**Лекція 7**

**Походження життєвих циклів.**

**Паратенічний паразитизм**

Основними потребами кожного організму є необхідність збережен­ня: самозбереження за наявності певних ресурсів і відтворення себе в інших (збереження свого виду). Інколи ці потреби особини та потреби виду можуть мати в значні суперечності, що пов'язано з необхідністю пристосовуватися до певних умов існування. Оскільки середовище існування паразитів значно відрізняється від Інших, виникає ціла низка незворотних перетворень, комплекс яких якісно відрізняє паразитичну форму від вільноіснуючої. Якщо для вільноіснуючого організму однією з головних проблем є проблема живлення, то паразити (особливо це стосується ендо­паразитів) існують в умовах достатньої кількості поживних речо­вин. Зовсім інше співвідношення спостерігається щодо біології розмноження, яке значно легше відбувається у форм з вільним існуванням. Головною проблемою розселення в цих умовах є те, що для заселення нових хазяїв паразит повинен перейти через середовище, до якого він вже став зовсім не пристосованим.

Оскільки ендопаразити поширюються переважно через зов­нішнє середовище, перед ними постає три основні проблеми:

- протидія шкідливому впливу різноманітних факторів зовні­шнього середовища;

- доведення свого розвитку до тієї стадії, яка здатна існувати в організмі хазяїна;

- знаходження хазяїна та проникнення в нього.

Вирішення двох перших проблем здійснюється переважно пристосуваннями, що збільшує стійкість вільних фаз паразита (яєць, цист, личинок) відносно факторів зовнішнього середовища. Для вирішення останньої проблеми виникають такі спеці­альні пристосування, як збільшення плодючості, ускладнення циклу розвитку, поява чергування поколінь і зміни хазяїв. Хоча, зрозуміло, що такий поділ умовний, а всі пристосування пов'я­зані між собою.

У тих випадках, коли паразит поширюється у фазі личинки, спостерігаються різні ступені пристосування останньої, що по­в'язано як із середовищем, у якому існує личинка, так і зі спосо­бом її проникнення до тіла хазяїна. Так, мірацидій печінкової двоустки та корацидій стьожака широкого здатні вільно існува­ти 48-70 годин, після чого запас гліцерину вичерпується й вони гинуть. Личинки риніти, потрапляючи у воду, повільно занурю­ються на дно. Якщо за цей час їх не проковтне проміжний хазяїн (циклоп), то вони загинуть, оскільки не можуть піднятися з дна та не здатні довго існувати.

Навпаки, личинки деяких нематод після другого линяння здатні висихати й зберігати життєздатність у стані анабіозу кіль­ка років. Личинки трихостронгилід (Trichostrongylidae) без ушкодження переносять дію насиченого мідного купоросу, 4% розчину формаліну, заморожування до — 10"С, і навіть нагрі­вання до + 80°С. Тобто, ларвальні фази цих паразитичних видів мають стійкість, властиву цистам.

Яйця та цисти мають ще більші захисні властивості: наяв­ність двох систем оболонок у яєць-Ascaris і цист Coccidia - зовніш­ніх проникних, що виконують функцію механічного захисту, і внутрішніх напівпроникних, які мають функцію хімічного за­хисту, - робить їх дуже стійкими щодо висихання, температур­них коливань і дії отруйних речовин.

За терміном перебування певних фаз у зовнішньому середо­вищі всіх паразитів можна поділити на дві групи:

- личинки, що виходять із яйця у зовнішньому середовищі;

- личинки, що виходять в організмі нового хазяїна.

Форми, які належать до першої групи, не мають таких доб­рих захисних властивостей, що пов'язано з меншим терміном їх перебування в зовнішньому середовищі.

Життя паразитів складається з кількох різних періодів, у яких відбувається чергування вільної та паразитичної, личин­кової та дорослої фаз, активної фази і фази спокою. Тривалість окремих фаз у різних видів суттєво відрізняється, що впливає на загальну тривалість життєвого циклу (від кількох діб до бага­тьох років).

Деякі паразити (Loa loa, Wuchereria bancrofti, Necator americanus тощо) мають певною мірою невизначений термін жит­тя, що залежить від тривалості життя їх хазяїна. Більшості ге­льмінтів риб притаманний однорічний цикл, при якому статево­зрілі паразити існують у кишечнику остаточного хазяїна лише певний термін (переважно в літній час), після чого вони гинуть. Імовірно, що в цьому процесі важливу роль відіграє тривале го­лодування риб під час зимового сну. Особливо велика кількість сезонних паразитів спостерігається в безхребетних, зокрема се­ред комах, які й самі мають певною мірою обмежений період ак­тивного існування.

Фаза яйця (у багатоклітинних) або цисти (у найпростіших) на відміну від статевозрілої фази с пасивним станом паразита, під час якої він не живиться й не рухається. Тривалість такого стану значно варіює, що залежить від наявності певних умов. Серед паразитичних червів особливою стійкістю відрізняються яйця Ascaris, які за сприятливих умов (у ґрунті) можуть зали­шатись живими протягом 5-6 років. У видів, які не потребу­ють перенесення яєць на нового хазяїна, термін їх існування значно скорочується. Так, у вошей ембріогенез відбувається за­лежно від температури від б до 16 діб, а в різних видів бліх 5-14 діб.

Личинковий період у різних паразитів так само може відріз­нятися тривалістю. У тому випадку, коли личинки дрібні й ма­ють досить малу кількість поживних речовин, тривалість їх існу­вання може обмежуватися добою та навіть менше (мірацидії тре­матод тощо). Зовсім протилежна картина спостерігається в де­яких нематод, зокрема Strongylidae, личинки яких можуть збе­рігатися до зустрічі з хазяїном понад 10 місяців. Також трива­лий час можуть зберігатися личинки іксодових кліщів (понад рік) без прийому їжі.

Строк життя личинки в організмі часто залежить від того, проміжний це чи остаточний хазяїн. У проміжному хазяїні пері­од росту часто в подальшому гальмується та наступає тривалий період очікування, що підвищує імовірність потрапляння личин­ки до остаточного хазяїна. У дефінітивному хазяїні личинки дуже швидко закінчують метаморфоз і перетворюються на дорослих особин. Але перехід до відкладання яєць залежить від ступеня розвитку личинкових фаз, що потрапляють до дефінітивного хазяїна. Так, у Ligula, Stiedae, личинки яких мають вже значні розміри, для початку відкладання яєць достатньо кількох діб знаходження в кінцевому хазяїні. Інші види (людська аскарида) потребують значних міграцій тілом хазяїна та відповідного роз­витку.

Таким чином, у життєвому циклі паразитичних тварин з'яв­ляються певні тенденції:

1) спостерігається збільшення тривалості фаз спокою: яєць, вільних личинок, призначених для проникнення в кінцевого хазяїна, і "очікуваних" личинок у проміжному хазяїні. Таке пристосування сприяє зустрічі паразита з хазяїном і подаль­шому збереженню його виду.;

2) відбувається скорочення як імагінальної, так і личинкової фази розвитку, але збільшення кількості поколінь тварин. Цей тип адаптацій обмежується переважно видами, здатними до аутоінвазії (коростяний свербун, карликовий ціп'як тощо).

Також при окремих морфологічних і фізіологічних адаптаціях до паразитичного способу життя весь життєвий цикл пара­зита достатньо добре пристосований до життєвого циклу хазяїна (жаб'яча багатоустка тощо).

Проблеми переходу паразита від одного організму до іншого можуть вирішуватись завдяки підвищеній продукції яєць (закон великої кількості яєць) і виникненню чергування поколінь у життєвому циклі. У більшості циклів паразитів відбувається зміна двох процесів: - накопичення паразитів (переважно на стадії безстатевого або партеногенетичного покоління) в одному з ха­зяїв;

- агломерація, і розсіювання паразитів у зовнішньому середовищі (статеве покоління), або дисперсія. У найбільш склад­них циклах розвитку може бути кілька фаз як ендогенної агломерації, так і дисперсії.

На думку В.О. Догеля, для класифікації життєвих циклів найбільш: важливими є кількість і розподіл фаз ендогенної агло­мерації й дисперсії, ніж сам шлях їх здійснення. Тому він пропо­нує виокремлювати такі типи життєвих циклів:

1. Паразити без зміни поколінь і без зміни хазяїв.

а) без ендогенної агломерації - досить поширений серед багато­клітинних, є найбільш примітивним і простим. У хазяїні здій­снюється ріст і статеве розмноження паразита, у зовнішнє середовище виводяться яйця або личинки, що заражають іншо­го хазяїна того самого виду (аскариди, п'явки, наїзники тощо).

б) із фазою ендогенної агломерації. Таке ускладнення циклу при­таманне деяким найпростішим, які розмножуються лише без­статевим шляхом (Entamoeba). У кишечнику хазяїна ці пара­зити активно розмножуються (ендогенна агломерація), після чого утворюються цисти, які слугують для подальшої дисперсії.

2. Паразити з чергуванням поколінь, але без зміни хазяїв. Такий цикл спостерігається у більшості кокцидій, у яких наявне розмноження шляхом шизогонії, статевого процесу й спо­рогонії.

3. Паразити зі зміною хазяїв і без чергування поколінь. До цього типу належить значна кількість як одноклітинних (трипаносоми), так і багатоклітинних паразитів.

4. Паразити з чергуванням поколінь і одноразовою зміною хазяїв. При цьому типі життєвого циклу в одному з хазяїв відбува­ється статеве, а в іншому - безстатеве розмноження, при чому в проміжному хазяїні здійснюється ендогенна агломерація..

5. Паразити без чергування поколінь, але з дворазовою змі­ною хазяїв. Сюди відносять невелику кількість паразитів, які належать до цестод.

6. Паразити з чергуванням поколінь і дворазовою зміною хазяїв.

Цей тип властивий більшості представників родини Trematoda.

Schistosoma haematobium втратила не лише другого проміжного хазяїна, а ще й фазу інцистування (церкарій активно проникає крізь шкіру людини).

Значна кількість прикладів життєвих циклів не підходять жодній з перелічених груп. Так, Trypanosoma eguiperdum (збуд­ник злучної хвороби коней) передається від одного організму іншому при злучці через слизові оболонки статевих органів. У Trichinella spiralis одна й та сама особина є кінцевим і проміж­ним хазяїном.

Щодо походження проміжних хазяїв існує два можливі по­яснення: або проміжний хазяїн є первинним, у якому паразит спочатку досягав статевої зрілості, або він увійшов у життєвий цикл паразита пізніше. Оскільки значна частина паразитів за де­фінітивного хазяїна має хребетних, а проміжного - безхребетних тварин, найбільш імовірним вважається первинність проміжно­го хазяїна. По-перше, безхребетні в еволюційному плані виник­ли значно раніше, ніж хребетні. Також підтверджує цю думку той факт, що деякі черв'яки паразитують лише в безхребетних тваринах (і остаточний, і проміжний хазяї належать до цих тва­рин) , а за своїми біологічними особливостями вони наближаються до вільноіснуючих форм. Первинно паразит у статевозрілій фазі жив як вільноіснуючий, а потім (з появою хижака, який з'їдав проміжного хазяїна) переніс статевозрілу форму із зовнішнього середовища до організму дефінітивного хазяїна.

Але, за іншими поглядами, первинним слід вважати остаточ­ного хазяїна. У цьому випадку личинки спочатку були вільноіснуючими, а в подальшому почали випадково потрапляти до ор­ганізму різноманітних тварин. Підтвердженням цього погляду є загальні думки щодо особ­ливостей розселення паразитів. Так, значною перевагою для па­разита було те, що хижак, розшукуючи собі їжу, автоматично знаходив своїх паразитів. Також травоїдні тварини значно біль­ше контактують із ґрунтом, а тому процес їх зараження відбу­вається значно легше, ніж у хижака. Особливо, коли паразити в проміжному хазяїні інцистувались і могли зберігатися трива­лий час, це сприяло закріпленню такого ускладнення життєво­го циклу.

Можливо, що обидві теорії походження проміжного хазяїна мали місце в еволюції паразитичних форм. Такі суттєві перетво­рення життєвих циклів слід вважати необхідними етапами про­гресивного розвитку паразитизму. Певні уточнення до цієї про­блеми надають уявлення про паратенічний паразитизм.

**Паратенічний паразитизм**

На окрему увагу заслуговує явище паратенічного (резервуарного) паразитизму, яке полягає в здатності інвазійних стадій зоопаразитів після потрапляння до невластивих їм хазяїв осідати в їх органах і тканинах. У таких умовах паразити здатні переживати більш-менш тривалий час, зберігаючи життєздатність та інва­зійні властивості. У цьому випадку паратенічні хазяї є альтерна­тивними джерелами зараження дефінітивних хазяїв, забезпечуючи стійке функціонування системи паразит-хазяїн. Паратеніч­ний хазяїн відрізняється від проміжного або дефінітивного тим, що є необов'язковим для здійснення життєвого циклу паразита. Нині установлено, що до паратенічного паразитизму здатні не лише гельмінти (трематоди, цестоди, нематоди, акантоцефали), але й апїкомплексні (кокциди), деякі членистоногі (пентастоміди) тощо.

Виникнення паратенічного паразитизму зумовлюється біоценотичною формою існування організмів, їх топічними та трофіч­ними зв'язками. Саме завдяки таким зв'язкам стає можливим пасивне (з їжею), а інколи й активне (перкутанне) проникнення інвазійних стадій не лише до облігатних хазяїв, але й до тих, у яких досягти зрілої стадії паразит не може. Такі „заблукалі" па­разити формують дублювальну трансмісивну систему, яка збіль­шує імовірність зараження дефінітивних хазяїв.

Згідно з сучасними поглядами, за винятком рослиноїдних та трофічно вузькоспеціалізованих форм, усі групи тварин, урахо­вуючи й людину, у природі можуть виступати як паратенічні хазяї. При цьому один і той самий вид або навіть особина можуть бути паратенічним хазяїном для певних паразитів та паралель­но проміжним або дефінітивним - для інших.

У деяких випадках через екологічні причини паратенічні хазяї можуть навіть ставати єдиним джерелом зараження, усу­ваючи значення проміжних хазяїв. Але є й такі варіанти, коли паратенічні хазяї, знов-таки через екологічні причини, практи­чно не мають значення в трансмісії паразитів (так звані еколо­гічні пастки, або екологічні глухі кути).

Було встановлено можливість значного збільшення трансмі­сійного потенціалу багатьох паразитів через можливість *паратепезу* - здатності персистуючих личинок одно- або багаторазо­во передаватися поживними ланцюгами від одного паратенічного хазяїна (жертви) до іншого (хижака). При цьому личинки в нових паратенічних хазяях інвазійності не втрачають та здатні тривалий час персистувати. Також слід додати, що личинки де­яких гельмінтів (переважно трематоди й нематоди) здатні трансплацентарно та трансмаммарно передаватися в ссавців потомству, в якому вони так само, персистуючи, зберігають інвазійні властивості.

У різних видів тварин, які є паратенічними хазяями, трива­лість персистування личинок може суттєво відрізнятися. У ха­зяях, що довго існують, цей процес може тривати навіть рока­ми, завдяки чому відбувається значне скупчення паразитів. Останньому інколи сприяє здатність деяких видів до безстатево­го розмноження в паратенічних хазяях. Через це було запропо­новано поділяти паратенічних хазяїв на оптимальних та песимальних.

З'ясовано, що в хребетних тварин, які використовуються як паратенічні хазяїв, личинки здатні придушувати реакції лейко­цитів, уникаючи захисних механізмів хазяїна. Не останню роль у цьому відіграє утворення капсули навколо паразитів під їх інду­куючою дією, а також цист, які утворюють самі паразити. Личинки деяких гельмінтів, потрапивши до паратенічного хазяїна, морфологічно не змінюються. Але в деяких випадках можуть відбуватися не лише ростові процеси, але й навіть розви­ток, у цьому випадку говорять про випереджальний ріст або роз­виток відповідно.

З еволюційної точки зору паратенічних хазяїв розглядають як потенційних проміжних або дефінітивних хазяїв гетероксенних паразитичних форм. Принаймні, є свідчення про можливість перетворення паратенічних хазяїв на дефінітивних.