

УДК 576.8

**О ВКЛАДЕ Ю. С. БАЛАШОВА
В ФУНДАМЕНТАЛЬНУЮ ПАРАЗИТОЛОГИЮ**

©А. Ю. Рысс

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: nema@zin.ru
Поступила 20.05.2013

Краткий обзор оригинальных концепций Ю. С. Балашова в фундаментальной паразитологии, посвященных типам паразитизма, возникновению и эволюции паразитизма членистоногих, трансмиссивным инфекциям, структуре популяций паразитов, экологическим нишам и сообществам паразитических видов.

Ключевые слова: фундаментальная паразитология, история науки, эволюция, паразито-хозяйинные отношения, трансмиссивные инфекции, коэволюция, патогенность, паразитизм.

При рассмотрении вклада Ю. С. Балашова в фундаментальную паразитологическую науку важно кратко очертить именно индивидуальные черты исследователя, отличающие его концепции от предлагаемых другими авторами и предшественниками. Балашов неоднократно подчеркивал, что он представитель русской паразитологической школы, а именно ученик В. А. Догеля, В. Н. Беклемишева и Е. Н. Павловского. В. А. Догель обосновал принципы сравнительно-паразитологического анализа и на основании этого исследовал разнообразие типов паразитизма и эволюцию явления; В. Н. Беклемишев разработал подходы к рассмотрению роли паразитов на уровне экосистемы (биоценоза); Е. Н. Павловский разработал учение о природной очаговости трансмиссивных инфекций. Ю. С. Балашов продолжил эти направления, объединив их и сделав упор на рассмотрении организма хозяина как объекта паразитарной колонизации, выделив значение времени контакта паразита с хозяином, в функциональном (популяционном) и эволюционном аспектах. Эта особенность ярко проявилась в его трактовке разнообразия типов паразитизма, происхождения паразитизма как явления через нидиколию, паразитарных сообществ и популяций как временных динамических систем, понятия экологических ниш применительно к паразитическим организмам, критическом рассмотрении коэволюции паразитов и хозяев как к частому, но прерывистому эпизоди-

ческому явлению в филетических линиях паразитов и хозяев, трансмиссивных инфекций как явлению смешанного происхождения, в зависимости от длительности адаптаций возбудителей к основным резервуарным организмам в экосистеме. Ниже кратко рассматриваются концепции Балашова по перечисленным аспектам паразитологии.

ТИПОЛОГИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИНЫХ ОТНОШЕНИЙ

При рассмотрении конвергентно возникших жизненных форм паразитических организмов Ю. С. Балашов выделяет 3 аспекта для трехмерной классификации разнообразия в следующей последовательности: время контакта, топика и трофика. При этом время контакта обосновывается как основной критерий жизненных форм паразитов и как старт процесса специализации. Ю. С. Балашов подчеркивает, что разнообразие возникает в результате неравномерности эволюции по каждому из аспектов в разных филетических линиях. Эта эволюция конвергентна по всем трем направлениям, но практически необратима. В оригинальной классификации Ю. С. Балашовым выделено 7 типов паразитизма. Кратковременные: 1) микрохищники-кровососы, 2) гнездово-норовые эктопаразиты с кратким питанием; долговременные: 3) временные эктопаразиты с длительным питанием; постоянные: 4) постоянные эктопаразиты; эндопаразиты (далее различие по топической связи): 5) внутрикожные, 6) полостные, 7) тканевые (Балашов, 1982, 1999, 2006а, б, 2009).

СООБЩЕСТВА КАК РЕЗУЛЬТАТ ПАРАЗИТАРНОЙ КОЛОНИЗАЦИИ

Существенная черта в трактовке сообществ Ю. С. Балашовым — рассмотрение особи хозяина как ограниченной продолжительностью жизни ниши колонизации паразитами разных видов. Наиболее удачными объектами для изучения рассматриваются сообщества нидикольных паразитов, т. е. паразитов норных млекопитающих и гнезд птиц, поскольку такие сообщества лучше всего гарантируют успешный контакт паразита с хозяином. Ю. С. Балашов выделяет ключевые условия успешной паразитарной колонизации: 1) вероятность контакта (максимальная — у нидикольных паразитов); 2) способность к сосуществованию с другими паразитами (опять-таки лучшая у нидикольных организмов, длительно сосуществующих); 3) специфичность в обоих аспектах — экологическом (близость ниш перехода) и филогенетическом (родство исходного хозяина с новым объектом колонизации). Важно успешное сочетание всех трех условий, из которых второе и третье носят характер предварительных адаптаций отдельных видов паразитов. Среди паразитарных сообществ Ю. С. Балашов выделяет инфрасообщества паразитов одной особи хозяина, компонентное сообщество одной популяции хозяина и составное сообщество паразитов в пределах одной экосистемы (Балашов, 2000а, б, 2002, 2003, 2009; Балашов и др., 2002, 2003).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ, ИХ ЗАПОЛНЕНИЕ В ХОДЕ ПАЗИТАРНОЙ КОЛОНИЗАЦИИ

При рассмотрении понятия экониш Ю. С. Балашов отталкивается от понятия потенциального максимума инфрасообщества паразитических организмов, которое может содержать и прокормить особь хозяина. В качестве вывода из рассмотрения паразитарных систем он делает вывод о том, что степень заполнения паразитарных ниш тела хозяина всегда гораздо ниже потенциального максимума и обусловлена конкретной историей паразитарной колонизации. Ю. С. Балашов обосновывает утверждение, что структурирование хозяина по эконишам в отношении паразитов гораздо более строго диверсифицировано (концентрировано и разграничено), чем ниши свободноживущих организмов в экосистеме, которые более размыты и часто перекрываются между экологически и филогенетически близкими видами. Балашов указывает на причины такой строгой сегрегации ниш паразитов: это следствие значительных различий в пригодности к прикреплению в местах кормления паразита: строения оперения, кожного покрова в сочетании с микроклиматом отдельных зон прокормления, межвидовой конкуренции паразитических видов и различий в иммунном статусе хозяина по отношению к паразитам (Балашов, 2005а, 2009; Балашов, Бочков, 2007).

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПАЗИТОЛОГИЯ: ПОПУЛЯЦИИ ПАЗИТОВ КАК ДИНАМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Рассмотрение паразитических организмов в динамике их заселения и развития на хозяевах и исхода с хозяев — основа понимания Балашовым популяционной паразитологии. Главными объектами рассмотрения служат популяции временных паразитов — они рассматриваются как суперпопуляции из двух составляющих — паразитической и свободноживущей частей. Особи различных фаз жизненного цикла популяции паразитического вида образуют фазовые части популяции, называемые гемипопуляциями. Пространственное распределение паразитов агрегированное, статистически отличающееся от случайного. Интенсивность инвазии может достигать больших значений, но имеет пороговые лимиты для каждой системы «паразит-хозяин». Кроме колонизации, связанной с увеличением численности паразитов, происходит и самоочищение хозяев, как косвенное следствие иммунитета прокормителей. Временные эктопаразиты наиболее удобны как модели для изучения влияния факторов среды на динамику популяции паразитического вида по сравнению с эндопаразитами и постоянными эктопаразитами (Балашов, 2000а, 2009; Балашов и др., 2002, 2003; Балашов, Бочков, 2007).

ТРАНСМИССИВНЫЕ ИНФЕКЦИИ, НЕОДНОРОДНОСТЬ ЯВЛЕНИЯ В СВЯЗИ С РАЗНЫМ ПО ХОЗЯЕВАМ И ВРЕМЕНИ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ АДАПТАЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

При рассмотрении трансмиссивных инфекций Балашов указывает на неоднородность явления и вновь подчеркивает роль времени исторической колонизации паразитами своих хозяев. Возбудители трансмиссивных болезней передаются из природных резервуаров (очагов) переносчиками-членистоногими (гематофагами) на новых, неадаптированных к ним хозяев — животных и человека. Распространенные примеры — клещевой энцефалит, боррелиоз, чума, малярия.

Успех в эволюции возбудителей трансмиссивных инфекций определяется адаптацией к обитанию в организмах филогенетически далеких хозяев — позвоночных и членистоногих. Для животных и человека, случайно зараженных переносчиком в природном очаге инфекции, можно говорить о преадаптации возбудителя, так как окончательный хозяин — эволюционно новый для возбудителя и соответственно вредоносность возбудителя более значительна, чем для адаптированных к возбудителю природных хозяев. Эти возбудители разные по происхождению в отношении первичных хозяев: так, риккетсии и боррелии исходно свойственны членистоногим, последние передали их, как переносчики, наземным позвоночным, эволюционно новым в этой системе паразит-хозяин. Возбудители же кровяных инфекций, напротив, исходно свойственны позвоночным, и лишь вторично приспособились к обитанию в организме членистоногих-переносчиков. В этом состоит неоднородность явления трансмиссивных инфекций, происхождение его из двух принципиально разных источников. Эта неоднородность проявляется в различии резервуарной роли хозяев в экосистеме. Иксодовые клещи служат важными природными резервуарами риккетсий и боррелий, к которым они эволюционно адаптированы. Многомесячная жизнь индивидов клещей превышает продолжительность жизни мелких млекопитающих и птиц — окончательных хозяев возбудителей. Напротив, в случае кровяных инфекций основную роль природного резервуара выполняют позвоночные; насекомые-переносчики из-за короткой индивидуальной жизни не могут длительное время сохранять в себе возбудителей, однако отличаются высокой эффективностью передачи патогена окончательному хозяину — позвоночному. Итак, и в данном явлении Балашов выделяет как ключевой аспект паразитарной колонизации в эволюционном плане — адаптацию к исторически первичному резервуарному хозяину, и новых взаимоотношений с вторичным хозяином (Балашов, 1967, 1987, 1998, 2005б, 2009; Балашов, Дайтер, 1973).

ВРЕДНОСНОСТЬ КАК НЕОБХОДИМЫЙ КРИТЕРИЙ ПАРАЗИТИЗМА

Балашов разделяет точку зрения Догеля на паразитизм как использование паразитом своего хозяина в качестве места обитания и источника питания, но особо подчеркивает критерий вредоносности при определении паразитизма как явления. Под вредоносностью Балашов понимает различную степень патогенности при отсутствии летальности для хозяина. Вре-

доносность может иметь прямой и косвенный характер (уменьшение конкурентоспособности, темпов репродукции, массы тела хозяина), но система паразит-хозяин в большинстве случаев достаточно адаптирована для исключения смерти хозяина от колонизации паразитами (Балашов, 1998, 2007, 2009).

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА:
ПРЕДПОСЫЛКИ, АДАПТАЦИИ, КОЭВОЛЮЦИЯ, НЕОБРАТИМОСТЬ**

На основании детального анализа различных филетических линий паразитических членистоногих Балашов сделал важнейшие обобщения по происхождению паразитизма как явления. При учете новейших данных, полученных с помощью молекулярно-биологических и кладистических методов, для реального осмысления процессов исторической паразитарной колонизации основных групп хозяев-позвоночных Балашов использует классический сравнительно-паразитологический метод, хотя и с изменением акцентов, чтобы охватить широкий объем новых исследований. В целом важнейшие исследованные аспекты паразитизма соответствуют трем критериям, предложенным им при классификации разнообразия типов паразитизма: адаптации контакта с хозяином, топических и трофических связей. При этом опять-таки адаптации, связанные с контактом, — формирование поискового поведения инвазионно-расселительных стадий цикла паразиты — Балашов ставит на первый план, как ключевую предпосылку становления системы паразит-хозяин. Среди прочих конвергентно возникающих адаптаций Балашов выделяет перестройку ротовых частей — от грызущих к колюще-сосущему ротовому аппарату, произошедшую у нидиколов. Параллельно изменялись механизмы поведения, обеспечивающие контакт с хозяином — от нидиколии к активному поисковому поведению, через форезию (астигматных клещей) и через обитание в лесной подстилке на путях миграции позвоночных (у иксодовых клещей). Однако, как указывает Балашов, колюще-сосущий аппарат мог быть и преадаптацией при становлении паразитизма, минуя нидиколию: так, предки кровососущих двукрылых уже обладали колюще-сосущим ротовым аппаратом для питания растительными соками и легко сменили прокормителя в эволюции с растения на позвоночное животное. Кроме морфологических адаптаций, связанных со становлением питания, Балашов указывает на биохимические конвергентные преобразования: железы паразитов вырабатывают ферменты, блокирующие свертываемость крови, происходит перестройка экскреторной системы членистоногих для выведения появившегося при переходе к питанию жидкой пищей (гематофагии) избытка воды и солей.

По Балашову, у временных эктопаразитов (блохи, иксодоидные клещи) коэволюция с хозяевами наблюдается лишь на коротких отрезках филогенеза. У постоянных эктопаразитов (вши, пухоеды, гамазовые и акариморфные клещи) коэволюция может быть продемонстрирована на длинных линиях филогенеза паразитов и их хозяев. Однако и у постоянных эктопаразитов коэволюционный процесс часто нарушается переходами паразитов на новых хозяев, вымиранием таксонов хозяев или паразитов, просто

явными различными темпами видообразования у паразитов и хозяев, поскольку кроме смены хозяев для паразитов характерна смена микростадий внутри организма хозяина.

Таким образом, коэволюция в понимании Ю. С. Балашова не является необратимой, а филогенетическая близость потенциальных хозяев — лишь предпосылка, увеличивающая вероятность становления новой системы паразит-хозяин в эволюции, но не неизбежное правило. Паразитарные системы, по Балашову, гораздо более лабильны, чем считали сторонники теории коэволюции, и лабильность систем тем выше, чем слабее пространственная связь с хозяином, — у временных паразитов выше, чем у постоянных (Балашов, 1999, 2001, 2004, 2006а, б, 2009).

Список литературы

- Балашов Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodidae) — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука. 320 с.
- Балашов Ю. С. 1982. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука. 320 с.
- Балашов Ю. С. 1987. Организм иксодовых клещей как среда обитания возбудителей трансмиссивных инфекций. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 34: 48—69.
- Балашов Ю. С. 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука. 287 с.
- Балашов Ю. С. 1999. Эволюция гематофагии среди насекомых и клещей. Энтомолог. обозр. 78: 749—763.
- Балашов Ю. С. 2000а. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов. Паразитология. 34: 361—370.
- Балашов Ю. С. 2000б. Эволюция гнездово-норового паразитизма у насекомых и клещей. Энтомолог. обозр. 79: 950—965.
- Балашов Ю. С. 2001. Коэволюция паразитических насекомых и клещей с их хозяевами — наземными позвоночными. Энтомолог. обозр. 80: 925—942.
- Балашов Ю. С. 2002. Видовое разнообразие паразитарных сообществ насекомых и клещей на млекопитающих. Энтомолог. обозр. 81: 930—943.
- Балашов Ю. С. 2003. Видовое разнообразие паразитарных сообществ насекомых и клещей на птицах. Энтомолог. обозр. 82: 922—942.
- Балашов Ю. С. 2004. Основные направления эволюции иксодидных клещей (Ixodida). Энтомолог. обозр. 83: 909—923.
- Балашов Ю. С. 2005а. Экологические ниши паразитов. Паразитология. 39: 441—456.
- Балашов Ю. С. 2005б. Кровососущие насекомые и клещи — переносчики трансмиссивных инфекций человека и домашних животных. Энтомолог. обозр. 84: 677—691.
- Балашов Ю. С. 2006а. Возникновение и эволюция паразитизма у насекомых и клещей на наземных позвоночных. Паразитология. 40: 409—424.
- Балашов Ю. С. 2006б. Типы паразитизма клещей и насекомых на наземных позвоночных. Энтомолог. обозр. 85: 918—936.
- Балашов Ю. С. 2007. Вредоносность паразитических насекомых (Insecta) и клещей (Acarina) для млекопитающих и птиц. Энтомолог. обозр. 86: 918—938.
- Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.
- Балашов Ю. С., Бочков А. В., Ващенко В. С., Григорьева Л. А., Третьяков К. А. 2002. Структура и динамика сообщества эктопаразитов рыжей полевки в Ильмень-Волховской низине. Паразитология. 36: 433—446.
- Балашов Ю. С., Бочков А. В., Ващенко В. С., Третьяков К. А. 2003. Структура и сезонная динамика сообщества эктопаразитов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в Ильмень-Волховской низине. Паразитология. 37: 443—455.

- Балашов Ю. С., Бочков А. В. и др. 2007. Структура популяций и экологические ниши эктопаразитов в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих. *Паразитология*. 44: 329—347.
- Балашов Ю. С., Дайтер А. Б. 1973. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л.: Наука. 251 с.

ON THE CONTRIBUTION OF PROF. Yu. S. BALASHOV TO THE
FUNDAMENTAL PARASITOLOGY

A. Yu. Ryss

Key-words: fundamental parasitology, history of science, evolution, host-parasite relations, transmissive infections, coevolution, pathogenicity, parasitism.

SUMMARY

Brief review of main conceptions of Yu. S. Balasov in fundamental parasitology: types of host-parasite relations, evolution, transmissive infections, econiches, population structure, parasite communities.
