УДК 576.895

Б.К.ЖУМАБЕКОВА

ФАКТОРЫ И ПРИНЦИПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ

(На примере паразитов рыб Иртышского бассейна)

(*Павлодарский государственный педагогический институт*)

Основными факторами формирования сообществ паразитов являются адаптации к условиям внешней среды и организму хозяина с обитающими там другими паразитами и симбионтами. Выдвигаются основные принципы формирования сообществ паразитов.

Организм любого животного представляет собой огромную, по своей численности и видовому разнообразию совокупность симбионтов – мутуалистов, паразитов, комменсалов. С этих позиций Иогансен Б.Г. и Логачев Е.Д. [1] пытаясь разграничить понятия «индивид», «особь» и «организм», считают, что индивидом следовало бы называть элементарное живое существо, в котором ничего не живет (но таковыми являются только животные-гнотобионты, содержащиеся в специальных искусственных условиях); особи представляют собой популяции симбионтов и паразитов, которые не всегда являются индивидами, так как в них могут быть свои сожители. Наконец, организмом следует называть, по хозяину, весь его симбиоценоз (паразитоценоз). Безусловно, с практической точки зрения наибольший интерес представляют сообщества паразитических организмов – как на уровне отдельных особей, так и на уровне популяций и видов хозяина. Формирование сообществ паразитов – так же, как и сообществ свободноживущих организмов – подчинено определенным экологическим законам, только сообщества паразитов в своем формировании проходят больше число этапов – в соответствии с адаптациями к разным средам обитания, а в этих средах – друг к другу.

Основными факторами формирования сообществ паразитов, на наш взгляд, являются, как показано в таблице 1, их адаптации к трем основным факторам: 1) условиям внешней среды (куда входят не только внешние абиотические факторы, но и потенциальные конкуренты и хищники для свободноживущих стадий и стадиеобеспечивающие хозяева – промежуточные или дефинитивные – для гельминтов со сложным циклом); 2) организму хозяина с его потенциальными ресурсами и механизмами резистентности; 3) другим паразитам или симбионтам организма, с которыми могут сложиться синергические или антагонистические отношения.

Однако, если подходить к формированию отдельных паразитарных систем и сообществ гельминтов в целом более обобщенно, то все многообразие факторов формирования сообществ можно подразделить на две большие группы: 1) факторы внешней среды, или среды обитания паразитов второго порядка [2], куда входит вся совокупность внешних абиотических и биотических условий, в том числе круг потенциальных хозяев (с учетом того, что внешние условия детерминируют не только выживание ларвальных стадий паразитов, но и выживание и численность хозяев); 2) факторы организма хозяина, являющегося средой 1-го порядка для паразитов: это ресурсы организма, факторы специфической и неспецифической резистентности, другие паразиты и непаразитические симбионты организма хозяина.

С этих позиций можно сказать, что сообщества паразитов у того или иного вида хозяина в каждом конкретном регионе формируются на двух уровнях: 1) отбор потенциальных претендентов на свободноживущих стадиях, могущих выжить в определенных условиях внешней среды (на этом же уровне происходит и формирование круга потенциальных промежуточных и дефинитивных хозяев); 2) взаимодействие паразитов с организмом хозяина как целостной системой, включая не только его анатомо-физиологические, биохимические и иммунологические особенности, но и всех его симбионтов (паразитов, комменсалов, мутуалистов).

Таблица 1. **Адаптации паразитов, предопределяющие количественный и качественный состав их сообществ**

Адаптации паразитов к основным группам внешних факторов		
Условиям внешней среды	Организму хозяина	Другим паразитам или симбионтам организма
В число которых входят:		
Абиотические факторы, предопределяющие выживаемость активных и пассивных свободноживущих стадий (температура, влажность, инсоляция).	Потенциальные ресурсы организма хозяина, определяемые его размерами, запасом энергетических субстанций, темпами метаболизма.	Сигнально-информационные механизмы перераспределения ресурсов между особями и видами паразитов.
Потенциальные элиминаторы (хищники, абортивные хозяева) и конкуренты.	Специфические и неспецифические иммунные процессы, направленные против паразита.	Влияния паразитов друг на друга посредством организма хозяина (через реципрокные и нереципрокные иммунные реакции).
Наличие и плотность популяций хозяев (дефинитивных – для аллогенных и промежуточных – для автогенных видов гельминтов), определяющие возможность и вероятность попадания в хозяина.	Компартментализация организма и отдельных органов, детерминирующая число потенциальных экологических ниш в организме; условия обитания в каждом органе или его части.	Непосредственная трофическая и пространственная конкуренция (внутривидовая и межвидовая) в органе обитания; синергизм или антагонизм паразитов в зависимости от численности.
УСЛОВИЯ ИНВАЗИИ		
	УСЛОВИЯ ВЫЖИВАНИЯ	
УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И СУЩЕСТВОВАНИЯ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ В ЕГО ЦЕЛОСТНОСТИ, ВЗАИМОСВЯЗЯХ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ		

На основе анализа многочисленного материала от различных видов хозяев автор выдвигает следующие принципы формирования сообществ паразитов (в том числе гельминтов).

1. Принцип компартментализации: чем больше дифференцирован организм и его отдельные органы, тем больше создается в нем потенциальных пространственных и трофических ниш для паразитов. K.R. Kennedy, A.O. Bush, J.M. Aho [3], анализируя модели сообществ гельминтов у теплокровных и холоднокровных позвоночных, приходят к выводу, что у гомойотермных животных с их более дифференцированным желудочно-кишечным трактом паразитирует больше видов гастроинтестинальных гельминтов. Однако паразиты, и особенно их ларвальные стадии, заселяют не только пищеварительную трубку и связанные с ней железы, но и другие органы, многие из которых даже у низкоорганизованных животных дифференцированы на множество естественных компартментов. Ярким примером этого могут служить ассоциации метацеркарий диплостоматид в глазах рыб, у которых каждый вид живет в определенной части глаза. Так, у *Diplostomum commutatum* метацеркарии локализуются в хрусталике, реже в стекловидном теле глаза и в мозге рыб (особенно при высокой интенсивности инвазии), у *Diplostomum volvens* метацеркарии паразитируют главным образом во внутренних оболочках глаза, реже в хрусталике у различных пресноводных рыб, *D. spathaceum* – в стекловидном теле, у *Tylodelphys clavata* метацеркарии живут в стекловидном теле глаза [4].

2. Принцип взаимодействия: составляющие сообщества паразитов на любом уровне – организменном, популяционно-видовом или экосистемном – будут взаимодействовать между собой, только механизмы и масштабы такого взаимодействия будут на каждом уровне различными. В масштабе экосистемы свободноживущие стадии паразитов будут взаимодействовать между собой, со свободноживущими почвенны-

ми беспозвоночными – как синергисты, конкуренты или элиминаторы, с потенциальными промежуточными и дефинитивными хозяевами. В популяции хозяина потенциальные паразиты-конкуренты будут занимать различные половозрастные, биотопические и другие группы, а полигостальные виды – в различной степени эксплуатировать разные виды хозяев. В организме хозяина взаимодействие паразитов будет складываться из: синергических взаимодействий, направленных на преодоление резистентности организма, пространственной и трофической конкуренции при ограниченном ресурсе, угнетения особей (одного или разных видов) продуктами метаболизма, реципрокных и нереципрокных иммунных реакций хозяина.

3. Принцип викариата, или замещения проявляется в том, что каждая потенциальная экологическая ниша в организме хозяина заселяется одним видом паразита (по мнению К.Кеннеди [5], размежевание паразитов по органам локализации является результатом межвидовой конкуренции и в то же время способом ее устранения). Явление викариата играет огромную роль в экологии свободноживущих организмов: по правилу Джордана [6], разные виды с одинаковыми экологическими требованиями занимают в разных экосистемах сходную экологическую нишу, причем такие заместители могут быть как родственными, так и таксономически далекими.

В отношении паразитических организмов явление викариата было впервые затронуто в работе J. Hugot [7], в которой рассматривается географический викариат у оксиурат теплокровных позвоночных и убедительно показано, что только один вид оксиурид может паразитировать в определенном виде млекопитающих.

У паразитов рыб бассейна р. Иртыш викариат прослеживается в сообществах глазных метацеркарий. У большинства исследованных пресноводных рыб в глазах паразитируют 3 вида метацеркариев: *Diplostomum commutatum* – в хрусталике, *D.volvens* – во внутренних оболочках, *Tylodelphys clavata* – в стекловидном теле, и в то же время почти не встречается *D. spathaceum*, также локализующийся в стекловидном теле глаза.

4. Принцип компенсации и саморегуляции сообщества: любой паразит представляет собой повышенную энергетическую нагрузку на организм хозяина, которая должна быть компенсирована питанием и течением метаболических процессов (и это одно из частных приложений общего принципа Ле Шателье – Брауна: всякое действие рождает противодействие [8]). Если речь идет об автогенных паразитах, завершающих свой цикл в данном хозяине, то очевидно, что компенсация необходима до уровня безопасного и даже благополучного существования организма хозяина: гибель хозяина невыгодна половозрелым паразитам, особенно длительно живущим. Однако у рыб есть очень много аллогенных паразитов, завершающих свое развитие в дефинитивных хозяевах – потребителях рыбы (птицах и млекопитающих). Патогенность многих ларвальных стадий паразитов, целесообразная для их попадания в дефинитивного хозяина благодаря связям хищник-жертва, хорошо известна в отношении многих видов паразитов: например, мозгового ценура, однокамерного эхинококка, альвеококка [9]. У рыб к таким патогенным (причем специфически патогенным) паразитам можно отнести глазных метацеркариев, которые приводят к зрительной дезориентации рыбы и увеличению вероятности ее поедания рыбоядными птицами, метацеркариев трематод родов *Ichthyocotylurus* и *Tetracotyle,* которые обычно паразитируют на поверхности различных внутренних органов рыб, вследствие чего рыба становится малоподвижной и держится у берега, гигантских плероцеркоидов ремнецов, которые снижают жизнеспособность рыбы и заставляют ее всплывать на поверхность. Но даже личиночные стадии не должны снижать жизнеспособность организма хозяина до критического уровня, вызывая спонтанную гибель: это невыгодно прежде всего самому паразиту. Жизненные функции организма зараженного промежуточного хозяина должны поддерживаться до тех пор, пока он не попадет в пищу дефинитивного хозяина, а паразит не вступит в следующую стадию своего развития. К тому же у рыб, имеющих много видов как автогенных, так и аллогенных паразитов, те и другие должны находить некое «среднее арифметическое» в поддержании жизнеспособности хозяина: снижение вероятности спонтанной гибели, в том числе от патогенного воздействия самих паразитов, и элиминация хищниками потенциальными дефинитивными хозяевами) особей, наиболее сильно инвазированных личиночными формами.

Говоря о саморегуляции в сообществе паразитов, в том числе и на уровне особи, следует отметить, что насыщенное видами сообщество представляет собой систему с наиболее высоким уровнем авторегуляции. Разные виды паразитов будут ограничивать численность друг друга, и механизмы такого ограничения будут самыми различными – от непосредственной пространственной и трофической конкуренции до угнетения друг друга продуктами метаболизма, реципрокных и нереципрокных иммунных реакций организма хозяина.

5. Принцип системности: каждое сообщество гельминтов представляет собой систему, сочлены которой зависят друг от друга и взаимосвязаны такой макросистемой, как организм хозяина (который, по мнению С.С. Шульмана и А.А. Добровольского [10], берет на себя роль посредника между паразитами и другими эндосимбионтами и внешней средой). При этом, по нашему мнению, в сообществе паразитов возникает целая иерархия сред и систем, и при этом более крупная система является средой (или микросердой) для более мелкой системы. А.А. Спасский [11], развивая учение Е.Н.Павловского о средах обитания паразитов, утверждал, что у паразитов может быть не только среда первого и второго, но также и третьего порядка. Например, средой первого порядка для дочерних спороцист является материнская спороциста, второго порядка – организм моллюска, третьего порядка – внешняя среда. Однако с учетом компартментализации организма хозяина и его отдельных органов, «матрешка» из сред обитания для каждого вида паразитов получается еще более сложной, а результат – сложная и упорядоченная в своем функционировании система сообщества паразитов.

6. Принцип целостности, наряду с принципом системности, предполагает функционирование сообществ паразитов на всех уровнях (организменном, популяционном, экосистемном) как единого целого. Добавление нового сочлена в сообщество или, наоборот, изъятие одного из компонентов приведет к существенным перестройкам всего сообщества, результатом чего будет достижение нового количественного и качественного уровня функционирования сообщества. В некоторых случаях нарушение целостности будет означать полный распад системы: это прежде всего гибель организма хозяина, который будет означать и гибель большинства половозрелых паразитов. Поедание промежуточного хозяина хищником – потенциальным дефинитивным хозяином одних видов паразитов – будет означать гибель как половозрелых гельминтов, так и тех личиночных форм, для которых он не обеспечивает дальнейшего развития (например, метацеркариев дилостоматид при попадании рыбы в кишечник хищного млекопитающего). В то же время личиночная форма, попавшая в организм специфичного дефинитивного хозяина, дополнит число его паразитов, приведет к перестройкам старого и формирования нового целостного сообщества.

7. Принцип расхода ресурсов до определенного минимума. Как известно, минимум свободной энергии является залогом стабильности любой системы – живой или неживой. Залог устойчивости биогеоценоза – минимальная чистая продукция при расходе значительной части фитомассы по цепям питания [12]. Ресурсы живой системы любого уровня – сообщества, вида, популяции, организма – также должны в определенной мере расходоваться вышестоящими перераспределителями вещества и энергии (хищники, паразиты, патогенны), оставляя лишь минимум для безопасного существования системы. Как отмечает А.Ф.Алимов [13], видовое разнообразие любых сообществ определяется величиной и доступностью жизненных ресурсов; однако практически не бывает случаев, когда ресурсы не используются или недоиспользуются: если уменьшается количество видов, то увеличивается численность особей оставшихся видов. Высокая зараженность паразитами – перераспределителями вещества и энергии высшего уровня – это индикатор увеличения трофических ресурсов на каком-то из уровней функционирования экосистемы.

Таким образом, основными факторами формирования сообществ паразитов являются адаптации к условиям внешней среды и организму хозяина с обитающими там другими паразитами и симбионтами. В качестве основных принципов формирования сообществ паразитов рассматриваются компартментализация, взаимодействие, викариат, или замещение, компенсация, системность, целостность, расход ресурсов до опреде-

ленного минимума, определяющего устойчивость сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Иоганзен Б.Г., Логачев Е.Д.* Об экологических уровнях паразитологических исследований //I Всесоюзный съезд паразитоценологов. Тезисы докладов. Ч. I. – Киев: Наукова думка, 1978. – С. 147-148.

2. *Павловский Е.Н.* Общие проблемы паразитологии и зоологии.- М – Л: Издательство АНСССР, 1961.

3. *Kennedy K.R., Bush A.O., Aho J.M.* Pattern in helminth communities: why are birds and fish different? //Parasitology, 1986. – 93. – № 1. – 205-215.

4. *Жумабекова Б.К., Атыкова Г., Жакиянова А.* Ассоциации метацеркарий трематод в глазах рыб водоемов бассейна Иртыша // Вода – источник жизни: материалы международной научно-теоретической конференции. - Павлодар, 2005 г. - С.75-82.

5. *Кеннеди К.* Экологическая паразитология. - М.: Мир, 1978. – 230 с.

6. Биологический энциклопедический словарь. 1986 / Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия. 831 с.

7. *Hugot J.-P.* Etude d'un modele biogeographiqie permettangt d'expliquer l'apparation d'especes vicariantes chez certains oxyurides parasites de rongeurs. – Bull. ecol., 1986,. – 17 – № 3. – 173-177.

8. *Реймерс Н.Ф.* Природопользование. Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990.

9. *Догель В.А.* Курс общей паразитологии. - Л.: Учпедгиз, 1941. – 287 с.

10. *Шульман С.С., Добровольский А.Л.* Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитологический сборник. Т.27. 1977. - С.230-248.

11. *Спасский А.А.* О средах обитания третьего порядка. – Тезисы докладов симпозиума «Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов», г. Пущино (3-5 апреля 1990 г.). – М., 1990. – С. 134-136.

12. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир. 1975. – 740 с.

13. *Алимов А.Ф.* Элементы функционирования водных экосистем. – СПб.: Наука, 2000. – 147 с.

Резюме

Паразиттер қауымдастығының негізгі қалыптасу факторлары қоршаған орта жағдайларына (ондағы бар басқа паразиттер мен симбионттер) және қожайынның ағзасына бейімделу болып табылады. Паразиттер қауымдастықтарының қалыптасуының негізгі қағидалары беріледі.

Summary

Major factors of formation of parasites communities are adaptations to conditions of an environment and to an organism of the hosts with other parasites living there and symbionts. Main principles of formation of parasitic communities are put forward.