

УДК 595.122

ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ТРЕМАТОД В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

К.В. Галактионов

Аннотация

Проведен анализ распространения разных типов жизненных циклов у морских трематод. Выявлена тенденция к сокращению путей циркуляции (выпадение из цикла второго промежуточного хозяина, а в некоторых случаях и окончательного) и утрате свободно плавающих во внешней среде личинок (мирацидиев и/или церкарий) у видов, реализующих жизненные циклы в условиях литорали. Обратная тенденция имеет место у пелагических видов, для которых характерно увеличение числа вовлеченных в жизненный цикл хозяев. В статье предпринята попытка объяснить выявленные тенденции, и обсуждается проблема становления гетероксии в ходе эволюции трематод.

Трематоды – одна из массовых групп паразитов, жизненные циклы многих из них связаны с морскими экосистемами. Море – среда весьма разнородная, с совершенно разной экологической обстановкой для паразитических видов, циркулирующих в прибрежье и в открытых районах, в бентали и в пелагиали. К настоящему времени жизненные циклы известны преимущественно для трематод, трансмиссия которых проходит в экосистемах прибрежья. Виды, реализующие свои жизненные циклы в открытых районах океана, известны нам в основном только на стадии мариты, которых находят при вскрытии рыб и морских млекопитающих. Несмотря на скудность имеющихся сведений, все же можно вычленить некоторые особенности, присущие трематодам, циркулирующим в разных зонах океана.

Жизненные циклы многообразны и очень пластичны, но структура их при этом не хаотична, в ней выявляются определенные закономерности. Они впервые были намечены В.А. Догелем (1947) [1] и впоследствии несколько дополнены [2]. Во всех циклах чередуются процессы экзогенной аккумуляции, дисперсии и эндогенной агломерации. Последняя у трематод имеет место в окончательном и первом промежуточном хозяевах. Здесь происходит то, что можно обозначить как усиление паразитарного сигнала, то есть процесс размножения, продукция большого числа расселительных стадий, которые и обеспечивают последующую реализацию цикла (передача паразитарного сигнала). Эта передача происходит либо благодаря активности самих личинок, активно внедряющихся в хозяина, либо при их поедании, как самих по себе, так и вместе с хозяином (в случае, если личинки его не покидают) последующим хозяином.

Как и для большинства паразитов, для эволюции трематод характерна тенденция к сокращению пребывания во внешней среде и к возможно большей изоляции от нее личиночных стадий. Процесс этот идет разными путями у личинок материнской спороцисты (мирацидии) и у личинок мариты (церкарии и метацеркарии) и выражен в разной степени у различных групп трематод. У представителей фасциOLIDно-плагиорхиидной ветви четко выражен переход к мирацидию, не покидающему во внешней среде яйца и вылупляющемуся только в кишечнике заглотившего его моллюска. В то же время у всех представителей стригейдидно-шистосоматидной ветви сохраняется сложноустроенный, активно плавающий мирацидий.

С церкариями дело обстоит сложнее. В этом случае переход к пассивному заражению не столь выгоден, поскольку становление церкарии в ходе эволюции связано с совершенствованием морфофункциональных и поведенческих адаптаций, которые направлены на обеспечение ее свободной жизни во внешней среде, поиск и проникновение в организм второго промежуточного хозяина. Церкария, помимо дисперсии в пространстве благодаря собственной активности, обеспечивает и последующую дисперсию на фазе метацеркарии, которая реализуется уже за счет активности второго промежуточного хозяина. Эта дисперсия намного масштабнее, чем та, которую может осуществить мелкая эндотрофная личинка – церкария, а тем более мирацидий. Кроме того, поскольку второй промежуточный хозяин служит пищей окончательному, то вероятность реализации жизненного цикла возрастает. И, наконец, второй промежуточный хозяин, как правило, обладает большей подвижностью, чем первый промежуточный (моллюск), и служит кормовым объектом, возможно, для более широкого круга животных. Это, с одной стороны, расширяет масштаб дисперсии, а с другой – способствует экспансии на новые виды окончательных хозяев. Неудивительно, что именно триксенные жизненные циклы получили среди трематод самое широкое распространение и являются базовыми для этого таксона паразитических плоских червей.

Однако среди трематод немало видов с гомо-, ди- и тетраксенными жизненными циклами, которые, в том числе, присущи и видам, циркулирующим в морских экосистемах. Все известные к настоящему времени гомоксенные жизненные циклы вторичны по своему происхождению. Это же справедливо и для многих диксенных жизненных циклов [2]. Переход к гомо- и диксении во всех случаях происходил с уровня базового триксенного жизненного цикла. При этом у трематод с такими жизненными циклами сокращаются возможности по части дисперсии в пространстве, экспансии на новые виды животных-хозяев, уменьшается генетическая вариабельность, поскольку резко уменьшается вероятность перекрестного оплодотворения на стадии мариты [3, 4]. Однако имеются и преимущества. Гомоксенные и диксенные жизненные циклы становятся практически полностью автономными от внешней среды. Единственная фаза жизненного цикла, которая связана у них с внешней средой, – это яйцо с мирацидием. При этом вылупление мирацидия происходит только при заглатывании яйца моллюском-хозяином. Свободно плавающие во внешней среде личинки (мирацидии и церкарии) у таких видов отсутствуют. У гомоксенных видов все развитие с момента внедрения мирацидия в стенку кишечника моллю-

ска и до половозрелой мариты проходит в первом промежуточном хозяине. В случае диксении в этом хозяине развитие доходит до стадии метацеркарии. Заражение окончательного хозяина происходит при поедании моллюска, содержащего инвазионных метацеркарий.

Такие жизненные циклы кажутся идеально приспособленными к реализации в экосистемах с экстремальными параметрами среды. К таковым относится морское побережье, зона литорали, где имеет место контрастная смена параметров внешней среды на протяжении приливного цикла, сильное гидродинамическое воздействие и резко выражены сезонные колебания. Именно в экосистемах литорали и циркулируют виды с рассматриваемыми типами жизненных циклов (Microphallidae). Здесь же реализуются и некоторые первично диксенные жизненные циклы (Notocotylidae, Philophthalmidae), в которых церкария практически сразу по выходу из моллюска-хозяина инцистируется на подводном субстрате, превращаясь в инвазионную для окончательного хозяина фазу – адолескарию. Эта личинка окружена многослойной цистой, надежно защищающей ее от неблагоприятных факторов внешней среды. Выполненные нами исследования показали, что виды с диксенными жизненными циклами доминируют в фауне литоральных трематод высоких широт [5], по мере смягчения условий существования (переход к бореальной литорали) они постепенно уступают доминантное положение видам с триксенными жизненными циклами, лишенными отмеченных выше недостатков. Гомоксенные жизненные циклы встречаются у трематод единично, что скорее всего связано с их малой возможностью к дисперсии. Исследования литорального гомоксенного вида *Bunocotyle progenetica* показали его ярко выраженное локальное распространение в пределах литоральной зоны Белого моря.

Среди видов трематод, циркулирующих в зоне литорали – верхней сублиторали, встречаются не только самые простые, но и самые сложные жизненные циклы. Речь идет о трематодах семейства Gymnophallidae, для некоторых представителей которых описаны партеногенетические метацеркарии (ПМ). Спорцисты этих видов паразитируют в мелких литоральных бивальвиях, церкарии заражают гастропод и дают начало нескольким (обычно двум) поколениям ПМ. В последнем из них формируются метацеркарии, инвазионные для окончательных хозяев – морских птиц. Таким образом, во втором промежуточном хозяине происходит дополнительная эндогенная агломерация за счет партеногенетического размножения метацеркарий. Это усиливает паразитарный сигнал, что позволяет компенсировать потери на предыдущей фазе жизненного цикла – свободной во внешней среде церкарии. У одного из представителей рассматриваемой группы гимнофаллид – вид *Cercaria falsicingula* I, обнаруженный в моллюсках *Falsicingula* spp. на побережье Сахалина и Кунашира – ПМ производят не инвазионных для окончательного хозяина метацеркарий, а фуркоцеркарий. Они выходят во внешнюю среду, проникают в других моллюсков того же вида и развиваются в ПМ. Последние также продуцируют фуркоцеркарий. Перестройка с производства церкарий на инвазионных для окончательного хозяина метацеркарий, по-видимому, сезонно обусловлена. За счет же многократно повторяющегося подцикла «церкария – партеногенетическая метацеркария – церкария» происходит многократное умножение паразитарного сигнала.

Во многом противоположенные тенденции в видоизменении структуры жизненных циклов трематод диктуются условиями существования в экосистемах океанической пелагиали. Иные масштабы пространства ставят иные задачи – вовлечение дополнительных хозяев для покрытия расстояния, как пространственного, так и в рамках трофических цепей, между первым промежуточным хозяином-моллюском и крупным хищником – окончательным хозяином. В отличие от трематод прибрежного комплекса, в жизненных циклах пелагических видов (*Didimozoidae*, *Hemiuroidea*) происходит увеличение числа вовлеченных в жизненный цикл хозяев. Жизненные циклы дидимозоид до сих пор слабо изучены. Для гемиурид известно, что церкарии их пассивно плавающие, у них развиваются придатки, способствующие парению личинок в толще воды, увеличивается продолжительность жизни. Церкарии поедаются мелкими рачками, и в них развиваются мезоцеркарии – вставочная фаза жизненного цикла между церкарией и метацеркарией. Рачок поедается рыбами-планктонофагами, в которых и развивается метацеркария. Вероятность поедания такой рыбы крупными хищниками (макрели, тунцы) достаточно велика, что и обеспечивает успех реализации жизненного цикла в целом. Следует отметить, что специфичность хемиурид к промежуточным и окончательному хозяевам очень широка, что дает дополнительный шанс на успех трансмиссии.

Как уже отмечалось, описанные выше перестройки в жизненных циклах трематод, реализующих свои жизненные циклы в условиях морского побережья и океанических просторов, не уникальны. Вторичный переход к диксении отмечен и у «наземных» трематод (*Dicogocoelidae* и *Brachilaimoidea*), трансмиссия которых происходит в отсутствие постоянной влаги, т. е. в экстремальных для свободных личинок трематод условиях. В то же время освоение крупных пресноводных бассейнов и переход к паразитированию мариит в крупных хищниках привели к вовлечению в жизненный цикл стригейдных трематод pp. *Strigea* и *Alaria* дополнительного промежуточного хозяина, в котором развивается мезоцеркария.

Анализ путей биологической радиации трематод заставляет задуматься о путях становления феномена сложного жизненного цикла паразитов в ходе эволюции. Действительно, если подходить к проблеме с чисто формальной точки зрения, то обладание сложным жизненным циклом кажется неоправданным. Реализация простого жизненного цикла (цепочка «хозяин – свободноживущая личинка – хозяин») представляется гораздо более вероятным процессом, чем возможность трансмиссии жизненного цикла, включающего несколько хозяев (по крайней мере, двух). Компенсируется это, помимо перечисленных положительных последствий от вклинивания промежуточных хозяев, теми многочисленными и разносторонними адаптациями, которые в процессе эволюции вырабатываются отдельными фазами жизненного цикла. Главное, что дает сложный жизненный цикл, – это возможность при помощи более или менее протяженной цепочки промежуточных хозяев освоить широкий круг дефинитивных (определенных) хозяев, притом таких, которые недостижимы для самостоятельной активности личинок паразитов. Тем более, если роль первичного хозяина, как в случае трематод, играют малоподвижные бентические беспозвоночные – моллюски. Освоение же новых животных-хозяев и связанных с этим

переход к трансмиссии в иной экологической обстановке влекут за собой дальнейшие структурные перестройки жизненного цикла, в том числе и его вторичное упрощение, или, наоборот, усложнение.

Работа поддержана РФФИ (проект № 07-04-01675) и ИНТАС (проект № 05-1000008-8056).

Summary

K.V. Galaktionov. Patterns in transmission of trematode life cycles in marine ecosystems.

The analysis of distribution of life cycles of different types among marine trematodes has been fulfilled. The trend toward truncation of transmission ways (loss of second intermediate or even definitive host from the life cycle) and loss of the free swimming larval stages (miracidia and/or cercariae) has been revealed for the species transmitted in littoral ecosystems. The opposite trend to the adoption of additional hosts has been found for the species the life cycles of which were connected with pelagic animals. An attempt to explain the aforementioned trends as well as to discuss a problem of evolution of heteroxenity in trematodes has been made.

Литература

1. *Догель В.А.* Курс общей паразитологии. – Л., 1947. – 288 с.
2. *Галактионов К.В., Добровольский А.А.* Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. – СПб.: Наука, 1998. – 404 с.
3. *Галактионов К.В.* Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем. – Апатиты: КНЦ РАН, 1993. – 190 с.
4. *Poulin R., Cribb T.H.* Trematode life cycles: short is sweet? // *Trends in Parasitology*. – 2002. – V. 18. – P. 176–183.
5. *Galaktionov K.V., Bustnes J.O.* Distribution patterns of marine bird digenean larvae in periwinkles along the southern Barents Sea coast // *Diseases of Aquatic Organisms*. – 1999. – V. 37. – P. 221–230.

Поступила в редакцию
14.06.07

Галактионов Кирилл Владимирович – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.

E-mail: gal@KG5910.spb.edu