

## **Паразиты в условиях глобального изменения климата, экологических кризисов и вымирания видов**

Галина Николаевна Челомина

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН  
Владивосток, 690022, Российская Федерация  
E-mail: [chelomina@ibss.dvo.ru](mailto:chelomina@ibss.dvo.ru)*

Получена 22 декабря 2025 г.; принята к публикации 27 февраля 2026 г.

**Аннотация.** Возникший на самых ранних этапах развития жизни на Земле и имеющий огромное значение для здоровья человека и экосистем паразитизм требует особого внимания в период планетарного поликризиса. В обзоре обсуждается, как происходящие в настоящее время резкие экологические изменения, вызванные глобальным потеплением, беспрецедентным усилением антропогенного воздействия и массовым вымиранием видов, отражаются на паразитах, и какие это имеет последствия. Описываются современные классификации специфичности паразитов к хозяевам и методы её определения, а также факторы, влияющие на численность паразитов, их вымирание и вирулентность. Обсуждаются такие актуальные темы паразитологии, как теория «компромисса» и «экологической ниши», гипотезы «совместного вымирания» хозяина и его паразитов, «эффекта разбавления». Рассматривается применение показателей эволюционной обособленности (ED) и среднего попарного филогенетического расстояния (MPD) между видами-хозяевами для оценки влияния прошлых и будущих (в рамках прогнозических моделей) вымираний на современную специфичность паразита к хозяевам. Приводятся примеры экологического моделирования реализованной специфичности паразитов и прогнозирования паразитарных инфекций у человека, домашних и диких животных. Показана связь между динамикой паразитарных сообществ и эпидемиологическими показателями, а также перспективы развития диагностической паразитологии.

**Ключевые слова:** паразиты, хозяиноспецифичность, вымирание видов, экологические кризисы.

## **Parasites in the context of global climate change, environmental crises and species extinction**

Galina N. Chelomina

*Federal Research Center for Terrestrial Biodiversity of East Asia, Far Eastern Branch of the  
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation  
E-mail: [chelomina@ibss.dvo.ru](mailto:chelomina@ibss.dvo.ru)*

Received December 22, 2025; accepted February 27, 2026

**Abstract.** Parasitism, which emerged at the earliest stages of life on Earth and is of great importance for human health and ecosystems, requires special attention during periods of planetary polycrisis. This review briefly discusses how the current drastic environmental changes caused by global warming, unprecedented intensification of anthropogenic impact, and mass extinction of species affect parasites and their consequences. Modern classifications of parasite host specificity and methods for its determination are described, as well as factors influencing parasite abundance, extinction, and virulence. Such current topics as the “trade-off” and “ecological niche” theories, the “co-extinction” hypotheses of host and parasites, and the “dilution effect” are discussed. The application of evolutionary distinctiveness (ED) and the mean pairwise phylogenetic distance (MPD) between host species to assess the impact of past and future (within predictive models) extinctions on current contemporary parasite host specificity is considered. Examples of ecological modeling of realized parasite specificity and the prediction of parasitic infections in humans, domestic animals, and wild animals are presented. The relationship between parasite community dynamics and epidemiological indicators is demonstrated, as well as prospects for the development of diagnostic parasitology.

**Keywords:** parasites, host specificity, species extinction, environmental crises.

## **Введение**

Представляя наиболее выгодный способ существования живых организмов в отношении энергетического обмена и физиологических аспектов, паразитизм приобрёл необычайно широкое распространение в природе. Паразиты (в основном передающиеся трофическим путём) имеют значительную биомассу в экосистемах, превышающую биомассу высших хищников, и примерно 75% связей в пищевых сетях включают паразитические виды (Kuris et al. 2008; Hammerschmidt et al. 2009). По усреднённым данным паразиты составляют около 20% от общего числа видов, а их существование возможно только в составе паразитарных систем (Лебедев 1979; Чайка 2025). Некоторые биологические особенности, глобальное распространение, высокое разнообразие и обилие паразитов практически во всех экосистемах позволяют им играть ключевые роли во многих экологических и эволюционных процессах, включая регуляцию численности популяций хозяев, биологическую диверсификацию и видообразование (Lefevre et al. 2008; Tompkins et al. 2011; Gomez, Nichols 2013; Wood, Johnson 2015; Ройтман, Беэр 2018; Giari et al. 2020; Ayodele 2025). Существует более 40 определений паразитизма, для которых три концепции – экологическая, метаболическая и патофизиологическая – являются основными (Чайка 2025). Относительно новая эволюционно-генетическая теория рассматривает паразитизм как генетический феномен, основанный на формировании надорганизменных генных систем через интеграцию генных систем различных организмов (Астафьев, Петров 1992; Жигилева 2017).

Несмотря на свою сложность паразитизм подчиняется чётким закономерностям, а локализация паразитов в хозяине определяется синергетическими и системологическими принципами, формируя в процессе взаимодействия сложные эколого-паразитарные системы. Нарушение устоявшихся связей в природных сообществах, включая паразитарные системы, может приводить к вспышкам инфекционных и инвазионных заболеваний, поскольку воздействие антропогенных факторов затрудняет взаимный отбор на совместимость у паразита и хозяина, нередко вызывая противоположный эффект. Детерминантами положительных и отрицательных временных трендов в популяциях паразитов являются характеристики, как самих паразитов, так и их хозяев (Кожоков 2007; Wood 2025). Анализ многолетних наблюдений показал, что за последнее столетие резко возросло число пандемий и случаев появления новых инфекций с высоким уровнем воздействия на здоровье человека (Carlson et al. 2025). По прогнозам, в условиях глобальных климатических и экологических перемен численность многих паразитов будет расти, и будет увеличиваться вероятность заражения человека, домашних и диких животных (Zhou et al. 2008; Челомина 2017; Орлова, Орлов 2019; Ayodele 2025; Bussi eres-Fournel, Poisot 2025; Wood 2025).

В работе даётся краткое описание того, как влияют на паразитов наблюдаемые в настоящее время резкие экологические сдвиги, обусловленные глобальным изменением климата, многовекторной прогрессирующей антропогенной нагрузкой и массовым вымиранием видов, и каковы последствия этих изменений.

### **Хозяиноспецифичность и динамика численности паразитов**

Хозяиноспецифичность является одной из главных характеристик каждого паразитического вида. Первое научное определение паразитизма, предложенное Р. Лейкартом в конце XIX века, заложило основу для классификации хозяиноспецифичности. Согласно одной из ранних и простейших классификаций высокая специфичность подразумевает паразитирование только на одном виде хозяина (что указывает

на узкую специализацию паразита), а паразиты, способные заражать несколько видов, имеют более широкую специализацию и считаются универсальными. В процессе дальнейшего более детального изучения взаимоотношений паразита и хозяина первоначальное определение стало более сложным и детализированным; в частности, при описании специфичности паразита стали учитывать особенности его хозяина (Астафьев, Петров 1992; Балашов 2001; Чайка 2025). Из всего многообразия определений специфичности взаимоотношений между паразитом и его хозяином, существующих в отечественной науке, одним из наиболее удачных можно назвать определение В. А. Догеля, сформулированное им в середине прошлого столетия: «специфичность – это известная приуроченность определённых видов паразитов к определённым же видам хозяев». Б. Е. Быховский дополнил эту концепцию, предложив рассматривать специфичность как потенциальную способность паразита взаимодействовать с определённым кругом хозяев. Фактическая же встречаемость паразита на конкретном хозяине, наблюдаемая в природе или в ходе экспериментов, служит проявлением этой потенциальной возможности. Аналогичная интерпретация специфичности и встречаемости была принята также в англоязычной научной литературе (Балашов 2001).

В настоящее время выделяют три типа специфичности: (1) строгая специфичность к хозяину, т. е. паразит привязан к одному конкретному виду хозяина; (2) филогенетическая специфичность к хозяину, когда паразит способен заражать близкородственные виды хозяев; и (3) экологическая специфичность к хозяину, если круг хозяев паразита определяется их экологическими характеристиками (Calixto-Rojas et al. 2025). Другая, более градуалистская классификация, учитывает лишь два параметра – количество инфицированных видов хозяев и степень их родства. В ней выделяется несколько классов специфичности к хозяину: (1) специализированные паразиты, которые заражают только один вид хозяина; (2) промежуточные специалисты, обитающие на двух близкородственных видах; (3) промежуточные генералисты, использующие два или более близких видов хозяев, образующих монофилетическую группу; (4) и генералисты, способные паразитировать на двух или более видах хозяев, принадлежащих к различным филогенетическим группам (Calixto-Rojas et al. 2025). В русскоязычной литературе для описания специфичности паразитов обычно используется термин «гостальность», введённый Е. Н. Павловским в 1934 г. (Матросов и др. 2023). По этому признаку паразиты классифицируются как моногостальные (ограничены одним видом хозяина), олигогостальные (имеют несколько хозяев) и полигостальные (характеризуются широким спектром видов-хозяев). Высокая степень гостальной специфичности часто свидетельствует о длительном процессе совместной эволюции паразита и хозяина, а также может быть результатом их изоляции. Низкая специфичность объясняется сходством экологических ниш или филогенетическим родством между животными-хозяевами. Ключевыми факторами, определяющими гостальную специфичность, являются соответствие потребностей паразита условиям его существования в хозяине и наличие у паразита механизмов для преодоления защитных реакций хозяина (Жигилева 2017). Гостальная специфичность имеет генетическую природу, причём в ряде случаев удаётся локализовать генетические участки, отвечающие за выбор хозяина паразитом. Поскольку вирулентность паразита обычно контролируется небольшим количеством генов, специфичность является стабильно наследуемым признаком (Жигилева 2017; Gaudriault et al. 2006).

Анализ хозяиноспецифичности видов моногеней рода *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832, заражающих рыб семейства Profundulidae, выявил весь диапазон

паразитохозяинных связей, однако какой-либо чёткой закономерности (например, филогенетической или географической) в них замечено не было (Calixto-Rojas et al. 2025). Напротив, у миксоzoидного паразита рыб *Ceratonova shasta* Noble, 1950 в штате Орегон (США) были обнаружены разные генетические линии и подтверждена гипотеза о том, что тип 0 у местной стальноголовой форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) и тип I у чавычи *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792) эволюционировали со специализированной стратегией адаптации к хозяину, в то время как тип II у кижуча *O. kisutch* (Walbaum, 1792) возник благодаря универсальной стратегии (Breyta et al. 2020). Это можно объяснить постоянной «гонкой вооружений» [«гипотеза Чёрной (Красной) Королевы»] между хозяином и паразитом, которые постоянно адаптируются друг к другу, чтобы выжить (Van Valen 1973). Эволюционная динамика системы хозяин-паразит приводит к появлению и поддержанию разнообразных генотипов у паразитов (с различной вирулентностью) и их хозяев (с разной восприимчивостью); взаимодействие между ними имеет важные эволюционные и экологические последствия (Barribeau et al. 2014).

В целом, специфичность паразита к хозяину является результатом его эволюционной истории и связей с хозяевами, что выражается в широте спектра и разнообразии видов, которые он способен заражать. Разработаны различные методы определения специфичности паразита к хозяину (таб. 1), однако для более полного осмысления эволюционных и экологических факторов, формирующих паразитохозяинные взаимоотношения, особенно в отношении узкой специализации паразита на конкретном виде хозяина, эти методы нуждаются в дальнейшем развитии и дополнениях (Wells, Clark 2019).

Понимание того, как паразиты выбирают себе хозяев, необходимо для предсказания их способности переходить на новые виды и вызывать болезни. Связь между тем, кого паразит может заразить, насколько часто он встречается и насколько сильно заражает, обычно рассматривается в рамках двух основных гипотез: «компромисса» (Anderson, May 1982) и «экологической ниши» (Hutchinson 1957). Гипотеза «компромисса» предполагает, что паразиты, способные заражать много разных видов (генералисты), будут менее распространены и будут вызывать менее сильное заражение, чем паразиты, специализирующиеся на одном или нескольких видах, поскольку генералистам сложнее приспособливаться к защитным механизмам разных хозяев (из-за более высоких затрат на адаптацию к иммунной системе нескольких видов). Согласно гипотезе «ширины ниши» именно паразиты-генералисты, заражающие больше видов, лучше приспособлены к распространению в сообществах хозяев, и поэтому будут встречаться чаще, вызывая более сильное заражение. Одно из подтверждений гипотезы «ширины ниши» было получено при изучении паразитов крови из родов *Plasmodium* Marchiafava et Celli, 1895 и *Haemoproteus* Kruse, 1890, заражающих домовых воробьёв (Cebrián-Camisón et al. 2025).

Концепция экологической ниши, получившая наиболее полное развитие в работах Е. Н. Павловского и В. А. Догеля (т. е. ещё до появления самого термина), является одним из основополагающих принципов паразитологии, и её использование оказалось достаточно перспективным (Балашов 2005). Достижения в экологическом моделировании привели к выводу, что применение теории «ширины ниши», адаптированной к определённому хозяину, может способствовать лучшему пониманию того, какие хозяева могут быть у паразита. Ключевым элементом теории ниш считается различие между потенциальными ресурсами (тем, что вид мог бы использовать) и условиями окружающей среды, которые влияют на доступность и исполь-

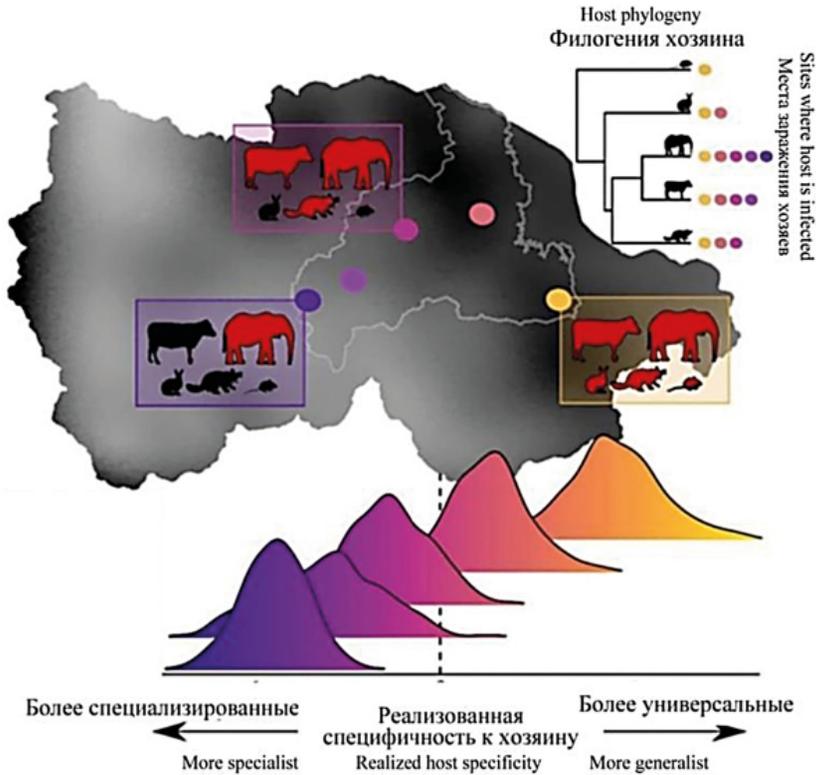
**Таблица.** Методы и методологические подходы определения хозяиноспецифичности (по: Wells, Clark 2019).

**Table.** Methods and methodological approaches for determining host specificity (after Wells, Clark 2019).

<b>Метод Method</b>	<b>Методологический подход Methodological approach</b>
Число инфицированных хозяев.	Подсчёт количества заражённых видов хозяев. Этот базовый показатель не учитывает такие характеристики видов хозяев, как филогенетические или экологические связи.
Индексы разнообразия, отражающие вариации в составе сообщества (например, индекс Шеннона-Винера, филогенетическое разнообразие, UniFrac).	Меры разнообразия, основанные на численности и/или характеристиках, приписываемых ряду наблюдаемых видов-хозяев (т. е. филогенетическое разнообразие).
Географическая специфичность и сменяемость ареала хозяев ( $\beta$ -разнообразии).	Меры различия ареалов паразита в разных регионах, напоминающие меры $\beta$ -разнообразия.
Филогенетическая и/или функциональная специфичность.	Измерение расстояний между парами видов-хозяев с точки зрения филогенетических или функциональных связей. Измерение расстояний можно взвешивать по распространённости, чтобы придать больший вес часто заражаемым видам-хозяевам.
Сетевые индексы специализации ( $d'$ ).	Рассчитываемые на основе двусторонних сетей взаимодействия хозяина и паразита, эти индексы измеряют взаимодействие паразита с рядом потенциальных видов хозяев (т. е. отобранным пулом видов хозяев), взвешенное относительно взаимодействий с хозяевами, демонстрируемых другими паразитами в сообществе.
Степень соответствия между филогениями хозяина и паразита.	Меры соответствия филогений хозяина и паразита, используемые для описания моделей возможной коэволюции на уровне сообщества. Выводы о специфичности делаются на основе того, насколько тесно эволюция паразита связана с эволюцией хозяина.
Неоднородность компетентности хозяев.	Распространение паразитов в сообществах хозяев может в значительной степени определяться вариативностью их потенциальных хозяев и резервуарного потенциала. До настоящего времени такие показатели редко применялись для измерения специфичности к хозяину, но для оценки её пластичности они могут быть особенно полезны.

зование этих ресурсов (экологическая фильтрация). Таким образом, локальные различия в среде обитания определяют, какие виды животных или растений будут заражены паразитом. При этом паразит, уже имеющий механизмы для заражения разных хозяев, может быстро адаптироваться к новым условиям и переключаться на новых жертв. Изменения специфичности к хозяину во времени и пространстве связаны с колебаниями числа потенциальных хозяев и экологическими ограничениями, хотя на практике часто игнорируется тот факт, что региональные данные отражают лишь проявление паразитарной специфичности в определенных условиях,

т. е. «реализованную» специфичность. Тем не менее выборка хозяев для паразита осуществляется в рамках градиента окружающей среды, который влияет на возможность взаимодействия паразита с каждым потенциальным видом хозяина (рис. 1). При этом истинный, или «базовый» диапазон хозяев, который паразит потенциально может использовать, обычно остается за рамками анализа (Wells, Clark 2019). Согласно прогнозам, основанным на теории экологической ниши и модели максимальной энтропии (MaxEnt), изменение климата в будущем приведёт к появлению новых благоприятных местообитаний для фитопатогенного оомицета *Phytophthora*



**Рис. 1.** Влияние фильтров окружающей среды в географическом ареале паразита на его реализуемую специфичность к хозяину (по: Wells, Clark 2019). Графики плотности отображают вероятности того, что наблюдаемые филогенетические расстояния между парами хозяев отличаются от ожидаемых (представляющих весь пул хозяев, встречающийся в данном месте) для каждого участка. Более отрицательные значения (тёмно-фиолетовые тона) указывают на то, что паразит заражает хозяев, которые очень тесно связаны, чем ожидалось, т. е. означают специализацию; более положительные значения (тёплые жёлтые тона) предполагают генерализм.

**Fig. 1.** Effect of environmental filters within a parasite's geographic range on its realized host specificity (after Wells, Clark 2019). Density plots display the probabilities that observed phylogenetic distances between host pairs differ from expected ones (representing the entire host pool occurring at a given location) for each site. More negative values (dark purple tones) indicate that the parasite infects hosts that are more closely related than expected, indicating specialization; more positive values (warm yellow tones) suggest generalism.

*cinnamomi* Rands в высокоширотных частях Китая; при этом область с высокой степенью пригодности значительно расширится, а центр распространения сместится на северо-восток (Zhang et al. 2025).

Анализ имеющихся данных позволяет считать, что глобальные изменения, такие как деградация биоразнообразия, повышение температуры и загрязнение окружающей среды (в том числе инвазивными видами), оказывают влияние на численность паразитов (включая возможность их полного исчезновения), и эта реакция зависит от конкретного вида паразита и характера воздействия (Ayodele 2025; Carlson et al. 2025; Wood 2025). Выделяют физические (повышение температуры, фрагментация и упрощение среды обитания), химические (увеличение токсичных поллютантов и пищевых загрязнителей) и биологические (иммунитет хозяина, численность устойчивых и уязвимых промежуточных и окончательных хозяев) факторы, влияющие на общую численность паразитов. Например, увеличение температуры и химические факторы положительно влияют на обилие устойчивых, но отрицательно – уязвимых промежуточных и окончательных хозяев. В свою очередь, обилие как устойчивых, так и уязвимых хозяев положительно коррелирует с численностью самого паразита. Токсичные загрязнители и повышение температуры связаны отрицательной зависимостью с иммунитетом хозяина, усиление которого имеет высокую отрицательную корреляцию с конечной численностью паразитов. Таким образом, различные антропогенные и природные изменения, воздействующие на среду обитания и сообщества хозяев, могут либо способствовать, либо препятствовать распространению паразитов. Оценить количественно суммарный эффект глобальных изменений на паразитов сложно без долгосрочных данных о том, как они реагируют на множество стрессоров (Wood 2025).

У млекопитающих фрагментация мест обитания, урбанизация и сокращение биоразнообразия оказывает существенное влияние на разнообразие и распространённость паразитов. Например, популяции африканских львов, обитающие в охраняемых районах, имеют более богатое паразитарное сообщество по сравнению с теми, которые живут за пределами заповедников (что является свидетельством зависимости паразитарного разнообразия от целостности экосистемы) (Munson et al. 2010). У грызунов по мере ухудшения состояния среды обитания наблюдается сокращение численности паразитов, приспособленных к конкретным условиям, и увеличение числа паразитов-универсалов. Исследования на других группах животных показали обратную корреляцию между уровнем загрязнения в речных и эстуарных экосистемах и обилием паразитов у рыб (Blanaer et al. 2009); а снижение видового и численного разнообразия паразитоидных ос имело выраженную связь с интенсификацией агропроизводства и гомогенизацией ландшафтов (Ayodele 2025).

### **Вымирание видов в системе паразит-хозяин**

В настоящее время особое внимание уделяется изучению проблемы вымирания видов паразитов в ответ на сокращение численности или исчезновение их хозяев, наблюдаемые темпы вымирания которых даже по самым сдержанным оценкам примерно в 100 раз превышают обычные фоновые показатели. Только у млекопитающих более 25% всех видов находятся под угрозой исчезновения, и утрата любого из них неизбежно повлияет на другие связанные с ним виды, включая паразитов, создавая риски каскадных вымираний (Farrel et al. 2021; van Dijk, De Baets 2022).

Несмотря на небольшое количество задокументированных подтверждающих данных, считается, что наиболее часто происходит одновременное вымирание

паразита и хозяина. Концепция совместного вымирания возникла из представления о том, что паразит, полностью зависящий от одного вида хозяина, вымирает вместе с ним (Farrel et al. 2021). Однако паразиты могут пережить исчезновение хозяина, адаптируясь к новым условиям, например, переходя к другому, более многочисленному в экосистеме виду-хозяину. Это так называемый «эффект разбавления» (или «эффект приманки»). Нецелевой (аберрантный) хозяин становится тупиком для паразита, так как он препятствует передаче инфекции через различные механизмы, что существенно снижает распространённость паразитарных заболеваний. «Суммарный эффект увеличения видового разнообразия, снижающий риск заболеваний», рассматривается как важный естественный механизм защиты для хозяина (van Dijk, De Baets 2022; Silva, Soares 2025). Универсальность «эффекта разбавления» и его значение для здоровья человека активно обсуждаются (Carlson et al. 2025). Вместе с тем известно, что в широких географических и таксономических масштабах видовое богатство хозяев и паразитов тесно и положительно коррелируют (эффект «разнообразие порождает разнообразие»), что становится результатом как экологических, так и эволюционных процессов (Mahon et al. 2024; Carlson et al. 2025). Вымирание паразитов, отражающее, в частности, неудачные передачи паразитов от хозяина к хозяину («долг вымирания»), может быть значительно более распространённым явлением, чем было принято считать ранее, и его последствия для хозяев и стабильности экосистем пока остаются неясными (Voast et al. 2025). Для оценки риска совместного вымирания недавно разработан новый и более точный количественный показатель – скорость кофилогенетического вымирания ( $E_c$ ), который учитывает эволюционные взаимосвязи между паразитами и их хозяевами (Mulvey et al. 2022).

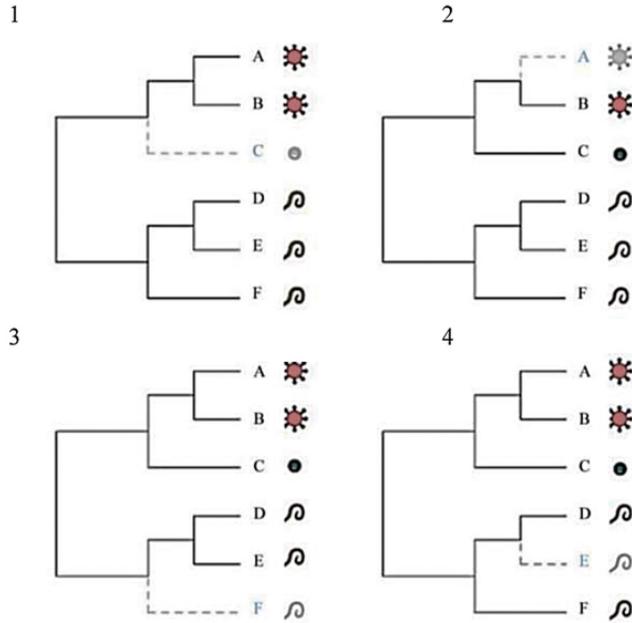
Вымирание видов проявляется по-разному в различных группах организмов и на разных территориях, а влияние признаков хозяина на вымирание и разнообразие паразитов может быть довольно сложным. Например, несмотря на то, что виды с большим ареалом и крупными размерами тела обычно имеют больше паразитов, первые менее подвержены вымиранию, а вторые, наоборот, более уязвимы (Farrell et al. 2021). Выделяют четыре главных механизма, основанных на биологических особенностях видов, через которые изменение климата может влиять на вероятность выживания паразитов. Они включают (1) метаболические стратегии: паразиты, менее защищенные от непредсказуемых колебаний температур своими пойкилотермными хозяевами, будут наиболее уязвимыми, в то время как паразиты гомойотермных хозяев могут при этом извлечь выгоду; (2) размер тела хозяина: из-за повышенного риска совместного вымирания и последующей потери своих ниш паразиты крупных животных, медленнее адаптирующихся к изменениям климата, будут более уязвимыми; (3) специфичность хозяина: узкоспециализированные паразиты в целом подвержены рискам совместного вымирания в большей степени, однако паразитирование на видах-хозяевах с более стабильной демографической структурой снижает уровень их уязвимости; и (4) передача и сохранность: повысить угрозу вымирания может разобщение экологических ниш для независимых стадий жизненного цикла паразита (Cizauskas et al. 2017).

Исследование прошлых вымираний хозяев вносит значительный вклад в понимание со-вымирания и современных моделей специфичности паразитов к хозяевам. Анализируя исторические данные, можно выяснить, как вымирание хозяев приводило к вымиранию паразитов, и как это повлияло на специфичность современных видов-паразитов. Вымирание видов-хозяев оказывает влияние на эволюционное положение выживших, делая их более обособленными, особенно в кладах с высоким уровнем

вымирания. Это, в свою очередь, приводит к изменениям в филогенетической специфичности паразитов, обитающих на этих хозяевах. Одним из методов оценки того, как вымирание хозяев влияет на филогенетические расстояния между видами, является использование меры эволюционной обособленности (ED; обычно выражается в миллионах лет эволюции). Рассчитывается ED по положению вида на филогенетическом древе, которое отражает его эволюционную историю и вклад в биоразнообразие. Виды, отделившиеся от других на ранних этапах эволюции и имеющие мало или не имеющие близких современных родственников, обладают высокой ED. Виды, принадлежащие к молодым группам с быстрым видообразованием и без значительного вымирания, будут иметь низкий показатель ED. Исследователи обнаружили, что существует отрицательная корреляция между ED хозяина и разнообразием паразитов, которыми он заражён. Это означает, что хозяева, занимающие обособленное положение на эволюционном древе млекопитающих, обычно имеют меньшее разнообразие паразитов. Наблюдаемую закономерность можно объяснить тем, что хозяева с высоким уровнем ED, как правило, обладают уникальной физиологией или особенностями эволюции. Предполагается также, что эволюционно более обособленные хозяева могли утратить своих паразитов вследствие вымирания родственных видов, которые служили им резервуаром. Несмотря на то, что высокая ED может сократить общее число паразитов у хозяина, а оставшиеся виды способны проявить себя как узкоспециализированные или широко распространённые филогенетические специалисты в зависимости от того, как складывались паразитохозяинные отношения до вымирания (рис. 2) (Farrel et al. 2021).

С помощью анализа глобальной базы данных, объединяющей информацию о современных взаимодействиях млекопитающих и их паразитов с данными о вымерших видах млекопитающих и Филогенетическим атласом макроэкологии млекопитающих (PHYLACINE), который охватывает последние ~130000 лет (<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecy.2443/supinfo>; <https://doi.org/10.5061/dryad.bp26v20>), можно рассчитать ED видов в периоды до и после вымирания. Разница в значениях служит показателем увеличения ED и возрастающей филогенетической изоляции. Считается, что видом с наибольшим повышением ED является азиатский слон *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 – единственный выживший представитель рода, который, согласно геномным данным, более тесно связан с вымершим мамонтом, чем с африканскими слонами. Из 36 паразитов азиатского слона 22 отмечены исключительно у этого вида, и существует предположение, что шерстистый мамонт мог обеспечить распространение паразитов между ареалами африканских и азиатских слонов (Palkopoulou et al. 2018; Farrel et al. 2021).

Разнообразие реакций паразитов на потерю даже одного вида хозяина затрудняет точное прогнозирование влияния вымирания на их современную специфичность к хозяину. Однако события вымирания можно смоделировать, рассматривая разные сценарии: (1) вымирают сразу все хозяева; (2) хозяева вымирают постепенно (что более реалистично); (3) вымирает только часть хозяев. В этом подходе в качестве показателя специфичности к хозяину используют значение среднего попарного филогенетического расстояния между видами-хозяевами (MPD; оценивает, насколько близко связаны хозяева, которых заражает паразит). Сравнение MPD до и после прогнозируемого вымирания показывает, что часть генералистов может стать паразитами одного хозяина (понижение MPD до нуля), или специалистами (снижение MPD), а другие, наоборот, могут перейти от узкой специализации к универсальности (повышение MPD). Примером изменения в направлении специализации и универсальности



**Рис. 2.** Примеры влияния вымирания хозяев на специфичность паразитов (по: Farrel et al. 2021). Каждая фигура представляет собой гипотетический вид паразита, а их положение отражает взаимодействие с хозяевами (обозначены латинскими буквами) в рамках филогении хозяев. Каждый сценарий вымирания предполагает потерю одного вида хозяина (изображённого серыми пунктирными линиями). В зависимости от исходного набора взаимодействий хозяин-паразит, вымирание вида хозяина может привести к потере паразита, принадлежащего к одному хозяину, что является примером совместного вымирания (1), реклассификации бывшего генералиста в паразита, принадлежащего к одному хозяину (2), или к более тонким изменениям, при которых средние филогенетические расстояния между хозяевами могут уменьшаться (3) или увеличиваться (4) среди оставшихся хозяев.

**Fig. 2.** Examples of the effects of host extinction on parasite specificity (after Farrel et al. 2021). Each figure represents a hypothetical parasite species, and their position reflects their interactions with their hosts (denoted by Latin letters) within the host phylogeny. Each extinction scenario involves the loss of one host species (depicted by gray dashed lines). Depending on the initial set of host-parasite interactions, the extinction of a host species could result in the loss of a single-host parasite, an example of co-extinction (1), the reclassification of a former generalist to a single-host parasite (2), or more subtle changes in which average phylogenetic distances between hosts may decrease (3) or increase (4) among the remaining hosts.

является вымирание видов хозяев у нематоды *Ophidascaris robertsi* (Sprent et Mines, 1960) и трематоды *Neodiplostomum intermedium* Pearson, 1959, заражающих австралийских млекопитающих (Farrell et al. 2021). Используя МРД в качестве показателя филогенетического разнообразия, можно также понять, как эволюционные взаимоотношения между хозяевами влияют на распространение инфекционных/инвазионных заболеваний, поскольку близкородственные виды часто обладают схожей восприимчивостью в отношении патогенов. В целом, эти результаты согласуются с общей концепцией о том, что для эволюции сложных признаков филогенетическое разнообразие видов в экологическом сообществе важнее их общего числа (Holding et al. 2021).

### **Эпидемиологический ландшафт, вирулентность и диагностика паразитов**

Взаимодействие между хозяевами, паразитами и окружающей средой описывается как «треугольник болезней»: угол хозяина включает его иммунитет, численность и жизненные характеристики; угол паразита – скорость его передачи, способность пройти весь жизненный цикл и вирулентность; а угол окружающей среды представляет собой экосистему, в которой обитают хозяин и паразит; от специфических характеристик треугольника зависят последствия всех экологических изменений (Budria, Candolin 2014; Brunner, Eizaguirre 2016). Глобальные климатические и экологические трансформации оказывают существенное воздействие на локальные экосистемы, что, в свою очередь, сказывается на популяциях паразитов и их хозяев. Эти изменения нарушают сложившийся характер взаимодействия между ними, что может привести к перестройке их эволюционных траекторий, стимулируя появление новых видов или исчезновение существующих как среди паразитов, так и среди хозяев (Brunner, Eizaguirre 2016). Долгосрочная локальная адаптация происходит под действием двух типов селективного давления: климатических колебаний (во временном масштабе) и неоднородности окружающей среды (в пространственном масштабе) (Rellstab et al. 2015; Zhang et al. 2020; Li et al. 2020).

Вымирание видов-хозяев и коэволюционирующих с ними зависимых паразитов влечёт за собой преобразование структуры и функциональных процессов в экосистемах, что может стать причиной изменения эпидемиологического ландшафта зоонозных заболеваний. Например, (1) частичное вымирание ведёт к уменьшению численности и плотности популяций, как хозяев, так и паразитов, а также к сужению их ареалов; (2) сокращение численности хозяина может инициировать вымирание паразита, предшествующее полному исчезновению хозяина; а (3) вариации в соотношении универсальных (генералистов) и специализированных паразитов в популяциях хозяев способны приводить к таким последствиям, как смещение ареалов паразитов, изменения размеров их популяций и относительной интенсивности воздействия на хозяев (Farrell et al. 2021).

Эволюционная стратегия паразита направлена на его успешную передачу, причём для широкого спектра паразитов степень передачи обнаруживает слабую или отсутствующую корреляцию с уменьшением плотности популяции хозяев. В зависимости от конкретной ситуации, как передача, так и вирулентность паразита могут либо снижаться, либо возрастать. Например, превышение определённого порога вирулентности может привести к сокращению продолжительности инфекции и, соответственно, к замедлению передачи. У паразитов с многостадийным жизненным циклом (поликсенных), включающим смену хозяев, может наблюдаться уникальная

оптимальная вирулентность для каждого хозяина, способная обеспечить максимальное повышение эффективности их передачи на всех стадиях. В некоторых экосистемах вымирание хозяев может приводить к отбору более вирулентных паразитов, что, в свою очередь, усиливает патоген-индуцированное снижение численности хозяев (Farrell et al. 2021; Carlson et al. 2025).

Глобальное потепление климата оказывает существенное влияние на эпидемиологическую картину, приводя к увеличению/уменьшению или смещению ареалов возбудителей инфекционных и инвазионных заболеваний. Изменение температурного режима и гидрологических условий создаёт новые ниши для патогенных микроорганизмов и их переносчиков, расширение ареалов и повышение численности которых относятся к факторам климатического риска. В отношении паразитарных инвазий показано, что при благоприятных климатических факторах наблюдается тенденция к смене хозяев, и это существенно затрудняет эпидемиологическое прогнозирование. Более того, вследствие климатических изменений и межвидовой миграции паразитов (от одних хозяев к другим) существует вероятность увеличения распространённости ранее редких заболеваний (Кокколова и др. 2020). Например, во всём мире в последние десятилетия увеличилась частота инвазирования человека нетипичными для него паразитами, такими как утиные шистосоматиды и дирофилярии (Богатов и др. 2019; Козлова и др. 2022; Полторацкая и др. 2022). Потепление климата и происходящие экологические трансформации также ведут к повышению потенциальных рисков межвидовой гибридизации паразитов. На примере шистосом показано, что гибриды приобретают улучшенные свойства, и поэтому межвидовая гибридизация может оказать существенное влияние на динамику заболевания, скорость трансмиссии и эволюцию паразитов (Oeu et al. 2019).

Имеется множество подтверждений того, что изменение климата может повлиять на передачу, вирулентность и эпидемиологический ландшафт. Например, в США число зарегистрированных случаев болезни Лайма в период с 1996 по 2022 гг. возросло почти в четыре раза (с 16455 до 62551) и в ближайшее время может достигнуть 476000 новых случаев в год (Wood 2025). На Гавайях наблюдается рост заболеваемости птичьей малярией среди лесных птиц, поскольку повышение температуры влияет на численность комаров, являющихся переносчиками малярийного плазмодия (Ayodele 2025), а в Квебеке из-за изменений климата увеличилось количество резервуаров вируса бешенства енотов (Bussièrès-Fournel, Poisot 2025). В Китае прогнозируется экспансия трансмиссии шистосомоза на территориях, которые ранее не были эндемичными по этому заболеванию, и к 2050 г. зоны риска могут увеличиться до 8.1% площади страны (Zhou et al. 2008).

Наиболее чувствительны к потеплению климата антропогенные ландшафты, и деградация вечной мерзлоты в этих зонах ведёт к серьёзным экологическим последствиям, оказывая существенное влияние на эпидемиологическую обстановку. Наблюдения показывают, что среднегодовая температура на территории России увеличивается значительно быстрее, чем в среднем по планете (более чем в 2.5 раза). Особенно выражена эта тенденция в приполярных регионах, где потепление достигает 0.8 °C каждые десять лет (Кокколова и др. 2020). Потепление Арктики вызывает существенные сдвиги в различных экологических характеристиках, что неизбежно влияет на динамику передачи паразитов. В прибрежных зонах арктических морей выделяют три возможных категории потенциальных трансформаций в паразитологической обстановке: (1) продвижение на север паразитов, циркулирующих в умеренных широтах; (2) взаимопроникновение северотихоокеанской (СТ)

и североатлантической (СА) фаун паразитов; и (3) интенсификация трансмиссии при повышении температуры поверхности воды. Например, выявлено продвижение в северном направлении вдоль побережья о-ва Вайгач (граница Баренцева и Карского морей) трематоды *Tristriata anatis* Belopolskaja in Skrjabin, 1953, ассоциированной с литоральными сообществами, а в литоральных моллюсках Белого моря стали регистрировать не встречавшиеся ранее бореальные виды *Maritrema oocysta* Lebour, 1907 и *M. arenaria* Hadley et Castle, 1940. В то же время у трематоды *Himasthla littorinae* Stunkard, 1966 были обнаружены общие гаплотипы для образцов из СТ и СА, и показано, что в условиях субарктического Белого моря даже незначительное повышение температуры поверхностного слоя воды существенно усиливает трансмиссию (Галактионов 2016, 2021).

Южные регионы Дальнего Востока России выделяются среди других территорий страны своей уникальной и богатой паразитофауной; ареалы почти каждого четвертого вида гельминтов, обнаруженных у человека на планете, частично охватывают Приморский край. В мировом масштабе эта область входит в число зон с наивысшим уровнем биоразнообразия возбудителей паразитарных заболеваний, наряду с Юго-Восточной Азией, Африкой и Южной Америкой (Богатов и др. 2019; Ермоленко и др. 2020). Таким образом, из-за глобального потепления на юге российского Дальнего Востока существует реальная вероятность обострения эпидемиологической ситуации. Оценка риска проникновения в регион *Paragonimus heterotremus* Chen et Hsia, 1964, высокопатогенного южно-азиатского вида трематод, обладающего генотоксичным эффектом (Челомина et al. 2021), показала невосприимчивость местных пресноводных гастропод семейства Semisulcospiridae и солоноватоводных представителей рода *Stenothyra* Benson, 1856 к заражению *P. heterotremus* (Богатов и др. 2019). Однако возможность инвазирования не исключается в отношении других видов моллюсков, особенно с учётом циркуляции в экосистемах российского Дальнего Востока родственного патогенного для человека паразита – *P. westermani ichunensis* Chung, Hsu et Kao, 1978, и отсутствия для большинства представителей рода *Paragonimus* Braun, 1899 строгой избирательности ко вторым промежуточным хозяевам (Богатов и др. 2019; Ермоленко и др. 2020). К возбудителям наиболее опасных гельминтозов Восточной Азии относится и китайская двуустка *Clonorchis sinensis* (Gobbold, 1875), причисленная Всемирной Организацией Здравоохранения к первой группе биологических канцерогенов человека (Bouvard et al. 2009). Генетические варианты *C. sinensis*, связанные с тяжёлыми формами клонорхоза, значительно чаще встречаются в популяциях Китая и Кореи, чем на Дальнем Востоке России (Татонова et al. 2012). Полногеномный анализ выявил внутривидовые биологически отличные варианты, которые могут иметь различную эпидемиологию, патогенность и/или чувствительность к химиотерапии, а также выраженную дифференциацию северных и южных популяций (Kinkar et al. 2023). Смещение паразитов разного географического происхождения в результате расширения ареала при потеплении климата может привести к непредсказуемым и выраженным негативным последствиям, радикально изменив как свойства самого паразита, так и эпидемиологический ландшафт региона.

Показательно, что ежегодно в популяциях человека наблюдается появление новых вирусов, при этом частота вспышек заболеваний, вызванных высокопатогенными возбудителями, возрастает примерно на 5%, а летальность от них увеличивается на 9%. Исторически пандемии возникали с периодичностью примерно раз в сто лет, но с начала XX века зафиксировано десять таких событий, причём два из них произошли в последние пятнадцать лет (Carlson et al. 2025). Глобальное потепление,

изменяя экологические ниши видов, увеличивает вероятность контакта популяции человека с ранее неизвестными патогенами, против которых иммунная система человека (без опыта взаимодействия с ними) не способна к эффективной защите. Возникновение новых инфекционных и паразитарных заболеваний у человека в глобальном масштабе положительно коррелирует с биоразнообразием млекопитающих. Вероятно, это обусловлено более высоким базовым разнообразием возбудителей заболеваний в сообществах их хозяев с высоким видовым богатством. В любом случае, аналогично тому, как прошлые вымирания сформировали современные взаимодействия хозяин-паразит, продолжающаяся потеря биоразнообразия будет и в дальнейшем определять динамику заболеваний (Кокколова и др. 2020; Farrell et al. 2021; Carlson et al. 2025).

Множество паразитов, способных заражать разные виды, представляют глобальную угрозу здоровью человека и животных. Однако полный спектр восприимчивых хозяев часто остаётся невыясненным. Предсказание таких ещё не описанных связей между хозяевами и паразитами имеет значение в плане понимания специфичности паразитов, теории экологии и эволюции болезней, а также оптимизации мониторинга инфекций и инвазий, распространяющихся среди различных видов (Farrell et al. 2022). Применение сложной статистической модели, основанной на байесовском подходе, которая учитывает структуру существующих связей и эволюционную близость между видами-хозяевами, показало, что моделирование взаимодействий в глобальных сетях «хозяин-паразит» является эффективным для прогнозирования паразитарных заболеваний у человека, домашних и диких животных, имеющих статус редких и охраняемых видов. Например, эта модель предсказывает, что находящаяся под угрозой исчезновения лисица Дарвина *Lycalopex fulvipes* (Martin, 1837) подвержена риску заражения бешенством и саркоптозом. Основная угроза для этого вида – распространение болезней, вызываемых вирусом собачей чумы, который передаётся через контакт с домашними собаками. Поскольку бешенство и саркоптоз, распространённые среди домашних собак, уже негативно влияют на популяции других диких псовых, они могут представлять серьёзную опасность и для выживания лисиц Дарвина (Farrell et al. 2022).

Для эффективного лечения инфекционных и паразитарных заболеваний человека, сдерживания их распространения и разработки профилактических мероприятий очень важна быстрая и точная диагностика возбудителей. В настоящее время имеется арсенал современных диагностических методов: визуальных, иммунологических и основанных на технологиях ДНК. Благодаря высокой чувствительности и специфичности тестов на основе амплификации нуклеиновых кислот (ПЦР), удалось преодолеть многие ограничения микроскопии и серологии (Челомина 2014; Kowalewska-Grochowska et al. 2025). Вместе с тем всё больше специалистов склоняются к убеждению, что в паразитологии молекулярные подходы должны дополнять, а не заменять традиционные морфологические методы. Учитывая успехи в области микроскопии, следует ожидать появления новых простых и эффективных технологий морфологической идентификации видов, включая более широкое применение сканирующей электронной микроскопии. Например, исследование ультраструктуры поверхности трематод в некоторых случаях является единственным эффективным способом видовой дискриминации на основе морфологических признаков (Shumenko et al. 2024). Считается, что морфологическую диагностику можно успешно проводить с помощью искусственного интеллекта (ИИ), особенно в условиях дефицита квалифицированных кадров. Клинические испытания показали, что точность свёрточной

нейронной сети (CNN, Convolutional Neural Network) в обнаружении паразитов составила 98.88%, а в определении их отсутствия – 98.11%, что позволяет использовать CNN как вспомогательный инструмент для микроскопической диагностики (Mathison et al. 2020). Несколько технологий ИИ уже коммерциализированы, например, платформа SightDx P1 для выявления малярии, демонстрирующая высокую точность – 97.03% чувствительности и 96.33% специфичности (Srivastava et al. 2015). Помимо усовершенствования диагностики, ИИ может ускорить создание лекарств, прогнозировать вспышки заболеваний и поддерживать молекулярные исследования (Kowalewska-Grochowska et al. 2025).

### Заключение

Несмотря на значительный объём работ, посвященных изучению роли паразитов в современных экосистемах и их реакции на изменение среды обитания, а также явного прогресса в диагностике возбудителей паразитозов, некоторые вопросы до сих пор не имеют окончательного решения. В частности, неясно, существуют ли общие правила, определяющие, как паразиты разных видов с разными способами распространения меняют свои предпочтения при выборе хозяина в зависимости от условий окружающей среды. Также остаётся открытым вопрос о влиянии длительной коэволюции паразита и хозяина на пластичность паразита в отношении его переключения на новые виды хозяев при смене экологических условий. По-прежнему актуальна проверка гипотезы о ширине экологической ниши (Wells, Clark 2019). Чтобы отличать паразита, находящегося на грани исчезновения, от паразита, близкого к появлению, следует решить вопросы о взаимосвязи между плотностью популяций и климатическими условиями, о потенциальной концентрации вымираний в определенных типах экосистем, а также усовершенствовать методы экологического моделирования (Cizauskas et al. 2017). Кроме того, необходимо дополнительно исследовать, как биоразнообразие влияет на здоровье человека, и привести экологические приоритеты в соответствие с задачами здравоохранения (Carlson et al. 2025).

### Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000154-4).

### Литература (References)

- Астафьев Б. А., Петров О. Е. 1992. Эволюционно-генетическая теория паразитизма // *Успехи современной биологии*. Т. 112(2). С. 163–175. (Astafiev B. A., Petrov O. E. 1992. Evolutionary-genetic theory of parasitism. *Advances in Modern Biology* 112(2): 163–175. [In Russian].)
- Балашов Ю. С. 2001. Специфичность паразито-хозяинных связей членистоногих с наземными позвоночными // *Паразитология*. Т. 35, № 6. С. 473–489. (Balashov Yu. S. 2001. A specificity of host-parasite relations between arthropods and terrestrial vertebrates. *Russian Journal of Parasitology* 35(6): 473–489. [In Russian].)
- Балашов Ю. С. 2005. Экологические ниши эктопаразитов // *Паразитология*. Т. 39(6) С. 441–455. (Balashov Yu. S. 2005. Ecological niches of ectoparasites. *Russian Journal of Parasitology* 39(6): 441–455. [In Russian].)
- Богатов В. В., Беспрозванных В. В., Прозорова Л. А. 2019. Опасные паразитозы на юге Дальнего Востока России в условиях климатических и демографических изменений // *Доклады Академии наук*. Т. 487. № 4. С. 465–468. (Bogatov V. V., Besprozvannykh V. V., Prozorova L. A. 2019. Dangerous parasitoses on the southern Russian Far East under climate and demographic change. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences* 4: 465–468. [In Russian].) <https://doi.org/10.31857/S0869-56524874465-468>
- Галактионов К. В. 2016. Особенности трансмиссии паразитов в прибрежье арктических морей и возможный эффект климатических изменений // *Зоологический журнал*. Т. 95, № 9.

- С. 996–1016. (Galaktionov K. V. 2016. Transmission of parasites in coastal waters of arctic seas and a possible effect of climate changes. *Zoologicheskii Zhurnal* 95(9): 996–1016. [In Russian].) <https://doi.org/10.7868/S0044513416090063>
- Галактионов К. В.** 2021. А мы пойдём на Север! Паразиты в морских прибрежных сообществах Арктики и потепление климата // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тезисы докладов Международной научной конференции, посвящённой 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13–18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. С. 239–240. (Galaktionov K. V. 2021. And we will go North! Parasites in Arctic marine coastal communities and climate warming. In: Study of aquatic and terrestrial ecosystems: History and contemporary state: book of abstracts of the International scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station – A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas and to the 45th anniversary of research vessel “Professor Vodyanitsky”, 13–18 September 2021, Sevastopol, Russian Federation. Sevastopol: IBSS RAS, pp. 239–240. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-5-9>
- Ермоленко А. В., Попов А. Ф., Загней Е. В., Хомичук Т. Ф., Захарова Г. А., Нестерова Ю. В.** 2020. Возбудители гельминтозов людей в Приморском крае // *Вестник ДВО РАН*. № 1. С. 97–114. (Ermolenko A. V., Popov A. F., Zagney E. V., Khomichuk T. F., Zakharova G. A., Nesterova Yu. V. 2020. Helminths of humans in the Primorsky Region. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences* 1: 97–114. [In Russian].) <https://doi.org/10.25808/08697698.2020.209.1.011>
- Жигилева О. Н.** 2017. Взаимосвязь зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных: Дис. ... д-ра биол. наук. Тюмень. 327 с. (Zhigileva O. N. 2017. The relationship between helminth infection and genetic diversity of animal populations: Diss. ... Doctor of Biological Sciences. Tyumen, 327 pp. [In Russian].)
- Кожиков М. К.** 2007. Эколого-паразитарные системы и их роль в антропогенных биоценозах (обзор и анализ проблемы) // *Российский паразитологический журнал*. № 1. С. 27–35. (Kozhikov M. K. 2007. Ecology-parasitic systems and their role in anthropogenic biocenoses (the review and the analysis of problem). *Russian Journal of Parasitology* 1: 27–35. [In Russian].)
- Козлова А. В., Жданова О. Б., Руднева О. В., Шишкина И. В., Ткаченко Ж. М.** 2022. Шистосоматидный дерматит в Волго-Вятском регионе и особенности его профилактики // *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. № 3 С. 33–43 (Kozlova A. V., Zhdanova O. B., Rudneva O. V., Shishkina I. V., Tkachenko Zh. M. 2022. Schistosomatid dermatitis in the Volga-Vyatka region and features of its prevention *Medical Parasitology and Parasitic Diseases* 3: 33–43. [In Russian].) <https://doi.org/10.33092/0025-8326mp2022.3.33-43>
- Кокколова Л. М., Гаврильева Л. Ю., Сивцева Е. В., Романов И. И.** 2020. Распространение климатозависимых гельминтозов в Якутии // Сборник докладов XXIII Международной научно-технической конференции. – Минск. С. 308–311. (Kokolova L. M., Gavrilyeva L. Yu., Sivtseva E. V., Romanov I. I. 2020. Distribution of climate-dependent helminthiasis in Yakutia. In: Collection of reports of the XXIII International Scientific and Technical Conference. Minsk, pp. 308–311. [In Russian].)
- Лебедев Б. И.** 1979. Некоторые эволюционные проблемы общей паразитологии // *Труды Биологического почвенного института ДВНЦ АН СССР. Новые серии* Т. 52 (155). С. 91–102. (Lebedev B. I. 1979. Some evolutionary problems of general parasitology. *Proceedings of the Biological and Soil Institute of the Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences. New series* 52 (155): 91–102. [In Russian].)
- Матросов А., Слудский А., Кузнецов А., Марцоха К.** 2023. Териологические исследования в очагах чумы на территории России и сопредельных стран // *Зоологический журнал*. Т. 102. № 4. С. 475–487. (Matrosov A. N., Sludsky A. A., Kuznetsov A. A., Martsocha K. S. 2023. Theriological investigations in plague foci in the territory of Russia and neighboring countries. *Russian Journal of Zoology* 102(4): 475–487. [In Russian].) <https://dx.doi.org/10.31857/S0044513423040098>
- Орлова М. В., Орлов О. Л.** 2019. Охрана паразитических видов животных: проблемы и перспективы // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. Т. 4, № 1. С. 1–21. (Orlova M. V., Orlov O. L. 2019. Conservation of animals' parasite species: problems and prospects. *Nature Conservation Research. Reserve Science* 4(1): 1–21. [In Russian].) <https://dx.doi.org/10.24189/nrcr.2019.011>

- Полторацкая Н. В., Полторацкая Т. Н., Бутрина И. В., Сунчугашева К. Н.** 2022. Завозной случай дирофиляриоза (*Dirofilaria repens* Railliet et Henry, 1911) в городе Томске // *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. № 3. С. 53–58. (**Poltoratskaya N. V., Poltoratskaya T. N., Butrina I. V., Sunchugasheva K. N.** 2022. Imported case of dirofilariasis (*Dirofilaria repens* Railliet et Henry, 1911) in Tomsk *Medical parasitology and parasitic diseases* 3: 53–58. [In Russian.] <https://doi.org/10.33092/0025-8326mp2022.3.53-58>
- Ройтман В., Беэр С.** 2008. Паразитизм как форма симбиотических отношений. – Москва: Товарищество научных изданий КМК. 310 с. (**Roytman V., Beer S.** 2018. Parasitism as a form of symbiotic relationships. Moscow: KMK Scientific Press, 310 pp. [In Russian].)
- Чайка С. Ю.** 2025. Паразитизм – существование организмов в составе паразитарных систем // *Русский орнитологический журнал*. Т. 34(2570). С. 4007–4016. (**Chaika S. Yu.** 2025. Parasitism – the existence of organisms as part of parasitic systems. *Russian Ornithological Journal* 34(2570): 4007–4016. [In Russian].)
- Челомина Г. Н.** 2014. Современные методы диагностики клонорхоза у человека и животных // *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. № 1. С. 54–57. (**Chelomina G. N.** 2014. Modern methods of diagnosing clonorchiasis in humans and animals. *Medical Parasitology and Parasitic Diseases* 1: 54–57. [In Russian].)
- Челомина Г. Н.** 2017. Клонорхоз: глобальная и региональная эпидемиология // *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. № 2. С. 55–62. (**Chelomina G. N.** 2017. Clonorchiasis: global and regional epidemiology. *Medical Parasitology and Parasitic Diseases* 2: 55–62. [In Russian].)
- Anderson R. M., May R. M.** 1982. Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology* 85: 411–426.
- Ayodele A.** 2025. Parasites as integrators of ecosystem health: A multi-taxable perspective on wildlife ecology. *GSC Advanced Research and Reviews* 23(02): 102–114. <https://doi.org/10.30574/gscarr.2025.23.2.0137>
- Barribeau S. M., Sadd B. M., du Plessis L., Schmid-Hempel P.** 2014. Gene expression differences underlying genotype-by-genotype specificity in a host–parasite system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(9): 3496–3501. <https://doi.org/10.1073/pnas.1318628111>
- Blanar C. A., Munkittrick K. R., Houlihan J., MacLachly D. L., Marcogliese D. J.** 2009. Pollution and parasitism in aquatic animals: a meta-analysis of effect size. *Aquatic Toxicology* 93(1): 18–28. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2009.03.002>
- Boast A. P., Wood J. R., Bolstridge N., Perry G. L., Wilmshurst J. M.** 2025. Long-term parasite decline associated with near extinction and conservation of the critically endangered kākāpō parrot. *Current Biology* 35(16): 3920–3929. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.07.009>
- Bouvard V., Baan R., Straif K., Grosse Y., Secretan B. et al.** 2009. A review of human carcinogens—Part B: biological agents. *The lancet oncology* 10(4): 321–322. [https://doi.org/10.1016/s1470-2045\(09\)70096-8](https://doi.org/10.1016/s1470-2045(09)70096-8)
- Breyta R., Atkinson S. D., Bartholomew J. L.** 2020. Evolutionary dynamics of *Ceratonova* species (Cnidaria: Myxozoa) reveal different host adaptation strategies. *Infection, Genetics and Evolution* 78: e104081. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2019.104081>
- Brunner F. S., Ezizaguirre C.** 2016. Can environmental change affect host/parasite-mediated speciation? *Zoology* 119(4): 384–394. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.04.001>
- Budria A., Candolin U.** 2014. How does human-induced environmental change influence host–parasite interactions? *Parasitology* 141: 462–474. <https://doi.org/10.1017/S0031182013001881>
- Bussièrès-Fournel A., Poisot T.** 2025. Climate change increases the distribution of reservoirs of the Raccoon Rabies Virus in Quebec. In: Changes in the distribution of RRV reservoirs. Laboratoire d'Écologie Prédictive et Interprétable pour la Crise de la Biodiversité, preprint, 13 pp. <https://doi.org/10.32942/x25m1r>
- Calixto-Rojas M., Rubio-Godoy M., Guzmán-Valdivieso I., Barrios-Gutiérrez J. J., Pinacho-Pinacho C. D.** 2025. Testing the host specificity hypothesis: Delimitation of *Gyrodactylus* species infecting fishes of the family Profundulidae across their distribution range. *International Journal for Parasitology* 55(14): 805–819. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2025.08.001>
- Carlson C. J., Brookson C. B., Becker D. J., Cummings C. A., Gibb R., Halliday F. W. et al.** 2025. Pathogens and planetary change. *Nature Reviews Biodiversity* 1(1): 32–49. <https://discovery.ucl.ac.uk/id/eprint/10207260>
- Cebrián-Camisión S., Martínez-de la Puente J., Ruiz-López M. J., Figuerola J.** 2025. Do specialist and generalist parasites differ in their prevalence and intensity of infection? A test of the niche breadth and trade-off hypotheses. *International Journal for Parasitology* 55(2): 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2024.11.009>

- Chelomina G. N., Kukla S. P., Chelomin V. P., Doanh P. N.** 2021. Genotoxicity of *Paragonimus heterotremus* infection in a rat model of simultaneous pulmonary and hepatic paragonimiasis *Biomedicines* 9(9): 1180. <https://doi.org/10.3390/biomedicines9091180>
- Cizauskas C. A., Carlson C. J., Burgio K. R., Clements C. F., Dougherty E. R., Harris N. C., Phillips A. J.** 2017. Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach. *Royal Society open science* 4(1): 160535. <https://doi.org/10.1098/rsos.160535>
- Farrell M. J., Elmasri M., Stephens D. A., Davies T. J.** 2022. Predicting missing links in global host–parasite networks. *Journal of Animal Ecology* 91(4): 715–726. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13666>
- Farrell M. J., Park A. W., Cressler C. E., Dallas T., Huang S., Mideo N. et al.** 2021. The ghost of hosts past: impacts of host extinction on parasite specificity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 376(1837): 20200351. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0351>
- Gaudriault S., Duchaud É., Lanois A., Canoy A. S., Bourot S., Deroose R. et al.** 2006. Whole-genome comparison between *Photorhabdus* strains to identify genomic regions involved in the specificity of nematode interaction. *Journal of Bacteriology* 188(2): 809–814. <https://doi.org/10.1128/jb.188.2.809-814.2006>
- Giari L., Fano E. A., Castaldelli G., Grabner, D., Sures B.** 2020. The ecological importance of amphipod–parasite associations for aquatic ecosystems. *Water* 12(9): 2429. <https://doi.org/10.3390/w12092429>
- Gomez A., Nichols E.** 2013. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2: 222–227. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.07.002>
- Hammerschmidt K., Koch K., Milinski M., Chubb J. C., Parker G. A.** 2009. When to go: optimization of host switching in parasites with complex life cycles. *Evolution* 63: 1976–1986. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00687.x>
- Holding M. L., Strickland J. L., Rautsaw R. M., Hofmann E. P., Mason A. J., Hogan M. P. et al.** 2021. Phylogenetically diverse diets favor more complex venoms in North American pitvipers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(17): e2015579118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015579118>
- Hutchinson G. E.** 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. In: Concluding Remarks. New York, Long Island: Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 415–427.
- Kinkar L., Korhonen P. K., Saarma U., Wang T., Zhu X. Q., Harliwong I. et al.** 2023. Genome-wide exploration reveals distinctive northern and southern variants of *Clonorchis sinensis* in the Far East. *Molecular ecology resources* 23(4): 833–843. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13760>
- Kowalewska-Grochowska K., Reyes R., Tomlin P.** 2025. Parasitology of the twenty-first century: are we moving in the right direction? *Journal of Medical Microbiology* 74(9): 002064. <https://doi.org/10.1099/jmm.0.002064>
- Kuris A. M., Hechinger R. F., Shaw J. C., Whitney K. L., Aguirre-Macedo L., Boch C. A., Dobson A. P. et al.** 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature* 454: 515–518. <https://doi.org/10.1038/nature06970>
- Lefevre T., Lebarbenchon C., Gauthier-Clerc M., Misse D., Poulin R., Thomas F.** 2009. The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 41–48. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.007>
- Li X., Zhu H., Geisen S., Bellard C., Hu F., Li H., Chen X., Liu M.** 2020. Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales. *Global Change Biology* 26: 919–930. <https://doi.org/10.1111/gcb.14821>
- Mahon M. B., Sack A., Aleu O. A., Barbera C., Brown E., Buelow H. et al.** 2024. A meta-analysis on global change drivers and the risk of infectious disease. *Nature* 629(8013): 830–836. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07380-6>
- Mathison B. A., Kohan J. L., Walker J. F., Smith R. B., Ardon, O., Couturier M. R.** 2020. Detection of intestinal protozoa in trichrome-stained stool specimens by use of a deep convolutional neural network. *Journal of clinical microbiology* 58(6): 10–1128. <https://doi.org/10.1128/JCM.02053-19>
- Mulvey L., Warnock R., De Baets K.** 2022. Where traditional extinction estimates fall flat: using novel cophylogenetic methods to estimate extinction risk in platyhelminths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289(1981). <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0432>
- Munson L., Terio K. A., Ryser-Degiorgis M. P., Lane E. P., Courchamp F.** 2010. Wild felid health and conservation. In: Macdonald D. W., Loveridge A. J. (Eds.). *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press, pp. 237–62.

- Oey H., Zakrzewski M., Gravermann K., Young N. D., Korhonen P. K. et al. 2019. Whole-genome sequence of the bovine blood fluke *Schistosoma bovis* supports interspecific hybridization with *S. haematobium*. *PLoS Pathogens* 15(1): e1007513. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1007513>
- Palkopoulou E., Lipson M., Mallick S., Nielsen S., Rohland N., Baleka S. et al. 2018. A comprehensive genomic history of extinct and living elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(11): e2566–e2574. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720554115>
- Rellstab C., Gugerli F., Eckert A. J., Hancock A. M., Holderegger R. 2015. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Molecular Ecology* 24: 4348–4370. <https://doi.org/10.1111/mec.13322>
- Shumenko P., Tatonova Yu., Shchelkanov M. 2024. Body Surface Ultrastructure as a Main Morphological Criterion for Distinguishing Adult Trematode *Metagonimus suifunensis*. *Biology* 13(11): 942. <https://doi.org/10.3390/biology13110942>
- Silva H. M., Soares E. M. 2025. Pathogens, people, and the planet: a systematic review of biodiversity decline, zoonotic spillover, and climate-driven health vulnerabilities. *Biodiversity* 26(4): 343–362. <https://doi.org/10.1080/14888386.2025.2531350>
- Srivastava B., Anvikar A. R., Ghosh S. K., Mishra N., Kumar N., Houry-Yafin A. et al. 2015. Computer-vision-based technology for fast, accurate and cost effective diagnosis of malaria. *Malaria Journal* 14(1): 526. <https://doi.org/10.1186/s12936-015-1060-1>
- Tatonova Y. V., Chelomina G. N., Besprosvannykh V. V. 2012. Genetic diversity of nuclear ITS1–5.8 S–ITS2 rDNA sequence in *Clonorchis sinensis* Cobbold, 1875 (Trematoda: Opisthorchidae) from the Russian Far East. *Parasitology international* 61(4): 664–674. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2012.07.005>
- Tompkins D. M., Dunn A. M., Smith M. J., Telfer S. 2011. Wildlife diseases: from individual to ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 80: 19–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01742.x>
- van Dijk J., De Baets K. D. 2021. Biodiversity and host-parasite (co)extinction. In: K. De Baet and J. W. Huntley (Eds). *The Evolution and Fossil Record of Parasitism*. Cham, Switzerland: Springer Nature, pp. 75–97.
- Van Valen L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–30. <https://www.degruyter.com/document/doi/10.7208/9780226115504/html>
- Wells K., Clark N. J. 2019. Host specificity in variable environments. *Trends in Parasitology* 35(6): 452–465. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.04.001>
- Wood C. L. 2025. Parasites in a Changing World: Troublesome or in Trouble? *Annual Review of Animal Biosciences* 13. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-111523-102039>
- Wood C. L., Johnson P. T. J. 2015. A world without parasites: exploring the hidden ecology of infection. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13: 425–434. <https://doi.org/10.1890/140368>
- Zhang G., Sui X., Li Y., Jia M., Wang Z., Han G., Wang L. 2020. The response of soil nematode fauna to climate drying and warming in *Stipa breviflora* desert steppe in Inner Mongolia, China. *Journal of Soils and Sediments* 20(4): 2166–2180. <https://doi.org/10.1007/s11368-019-02555-5>
- Zhang X., Wang H., Dai T. 2025. Predicting the Potential Geographic Distribution of *Phytophthora cinnamomi* in China Using a MaxEnt-Based Ecological Niche Model. *Agriculture* 15(13): 1411. <https://www.mdpi.com/2077-0472/15/13/1411/>
- Zhou X. N., Yang G. L., Yang K., Wang X. H. et al. 2008. Potential impact of climate change on schistosomiasis transmission in China. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 78: 188–194. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2008.78.188>