

Шарпило В. П., Саламатін Р. В. Паратенічний паразитизм: становлення і розвиток концепції. Історичний огляд, бібліографія. (рос. мовою).

На явище паратенічного паразитизму паразитологи фактично натрапляли вже віддавна, проте зрозуміти його екологічну сутність, диференціювати паратенічних хазяїв від проміжних та оцінити їхнє місце в життєвих циклах паразитів та роль в трансмісії інвазійних стадій паразитичних організмів загальними рисами вдалося лише у першій половині ХХ ст. До того ж тривалий час паратенічний паразитизм пов'язували лише з гельмінтами — трематодами, цестодами, акантоцефалами та нематодами. Сьогодні, однак, вже очевидно, що це явище є характерним також для нематоморф (волосів), паразитичних членистоногих (пентастомід), апікомплекс (кокцидій) і, вірогідно, деяких інших груп паразитів.

Основоположниками концепції паратенічного паразитизму є Ш. Жуайе і Ж. Бер (*Joeux, Baer, 1934*), які спиралися на дослідження Л. Сера (*Seurat, 1910, 1920 та ін.*), хто вперше вловив основну суть цього явища, та на свої власні спостереження та експерименти. Невдовзі, вочевидь незалежно, до концепції паратенічного (резервуарного) паразитизму прийшли К. І. Скрябін і Р. С. Шульц (*Скрябин, Шульц, 1937, 1940*). В подальшому до досліджень паратенічного паразитизму внесли свою пайку чимало дослідників різних паразитологічних шкіл та країн. Серед них назвемо імена паразитологів, чий вклад у вивчення теоретичних аспектів паратенічного паразитизму є найбільш значим: Г. Вітенберг (*Witenberg, 1928—1932*), К. Рижиков (*Рыжиков, 1941—1954 та ін.*), Р. Шульц, Е. Давтян (*Шульц, Давтян, 1955*), В. Савінов (*Савинов, 1955—1975*), В. Судариков (*Судариков, 1959—1971 та ін.*), В. Івашкін (*Ивашкин, 1961—1976 та ін.*), Р. Андерсон (*Anderson R. C., 1962—2000 та ін.*), Б. Чаплинський (*Czapliński, 1963*), Ю. Березанцев (*Березанцев, 1963—1982 та ін.*), А. Мозговий (*Мозговой, 1963—1975 та ін.*), Б. Ришави, В. Баруш (*Рышави, Баруш, 1965 та ін.*), К. Оденінг (*Odening, 1965—1978 та ін.*), Д. Божков (*Божков, 1969—1972 та ін.*), В. Контримавічус (*Контримавичус, 1969—1978*), Ф. Моравец (*Moravec, 1970—1994 та ін.*), І. Василев (*Василев, 1976*).

Сутність паратенічного паразитизму, з сучасного погляду, полягає в здатності інвазійних стадій ряду груп паразитичних організмів при потраплянні до організму тварини, в якому вони не знаходять умов для свого подальшого розвитку до зрілості, осідати й персистувати в його органах і тканинах. Це, як правило, чужі (невластиві) для даного паразита хазяї. Такі хазяї інвазійних стадій паразитів — паратенічні хазяї — зазвичай виконують роль альтернативного джерела зараження дефінітивних хазяїв поряд із проміжними хазяями. У деяких випадках, однак, паратенічні хазяї можуть з екологічних причин ставати важливим, основним або навіть практично єдиним джерелом зараження. А от роль проміжних хазяїв відступає при цьому на другий план або навіть сходить нанівець. Разом з тим існують і паратенічні хазяї, трансмісійна роль яких обмежена або навіть також зведена нанівець з чисто екологічних причин.

Починаючи з 60-х років минулого століття ставало все більш очевидним, що трансмісивний потенціал паратенічних хазяїв може значно зростати

у зв'язку з тим, що паразитуючі у них личинки ланцюгами живлення можуть переходити (пасажувати) від одного паратенічного хазяїна (жертви) до іншого — хижака (консумента). Така передача може повторюватися одно- та багаторазово (явище паратенезу) (Beaver, 1969). Личинки, що осіли в інших (нових) паратенічних хазяях інвазійності не втрачають і можуть персистувати в них протягом тривалого часу. Слід також відзначити, що личинки деяких видів гельмінтів, в основному трематод і нематод, що персистують в паратенічних хазяях — ссавцях, здатні трансплацентарно (у вагітних самиць) або, частіше, трансмамарно (галактогенно) у лактуючих самиць, передаватися потомству (Stoye, 1970, 1976 a, b; Шарпило, Ткач, 1989 та ін.). Тут осіли личинки можуть успішно персистувати і також зберігають інвазійність.

Трансмамарне зараження потомства, як виявилось, є властивим не тільки чисто паратенічним хазяям, але й амфіксенічним, зокрема амфіпаратенічним. Такі хазяї слугують одночасно і дефінітивними, і паратенічними хазяями. Опинившись у них внаслідок перорального зараження, личинки або осідають в кишечнику, де розвиваються далі, або мігрують у різні органи й тканини, як і в паратенічному хазяїні. У вагітних та лактуючих самиць ссавців — амфіпаратенічних хазяїв — персистуючі личинки можуть реактивуватися, здійснювати міграцію до молочних залоз, звідки їм відкривається прямий шлях в організм молодих тварин (Olsen, Lyons, 1965; Stoye, 1973; Miller G., 1981; Prociw, 1983; Shoop, Corcum, 1983 a, б та ін.). Однак реактивуватися личинки можуть не тільки у зв'язку з настанням вагітності або лактації в амфіпаратенічного хазяїна. Після зниження чисельності в його кишечнику дорослих паразитів личинки можуть мігрувати сюди і розвиватися до зрілості як в дефінітивному хазяїні.

Трансмамарне зараження потомства паратенічними та амфіпаратенічними хазяями, як і явище паратенезу, в решті решт призводить до зростання числа альтернативних джерел зараження дефінітивних хазяїв. В результаті формується своєрідна, дублююча трансмісивна система, яка підвищує надійність та стійкість паразитарної системи в цілому.

Ефективність дублюючих систем цілком очевидна. Так, інтродукована на о. Ньюфаундленд мідія *Sorex cinereus*, увійшовши як паратенічний хазяїн до життєвого циклу нематоли *Skrjabingylus nasicola* (родина *Skrjabingylidae*), змінила напрямок основного потоку личинок і стала головним джерелом зараження дефінітивних хазяїв — куницевих цим паразитом. Як наслідок їхня зараженість зросла до 100% (див.: *Jenning et al.*, 1982). Дублююча система нематоли *Dioctophyme renale* (родина *Dioctophymatidae*) забезпечила перебігом еволюції перехід цього паразита до нових дефінітивних хазяїв — сучасних м'ясоїдних, собак. Основним джерелом їх зараження стали не проміжні хазяї — водяні олігохети, а риби — паратенічні хазяї (Шарпило, 1979).

Серед величезного числа паратенічних хазяїв, представлених безхребетними та хребетними, можуть траплятися тварини, з якими потенційні дефінітивні хазяї трофічних зв'язків не мають. Персистуючим у таких паратенічних хазяях личинковим стадіям шлях до дефінітивних, а часто й до інших потенційних хазяїв виявляється перекритим. Паратенічні хазяї в таких

випадках стають своєрідними екологічними пастками, або хазяями-пастками (Шарпило и др., 1996). Незважаючи на те, що хазяї-пастки є в будь-якому водному і наземному угруповуванні, вони не можуть будь-що знизити в цілому трансмісивну роль більшості паратенічних хазяїв.

Коло потенційних паратенічних хазяїв дуже широке — від кишковопорожнинних до ссавців, включно з людиною, яку, до речі, також можна розглядати як хазяїна-пастку. В людині паразитують личинки різних груп гельмінтів, викликаючи в неї такі серйозні захворювання як, наприклад, токсокароз, гнатостомоз, ангіостронгілоз, парагоніоз, аляріоз, спірометроз та інші лярвальні гельмінтози. З числа негельмінтозних захворювань людини — паратенічного хазяїна, слід особливо відзначити токсоплазмоз. На відміну від гельмінтозів це захворювання має повсюдне поширення й належить до числа найважливіших епідеміологічних проблем. Особливо у зв'язку з тим, що токсоплазмоз — одна з основних опортуністичних хвороб при СНІДі та інших захворюваннях, супроводжуваних станом імунодефіциту.

В паратенічних хазяях інвазійні личинки гельмінтів здатні персистувати тривалий час. У різних видах тварин — паратенічних хазяїв тривалість персистування личинок може бути різною. Це знайшло відображення в поділенні паратенічних хазяїв на оптимальних та песимальних (Савинов, 1970, 1973) або «suitable» та «less suitable» (Szekely et al., 1996). В хазяїв з великою тривалістю життя процес персистування розтягається навіть на роки (Шарпило, 2004). Це зумовлено тим, що в паратенічних хазяях — хребетних личинки здатні пригнічувати реакцію лейкоцитів і тим самим уникати впливу захисних сил хазяїна. Не менш важливе значення в цьому відношенні мають капсули, утворювані хазяєм навколо паразитів (не без індукуючого впливу личинки), а також цисти, що їх формують самі паразити (Березанцев, 1968, 1978 та ін.).

Капсули, як відомо, є фізіологічно активними. Вони не лише захищають личинку від антитіл хазяїна, але й забезпечують транспорт поживних речовин до паразита (Березанцев, 1963 та ін.). Тривале існування личинок в паратенічному хазяїні зумовлює їх накопичення й часто призводить до високої зараженості хазяїв, інтенсивність інвазії в таких випадках може сягати десятків, сотень і навіть тисяч личинок. Іноді це пов'язано із здатністю личинок окремих видів паразитів до нестатевого розмноження в паратенічних хазяях (Speacht, Voge, 1965; Mueller, 1972; Novak, 1975).

Відомі, однак, личинки, що зазвичай не мають ні капсул, ні цист. До числа таких належать, наприклад, плероцеркоїди *Spirometra* spp. та личинки *L₃ Gnathostoma* spp. Ці личинки можуть вільно мігрувати в підшкірній клітковині хазяїна, в тому числі й у людини.

Здатність інвазійних личинок до тривалого персистування в паратенічних хазяях відкрило можливість використання цих хазяїв для накопичення личинок на дослідницьку мету шляхом їх експериментального зараження. Створення таких лабораторних культур не раз використовувалося й нами (Шарпило, 1971).

Личинки деяких видів гельмінтів, опинившись в паратенічних хазяях, не ростуть і не розвиваються, залишаючись морфологічно незмінними. Нині,

однак, вже очевидно, що персистуючі в паратенічних хазяях личинки багатьох видів гельмінтів не лише ростуть, але навіть просуваються в розвиткові, який за норми відбувається в дефінітивному хазяїні. В таких випадках говорять про випереджувальний ріст та/або розвиток (*precocity growth and/or development* — Anderson, 1988). Встановлено, зокрема, випереджувальний розвиток в паратенічних хазяях — рибах личинок нематод *Eustrongylides* spp. (див.: Anderson, 1992), *Cystidicoloides ephemeridarum* (див.: Moravec, 1994) та личинок багатьох інших видів нематод. Понадто, в деяких спірурид та аскаридид можливий навіть крайній вираз випереджувального розвитку (*extreme precocity*), в результаті чого в паратенічних хазяях, як і в деяких проміжних, паразит досягає зрілості (Chabaud, 1971). Випереджувальний, в тому й вкрай виражений випереджувальний розвиток в паратенічних хазяях відомий також і у трематод. Так, зрілих, що містили яйця, трематод *Derogenes varicus* і *Hemiurus* sp. (надродина *Hemiuroidea*) не раз знаходили в сагіт (*Sagitta* spp.) — паратенічних хазяїв цих видів (Myers, 1956; Кулачкова, 1972 а, б).

В історичному плані паратенічних хазяїв, як ми гадаємо, слід розглядати як незбутих проміжних чи кінцевих хазяїв гетероксенних паразитичних організмів. Наявні дані дають підстави вважати, що перебігом еволюції паратенічні хазяї могли трансформуватися в кінцевих хазяїв (Контримавичус, 1978). Про це можуть, вірогідно, свідчити й знахідки зрілих, що містять яйця, нематод роду *Eustrongylides* (родина *Dioctophymatidae*) в рибах (Микаїлов и др., 1992). Переконливих свідчень трансформації паратенічних хазяїв на проміжні хазяї (другі проміжні) ми поки що не маємо.

Однією з важливих екологічних передумов виникнення паратенічного паразитизму справедливо вважається біоценотичний характер існування тварин. Просторова їхня згуртованість та розгалужені живильні зв'язки створюють умови для потрапляння або проникнення личинок паразитів в тварин різних видів. Серед них часто виявляються не лише їхні облігатні проміжні та дефінітивні хазяї, але й такі, в організмі яких личинки не знаходять необхідних для свого подальшого розвитку умов, однак виявляються здатними вижити в цих хазяях певний час та зберігати здатність до зараження. Саме таких хазяїв, як зазначалося, ведеться називати паратенічними.

Виявлення здатності до паратенічного паразитизму в представників різних, у тому й систематично віддалених груп паразитів, свідчить про його неодноразове і незалежне виникнення. Широке поширення цього явища зумовлене його важливою роллю в трансмісії інвазійних стадій паразитів. Сьогодні вже очевидно, що без урахування ролі паратенічних хазяїв в трансмісії паразитів контролювати усі канали, якими здійснюється циркуляція багатьох із них, не є можливим. І це визначає велике епідеміологічне та епізоотологічне значення паратенічного паразитизму.