

ДИСКУССИИ

УДК 576.895+591.556

© 1991

**ОБ УСТОЙЧИВОСТИ СИСТЕМЫ ПАЗАРИТ—ХОЗЯИН
И ВЗАИМОСВЯЗИ В НЕЙ
ВСТРЕЧАЕМОСТИ И СПЕЦИФИЧНОСТИ ПАЗАРИТА**

В. В. Авдеев

Рассматривается зависимость устойчивости системы паразит—хозяин от встречаемости паразита и уровня реализации его потенциальной специфичности по отношению к таксонам хозяев.

Устойчивость любой живой системы, сочлены которой эволюционируют, носит неравновесный характер. Этот основополагающий принцип в биологии впервые сформулирован Бауэром (1935): «Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии полезную работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях» (с. 43). Он в полной мере находит свое отражение в существовании системы паразит—хозяин. Постоянная взаимная адаптация ее сочленов в процессе эволюции есть проявление устойчивого, но неравновесного состояния.

Кеннеди (1987) констатирует, что для установления системы паразит—хозяин необходимо наличие трех условий: «Во-первых, хозяин и паразит должны вступить в контакт друг с другом. . . Во-вторых, хозяин должен обеспечить паразиту условия, подходящие для его дальнейшего развития. . . В-третьих, паразит должен обладать способностью противостоять любым реакциям хозяина, направленным специально против него. . .» (с. 47). При этом отмечается, что наиболее устойчива та система, которая отражает связь паразита с одним или с ограниченным числом видов хозяев. Таких паразитов автор называет высокоспецифичными в отношении хозяина. По Шульману и Добровольскому (1977) это соответствует строгому проявлению специфичности к узкому кругу хозяев.

Если исходить из общепринятого представления о специфичности как адаптации паразита к хозяину или к определенному кругу хозяев, то моноспецифичность (крайнее проявление специфичности) может сопровождаться глубокой приспособленностью первого сочлена системы паразит—хозяин к морфологическим, физиологическим и экологическим особенностям второго сочлена. Это пример устойчивого неравновесного состояния на организменном (аутэкологическом) уровне системы паразит—хозяин. Степень эврибионтности паразита в этом случае может быть низкой, и, как следствие, возможность его обитания на других хозяевах сильно ослаблена или полностью исключена. Существование такой системы на видовом (специесэкологическом) уровне ограничено временем существования второго ее сочлена — хозяина, его адаптивности к конкретной экологической нише и эврибионтностью. Поэтому в случае гибели хозяина из-за возникших неблагоприятных условий внешней среды

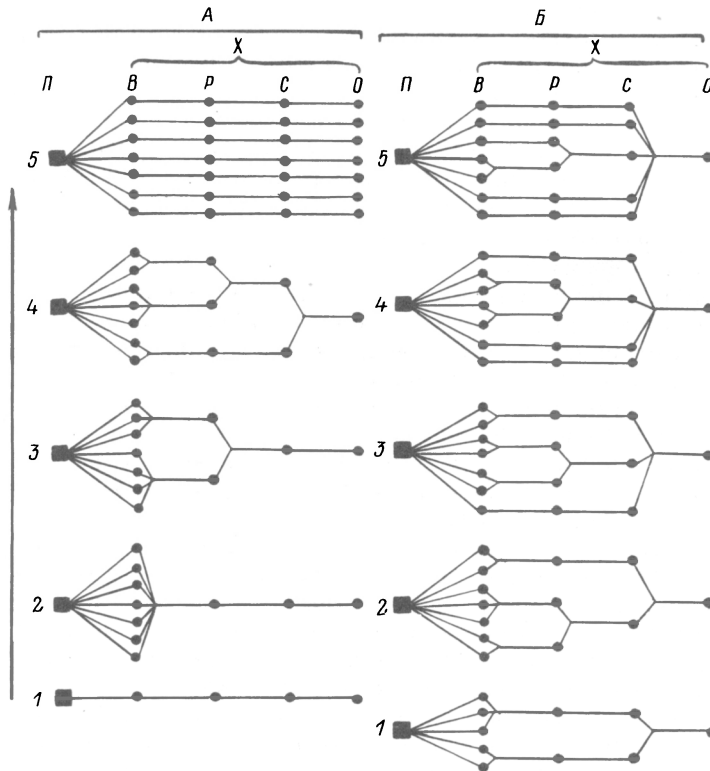
такая система естественно перестает существовать, так как паразит как вид также погибнет. Возможность выжить и тем самым сохранить систему паразит—хозяин в данном случае сведена к минимуму, ибо паразит образует систему только с одним видом хозяина, т. е. размер его ниши определен одной функциональной связью. Таким образом, мы имеем пример, где устойчивая в конкретный период своего развития неравновесная система паразит—хозяин в плане исторического существования потенциально может быть разрушена.

Естественно возникает вывод, что, чем больше образует паразит связей (т. е., чем шире круг хозяев у паразита), тем неравновеснее, а значит, и более устойчивее в историческом плане оказывается система паразит—хозяин. Но прежде чем дальше развивать эту мысль, необходимо сказать несколько слов о нашей точке зрения на сам факт возникновения системы паразит—хозяин, при этом признавая справедливость выдвинутых Кеннеди условий. Если учитывать, что вид — это начальная систематическая единица в системе соподчиненных таксонов, то, следовательно, первый контакт между двумя организмами мы должны понимать как установление связи между двумя группами животного царства. В большинстве случаев это совершенно неродственные животные со сложившимися к этому моменту для каждого из них особенностями филогенетического развития.

Обычно на путь паразитизма становится не один, а группа видов. В результате на специесэкологическом уровне возникает число систем паразит—хозяин, равное числу паразитирующих видов. Формирование круга хозяев, т. е. числа связей и их уровень, у отдельных видов паразитов исторически может складываться по-разному. Главным фактором, определяющим масштаб этого процесса, будет пластичность паразита (сочетание адаптированности и эврибионтности). Чем выше этот показатель, тем больше число связей и на более высоком таксономическом уровне хозяев может возникать (больше число видов, родов, семейств и отрядов животных будет включено в круг хозяев). При соответствующих условиях формирование системы паразит—хозяин может идти по пути самого широкого охвата потенциальных хозяев на всех таксономических уровнях. Теоретически максимальным воплощением такой эволюции паразито-хозяинных отношений будет формирование многосвязной системы паразит—хозяин, где все соподчиненные таксоны хозяев находятся в соотношении 1 : 1, иными словами каждому виду соответствует свой род, семейство, отряд (см. рисунок, А, 5).

В отличие от односвязной системы, отражающей моноспецифичность паразита (см. рисунок, А, 1), эта неравновесная система в историческом плане высоко устойчива. Она включает хозяев разной систематической принадлежности, а следовательно, обитающих в разных экологических нишах. Поэтому в случае возникновения неблагоприятных условий внешней среды, одни хозяева могут погибнуть, а другие — нет. Данная система паразит—хозяин как таковая сохранится, но число связей у нее уменьшится.

Рассмотренные нами две неравновесные системы паразит—хозяин с крайне противоположной устойчивостью в историческом аспекте характеризуются совершенно разным соотношением встречаемости и реализацией потенциальной специфичности паразита. Прежде чем указать, в чем заключается это отличие, отметим, что при рассмотрении конкретной системы паразит—хозяин под встречаемостью первого ее сочлена мы имеем в виду число связей, образованных им с разными таксонами второго сочлена, а под реализацией потенциальной специфичности — наименьший таксон хозяина, по отношению к которому наблюдается самая узкая встречаемость (образована одна связь). Таким образом, при моноспецифичности систему паразит—хозяин необходимо рассматривать как сочетание минимально узкой встречаемости с полной реализацией потенциальной специфичности (т. е. крайнее проявление специфичности по Кеннеди). Во втором случае наблюдается максимально широкая встре-



Неравновесные системы паразит—хозяин с различной устойчивостью в плане исторического существования.

Специфичность к хозяевам — А: 1 — к виду, 2 — к роду, 3 — к семейству, 4 — к отряду. 5 — не реализована на всех таксономических уровнях хозяев до отряда включительно; Б: 1—5 — к отряду с различной встречаемостью на нижестоящих таксономических уровнях; П — паразит; Х — хозяин; В — вид; Р — род; С — семейство; О — отряд.

Unbalanced host-parasite systems with different stability over a long period of time.

чаемость и отсутствие реализации специфичности у паразита на всех таксономических уровнях хозяина, включая отряд.

Приведенные примеры отражают далеко не полное разнообразие возможных вариантов образования системы паразит—хозяин. В тех случаях, когда возникают паразито-хозяинные отношения между паразитом и более чем одним видом хозяев, встречаемость паразита на всех последующих таксономических уровнях хозяев может быть разной. На рисунке, А, 2—4 приведены три схемы из большого числа возможных вариантов. Мы видим, что при одинаковой приуроченности паразитов к видам хозяев их встречаемость на вышестоящих таксономических уровнях последних разная и поэтому устойчивость систем также будет разной. Чем больше членов (соответственно и связей) нижестоящего таксономического уровня хозяев входит в состав вышестоящего, тем более устойчива в историческом плане система паразит—хозяин.

Таким образом, если объединить все рассмотренные варианты систем, отражающие взаимоотношения между паразитом и его хозяевами, то четко прослеживается связь между встречаемостью и специфичностью. Наглядно видна реализация потенциальной специфичности каждого паразита по отношению к таксонам хозяев (проявление специфичности к отряду, семейству, роду

и виду). Систему, изображенную на рисунке, А, 5, необходимо рассматривать как пример, где потенциальная специфичность паразита к таксонам хозяев не реализована вплоть до отряда. Реализация потенциальной специфичности паразитов может происходить при различной их встречаемости. В тех случаях, когда у нескольких паразитов специфичность реализована на одном и том же таксономическом уровне (например, отряда хозяев) (см. рисунок, Б), устойчивее будет та система паразит—хозяин, у которой встречаемость паразита на нижестоящих таксономических уровнях шире (больше число связей) и соответственно неравновеснее ее состояние.

Устойчивость системы паразит—хозяин зависит от того, на каком таксономическом уровне хозяев и с какой встречаемостью на нижестоящих уровнях реализована потенциальная специфичность паразита. Чем выше таксономический уровень хозяев, к которому проявлена специфичность паразита, и шире его встречаемость на нижестоящих уровнях, тем устойчивей неравновесное состояние системы паразит—хозяин в пространственно-временном аспекте.

В тех случаях, когда потенциальная специфичность паразита к систематическим группам хозяев не реализована (пример системы на рисунке, А, 5), устойчивее будет та система паразит—хозяин, которая включает в себя наибольшее число связей на высшем из рассматриваемых таксонов хозяев. Относительно эволюционной направленности таких систем паразит—хозяин можно предположить, что формирование отношений между ее сочленами идет по пути освоения паразитами не филогенетически, а экологически близких хозяев.

К любой биологической системе, в том числе и к паразитарной, применима теория систем, предметом которой, по определению Малиновского (1984), «... является изучение связей между элементами внутри некоего целого» (с. 8). Количественным показателем взаимоотношений между сочленами системы паразит—хозяин будет встречаемость паразита. Характер ее реализации на различных таксономических уровнях (число образованных связей) определяет структуру этой системы. Таким образом, становится очевидным, что между последним показателем и устойчивостью системы паразит—хозяин существует прямая связь.

Мы полностью согласны с мнением Малиновского, что из всех показателей, характеризующих биологическую систему, наиболее устойчивым является ее структура. В рассматриваемых нами системах уровень реализации потенциальной специфичности паразита к тому или иному таксону хозяев является наиболее стабильным элементом структуры. Это делает возможным при системном подходе к рассматриваемой проблеме проводить классификацию систем паразит—хозяин, что позволяет не только дать оценку реализации потенциальной специфичности в данный момент, но и высказать мнение о возможных путях ее дальнейшей эволюции.

Список литературы

- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.; Л., 1935. 206 с.
Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.
Малиновский А. А. Общая теория систем и биология // Системные принципы и экологические подходы в изучении популяции. Пущино, 1984. С. 8—15.
Шульман С. С., Добровольский А. А. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сб. 1977. Т. 27. С. 230—249.

ВПИ ДВО АН СССР, Владивосток

Поступила 18.09.1990

ON THE STABILITY OF THE HOST-PARASITE SYSTEM AND INTERRELATIONS BETWEEN
OCCURRENCE AND SPECIFICITY OF PARASITE IN IT

V. V. Avdeev

Key words: host-parasite system, specificity of parasites

S U M M A R Y

The paper deals with interrelations between the occurrence and specificity in different types of the host-parasite system. The higher the taxonomic level of hosts, to which the parasite's specificity is displayed (one link is formed), and the wider its occurrence at the lower levels, the more stable the unbalanced state of the host-parasite system in space and time.
