

УДК 576. 89

*О. Н. Давыдов, Л. Я. Куровская, Ю. Д. Темниханов,  
С. И. Неборачек*

**ФОРМИРОВАНИЕ СВЯЗЕЙ ПАРАЗИТОВ И ИХ  
ХОЗЯЕВ В АНТРОПОГЕННО ИЗМЕНЕННЫХ  
ГИДРОБИОЦЕНОЗАХ**

Рассмотрены связи паразитов с их хозяевами на организменном, популяционном и экосистемном уровнях, которые характеризуют гетерогенность и трансформацию паразитарных систем в условиях антропогенной нагрузки.

*Ключевые слова:* паразит, хозяин, антропогенные факторы.

***Общие закономерности формирования  
паразито-хозяинных связей***

Подавляющее большинство организмов, населяющих нашу Землю, не могут существовать автономно: для выживания им необходимы другие живые существа. Связи между разными видами организмов сильно различаются по степени жесткости и детерминированности. Наиболее тесные связи характерны для облигатных паразитов, которые не могут жить без своих хозяев.

О паразитических организмах за прошедшие два столетия опубликованы сотни томов, в которых описаны их биология, распространение, развитие, и лишь в последние два десятилетия появились сообщения о значении паразитов в адаптационной стратегии формирования и регуляции уровня численности их хозяев.

Академик К. И. Скрябин, констатируя «величие» феномена паразитизма, его широкое распространение среди многих групп животных и растительного царства, раскрыл ряд закономерностей, которые обуславливают связи между степенью биоразнообразия паразитических форм и высотой их организации [31]. Паразитизм — эволюционно необходимая, обязательная для прогрессивного развития животного и растительного мира форма жизни на Земле [2, 27].

Ряд авторов отмечают, что паразиты составляют большую часть разнообразия жизни на Земле. При этом полагают, что паразитов больше, чем сво-

© Давыдов О. Н., Куровская Л. Я., Темниханов Ю. Д., Неборачек С. И., 2011

бодноживущих организмов как по количеству видов, так и по числу особей [18]. Паразиты по темпам эволюции могут существенно опережать своих хозяев, активно колонизируя «вакантные ниши» и диверсифицируя свой состав для более полного использования хозяина в качестве жизненного субстрата и пространства [24]. При этом паразит и хозяин эволюционируют в направлении целесообразного взаимоприспособления (антагонистическая форма симбиоза) [30, 34].

Появились сведения о глубочайшем влиянии паразитов на репродуктивную способность и индукцию поведения хозяина [16, 21, 35]. Высказано ошеломляющее предположение, что сам эволюционный переход к половому размножению у эукариот был связан с поражением предковых форм паразитами [29].

На организменном уровне паразиты, как активные агенты, оказывают разнообразные воздействия на своих хозяев. Этот уровень предусматривает взаимодействия молекулярных механизмов двух организмов одной паразитарной системы [11, 25].

Сложная и гибкая система молекулярной адаптации в паразитарной системе пока еще не понятна и не раскрыта до конца. Однако она позволяет выделить основные реакции паразитов (на примере гельминтов) и хозяина:

1. Адаптация ферментных систем гельминтов к характеру питания, обусловленному паразитическим образом жизни.
2. Способность гельминтов синтезировать не только собственные ферменты, но и коферменты, как альтернативный путь обеспечения нормального метаболизма при возможных нарушениях питания хозяина.
3. Использование гормонов хозяев гельминтами в целях создания благоприятных условий выживания в зараженном организме [11, 25].

По сути, в большинстве случаев паразит избирает в качестве среды обитания более высокоорганизованное существо, к которому функционально адаптируется [23]. При этом паразит может замедлять старение хозяина и стимулировать его устойчивость к стрессам. Ряд исследований показывает, что паразит выделяет в кровь хозяина водорастворимые вещества (аминокислоты, пептиды и гликопротеины), выполняющие роль антидепрессантов и нейромедиаторов. Хозяин не должен мешать паразиту внедряться в его организм и жить в нем. Часть паразитов погибает из-за выработки антител к водорастворимым веществам — их убивает иммунная система хозяина. «Слабых» паразитов на ранних стадиях развития уничтожают макрофаги, и только часть их преодолевает иммунный барьер хозяина.

В случае большинства вирусных и бактериальных инфекций высших животных заражение хозяина — кратковременный эпизод в жизни последнего. Паразиты размножаются в его теле, вызывая мощный иммунный ответ. И, напротив, такой ответ на многих макропаразитов и простейших, как

правило, довольно непродолжителен, поэтому заселение ими обычно устойчиво, причем хозяева подвергаются непрерывному перезаражению.

С помощью иммунной системы хозяин регулирует количество паразитов, а лишние отторгает [20]. С другой стороны, ученые предполагают, что некоторые паразиты способны внедрить в хозяина свои «гены долголетия». Это могут быть гены, работающие во многих тканях и выполняющие одинаковые функции в разных организмах, такие, как гены антиоксидантной системы, регуляторных систем, контролирующих устойчивость к голоданию или недостатку кислорода. В этом случае паразит и хозяин выступают как элементы саморегулирующейся открытой динамической биологической системы, объединенной информационными связями различной экологической природы. В силу саморегуляции эта система направлена на сохранение обоих партнеров [4, 7, 9, 26, 28].

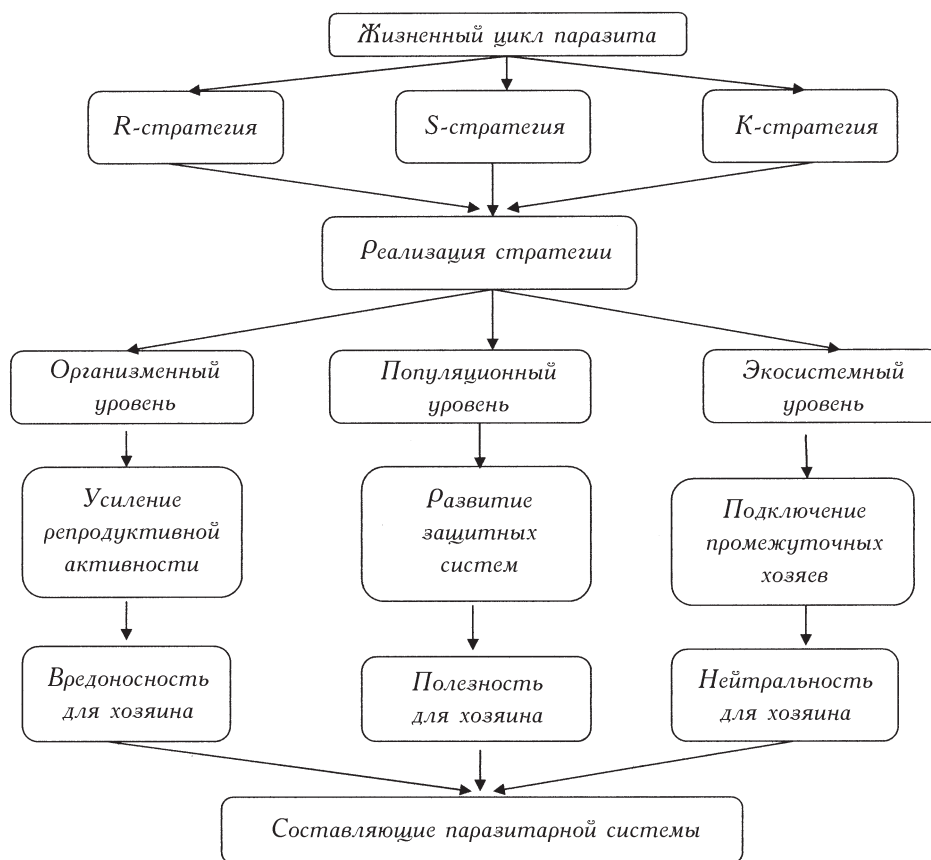
За свое пребывание в организме хозяина, предоставленную пищу паразиты щедро расплачиваются индукцией клеточного иммунитета. Организм теплокровного животного, в том числе и человека, получает сильнейшую внутреннюю защиту от всего чужеродного и многих инфекций (животное — на всю жизнь, человек — на 8—10 лет) [6]. Становится очевидным, что на начальных этапах формирования паразитарной системы хозяин является пассивным элементом, а паразиту принадлежит основная «организующая» или «интегрирующая» роль [17].

На организменном уровне паразит может вызывать у хозяина резкие или даже необратимые изменения его гомеостаза, в то же время на популяционном уровне он выполняет роль естественного регулятора численности [22], а в экосистеме — стабилизатора [3].

Мы сочли необходимым более подробно остановиться на взаимоотношениях паразита и хозяина на всех трех уровнях, которые характеризуют жизненный цикл паразита, обеспечивают гетерогенность и трансформацию паразитарных систем (рис. 1).

Выше было отмечено, что для существования в организме хозяина — среде I порядка — паразиту приходится обеспечить себе защиту от него, максимально использовать в качестве источника пищи и, в частности, для защиты от внешней среды (среда II порядка). Чем глубже и совершеннее будет адаптация его к агрессивным условиям среды обитания I порядка, тем беззащитнее паразит оказывается в среде II порядка и непредсказуем его переход через внешнюю среду к другому хозяину [33].

С этой целью паразиты используют *R*-стратегию — идут по пути резкого увеличения своей репродуктивной деятельности. При этом они буквально поражают воображение колоссальным разнообразием способов усиления процессов размножения. Это умножение половых комплексов, гермафродитизм, партеногенез, перекрестное оплодотворение, бесполое размножение — вот неполный перечень способов, используемый паразитом для максимального увеличения своей плодовитости. Таким образом, повышается



1. Основные пути, обеспечивающие жизнеспособность паразитарной системы.

вероятность встречи паразита с хозяином в ответ на давление внешней среды.

Однако часто одной *R*-стратегии паразитов недостаточно для реализации и завершения их жизненного цикла, тогда добавляется *S*-стратегия. Она проявляется в создании мощных и весьма устойчивых оболочек, защищающих обычно покоящиеся стадии от агрессивных стресс-факторов внешней среды (температурные колебания, химические агенты и т. п.). Таковы оболочки яиц многих гельминтов, оболочки цист амёб, ооцист кокцидий, спор микроспоридий и др. Наличие защитных оболочек, естественно, увеличивает вероятность встречи паразита с хозяином.

Известно также, что расселение, возможность колонизации новых мест обитаний играют для всех живых существ первостепенную роль. У паразитических организмов это осуществляется двумя основными путями — за счет активного перемещения свободноживущих стадий (если они имеются в цикле развития) и посредством миграции хозяина или хозяев.

Трудность прохождения жизненного цикла, несмотря на наличие *R*- и *S*-стратегии, во всех случаях усугубляется необходимостью значительной затраты энергии в процессе поиска хозяина.

Для максимального снижения контакта паразитов с агрессивной средой II порядка предусмотрена *K*-стратегия, включающая одного или несколько промежуточных хозяев. Хотя для многих паразитов, особенно эктопаразитов, нет необходимости усложнять жизненный цикл. Наиболее древние группы паразитов — цестоды и трематоды имеют, в основном, многохозяинный жизненный цикл. Это важная стратегия поддержания динамической устойчивости популяций паразитов [33].

Чтобы выжить, таким эндопаразитам понадобились десятки тысяч лет для поиска промежуточного хозяина. В этом аспекте они проявили эволюцию «изобретения» настолько, что никогда не покинут хозяина [13]. Итак, для противостояния агрессивности внешней среды паразит прежде всего использует *R*-стратегию, затем добавляются *S*- и *K*-стратегии [33].

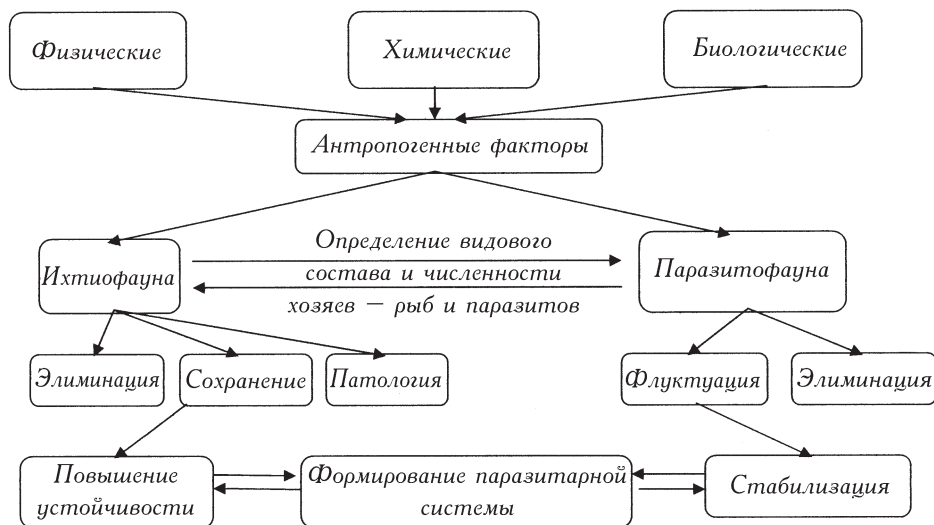
Естественно, закономерности изменения численности популяций паразитов нельзя понять без изучения их связей с экосистемой в целом (третий уровень). Более того, колебания численности популяций паразитов и хозяев могут косвенно повлиять на стабильность всей экосистемы, что подтверждает биосферное значение феномена паразитизма [8]. Становится очевидным, что паразитизм представляет собой одну из форм стратегии единого коэволюционного принципа развития органического мира [32].

Так или иначе, неопределенно долгое во времени и пространстве существование возбудителя болезни обеспечивается наличием гомеостатических механизмов, которые не дают популяции возбудителя исчезнуть при всем размахе колебаний его биомассы [1]. Отсюда жизнь или частичная элиминация зараженного хозяина ничего не значат для поддержания паразитов в экосистеме.

Из анализа рассматриваемых фактов следует, что у паразитов в процессе эволюции могут проявляться различные вредные, полезные и нейтральные к хозяину адаптационные реакции.

В настоящее время антропогенный фактор приводит к значительному изменению паразитарной системы (рис. 2). Влияние антропопрессии испытывают на себе паразиты с эволюционно сложившимися сложными циклами развития (например, многие биогельминты). Паразиты вредят особям хозяина с интенсивностью, зависящей от плотности обеих популяций. Кроме того, зараженные и незараженные особи хозяина проявляют компенсаторные реакции, которые могут существенно снижать поражение их популяций в экосистеме. В любом случае происходит перестройка структуры паразитарной системы (видового состава, численности, биомассы паразитов и хозяев).

Приведенные результаты обсуждаемой проблемы показывают, что антропогенный пресс уменьшает (обогащает) видовое разнообразие паразитов



2. Действие антропогенных факторов на формирование паразитарной системы.

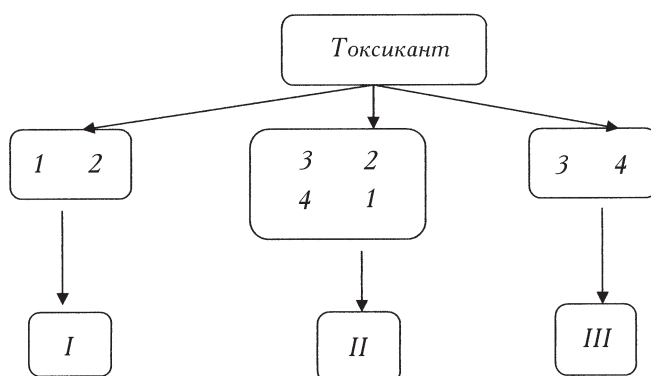
и их хозяев и тем самым обуславливает критические моменты в развитии паразитарной системы [14]. Отсюда следует, что основную роль в переходе паразитарной системы к устойчивому состоянию на новом уровне играют хозяева, обладающие наибольшей восприимчивостью к заражению [12, 19].

Становится очевидным, что интегральная оценка стратегий разнообразных связей паразитов с их хозяевами важна для прогнозирования отдаленных последствий и коррекции нарушений с учетом влияния на экосистемы в целом.

Таким образом, прогнозируя изменение любых ситуаций, связанных с паразитарной системой, мы неизбежно должны понимать, как эти изменения отразятся на всей гамме «обязательного биологического окружения паразитов» и объектах окружающей среды. Действие антропогенных факторов обеспечивает как сохранение, так и развитие паразитарных систем, определяет уровень их изменчивости и пределы колебаний. В ходе эволюции вредоносность паразитов на организменном уровне сопровождается замедляющим ростом приспособленности к хозяину. На популяционном и экосистемном уровнях вредоносность, как правило, отсеивается отбором, и эволюционный процесс идет по пути накопления полезных адаптационных признаков, что, в конечном итоге, обуславливает нейтральное существование паразитарной системы.

### ***Паразито-хозяинные отношения в условиях антропопрессии на водные экосистемы***

Нами в течение 1996—2003 гг. на Киевском водохранилище, наиболее загрязненном радионуклидами и тяжелыми металлами в результате аварии на



3. Уровень устойчивости паразитарной системы под воздействием токсиканта: I — стабильный, II — изменяющийся, III — дестабилизирующий; 1 — хищные рыбы (здоровые); 2 — мирные рыбы (здоровые); 3 — хищные рыбы (больные); 4 — мирные рыбы (больные).

Чернобыльской АЭС (1986 г.), учитывалась частота встречаемости щук, пораженных опухолями, и зараженность карповых рыб личинками гельминтов описторхис (*Opisthorchis felineus*) и лигул (*Ligula intestinalis*) (рис. 3). В условиях отсутствия загрязнения стабильно сохранялся уровень устойчивости паразитарной системы при поедании здоровыми хищниками-санитарами (щуками) карповых рыб (более 30 видов),

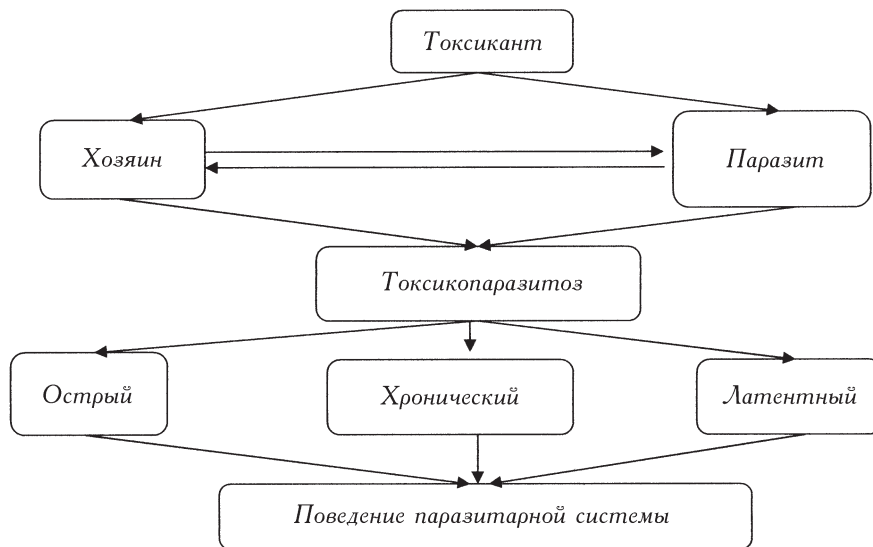
зараженных вышеуказанными паразитами. Вместе с тем численность щук, пораженных опухолями, снижалась до 20—25%, и одновременно повышалась инвазированность карповых рыб, зараженных описторхисами и лигулами, до 10—15% [10]. Уровень устойчивости паразитарной системы снижался в силу возрастания элиминации больных щук и карповых рыб. Возвращение к первоначальной устойчивости экосистемы представляется проблематичной вследствие того, что в Киевском водохранилище начинают превалировать деструктивные процессы (снижение видового разнообразия как паразитов, так и их хозяев — рыб) и, в конечном итоге, наблюдается дестабилизация паразитарной системы.

При паразитарных и других загрязнениях происходит снижение разнообразия паразитарной системы уже хотя бы из-за того, что к подобным условиям приспособлено немного организмов, которые изначально доминировали в экосистеме.

Попробуем формализовать трансформацию паразитарной системы в токсической среде (рис. 4). В условиях токсической загрязненности водной среды взаимоотношения между хозяином и паразитом существенно изменяются. На наш взгляд, формируется специфическая комплексная патология рыб-хозяев — токсикопаразитозы.

Прямая или косвенная интоксикация, сопряженная с повреждением жизненно важных функций как хозяев, так и паразитов, в конечном счете, приводит к элиминации системы как целого — погибает и рыба, и ее паразиты (острый токсикопаразитоз).

Численность паразитов в условиях интоксикации нивелируется или снижается вследствие их полной или избирательной элиминации. И, наоборот, она возрастает вследствие снижения иммунитета у рыб-хозяев и возникно-



4. Действие токсикопаразитозов на поведение паразитарной системы.

вения резистентности паразитов к тем или иным токсикантам. Численность некоторых популяций паразита флуктуирует при пролонгировании действия токсиканта во времени (хронический токсикопаразитоз).

Паразит может выполнять буферную роль, отбирая на себя часть потока токсикантов, поступающих в организм хозяина. В этом случае возможно длительное сосуществование хозяина и паразита (латентный токсикопаразитоз). Происходит смена доминант, или появляются новые доминанты, или паразитарная система деградирует как целое [5, 15].

### Заключение

Таким образом, для поддержания паразитов в природе нужна не просто болезнь хозяина, то есть его повреждение на рассмотренных уровнях, но и возможность возбудителей размножаться до максимального предела, обеспечивающая быструю передачу другому хозяину (*R*-стратегия), и самостоятельно осуществлять эффективную защиту от неспецифических реакций хозяина (*S*-стратегия). При обеих стратегиях длительность инфекционного (инвазионного) процесса лимитируется иммунной системой хозяина и продолжительностью жизни последнего.

Паразитические виды вынуждены приспосабливаться к антропогенным факторам в рамках той способности к паразитизму, которая была закреплена за ними естественным отбором. Отсюда патогенность паразитов является адаптивным признаком. В условиях меняющейся среды обитания их взаимодействие с хозяином носит характер коэволюции. Проникновение в экосистему новых возбудителей болезней, использующих *K*-стратегию паразитизма, возможно как из родст-



венных, так и дальних природных резервуаров, в которых по каким-то причинам они были законсервированы и не столь вирулентны.

На наш взгляд, разнообразие связей паразитов с хозяевами было стратегически решено эволюцией совершенно разными путями, средствами и способами. Дальнейшая расшифровка механизма действия каждой из используемых стратегий паразитизма, их сочетание позволит получить данные, необходимые для управления паразитарными системами.

Затронутые нами вопросы нашли отражение в заключении конференции, проходившей 20—25 октября 2008 г. в Санкт-Петербурге (IV съезд Паразитологического общества при РАН). Среди намеченных проблем паразитологии XXI века фокусируется внимание на роли паразитов в регуляции численности хозяев, позволяющей глубже понять механизмы формирования паразитарных сообществ в условиях антропогенного пресса.

\*\*

*Розглянуто зв'язки паразитів з їхніми хазяями на організмовому, популяційному та екосистемному рівнях, які характеризують гетерогенність та трансформацію паразитарних систем.*

\*\*

*Relationships are considered between parasites and their hosts on the level of organisms, populations and ecosystems, which characterize the heterogeneity and transformation of parasite systems.*

\*\*

1. Алексеев А.Н. Анализ некоторых гомеостатических механизмов, обеспечивающих стабильность существования паразитарных систем // Тез. докл. VI Всерос. симп. по популяционной биологии паразитов. — М., 1995. — С. 2.
2. Астафьев Б.А., Петров О.Е. Эволюционно-генетическая теория паразитизма // Успехи совр. биологии. — 1992. — Т. 109, № 2. — С. 163—175.
3. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. — М.: Наука, 1970. — 502 с.
4. Беляков В.Д. Общие закономерности функционирования паразитарных систем // Паразитология. — 1986. — Т. 20, № 4. — С. 249—254.
5. Брагинский Л.П., Давыдов О.Н., Калиниченко К.П. Трансформация системы «хозяин (рыба) — паразит» в токсической среде // Междунар. конф., посвящ. памяти д. б. н. Б. Л. Флерова «Современные проблемы водной токсикологии»: Тез. докл. — Борок, 2005. — С. 19.
6. Бритов В.А. Паразитизм в природе и его роль в эволюции // Материалы X конф. УРНОП. — Киев: Наук. думка, 1986. — С. 88.
7. Бритов В.А. Паразитизм в природе и его роль в охране гомеостаза хозяина // Успехи совр. биологии. — 1987. — Т. 104, № 1 (4). — С. 132—144.
8. Вернадский В.И. Биосфера. — М.: Наука, 1967. — 350 с.

9. *Давыдов О.Н.* Паразиторазнообразие — движущая сила эволюции // *Материалы IV Междунар. конф. «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах».* — Днепропетровск, 2007. — С. 329—330.
10. *Давыдов О.Н., Базеев Р.Е.* Система «патоген — рыба» как показатель биоразнообразия в загрязненном водном объекте (Киевское водохранилище) // *Теоретические и практические аспекты ихтиопатологии.* — Ривнэ, 2003. — С. 148—160.
11. *Давыдов О.Н., Куровская Л.Я.* Паразито-хозяйинные отношения при цестодозах рыб. — Киев: Наук. думка, 1991. — 172 с.
12. *Давыдов О.Н., Куровская Л.Я.* Морфо-физиологический подход к изучению роли хозяина в регуляции численности паразитов // *Тез. докл. VI Всерос. симп. по популяционной биологии паразитов.* — М., 1995. — С. 25—26.
13. *Давыдов О.Н., Березовский А.В., Мандыгра Н.С.* Современное представление о вредности и (или) полезности паразитов // *Проблеми здоров'я гідробіонтів у сучасних умовах.* — Луцьк, 2009. — С. 16—23.
14. *Давыдов О.Н., Куровская Л.Я., Темниханов Ю.Д., Базеев Р.Е.* Ихтиопатологическая ситуация водохранилищ Днепра в условиях антропогенного пресса // *Гидробиол. журн.* — 2005. — Т. 41, № 5. — С. 100—112.
15. *Давыдов О.Н., Перевозченко И.И., Брагинский Л.П., Бальон Я.Г.* Изучение кумуляции, десорбции и механизма действия хлорорганических ядохимикатов у цестод рыб // *Паразитология.* — 1976. — Т. 10, № 3. — С. 238—246.
16. *Давыдов О.Н., Исаева Н.М., Балахнин И.А., Куровская Л.Я. и др.* Патогены, рыбы и среда обитания. — Киев: Ин-т зоологии НАН Украины, 1998. — 250 с.
17. *Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С.* Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость // *Экол. паразитология.* — Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1994. — С. 5—45.
18. *Догель В.А.* Общая паразитология. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. — 464 с.
19. *Доровских Г.Н.* Критические моменты в развитии систем «паразит — хозяин» // *Тез. докл. VI Всерос. симп. по популяционной биологии паразитов.* — М., 1995. — С. 27—28.
20. *Зюганов В.В.* Парадокс паразита, продлевающего жизнь хозяина. Как жемчужница выключает программу ускоренного старения у лосося // *Изв. РАН, сер. биол.* — 2005. — № 4. — С. 435—441.
21. *Кауфман Б.З.* Индукция гостального поведения в паразитарных системах. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. — 119 с.
22. *Контримавичус В.Л.* Паразитизм и эволюция экосистем // *Журн. общ. биологии.* — 1982. — Т. 43, № 3. — С. 69—113.
23. *Крылов Ю.М.* Молекулярные и генетические основы паразитизма у эукариот: эволюция взаимоотношений в системе «паразит — хозяин» // *Эволюция паразитов.* — Тольятти, 1991. — С. 163—167.
24. *Лебедев Б.Н.* Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии. — Владивосток: Дальнаука, 1995. — 208 с.

25. *Леутская З.К.* Биохимические адаптации в системе паразит — хозяин // Эволюция паразитов. — Тольятти, 1991. — С. 158—162.
26. *Логачев Е.Д.* Пути развития эволюционной гельминтологии (в порядке постановки проблемы) // Работы по гельминтологии. — М.: Наука, 1981. — С. 112—118.
27. *Ройтман В.А., Беэр С.А.* Паразитизм как форма симбиотических отношений. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. — 310 с.
28. *Сопрунов Ф.Ф.* Молекулярные основы паразитизма. — М.: Наука, 1987. — 223 с.
29. *Татаринов Л.П.* Вступительное слово к открытию симпозиума «Эволюция паразитов» // Эволюция паразитов. — Тольятти, 1991. — С. 5—7.
30. *Федоров К.П.* О биоценотической целостности сообществ паразитов и хозяев // Сиб. экол. журн. — 1996. — № 6. — С. 641—553.
31. *Чеснова Л.В.* Биоразнообразие и процесс становления системно-экологического (биогеоценологического) направления в гельминтологии // Материалы Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных биоценозов». — М., 2008. — С. 412—414.
32. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). — М.:Л.: Наука, 1946. — 274 с.
33. *Шульман С.С., Добровольский А.А. Куперман Б.Н. и др.* // Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных // Эволюция паразитов. — Тольятти, 1991. — С. 50—58.
34. *Шульц Р.С., Гвоздев Е.В.* Основы общей гельминтологии. — М.: Наука, 1970. — Т. 1. — 492 с.
35. *Юрлова Н.И., Водяницкая С.Н., Глухов В.В.* Анализ взаимоотношений в системе паразит—хозяин (на примере моллюсков и трематод) // Успехи совр. биологии. — 2000. — Т. 120, № 6. — С. 573—580.