

РЕЦЕНЗИИ

Price P. W. Evolutionary biology of parasites. (Monographs in population biology; 15). Princeton, New Jersey; Princeton University Press; 1980; xi+237 p.

Небольшая по объему, но чрезвычайно насыщенная содержанием и идеями книга П. В. Прайса вышла в известной монографической серии, посвященной проблемам популяционной биологии и издаваемой под редакцией М. Мэя Принстонским университетом. Одно это привлечет к работе Прайса внимание специалистов не только паразитологического профиля.

В кратком «Введении» автор пишет об удивительности мира паразитов, о необходимости дать хотя бы сжатый синтез эволюционно-паразитологических данных, который поможет экологам и другим специалистам обратить внимание на этот слой биосферы. Монография содержит восемь различных по объему глав. Первая из них «Введение: доля паразитов в эволюционной биологии» — написана очень четко и эмоционально; без натяжек ее можно было бы назвать одой паразитологии. Прайс показывает как большой вес паразитологических данных для эволюционной биологии, так и излагает основные положения рецензируемой книги. Прайс подчеркивает, что наиболее важным в экологии паразитов является их теснейшая ассоциация с другим живым организмом, сопровождаемая отрицательным влиянием на последнего. Вслед за Андерсоном и Мэем (Anderson a. May, 1978) автор подчеркивает, что организм только тогда может быть квалифицирован в качестве паразитического, когда доказано вредное воздействие на репродуктивно-биотический потенциал хозяина. Воздействие это (хотя оно и может быть весьма небольшим) является определяющим в образе жизни паразита. Автор не дает новое определение паразитизма и принимает то, которое приведено в Словаре Уэбстера («Webster's Third International Dictionary»): «паразитом является организм, живущий в или на другом живом организме, полностью или частично получающий от последнего продукты органического питания, обычно претерпевающий определенную степень адаптивных структурных модификаций и причиняющий некоторую степень реального вреда своему хозяину».

Следуя этому несколько расширительному толкованию паразитизма, Прайс подчеркивает, что к паразитам должны быть отнесены очень многие организмы, в частности многие насекомые, питающиеся в или на растениях. К паразитам отнесены почти все Homoptera, личинки почти всех отрядов Lepidoptera, а также насекомые отрядов Thysanoptera, Hemiptera, Coleoptera, Diptera. Завершают список паразитов растений клещи, нематоды, грибы, бактерии, вирусы, а также некоторые покрытосеменные растения. Паразиты животных более известны паразитологам, — это вирусы, бактерии, простейшие, плоские черви, скребни, нематоды, членистоногие и ряд других групп. Даже по заниженной оценке, продолжает Прайс, около 60% всех насекомых являются паразитами. В этой связи не стоит забывать, что три четверти всех животных на земле — насекомые. Поэтому автору реалистичной представляется оценка, по которой паразитические насекомые составляют не менее половины всех видов животных. Если к этому добавить такие большие группы, как плоские паразитические черви, нематоды, клещи и простейшие, становится ясно, что паразитизм — наиболее распространенная на земле стратегия питания.]

Автор показывает неправомерность довольно распространенного подхода к эволюции паразитизма как к тупиковым ветвям филогенеза групп. Он полемизирует с Элмером и Гленном Ноблами, Э. Майром и рядом других ученых, считающих паразитов показательным примером эволюции, неумолимо уводящей их в самые «темные аллеи», противоположные прогрессу. Прайс пишет: «Многие биологи склонны мыслить антропоцентрически, вслед за Хаксли (1942, 1953) считая биологическим прогрессом увеличение контроля над средой и независимости от нее. Поэтому млекопитающие и птицы, а человек в особенности олицетво-

ряют успехи эволюционного процесса. Паразиты, напротив, рассматриваются так, как если бы они задержались на глухих тропинках далеко от прогрессивной эволюционной дороги. Но является ли глухой тропинка, давшая в результате эволюции 60 тыс. видов в одном только семействе? Не является ли способ использования среды, приведший к эволюции более чем половины всех животных на земле, более прогрессивным? . . .» (с. 13). И далее: «Я хочу показать в этой книге, что нет на нашей земле группы организмов, превосходящей паразитов в их потенции к продолжительной адаптивной радиации» (с. 14).

Основной главой является вторая «Общие концепции». Достаточно прочесть ее, чтобы составить полное представление об идее монографии. Напомнив высказывание Ч. Дарвина о том, что взаимоотношения между организмами наиболее важны в происхождении органического разнообразия, Прайс предлагает шесть общих эволюционно-паразитологических концепций, первоначально опубликованных в журнале «Evolution» (1977; vol. 31, p. 405—420). Автор полагает, что эти концепции послужат началом синтеза паразитологии и эволюционной биологии. Первые три концепции Прайс считает экологическими: 1. Паразиты адаптированы к эксплуатации небольших, замкнутых сред. 2. Паразиты крайне специализированы в использовании ресурсов. 3. Паразиты существуют в неравновесных условиях. Автор иллюстрирует эти положения примерами, показывает роль репродуктивных особенностей в экологии паразитов, сравнивает отношение паразитов и хищников к восприятию «зерен» среды (в терминах Макарура и Вилсона, 1967); отмечает сложные «сценарии» жизненных циклов многих групп паразитов, своеобразие и сложность их отношений к эксплуатации определенных «пятен» ресурсов и др.

К эволюционным концепциям причислены следующие. 1. Эволюционный и видообразовательный коэффициенты у паразитов высоки. 2. Адаптивная радиация у паразитов экстенсивна, а степень эволюционного развития таксона зависит от следующих факторов: а) разнообразии хозяев, эксплуатируемых таксоном паразитов; б) размер «хозяйинной мишени» для потенциальной колонизации (размер тела, величина популяции, географическое распространение); в) эволюционное время, необходимое для колонизации хозяев и г) давление отбора на коэволюционные модификации (специализации). 3. Типы видообразования у паразитов иные, чем только через географическую изоляцию, и столь же важные, как и аллопатрическое видообразование.

Прайс считает, что по сравнению со свободноживущими организмами у паразитов экологические условия на каждом используемом трофическом уровне характеризуются более пятнистым распространением и менее предсказуемыми ресурсами. Паразитические виды, по Прайсу, должны проявлять тенденцию к более мелким размерам тела, укороченным жизненным циклам, большей специализации (т. е. более низкому уровню толерантности), большим колебаниям популяций и большей изоляцией между ними. Эволюционными последствиями сказанного должны быть высокие темпы эволюции и более выраженная адаптивная радиация.

Следующая глава «Неравновесные популяции и сообщества». Прайс пишет в одном из разделов книги, что идея неравновесности (non-equilibria) является основополагающей в монографии. Исходя из принципов поисковой стратегии трофических ресурсов (см. напр. книгу Э. Пианки «Эволюционная экология», М., Мир, 1981) и так называемой гипотезы пятнистости ресурсов, автором принимается, что паразиты в нормальных условиях в течение жизни используют одно—два таких пятна, в то время как хищники за время своей жизни используют множество пятен. Эксплуатация многопятнистых ресурсных структур ведет к равновесности в противоположность одно-, двухпятнистым ситуациям, характерным для паразитов; последний вариант ведет к неравновесным последствиям. Теория неравновесности, однако, разработана еще слабо. Подчеркивается важность для динамики популяций паразитов перераспределения их в популяциях хозяев (так называемое негативное биномиальное распределение); наличие весьма различной степени аккумуляции хозяевами паразитов — по большей части она далеко не достигает максимума несущей способности этой среды. Все эти факторы накладывают серьезный отпечаток на динамику паразитических популяций, которые в рассмотренном контексте предлагается именовать «внутрипятенными».

Автором рассмотрены сложные типы и формы строения биотических ассоциаций среди паразитов. Главные черты этих сложностей заключаются в следующем: а) облигатные взаимоотношения с другими организмами; б) наличие нескольких хозяев; в) наличие одного паразита, нередко приводящее к повышению вероятности заражения этого хозяина другими паразитами. Дан детальный анализ пятнистости (т. е. неоднородности, дискретности, непредсказуемой мозаичности и пр.) и самих пятен, которые могут выявляться в различных аспектах — топологическом, сезонном, физиологическом и т. д.

Неравновесные сообщества у паразитов рассматриваются в отдельном разделе этой главы главным образом на примере зоопаразитов растений, а также паразитов рыб; безглоточно затронуты процессы колонизации и вымирания, иммиграции и выживания. В этом разделе, как и в следующем, «Равновесные условия», занимающем полторы страницы, Прайс ограничился лишь перечислением нескольких точек зрения.

В следующей четвертой главе «Генетические системы» автор обращает наше внимание на выраженную среди паразитов тенденцию к партеногенезу и гермафродитизму, широкому распространению инбридинга. В популяционно-генетическом плане паразиты характеризуются наличием маленьких и очень маленьких популяций (демов), в то же время число подобных популяций очень велико; среди паразитов много видов-двойников; они характеризуются быстрой сменой генераций, узкой пространственной толерантностью, быстрыми темпами эволюции, полиптической структурой вида. Подчеркивается адаптивная значимость партеногенеза; показано, что раздельнополость не может иметь для паразитов достаточных преимуществ. Автор подчеркивает, что гонохоризм может иметь селекционные и репродуктивные преимущества в равновесных условиях, паразитические же организмы существуют преимущественно в неравновесных условиях.

Каковы факторы успешной адаптивной радиации паразитических таксонов? Можно ли предсказать степень формо- и видообразования в различных группах паразитов? Каковы механизмы трансформации узкой специфичности паразита в более широкую амплитуду, при которой становится возможной адаптивная радиация? Эти основные проблемы рассмотрены в одной из основных глав монографии «Адаптивная радиация и специфичность». Автор попытался дать общие ответы на поставленные вопросы, хотя, безусловно, характер и ход эволюции паразитических таксонов «на пути использования всех доступных ресурсов, представляемых хозяевами, к которым этот паразит адаптирован» (с. 105) еще долго будут в фокусе внимания специалистов.

Прайс склоняется к мысли о том, что, вопреки мнению Хатчинсона (1957), могут существовать свободные ниши. Он пишет (с. 105): «Если мы примем Хатчинсоново определение ниши, мы можем спросить, существуют ли вакантные ниши. Экстраполируя экологическую концепцию З (выдвинутую самим автором — Б. Л.), предсказывающую ненасыщенные сообщества в экологическом времени, мы должны также ожидать, что сообщества останутся ненасыщенными и в эволюционном времени, что насыщение видами довольно неплотное и что много ресурсов остаются не использованными». Вряд ли подобное доказательство удовлетворительно с логической точки зрения. Прайсом допущена распространенная логическая ошибка в доказательстве — «от сказанного в относительном смысле к сказанному безотносительно», когда нарушается закон достаточного основания. Концепция, выдвинутая Прайсом, интересна, хорошо проиллюстрирована, но отнюдь не является доказанной. Равно доказуемы и противоположные утверждения. Мы остановились на этой точке зрения Прайса лишь потому, что она существенным образом повлияла на некоторые выводы автора. Представляет достаточный интерес также продуктивный подход к хозяину как к «острову», что позволяет рассмотреть некоторые колонизационные и сукцессионные отношения в системе паразито-хозяинных сообществ в рамках теории островной биогеографии Макаргурта и Вилсона (1967).

Специфичность рассмотрена главным образом на примере паразитических насекомых птиц и млекопитающих. Вводится понятие «процента специфичности» (т. е. процент видов группы, использующих только одного хозяина). Различия в адаптивных синдромах различных групп паразитов объясняются своеобразием спектров специфичности. Автор не дает определения этого феномена (как, впрочем, и многих других) и его анализа, ограничиваясь лишь новыми иллюстрациями. В конце главы очень кратко рассматриваются вопросы специфичности по двум трофическим уровням.

В главе «Экологические ниши, насыщение видами и организация сообществ» на различных, большей частью литературных примерах рассматриваются вопросы подразделения ниш. Прайс подчеркивает, что паразитологический материал дает очень хорошие данные для раскрытия смысла фундаментальной и реализованной ниш Хатчинсона. Вслед за Холмсом (Holmes, 1973) автор считает наиболее обычным путем селективную топосегрегацию ниш, происходящую невзаимодейственным путем, поскольку подобный тип эксплуатации ниш является наиболее общим у паразитов из-за недоиспользуемости трофического компонента ресурсов. Конкуренция наблюдается лишь между меньшинством видов паразитов. Отдельные разделы посвящены взаимодействующему и невзаимодействующему типам сосуществования видов. Большинство исследований в этом плане выполнено на гельминтах позвоночных. Прайс приводит несколько интересных примеров, касающихся насыщенности видами паразитов

определенных ниш, в частности, данные по распределению моногеней на жабрах рыб (Parerna, 1964; Rohde, 1977, 1978, и др.). О паразитических сообществах, к сожалению, сказано лишь, что они могут существовать столь долго, сколь последовательно его сочлены будут следовать принципу Гаузе, не используя очень сходные наборы ресурсов (см. с. 148).

В начале седьмой главы «Влияние паразитов на эволюционную биологию хозяев» Прайс пишет, что очень трудно представить себе мир без паразитов, но еще труднее полностью оценить оказываемое ими влияние. Естественно, невозможно рассмотреть все аспекты воздействия паразитов на хозяев. Автор касается лишь некоторых аспектов, рассматривая, например, защитную стратегию хозяев (аллелопатии и фитоалексины у растений, иммунные и поведенческие реакции у животных и др.). Приводятся данные изучения нескольких зависимых от плотности моделей паразит-хозяин и приближенно-близких им, по мнению автора, моделей хищник—жертва. Прайс подчеркивает, что роль паразита в сообществе хозяина находится в прямой зависимости от степени его специфичности. Паразиты изменяют хозяев по стольким направлениям, что было бы удивительным, если бы некоторые из изменений не стали адаптивными для хозяев. Вместе с тем отмечается, что цена адаптации хозяина к паразиту в принципе не может быть большей, чем та, которую организм тратит из своего энергетического бюджета на маневрирование ресурсами в процессе эволюции. Рассматриваемая глава насыщена разнообразными примерами, значительно расширяющими наши познания в анализируемой области.

В заключительной главе Прайс подчеркивает, что сделать нужно больше, чем уже достигнуто. К первостепенным задачам можно отнести интенсивные исследования экологии некоторых важных стадий жизненных циклов паразитов; изучение особенностей отбора в системах паразит—хозяин; центральной темой эволюционной паразитологии является исследование формирования популяционной структуры. Необходимо усилить исследование отбора у паразитов на индивидуальном, интердемонном, внутривидовом уровнях; исследование сопротивляемости хозяев и их демов. Автор подчеркивает, что паразиты могут быть использованы в качестве эффективного биологического оружия (с. 172) и что исследование всего комплекса проблем, связанных с зараженностью паразитами и его предотвращением должно быть поставлено на новую теоретическую базу. Это требует исследований по новым методикам и направлениям. Прайс считает, что эволюционная биология паразитов как синтез еще только зарождается (с. 176) и что необходимы дальнейшие работы по изучению всех аспектов жизнедеятельности паразитов и их хозяев. Книга сопровождается авторским и предметным указателями, а также обширным (на 49 с.) списком литературы. В нем отмечена большей частью новейшая литература из всех областей паразитологии. Безусловно, характерна тенденция к игнорированию советской литературы (или ее незнание) — из 546 процитированных источников только 3 принадлежат советским авторам (две ссылки — В. А. Догелю и одна — Н. П. Наумову). Это обстоятельство не могло не сказаться на содержании книги.

Несколько слов о других недостатках. Из предисловия и введения ясно, что автор поставил перед собой сверхзадачу и что совершенно невозможно на 176 страницах в одинаковой степени полно осветить все вопросы. Имеются, однако, упущения, которых автор мог бы избежать. Выдвинутые и сформулированные автором «Общие концепции» нуждаются в более строгих и детальных доказательствах. Чересчур широкие трактовки таких понятий, как паразитизм, специфичность, отсутствие четких границ понятий «популяция», «ниша» и других приводит в некоторых местах к неясности в изложении. Можно понять желание автора не тратить времени на пояснение терминов, но столь же желательно для читателей знать, что подразумевает автор под тем или иным понятием. Некоторые из концепций Прайса (и выводов из них) дискуссионны, о чем мы уже писали после их появления в журнале «Evolution» (см. Лебедев, 1979).

При чтении книги бросается в глаза некоторая случайность в подборе ссылок и данных из области гельминтологии, что, впрочем, легко объясняется специализацией автора в области энтомопаразитологии.

В главе 4 (о генетических системах) чересчур много места уделено партеногенезу и не учтены, например, данные Кларка (W. Clark, 1978) или Гизелина (Ghiselin, 1969) о гермафродитизме и его типах, имеющие существенное значение для более полного раскрытия рассматриваемых в этой главе явлений; не упомянуты и льющие воду на мельницу автора данные о полиспермии и псевдогамии у цестод (J. Smith, 1969). Вряд ли следовало помещать в главе 5 материалы под заголовком «Специалисты, мутуализм и адаптивная радиация»; эти краткие заметки (с. 132—133) требуют более пристального внимания. В следующей главе данные о взаимодейственном и невзаимодейственном сосуществовании паразитических ви-

дов нечетко расположены по подразделам. Мы считаем, однако, что эти недостатки ничуть не умаляют впечатления от книги.

Прайс сделал удачную попытку дать современный очерк общих проблем эволюционной паразитологии, представить ее достижения в общебиологическом контексте, что, несомненно, сослужит двойную пользу как для паразитологов, которые смогут увидеть свои достижения в общем ряду биологических явлений, так и для биологов других специальностей, прежде всего экологов и эволюционистов, которые должны будут убедиться, какой пласт интересных данных они до сих пор игнорируют. Нам остается лишь выразить пожелание, чтобы этот оригинальный труд увидел бы свет и в русском переводе.

Б. И. Лебедев