**Лекція 6**

**Паразитизм, його походження і становлення**

1. Походження паразитизму

2. Становлення паразитизму в різних групах

**Походження паразитизму**

Є.Н. Павловський був одним із перших учених, хто у своїх працях дослідив проблему "організм як середовище існування". Він виокре­мив три середовища існування живого на Землі: гідросфера як суку­пність усіх водойм незалежно від їх об'єму; аерогеосфера, яка об'єд­нує суходіл і повітря, необхідні для існування суходільних організ­мів; та біосфера, або онтосфера як сукупність живих істот, організ­ми яких певною мірою заселені різноманітними паразитами.

Якщо спочатку такі погляди викликали певні суперечки, то нині загальновизнаним є чотири якісно відмінні середовища життя-вода, суходіл, ґрунт і організм. За визначенням Н.П. Наумова, середовищем називають все, що оточує організми, безпо­середньо або опосередковано впливає на їх стан, виживання та розмноження. Виходячи з цього визначення, безпосереднім ото­ченням будь-якого паразита (або його частиною) стає організм хазяїна. Зрозуміло, що найбільш нестандартним середовищем існування певних організмів є інші організми, що викликає сут­тєві зміни біології як перших, так і останніх.

Паразитизм - універсальне явище природи, яке, згідно з по­глядами більшості фахівців, виникло практично відразу після диференціювання життя на землі. Це практично загальне яви­ще, що полягає в прогресивному пристосуванні певних організ­мів до залежних умов існування.

Еволюція хвороб відбувалася разом з еволюцією самих орга­нізмів. Паразити, що походили від вільноіснуючих предків, ево­люціонували паралельно еволюції своїх хазяїв. Усе це призвело до надзвичайного поширення паразитизму як форми життя, яка простежується практично серед усіх організмів, що існують.

У процесі еволюції відбувається певна адаптація паразитів і хазяїв один до одного під впливом навколишнього середовища. При цьому найважливішим напрямком еволюції паразитизму вважається зменшення антагонізму та перехід на „мирне" співі­снування хазяїна та паразита.

Усю сукупність взаємовідносин паразита й хазяїна Б.О. Догель поділяє на три типи:

1. *відносини, яким властива відсутність рівноваги ~* паразит по­гано приживається в цьому хазяїн!;
2. *відносини, що характеризуються відсутністю рівноваги* - па­разит стає летальним для хазяїна;
3. *відносини, що характеризуються певним ступенем рівноваги* між хазяїном і паразитом.

Згідно з поглядами більшості дослідників, під час історично­го розвитку хазяїно-паразитарних систем відбувається взаємна адаптація, загостреність відносин між цими особинами зменшу­ється, падає патогенність паразита та зростає толерантність ха­зяїна. Тому філогенетично наймолодші хазяїно-паразитарні си­стеми мають найгостріший антагонізм. Вважається, що одним з імовірних шляхів розвитку таких структур може бути біохіміч­не зближення антигенних структур паразита та хазяїна.

Імовірно, що в природі не існує середовища, у якому були б відсутні мікроорганізми - вони здатні використовувати навіть мінімальні умови для своєї життєдіяльності.

Кожний організм формує цілу екосистему з мікрофлорою, яка його заселяє. Ця екосистема є дуже динамічною, а взаємовідноси­ни в ній можуть набувати характеру мутуалізму, коменсалізму або паразитизму.

За певних умов (зниження природної резистентності) майже всі представники нормальної мікрофлори, за винятком біфідо-бактерій, можуть ставати причиною гнійно-запальних процесів (ангіни, менінгіти, абсцеси, сепсиси тощо). Дуже часто після кишкових хвороб та невдалого використання антибіотиків ви­никає дисбактеріоз - зміна кількісного складу нормальної мік­рофлори організму (у першу чергу - кишечнику). У цьому випад­ку зменшується кількість поширених представників нормальної мікрофлори, чутливих до дії антибіотиків, але зростає кількість несприйнятливих нечисленних у нормі мікроорганізмів (стафі­лококи, псевдомонади, кишкова паличка тощо).

Таким чином, макроорганізм постійно контактує з цілою ни­зкою асоціацій мікроорганізмів. Стан цих співвідношень зале­жить від багатьох чинників, тому виникає практична необхід­ність обмеження контакту з патогенними мікроорганізмами. Санітарно-мікробіологічні дослідження довкілля та продуктів споживання спрямовані перш за все на визначення фекального забруднення, у першу чергу бактерії групи кишкової палички тощо.

Одним із найскладніших питань сучасного природознавства є походження суперпаразитів - вірусів, які не здатні до функціо­нування за межами клітини-хазяїна. Вважається, що віруси вна­слідок простоти своєї будови походять від перших самовідтворюваних структур, з яких розвинулися й перші клітини. Однак їх здатність розмножуватися лише всередині клітини-хазяїна вка­зує на те, щовиникнути вони могли лише після клітин, коли від­булася стабілізація генетичного коду.

Сьогодні вчені дійшли висновку, що віруси мають свою особ­ливу еволюційну історію, якщо не повністю, то принаймні знач­ною мірою незалежну від еволюції організмів, у яких вони ре­продукуються.

Питання походження вірусів не менш складне, а тому на сьогодні існує кілька пояснень:

1) віруси - нащадки бактерій (результат їх глибокого морфофізіологічного регресу);

1. віруси - це клітинні органоїди, що заблукали (рибосоми, фраг­менти хромосом);
2. віруси - нащадки доклітинних форм життя, з яких виникли як клітини, так і сучасні віруси.

На думку деяких учених, віруси мають надто оригінальну неклітинну будову, яку не можна виводити з клітини. У зв'язку з цим перша теорія окремими вченими відкидається. Другу та третю теорії так само довести не можна, але більше прихильни­ків має друга.

**Становлення паразитизму в різних групах**

Розвиток паразитизму відбувався внаслідок тривалої спіль­ної еволюції співіснуючих організмів. Тому паразит не може здій­снювати цикл свого розвитку без іншого організму - хазяїна. Так, наприклад, у цестоди архігетеса на певному етапі історичного розвитку з життєвого циклу випав кінцевий хазяїн, а личинко­ва фаза, що існувала в олігохетах, перейшла до неотенії.

Середовищем існування паразита с не лише організм хазяї­на, а й навколишнє середовище, в якому знаходиться сам хазяїн паразита. Унаслідок цього місце безпосереднього існування па­разита, тобто організм хазяїна, отримав назву *середовища пер­шого порядку.* Середовище, у якому безпосередньо існує сам ха­зяїн, відносно паразита є *середовищем другого порядку.*

Слід розуміти, що чітких відмінностей між симбіозом і па­разитизмом, паразитизмом і хижацтвом не існує, оскільки спо­стерігається перехід між цими життєвими формами (рис. 6.1). Наприклад, серед клопів *p. Reduvius* є види справжніх хижа­ків, які вільно існують і живляться комахами, але редувій бру­дний *(R. personatus)* поряд з хижацтвом може інколи нападати на людину, смоктати її кров. Паразитизм як комплекс найрізноманітніших біологічних взаємовідносин виник із коменсалізму, хижацтва або сапрозойного способу життя. У процесі еволюції в паразитів розвинулися прогресивні адаптації до організму хазяїна, але в багатьох - ще й до умов навколишнього середовища, що сприяло їх значному поширенню в природі. Адаптація паразитичних найпростіших до паразитичного способу існування викликала як необхідність пристосовуватись до живлення й руху в нових умовах. Так, у трипаносом, що існують в плазмі крові, виникають джгутик і ундулююча мембрана як органели руху. Деякі внутрішньоклітинні паразити мають особ­ливий органоїд - коноїд, який використовується для проникнен­ня в цитоплазму клітини хазяїна.

Вельми складним процесом є виникнення кров'яного пара­зитизму. На думку більшості вчених, це є вторинним явищем, яке виникло з кишкового паразитизму, але щодо первинних ха­зяїв цих паразитів існує дві основні позиції. Згідно з першою, кровопаразити спочатку були винятково кишковими паразита­ми різноманітних безхребетних і лише з переходом останніх до паразитування на хребетних пристосувались до нового середо­вища - кров'яного русла останніх, куди вони випадково потра­пляли під час кровоссання. У подальшому вони постійно потра­пляли до кишечнику безхребетної тварини під час повторних актів кровоссання, завдяки чому пристосувались до існування в обох середовищах - кишечнику комах і кров'яному руслі хре­бетних.

За іншою думкою, кровопаразити хребетних спочатку були кишковими паразитами тих самих хазяїв, звідки поступово пе­рейшли до кров'яного русла.

Вивчення біології окремих видів свідчить, що в деяких випад­ках кровопаразити хребетних своїми віддаленими предками мали кишкових паразитів тих самих хребетних (кокцидії). Але в інших випадках (джгутиконосці) первинними хазяїнами кровопарази­тів хребетних, скоріше за все, були кишкові паразити безхребет­них, переважно комах.

У багатоклітинних організмів *(Metazoa)* в процесі переходу до паразитизму відбулися певні зміни в морфології, способах живлення, обміну речовин, особливостях розмноження. При цьо­му зміни біології ендо- та ектопаразитів мають різні тенденції. Наприклад, у більшості кровосисних *Diptera,* як ектопаразити, вигляд практично не змінився, але органи живлення зазнали значних перетворень. Зокрема, їх хоботок набув можливості про­колювати шкіру (рис. 6.2), а слинні залози почали виробляти секрет, що попереджує скипання крові - антикоагулянт. Вважається, що при цьому великого значення набував перехід предкових форм від поліфагії до монофагії, спеціалізація у виборі поживних субстра­тів та способів їх споживання.

Ендопаразити під час адаптації до нових умов існування мо­жуть втрачати ряд морфологічних структур. Зокрема, у цестод відсутній кишечник, у багатьох слабо вираженим є м'язовий шар, погано розвинені органи чуття тощо. Але в гельмінтів виникають прогресивні морфофізіологічні адаптації, що забезпечують їх найкраще існування як паразитів. До таких змін слід віднес­ти розвиток тегументу (захисний покрив), появу різноманітних органів фіксації. До того ж паразитам властива велика плодю­чість завдяки прогресивному розвитку статевої системи.

Таким чином, деградація паразитів є відносним явищем - паразити є високоспеціалізованими організмами, максималь­но пристосованими до специфічних умов існування. Як наслі­док, деякі „зайві" структури втрачаються або значно перетворюються, а, з іншого боку, надзвичайного розвитку набувають інші органи.

Окремі збудники паразитарних хвороб мають швидкі темпи росту: деякі цестоди за добу збільшуються на 10 см і більше. Така швидкість росту та велика плодючість стали можливими завдя­ки досконалому живленню порівняно з вільноіснуючими орга­нізмами.

Найбільш імовірним вважається походження ектопаразитів від вільноіснуючих організмів, у першу чергу хижаків. Особливо добре такий перехід простежується в членистоногих: від тимчасо­вого паразитизму (клопи, комарі тощо) через тривалий зв'язок із хазяїном (кліщі, блохи) до постійного ектопаразитизму (воші).

Також імовірним вважається виникнення ектопаразитизму від форм із сидячим способом життя. Таким є походження пара­зитизму серед вусоногих раків *(Cirripedia),* деякі з яких достат­ньо глибоко занурюються в шкіру хазяїна *(Coronula).*

Формування ендопаразитиаму інколи може бути пов'язаним з попереднім ектопаразитичним способом існування. Прикладом цього явища є пухоїд пелікана (p. *Tetrophtahlmus),* який мігру­вав із пір'яного покриву до піддзьобного мішка, де почав живитися кров'ю. Ще цікавішим є перехід до ектопаразитизму жа­б'ячої багатоустки *(Polystomum integerrimum),* яка в личинко­вій фазі паразитує на зябрах пуголовків як ектопаразит (рис. 6.3). Після метаморфозу пуголовка на жабу через атрофію зябер хазя­їна паразит переходить до сечового міхура через клоаку. До неї він просувається вентральною поверхнею тіла хазяїна, де стає ендопаразитом і досягає статевої зрілості.

У деяких випадках ендопаразитизм виник через зміни інсти­нкту відкладання яєць: замість відкладання яєць на гнильному органічному субстраті, їх випадково могли почати відкладати на ранах і виразках ще живих тварин. Оскільки такі умови вияви­лися більш сприятливими, ця випадковість закріпилася в ево­люції, а потім з'являється також відкладання яєць у порожни­нах тіла (вольфартова муха, оводи).

Переважна кількість випадків ендопаразитизму, зокрема кишкового паразитизму, є первинним явищем, що розвивалися внаслідок занесення до травної системи яєць або пасивних фаз вільноіснуючих організмів. Досить яскраво подібний перехід спо­стерігається в нематод, значна кількість яких є вільноіснуючими формами. Наявна ціла низка перехідних форм від них до облігатних ендопаразитів **(рис. 6.4).**

Інколи в деяких паразитів з'являється вигідне пристосуван­ня до особливостей умов існування, яке полягає в затримці рос­ту та розвитку окремих особин при підвищенні щільності зара­ження хазяїна *(Diphyllobothrium latum).* Чим більша чисельність популяції, тим менший середній розмір та вага окремих особин, але більший сумарний розмір всієї популяції, і навпаки: чим менш численна популяція, тим більший середній розмір і вага особин, що її складають. Біологічний зміст цього явища полягає в тому, що в разі загибелі статевозрілих особин, особини, що за­тримувались у своєму розвитку, утворюють своєрідний резерв і змінюють загиблих, підтримуючи існування виду.

У цілому в еволюції плоских червів спостерігається два основ­ні напрямки розвитку. Вони беруть початок від предкових форм які є спільними з прямокишковими війчастими роду *Dallyelida* ряду *Rhabdocoela.* У першому напрямку спостерігається перехід предкових форм досимбіотичних відносин із молюсками. Пода­льша еволюція цих відносин викликала перехід симбіонтів до ен­допаразитів молюсків. Таким був шлях еволюції протрематод, які дали початок сучасним трематодам і аспідогастридам. Мож­на вважати, щовід протрематод відокремились і предки сучасних діциємід, які пройшли самостійну еволюцію разом зі своїми хазяями - головоногими молюсками та досягли найбільшого сту­пеня морфофізіологічного регресу.

Іншим напрямком еволюції паразитичних плоских червів є формування групи *Cercomacromorpha,* яка характеризується на­явністю особливого утворення - церкомера. Предки цієї групи червів, імовірно, були ектопаразитами палеозойських хрящових риб (елязмобранхій). Із часом вони дали початок чотирьом само­стійним класам. Представниками одного із них є моногенеї, що залишились ектопаразитами риб. Коло їх хазяїв значно розши­рилось, і нині ці ектопаразити зустрічаються не лише на хрящо­вих, але й на кісткових рибах (морських та прісноводних).

Решта *Cercomacromorpha* стали ендопаразитами. Найбільш поширеним і процвітаючим є клас стьожкових червів. Спалах видоутворення у межах цього класу, імовірно, пов'язаний з опа­нуванням нових хазяїв - наземних хребетних. Два інших класи *Gyrocotylidea* і *Cestodaria* зберегли зв'язок зі стародавніми хря­щовими рибами (обидві ці групи є дуже виокремленими й нечис­ленними). Єдність походження усіх церкомерних червів підтвер­джується збереженням у них церкомера. У моногенетичних си­сунів гомологом цього утворення є диск прикріплення; у цестод церкомер добре виражений на стадії процеркоїду, а в подальшо­му відкидається. У *Gyrocotylidea і Cestodaria* церкомер добре розвинений на личинковій стадії, втягується в паренхіму заднього кінця тіла дорослих особин.

Поява стійкості до несприятливих умов навколишнього се­редовища також є прогресивною адаптацією в окремих видів па­разитів. Так, наприклад, личинки деяких гельмінтів тривалий час переносять висихання, аргасові кліщі протягом кількох ро­ків (до 11) можуть обходитись без живлення. Прогресивною адап­тацією може вважатись міграція личинок до місць постійного мешкання в організмі хазяїна. У зв'язку з цим вони можуть ло­калізуватися майже в усіх тканинах та органах.

Усі паразитичні організми є членами певних біогеоценозів, але вони мають різний зв'язок із середовищем. Ектопаразит є членом відкритого біоценозу, веде вільний спосіб існування й використо­вує хазяїна тимчасово для живлення (переважно - кров'ю). Ендо­паразит пов'язаний із зовнішнім середовищем переважно в стані спокою (циста геопротистів, яйце геогельмінтів) або безпосеред­ньо не пов'язаний із ним (біопротисти, біогельмінти). Однак біль­шість внутрішніх паразитів має певні фази, що контактують із зовнішнім середовищем, це надає змогу поділити їх на дві групи:

1) ті, що знаходяться у зовнішньому середовищі в активному стані (переважно личинки або статевозрілі особини);

2) ті, що перебувають із зовні в пасивному стані.

Паразити, що мігрують, виробляють певні пристосування для проникнення крізь шкіру, стінки кишечнику або кровоносних судин. Наприклад, онкосфера цестод містить у собі зародок із гачками, якими просвердлюється епітелій кишечнику, а личинки окремих видів нематод мають загострений головний кінець або протеолітичні ферменти, що сприяють проникненню крізь тканини. Після проходження кишкового або шкіряного бар'єрів паразит мігрує кровоносною або лімфатичною системою до міс­ця свого мешкання. Так, наприклад, *Ancylostoma duodenale* від­кладає яйця, що виводяться у зовнішнє середовище (рис. 6.5). Із них виходять дрібні личинки, які після двох линянь перкутанно потрапляють у кров'яне русло людини, заносяться в серце, а по­тім до легенів. В останніх вони виповзають у порожнину брон­хів, мігрують до трахеї й глотки, а звідти травним шляхом - до дванадцятипалої кишки, тобто місця своєї кінцевої локалізації. Існують також інші шляхи міграцій. Так, наприклад, реакція втечі в личинки аскариди (недорозвинена кутикула) пов'язана з необхідністю уникнення шкідливого середовища кишкового тракту. Для подальшого їх розвитку необхідна наявність кисню, тому з чим вони мігрують до легенів. Лише після цього відбува­ється остаточне формування кутикули, що дозволяє цим личин­кам повернутися до кишечнику - місця паразитування дорослих особин (рис. 6.6).

Пасивні фази ектопаразитів у зовнішньому середовищі залу­чаються переважно до ланцюгів живлення. При цьому кінцеві результати можуть бути зовсім різними - залежно від того, до якого виду тварини потрапляють відповідні пасивні фази ендо­паразитів (рис. 6.7). Якщо яйця або цисти потрапляють до не­сприйнятливого організму, може відбутись їх повне перетравлен­ня (І). В інших випадках захисні оболонки можуть зберегти зов­нішній вигляд яйця або цисти при їх проходженні травною сис­темою, але втрачають життєздатність (II). У цьому випадку йдеть­ся про транзитне проходлсення яєць або цист через організм тва­рини з втратою їх інвазуючих властивостей. Інколи транзит че­рез організм тварини є обов'язковим етапом життєвого циклу найпростіших (копрофільні або копрозойні найпростіші).

Паразитичні найпростіші, наприклад амеби, потрапивши до травного тракту, можуть додатково розмножуватися (V). Схожа схема характерна й для багатьох нематод, розвиток яких відбу­вається без зміни хазяїв.