

## РЕЦЕНЗИИ

C. R. Kennedy. Экологическая паразитология животных. Ecological Animal Parasitology, 1975, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. IX+163.

Экологическое направление в паразитологии было создано и получило широкое развитие в 30—40-е годы в Советском Союзе трудами В. А. Догеля, Е. Н. Павловского и В. Н. Беклемишева и их школ. В то время экологическая паразитология при всей специфичности исследуемых отношений могла рассматриваться как один из быстро развивающихся разделов общей экологии. Но с тех пор пути и уровни исследований в этих науках значительно разошлись. Преимущественным направлением в экологии было исследование надорганизменной организации жизни, и в настоящее время она по существу стала наукой об экологических системах, т. е. системах связей и факторов, обеспечивающих целостность и устойчивость популяций и биоценозов в окружающей и в той или иной мере ими самими создаваемой среде.

В паразитологии, помимо широкого развития морфологических, таксономических и фаунистических исследований, общие идеи которых более относятся к систематике (в ее широком понимании), фаунистике и зоогеографии, за сравнительно редкими исключениями (например, монография О. Н. Бауера «Экология паразитов пресноводных рыб», 1959) преобладали аналитические направления исследований на организменном уровне — физиологии, иммунологии и биохимии паразитов. Экологические исследования носили более прикладной характер и были связаны с проблемами эпидемиологии, эпизоотологии и с разработкой конкретных мер борьбы с отдельными вредными для человека и его деятельности видами.

Изучению паразитов на популяционном и биоценотическом уровнях уделялось мало внимания, что в известной мере было связано с большими методическими трудностями таких исследований.

Создавшееся положение не может быть признано нормальным и чревато серьезными трудностями для дальнейшего развития паразитологии, особенно, в связи с нарастающим значением проблемы охраны среды обитания человека, где в биологических аспектах преобладают синтетические задачи исследований разного рода экологических систем как целого и поисков путей рационального управления процессами, в них происходящими.

Вот почему появление рецензируемой книги, по существу посвященной популяционной экологии паразитов, можно только приветствовать.

Книга состоит из краткого предисловия и 10 глав. Ее цели: «а) интерпретировать паразитологию животных в свете современных экологических идей и концепций; б) показать, как взаимодействуют хозяин и паразит на популяционном уровне, и обсудить факторы, определяющие размер популяций паразитов и возникновение, сохранение и регуляцию хозяино-паразитных систем» (стр. VII).

При выборе объектов автор сознательно ограничивался паразитами позвоночных (исключая бактерии и вирусы), среди которых были взяты преимущественно гельминты. Паразитические членистоногие (только насекомые) рассматриваются лишь как переносчики, потому что по образу жизни автор находит их более сходными с хищниками. С этим трудно согласиться, если вспомнить, например, вшей, блох, многих клещей, но право выбора фактического материала для иллюстрации развиваемых идей тем более в книге, предназначенной быть дополнительным пособием для курса паразитологии, несомненно остается за автором.

Во «Введении» (гл. 1) излагаются наиболее общие и принципиальные концепции — природа паразитизма, хозяин и паразит как система, регуляции и стабильность таких систем. Главными задачами экологической паразитологии автор полагает изучение распределения и численности паразитов в пространстве, во времени и у различных хозяев, а также факторов, регулирующих взаимодействия хозяина и паразита как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях. Отсюда естественно вытекают необходимость не только качественной, но и количественной оценок этих взаимодействий, а с другой стороны, главная особенность книги — понимание паразитизма как отношения не только между особями, но и преимущественно между популяциями двух видов. Такой подход несомненно прогрессивен, но несколько одностороннее увлечение им приводит к общему определению паразитизма по Крофтону, включаю-

щему: а) физиологическую зависимость от хозяина; б) более высокий потенциал размножения, чем у хозяина; в) способность убивать особей хозяина при сильном заражении; г) перерасеянный характер распределения особей паразита в популяции хозяина, в результате чего большинство особей паразита сосредоточено в небольшом числе особей хозяина, причем последние имеют наибольшее значение для выживания популяции паразита.

Главный недостаток такого определения заключается в игнорировании важнейшей экологической характеристики — наличия у паразитов среды обитания 1-го и 2-го порядка, которую, правда, автор молчаливо принимает при анализе многих процессов в разных главах книги. Тем не менее ее игнорирование в определении приводит к потере четкого разграничения между свободноживущим и паразитическим образом жизни, и к паразитам оказывается возможным причислить, например, тлей. Далее трудно согласиться с утверждением, что для выживания популяции паразита преимущественное значение имеют наиболее зараженные особи хозяина. Накопленный за последние годы опыт ликвидации паразитов на больших территориях (овода крупного рогатого скота) свидетельствует скорее об обратном. Надо сказать, что Крофтон (1971), давая свое определение, исходил из частной задачи отбора таких особенностей, которые могли бы лечь в основу построения предварительной математической модели паразитизма, и хорошо понимал его ограниченное значение.

В остальных разделах «Введения» в простой и доступной форме излагаются основные закономерности роста численности популяций (экспоненциальная и логистическая), системный подход к изучению динамики их численности, принципы саморегуляции хозяино-паразитных систем на основе разного рода отрицательных обратных связей. Автор подчеркивает целостность системы хозяин—паразит на популяционном уровне, изменчивость хозяино-паразитных отношений в пределах системы и множественность регуляторных связей.

Вызывает некоторое удивление отсутствие даже попытки дать определение, что же такое популяция паразита и чем она отличается от популяции свободноживущих животных.

Центральная тема 2-й главы «Расселение и локация хозяев» — специфичная для паразитов необходимость перехода в последующие поколения хозяев. С этой позиции обсуждаются вопросы плодовитости и скорости размножения, смены среды обитания и промежуточных хозяев, выживаемости на разных фазах развития, различные аспекты расселения и способов заражения хозяев, в том числе специальные адаптации в характере жизненных циклов и в поведении паразитов и их хозяев.

Приводимые факты, особенно по таблицам выживаемости, порой отрывочны, а количественные данные не имеют статистических оценок надежности. Но все обсуждаемые параметры, например плодовитость, выживаемость, длительность развития отдельных фаз, вероятность встречи специфичных хозяев и т. п., относятся к популяциям, а не к особям и потому имеют вероятностный характер и обязательно требуют таких оценок. Их отсутствие вызвано крайней бедностью такого рода данных в паразитологии и потому не может быть поставлено в вину автору, но этот недостаток следовало подчеркнуть (особенно в учебнике), так как иначе создается впечатление, что автор не везде последователен и порой забывает основной тезис книги — паразитизм как отношение популяций двух видов.

3-я глава посвящена специфичности, которая трактуется как способность паразита образовывать стабильные хозяино-паразитные системы лишь с одним или с несколькими видами хозяев. По сравнению со стенотопными свободноживущими животными различие в данном случае усматривается в том, что в становлении специфичности участвует как паразит, так и хозяин. В главе анализируются филогенетические и экологические аспекты специфичности, разнообразные примеры ее проявления, случаи ее нарушения, подчеркивается множественность факторов ее обуславливающих и преобладающее значение экологических факторов, без понимания которых не может быть объяснена и природа существующих филогенетических связей. В заключение разбирается вопрос о противоречии между тенденциями к усилению специфичности и возможностями устойчивого существования такого рода хозяино-паразитных систем в изменчивой внешней среде. Сравнительно мало внимания уделено биохимическим аспектам специфичности со стороны паразита.

В 4-й главе «Между- и внутривидовые отношения внутри хозяина» обсуждению основной темы предшествует анализ размещения разных паразитов в организме хозяев, миграционных путей, предшествующих окончательной локализации, ее изменений с возрастом и случаев ее циркадной изменчивости. Немногие примеры внутривидовых отношений сводятся в основном к проявлениям скучивания и его влиянию на потенциал размножения. Примеры межвидовых отношений — конкуренции, хищничества и перекрестного иммунитета также немногочисленны, хотя автор считает их широко распространенными. Случаи синергизма между разными видами паразитов не рассматриваются. Приведенный фактический материал несоизмеримо мал по сравнению с возможным разнообразием проявлений между- и внутривидовых отношений у паразитов, что и приводит в качестве общего заключения к сомнениям о значимости такого рода отношений в регулировании численности популяций.

В целом глава интересна, но не оставляет впечатления законченности прежде всего потому, что анализ ведется на уровне особей или групп особей отдельных видов паразитов, а не всего их комплекса (паразитоценоза), обитающего в пределах организма того или иного вида хозяина.

Введением к 5-й главе «Распределение паразитов в пределах хозяино-паразитной системы» служит выделение двух основных типов систем: а) с выходом паразита без гибели хозяина, что характерно для всех окончательных хозяев — паразиты выходят собственными усилиями, с помощью переносчиков или вследствие активности хозяев; б) система типа ловушки, где переход к другому возможен только при гибели первого хозяина; в последнем случае повышение вероятности смерти хозяина выгодно для паразита. На этой основе анализируются тенденции к изменениям уровней численности популяций паразитов под влиянием типа системы и соотношения различных факторов во времени и на территории. Далее, на конкретных примерах разбираются распределение паразитов в популяциях хозяев в зависимости от возраста, пола, поведения, миграций последних, а также статистические модели распределений. В заключительных разделах главы на немногих, но очень информативных примерах рассматриваются: распределение зараженных популяций хозяев в пределах их местообитаний, характеристика местообитаний по типу паразитофауны и поток энергии через хозяино-паразитные системы. Для последнего случая показано, что основное отличие зараженных особей хозяев состоит в повышении уровня ассимиляции энергии, что связано с более интенсивной ее трансформацией паразитом, причем продуктивность зараженных животных падает.

Главы 6—9-е посвящены характеру изменений численности популяций паразитов у разных экологических типов хозяев, факторам, влияющим на эти изменения, и оценкам стабильности соответствующих хозяино-паразитных систем.

Среди промежуточных хозяев, рассматриваемых в 6-й главе, выделены: 1) системы, в которых паразиты рассеиваются из хозяина, в частности насекомые-переносчики и моллюски, зараженные личиночными фазами трематод; 2) системы, в которых паразиты остаются в хозяевах — личинки цестод у млекопитающих; 3) другие системы — в основном личинки цестод в рыбах.

Проанализировав имеющиеся немногочисленные по сравнению с разнообразием промежуточных хозяев фактические данные, автор приходит к заключению, что регуляторные процессы, стабилизирующие численность паразитов в упомянутых системах, могут возникать в основном за счет отмирания сильно зараженных особей хозяина, но такой механизм возможен лишь в случаях высокой патогенности паразитов и неясно, насколько широко распространены такие случаи. В целом же системы у промежуточных хозяев по своей экологической основе не стабильны и им свойственны значительные колебания, зависящие от случайных сочетаний различных внешних как биотических, так и абиотических факторов. Вряд ли приведенные факты достаточны для его надежного обоснования. Дело в том, что регуляторные системы паразитов в промежуточных хозяевах вряд ли можно рассматривать в отрыве от биоценологических связей и от положения популяций промежуточного и окончательного хозяев в экологической системе более высокого ранга, а также (и что может быть особенно важно) от неодинаковых тенденций и темпов эволюционных процессов в таких различных систематических группах, как промежуточные и окончательные хозяева. Например, приводимые в главе факты наличия в пределах одного местообитания штаммов одного вида переносчиков, резко различающихся по чувствительности к переносимым паразитам, могут рассматриваться как признаки регуляции на генетическом уровне. С другой стороны, значение паразитарных эпизоотий у позвоночных хозяев с точки зрения экологической стабильности может быть оценено только на уровне экологических систем более высокого ранга. Помимо всего этого, имеющиеся данные о численности популяций паразита и промежуточного хозяина далеко не всегда надежно сопоставимы из-за отсутствия статистических оценок их надежности.

Материалами для 7-й главы, где рассматриваются системы с пойкилотермными окончательными хозяевами, служат почти исключительно данные о паразитах рыб. Анализ факторов, определяющих тот или иной характер циклов созревания и размножения различных видов паразитов с учетом их развития как в окончательных, так и в промежуточных хозяевах, приводит к выделению 4-х типов хозяино-паразитных систем: 1) для эктопаразитов; 2) для эндопаразитов без четко выраженных периодических изменений в зараженности ими хозяина в течение года; 3) для эндопаразитов с непрерывающимися периодическими изменениями; 4) для эндопаразитов с прерывистыми периодическими изменениями, когда в течение части года заражение окончательного хозяина отсутствует. С точки зрения регуляторных процессов, эти системы различаются по удельному весу и характеру связей ключевых (сезонные изменения температуры среды и пищевого режима) и остальных факторов — защитные реакции и поведение хозяина.

Несмотря на наличие в отдельных случаях регуляторных отрицательных обратных связей в системах, автор приходит к обоснованному заключению, что преобладающую роль в регуляции численности в рассматриваемых примерах играют сезонные изменения температуры, влияющие непосредственно, а также через изменения состава пищи. Наблюдаемые факты более или менее строгой стабильности в изменениях численности у отдельных видов паразитов связаны с постоянством внешних экологических условий в местообитаниях хозяина. По тщательности и разносторонности анализа фактических данных 7-я глава несомненно одна из лучших во всей книге.

Примеры систем с окончательными теплокровными хозяевами — птицами (глава 8) — включают паразитических простейших, нематод и цестод. Анализ этих систем приводит к заключению об их значительной большей стабильности, связанной с явлениями иммунитета, хотя природа иммунных реакций к разным видам паразитов и у разных видов хозяев весьма разнородна. Такие системы легче наблюдаемы у до-

машинных птиц, т. е. в случаях, когда вероятность заражения относительно постоянна и велика из-за скученности. У диких птиц среди факторов, определяющих изменения численности паразитов, существенное значение имеют также изменения пищевого режима и поведения в разные сезоны и в ходе онтогенеза.

У млекопитающих (глава 10) показано наличие еще более сложных и разнообразных систем, определяющих динамическое равновесие численности разных видов паразитов. Помимо неоднородных по физиологическим механизмам и по эффективности иммунных реакций, в эти системы входят также конкурентные отношения между отдельными видами и влияние климатических факторов. Каждая система поддерживает гомеостаз на таком уровне численности, который обеспечивает длительное существование и паразита и хозяина.

В заключительной 10-й главе обсуждается очаговый характер распределения популяций паразитов на территории и во времени, обусловленный влиянием комплекса внешних факторов на хозяино-паразитные системы. Из такого рода связей вытекает приуроченность определенных паразитарных заболеваний к определенным ландшафтам. К сожалению, здесь полностью игнорируется теория природно-очаговых заболеваний, хотя она имеет прямое отношение не только к вирусным и бактериальным, но и к паразитарным болезням. Книгу завершает очень умелое изложение некоторых общих принципов и задач математического моделирования хозяино-паразитных систем и нескольких конкретных примеров попыток создания таких моделей.

Несмотря на сравнительно малый объем, но обилию фактического материала, по цельности и новизне подхода к его анализу, по разнообразию поставленных вопросов книга К. Р. Кэннеди производит очень благоприятное впечатление. Отмеченную нами дискуссионность многих определений и выводов следует рассматривать не как недостаток, а скорее как следствие периода становления, в котором еще находится популяционная экология паразитов. Широкое ознакомление паразитологов с этой книгой несомненно будет способствовать дальнейшему развитию этого весьма перспективного и плодотворного направления в паразитологии, поэтому можно только радоваться изданию в ближайшее время русского перевода «Экологической паразитологии животных» (издательство «Мир», 1978 г.).

*К. А. Бреев*