

## *Заключение*

С явлением паратенического паразитизма паразитологи в действительности сталкивались давно, однако понять его экологическую сущность, дифференцировать паратенических хозяев от промежуточных и оценить их место в жизненных циклах паразитов и роль в трансмиссии инвазионных стадий паразитических организмов в основных чертах удалось лишь в первой половине XX ст. К тому же долгое время паратенический паразитизм связывали лишь с гельминтами — трематодами, цестодами, акантоцефалами и нематодами. Сегодня, однако, уже очевидно, что это явление характерно также для нематоморф (волосатиков), паразитических

членистоногих (пентастомид), апикомплекса (кокцидий) и, вероятно, некоторых других групп паразитов.

Основоположниками концепции паратенического паразитизма являются Ш. Жуайе и Ж. Бэр (*Joeux, Baer*, 1934), опиравшиеся на исследования Л. Сера (*Seurat*, 1910, 1920 и др.), который первым уловил основную суть этого явления, и собственные полевые и экспериментальные исследования. Вскоре, вероятно независимо, к концепции паратенического (резервуарного) паразитизма пришли К. И. Скрябин и Р. С. Шульц (1937, 1940).

В дальнейшем изучением паратенического паразитизма занимались многие исследователи разных паразитологических школ и стран. В их числе назовем имена паразитологов, чей вклад в изучение теоретических аспектов паратенического паразитизма наиболее значителен: Г. Витенберг (*Witenberg*, 1928—1932); К. Рыжиков (*Рыжиков*, 1941—1954 и др.); Р. Шульц, Э. Давтян (*Шульц, Давтян*, 1955); В. Савинов (*Савинов*, 1955—1975); В. Судариков (*Судариков*, 1959—1971 и др.); В. Ивашкин (*Ивашкин*, 1961—1976 и др.); Р. Андерсон (*Anderson*, 1962—2000 и др.); Б. Чаплински (*Czapliński*, 1963); Ю. Березанцев (*Березанцев*, 1963—1982 и др.); А. Мозговой (*Мозговой*, 1963—1975 и др.); Б. Рышавы, В. Баруш (*Рышави, Баруш*, 1965 и др.); К. Оденинг (*Odening*, 1965—1978 и др.); Д. Божков (*Божков*, 1969—1978 и др.); В. Контримавичус (*Контримавичус*, 1969—1978); Ф. Моравец (*Moravec*, 1970—1994 и др.), И. Василев (*Василев*, 1976).

Сущность паратенического паразитизма, с современной точки зрения, состоит в способности инвазионных стадий ряда групп паразитических организмов при попадании в организм животного, в котором они не находят условий для своего дальнейшего развития до зрелости, оседать и персистировать в его органах и тканях. Это, как правило, чуждые (несвойственные) для данного паразита хозяева. У персистирующих в них личинок обычно не проявляются видимые морфологические изменения, но нередко они могут расти и даже продвигаться в своем развитии. Такие хозяева инвазионных стадий паразитов — паратенические хозяева, обычно выполняют роль альтернативного

источника заражения дефинитивных хозяев наряду с промежуточными хозяевами. В некоторых случаях, однако, паратенические хозяева могут по экологическим причинам становиться важным, основным или даже практически единственным источником заражения. Роль же промежуточных хозяев отходит при этом на второй план или даже сходит на нет. Вместе с тем существуют и паратенические хозяева, трансмиссионная роль которых ограничена или также сведена на нет по чисто экологическим причинам.

Начиная с 60-х г. прошлого столетия становилось все более очевидным, что трансмиссионный потенциал паратенических хозяев может значительно повышаться в связи с тем, что паразитирующие в них личинки по пищевым цепям могут переходить (пассажироваться) от одного паратенического хозяина (жертвы) к другому — хищнику (консументу). Такая передача может повторяться одно- и многократно (явление паратенеза — *paratenesis*) (Beaver, 1969). Личинки, осевшие в других (новых) паратенических хозяевах, инвазионность не теряют и могут персистировать в них продолжительное время. Следует также отметить, что личинки некоторых видов гельминтов, в основном трематод и нематод, персистирующие в паратенических хозяевах — млекопитающих, способны трансплацентарно (у беременных самок) или чаще трансмаммарно (галактогенно) у лактирующих самок передаваться потомству (Stoye, 1970, 1976 a, b; Шап-пило, Ткач, 1989 и др.). Здесь осевшие личинки могут успешно персистировать, а также сохраняют инвазионность.

Трансмаммарное заражение потомства, как оказалось, свойственно не только чисто паратеническим хозяевам, но и амфиксеническим, в частности амфипаратеническим. Такие хозяева служат одновременно и дефинитивными, и паратеническими хозяевами. Оказавшись в них в результате перорального заражения личинки или оседают в кишечнике, где продолжают развиваться, или мигрируют в различные органы и ткани, как и в паратеническом хозяине.

У беременных и лактирующих самок млекопитающих — амфипаратенических хозяев, персистирующие личинки

могут реактивироваться, совершать миграцию в молочные железы, откуда им открывается прямой путь в организм молодых животных (Olsen, Lyons, 1965; Stoye, 1973; Miller G., 1981; Prociw, 1983; Shoop, Corcum, 1983 a и др.). Однако реактивироваться личинки могут не только в связи с наступлением беременности или лактации у амфипаратенического хозяина. После снижения численности в его кишечнике взрослых паразитов личинки могут мигрировать сюда и развиваться до зрелости как в окончательном хозяине.

Трансмаммарное заражение потомства паратеническими и амфипаратеническими хозяевами, как и явление паратенеза, в конечном счете приводит к увеличению числа альтернативных источников заражения дефинитивных хозяев. В результате формируется своеобразная, дублирующая трансмиссионная система, повышающая надежность и устойчивость паразитарной системы в целом.

Эффективность дублирующих систем вполне очевидна. Так, интродуцированная на о. Ньюфаундленд землеройка (*Sorex cinereus*), включившись как паратенический хозяин в жизненный цикл нематоды *Skirjabingylus nasicola* (семейство Skirjabingylidae), изменила направление основного потока личинок и стала главным источником заражения этим паразитом дефинитивных хозяев — куньих. В результате их зараженность возросла до 100% (см.: Jennings et al., 1982). Дублирующая система нематоды *Dioctophyme renale* (семейство Dioctophymatidae) обеспечила в ходе эволюции переход этого паразита к новым дефинитивным хозяевам — современным плотоядным, канидам. Основным источником их заражения стали не промежуточные хозяева — водные олигохеты, а рыбы — паратенические хозяева (Шарпило, 1979).

Среди огромного числа паратенических хозяев, представленных беспозвоночными и позвоночными, могут встречаться животные, с которыми потенциальные дефинитивные хозяева трофических связей не имеют. Персистирующим в таких паратенических хозяевах личиночным стадиям путь

к дефинитивным, а нередко и другим потенциальным хозяевам оказывается перекрытым. Паратенические хозяева в таких случаях становятся своеобразными экологическими ловушками (*ecological traps*) или хозяевами-ловушками (*trap hosts*) (Шарпило и др., 1996). Несмотря на то что хозяева-ловушки есть в любом водном и наземном сообществе, они не могут сколь-либо значительно снизить в целом трансмиссионную роль большинства паратенических хозяев.

Круг потенциальных паратенических хозяев очень широк — от кишечнорастворимых до млекопитающих, включая человека, который, кстати, тоже может рассматриваться как хозяин-ловушка. В организме человека паразитируют личинки гельминтов различных групп, вызывая такие серьезные заболевания как, например, токсокароз, гнатостомоз, ангиостронгилез, парагонимоз, аляриоз, спириометроз и другие ларвальные гельминтозы. Из числа негельминтозных заболеваний человека как паратенического хозяина необходимо особо отметить токсоплазмоз. В отличие от большинства гельминтозов это заболевание распространено повсеместно и относится к числу важнейших эпидемиологических проблем, особенно в связи с тем, что токсоплазмоз — одна из основных оппортунистических болезней при СПИДе и других заболеваниях, сопровождающихся состоянием иммунодефицита.

В паратенических хозяевах инвазионные личинки гельминтов способны персистировать продолжительное время. В различных видах животных — паратенических хозяевах продолжительность персистирования личинок может быть неодинаковой. Это нашло отражение в разделении паратенических хозяев на оптимальных и пессимальных (Савинов, 1970, 1973) или «*suitable, less suitable*» (Szekely et al., 1996). В долгоживущих хозяевах процесс персистирования растягивается даже на годы (Шарпило, 2004). Это обусловлено тем, что в паратенических хозяевах — позвоночных личинки способны подавлять реакцию лейкоцитов и тем самым избегать воздействия защитных сил хозяина. Не менее важное значение в этом отношении имеют

капсулы, образуемые хозяином вокруг паразитов (не без индуцирующего влияния личинок), а также цисты, которые формируют сами паразиты (Березанцев, 1968, 1978 и др.).

Капсулы, как известно, физиологически активны. Они не только защищают личинку от антител хозяина, но и обеспечивают транспорт питательных веществ к паразиту (Березанцев, 1963 и др.). Продолжительное существование личинок в паратеническом хозяине обуславливает их накопление и нередко приводит к высокой зараженности хозяев, интенсивность инвазии в таких случаях может достигать десятков, сотен и даже тысяч личинок. Иногда это связано со способностью личинок отдельных видов паразитов к бесполому размножению в паратенических хозяевах (Speacht, Voge, 1965; Mueller, 1972; Novak, 1975).

Известны, однако, личинки, которые обычно не имеют ни капсул, ни цист. К их числу принадлежат, например, плероцеркоиды *Spirometra* spp. и личинки L<sub>3</sub> *Gnathostoma* spp. Эти личинки могут свободно мигрировать в подкожной клетчатке хозяина, в том числе и у человека.

Способность инвазионных личинок к продолжительному персистированию в паратенических хозяевах открыло возможность использования этих хозяев с целью накопления личинок для исследовательских работ путем их экспериментального заражения. Создание таких лабораторных культур неоднократно использовалось нами (Шарпило, 1971).

Личинки некоторых видов гельминтов, оказавшись в паратенических хозяевах, как отмечалось, не растут и не развиваются, оставаясь морфологически неизменными. Сейчас, однако, уже очевидно, что персистирующие в паратенических хозяевах личинки многих видов гельминтов не только растут, но даже продвигаются в развитии, что в норме проходит в дефинитивном хозяине. В таких случаях говорят об опережающем росте и/или развитии (*precocity grow and/or development*) (Anderson, 1988). Установлено, в частности, опережающее развитие в паратенических хозяевах — рыбах личинок нематод *Eustrongylides* spp.

и *Cystidicoloides ephemeridarum* (см.: Moravec, 1994) и у многих других видов. Более того, у некоторых спирурид и аскаридид возможно даже крайнее выражение опережающего развития (*extreme precocity*), в результате чего в паратенических хозяевах, как и в некоторых промежуточных, паразит достигает зрелости (Chabaud, 1971). Опережающее, в том числе и крайне выраженное опережающее развитие в паратенических хозяевах известно и у трематод. Так, зрелых, содержащих яйца, трематод *Derogenes varicus* и *Hemiurus* sp. (надсемейство Hemiuroidea) неоднократно находили у сагитт (*Sagitta* spp.) — паратенических хозяев этих видов (Myers, 1956; Кулачкова, 1972 а, б).

В историческом плане паратенических хозяев, как нам представляется, следует рассматривать как несостоявшихся промежуточных или окончательных хозяев гетероксенных паразитических организмов. Имеющиеся данные дают основание считать, что в процессе эволюции паратенические хозяева могли трансформироваться в окончательных хозяев (Контримавичус, 1978). Об этом могут, вероятно, свидетельствовать и находки зрелых, содержащих яйца нематод рода *Eustrongylides* (семейство Diostrophmatidae) в рыбах (Микаилов и др., 1992). Убедительных же доказательств трансформации паратенических хозяев в промежуточных хозяев (вторых промежуточных) мы пока не имеем.

Одной из важных экологических предпосылок возникновения паратенического паразитизма справедливо считается биоценотический характер существования животных. Пространственная их совмещенность и разветвленные пищевые связи создают условия для попадания или проникновения личинок паразитов в животных различных видов. Среди них часто оказываются не только их облигатные промежуточные и дефинитивные хозяева, но и такие, в организме которых личинки не находят необходимых для своего дальнейшего развития условий, однако оказываются способны выживать в этих хозяевах определенное время и сохранять способность к заражению. Таких хозяев, как отмечалось, и принято называть паратеническими.

Выявление способности к паратеническому паразитизму у представителей различных, в том числе систематически далеких групп паразитов, свидетельствует о его неоднократном и независимом возникновении. Широкое распространение этого явления обусловлено его важной ролью в трансмиссии инвазионных стадий паразитов. Сегодня уже очевидно, что без учета роли паратенических хозяев в трансмиссии паразитов контролировать все каналы, по которым осуществляется циркуляция многих из них, не представляется возможным. И это определяет важное эпидемиологическое и эпизоотологическое значение паратенического паразитизма.