 79–85.
- Bozhkov D. K., Odening K.* On the problem of variable numbers of hosts in the life-cycles of helminths // *Folia Parasitol.* — Praha, 1979. — 26, № 1. — P. 15–18.
- Golvan Y. J.* Le Phylum des Acanthocephala. Premier note. Sa place dans l'echelle zoologique // *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* — 1958. — 33. — P. 538–602.
- Meger A.* Acanthocephala // *H.G.Bronns Rlassen und Ordnungen des Tierreichs*. — Leipzig, 1932–1933. — Abd. 2, Buch 2, Lief 1 (1932), Lief 2 (1933). — 582 S.
- Morris S. C., Crompton D. W. T.* The origins and evolution of the Acanthocephala // *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* — 1982a. — 57, № 1. — P. 85–113.
- Morris S. C., Crompton D. W. T.* Origins and evolution of Acanthocephalan worms // *Mem. Mus. Nation. Hist. Natur.* — 1982b. — Nov. Ser. A, Zool. — 123. — P. 61–66.
- Nickol V. V.* Epizootology // *Biology of the Acanthocephala* / Crompton D.W.T., Nickol B.B. — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 307–346.
- Schmidt G. D.* Development and life cycles // *Biology of the Acanthocephala* / Crompton D.W.T., Nickol B.B.). — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 307–346.
- Van Cleave H. J.* Developmental stages in acanthocephalan life histories // *Сб. работ, посв. 30-юбилею науч., препод. и общ. деятельн. К.И.Скрябина*. — М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. — P. 739–743.
- Yamaguti S.* Acanthocephala // *Systema Helminthum*. — New-York; London, 1963. — Vol. 5 — 423 p.