

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
Приложение № 4

КОЭВОЛЮЦИЯ
ПАРАЗИТОВ И ХОЗЯЕВ

Коллективная монография
под редакцией профессора, д.б.н. К.В. Галактионова



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2016

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Приложение № 4

**КОЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТОВ И ХОЗЯЕВ
COEVOLUTION OF PARASITES AND HOSTS**

Под редакцией профессора, д.б.н. *К.В. Галактионова*

Редакционная коллегия:

О.Н. Пугачев, Н.И. Абрамсон, А.О. Аверьянов, Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин, Д.В. Гельтман, С.Ю. Синёв

Рецензенты:

профессор, д.б.н. *Г.Л. Атаев* и профессор, д.б.н. *С.Г. Медведев*

Коэволюция паразитов и хозяев / Коллективная монография под ред. К.В. Галактионова. – Труды Зоологического института РАН, Приложение 4. СПб, издательство ЗИН РАН, 2016. – 386 с.: 142 ил., 11 табл. ISBN 978-5-98092-057-9.

Рассмотрены модусы коэволюции в филогенетически далеких друг от друга таксонах паразитов — трипанозоматидах, трематодах, тиленхоидных и афеленхоидных нематодах, и акариформных клещах (власяные и перьевые клещи и эриофиоидеи), хозяевами которых служат и животные, и растения. Приводятся сведения по морфологии, таксономии, жизненным циклам, распространению, особенностям трансмиссии этих паразитов и их взаимоотношениям с хозяевами. Пути и направления эволюции паразитических таксонов рассматриваются в контексте экологических событий прошлых эпох и современных трендов трансформации экосистем. Приведен словарь основных паразитологических терминов и понятий, используемых в коэволюционных исследованиях. Монография адресована широкому кругу зоологов, паразитологов, экологов и эволюционистов, а также аспирантам и студентам соответствующих специализаций.

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского научного фонда, проект № 14-14-00621

ВВЕДЕНИЕ

1. КОЭВОЛЮЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ

Глубокая эволюционная взаимосвязь симбионтов с хозяевами не вызывает сомнений, что и привело к появлению термина «коэволюция», обозначающему сопряженную эволюцию двух и более таксонов. Широкое внедрение в паразитологию коэволюционной концепции произошло в 20–30 гг. XX века и связано с именами Келлога и Фаренхольца, работавших в конце XIX – начале XX веков (см. обзор Klassen 1992). Оба исследователя изучали паразитических членистоногих – пухоедов (*Mallophaga*) и вшей (*Aporhaga*), которые принадлежат к экологической группе постоянных паразитов птиц и млекопитающих. Для них характерна узкая специфичность к животным-хозяевам и даже к занимаемому на хозяевах месту (микробиотопу) (см. обзор. Балашов 2009). Многочисленные случаи нахождения близкородственных видов пухоедов и вшей на близкородственных видах животных-хозяев привели к формированию представлений об их сопряженной эволюции, что в дальнейшем было распространено на все остальные таксоны паразитов и их хозяев. Специфичность стали рассматривать как следствие коэволюции, т. е. чем уже специфичность, тем древнее данная паразито-хозяинная система. Все случаи, когда имело место несовпадение филогенетических линий паразитов и хозяев, объясняли либо вымиранием каких-то филогенетических линий, либо же ошибками (например, вследствие неполноты данных). В концентрированном виде эти представления сформулированы в так называемом «правиле Фаренхольца», согласно которому филогения паразитов как зеркало отражает филогению хозяев, т. е. филогении паразитов и хозяев согласованы.

С внедрением в 80–90 гг. XX века филогенетического метода и современных кофилогенетических протоколов анализ эволюционных событий в системах «паразит–хозяин» в соответствии с правилом Фаренхольца получил название подхода «максимума коспециации» («maximum co-speciation») (см. обзоры Brooks and McLennan 2002; Page 2003). Такой подход имеет 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 наиболее богатыми видами таксонами хозяев и *vice versa*.

Эти следствия были включены как допущения в протоколы анализа филогений паразитов и хозяев.

Альтернативный подход основан на признании возможности горизонтального перехода (*host-switching*), т.е. колонизации паразитами неродственных хозяев (см. словарь терминов). Он был намечен еще в работах Келлога (Kellogg 1896, 1913), который указывал, что хотя для многих проанализированных им паразито-хозяинных систем пухоеды–птицы имеет место четкое согласование филогений паразитов и хозяев, но в ряде случаев наблюдается и горизонтальный переход. Подобная альтернатива «максимума коспециации» вначале была подхвачена энтомологами, исследовавшими эволюцию фитофагов. Дело в том, что в ассоциациях «насекомые–фитофаги – растения–хозяева» согласованная филогения двух компонентов ассоциации прослеживается достаточно редко. Для понимания становления подобных ассоциаций стали привлекать экологические объяснения, прежде всего экологические связи между организмами, такие как сигналы, которыми руководствуются насекомые при поиске подходящего растения-хозяина.

Подобный экологический подход стали распространять и на другие ассоциации «симбионт–хозяин» (например, Henning 1966 – цит. по Henning 2000). Развивая эти идеи, Брукс (Brooks 1979, 1981) разграничил понятия «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 по сценарию «гонки вооружений»,

когда на новую адаптацию к эксплуатации хозяина паразитом появляется контраадаптация хозяина и т.д. Это микроэволюционная компонента, которая далеко не всегда приводит к макроэволюционным последствиям, т.е. к видообразованию. Она отражает постоянно проходящий в системах «паразит–хозяин» процесс взаимной адаптации (коадаптации), укладывающийся в рамки концепции Красной королевы. Именно на уровне коадаптации и определяется специфичность паразита к хозяину, причем узкая специфичность далеко не всегда служит свидетельством древности данной паразито-хозяинной ассоциации (подробнее эти вопросы изложены в главе II, раздел 4.2.).

Вслед за Бруксом и Мак Леннаном (Brooks and McLennan 1993) в настоящей работе мы рассматриваем коспециацию и коадаптацию как макро- и микроэволюционные составляющие коэволюции в системах «паразит–хозяин». При этом коспециация оказывается не слишком частым событием, тогда как коадаптация имеет место всегда, даже при горизонтальном переходе. Действительно, колонизация нового, филогенетически неродственного хозяина становится возможной только тогда, когда паразит обладает каким-то набором преадаптаций к паразитированию на этом новом хозяине. Процесс же коадаптации в новой паразито-хозяинной системе начинается с первого дня ее существования.

Варианты коэволюционных событий представлены на Рис. 1. При дивергенции вида-хозяина возможна как согласованная дивергенция ассоциированного с ним вида паразита (Рис. 1А), так и сохранение его неизменным в двух формирующихся линиях хозяев (Рис. 1Б). Отсутствие сестринского вида паразита у одного из сестринских видов хозяев может быть связано с его вымиранием (Рис. 1Г), либо же с тем, что паразит, в

силу случайных обстоятельств, не попал в популяцию-основательницу новой филогенетической линии хозяина (например, при перипатрическом видообразовании хозяина) (Рис. 1Д). Такого рода события в англоязычной литературе объединяют под общим названием «sorting events». Кроме того, возможна и дивергенция паразита на хозяине (дупликация) (Рис. 1В), что имеет место у эктопаразитов, для которых характерна приуроченность к микробиотомам на теле хозяина, – например, к участкам на теле, жабрах, жаберных крышках и плавниках у ряда моногеней и паразитических копепод, различным участкам оперения птиц у пухоедов и перьевых клещей и т.п.

Горизонтальный переход, или гостальная радиация («host switching») паразитов обычно происходит на хозяев, которые сходны с исходным хозяином по своим экологическим особенностям – совместно обитают, используют сходные пищевые ресурсы, т.е. принадлежат к одной пищевой гильдии и т.п. Результатом горизонтального перехода может стать видовая дивергенция паразита (Рис. 1З). Однако чаще колонизация нового хозяина не сопровождается видообразованием паразита – новый хозяин просто вовлекается в круг хозяев данного вида паразита, который сохраняет при этом единый генофонд (Рис. 1Е). В результате у паразитов формируется более или менее широкий круг хозяев (парахозяев¹), в которых он может развиваться на данной фазе жизненного цикла. Это может повлечь за собой формирование ассоциированного с новым хозяином нового же вида паразита. Путь к видообразованию лежит через коадаптацию в новой паразито-хозяинной ассоциации, выработку у паразита каких-то новых свойств, полезных для паразитирования именно на/в новом хозяине, но оказывающихся неблагоприятными для существования на/в других па-

¹У паразитов с гетероксенными (многохозяинными) жизненными циклами различают две категории хозяев (Мошковский 1950; Беклемишев 1956; Добровольский и др. 1994; Гранович 1996, 2009). К одной из них относят ряд хозяев, в которых развиваются последовательные фазы жизненного цикла (например, первый промежуточный хозяин – второй промежуточный хозяин – окончательный хозяин) (вертикальная компонента цикла). Другая же категория отражает способность паразитов использовать для развития одной и той же фазы жизненного цикла несколько видов хозяев, которые в определенной степени могут заменять один другого (горизонтальная компонента цикла). Добровольский и др. (1994) и Гранович (1996, 2009) для обозначения этих категорий хозяев используют термины «метаксенные» и «параксенные» хозяева соответственно. Однако под словом «-ксенный» принято подразумевать хозяина (например, гетероксенный жизненный цикл, т. е. протекающий со сменой нескольких хозяев). В этой трактовке метаксенные и параксенные хозяева будут обозначать метахозяинные и парахозяинные хозяева. Во избежание терминологической путаницы мы предлагаем называть рассматриваемые категории хозяев «мета-» и «парахозяевами».

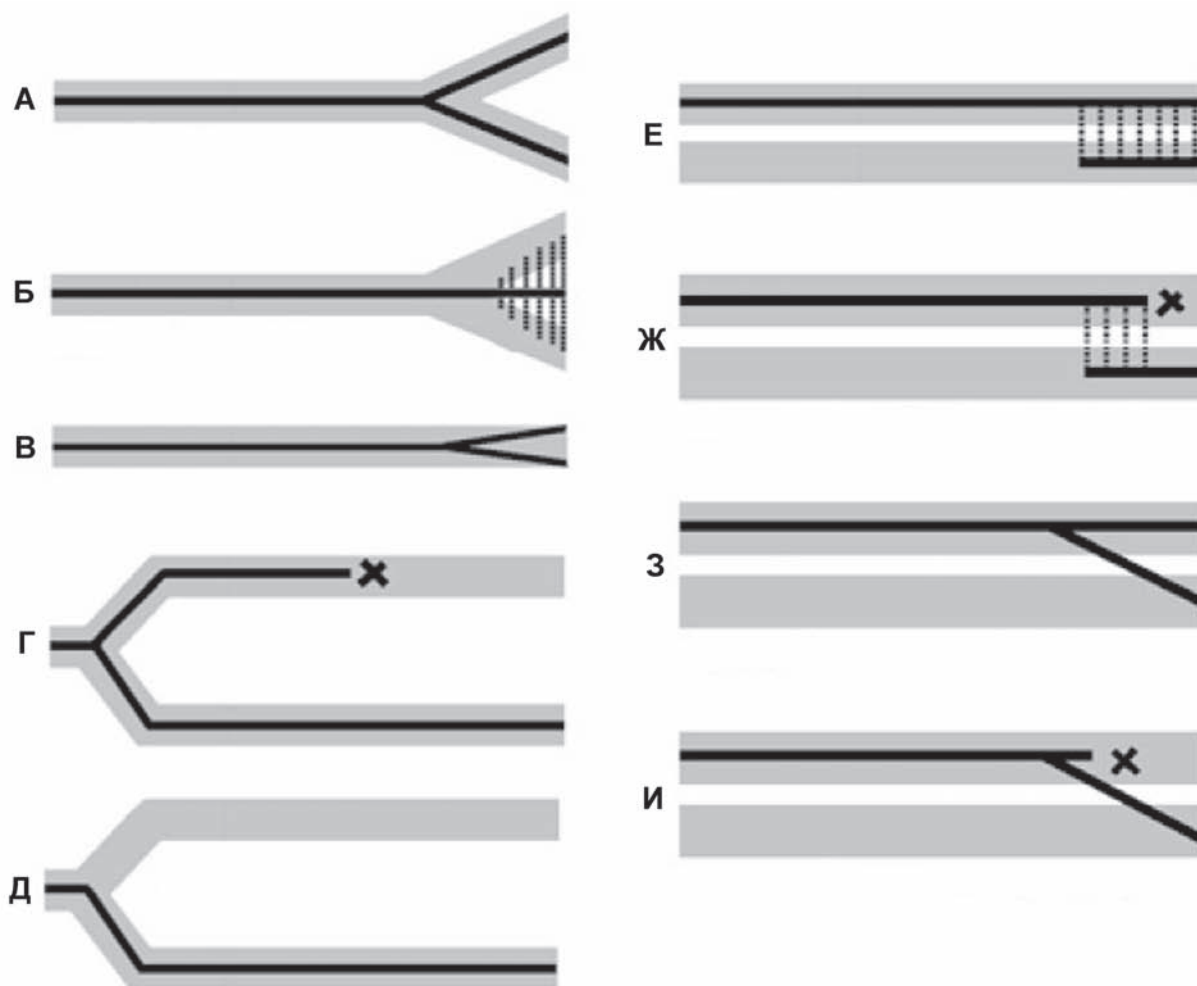


Рис. 1. Возможные кофилогенетические процессы в коэволюции паразито–хозяинных систем (По Johnson et al. 2003, изменено). А – коспециация; Б – дивергенция хозяина не сопровождается коспециацией паразита; В – дубликация; Г – вымирание паразита в одной из линий дивергировавшего хозяина («drowning on arrival»); Д – паразит не попал в популяцию-основательницу одной из линий дивергировавшего хозяина («missing the boat»); Е–И – различные варианты горизонтального перехода («host switching»): Е – неполный горизонтальный переход; Ж – горизонтальный переход с вымиранием паразита на одном из хозяев; З – горизонтальный переход, сопровождающийся видообразованием паразита; И – горизонтальный переход, сопровождающийся видообразованием паразита и последующим вымиранием паразита на одном из хозяев. *Затененные полосы* – филогенетические линии хозяина; *черная сплошная линия* – филогенетические линии паразита; *прерывистая линия* обозначает генетический обмен между популяциями паразитов, приуроченных к разным хозяевам.

рахозяевах. Такого рода видообразование может происходить при совместном обитании паразитов – вариант, который Мак Кой (McCoу 2003) предлагает рассматривать как симпатрическое видообразование (Рис. 2А). Однако разделение единого генофонда паразитического вида и последующее видообразование может происходить и по аллопатрическому сценарию и быть обусловлено и изоляцией одного из паразитов, например,

вследствие викариации, либо же при обитании паразитов в одном биотопе, но предпочтении ими разных (микро)стаций (Рис. 2Б). Как и в случае согласованной коэволюции, при горизонтальном переходе возможно вымирание паразита на одном из паразитов (Рис. 1Ж, И).

Следует учитывать, что сопоставление филогенетических линий паразитов и хозяев может допускать разные трактовки событий, которые

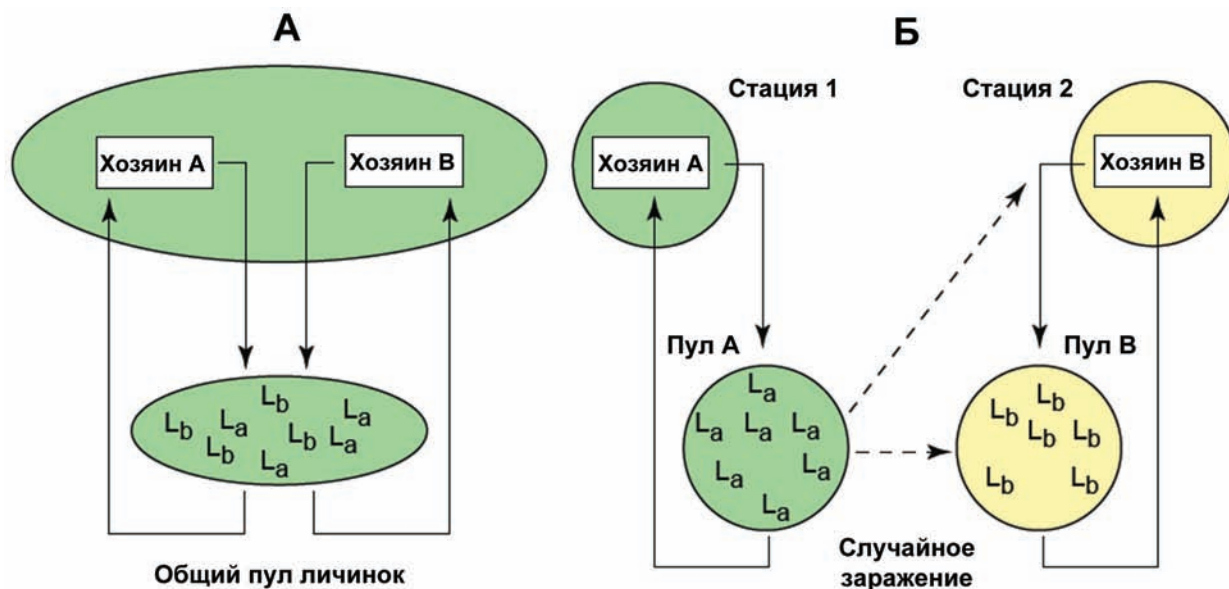


Рис. 2. Трансмиссия паразитов между хозяевами, обитающими в симпатрии (по McCoу 2003, изменено). А – личинки, произведенные паразитом в хозяине А (L_a) и в хозяине В (L_b), формируют общий личиночный пул и имеют одинаковую вероятность попасть в хозяев А и В; Б – хозяева А и В предпочитают разные станции внутри одного биотопа, и личинки, произведенные паразитом в этих хозяевах, формируют изолированные пулы; попадание личинок L_a в хозяина В и vice versa маловероятно.

привели к обнаруживаемой приуроченности видов паразитов к видам хозяев. При этом наиболее простое объяснение может оказаться не самым правильным. Пэттерсен и Бэнкс (Paterson and Banks 2001) наглядно продемонстрировали это на простом гипотетическом примере (Рис. 3). В данном случае можно предположить два сценария кофилогенетических событий: 1) с позиций «максимума коспециации» (Рис. 3Б) и 2) путем горизонтального перехода (Рис. 3В). Если следовать принципу парасимонии, то второй вариант выглядит более предпочтительным, поскольку предполагает только три эволюционных события, тогда как первый вариант – семь. Помимо такой механистической трактовки, мы не располагаем никакими доказательствами того, что горизонтальный переход предпочтительнее коспециации и вымирания некоторых линий паразита в силу «sorting events». В таком случае необходимо привлекать дополнительную информацию: потенциал паразита к дисперсии и ее характер, социальность хозяев, популяционную структуру паразитов и хозяев, возраст паразито-хозяинных систем и т.п., что позволит оценить вероятность того или иного эволюционного события. Так, в приведенном примере дивергенция между паразитами 1 и 2 в

сценарии гостальной радиации – очень недавнее событие, а в сценарии коспециации – значительно более древнее.

Уже негипотетический пример подобной ситуации дают гоферы (Geomyidae) и их безотрывные паразиты – власоеды родов *Geomydoecusan* и *Thomomydoecus*. Виды этих родов узко специфичны по отношению к своим хозяевам, круг которых сужен до одного-двух видов. Столь тесная связь власоедов с гоферами делает весьма обоснованным предположение о коспециации. Выполненный Хафнером и Надлером с соавт. (Hafner and Nadler 1988, 1990; Hafner et al. 1994) мультигенный филогенетический анализ показал, что согласование и несогласование филогенетических линий паразитов и хозяев наблюдается примерно в пропорции 50:50. Несмотря на это авторы трактуют видообразование у власоедов как коспециацию, аргументируя это узкой специфичностью паразитов и тем, что линии паразитов и хозяев демонстрируют эквивалентный уровень генетической дивергенции, что может свидетельствовать об их одинаковом возрасте. Соответственно коэволюционные события трактуются с позиций «максимума коспециации», включая эпизоды собственно коспециации, дубликации и вымирания

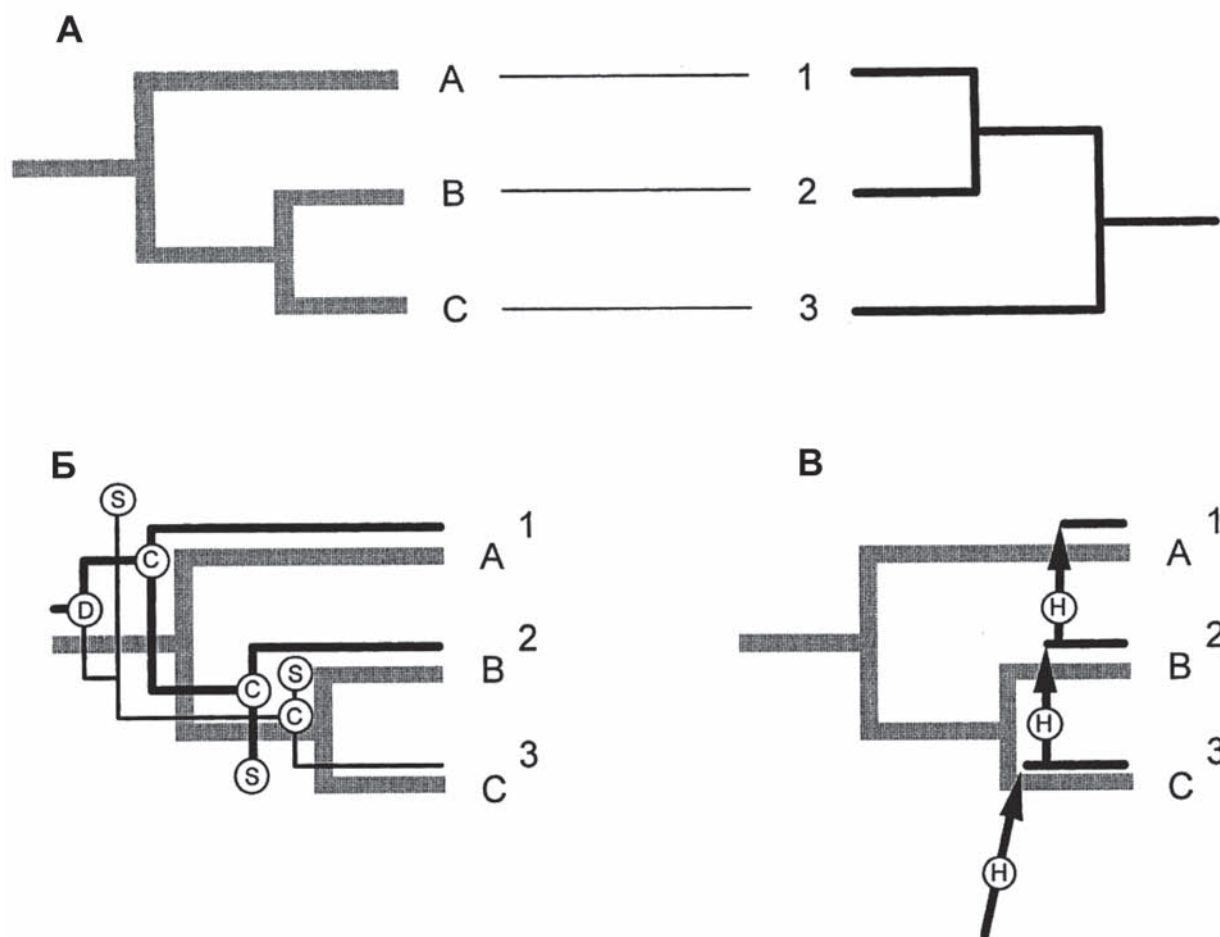


Рис. 3. Возможные трактовки кофилогенетических событий (по Paterson and Banks 2001). А – филогения хозяев (А–С) и распределение по ним видов паразитов (1–3) и их филогении. Объяснение кофилогенетических событий с позиций «максимума коспециации» (Б) и горизонтального перехода (В) (*объяснения в тексте*). С – коспециация; D – дупликация; H – горизонтальный переход; S – вымирание («sorting event»).

в разных вариантах («sorting events»), и только один случай горизонтального перехода (Hafner and Page 1995) (Рис. 4А).

Эти представления были недавно подвергнуты сомнению Бруксом с соавт. (Brooks et al. 2015), которые рассматривают каждое несогласование филогенетических линий паразитов и хозяев как горизонтальный переход (Рис. 4Б), а эквивалентный уровень генетической дивергенции паразитов и хозяев – как результат коадаптации, а не коспециации. По мнению этих авторов, видообразование рассматриваемых таксонов власоедов (в результате как коспециации, так и горизонтального перехода) тесно связано с особенностями биологии гоферов и их радиации в позднем

плиоцене–плейстоцене. Современные гоферы обитают только в умеренной зонеNearктики и характеризуются большим видовым и подвидовым разнообразием и высокой подразделенностью популяций в локальном масштабе, чему способствует их оседлый образ жизни. Такая видовая структура формировалась в ходе последовательных оледенений, когда появлялись изолированные локальные рефугиумы, границы между которыми исчезали в интерстадиалы и интергляциалы. В рефугиумах, где в период гляциальных максимумов концентрировались представители разных видов гоферов, создавались благоприятные условия для горизонтального перехода власоедов. С другой стороны, периодическая изоляция гоферов

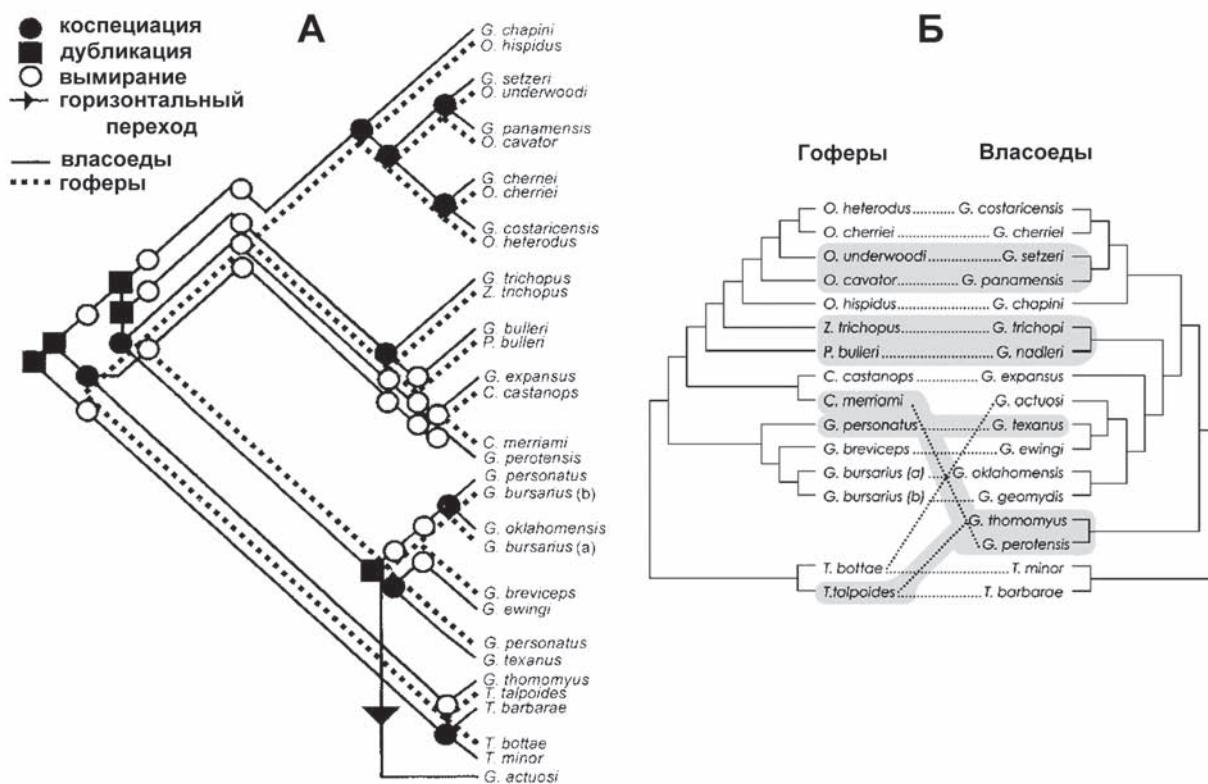


Рис. 4. Возможные трактовки кофилогенетических событий между гоферами (роды *Orthogeomys*, *Zygozomys*, *Pappogeomys*, *Cratogeomys*, *Geomys* и *Thomomys*) и паразитирующими на них власоедами родов *Geomydoecus* и *Thomomydoecus* с позиций «максимума коспециации» (А) (по Hafner and Page 1995) и учетом возможностей горизонтального перехода (Б) (по Brooks et al. 2015) (объяснения в тексте).

в рефугиумах интенсифицировала их видообразование, а, соответственно, и коспециацию их паразитов. В результате в эволюции образуемых власоедами и гоферами систем «паразит–хозяин» эпизоды коспециации и горизонтального перехода имели место примерно в равном соотношении.

К настоящему времени становится очевидным, что несовпадение филогений паразитов и хозяев относится к разряду обычных явлений (см. обзор Hoberg and Klassen 2002; Hoberg and Brooks 2008, настоящая монография). При этом у гетероксенных паразитов (как протистов, так и многоклеточных) коспециация с хозяевами если и имеет место, то случаи эти единичны. Наличие в жизненных циклах таких паразитов переносчиков или промежуточных хозяев дает широкий простор для горизонтального перехода, поскольку как переносчики не ограничиваются питанием только на одном виде хозяина-прокормителя, так и промежуточные хозяева служат объектами питания

нескольких видов хищников, филогенетически не связанных близким родством. Варианты подобных событий описаны в главах I–III настоящей монографии на примерах паразитических протистов (трипаносоматид), трематод и фитонематод.

Собственно и сам переход к гетроксенности можно рассматривать как своеобразную гостальную радиацию. Действительно, два основных события, которые к этому приводят, – вставка и надстройка (Parker et al. 2003) – подразумевают экспансию паразита на совершенно нового хозяина, стоящего ниже (при вставке), либо выше (при надстройке) исходного, и его колонизацию. В отличие от рассматриваемого классического горизонтального перехода в данном случае речь идет не о расширении круга паразитов с возможным последующим видообразованием на новом хозяине, а об усложнении жизненного цикла паразита путем вовлечения в него нового метахозяина. Такой процесс, в отличие от горизонтального перехода,

можно обозначить как «вертикальный переход», поскольку речь идет об изменении вертикальной компоненты цикла.

Однако горизонтальный переход оказывается широко распространен и у таких постоянных безотрывных паразитов, как паразитические клещи и насекомые. Многочисленные случаи видообразования путем горизонтального перехода описаны в главах IV и V для разных, филогенетически весьма далеких друг от друга таксонов акариформных клещей.

Говоря о широком распространении горизонтальных переходов, нельзя обойти молчанием возникающее при этом противоречие, которое именуют «parasite paradox» (Agosta et al. 2010). Заключается этот парадокс в том, что сравнительный филогенетический анализ паразито-хозяйных ассоциаций выявляет два противоположных паттерна макроэволюции: 1) высокую специализацию паразитов к хозяину/хозяевам и консерватизм по отношению к кругу используемых паразитом хозяев и 2) многочисленные свидетельства горизонтального перехода паразитов. Иными словами, возникает справедливый вопрос, как паразиты могут быть одновременно и ресурсными специалистами, и обладать способностью к колонизации новых хозяев?

Путь к разрешению этого парадокса видится на пути приложения концепции «экологической подгонки» («ecological fitting»), что подразумевает способность организма использовать какой-либо ресурс, распределенный среди многих видов хозяев (Janzen 1985; Brooks et al. 2006; Hoberg and Brooks 2008; Agosta et al. 2010). «Истинные виды-генералисты» («true generalist») активно используют разные виды хозяев, представляющие разные ресурсы, а «истинные специалисты» («true specialist») могут существовать только в ассоциации с одним или немногими хозяевами. Наряду с ними выделяют «ложных генералистов» («faux generalist») и «ложных специалистов» («faux specialist») (Brooks and McLennan 2002). Первые – это ресурсные специалисты, ресурс которых широко распространен среди разных видов хозяев. Такие паразиты в данном месте и в данный момент времени могут быть приурочены к одному или нескольким хозяевам, но в более широком географическом масштабе имеются многие потенциальные хозяева, которые могут предоставить тот же ресурс и которых эти парази-

ты могут колонизовать. «Ложные специалисты», напротив, – это ресурсные генералисты, которые были вытеснены с других подходящих видов хозяев специалистами, лучше приспособленными к использованию этих хозяев. Находясь в данном месте и в наблюдаемом временном интервале в ассоциации с небольшим числом хозяев и используя их как специалисты (т.е. высокоэффективно), эти виды не утратили способность выступать в иных обстоятельствах как ресурсные генералисты.

Наибольшим потенциалом к колонизации новых хозяев (благодаря экологической подгонке) обладают генералисты, ложные специалисты и ложные генералисты. Реализация этого потенциала может иметь место при изменении географического или экологического контекста, что делает возможным использование ранее недоступного ресурса. Происходить это может в силу стохастических событий, которые имеют место в определенном географическом районе, причем совершающийся горизонтальный переход чаще приводит к увеличению числа видов-хозяев (парахозяев), не сопровождающемуся видообразованием. Например, использование морскими птицами в Арктике в качестве основного кормового объекта прибрежных амфипод привело к вовлечению в круг хозяев типичного паразита обыкновенной гаги (скребня *Polymorphus phippsi*) таких филогенетически удаленных видов птиц, как моевка, чистик, полярная крачка и люрик (Галактионов и Атрашкевич 2015). Однако при определенных условиях следствием подобной гостальной радиации может стать и формирование новых видов паразитов, что, например, имело место в эволюции цестод Taeniidae (Hoberg et al. 2001) и нематод р. *Trichinella* (Zarlenga et al. 2006). Горизонтальный переход в этих таксонах происходил между неродственными видами хищных млекопитающих, которые в одной местности эксплуатировали в качестве добычи одни и те же виды животных, которые служили промежуточными хозяевами паразитов.

Широкие возможности для горизонтального перехода дают локальные или глобальные пертурбации внешней среды, которые приводят к разрушению географической или биотопической изоляции между разными видами/популяциями животных и изменению трофической структуры экосистем (Clayton et al. 2004). В результате увеличивается вероятность попадания парази-

тов в неродственных хозяев, в которых, однако, они могут выживать (экологическая подгонка). Такие события имели место, например, в ходе последовательных циклов оледенения позднего плиоцена–плейстоцена, с которыми связывают формирование целого ряда видов паразитов (например, Контримавичус 1969; Hoberg 1992, 1995; Rausch 1994; Бондаренко и Контримавичус 1999; Waltari et al. 2007; Zarlenga et al. 2006; Koehler et al. 2009; глава II, раздел 4.3 настоящей монографии).

Во всех рассмотренных выше случаях драйвером горизонтального перехода выступают события экологического характера, однако этот процесс может и не быть тесно связан с экологическим контекстом. Возможен и вариант резкого, скачкообразного изменения способности паразита к эксплуатации более широкого, чем прежде, круга хозяев за счет приобретения какой-либо новой адаптации к трансмиссии или изменения инвазионной способности (Hoberg and Brooks 2008). Такое событие, очевидно, имело место в эволюции паразита морских водоплавающих – трематоды *Microphallus pseudopygmaeus*. Все представители близкородственных видов микрофаллид группы «*pygmaeus*», в состав которой входит и *M. pseudopygmaeus*, используют в качестве первых промежуточных хозяев морских литоральных гастропод *Littorina* spp., а вот *M. pseudopygmaeus*, помимо литорин, зарегистрирован в целом ряде других моллюсков, относящихся к разным семействам и отрядам (Галактионов и др. 2009), что указывает на появление у него какой-то достаточно универсальной способности к эксплуатации первого промежуточного хозяина. При этом в настоящее время выделяются генетические линии *M. pseudopygmaeus*, приуроченные к разным видам моллюсков-хозяев, что можно расценивать как шаг на пути к последующему видообразованию (подробнее см. главу II, раздел 4.2).

Все вышесказанное привело к смене парадигм в изучении коэволюционных процессов. На смену ранее доминировавшей системе взглядов, обозначаемых как «максимум коспециации», пришла так называемая «Стокгольмская парадигма» («Stockholm Paradigm»), постулирующая возможность быстрой колонизации паразитами неродственных хозяев через «экологическую подгонку» (Brooks et al. 2014; Hoberg and Brooks 2015; Hoberg et al., 2015). В ее рамках процесс видообразования паразитов вовлекается в об-

щей контекст экологических событий, происходивших и происходящих в настоящее время: событий, включая биосферные претурбации в связи климатическими изменениями, которые ведут к географической экспансии видов в локальном и региональном масштабах, изменениям состава и трофической структуры сообществ, повторяющимся эпизодам изоляции и радиации, гостальной колонизации и т.п. Именно в этом ключе в университете Стокгольма на протяжении четырех поколений ученых исследовали макроэволюционные процессы в системах «насекомые–фитофаги–растения» и «паразиты–хозяева», что и дало повод обозначить новую систему взглядов на эволюцию ассоциаций «симбионт–хозяин» как «Стокгольмская парадигма».

2. О ЧЕМ ЭТА МОНОГРАФИЯ?

В предлагаемой вниманию читателей монографии авторы постарались проанализировать различные модусы коэволюции в филогенетически далеких друг от друга таксонах паразитов – от протистов до членистоногих, хозяевами которых служат и животные, и растения. Жизненные циклы этих паразитов, характер их взаимоотношений с хозяевами, особенности трансмиссии, потенциал к географической экспансии и гостальной колонизации чрезвычайно многообразны и отличаются у представителей разных таксонов. Каждая из глав посвящена одному из крупных таксонов паразитов, и анализу подвергаются различные аспекты их эволюции и взаимоотношений с хозяевами.

Открывает монографию глава I (А.О. Фролов), посвященная трипаносоматидам, – паразитическим микроорганизмам, которые в современной системе Eukariota в ранге отряда входят в состав класса Kinetoplastea в типе Euglenozoa. Широкая известность этой группы связана в первую очередь с тем, что отдельные ее представители являются возбудителями ряда опасных заболеваний человека, диких и домашних животных, а также культурных растений. Болезнь Чагаса в Южной и Центральной Америке, Африканская сонная болезнь, кожные и висцеральные лейшманиозы, широко распространенные в странах с жарким климатом, вызываемые различными видами трипаносоматид, входят в число наиболее опасных заболеваний человека.

Всесторонне анализируется проблема распространения трипаносоматид за границы их традиционных ареалов в связи с развитием экзотического туризма и неконтролируемой миграции населения из южных стран в регионы с умеренным климатом, происходящие на фоне общих климатических изменений. Поскольку широтных ограничений на развитие в позвоночных животных (включая человека) у трипаносоматид не существует, единственным барьером на пути экспансии этими паразитами новых территорий являются северные границы ареалов их специфичных переносчиков – насекомых. В связи с этим возникает ряд вопросов, ответы на которые необходимы как для анализа сложившейся ситуации, так и для прогнозирования ее вероятного развития. Сколь глубоки связи между конкретным видом паразита и его хозяином (или хозяевами), как и на каких уровнях осуществляется контроль их взаимоотношений, возможен ли переход конкретного паразита на другого хозяина и какие факторы могут лимитировать (или, напротив, стимулировать) такие переходы?

Ответы на эти и аналогичные им вопросы кроются в комплексном изучении коэволюционных связей, исторически складывающихся между паразитом и его хозяином, поэтому в посвященной трипаносоматидам и насекомым главе, рассмотрены отдельные паттерны коэволюционных процессов, связывающих различных представителей этих двух групп. Анализ динамики и направленности этих процессов позволяет сделать вывод о том, что горизонтальный переход на новых хозяев является важнейшим модусом диверсификации паразитарных систем в эволюции трипаносоматид. Также есть все основания полагать, что трипаносоматиды – это группа, которая и в настоящее время находится в активном эволюционном состоянии. Ее представители постоянно «экспериментируют» с новыми хозяевами и, получив доступ к новым ресурсам, осуществляют через них экспансию новых территорий. Любые факторы, способные дестабилизировать паразитарные системы, формирующиеся при участии трипаносоматид, увеличивают риски выхода этих паразитов (включая виды патогенные для человека) за границы существующих ареалов.

В главе II (*К.В. Галактионов*) рассматриваются особенности эволюции и биологической радиации дигенетических трематод (кл. Trematoda, пкл.

Digenea) – одного из центральных таксонов паразитических плоских червей (Platyhelminthes). Так же, как и трипаносоматиды, трематоды являются возбудителями многих опасных паразитозов человека и животных (шистосоматоз, парагонимоз, описторхоз и мн. др.), что делает актуальным познание особенностей их эволюционных связей с хозяевами. Проанализирована система адаптаций разных стадий жизненных циклов дигеней и вычленены наиболее значимые из них, которые благоприятствуют циркуляции этих паразитов в экосистемах разного типа (суши, моря и пресных вод). Показано, что основой успеха этой процветающей группы паразитов стало приобретение способности к партеногенетическому размножению спороцист и редий, паразитирующих в моллюско-хозяине, и появление в жизненном цикле фазы свободной во внешней среде личинки гермафродитного поколения – церкарии. Проведено сопоставление разных точек зрения на ранние этапы эволюции дигеней и становления их жизненных циклов. Эти сложные вопросы еще очень далеки от своего разрешения, что во многом определяется отсутствием палеонтологических данных, поэтому надежда на прогресс в этом вопросе видится на пути использования все более совершенных методов молекулярно-генетического анализа. Подробно рассматривается роль разных категорий хозяев в эволюции дигеней и в их географической экспансии и гостальной радиации. Особое внимание уделено процессам коадаптации в системах «моллюск–партениты» и формирования генетической изменчивости партенит и церкарий, оценке их роли в микроэволюции и видообразовании дигеней. Подчеркивается, что макроэволюция этих паразитов связана с явлением горизонтального перехода. Этот процесс наиболее интенсивно проходил в период экосистемных трансформаций, особенно в ходе глобальных биосферных изменений, таких как периодические оледенения позднего плейстоцена–плейстоцена. В этой связи предпринята попытка прогнозирования возможного влияния современных климатических изменений на географическую и гостальную экспансию дигеней и возможные эволюционные последствия этих событий.

В главе III (*А.Ю. Рысс*) дан сравнительный анализ происхождения и диверсификации эволюционных связей фитонематод отрядов Tylenchida (тиленхоидные нематоды) и Aphelenchida (афе-

ленхоидные нематоды), входящих в состав инфраотряда Tylenchomorpha. У тиленхоидных нематод цикл обычно гомоксенный и включает в большинстве случаев одного хозяина – растение (надсемейства Striconematoidea и Hoplolaimoidea), а у афеленхоидид в поликсенном цикле участвуют два хозяина – гриб и растение, а в наиболее продвинутых циклах имеется ещё и насекомое-переносчик.

Анализ филогении тиленхоидных нематод позволил построить гипотетический ряд формирования трофических связей их представителей: эктотрофия (альгофагия и питание корневыми волосками) – временная эндотрофия (питание внутренними тканями растения с периодической сменой участка питания) – стационарная эндотрофика [питание на одном участке с индукцией паразитом в месте питания гигантских многоядерных модифицированных клеток хозяина (посредников)]. Появление в разных филогенетических линиях высокоспециализированных экто- и эндопаразитов со сходным типом стационарной трофики говорит о неравномерности эволюции трофической и топоческой связей фитогельминта и растения-хозяина. У нематод с гомоксенными циклами возрастает роль растения-хозяина в дивергенции видов: у низко специализированных Pratylenchidae драйверами видообразования послужили различия почвенно-климатических условий местообитаний и разрыв ареалов; у высокоспециализированных стационарных паразитических нематод сем. Heteroderidae, Meloidogynidae и Anguinidae видообразование было обусловлено сопряженной эволюцией с таксонами растений-хозяев.

Эволюция поликсенных циклов афеленхоидных нематод берет начало от предков, совмещавших микофагию и хищничество. Усложнение жизненных циклов шло по пути специализации к растению или насекомому-переносчику (детритотрофу или опылителю), до превращения последнего в настоящего хозяина паразитической нематоды с циклом, в который вовлечены два хозяина (растение и насекомое), или к облигатному энтомопаразитизму с вторично моноксенным циклом. Специализация к насекомому-переносчику шла в двух направлениях: в первом резистентные личинки превращались в дисперсионных личинок (дауеров), а затем – и в эндопаразитических личинок; во втором направлении дисперсионную

функцию брали на себя оплодотворенные, но неполовозрелые (не яйцепродуцирующие) самки. В обоих направлениях выявлена тенденция к уменьшению размеров трансмиссивной стадии за счет а) смещения функции расселения на более раннюю личиночную стадию или б) уменьшения размеров неполовозрелых самок и возникновения карликовости самцов. Успеху продвижения афеленхоидид в холодные области Голарктики способствовало приобретение этими нематодами резистентной личинки, позднее преобразованной в трансмиссивную дауер-личинку, приспособленную к расселению насекомыми-переносчиками.

Последующие три главы монографии посвящены акариформным клещам. В главе IV (А.В. Бочков) рассматриваются клещи, являющиеся постоянными паразитами млекопитающих. Эта большая и филогенетически разнородная группа включает около 2000 видов, принадлежащих более чем к 250 родам 20 семейств, 16 из которых представлены исключительно постоянными паразитами млекопитающих. В главе дан краткий обзор внешней морфологии этих клещей и обсуждено применение по отношению к ним различных паразитологических терминов и понятий. Дана краткая характеристика их морфо-экологических типов в зависимости от локализации (накожные, волосяные, внутрикожные, полостные и внутритканевые клещи) и предложена реконструкция освоения ими различных экологических ниш на теле хозяина. Рассмотрено распределение семейств клещей по отрядам млекопитающих и дан довольно полный анализ коэволюционных связей с хозяевами представителей большинства этих семейств. Отдельно рассмотрен ряд феноменов, являющихся следствием паразитизма акариформных клещей – сингоспительность, специфичность к хозяевам и возникновение прекопуляционного охранного поведения самцов. Особый раздел посвящен видам клещей, имеющим важное медико-ветеринарное значение.

В главе V (С.В. Миронов) приведен обзор современных представлений о паразито-хозяинных отношениях перьевых клещей инфраотряда Astigmata, постоянно обитающих на птицах. В составе этой самой многочисленной и высокоспециализированной группы астигмат насчитывают свыше 2500 видов, относящихся к 36–38 семействам двух неродственных друг другу надсемейств, Analgoidea и Pterolichoidea. Подавляющее

большинство этих клещей действительно обитает на различных участках оперения птиц, однако представители целого ряда семейств, наиболее продвинувшихся по пути паразитизма, освоили также кожные покровы и респираторную систему хозяев.

Рассмотрены морфологические особенности перьевых клещей в рамках отряда акариформных клещей в целом и их морфологические адаптации к определенным типам микростаций на теле птиц-хозяев. Дано детальное описание девяти морфоэкологических типов перьевых клещей, выделяемых на основании комплекса специфических морфологических адаптаций к тому или иному типу микростаций. Показано, что становление определенных морфоэкологических типов в ходе освоения микростаций на теле хозяев в пределах обоих надсемейств перьевых клещей происходило поэтапно. При этом формирование сходных морфологических и экологических адаптаций при освоении одних и тех же микростаций имело место независимо в различных филогенетических линиях, даже в пределах надсемейств перьевых клещей.

Рассмотрены коэволюционные отношения перьевых клещей с птицами. Проанализирован состав фаунистических комплексов перьевых клещей у всех современных отрядов птиц, и дана оценка возможного происхождения составляющих их таксономических группировок с точки зрения коэволюции. Показано, что компоненты паразитофауны того или иного отряда птиц могут иметь весьма различное происхождение: были унаследованы от предков или закрепились на них в результате перехода с других, иногда филогенетически весьма отдаленных отрядов хозяев.

Для каждого семейства перьевых клещей проведен также анализ распространения по отрядам птиц-хозяев. Как показывает приведенный в главе анализ, так и предшествующие кофилогенетические исследования подобного плана, все семейства перьевых клещей в той или иной степени проявляют отчетливый филогенетический параллелизм с соответствующими таксономическими группировками хозяевами. Вместе с тем практически в каждом семействе этих клещей наблюдаются неоднократные нарушения стройной картины филогенетического параллелизма, обусловленные «горизонтальными» (в эволюционном смысле) переносами, т.е. переходами клещей с хозяев одной таксономической группы на представителей другой.

Заключительная глава VI (*Ф.Е. Червериков*) монографии посвящена чрезвычайно своеобразной группе микроскопических фитопаразитических клещей надсемейства Eriophyoidea. Эти клещи являются пример древней высокоспециализированной гипоморфной группы, достигшей предельной для наземных членистоногих миниатюризации и упрощения, но при этом активно эволюционирующей в настоящее время. Несмотря на крайнюю степень специализации и канализованность эволюции, четырехногим клещам свойственна значительная эволюционная пластичность. Природа этой пластичности многокомпонентна. Она проявляется в многочисленных реверсиях, параллелизмах и модификациях, связанных с освоением разнообразных ниш, процессами галлогенеза, переходами на новые группы хозяев и адаптациями к климатическим изменениям. Важнейшей преградой для дальнейшей эволюции эриофиоидей служит их предельная миниатюризация.

Общий паттерн колонизации растений четырехногими клещами (сначала – хвойные, затем – двудольные) соответствует историческому развитию растительности на Земле. Основные этапы морфологической эволюции Eriophyoidea, по-видимому, были пройдены в палеозое на предках современных семенных растений. Именно тогда произошло формирование типичного для четырехногих клещей облика, переход к питанию жидкой пищей, образование характерного колюще-сосущего ротового аппарата, мощной фарингеальной помпы и установление постоянной связи с растениями. Формирование морфологического разнообразия Eriophyoidea на основе исходного предкового морфотипа и реализация различных морфологических тенденций в ходе приспособления к жизни на эволюционирующих растениях-хозяевах происходила в постпалеозойский период. Мезозойский этап эволюции эриофиоидей был связан с хвойными. В более позднее время эриофиоидей заселили покрытосеменные растения, дивергировали вслед за бурно эволюционировавшими цветковыми и дали «букет» современных форм, включая комплексы криптических видов на наиболее эволюционно продвинутых хозяевах.

Морфологическое разнообразие современных эриофиоидей сформировалось на основе исходного предкового состояния, которого достигли в

ходе длительной эволюции «проэриофиоидные» клещи. Несмотря на кажущуюся однотипность и «минималистичность» морфологии, в эволюции эриофиоидей на основе крайне редуцированной исходной системы многократно возникали многочисленные производные формы. Этот процесс сопровождался морфологическими трансформациями, которые не выходили за пределы модификаций или дальнейшего упрощения (вплоть до редукции) уже имеющихся структур. Наиболее явные морфологические преобразования касаются экзоскелета и хетотаксии, а также конечностей, ротового и полового аппаратов.

Представляемая монография адресована широкому кругу зоологов, паразитологов, экологов и эволюционистов; она будет полезна аспирантам и студентам соответствующих специализаций. В конце монографии приведен словарь основных паразитологических терминов и понятий, используемых авторами. Подготовка и издание монографии выполнено при финансовой поддержке РФФ в рамках проекта № 14-14-00621 («Эволюция паразитов при естественной и антропогенно-обусловленной трансформации экосистем: анализ и прогноз»).

К.В. Галактионов

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ю.С. 2009.** Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Наука, Санкт-Петербург, 358 с.
- Беклемишев В.Н. 1956.** Возбудители болезней как члены биоценозов. *Зоологический журнал*, **35**(12): 1765–1779.
- Бондаренко С.К. и Контримавичус В.Л. 1999.** Гельминтофауна ржанкообразных Аляски: зоогеографические особенности и происхождение. *Зоологический журнал*, **78**(6): 643–653.
- Добровольский А.А., Евланов И.А. и Шульман С.С. 1994.** Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость. В кн.: С.С. Шульман (Ред.). Экологическая паразитология. Издательство Карельского научного центра РАН, Петрозаводск: 5–45.
- Галактионов К.В. 2009.** Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). *Паразитология*, **43**(4): 289–299.
- Галактионов К.В. и Атрашкевич Г.И. 2015.** Специфика циркуляции паразитов в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippi* (Acanthocephales, Polymorphidae). *Паразитология*, **49**(6): 393–411.
- Гранович А.И. 1996.** Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов. *Паразитология*, **30**(4): 343–356.
- Гранович А.И. 2009.** Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины. *Труды Зоологического института РАН*, **313**(3): 329–337.
- Контримавичус В.Л. 1969.** Гельминтофауна кунных и пути ее формирования. Наука, Москва, 432 с.
- Мошковский Ш.Д. 1950.** Основные закономерности эпидемиологии малярии. Издательство Академии медицинских наук СССР, Москва, 323 с.
- Agosta S.J., Janz N. and Brooks D.R.. 2010.** How generalists can be specialists: resolving the “parasite paradox” and implications for emerging disease. *Zoologia*, **27**: 151–162.
- Brooks D.R. 1979.** Testing the context and extent of host–parasite co-evolution. *Systematic Zoology*, **28**: 299–307.
- Brooks D.R. 1981.** Hennig’s parasitological method: a proposed solution. *Systematic Biology*, **30**: 229–249.
- Brooks D.R. and McLennan D.A. 1993.** Parascript: Parasites and the Language of Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 429 p.
- Brooks D.R. and McLennan D.A. 2002.** The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery. University of Chicago Press, 676 p.
- Brooks D.R., Hoberg E.P. and Boeger W.A. 2015.** In the eye of the Cyclops: the classic case of cospeciation and why paradigms are important. *Comparative Parasitology*, **82**(1): 1–8.
- Brooks D.R., McLennan D.A., León-Régagnon V. and Hoberg E.P. 2006.** Phylogeny, ecological fitting and lung flukes: helping solve the problem of emerging infectious diseases. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **77**: 225–233.
- Brooks D.R., Hoberg E.P., Boeger W.A., Gardner S.L., Galbreath K.E., Herczeg D., Mejía-Madrid H.H., Rácz S.E. and Dursahinhan A.T. 2014.** Finding them before they find us: informatics, parasites, and environments in accelerating climate change. *Comparative Parasitology*, **81**: 155–164.
- Clayton D.H., Bush S. and Johnson K.V. 2004.** Ecology of congruence: past meets present. *Systematic Biology*, **53**: 165–173.
- Hafner M.S. and Nadler S.A. 1988.** Phylogenetic trees support the coevolution of parasites and their hosts. *Nature*, **332**: 258–259.
- Hafner M.S. and Nadler S.A. 1990.** Cospeciation in host–parasite assemblages: comparative analysis of rates of evolution and timing of cospeciation events. *Systematic Zoology*, **39**: 192–204.
- Hafner M.S., Sudman P.D., Villablanca F.X., Spradling T.A., Demastes J.W. and Nadler S.A. 1994.**

- Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. *Science*, **265**: 1087–1090.
- Hafner M.S. and Page R.D.M. 1995.** Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **349**(1327): 77–83.
- Hennig W. 2000.** Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana, IL. 280 p.
- Hoberg E.P. 1992.** Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds and cestodes. *Journal of Parasitology*, **78** : 601–615.
- Hoberg E.P. 1995.** Historical biogeography and modes of speciation across high-latitude seas of the Holarctic: concepts for host–parasite coevolution among the Phocini (Phocidae) and Tetrabothriidae. *Canadian Journal of Zoology*, **73**: 45–57.
- Hoberg E.P. and Brooks D.R. 2008.** A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host–parasite systems. *Journal of Biogeography*, **35**: 1533–1550.
- Hoberg E.P. and Brooks D.R. 2015.** Evolution in action: climate change, biodiversity dynamics and emerging infectious disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370:20130553. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0553>
- Hoberg E.P. and Klassen G.J. 2002.** Revealing the faunal tapestry: co-evolution and historical biogeography of hosts and parasites in marine systems. *Parasitology*, **124**: S3–S22.
- Hoberg E.P., Alkire N.L., de Queiroz A. and Jones A. 2001.** Out of Africa: origins of the *Taenia* tapeworms in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**: 781–787.
- Hoberg E.P., Agosta S.J., Boeger W.A., and Brooks D.R. 2015.** An integrated parasitology: revealing the elephant through tradition and invention. *Trends in Parasitology*, **31**(4): 128–133.
- Janzen D.H. 1985.** On ecological fitting. *Oikos*, **45**: 308–310.
- Johnson K.P., Adams R.J., Page R.D.M. and Clayton D.H. 2003.** When do parasites fail to speciate in response to host speciation? *Systematic Biology*, **52**(1): 37–47.
- Kellogg V. 1896.** New Mallophaga 1. With special reference to a collection from marine birds of the Bay of Monterey, California. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, **6**: 31–168.
- Kellogg V. 1913.** Distribution and species-forming of ectoparasites. *The American Naturalist*, **47**: 129–158.
- Klassen G.J. 1992.** Coevolution: a history of the macroevolutionary approach to studying host–parasite associations. *Journal of Parasitology*, **78**: 573–587.
- Koehler A.V.A., Hoberg E.P., Dokuchaev N.E., Tranbenkova N.A., Whitman J.S., Nagorsen D.W. and Cook J.A. 2009.** Phylogeography of a Holarctic nematode, *Soboliphyme baturini*, among mustelids: climate change, episodic colonization, and diversification in a complex host-parasite system. *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**: 651–663.
- McCoy K.D. 2003.** Sympatric speciation in parasites – what is sympatry? *Trends in Parasitology*, **19**(9): 400–404.
- Page R.D.M. 2003.** Introduction. In: R.D.M. Page (Ed.). Tangled trees. Phylogeny, cospeciation and coevolution. The University of Chicago Press, Chicago, London: 1–21.
- Parker G.A., Chubb J.C., Ball M.A. and Roberts G.N. 2003.** Evolution of complex life cycles in helminth parasites. *Nature*, **425**: 480–484.
- Paterson A.M. and Banks J. 2001.** Analytical approaches to measuring cospeciation of host and parasites: through a glass, darkly. *International Journal for Parasitology*, **31**: 1012–1022.
- Rausch R.L. 1994.** Transberingian dispersal of cestodes in mammals. *International Journal for Parasitology*, **24**: 1203–1212.
- Waltari E., Hoberg E.P., Lessa E.P. and Cook J.A. 2007.** Eastward ho: phylogeographical perspectives on colonization of hosts and parasites across the Beringian nexus. *Journal of Biogeography*, **34**: 561–574.
- Zarlenga D.S., Rosenthal B.M., La Rosa G., Pozio E. and Hoberg E.P. 2006.** Post-Miocene expansion, colonization, and host-switching drove speciation among extant nematodes of the archaic genus *Trichinella*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**: 7354–7359.