

Симбиозы

*Вадим Михайлович Хайтов
к.б.н.
кафедра Зоологии
беспозвоночных
polydora@rambler.ru*

Приключения термина

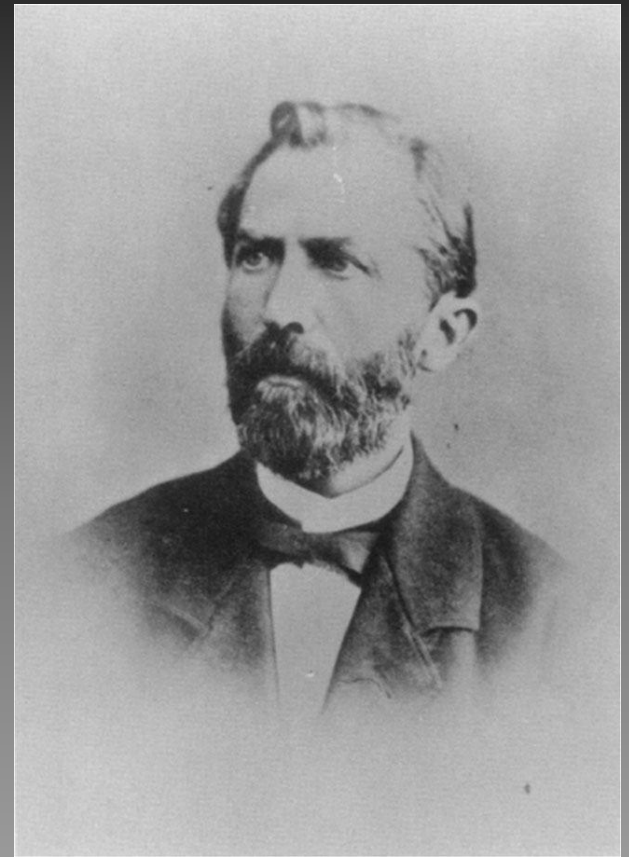
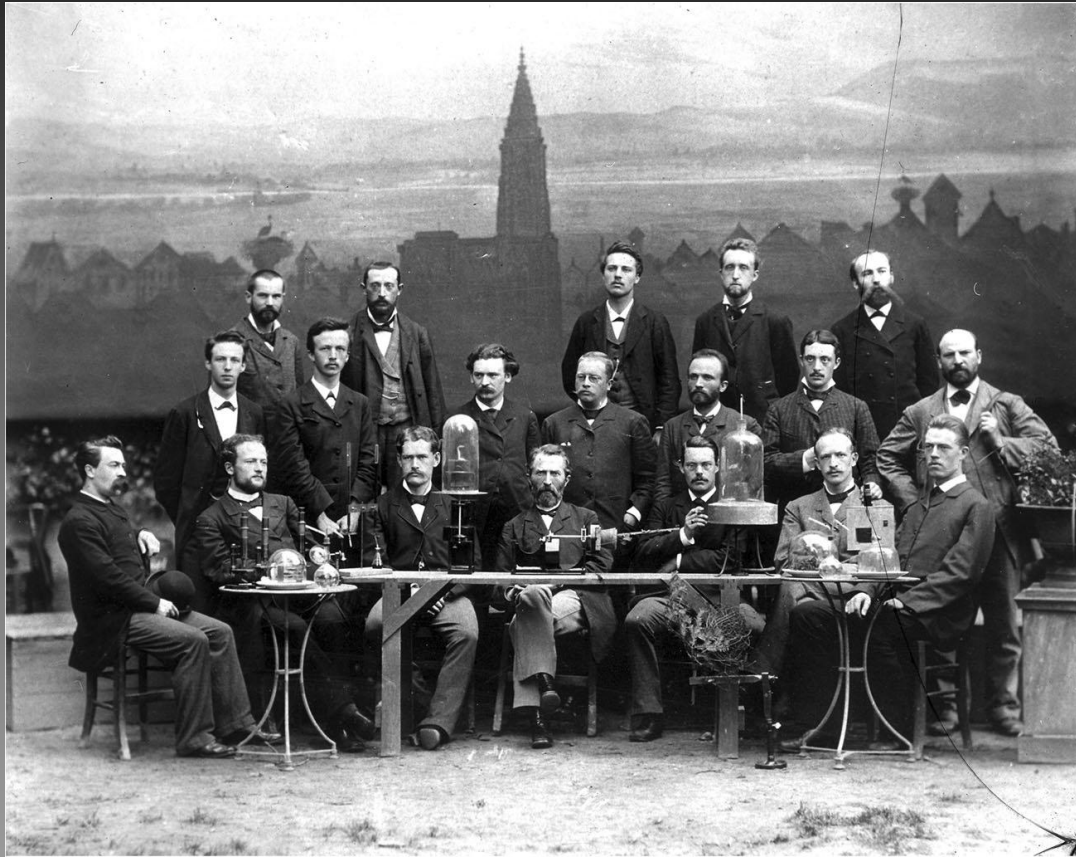
Определение из Википедии

- *Симбиоз* - форма взаимоотношений, при которой оба партнёра извлекают пользу из другого (*скачивание: октябрь 2018*)

Определение из Wikipedia

- *Symbiosis* is any type of a close and longterm biological interaction between two different biological organisms, be it *mutualistic, commensalistic, or parasitic.*

Обращаемся к первоисточникам



Heinrich Anton de Bary

Определение де Бари

Symbiosis (2016) 69:131–139
DOI 10.1007/s13199-016-0409-8



**English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech,
'*Die Erscheinung der Symbiose*' ('*De la symbiose*')**

Nathalie Oulhen¹ • Barbara J. Schulz² • Tyler J. Carrier³

- **Симбиоз (symbiosis) - сожительство двух
разнородных организмов**

Термин был введен на лекции «Die Erscheinung der Symbiose» на съезде германских естествоиспытателей и врачей в г. Кассель в 1878 г.

Въедливые историки

На самом деле впервые термин был использован ранее, в 1877



*Albert Bernhard
Frank*

ИСТОРИКО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ. 2012. Том 4. № 4

ИССЛЕДОВАНИЯ

Symbiosis: “Living Together” in Chaos

*BRADFORD D. MARTIN**, *ERNEST SCHWAB***

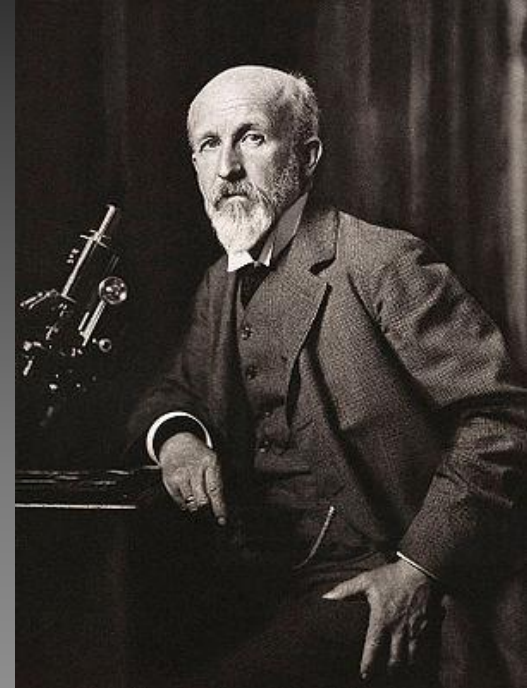
“We must bring all the cases where two different species live on or in one another under a comprehensive concept which does not consider the role which the two individuals play but is based on the mere coexistence and for which the term Symbiosis [Symbiotismus] is to be recommended” (Frank, 1877, p. 195; цит по Martin, Schwab, 2012).

Смещение понятия «симбиоз»

- де Бари использовал термин “*symbiont*”
- Более корректной формой с точки зрения греческого языка является “*symbiote*”, что в переводе означает «партнер», «компаньон».
- Термин “*symbiote*” распространился во франкоязычной литературе.

Смещение понятия «симбиоз»

- Оскар Гертвиг
- Ученик Э. Геккеля
- Крупнейший авторитет в изучении развития животных.
- Один из создателей теории целома.
- В ряде работ использовал термин «симбиоз» в понимании де Бари.
- Статья «Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich». 1883 г.
- В 1884 году в журнале «Русское богатство» издан перевод статьи "Симбиоз, или жизнь в товариществе у животных"
- Социально-политическая ориентация издателей журнала требовала научного подкрепления.



Oscar Wilhelm August Hertwig

Смещение понятия «симбиоз»

“Ausser dem Schmarotzerthum, welches uns heute nicht näher beschäftigen soll, obwohl es ausserordentlich interessante Erscheinungen darbietet, begegnen wir in der Natur noch einer zweiten Form der Symbiose, in welcher das Zusammenleben zweier Geschöpfe auf einer vollen Gegenseitigkeit beruht”.

Hertwig, 1883

<https://play.google.com/books/reader?id=cJJPAQAAMAAJ&pg=GBS.PP6&hl=ru>

Кроме паразитизма, который сегодня не будет нас более занимать, хотя он представляет собой чрезвычайно интересные явления, в природе мы встречаем еще вторую форму симбиоза, при которой совместная жизнь двух существ основана на полной взаимности.

Смещение понятия «симбиоз»

- Denn wer die eigenthümlichen Erscheinungen der Symbiose , des Parasitismus und des Mutualismus, einem etwas eingehenderen Studium unterwirft , wird sich auf Schritt und Tritt überzeugen , dass die Verbreitung parasitischer Organismen von untergeordneten und oft zufälligen Momenten bestimmt wird .

Hertwig, 1883

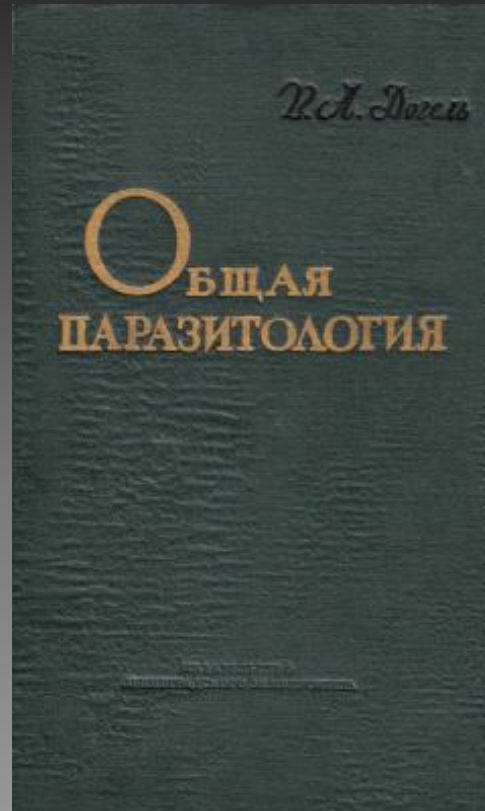
<https://play.google.com/books/reader?id=cJIPAQAAMAAJ&pg=GBS.PP6&hl=ru>

- Симбиоз, Паразитизм и Мутуализм рассматриваются в одном ряду.
-

Возвращение термина

Паразиты это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве источника пищи и среды обитания, возлагая при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой.

Это определение охватывает не только явления типичного паразитизма, но и ряд явлений ,смежных с паразитизмом...



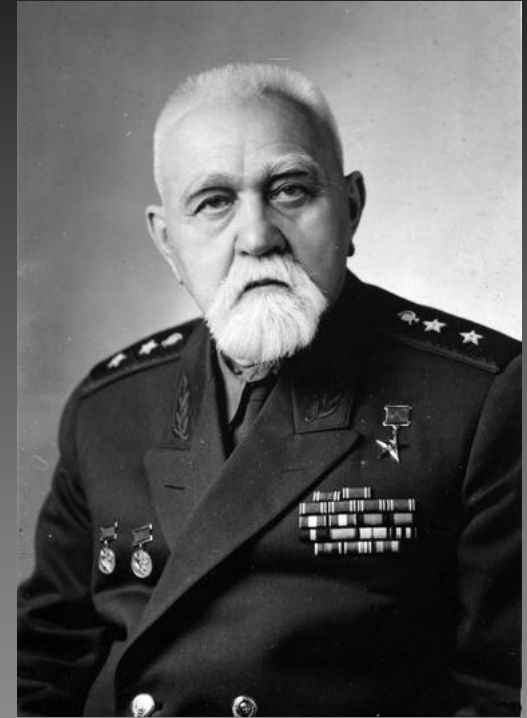
Валентин Александрович
Догель

Определение из Биологического энциклопедического словаря

Симбиоз - различные формы совместного существования разноимённых организмов, составляющих симбионтную систему. [...] В симбиотических системах один из партнёров (или оба) в определённой степени возлагают на другого (или друг на друга) задачу регуляции своих отношений с внешней средой. [...] По характеру отношений между партнёрами выделяют несколько типов симбиозов: комменсализм, паразитизм, мутуализм.

Две среды обитания

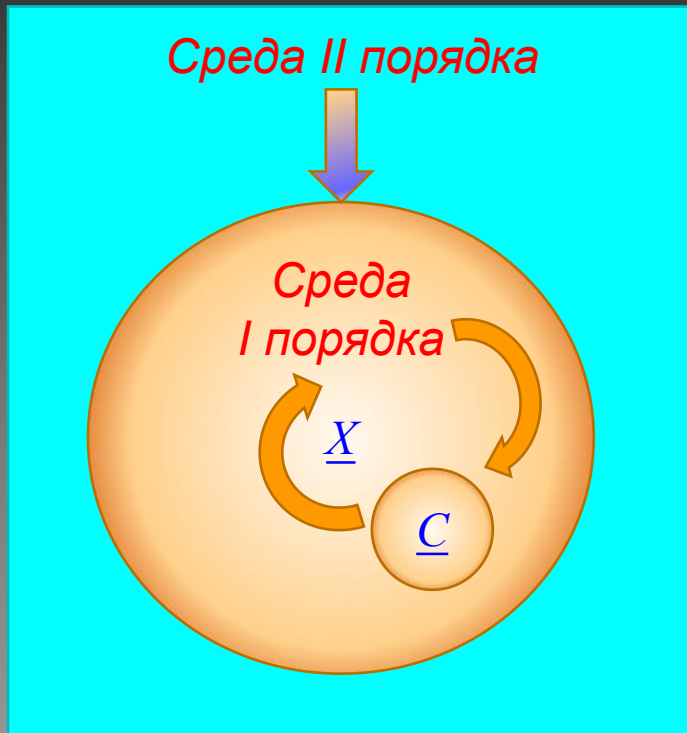
- Среда I порядка, организм хозяина - активное взаимодействие с симбионтом
- Среда II порядка - внешняя среда, более выражено однонаправленное влияние на хозяина и через его посредничество на симбионта



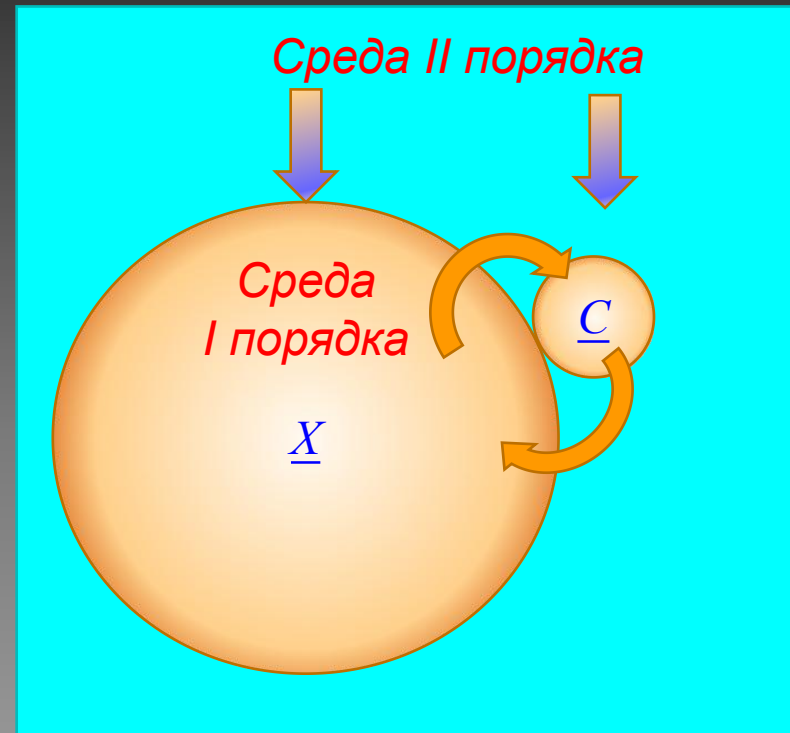
*Евгений Никанорович
Павловский*

Структура системы «Симбионт-Хозяин»

Эндосимбионт - Хозяин



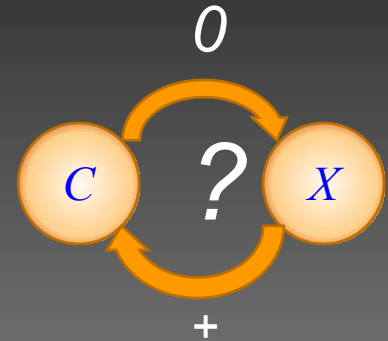
Эктосимбионт - Хозяин



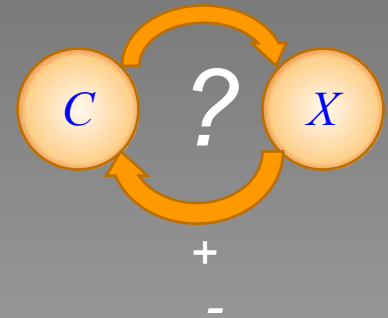
Целый ряд функций симбионт не может выполнять без участия хозяина. Симбионт возлагает на хозяина решение этих задач. В некоторых случаях хозяин тоже возлагает на симбионта задачи регуляции своих связей со средой.

Три формы симбиозов

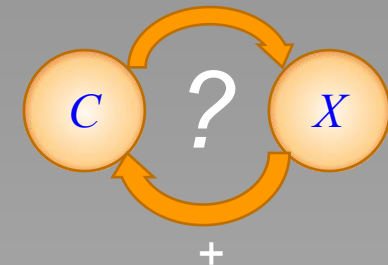
- Комменсалистический симбиоз



- Мутуалистический симбиоз



- Паразитический симбиоз



Комменсалистический симбиоз

Усоногие раки на черепахах



Но.... усоногие раки на китах



Усоногие раки на мидиях



Но...усоногие раки на мидиях



Monobrachium parasitum на *Macoma calcarea*

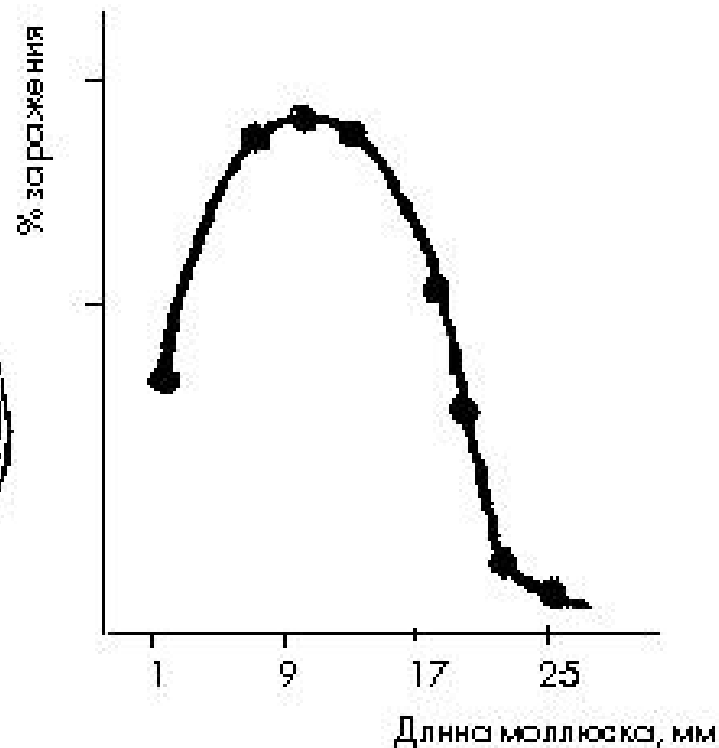


<http://geophoto.ru/mediumlif/blr000020m.jpg>

10mm

© Amgueddfa Cymru - National Museum Wales

Закономерности заражения хозяина



Нинбург, 1975

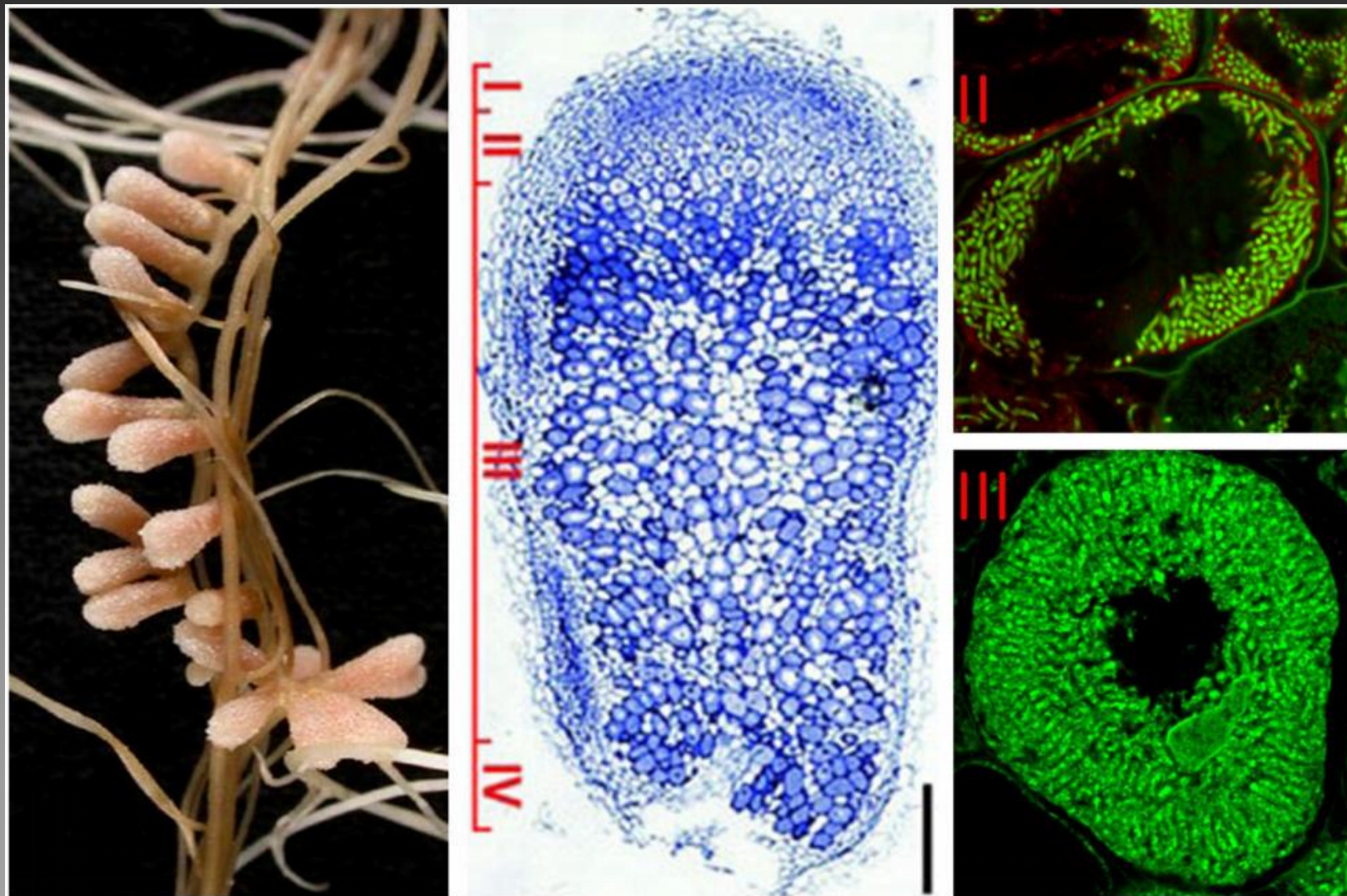
Скелеты в шкафу комменсализма ...

- Комменсализм очень разноплановое явление, которое при разных условиях может проявлять и элементы паразитизма и элементы мутуализма.
- Еще чаще - внимательное рассмотрение явления заставляет усомниться в «чистоте» нейтрального влияния комменсала.

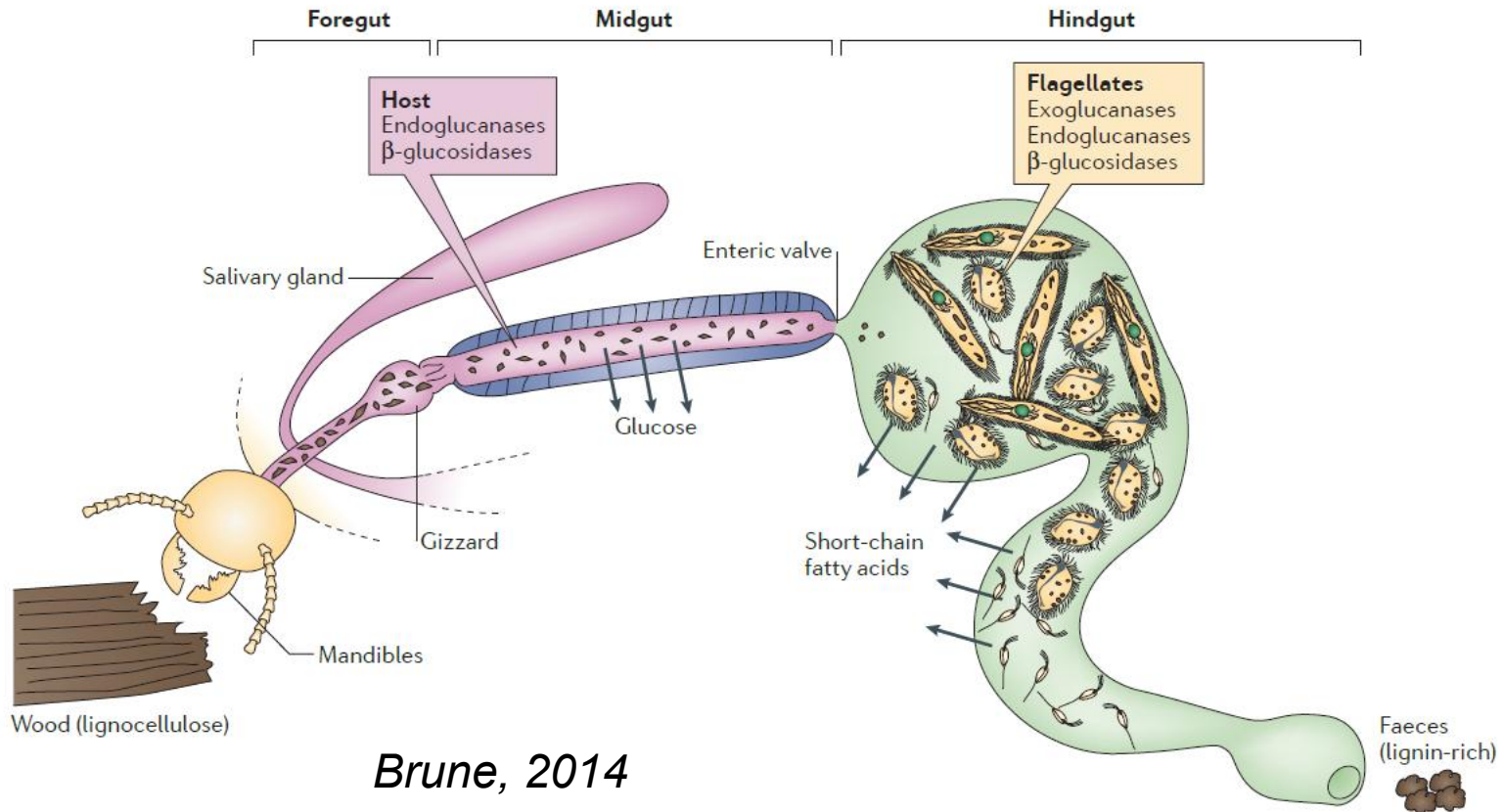
Мутуалистический симбиоз

Классические примеры

Rhizobium leguminosarum в клубеньках Fabaceae



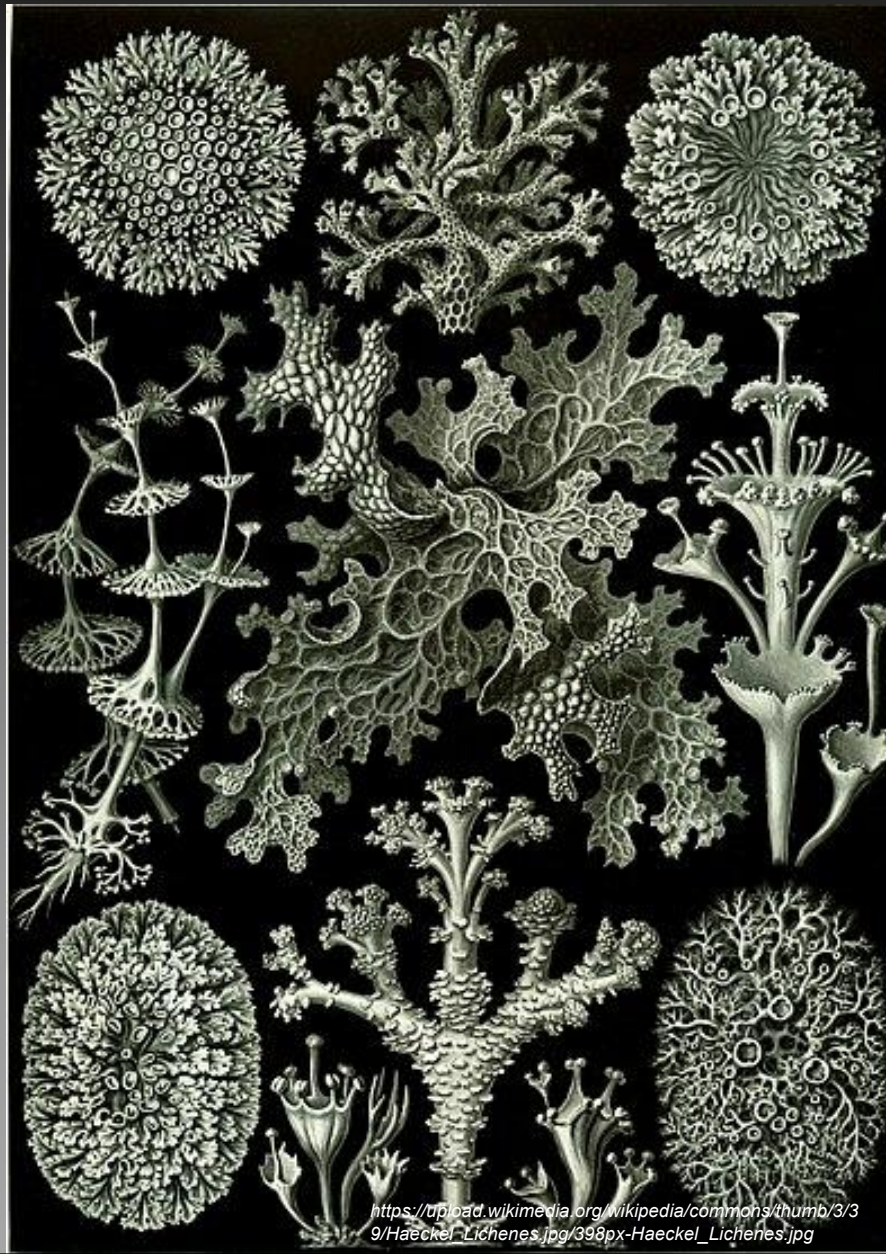
Trichonympha в термитах



Brune, 2014



Лишайник - самый популярный пример симбиоза



Симбиозы перевертыши - феномен «Лихенизма»

Термин «ЛИХЕНИЗМ»

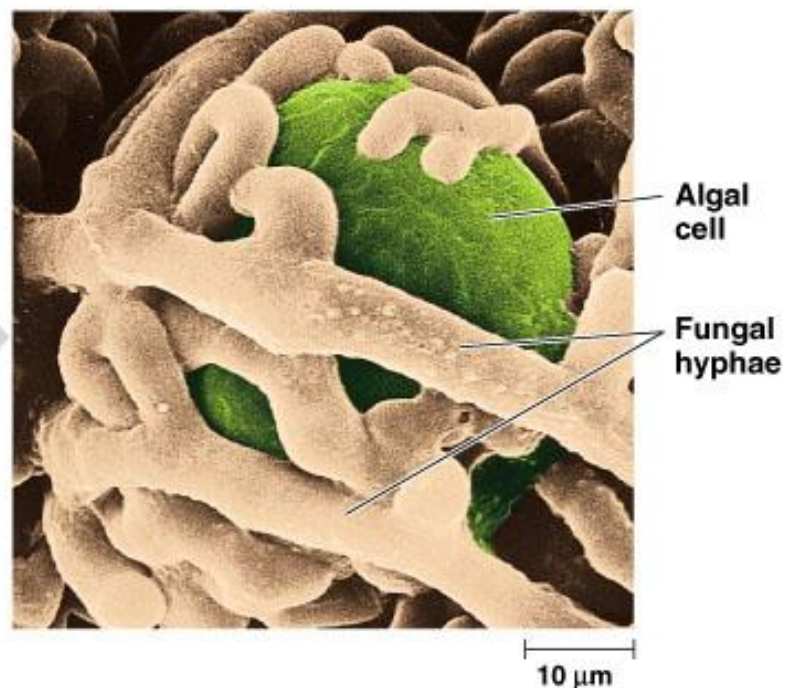
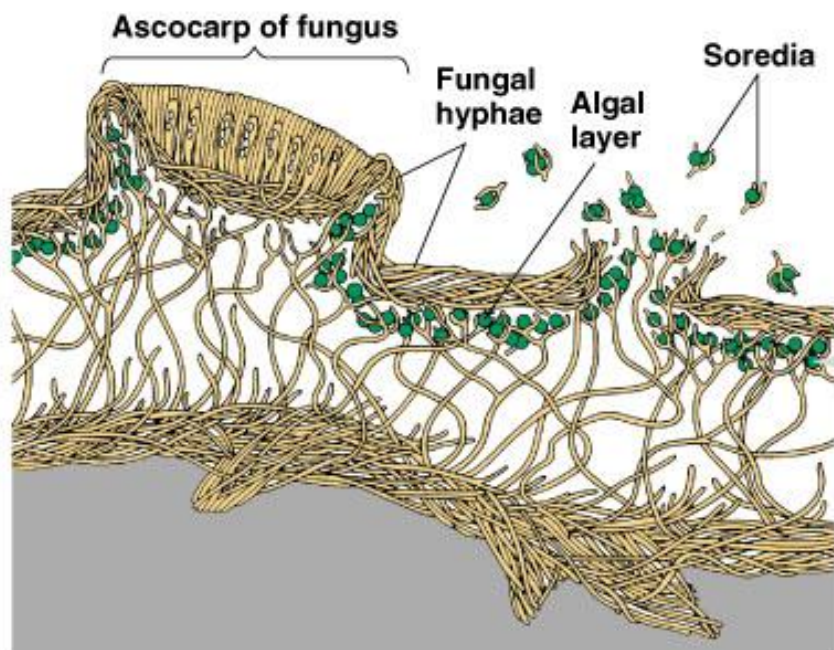
terschiedenen Kategorien einfach unterbringen liessen. Parasitismus, Mutualismus, Lichenismus v. s. v. sind eben jeweils bestimmte Specialfälle jener allgemeinen Associationseinrichtung, für welche der vorangestellte Ausdruck Symbiose als Collectivbezeichnung dienen mag. Will man unter

de Bary A (1879) Die Erscheinung der Symbiose. Verlag von Karl J. Trübner, Strassburg

«Parasitism, mutualism and lichenism are special cases in this establishment of associations in which the term symbiosis serves as a general description».

A. de Bary

Кто симбионт, а кто хозяин?

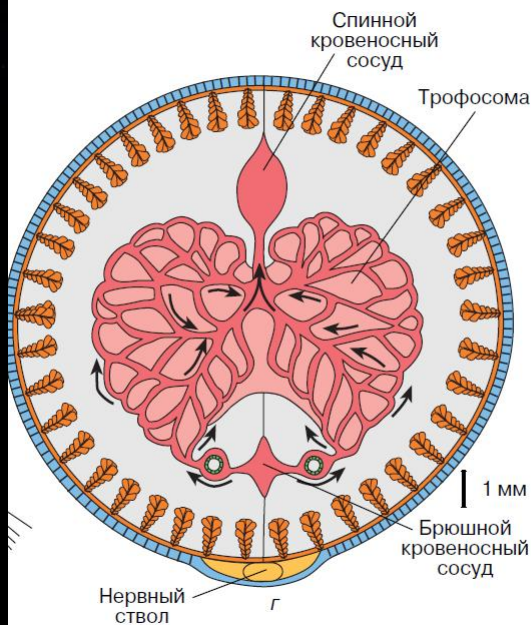


Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

- *Гриб-симбионт: не может нормально развиваться без водорослей. Крайне специфичный выбор видов водорослей. Получает от растения питательные вещества.*
- *Гриб-хозяин: представлен во внешней среде (среда II для водоросли)*
- *Водоросль-хозяин: Может существовать без гриба. Гриб эксплуатирует ее.*
- *Водоросль-симбионт: Среди гифов гриба более защищена от внешних воздействий (Среда I порядка)*

Не только лишайники...

Вестиментиферы не способны к самостоятельному питанию. В трофосоме они содержат бактерий, способных окислять сероводород.



VESTIMENTIFERA –
AUTOTROPHIC ANIMALS

V. V. MALAKHOV

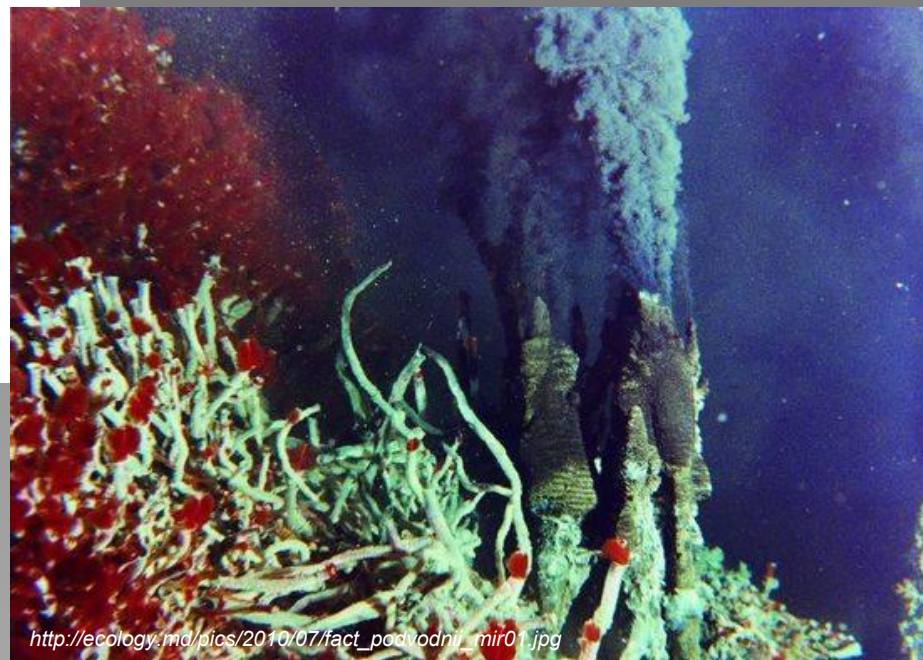
*Vestimentifera is a newly
discovered class of the*

**ВЕСТИМЕНТИФЕРЫ –
АВТОТРОФНЫЕ ЖИВОТНЫЕ**

В. В. МАЛАХОВ

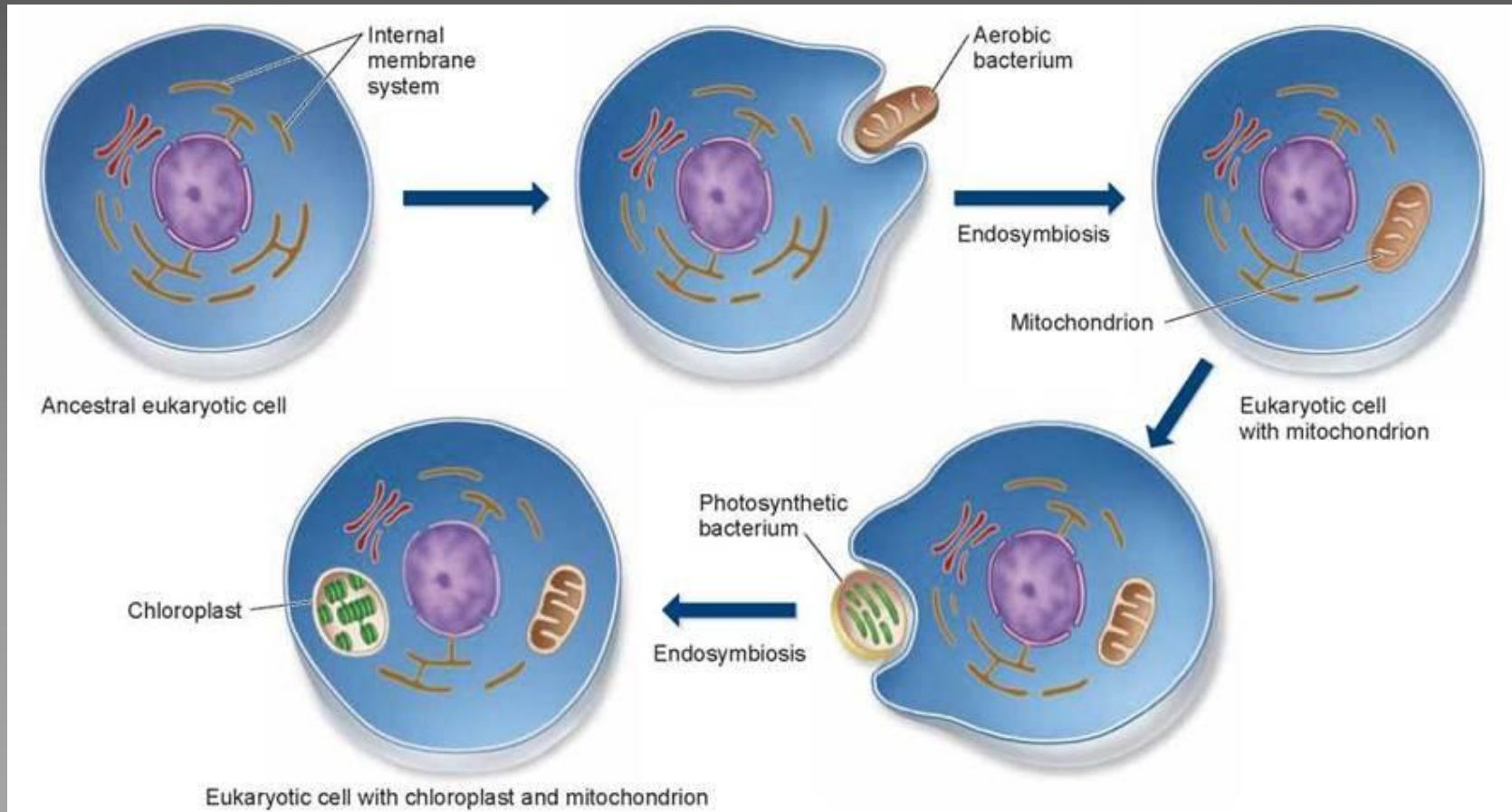
Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

СОРОСОВСКИЙ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ЖУРНАЛ, №9, 1997



Зачем далеко ходить...

Alphaproteobacteria - группа бактерий, включающая *Rhizobium*, *Wolbachia*, *Rickettsia* и
предков митохондрий



Откуда взялось взаимовыгодное сожительство?

И так ли альтруистичны сожители...

Теория игр и возникновение мутуалистического симбиоза

...многие дикие животные и растения заняты бесконечной игрой в Парадокс заключенных, происходящей в эволюционных масштабах времени.

Р. Докинз (Эгоистичный ген)

Дилемма заключенного

| | Заключённый Б хранит молчание | Заключённый Б даёт показания |
|-------------------------------|--|---------------------------------------|
| Заключённый А хранит молчание | Оба получают по полгода. | А получает 10 лет, Б освобождается |
| Заключённый А даёт показания | А освобождается, Б получает 10 лет тюрьмы | Оба получают по 2 года тюрьмы |

Следование личным интересам приводит к тому, что оба игрока оказываются в худшей ситуации в сравнении с той, в которой они пожертвовали бы личными интересами.

Evol Ecol
DOI 10.1007/s10682-015-9775-6



ORIGINAL PAPER

The evolution of mutualism from reciprocal parasitism: more ecological clothes for the Prisoner's Dilemma

Janis Antonovics^{1,2}  • Joana Bergmann¹ •
Stefan Hempel¹ • Erik Verbruggen^{1,3} •
Stavros Veresoglou¹ • Matthias Rillig¹

Возможные стратегии

- **Хозяин:** интенсивно сопротивляется присутствию симбионта (*получает +*), но при этом тратит энергию (*получает -*), отбор может привести к появлению резистентной формы симбионта (*получает -*).
- **Симбионт:** интенсивно эксплуатирует хозяина (*получает +*), но хозяин может погибнуть (*получает -*), симбионт должен тратить энергию на поддержание защитных механизмов (*получает -*)

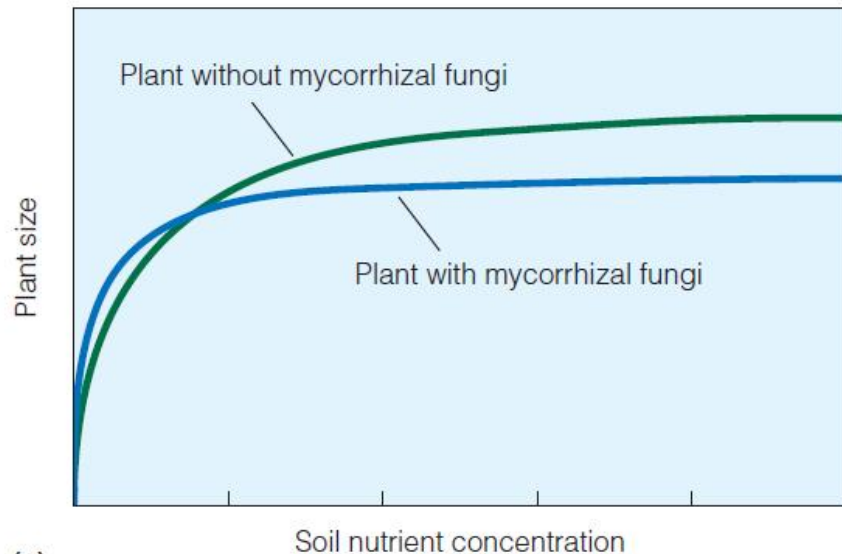
Возможные стратегии

- **Хозяин:** умеренно давит симбионта и становится более уязвимым (*получает -*), но можно использовать какие-то полезные свойства симбионта (*получает +*).
- **Симбионт:** эксплуатирует хозяина умеренно (*получает -*), или еще и дает что-то хозяину, затрачивая энергию (*получает -*), зато хозяина можно эксплуатировать очень долго (*получает +*).

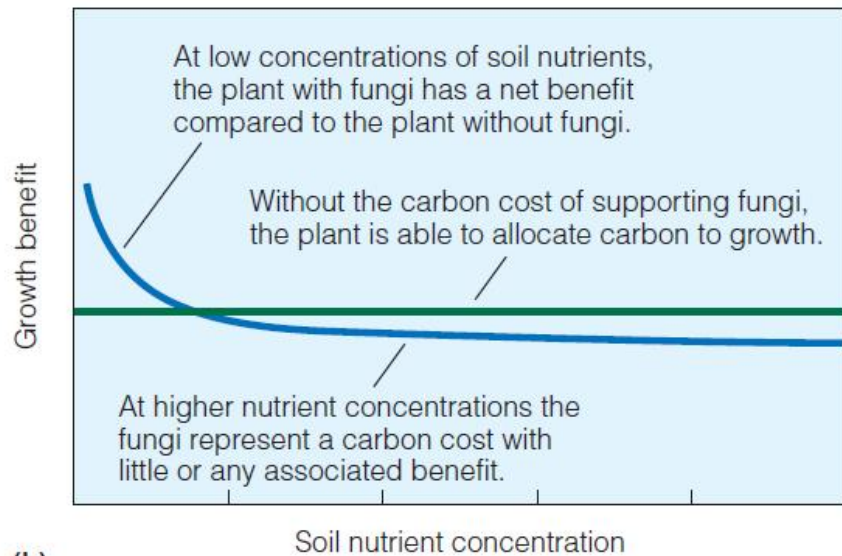
Скелеты в шкафу мутуалистического симбиоза ...

- Основой мутуалистических отношений является взаимное использование партнеров.
- Ресурсы производимые одним организмом потребляются другим. Оба организма (симбионт и хозяин) одновременно являются и поставщиками ресурсов, и потребителями ресурсов.
- Обычно мутуализм - это форма реципрокного паразитизма.

Микориза: друг или враг?



(a)



(b)

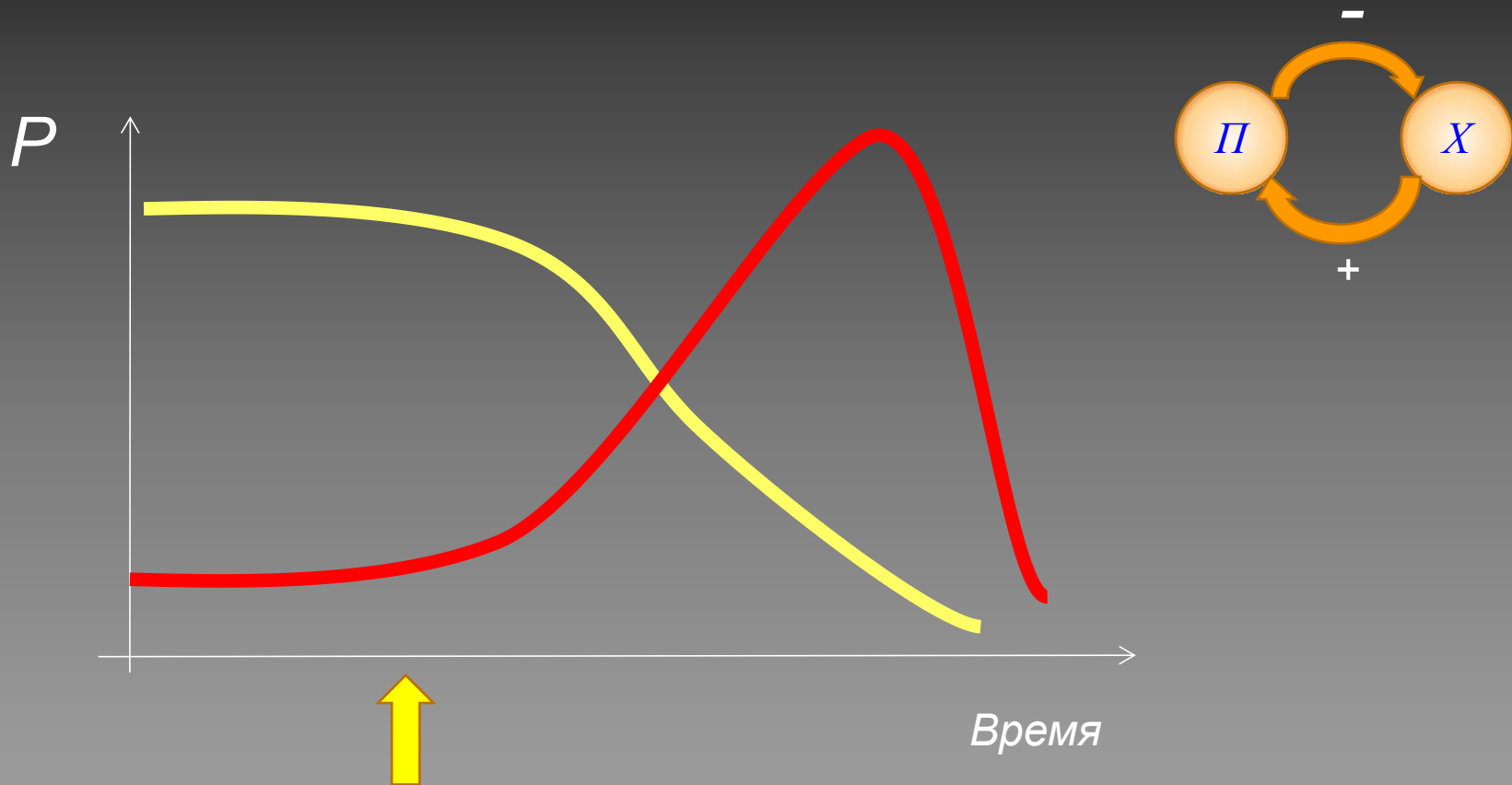


Микориза - типичный пример мутуалистического симбиоза. Однако взаимные выгоды для гриба и растения проявляются только на бедных почвах. Если почвы богаты, то гриб становится дорогим сожителем и растения с микоризой испытывают угнетение.

Паразитический симбиоз

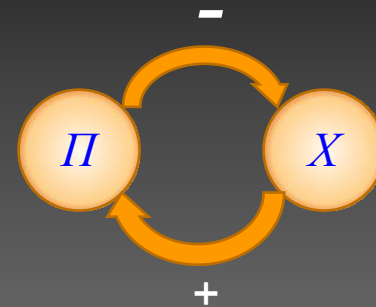
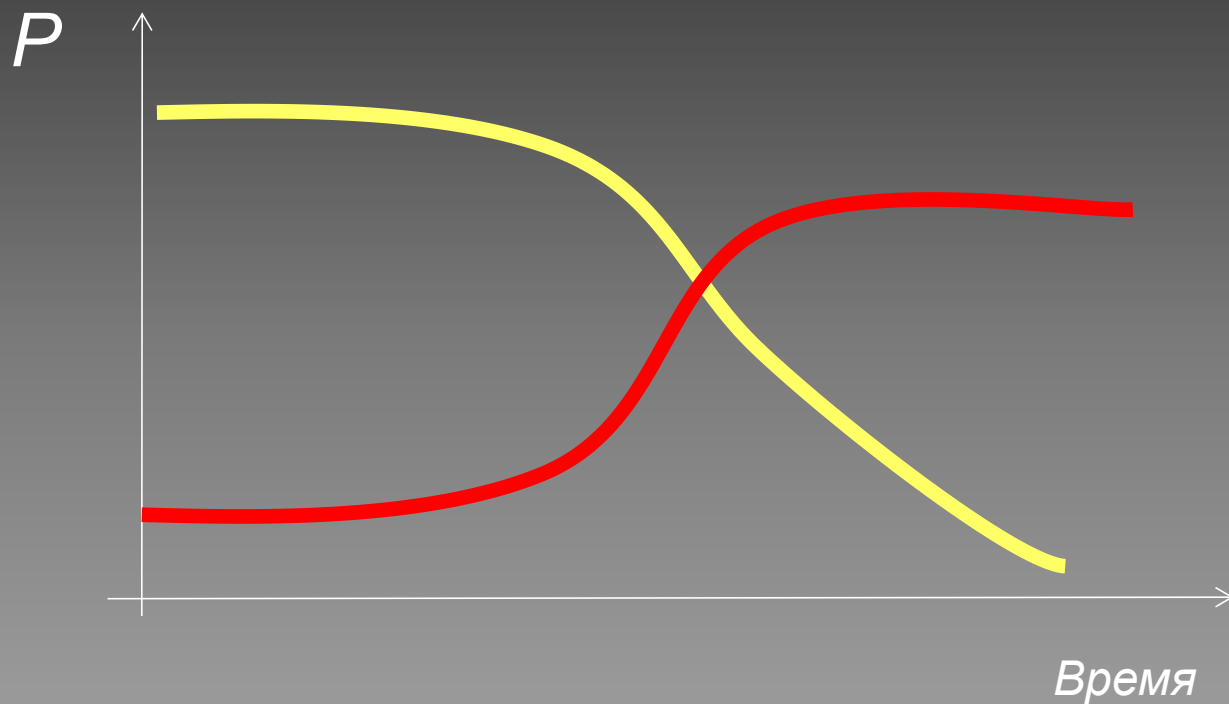
Многоликий паразитизм

Если система Паразит - Хозяин устроена так, как пишут в учебниках.....



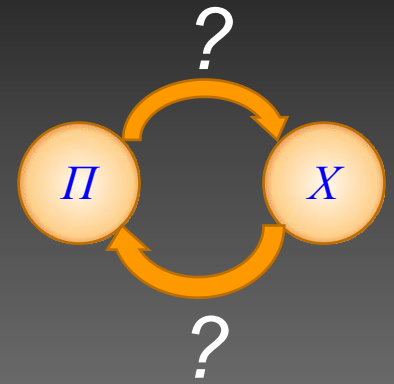
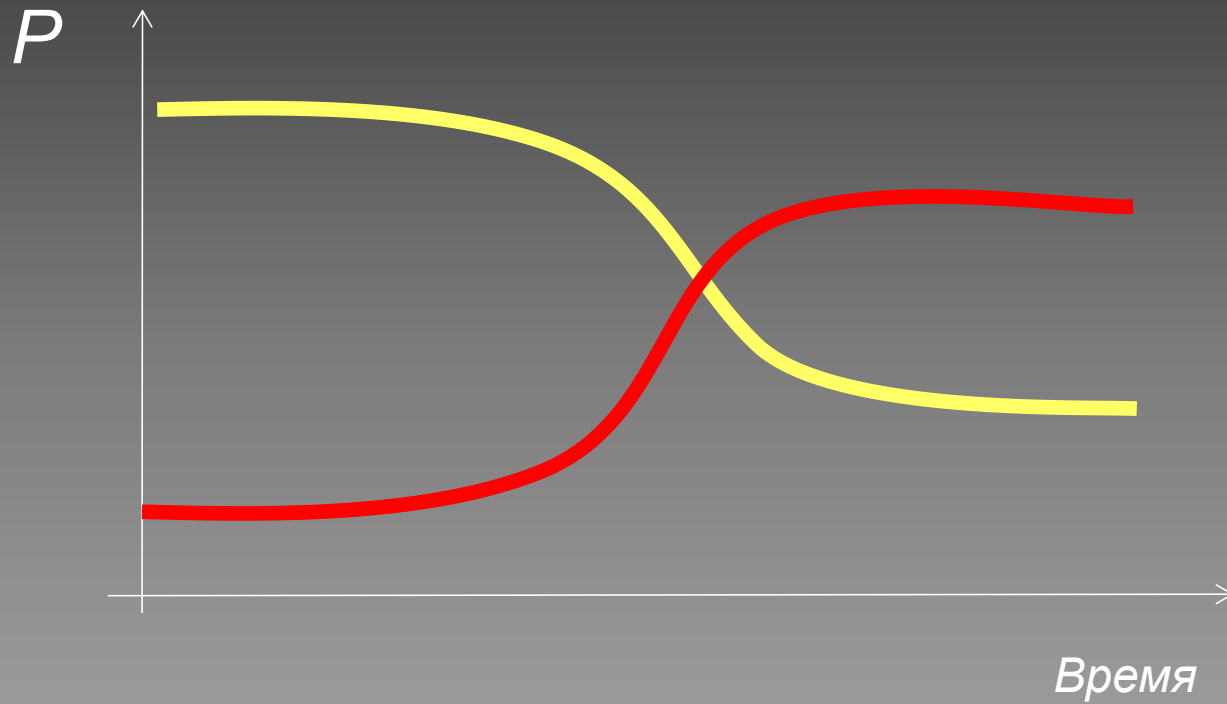
Если паразит неограниченно эксплуатирует хозяина, то система должна развалиться

На самом деле система работает вот так ...



Хозяин может погибнуть, но паразит почему-то выживает

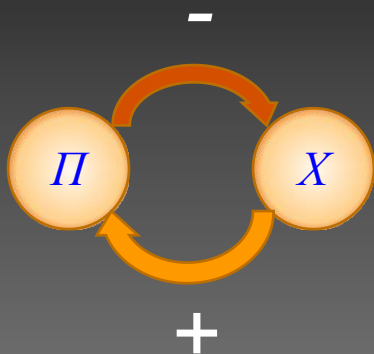
Или вот так ...



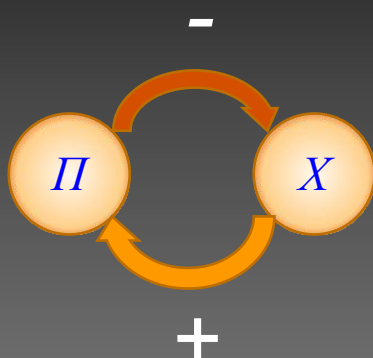
Хозяин не погибает и система может существовать долго

Как устроены отношения паразита и хозяина?

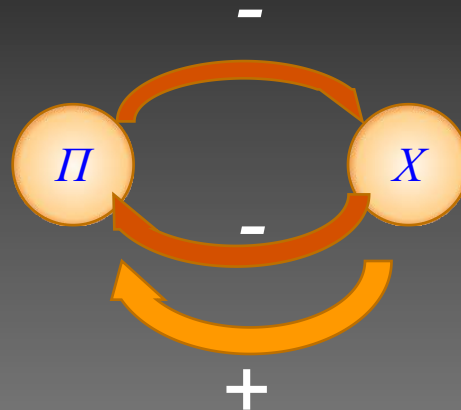
- +/- ... так ли?



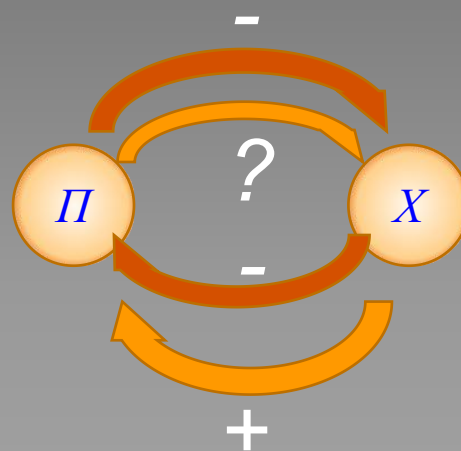
Возможно, для неспецифических паразитов



Возможно, для паразитоидов и паразитов, эксплуатирующих промежуточного хозяина



Возможно! и это мейнстрим



Возможно! и это «заготовка» для мутуализма

Влияние хозяина на паразита

- Защитные механизмы хозяина: иммунитет.
- Поведенческие защитные механизмы.



Влияние паразита на хозяина

- Паразит должен решить три взаимосвязанные задачи:
 1. Заразить другого хозяина. Но для этого надо...
 2. Обеспечить себя энергией. И...
 3. Уберечься от защитных систем хозяина

Уловки паразитов

Как максимизировать приток энергии?

- Увеличение площади поглощения энергии



Как максимизировать приток энергии?

*Гифы гриба прогибают
стенку клетки водоросли.*

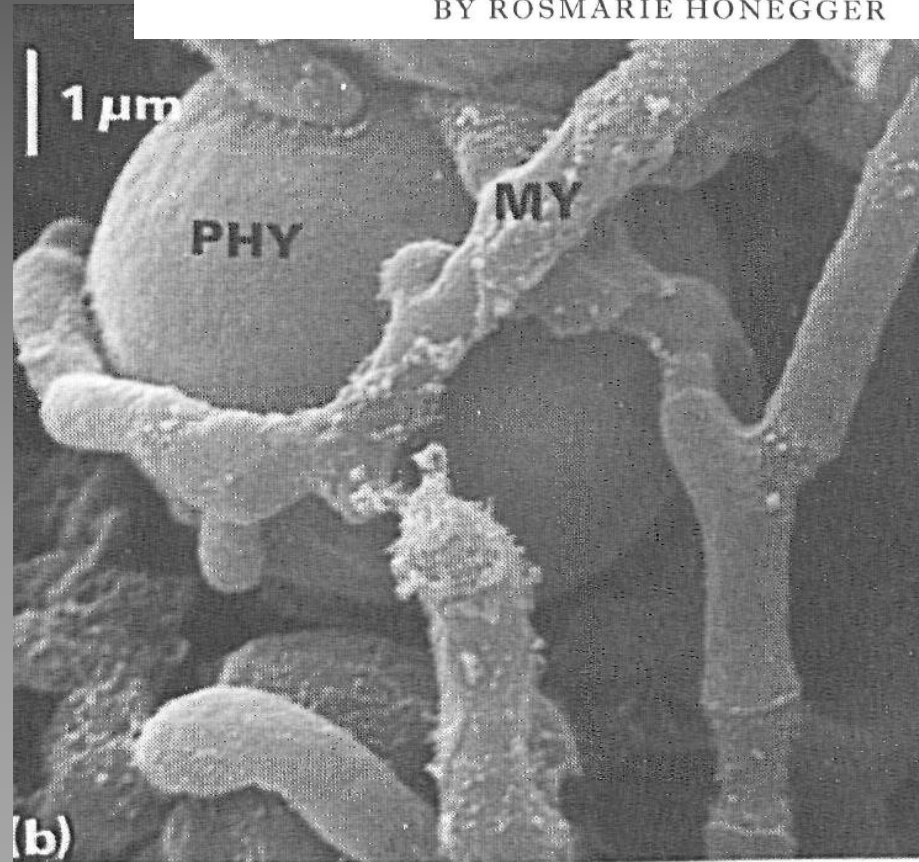
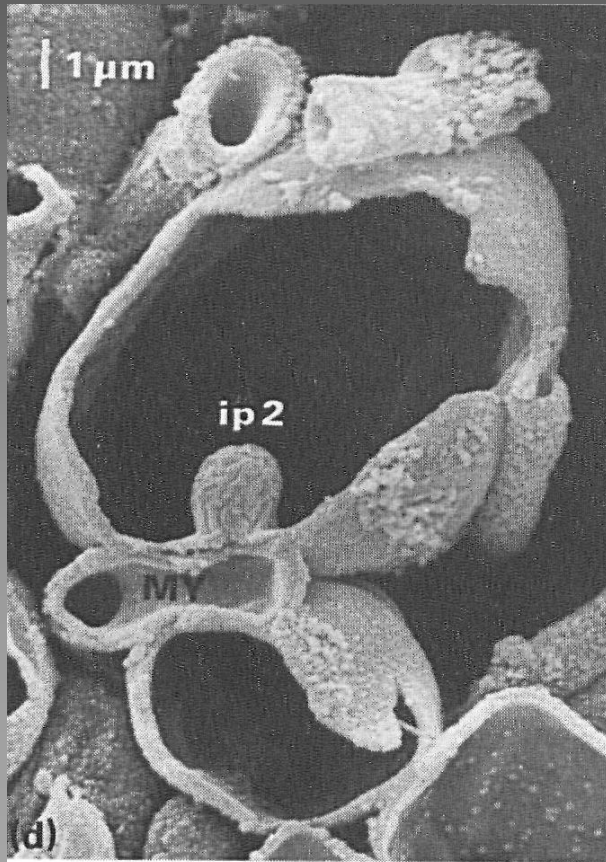
New Phytol. (1986) **103**, 785–795

785

ULTRASTRUCTURAL STUDIES IN LICHENS

I. HAUSTORIAL TYPES AND THEIR FREQUENCIES IN A RANGE OF LICHENS WITH TREBOUXIOID PHOTOBIONTS*

BY ROSMARIE HONEGGER



Как максимизировать приток энергии?

- Увеличение продуктивности хозяина за счет паразитарной кастрации



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/5/50/Sacculina_carcini.jpg/1200px-Sacculina_carcini.jpg

Как уберечься от защитных систем хозяина?

- Эктопаразиты: разнообразные органы
прикрепления



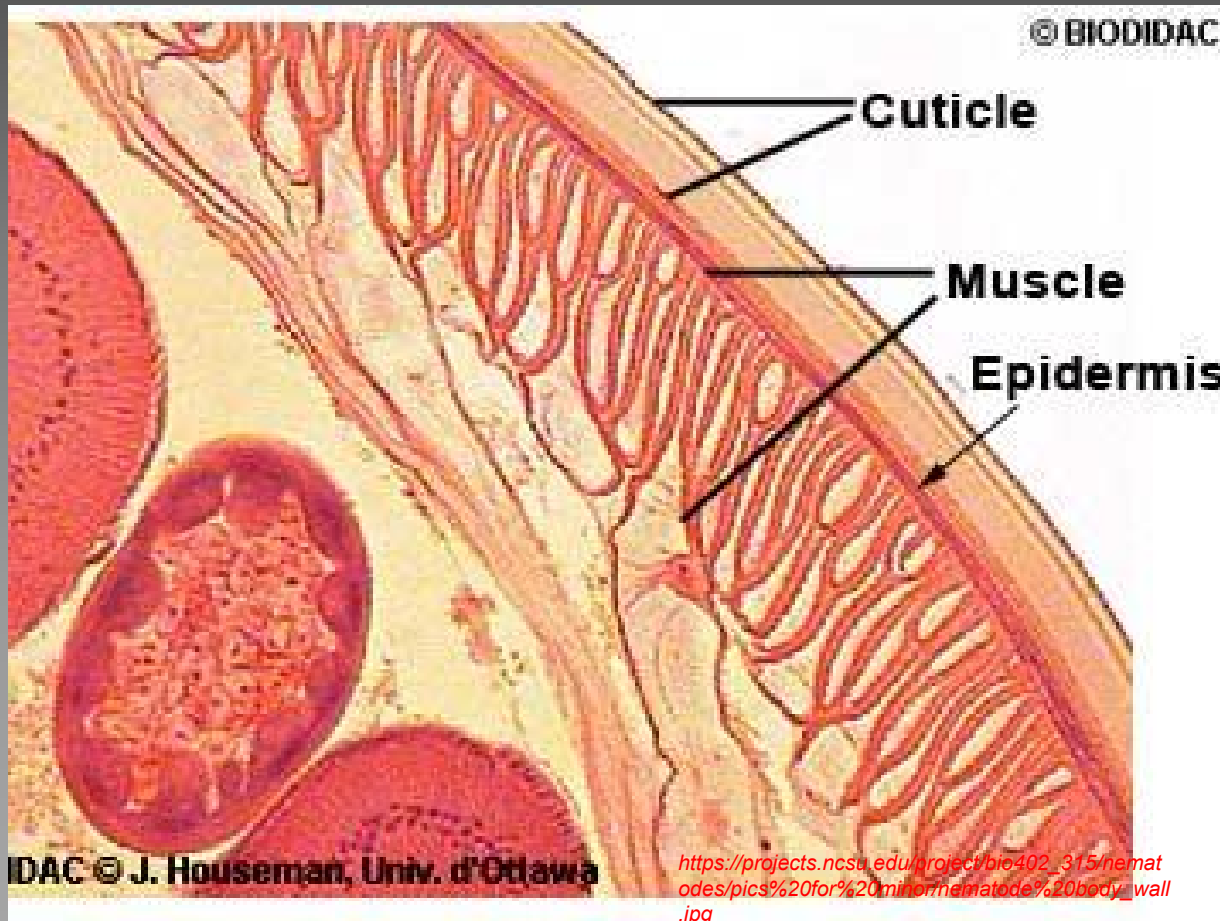
Как уберечься от защитных систем хозяина?

- Эндопаразиты: Инкапсуляция.



Как уберечься от защитных систем хозяина?

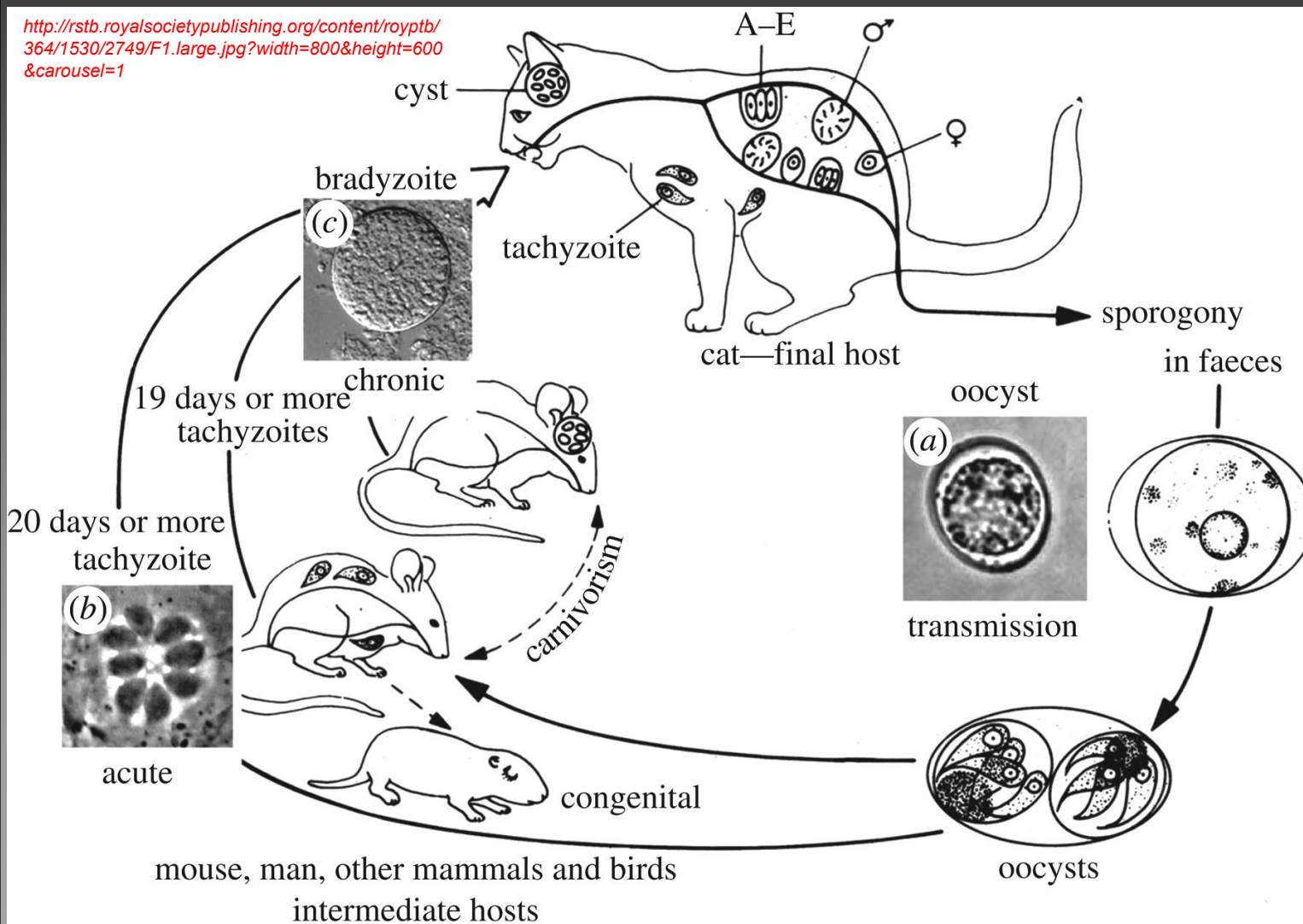
- Эндопаразиты: Кутикула, которую не проймешь...



Как уберечься от защитных систем ХОЗЯИНА?

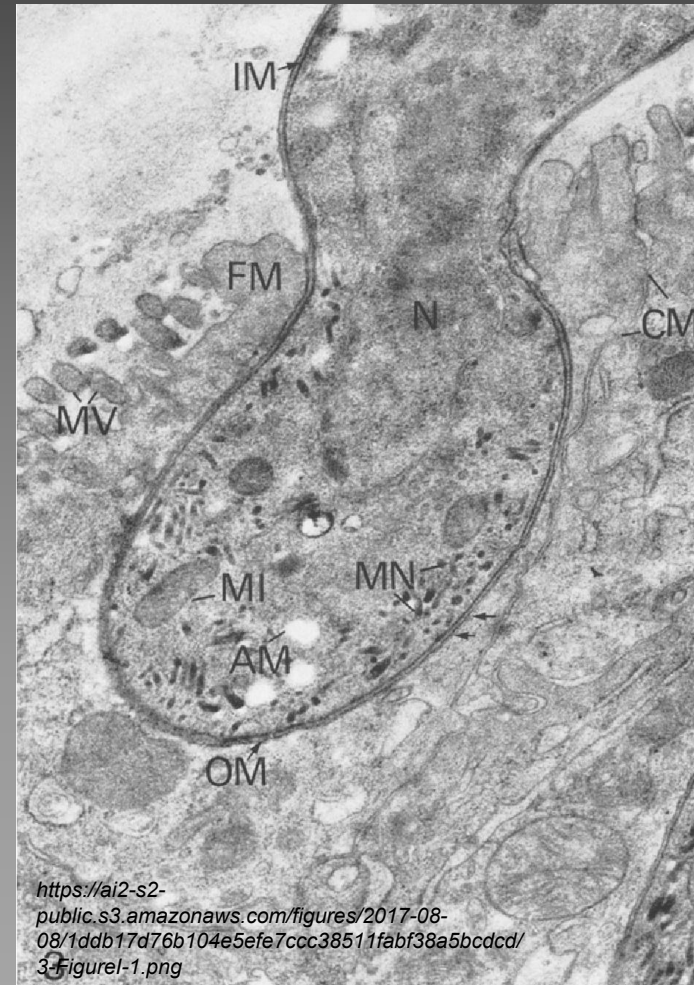
- Эндопаразиты: Спрятаться за гемато-энцефалическим барьером

<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/royptb/364/1530/2749/F1.large.jpg?width=800&height=600&carousel=1>



Как уберечься от защитных систем хозяина?

- Эндопаразиты: Внутриклеточный паразитизм



Как уберечься от защитных систем хозяина?

- Эндопаразиты: Антигенная маскировка и прочие уловки против иммунитета



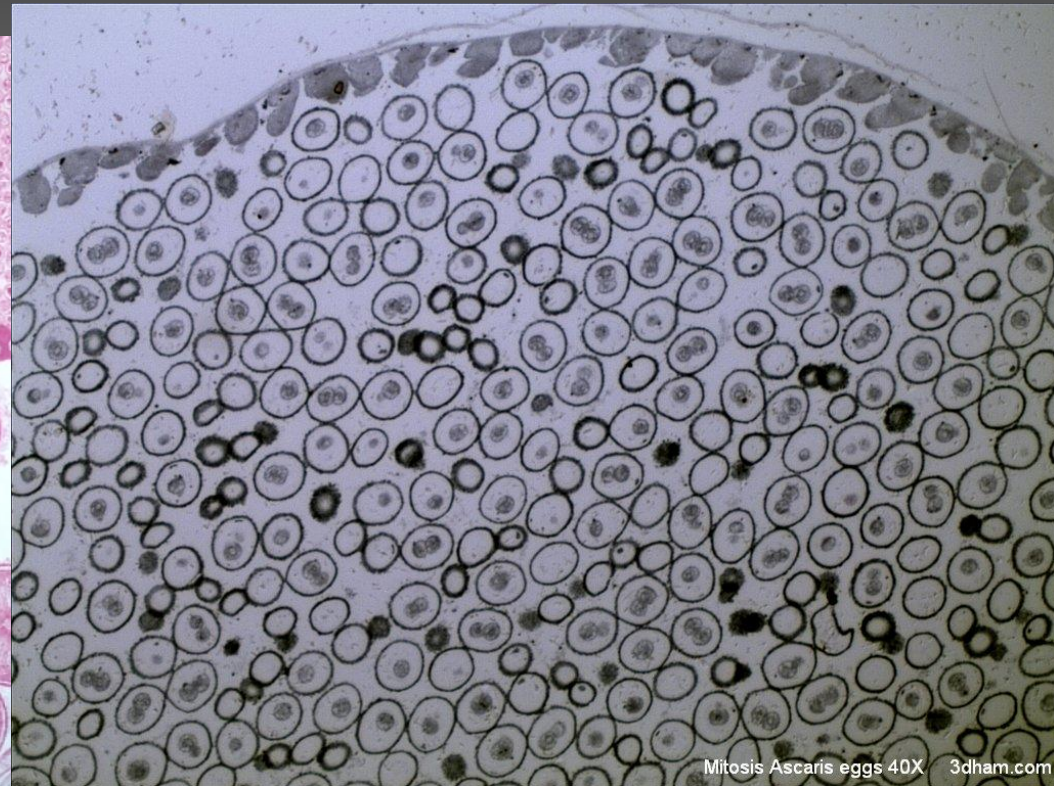
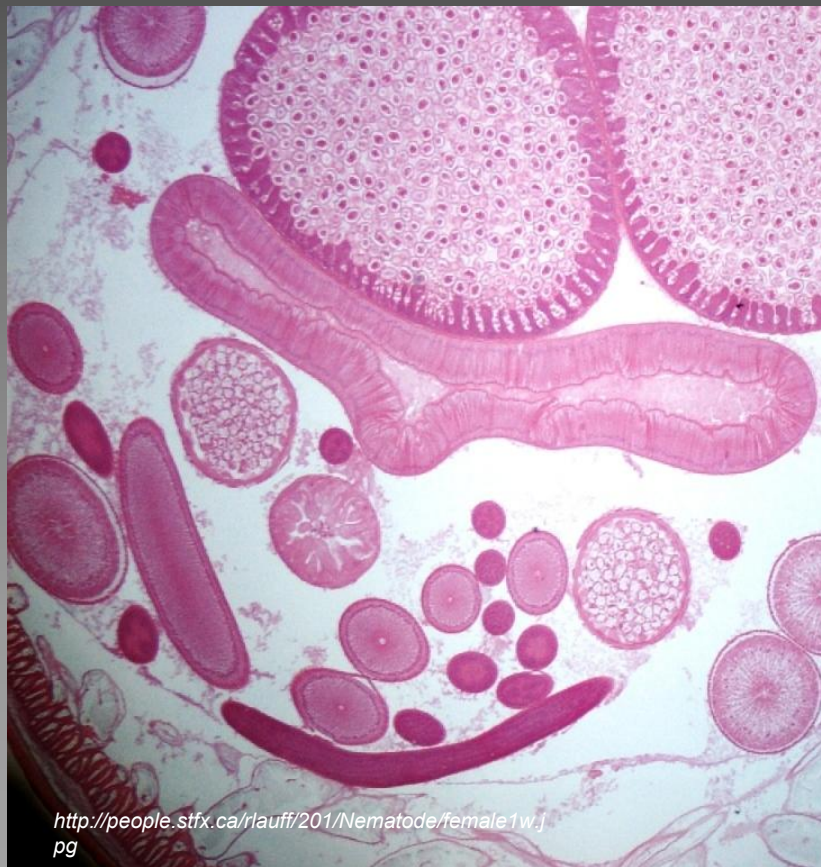
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5f/Schistosoma_mansoni2.jpg

И многое-многое другое...

Как заразить следующего
хозяина?

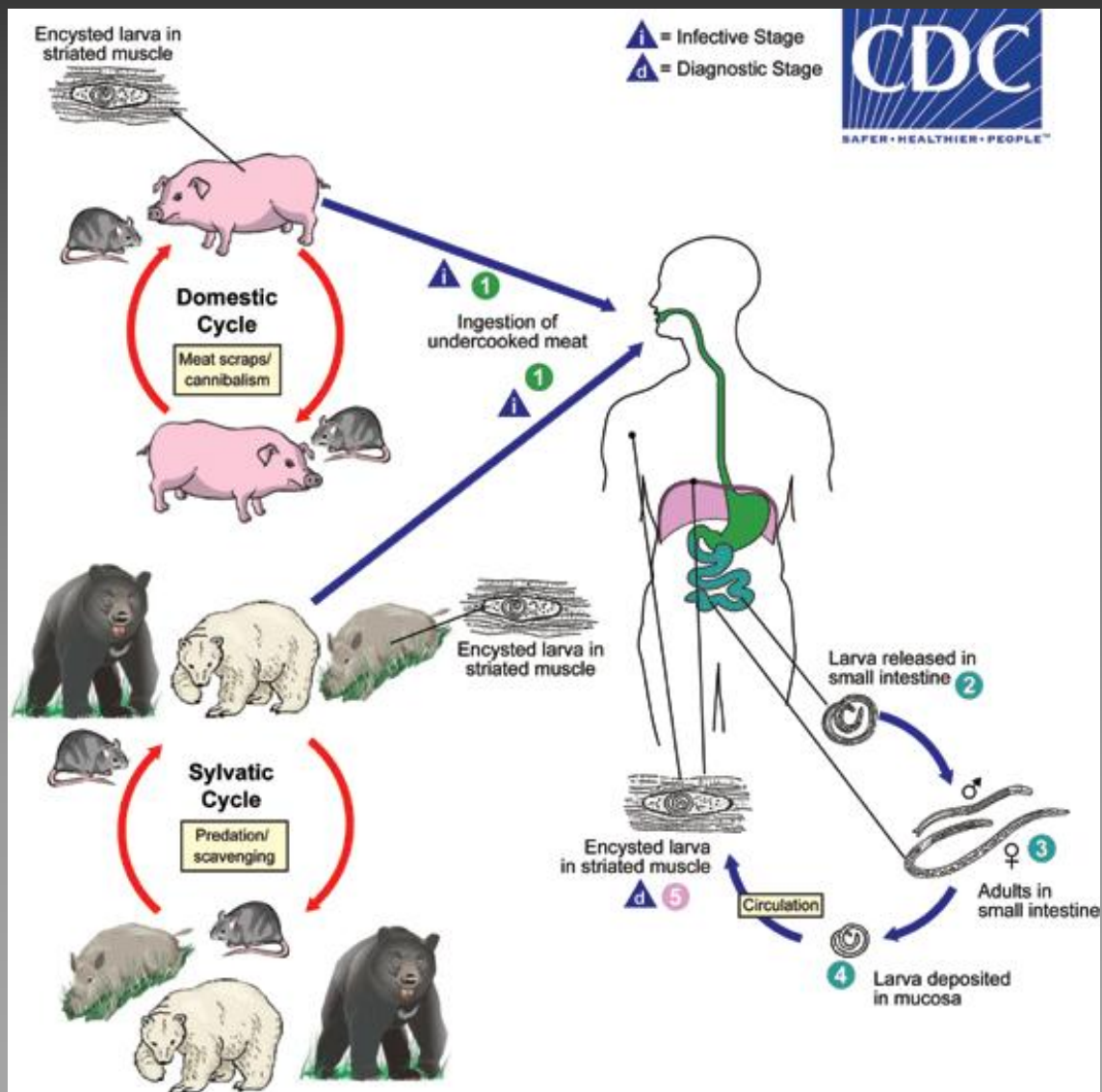
Как заразить следующего хозяина?

- Закон большого количества яиц.
Паразиты обречены быть r-стратегами.



Mitosis Ascaris eggs 40X 3dham.com

Trichinella spiralis - забота о потомстве возложена на хозяина. Внешняя среда исключена из жизненного цикла



Система *Ophiocordyceps* - *Camponotus*

Муравьи, зараженные грибами *Ophiocordyceps*, поднимаются на травинку и погибают. Гриб рассеивает споры.

de Bekker et al. *BMC Evolutionary Biology* 2014, **14**:166
<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/166>

BMC
Evolutionary Biology

RESEARCH ARTICLE

Open Access

Species-specific ant brain manipulation by a specialized fungal parasite

Charissa de Bekker^{1*}, Lauren E Quevillon¹, Philip B Smith², Kimberly R Fleming¹, Debashis Ghosh³, Andrew D Patterson^{2,4} and David P Hughes^{1*}



Промежуточный хозяин доставляет окончательному хозяину паразита



Принцип
«троянского коня»

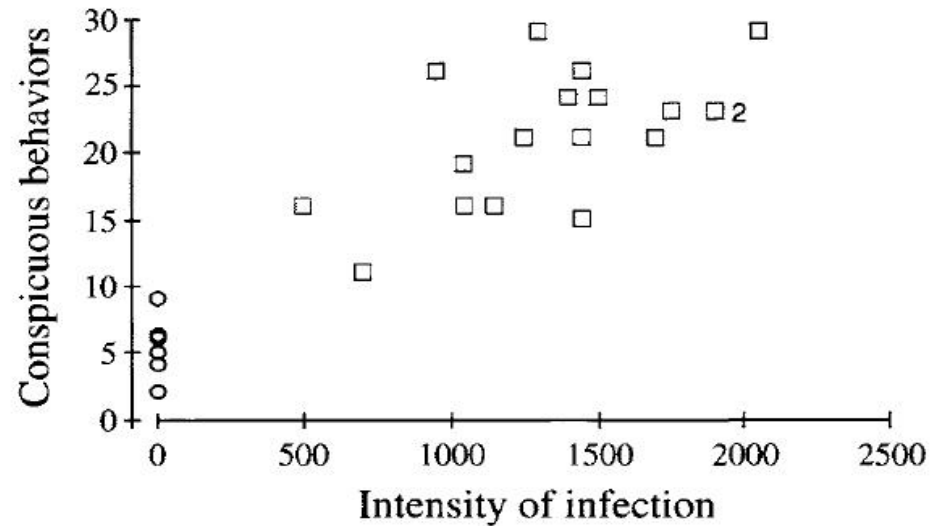
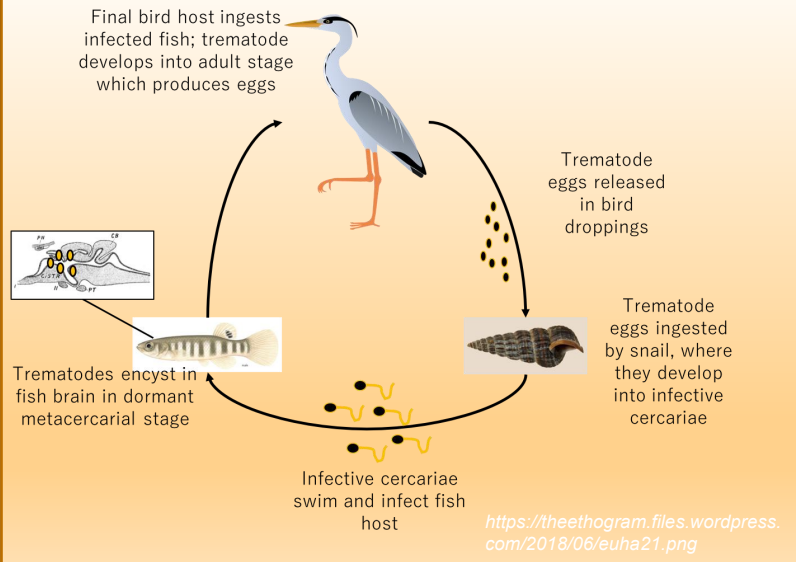


Трематода (*Euhaplorchis*) модифицирует поведение рыбы (*Fundulus*)

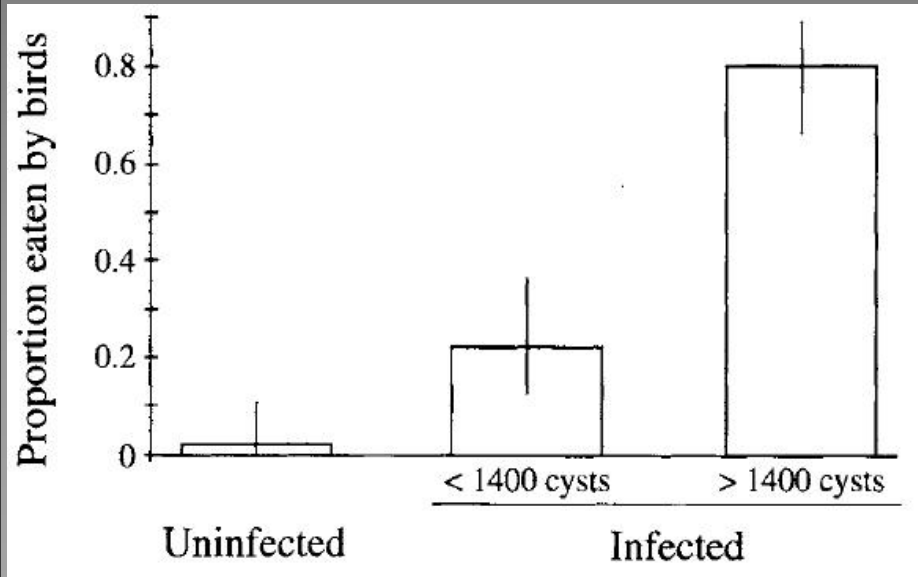
Ecology, 77(5), 1996, pp. 1390–1397
© 1996 by the Ecological Society of America

ALTERED BEHAVIOR OF PARASITIZED KILLIFISH INCREASES SUSCEPTIBILITY TO PREDATION BY BIRD FINAL HOSTS¹

KEVIN D. LAFFERTY AND A. KIMO MORRIS²
*Marine Science Institute and Department of Biological Sciences,
University of California, Santa Barbara, California 93106 USA*



Птицы - окончательный хозяин для паразита. Метацеркарии располагаются в мозге рыб (промежуточный хозяин). Зараженная рыба демонстрирует поведение, привлекающее птиц. «Троянский конь» становится активным.



Эндогенная агломерация: надо накопить побольше инвазионного начала

Echinococcus granulosus - вторичные финны. В теле промежуточного хозяина накапливается большое количество инвазивных стадий.



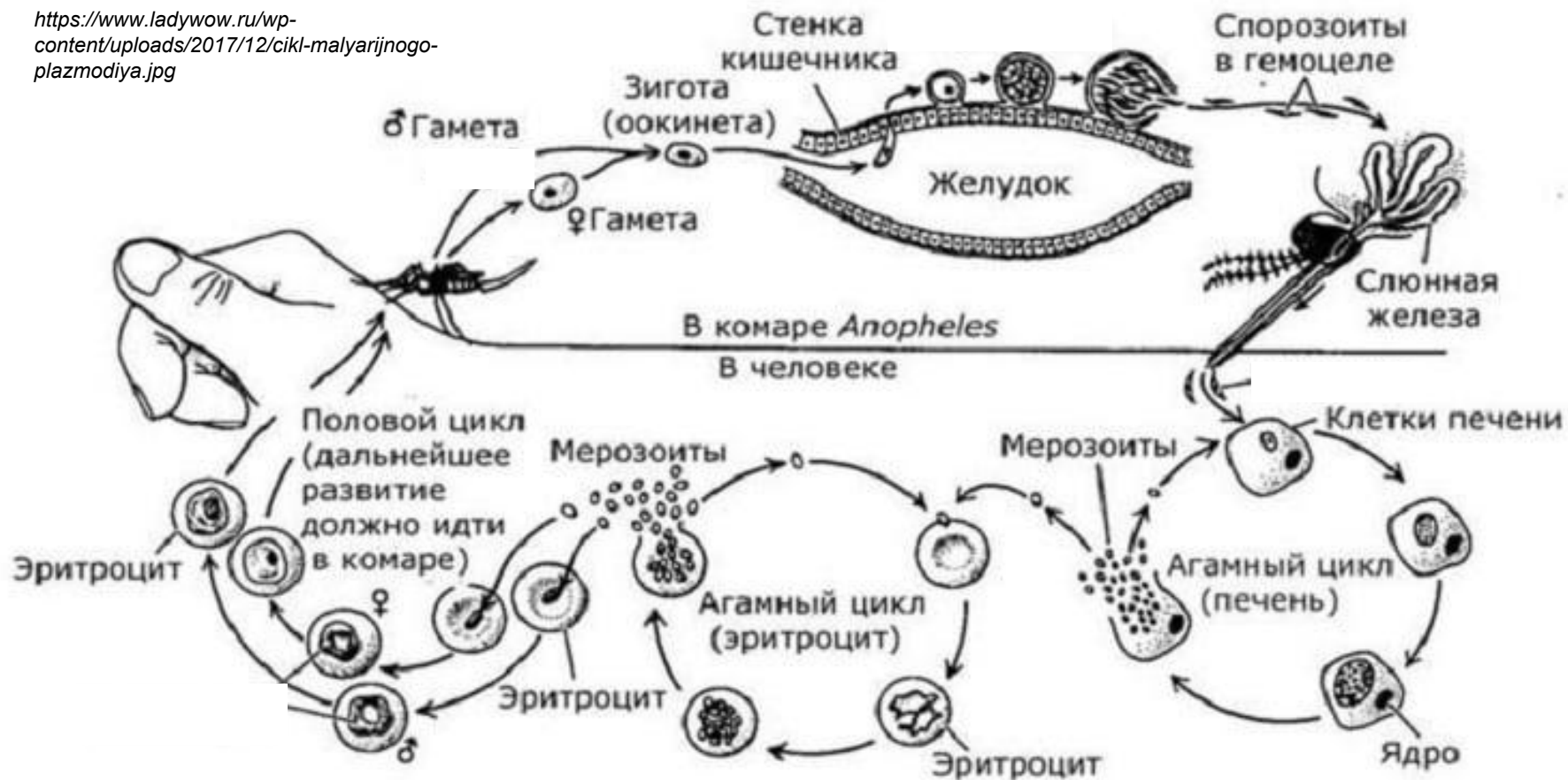
Экзогенная аккумуляция

Echinococcus granulosus - в кишечнике окончательного хозяина накапливается множество стробил, полученных извне.



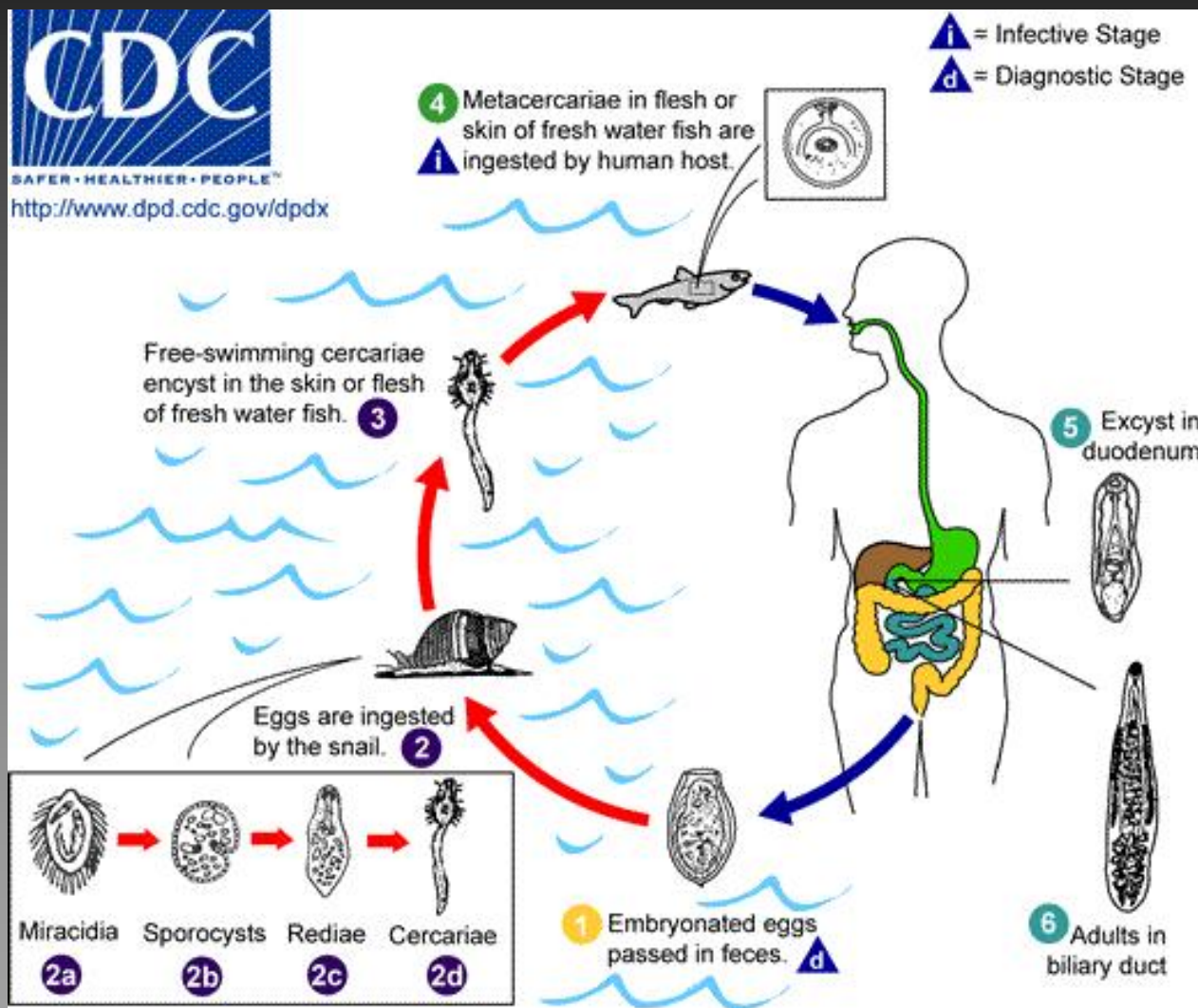
Кстати, о промежуточном и окончательном хозяине и гомологии в экологии

<https://www.ladywow.ru/wp-content/uploads/2017/12/cikl-malyarijnogo-plazmodiya.jpg>



Кто здесь окончательный, а кто промежуточный хозяин?

Кстати, о промежуточном и окончательном хозяине и гомологии в экологии



Кто здесь окончательный, а кто
промежуточный хозяин?

Кстати, о промежуточном и окончательном хозяине и гомологии в экологии

- В большинстве источников моллюски рассматриваются как первый промежуточный хозяин.
- Может все не так...
- Жизненный цикл Trematoda изначально, видимо, был рассчитан на гастропод в качестве хозяев.



*Татьяна
Александровна
Гинецинская*

Паразитарные системы

- Популяция хозяина находится во взаимодействии с популяциями паразитов.
- *Паразитарная система* - совокупность популяций всех хозяев, функционально объединенных популяцией их паразита на основе стабильных биоценотических связей

Популяция хозяина и популяция паразита

Динамика популяции тундряной куропатки во многом определяется влиянием паразитов



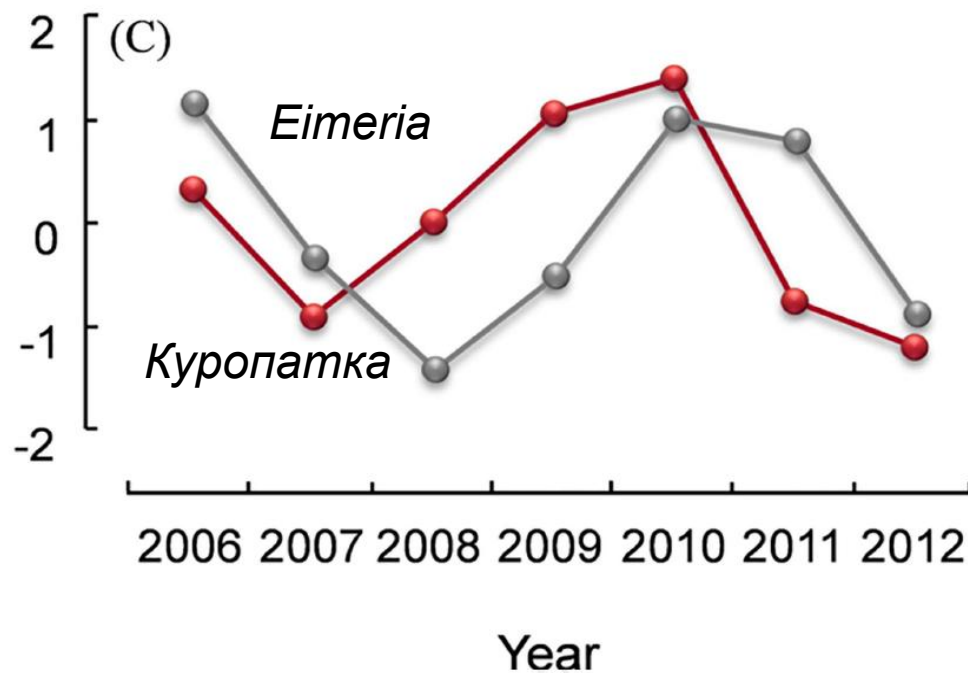
RESEARCH ARTICLE

Host-Parasite Interactions and Population Dynamics of Rock Ptarmigan

Ute Stenkewitz^{1,2,3*}, Ólafur K. Nielsen², Karl Skírnisson³, Gunnar Stefánsson⁴

¹ Faculty of Life and Environmental Sciences, University of Iceland, Askja, Reykjavik, Iceland, ² Icelandic Institute of Natural History, Garðabær, Iceland, ³ Institute for Experimental Pathology, University of Iceland, Keldur, Reykjavik, Iceland, ⁴ Science Institute, University of Iceland, Reykjavik, Iceland

* ute@ni.is

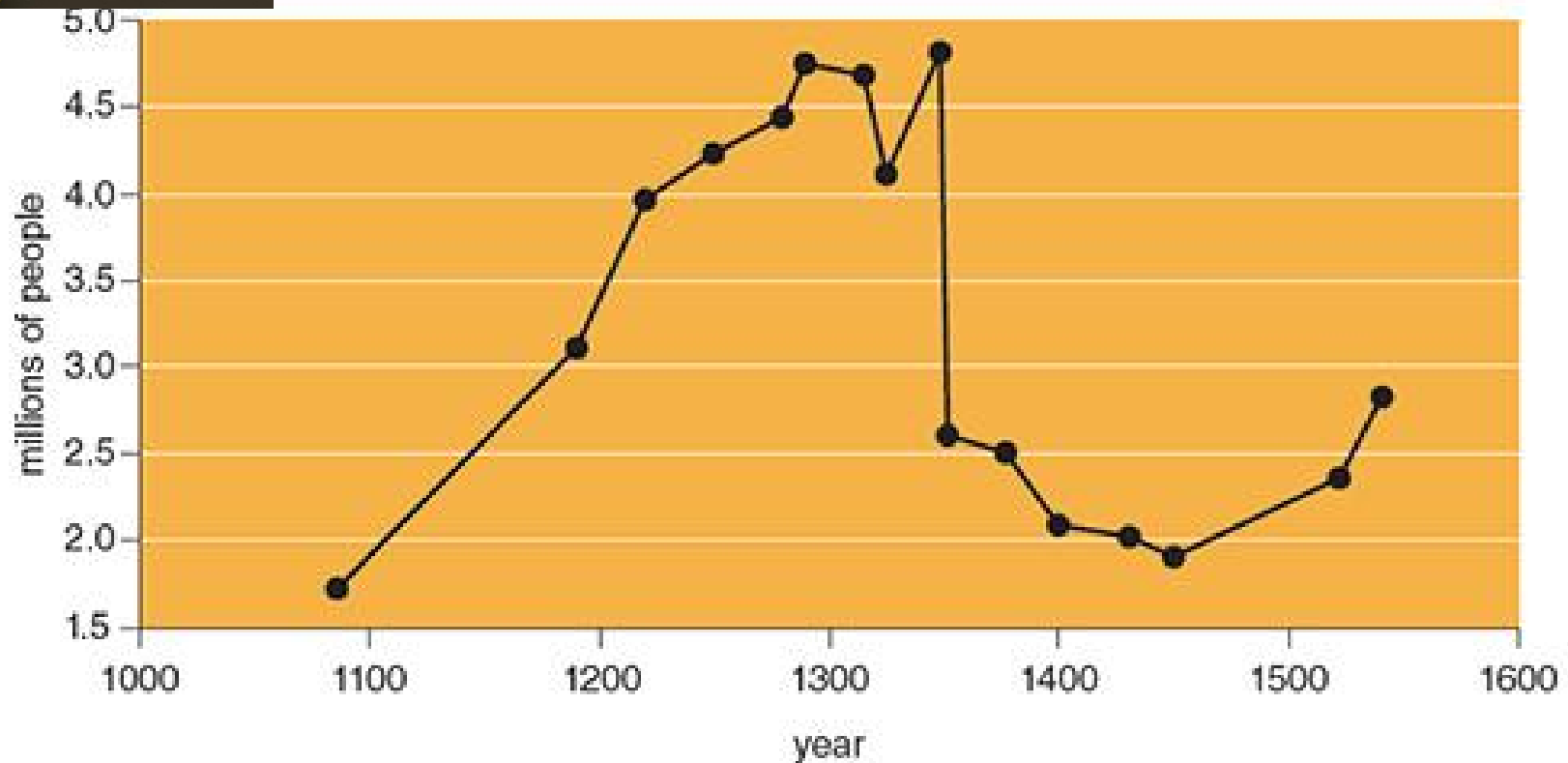


Роль паразитов в истории

Паразитарные системы, связанные с бактерией *Yersinia pestis*, включают популяции грызунов и популяции человека.

Численность популяции в Англии

<https://www.americanscientist.org/article/the-bright-side-of-the-black-death>



Внутривидовые симбиозы

Внутривидовой симбиоз у растений



<http://www.milueth.de/Moose/Norway/Polytrichum%20hyperboreum%208b%204674.jpg>



<https://thumbs.dreamstime.com/z/micrograph-red-anthered-lis-46947192.jpg>

Download from
Dreamstime.com
This watermarked copy image is for previewing purposes only.

46947192
ClaudioDivizia | Dreamstime.com

Внутривидовой симбиоз и половая структура у *Bonellia viridis*

- Самка выделяет токсичное вещество бонеллин.
- Считается, что под влиянием бонеллина происходит определение пола у личинки.



Ну и мы тоже ...

- Плод, во время внутриутробного развития, демонстрирует много черт паразитического организма



Происхождение симбиотических отношений

- Принципиальной разницы между *организацией* внутривидовых и межвидовых симбиозов нет. Но...
- Есть принципиальная разница между *эволюционными путями возникновения* внутривидовых и межвидовых симбиозов.
- Внутривидовые симбиозы - результат далеко зашедшей заботы о потомстве (генах хозяина). «Инициатива» со стороны хозяина.
- Межвидовые симбиозы - результат «заботы» симбионта о своих генах. «Инициатива» со стороны симбионта.

Происхождение симбиотических отношений

- Межвидовые симбиозы, как правило, - это результат далеко зашедших трофических связей:
 - Потребитель всю свою жизнь проводит рядом с организмом-ресурсом.
 - Промежуточное состояние - сублетальное хищничество.
- Другие пути:
 - Преадаптация к условиям среды в теле или на теле хозяина (нематоды, усногие раки).

Take home message

- Термин «Симбиоз» надо трактовать в изначальном, введенном де Бари, смысле.
- Симбиозы бывают нескольких типов, границы между которыми очень трудно провести.
- Симбиоз - это всегда плотное взаимодействие симбионта и хозяина.
- Для симбионта есть две среды: Среда I и II порядков
- Самый разнообразный тип симбиозов - паразитические симбиозы.
- Остальные типы симбиозов происходят из системы паразит-хозяин

Take home message

- Систему паразит-хозяин нельзя однозначно охарактеризовать системой значков +/-
- Системы паразит-хозяин бывают разных типов
- Система паразит-хозяин - это постоянное балансирование на грани развала системы.
- Паразитарные системы - один из ключевых элементов в организации сообществ.
- Существуют многочисленные примеры внутривидовых симбиозов.

Что почитать

- Догель В. А. Общая паразитология: учеб. для вузов //М.: Высшая школа. – 1962.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А.. Частная паразитология. Паразитические. простейшие и плоские черви: Учеб. пособие для биолог, спец, вузов/ Под ред. Ю. И. Полянского.— М.: Высш. школа, 1978.— 303 с., ил.. 1978

Опорный глоссарий

- Симбиоз
- Комменсалистический симбиоз
- Мутуалистический симбиоз
- Паразитический симбиоз
- Среда I порядка
- Среда II порядка
- Симбионт
- Хозяин