

С.П. Коханская

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

Учебно-методический комплекс

2010

УДК 576.8(075.8)
ББК 28.083я73
К75

Автор: старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **С.П. Коханская**

Рецензенты:

доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук *Н.И. Олехнович*;
доцент кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,
кандидат биологических наук *А.А. Литвинков*

Учебно-методический комплекс «Паразитология» включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций, вопросы для самоконтроля по каждой теме и рекомендуемую основную и дополнительную литературу.

Предназначен для студентов биологического факультета специальностей «Биология (научно-педагогическая деятельность)», «Биология. Химия».

УДК 576.8(075.8)
ББК 28.083я73

© Коханская С.П., 2010
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2010

ПРЕДИСЛОВИЕ

В учебно-методическом комплексе представлены методические материалы по курсу специализации «Паразитология», который включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с вопросами для самоконтроля, список рекомендуемой литературы.

Курс лекций рассчитан на 20 часов и изложен согласно учебной (базовой) программы по паразитологии для высших учебных заведений по специальности 1-31 01 01 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» (2006 г.). В нем рассматриваются вопросы происхождения и распространения паразитизма в животном мире, формы паразитизма, адаптации в строении и жизненных циклах паразитов, особенности размножения и распространения паразитов. В лекционном курсе также рассмотрены закономерности изменения паразитофауны под влиянием факторов внешней среды, влияние на паразитофауну животных хозяйственной деятельности человека, формы взаимоотношений между паразитами и хозяевами и специфичность паразитов к хозяевам. Отдельная лекция посвящена учению о природной очаговости трансмиссивных заболеваний.

Для самопроверки усвоения материала после каждой лекции предусмотрены вопросы.

В учебно-методический комплекс включен также список основной и дополнительной литературы.

УМК «Паразитология» предназначен для использования студентами биологического факультета специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)» в качестве учебного пособия при изучении курса специализации «Паразитология». Данное пособие может быть также использовано студентами специальности «Биология. Химия» при изучении спецкурса «Паразитология». Из-за различного количества часов, предусмотренных учебными программами на разных специальностях, часть материала лекционных и лабораторных занятий может быть предложена для самостоятельного изучения.

ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛЕКЦИЙ

№№ пп	Название темы	Количество часов
1.	Паразитизм, его распространение и происхождение.	6
2.	Адаптации в строении и жизненных циклах паразитов.	2
3.	Размножение и распространение паразитов. Паразитофауна и среда.	2
4.	Учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний.	2
5.	Влияние на паразитофауну животных хозяйственной деятельности человека.	2
6.	Взаимоотношения между паразитом и хозяином.	2
7.	Специфичность паразитов к хозяевам и проблема вида у паразитических животных.	2
8.		2
Итого		20 ч.

ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ

№№ пп	Тема занятия	Количество часов
1.	Возбудители протозойных заболеваний животных и человека.	4
2.	Трематоды – паразиты животных и человека.	2
3.	Ленточные черви – возбудители цестодозов животных и человека.	2
4.	Круглые черви – паразиты животных и человека.	4
5.	Паразитические членистоногие: ракообразные, паукообразные.	2
6.	Паразитические насекомые – переносчики возбудителей опасных заболеваний человека и животных. Биологический метод борьбы с вредителями.	4
7.	Учение о природной очаговости трансмиссивных болезней. Паразитические животные фауны Беларуси. Коллоквиум.	2
8.		2
Итого		22 часа

ПАЗАРИТИЗМ, ЕГО РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

1. Введение. Паразитология как наука, ее задачи и связи с другими науками. Вклад отечественных и зарубежных ученых в развитие паразитологии.

2. Понятие о паразитизме и паразитах.

3. Явления симбиоза и их взаимоотношения с паразитизмом.

4. Различные формы связи паразита и хозяина.

5. Распространение паразитизма в животном мире.

6. Гиперпаразитизм.

7. Происхождение паразитизма.

1. Введение. Паразитология как наука, ее задачи и связи с другими науками. Вклад отечественных и зарубежных ученых в развитие паразитологии.

Все живые организмы как животного, так и растительного происхождения извлекают из внешней среды вещества, необходимые для их существования, развития и размножения.

В основе жизненных явлений лежит *обмен веществ*, состоящий из двух неразрывно связанных процессов – *ассимиляции* и *диссимиляции*. В организм из внешней среды поступают разнообразные вещества, которые подвергаются глубоким изменениям и, в конечном счете, превращаются в вещества самого организма (ассимиляция). В то же время вещества живого тела распадаются с выделением энергии (диссимиляция), и продукты распада выводятся в окружающую среду. Реакции распада и синтеза (диссимиляции и ассимиляции), происходящие в клетках и тканях организма, теснейшим образом переплетаются между собой. Обмен веществ является основой для проявления всех свойств жизни организма: роста, развития, раздражимости, размножения и др.

Организмы, населяющие нашу планету, живут за счет питательных веществ, получаемых двумя путями. Одни организмы синтезируют питательные вещества – *автотрофы*. К ним относятся растения и некоторые бактерии. Другие организмы поглощают питательные вещества, синтезированные автотрофами – это *гетеротрофы*. Сюда относят животных и большую часть бактерий, а также многие грибы.

По отношению к условиям обитания гетеротрофные организмы можно разделить на две группы: *свободноживущие* и *паразитические* организмы.

Первая группа – свободноживущие организмы с разнообразным характером питания (травоядные, зерноядные, хищники). Вторая группа – паразитические организмы, постоянно питающиеся соками и тканями тела других организмов, **в** которых (или **на** которых) они жи-

вут. *Животные-хозяева* являются одновременно источником питания паразита и местом его обитания (постоянным или временным). Хозяевами паразитов могут быть самые различные животные, в том числе и человек. У человека встречается очень большое количество паразитов, которые во многих случаях приносят существенный вред здоровью человека и могут вызывать тяжелые заболевания.

Паразитология (греч. *parasitos* – нахлебник, паразит, *logos* – наука) – раздел биологии, изучающий паразитов, их взаимоотношения с хозяевами и окружающей средой, а также вызываемые ими заболевания и меры борьбы с ними у человека, животных и растений. По объектам паразитирования паразитологию подразделяют на:

- *медицинскую* (изучает паразитов человека);
- *ветеринарную* (изучает паразитов домашних и промысловых животных);
- *агрономическую*, или *фитопаразитологию* (изучает паразитов растений).

В нашем курсе мы будем рассматривать вопросы *общей* паразитологии. В общей паразитологии наибольшее развитие получили вопросы изучения фауны и систематики паразитов, общих закономерностей паразитизма. Развитие экологической паразитологии привело к возникновению *популяционной* паразитологии, в которой взаимодействие паразита и хозяина рассматривают на популяционном уровне.

Достижения паразитологии используют в практических целях при разработке биологических и интегрированных методов борьбы с паразитами, для охраны здоровья человека и для решения ряда проблем биологии (коэволюция, филогения и др.).

Паразитология тесно связана с многими зоологическими и ботаническими дисциплинами, такими как:

- зоология беспозвоночных;
- медицина;
- ветеринария;
- генетика;
- экология;
- ботаника;
- микробиология;
- иммунология;
- биохимия;
- физиология;
- фармакология;
- эволюционное учение (например, считается, что узкая специфичность указывает на давнее происхождение системы «паразит–хозяин» и отражает филогению хозяина и паразита)

и т.д.

Рассмотрим краткую историю становления паразитологии.

Становление паразитологии связано с именами К.А. Рудольфи, Р. Лейкарта, Н.А. Холодковского и других ученых.

Рудольфи Карл Асмунд (1771–1832) – крупнейший немецкий гельминтолог, один из основоположников современной гельминтологии. Описал 981 вид гельминтов. Но ошибочно считал, что гельминты возникают из слизи кишечника и полезны для своих хозяев.

Лейкарт Рудольф (1822–1898) – крупнейший немецкий паразитолог, фаунист, систематик и биолог. Им описано большое количество новых видов паразитов, изучена биология пятиусток, а также фасциолы (печеночный сосальщик) и многих других гельминтов.

Холодковский Николай Александрович (1858–1921) – выдающийся русский зоолог и паразитолог. Описал много новых видов насекомых и гельминтов, издал первый в России атлас гельминтов человека, выполнил серию работ по систематике цестод и филогении гельминтов. Учебники и руководства по энтомологии, написанные Н.А. Холодковским, не утратили своего значения и по сей день. (Кроме того, он обладал поэтическим талантом, перевел «Фауста» Гете, многие произведения Байрона, Шиллера, Гейне и др.).

Большой вклад в развитие паразитологии в СССР внесли Е.Н. Павловский, разработавший учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний, К.И. Скрябин – создатель отечественной гельминтологии, В.А. Догель и В.Н. Беклемишев – основатели экологической паразитологии.

Павловский Евгений Никанорович (1884–1965) – выдающийся советский ученый, паразитолог широкого профиля, академик АН и АМН СССР, лауреат Государственных премий, президент Энтомологического общества СССР. Ученик Н.А. Холодковского.

Им созданы учения о природной очаговости трансмиссивных заболеваний, об организме как среде обитания. Им открыто и описано свыше 10 новых заболеваний человека и животных; разработаны сотни различных методик исследований. Его авторству принадлежит свыше 600 научных трудов, несколько учебников по медицинской паразитологии. Под его руководством и с его непосредственным участием осуществлено более 200 экспедиций в различные районы СССР и сопредельные страны.

Скрябин Константин Иванович (1878–1972) – крупнейший советский гельминтолог, основоположник школы советских гельминтологов, доктор ветеринарных, медицинских и биологических наук, академик трех союзных Академий (АН, АМН, ВАСХНИЛ).

Издal большое количество монографий по систематике гельминтов и некоторым гельминтозам. Создал и длительное время возглавлял Всесоюзный институт гельминтологии (1931–1957).

Догель Валентин Александрович (1882–1955) – выдающийся советский паразитолог, основоположник экологической паразитологии, сравнительной анатомии беспозвоночных.

Разработал методику полных паразитологических вскрытий рыб, описал большое количество новых видов паразитических простейших, вскрыл ряд закономерностей в мире паразитизма. Опубликовал свыше 250 научных работ, в их числе учебники для вузов («Зоология беспозвоночных», «Общая паразитология») и крупные монографии.

Организовал изучение паразитозов рыб на территории СССР и рекомендовал мероприятия по борьбе с заболеваниями прудовых рыб.

Беклемишев Владимир Николаевич (1890–1962) – выдающийся советский биолог-паразитолог, академик АМН СССР.

Создал учение о маляриогенных ландшафтах, о жизненных схемах насекомых, что послужило основой для прогнозов малярийной заболеваемости и планировки населенных пунктов, создания искусственных водоемов (Государственная премия в 1951 г.).

В целом ряде своих работ В.Н. Беклемишев заложил биоценологические основы сравнительной паразитологии: классификация биоценологических связей, термины и понятия для количественного изучения популяций паразитов, пути возникновения паразитизма у членистоногих и основные направления его развития.

Значительный вклад в науку внесли также такие русские и советские ученые, как В.Г. Гнездилов, В.Я. Данилевский, Е.И. Марциновский, А.С. Мончадский, Б.И. Померанцев, Н.Г. Олсуфьев, В.Л. Якимов и др.

Гнездилов Владимир Георгиевич (1898–1958) – известный советский паразитолог (ученик Е.Н. Павловского), автор теории адаптивных модификаций у простейших.

Данилевский Василий Яковлевич (1852–1939) – выдающийся советский ученый, физиолог и паразитолог. Изучал паразитологию с широких общебиологических позиций, рассматривая паразитизм как следствие эволюции хозяинно-паразитных отношений. Является основоположником сравнительной паразитологии.

Марциновский Евгений Иванович (1874–1934) – крупнейший советский эпидемиолог и паразитолог. Заложил прочные основы противомаларийной борьбы в СССР, в результате которой малярия в ряде республик к 1953 году была полностью ликвидирована. Им был создан в Москве Институт медицинской паразитологии и тропических болезней (1921 г.), который сейчас носит его имя.

Мончадский Александр Самойлович – советский паразитолог, энтомолог, автор многочисленных работ по двукрылым.

Померанцев Борис Иванович – советский паразитолог, акаролог (ученик Е.Н. Павловского), автор работ по фауне и систематике

иксодовых клещей. При изучении переносчиков таежного энцефалита Б.И. Померанцев заразился и умер.

Олсуфьев Николай Григорьевич – советский паразитолог, член-корреспондент АМН СССР. Доказал, что туляремия носит природноочаговый характер и возбудители передаются от больных к здоровым членистоногими переносчиками. Автор монография «Слепни фауны СССР».

Якимов Василий Ларионович – крупнейший отечественный паразитолог-протозоолог. Изучал трипанозомозы, лейшманиозы, гемоспоридиозы и кокцидиозы. Им описано около 200 новых видов возбудителей и опубликовано около 600 научных работ.

Зарубежные паразитологи: П.Д. ван Бенеден (Бельгия), Р.В. Хегнер, А. Чендлер, Б. Шварцц, Дж. Эккерт (все – США).

Пьер Джозеф ван Бенеден – крупнейший бельгийский зоолог-паразитолог, основоположник экспериментальной паразитологии. Его представления о строении, биологии и филогении гельминтов соответствуют современным. Большое количество работ по общим вопросам паразитизма и симбиоза, эмбриологии и морфологии беспозвоночных. Ввел термины «проглоттида» (членик цестод) и «сколекс» (головка цестод).

Хегнер Роберт Вильям – крупнейший американский протозоолог.

Чендлер Аза – крупный американский паразитолог, автор ряда работ по гельминтам и простейшим.

Шварцц Бенъямин – выдающийся американский паразитолог. Автор многочисленных работ по морфологии, биологии и систематике паразитов, трихинеллезу, паразитозам сельскохозяйственных животных, иммунитету при паразитозах и др.

Эккерт Джеймс – крупнейший американский паразитолог. Изучал биологию цестод и нематод, патогенез гельминтозов и роль возраста хозяина, витаминов и бокаловидных клеток в защите организма хозяина.

2. Понятие о паразитизме и паразитах

Явление паразитизма есть один из видов взаимоотношений между организмами – животными и растительными.

В царстве животных паразиты встречаются практически во всех типах (кроме типа Хордовые). Имеются отряды и классы, целиком представленные паразитами (например, из Подцарства Простейшие – споровики, из типа Плоские черви – трематоды, моногенеи и цестоды, из класса Насекомые – блохи, вши). Как правило, хозяин бывает заражен несколькими видами паразитов, которые локализуются в различных органах и тканях и образуют своеобразное сообщество – *парази-*

тоценоз. Часто жизненный цикл паразита чрезвычайно сложен и связан не с одним, а с несколькими хозяевами, иногда далекими друг от друга в систематическом отношении.

Среди грибов и растений также известно много паразитических видов (не известны паразитические формы мхов, папоротникообразных и голосеменных). Одни растения-паразиты содержат хлорофилл и могут вырабатывать органические вещества в процессе фотосинтеза, другие питаются только за счет хозяина. Большая часть грибов и растений-эктопаразитов находится вне хозяина (мучнисторосяные грибы, повилика и др.), лишь их органы питания (гаустории) контактируют с живыми клетками. Тело эндопаразитов (многие паразитические грибы, у цветковых – раффлезиевые) погружено в живую ткань хозяина, снаружи имеются лишь органы размножения. Многие низшие грибы – внутриклеточные паразиты.

В целях ограничения предмета в дальнейшем мы будем говорить о паразитизме в животном царстве.

Слово «паразит» греческое и дословно обозначает того, кто питается за счет другого (*para* – около, рядом, *sitos* – питание). В Древней Греции во времена Перикла (V в. до н.э.) существовал закон, по которому видные государственные деятели в старческом возрасте переходили на иждивение государства. Для таких лиц строились специальные пансионы, которые назывались *параситариями*, самих жильцов называли парас(з)итами. В Римской империи слово «паразит» получило иной смысл, который сохранился и до сих пор, а именно: существующий за чужой счет. Здесь так стали называть особую профессию людей, живших тунеядцами исключительно за чужой счет. В этом своем значении слово «паразит» перешло в старинную медицину, а затем и в биологию, где под этим названием понимался всякий организм, живущий внутри другого организма и питающийся за его счет.

По мере развития наук, а именно в XVII в., стала все более и более выясняться общность паразитов (как живых организмов) и свободноживущих животных. До того времени паразитов выделяли в совершенно изолированную группу и самому их появлению иногда придавали загадочный смысл, считая, что паразиты возникают в теле хозяина посредством самозарождения. С включением паразитов в общую систему животного царства потребовался пересмотр и более точное определение понятия паразита.

Подходить к этому определению только с точки зрения *способа питания* (Лейкарт) и *признака вредности* паразита для хозяина (Якимов, Холодковский, Доббель) – неверно. Например, следует ли считать паразитами летучих мышей-вампиров, которые сосут кровь, новозеландского попугая *Nestor notabilis*, который нападает на овец и

выклевывает у них кусочки мяса? Патогенность паразита определяется не свойствами самого по себе паразита, а соотношением его свойств со свойствами организма хозяина. Ведь при паразитизме один из партнеров – хозяин – является для паразита не просто сожителем, а той внешней средой, которая определяет существование паразита и к которой он адаптирован. То есть паразитизм – понятие чисто экологическое (Браун, 1883; Павловский, 1934, 1935). Е.Н. Павловский в своей работе «Организм как среда обитания» (1934) отмечал, что говоря о паразитах, приходится по отношению к ним различать двоякую среду обитания: *среду 1-го порядка* – непосредственное место обитания паразита, т.е. организм хозяина, и *среду 2-го порядка* – условия, окружающие самого хозяина.

На основе этих воззрений В.А. Догель предложил современное определение паразитов и паразитизма:

Паразиты – это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве среды обитания и источника пищи, возлагая при этом (частично или полностью) на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой.

Таким образом, **паразитизм** – это форма взаимоотношений двух различных организмов, принадлежащих к разным видам, носящая антогонистический характер, когда один из них (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания (среда 1-го порядка) или источника пищи, возлагая на него регуляцию своих отношений с внешней средой (среда 2-го порядка).

Паразитизм известен на всех уровнях организации живого, начиная с вирусов и бактерий и кончая высшими растениями и многоклеточными животными.

3. Явления симбиоза и их взаимоотношения с паразитизмом.

Паразитизм не представляет собой явления, резко обособленного в природе. К нему близки некоторые другие виды сожительства между организмами, и порою бывает трудно провести грань между явлением паразитизма и другими формами взаимоотношений.

По вопросу классификации форм сожительства организмов существует несколько точек зрения. Рассмотрим две основные.

Первой точки зрения придерживаются те авторы, которые рассматривают сожительство двух организмов с точки зрения вреда или пользы членам данной ассоциации (Лейкарт, Якимов, Холодковский, Доббель). Они различают 3 основные формы взаимоотношений организмов: мутуализм, комменсализм и паразитизм.

Мутуализм – оба члена сообщества полезны друг другу.

Комменсализм – один член сообщества получает пользу, а другому не наносится никакого вреда.

Паразитизм – один из сожителей получает пользу, а другой вред.

Однако мы уже говорили выше, что критерий «пользы–вреда» не может быть положен в основу определения паразитизма, а также и других форм сожительства организмов, так как это является нашей субъективной оценкой.

Выше мы отмечали, что основное различие между паразитическими и свободноживущими организмами лежит в их неодинаковом отношении к внешней среде. Этот экологический принцип может быть применен и для характеристики любых типов взаимоотношений организмов.

Вторая точка зрения принадлежит В.А. Догелю. По его мнению, существуют всего 2 типа взаимоотношений: паразитизм и симбиоз. Если при паразитизме только один организм (хозяин) вступает во взаимоотношения с внешней средой, то **симбиоз** – это такой вид сожительства организмов двух видов, при котором оба партнера вступают в непосредственное взаимодействие с внешней средой, регуляция отношений с которой осуществляется совместными усилиями обоих организмов.

Существенная черта такого совместного существования – отсутствие в нем случайности (например, гидроиды, мшанки прикрепляются к раковинам, но те же виды «сидят» и на сваях пристани – это случайное поселение, а не симбиоз. Если совместное сожительство не носит такого случайного характера и сочетание двух организмов регулярно повторяется, то это пример симбиоза).

Комменсализм же, согласно этой точке зрения, это способ питания одного организма остатками пищи другого. Он может возникать как при симбиозе, так и при паразитизме. Он бывает и у свободноживущих организмов, не образующих ассоциаций.

Примеры комменсализма:

– при паразитизме: опалины в кишечнике амфибий питаются переваренной пищей, всасывая ее осмотическим путем;

– при симбиозе: поселение морских гидроидов на коже рыб около анального отверстия (они питаются экскрементами); небольшой краб живет в полости дальневосточного пластинчатожаберного моллюска и питается остатками его пищи.

Формы симбиоза:

1. *Синойкия* («квартиранство») – один партнер помещается в виде спутника около другого или в жилище другого организма.

Примеры:

а) мелкие рыбки держатся около щупалец актиний;

б) некоторые раки регулярно встречаются в трубках живых сидячих полихет.

2. *Эпиойкия* – квартирант поселяется на поверхности тела животного-хозяина.

Примеры:

а) усоногие рачки Cirripedia, питающиеся планктоном, поселяются на коже китов и акул;

б) раки-отшельники, прячущие свое нежное брюшко в пустую раковину моллюска, сажают на нее актинию.

3. *Энтойкия* – квартирант проникает внутрь хозяина. Это явление представляет собой переход к паразитизму и часто трудно отлнчимо от последнего.

Примеры:

а) жгутиконосцы (Hypermastigina) из кишечника термитов – оба сожителя не могут существовать друг без друга;

б) сожительство животных и низших растений – зоохлореллы у простейших, губок, кишечнoполостных, реже у турбеллярий, мшанок, коловраток, моллюсков.

4. *Парасимбиоз* – особый тип симбиоза или «симбиоз бок о бок».

Пример: многие мирмикoфилы и термитoфилы, т.е. обитатели гнезд муравьев и термитов. Часть из них живет в попарном парасимбиотическом сожительстве, т.е. каждый мелкий симбионт имеет одного хозяина, хотя в гнезде их множество. Но возможны случаи *парасимбиоза «общественного»*, когда каждый симбионт вступает в связь с целой общиной другого вида (например, колония тлей и семья муравьев).

Таким образом, комплекс отношений, именуемый «симбиоз», включает в себя разнообразные переходы от отношений более или менее индифферентных до таких, когда оба члена сожительства не могут существовать один без другого.

4. Различные формы связи паразита и хозяина

Формы паразитизма и связанные с этим взаимные адаптации паразитов и их хозяев чрезвычайно разнообразны.

1. По степени тесноты связей паразита и хозяина выделяют две формы паразитизма:

1. Облигатный.

2. Факультативный.

К облигатным паразитам принадлежат те виды, которые ведут только паразитический образ жизни и не выживают без обязательной связи с хозяином. Пример: паразитические черви, иксодовые клещи, вши. Облигатные паразиты характеризуются наиболее полным комплексом приспособлений к использованию организма хозяина как среды обитания.

Факультативные паразиты нормально живут в свободном состоянии, но при случайном попадании **на** подходящих хозяев или **в** некоторых из них непосредственно переходят к паразитизму. Следовательно, в жизненном цикле таких животных стадия паразитизма является не обязательной.

Примеры:

а) среди гамазовых клещей ряд видов (сем. Hirstionyssidae, род Laelaps) относятся к облигатным, а другие (роды Eulaelaps, Androlaelaps, сем. Haemogamasidae) – к факультативным паразитам, т.к. активно хищничают в гнездах мышевидных грызунов (поедают яйца и личинок блох, других мелких клещей), но при попадании на самого грызуна могут питаться его кровью;

б) среди клопов виды рода Reduvius (хищнецы) являются настоящими свободноживущими хищниками, поедающими различных насекомых. Но Reduvius personatus (хищнец редувий ряженный), наряду с таким же хищничеством, может иногда нападать на человека и сосать у него кровь;

в) К.И. Скрябин при обследовании человеческих кишечных паразитов в Донбассе нашел в кишечнике человека яйца, личинок и взрослых червей двух видов Rhabditis (нематоды), которые обычно живут в почве и являются почвообразователями.

Факультативный паразитизм представляет интерес с точки зрения вопроса о происхождении паразитизма. Во-первых, переход к паразитизму у свободноживущих организмов может осуществляться лишь в том случае, если в их строении и образе жизни имеются какие-либо особенности, позволяющие вести паразитический образ жизни. Это может выражаться, например, в особой прочности покровов, спасающей животное от действия пищеварительных соков хозяина, или в особенностях дыхания, позволяющего жить в анаэробных условиях. Во-вторых, переходу к паразитизму благоприятствует усиление контакта между факультативным паразитом и будущим хозяином. Находка К.И. Скрябиным Rhabditis именно в Донбассе не случайна. Там, в глубоких подземных шахтах тысячи людей ежедневно приходят в самое тесное соприкосновение с землей, в которой обитают свободные нематоды Rhabditis. Таким образом, этому организму открывается путь к переходу в паразитическое состояние.

С понятием факультативного паразитизма более или менее совпадает понятие «*ложнопаразитизма*» (медицинское понятие). Под «ложнопаразитами» понимают таких свободноживущих организмов, которые в состоянии некоторое время жить внутри тела другого животного при чисто случайном попадании в него.

Примеры:

а) личинки некоторых мух (комнатной, серой мясной), которые

нормально живут в навозе или в падали обладают такой жизненной стойкостью, что способны противостоять действию пищеварительных соков кишечника и могут жить там и вредить своему случайному и временному хозяину;

б) аналогичное явление наблюдается у тироглифоидных клещей -вредителей зерна, сыра и других продуктов. Они могут попадать с пищей в пищеварительный тракт человека и задерживаться там некоторое время, вызывая при этом иногда даже кишечные расстройства.

Возможно, что ложнопаразитизм отличается несколько от факультативного паразитизма лишь своим еще более редким и случайным характером.

Таким образом, из всего вышесказанного ясно, что факультативный паразитизм в некоторых случаях может служить переходным этапом к облигатному паразитизму.

II. По месту обитания на хозяине паразиты разделяются на две группы:

1. *Эктопаразиты* – обитают на внешних покровах хозяина, на коже, на жабрах.

2. *Эндопаразиты* – живут во внутренних полостях, тканях и клетках хозяина.

Эндопаразитов иногда разделяют еще на *полостных, тканевых, внутриклеточных*.

Имеются целые группы паразитов, характеризующиеся или экто-, или эндопаразитическим образом жизни. Так, среди одноклеточных животных тип Споровиков состоит целиком из эндопаразитов, а среди паразитических жгутиконосцев и инфузорий встречаются и экто- и эндопаразиты.

Черви: моногенеи – эктопаразиты; трематоды – эндопаразиты; цестоды и нематоды – эндопаразиты. Кольчатые черви, в тех редких случаях, когда они переходят к паразитизму, почти всегда становятся эктопаразитами (некоторые полихеты, паразитирующие на коже рыб и на раках). Среди олигохет лишь небольшое число эктопаразитов (на пресноводных раках, на дождевых червях). Пиявки в большинстве своем являются эктопаразитами.

Немногочисленные паразитические моллюски принадлежат к обеим категориям. Среди членистоногих, особенно среди раков и насекомых, имеются многочисленные как эктопаразиты, так и эндопаразиты.

Для каждого паразита характерно определенное *место обитания* на хозяине или в нем. Одни паразиты на всех стадиях своего цикла локализуются только в одном органе хозяина. Это наблюдается у многих кишечных амёб, жгутиконосцев, грегариин, кокцидий, некото-

рых нематод, эктопаразитических раков, клещей и насекомых. Изменение локализации этих паразитов во время их жизненного цикла в данном хозяине происходит только в пределах пораженного органа.

У других паразитов происходит смена мест обитания.

Примеры:

1) преэритроцитарные шизонты малярийного плазмодия развиваются в печеночных клетках, а их последующие стадии – шизонты и гамонты – локализуются в эритроцитах;

2) взрослые трихинеллы живут в стенке кишечника хозяина, а личинки – в мышцах;

3) личинки аскариды мигрируют через дыхательные пути в легкие и кишечник.

III. По продолжительности связи паразита с хозяином паразитизм бывает:

1. Временный.

2. Стационарный:

а) периодический;

б) постоянный.

Временный паразитизм – паразиты не долго остаются на хозяине и не привязаны к нему прочно; они обычно не размножаются и не развиваются на хозяине, но процесс принятия пищи сочетается у них с переходом к жизни на хозяине. Иногда временными паразитами считают такие организмы, которые только на короткий срок посещают хозяина для приема пищи, а в остальной период жизни они не связаны с ним.

Временный паразитизм характеризуется сравнительно слабым контактом паразита с хозяином, что, в свою очередь, сказывается в слабо выраженных адаптациях животного к паразитической жизни.

В пределах категории «временного» паразитизма можно наметить ряд ступеней усиления контакта между членами ассоциации «паразит-хозяин»:

1). Наименьший контакт имеется в тех случаях, когда один организм использует другой *только для получения пищи*. Например: комары и другие кровососы, для которых хозяин не является средой обитания, они нападают без разбора на разных животных, питаются кровью только самки, да и те могут длительное время обходиться без крови, если подкармливать их сахарной водой. Контакт с хозяином – 1-2 минуты. Адаптации только в ротовом аппарате.

2). Некоторое *приближение в пространственном отношении* к хозяину, в частности, поселение в жилище человека, в гнездах птиц, норах грызунов.

Примеры:

а) постельный клоп – сосет кровь около 15 минут, его личинки – 2-3 минуты, без питания кровью хозяина он может жить до года;

б) аргасовые клещи сосут кровь животных и человека от нескольких минут до 2-3 часов, а затем могут жить в природе 9-14 лет (по данным Е.Н. Павловского).

3). *Удлинение срока* пребывания паразита на хозяине во время приема пищи.

Примеры:

а) клещ *I. ricinus* в каждой стадии развития (личинка, нимфа, имаго) питается на разных хозяевах: личинка – 3-5 дней, нимфа – 4-6 дней, имаго – 7-8 дней (до 20), следовательно, общая продолжительность питания – 14-20 дней, а весь цикл развития, включая метаморфоз во внешней среде, занимает 3-6 лет;

б) у клеща *Hyalomma detritum* общая продолжительность питания – 27-47 дней, а цикл развития – 1 год;

в) клещ *Boophilus calcaratus* на хозяине проводит 22-30 дней, а цикл развития около 2 месяцев.

Временный паразитизм характерен также для блох, некоторых паразитических раков (карпоеды), рыбных пиявок (большую часть жизни проводит на рыбах, легко меняя хозяина, но на время размножения покидает его и откладывает коконы с яйцами на дно водоема).

Стационарный паразитизм – паразит на долгое время, иногда на всю жизнь поселяется **на** или **в** хозяине, так что последний является постоянным носителем паразита.

Стационарный паразитизм, в свою очередь, делится на *периодический*, когда паразит проводит известную часть своей жизни вне хозяина, и на *постоянный*, т.е. продолжающийся в течение всей жизни паразита.

Периодический паразитизм может варьировать в зависимости от того, какой характер носит периодичность. В общем, он встречается чаще постоянного.

Варианты периодического паразитизма:

1. Чередование паразитических поколений со свободноживущими. Пример: нематода *Rhabdias bufonis*, живущая в легких лягушки, представляет собой гермафродитное поколение; яйца ее через кишечник или рот выводятся наружу и из них выходит свободноживущее раздельнополое поколение.

2. Паразитический образ жизни на определенных фазах развития организма. При этом могут быть 2 случая:

а) личиночный паразитизм;

б) имагинальный паразитизм.

Примеры личиночного паразитизма:

а) Нематоды из сем. Mermithidae во взрослом состоянии свободно живут в воде, откладывают яйца. Выходящие из яиц личинки проникают в моллюсков или насекомых и паразитируют. Такой же цикл развития и у волосатиков;

б) Ракообразные. Веслоногие (Copepoda) – есть виды, которые в личиночном состоянии паразитируют в кровеносных сосудах полихет, а взрослый рачок – свободноживущий, но не питается, кишечник атрофирован. То же наблюдается у некоторых равноногих раков (Isopoda), личинки которых паразитируют на коже рыб (сосут кровь).

в) Морские пауки (кл. Pantopoda) – регулярный личиночный паразитизм на гидроидных полипах.

г) Моллюски. Семейство Unionidae. Личинки глохидии – на коже и жабрах рыб.

д) Особенно много случаев личиночного паразитизма среди насекомых: все наездники (Ichneumonidae), мухи (Tachinidae), оводы (Oestridae) и многие другие.

Таким образом, биологическое значение личиночного паразитизма состоит в том, что обилие пищи на личиночной стадии дает возможность накопить столько питательного материала, чтобы обеспечить на всю жизнь не только существование взрослой стадии, но и возможность развития в ней половых продуктов (примеры а и б). В других случаях взрослая стадия тоже способна питаться, и живет свободно длительное время (примеры в, г, д).

Паразитизм имагинальный встречается чаще личиночного. Он характеризуется тем, что паразитический образ жизни ведут взрослые особи, а личинки – свободноживущие.

Примеры:

а) Нематоды. Свайник 12-ти перстной кишки (Ancylostoma duodenale) – взрослые живут в кишечнике человека, личинки – во влажной почве. Проникают в человека через кожу.

б) Веслоногие раки (Copepoda). Взрослые – на коже рыб, личинки – науплиусы свободно плавают.

в) Усоногие раки (Cirripedia). Саккулина – паразит крабов, личинка – науплиус свободно плавает, циприсовидная стадия оседает на крабе и внедряется в него.

г) Блохи. Личинки и куколки – свободноживущие, имаго нападают на хозяина. Многие виды являются временными паразитами, но есть и стационарные, имаго которых всю жизнь проводит на хозяине, присосавшись к нему так плотно и глубоко, что наружу из кожи торчит только конец брюшка.

К категории имагинального паразитизма непосредственно примыкают и те многочисленные случаи, когда во внешнюю среду выво-

дятся только яйца паразита или первые личиночные стадии, тогда как остальные стадии метаморфоза и взрослые особи ведут паразитический образ жизни. При этом взрослые и личинки могут обитать в одном или в разных хозяевах.

Примеры:

а) *Ascaridata*. Аскарида человеческая – во внешнюю среду выводятся только яйца, личинка и взрослая особь паразитирует в организме человека;

б) *Cestoda*. У свиного и бычьего цепней во внешней среде находится яйцо с онкосферой, у лентеца широкого – яйцо и корацидий. Взрослые черви и личинки паразитируют в разных хозяевах (свинья и человек, крупный рогатый скот и человек, рыба и человек).

3. Паразитизм, повторяющийся на разных фазах развития в течение одного поколения.

Пример: иксодовые клещи имеют три постэмбриональные стадии (фазы) развития – личинка, нимфа, имаго. Паразитизм каждой фазы прерывается свободными периодами.

4. Повторность паразитирования в течение одного жизненного цикла у разных поколений.

Этот вариант периодического паразитизма наблюдается у *Trematoda*. Жизненный цикл трематод представляет собой сложную гетерогонию, в которой чередуются три половых поколения: одно – гермафродитное (взрослая двуустка) и два последующих – партеногенетические самки (спороцисты и редии).

Жизненный цикл трематоды: гермафродитное поколение (в окончательном хозяине) → яйца (во внешней среде) → личинка мирацидий (во внешней среде) → спороциста и редия (в первом промежуточном хозяине) → личинка церкария (во внешней среде) → личинка метацеркария (во втором промежуточном хозяине) → гермафродитное поколение (в окончательном хозяине).

Постоянный паразитизм характеризуется тем, что во внешней среде паразит совершенно не может существовать.

Этот тип паразитизма существует в трех вариантах:

1. Постоянный паразитизм в одном хозяине.

Примеры:

а) вши;

б) пухоеды и власоеды (даже яйца на волосах);

в) чесоточный зудень – весь жизненный цикл которого проходит в коже хозяина;

г) жгутиконосец *Trypanosoma equiperdum* – возбудитель «случ-

ной болезни» у лошадей передается во время полового акта и во внешней среде не существует.

2. Постоянный паразитизм, сопровождаемый сменой хозяев.

Это паразиты, которые ни одного момента не проводят во внешней среде, но вместе с тем, наряду с чередованием поколений, регулярно меняют хозяев.

Примеры:

а) все *Haemosporidia* (тип Споровики). Малярийный плазмодий бесполом путем размножается в организме человека, а половым – у комара. Передача паразита происходит при укусе;

б) трипаномы передаются животным-хозяевам и человеку через укусы мух це-це и клопов;

в) лейшмании – через укусы москитов;

г) трихинелла (Круглые черви) – передача происходит при поедании одним хозяином другого, у которого в мышцах имеются инкапсулированные личинки.

3. Постоянный паразитизм, сопровождаемый сменой хозяев и передачей паразита в последующих поколениях одного и того же хозяина.

Такой паразитизм называется *трансовариальным*. Он имеет место в случае передачи паразита от самок хозяина непосредственно их потомству через зараженные яйцевые клетки.

Пример: кровепаразиты домашних животных (пироплазмы, бабезии), которые распространяются иксодовыми клещами. Самки клещей заражаются пироплазмами во время кровососания на больных животных и передают возбудителя своему потомству. По данным ряда исследователей, паразит из кишечника клеща перебирается в полость тела, а затем в развивающиеся ооциты. Самка откладывает яйца, уже зараженные пироплазмами. Такая передача возможна на протяжении нескольких поколений клещей (от 5 до 14 поколений для разных видов).

5. Распространение паразитизма в животном мире

Паразитизм – явление, необычайно широко распространенное в природе. Распределение паразитов в разных группах животного мира выявляет интересные особенности.

Понятно, что чем сложнее устроен организм, чем выше эффективность его гомеостатирующих систем, тем больше благоприятных возможностей он предоставляет в качестве среды обитания. С другой стороны, чем организм совершеннее, тем меньшей становится для него потребность использовать благоприятные условия в другом организме.

Поэтому явление паразитизма наиболее богато представлено среди микроорганизмов и примитивных многоклеточных; число ви-

дов, ведущих паразитический образ жизни, резко падает у высокоорганизованных животных. Но именно у высших животных встречается наиболее обильное и разнообразное население паразитов.

Рассмотрим основные группы животных на предмет распространения в них паразитизма.

В **подцарстве Одноклеточных** все пять типов имеют паразитических представителей, а три из них состоят целиком из паразитов (Споровики, Миксоспоридии и Микроспоридии).

У **Саркодовых** крупную паразитическую группу составляют амёбы (кишечная, дизентерийная и т.д.). У Радиолярий и Солнечников паразиты единичны.

У **Жгутиконосцев** паразитов очень много: большая часть отр. Kinetoplastida (трипаномы, лейшмании), целиком отряд Polymastigina (трихомонады, лямблии), Hypermastigina (жгутиконосцы из кишечника термитов), Opalinina (опалины).

Споровики насчитывают около 4800 видов, все они паразиты (грегарины, кокцидии, токсоплазмы, саркоспоридии, гемоспоридии – малярийный плазмодий, пироплазмиды).

У **Миксоспоридий** (850 видов) и **Микроспоридий** (800 видов) – все являются паразитами.

У **Инфузорий**, насчитывающих 7500 видов, паразитами являются всего около 120. Большинство из них относится к отряду Entodiplozoa из желудка жвачных. Есть несколько видов, паразитирующих на рыбах (инфузории из отрядов Кругоресничные и Равноресничные). У человека паразитирует *Balantidium coli* (отряд Равноресничные). Есть среди инфузорий паразиты беспозвоночных.

Тип **Губки** (всего 5000 видов) – паразитов нет.

Тип **Кишечнополостные** – из 10000 видов только около 25 являются паразитами (паразитируют в яйцах стерляди, в медузах).

Тип **Гребневики** (всего 120 видов) – паразитов нет.

Тип **Плоские черви** (всего 15000 видов) – из 5 классов только Turbellaria (3500 видов) – свободноживущие. Остальные классы: кл. Trematoda – 4000 видов, кл. Monogenea – 2500 видов, кл. Cestoda – 3500 видов, кл. Cestodaria – 8 видов, все они являются паразитами.

Тип **Немертины** – из 750 видов только немногие ведут паразитический образ жизни на крабах и моллюсках.

Тип **Круглые черви** – из 5 классов два представлены только свободноживущими видами (Брюхоресничные – 160 видов и Киноринхи – 100 видов). Кл. Nematoda – из 500 тыс. видов большая часть – паразиты. Кл. **Коловратки** – 20 видов паразитов (всего 1500). Кл. Волосатики – все паразиты членистоногих (около 300 видов).

Тип **Скребни** – 500 видов, все они паразиты различных животных.

Тип **Кольчатые черви** (около 9000 видов), большинство представителей – свободноживущие. Кл. Многощетинковые – всего 5300 видов, из них около 130 паразитов (в основном *на* и *в* иглокожих). Кл. Малощетинковые – всего 3400 видов и только около 40 паразитов (на пресноводных раках). Кл. Пиявки – из 400 видов около 250 – паразиты.

Тип **Моллюски** – из 130 тыс. видов подавляющее большинство свободноживущие формы. Настоящие паразиты имеются только среди переднежаберных моллюсков (кл. Брюхоногие), паразитируют на коже и в полости тела иглокожих (около 100 видов). В кл. Пластинчатожаберных паразитический образ жизни ведет личинка унионид глохий (на рыбах).

Тип **Членистоногие** – огромный тип (по разным данным от 1,5 до 3 млн. видов). Но паразитов среди них не так уж много – два класса, систематика которых не ясна: кл. Язычковые (Zinguatulida) – 75 видов паразитируют в дыхательных путях и легких млекопитающих и ящериц; кл. Морские пауки (Pantopoda) – 500 видов (личиночный паразитизм на гидроидных и коралловых полипах).

В кл. Ракообразные имеется один целиком паразитический отряд Карпоеды (Branchiura) – 130 видов, а в отрядах Веслоногие (Copepoda) – 1000 паразитических видов, Усоногие (Cirripedia) – более 50, Равноногие (Isopoda) – 430 паразитов рыб, т.е. процент паразитов весьма велик. В общем, кл. Ракообразные имеет около 2000 паразитических видов.

Кл. Паукообразные насчитывает всего около 30 тыс. видов. Паразиты относятся к надотряду Клещи (Acari) – около 3500 паразитических видов из 10000 известных видов клещей: п/отр. Parasitiformes (Mesostigmata и Ixodoidea) – около 1500; п/отр. Sarcopitiformes (чесоточные, перьевые) – около 900; п/отр. Trombidiformes – около 1000 паразитов животных.

Кл. Многоножки – всего 10 тыс. видов, паразитов среди них нет.

Кл. Насекомые (около 1500000 видов). Полностью паразитические отряды: Вши, Пухоеды, Блохи. Паразитические формы есть и в других отрядах: наездники, оводы, мухи-тахины.

Тип **Иглокожие** – паразитов нет.

Тип **Хордовые** – паразитов нет. Мелкие рыбки, живущие в водных легких голотурий являются квартирантами, а не паразитами. Миксины, вбуравливающиеся в полость тела рыб, скорее хищники, а не паразиты. Также хищничество, приближающееся к паразитизму, имеет место у некоторых летучих мышей из Южной Америки (нападают ночью на млекопитающихся, прорезают кожу резцами и слизывают кровь – вампиры).

По общим подсчетам паразиты составляют 6-7% от общего числа видов животных. Интересной закономерностью является то, что среди Вторичноротых животных вообще нет паразитов.

А теперь рассмотрим обратную картину, т.е. какие группы животных преимущественно служат хозяевами для различных паразитов.

Одноклеточные очень редко являются хозяевами паразитов вследствие малых размеров. По этой же причине яйца многоклеточных также редко служат пристанищем для паразитов. Исключения составляют кокцидии в яйцах клещей и червей, микроспоридии в икре рыб. Только у наездников есть много паразитов, заселяющих яйца насекомых и пауков.

У **Кишечнополостных** паразитические организмы встречаются очень редко (личиночные стадии морских пауков в гидроидных полипах).

Черви служат хозяевами для одноклеточных, очень редко для ракообразных и личинок других червей (метацеркарии сосальщиков, личинки нематод).

Моллюски имеют мало паразитов: кокцидии, немногие инфузории, изредка раки или клещи; партеногенетические поколения трематод, для которых моллюски являются промежуточными хозяевами.

Членистоногие. Водные членистоногие (главным образом раки) являются хозяевами для грегариин, микроспоридий, инфузорий, паразитических раков (усоногие и равноногие), личинок сосальщиков и ленточных червей. У наземных членистоногих (в том числе насекомых) паразитируют одноклеточные, личинки плоских червей и нематод, личиночные стадии паразитических насекомых.

Иглокожие являются хозяевами для паразитических брюхоногих моллюсков и многощетинковых червей, грегариин, инфузорий.

Хордовые. У низших хордовых паразитируют грегарины, панцирные жгутиконосцы, рачки Copepoda (веслоногие). У высших хордовых – очень много паразитов: разнообразные одноклеточные (кроме грегариин), все плоские черви, скребни, большинство круглых червей, все пятиустки, рачки (у рыб и других водных животных); насекомые (вши, блохи, клопы, пухоеды), клещи (перьевые, иксодовые, чесоточные и другие).

Таким образом, Protozoa и Vertebrata представляют собой две противоположности в смысле использования их паразитами. Малые размеры и малое количество питательного материала, которые может предоставить отдельная особь Protozoa, тормозят заселение одноклеточных паразитами. Напротив, крупные размеры и большие запасы живой пищи, предоставляемые позвоночными, привлекают к ним большое разнообразие паразитов.

6. Гиперпаразитизм

В ряде случаев паразиты, хорошо упитанные и богатые запасными питательными веществами, в свою очередь, становятся источником получения пищи для более мелких паразитов 2-го порядка: *паразитизм делается двухстепенным*. Таким образом, возникает явление, называемое *гиперпаразитизмом*.

Явление это в общем редкое. Но имеет известное практическое значение.

Гиперпаразитизм встречается у простейших. Примеры:

а) сосущие инфузории поселяются на ресничных инфузориях из группы *Entodiniomorpha*, паразитирующих в кишечнике лошади;

б) амёбы в опалинах, паразитирующих в лягушках;

в) микроспоридии в грегаринах, в инфузориях;

Гораздо реже, чем одноклеточные, гиперпаразитами являются черви. Например: в некоторых сосальщиках и цестодах обнаружены круглые черви или личинки трематод.

Довольно много гиперпаразитов среди раков. Причем они живут на других раках, паразитирующих часто, в свою очередь, на более крупных ракообразных. В таких случаях получается как бы 3-х этажное наложение трех видов различных ракообразных. Например: мелкий рачок из отряда *Isopoda* сосет саккулину, которая сама паразитирует на крабе.

Больше всего гиперпаразитов в классе Насекомые. Например: наездники, откладывающие яйца в личинок некоторых насекомых, сами становятся хозяевами других наездников и тахин.

Вопрос о гиперпаразитах приобрел в прикладной энтомологии большое значение. Биологический метод борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур основан на использовании первичных паразитов – наездников. Но гиперпаразиты этих наездников часто сводят на нет все усилия человека, так как уничтожают первичных паразитов.

Есть наездники, которые становятся гиперпаразитами мух-тахин и иксодовых клещей (у клеща *I. ricinus* паразитируют личинки наездника *Ixodiphagus*).

У насекомых гиперпаразитизм бывает и третьей и даже четвертой степени. Среди других животных гиперпаразитизм 3-й степени встречается крайне редко.

Кроме того, у паразитических насекомых часто встречается явление, называемое *синпаразитизмом* или *сопаразитизмом*, когда в одну особь хозяина помещают свои яйца или личинки несколько разных видов паразитов.

В этом случае паразиты конкурируют друг с другом и вероятны следующие варианты развития системы «паразит–хозяин»:

1. Один из паразитов остается в живых, другой погибает, так как, либо раньше вылупившаяся личинка уничтожает свою соперницу, либо один из паразитов вызывает гибель хозяина, а, следовательно, и другого паразита.

2. Оба паразита остаются в живых.

3. Оба паразита гибнут в результате смерти хозяина, вызванной чрезмерным истощением.

Примеры:

а) в одну особь тли откладывают яйца два вида наездников *Aphidius* и *Aphelinus*, причем личинки второго вида тормозят развитие первых;

б) если в одном хозяине оказываются личинки наездника и тахины, то погибают личинки наездника.

7. Происхождение паразитизма

Наиболее общее биологическое преимущество, заложившее основы эволюции паразитизма, заключается в возможности более экономного расхода энергии на различные адаптивные процессы, не связанные с прямой функцией поддержания жизни. Эволюционное становление паразитического образа жизни – хороший пример правила, сформулированного известным экофизиологом Н.И. Калабуховым (1946): *любое приспособление, дающее возможность решать жизненные задачи с меньшими затратами энергии, подхватывается естественным отбором и закрепляется в эволюции.*

Явление паразитизма имеет многообразное происхождение.

Рассмотрим происхождение экто- и эндопаразитизма.

Происхождение эктопаразитизма

1. Чаще всего эктопаразитизм происходит из *хищнического образа жизни*.

Примеры, демонстрирующие удлинение времени контакта эктопаразита с хозяином:

а) комары, москиты – мало отличаются от хищных насекомых, контакт с хозяином длится 2–3 минуты;

б) клопы – дальнейший переход к паразитизму, кровососание длится около часа;

в) клещи *Ixodes* – уже длительный контакт с хозяином;

г) блохи – имаго большую часть времени проводит на хозяине, только личинки и куколки – свободноживущие;

д) вши – весь цикл развития на хозяине.

Такой переход к эктопаразитизму на позвоночных мог осуществляться в условиях постоянного контакта членистоногих с позвоночными животными. Этот контакт наиболее возможен в норах, гнездах и

других убежищах. Таким способом возник паразитизм у гамазовых и аргазовых клещей, перьевых и чесоточных клещей, у клопов, пухоедов, блох, вшей, некоторых мух-кровососок и других членистоногих (работы В.Н. Беклемишева).

2. Путь к эктопаразитизму *от сидячего образа жизни*. Примеры:

а) кругоресничные инфузории *Trichodina* паразитируют на коже рыб, а другие кругоресничные инфузории ведут сидячий образ жизни на дне;

б) усоногие раки *Cirripedia* – на теле китов.

3. Постепенный *переход* приспосабливающихся к паразитизму мелких хищников *от полифагии к монофагии*.

Примеры, иллюстрирующие степень перехода от полифагии к монофагии у различных двукрылых с колюще-сосущим ротовым аппаратом:

а) некоторые комары питаются не только кровью, но и соками растений;

б) мухи це-це питаются уже только кровью, но еще летают и посещают разных животных;

в) некоторые мухи-кровососки (*Hippobosca*) поселяются на хозяине, но могут менять его, так как еще сохранили функционирующие крылья;

г) такие кровососки, как лосиная, оленья, овечий рунец становятся длительными паразитами на одном хозяине, так как утратили способность к полету.

4. *Переход некрофагов*, питающихся мертвыми тканями животного и трупами *к питанию тканями живого организма* и длительному пребыванию на его теле. Пример: личинки падальных мух (*Calliphora*) питаются падалью или мясом животного, но могут быть факультативными паразитами в язвах и ранах человека, выедая отмершие ткани хозяина.

Происхождение эндопаразитизма

1. Эндопаразитизм развивается *из предшествующего эктопаразитизма*. Пример: инфузории *Trichodina* являются эктопаразитами рыб (на жабрах и на коже), но некоторые виды перешли к эндопаразитизму в мочевом пузыре, мочеточниках и яйцеводах.

2. Эндопаразитизм развивается вследствие *изменения инстинкта откладки яиц*. Взамен откладки яиц на различном гниющем органическом материале яйца могли начать откладываться в язвах и ранах живых животных, где условия для их развития более благоприятны. Отсюда недалек путь к откладке яиц в сообщающиеся с внешней средой полости (рот, анус, нос, уши и т.д.).

Примеры:

а) вольфартова муха откладывает яйца то в раны, то в рот, уши, нос различных животных; личинки затем могут проникать в лобные и челюстные пазухи;

б) такое же явление наблюдается у личинок оводов.

3. Один из видов эндопаразитизма – кишечный паразитизм чаще всего развивается в результате *случайного заноса* в пищеварительную систему яиц или покоящихся стадий различных свободноживущих организмов. Примеры: простейшие (трихомонады, амёбы), нематоды и другие, цисты и яйца которых могут случайно попадать в пищеварительную систему хозяина.

Когда в ходе эволюции жизни на Земле мог возникнуть паразитизм? Линейные и объемные размеры паразитов обычно меньше размеров хозяина, следовательно, паразитизм в животном царстве в широком масштабе мог развиваться лишь после того, как животные организмы успели эволюционировать в значительной степени и дать целый ряд форм, сильно различающихся своими размерами.

Сначала появились паразитические простейшие, они возникли вслед за эволюцией кольчатых червей.

Паразитические черви предположительно возникли в силуре-девоне (их появление сопутствует появлению позвоночных).

Паразитические двукрылые и перепончатокрылые появились предположительно в юрском периоде.

Время возникновения паразитических ракообразных остается не выясненным.

Наиболее давние сведения о паразитах человека:

1) обызвествленные яйца кровяной двуустки (*Schistosoma haematobium*) обнаружены в почках мумии XX династии фараонов Египта (1200-1090 лет до н.э.);

2) упоминание о глистных заболеваниях имеются в вавилонско-ассирийских клинописных таблицах;

3) найдены рисунки на глиняных сосудах в Древнем Перу, сделанные за много столетий до открытия Америки, с изображением песчаной блохи, людей, больных лейшманиозом (болезнь Ута);

4) в кишечнике мумий людей (ранний ледниковый период) из торфяников Восточной Пруссии найдены яйца аскариды, власоглава, лентеца широкого.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое паразитология? На какие разделы она делится?
2. Кого из основоположников паразитологии вы знаете?

3. Назовите русских ученых, внесших значительный вклад в развитие паразитологии. Каковы их научные заслуги?
4. Что такое паразитизм?
5. Дайте определение понятию «паразиты».
6. Что понимают под средой 1-го порядка и средой 2-го порядка в определении паразитизма?
7. Что такое симбиоз? Формы симбиоза.
8. Мелкие рыбки держатся между щупальцами актинии. Какая это форма симбиоза?
9. К какой форме симбиоза относятся взаимоотношения зоохло-релл и простейших, в клетках которых они обитают?
10. Назовите и охарактеризуйте формы паразитизма по степени тесноты связей паразита и хозяина.
11. Что такое «ложнопаразитизм»?
12. Назовите и охарактеризуйте формы паразитизма по месту обитания на хозяине.
13. На какие группы делят эндопаразитов (по месту локализации в организме хозяина)?
14. Назовите и охарактеризуйте формы паразитизма по продолжительности связи паразита и хозяина.
15. В каких вариантах существует периодический паразитизм?
16. В каких вариантах существует постоянный паразитизм?
17. Что такое трансвариальный паразитизм?
18. Назовите типы и классы животных, целиком состоящие из паразитов.
19. Среди каких животных, первичноротых или вторичноротых, встречается большее количество паразитических видов.
20. Какой процент свободноживущих видов имеется в классе Ленточные черви.
21. Какие животные чаще являются хозяевами паразитов?
22. Почему Protozoa редко являются хозяевами паразитов?
23. Что такое гиперпаразитизм? Приведите примеры.
24. Что такое синпаразитизм? Какие существуют варианты развития системы «паразит-хозяин» при синпаразитизме?
25. Основные пути возникновения эктопаразитизма.
26. Основные пути возникновения эндопаразитизма.
27. Приведите примеры наиболее древних сведений о паразитах человека.

АДАПТАЦИИ В СТРОЕНИИ И ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ ПАРАЗИТОВ

1. Пути проникновения паразитов в организм хозяина
2. Морфологические адаптации паразитов к их образу жизни:
 - 2.1. Форма тела
 - 2.2. Размеры тела
 - 2.3. Окраска паразитов
 - 2.4. Строение тела
3. Приспособления эмбриональных и ларвальных стадий паразитов

1. Пути проникновения паразитов в организм хозяина

По месту расположения выделяют экто- и эндопаразитов. Последние, в свою очередь, делятся на кишечных и внутренностных (в различных органах, кроме пищеварительного тракта).

Рассмотрим пути проникновения в организм хозяина различных групп паразитов.

Эктопаразиты:

1. Экзогенный путь – через покровы (он характерен для большинства эктопаразитов).
2. Предшествующая внутренностная стадия сменяется затем эктопаразитической (саккулина, оводы).

Кишечные эндопаразиты:

1. Через рот (большинство паразитов).
2. Через кожу и ткани (свайник 12-ти перстной кишки).

Внутренностные эндопаразиты:

1. Через стенки кишки (трипаносомы, грегарины, споровики, личинки цестод, нематоды).
2. Через покровы (гемоспории, пироплазмиды, трипаносомы, филярии нематод проникают через укус переносчика; кровяная двуустка, мирацидии сосальщиков – самостоятельно; наездники – яйцекладом через покровы хозяина вносят внутрь яйца).

Способность паразитов легко преодолевать клеточные и тканевые барьеры связана с тем, что они выделяют особый фермент – *гиалуронидазу*, который разрушает межклеточное вещество и паразит проникает в глубь тканей хозяина.

3. Некоторые другие пути проникновения:
 - через ноздри, глаза (оводы);
 - через наружное мочеовое отверстие (некоторые инфузории *Trichodina* из мочевого пузыря рыб);
 - через отверстия семяприемников (личинки мухи *Pollenia rudis* из дождевого червя); такие случаи редки.

Соответственно со способом проникновения в хозяина К.И. Скрябин и Р.С. Шульц (1931) предложили делить паразитических червей на гео- и биогельминтов.

Геогельминты – не имеют промежуточных хозяев и проникают в хозяина прямо с субстрата.

Биогельминты – имеют промежуточного хозяина и через него передаются основному (окончательному) хозяину.

Иногда паразиты доставляются на тело хозяина особым способом, который называется *форезия*. Это использование одними животными других, обычно подвижных, для облегчения своего передвижения (к источнику пищи, месту размножения и т.д.).

Примеры:

а) пухоеды скворцов форезируют на мухах-кровососах, которые хорошо летают;

б) клещи-паразиты шмелей форезируют на крупных хищных клещах, которые живут в шмелиных гнездах и, в свою очередь, форезируют на шмелях (форезия II порядка);

в) личинки южноамериканского овода форезируют на мухах и комарах, а когда носитель сядет на животное-хозяина (бык, собака, человек и др.), личинки падают на кожу и внедряются в волосяные луковицы.

Рассмотрим теперь различные способы, которыми паразиты покидают тело хозяина:

1. Через анальное отверстие с экскрементами (большинство кишечных паразитов).

2. Эктопаразиты просто отрываются от тела хозяина (пиявки, карпоеды, клещи).

3. Прорыв стенки тела хозяина:

а) пассивно (микроспоридии, ришта, глохидий);

б) активно (мермитиды, волосатики, личинки многих наездников).

4. Кровепаразиты переходят в переносчика во время сосания им крови хозяина (малярийный плазмодий, трипаномы, лейшмании).

5. Через мочевыводящие пути (яйца кровяной двуустки).

6. Через стенки половых органов или половое отверстие (трихомонада урогенитальная).

7. Через ноздри (личинки полостных оводов).

2. Морфологические адаптации паразитов к их образу жизни

Нигде в животном царстве приспособительные способности не проявляются с такой силой, как у паразитов. Для удобства изучения сгруппируем приспособления по тем системам органов, которые они затрагивают. Причем, часто приспособления одной и той же системы у экто- и эндопаразитов носят различный характер.

2.1. Форма тела

Эктопаразиты

1. Сплюсывание в *дорзовентральном* направлении, способствующее прикреплению к телу хозяина (клещи, клопы, вши). Встречается чаще всего.

2. Реже встречается *латеральное* сплюсывание (блохи). При такой форме тела удобнее передвигаться между волосками шерсти хозяина.

3. Укорачивание тела (клещи, рачки-карпоеды имеют короткое тело по сравнению со свободноживущими родственными видами).

4. Сглаживание метамерии у сегментированных паразитов. Например:

а) свободноживущие веслоногие рачки имеют ясно расчлененную грудь, а паразитические – утрачивают членистость;

б) у паукообразных тело расчленено, а клещи, среди которых много паразитов, утратили сегментацию.

Кишечные эндопаразиты:

1. Удлинение тела (грегарины, инфузории, цестоды, скребни).

2. Расчленение тела в поперечном направлении (деление ленточных червей на проглоттиды). Значение такого расчленения может быть двояким:

а) оно предохраняет тело от разрыва;

б) имеется ясная связь между членистостью и размножением.

3. Реже встречается сплюсывание и расширение тела (трематоды).

Внутренностные эндопаразиты

1. Многие обладают шаровидной формой тела.

2. Есть случаи, когда наблюдается тенденция к увеличению поверхности тела путем ветвления одного конца или всего паразита (саккулина).

2.2. Размеры тела

Общего влияния паразитического образа жизни на размеры не выявлено. Но в тех случаях, когда такое влияние есть, оно сказывается в увеличении размеров тела.

Примеры:

1. Нематоды. Свободноживущие виды длиной обычно 1-10 мм. Лошадиная аскарида – 30 см; нематода из почечных лоханок собаки – 1 м; ришта – 1,2 м; гигантская нематода из плаценты кашалота – 8-8,4 м при толщине 1,5-2,5 см.

2. Волосатики имеют длину до 160 см.

3. Лентец широкий достигает 10-20 м.

Таким образом, неограниченное количество хорошо усваиваемой пищи, всегда находящейся в распоряжении паразитов, очень часто приводит к увеличению размеров тела.

2.3. Окраска паразитов

Эндопаразиты

Общим правилом является *отсутствие пигментации*, беловатый или слегка желтоватый цвет тела.

Если окраска все же есть, то она обусловлена не пигментацией покровов, а окраской кишечника, запасных питательных материалов, яиц или наличием дыхательных пигментов.

Эктопаразиты

Каких-либо четких закономерностей в окраске не наблюдается. Многие паразитические рачки полупрозрачны или сероватого цвета. Пиявки-паразиты по цвету не отличаются от свободноживущих пиявок.

У паразитических насекомых всегда отсутствуют яркие и пестрые тона. Иногда пухоеды соответствуют окраске оперения птиц, на которых они паразитируют (на белых птицах – светлые пухоеды, на темных – темные).

2.4. Строение тела

Органы прикрепления.

1. Крючки – очень распространены (от простейших до насекомых).
2. Присоски – более-менее глубокие ямки, обведенные валиком дифференцированной мускулатуры. Широко распространены, существует множество модификаций:
 - а) присасывательные ямки (лентец, ремнец);
 - б) типичные присоски (сосальщики, цестоды);
 - в) прикрепительный диск – несколько присосок, а иногда еще и крючки (моногогенетические сосальщики);
 - г) сложные присоски – ботридии (у некоторых цестод).
3. Клапаны – работают по принципу захлопывания двух створок и ущемления между ними участка тела хозяина (клешни членистоногих, створки гложидиев).
4. Обхватывающее прикрепление осуществляется без ущемления тела хозяина (некоторые инфузории, веслоногие рачки).
5. Распорки встречаются редко (у эктопаразитической полихеты, паразитирующей на рыбах).
6. Стилеты – плотные выросты, вонзающиеся в тело хозяина (эпимерит кишечной грегарины; у жгутиконосцев из кишечника термитов; у церкарий Trematoda).
7. Стрекательные нити (у микроспоридий и микроспоридий).
8. Липкие или прядильные нити (у гложидиев).
9. Нитевидные отростки тела (у личинок морских пауков, власо-глава).
10. Стебельки встречаются очень редко (некоторые паразитические панцирные жгутиконосцы).

11. Прикрепление по типу якоря – один конец тела сильно вздут и, внедряясь в тело хозяина, «заякоривается» там (у некоторых ленточных червей).

Пищеварительная система.

Адаптации могут идти в различных направлениях.

1. У паразитов, питающихся кровью, причем периодически и с длинными паузами возникают следующие адаптации:

а) стенки кишечника становятся сильно растяжимы (клоп, комар, муха це-це);

б) кишечник образует специальные выпячивания, увеличивающие его вместимость (пиявки);

в) имеются железы, выделяющие секрет, препятствующий свертыванию крови (гирудин у пиявок).

2. У других паразитов возникает противоположное изменение, а именно: редукция кишечника и переход к осмотическому питанию через поверхность тела (цестоды, скребни; *Opalina* не имеет рта и пищеварительных вакуолей; такая адаптация встречается у моллюсков, ракообразных; гложидий также лишен пищеварительной системы).

3. Параллельно с редукцией кишечника часто увеличивается поверхность тела, служащая для всасывания (саккулина, лентецы).

Нервная система.

У всех паразитов, а особенно у эндопаразитов, нервная система более или менее *упрощается*. Это упрощение сказывается в *утрате органов чувств*.

Примеры:

а) у мирацидия есть глазок, у спороцисты и рении – нет, у церкария – есть несколько глазков, у взрослого сосальщика снова нет;

б) у ленточных червей, скребней, у саккулины исчезают все органы чувств и сохраняются лишь отдельные, разбросанные в коже клетки.

Центральная нервная система подвергается меньшему воздействию паразитического образа жизни, но также слегка упрощается.

Выделительная система.

Не претерпевает каких-либо специальных изменений, но иногда органы подвергаются частичной редукции. Так, у эндопаразитических простейших отсутствуют сократительные вакуоли.

Дыхательная система.

Эктопаразиты дышат так же, как и свободноживущие организмы.

Тканевым и полостным эндопаразитам кислород приносится кровью, как и окружающим их тканям.

Кишечные эндопаразиты живут в бескислородной среде. У них преобладает процесс брожения (анаэробное расщепление гликогена) над процессами аэробного расщепления. В результате анаэробного процесса расщепления гликогена, которого у паразитов очень много, выделяется мало энергии, а также углекислый газ и валериановая кислота.

У многих беспозвоночных-паразитов в крови или полостной жидкости обнаружено вещество, близкое к гемоглобину, – *эритрохруорин* (пигмент розового цвета). Он содействует поглощению кислорода из среды, где его мало (ткани, кишечник хозяина).

Органы движения.

1. Конечности подвергаются большей или меньшей редукции (у полихет, паразитических рачков, у чесоточных зудней и т.д.).

2. У паразитических насекомых конечности не испытывают изменений, зато атрофируются крылья (вши, блохи, пухоеды).

Половая система.

Функция размножения становится доминирующей. И в этом смысле адаптации идут по таким направлениям:

1. Наблюдается склонность к *гермафродитизму*, так как прикованность паразитов к их хозяевам затрудняет встречу особей разного пола (сосальщики, ленточные черви, некоторые нематоды и полихеты, паразитические моллюски, некоторые веслоногие рачки).

2. В пределах гермафродитных групп есть отдельные виды с резким половым диморфизмом, но в этом случае самцы и самки всегда прочно связаны друг с другом (кровяные двуустки).

3. Громадная плодовитость (закон большого числа яиц).

Примеры:

а) свиной цепень живет 10-15 лет и за это время продуцирует 200-300 млн. яиц;

б) аскарида человеческая – вес ее яиц, отложенных за 1 год, в 1700 раз превышает ее собственный вес;

в) дизентерийная амeba – за день в экскрементах зараженного человека выявлено 500 млн. цист этих амeb.

4. Значительное увеличение размеров половых органов или их повторение по продольной оси тела.

Примеры:

а) у трематод половая система занимает большую часть тела;

б) у цестод половые органы повторяются в каждом членике; у ремнеца при отсутствии членистости тела половые органы все равно повторяются.

Иногда весь организм превращается как бы в едва заметный придаток своей собственной половой системы (у нематоды из полости тела шмелей матка с половыми органами и частью кишечника в 15-20 тыс. раз превышает объем всего остального тела).

3. Приспособления эмбриональных и ларвальных стадий паразитов

Случаи настоящего *эмбрионального паразитизма* относительно редки. При этом устанавливается более или менее тесная связь между развивающимся эмбрионом и организмом хозяина. Например, у наездников, которые откладывают яйца в личинок других насекомых. В этом случае приспособления бывают следующими:

1. Обеднение яиц желтком.
2. Уменьшение размеров яиц.
3. Образуются специальные приспособления в виде *трофамниона* (трофических оболочек), через которые и осуществляется питание эмбриона.
4. В результате такого усиленного питания может возникнуть *полиэмбриония*, то есть распадение зародыша на множество групп клеток, дающих впоследствии множество личинок (из 1 яйца может развиваться до 3000 личинок).

Приспособления *личиночных* (ларвальных) *стадий* паразитов идут в основном в двух направлениях:

1. Приспособления защитного характера.
2. Приспособления, помогающие отыскивать хозяина (органы движения – хвост у церкарии трематод, конечности у науплиусов веслоногих раков, длинные отростки тела у личинок морских пауков позволяют парить в воде) и проникать в него (стиллет у церкарии).

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите пути поселения эктопаразитов на хозяина.
2. Охарактеризуйте пути проникновения кишечных и внутренних эндопаразитов в организм хозяина.
3. Что такое форезия?
4. Что такое геогельминты и биогельминты (по определению К.И. Скрябина и Р.С. Шульца).
5. Какими способами паразиты покидают организм хозяина?
6. Перечислите приспособления к экто- и эндопаразитизму по форме тела паразита.
7. Почему у блох и вшей разная форма тела, хотя эти животные являются эктопаразитами и обитают на одних и тех же хозяевах?
8. Какое влияние оказывает паразитический образ жизни на размеры тела животного-паразита?

9. Существуют ли адаптации к паразитизму в окраске тела паразитов?
10. Перечислите органы прикрепления у паразитов.
11. Охарактеризуйте адаптации пищеварительной системы у паразитов, питающихся кровью.
12. Какие приспособления в пищеварительной системе наблюдаются у ленточных червей?
13. Какие адаптации к паразитизму наблюдаются в строении дыхательной, нервной и выделительной систем у паразитов?
14. Какие адаптации к паразитизму наблюдаются в половой системе паразитов?
15. Что такое «закон большого числа яиц»?
16. Приспособления к эмбриональному и ларвальному паразитизму.
17. Что такое трофанхион, у кого он встречается.
18. Что такое полиэмбриония?

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПАЗАРИТОВ

1. Приспособления у паразитов к распространению вида.
2. Длительность отдельных стадий развития.
3. Приспособленность жизненных циклов паразитов к жизненным циклам хозяев. Классификация жизненных циклов

1. Приспособления у паразитов к распространению вида

Распространение паразитов осуществляется в большинстве случаев через *внешнюю среду*. У всякого паразита во время пребывания во внешней среде имеются 3 биологические задачи:

- 1) сопротивление вредному воздействию различных факторов наружной среды;
- 2) доведение своего развития до стадии, способной к существованию в организме хозяина;
- 3) нахождение хозяина и проникновение в него.

Решение первых двух задач обеспечивается, в основном, такими приспособлениями, которые увеличивают устойчивость свободных фаз паразита (яиц, цист, личинок) к различным факторам внешней среды (температура, влажность, действие солнечных лучей и т.п.).

Для решения третьей задачи служат такие специальные приспособления паразита, как увеличение плодовитости и связанные с этим изменения в половой системе, усложнение циклов развития и введение в них чередования поколений и смены хозяев.

Такое разделение приспособлений, конечно, чисто схематическое. В действительности все они тесно связаны друг с другом, нередко дополняют и координируют друг друга. Так, недостаточная устойчивость в отношении факторов внешней среды нередко компенсируется резким усилением репродуктивной деятельности паразита.

Рассмотрим два случая распространения паразита во внешней среде:

1. Распространение на стадии *личинки*.
2. Распространение на стадии *яйца* или *цисты*.

I. Распространение на стадии **личинки**: приспособления различны в зависимости от среды обитания этой личинки и от способа проникновения ее в хозяина:

1) если личинки живут *в воде*, приспособления к длительной жизни на воле у них почти отсутствуют (мирацидий и церкарий трематод, корацидий лентецов, личинки ришты). Если им не удастся быстро проникнуть в хозяина, они гибнут. Причина гибели – истощение небольшого запаса питательных веществ (гликогена) и отсутствие приспособлений для самостоятельного питания на воле. Примеры: мирацидий печеночного сосальщика расходует гликоген и гибнет через 6-8 часов; корацидий лентеца широкого – через 48 часов. Скорость расходования гликогена, а, следовательно, длительность жизни зависит от температуры окружающей среды;

2) если личинки ведут *наземный образ жизни*, то пребывание их во внешней среде значительно удлиняется – иногда до нескольких месяцев и даже лет. Покровы таких личинок имеют ряд особенностей, благодаря которым они становятся устойчивыми к высушиванию и проникновению в них различных вредных веществ.

Пример. В результате проведенных опытов было выяснено, что личинки трихостронгилид (нематоды) из кишечника копытных способны оставаться живыми:

- при полном высушивании (температура около 22°C) более 2-х месяцев;
- при действии насыщенного раствора медного купороса, 1%-го раствора сулемы, 4%-го раствора формалина – в течение многих часов;
- при замораживании до $-8-10^{\circ}\text{C}$ – более 6 месяцев;
- при кратковременном нагревании до $+60-80^{\circ}\text{C}$.

II. Распространение на стадии **яйца** или **цисты**: в этом случае наблюдаются более мощные защитные приспособления.

Все паразиты, выносимые из хозяина во внешнюю среду в состоянии яйца, могут быть схематично разделены на 2 группы:

- 1) паразиты, личинки которых выходят из яйца во внешней сре-

де (свайник 12-ти перстной кишки, лентец широкий, печеночный сосальщик). Яйца таких паразитов имеют назначение только защитить зародыш во время его эмбрионального развития;

2) паразиты, личинки которых выходят из яиц в организме нового хозяина. Яйца этих паразитов должны защищать зародыш не только во время его развития, но и после его окончания до того момента, когда яйцо будет занесено в нового хозяина (аскарида).

Ясно, что устойчивость яиц второй группы значительно больше, чем первой. Пример: яйца свайника быстро погибают в 3-6% растворе NaCl или 0,25% H_2SO_4 , а яйца лошадиной аскариды долго сохраняют жизнеспособность в насыщенном растворе NaCl или в 5% растворе H_2SO_4 .

Яйца обеих групп могут выноситься наружу:

- либо совсем незрелыми (аскарида, лентец широкий, печеночный сосальщик);
- либо частично развившимися (свайник, острица);
- либо уже закончившими эмбриональное развитие и содержащими зародыш или личинку (карликовый цепень, кровяная двуустка).

Ясно, что в первом случае яйца должны быть более устойчивыми к условиям внешней среды.

Свойства оболочек яиц и цист определяются, главным образом, особенностями среды, в которой они развиваются. Пример: у аскарид из наземных позвоночных яйца развиваются на суше и имеют плотную скорлупу, состоящую из 5-ти отдельных оболочек; у водных аскарид яйца попадают сразу в воду и имеют тонкую оболочку.

2. Длительность отдельных стадий развития

Из вышеизложенного материала мы узнали, что жизнь паразитов складывается из разных периодов, в ней чередуются свободная и паразитическая, личиночная и взрослая, активная и покоящаяся фазы. Длительность отдельных фаз у разных паразитов весьма различна, да и общая длительность всего жизненного цикла (от яйца до яйца следующего поколения) также сильно варьирует. Эти вариации могут зависеть:

- 1) от специфических свойств самих паразитов;

Примеры, показывающие, что жизнь паразита в половозрелом состоянии более или менее ограничена его особенностями:

- а) мониезия в организме овцы живет 2-6 месяцев;
- б) трихинелла – в кишечнике крысы не более 3 недель, в кишечнике человека – 2-3 месяца;
- в) острица в кишечнике человека – около 1 месяца;
- г) аскарида – 9-11 месяцев.

Такая кратковременность жизни многих паразитов в организме

хозяина может быть объяснена развитием у хозяина *иммунитета*, препятствующего дальнейшему существованию паразита.

2) от длительности жизни их хозяев:

Примеры, иллюстрирующие те случаи, когда длительность жизни паразита ограничивается длительностью жизни его хозяина:

а) полистома из мочевого пузыря лягушки остается в ней в течение всей жизни хозяина (около 5 лет);

б) свиной цепень, лентец широкий у человека паразитирует свыше 25 лет;

в) кровяная двуустка – 5-18 лет (отмечен случай паразитирования до 24 лет);

г) свайник 12-ти перстной кишки – 5-7 лет.

Таким образом, некоторые паразиты обладают до известной степени *неопределенным* сроком жизни, зависящим от продолжительности жизни хозяина.

3) от условий внешней среды, в которой протекает часть жизни паразита.

Примеры, показывающие влияние условий внешней среды на длительность жизни паразита:

а) влияние температуры и частоты кормления на вшей – при температуре около $+28^{\circ}\text{C}$ и разовом каждодневном питании самки вшей живут около 30 дней, а при двукратном питании и при температуре $+25^{\circ}\text{C}$ днем и $+35^{\circ}\text{C}$ ночью – до 45 дней;

б) влияние температуры, условий питания и влажности на блох – при варьировании данных параметров в опыте блохи жили от 100 до 513 дней.

Рассмотрим длительность жизни отдельных стадий развития паразитов.

I. **Стадии яйца** (у многоклеточных) или **цисты** (у простейших) представляют собой пассивное состояние паразита, во время которого он не нуждается в питании и является совершенно неподвижным. Длительность этой фазы варьирует очень широко и зависит:

1) от категории, к которой относятся яйца (см. вопрос 1 данной лекции);

2) от условий внешней среды.

Примеры:

а) цисты дизентерийной амёбы в экскрементах живут до 35 дней, в дистиллированной воде – до 7 месяцев;

б) цисты балантидия – до 2 месяцев при комнатной температуре;

в) ооцисты кокцидий кролика – при доступе кислорода до 1,5 лет, в анаэробных условиях – 3-5 недель;

- г) яйца аскариды – 5-6 лет при благоприятных условиях;
- д) яйца чесоточного зудня – 2,5-3,5 дней;
- е) яйца вшей в зависимости от температуры развиваются от 16 дней ($+25^{\circ}\text{C}$) до 7-14 дней ($+30^{\circ}\text{C}$) и до 6-8 дней ($+35^{\circ}\text{C}$);
- ж) блохи – 5-14 дней.

II. **Стадия личинки** также отличается большим разнообразием сроков жизни.

Среди свободноживущих личинок выделяют 2 типа:

1) мелкие личинки, обитающие в воде, снабженные малым количеством пищевых запасов живут недолго, около суток. Примеры:

- а) мирацидии трематод;
- б) личинки моногенетических сосальщиков;
- в) корацидий лентеца широкого;
- г) личинки ришты.

Все они быстро гибнут, если не встретят промежуточного хозяина;

2) личинки, развивающиеся на суше, способные к самостоятельному питанию, живут достаточно долго, иногда несколько раз линяют. Примеры:

а) у свайника 12-ти перстной кишки личинка дважды линяет и живет до 6 месяцев;

б) личинки некоторых трихостронгилид способны переживать зимовку, не погибая;

в) личинки иксодовых клещей живут до 1 года.

Личинки в организме промежуточного хозяина обычно сначала вступают в период роста, а затем впадают в состояние покоя.

Приведем для примера продолжительность жизни сменяющих друг друга стадий развития лентеца широкого:

- развитие корацидия в яйце длится около месяца;
- свободный корацидий плавает в воде примерно 1 сутки, затем проглатывается циклопом;
- в теле циклопа корацидий превращается в процеркоид в течение 2-3 недель;
- процеркоид живет в теле циклопа около 1-1,5 месяца (срок жизни циклопа);
- плероцеркоид в рыбах живет неопределенно долго (месяцы и годы), пока рыба не будет съедена окончательным хозяином;
- взрослый лентец в человеке живет до 25 лет.

Особенно долгое время могут сохраняться личинки в теле многолетних хозяев (так, описан случай, когда мускульные трихины у человека паразитировали 31 год).

III. *Сроки полового созревания.*

Как только личинки попадут в окончательного хозяина, метаморфоз их обычно быстро заканчивается и животное скоро переходит во взрослое состояние. Переломным моментом в этом периоде жизни является начало откладки яиц как переход к следующему поколению, к следующему жизненному циклу. Момент этот у разных паразитов наступает через разные, но достаточно небольшие сроки (от 36 часов до нескольких месяцев). Примеры:

а) печеночный сосальщик достигает полового созревания через 3-4 месяца;

б) ланцетовидная двуустка – 78-85 дней;

в) широкий лентец – 3-5 недель;

г) мониезия в телятах – 37-40 дней;

д) бычий цепень – 3 месяца;

е) трихинелла – 6-7 дней;

ж) аскарида человеческая – 2-3 месяца.

Таким образом, в цикле паразитических животных наблюдаются *две противоположные тенденции* относительно длительности жизни отдельных стадий:

1. Тенденция к удлинению стадий покоящихся яиц, покоящихся личинок в промежуточном хозяине и свободных личинок, предназначенных к проникновению в окончательного хозяина.

2. Тенденция к укорачиванию различных стадий цикла, но увеличение на этом же отрезке времени числа поколений животного.

3. Приспособленность жизненных циклов паразитов к жизненным циклам хозяев. Классификация жизненных циклов

Помимо отдельных морфологических и физиологических адаптаций к паразитическому образу жизни, весь жизненный цикл паразита нередко обнаруживает очень детальное приспособление к жизненному циклу хозяина. Примеры такого совпадения имеются в большом количестве у самых различных групп паразитов. Рассмотрим для примера цикл развития *Opalina* из кишечника лягушки. В течение всего года опалины размножаются в кишечнике лягушки только бесполым способом. Когда весной лягушки приступают к половому размножению, наступает и период подготовки к половому процессу у опалин. Они инцистируются, цисты попадают в воду вместе с экскрементами и проглатываются головастиками. Здесь опалины многократно делятся, образуя очень мелкие гаметы, которые потом копулируют. Таким образом, образование цист в лягушках приурочено ко времени икрометания и выхода головастиков из икры, вследствие чего стадии распространения паразитов получают возможность стыка с новым поколением хозяина, которое и заражается цистами.

Отмеченная согласованность не является, однако, абсолютным правилом, и иногда бывают случаи тупиков развития. Например: тупиком развития для трихины, эхинококка служит человек, так как для дальнейшего распространения этих паразитов необходимо было бы наличие каннибализма.

Классификация жизненных циклов паразитов

Тип цикла	Примеры
1. Паразиты без чередования поколений и без смены хозяев	Дизентерийная амеба Лямблия Настоящие грегарины Карликовый цепень Трихинелла спиральная Аскарида, острица, власоглав
2. Паразиты без чередования поколений с однократной сменой хозяев	Трипаносомы Пироплазмы Свиной цепень Бычий цепень Ришта Нитчатка Банкрофта Скребни Паразитические ракообразные из отр. Copepoda (Веслоногие) и Isopoda (Равноногие)
3. Паразиты без чередования поколений с двукратной сменой хозяев	Лентец широкий Ремнец Некоторые скребни
4. Паразиты с чередованием поколений и без смены хозяев	Кокцидии
5. Паразиты с чередованием поколений и однократной сменой хозяев	Малярийный плазмодий Печеночный сосальщик Кровяная двуустка Мозговик овечий Эхинококк
6. Паразиты с чередованием поколений и двукратной сменой хозяев	Кошачий сосальщик Ланцетовидная двуустка

Вопросы для самоконтроля

1. Какие приспособления имеют паразиты к распространению на стадии личинки?
2. Приспособления у паразитов к распространению на стадиях яйца или цисты.
3. От чего зависит длительность различных стадий развития паразитов?
4. Приведите примеры длительности жизни яиц и цист некоторых паразитов.
5. Какие личинки живут дольше – мирацидий сосальщиков или личинка свайника 12-ти перстной кишки? Почему?
6. Назовите сроки полового созревания для некоторых паразитов.
7. Охарактеризуйте приспособленность жизненного цикла опалины лягушачьей к жизненному циклу ее хозяина.
8. Какие типы жизненных циклов характерны для Сосальщиков?
9. Какие типы жизненных циклов характерны для следующих паразитов:
 - а) лентец широкий;
 - б) кокцидии;
 - в) аскарида;
 - г) свиной цепень;
 - д) малярийный плазмодий?

ПАРАЗИТОФАУНА И СРЕДА

1. Зависимость паразитофауны от возраста животного-хозяина
2. Сезонные изменения паразитофауны
3. Паразитофауна и пища хозяина
4. Паразитофауна и образ жизни хозяина
5. Зависимость паразитофауны от миграций хозяина
6. Зависимость паразитофауны от частоты встречаемости и общественного образа жизни хозяев
7. Обмен паразитофаунами и самоочищение от паразитов

На первой лекции мы предложили понятие о паразитах, как о животных, средой обитания которых являются другие организмы. Раз это так, то *совокупность паразитов, обитающих в одном каком-либо хозяине, представляет собой своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику*. Такие биоценозы Е.Н. Павловский назвал **паразитоценозами** (1937 г.).

Изучая динамику паразитоценозов, мы должны учитывать, что средой обитания паразитов является не только сам хозяин (среда 1-го

порядка), но и внешняя среда, окружающая этого хозяина (среда 2-го порядка). Эту двойную зависимость паразитов от внешней среды называют еще «*законом двойного биотопа*». Это очень ярко сказывается, например, на особенностях паразитофауны хозяев, ведущих наземный или водный образ жизни. Очень многие особенности распространения паразитов водных животных совершенно иные, чем паразитов животных сухопутных, целый ряд паразитов встречается либо только у водных, либо лишь у наземных хозяев и т.д.

Вот почему в этой теме будет рассматриваться зависимость паразитофауны *от изменений внешних условий*, окружающих хозяина, и *от изменений физиологического состояния самого хозяина* (т.е. среды 2-го и 1-го порядка).

1. Зависимость паразитофауны от возраста животного-хозяина

Первым и весьма важным фактором, действующим на состав паразитофауны животного, является возраст хозяина.

Количество паразитов, проникающих в тело млекопитающего *во внутриутробном периоде* его существования, невелико. Лишь очень немногие паразиты преодолевают барьер между телом матери и зародышем, создаваемый плацентой. Таким способом может происходить инфицирование плода малярийным плазмодием, трипаносомами, пироплазмами, а также спирохетами сифилиса и возвратного тифа. Некоторые черви также могут проникать через плаценту в зародыш (свайник 12-ти перстной кишки, собачья аскарида, шистозома и др.). Известны случаи находок печеночных двуусток у неродившихся ягнят, пузырей эхинококка у зародышей человека. Такое заражение называется *плацентарным*. В отличие от *трансовариальной* инфекции, когда паразит проникает в оплодотворенное яйцо и таким образом сопровождает зародыш с первых стадий дробления (пироплазмы).

Далее известны многие паразиты, инвазия которыми характерна лишь для молодых стадий хозяина и которые должны считаться *паразитами детского возраста* хозяина. Например, *Ascaridia lineata* может паразитировать только в кишечнике цыплят, а *Trypanosoma laewisi* – у молодых крыс.

И, наконец, имеются *инфекции*, характерные для более или менее *зрелого возраста*. Например, *Trypanosoma equiperdum* («случная болезнь» у лошадей), передающаяся во время полового акта, не может, конечно, проникать в организм, не достигший половой зрелости.

Таковы данные, касающиеся повозрастного распространения *отдельных видов* паразитов.

Рассмотрим теперь результаты повозрастного анализа *всей* паразитофауны того или иного животного-хозяина.

Для того, чтобы судить о влиянии на паразитофауну именно возраста, а не какого-либо иного фактора, удобнее всего пользоваться такими хозяевами, которые живут достаточно долго и притом все время в одинаковых условиях и возраст которых можно легко определить.

Наибольшее количество исследований в этой области проводилось на пресноводных рыбах. Исследование возрастных изменений паразитофауны пресноводных рыб позволило установить следующие закономерности:

1) интенсивность и экстенсивность инвазии в общем увеличивается с возрастом хозяина. Объясняется это: а) усилением с возрастом прожорливости хозяина; б) увеличением размеров добычи, которая может служить промежуточным хозяином паразита; в) увеличением площади, пригодной для заселения, что особенно актуально для эктопаразитов;

2) раньше всего хозяин заражается такими паразитами, которые не имеют смены хозяев или которые активно проникают в тело хозяина.

Для морских рыб – первая закономерность подтверждается, а вот вторая оказывается не приемлемой (у них зависимость обратная). Причина этих различий всецело определяется особенностями экологии хозяев – характером питания и степенью контакта молодежи со взрослыми рыбами.

Таким образом, заключение о *постепенном усилении инвазии с возрастом хозяина* является не частной, а *общей закономерностью*, так как доказана не только на рыбах, но и на других группах хозяев: птицах, млекопитающих, амфибиях.

В меньшей степени изученным является вопрос о возрастных изменениях паразитофауны у различных беспозвоночных животных. Однако все же имеются данные, говорящие о закономерностях возрастной динамики паразитофауны, близких к таковым у позвоночных.

Особый характер приобретают возрастные изменения паразитофауны у тех беспозвоночных хозяев (у насекомых), у которых есть ясно выраженный *метаморфоз*. Здесь паразиты личиночной фазы резко отличаются от паразитов имаго. Это связано с различиями в экологии личинок и имаго (главным образом – в пище): чем значительнее эти различия, тем больше разница в составе паразитов.

Пример: личинки жука-бронзовки (*Cetonia*) – сапрофаги. Они живут в богатой перегноем почве и даже в перепревшем навозе и имеют следующих паразитов: грегарина, амеба, жгутиконосцы, нематоды 3-х видов, личинки скребней, личинки насекомых. Взрослые бронзовки питаются на цветах и совершенно лишены паразитов.

Таким образом, паразитофауна большинства хозяев испытывает ряд закономерных изменений параллельно с возрастом животного.

2. Сезонные изменения паразитофауны

Сезонные изменения природы необычайно сильно сказываются, в первую очередь, на органическом мире. Поэтому естественно ожидать, что паразиты, хотя и не имеют (кроме эктопаразитов) непосредственной связи с внешней средой, не должны оставаться безучастными к климатическим изменениям времени года.

Действительно, сезонные различия в частоте нахождения *отдельных видов* паразитов неоднократно констатированы в литературе. Однако, исследований по сезонной динамике *всей паразитофауны* какого-нибудь животного еще очень мало.

В общем, по этому вопросу можно сказать следующее: сезонные изменения паразитофауны представляют собой очень сложные и комплексные явления, определяемые множеством абиотических и биотических факторов среды. Среди них большое значение имеют:

а) климатические факторы и, в первую очередь, *температура*. У паразитов пойкилотермных животных наблюдается отчетливо выраженные изменения теплоустойчивости в разные сезоны года;

б) с сезонными климатическими изменениями тесно связаны изменения *характера питания и образа жизни хозяев*, влияющие на возможность и вероятность заражения паразитами;

в) существенным моментом для паразитов являются сезонные *изменения активности хозяев* – их подвижность, образование стай и т.п.;

г) важное значение имеет также *экология промежуточных хозяев* и ряд других факторов.

3. Паразитофауна и пища хозяина

Наличие известной зависимости состава паразитофауны животного от характера его пищи не вызывает сомнений. Это ясно следует из того, что многие паразиты доступ в тело хозяина получают именно с пищей.

Но характер пищи должен оказывать на паразитофауну *более частное воздействие, чем возраст*, так как от влияния пищи хозяина совершенно избавлены все эктопаразиты, а также те внутренностные паразиты, которые проникают в тело хозяина экзогенным путем, например, кровепаразиты (малярийный плазмодий). Таким образом, *характер пищи хозяина оказывает несомненное влияние на кишечных паразитов и на часть внутренностных паразитов*.

Выявленные закономерности состава паразитофауны от характера пищи хозяина следующие:

1). Когда у животных-хозяев, далеких в систематическом отношении, наблюдается сходство в питании, и паразитофауна приобретает сходные черты. Примеры:

а) птицы, далекие в систематическом отношении, но питаю-

щиеся сходной пищей, имеют сходство в фауне сосальщиков (исследования проводились на хищных, аистообразных и врановых птицах, питающихся рыбой);

б) зубатки и камбалы в Баренцевом море имеют 9 видов общих паразитов, так как питаются одними и теми же видами моллюсков и иглокожих;

в) сходство кишечной и внутренностной паразитофауны человека и свиньи объясняют всеядностью обоих хозяев (балантидий, свиной цепень, трихинелла являются общими паразитами человека и свиньи, аскариды человеческая и свиная морфологически неотличимы).

2). Если животные-хозяева обитают в сходных экологических условиях, но характер питания их различен, то паразитофауны резко отличаются.

Пример: мелкие мышевидные грызуны (отр. Грызуны) и бурозубки (отр. Насекомоядные) имеют одинаковые размеры, живут в норах, в одних и тех же биотопах, но грызуны питаются растительной пищей, а бурозубки насекомыми; вследствие этого состав их паразитофауны отличается.

3). Питание разнообразной пищей приводит к обогащению хозяина эндопаразитами.

Пример: исследования, проведенные на рыбах из Баренцева моря показали, что треска обладает очень разнообразным спектром питания (рыбы, моллюски, планктон) и, как следствие, имеет 27 видов паразитов; сельдь питается только планктоном – 9 видов паразитов. Причем у трески интенсивность заражения очень высока (десятки и сотни экземпляров паразитов в одном хозяине), а у сельди – низкая интенсивность.

4) Некоторые пищевые вещества обладают *дегельминтизирующим* влиянием. Примеры:

а) суслики перед залеганием в зимнюю спячку питаются полынью и таким образом освобождаются от кишечных гельминтов;

б) дикие кролики в Канаде к зиме переходят от питания зеленой пищей к питанию корой и избавляются от цестод;

в) рябчики в течение всего лета питаются смешанной пищей (ягоды, семена, мелкие беспозвоночные), а с половины сентября переходят на питание смолистыми сережками ольхи и березы, в результате чего в их кишечнике исчезают кокцидии.

Таким образом, *характер питания и состав пищи в значительной мере определяют состав паразитофауны животного*. Но, с другой стороны, наличие определенных видов паразитов может служить показателем некоторых фракций пищи животного. То есть возникает понятие *паразитологический индикатор характера питания* (Догель, 1958).

Пример: по наличию у рыбы большого количества кишечных цестод делают вывод о ее питании планктонными рачками.

Паразитологические индикаторы питания являются одним из показателей, который позволяет по характеру паразитофауны сделать заключение об особенностях экологии хозяина.

4. Паразитофауна и образ жизни хозяина

Под образом жизни мы будем подразумевать общий характер жизнедеятельности животного, связанный с особенностями окружающей его среды или с его собственными повадками и инстинктами.

1. Определенное влияние на состав паразитофауны оказывает *древесный* либо *наземный* образ жизни хозяина (соня, обитающая на деревьях, имеет 3 вида эндопаразитов, лесная мышь, ведущая наземный образ жизни, – 10 видов паразитов).

2. *Изменение инстинкта* хозяина может оказывать существенное влияние на те или иные части его паразитофауны. Примером могут служить пухоеды у кукушек. Пухоеды – строго специфичные паразиты. Если другие птицы получают своих пухоедов в гнезде от родителей, то кукушки не заражаются пухоедами от своих приемных родителей, поэтому молодые кукушки совершенно свободны от данных паразитов. Они заражаются пухоедами только во время спаривания.

3. Различные *экологические группы* хозяев, принадлежащих к одному классу, заражены весьма различно.

Например, исследовались различные экологические группы птиц:

а) водные (пастушки, чайки, гусиные) оказались очень сильно заражены;

б) болотные (кулики) были заражены слабее;

в) у наземных (воробьиные) – зараженность совсем слабая.

4. *Способ гнездования* – одиночный или колониальный. У колониальных птиц (цапли, кряквы, бакланы) зараженность эктопаразитами (пухоеды) намного сильнее (80-100%), чем у птиц с одиночным гнездованием (поганки, пастушки).

5. У морских животных паразитофауна зависит от *глубины*, на которой они обитают.

Влияние спячки хозяина на паразитофауну.

Явление спячки предполагает значительное изменение внутреннего состояния хозяина на фоне резких сезонных изменений внешних условий существования.

Как ведет себя паразитофауна во время длительного голодания и полного покоя, в котором пребывает хозяин?

Исследования, проводившиеся на летучих мышах под Ленинградом, проводящих 7-8 месяцев в состоянии спячки показали, что в

конце периода спячки их кишечник был буквально набит сотнями сосальщиков на различных стадиях роста и зрелости. Очевидно, что сосальщики были получены мышами в конце летнего сезона предыдущего года. И они *вместе с хозяином погрузились в глубокий зимний покой* – диапаузу.

У других животных в период спячки наблюдалось, наоборот, *полное освобождение* кишечника от паразитов (у сурков, тарбаганов).

Паразиты черепахи в период спячки ведут себя совершенно иначе, чем паразиты летучих мышей. Они не впадают в спячку, а *продолжают свое развитие*.

У лягушек, которые зимуют на глубине 1-1,5 м, зимняя спячка оказывает *различное влияние* на паразитов. Инфузории, опалина остаются в активном состоянии. Кишечные сосальщики погружаются в спячку. Нематоды и легочный сосальщик продолжают медленно развиваться до достижения половой зрелости. Кишечная нематода имеет короткий срок жизни и до выхода лягушек из спячки не доживает.

У впадающих в зимнее оцепенение рыб происходит очищение от кишечных паразитов вследствие того, что рыбы не питаются. Уже имеющиеся паразиты *медленно развиваются*, достигают половой зрелости и *отмирают*. Напротив, паразитические рачки и пиявки скапливаются в массе на рыбах в зимовальных ямах; они активно питаются кровью и наносят рыбам большой вред.

У моллюсков в связи с летней спячкой при пересыхании водоема развитие спорозист сосальщика *Schistozoма прекращается*, а затем при наступлении благоприятных условий вновь *возобновляется*.

5. Зависимость паразитофауны от миграций хозяина

Одним из факторов, наиболее мощно изменяющих паразитофауну животного, являются его миграции. Дальние миграции ставят животное в столь различные условия существования, что паразиты не могут не реагировать на эти изменения внешней среды. Кроме того, миграции сплошь и рядом сопровождаются существенными изменениями физиологии хозяина, которые также воздействуют на паразитофауну.

Наибольший интерес представляет анализ паразитофауны перелетных птиц. На основании многочисленных исследований в составе этих паразитофаун выделяют 4 группы паразитов:

1). Убиквисты, встречающиеся в хозяине и на нем в течение круглого года, безразлично как на севере, так и на юге.

2). Южные формы, заражение которыми происходит исключительно на местах зимовий.

3). Северные формы, заражение которыми совершается исключительно в местах гнездования.

4). Группа паразитов, заражение которыми происходит во время пролета птиц по миграционным путям.

В общем, динамика паразитофауны перелетных птиц, в связи с миграциями хозяина, имеет очень сложный и интересный характер. В этой динамике переплетается влияние различных факторов, а именно: миграций, сезона года, характера пищи, жизненного цикла промежуточных хозяев, образа жизни окончательных хозяев и т.д.

6. Зависимость паразитофауны от частоты встречаемости и общественного образа жизни хозяев

Существенное влияние на состав паразитофауны оказывает **частота встречаемости хозяина** в его ареале. Пример: на какой-то территории обитают 2 вида хозяев, которые по своим особенностям могут давать пристанище одинаковым паразитам, но один из этих видов хозяев является редким, а другой – обычным для данной местности. В этом случае редкий хозяин будет обладать более бедной паразитофауной и меньшей интенсивностью заражения.

Вывод: чем выше частота встречаемости хозяина в ареале, тем богаче его паразитофауна и выше интенсивность заражения.

Степень оседлости или отсутствие ее у хозяев также влияет на состав паразитофауны. У хозяев, имеющих убежища (гнезда, норы и т.д.), в которых они выводят детенышей, передача паразитов от родителей к потомству происходит именно здесь. У тех животных, которые «кочуют», оставляя свое потомство на произвол судьбы (рыбы), такого заражения потомства не происходит, в результате этого паразитофауна молоди и взрослых сильно отличается.

Паразиты одиночных и «общественных» животных. В общем, общественный образ жизни во много раз *увеличивает* возможность заражения паразитами. Это правило действительно не только для настоящих «общественных» животных, но даже для тех, кто ведет групповой или стадный образ жизни. Тесный контакт между животными в стаде имеет значение для распространения их паразитов. Примеры:

а) у северного оленя, который образует большие стада – 17 видов кишечных инфузорий, у других оленей и у лося, живущих небольшими группами, – 1-8 видов;

б) настоящие «общественные» насекомые – термиты – имеют огромную фауну жгутиконосцев Polymastigida и Hypermastigida (более 200 видов), а кроме того, грегарины, инфузории и амёбы;

в) пчелы – тоже имеют много паразитов, хотя и меньше, чем термиты; у пчел отмечены 7-8 видов простейших, нематоды, паразитические клещи, паразитическая бескрылая муха, чьи личинки развиваются в сотах.

Но из общего правила есть исключения. Муравьи, живущие самыми тесными сообществами, имеют малочисленную паразитофауну. Быть может, причиной этого является муравьиная кислота, содержащаяся в теле муравьев и щедро орошающая как их самих, так и муравейник. Кислота представляет собой естественный дезинфектор, губительный для многих паразитов, в особенности для простейших.

От животных перейдем к человеку. Воздействие **общественной жизни человека** на распространение паразитарных заболеваний весьма многосторонне.

1). Самая важная сторона общественного быта, связанная с вопросом о паразитизме, – это *скученность населения*. В первую очередь, это относится к городам. Считается, что именно в недрах городов Древнего Востока с большой скученностью населения, особенностями его быта, антисанитарией и теплым климатом слагались и крепились связи между различными паразитарными и бактериальными организмами и человеком, вырабатывались и укоренялись болезни с тем, чтобы потом постепенно распространяться во все страны. Пример: свайник 12-ти перстной кишки проник в южную Европу лишь в 70-х годах XIX в. из Египта.

Факторы, способствующие распространению экто- и эндопаразитов в человеческом обществе несколько отличаются. Для эктопаразитов достаточно скученности населения и наличия антисанитарных условий (распространение вшей в лагерной и траншейной обстановке во время прежних войн). Для эндопаразитов к этому часто прибавляется необходимость наличия промежуточных хозяев и особых условий для развития личиночных стадий.

2). Многие паразиты связаны с *профессиональной деятельностью* людей. Примеры:

а) балантидиоз в основном встречается у людей, работающих со свиньями (рабочие свинокомплексов, мясники);

б) анкилостомоз – у людей, занимающихся земляными работами (горнорабочие угольных шахт, туннелей);

3). Часто паразитарные заболевания связаны с *особенностями жизненного уклада*, соблюдением обычаев данной местности. Примеры:

а) аскаридоз у жителей Японии – следствие того, что огороды удобряют человеческими фекалиями;

б) трихинеллез, широко распространенный в прежние времена в Германии, является следствием употребления в пищу полусырой «вестфальской» ветчины;

в) дифиллоботриоз в Карелии возникает в результате частого употребления в пищу сырой и слабо прожаренной пресноводной рыбы;

г) описторхоз широко распространен в Сибири, так как у местного населения существует обычай употреблять в пищу быстро замороженную сырую рыбу – «строганину».

7. Обмен паразитофаунами и самоочищение от паразитов

Тесное совместное обитание на одной территории нескольких разных видов животных влияет на их паразитофауну. В результате такого совместного обитания возникает *обмен паразитарными фаунами*.

Это объясняется тем, что специфичность большинства паразитов далеко не абсолютна, а приспособляемость весьма значительна. В результате они могут переходить от одного хозяина к другому, если те живут на одной территории. Таким образом, происходит обогащение паразитофауны обоих хозяев. Иногда паразит, меняя своего хозяина, меняет также и свою локализацию в новом хозяине.

Направление обмена паразитами зависит от качественного и количественного состава хозяев в данном биоценозе (водоеме, лесу и т.д.). Преобладающая в данном биоценозе группа хозяев как бы «делится» своими паразитами с другими группами хозяев (например, если в лесу преобладают рыжие полевки, а желтогорлых мышей мало, то паразитические клещи полевков со временем будут обнаруживаться в акароценозах желтогорлых мышей, а не наоборот).

Рассмотрим судьбу паразитов, развивающихся в чуждых им хозяевах.

1. Некоторые паразиты достигают нормальных размеров и половой зрелости и дают высокий процент заражения.

2. Большинство паразитов достигают половой зрелости, но встречаются редко и в единичных экземплярах.

3. Есть паразиты, которые достигают половой зрелости, но характеризуются небольшими размерами (что указывает на то, что тело нового хозяина для них является неблагоприятной средой).

4. Встречаются паразиты, которые не достигают в чуждом хозяине половозрелости, при том, что жить в этом хозяине они могут.

Вполне естественно, что *обмен* паразитами наблюдается также *между животными и человеком*. Далеко не все паразиты, встречающиеся в настоящее время у человека, являются его первичными паразитами. При анализе паразитофауны человека выясняется, что очень многие ее компоненты вторичного, пришлого происхождения и проникли в человека лишь после привлечения в человеческую общину ряда других животных, одомашненных или нахлебников.

Примеры: от собаки паразитофауна человека обогатилась эхинококком и собачьей блохой; от свиньи – балантидием, аскаридой и трихинеллой.

С другой стороны, и некоторые паразиты человека могут переходить на животных, поселяющихся в человеческом жилье. Пример: постельный клоп поселяется в гнездах стрижа, нападает на летучих мышей, селящихся на чердаках.

На интенсивность паразитарной инвазии в ряде случаев влияет фактор **активного самоочищения хозяина** от паразитов (главным образом, эктопаразитов).

Обычно попытки освобождения хозяев от паразитов являются ответной реакцией хозяина на раздражение или болезненное ощущение, вызываемое паразитом. Способы очищения могут быть активными и пассивными.

Активные способы (в основном характерны для птиц и млекопитающих):

а) млекопитающие выбирают блох и вшей из шерсти зубами или конечностями (чесание);

б) обезьяны «обыскивают» друг друга, пальцами выбирают паразитов и съедают их;

в) птицы, клювом перебирая перья, одновременно смазывают их секретом копчиковой железы и удаляют пухоедов;

г) многие птицы используют муравьев для дезинсекции своих перьев при помощи муравьиной кислоты (например, после «муравьення» численность перьевых клещей на степном коньке в течение 24 часов уменьшилась на 36,5%).

Пассивную защиту от паразитов осуществляют те млекопитающие (буйволы, носороги), которые позволяют некоторым птицам собираться на своем теле насекомых.

Интересный прием освобождения от эктопаразитов наблюдается у многих птиц из семейства куриных. Летом, в жаркое время куры охотно «купаются» в песке, в пыли, пропуская песок через перья, тем самым освобождаясь от пухоедов и перьевых клещей.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое паразитоценоз?
2. Что такое плацентарное заражение? Какие паразиты могут проникать в тело млекопитающего-хозяина во время внутриутробного периода его развития?
3. Назовите паразитов детского возраста?
4. Перечислите закономерности возрастных изменений паразитофауны позвоночных и беспозвоночных хозяев.
5. Какие сезонные факторы оказывают наибольшее влияние на паразитофауну?
6. Какое влияние на паразитофауну оказывает характер пищи хозяина?
7. Что такое «паразитологический индикатор характера питания»?
8. Как влияет на состав паразитофауны древесный или наземный образ жизни хозяина?

9. Какое влияние на паразитофауну оказывает сезонная спячка хозяина?
10. Влияние на паразитофауну миграций хозяина.
11. Как влияет на паразитофауну частота встречаемости хозяина в его ареале и степень его оседлости?
12. Охарактеризуйте особенности паразитофауны «общественных» животных.
13. Как влияет общественный образ жизни человека на распространение паразитарных заболеваний?
14. Как осуществляется обмен паразитофаунами между различными животными, между животными и человеком?
15. Какие способы самоочищения от паразитов у животных вы знаете? Приведите примеры.

УЧЕНИЕ О ПРИРОДНОЙ ОЧАГОВОСТИ ТРАНСМИССИВНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

1. Паразитарные болезни, их классификация.
2. Учение о природной очаговости паразитарных заболеваний.
3. Природный очаг трансмиссивного заболевания, его характеристика.
4. Профилактика паразитарных заболеваний.

1. Паразитарные болезни, их классификация

Медицинская паразитология изучает болезни, вызываемые возбудителями животного происхождения. Болезни человека, вызываемые патогенными простейшими, гельминтами или членистоногими, называются *инвазионными* в отличие от *инфекционных* болезней, вызываемых патогенными микробами, спирохетами или вирусами.

Инвазией (лат. invasion – нападение) называется заражение организма какими-либо паразитами животной природы. Человек, зараженный каким-то паразитом, может служить источником заражения не только для окружающих, но и для самого себя. Такое явление называется *аутоинвазия* (например, повторное заражение острицами при грызении ногтей).

Повторное заражение человека или животного паразитами, которыми он уже раньше инвазировался и переболел, называется *реинвазия*.

Источником инвазий являются носители паразитов – больные животные, человек.

В настоящее время принята унифицированная номенклатура инвазионных болезней, которые обозначаются по зоологическому назва-

нию возбудителя, для чего к родовому названию паразита добавляется суффикс «аз», «оз» или «ез» (амеба – амебиаз; лейшмания – лейшманиоз, фасциола – фасциолез).

Заболевания, возбудители которых передаются человеку при помощи кровососущих членистоногих, получили название *трансмиссивных*. К ним относятся не только паразитарные (малярия, лейшманиозы, трипаносомозы, филяриозы), но и инфекционные заболевания (сыпной и возвратный тифы, чума и др.).

Рассмотрим более подробно *трансмиссивный путь* заражения. Как уже указывалось выше, он осуществляется кровососущими членистоногими. Различают два его способа – инокуляция и контаминация.

При *инокуляции* возбудитель активно вводится в кровь человека или животного со слюной с помощью ротовых органов переносчика в результате нарушения целостности кожных покровов хозяина.

При *контаминации* возбудитель наносится кровососом (чаще с фекалиями) на неповрежденную кожу человека, который затем может активно втереть возбудителя при расчесывании зудящих мест.

Инокуляция и контаминация могут быть двух видов: специфическая и механическая.

Специфическая инокуляция: возбудитель интенсивно размножается в теле переносчика, а затем вводится в организм человека или млекопитающего при кровососании (при малярии, лейшманиозах, трипаносомозах).

Механическая инокуляция: возбудитель попадает на ротовые органы переносчика, проживает на них некоторое время, но не размножается, а затем вносится в ранку при сосании крови (инокуляция мухой-жигалкой возбудителя сибирской язвы).

Специфическая контаминация: возбудитель размножается в кишечнике переносчика, а затем выводится с испражнениями или при отрывании с пищей на кожу, а потом втирается человеком при расчесывании (вошь таким способом передает возбудителя сыпного тифа, блоха – чумную бактерию).

Механическая контаминация: переносчики (мухи) могут перенести на продукты питания цисты простейших, яйца гельминтов, болезнетворные бактерии (дизентерия, брюшной тиф и др.).

В зависимости от роли переносчика в передаче возбудителя выделяют:

1. *Облигатно-трансмиссивные* заболевания, которые могут распространяться *только* с помощью кровососущих членистоногих, выполняющих роль специфических переносчиков (возбудитель малярии распространяется комарами, возбудители лейшманиозов – москитами).

2. *Факультативно-трансмиссивные* болезни могут передаваться не только с помощью кровососущих переносчиков, но и другими

путями (пероральный, контактный и др.). Например, возбудитель чумы может передаваться как через укусы блох, так и воздушно-капельным путем при контакте с больным человеком, при снятии шкурок с больных животных.

На основании взаимоотношений, складывающихся между паразитами и хозяином, паразитарные заболевания делят на две большие группы: зоонозы и антропонозы.

Зоонозы – это болезни, возбудители которых могут паразитировать как у животных, так и у человека (лейшманиозы, трипаносомозы, балантидиоз, таежный энцефалит, чума и др.).

Антропонозы – болезни, возбудители которых паразитируют только у человека (малярия, амебиаз, трихомоноз, энтеробиоз и др.).

2. Учение о природной очаговости паразитарных заболеваний

В природных условиях существование паразитов в биоценозе обеспечивается многими и весьма разнообразными условиями:

- а) наличием подходящих окончательных и промежуточных хозяев;
- б) наличием между ними биоценотических связей (главным образом, пищевых), делающих возможным проникновение паразита в хозяина;
- в) наличием факторов внешней среды, действующих прямо на фазы развития паразита, находящиеся вне хозяина, или косвенно на паразита через хозяина (Павловский, 1946).

Для изучения сложных процессов циркуляции паразитов в биоценозе Е.Н. Павловским и его учениками в СССР были предприняты широкие комплексные эколого-паразитологические исследования различных переносчиков и возбудителей многих заболеваний человека и домашних животных. Эти исследования позволили Е.Н. Павловскому разработать учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний. Это учение было разработано на примере кожного лейшманиоза (пендинская язва) и клещевого энцефалита, а затем успешно применено и ко многим другим трансмиссивным болезням.

Согласно определению Е.Н. Павловского, *природная очаговость* – «это явление, когда возбудитель, специфический его переносчик и животные-резервуары возбудителя в течение смены своих поколений неограниченно долгое время существуют в природных условиях, вне зависимости от человека, как по ходу своей уже прошедшей эволюции, так и в настоящий ее период».

Если в такой очаг, где возбудитель с помощью переносчика циркулирует между дикими животными, попадает человек, то переносчик, почерпнувший возбудителя у диких животных, может передать его человеку. Однако здесь человек является побочным звеном, не обязательным для существования возбудителя как вида.

В общей форме схему распространения природно-очагового заболевания можно изобразить так:



Возбудителями природно-очаговых трансмиссивных болезней могут быть *патогенные вирусы, бактерии, простейшие и гельминты*. Под *природным резервуаром* возбудителя понимают животных (позвоночных или членистоногих), в организме которых возбудитель может длительно сохраняться и от него передаваться непосредственно (если это зараженное кровососущее членистоногое) или посредством переносчика (если это инвазированное позвоночное) здоровому организму.

Переносчиками возбудителей природно-очаговых трансмиссивных заболеваний могут быть *клещи, комары, мухи, москиты, мошки, мокрецы, слепни, вши, блохи*, которые обеспечивают циркуляцию возбудителя заболевания в очаге. Различают *специфических* (облигатных) и *факультативных* переносчиков. В организме специфических переносчиков возбудитель проходит часть цикла своего развития, размножается. Переносчик становится способным заражать хозяина-реципиента через короткий срок.

Примеры:

- а) москиты – специфические переносчики для лейшманий;
- б) комары *Anopheles* – для малярийных плазмодиев;
- в) поцелуйные клопы – для возбудителя американского трипаносомоза.

В организме факультативного переносчика возбудитель также может размножаться. Но для его заражения требуется большая доза возбудителя. И количество возбудителя в теле переносчика часто не достигает величины, достаточной для заражения хозяина. Пример: для вируса клещевого энцефалита специфическими переносчиками являются *I. ricinus* и *I. persulcatus*, хотя он встречается и в других клещах, но чаще всего в количествах, недостаточных для заражения хозяина.

Природная очаговость установлена для:

- протозойных заболеваний – лейшманиозы, трипаносомозы (американский и африканский), токсоплазмозы;
- гельминтозов – описторхоз, шистозомозы, дифиллоботриоз, альвеококкоз, филяриозы и др.;
- вирусных и микробных заболеваний: весенне-летний энцефалит, бешенство, клещевой возвратный тиф, чума и др.

Учение Е.Н. Павловского нашло признание во всем мире и принято Всемирной организацией здравоохранения.

3. Природный очаг трансмиссивного заболевания, его характеристика

Благодаря исследованиям Е.Н. Павловского и его учеников (в 30-50-е годы XX в.) на территории СССР выявлен целый ряд природных очагов трансмиссивных заболеваний человека и всесторонне изучены условия их существования. Это оказалось возможным потому, что в основу исследования был положен эколого-паразитологический метод, позволяющий вскрыть и установить всесторонние связи в пределах биоценоза определенного биотопа между его сочленами и выяснить пути циркуляции возбудителей.

Природный очаг болезни – это территория со свойственным ей биоценозом, который включает:

- 1) организмы – возбудители болезни;
- 2) организмы – носители возбудителей болезни, являющиеся донорами для кровососущих насекомых;
- 3) организмы – переносчики возбудителей от больного животного к здоровому (реципиенту).

Природные очаги трансмиссивных заболеваний характеризуются приуроченностью к определенным ландшафтам той или иной географической зоны. Например, *лесному* ландшафту свойственны очаги клещевого энцефалита, *степному* ландшафту – очаги клещевого сыпного тифа и чумы, ландшафту *пойменных и суходольных лугов* на местах вырубленных лесов на Востоке свойственны очаги японского энцефалита. С ландшафтом жарких *пустынь и полупустынь* связаны очаги кожного лейшманиоза.

Природные очаги трансмиссивных заболеваний могут находиться не только в дикой природе, но и в зоне активной деятельности человека – это *синантропные очаги*. Формирование их обусловлено тем, что некоторые виды млекопитающих и птиц (козы, овцы, собаки, мышевидные грызуны, воробьи, ласточки и др.) являются носителями возбудителей природно-очаговых болезней и обитают рядом с человеком.

4. Профилактика паразитарных заболеваний

Учение Е.Н. Павловского о природной очаговости заболеваний позволило разработать новые методы их профилактики.

Организация профилактики паразитарных заболеваний возможна только на основе глубокого знания фауны болезнетворных паразитов человека, их биологии и экологии, переносчиков, условий труда и быта человека как объекта инвазии. При этом необходимо учитывать пути передачи инвазии, болезнетворное влияние паразитов на человека и обратное воздействие человека на паразитов, а также чувствительность паразитов и их хозяев к различным мерам воздействия и ответным реакциям.

Основу профилактики как паразитарных, так и инфекционных заболеваний составляют биологические, химиопрофилактические и иммунологические методы, которые позволяют не только предупреждать развитие болезни, но и осуществлять оздоровление человека и животных.

Биологические методы базируются на строгом учете жизненного цикла паразита и направлены на его разрыв, чем создаются условия, нарушающие развитие паразита. Они включают:

- биотермическое обеззараживание фекалий от цист простейших и яиц гельминтов;
- распахивание и мелиорацию пастбищ;
- осушение водоемов;
- защиту водоемов от попадания в них фекалий

и т.д.

Все эти мероприятия направлены на уничтожение паразитов или отдельных стадий жизненного цикла, промежуточных хозяев, а также переносчиков.

Химиопрофилактические методы направлены на уничтожение и предотвращение размножения попавших в организм хозяина паразитов. В частности, успешно применяется химиотерапия для профилактики малярии, трихинеллеза и некоторых других инвазий человека. Химиопрофилактика широко используется в ветеринарной практике для предупреждения паразитарных заболеваний сельскохозяйственных животных. Комплекс мероприятий, направленных на изгнание из организма, уничтожение внутри или во внешней среде гельминтов, был назван К.И. Скрябиным *дегельминтизацией* (1925).

Иммунопрофилактические методы базируются на пассивной иммунизации, связанной с введением в организм антител против определенного возбудителя болезни или ослабленной культуры возбудителя для создания иммунитета. Они широко применяются для профилактики инфекционных заболеваний.

Вопрос иммунопрофилактики инвазий находится пока в стадии разработки. В настоящее время активно проводятся исследования *по разработке на базе генной инженерии вакцин против возбудителей малярии, трипаносомозов, лейшманиозов, шистосомозов и других инвазионных заболеваний.*

Важным теоретическим вкладом в борьбу с паразитарными заболеваниями явилось учение академика К.И. Скрябина о *девастации*. Девастация – это метод активной профилактики, направленный на физическое уничтожение возбудителей заболевания на всех фазах жизненного цикла, всеми доступными способами механического, химического, физического и биологического воздействия. Различают девастацию тотальную и парциальную.

Тотальная деваcтация – это полная ликвидация отдельных видов паразитов на определенной территории. Пример: ликвидация ришты в Узбекистане.

Парциальная деваcтация – резкое снижение количества некоторых возбудителей инвазий в определенных географических зонах. Пример: ликвидация малярии в СССР (но полностью малярийный плазмодий уничтожен не был, и как только прекратились противомалярийные мероприятия в результате распада Советского Союза случаи заболевания малярией появились вновь).

Вопросы для самоконтроля

1. Какие болезни называют инвазионными? Инфекционными?
2. Что такое аутоинвазия, реинвазия?
3. Что такое трансмиссивные заболевания?
4. Охарактеризуйте способы трансмиссивного пути заражения.
5. Что такое облигатно-трансмиссивные болезни? Приведите примеры.
6. Что такое факультативно-трансмиссивные болезни? Приведите примеры.
7. Дайте понятие терминам: «зоонозы», «антропонозы».
8. Кто является автором учения о природной очаговости трансмиссивных заболеваний? В чем основной смысл этого учения?
9. Что такое природная очаговость?
10. Кто может являться возбудителями природно-очаговых трансмиссивных болезней?
11. Что следует понимать под термином «природный резервуар возбудителя»?
12. Кто служит переносчиком возбудителей природно-очаговых трансмиссивных заболеваний? Облигатные и факультативные переносчики.
13. Для каких протозойных заболеваний доказана природная очаговость?
14. Для каких гельминтозов установлена природная очаговость?
15. Дайте характеристику природного очага трансмиссивного заболевания.
16. Охарактеризуйте методы профилактики паразитарных заболеваний.
17. Что такое деваcтация, ее виды?

ВЛИЯНИЕ НА ПАРАЗИТОФАУНУ ЖИВОТНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

1. Особенности паразитофауны домашних животных
2. Влияние на паразитофауну акклиматизации и интродукции

Хозяйственная деятельность человека является мощным фактором, воздействующим на природу и изменяющим ее. Естественно, что это воздействие затрагивает и паразитофауну животных, так или иначе связанных с хозяйственной деятельностью человека. В данной лекции мы рассмотрим 2 вопроса, относящиеся к этой проблеме и имеющие как теоретический, так и практический интерес.

1. Особенности паразитофауны домашних животных

Паразитофауна домашних животных имеет следующие особенности:

1). Видовой состав паразитофауны домашних животных и птиц, прежде всего, определяется тем *«наследством»*, которое они получают *от своих диких предков*.

2). В дополнение к «диким» формам, паразитофауна домашних животных *пополняется за счет обмена паразитами* между разными видами домашних и синантропных животных.

3). Между разными домашними животными установилась *естественная циркуляция* некоторых видов их паразитов, причем одни оказались окончательными хозяевами, другие – промежуточными.

Примеры:

а) эхинококк (окончательный хозяин – собака, промежуточный – крупный рогатый скот);

б) мозговик овечий (окончательный хозяин – собака, промежуточный – овца).

4). Паразитофауна домашних животных *обогащается также за счет диких видов, близких к ним в систематическом отношении*.

Примеры:

а) паразиты рогатого скота в Северной Америке кроме «своих» обычных паразитов, которые прибыли вместе с крупным рогатым скотом из Англии, получили еще гельминтов от североамериканских оленей;

б) нематода из трахеи диких куриных птиц легко переходит на домашних кур.

Вероятно, паразиты при их переходе на домашних животных (а также и на человека) и длительном существовании в новых для них условиях сами меняются. Происходит процесс *расо- и видообразования*. Сначала он затрагивает преимущественно физиологические, а затем и морфологические особенности. Примеры:

а) *Ascaris suum* свиньи и *A. lumbricoides* человека имеют общее происхождение и морфологически почти неотличимы;

б) это же справедливо для человеческого *Trichocephalus trichiurus* и свиного *T. suis*.

Стадный образ жизни и благоприятные условия питания являются факторами, способствующими распространению паразитов среди домашних и синантропных животных. Это приводит к тому, что при отсутствии должного ветеринарного контроля среди домашних животных возникают паразитарные эпизоотии, наносящие значительный экономический ущерб (пироплазмозы и тейлериозы рогатого скота, трихостронгилезы лошадей, фасциолезы крупного рогатого скота и др.).

Борьба с паразитарными заболеваниями может быть эффективной лишь в том случае, если в основу разработки мер борьбы с паразитами будут положены глубокие знания жизненных циклов паразитов, а также всей системы экологических факторов, способствующих их распространению.

2. Влияние на паразитофауну акклиматизации и интродукции

Природа подвергается со стороны человека многочисленным перестройкам, к числу которых относятся разнообразные опыты по акклиматизации и интродукции полезных животных в места, где их до тех пор не было.

Главным образом, эти опыты проводились с рыбами и млекопитающими. И многие увенчались полным успехом, т.е. акклиматизированные животные прижились на новом месте и стали размножаться, иногда в огромных количествах.

Рассмотрим, как отражается искусственное переселение животных на их паразитофауне отдельно на примерах акклиматизации рыб и млекопитающих.

Рыбы. Приведем примеры успешной акклиматизации рыб в Советском Союзе. Сиг из Чудского озера переселен в озера Урала и в озеро Севан на Кавказе; сазан из Ладожского озера – в озеро Балхаш и в другие озера Средней Азии; севрюга из Каспийского моря в Аральское; кефаль из Черного моря – в Каспийское; карликовый сомик из Северной Америки – в озера Западной Украины и Беларуси.

Все эти опыты успешной акклиматизации сопровождались паразитологическими исследованиями, которые проводились в местах первоначального и нового обитания рыб. При этом были выявлены следующие общие закономерности.

1. Наблюдается *общее обеднение паразитофауны*, полная или частичная утрата паразитов, свойственных рыбе в материнском водоеме. В особенности это касается видов, развивающихся с промежуточ-

ными хозяевами. Это понятно, поскольку в новом водоеме часто не оказывается необходимых промежуточных хозяев. Например, сиг в Чудском озере имел 6 видов паразитов, а в озере Севан – только 2 вида.

2. В новых водоемах рыбы *приобретают и некоторых новых, не свойственных им паразитов* за счет паразитофауны местных рыб. Обычно эти вновь приобретаемые паразиты относятся к числу видов с широкой специфичностью. Например, сиги из Чудского озера в озере Севан потеряли почти всех своих паразитов, но приобрели 2 вида скребней, которые перешли на них от севанских форелей.

3. При акклиматизации из числа старых паразитов преимущественно *сохраняются виды с прямым развитием* (например, моногенетические сосальщики).

4. При акклиматизации рыб иногда наблюдается *переход паразитов с вселяемой рыбы на аборигенов*. При этом иногда случается, что местные рыбы, не будучи приспособленными к новому паразиту, очень сильно от него страдают. Например, белый амур из реки Амур был завезен в Европейскую часть СССР в 50-е годы и принес с собой одного паразита из класса Цестода, который сразу перешел на карпов и в первый же год нанес значительный экономический ущерб в результате массовой гибели рыбы в рыбоводческих хозяйствах.

Этот и другие подобные примеры показывают необходимость строгого паразитологического контроля при акклиматизационных мероприятиях.

Млекопитающие. Наиболее известными примерами акклиматизации млекопитающих является переселение американской норки, ондатры и нутрии из Северной Америки на территорию Советского Союза и в Западную Европу.

Хорошо изучена в паразитологическом отношении акклиматизация ондатры (с 1928 по 1944 гг. в 38 областях СССР было выпущено примерно 48 тыс. зверьков).

На своей родине (Северная Америка) ондатра имела 40 видов паразитов. В первые годы после акклиматизации в Карелии (где проводились эти исследования) она потеряла почти всех паразитов, осталось 5 видов трематод (2 американских и 3 местных). Причем некоторые из американских паразитов ондатры стали отмечаться на местных грызунах (например, на водяной крысе).

В дальнейшем продолжалось обогащение ондатры местными паразитами, причем не только от грызунов, но и от видов, далеких в систематическом отношении (от водяных птиц, от кабанов, если они обитали в дельтах рек, где жили ондатры).

Аналогично протекало изменение паразитофауны и в других районах акклиматизации ондатры в СССР и в Англии: терялись почти полностью ее исконные американские паразиты и приобреталась бо-

лее или менее случайная паразитофауна от хозяев, связанных с ондатрой экологически.

Таким образом, общие закономерности изменения паразитофауны при акклиматизации у рыб и млекопитающих сходны.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите особенности паразитофауны домашних животных.
2. Почему среди домашних животных, при отсутствии должного ветеринарного контроля, возникают паразитарные эпизоотии?
3. Какие закономерности изменения паразитофауны были выявлены в результате акклиматизации рыб?
4. Какие изменения паразитофауны ондатры произошли при ее акклиматизации в СССР и Западной Европе?

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПАРАЗИТОМ И ХОЗЯИНОМ

1. Воздействие паразитов на хозяина.
2. Реакция хозяина на паразита.
3. Иммуитет.

Рассматривая сочетание «паразит–хозяин», можно видеть, что каждый член пары не только воздействует в различных направлениях на своего партнера, но и сам испытывает воздействие этого партнера. В данной теме мы рассмотрим характер взаимоотношений, который устанавливается в пределах определенной исторически сложившейся системы «паразит–хозяин».

1. Воздействие паразитов на хозяина

Характер воздействия паразита на организм хозяина зависит от ряда условий: с одной стороны, от вида паразита, его морфофизиологических особенностей и вирулентности, а, с другой стороны, от видовой специфики хозяина, высоты его организации, локализации паразита в определенных клетках, тканях и органах, а также от того, насколько быстро хозяин реагирует на воздействие паразита.

Рассмотрим, в чем выражаются воздействия паразита на хозяина.

1. **Механическое воздействие.** Присутствие в организме чужеродного тела само по себе механически действует на организм, а, кроме того, паразиты часто наносят хозяину механические повреждения при помощи своих органов прикрепления или во время принятия пищи. Механическое воздействие бывает следующее:

- Раздражение органов и тканей хозяина причиняется *просто движением* паразитов по телу хозяина. Пример: движение бесчислен-

ных инфузорий *Trichodina* по телу рыб вызывает помутнение кожи, усиленное выделение слизи кожными железами и т.д.

- Некоторые паразиты достаточно крупных размеров могут обуславливать *закупорку* и *плохую проходимость* кишечника, тонких желчных протоков, бронхов и гортани.

Примеры:

- а) большое количество *A. lumbricoides* (аскарида человеческая) в кишечнике человека ухудшает проходимость данного органа;

- б) желчные протоки закупоривает печеночная двуустка;

- в) нематоды, в большом количестве свернувшиеся в клубок, закупоривают бронхи или гортань у телят, ягнят, поросят (и у детей).

- *Механическое давление* на ткани, органы приводит к нарушению их функций.

Примеры:

- а) растущие пузыри эхинококка в промежуточном хозяине вызывают давление на ткани и их атрофию; в случае локализации эхинококка по соседству с важными сосудами или нервами разрастающийся пузырь своим давлением на эти органы вызывает иногда тяжелые болезненные симптомы: боли, нарушения кровообращения и т.д.;

- б) финна мозговика овечьего, которая паразитирует в мозгу ягнят, оказывает сильное давление на мозг и разрушение мозгового вещества, которое приводит к нарушению регуляции движений овцы (болезнь «вертеж») и даже к ее смерти.

- Значительные механические повреждения тканей могут вызывать те паразиты, которые снабжены *специальными органами прикрепления*. Примеры:

- а) эпимериты грегарин повреждают клетки кишечного эпителия;

- б) снабженные шипом яйца кровяной двуустки, проходя через стенки сосудов мочевого пузыря, ранят их так, что в моче появляется примесь крови.

- Механические повреждения, связанные с *принятием пищи паразитом*. Это наблюдается при паразитировании многих организмов, имеющих вооружение в ротовом аппарате.

Примеры:

- а) свайник 12-ти перстной кишки повреждает слизистую оболочку кишечника своими зубами, расположенными в ротовой капсуле;

- б) членистоногие нарушают целостность покровов своими ротовыми частями при укусах, а некоторые виды идут глубже и выгрызают подкожные ходы (личинки вольфартовой мухи, чесоточные клещи).

В заключение следует отметить, что механические воздействия обычно носят локальный характер. Но нередко повреждение какого-либо одного жизненно важного органа сказывается на нарушении функции других органов и всего организма в целом.

2. **Отнятие у хозяина веществ, необходимых для его нормальной жизнедеятельности.** Эта форма взаимодействия связана, во-первых, с использованием паразитом некоторых ингредиентов пищи хозяина, и, во-вторых, с питанием кровью и выделением антикоагулинов, в результате чего происходит значительная потеря крови и уменьшение содержания гемоглобина, что является причиной серьезных нарушений здоровья хозяина.

Так, многие крупные ленточные черви (например, лентец широкий, бычий цепень, мониезия и др.) вызывают у хозяина тяжелые заболевания, обусловленные отчасти отнятием пищи. Эти черви обладают весьма быстрым ростом. Например, скорость роста бычьего цепня в сутки составляет 7-10 см в молодом возрасте и 6-7 см в зрелом. Естественно, что для этого требуется потребление большого количества питательного материала хозяина, который ленточные черви поглощают осмотическим путем.

Паразиты могут не только непосредственно использовать пищевые материалы, полученные хозяином, но также выделять вещества, являющиеся *ингибиторами ферментов*, вследствие чего нарушается способность хозяина перерабатывать полученные пищевые продукты. Интересно, что некоторые кишечные паразиты могут отнимать у хозяина не только пищевые вещества, но и *необходимые* для него *витамины*. Так, например, лентец широкий может накапливать в своих тканях большое количество витамина В₁₂. Лишая хозяина этого антианемического витамина, широкий лентец вызывает, тем самым, развитие у человека тяжелой формы анемии.

Некоторые нематоды и отчасти трематоды, так же как и кровососущие насекомые и клещи, в процессе питания поглощают у хозяина значительные порции крови, что оказывает на него весьма пагубное воздействие. Кишечный гематофаг анкилостома (свайник 12-ти перстной кишки) повреждает слизистую оболочку кишечника и вызывает значительные потери крови не только за счет заглатывания ее в свой кишечник, но и за счет кровотечения из ран, обработанных антикоагулинами из пищеварительных желез червя. Каждая человеческая анкилостома в сутки поглощает около 0,37 мм³ крови. В связи с интенсивным заражением анкилостомами может развиваться анемия, при которой число эритроцитов падает иногда до 800000 (в норме 4,5-5,5 млн.). Гематофагия с соответствующими последствиями свойственна, вероятно, аскаридам, власоглаву и острицам.

Воздействие паразита, связанное с отнятием питательных веществ, сказывается в сильной степени на половых железах хозяина. Под влиянием паразитизма у хозяина наблюдается разрушение, дегенерация и, наконец, полная атрофия половых желез, а также изменение других частей полового аппарата и вторичных половых признаков. Эти изменения обозначаются термином «*паразитарная кастрация*».

3. Токсическое воздействие паразита на хозяина. Для хозяина не безразличны те продукты обмена веществ паразита или их секреты, которые поступают в его организм. Эти вещества проникают в кровь или лимфу, разносятся по всему телу и вредно действуют на организм хозяина, вызывая различные нарушения в деятельности его отдельных органов. Вещества, выделяемые паразитами, называются «*токсины*». Выделением паразитом токсинов объясняют часто наблюдаемое при заражении явление, когда паразит оказывает на хозяина не местное, а общее болезнетворное влияние.

Остановимся кратко на различных *формах токсического воздействия паразитов на хозяина*.

- Поступление в организм токсических веществ сопровождается *изменением состава форменных элементов крови*. В частности происходит увеличение количества эозинофилов, что связано с нарушением нормальной деятельности костного мозга. Это наблюдается при заражении многими ленточными червями. Анкилостома, аскарида и некоторые другие круглые черви выделяют гемолитически действующие вещества. В результате при заражении этими червями часто наблюдается значительное снижение числа эритроцитов.

- Общая интоксикация, вызванная паразитами, обуславливает различные *нервные явления*. Это наблюдается у людей, зараженных аскаридами, лентецом широким, карликовым цепнем и др.

- *Раздражение слизистых оболочек* при действии полостной жидкости паразита (например, аскариды).

- *Ядовитость секретов многих эктопаразитов* также несомненна. Кожные покровы специфически реагируют на поступление слюны различных эктопаразитов в организм хозяина. В одних случаях реакция ограничивается лишь появлением воспалительного пятна, в других – на месте укуса развиваются крупные папулы или некротические везикулы. Сильное воздействие на кожные покровы оказывает слюна клещей. На месте укола ротовыми органами клеща *Ornithodoros papillipes* на коже появляется сначала темно-красный узелок и затем развивается острый воспалительный процесс.

Среди насекомых ядовитыми свойствами обладает секрет бобовидных слюнных желез вшей. У постельного клопа слюнные железы содержат как ядовитое вещество, так и антикоагулин. Секрет слюнных желез блох действует в том же роде, как у вшей, но несколько слабее. Такие же ядовитые секреты обнаруживаются в слюнных железах комаров, москитов, мошек.

4. Открытие путей для проникновения внутрь организма хозяина патогенных микробов или вирусов. Как уже отмечалось ранее, многие наружные и кишечные паразиты производят своими ротовыми

или прикрепительными органами мелкие повреждения на теле хозяина. Эти повреждения могут являться воротами инфекции для заболеваний, не имеющих ничего общего с данными паразитами.

Так, некоторые случаи бациллярного аппендицита связывают с прикреплением к аппендиксу человека власоглава или остриц. Весьма вероятно, что такие простейшие, как дизентерийная амеба, балантидий, кокцидии, вызывающие сильные повреждения стенки кишечника, могут способствовать проникновению патогенных бактерий внутрь организма.

Кроме того, отмечается, что некоторые мигрирующие из кишечника по телу хозяина взрослые паразиты или их личинки могут транспортировать патогенных микробов, способных вызывать общее заболевание хозяина или воспалительные очаги во внутренних органах.

Однако ряд исследователей считает, что паразиты не так часто открывают «ворота инфекции», а только при каких-то определенных условиях взаимоотношения паразита и хозяина.

2. Реакция хозяина на паразита

Вполне естественно, что при тех разносторонних «агрессивных» воздействиях паразитов на хозяина, которые имеют место, организм хозяина не остается индифферентным к паразитам и дает на них ответные реакции. Эти реакции, имеющие определенную защитную функцию, можно разделить на: 1) клеточные и тканевые, и 2) гуморальные.

1. Клеточные и тканевые реакции. Они бывают в следующих формах.

- *Гипертрофия* одной или нескольких *клеток хозяина*. Эта реакция чаще всего проявляется при внедрении мелких протозойных паразитов. Причины паразитарной гипертрофии, вероятно, связаны с механическими и химическими воздействиями внутриклеточного паразита, в результате чего наступают функциональные изменения инвазированной клетки. Происходит активация клеточного метаболизма, что приводит к гигантизму зараженной клетки.

Примеры:

- а) кокцидии, паразитирующие в сперматогониях полихет, вызывают гипертрофию клетки, в которой развиваются, а также сильные изменения в соседних сперматогониях;

- б) грегарины, прикрепляясь эпимеритом к стенке кишки хозяина, приводят к слиянию в синцитий кишечных клеток, которые соприкасаются с эпимеритом.

- *Воспалительные процессы*, развивающиеся на месте внедрения паразита или в местах его локализации. Эта реакция со стороны

хозяина носит защитный характер и может иметь различное проявление. Очень часто вокруг паразита образуется соединительнотканная капсула, которая изолирует паразита от окружающих тканей.

Примеры:

а) у трихинеллы образующаяся капсула имеет сложную структуру, снабжается со стороны хозяина сетью капилляров и нервными окончаниями, в стенке ее отлагаются соли кальция;

б) личинки кожного овода, внедряясь в ткани, вызывают воспаление, приводящее к некрозу.

Образование вокруг паразита капсулы не мешает его жизни и даже росту. Впрочем, при длительном пребывании внутри капсулы паразиты, нередко, в конце концов, погибают, как это наблюдается у плероцеркоидов широкого лентеца в полости тела щуки. Капсулы образуются в каких угодно органах, ибо соединительная ткань имеется повсюду.

- Особый тип реакций тканей хозяина на паразита – образование *зооцецидиев*. Зооцецидий – это особые разрастания тканей хозяина вокруг активных стадий паразита. Они напоминают галлы, вызываемые насекомыми на растениях. На месте локализации паразита ткань хозяина образует вокруг последнего большое вздутие или разрастание, полое внутри; в полости помещается паразит.

Чаще всего зооцецидии вызываются некоторыми эктопаразитами. Оседая на поверхность тела хозяина, они заставляют эту поверхность податься вглубь, образовать глубокое впячивание, карман, сообщающийся с внешней средой более или менее узким отверстием. Это впячивание и есть зооцецидий.

Примерами паразитов, способных образовывать зооцецидии, служат:

- а) равноногие рачки – на карповых рыбах из р. Амур;
- б) веслоногий рачок – на морском еже;
- в) личинки мух-тахин – на теле насекомых;
- г) паразитические брюхоногие моллюски – на иглокожих.

О причинах образования зооцецидиев мы еще плохо осведомлены, но, судя по аналогии с растительными галлами, они являются результатом реакции тканей хозяина на химические и механические раздражения со стороны паразита.

- *Образование жемчуга* в результате воздействия некоторых паразитических червей на мантию пластинчатожаберных моллюсков. У целого ряда моллюсков мелкие личинки плоских червей, проникающие в промежуток между наружным слоем мантии и створками раковины, окружаются отложениями перламутра и замуровываются в блестящий перламутровый шарик.

Личинка, давшая толчок к образованию жемчужины, в конце концов, погибает и рассасывается, так что на месте нее остается едва

различимое центральное зерно. Жемчужины образуются вокруг метатеркарий трематод, а также вокруг личинок некоторых ленточных червей.

- *Неопластическая реакция тканей хозяина*, возникающая в результате воздействия паразита. Отмечено, что некоторые паразитические черви могут вызывать новообразования как в результате токсического, так и механического воздействия. При этом возникают опухоли, часто раковые. Так, при шистозомозах у человека нередко образуются карциноматозные разрастания в мочевом пузыре и прямой кишке на почве раздражения тканей огромным количеством яиц этих паразитов.

2. Гуморальные реакции со стороны хозяина – явление широко распространенное. Эти реакции вначале были выявлены по отношению к бактериям, позднее по отношению к паразитическим простейшим, а в настоящее время доказано, что такие же реакции вызываются и паразитическими червями. Эти реакции тесно связаны с явлением иммунитета и заключаются в образовании в крови хозяина особых, специфичных по отношению к различным паразитам защитных веществ – *антител*.

С формированием антител в организме хозяина связано развитие резистентности в отношении паразитов; при помощи этой защитной реакции хозяин либо полностью избавляется от паразита, либо препятствует его вредному влиянию.

3. Иммунитет

Различают две основные формы иммунитета: врожденный (или естественный) и приобретенный.

Врожденный иммунитет включает отношения между паразитом и хозяином, не связанные с предшествующим взаимодействием организма хозяина с данным видом паразита.

При врожденном иммунитете главную роль в защите организма хозяина играют факторы морфо-физиологические и биохимические:

- а) действие желудочных и кишечных энзимов, уничтожающих большую часть инородных организмов, проходящих через пищеварительный тракт;

- б) степень кислотности желудочного сока и соков в кишечнике, неблагоприятная для развития паразита;

- в) биохимическая непригодность тканей для существования паразитов;

- г) гормональное состояние организма, не способствующее развитию паразита;

- д) структура кожных покровов, препятствующая проникновению паразитов;

е) активность клеточных реакций, проявляющаяся в фагоцитозе. Врожденный иммунитет может быть абсолютным и относительным.

При наличии *абсолютной врожденной невосприимчивости* невозможность развития паразита в том или ином животном обусловлена полным несоответствием условий для его существования, и это явление не связано с выработкой антител. У одних животных их морфофизиологические и биохимические особенности могут оказаться вполне подходящими для осуществления жизнедеятельности паразита, и тогда происходит формирование системы «паразит–хозяин», у других эти особенности не обеспечивают существования паразита, и поэтому данное животное не становится хозяином соответствующего паразита.

Но не всякое отсутствие заражения хозяина данным паразитом свидетельствует о наличии у него врожденного иммунитета. Это может быть связано с определенными условиями, которые препятствуют встрече данного хозяина с паразитом. Например, трихинеллез распространен среди всеядных животных, грызунов и плотоядных. У травоядных трихинелла не встречается, что определяется способом питания этих животных. В эксперименте же травоядные легко заражаются трихинами. Поэтому наличие врожденной невосприимчивости может быть доказано только после попытки экспериментального заражения животного.

Абсолютная врожденная невосприимчивость свойственна обычно всем особям какого-либо вида животного, вследствие чего ее можно называть *видовой невосприимчивостью*.

Врожденная невосприимчивость может наблюдаться как в отношении всех стадий развития паразита, так и в отношении только какой-либо одной стадии.

Примеры:

а) собака абсолютно невосприимчива ко всем стадиям развития бычьего цепня;

б) человек невосприимчив к личиночной стадии бычьего цепня, но является хозяином взрослого червя;

в) крупный рогатый скот невосприимчив к половозрелой стадии эхинококка, но легко заражается личинкой.

Относительная врожденная невосприимчивость – это такие взаимоотношения паразита и хозяина, когда паразит хотя и преодолевает сопротивление хозяина, но развивается в нем только до известных пределов. Это может выражаться в том, что развитие паразита в той или иной степени задерживается, хотя некоторые особи все же могут достигать половозрелости. В других случаях паразит не достигает половой зрелости и продвигается в иммунном хозяине лишь начальные стадии развития. При этом не развившийся окончательно па-

разит либо удаляется из хозяина, либо инкапсулируется в его тканях. Пример: личинки человеческой аскариды в лабораторных животных, которые в природе являются относительно иммунными в отношении этого паразита, мигрируют через печень в легкие, но развития до половозрелого состояния не происходит, и часть личинок инкапсулируется главным образом в печени, другая же часть выводится наружу при миграции через легкие.

Имеются данные, указывающие на различную степень устойчивости к одному и тому же виду паразита у разных пород или даже разных особей одного вида животных.

В общем, индивидуальный иммунитет менее прочен, чем видовой. Под влиянием внешних условий (голодание, утомление, сопутствующая инфекция и т.п.), так или иначе ослабляющих общее состояние организма, наблюдается снижение индивидуальной резистентности и в некоторых случаях полное ее снятие. Это имеет место и при относительном видовом иммунитете.

Важным фактором, влияющим на врожденную невосприимчивость, является возраст хозяина. Как правило, молодые животные более восприимчивы к паразитам по сравнению со старыми и, кроме того, молодые болеют часто более сильно, чем взрослые хозяева. Это объясняется тем, что по мере роста и развития организма у животного повышается естественная невосприимчивость к паразитам и их токсинам, не связанная с перенесенной ранее инвазией, но зависящая от возрастных изменений общего физиологического состояния организма. Эта повышенная резистентность взрослых животных называется *возрастным иммунитетом*. У молодых животных защитные механизмы либо отсутствуют, либо действие их ослаблено. Пример: кокцидии родов *Eimeria* и *Isospora* активно развиваются в цыплятах до 3-х месячного возраста и у 3-4-х месячных крольчат; взрослые куры и кролики если и заражаются кокцидиями, то размножение последних у них происходит в ограниченной степени, и никакого заболевания при этом не вызывает.

Приобретенный иммунитет развивается как результат реакции организма хозяина на внедрение соответствующего паразита.

В приобретенном иммунитете главную роль в защите играют специальные иммунологические факторы (развитие специфических антител, фагоцитоз).

Приобретенный иммунитет может быть активным и пассивным. *Активный иммунитет* может быть приобретен или в результате естественной инвазии, или в результате вакцинации, то есть искусственного введения антигена. *Пассивный иммунитет* вырабатывается у животного после введения ему сыворотки крови от иммунного животного, содержащего в своей крови антитела. Существенная черта иммунитета – его специфичность.

Приобретенный иммунитет в отношении простейших обнаружен:
а) у человека – к *Leishmania tropica* (кожный лейшманиоз) и трипаноме – возбудителю «сонной болезни»;

б) крупный рогатый скот, перенесший заболевание наганой (*Trypanosoma brucei*) не подвергается повторному заражению;

в) пироплазмоз и тейлериоз крупного рогатого скота вызывают сравнительно стойкий приобретенный иммунитет.

Иммунитет, приобретенный в результате инвазии гельминтами, в большинстве случаев оказывается не абсолютным, а относительным. Так, имеются данные, что у человека развивается приобретенный иммунитет к широкому лентецу.

Пассивная иммунизация вызывает более слабое проявление иммунитета, чем активная, и ее действие обычно сравнительно кратковременно.

Не вдаваясь в детали механизмов, при помощи которых проявляется приобретенный иммунитет, отметим лишь, что специфический ответ животного на действие антигена выражается в *выработке антител и повышенной активности фагоцитирующих клеток*. Существенное значение в выработке и осуществлении иммунитета принадлежит *ретикуло-эндотелиальной системе тканей*, которая является поставщиком антигенов. Поэтому всякая стимуляция этих тканей ведет к сильной ответной реакции, и, наоборот, когда функция ретикуло-эндотелиальной системы нарушается, иммунитет ослабевает.

Врожденный и приобретенный иммунитет не является стабильным у животного и может усиливаться или ослабляться под влиянием факторов, влияющих на организм хозяина.

Полноценный пищевой режим с достаточным количеством витаминов, белков, солей и т.п. значительно *повышает* врожденный и приобретенный иммунитет животных к паразитам. С другой стороны, недостаток витаминов (особенно А, группы В), некоторых минеральных солей (соединения кальция, железа), алкоголь, сопутствующие заболевания *снижают* резистентность организма и создают условия, содействующие «пробиванию» однажды уже приобретенного иммунитета.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные типы воздействия паразита на организм хозяина.
2. В чем выражается механическое воздействие паразита на своего хозяина?
3. Чем объясняется анемия при заболевании дифиллоботриозом?
4. Как осуществляется токсическое воздействие паразита на хозяина?

5. Что такое «паразитарная кастрация» хозяина?
6. Охарактеризуйте формы клеточных и тканевых реакций организма хозяина на паразита.
7. Что такое зооцецидии?
8. Можно ли считать образование жемчуга специфической реакцией моллюска-хозяина на воздействие паразита?
9. В чем заключается механизм гуморальных реакций организма хозяина на воздействие паразита?
10. Что такое врожденный иммунитет? Типы врожденного иммунитета.
11. Какие факторы играют главную роль в защите организма хозяина при врожденном иммунитете?
12. Что такое возрастной иммунитет?
13. Что такое приобретенный иммунитет? Типы приобретенного иммунитета.
14. Факторы, влияющие на иммунитет хозяина к паразитам.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПАЗАЗИТОВ К ХОЗЯЕВАМ И ПРОБЛЕМА ВИДА У ПАЗАЗИТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

1. Специфичность отношений паразитов к хозяевам.
2. Вид у паразитов.
3. Особенности эволюции паразитических видов.

1. Специфичность отношений паразитов к хозяевам

Одной из характерных особенностей паразитизма является известная специфичность, то есть постоянство сочетания системы «паразит-хозяин» или известная приуроченность определенных видов паразитов к определенным же видам хозяев.

Однако такое определение специфичности не может считаться полным и в достаточной степени точным. Как отмечалось ранее, хозяин представляет собой для паразита среду обитания. Свободноживущие организмы всегда приспособлены к определенным условиям окружающей среды и для всякого организма есть какие-то оптимальные условия существования, при которых он лучше всего живет и размножается. Так же и паразиты адаптированы только к определенной среде, то есть к какому-то одному определенному виду хозяина или к группе видов. Однако адаптация паразитов носит своеобразный характер в связи с тем, что среда, к которой они приспособлены, является живым организмом, реагирующим, в свою очередь, на паразита путем выработки различных приспособлений защитного порядка. Поэтому приспособленность паразита и возможность его существования

в хозяине определяются не только морфо-физиологическими особенностями самого паразита, но и его способностью преодолевать защитные механизмы хозяина, противопоставляемые паразиту и выраженные в специфических морфо-физиологических и биохимических свойствах организма хозяина.

В тех случаях, когда паразит находит у хозяина подходящие условия для своего существования, тогда возможно формирование системы «паразит-хозяин». Следовательно, *специфичность можно понимать как приспособленность паразитов к определенному виду или группе видов хозяев (среда обитания), которая проявляется в виде приуроченности паразита к хозяину*. Паразит специфичен к хозяину, так же как и хозяин специфичен по отношению к паразиту.

Для каждого организма имеются оптимальные условия существования, при которых он лучше всего живет и размножается. Всякий организм способен существовать и при некоторых отклонениях от этого оптимума. Для различных животных максимум такого отклонения весьма различен; можно говорить о формах с узкой и широкой нормой реакции по отношению к различным факторам внешней среды. Виды, выносящие большие колебания внешней среды, называются *эврибионтными*, тогда как требующие определенных и узкоограниченных условий носят название *стенобионтных*. То же относится и к паразитам, одни из них обитают только в одном хозяине и не могут существовать в других, а иные приспособлены к жизни в нескольких или многих видах хозяев. Первых можно считать *стенадаптивными* (*моноксенными*) паразитами, вторых – *эвриадаптивными* (*олигоксенными и поликсенными*).

Поэтому в наиболее общей форме *специфичность может быть определена как норма реакции на среду*, принимая во внимание, однако, что в формировании взаимоотношений между паразитами и хозяином активную роль играет также и организм хозяина.

Адаптация паразита к организму хозяина, так же как и хозяина к паразиту складывается не сразу, а в течение длительного срока, и поэтому специфичность отражает определенный этап эволюции паразито-хозяинных отношений.

Рассмотрим теперь различные степени специфичности паразитов к их хозяевам. *Узкая специфичность (моноксения)*, или приуроченность к одному виду хозяина, наблюдается, например, у кокцидий рода *Eimeria*, каждый вид которого специфичен в отношении определенного вида хозяина. Кокцидии кролика не могут существовать в зайце и наоборот. То же отмечается и для кокцидий кур, коз, овец и некоторых других животных, специфичность которых проверена экспериментально. Большинство известных моногенетических сосальщиков встречается только на одном виде хозяина. Многие трематоды па-

развитируют также у одного вида хозяина. У цестод моноксения характерна для свиного цепня и многих других видов. Нитчатка Банкрофта (нематода) обнаружена только у человека. Строгая специфичность свойственна многим перьевым клещам и пухоедам.

Гораздо чаще наблюдаются случаи более *широкой специфичности*, когда паразиты способны существовать более чем **в** одном или **на** одном виде хозяев (*олигоксены* или *поликсены*). Одни паразиты специфичны для видов одного и того же рода хозяев. Другие могут развиваться у различных родов одного и того же семейства или у разных представителей одного отряда. Есть еще более широкоспецифичные паразиты, которые встречаются не только в пределах разных отрядов одного класса, но и в разных классах. Так, дизентерийная амеба паразитирует в кишечнике человека, но может развиваться у кошек, собак, кроликов, крыс и хомячков. Балантидий известен у свиней, крыс и человека, печеночный сосальщик, сибирская двуустка, лентец широкий, трихинелла спиральная и ряд других червей паразитируют у разных млекопитающих. Трихинелла, как показывают эксперименты, может развиваться также в представителях классов амфибий и птиц.

Почти во всех случаях, когда паразит обнаруживается у нескольких хозяев, замечено, что в одном из них он встречается более часто, вырастает до больших размеров, быстрее достигает половой зрелости, продуцирует больше яиц и вообще оказывается оптимально приспособленным к условиям существования, и его развитие не испытывает задерживающего влияния со стороны хозяина. Таких хозяев можно назвать *главными* или *основными* (облигатными по определению К.И. Скрябина и Р.С. Шульца), или *нормальными* (американские авторы). В других хозяевах паразит если даже и встречается, то менее часто и в меньшем количестве, отстаёт в росте и испытывает со стороны хозяина значительное сопротивление. Другими словами, паразит слабо приспособлен к такому хозяину, вследствие невозможности преодолеть его относительную невосприимчивость. Эти хозяева могут быть названы *второстепенными* (вспомогательными), или *ненормальными* (по терминологии американских паразитологов). Наконец, еще в некоторых хозяевах паразит встречается совсем редко и, как правило, с трудом в них развивается. Их следует считать *случайными*, или *не специфическими хозяевами* (факультативными по определению К.И. Скрябина и Р.С. Шульца).

Второстепенные хозяева нередко бывают филогенетически близкими к главному, но могут быть сходными с ним только экологически и не иметь близкородственных отношений.

Например, лентец широкий встречается у многих рыбоядных хозяев, но в человеке достигает наибольших размеров, развивается быстрее всего, и 95% отложенных червем яиц заканчивают развитие.

Это главный хозяин. В то же время в кошке, собаке, свинье паразит имеет меньшие размеры, медленнее развивается, живет немного времени, и его яйца в малом проценте дают корацидии. Это, несомненно, второстепенные хозяева. Их роль в распространении паразита меньше, чем человека. Сходное отношение наблюдается у кошачьего сосальщика из человека, кошки, собаки.

Возможность существования паразита в разных хозяевах имеет важное практическое значение. При борьбе с патогенными паразитами необходимо, поэтому, проводить уничтожение их не только в главном хозяине, но и во второстепенном; в противном случае сохранившиеся во второстепенных хозяевах паразиты могут привести к возобновлению инвазии у главного хозяина.

Взаимоотношения паразита с главным хозяином нередко рассматриваются как наиболее прочно установившиеся в процессе эволюции, тогда как отношения со второстепенными хозяевами считаются еще не устоявшимися и в эволюционном смысле возникшими, вероятно, сравнительно недавно.

Специфичность паразита к определенному хозяину может быть неодинаково выражена в различных географических зонах их ареала. Так, например, промежуточным хозяином для печеночной двуустки в Европе служит почти исключительно малый прудовик (*Limnaea truncatula*). В других европейских брюхоногих моллюсках, например, в обыкновенном прудовике, мирацидий двуустки проделывает только начало развития. Но занесенная на другие материки, где нет малого прудовика, печеночная двуустка приспосабливается к паразитированию в других видах *Limnaea*: в Северной Америке – в *L. humilis*, в Южной Америке – в *L. viator*, в Австралии – в *Bulinus tenustriatus* и т.д. Таким образом, в разных странах двуустка может приспосабливаться к разным промежуточным хозяевам. То же наблюдается у лентеца широкого.

Как уже отмечалось, взаимная приспособленность паразита и хозяина, выражающаяся в строгой специфичности, вырабатывалась, как правило, в течение длительного времени при тесной связи филогенеза хозяина и паразита. Одним из факторов, необходимых для выработки специфичности, является *возможность контактирования паразита и хозяина*.

Очень большое значение при выборе и отыскании хозяина имеют *тропизмы* паразитов. Так, например, мирацидии сосальщиков во время своей свободной жизни подчиняются положительному фототаксису и хемотаксису по отношению к определенным видам моллюсков. При активном проникновении личинок нематод известную роль играет термотаксис личинок, которые стремятся ко всякому теплему предмету, находящемуся с ними по соседству.

Возможность смены хозяина может *зависеть от широты нормы реакции паразита* на хозяина. Если при столкновении с новым хозяином у паразита будут достаточно лабильны его морфо-физиологические механизмы, преодолевающие сопротивление хозяина, то станет реальным переход паразита в новые условия существования.

Наконец, возможность перехода на нового хозяина зависит от *степени его врожденной невосприимчивости* и факторов, ослабляющих ее (см. предыдущую тему). В эксперименте, например, при кормлении пищей с дефицитом витаминов частично снимается врожденная невосприимчивость. Свиньи на диете без витамина А заражаются человеческой аскаридой и т.п. Так же и в природе, при попадании организма в измененные условия (акклиматизация, одомашнивание, искусственное разведение и т.п.) наблюдается часто заражение его неспецифическими паразитами.

Вообще, *возможность перехода на новых хозяев связана отчасти с древностью отношений между паразитом и хозяином*. Чем эти отношения древнее, тем труднее смена условий обитания паразита.

Таким образом, специфичность паразито-хозяйных отношений не является стабильной и может изменяться в разных направлениях в процессе эволюции под влиянием различных факторов внешней среды. С явлением специфичности, несомненно, тесно связан и вопрос о видообразовании у паразитов.

2. Вид у паразитов

Несмотря на то, что вид представляет собой, казалось бы, основное и строго определенное понятие в биологии, подход к этому понятию в разных отраслях биологии может быть не вполне одинаковым. Естественно поэтому возникает вопрос о том, как обстоит дело с понятием о виде в паразитологии.

Понятие о виде и о его подразделениях особенно детально разрабатывалось на насекомых в зоологии и на цветковых растениях в ботанике. В результате и в зоологии, и в ботанике установилось представление о виде как о некотором сложном комплексе, который состоит из ряда более дробных категорий: вид, раса (или подвида), племя, морфа, абберация.

В большинстве случаев паразитолог оперирует с видом как с конечной систематической единицей. Более низкие категории устанавливаются исключительно редко. Между тем более глубокий анализ структуры вида показывает, что *у паразитических организмов можно найти в некоторых отношениях сходные со свободноживущими формами внутривидовые категории*.

Когда вид паразита обладает широкой специфичностью и живет в нескольких различных хозяевах, принадлежащих иногда к разным

семействам или отрядам, то в разных его популяциях могут возникнуть отдельные расы, или штаммы, более приспособленные к паразитированию в одном или немногих из этих хозяев. Эти различия в одних случаях носят морфологический характер, в других – чисто физиологический или биологический и представляют собой типичные внутривидовые подразделения. Так, например, отчетливо выраженная внутривидовая изменчивость имеет место у некоторых сосальщиков: обнаружены вариации размеров, формы тела и положения семенников у ланцетовидных двуусток, полученных из разных хозяев и из разных географических пунктов.

Существуют, кроме того, внутривидовые группировки, морфологически тождественные, но отличающиеся биологическими, экологическими или физиологическими особенностями. Они представляют собой биологические расы, связанные с паразитированием в различных хозяевах с разным географическим распространением и в некоторых случаях также с различным отношением к промежуточным хозяевам. Некоторые паразитологи предлагают именовать эти внутривидовые группировки термином «дем» (от греческого слова *demos* – население). В зависимости от характера различий к слову «дем» делается соответствующая приставка: *экодем* – различия в условиях обитания, *нозодем* – для клинических вариантов, *серодем* – для штаммов, отличающихся иммунологическими свойствами, *ксенодем* – различия по специфичности для различных хозяев, *клинодем* – географические разности.

Весьма вероятно, что в процессе эволюции такие демы могли стабилизироваться путем отбора в новом хозяине и превратиться в наследственно закрепленные подвиды и виды, потерявшие способность к существованию в исходном хозяине. Такие виды, сформированные на основе физиологических и экологических отличий, представляют собой *биологические виды*, приспособленные к разным хозяевам и не отличающиеся морфологически друг от друга. Таковыми являются, например, *Entamoeba histolytica* (обитает у человека), *E. ranarum* (у лягушки), *E. invadens* (у рептилий) и *E. moshkowskii* (свободноживущая форма).

Внутривидовые разности, определяемые как демы, могут возникать и в пределах одного хозяина. Так, например, *Leishmania donovani*, вызывающая висцеральный лейшманиоз, представлена индийским, средиземноморским и суданским типами, различающимися по клиническим, иммунологическим и эпидемиологическим признакам, хотя во всех случаях паразиты морфологически сходны. Кожный лейшманиоз, вызываемый *L. tropica*, в Старом Свете представлен двумя, различающимися по эпидемиологии, нозодемами – сельским, остронекротизирующим и городским, поздноизъязвляющимся, – не дающими перекрестного иммунитета.

Наряду с биологическими расами в пределах одного хозяина у паразитов может наблюдаться *внутривидовая дифференцировка морфологического характера*. Так, например, описаны 5 рас дизентерийной амебы, различающихся по размерам цист. Городской клинической форме кожного лейшманиоза соответствует возбудитель *L. tropica* f. *minor*, а сельской форме – *L. tropica* f. *major*. Обе эти формы лейшманий отличаются друг от друга размерами.

В некоторых случаях внутри вида могут *образовываться географические и экологические расы*, в пределах которых встречаются различные формы. Имеются, наконец, и некоторые намеки на наличие у паразитов известных *топографических вариаций*. При этом паразиты, взятые из разных мест локализации у одного и того же хозяина, отличаются небольшими, но определенными различиями в размерах тела и некоторых морфологических и физиологических показателях.

Таким образом, мы приходим к выводу, что вопрос о внутривидовых группировках паразитов, в особенности у эндопаразитов, нуждается в дальнейшей разработке.

3. Особенности эволюции паразитических видов

При эволюции свободноживущих организмов, ведущую роль играют изменения окружающей среды. Эти изменения могут происходить на тех же самых местах, где данный вид сформировался, или же организм наталкивается на них, расширяя площадь своего распространения. У паразитических форм этот вопрос осложняется тем, что, помимо окружающей природы с различными ее изменениями, которая для паразитов играет ограниченную роль (среда второго порядка), средой обитания паразитов в первую очередь является организм хозяина (среда первого порядка).

Отсюда вытекает одно существенное различие в эволюции свободноживущих и паразитических животных. Свободноживущие виды эволюционируют в основном самостоятельно, завися от других видов лишь постольку, поскольку те являются одним из многих биотических факторов окружающей их среды. Паразитические виды в своей эволюции обнаруживают зависимость от эволюции вида их хозяина, вследствие чего их развитие в некотором отношении носит определенно направленный характер, а именно: *эволюция паразитов, особенно специфичных и специализированных, протекает сопряженно с хозяином во времени и пространстве*. Дивергенция паразитов обычно следует за дивергенцией вида хозяина. Следовательно, родственные хозяева населены и родственными паразитами, а схема филогенетических отношений между специализированными паразитами, как правило, соответствуют схеме филогенетических отношений между их хозяевами, то есть наблюдается *филогенетический параллелизм*.

Более подробно вопрос о соотношении эволюции паразитов и их хозяев рассматривается в ряде работ советских и зарубежных ученых (И.А. Рубцов, В. Эйхлер, Л. Шидат, Г. Штаммер), благодаря которым приняты три основных «паразитофилетических правила»:

1. Хозяева и паразиты развиваются параллельно, и поэтому филогенетические взаимоотношения паразитов отражают таковые хозяев.

2. В более примитивных в филогенетическом отношении хозяевах встречаются более примитивные паразиты, в более высокоорганизованных хозяевах – более высокоорганизованные паразиты.

3. Группы хозяев, богато расчлененные в систематическом отношении, обладают бóльшим богатством видов паразитов, чем группы хозяев, менее расчлененные.

Следует отметить, что чаще всего *эволюция* систематических единиц *паразитов* *несколько отстает* от таковой их хозяев. Если хозяин успел дивергировать на два самостоятельных вида, то его специфичные паразиты остаются иногда еще на положении одного прежнего вида или дифференцируются на два подвида. Если из первоначального вида хозяина создались уже два самостоятельных рода, то этому отвечает разделение первоначального вида паразита на два вида и т.д.

Вообще следует отметить, что филогенетический параллелизм выражен и доказуем далеко не всегда, так как часто экологические факторы могут затушевывать параллелизм изменений паразитов и хозяев на протяжении их длительной эволюции, а в некоторых случаях и значительно исказить его.

Филогенетическая близость паразитов у родственных хозяев дает возможность, в ряде случаев, использовать *паразитологический критерий* для установления систематической близости хозяев.

Наряду с фактами, свидетельствующими о филогенетическом параллелизме эволюции паразита и хозяина, встречается немало примеров, которые не могут быть объяснены этой закономерностью. Мы уже отмечали, что условия обитания хозяина, специфика его питания и другие экологические факторы, а также географическая изоляция накладывают значительный отпечаток на состав паразитофауны в целом и встречаемость отдельных видов, ее составляющих. Организмы, относящиеся к разным отрядам, но живущие в одном биотопе, питающиеся сходной пищей, имеют нередко больше общих паразитов, чем филогенетически близкие хозяева, но обитающие в разных условиях. Примером могут служить человек и человекообразные обезьяны, имеющие меньше сходных видов паразитов, чем человек и некоторые животные, имеющие с ним сходство в питании и часто контактирующие с ним. Например, у человека с крысами общими паразитами являются: карликовый цепень, трихинелла, балантидий, дизентерийная амеба; со свиньями – балантидий, трихинелла и др.; с рыба-мид-

ными млекопитающими – сибирская двуустка; с травоядными млекопитающими – печеночный сосальщик, трихостронгилиды и т.д.

Резюмируя все сказанное об эволюции видов паразитов, можно прийти к следующему выводу. Теоретически рассуждая, эволюция паразитов, а особенно паразитов более или менее специфичных по отношению к каким-нибудь определенным хозяевам, должна идти, в общем, параллельно эволюции хозяев, часто с некоторым запозданием в дивергенции систематических единиц со стороны паразитов. Однако эти общие закономерности часто нарушаются различными экологическими факторами, в особенности у паразитов, обладающих широкой специфичностью и сложными циклами развития.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое специфичность паразитов к хозяевам?
2. Охарактеризуйте степени специфичности паразитов к их хозяевам.
3. Каких хозяев паразитов называют главными или основными, а каких – второстепенными?
4. Каких хозяев следует считать случайными для паразитов?
5. Какие факторы необходимы для выработки специфичности у паразитов?
6. От чего зависит возможность смены паразитом хозяина?
7. Понятие «вида» у паразитов.
8. Что такое филогенетический параллелизм в эволюции паразитов и их хозяев?
9. В чем смысл использования паразитологического критерия для установления систематической близости хозяев?

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Догель В.А. Общая паразитология. – Л.: изд-во ЛГУ, 1962, 1964.
2. Павловский Е.Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. – М.: изд-во АН СССР, 1961.
3. Павловский Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней. – М.-Л.: Наука, 1964.
4. Первомайский Г.С. и др. Паразитология человека. – Л.: Медицина, 1974.
5. Генецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. – Т. 1, 2. – М.: Высшая школа, 1978.
6. Бекиш О.-Я., Бекиш В.Я. Основы медицинской паразитологии. – Мн.: Университетское, 2001.
7. Ярыгин В.Н., Васильева В.И., Волков И.Н. и др. Биология. Кн. 2. – 2-ое изд. – М., 1999.

Дополнительная

1. Кеннеди К. Экологическая паразитология. – М., 1978.
2. Чеботарев Р.С., Ратнер Ю.Б. Краткий паразитологический словарь. – Мн., 1962.
3. Агринский Н.И. Насекомые и клещи, вредящие сельскохозяйственным животным. – М., 1962.
4. Жизнь животных / Под ред. Л.А. Зенкевича. – Т. 1-3. – М., 1969.
5. Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. – М., 1985.
6. Догель В.А. Общая протистология. – М., 1951.
7. Даниэл М. Тайные тропы носителей смерти. – М., 1990.
8. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: Учебник для студентов вузов. – М., 1999.
9. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1981.
10. Натали В.Р. Зоология беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1975.
11. Тарасов В.В. Экология кровососущих насекомых и клещей. – М.: изд-во МГУ, 1988.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Примерный план лекций	4
Примерный план лабораторных занятий	4
Паразитизм, его распространение и происхождение	5
Адаптации в строении и жизненных циклах паразитов	29
Размножение и распространение паразитов	36
Паразитофауна и среда	43
Учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний	54
Влияние на паразитофауну животных хозяйственной деятельности человека	61
Взаимоотношения между паразитом и хозяином	64
Специфичность паразитов к хозяевам и проблема вида у паразитических животных	74
Литература	83