



УДК 504.7 (476)

В.А. Радкевич, А.М. Дорофеев

Симбиоз и формы его проявления в природе

Симбиоз – своеобразная связь организмов в биоценозе, широко распространен в природе. Однако разные авторы дают различную трактовку этому явлению, вплоть до отождествления симбиоза и мутуализма или их резкого разграничения, выделения из понятия «симбиоз» паразитизма. Одним и тем же термином нередко характеризуют совершенно различные экологические понятия.

Симбиоз (от греч. *symbiosios* – совместная жизнь) обозначает различные формы совместного существования разноименных организмов. Именно в этом смысле термин симбиоз и был впервые предложен А. де Бари в 1879 г. [1]. В симбиотических системах один из партнеров или оба возлагают друг на друга регуляцию своих отношений с внешней средой. При этом симбиотические взаимоотношения формируются на основе трофических, пространственных и других связей. Симбионт может питаться неиспользованными остатками пищи, продуктами пищеварения или тканями партнера, поселяться на поверхности или внутри его тела, совместно жить в одной норе, домике, раковине, гнезде и т.д. В результате такой совместной жизни (сожительства) один или оба симбионта приобретают преимущества в борьбе за существование.

Симбиоз может быть факультативным, когда каждый из партнеров системы при отсутствии другого может жить самостоятельно (рак-отшельник и актиния). При облигатном симбиозе один из партнеров или оба раздельно существовать не могут (гельминты без хозяина, грибы и водоросли, образующие лишайники). Поэтому по характеру взаимоотношений партнеров в системе симбиоз выделяют три основных формы: комменсализм, паразитизм и мутуализм с большим количеством промежуточных, переходных разновидностей сожительства. Именно в таком широком смысле и ввел де Бари в науку термин «симбиоз».

Однако О. Гертвиг в 1883 г. [2] употребил термин «симбиоз» для обозначения только взаимовыгодных для партнеров взаимоотношений, по сути дела сведя это понятие к одной из форм симбиоза – мутуализму. После перевода работы О. Гертвига на русский язык (1884 г.) такое его определение было воспринято в России и прочно укоренилось в русскоязычных научных публикациях.

В последние годы термин «симбиоз» все чаще используется в своем первоначальном широком значении, но еще нередко можно встретить его трактовку как только взаимовыгодные связи двух организмов.

Вот некоторые примеры такой ошибочной, неверной трактовки понятия симбиоз. И.И. Дедю [3] определяет симбиоз как «тесное сожительство организмов двух или более видов, которое стало, как правило, необходи-

мым и полезным для обоих партнеров»; глоссарий терминов по образованию в области окружающей среды [4] – как «тесная связь двух или более организмов... взаимовыгодная для обоих организмов»; Н.М. Чернова и А.М. Былова [5] – как «...неразделимые полезные связи двух видов». Э.Пианка [6] отмечает, что под определение симбиоза не подходят паразитизм и аменсализм, при которых одна из сторон испытывает неблагоприятное воздействие.

Ю. Одум [7] высказывается более осторожно и отмечает, что термин «симбиоз» иногда употребляют в том же смысле, что и «мутуализм», а иногда понимают более широко, включая в него также комменсализм и паразитизм. Этой же точки зрения придерживается и И.А. Шилов [8]. Н.Ф. Реймерс [9] понятие «симбиоз» определяет как совместную жизнь двух или более особей разных систематических групп, в ходе которой оба партнера или один из них получают преимущества в отношениях с внешней средой, не включая сюда паразитизм. А Б.А. Быков [10] утверждает, что мутуализм то же, что и симбиоз, резко ограничивая последний от таких понятий, как квартиранство, комменсализм и паразитизм.

В.А. Догель [11], подробно рассмотрев различные формы сожительства, также характеризует симбиоз как взаимопользное сожительство, из которого оба партнера извлекают выгоду. Поэтому, как это ни странно, среди многих детально анализируемых разновидностей симбиоза не находится места для мутуализма и эта форма симбиоза вообще не рассматривается. Вслед за другими исследователями он так же не относит паразитизм к одной из форм симбиоза, хотя оговаривает, что паразитизм не представляет собой резко обособленного явления в природе, что к нему близки другие виды сожительства и «... порою бывает трудно провести грань между явлением паразитизма и другими формами взаимоотношений».

В более поздних работах [12, 13, 14] симбиоз рассматривается как сожительство двух и более организмов разных видов в тесной функциональной взаимосвязи, осуществляемое в форме мутуализма, когда связь благоприятна для всех участников системы, либо в форме паразитизма, когда связь вредна одному из организмов, либо в других формах. При этом разные формы симбиоза можно рассматривать как по принципу пространственных взаимоотношений между партнерами, так и по трофическим связям или по тем и другим вместе.

Таким образом, симбиоз как тип сожительства проявляется в разных формах. Основными формами симбиоза являются:

Комменсализм (от лат. *com* - с, вместе и *mensa* - стол, трапеза), или сотрапезничество. Форма симбиоза, при которой один из партнеров (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внешней средой. При этом комменсал не вступает с хозяином в тесные отношения, и его присутствие для последнего является в значительной степени безразличным. Сам же комменсал извлекает из такого сожительства определенную пользу. Примером является использование тела некоторых голотурий рыбкай карапус акус как временного убежища. Краб пинникса поселяется в раковине дальневосточного гребешка, где питается остатками пищи хозяина. Комменсализм распространен в природе значительно реже других форм симбиоза, хотя проявляется в большом количестве разновидностей.

Синойкия (от греч. *synoikia* – совместная жизнь), или квартиранство. Разновидность комменсализма. При таких взаимоотношениях комменсал обитает в жилище животного-хозяина. Некоторые десятиногие раки посе-

ляются в норах, которые делают морские ежи в полипнике мадрепоровых кораллов. В дуплах дятлов обитают многие виды птиц – вторичных дуплогнездящих, летучие мыши, сони, осы, шмели.

Инквилинизм (от лат. inquilinus – арендатор, жилец). Разновидность комменсализма. Инквилины, проникая в жилище хозяина, обычно уничтожают последнего. Например, личинки некоторых наездников заселяют галлы и вначале высасывают личинку галлообразователя, а затем питаются стенками галла.

Эпиоикия (от греч. epi – на, при, сверх и oikia – дом, жилище) разновидность комменсализма, при которой комменсал обитает на поверхности тела хозяина не причиняя ему вреда (сосущие инфузории на жаберных лепестках рачков-бокоплавов, усоногие раки на теле акул, дельфинов и других крупных морских животных). Эпиоикия – один из путей перехода от комменсализма к паразитизму.

Энтоикия (от греч. entos – внутри и oikia – дом), разновидность эпиоикии, при которой один организм поселяется внутри тела другого (некоторые нематоды в задней кишке черепах и питающихся неперева-ренными остатками пищи хозяина). Один из путей перехода к паразитизму.

Паройкия (от греч. paraikia – пребывание на чужбине), разновидность комменсализма, при которой незащищенные животные сожительствуют с защищенными. Например, рыбка амфиприон прячется от своих врагов среди щупалец крупных актиний, вооруженных стрекательными клетками. Актиния же питается остатками пищи амфиприонов.

Форезия (от греч. phoreo – ношу, уношу), своеобразная разновидность временного комменсализма, при которой одни организмы, обычно легко перемещающиеся в пространстве, переносят других к месту постоянного проживания, способствуя их расселению. Так, пчелы переносят на своем теле с цветков в улей личинок жуков-нарывников. Саранчовые носят на себе яйцеедов, которые в момент яйцекладки покидают своего хозяина и в дальнейшем паразитируют на отложенных саранчой яйцах. Некоторые кровососущие двукрылые переносят на своем теле яйца кожного овода, способствуя расселению последнего.

Как видно, даже одна из форм симбиоза – комменсализм имеет много разновидностей, что свидетельствует о чрезвычайной сложности и разнообразии форм сожительства. Из других форм симбиоза наиболее распространены следующие.

Мутуализм (от лат. mutuus – взаимный), форма симбиоза, при которой два или несколько различных организмов в процессе сожительства возлагают друг на друга регуляцию своих отношений с внешней средой. При мутуализме формируются взаимовыгодные связи между партнерами и часто ни один из них самостоятельно существовать не может.

Мутуализм как своеобразная форма межвидовых взаимоотношений распространен в природе значительно шире комменсализма. Яркими примерами его являются взаимоотношения термитов с живущими в их кишечнике жгутиконосцами; взаимоотношения жвачных млекопитающих и живущих в их желудке инфузорий; связи юкковой моли и юкки, простейших одноклеточных животных, некоторых губок и кишечнорастворимых с зоохлореллой, раков-отшельников и актиний и др. Взаимоотношения грибов и сосудистых растений (микориза), клубеньковых азотфиксирующих бактерий и бобовых растений (бактериоризы), муравьев с растениями в Мексике и Центральной Америке и с симфилами (некоторые тли, жуки и их личин-

ки, гусеницы), обитающими в муравейниках (мирмекофилия), также являются мутуалистическими.

Типичными мутуалистами являются грибы и водоросли, образующие лишайники. При этом на примере лишайников можно проследить постепенную эволюцию от паразитизма к мутуализму, что стирает резкие грани между этими двумя формами симбиоза.

Как видно, в основе формирования мутуалистических взаимоотношений лежат прочные пространственные и трофические связи, возникающие исторически между разными видами органического мира при их совместном обитании в том или ином биоценозе.

Паразитизм (от греч. *parasitos* – нахлебник), одна из форм симбиоза в основе которой лежат антагонистические взаимоотношения различных организмов, при которых один из партнеров (паразит) использует другого (хозяина) как среду жизни и источник питания.

Как и в других основных формах симбиоза, при паразитизме возникает большое количество разновидностей этих взаимоотношений. Прежде всего различают экто- и эндопаразитов. Четко прослеживается стационарный паразитизм. При этом стационарные паразиты могут постоянными (приурочены к одному хозяину - вши, пухоеды, чесоточные зудни) и периодическими (развитие протекает со сменой хозяев - многие ленточные черви, сосальщики).

Паразитизм чрезвычайно широко распространен и известен на всех уровнях организации живого – от вирусов и бактерий до многоклеточных растений и животных. Особенность паразитизма заключается в том, что организм хозяина является для паразита средой жизни (среда 1-го порядка), в то время как хозяин живет в другой среде жизни (водная, наземно-воздушная или почва), которая для паразита служит средой 2-го порядка. Регуляция отношений паразита с внешней средой (для последнего среда 2-го порядка) осуществляется организмом хозяина.

Второй важной особенностью паразитизма является то, что организм хозяина бывает заражен несколькими видами паразитов, которые локализируются в различных органах и тканях и образуют своеобразное сообщество – паразитоценоз. В таком случае организм хозяина становится биотопом этого паразитоценоза. Но так как биоценоз со своим биотопом образует экосистему, то экосистему, образованную паразитоценозом и хозяином, правомерно рассматривать как экосистему 1-го порядка, которая через хозяина входит в состав экосистемы 2-го порядка, т.е. в ту экосистему, членом которой является хозяин.

Отношения между паразитом и хозяином подчинены многим экологическим закономерностям. В системе паразит-хозяин паразиты выступают в качестве мощных регуляторов численности популяций своих хозяев и нередко определяют направленность микроэволюционных процессов.

Эти специфические взаимоотношения паразита и хозяина послужили причиной выделения многими исследователями паразитизма [15] из категории симбиотических отношений. Однако, учитывая приоритет автора [1], который ввел в науку термин «симбиоз», подразумевая под ним различные формы совместного существования (сожительства) разноименных организмов, выделение паразитизма из симбионтной системы является неправомерным и вносит ненужную путаницу в понятие «симбиоз». Тем более неправомерно сводить понятие «симбиоз» только к обоюдновыгодным взаимоотношениям, к одной из форм симбиоза – мутуализму.

Кстати, и лишайники, возникшие на основе мутуалистических взаимоотношений, являются крайне специфической структурой, что послужило

поводом для разработки гипотезы симбиогенеза^{*}, т.е. происхождения организмов путем симбиоза [16,17]. Однако это не явилось основанием для выделения лишайников из системы симбиотических связей.

Таким образом, симбиоз – это совместное существование (сожительство) разных организмов, которое проявляется в природе в трех основных формах: комменсализм, мутуализм и паразитизм с большим количеством переходных, промежуточных разновидностей. Поэтому неправомерно выделять из симбиоза такую форму сожительства, как паразитизм. Тем более нельзя подменять широкое понятие «симбиоз» понятием «мутуализм», которое определяет лишь одну из форм симбиотических отношений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *De Bary*. Die Erscheinung der Symbiose. Jena, 1879.
2. *Hertvig O.* Die Symbiose. Jena, 1883.
3. *Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь. Кишинев, 1990.
4. *Глоссарий терминов по образованию в области окружающей среды.* Изд-во ЮНЕСКО-ЮНЕП, 1983.
5. *Чернова Н.М., Былова А.М.* Экология. М., 1988.
6. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981.
7. *Одум Ю.* Экология, Т.2, М., 1986.
8. *Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. М., 1985.
9. *Реймерс Н.Ф.* Природопользование. М., 1990.
10. *Быков Б.А.* Экологический словарь. Алма-Ата, 1983.
11. *Догель В.А.* Курс общей паразитологии. Л., 1947. - Общая паразитология., Л., 1962.
12. *Биологический энциклопедический словарь* (гл. ред. М.С. Гиляров). М., 1986.
13. *Винчестер А.* Основы современной биологии. М., 1967.
14. *Рейвн П., Эберт Р., Айхорн С.* Современная ботаника. Т.2, М., 1990.
15. *Ястребов М.В.* Соотношение понятий «хозяин» и «среда обитания» и вопрос о сущности паразитизма. // Экология. 1996. № 1 с.61-64.
16. *Козо-Полянский Б.М.* Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. М., 1924.
17. *Маргулис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки. М., 1983.

S U M M A R Y

Symbiosis is a cohabit of two or more heterogeneous species when the partners impose on each other the regulation of their relations with the environment.

Symbiotic relations are formed in biocenosis on the basis of spacious, trophic and other links (connections) and manifest themselves in three main forms: commensalism, mutualism and parasitism with numerous intermediate transitional varieties.

The relations under symbiosis can be mutually advantageous for both partners, advantageous for one of the partners and neutral or harmful for the other.

* Согласно гипотезы симбиогенеза некоторые клеточные структуры эукариот возникли в результате серии симбиозов, а современная эукариотная клетка рассматривается как симбиотический организм. В этом отношении оригинальна позиция Л. Маргулиса [9], согласно которой переломные этапы эволюции высших растений и животных сопровождались включением в состав их клеток прокариот. Гипотеза симбиогенеза спорна, хотя и имеет сторонников.