

УДК 576.8

ПАРАЗИТИЗМ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ П А Р А З И Т О Л О Г И Я

© Ю. С. Балашов

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: tick@zin.ru
Поступило 20.01.2011

Паразитизм как одна из форм жизни представляет общебиологический феномен и свойствен всем вирусам, многим группам бактерий, грибов, протистов, многоклеточных растений и животных. Зоопаразитология занимается изучением паразитических животных: систематикой, особенностями строения и жизненных циклов, взаимоотношениями с хозяевами, биоценотическими связями и эволюцией. Экологическая паразитология является составной частью экологии как науки о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой. В статье приводится критический анализ проблематики, важнейших постулатов и терминологии современной экологической паразитологии.

Ключевые слова: симбиоз, паразитизм, зоопаразитология, экологическая паразитология.

Паразитизм как одна из форм жизни представляет общебиологический феномен и он свойствен многим таксонам живых организмов от вирусов до многоклеточных животных и растений, хотя понимание сущности этого явления до настоящего времени не является однозначным. До настоящего времени нет согласия о предмете паразитологии как науки и обоснованности ее деления на самостоятельные дисциплины по объектам и методам исследования (Price, 1980; Brooks, McLennan, 1993; Poulin, 1998; Bush et al., 2002; Mehlhorn, 2008). В недавно опубликованной монографии о теоретических аспектах паразитизма (Ройтман, Безр, 2008) сделана попытка анализа существующих взглядов о паразитизме как особой формы жизни. К сожалению, авторы ограничились перечислением множества существующих определений и концепций паразитизма, но не внесли ясности в рассматриваемую проблему, а лишь добавили новые спорные утверждения и термины. Учитывая актуальность проблемы, в настоящей статье сделана попытка критического анализа существующих взглядов на предмет паразитологии и места в ней зоопаразитологии — науки о паразитизме животных организмов.

Паразитизм рассматривается как одна, хотя наиболее распространенная форма взаимоотношений между организмами — симбиоза. Под симбиозом понимают всякое не случайное сожительство организмов разных видов (Bary, 1887; Скрябин, 1923; Догель, 1947; Poulin, 1998; Bush et al., 2002; Moran, 2007). Многообразие проявлений симбиоза в различных таксономических группах создает значительные трудности при классификации подобных отношений. В зависимости от особенностей трофических, топических, временных и иных связей между организмами, выделяют множество форм биоценологических (симфизиологических) связей (Беклемишев, 1951а; Moran, 2007). Принципы классификации подобных связей достаточно субъективны и в их основе лежат критерии эффекта для особи, популяции или вида (аменсализм, антогонизм, нейтрализм, комменсализм, мутуализм и другие) или механизмы их осуществления. Границы между разными формами биоценологических отношений могут быть размытыми и их разграничение затруднительно. Научная терминология, используемая в этой области, неоднозначна, что создает дополнительные трудности.

В основе паразитизма лежит двухуровневая трофическая система, в которой один организм (паразит) живет за счет другого организма, и вместе они образуют паразитарную систему (Toft, Karter, 1990; Lewis et al., 2002). Паразитизм свойствен всем вирусам, многим группам бактерий, грибов, простейших, многоклеточных растений и животных. Все эти филогенетически далекие друг от друга группы паразитов выполняют сходные функции в экосистемах, но их изучением традиционно занимаются разные научные дисциплины. Паразитические грибы являются объектами микологии, бактериями занимается микробиология и вирусами — вирусология. Паразитами являются многие группы цветковых растений, хозяевами которых могут быть другие растения и грибы. Их изучение является сферой интересов ботаники (Жук, 1992). Классическая паразитология (зоопаразитология) традиционно занимается изучением паразитических животных (одноклеточных и многоклеточных). Каждая из упомянутых дисциплин развивалась самостоятельно, имеет собственную проблематику, терминологию и слабо связана с другими направлениями паразитологии в ее широком понимании. Со второй половины XX в. ощущается острая потребность в создании общей паразитологии, и неоднократно предпринимались попытки рассмотреть разные формы паразитизма как единое биологическое явление, но синтеза идей в этом направлении достигнуть не удалось.

В дальнейшем ввиду обширности проблемы мы ограничиваемся по тексту статьи рассмотрением особенностей паразитизма только в рамках зоопаразитологии как науки о паразитических животных, хозяевами которых являются другие группы животных. Задачей настоящей статьи является критический анализ проблематики, важнейших постулатов и терминологии и современной зоопаразитологии. Зоопаразитология сформировалась в XIX в. как часть зоологии и до начала XX в. не выходила за ее рамки. Обсуждению содержания и сущности понятия паразитизма животных посвящена обширнейшая литература, но из-за ограниченного объема статьи мы можем упомянуть лишь немногие наиболее значимые публикации (Лейкарт, 1881; Скрябин, 1923; Павловский, 1934, 1937, 1946, 1948; Догель, 1935, 1947; Шульц, Гвоздев, 1970, 1972; Кеннеди, 1978; Price, 1980; Балашов, 1982, 2009; Brooks, McLennan, 1993; Poulin, 1998; Bush et al., 2002;

Андерсон, Мей, 2004; Ройтман, Беэр, 2008; Mehlhorn et al., 2008). По мере своего развития в зоопаразитологии оформилось несколько основных направлений. Прикладные задачи решают медицинская и ветеринарная паразитология, и этим направлениям посвящены многие учебники и руководства. Общая зоопаразитология традиционно занимается систематикой паразитических организмов, особенностями их строения и жизненных циклов, взаимоотношениями с хозяевами, биоценотическими связями и эволюцией (Догель, 1947; Price, 1980; Noble et al., 1989; Cox, 1993; Poulin, 1998; Bush et al., 2002).

Существует несколько десятков определений паразитизма животных. В одной из последних публикаций предложено 56 формулировок термина и этот список далеко не полный (Ройтман, Беэр, 2008). Наиболее универсальной нам представляется определение паразитизма, впервые предложенное Догелем (1947): «паразиты это такие животные, которые используют другие организмы в качестве источника пищи и среды обитания, возлагая при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой». В дальнейшем наши представления о паразитизме значительно расширились, но большинство паразитологов разделяет это классическое определение, хотя и вносит в него дополнительные критерии.

Антагонистический характер отношений в системе паразит—хозяин априорно предполагает в качестве одного из основных критериев паразитизма вредоносность для организма хозяина (Скрябин, 1923; Шульц, 1967). Патогенность паразитов и вызываемых ими болезней у сельскохозяйственных животных (Veracruz et al., 1988) и человека (Frenkel, 1988) представляет важную прикладную проблему для ветеринарии и медицины, и ее различные аспекты детально рассматриваются в соответствующих руководствах. У диких животных неблагоприятные воздействия паразитов могут проявляться в разнообразных патологических симптомах (механические повреждения, истощение, анемия, интоксикация и др.), в изменениях поведения (Barnard, Behnke, 1990; Poulin, 2002), в уменьшении репродуктивного потенциала (Clayton, Tompkins, 1995) и реже в гибели самих хозяев. Для оценки роли паразитов в регуляции численности хозяев в природных экосистемах разработаны математические модели, но их апробация пока ограничивается немногими паразитарными системами (Scott, Dobson, 1989).

Интенсивное развитие биохимии, иммунологии и молекулярной биологии паразитов привело к появлению метаболических, иммунологических, генетических и иных критериев паразитизма. По нашему мнению, они не являются универсальными и не исключают, а лишь в разной степени дополняют уже существующее экологическое определение понятия паразитизма. Стремление расширить определение паразитизма за счет введения новых признаков часто идет во вред определенности характеристики самого понятия.

Априорно считают, что паразиты составляют не менее половины видов животных, так как в каждом из свободно живущих организмов может обитать не менее 1 вида паразитов. Паразитизм обнаружен у представителей большинства типов и классов, а некоторые крупные таксоны целиком паразитические. В зависимости от отнесения к паразитам паразитоидов, мирохищников и других близких к ним симбиотических организмов количе-

ство уже описанных видов достигает 500 000, а всего по разным оценкам их может быть более 1 млн.

Широкое распространение получила классификация паразитов по их таксономической принадлежности. В соответствии с этим критерием самостоятельными направлениями зоопаразитологии стали протозоология (изучение протистов), гельминтология (плоские черви, скребни, нематоды), арахноэнтомология (насекомые и клещи). Каждое из этих направлений отличается по своей проблематике и научной терминологии. К сожалению, из этих крупных подразделений выпали такие типы животных, как кишечнополостные, аннелиды, моллюски и ракообразные.

Последние 30 лет из прагматических соображений всех паразитов стали часто формально разделять на 2 большие группы (May, Anderson, 1979). К микропаразитам относятся вирусы, бактерии, грибы и простейшие. Они, кроме мелких размеров, обитают внутри клеток и размножаются в организме хозяина. К макропаразитам принадлежат все многоклеточные паразиты, которые живут на хозяине или внутри него, но редко внутри клеток и при размножении часто образуют специальные инвазионные стадии для выживания во внешней среде.

Экологические аспекты зоопаразитологии начали интенсивно разрабатываться в первой половине XX в. (Павловский, 1934, 1937; Догель, 1935; Филипченко, 1937). Определился сам термин «экологическая паразитология» и постепенно это направление стало доминирующим (Кеннеди, 1978; Балашов, 1982; Poulin, 1998). Паразитология является составной частью экологии как науки о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой. К сожалению, сами экологи долго недооценивали значения концепций и данных паразитологии. В руководствах по экологии до последнего времени использование паразитологических материалов оставалось незаслуженно ограниченным. Перелом произошел в конце XX в., когда наряду с продолжающейся экологизацией паразитологии наблюдается паразитологизация самой экологии (Бигон, 1989).

Предметом экологической паразитологии являются паразиты, их хозяева и внешняя среда во всем многообразии их взаимодействий. Эти компоненты образуют паразитарные системы разной степени сложности, вне которых невозможно существование самих паразитов. Наиболее значимый вклад в развитие концепции паразитарных систем внес В. Н. Беклемишев (1951а, б, 1954). Он писал, что «паразитарная система образована популяцией паразита вместе со всеми популяциями хозяев, непосредственно поддерживающими ее существование». Под паразитарной системой он понимал популяцию паразита вместе со всеми популяциями видов его хозяев, непосредственно поддерживающими ее существование. В. Н. Беклемишев предложил достаточно простую и четкую классификацию паразитарных систем в зависимости от числа видов хозяев на простые двухчленные (1 хозяин), сложные двухчленные (2 и более хозяев) и сложные трехчленные и многочленные (со сменой видов хозяев в метаксенических жизненных циклах). Эта классификация с небольшими изменениями получила широкое распространение (Добровольский и др., 1994). В последнее время (Ройтман, Безр, 2008) содержание термина «паразитарная система» неоправданно расширяется до биоценотического уровня, усложняется и дополняется новой терминологией (паразитотрон и др.), что не соответствует его

первоначальному значению. Введение без достаточных обоснований новых оригинальных терминов и понятий не облегчает взаимопонимания между разными направлениями паразитологии.

Прямые жизненные циклы свойственны паразитам, для развития которых необходим только 1 хозяин, вместе с которым они образуют простую паразитарную систему. Они распространены среди многих таксонов простистов, нематод, ракообразных, насекомых и клещей. При непрямых циклах для завершения развития необходима смена двух и более хозяев, вместе с которыми паразит формирует сложные паразитарные системы. Значительной части паразитов свойственны непрямые жизненные циклы с чередованием свободноживущих и паразитических стадий развития (трематоды, цестоды, скребни, многие нематоды, ракообразные) (Галактионов, Добровольский, 1998). Взаимоотношения паразитов с их хозяевами исключительно многообразны и определяют существование множества типов паразитизма среди животных. Наиболее полно изучены временные, пространственные и трофические взаимоотношения. В значительно меньшей степени исследованы особенности взаимодействий паразитов с хозяевами на популяционном и биоценологическом уровнях.

По своей роли в экосистемах паразитизм представляет форму близкую к хищничеству в широком значении последнего термина. Как и хищники, паразиты являются консументами, но обычно поедают лишь части тела своей жертвы (хозяина) и не вызывают ее гибели. В течение своей жизни паразиты в отличие от хищников нападают на одну или немногих особей хозяина и остаются с ними разное время в тесной связи (Бигон, 1989).

Паразитизм животных представлен множеством жизненных форм, и их разнообразие отражено в нескольких системах экологической классификации этого явления. По степени зависимости от организма хозяина различают факультативных и облигатных паразитов. Факультативные, или случайные, паразиты наиболее известны среди членистоногих и многих групп нематод. В эту категорию включают виды, для которых встреча с хозяином случайна и необязательна для завершения их развития. К этой же категории близко и явление ложного паразитизма в случаях выживания личинок двукрылых насекомых, клещей и нематод в пищеварительном тракте или органах дыхания позвоночных. Они случайно попадают в эти органы, могут долго переживать в них, но не способны продолжать свое развитие в необычной для них среде. У облигатных паразитов завершение развития невозможно без прохождения хотя бы одной, но обязательной в жизненном цикле паразитической стадии.

По временным связям с хозяевами общепринято разделять паразитов на 2 группы — постоянные и временные. Постоянные (стационарные) паразиты на протяжении всех стадий своего жизненного цикла обитают на или внутри тела одной особи хозяина. Во многих таксонах постоянных паразитов, яйца или личинки которых откладываются на или внутри хозяина, также называют безотрывными паразитами. В хозяине же проходит развитие нескольких последовательных поколений этих паразитов вплоть до смерти инвазированной особи. Заражение новых хозяев происходит при их контактах с другими инвазированными особями хозяев (контаминативный путь). У многих постоянных паразитов в жизненный цикл могут включаться непаразитические стадии (споры, цисты, гипопусы), выполняющие рас-

селительную функцию. Постоянный паразитизм свойствен большинству таксонов паразитических простейших и некоторым нематодам. Среди членистоногих постоянными паразитами являются пухоеды, вши, некоторые мухи-кровососки и многие семейства астигматных, простигматных и гамазовых клещей (Балашов, 2009).

Временными паразитами называют организмы, у которых паразитический образ жизни ограничен только одной или несколькими стадиями развития. Временный паразитизм на личиночной стадии существует у нематод-мермитид (*Nematomorpha*), некоторых моллюсков (униониды), ракообразных (изоподы), краснотелковых клещей, оводов. Временный паразитизм половозрелой стадии свойствен некоторым нематодам (анкилостомиды), ракообразным (саккулина и другие раки) и мухам-кровососкам (овечий рунец).

В применении к членистоногим Беклемишев (1954) относит к временным паразитам так называемых фазовых паразитов, у которых паразитический образ жизни свойствен только личиночной фазе, а имаго — свободноживущие организмы (большинство паразитоидов, оводы, некоторые группы мух). Реже паразитизм свойствен только имагинальной фазе (блохи, мухи-кровососки). В зависимости от частоты чередований периодов паразитизма и свободного существования в жизненном цикле у насекомых и клещей различают многоотрывных паразитов (большинство временных кровососов), одноотрывных (одногозьянные иксодиды, блохи родов *Tunga*, *Dorcadia*, *Vermipsylla* и др.) и безотрывных (все постоянные эктопаразиты). Экологические группы временных эктопаразитов, для которых единственным источником пищи служит хозяин, иногда неправильно также называют кругложизненными паразитами. Очевидно, что к кругложизненным, в строгом значении этого термина, можно отнести только постоянных безотрывных паразитов. Все остальные группы паразитических насекомых и клещей следует считать временными паразитами, независимо от того, какую часть своего жизненного цикла они проводят на теле хозяина.

Заражение новых хозяев может происходить пассивно при поглощении с водой или почвой яиц или личинок паразита. Этот путь особенно распространен у цестод, нематод, моллюсков, ракообразных и других групп с большой яйцевой продукцией. При активной передаче личинки или другие инвазионные стадии некоторых нематод, насекомых и клещей активно внедряются в хозяина, распространяются членистоногими-переносчиками (трансмиссивный путь) или форезией.

Наименее тесные связи с хозяевами существуют у многих свободно живущих кровососущих двукрылых (комары, мошки, мокрецы, слепни и др.), пиявок и некоторых ракообразных (рода *Argulus*). Они связаны с хозяином преимущественно как с источником пищи и совершают на него периодически кратковременные нападения для кровососания. Эти группы животных лишь условно относят к паразитам и правильнее называть их микрохищниками (Балашов, 2009).

По местообитаниям различают 2 основные формы паразитизма. К эктопаразитам относят организмы, живущие на поверхности тела хозяев. Эндopазариты обитают в полостях тела, сохраняющих сообщение с внешней средой (пищеварительный тракт, органы дыхания и др.), в тканях и в клет-

ках хозяина. Для каждой из этих главных форм существуют более дробные классификации, соответствующие конкретным местам локализации (поверхность кожи, волосяной покров и оперение, носовые полости, трахеи и легкие, ротовая полость, пищевод, желудок, кишечник, мышечная ткань, кровь и многие другие). Потенциальными местообитаниями паразитов могут быть все органы, ткани и клетки организма хозяина.

Паразиты могут существовать только за счет поедания организма хозяина или продуктов его метаболизма (Crompton, 1991). Питание эктопаразитов ближе всего к хищничеству. Наиболее близки к хищникам микрохищники (слепни, мошки, мокрецы, москиты, комары). Они периодически нападают и пьют кровь позвоночных, размеры тела которых на несколько порядков больше, чем у питающихся на них насекомых. Многие группы постоянных эктопаразитов (моногенеи, ракообразные рода *Argulus*, вши, иксодоидные клещи и др.) прокалывают кожу и высасывают кровь, а другие (чесоточные, волосяные и перьевые клещи, пухоеды) поедают фрагменты кожи, волос и перьев (Балашов, 2009).

Эндопаразиты, лишённые кишечника и собственных пищеварительных ферментов (цестоды, скребни), поглощают необходимые метаболиты из жидкого содержимого кишечной полости хозяина сквозь адаптированные для этой цели покровы тела. Трематоды с хорошо развитой пищеварительной системой способны к активному заглатыванию полупереваренной пищи и абсорбции глюкозы и аминокислот сквозь стенки тела. Конкуренция за этот пищевой ресурс существует как между паразитом и хозяином, так и между разными видами паразитов. Конкурентный фактор в частности может определять специфику локализации разных видов нематод в пищеварительном тракте позвоночных (Sukhdeo et al., 2002). Многие группы эндопаразитов, живущие в органах дыхания (некоторые клещи, личинки носоглоточных оводов), питаются слизью, кровью и другими жидкими выделениями. Некоторые из паразитов кишечника прокалывают его слизистые оболочки и высасывают кровь (нематоды рода *Ancylostoma*). Тканевые паразиты, живущие в крови, мышцах, других тканях, в зависимости от мест локализации питаются цельной кровью или межтканевой жидкостью. Некоторые цестоды и нематоды обитают и внутри особых цист и всасывают жидкое содержимое этих образований. Наиболее полная метаболическая зависимость от хозяина существует у внутриклеточных паразитов, поглощающих все необходимые метаболиты внутри инвазированных клеток осмотическим путем или пиноцитозом.

В эволюции многих таксонов паразитических животных относительно нейтральные формы симбиоза становятся первыми стадиями возникновения паразитарных отношений. Поэтому в настоящей статье мы рассмотрим симбиотические отношения, пограничные с паразитизмом или связанные с его возникновением. Наиболее близким к паразитизму может быть комменсализм. При одной из его форм — нахлебничестве один из партнеров использует продукты жизнедеятельности другого организма в качестве пищи. Комменсалами можно считать многие виды пухоедов, перьевых и шерстных клещей, которые питаются отмершими частицами кожи, волос и перьев хозяина или выделениями его желез, не причиняя вреда организму позвоночного. Во всех этих таксонах встречаются и настоящие паразитические виды.

При квартирантстве тело другого животного используется в качестве убежища или жилища. Примером подобных связей может служить обитание многих видов свободноживущих клещей и насекомых на теле млекопитающих и птиц или в их норах и гнездах. Эта форма отношений свойственна многим группам инфузорий и некоторым ракообразным.

Форезией называют использование мелкими беспозвоночными для пассивного расселения других обычно более крупных и подвижных животных — позвоночных и насекомых (Балашов, 2009). Подобный способ расселения свойствен многим группам свободно живущих клещей (Houck, OConnor, 1991) и нематод (Campbell, Lewis, 2002), постоянно живущих в ограниченных по размерам и быстро разлагающихся растительных или животных остатках. Форезия на мухах-кровососках обнаружена у некоторых видов пухоедов и вшей (Buttiker, 1994), но особенно распространена во многих группах гамазовых и акариформных клещей, обитающих на теле или в норах и гнездах своих хозяев. При форезии отношения между партнерами относительно нейтральны для хозяина и выгодны для членистоногого. Однако в нескольких таксонах астигматных клещей (*Astigmata*) форезия позволила перейти к паразитизму. Расселительная стадия этих клещей — гипопус — приобрела способность к поглощению питательных веществ внутри волосяных фолликулов, под кожей или в тканях тела хозяина (Houck, 1994; OConnor, 1994; Wurst, Havelka, 1997).

Мутуализм характеризуется установлением взаимовыгодных отношений между партнерами. Мутуализм представляет одну из форм симбиоза, а не синоним этого термина в его широком значении, что иногда встречается в литературе. Он характерен для многих видов животных, обитающих в коралловых рифах, для насекомых-опылителей и цветковых растений, для некоторых мелких рыб и актиний. Мутуалистические отношения существуют между некоторыми хищными клещами и млекопитающими или птицами. Клещи постоянно живут в шерсти или оперении позвоночных и питаются другими видами паразитических клещей и насекомых. Классическим примером мутуализма могут служить отношения кровососущих членистоногих с живущими в клетках их кишечника или жирового тела «симбиотическими» микроорганизмами. Микроорганизмы получают в клетках хозяина все необходимые питательные вещества и в свою очередь снабжают его некоторыми витаминами и метаболитами, которых не достает членистоногому при исключительно кровяном питании (Moran, 2007).

Паразитоиды занимают пограничное положение между хищниками и паразитами. К ним обычно относят насекомых, паразитирующих на личиночной фазе в других насекомых и реже в клещах и пауках (Godfray, 1994; Strand, 2002; Сугоняев, Войнович, 2006). На имагинальной фазе они являются высоко подвижными животными, активно отыскивающими хозяев для откладки яиц в их личинки или яйца. Личинки обитают внутри (эндопаразитоиды) или на поверхности тела (эктопаразитоиды) других насекомых и поедают их живые ткани. Основным отличием паразитоидов от настоящих паразитов является гибель инвазированных хозяев после завершения развития. Только у немногих видов хозяев пораженные особи продолжают свое развитие и достигают стадии имаго. Некоторые виды перепончатокрылых развиваются внутри тела других видов паразитоидов и их

называют гиперпаразитоидами. Из 90 000 описанных видов перепончатокрылых (Hymenoptera) около 10 % являются паразитоидами.

К микрохищникам относят хищников, размеры тела которых много меньше их жертвы, а их множественные нападения обычно не ведут к ее гибели. Принадлежащие к этой экологической группе кровососущие комары, мошки, мокрецы, слепни и москиты связаны с позвоночными преимущественно как с источниками пищи. Кроме крови они питаются нектаром и другими углеводами растительного происхождения, т. е. являются нектарофагами с дополнительным белковым питанием. По другим экологическим параметрам они ближе к свободноживущим организмам (Балашов, 2009). Между тем во многих работах кровососущих двукрылых, не делая оговорок, относят к паразитам. Микрохищники встречаются и среди позвоночных животных. Наиболее известны вампировые летучие мыши (Desmodontidae), которые прокалывают кожу млекопитающих и пьют вытекающую из ранок кровь. К этой же группе принадлежат рыбы-пираньи (Serrasalminae), стаи которых нападают на крупных позвоночных и отрывают куски их тела.

Дискуссионным остается отнесение к паразитам животных-фитофагов (Price, 1980). Фитопаразитами часто называют многие таксоны насекомых, клещей и нематод, живущих на поверхности и внутри листьев, побегов и корней растений. Некоторые из фитопаразитов (клещи-эриофииды, тли, мухи-галлицы, орехотворки, нематоды) живут внутри патологически измененных частей растений, называемых галлами. Галлы образуются на корнях, побегах, листьях, почках, цветках и плодах под воздействием на них веществ, выделяемых животными-галлообразователями. Паразитический образ жизни этих организмов не вызывает сомнений, но их хозяевами служат растения и это определяет многие различия с паразитами животных. Еще меньшие основания имеет отнесение к паразитам огромного количества растительноядных насекомых, живущих на поверхности листьев и стеблей (Price, 1980). Эти организмы по месту в экосистемах ближе к травоядным позвоночным (Бигон и др., 1989).

Неправильно относить к паразитизму в строгом понимании явления так называемый гнездовой паразитизм. Он свойствен кукушкам и некоторым перепончатокрылым насекомым, которые используют особи хозяина для выкармливания своего потомства. Не имеет прямого отношения к паразитологии и термин «социальный паразитизм», используемый для характеристики сложных иерархических отношений в колониях муравьев, термитов и некоторых других насекомых.

В эволюции животного мира паразитизм возникал независимо и одновременно. Описано более 50 возможных путей возникновения паразитизма в таксонах разного ранга, и эта оценка сильно занижена (Poulin, 1998). Возникновение и эволюция паразитизма в разных группах животных может быть обусловлено как филогенетически, так и многими экологическими факторами. Предполагают, что моногенеи, трематоды и цестоды представляют монофилетический таксон, эволюция которого с самого начала была связана с переходом к паразитизму. У турбеллярий (Rohde, 1997) и нематод (Blaxter, 2001) паразитизм развился независимо в нескольких эволюционных линиях. Среди ракообразных паразитизм возникал неоднократно у копепод, изопод и амфипод, а многие таксоны включают наряду с парази-

тами и свободноживущие виды. Независимое происхождение паразитизма свойственно многим таксонам клещей (Балашов, 2009). Обратный переход от паразитизма к свободному существованию у специализированных таксонов паразитов не обнаружен. Подобная реверсия эволюционного процесса допускается на ранних этапах перехода к паразитизму в некоторых мало специализированных группах протистов, нематод и клещей, но прямые доказательства этого эволюционного пути не представлены (Crüickshank, Paterson, 2006).

Из рассмотренных материалов очевидно, что феномен паразитизма проявляется в разных формах у вирусов, бактерий, грибов, растений и животных. В соответствии с классификацией паразитических животных самостоятельными и достаточно обособленными направлениями зоопаразитологии стали и протозоология (протисты), гельминтология (плоские черви, скребни, нематоды), арахноэнтомология (насекомые и клещи). Каждое из этих направлений отличается по своей проблематике и научной терминологии.

Ближе всех к возможному синтезу общих принципов разных направлений зоопаразитологии стоит экологическая паразитология. Только она может объединить разрозненные ветви паразитологии в решении единой для всех их проблемы — взаимоотношений паразитов с хозяевами. Во всяком случае, так думали в 1930—1950-е годы ее создатели — выдающиеся русские паразитологи В. Н. Догель, Е. Н. Павловский и В. Н. Беклемишев. Однако на практике подобный синтез еще не достигнут, и мы имеем во многом самостоятельные дисциплины, соприкасающиеся в разной степени между собой по общим парадигмам, методам исследования и научной терминологии. Проникновение в зоопаразитологию с конца XX в. новых и весьма сложных методик привело к выделению ее новых разделов — биохимии и иммунологии паразитов и особенно молекулярной паразитологии.

Современная российская зоопаразитология может опираться на оригинальные руководства и специальные публикации по всем основным направлениям этой науки (Павловский, 1946, 1948; Догель, 1947; Беклемишев, 1970; Шульц, Гвоздев, 1970, 1972; Балашов, 1982, 1998, 2009; Маркевич, 1985). Развитие паразитологии в России уже с 1920—1930-х годов шло в тесном взаимодействии с зарубежными научными школами. После перевода на английский язык монографии В. А. Догеля (Dogiel, 1964) и нескольких англо-русских паразитологических словарей подобное взаимопроникновение идей значительно усилилось. К настоящему времени преодолены наиболее существенные несоответствия в трактовке основных научных парадигм, уменьшены расхождения между русской и английской терминологией и достигнуто единое понимание проблематики зоопаразитологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 08-04-00148)

Список литературы

- Андерсон Р., Мей Р. 2004. Инфекционные болезни человека. Динамика и контроль. Науч. мир. 784 с.
- Балашов Ю. С. 1982. Паразито-хозяйные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука. 320 с.
- Балашов Ю. С. 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука. 287 с.
- Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.
- Беклемишев В. Н. 1951а. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. С. 90—138.
- Беклемишев В. Н. 1951б. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения. В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. С. 261—288.
- Беклемишев В. Н. 1954. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. С. 289—314.
- Беклемишев В. Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. 502 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 404 с.
- Добровольский А. А., Евланов И. А., Шульман С. С. 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость. В кн.: Экологическая паразитология. Петрозаводск. С. 5—45.
- Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергоф. биол. ин-та. Т. 15. С. 31—48.
- Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Изд. 2-е. Л. 372 с.
- Жук А. В. 2001. Происхождение паразитизма у цветковых растений. Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. Вып. 1. № 1. С. 24—37.
- Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. М. 225 с.
- Лейкарт Р. 1881. Общая естественная история паразитов. СПб. 196 с.
- Маркевич А. П. (Ред.). 1985. Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. Киев. 248 с.
- Павловский Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. Природа. № 1. С. 80—91.
- Павловский Е. Н. 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 1385—1422.
- Павловский Е. Н. 1946, 1948. Руководство по паразитологии человека. Т. I (1946). С. 1—521; Т. II (1948). М. С. 526—1022.
- Ройтман В. А., Беэр С. А. 2008. Паразитизм как форма симбиотических отношений. М. 310 с.
- Скрябин К. И. 1923. Симбиоз и паразитизм в природе. Пг. 205 с.
- Сугоняев Е. С., Войнович Н. Д. 2006. Адаптации хальцидовых наездников к паразитированию на ложнощитовковых в условиях различных широт. М. 264 с.
- Филипченко А. А. 1937. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины. Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. В. 4. № 13. С. 4—14.
- Шульц Р. С. 1967. Паразитизм и его эволюция. Доклады на чтении памяти Е. Н. Павловского. Алма-Ата. С. 3—9.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1970, 1972. Общая гельминтология. Т. I (1970). 429 с.; Т. II (1972). 515 с. М.: Наука.
- Barnard C. J., Behnke J. M. (eds). 1990. Parasitism and host behaviour. N. Y. 357 p.
- Bary A. de. 1887. Comparative morphology and biology of the fungi, mycetozoa and bacteria. Oxford. 525 p.

- Blaxter M. L. 2001. Molecular analysis of nematode evolution. In: Parasitic nematodes: Molecular biology, biodiversity and immunology / Ed. by M. W. Kennedy and W. Harnett. Cab. Internat. P. 1—24.
- Brooks D. R., McLennan D. A. 1993. *Parascript: Parasites and the language of evolution*. Washington. 420 p.
- Bush A. O., Fernandez J., Esch G. W., Seed J. R. 2002. Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge Univ. Press. 566 p.
- Buttiker W. 1994. Die Lausfliegen der Schweiz (Diptera, Hippoboscidae). *Documenta Faunistica Helvetiae*. 15. P. 1—117.
- Clayton D. H., Tompkins D. M. 1995. Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves. *Parasitology*. Vol. 110. P. 195—206.
- Crompton D. W. T. 1991. Nutritional actions between host and parasites. In: Parasite-host associations: Coexistence or conflict / Ed. by C. A. Toft, A. Aeschliman, I. Boits. Oxford. P. 228—257.
- Cruickshank R. H., Paterson A. M. 2006. The great escape: do parasites break Dollo's Caw? *Trends in parasitology*. Vol. 22. P. 509—515.
- Dogiel V. A. 1964. *General parasitology*. English translation. Edinburgh. 516 p.
- Frenkel J. K. 1988. Important pathologic effects on parasitic infections of man. In: *Parasitology in focus. Facts and trends* / Ed. by H. Mehlhorn. Springer Verlag. Berlin et al. P. 538—590.
- Godfray H. C. J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton Univ. Press. Princeton. 473 p.
- Houck M. A. 1994. Adaptation and transition into parasitism from commensalism: a phoretic model. In: *Mites. Ecological and evolutionary analysis of life-history patterns* / Ed. by M. A. Houck N. Y., L. P. 252—281.
- Houck M. A., O'Connor B. M. 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Ann. Rev. Entomol.* Vol. 36. P. 611—636.
- Lewis E. E., Campbell J. F., Sukhdeo M. V. K. (ed.). 2002. *The behavioural ecology of parasites*. CAB Intern. 384 p.
- May R. M., Anderson R. M. 1979. Population biology of infectious diseases. *Nature (London)*. Vol. 280. P. 455—461.
- Mehlhorn H. (ed.), Armstrong P. M. et al. 2008. *Encyclopedic reference of parasitology*. Springer Verlag. N.-Y. 678 p.
- Moran N. A. 2007. Symbiosis. *Current biology*. 16 (20) : 866—871.
- O'Connor B. M. 1994. Life-history modifications in Astigmatid mites. In: *Mites. Ecological and evolutionary analysis of life-history patterns* / Ed. by M. A. Houck. N. Y., L. P. 136—159.
- Poulin R. 1998. *Evolutionary Ecology of Parasites. From individuals to communities*. London et al. 212 p.
- Poulin R. 2002. Parasite manipulation of host behaviour. hosts In: *The behavioural ecology of parasites* / Ed. by E. E. Lewis, J. F. Campbell, M. V. K. Sukhdeo. CAB Int. P. 243—257.
- Rohde K. 1997. The origins parasitism in the Platyhelminthes: a summary interpreted on the basis of recent literature. *Int. Journ. Parasitol.* Vol. 27. P. 739—746.
- Scott M. E., Dobson A. 1989. The role of parasites in regulating host abundance. *Parasitology Today*. Vol. 5. P. 176—183.
- Strand M. 2002. Interactions between larval stage parasitoids and their host. In: *The behavioural ecology of parasites* / Ed. by E. E. Lewis, J. F. Campbell, M. V. K. Sukhdeo. CAB Int. P. 129—152.
- Sukhdeo M. V. K., Sukhdeo S. C., Bansemir A. D. 2002. Interaction between intestinal nematodes and vertebrate hosts. In: *The behavioural ecology of parasites* / Ed. by E. E. Lewis, J. F. Campbell, M. M. K. Sukhdeo. CAB Int. P. 223—242.
- Toft C. A., Karter A. J. 1990. Parasite-host coevolution. *Trends in ecology and evolution*. Vol. 5. P. 158—192.
- Vercruyse J., Taraschewski H., Voigt W. P. 1988. Main clinical and pathological signs of parasitic infections in domestic animals. In: *Parasitology in focus. Facts and trends* / Ed. by H. Mehlhorn. Springer Verlag. Berlin et al. P. 477—537.

Wurst E., Havelka P. 1997. Redescription and life history of *Tytodectes strigis* (Acari: Hypoderatidae), a parasite of barn owl *Tyto alba* (Aves: Strigidae). Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A. N 554. S. 1—39.

PARASITISM AND ECOLOGICAL PARASITOLOGY

Ju. S. Balashov

Key words: symbiosis, parasitism, zooparasitology, ecological parasitology.

S U M M A R Y

Parasitism as one of the life modes is a general biological phenomenon and is a characteristic of all viruses, many taxa of bacteria, fungi, protists, metaphytes, and metazoans. Zooparasitology is focused on studies of parasitic animals, particularly, on their taxonomy, anatomy, life cycles, host-parasite relations, biocoenotic connections, and evolution. Ecological parasitology is a component of ecology, as the scientific study of the relation of living organisms with each other and their surroundings. In the present paper, critical analysis of the problems, main postulates, and terminology of the modern ecological parasitology is given.