

Міністерство освіти і науки України
Міжнародний Соломонів університет
Українське наукове товариство паразитологів



В. В. Корнюшин

ПАРАЗИТОЛОГІЯ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

Київ - 2011

Міністерство освіти і науки України
Міжнародний Соломонів університет
Кафедра біології

В. В. Корнюшин

ПАРАЗИТОЛОГІЯ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

Київ - 2011

УДК 576.89

Рекомендовано
Вченою радою Міжнародного Соломонова університету
(протокол № 7 від 23.08.2011 р.)

Укладач
В. В. Корнюшин, д-р біол. наук, проф.

Рецензент
В. І. Монченко, академік НАН України

Паразитологія: Конспект лекцій: Уклад. Корнюшин В. В. – Київ:
МСУ, 2011. – 128 с.

Навчально-методичне видання є розширеним конспектом лекцій з курсу паразитології, який автор викладає студентам біологічного факультету Міжнародного Соломонова університету, починаючи з 1997-1998 навчального року. Зміст лекцій і структура курсу відповідає традиційній програмі з паразитології для біологічних факультетів університетів. У лекціях подано вступ до паразитології з характеристикою паразитизму як біологічного явища, визначенням його місця у тваринному світі, а також місця паразитології у системі біологічних наук. Розглядається становлення паразитичного способу життя та еволюція паразитів, головні типи їх життєвих циклів. Найбільше уваги приділено розгляду проблем екологічної паразитології, зокрема відносин в системах „паразит – хазяїн” різного рівня, типізації таких систем тощо. Наведено дані про паразитофауну свійських тварин і людини, особливості епідеміології паразитарних хвороб, роль паразитів у біоценозах, зоогеографії паразитів, та висвітлюються деякі питання паразитології як інтегральної паразитології.

Видання є посібником із загальної паразитології для студентів біологічних факультетів університетів та ветеринарних і медичних вищих навчальних закладів.

Друкується в авторській редакції

© Міжнародний Соломонів
університет, 2011

ВСТУП

Головні типи взаємовідносин між живими істотами у природі

Всі живі істоти, що живуть на одній території, в одному біотопі, в один проміжок часу, пов'язані складними відносинами та взаємозалежні. Взаємодія між ними може бути безпосередньою (між окремими особинами одного чи різних видів) або опосередкованою (через дію на інші живі істоти чи вплив на оточуюче абіотичне середовище).

Ми не розглядатимемо внутрішньовидові, внутрішньопопуляційні відносини – це є предметом аутокології, хоча загальна паразитологія вивчає паразитичні організми і в цьому аспекті. У міжвидових відносинах вирішальними є трофічні зв'язки, що виникають під час живлення тварин. Тут можуть формуватися системи різного типу: наприклад, хижак – жертва, рослиноїдні тварини – кормові рослини, комахи-шкідники – пошкоджувані рослини, а також конкурентні відносини особин різних видів щодо їжі. Ці системи є прикладом антагоністичних взаємовідносин.

Водночас зв'язки між різними живими істотами можуть бути і взаємно корисними, приміром, співіснування різних копитних у змішаних стадах в африканській савані, зокрема, різних видів антилоп, зебр, жирафів, слонів, а також страусів. Також поширені різновидові колонії гідрофільних птахів, до складу яких можуть входити різні мартини, крячки, кулики, чаплі, баклани, качки та інші. Таке багатовидове об'єднання тварин забезпечує раціональніше використання кормових ресурсів та надійніший захист від хижаків. З іншого боку, певні групи хижаків супроводжують стада копитних або живуть поблизу колоній птахів, виконуючи роль санітарів.

У багатьох випадках відносини різних видів набувають характеру безпосереднього тілесного контакту, **співіснування**. Для означення цього явища ботанік де Барі (1879) запропонував термін *симбіоз*, лещо пізніше запозичений зоологами. Згодом внаслідок перекручення

первинного широкого тлумачення цього терміну під симбіозом розуміли лише взаємно корисні відносини особин двох різних видів – мутуалістичні, які відповідно визначають терміном *мутуалізм*. Однак останнім часом симбіотичними взаємовідносинами почали вважати й ворожі, антагоністичні. Відтак паразитизм можна трактувати як *антагоністичний симбіоз*.

Слід зазначити, що в природі неможливе однозначне розмежування, немає полічок, по яких можна розкласти всі відомі явища і факти. Це повною мірою стосується і симбіозу. Корисні або нейтральні симбіонти людини за певних умов можуть набувати патогенності (кишкова паличка *Escherichia coli* у разі дисбактеріозу шлунково-кишкового тракту), а паразитичні або патогенні організми можуть не завдавати шкоди організму хазяїна за його відповідного стану (холерний вібрион за певних параметрів рН у шлунку). Тут доречно навести відомий вислів, що „поганий той паразит, який убиває свого хазяїна”.

Можна виокремити кілька головних типів симбіотичних взаємовідносин, класифікувавши їх таким чином.

1. **Мутуалізм** – „взаємність” – обопільно вигідне і взаємозалежне співіснування двох організмів, двох істот. У своїх крайніх проявах мутуалізм призводить до того, що жоден з симбіонтів не може існувати без іншого. Прикладом є бактерії, гриби, які живуть в організмі кровосисних комах і кліщів у спеціальних клітинних утворах – міцетомах. Ці бактерії і гриби у природі не зустрічаються. Однак і комахи, штучно звільнені від симбіонтів, не можуть нормально існувати через неспроможність повноцінно засвоювати кров і врешті решт гинуть. Подібні симбіонти відомі і у деяких інших комах – тарганів, мурашок. У кишечнику термітів живуть джгутикові найпростіші – гіпермастигінні, які забезпечують перетравлення клітковини. Терміти, які живляться переважно деревиною, тобто майже чистою клітковиною, самі її перетравлювати не здатні і тому без симбіонтів існувати не можуть. Так само інфузорії, які мешкають у передшлунках жуйних, у товстих кишках коней та деяких інших травоядних тварин, також розщеплюють клітковину на вуглеводи з коротшим ланцюгом, які вже далі перетравлюються у кишечнику хазяїна за допомогою власних ферментів. Таким чином, ці симбіотичні найпростіші приносять хазяїну певну користь. До того ж, перетравлюючись у сичугу та кишечнику, коли потрапляють до нього з ферментованою їжею з передшлунків, ці найпростіші стають джерелом деяких амінокислот, вітамінів, зокрема групи В, деяких

інших важливих речовин, які організм жуйних не здатен продукувати сам. Щоправда, копитні в разі штучного звільнення від інфузорій не гинуть.

2. Коменсалізм – „співтрапезництво” – одна з форм симбіозу, за якої між співжителами немає метаболічної залежності, один з них (коменсал) користується залишками їжі, захистом чи іншими перевагами за рахунок іншого, проте інший за таких стосунків не відчуває ані зиску, ані шкоди. Розрізняють кілька різновидів коменсалізму:

a) синойкія – співжиття або квартирування, оселення в „домі” хазяїна або поряд із ним. Такий *квартирант* користується захистом „хазяїна”, а інколи може живитися залишками його їжі. Прикладом можуть слугувати черви-поліхети, що є мешканцями черепашок моллюсків, які використовують раки-самітники, чи оселяються в трубках інших (сидячих) поліхет або мантийній порожнині моллюсків і таке інше. У певному сенсі синойками є і комахи-мірмекофіли та термітофіли, які оселяються у гніздах колонії хазяїв. Таке співжиття ще називають *симфілією*;

b) паройкія – мешкання слабших, дрібніших тварин поряд зі значно більшою, сильнішою твариною, під її захистом, заступництвом, як-то дрібні ракоподібні, рибки, та інші тварини, що оселяються у зоні дії щупалець великих медуз, супроводжуючи їх під час переміщення у товщі води, або поблизу актиній чи серед коралових поліпів, ховаючись у них від хижаків, або ж спосіб життя риб-лоцманів та риб-прилипал, що супроводжують великих акул;

c) епіойкія – оселення на поверхні тіла, на покриттях інших тварин. Воно може мати тимчасовий характер, як-то прикріплення риби-прилипали до акули, яку вона супроводжує (у цьому разі відносини на межі паройкії), або бути постійними. В останньому випадку це можуть бути сидячоприкріплені тварини (губки, гідроїди, моховатки, вусоногі раки), які зазвичай оселяються вільно на різних підводних предметах, але також часто зустрічаються на багатьох водних тваринах, проте такі тварини не є справжніми епіойками. Епіойками можна вважати лише спеціалізовані види, що живуть винятково на покриттях інших тварин. Саме такими є певні види інфузорій (сукторій та перитрих), які зустрічаються лише на тілі водних членистоногих, зокрема крабів, бокоплавів та рівноногих раків або комах, а також спеціалізовані колоніальні гідроїди з черепашок живих двостулкових моллюсків. Епіойками також є різні види вусоногих раків, зокрема *Coronula spp.*, що оселяється на шкірі китів або акул. Слід також згадати ще *форезію*, коли деякі дрібні тварини

використовують інших, більших за розмірами, тварин для переносу з місця на місце, або з одного хазяїна на іншого (напр. кліщі або пухощі на мухах-кровососках). Таку форму співжиття можна розглядати як *транспортну епіойкію*;

д) ендойкія – оселення у внутрішніх органах та порожнинах тіла іншої тварини, якщо останні мають постійне сполучення із зовнішнім середовищем. Відомо багато прикладів оселення гідроїдних поліпів, червів, ракоподібних, молюсків у каналах та порожнинах губок, зябровій порожнині молюсків, задній кишці, клоаці морських їжаків та голотурій. Досить часто згадується рибка фієрастер, яка ховається у водяних легенях голотурії.

Інколи ендойки знаходять у хазяїна не лише прихисток, „дах”, але й „стіл”, користуючись його їжею. Це вже певний крок до наступного типу взаємовідносин, паразитизму. Інколи під коменсалізмом у вузькому значенні терміну розуміють взаємокорисне співжиття без метаболічної залежності, прикладом якого є взаємовідносини рака-самітника та актинії, що живе на його черепащі, або навпаки, *інквілінізм* на межі паразитизму, коли пожильці живляться залишками їжі хазяїна чи його екскрементами.

3. Паразитизм («дармоїдство»). Визначення цього явища і, відповідно, поняття „паразит” сформулювати досить складно, оскільки межа між коменсалізмом і паразитизмом досить нечітка, розпливчаста. Проте два критерії паразитизму у більшості паразитологів не викликають заперечень. Це просторові відносини, які визначають як оселення однієї тварини (*паразита*) на поверхні тіла іншої тварини (*хазяїна*) чи у внутрішньому середовищі його організму, та відносини трофічні, а саме живлення за рахунок *хазяїна* (тобто вмістом шлунково-кишкового тракту або рідинами та тканинами різних органів його тіла). Третій критерій, патогенну (хвороботворну) дію паразитів на хазяїна, багато паразитологів вважає неприйнятним, оскільки така дія далеко не завжди виявляється наочно. Однак цей критерій є вкрай необхідним, оскільки, якщо його відкинути, зникає межа між коменсалізмом і паразитизмом. Це досить переконливо довели Р.С. Шульц та Є.В. Гвоздев (1970), які відзначили, що застосування тонких методів досліджень, таких як біохімічні, серологічні, імунологічні та ін., завжди дозволяє встановити, чи сприймає організм хазяїна співмешканця як дещо чужорідне, реагуючи на його присутність відповідними імунологічними реакціями, виробленням антигенів, чи ні, як це буває за оселення коменсалів, а тим більше за наявності симбіонтів-мутуалістів.

Ступінь вираженості патогенності та прояву патології може суттєво відрізнятися навіть в одній системі „паразит – хазяїн”, а особливо в системах, що утворює один і той самий паразит з різними хазяями (специфічними – неспецифічними, проміжними – остаточними і т. ін.). На ступінь патогенності також впливають умови, в яких перебуває система „паразит – хазяїн” (дика природа чи умови зоопарку, більше чи менше забруднення довкілля або антропогенний тиск на екосистеми тощо). Для паразитарних систем за участю свійських тварин має значення навіть тип господарства – дрібні присадибні господарства, колгоспні ферми чи надвеликі тваринницькі комплекси.

Еволюція системи „паразит – хазяїн” зазвичай спрямована на згладжування, нівелювання антагонізму, встановлення толерантних відносин між партнерами. Проте у певних типах системи „паразит-проміжний хазяїн”, якщо паразит потрапляє до наступного проміжного чи остаточного хазяїна за допомогою трофічного ланцюга типу „жертва-хижак”, паразит немов би „зацікавлений” у погіршенні стану хазяїна, аби той став для хижака більш легкою здобиччю, ніж незаражена тварина (лігули у риб, ехінококи у копитних, в людини). У таких випадках еволюція системи спрямована на загострення антагонізму між партнерами, збільшення патогенності паразитів.

В.А. Догель (1947, 1962), намагаючись підкреслити, що паразитологія є екологічною наукою, зазначає, що „паразити покладають повністю чи частково на своїх хазяїв завдання регуляції своїх взаємовідносин з оточуючим середовищем”. Не заперечуючи цього дійсно важливого критерію, ми не можемо прийняти відкидання ним критерію патогенності, оскільки це суттєво розширює межі поняття „паразитизм”, включаючи до його числа багатьох коменсалів (епіоків та ендойків).

Виходячи з цього, вважаємо найбільш прийнятним визначення поняття „*паразит*”, запропоноване О.П. Маркевичем (1950), у дещо доповненому вигляді, а саме: *паразити* – це організми, що перебувають в більш або менш тривалому тілесному зв’язку (контакті) з іншими істотами (хазяями), яких вони використовують як життєве середовище та як джерело живлення, діють на них своїми субстанціями, такими як антигени, викликаючи імунні реакції хазяїна, а також перебувають у стані взаємного пристосування з хазяїном, відповідно змінюючи в процесі еволюції свою організацію.

Класифікація форм паразитизму

Взаємовідносини паразитів та хазяїв є надзвичайно складними та різноманітними за формою. Для класифікації форм паразитизму використовують різні критерії, відповідно отримуючи різні системи таких форм. Зазвичай це критерії, що характеризують просторові відносини, відносини у часі та за ступенем адаптації до паразитичного способу життя. За останнім критерієм вирізняють види, які здатні, в залежності від обставин, існувати як вільноіснуючі організми або жити в організмі інших тварин. Такі види відносять до категорії **факультативних** паразитів. Прикладом можуть слугувати деякі види ґрунтових нематод, як-то алойонеми, які, випадково потрапивши до кишечника слимаків, здатні жити в ньому довгий час, розвиваючись там успішніше, ніж у ґрунті, досягаючи більших розмірів і продукуючи більше яєць. Певні види нематод-рабдітид також здатні розвиватися як у ґрунті, так і у кишечнику дощових черв'яків або людини; багато видів ґрунтових нематод можуть оселятися в кореневій системі рослин. Відома амеба неглерія, яка живе у прісних водоймах і яка, випадково потрапляючи на слизові оболонки людини, здатна проникати в організм, оселятися і розмножуватися в нервовій системі, викликаючи тяжке захворювання і навіть смерть.

На противагу факультативним, **облігатними** паразитами вважають такі види, які на певній стадії (стадіях) розвитку або протягом всього онтогенезу обов'язково повинні вести паразитичний спосіб життя, оселяючись на покривах тіла чи у внутрішніх органах інших живих організмів. Саме такі облігатні паразити є об'єктом нижченаведеної класифікації.

Класифікація за просторовими відносинами

1. **Ектопаразити** – види, що оселяються на поверхні тіла хазяїна чи в його порожнинах, широко пов'язаних із зовнішнім середовищем – ніздрях, зябрових порожнинах, кон'юнктивальній порожнині ока тощо. Це різні групи найпростіших, плоских червів (турбеларії, моногеней), нематод, п'явок, деякі молюски, паразитичні ракоподібні, кліщі, комахи;

2. **Ендопаразити** населяють різні внутрішні органи та порожнини тіла хазяїна. Відповідно до місця оселення, розрізняють паразитів шлунково-кишкового тракту – **ентеральних** та таких, що мешка-

ють у інших органах – *парентеральних*. Частина останніх живе у вивідних шляхах, каналах різних органів (жовчні, сечовивідні, статеві шляхи, бронхи, трахеї тощо), інші живуть у порожнинах тіла (**порожнинні паразити**) чи у тканинах (**тканинні паразити**), з яких зазвичай виокремлюють **кров'яних паразитів**, що живуть безпосередньо у крові. Чимало паразитичних видів, переважно з найпростіших, оселяються в окремих клітинах різних органів – це так звані **внутрішньо-клітинні паразити** (кокцидії, плазмодії, личинки нематод трихінел та ін.).

Інколи вирізняють категорію *мезопаразитів*, до якої зараховують паразитів зябрових порожнин (інфузорії, моногенії, ракоподібні), ротової порожнини (амеби, трихомонади, трематоди), носових порожнин (кліщі-лінгватуліди, личинки оводів), клоаки (цестоди, трематоди), кон'юнктивального мішку (трематоди, нематоди), деяких блох, самки яких заглиблюються під шкіру, а також кліщів демодексів, які живуть як у волосяних фолікулах, так і (в разі генералізації хвороби) у внутрішніх органах. Останнім часом мезопаразитами вважають види, здатні пронизувати тіло хазяїна таким чином, що частина тіла паразита, переважно та, де розвиваються яйця, залишається ззовні (деякі паразитичні веслоногі ракоподібні риб), а їхня передня частина проникає вглиб тіла, інколи аж до серця хазяїна, або як ракоподібне сакуліна, частина тіла якої, наче коренева система, пронизує всі органи краба, а ззовні розвивається так звана „зовнішня сакуліна” – мішечок з яйцями.

Класифікація за взаєминами у часі

За цим критерієм розрізняють три головні категорії паразитів.

1. **Тимчасові паразити** – переважно **гематофаги** – кровосисні членистоногі (комахи, кліщі, деякі паразитичні ракоподібні), а також п'явки та окремі види паразитичних поліхет. Серед них розрізняють кілька форм:

а) такі, що нападають для живлення на тих чи інших тварин, одноразово чи багаторазово, однак тривалість одного акту живлення триває недовго (певні види кліщів, комарі, мошки, москіти, гедзі, деякі мухи). Іноді кров'ю живляться лише самки (комарі). Такі тварини мало відрізняються від філогенетично близьких груп з іншим типом живлення, морфологічні адаптації до кровосання обмежуються пев-

ними змінами у будові ротового апарату. Багато паразитологів вважас, що такі види не є типовими паразитами;

б) тимчасові паразити, які хоч і нападають на інших тварин лише для живлення кров'ю, але прикріплюються до тіла тварини-живителя на більш-менш тривалий час і тому мають більш виражені морфологічні пристосування для тривалого перебування на тілі тварин (зокрема іксодові кліщі);

с) види гематофагів, які оселяються в житлах людей, тваринницьких приміщеннях, норах ссавців чи плазунів, гніздах птахів, дуплах, печерах, у яких мешкають різні тварини та інших подібних місцях. Це, зокрема, клопи, кліщі з різних груп, деякі види бліх тощо; Таких тварин ще називають **нідиколи**, серед яких, проте є не тільки паразити та гематофаги, але й представники інших трофічних груп – сапрофаги, хижакі тощо.

д) кровосисні членистоногі, які значну частину свого життя перебувають на тілі хазяїна як типові ектопаразити. Прикладом можуть слугувати певні групи бліх, зокрема ті, які живуть у шерсті собак і котів.

2. Періодичні (фазові) паразити, серед яких розрізняють три головні групи:

а) імагінальні паразити – види, у яких паразитичний спосіб життя ведуть дорослі, статевозрілі стадії (імаго), а личинкові стадії є вільноіснуючими організмами. До цієї групи належить значна частина паразитичних нематод наземних і водних хребетних (стронгіліди свійських тварин тощо);

б) ларвальні паразити – види, у яких паразитичний спосіб життя ведуть лише деякі личинкові стадії, тоді як дорослі, статевозрілі стадії їх розвитку є вільноіснуючими організмами. Це, наприклад, волосові та нематоди – мермітиди, личинки яких паразитують переважно в порожнині тіла комах, оводи, що на личинковій стадії є паразитами ссавців, різні комахи, переважно з перетинчастокрилих – паразити інших комах, деякі ракоподібні – ектопаразити риб, двостулкові молюски – уніоніди, личинки яких (глохідії) паразитують під шкірою риб, деякі кліщі безхребетних і хребетних, а також значна частина паразитів морських безхребетних, які належать до різних таксономічних груп. У багатьох ларвальних паразитів статевозрілі стадії (імаго) не живляться, а живуть і розмножуються за рахунок запасів, накопичених на паразитичних стадіях (наприклад, оводи);

с) поліфазові паразити – такі, в життєвих циклах яких паразитичний спосіб життя ведуть імагінальні стадії та принаймні частина

личинкових стадій, а вільний спосіб життя властивий лише деяким (початковим) етапам розвитку личинок, або ж у зовнішньому середовищі перебуває лише яйце, у якому може відбуватися ембріональний розвиток. До цієї групи належать, зокрема, всі так звані біогельмінти, у яких протягом життєвого циклу чергується 2-3 або більше різних хазяїв (трематоди, цестоди, акантоцефали тощо) та деякі геогельмінти (аскариди, трихоцефали, гострики людини).

3. Постійні (стаціонарні) паразити, весь онтогенез яких, від ембріогенезу і до відкладання яєць чи личинок наступної генерації відбувається на або в хазяїні. Серед них є ектопаразити, такі як воші, пухоїди та волосоїди, пір'яні та коростяні кліщі, деякі моногеней тощо, а також досить багато ектопаразитів, зокрема кров'яні найпростіші: наприклад, різні види трипанозом, лейшманій, плазмодіїв, що мають так званих **переносників (передавачів)** – членистоногих; паразитичні найпростіші, що передаються статевим шляхом (трихомонади тощо), а також нематоди-філярії, які мають проміжних хазяїв – кровосисних членистоногих.

Паразитологія як наука

Паразитологія, за визначенням академіка О.П. Маркевича (1950), це комплексна наука, яка всебічно вивчає світ паразитів рослинного і тваринного походження у всій складності їх відносин з хазяями та зовнішнім середовищем з метою пошуку раціональних засобів боротьби з ними та використання їх для боротьби зі шкідливими організмами. Дійсно, об'єктами вивчення паразитології повинні бути всі паразитичні організми, до яких би груп живих істот вони не належали, тобто віруси, рикетсії, бактерії, гриби, паразитичні рослини, найпростіші та багатоклітинні тварини. Однак традиційно паразитологія обмежується лише тваринами, що ведуть паразитичний спосіб життя, включаючи частину найпростіших, яких зазвичай зараховували до царства тварин, тобто сучасна паразитологія по суті є **зоопаразитологією**.

Інші групи паразитів мали б бути предметом вивчення фітопаразитології, проте такої цілісної науки чи наукового напрямку не існує. Певні питання вивчаються у межах вірусології, бактеріології та мікології тощо, а також розглядаються в курсах епідеміології та епізоотології, інфекційної патології. Відповідно хвороби, спричинені цими ібудниками, називають **інфекційними**, на відміну від захворювань,

викликаних паразитами тваринного походження (зоопаразитами), які називають **інвазійними (інвазіями)**.

Хвороби рослин, включно із захворюваннями, спричиненими зоопаразитами, є предметом вивчення **фітопатології**. Шкідників та паразитів рослин, які належать до членистоногих (комахи та кліщі), також досліджують у відповідних розділах ентомології та акарології, таких як сільськогосподарська та лісова ентомологія, захист рослин, біологічний метод обмеження чисельності шкідників та інших. Таким чином, за об'єктами вивчення, зоопаразитологія, яка є предметом розгляду нашого курсу, складається з трьох великих частин: **прото-зоопаразитологія**, яка вивчає паразитичних найпростіших, одноклітинних паразитів; **гельмінтологія**, що вивчає паразитичних нижчих червів (сколецид) або гельмінтів; **арахно-ентомопаразитологія**, предметом вивчення якої є відповідно членистоногі – паразити тварин. Слід, однак, зауважити, що є й інші групи паразитів, такі як ракоподібні, молюски, анеліди, кишковопорожнинні та ін., які разом з вільноіснуючими спорідненими групами вивчають карцинологія, малакологія тощо.

Щодо груп організмів, які є хазяями тих чи інших паразитів, зоопаразитологію можна розділити на **медичну паразитологію**, що вивчає паразитів людини та спричинювані ними хвороби, **ветеринарну паразитологію**, предметом вивчення якої є паразити і паразитарні хвороби сільськогосподарських та свійських тварин, тварин зоопарків, мисливських господарств та **агрономічну паразитологію** (яка є частиною фітопатології), що вивчає фітогельмінтів, комах і кліщів, що паразитують на рослинах.

Виокремлюють також **загальну паразитологію**, у межах якої розглядають не лише загальні теоретичні аспекти, зокрема, **екологічна паразитологія**, але й такі напрями, як **іхтіопаразитологія**, що вивчає паразитів і паразитози переважно промислових та смітних, а також ставкових та інших риб, яких розводять за різними технологіями; **гідропаразитологія**, котра досліджує питання, пов'язані з хворобами безхребетних гідробіонтів в аквакультурі або таких, що є об'єктом промислового лову (креветки, омари, лангусти, раки, деякі молюски тощо). Останнім часом ці два напрями перебирає на себе ветеринарна паразитологія. Паразитів інших диких тварин вивчає один з розділів зоології – **фауністика**, яка розглядає регіональну та локальну паразитофауну тих чи інших груп хазяїв.

У межах цього курсу розглядатиметься загальна паразитологія у широкому розумінні з детальнішим вивченням саме загальних

СТРУКТУРА ПАРАЗИТОЛОГІЇ

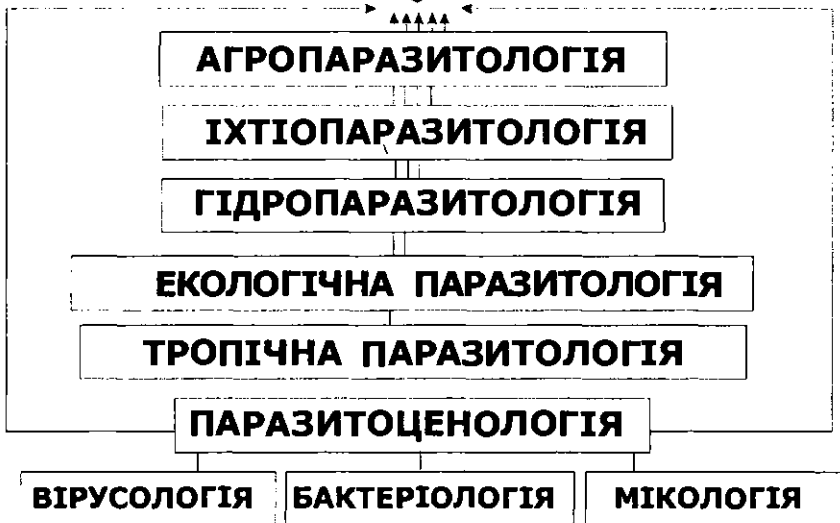


Схема 1

теоретичних аспектів. Комплексний характер загальної паразитології визначає складність і різноманіття задач, що постають перед цією наукою. Сформувалося багато напрямків паразитологічних досліджень, пов'язаних зі спорідненими науками, де використовуються різні підходи та методи.

Об'єктом вивчення паразитології є паразитичні тварини. З огляду на це паразитологія – це зоологічна наука та її важливими галузями є *морфологія* паразитів, з гістологією і цитологією включно; *систематика* паразитів, без якої неможливо точно визначити, з яким саме видом має справу дослідник, зокрема ідентифікувати збудника хвороби людини чи свійської тварини; *філогенія*, метою якої є встановлення спорідненості певних груп паразитів між собою та вільноіснуючими тваринами. Далі слід відзначити такий напрям, як *біологія* паразитів, зокрема вивчення їх життєвих циклів та циркуляції в природі, у певних екосистемах. Біологія паразитів є одним із напрямів екологічної паразитології, до того ж на основі даних з біології збудників розробляються заходи профілактики хвороб людини й тварин. У межах екологічної паразитології виокремлюють і такі розділи, як *популяційна біологія* паразитів, *динаміки чисельності* паразитів (сезонна, вікова, багаторічна), *вивчення паразитарних систем*.

Особливе місце посідає зоогеографія паразитів, на даних якої базуються *епідеміологія* та *епізоотологія* паразитарних (інвазійних) хвороб. В останні десятиріччя досить швидко розвиваються *фізіологія* і *біохімія*, *молекулярна біологія* та *генетика* паразитів, які досліджують надзвичайно складні відносини в системі паразит – хазяїн на рівні взаємодіючих організмів, в тому числі й імунологічні аспекти, та є основою сучасної терапії інвазійних хвороб. Ці питання і весь комплекс стосунків хазяїна і паразита, а також взаємини між співчленами угруповань різних паразитів, що одночасно перебувають в одній особині хазяїна, вивчає *паразитоценологія*.

Окрім зоології, в аспекті вивчення хазяїв паразитів паразитологія тісно пов'язана із зоогеографією, екологією, соціологією (якщо хазяїном є людина), фізіологією та біохімією, як нормальною, так і патологічною, патологічною анатомією та гістологією, імунологією, медициною та ветеринарією (діагностика, терапія та профілактика інвазій), епідеміологією та епізоотологією, нозографією (географією хвороб), навіть з економікою, технологією тваринництва та переробки тваринної продукції (у зв'язку з хворобами людей та сільськогосподарських тварин та *зоонозами* – спільними хворобами тих і інших), релігійнознавством та багатьма іншими галузями знань.

ПАЗАРИТИЗМ ЯК СПОСІБ ЖИТТЯ, ЙОГО МІСЦЕ У ЖИВІЙ ПРИРОДІ

Поширення паразитизму у тваринному світі

Паразитичних організмів безліч: у кожного достатньою мірою вивченого виду тварин, передусім хребетних, відомі десятки, навіть сотні видів паразитів, що оселяються у його тканинах і органах чи на поверхні тіла, видів, які належать до різних таксонів тваринного світу. Так, самих лише гельмінтів – паразитів людини налічується близько 300 видів, а ще понад 50 видів найпростіших, до 20 видів паразитичних комах і кліщів, кілька видів п'явок, представники деяких інших таксонів.

Специфічність паразитів, тобто пристосованість їх до паразитування у певного виду (видів) тварин може суттєво різнитися. Є види, здатні паразитувати лише у одного певного виду хазяїв, їх називають **моноксенними**. Приміром, тільки у людини паразитують цестоди *Taenia solium* та *Taeniarhynchus saginatum*, нематоди *Ascaris lumbricoides* та *Trichocephalus trichiuris*, воші (три види), певні види коростяних кліщів та демодексів, малярійні плазмодії чотирьох видів, певні види трихомонад, трипанозом, амеб тощо. Проте серед паразитів досить багато видів, здатних паразитувати у кількох видів (**олігоксенні**) чи навіть у багатьох видів хазяїв (**поліксенні**). У таких випадках звичайно є **головні** хазяї, умови існування в організмі яких є найсприятливішими для певного паразита і хазяї **другорядні**, умови існування в організмі якого є менш сприятливими, а також **випадкові** хазяї. Наприклад, для таких паразитів як *Diphyllobothrium latum* чи *Opisthorchis felinus* людина є головним хазяїном, разом з другорядними хазяями – свійськими та дикими хижими тваринами, для *Echinococcus granulosus* чи *Dirofilaria repens* – другорядним хазяїном (головними хазяями в першому випадку є свійські копитні, у другому – домашній собака), а *Diphyllobothrium dendritium*, *Echinococcus multilocularis*, *Spirometra erinaceieuropaei*, *Dipylidium caninum*,

Fasciola hepatica, *Dicrocoelum lanceatum* зустрічається у людини лише випадково.

Проблема специфічності детальніше розглядатиметься пізніше. Тут ці приклади наведені лише для того, аби підкреслити, що сума паразитичних видів певної локальної, регіональної або глобальної фауни в цілому не є простою сумою списків паразитів всіх вільноіснуючих видів певної місцевості, регіону чи всієї землі. Відбувається циркуляція паразитів в екосистемах, біоценозах, здійснюється обмін паразитами між різними видами хазяїв (явище **параксенії**, притаманне видам, здатним паразитувати принаймні у двох-трьох видів хазяїв).

У багатьох видів паразитів у життєвому циклі чергуються різні хазяї (**гетероксенія**), коли на різних стадіях онтогенезу паразит перебуває в різних хазяях: **проміжних** (на стадіях личинки, яка тільки росте і розвивається не розмножуючись, або розмножується лише вегетативно), **остаточних** – хазяях статевозрілої стадії паразита, в яких відбувається статеве розмноження, або **паратенічних** (резервуарних), в яких личинки лише переживають певний час, зберігаючи здатність до зараження остаточного хазяїна. Серед паразитів досить багато і таких видів, у життєвих циклах яких чергується два або більше поколінь, генерації яких живуть у хазяях різних видів. Серед них можуть бути і такі покоління, що ведуть вільний спосіб життя.

Однак якщо ми припустимо, що кожному вільноіснуючому виду тварин властивий хоча б один суто специфічний (моноксенний) вид паразитів, то загальне число паразитів має не поступатися кількості вільноіснуючих видів тварин, тобто перевищувати один мільйон. До того ж у багатьох паразитичних видів тварин відомі власні паразити. Багато паразитологів вважають, що кількість паразитичних видів має бути набагато більшою, ніж вільноіснуючих. Проте зараз відомо близько 100 000 видів паразитичних тварин, тобто не більше 10 % відомих на цей час видів тварин в цілому.

Паразитичні види є серед представників більшості великих таксонів тварин, проте можна відзначити і певні винятки. Так, справжніх паразитів зовсім немає серед вторинноротих – хордових, зокрема серед хребетних та голкошкірих, а також серед губок тощо. У межах того чи іншого великого таксону частка видів, що перейшли до паразитичного способу життя, може суттєво різнитися навіть у близькосторідних групах, наприклад в різних класах типу плоских червів. Серед війчастих червів (турбеларій) відомо не більше 100 видів з понад 1600 видів цього класу в цілому. Натомість такі класи, як трематоди (близько 7000 видів), моногенеї (близько 1000 видів),

цестоди (близько 4 000 видів) та ще кілька невеликих класів плоских червів об'єднують види, які ведуть винятково паразитичний спосіб життя. Щоб переконатись у цьому, достатньо побіжного погляду на головні таксони тваринного світу.

Наявність паразитичних видів серед представників різних таксономічних груп тварин

Царство Protista. Тут розглянемо тваринних найпростіших (**Protozoa**).

У великому типі **Sarcomastigofora** серед рослинних джгутикових (**Flagellata**) паразитів дуже мало (деякі дінофлагеляти та евгленові), тоді як серед тваринних джгутикових переважають саме паразитичні види. Це більшість кінетопластид (наприклад трипазономи, лейшманії), ретромонади (наприклад лямблій), винятково паразитами є аскостиляти (трихомонади, гістомонаси) та інші, гіпермастігиди – ендосимбіонти (мутуалісти) комах, зате серед хоанофлагелід паразитів немає. Серед представників підтипу **Sarcodina** паразитів не так багато, майже всі вони належать до справжніх амєб (наприклад ентамеби), а серед інших великих груп (форамініфери, радіолярії, сонцевики) паразитичних видів немає. Третій підтип – **Opalinata** – об'єднує винятково паразитів холоднокрівних хребетних.

Тип **Ciliophora** (інфузорії). Серед 8 тисяч видів переважають вільноіснуючі, проте в більшості великих таксонів цього типу наявні також паразитичні види (наприклад балантидії, трихофрії, триходіни, сукторії) та симбіонти-мутуалісти (наприклад ентодініоморфи).

Всі представники великого типу **Apicomplexa** (близько 5000 видів) є паразитами. Це, зокрема, грегарини (паразити безхребетних), кокцидії (паразити безхребетних і хребетних), паразити хребетних, у тому числі людини, такі як токсоплазми, саркоспоридії, гемоспоридії (малярійні плазмодії та ін.), піроплазми та бабезії.

Типи **Mixozoa** та **Microsporea** також об'єднують лише паразитів.

Царство тварин – Zoа (Animalia). Ситуація серед багатоклітинних тварин (**Metazoa**) досить складна. У багатьох великих типах первинноротих паразитичні види представлені доволі широко, нерідко становлячи значну частку чи навіть більшість видів, які складають певний тип, є й типи, в яких об'єднані лише паразитичні види.

У типі кишковопорожнинних (**Coelenterata**) паразитичні види нечисленні, кілька десятків, переважно з гідроїдних (поліподіуми,

наркомедузи та ін.). У невеликому типі реброплавів (**Stenophora**) також є кілька паразитичних видів.

Серед плоских червів (**Plathelminthes**) паразитичні види зібрані у кількох класах, великих та малих за обсягом, – трематоди, моногеней, цестоди, гірокотиліди, амфілініди, аспідогастриди та ін., тоді як у великому збірному класі в'їчастих червів паразитів дуже мало. У цілому паразитами є близько 75 % плоских червів.

У типі немуртин (**Nemertea**) паразитів мало (10), але досить багато коменсалів, які разом становлять майже третину (близько 300 видів). Натомість в типі круглих червів (**Nematoda**), дуже великому за обсягом (відомо близько 15000 видів), паразитів майже половина, серед них є види, що паразитують як у представників різних груп безхребетних та хребетних тварин, так і на різних рослинах.

Небагато паразитичних видів у типі цефалоринхів (**Cephalorhyncha**), зокрема серед коловерток; немає паразитів серед кіноринхів, а всі види класу Волосових є личинковими паразитами членистоногих (близько 200 видів).

Винятково паразитичні види об'єднані в типі скреблянки (**Acanthocephala**).

У досить великому типі кільчастих червів (**Annelida**) справжніх паразитів небагато, паразитизм по-різному представлений в різних великих таксонах. Серед поліхет паразитів мало, не більше 100 видів (переважно мізостоміди, паразити голкошкірих), їх небагато і серед олігохет, близько 50 видів (переважно паразити безхребетних). У той же час досить багато паразитів серед п'явок, більше 250 видів, хоча значна їх кількість нападає на тварин лише для ссання крові. Загалом паразити і кровососи становлять менше 10 % видів кільчастих червів.

Тип членистоногі (**Arthropoda**) найбільший (понад 1 млн. видів), у ньому переважають вільноіснуючі види і таксономічні групи, хоча паразитів і таксонів, що об'єднують винятково паразитичні види, також досить багато. Так, у підтипі **Ракоподібних** є таксони, які об'єднують лише паразитів – зяброхвості раки, а також мішкогруді та коренеголові з вусоногих раків. Багато паразитичних груп серед інших вусоногих, а також веслоногих, рівноногих раків та бокоплавів. Є паразитичні види і в деяких інших групах ракоподібних, зокрема серед десятиногих раків, але загалом їх небагато. В цілому паразитичний спосіб життя ведуть близько 5 % видів ракоподібних.

Підтип **Хеліцерові** включає відносно небагато паразитичних видів. Зокрема, всі види класу морські павуки (пантоподи) паразитують на личинковій або на дорослій (імагінальний) стадії розвитку.

У великому класі павукоподібних паразитичні види зібрані переважно у групі кліщів. Поряд з вільноіснуючими видами частина видів кліщів є справжніми паразитами, частина – гематофагами (кровососами), які нападають як на хребетних, так і на безхребетних тварин. Разом ці види становлять близько 10 % видів павукоподібних.

Найбільший підтип **Трахеїнодишних** об'єднує досить багато паразитичних видів і груп. В класі багатоніжок паразитів немає. В той же час 4 з майже 30 рядів класу комах є винятково паразитичними – це воші, пухоїди, блохи та віялокрилі, у яких налічується близько 5 тисяч видів. Паразитичні види та групи є ще в 5 рядах комах. Це двокрилі, серед представників яких досить багато як справжніх паразитів, так і кровососів. Відносно менше паразитичних перетинчастокрилих, зокрема це численні їздиці. Небагато паразитичних видів серед рівнокрилих та напівтвердокрилих (блощиці та деякі інші клопи). З ряду жуків відомо лише кілька паразитичних видів, які є ектопаразитами деяких ссавців. Загалом паразитичних види становлять близько 7 % видів усіх відомих комах.

У той же час серед видів досить великого типу молюски (**Mollusca**) частка паразитичних видів є лише 0,1 %. Це переважно паразитичні червононогі (паразити голкошкірих) та деякі двостулкові, личинки яких, гложидії, паразитують у шкірі риб.

Серед вторинноротих справжніх паразитів, як зазначено вище, немає.

Склад паразитофауни головних таксонів тварин

Паразитичні види є не у всіх великих таксонах тварин рангу типів та підтипів, але хазяями паразитів можуть бути всі без винятку тварини. Що ж до кількісного та якісного складу паразитів у представників тієї чи іншої таксономічної групи тварин-хазяїв, тут є певні закономірності.

По-перше, велике значення має розмір хазяїна. Так, найпростіші, одноклітинні організми зазвичай мають відносно бідну фауну паразитів і, зрозуміло, не здатні перетворюватись на „зоопарк для паразитів”, як це буває з хребетними, коли в одній особині хазяїна та на його покривах одночасно співіснує кілька десятків видів паразитів різної природи. Однак це правило певною мірою поширюється і на різні види одного великого таксону, наприклад дрібні ссавці (гризуни та ін.) звичайно мають біднішу фауну паразитів та менше їх різно-

маніття в одній особині хазяїна, ніж більші за розміром ссавці, напр. копитні.

По-друге, багато груп паразитів тісно пов'язані з певними групами хазяїв: пантоподи з гідроїдними поліпами, трематоди – з молюсками, переважно червононогими, моногенеї – з рибами, паразитичні гастроподи та поліхети-мізостоміди – з голкошкірими.

По-третє, паразити водних і паразити наземних тварин утворюють окремі групи, достатньою мірою ізольовані одна від одної, перехід з однієї групи до іншої відбувається нечасто. Зрозуміло, однак, що паразити наземних тварин є в еволюційному сенсі нащадками паразитів водних тварин, гідробіонтів, що „вийшли” на суходіл слідом за своїми хазяями.

Нижче розглянемо паразитофауни головних найбільших груп хазяїв.

Найпростіші. Паразитофауна представників одноклітинних, як уже зазначалось, небагата. У представників багатьох груп найпростіших паразити ще не відомі. Поряд з бактеріями та грибами у вільно-існуючих і паразитичних найпростіших зареєстровані паразити з найпростіших. Це переважно мікроспоридії з інфузорій, грегарин, міксо-споридій тощо, рідше знаходять кокцидій, джгутикових, амеб, інших інфузорій в інфузоріях, джгутикових та амеб в опалінах, джгутикових та інфузорій в амебах, кокцидій та джгутикових в радіоляріях. Зустрічаються також паразити інших паразитичних найпростіших, наприклад сукторії на симбіотичних інфузоріях з кишечника дамана. Проте відомі й багатоклітинні паразити з найпростіших, наприклад, нематоли з форамініфер, радіолярій та інфузорій, коловертки з колоній вольвокса, інфузорій та радіолярій).

Паразитофауна **багатоклітинних** значно різноманітніша.

У **губок** паразитів також небагато, до того ж важко встановити характер взаємовідносин співмешканців губок з хазяїном, відрізнити мутуалістів та коменсалів від паразитів з огляду на примітивну організацію та фізіологію цих найдавніших багатоклітинних. У „тканинах” губок, їхніх порожнинах та на поверхні тіла знаходили найпростіших (амеб, інфузорій), поліхет та олігохет, голозябрових молюсків, артропод, в тому числі ракоподібних, зокрема бокоплавів, рівноногих та декапод, личинок водяних кліщів та пантопод, голкошкірих (офіур).

Кишквопорожнинні та реброплави мають різноманітнішу паразитофауну. Поряд з найпростішими епіюками на поверхні тіла цих тварин зустрічаються ектопаразитичні амеби та інфузорії, у гастраль-

ній порожнині – джгутикові. Паразитичні наркомедузи паразитують на інших медузах та реброплавах, паразитичні корали – на інших коралах та реброплавах, а паразитичні реброплави – на коралах. У медузах, актиніях, реброплавах знаходять личинок трематод та цестод, в коралах – паразитичних турбелярій та немертин, а в гідроїдних також і коловерток; на гідроїдних поліпах та коралах паразитують різні ракоподібні (мішкогруді, гіллястовусі, веслоногі раки), а також личинки пантопод.

Плоскі черви. У вільноіснуючих турбелярій відома досить різноманітна фауна паразитичних найпростіших: джгутикові (трипазономи, евгленові та ін.), мікроспоридії, грегарини, кокцидії, інфузорії (триходіни). З турбеляріями пов'язані деякі мезозої (ортонектиди), у них також знаходять паразитичних турбелярій, личинок трематод і нематод. Серед останніх є і власні імагінальні паразити кишечника турбелярій, а також личинкові паразити-мермітиди. У трематод і цестод досить часто зустрічаються найпростіші – мікроспоридії та гаплоспоридії. Іноді реєструють паразитування гельмінтів у інших гельмінтів: личинок цестод в інших цестодах, личинок нематод у цестодах, личинок волосових – в трематодах.

Нематоди вільноіснуючі та паразитичні також досить часто уражаються найпростішими – джгутиковими, мікроспоридіями, грегаринами, кокцидіями. У вільноіснуючих нематодах знаходили личинок інших нематод-мермітид.

У **немертин** також зареєстровані різні найпростіші (мікроспоридії, кокцидії, грегарини, а з багатоклітинних відомі мезозої – ортонектиди та паразитичні поліхети).

У **кільчастих червів** (анелід) паразитофауна досить багата і різноманітна, у представників цього типу домінують найпростіші – мікроспоридії, гаплоспоридії, актіноміксидії, апікомплекси (грегарини, кокцидії), інфузорії, рідше зустрічаються різні групи джгутикових, амеби, міксоспоридії. З багатоклітинних у анелід трапляються мезозої – ортонектиди, личинки трематод та цестод, зрідка дорослі цестоди, ектопаразитичні турбелярії. Личинки паразитичних нематод використовують олігохет як проміжних або паратенічних хазяїв, а також у них паразитують личинки мермітид, дорослі нематоди, коловертки. У деяких поліхет паразитують інші паразитичні поліхети, а у олігохет – паразитичні олігохети. Серед паразитів анелід відомі також членистоногі – пантоподи, кліщі, личинки комах (двокрилих), а у поліхет ще й паразитичні веслоногі раки.

Різноманітна паразитофауна також спостерігається у **молюсків**. Це численні найпростіші: мікроспоридії, гапლოსпоридії, різні джгутикові, амеби, апікомлекси (кокцидії), інфузорії, а також багатоклітинні паразити: мезозої – ортонектиди у гастропод та двостулкових, дицієміди у головоногих, плоскі черви – паразитичні турбеларії та моногенії, темноцефали, аспідогастреї, личинки трематод та цестод, а також партеногенетичні покоління трематод. У молюсків можуть паразитувати як личинки нематод хребетних, так і дорослі стадії нематод – власних паразитів молюсків. З цих тварин відомі паразитичні коловертки, немертини, анеліди (олігохети, п'явки), а також різні членистоногі – пантоподи, паразитичні кліщі, ракоподібні, а у наземних ще й личинки комах (двокрилих). Серед нечисленних паразитичних червононогих молюсків зустрічаються такі, що паразитують на двостулкових молюсках.

Набагато різноманітніша паразитофауна **членистоногих**. У **ракоподібних**, що є переважно водними тваринами, зустрічаються всі групи паразитів, відомі від інших безхребетних-гідробіонтів, зокрема різні групи найпростіших: джгутикові, грегарини та кокцидії з типу апікомлекса, мікроспоридії та гапლოსпоридії, інфузорії. З плоских червів на ракоподібних паразитують темноцефали та удонеліди, специфічні саме для цих хазяїв, а також деякі моногенії. Вони є також проміжними хазяями для багатьох трематод, цестод та деяких аспідогастрів – паразитів хребетних. Нерідко у ракоподібних паразитують личинки акантоцефал та нематод, водночас у них відома досить багата фауна власних паразитичних нематод, є паразитичні немертини, волосові, коловертки, олігохети і п'явки. На раках, крабах, остракодах паразитують інші ракоподібні – коренеголові, вусоногі, рівноногі, веслоногі. Серед останніх відомі прояви гіперпаразитизму (паразитування на інших паразитичних ракоподібних). З річкових раків відомі також паразитичні кліщі.

У **павукоподібних** паразитофауна не така багата. З найпростіших у них відомі грегарини, зокрема і певні стадії життєвого циклу гемагрегарин ящірок. Кліщі беруть участь у життєвому циклі гемоспоридій, приміром собак та свійських копитних, а також деяких трипаносом. Кліщі-орібатиди є проміжними хазяями цестод-аноплоцефалат копитних, гризунів, інших ссавців, деяких птахів; у павуків та кліщів також зустрічаються личинки нематод-мермітид. Окрему групу паразитів цих павукоподібних становлять інші кліщі та перетинчастокрилі комахи (личинки).

Паразитофауна **комах** дуже багата і різноманітна. З одного боку, комахи мають багату фауну власних паразитів, з іншого – вони нерідко є проміжними хазяями чи **переносниками (передавачами)** паразитів хребетних тварин, а інколи й паразитів рослин. Щодо перших – це досить різноманітна фауна паразитичних найпростіших. Серед них є різні амеби, наприклад, збудники хвороб бджіл та шовкопрядів, джгутикові (лептомонади та ін.), різні мікроспоридії, зокрема, збудники нозематозів бджіл та шовкопрядів, а також хвороб шкідливих кровосисних комах, кокцидії, грегарини з апікомлексів, різні інфузорії тощо. У той же час різні кровосисні комахи є переносниками збудників протозойних хвороб хребетних, в тому числі таких небезпечних захворювань людини, як різні види малярії (плазмодіїв), сонна хвороба, хвороба Чагоса (трипаносом), лейшманіози (лейшманій) тощо.

Досить часто у комах паразитують гельмінти з різних груп, переважно нематоди, а саме мермітиди, волосові, а також коловертки; ще частіше комахи є проміжними хазяями гельмінтів хребетних – плоских червів (трематод, цестод), акантоцефал та нематод, зокрема деяких цестод та нематод (переважно філярій – дірофілярії та ін.), здатних паразитувати у людини (детальніше про це піде мова пізніше). З комах відомі також личинки пентастомід, паразитичні ракоподібні – копеподи (у водних комах), різноманітні ентомопаразитичні кліщі, зокрема, вароа та акарапіс з бджіл. Особливе місце у паразитофауні комах посідають інші комахи, переважно перетинчасокрилі та двокрилі, які паразитують на чи в інших комах, серед яких трапляються паразити паразитів.

На противагу членистоногим, відомості про паразитів **голкошкірих** дуже обмежені. Від різних видів голкошкірих відомі паразитичні найпростіші (джгутикові, апікомлекси, гаплоспоридії, інфузорії), а також гельмінти (мезозоа, війчасті черви, нематоди, коловертки), паразитичні поліхети, тихоходи, членистоногі, зокрема, ракоподібні (вусоногі, веслоногі) та пантоподи. Особливе місце займають паразитичні червононогі молюски, для яких голкошкірі є головною групою хазяїв.

Хребетні. Паразитофауна цих тварин вивчена набагато краще, ніж безхребетних. Великі класи їх мають багату і різноманітну фауну паразитів.

Риби є хазяями найпростіших – представників майже всіх великих піксонів цієї групи. Ці паразити нерідко спричиняють тяжкі масові захворювання, особливо у мальків та молоді, які призводять до

загибелі великої кількості особин (смертності). Це саркодові (ентамеби), джгутикові (костії, трипаносоми), численні мікроспоридії та міксоспоридії, кокцидії, гемагрегарини, паразитичні інфузорії (іхтіофтіріуси, триходини). Серед нечисленних паразитичних кишково-порожнинних відомі паразити ікри осетрових риб поліподіуми. У риб паразитують представники різних груп гельмінтів – паразитичні в'їчасті черви (кілька видів), численні моногеней, для яких риби є головною групою хазяїв, амфіліни, гідрокотіліди, аспідогастри, досить різноманітні цестоди, трематоди, акантоцефали, нематоди. До того ж риби є проміжними або паратенічними хазяями багатьох гельмінтів птахів та ссавців, в тому числі людини, і у таких випадках є джерелом зараження цих хазяїв відповідними гельмінтозами (дифілоботриози, опісторхоз, анізакідози та ін.). Слід також згадати кільчастих червів (ашелід) поліхет та особливо п'явок, моллюсків (личинок двостулкових уніонід), членистоногих – численні види паразитичних ракоподібних (веслоногі, вусоногі, рівноногі, амфіподи, зяброхвості).

Фауна паразитів **амфібій** дещо бідніша, ніж у риб. З амфібій відомі представники майже всіх груп паразитичних найпростіших, серед яких необхідно особливо відзначити опалін, різні види яких паразитують майже винятково у цих тварин. Досить широко представлені серед паразитів амфібій і різні групи гельмінтів: з відносно нечисленних моногеней вирізняються ендопаразитичні полістоди, що оселяються в сечовому міхурі, досить багата фауна трематод та нематод, менше акантоцефал та цестод. Для багатьох гельмінтів хребтних амфібій є проміжними та/або паратенічними хазяями (трематоди, цестоди, нематоди, акантоцефали). На амфібіях можуть оселятися паразитичні олігохети та п'явки, а також паразитичні ракоподібні (веслоногі, зяброхвості), останні паразитують на пугольках.

Паразитофауна **рептилій** подібна до паразитофауни амфібій, особливо щодо паразитичних найпростіших (амеби, джгутикові різних груп, опаліни, апікомлекси, зокрема кокцидії та гематозої, мікроспоридії, інфузорії). З гельмінтів у рептилій відомі навіть моногеней та темноцефали (у водних черепах). Досить багата фауна трематод рептилій, дещо менше цестод, особливо багато різноманітних паразитичних нематод, є й акантоцефали. Всі групи, за винятком моногеней, використовують рептилій як проміжних або паратенічних хазяїв (види, що у дорослому стані є переважно паразитами теплокровних хребтних), зустрічаються на рептиліях і п'явки. З членистоногих на рептиліях можуть паразитувати різні кліщі, паразити їх є і серед

пентастомід, також зустрічаються паразитичні личинки деяких комах (двокрилих).

Особливо багатою і різноманітною є паразитофауна теплокровних хребтних тварин, птахів і ссавців.

У птахів трапляються представники різних груп паразитичних найпростіших: амеби, джугуикові (дуже часто трипаносоми, рідше гістомонади, дипломонади та ін.); звичайними поширеними їх паразитами є кокцидії та гемоспоридії з апікомлексів, відомі також різні паразитичні інфузорії. Дуже багата і різноманітна фауна гельмінтів птахів, особливо трематод і цестод, дещо менше нематод та акантоцефал. На відміну від холонокровних хребтних тварин, птахи дуже рідко беруть участь у життєвих циклах гельмінтів як проміжні чи паратенічні хазяї. На гідрофільних птахів нападають і п'явки. З кліщів специфічними паразитами птахів є перові кліщі, також оселяються різні коростяні кліщі, нападають кровосисні кліщі, такі як іксодові, аргасові, гамазові та червонотільці. З комах звичайними паразитами птахів є пухоїди, поширені такі кровосисні комахи як клопи (блошиці), блохи, мухи-кровососки. Також нападають на птахів численні кровосисні двокрили (комарі, москити та ін.).

У ссавців зустрічають ті самі, що й у птахів групи паразитичних найпростіших (амеби, трипазономи, кокцидії, гемоспоридії, інфузорії), а також інші джугуикові, зокрема, лейшманії та апікомлекси, такі як саркоспоридії, токсоплазми та ін. З гельмінтів, як і у птахів, поширені різноманітні трематоди, цестоди (відносно менше видів), багато різних паразитичних нематод, натомість акантоцефал небагато. Ссавці і проміжними або паратенічними хазяями деяких трематод і цестод, рідше нематод. На ссавців нападають кровосисні п'явки, а також кровосисні кліщі тих самих груп, що і на птахів. З паразитичних кліщів специфічними для ссавців є демодекси, також поширені коростяні кліщі. З паразитичних комах відомі воші, що паразитують винятково на ссавцях, а також волосіїди, близькі до пухоїдів. Характерні для ссавців також оводи з різних груп, які паразитують на личинковій стадії. Водночас на ссавцях зустрічаються різні види бліх, клопи, мухи-кровососки, що нападають для ссання крові або постійно живуть у шерсті тварин, інші кровосисні види мух, гедзі, комарі, мошки, москити тощо. Є навіть ектопаразитичні жуки. На водних ссавцях трапляються паразитичні ракоподібні (веслоногі, вусоногі та ін.).

Паразитичні найпростіші є збудниками таких страшних інвазійних хвороб людини, як малярія різних типів, сонна хвороба, лейшманіоз, хвороба Чагаса, амебна дизентерія, а також токсоплазмозу, трихомо-

нозу, лямбіозу та ін. У людей зареєстровано майже 300 видів гельмінтів, які, зокрема, спричинюють небезпечні хвороби – трематодози, такі як опісторхоз, клонорхоз, парагонізм, шистозоматоз; цестодози, зокрема ехінококоз та альвеококоз, дифілоботриоз, теніози, а також різноманітні нематодози – аскаридоз, трихінельоз, ришта, дифіляріоз та різні тропічні філяріати. На людині паразитують різні кліщі, зокрема коростяні та демодекси, та комахи (воші). Для ссання крові нападають кровосисні кліщі і комахи (гнус). Детальніше паразити та паразитози людини, в тому числі й такі, що мають особливе значення для населення України, розглядатимуться у другій частині курсу паразитології – „Спеціальна паразитологія.”

Надпаразитизм (гіперпаразитизм)

Серед хазяїв паразитів, як уже відзначалось раніше, є не тільки вільноіснуючі тварини, але й інші паразитичні організми. Паразитизм певних паразитичних тварин на тілі або у тілі інших паразитів отримало назву **надпаразитизм (гіперпаразитизм)**.

Надпаразитизм, особливо двоступеневий, зустрічається в природі досить часто. Власні паразити є навіть у деяких паразитичних найпростіших, наприклад паразитичні амеби з опалін, які живуть у кишечнику амфібій. До того ж такі амеби розповсюджуються з цистами, які час від часу утворюють їхні хазяї – опаліни. Відомі також сисні інфузорії, що паразитують на ендосимбіотичних інфузоріях з кишечника коней. У багатьох найпростіших, напр., грегарин, мікроспоридій, інфузорій зареєстровані специфічні для них види мікроспоридій. Відповідні мікроспоридії здатні також паразитувати в різних гельмінтах: трематодах (маритах та церкаріях), цестодах, нематодах, а також у паразитичних комах (блохи та ін.). Деякі паразитичні найпростіші можуть оселятися як у статевій системі нематод, що є паразитами кишечника птахів, так і безпосередньо в кишечнику хазяїна, а також передаватися від однієї особини хазяїна до іншої через яйця нематод (трансоваріально), прикладом чого можуть слугувати гістомонаси з індиків. Існують нематоди-оксіуриди *Anractis trematophila*, які паразитують переважно в кишечнику трематод *Nematophila granae* з кишечника певного виду черепах, проте можуть жити і в товстому кишечнику цієї самої черепахи. Відомий перехід ектопаразитичних інфузорій – триходин із зябер риби – на їхніх паразитів – моногеней. У відносно великих за розміром

паразитичних найпростіших знаходили навіть багатоклітинних паразитів (нематоди з інфузорій, які живуть в кишечнику даманів).

У гельмінтів інколи зустрічаються личинки інших гельмінтів, зокрема метацеркарії трематод --стригеїд у редіях ехіностоматид. Личинки-партеніти деяких трематод жаб, оселяючись у гепатопанкреасі моллюска, поїдають личинок інших трематод, шистозом людини, якщо останні там були. Багато гельмінтів (трематоди, цестоди, акантоцефали) здатні прикріплюватися до поверхні тіла інших гельмінтів – співмешканців одного й того ж кишечника хазяїна. Особливо слід відзначити, що нерідко саме паразитичні комахи є проміжними хазяями, тобто обов'язковою ланкою життєвого циклу певних гельмінтів їх спільного хазяїна – хребетного. Це, наприклад, мушкетери – для цестоди – дипілідіума собак і котів (і людини), пухощі – для нематод – кардіофілярій лебедів.

Досить часто двоступеневий паразитизм зустрічається серед паразитичних ракоподібних, зокрема і тих, що оселяються на вільно існуючих раках. Серед них можна згадати знахідки паразитичних копод на сакулінах крабів або паразитичних копепод на ізоподах і десятиногих раків.

Багато подібних двоступеневих систем утворюють паразитичні комахи. Так, їдці та мухи-тахіни можуть оселятися на інших їдцях. Такі гіперпаразити нерідко перешкоджають розведенню їдців з метою їх використання у біологічних методах боротьби з шкідниками сільськогосподарських культур. В деяких випадках утворюються дуже складні системи взаємовідносин комах-шкідників, їх паразитів з числа комах та гіперпаразитів останніх, серед яких можуть бути і найпростіші (мікроспоридії, грегарини тощо). У таких системах зустрічається і триступеневий, і навіть чотирьохступеневий гіперпаразитизм.

Прикладами триступеневого гіперпаразитизму може бути паразитування мікроспоридій в нематодах, які у свою чергу оселяються в паренхімі цестод з риб, або паразитування їдців-хальцид на лялечках паразитичної мушки, що розвиваються в рослинах – паразитах інших квіткових рослин.

СТАНОВЛЕННЯ ПАРАЗИТИЧНОГО СПОСОБУ ЖИТТЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ ПАРАЗИТІВ

Походження паразитизму та шляхи переходу від вільного до паразитичного способу життя

Походження паразитів від вільноіснуючих „предків” сумнівів не викликає. Про це однозначно свідчать спільний план будови, спільні морфологічні риси, притаманні групам, де об’єднані види, що ведуть вільний спосіб життя, і паразитичні види. Це характерно, зокрема, для плоских червів, серед яких є вільноіснуючі вільчасті черви (турбеларії) та дуже подібні до них трематоди та моногеней. Ще менше відрізняються паразитичні і вільноіснуючі круглі черви (нематоди). Багато спільного мають вільноіснуючі і паразитичні комахи, зокрема бліх виводять від двокрилих. У багатьох групах існують перехідні форми, а в деяких випадках можна побудувати ряди поступового переходу від вільного способу життя до паразитизму. Такі ряди поетапних морфологічних перетворень відомі для паразитичних ракоподібних. До того ж у багатьох випадках паразитичний спосіб життя притаманний лише певним поколінням або деяким стадіям життєвого циклу (личинкам чи, навпаки, дорослим), або навіть особинам однієї статі (зазвичай самкам).

Паразитичні форми виникли на самому початку розвитку життя на Землі, майже одночасно з вільноіснуючими організмами. Незалежно від того, яку групу – хемотрофів, автотрофів чи гетеротрофів вважати первинною, виникнення паразитів було неминуще, оскільки воно зумовлене прагненням природи до максимальної економності кругообігу речовин і енергії у біосфері. Вибух видоутворення і поширення різноманітних паразитичних організмів співпадає з появою різних груп червів (силур-девон.)

Зазвичай потенційна здатність переходу до паразитичного способу життя тієї чи іншої групи тварин зумовлена наявністю певних морфологічних, фізіологічних, екологічних та інших преадаптацій, мова про які піде пізніше. Власне, перехід від вільного до паразитичного способу життя міг відбуватися кількома шляхами. Це простежується як для ектопаразитів, так і для ендopазитів.

Перехід до ектопаразитизму

У цілому перехід від вільного життя до ектопаразитизму дещо простіший, легший з огляду на те, що у таких випадках середовище існування змінюється меншою мірою. Розрізняють п'ять головних шляхів такого переходу.

1. Найпростіший „прямий” шлях – **через інші форми симбіозу – синойкію (епіойкію) та інші форми коменсалізму.** У багатьох групах тварин можна побудувати ряди видів, які починаються з вихідних сидячих видів, що мешкають на мертвому субстраті – камінні, уламках коралових скелетів, порожніх черепашках молюсків, інженерних спорудах, кораблях тощо, через випадкове оселення на черепашках живих молюсків, панцирах ракоподібних, шкірі китів до справжнього паразитування винятково на покривах живих тварин – хазяїв. Відомим прикладом є вусоногі раки, серед яких є й такі, що живуть лише на шкірі китів чи навіть здатні досить глибоко занурюватися в її товщу, а кореноголові та сакуліни з крабів є мезопаразитами.

2. Другий шлях – **через живлення органічними залишками.** Деякі групи тирогліфойдних та акароїдних кліщів – мешканців нір та гнізд, перейшли до живлення на хазяях цих помешкань, споживаючи лусочки епідермісу та виділення шкірних залоз, а далі до постійного оселення на хазяях (перові кліщі), і до живлення його живими тканинами (коростяні кліщі). Подібним шляхом перейшли до паразитизму і комахи-пухоїди.

3. Через **некрофагію**, живлення мертвими тваринами перейшли до паразитичного способу життя деякі кліщі й комахи, зокрема мухи-саркофагіди та вольфартова муха, личинки якої оселяються в ранах теплокровних тварин, в тому числі і людини.

4. Ще один можливий шлях до паразитичного способу життя – **через хижацтво.** Зокрема, це стосується п'явок, серед яких проміжною формою можна вважати кінську п'явку, яка споживає дрібних гідробіонтів як хижак, але нерідко нападає на великих тварин (і людину), висмоктуючи кров. Наступним шаблем пристосування до паразитизму є такі суто паразитичні п'явки, як проктоклексиси птахів чи суходільні тропічні п'явки, які нападають і на людей. Подібним чином хижі турбеларії – рабдоцели вважаються вихідними для моногеней. Серед турбеларій є також епіойки (темноцефали), які живуть на ракоподібних і живляться як хижаки іншими дрібними організмами, що є на тілі раків, тоді як ектопаразитичні моногеней живляться

слизом, кров'ю і тканинами покривів хазяїна. Серед інфузорій-сукторій також є хижаків та паразити інших інфузорій.

5. Один із поширених шляхів переходу до паразитизму – **через гематофагію (кровосання)** притаманний багатьом групам членистоногих, зокрема комах. Прослідковується певний ряд етапів від короточасних нападів для ссання крові (комарі, мошки, москити, гедзі, деякі тропічні клопи) через оселення у помешканні хазяїна (нори, гнізда, печери, оселя людини) – деякі клопи (блощиці), блохи та ін., до мух-кровососок, які оселяються на хазяїні у дорослій стадії, до постійного перебування всіх стадій розвитку на тілі хазяїна (безкрилі мухи-кровососки з овець, воші).

Перехід до ендopаразитизму

Перехід від вільного життя до ендopаразитизму складніший, оскільки ендopаразити повинні бути пристосованими до життя у внутрішньому середовищі (у порожнистих органах, порожнині тіла, тканинах, у крові, внутрішньоклітинно) хазяїна. Так само можливі кілька різних шляхів переходу від вільного способу життя до ендopаразитизму.

1. Один з можливих шляхів, що веде до ендopаразитизму, пролягає через **ектопаразитизм**. Так, переважна більшість паразитичних інфузорій–триходин є ектопаразитами риб, проте серед них трапляються і ендopаразити, що оселяються у сечовому міхурі, сечопроводах і яйцепроводах цих хазяїв. Нечисленні види ендopаразитів є і серед моногеней, це політоми з сечопроводів та сечового міхура амфібій чи глотки та дихальних шляхів черепах. Певно, такий шлях пройшли і оводи – паразити навколоносних порожнин, шлунка та кишечника копитних. Їхні предки могли бути подібними до вольфартових мух, паразитуючих у ранах ссавців. Подібне походження мали і кліщі демодокси, які напевно походять від кліщів, які живуть в епідермісі ссавців.

2. Найбільша група ендopаразитів – мешканці шлунково-кишкового тракту. Більшості з них притаманний первинний ендopаразитизм, тобто вони перейшли до паразитування у травній системі хазяїв **безпосередньо від вільного способу життя**. Цьому сприяли умови, за яких певні види вільноіснуючих тварин досить регулярно потрапляли до травного тракту майбутніх хазяїв. Деякі з таких тварин були переважно сапрозойними тваринами, преадаптованими до життя

в анаеробних умовах. Серед ґрунтових та водних нематод є види, здатні в разі потрапляння до кишечника ґрунтових олігохет чи слимаків поводитися як **факультативні паразити**. Вони навіть досягають більших розмірів і продукують більше яєць, ніж особини, що розвиваються в звичайних для них умовах. Серед нематод-рабдитид є несправжні паразити, скоріше, коменсали, що живуть в кишечнику деяких ссавців, наприклад пробстмаєри коней. У інших нематод цієї групи в життєвому циклі чергуються вільноіснуючі та паразитичні генерації. У багатьох нематод личинки ведуть вільне життя, тоді як статевозрілі стадії є паразитами, наприклад, стронгіліди – збудники так званих пасовищних інвазій трав'янистих ссавців. Поетапне скорочення вільноіснуючих стадій в процесі еволюції призвело до виникнення таких форм, у яких взагалі немає стадій, що знаходяться поза хазяїном (напр. філярії, у яких чергуються безхребетні і хребетні хазяї), або навіть весь цикл розвитку відбувається в одній особині хазяїна (трихіNELI). Такі ряди форм відомі серед багатьох груп найпростіших: амеб, джугутикових – трихомонад, трипаносом, а також инфузорій.

3. Паразити, що живуть поза травним трактом хазяїна в інших органах і тканинах (парентеральні), здебільшого походять від **предків, які пройшли етап паразитування в кишечнику**. Так, на найпростіших – кокцидіях можна прослідкувати послідовні етапи процесу переходу від паразитування в кишечнику, печінці через паразитування у тканинах різних органів до паразитування у клітинах крові. В останньому випадку у циклі розвитку беруть участь кровосисні кліщі, проте хребетні заражаються не через укуси кліщів, а лише в разі поїдання інвазованих членистоногих. Так само через поїдання одних тварин іншими здійснюється циркуляція токсоплазм, у яких лише одна стадія розвитку відбувається поза хазяїном. Наступним етапом є життєвий цикл плазмодіїв, з кишечником хребетних уже зовсім не пов'язаний.

Вважають, що первинними хазяями трипаносом були комахи, у яких вони мешкали в кишечнику, а до хребетних вони перейшли після появи у деяких комах пристосування до живлення кров'ю останніх. У хребетних трипаносоми були первинними паразитами крові, потім вони дали початок паразитам інших тканин і органів (лейшманії), а деякі зовсім втратили зв'язок як з членистоногими, так і з кров'ю (збудник парувальної хвороби коней). Подібним чином джугутикові – кишкові паразити деяких комах, що живились соками рослин, перейшли до паразитування на певних стадіях життєвого

циклу в судинній системі рослин (лептомонади). Інші паразити рослин пов'язані своїм походженням з вільноіснуючими сапрофагами (фіто-нематоди, деякі комахи) або перейшли до паразитування через живлення вегетативними частинами рослин (численні паразитичні комахи).

Адаптації до паразитичного способу життя

Пристосування до паразитичного способу життя вимагає суттєвої перебудови організму, порівняно з вільноіснуючими предками та спорідненими групами тварин, які не є паразитами. Найпомітнішими є морфологічні адаптації, особливо відмінності у зовнішньому вигляді паразитів. Проте зміни стосуються не лише зовнішньої або внутрішньої будови, відбувається також пристосування до певного типу паразитування фізіології та біохімії, обміну речовин в цілому. Як уже зазначалося, перехід до паразитизму полегшується за наявності тих чи інших **преадаптацій** біохімічного, фізіологічного чи морфологічного характеру. Прикладом може слугувати пристосованість до життя в анаеробних умовах, сапрофагія, детритофагія, некрофагія тощо. У таких групах паразити менше відрізняються від вільноіснуючих родичів. Загалом ектопаразити, які відчувають безпосередній вплив навколишнього середовища, змінюється менше, ніж ендopазарити. Ще менше відрізняються від споріднених груп тимчасові паразити – гематофаги. У той же час у деяких випадках встановити місце паразита в системі царства тварин буває дуже важко. Наприклад, сакуліни на паразитичних стадіях життєвого циклу зовсім не схожі на ракоподібних.

Ступінь адаптивних змін пов'язана з цілим комплексом таких факторів, як давність переходу групи від вільного до паразитичного способу життя, різні темпи морфологічної еволюції, притаманні різним групам тварин (іншими словами, різний ступінь морфологічної консервативності), нарешті з тим, наскільки суттєво змінюються параметри середовища перебування паразита порівняно з середовищем, у якому мешкали його вільноіснуючі предки. Наприклад личинки двокрилих комах, що живуть у детриті, в трупах, у некротизованих тканинах інших тварин чи рослин і врешті в неушкоджених тканинах іншого організму, відрізняються мало. Так само й нематоди з кишечника комах або хребетних мало відрізняються від ґрунтових нематод, тоді як філярії, тканинні паразити, відрізняються значно більше.

Морфологічні адаптації варто розглянути детальніше. Головні напрямки морфологічних змін у паразитів – це, з одного боку, спрощення, деградація частини систем і органів (локомоції, травлення, дихання тощо), а з іншого – виникнення певних органів та структур (прикріплення або фіксації, захисних пристосувань, особливої будови покривів тіла тощо). Звертає на себе увагу пріоритетний розвиток репродуктивної системи у більшості паразитів („закон великої кількості яєць”). Також слід зазначити, що у найпростіших, що не є внутрішньоклітинними паразитами, відбувається значне ускладнення структурної організації тіла. Далі наводяться деякі приклади морфологічних адаптацій паразитів.

Форма тіла. У ектопаразитів зазвичай спостерігається сплющення тіла у дорсовентральному напрямку. Така форма тіла у багатьох найпростіших (триходини), різних гельмінтів (немертини-малакобделли, поліхети-мізостоміди), п'явок, раків-бранхіур, вошей, мух-кровососок. У деяких випадках це є преадаптацією (моногенезі з плоских червів, деякі кліщі, клопи). Інколи ектопаразити сплюснені з боків (блохи). Паралельно нерідко відзначають спрощення членування тіла та редукцію кінцівок, як у паразитичних раків та багатьох інших членистоногих, паразитичних анелід тощо.

У багатьох паразитів кишечника водночас зі сплющенням, яке для паразитичних плоских червів є преадаптацією, а для найпростіших грегарин – пристосуванням до умов паразитування, спостерігається витягування тіла, яке до того ж часто супроводжується його членуванням (грегарини, гіпермастигінни, цестоди, акантоцефали). У інших паразитів травного каналу може відбуватися перетворення тіла на своєрідний присосок (найпростіші лямблії, різні види трематоди). Витягування тіла спостерігається також у паразитів вузьких протоків та судин (трематоди-шистозоми тощо). Багато паразитів порожнин тіла і тканин мають кулясту чи веретеноподібну форму або стають галузистими чи коренеподібними.

Розміри тіла зазвичай збільшуються порівняно з вільноіснуючими родичами, наприклад розміри водних і ґрунтових нематод становлять міліметр і менше, а розміри паразитичних сягають сантиметрів, десятків сантиметрів і навіть метрів, є й велетні довжиною 10–15 м і навіть до 30 метрів.

Забарвлення тіла. Паразити зазвичай безбарвні. Забарвлені види частіше трапляються серед ектопаразитів, забарвлення яких може бути маскувальним (пухоїди лисух вугільно-чорні, лебедя – білі,

а хижих птахів – смугасті), але окремі забарвлені види є і серед ендопаразитів, наприклад, акантоцефал, трематод, цестод.

Органи фіксації є характерною ознакою паразитів, особливо ектопаразитів та паразитів трубчастих органів, по яких рухається рідина. Серед них розрізняють хитиноїдні органи різної будови: гачки, шипи, клапани, „розпірки” тощо та м'язові, переважно присоски та присмоктувальні щілини чи борозни. Закріплення може забезпечувати певна форма тіла чи його частин, довгі відростки, спеціалізовані кінцівки, особливі жалючі нитки, подібні до таких кишковопорожнинних.

Травна система може зазнавати, як вже зазначалося, редукції та спрощення аж до повного зникнення (грегарини та опаліни з найпростіших, цестоди та гірокотиліди з плоских червів, акантоцефали, а також деякі трематоди, нематоди, паразитичні червоподібні молюски та раки) чи, навпаки, відбувається її гіпертрофія (наприклад, у членистоногих-кровососів та таких гематофагів, як п'явки та деякі нематоди).

Нервова система зазвичай зазнає спрощення, а органи чуття (очі, органи рівноваги, тощо) паразити часто втрачають зовсім. У багатьох випадках також редукуються чи втрачаються і **органи локомоції** (крила, кінцівки).

Статева система паразитів зазнає багатьох змін. Значна частина паразитів є герматофродитами, що може бути успадкованою від предків (плоскі черви) чи набутою ознакою (деякі нематоди), хоча серед паразитів трапляються і вторинно роздільностатеві форми (деякі трематоди і цестоди). Зазвичай репродуктивні органи розвиваються надзвичайно, інколи витісняючи на певних стадіях розвитку всі інші системи органів і зрілі особини можуть перетворюватися на мішечок з яйцями. Прикладом одного з крайніх випадків є паразити джмелів – нематоди-сферулярії, у яких матка вивертається назовні і поступово збільшується, у багато разів перевищуючи розміри тіла, яке у зрілих нематод видається маленьким додатком до величезної матки.

Разом з морфологічними змінами пристосуванням до паразитизму можна вважати і виникнення **явища чергування хазяїв**, чергування вільноіснуючих і паразитичних стадій хазяїв у перебігу складного життєвого циклу, або ж чергування різних поколінь, паразитичних і непаразитичних, роздільностатевих і герматофродитних або партеногенетичних.

За місцем і значенням у життєвому циклі розрізняють **проміжних хазяїв**, перебуваючи в яких паразит не розмножується або розмно-

жується лише нестатевим шляхом. Інколи таких хазяїв може бути два-три, які по черзі змінюють одне одного (перший, другий тощо), і в яких, відповідно, розвиваються різні стадії личинок. У багатьох випадках роль проміжних хазяїв виконують безхребетні тварини, тоді як статевозрілі особини є паразитами хребетних. Трапляються, однак, і протилежні ситуації (малярійний плазмодій, для якого людина – проміжний хазяїн).

У багатьох паразитів в життєвому циклі можуть брати участь так звані *паратенічні* (резервуарні) хазяї, які не є обов'язковою ланкою. Личинки паразита, випадково потрапивши в організм такого хазяїна, звичай за схемою жертва-хижак, у ньому не розвиваються або ростуть та розвиваються лише в межах однієї стадії, зберігаючи здатність до зараження наступного специфічного хазяїна. Останній хазяїн, а саме такий, у якому паразит може розмножуватися статевим способом, носить назву *остаточного (дефінітивного)*. У такому хазяїні закладається наступна генерація паразита, яка у вигляді яєць, личинок чи інших стадій розселення, потрапляє у зовнішнє середовище, а потім, інколи безпосередньо, без виходу у зовнішнє середовище, у нову особину хазяїна, відповідно до особливостей життєвого циклу, починаючи новий його оберт.

ЖИТТЄВІ ЦИКЛИ ТА ШЛЯХИ ЦИРКУЛЯЦІЇ ПАРАЗИТІВ В ЕКОСИСТЕМАХ

Загальні положення

Для багатьох паразитів проникнення в чергового хазяїна є непростю задачею. Зазвичай для цього слугують певні стадії розвитку, які мають полишити хазяїна і вийти у зовнішнє середовище – так звані *стадії розселення* або *пропагативні стадії*. Для виживання поза хазяїном такі стадії повинні бути досить стійкими до широкого діапазону параметрів абіотичних факторів середовища: температури, вологості, солоності, концентрації іонів водню, сонячної радіації тощо. У багатьох випадках у зовнішньому середовищі відбувається більша чи менша частина онтогенезу паразитів, метою якої є досягнення такої стадії розвитку, яка здатна існувати в хазяїні – *інвазійної стадії*. Врешті паразит на такій стадії має знайти придатного для подальшого життя хазяїна і проникнути в його організм, або так чи інакше збільшити ймовірність, шанс пасивного потрапляння до нього. Головними способами розв'язання протиріч, що виникають на цьому шляху, є збільшення плодючості, ускладнення циклів розвитку та виникнення чергування поколінь.

В залежності від особливостей життєвого циклу, стійкість і тривалість життя у зовнішньому середовищі може суттєво різнитися. Мірацидії трематод, онкомірацидії моногеней, корацидії нижчих цестод живуть у воді від 6–8 годин до 2–3 діб, допоки не витратять накопичений за час ембріогенезу глікоген. Натомість личинки багатьох так званих пасовищних нематод – стронгілат можуть зберігати життєздатність та інвазійність протягом кількох місяців навіть за повного їх висихання або заморожування до -10°C , а за повернення сприятливих умов продовжують розвиток, якщо він не був закінчений, до інвазійної стадії. Ще стійкішими є яйця і цисти багатьох паразитів. Так, яйця аскарід роками витримують знаходження у досить концентрованих розчинах формаліну, сулеми, мідного купоросу, різних кислот та лугів.

З іншого боку, тривалість життя різних паразитів у хазяїні може суттєво різнитися. У паразитів тварин з короткою тривалістю життя

(інфузорії, коловертки тощо) термін їх життя співпадає з тривалістю життя хазяїна – не більше кількох діб. Політоми жаб також живуть стільки ж, скільки і їхні хазяї – до 5 років. У багатьох паразитів тривалість усього життєвого циклу обмежується одним сезоном або він є однорічним, зокрема у багатьох паразитів риб або перелітних птахів. Значно довше можуть жити в хазяїні паразити тварин з більшою тривалістю життя. Так, для паразитів людини, зараження якими відбувається лише у певних, зокрема, теплих країнах, встановлено, що трематоди-шистозоми жили до 28 років, деякі цестоди, наприклад стьожак широкий – понад 25 років, тропічні філярії – лоса – 15 років, нухерерія – 12 років після повернення хворого з регіону зараження.

Проте і серед паразитів людини є види з невеликою тривалістю життя, наприклад аскариди, які живуть в хазяїні 9–11 місяців, рідко трохи більше. Ще менша тривалість життя однієї генерації гостриків (близько 1 місяця), самки трихінел живуть в кишечнику до відкладення личинок 2–3 тижні, самці – ще менше. Серед гельмінтів птахів є види, наприклад дрібні трематоди-мікрофаліди, марили яких живуть в кишечнику лише кілька діб, а цестоди-лігули в кишечнику хазяїна досягають зрілості і продукують яйця протягом 7–10 діб. Слід зазначити, що це тривалість життя лише однієї статевозрілої стадії в остаточному хазяїні, термін же розвитку і подальшого «очікування» личинкових стадій, в тому числі і в проміжних та паратенічних хазяях, може тривати від кількох діб до кількох місяців і навіть років, наприклад, лігули в другому проміжному хазяїні чи партеніти трематод у моллюсках.

Аби відмінності різних типів життєвих циклів паразитів були зрозумілішими, спочатку слід розглянути певні загальні особливості розмноження та розвитку паразитичних організмів. Ектопаразити зазвичай не мають труднощів із зараженням нових особин хазяїв, тому їх плодючість відносно невелика. Так, самки коростяних кліщів за життя відкладають лише 20–100 яєць, воші – 140–300 яєць (залежно від виду), приблизно така ж кількість яєць у бліх. Кілька сотень яєць також відкладають багато які ектопаразитичні черви-моногенії. Кількість нащадків ендопаразитичних червів на кілька порядків більша. Самка людської аскариди за життя (до 1 року) відкладає близько 64 млн яєць, цестоди, зокрема цін'як неозброєний, продукує майже 1,5 млн яєць за добу, що становить 550 млн яєць за рік, а за життя, яке може тривати 20 років і більше – до 10 млрд яєць. З огляду на те, що зараженість населення останнім паразитом у розвинених країнах уже багато років тримається на одному, дуже низькому, рівні,

можна вважати, що з тих 10 млрд нащадків виживає лише один, досягаючи статевої зрілості і залишаючи своїх нащадків.

У яйцях багатоклітинних паразитів відбувається ембріональний розвиток, який завершується формуванням личинки. Цей процес може проходити у зовнішньому середовищі, коли яйце знаходиться у ґрунті (напр. у аскарид і волосоголовців) або у воді (стьожак широкий). У такому разі успішний ембріогенез обмежений такими абіотичними факторами, як оптимальна температура, наявність кисню, певна вологість, солоність води чи відповідні характеристики ґрунту. Часто розвиток личинок в яйцях відбувається в організмі хазяїна за час, коли яйця проходять з місця відкладання їх паразитом до місця виходу з тіла хазяїна назовні. Наприклад, яйця легневих нематод проходять з мокротинням по бронхіолах, бронхах, трахеї, гортані, потрапляють у ротову порожнину і далі через весь кишково-шлунковий тракт, врешті решт виходячи назовні з фекаліями.

Є чимало паразитів, у яких ембріональний розвиток проходить у яйцях, що знаходяться в матці материнського організму (акантоцефали, вищі цестоди, деякі трематоди та нематоди). У деяких з них вилуплення личинок з яєць може відбуватися тут таки у нижніх відділах матки і самка відкладає не яйця, а личинок (живонародження), наприклад, у багатьох нематод-філярій, трихітел, ришти та ін. Личинки можуть не виходити з яйця в зовнішнє середовище і тоді наступний хазяїн заражається, ковтаючи яйця з їжею чи водою. У інших видів личинка, що вилуплюється з яйця, певний час веде вільний спосіб життя. Зазвичай цей період короткотривалий і обмежується часом, потрібним для того, аби личинка знайшла сприятливого хазяїна і потрапила до нього, активно чи пасивно. У інших випадках вільне життя може тривати досить довго і личинка за цей час проходить певні етапи онтогенезу. Вільноіснуючі личинки мають деякі таксиси, які полегшують зустріч з потрібним хазяїном, вони здатні перемішуватися за градієнтом певних фізичних величин, наприклад, тяжіння (позитивний чи негативний геотаксис), коли личинки нематод-стронгілід трав'яїдних ссавців піднімаються по траві вгору, освітлення (фототаксис), тиску (баротаксис), температури (термотаксис), вологості, солоності води тощо. Личинки деяких тканинних нематод-філярій, яким притаманне живонародження, зазвичай циркулюють в крові хазяїна, в якому живуть самки цих нематод. У таких випадках вони можуть потрапити до наступного хазяїна – хребтного лише за допомогою так званого *переносника (передавача)*, який одночасно є і проміжним хазяїном, у якому про-

ходять певні етапи розвитку личинок. Відповідно до біології переносника личинки того чи іншого виду філярій з'являються у крові периферійних судин вдень (гедзі, мухи), вночі (москити, комарі) чи ввечері та вранці (мошки).

Проміжні хазяї, які вже згадувались, є і в багатьох інших паразитів, яких називають **гетероксенними**. Такі гельмінти називаються **біогельмінтами**, на відміну від тих, яйця або личинки яких розвиваються у зовнішньому середовищі і які називаються **геогельмінтами** і є **гомоксенними** паразитами. Проміжний хазяїн може бути один (дисксенний цикл), два (триксенний цикл) а інколи і більше. У деяких паразитів в проміжних хазяях відбувається нестатеве розмноження. Зазвичай це **брунькування** різного типу (наркомедузи, поліподіум, деякі цестоди та паразитичні ракоподібні), рідше зустрічається **поліембріонія** (паразитичні комахи). Особливою формою розмноження є **партеногенез (педогенез)**, зокрема у трематод.

У багатьох випадках між проміжним та остаточним хазяїном може вводитись ще один, необов'язковий для подальшого розвитку, хазяїн – **паратенічний** (резервуарний). Цей хазяїн у багатьох випадках є дуже шкідливим для полегшення, сприяння, збільшення шансів личинок на те, щоб успішно дістатися справжнього остаточного хазяїна за профічними ланцюгами типу «жертва-хижак». Проте в дійсності частина паратенічних хазяїв нерідко виконує роль своєїрідної пастки, накопичуючи та елімінуючи певну частину популяції паразитів.

Головні типи життєвих циклів

Розрізняють кілька типів життєвих циклів або циклів розвитку паразитів (Догель, 1947) у залежності від того, чи є у певному циклі чергування поколінь (два або більше кратне статеве розмноження), чи немає і яку кількість різних хазяїв послідовно змінює паразит протягом одного циклу. Також враховується наявність статевого чи нестатевого розмноження паразита у певному хазяїні і, відповідно, накопичення деякої кількості паразитів (ендогенна агломерація). Усі типи життєвих циклів об'єднуються в дві великі групи*.

* (Хеми життєвих циклів побудовані за принципами, запропонованими Догелем В.О. (1947) зі змінами та доповненнями.

I. Життєві цикли без чергування поколінь

A. Без зміни хазяїна та ендогенної агломерації



D – дисперсія (розсіювання стадій розселення);
X – хазяїн (єдиний або остаточний); ♀♂ – статеве розмноження

Такі життєві цикли характерні для деяких найпростіших (еугрегарини), багатьох гельмінтів з моноксенним циклом (моногеней, аспідогастри, нематоди-геогельмінти), п'явок, паразитичних раків.

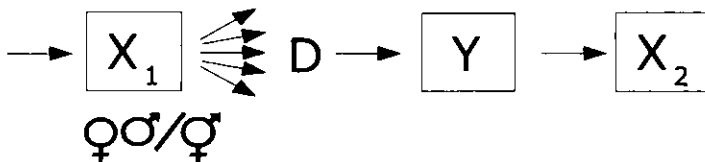
B. Без зміни хазяїна з ендогенною агломерацією



En A – ендогенна агломерація (розмноження в хазяїні)

Такий життєвий цикл звичайний для багатьох найпростіших (амеби, джгутикові-лямблії та ін.), яким притаманне нестатеве розмноження, поділ.

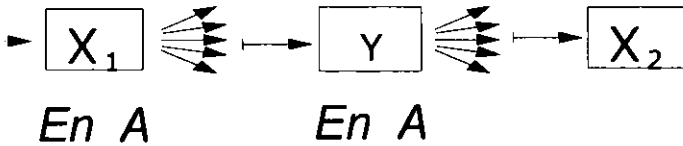
V. Одноразова зміна хазяїна без ендогенної агломерації



♀♂/♀ – статеве розмноження роздільностатевих або гермафродитних особин; Y – проміжний хазяїн

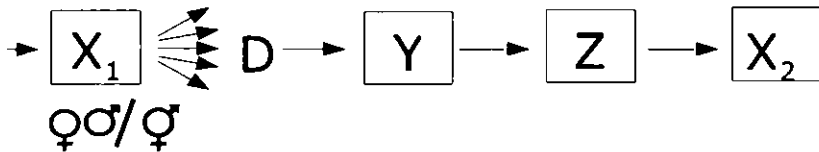
Життєві цикли такого типу з чергуванням остаточного та проміжного хазяїв (диксенні) зустрічаються у багатьох гельмінтів (більшість цестод, акантоцефал і нематоди-біогельмінти), ракоподібних тощо.

Г. Одноразова зміна хазяїна з ендегенною агломерацією



Такі життєві цикли зустрічаються серед паразитичних найпростіших, „проміжним” хазяїном яких можуть бути кровосисні членистоногі, в яких, так само, як і в «остаточних» хазяях-хребетних відбувається нестатеве розмноження шляхом поділу, а статевий процес взагалі невідомий (трипаносоми, піроплазми тощо).

Д. Дворазова зміна хазяїв без ендегенної агломерації

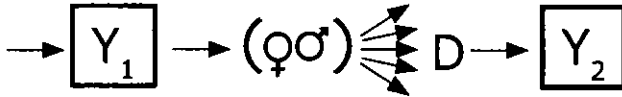


L. – другий проміжний хазяїн

Прикладом такого триксенного життєвого циклу є розвиток цестод-стьожаків, лігул, спірометр, у яких послідовно чергуються два проміжні хазяї. Тільки в другому проміжному хазяїні розвивається друга личинкова стадія, здатна заражати остаточного хазяїна і яка є для нього інвазійною.

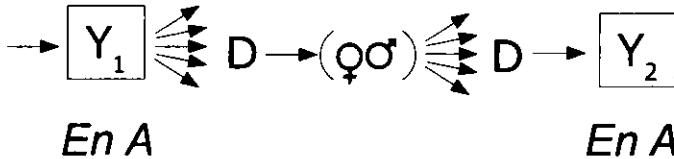
Розглянутим вище типам розвитку притаманний розвиток статевозрілих стадій і статеве розмноження в хазяїні, який визначається як остаточний (дефінітивний). Таким хазяїном можуть бути як безхребетні, так і хребетні тварини. Дисперсія стадій розселення (пропагандивних стадій) у багатьох паразитів може супроводжуватися їх більш або менш значним розвитком у цисті чи яйці, або безпосередньо у зовнішньому середовищі.

Натомість життєві цикли ларвальних паразитів, у яких саме личинкові, нестатевозрілі, стадії розвиваються в хазяїні (зазвичай одному), якого у цьому разі можна прирівняти до проміжного, мають своєрідний характер. З огляду на те, що у такому хазяїні не відбувається нестатевого розмноження, цей цикл певною мірою близький до розглянутого вище типу ІА (без зміни хазяїна та ендогенної агломерації). Його можна зобразити таким чином:



(♀♂) – статеве розмноження в зовнішньому середовищі

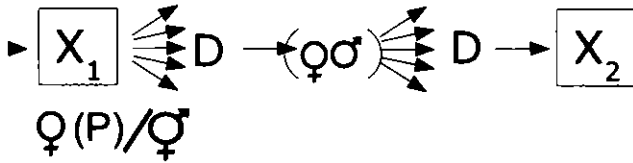
Рідше у ларвальних паразитів відбувається розмноження у хазяїні, наприклад, поліембріонія у їздців та, відповідно, наявна ендогенна агломерація. Це вже можна розглядати як варіант типу ІБ і зобразити так:



II. Життєві цикли з чергуванням поколінь

В життєвих циклах розглянутих нижче типів чергуються покоління, що суттєво відрізняються одне від одного. Це може бути відмінність за способом розмноження: статеве і нестатеве (вегетативне чи поділ клітин у найпростіших), звичайне статеве та партеногенез тощо. Можуть також чергуватися вільноіснуючі та паразитичні покоління. У цій групі, подібно до першої, також розрізняють кілька типів.

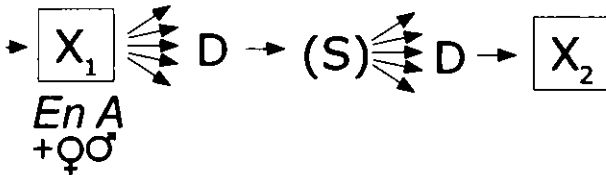
А. Без зміни хазяїна та ендогенної агломерації



♀(P) – розмноження партеногенетичних самок

Такий спосіб розмноження властивий, наприклад нематодам-рабдіазидам та стронгілоїдам, в яких паразитують партеногенетичні самки або, як у деяких ентомопатогенних нематод, паразитичне покоління складають гермафродитні особини.

Б. Без зміни хазяїв з ендогенною агломерацією



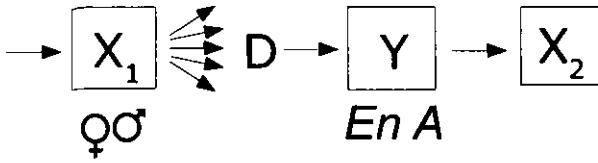
N – спорогонія

Цикл розвитку такого типу характерний, наприклад, для більшості кокцидій, у яких в клітинах певних тканин хазяїна відбувається багаторазове нестатеве розмноження, зокрема шизогонія (*En A*), що імінується статевим розмноженням покоління гамонтів з утворенням игот (знаки самця і самки), а наступне покоління проходить спорогонію у зовнішньому середовищі (S).

В. З одноразовою зміною хазяїна (диксенні цикли) та ендогенною агломерацією

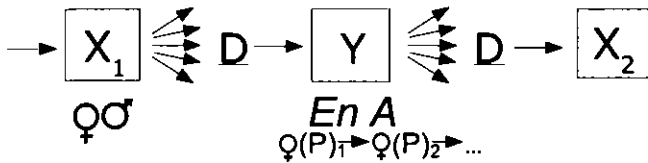
Розрізняють кілька варіантів таких життєвих циклів, найбільш поширеними є такі:

В1 – чергування двох поколінь, що розмножуються: статевозрілого (статеве розмноження) та личинкового (нестатеве розмноження).



Прикладом такого типу можуть слугувати цестоди, личинки яких розмножуються у проміжному хазяїні поділом або брунькуванням (схінококи та альвеококи, мультіцепси та деякі інші).

B2 – чергування кількох поколінь, що розмножуються, одне з яких статевозріле, особини, що розвиваються і розмножуються у певному хазяїні та кілька партеногенетичних поколінь, які, послідовно змінюючи одне одного, розвиваються і розмножуються в іншому хазяїні (одній і тій самій особині)

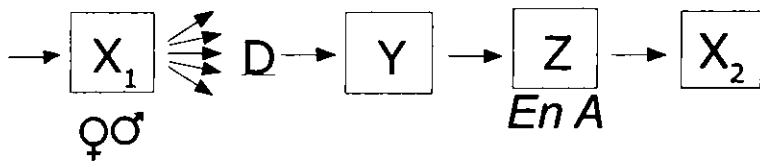


Такий тип життєвого циклу притаманний багатьом трематодам, які не мають справжнього („другого”) проміжного хазяїна.

Г. З дворазовою зміною хазяїв та ендогенною агломерацією

У паразитів, що мають життєві цикли такого типу також розрізняють два варіанти.

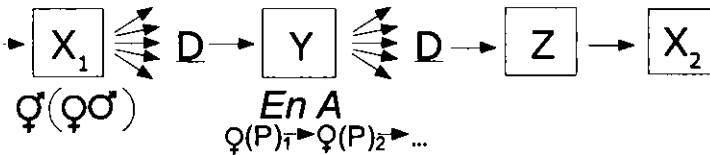
Г1 – чергуються два покоління, одним з яких є статевозрілі особини, які розмножуються статевим шляхом у дефінітивному хазяїні, і ларвальне покоління, здатне розмножуватися нестатевим (поділом чи брунькуванням) у другому проміжному хазяїні.



Такий життєвий цикл притаманний деяким цестодам (спірометри, мезоцестоїди).

Г2 – у паразитів з таким циклом розвитку (переважна більшість трематод), статеве покоління розмножується звичайним статевим шляхом у дефінітивному хазяїні. Наступні партеногенетичні покоління розмножуються у певних видах моллюсків, які умовно вважаються першими проміжними хазяями, а личинки статевого покоління паразитують у «другому» (справжньому) проміжному хазяїні.

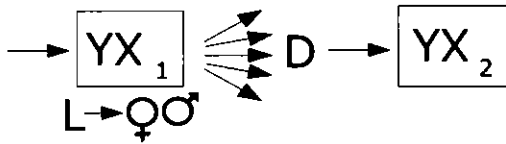
Графічно це можна зобразити так:



Відомо ще два унікальних типи розвитку, коли одна й та сама особина хазяїна виконує послідовно ролі проміжного та остаточного хазяїна, після чого паразитам необхідно потрапити до наступного такого хазяїна. Чергування поколінь у таких циклах також немає, проте може відбуватися зміна батьківського покоління нащадками, наступною генерацією, яка якісно не відрізняється від попередньої.

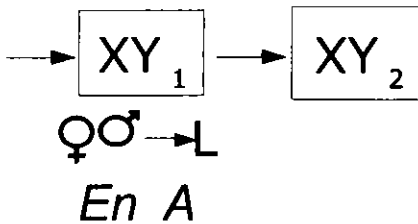
III. Без чергування поколінь, без зміни хазяїна, з послідовною зміною ролі хазяїна

А. Цикл розвитку цестоди *Rodentolepis nana*, паразита людини. У кишечнику людини з яєць цієї цестоди виходять личинки – онкоцерви, які проникають в кишкові ворсинки. У ворсинках розвиваються наступні личинки – цистіцеркоїди (у інших родентолепісів цей етап життєвого циклу відбувається в проміжних хазяях – жуках). Під тиском досить великої личинки ворсинка відмирає, відпадає і перетворюється в порожнину кишки. Цистіцеркоїди звільнюються, прикріплюються до стінки тонкої кишки і виростають у дорослі стробілярні цестоди, що продукують яйця, які виносяться назовні. Можливе і самозараження.



L – личинки

Б. У трихітел, яких відомо кілька видів, зокрема *Trichinella spiralis*, до кишечника хазяїна потрапляють личинки, з яких розвиваються статевозрілі самці і самки. Самки після запліднення відкладають живих личинок. Останні проникають в кровоносні судини стінки кишечника, з кров'ю розносяться по всьому організму, в капілярах м'язів виходять з кровоносного русла і проникають у м'язові волокна. Тут вони інцистуються і розвиваються до інвазійної стадії. Якщо такий хазяїн (жертва) буде з'їдений іншою твариною (хижаком), життєвий цикл трихітели повториться. В цьому випадку відбувається ендогенна агломерація. Графічно це має такий вигляд:



На закінчення огляду життєвих циклів слід коротко зупинитися на узгодженості життєвих циклів паразитів та їхніх хазяїв, які у багатьох випадках збігаються у часі. Особливо це стосується хазяїв, які мають річний життєвий цикл, і прикладом цього можуть слугувати деякі паразити жаб.

Звичайні паразити жаб, найпростіші опаліни, тривалий час розмножуються у кишечнику хазяїна нестатеву, поділом на дві дочірні особини. Весною, в період розмноження жаб значна частина особин паразита, після кількох циклів палінтомії, перетворюється на дрібні форми, які інцистуються і разом з неперетравленими рештками їжі хазяїна потрапляють у воду (жаби в цей час перебувають у водоймах). Ці цисти ковтають молоді пуголовки, у кишечнику яких опаліни вивільнюються і відбувається гаметогенез, копуляція гамет з утворенням зигот. Зиготи знову інцистуються, потрапляють у воду і їх

контають пуголовки старшого віку, які на цей час вже проходять метаморфоз. У кишечнику молодих жаб, які незабаром виходять на суходіл, опаліни розмножуються поділом аж до наступної весни, коли цикл розвитку повторюється.

Подібним є життєвий цикл моногеней жаб та інших амфібій з роду *Polystoma*. У дорослих хазяїв ці паразити живуть у сечовому міхурі. Їхні статеві залози майже цілий рік є неактивними і лише весною починають швидко розвиватися. Яйця дозрівають саме тоді, коли амфібії збираються у водоймах для відкладання ікри, тож яйця полістом також потрапляють у воду і осідають на дно. Відбувається досить тривалий ембріональний розвиток і личинки виходять з яєць саме тоді, коли пуголовки вже вийшли з ікринок. Личинки полістом оселяються на зябрах пуголовок, дуже швидко розвиваються і продукують яйця, з яких також досить скоро виходять личинки. Личинки другого покоління ще встигають оселитися на зябрах пуголовок, однак невдовзі зябра деградують, молоді полістоми по шкірі молодих амфібій переходять до клоаки і через сечовивідний канал проникають у сечовий міхур. Тут вони повільно ростуть і розвиваються аж до наступної весни. Далі розмноження полістом повторюється кожної весни стільки років, скільки живуть і розмножуються їхні хазяї.

У багатьох цестод риб активне продукування яєць також збігається з розмноженням (відкладанням ікри) їхніх хазяїв. Багато гельмінтів наземних тварин у помірних кліматичних зонах в зимовий період припиняють продукування яєць.

На завершення цього розділу слід зазначити, що у паразитів зі складним циклом розвитку, які мають і проміжних, і остаточних хазяїв, первинними в їх еволюції мали бути або ті або інші. Проблема становлення складних життєвих циклів є досить важкою і питання про первинність хребетних чи безхребетних хазяїв для різних груп паразитів вирішується по-різному. Вважають, що у нематод і цестод первинними хазяями були остаточні (хребетні), а проміжні хазяї (безхребетні чи хребетні) були включені до їхнього життєвого циклі пізніше. Натомість у акантоцефал первинними хазяями були безхребетні – членистоногі, у трематод – моллюски, хазяї їхніх партеногенетичних поколінь.

ПАРАЗИТ І ХАЗЯЇН

ПАРАЗИТИ ТА СЕРЕДОВИЩЕ ЇХ ІСНУВАННЯ

Особливості середовища існування паразитів

Паразити відрізняються від вільноіснуючих організмів насамперед тим, що безпосереднім середовищем їх існування є інший організм, організм хазяїна, на покривах якого, у порожнинах, тканинах чи клітинах його тіла вони живуть. Однак в той же час середовищем їх існування опосередковано є також і середовище, що оточує хазяїна, середовище, в якому цей хазяїн живе. Вплив певних параметрів цього середовища (температури, освітлення, вологості, рН, солоності та хімічного складу води чи ґрунту, тощо) повною мірою відчувають ектопаразити. Менше залежать від них ендopазарити безхребетних та холоднокровних хребетних. В той же час ендopазарити теплокровних тварин реагують на зміни параметрів зовнішнього середовища опосередковано, відповідно до певних реакцій хазяїна, зміни його поведінки, фізіологічних та біохімічних змін в організмі хазяїна, тощо.

Необхідно зважувати й на те, що в життєвих циклах багатьох паразитів є вільноіснуючі життєві стадії, які в активному чи в пасивному (яйця, цисти) стані перебувають у зовнішньому середовищі (воді, ґрунті тощо) і повною мірою залежать від параметрів його абіотичних факторів.

Загалом вплив зовнішнього середовища на паразитів, враховуючи не тільки абіотичні, але й біотичні фактори, досить значний. Зважаючи на це, видатний російський паразитолог Є. Н. Павловський запропонував розрізняти стосовно паразитів *середовище першого порядку* (організм хазяїна) і *середовище другого порядку* (зовнішнє середовище, що оточує хазяїна). Деякі західні паразитологи трактують це положення як „закон подвійного біотопу паразитів”.

Відмінності у просторі та певні зміни у часі як одного, так і іншого середовища визначають склад, структуру та динаміку, зокрема сезонну та вікову, паразитофауни будь-якої тварини-хазяїна.

Специфічність паразитів щодо хазяїна

Значення особливостей середовища першого порядку для паразитів виявляється перш за все як певна *специфічність* щодо хазяїв. Під специфічністю розуміють пристосованість паразитів до певної групи видів хазяїв як до середовища існування, що виявляється як *приуроченість* паразита до певних хазяїв (той чи інший вид паразита зустрічається, реєструється у певних видів хазяїв).

Серед вільноіснуючих тварин є види, які здатні існувати у різних умовах, здатні витримувати досить широкий діапазон коливань тих чи інших параметрів зовнішнього середовища (температури, вологості, солоності тощо). Таких тварин називають *еврибіонтними*. Відповідно серед паразитів є види, які мають широке коло хазяїв, в яких вони здатні оселятися, розвиватися та розмножуватися, їх називають *евриксенними* або *евриадаптивними*. Так само *стенобіонтним* тваринам, пристосованим до вузьких меж параметрів тих чи інших факторів зовнішнього середовища та які мають вузьку норму реакції на ці фактори, відповідають *стеноексенні (стеноадаптивні)* паразити, які мають вузьке коло хазяїв.

Оцінюючи специфічність того чи іншого виду паразитів, слід враховувати, що коло хазяїв різних стадій життєвого циклу (личинок та статевозрілих особин чи особин різних поколінь, що чергуються у життєвому циклі паразита) можуть суттєво відрізнятися. Це визначається тим, наскільки глибока морфологічно-фізіологічна перебудова відбувається на тій чи іншій фазі (етапі) розвитку. Так, цестодам на статевозрілій, стробілярній стадії зазвичай притаманне вужче коло остаточних хазяїв, ніж коло проміжних хазяїв. Наприклад, стробілярні ехінококи паразитують лише у різних видів родини собачих, в той час як їх личинкові пухирчасті стадії здатні розвиватися у внутрішніх органах майже всіх травоядних тварин, від кенгуру до людини. Але серед цестод зустрічаються і винятки, зокрема, лігули. У цих цестод відносно вузька специфічність спостерігається стосовно другого проміжного хазяїна – риб, оскільки саме в порожнині тіла риби відбувається ріст черва і розвиток його статевої системи. В остаточних хазяях – птахів, відбувається лише сперматогенез, овогенез, запліднення та розвиток яєць, який триває 7–10 діб. Цей процес може відбуватися в кишечнику будь-яких рибоїдних, і не тільки рибоїдних, птахів, навіть у посудині з фізіологічним розчином у термостаті за температури 40–42° С. Трематоди зазвичай виявляють більшу специфічність до моллюсків, в яких відбувається розвиток партеногенетичних

покоління, ніж до хребетних – остаточних хазяїв, у яких відбувається статеве розмноження марит.

Розрізняють *потенціальну специфічність*, тобто власне здатність паразитувати у тих чи інших видів хазяїв, яку визначають у дослідах з експериментального зараження. Зазвичай вона ширша, ніж *реальна специфічність*, яка визначається за реєстрацією випадків паразитування певного виду паразитів у різних видів хазяїв. Остання зумовлюється екологічними факторами, які сприяють зараженню чи, навпаки, обмежують його ймовірність.

За ступенем прояву специфічності до хазяїв є такі категорії паразитів.

Моноксенні паразити приурочені лише до одного виду хазяїв. Таких паразитів досить багато серед паразитів людини – озброєний та незброєний ціп'яки, гострик, волосоголовець, вухерерії, воші, малярійні плазмодії та ін. До моноксенних паразитів належать майже всі моногенеї з риб, пухоїди та перові кліщі птахів тощо, багато їх також серед кокцидій різних тварин.

Олігоксенні паразити мають вузьке коло хазяїв, що охоплює переважно види одного роду чи родини, в останньому випадку це те саме, що *стеноексенні* паразити. До цієї категорії належать цестодитенії хижих ссавців, представники багатьох груп цестод птахів тощо.

Поліксенні паразити, яким притаманне досить широке коло хазяїв, інколи десятки видів з різних таксонів (те саме, що *евриксенні*). Багато таких паразитів серед цестод, для яких відоме „правило Фурмана”, за яким специфічність цестод у переважній більшості випадків обмежується птахами, які належать до одного ряду. Є й такі паразити, що зустрічаються у представників різних класів, напр. птахів і ссавців, зокрема деякі трематоди (криптокотіли) та цестоди (лігули, деякі стьожакі).

У олігоксенних і поліксенних паразитів роль різних видів хазяїв у підтриманні існуванні популяції виду в певній екосистемі може бути різною, залежно від того, більш чи менш сприятливим для життя цього паразита є внутрішнє середовище організму відповідного хазяїна. В зв'язку з цим розрізняють *головних, звичайних, другорядних, допоміжних та рідкісних* хазяїв, а також хазяїв *випадкових, абортивних та каптивних*, що не повністю задовольняють вимоги паразита до середовища першого порядку. Зокрема, в абортивних хазяях розвиток паразита припиняється на тому чи іншому етапі розвитку і він елімінується, а в каптивних паразит лише перебуває деякий час, не розвиваючись.

ВЗАЄМОВІДНОСИНИ В СИСТЕМІ „ПАЗАРИТИ – ОРГАНІЗМ ХАЗЯЇНА”

Організм хазяїна, як уже зазначалося, є безпосереднім середовищем існування паразитів. Внаслідок тісного тілесного контакту між співчленами системи паразит – хазяїн відбувається складна взаємодія, зумовлена цілим комплексом реакцій різного рівня, як з боку паразита, так і з боку хазяїна у відповідь. Однак спочатку пропативні стадії паразитів повинні знайти відповідного хазяїна та оселитися на чи в ньому, або ж пасивно потрапити в організм такого хазяїна.

Шляхи проникнення паразитів в організм хазяїна

Для *ектопаразитів* задача заселення, або інвазії, хазяїна видається досить простою. Головним природним шляхом поширення ектопаразитів є безпосереднє осідання стадій розселення (пропативних стадій) паразита на покриттях придатних для його паразитування хазяїв. Таким чином розселяються інфузорії-триходіни, ектопаразитичні плоскі черви – турбеларії та моногенії, паразитичні зяброхвості раки тощо. У багатьох ектопаразитів переходить з одного хазяїна на іншого за їх тісного контакту можуть не тільки личинкові стадії, здатні активно пересуватися, але й дорослі паразити (імаго). Зокрема, це стосується паразитичних комах (воші, волосоїди, пухоїди, мухи-кровососки тощо) та багатьох кліщів (перові та коростяні кліщі, демодекси тощо). В деяких випадках заселення ектопаразитами наступного покоління, нащадків хазяїв, відбувається з певними перешкодами, напр. у багатьох морських чи прохідних риб, молодь яких до певного віку тримається окремо від дорослих особин, окремими зграями в інших стаціях, зокрема поблизу місць нересту. Подібна ситуація складається для ектопаразитів зозулі звичайної, яка підкидає яйця у гнізда інших птахів. Зараження ними цих птахів може відбутися лише по досягненню статевої зрілості під час парування зі старшим за віком партнером.

Одним із шляхів переходу ектопаразитів з одного хазяїна на іншого є форезія – перенесення (транспортування) одних, дрібніших, паразитів іншими, більшими за розміром. Наприклад перові кліщі можуть чіплятися до пухойдів чи мух-кровососок, які, перебігаючи чи перелітаючи (кровососки) з одного хазяїна на іншого, заражають останнього кліщами.

Проте інколи локалізація паразитів на поверхні тіла хазяїна є вторинною, їй передує більш або менш тривала міграція в тканинах тіла хазяїна. Найбільш показовою є складна міграція личинок підшкірних оводів жуйних ссавців. Самки оводів, які є вільноіснуючими комахами, що добре літають, відшукують копитних відповідного виду і приклеюють яйця до шерсті кінцівок чи шиї. Личинка, що виходить з яйця, спускається по волосині у волосяну цибулину, проникає далі під шкіру і мігрує пухкою сполучною тканиною в напрямку спини. Цей шлях може пролягати досить глибоко між м'язами, інколи пронизуючи стінку стравоходу чи спинномозковий канал. Врешті-решт личинки досягають підшкірної клітковини на ділянці спини вздовж хребта. Тут вони утворюють жовна, у яких досить швидко ростуть, линяючи кілька разів. Навколо хробаків розвивається запалення, яке поступово стає гнійним. Кожен нарів проривається назовні свищем, через отвір якого личинка старшого віку дихає повітрям. По закінченні розвитку личинки виходять назовні, падають на ґрунт, зариваються на певну глибину і перетворюються на лялечку. Через деякий час, частіше наступної весни, з лялечок виходять дорослі льотні самці та самки.

Ще складніший розвиток проходять паразитичні ракоподібні сакуліни. Їх вільноіснуючі личинки – наупліуси осідають на покривах крабів, проникає через покрив у внутрішні тканини, перетворюється на зародок, який поступово розростається у вигляді кореневої системи, що пронизує внутрішні органи (внутрішня сакуліна) і далі окремі відростки досягають стінки тіла на ділянці черевця хазяїна, проривають покриви і знов виходять на поверхню тіла, де врешті-решт розростаються у вигляді мішка, заповненого яйцями (зовнішня сакуліна).

Ендопаразити вирішують задачу проникнення в організм хазяїна по-різному. Відомо кілька шляхів, якими вони можуть потрапляти в організм хазяїна і досягати органів і тканин, у яких оселяються на біль-менш тривалий час.

Паразити шлунково-кишкового тракту, травної системи в цілому, потрапляють до хазяїна переважно через рот – *перорально*, головним

чином з їжею. Це може бути цілеспрямоване поїдання проміжних хазяїв, безхребетних чи хребетних, які є звичайною їжею остаточного хазяїна. В інших випадках це може відбуватися випадково, якщо вільноіснуючі стадії паразитів (цисти найпростіших, яйця та личинки гельмінтів) потрапляють до шлунково-кишкового тракту хазяїна з іншою їжею, „забруднюючи” її (напр. з травою чи іншою рослинною їжею у травоядних тварин). Таке „забруднення” їжі інвазійними стадіями паразитів називають *контамінацією*. Так само можуть „забруднювати” їжу заражені личинками дрібні проміжні хазяї, які не є об’єктами живлення остаточних хазяїв. Прикладом можуть бути ґрунтові орибатидні кліщі, проміжні хазяї деяких цестод копитних, зайців та дрібних гризунів. Одним із джерел перорального зараження паразитами є фекалії (гній), які можуть забруднювати їжу тварин (контамінація), а також завдяки звичці багатьох тварин поїдати фекалії інших тварин, зокрема і свого виду (*копрофагія*). Серед багатьох груп безхребетних є спеціалізовані копрофаги, багато з яких слугують проміжними хазяями паразитів хребетних.

Перорально, через рот, інвазійні стадії паразитів можуть потрапляти не лише з їжею, а також з водою природних водойм та інших джерел, особливо якщо частина життєвого циклу паразита відбувається у воді чи в гідробіонтах (напр. фасціоли або парамфістоми). Рідше вони можуть потрапляти з пилом разом з повітрям, яким дихає тварина, у дихальні шляхи, далі відхаркуються з мокротинням, проковтуються і опиняються у шлунково-кишковому тракті.

Пероральний шлях зараження відомий також для паразитів, які живуть поза кишечником хазяїна. Зокрема, таким чином тварини заражаються легневими нематодами – геогельмінтами (диктіокаули) та біогельмінтами (протостронгіліди, метастронгіліди). В таких випадках личинки занурюються у стінки кишечника, проникають в кровоносні судини і з кров’ю заносяться до легень. Тут вони розривають капіляри і виходять в альвеоли, мігрують дихальними шляхами і знаходять певні ділянки, притаманні виду (бронхіоли, бронхи, трахея тощо). Подібну міграцію здійснюють нематоди-філярії, що мешкають у повітряних мішках птахів, у підшкірній або у між’язевій пухкій сполучній тканині (дихейлоніми, диплотрієни). Через рот і кишечник відбувається зараження гемогрегаринами, кокцидіями, що паразитують у печінці, нирках тощо. Міграції кровоносною системою здійснюють також личинки цестод, проміжними хазяями яких є хребетні тварини. Перша личинка, онкосфера, виходить з яйця у тонкому кишечнику, ембріональними гачками пробуравлює слизову оболонку

і потрапляє у дрібні вени, а далі ворітною веною – до печінки, де личинки деяких видів виходять і оселяються в паренхімі органу. Личинки інших видів здатні осідати в легенях або ж прямують далі до серця, у велике коло кровообігу, осідаючи, залежно від виду, у м'язах, нирках, мозку, на серозних покриттях черевної порожнини тощо. Личинки деяких видів не виявляють специфічності до певних тканин, зокрема, схінококові міхурі реєструються у печінці, легенях, нирках та багатьох інших органах.

Зараження безхребетних – проміжних хазяїв також найчастіше відбувається перорально, пасивно, якщо ці тварини є фільтраторами або живляться подібно дощовим червам та більшості червононогих моллюсків. У багатьох випадках безхребетні „вважають” вільноіснуючі планктонні личинки гельмінтів своєю звичайною їжею і активно їх поїдають (корацидії цестод-стюжаків дуже «подібні» до інфузорій, якими живлять їхні проміжні хазяї-копеподи). З кишечника личинки мігрують у порожнину тіла, жирове тіло, гепатопанкреас, гонади та інші органи, де проходять певні стадії розвитку.

Слід зазначити, що, перш ніж оселятися у певній ділянці шлунково-кишкового тракту, личинки багатьох кишкових паразитів здійснюють досить тривалу міграцію до крипт слизової оболонки, мезентеріальних лімфатичних вузликів, підшлункової залози, легень тощо, де проходять певні стадії розвитку, а далі повертаються до шлунково-кишкового тракту, де досягають статевої зрілості та розмножуються (аскариди, токсокари, стронгіліди коней).

Деякі кишкові нематоди потрапляють до організму хазяїна іншим шляхом, не перорально, а наприклад *перкутанно*, тобто їхні вільноіснуючі личинки пробуравлюють шкіру і потрапляють у кров'яне русло, з якого після певної міграції через легені потрапляють до кишечника, де й оселяються на певний час (напр. анкілостоми). Таких видів небагато, так само як і серед паразитів інших органів. Так, цим шляхом потрапляють до хазяїна трематоди, що паразитують у кров'яному руслі – шистозоматиди, церкарії яких з води активно проникають крізь шкіру хазяїна до дрібних судин. Церкарії неспецифічних для людини пташиних шистозом „атакують” і людей, що купаються в неглибоких природних водоймах, спричинюючи церкаріозний дерматит. Досить часто активно перкутанно проникають у проміжних хазяїв-гідробіонтів (моллюсків, риб та інших) мірацидії та церкарії трематод. Так само перкутанно, але пасивно, через переносників (передавачів), потрапляють до хазяїна численні найпростіші, що паразитують в крові (малярійні плазмодії, гемоспоридії, трипано-

соми), деякі інші паразитичні найпростіші, тканинні нематоди філярії тощо. Такий шлях зараження називають *інокулятивним* (*інокуляція*).

Інколи яйця чи личинок безпосередньо у тканини або порожнини тіла хазяїна вводить самка паразита, наприклад, порожнинних оводів (у ніздрі ссавців), їздців (у дорослих комах, їхніх личинок чи яйця), вольфартової мухи (в рани хребетних). Деякі паразити потрапляють до місця своєї звичайної локалізації *прямим шляхом*, безпосередньо із зовнішнього середовища. Зокрема, досить багато паразитичних хвороб статевих органів передається статевим шляхом під час парування. Личинки певних видів мух проникають у сім'яприймачі дощових черв'яків через отвори цих органів, деякі інфузорії-триходіни потрапляють у сечовий міхур риб через сечовивідний канал, а моногенеї – політоми амфібій – через клоаку і сечовивідний канал, церкарії диплостом, які паразитують в очах риб, проникають у очне яблуко безпосередньо з води, а личинки нематод-телязій, які є паразитами кон'юнктивальної порожнини ока копитних, виходять з проміжних хазяїв-мух під час живлення останніх виділеннями з ока тварини.

Вище ми розглянули так звану „горизонтальну” передачу паразитів між різними особинами популяції хазяїна. Так само може відбуватися і „вертикальна” передача від батьківського покоління до наступного. Проте існують і спеціальні шляхи передачі інвазії нащадкам. Це внутрішньоутробне *трансплацентарне* зараження у ссавців, коли ті чи інші життєві стадії паразитів проходять крізь плацентарний бар'єр з материнського організму до плоду (личинки токсокар, токсоплазми та ін.), а також *трансматерно*, з молоком матері (деякі види нематод, трематод, цестод). У яйцекладних хребетних, комах, кліщів і деяких інших тварин збудники інвазії, переважно з найпростіших, можуть переходити у яйце, яке розвивається у статевих шляхах самки і пізніше проникати в ембріон, що розвивається у відкладеному яйці. Це так звана *трансоваріальна* передача інвазії.

Локалізація паразитів в організмі хазяїна

Як уже зазначалося, за локалізацією паразити поділяються на дві великі групи: ектопаразитів та ендопаразитів.

Ектопаразити

Такі паразити можуть використовувати різні ділянки поверхні тіла хазяїна. У риб одні види паразитів обирають плавці (паразитичні інфу-

зорії, костії тощо), інші оселяються на ділянках покривів, позбавлених луски, на голові, зябрових кришках (деякі найпростіші та моногені) або навпаки, на лусочках (метацеркарії деяких видів трематод). Дуже часто місцем оселення паразитів слугують зябра (багато видів найпростіших, більшість моногені) або ж зяброва порожнина в цілому (п'явки). У ссавців певні види ектопаразитів віддають перевагу вкритим волоссям ділянкам шкіри або навпаки, безволосим, наприклад у людини є три специфічних види вошей – головна, платтяна (живиться на безволосих ділянках) та лобкова. У птахів різні види перових кліщів оселяються на перах різних ділянок тіла (хвостових, махових, покривних перах крил, оперенні голови, шиї, спини, черева і ніг), а кліщі-кнемідокоптиди паразитують на вкритих лускою ділянках ніг.

Серед трематод зустрічаються види, що оселяються у вгинах шкіри, у кон'юнктивальних мішках очей, в ротовій порожнині, зокрема, під язиком чи у защічному просторі, на шкірі анального отвору. У товщі шкіри або безпосередньо під шкірою мешкають певні види нематод риб (філометри), копитних (парафілярії, сетарії), хижих ссавців (дирофілярії), людини (дракункули). Під шкірою великої рогатої худоби оселяються підшкірні оводи. Це так би мовити, на межі екто- та ендopазаритизму.

Ендopазарити

Паразити можуть локалізуватися у різних органах і тканинах. Практично немає такого місця в організмі безхребетної чи хребетної тварини, де б не зустрічались ті чи інші паразити. З **травною системою** переважно з кишечником, пов'язана більшість ендopазаритів, це так звані *ентеральні* паразити. В ротовій порожнині, разом з уже згадуваними трематодами амфібій і птахів, зустрічаються нематодигонгілоніми (у ссавців), капілярії (у птахів), моногені (у черепах), а також різні види найпростіших. Зі стравоходу відомі різні види нематод (у птахів, копитних, хижих ссавців) і трематод (у птахів, хижих риб, змій). В зобі птахів оселяються певні види нематод-капілярій. В передшлунках жуйних також є свої паразити, зокрема, трематоди-парамфістоми. В залозистому шлунку птахів паразитують різні види нематод (капілярії, тетрамери, дисфаринкси, ехінурії тощо). У м'язовому шлунку (під кутикулою) – нематоди (амідостоми, акуарії) та цестоди (гастротенії). У шлунку ссавців зустрічається досить різноманітна фауна гельмінтів, зокрема нематод. У людей – це абрєвіати, у коней – габроніми та драшеї, у свиней – фізацефали, у жуйних – трихостронгіліди. В шлунку коней ще паразитують личинки оводів.

Дуже багата фауна паразитів, що оселяються у тонкому кишечнику – різні найпростіші (амеби, інфузорії – балантидії, опаліни, кокцидії, грегарини тощо), гельмінти – переважна більшість цестод та акантоцефал, багато нематод і трематод. У товстому кишечнику різноманіття паразитів менше, але є характерні для цього органу групи. У птахів це деякі трематоди (нотокотиліди, ехіностоматиди), цестоди (діорхи, мікросомаканти), акантоцефали (поліморфуси), нематоди (гетеракиси), у ссавців – певні види цестод (аноплоцефаліди), нематоди (волосоголовці, оксіуриди тощо), у амфібій – трематоди (диплодискуси). Є види, що мешкають у клоаці птахів (трематоди – клоацітреми, цестоди – клоакотенії).

Паразити, що живуть поза шлунково-кишковим трактом, розглядаються як *парентеральні*, серед яких є такі, що живуть у протоках чи порожнинах різних органів і систем – так звані *порожнинні паразити* і такі, що оселяються безпосередньо у тканині – *тканинні паразити*. До перших належать і паразити порожнини тіла, серед других значну частину складають *внутрішньоклітинні паразити*.

Печінка – у жовчних ходах печінки паразитує кілька видів трематод (фасціоли, опісторхи, дикроцели тощо), певні види цестод (стилезії, тизанозоми, гепатоцестуси), нематод (гепатиколи). Зустрічаються гельмінти (трематоди, нематоди) і в жовчному міхурі. У паренхімі печінки розвиваються личинки кількох видів цестод, зокрема, ехінококи.

Підшлункова залоза є місцем оселення кількох видів трематод (еуритреми, ліперозоми) та личинок нематод – стронгілід коней.

Органи дихання. В органах цієї системи також нерідко зустрічаються паразити. Бронхіоли та бронхи є звичайним місцем оселення різних видів нематод (диктіокаули, метастронгіли, протостронгіли, кренозоми тощо), у людини – трематоди парагонімуси. В трахеї птахів паразитують нематоди (сингаміди), трематоди (трахеофілуси), п'явки. Останні можуть оселятися і в гортані птахів та ссавців. В паренхімі легень розвиваються личинки деяких цестод, зокрема, ехінококів, у повітряних мішках птахів зустрічаються певні види нематод-філяріат. З легень рептилій відомі пентастоміди та нематоди-рабдіазиди. Останні паразитують також у легнях амфібій разом з певними видами трематод. Відомі також паразити органів дихання безхребетних, переважно найпростіші.

Система органів виділення приваблює паразитів менше. Відомі нематоди – діоктофіми з ниркової миски хижих ссавців (дуже рідко у людей). У птахів в паренхімі нирок чи у сечоводах живуть деякі види

трематод (танаїсії, еуколіди тощо), а також найпростіші (кокцидії). У сечовому міхурі ссавців оселяються нематоди-капілярії, у амфібій – трематоди-горгодеріди та моногеней-полістони, у риб – також певні види моногеней та трематод.

Статева система з цією системою пов'язано багато видів паразитів. В першу чергу це численні найпростіші (трипаносоми, лейшманії, трихомонади, кокцидії, міксоспоридії, мікроспоридії тощо), які до того ж передаються у різних груп хазяїв статевим шляхом. Рідше зустрічаються багатоклітинні паразити, спеціалізовані до певних органів статевої системи, такі як нематоди-красикауди зі статевого члену тюленів чи плацентонеми з плаценти кашалотів, або поліподії з ікринок осетрових риб. В різних органах статевої системи ссавців можуть паразитувати личинки ехінококів.

Нервова система стає прихистком для невеликої кількості паразитів. З нервовою тканиною пов'язані деякі найпростіші, зокрема токсоплазми, амеби-неглерії, певні мікроспоридії. У головному або спинному мозку ссавців оселяються личинки кількох видів цестод – облігатно (личинки деяких мультицепсів) чи факультативно (цистицерки свинячого ціп'яка, ехінококи) та метацеркарії трематод (у арфібій). В тканинах очного яблука та пухкій тканині, що оточує його у ссавців зустрічаються деякі нематоди чи їхні личинки (філярії), рідше – личинки цестод – цистицерки, спаргануми, у риб – метацеркарії трематод.

Порожнина тіла у хребетних є місцем оселення різних нематод – філярій, а також личинок багатьох видів цестод (ремінці та плероцеркоїди стьожаків у риб, тетратиридії мезоцестоїдів у різних хребетних, цистицерки, стробілоцерки, фімбріацерки, ценури, ехінококи, альвеококи у ссавців). Вони можуть оселятися на серозних покриттях стінки порожнин або органів, на брижах або ж вільно перебувати у самій порожнині.

Кровоносна система. З цією системою насамперед пов'язано багато видів найпростіших, які можуть перебувати вільно у плазмі крові чи паразитувати у певних клітинах крові – еритроцитах, лейкоцитах. Це такі як джгутикові (трипаносоми, трипаноплазми), гемоспоридії (плазмодії, лейкоцитозоони), гемогрегарини, піроплазми тощо. У хребетних є так звані кров'яні трематоди – шистозоматиди (ссавці, птахи) та сангвініколіди (риби), що концентруються у судинах певних органів. У крові циркулюють також личинки нематод-філярій, так звані мікрофілярії, інколи в судинах та порожнинах серця живуть і дорослі філярії, наприклад, кардіофілярії лебедів та дирофілярії

собак. У м'язах стінки серця можуть оселятися личинки цестод (цистицерки, ехінокок).

З лімфатичною системою пов'язані деякі філярії.

Окремо слід згадати про паразитів, які спеціалізовані до паразитування у тканинах певних типів. Так з хрящами та кістковою тканиною пов'язані певні види мікроспоридій (у форелей, зокрема) та личинок цестод (ценури з антилоп). У сухожиллі живуть певні види нематод-онхоцерків. У м'язах чи безпосередньо у м'язових волокнах паразитують личинки цестод – теній та стьожаків, трематод – стриґейд, різних нематод, зокрема трихінел, а також саркоспоридії, мікроспоридії. З пухкою сполучною тканиною пов'язано багато видів філярій, дракункули, спаргануми – личинки цестод – спірометр тощо.

Виведення стадій розселення та інвазійних стадій з організму хазяїна

Більшість ектопаразитів, як вже зазначалось, легко переходить з одного хазяїна на іншого на різних стадіях свого розвитку. Проте є досить багато паразитів, що прикріплюються до покривів хазяїна міцно або є сидячими організмами. У таких випадках у життєвому циклі паразити зазвичай є пропативні стадії (стадії розселення). У багатьох сидячих найпростіших – ектопаразитів, зокрема інфузорій, є рухливі стадії, так звані «бродяжки». Багатоклітинні ектопаразити зазвичай відкладають яйця, з яких у воді виходять вільно плаваючі личинки, які активно шукають нового хазяїна (моногеней, вусоніг та веслоногі раки тощо). Личинки деяких ектопаразитичних комах розвиваються у зовнішньому середовищі як вільноіснуючі організми (імагінальні паразити, напр. блохи). У таких випадках яйця до покривів хазяїна не прикріплюються. Натомість у ларвальних паразитів стадією розселення є вільноіснуючі дорослі паразити (імаго), наприклад вольфартові мухи чи оводи.

Для ендопаразитів виведення з організму хазяїна пропативних стадій є непростю задачею. Легше вона вирішується у тих випадках, коли паразити живуть в органах чи системах органів, які сполучаються із зовнішнім середовищем. Яйця або личинки гельмінтів кишечника та цисти найпростіших переміщуються вздовж кишечника разом з кишковим вмістом і потрапляють назовні з фекаліями. Таким же чином виходять з організму яйця, личинки або цисти паразитів передніх відділів шлунково-кишкового тракту (печінки, підшлункової

залози, шлунка, стравоходу, вола, ротової порожнини), а також, у більшості випадків, паразитів органів дихання. Рідше паразити легень, бронхів, трахеї, гортані, носових порожнин чи їхні яйця потрапляють назовні безпосередньо через носові отвори під час кашлю або чхання (порожнинні оводи, яйця пентастоміди, інколи яйця нематод). Відповідно, стадії розселення паразитів видільної системи виходять разом із сечею, а мешканців статевої системи – з виділеннями через статеві отвори, зокрема зі спермою. Через яйцеводи хазяїна можуть виділятися яйця деяких паразитів порожнини тіла риб (амфіліни, філометри). Личинки нематод телязій – паразитів кон'юнктивальних мішків ока виділяються зі слізьми та запальним ексудатом, які охоче злизують мухи – проміжні хазяї цих гельмінтів. Личинки та інші стадії розселення багатьох паразитів крові (найпростіших плазмодіїв, трипаносом, лейшманій тощо, деяких філярій), а також багатьох тканинних паразитів, личинки яких циркулюють у кров'яному руслі, зокрема так звані мікрофілярії, потрапляють безпосередньо до наступного хазяїна-передавача (переносника) під час його живлення на хазяїні-донорі. Такими хазяями-передавачами є переважно різні кровосисні комахи і кліщі, а в певних випадках (паразити риб) – п'явки.

В той же час яйця трематод шистозоматид – паразитів крові дістаються назовні досить оригінальним шляхом – яйця скупчуються у дрібних судинах стінок прямої кишки або сечовивідних шляхів, відповідно. Гострі шипи на їхніх оболонках розривають стінки судин і яйця потрапляють у м'язи, травмують їх, поступово просуваючись до слизової оболонки, спричинюючи важкі запалення органів з виразками слизової оболонки, кровотечі у порожнини кишки чи сечопроводів, сечовивідного каналу. Кров, а з нею і яйця шистозом, потрапляє у сечу чи фекалії, а далі назовні і врешті-решт – у водойми, де живуть проміжні хазяї цих трематод.

Самки деяких паразитів здатні активно виходити назовні, наприклад самки гостриків виходять з анального отвору і відкладають яйця на шкіру у періанальній області або самки ришти виходять під шкіру і утворюють пустулу, стінку якої розривають, відчуваючи контакт людини з водою, в яку і випорскують порцію личинок. Деякі паразитичні личинки здатні активно (мермітиди, волосові, оводи) чи пасивно (глохидії двостулкових моллюсків, деякі мікроспоридії) порушувати цілісність покривів хазяїна та виходити назовні. Проте у багатьох випадках личинки паразитів взагалі нездатні полишати проміжного хазяїна і потрапляють у дефінітивного хазяїна лише трофічним шляхом за схемою „жертва-хижак”.

Особливості взаємовідносин паразита і хазяїна у системах різного типу

Розрізняють два головних типи системи „паразит – хазяїн”. У системах **першого типу** паразити здатні залишати хазяїна активно або завдяки активності наступного хазяїна (переносника або передавача), наприклад, різні найпростіші, мікрофілярії нематод тощо), а також відкріплюючись або відриваючись від поверхні хазяїна (більшість ектопаразитів) або ж, нарешті, виходячи з тіла хазяїна через природні отвори пасивно чи під дією імунних реакцій хазяїна чи скінчивши свій життєвий шлях. До цього типу належать майже всі системи „паразит-остаточний хазяїн”, всі системи до яких входить переносник (передавач) та частина систем „паразит – проміжний хазяїн”.

Системи **другого типу** – такі, у яких паразит ні за яких умов не може залишити свого хазяїна, знаходячись у ньому, як у пастці. До цього типу належить більшість систем „паразит – проміжний хазяїн”. Для паразита в таких умовах залишається єдиний спосіб, одна можливість продовжити свій життєвий цикл – загибель хазяїна за умови, що хазяїн буде з’їдений потенційним остаточним або, в залежності від типу життєвого циклу, – другим проміжним чи резервуарним (паратенічним) хазяїном. Рідше паразит здатен активно вбивати свого хазяїна, руйнуючи його тканини і зовнішні покриви, що притаманне видам, доросла імагінальна стадія яких живе вільно, таким як нематоди-мермітиди, численні комахи-паразити інших комах тощо.

У системах різного типу працюють і різні регуляторні механізми. У системах першого типу паразитам „невигідна” загибель хазяїна, а у системах другого типу паразит, навпаки, „зацікавлений” у загибелі хазяїна і тому „намагається” зробити його вразливішим, легшою здобиччю для хижака. Відповідно у першому випадку інтенсивні інвазії, тобто кількість паразитів у організмі хазяїна, є більш-менш стабільною чи коливається у вузьких межах. У другому інтенсивність безперервно збільшується, триває „накопичення” паразитів, особливо, якщо відбувається їх нестатеве розмноження. Загалом інтенсивність інвазії зумовлена числом особин паразитів, які інвазують хазяїна, проникаючи в нього. Це залежить від чисельності інвазійних стадій паразита в середовищі чи інших хазяях, можливості їх зустрічі з хазяїном, пов’язаною з чисельністю, щільністю популяції останнього, від особливостей його екології та поведінки тощо, а також від особливостей реакції хазяїна на проникнення паразитів та їх розвиток, від життєздатності та смертності паразитів у певних умовах зовнішнього середовища.

У зв'язку з цим ми розглянемо дві сторони цих досить складних відносин, а саме вплив паразитів на хазяїна та захисні реакції організму хазяїна щодо паразитів.

Дія паразитів на хазяїна

Механічна дія. Навіть просте переміщення паразитів по поверхні тіла хазяїна викликає подразнення та певні реакції. Наприклад, за паразитування інфузорій-триходин шкіра риб стає тьмяною, посилюється слизовиділення і навіть може з'явитися запалення шкіри та ерозії. Пересування вошей чи пухоїдів по шкірі хазяїна спричиняє свербіння, почервоніння, розчухування шкіри, інколи можливі досить серозні ускладнення. Так, за французькими літописами, одного з давніх королів „заїли воші”. Скупчення великої кількості паразитів у просвіті кишечника (аскариди у дітей, поросят, токсокари у цуценят, аскарідії у курчат, монієзії у ягнят) не тільки перешкоджають вільному просуванню їжі, але й можуть спричинити закупорку кишечника і навіть розрив його стінки. Досить часто спостерігається закупорка жовчних ходів печінки трематодами (фасціолами, опісторхами, диклоцелами тощо), закупорка бронхів легеневи ми нематодами (диктіокаулами, метастронгілами, мюлеріями) у молодих сільськогосподарських тварин.

Паразитування великих гельмінтів у невеликих замкнених порожнинах викликає атрофію органу внаслідок підвищенню тиску на його стінку. Граничний випадок – паразитування нематоди діоктофіми довжиною до 1 м у нирках хижих тварин (собак, вовків тощо), внаслідок чого нирка перетворюється на тонкостінний, напівпрозорий міхур, а її паренхіма зникає зовсім. Зрозуміло, що в такому випадку функція органу цілком втрачається, проте слід зазначити, що паразити ніколи не вражають обидві нирки. Так само діють і тканинні паразити, зокрема ехінокок у печінці, легенях, селезінці, нирках та інших органах чи ценур-мозковик у мозку жуйних.

Прикріплення паразитів до тканин хазяїна за допомогою присосків, гачків та інших фіксаторних органів також суттєво пошкоджує тканини. Можна назвати моногеней-дактилогірид багатьох риб, ніщій осетрових, що паразитують на зябрах чи трематод-парамфістом з передшлунків жуйних. Ще більше ушкоджуються тканини, коли молоді парамфістоми мігрують, прокладаючи ходи у товщі слизової оболонки тонкого кишечника. Травмують стінку жовчного міхура трематоди-дікроцели птахів, стінку кишечника – різні види цестод,

особливо ті, що мають великі гачки на сколексі (тріснофори шук, тенії людини і собак, гіменолепіди птахів), на місці фіксації яких лишаються великі виразки. Так само діють і акантоцефали, які мають хоботки, озброєні багатьма гачками, а у акантоцефал-філіколісів з водоплавних птахів хоботок глибоко проникає у товщу стінки кишки, розростається у вигляді кулі, заякорюючись „назавжди”. Навіть після смерті паразита хоботок лишається у стінці кишечника, на цьому місці розвивається досить тривале гнійне запалення. Глибоко у тканини проникають багато видів нематод – волосоголовці людини і тварин, капілярії тощо, деякі нематоди – філярії, онкоцерки, ришта – живуть у тканинах, спричиняючи різні патологічні процеси, такі як вухеріоз – слоновість, елефантіоз кінцівок, грудей, мошонки.

Досить часто паразити пошкоджують тканини хазяїна під час живлення. Нематоди – анкілостоми спеціальними зубами розрізають слизову оболонку кишечника і живляться кров'ю, що витікає. Подібним чином живляться і п'явки. Кліщі і комахи-кровососи проколюють покривні тканини хазяїна, а коростяні кліщі вигризують у товщі шкіри хазяїна ходи, живлячись тканиною. Інколи локальне механічне пошкодження, якщо воно зачіпає життєво важливі органи, впливає на весь організм, напр. коли паразити локалізуються в мозку, серці, печінці, нирках, гонадах, судинах тощо.

Відбирання поживних речовин у хазяїна. Природно, що паразит використовує хазяїна не тільки як „дім”, але й як „стіл” – це вважається обов'язковим критерієм визначення поняття „паразитизм”. Усі необхідні паразитові пластичні речовини, енергетичні та біологічно активні речовини (вітаміни, мікроелементи) він може отримати тільки з одного джерела – від хазяїна, відбираючи у того частину їжі або живлячись його тканинами, частіше за все кров'ю, а також використовуючи ферменти і гормони хазяїна.

Відбирання частини їжі особливо помітно впливає на хазяїна під час паразитування великих кишкових паразитів, таких як стьожак широкий чи бичачий ціп'як у людини, монієзії у овець, або при ураженні великою кількістю аскарид, токсакар. У таких випадках спостерігається сильне схуднення, відставання молодих тварин у рості і т. ін. Цестоди, які не мають власного кишечника, відбирають у хазяїна ще й значну частину травних ферментів, а стьожак широкий – багато вітаміну В₁₂, спричинюючи тяжку анемію хазяїна. Це зрозуміло, якщо зазначити, що цестоди зазвичай дуже інтенсивно ростуть (бичачий ціп'як – до 10 см за добу) і можуть досягати значної довжини – до 10 метрів і маси, наприклад монієзії з одного ягняти можуть важити

понад кілограм. Виснажливу анемію можуть спричинити і деякі нематоди, що живляться кров'ю, зокрема анкілостоми – паразити різних ссавців, у тому числі людини, стронгіліди травоядних копитних, сингаміди птахів. Недоотримання хазяїном поживних речовин може спричинити порушення статевих функцій. Так, досить часто відбувається атрофія яєчників, так звана паразитарна кастрація, і не тільки в разі оселення паразитів у гонадах (деякі найпростіші у безхребетних, партеніти деяких трематод у молюсках, поліподії в яєчниках осетрових риби), але й за оселення паразитів в інших органах, наприклад, мермітиди, волосові, паразитичні комахи, що паразитують у комах тощо.

Токсична дія. Лише деякі види паразитів виробляють речовини, що мають цілеспрямовану отруйну (токсичну) дію на хазяїна як-то комахи, що паралізують жертву, яка у подальшому стає хазяїном їхніх нащадків (личинок). Однак багато паразитичних тварин виділяють в організм хазяїна речовини різного характеру (секрети, екскрети, гормони тощо), які є для хазяїна більш чи менш токсичними. Так, паразити-гематофаги зазвичай виділяють у ранку слину, що містить антикоагулянти, які руйнують еритроцити хазяїна і збільшують втрату ним крові, оскільки кровотеча триває ще певний час після того, як паразит насичується кров'ю і залишає місце живлення. Усі такі речовини зазвичай називають токсинами. Крім того, токсичними для хазяїна є і продукти розпаду його клітин і тканин, спричиненого паразитами, в тому числі внутрішньоклітинними і тканинними (маларійні плазмодії, личинки трихітел, мігруючі личинки інших нематод, деяких трематод, цестод, дорослі нематоди-філярії, що живуть в різних тканинах і органах, личинки підшкірного овода тощо). Так само шкідливими є для хазяїна і продукти розладу загиблих паразитів (тканинних та клітинних).

Така пряма чи опосередкована токсична дія паразитів виявляється у вигляді місцевих або загальних патологічних процесів. Загальні зміни можуть мати вигляд зміни формули крові, наприклад збільшення кількості еозинофілів за гельмінтозів, зокрема теніаринхозі, збудником якого є цип'як бичачий, або еритропенії, яка супроводжує різні нематози і спричинюється гемолітичною дією виділень цих нематод. Продукти життєдіяльності багатьох паразитів є сильними алергенами. Так, у багатьох людей відомі алергійні реакції на рідину з порожнини тіла аскарид, прояви алергії під час нападу різних кровосисних комах, особливо мошок, а також таких паразитичних комах, як клопи, воші, блохи. Можна згадати рожеву пропасницю корів, яка виникає в разі лікування цих тварин від гіподерматозу

шляхом видавлювання личинок підшкірного овода з гнійників, які утворюються навколо цих паразитів.

Відчинення воріт інфекції. Відомо, що паразитарні хвороби нерідко супроводжуються інфекційними захворюваннями як, наприклад, згаданий вище гіподерматоз. Однією з причин такого поєднання є механічне пошкодження покривів – шкіри, слизових оболонок ротової порожнини, кишечника, жовчних ходів, бронхів, сечоводів, статевих шляхів тощо. Так, пошкодження шкіри риб паразитичними ракоподібними сприяє оселенню сапролегнієвих грибів, а присутність у кишечнику цих хазяїв цестод підвищує ймовірність їх захворювання вірусною краснухою. Волосоголовці і аскариди створюють умови для захворювання людини на апендицит, а клостридіоз овець виникає лише за умови наявності в їхньому кишечнику цестод-монієзій. Про інокуляцію кровосисними комахами і кліщами деяких патогенних бактерій детально йшлося раніше.

Слід зазначити, що протилежна сторона антагоністичної системи «паразит – хазяїн» не лишається у цій конфліктній ситуації беззахисною, незброєною, тож нижче розглянемо різні форми відповіді хазяїна на оселення (присутність) паразитів.

Реакції хазяїна на присутність паразитів

Подібно до реакцій на інфекційні хвороби, розрізняють клітинні, тканинні та гуморальні реакції, як неспецифічні, так і специфічні. Останні об'єднуються таким поняттям як імунітет. Деяко окремо стоять етологічні (поведінкові) реакції, які спостерігаються за деяких інвазій, і це стосується переважно ектопаразитів.

Клітинні та тканинні реакції. Ці реакції можуть мати безпосередній характер, як це має місце за внутрішньоклітинного паразитування найпростіших. Нерідко спостерігається гіпертрофія ураженої клітини, напр. еритроцита, в якому оселився малярійний плазмодій, може відбуватися злиття сусідніх клітин тканини у синцитій. Інколи паразитуючі у тканині найпростіші ізолюються від навколишніх неуражених тканин велетенськими клітинами. Якщо паразит оселяється у порожнині тіла хазяїна, він може ізолюватися шаром лейкоцитів, що осідають на його поверхні або, у членистоногих, шаром клітин гемолимфи. За паразитування багатоклітинних у тканинах безхребетних і хребетних навколо них може утворюватися сполучнотканинна капсула, яка з часом, у разі загибелі паразита може кальцифікуватись,

тобто піддаватись кальцифікації (личинки трихінел, личинки цестод – цистицерки, плероцеркоїди, личинки трематоди – метацеркарії).

У тварин-хазяїв може відбуватися розростання тканин із виникненням утворів, що нагадують гали на рослинах, які називають теляції або зооцецидії. Прикладом може бути утворення особливих підшкірних мішечків, у яких знаходяться трематод – колірикліди чи бальфоури у птахів або дидимозоїди у риб. У подібних утворах живуть деякі паразитичні ракоподібні та молюски безхребетних. Відомо, що перлини можуть відкладатися і навколо паразитів, що перебувають у мантийній порожнині двостулкових молюсків, замуруючи їх. Інколи відбувається пухлиноподібне розростання тканини, спровоковане паразитами (драшеї у шлунку коней, гонгілонемі у стравоході та цистицерки у печінці шурів, шистозоми у судинах прямої кишки та опісторхи у жовчних протоках людини). У деяких випадках відбувається малігнізація таких розростань, як це може бути за опісторхозу у людей.

Досить часто виникають запальні реакції, катаральні чи гнійні, як у разі паразитування підшкірного овода. Однією з форм клітинних реакцій на наявність одноклітинних паразитів є *фагоцитоз*, який відбувається так само, як і стосовно паразитів бактеріальної природи.

Імунітет. За інфекційних хвороб у крові хворих тварин циркулюють специфічні антигіла, що утворюються у відповідь на дію антигенів збудника. Такі антигіла виявлені за багатьох протозойних інвазій, зокрема, малярії, лейшманіозів, трипаносомозів, а також деяких гельмінтозів, переважно тканинних (ехінококоз). Це широко використовується для розробки алергічних діагностичних реакцій, як от реакція Казоні на ехінококоз.

У таких випадках нерідко розвивається імунітет, що має специфічний характер і є відповіддю на зараження певним видом паразита. Такий імунітет ще називають набутим. Зазвичай за протозойних інвазій розвивається добре виражений імунітет. У деяких випадках такий імунітет пов'язаний зі збереженням в організмі хазяїна певної невеликої кількості паразитів (малярія, піроплазмози), і такий імунітет називають *нестерильним*. В інших випадках імунітет зберігається на деякий час (від 1,5 до 2 місяців) або на все життя після повного звільнення від паразитів (лейшманіози, трипаносомози, тейлеріоз) і тоді його називають *стерильним*.

Слід ще зауважити, що ступінь імунітету може бути різним. Досить рідко після того, як тварина чи людина перехворіли на паразитози, особливо гельмінтози, відзначається повний, абсолютний імунітет, тобто тварина чи людина зовсім не заражається цією хворобою

Значно частіше (кокцидіози, мікроспоридіози, більшість гельмінтозів) виникає відносний, частковий імунітет. У таких випадках повторне зараження тварини, що перехворіла, відбувається, проте знімається гострота клінічних проявів або паразити у такому хазяїні не здатні пройти всі етапи розвитку і, наприклад, не досягають статевої зрілості. В інших випадках розвиток сильно затримується і триває значно довше, ніж звичайно, або ж приживається значно менше паразитів, ніж за першого зараження, паразити досягають менших розмірів, менш плодючі і дають менше життєздатність нащадків тощо.

Так само, як проти різних бактеріальних та вірусних інфекцій, проти деяких паразитарних інвазій розроблені засоби штучної імунізації – активної (вакцинація) чи пасивної (за допомогою сироватки крові тварин або людей, що перехворіли, яка містить специфічні антитіла). Такі сироватки є проти гіменолепідозу і трихinelозу людей, аскаридозу свиней та курей тощо, але поки що ця робота не вийшла за межі експериментів. Детальніше механізми імунітету розглянемо пізніше у розділі, що стосується системи паразит–хазяїн.

Також існує таке поняття, як **природжений імунітет**, який зазвичай розуміють як повну чи відносну несприйнятливості певного виду до того чи іншого інфекційного (інвазійного) захворювання. За своєю суттю це не є імунітетом. Така **несприйнятливості** зумовлена повною чи відотною невідповідністю морфо-фізіологічних і біохімічних параметрів організму тварини потребам певного виду паразитів. Тобто є абсолютна або часткова несприйнятливості. Інколи така відносна несприйнятливості може визначатися лише одним параметром, наприклад, температурою тіла. Так, амфібії не заражаються трихinelами тому, що температура їхнього тіла занадто низька, але якщо в експерименті їх утримувати за температури 35° С, вони заражаються цими нематодами так само, як і ссавці. Подібно до відносного імунітету, несприйнятливості може виявлятися в проникненні чи осіданні меншої кількості інвазійних стадій паразитів, зменшенні частки паразитів, що вижили (*Ancylostoma duodenale* у людини→собаки→кота), у зменшенні розмірів (*D. latum* у людини до 10 м, у кота до 1,5 м), зниженні темпів розвитку (*Ancylostoma caninum* у кота), затримці розвитку на певній стадії (*Hydatigera teaniaeformis* не досягає зрілості у собак), зменшенні тривалості життя (*D. latum* у людини – багато років, у кота – до одного місяця), зниженні плодючості (*A. caninum* у кота в 10 разів, порівняно з собакою), зменшенні життєздатності яєць і личинок (личинки, корацидії, виходять лише з 10 % яєць *D. latum*, отриманих від собак).

ВЗАЄМОВІДНОСИНИ В СИСТЕМІ „ПАЗАРИТ – ХАЗЯЇН” НА ПОПУЛЯЦІЙНОМУ РІВНІ

Розподіл паразитів у популяції хазяїна

Розподіл паразитів у локальній популяції хазяїна ніколи не буває рівномірним. Навіть у тих нечастих випадках, коли реєструється 100 % зараженість хазяїна певним видом паразита, як-то зараження ляща у деяких невеличких озерах Польщі метацеркаріями *Tylodelphis clavata*, що паразитує у рибоїдних птахів, інтенсивність інвазії різних особин хазяїна варіює у широких межах. Розподіл паразитів також не відповідає і законам ймовірності, він не є випадковим.

Така нерівномірність обумовлена перш за все неповним збігом мозаїки поширення остаточного хазяїна та інвазійних для нього стадій паразита у зовнішньому середовищі та у проміжних хазяях чи переносниках, якщо такі є. Відомо, що заражені личинками трематод-лейкохлоридій наземні молюски зустрічаються переважно під деревами, на яких розташовані гнізда птахів-остаточних хазяїв цих гельмінтів. На відкритих лучних ділянках поблизу такі самі молюски є вільними від парентит трематод.

Таким чином, для того, аби відбулося зараження хазяїна, він має зустрітися з паразитом на відповідній стадії розвитку у певному місці і в певний час. Ймовірність такої зустрічі є зазвичай різною для різних особин як хазяїна, так і паразита. Чи відбудеться така зустріч, залежить від безлічі випадкових обставин. Навіть якщо паразит і хазяїн зустрінуться, наслідки такої зустрічі можуть бути різними, зважаючи на гетерозиготність популяцій обох задіяних видів. Навіть в експериментах на лінійних лабораторних тваринах одного віку і статі, що утримуються в однакових умовах і заражаються одночасно певною дозою (кількістю) личинок з однієї культури паразита, інтенсивність інвазії помітно варіює, а деякі тварини можуть не заражуватися.

Кожна природна популяція потенційного хазяїна є гетерогенною генотипічно, особини, що її складають, відрізняються за віком, статтю, фізичним розвитком, фізіологічним станом, зокрема станом

імунної системи, а також певними екологічними перевагами, в тому числі трофічними, серед особин хазяїна можуть бути ослаблені несприятливими умовами зовнішнього середовища, недоїданням чи хворобами, що зрештою визначає їх різну сприйнятливість до певного паразита, а деякі з них вже могли перехворіти на цю інвазію і мати набутий імунітет. З іншого боку, інвазійні стадії паразита, зокрема личинки, також мають різну життєздатність, різний ступінь інвазивності, виявляють різну активність у пошуку хазяїна, проникненні в його тіло, протистоянні захисним реакціям хазяїна тощо.

Внаслідок сумарної дії цього складного комплексу факторів завжди спостерігається перерозсіяний розподіл паразитів у популяції хазяїна, паразити поширені агреговано, тобто утворюють скупчення – „агрегації”. Відповідно, переважна більшість особин паразита зосереджується у відносно невеликій частині особин хазяїна, інколи більшість особин паразита перебуває навіть в одиничних особинах хазяїна. Для гельмінтів така ситуація зазвичай відповідає від’ємному біноміальному розподілу, для найпростіших – розподілу Пойпа-Епплі. Такий розподіл забезпечує збалансованість у системі „паразит - хазяїн”, оптимальні умови для виживання популяцій обох компонентів цієї системи і, врешті решт, подальше існування обох видів. У свою чергу незаражені і заражені, більше чи менше, певним паразитом локальні популяції хазяїна розмішені у просторі мозаїчно, утворюючи осередки інвазії. Такий розподіл обумовлено переважно екологічними факторами і особливостями поведінки тих чи інших тварин.

Розподіл паразитів в залежності від віку хазяїна

Залежність зараженості хазяїна від його віку виявляється досить чітко. Розрізняють певні категорії паразитів відповідно до характеру їх зв’язків з певними віковими групами хазяїв. Є так звані **дитячі паразити** – такі, що зустрічаються виключно або переважно у молодих, нестатевозрілих тварин. Це може зумовлюватися несприйнятливістю хазяїв, що розвивається з віком. Наприклад, нематоди-сингаміди реєструються переважно у пташенят, так само як гострик і карликовий цип’як – переважно у дітей дошкільного та молодшого шкільного віку. *Ascaridia dissimilis*, специфічна для індиків, може зустрічатися у курчат, що утримуються разом з індичатами, але ніколи не реєструється у дорослих курей. В деяких випадках паразити локалізуються в органах, які добре розвинені саме у молодих тварин, а з віком деградують. Наприклад, трематоди-простогоміди паразитують

переважно в фабрицієвій сумці молодих птахів, а інфузорії-триходини чи моногеней-гіродактили, які паразитують на зябрах, у амфібій можуть зустрічатися лише на стадії пуголоків.

У багатьох випадках помітна різниця в показниках зараженості молодих і дорослих птахів пов'язана із суттєвими відмінностями живлення різних вікових груп. Так, молодь багатьох видів риб, зокрема хижих і рослиноїдних, на відміну від дорослих, живиться планктонними організмами, які є потенційними проміжними хазяями різних паразитів. Багато видів зерноїдних птахів вигодовують пташенят комахами.

Водночас є *паразити*, притаманні тваринам *зрілого віку*. Це переважно паразити статевої системи, що оселяються в матці, вагіні, плаценті, статевому члені, сім'яниках чи яєчниках, ікринках, сім'яприймачах (напр., нематоди-плацентонеми з кашалотів чи красікауди з тюленів, поліподіуми з ікри осетрових, найпростіші-мікроспоридії певних видів тощо). Є також паразитарні хвороби, які передаються виключно або переважно статевим шляхом (трихомоноз та певні форми лейшманіозу людей, парувальна хвороба коней) та такі *ектопаразити*, як лобкова воша у людей.

Окремо слід згадати міграції паразитів, пов'язані з віком хазяїна, прикладом яких може бути перехід полістом після деградації зябер у процесі метаморфозу пуголоків по черевній поверхні хазяїна в клоаку, а далі в його сечовий міхур або перехід трематод-простогонімусів з фабрицієвої сумки у яйцепровід курки за певних умов. Проте такий чіткий розподіл паразитів залежно від віку хазяїна спостерігається нечасто. Вікові відмінності мають в основному кількісний характер, що виявляється у певному розподілі паразитів між різними віковими групами у популяції хазяїна.

Під час вивчення паразитофауни якогось виду тварин у певній місцевості зазвичай звертають увагу на вікову динаміку зараженості різними видами паразитів. За характером такої динаміки розрізняють кілька категорій паразитів. У риб є паразити, зараженість якими не залежить від віку хазяїна, наприклад акантоцефали шук. Зустрічаються і такі види, зараженість якими зменшується з віком хазяїна (цестоди-протоцефали у шук). Проте більшість серед паразитів риб складають види, зараженість якими з віком зростає. Відповідно, з віком риб поступово збільшується і видове різноманіття паразитів.

Існує певна послідовність зараження різними паразитами молоді прісноводних риб. Зазвичай спочатку на мальках оселяються ектопаразити, а далі з віком у молодих риб з'являються ендопаразити

з прямим циклом розвитку, потім такі, що використовують у якості проміжних хазяїв дрібних планктонних тварин, нарешті такі, зараження якими відбувається через бентосних тварин, або які мають складні життєві цикли з участю додаткових і паратеничних хазяїв. Щодо морських риб, то послідовність зараження їх різними групами паразитів має складніший характер і у різних груп риб відбувається по-різному.

Певна вікова динаміка зараженості паразитами притаманна також птахам та ссавцям. У переважній більшості випадків молоді тварини заражені сильніше і мають різноманітнішу паразитофауну. Це пов'язане з поступовим формування імунної системи у молодих тварин і зниженням із віком їх сприйнятливості до зараження паразитами. Прикладом може слугувати вікова динаміка зараженості птахів цестодами. Встановлено, що в умовах Чорноморського біосферного заповідника молоді водоплавні птахи (пташенята, льотні молоді птахи поточного року і субадультні особини віком до 1, рідше до 1,5-2 років) заражені значно сильніше, ніж дорослі (статевозрілі). В молодих птахох зосереджена переважна частина геміпопуляцій більшості видів цестод (*геміпопуляція* – частина популяції паразитів зі складними життєвими циклами, яка пов'язана з певною групою хазяїв, у даному випадку з дефінітивними хазяями – птахами). У багатьох видів вона складає близько 75 % (тонкодзьобий мартин, кулик-травник і т.п.), а в деяких випадках частка, зосереджена у молодих птахох, може сягати 96 %.

Приуроченість більшої частини імагінальної геміпопуляції паразитів до молодих птахів притаманна більшості видів цестод. Про це свідчать також спостереження ветеринарних паразитологів, за якими на цестодози (раєтинози, хоанотеніоз, гіменолепідози тощо) хворіють переважно курчата, каченята, гусенята, так само переважно ягнята та телята хворіють на монієзії. Це стосується багатьох інших гельмінтів, зокрема нематод-аскаридат у ссавців, аскарид та гостриків у людей тощо. В експериментах було з'ясовано, що у молодих птахів після елімінації першої інвазії спостерігається відносний імунітет до повторних заражень тим самим паразитом. Такі дані є і щодо експериментального зараження шурів гіменолепідидами. Отже, у птахів і ссавців є механізми, які регулюють чисельність паразитів за принципом зворотного зв'язку.

Залежність зараженості паразитами та видового складу паразитів від статі хазяїна

Зазвичай під час фауністичних досліджень не вдається виявити вірогідних відмінностей у зараженості самців та самок певним видом паразитів. Винятком є лише ті випадки, коли паразиту притаманна специфічна локалізація у жіночій статевій сфері (нематода плацентонема з кашалотів чи гідроїдний поліп поліподій з ікри осетрових риб), або в чоловічих статевих органах (нематода-красикауда зі статевого члена тюленів). Відмінності, зокрема якісні, у видовому складі паразитів та кількісні за показниками зараженості паразитами в цілому та окремими видами, які виявляються при порівнянні зараженості самців та самок одного виду хазяїв, як правило, визначаються причинами, безпосередньо зі статтю не пов'язаними. Це відмінності у способі життя у період догляду за нащадками, у виборі біотопів, де нерідко окремо в цей час живуть самці та самиці з малятами чи пташенятами, різний характер їх живлення, різні строки та шляхи міграцій навесні та восени тощо.

Регуляція чисельності популяції паразитів у системах різного типу

Типи систем „паразит – хазяїн”

Як уже зазначалось вище, всі системи „паразит – хазяїн” можна поділити на два головних типи.

Перший тип – системи, у яких паразити здатні різними способами полишати хазяїна. До цього типу належать всі системи „паразит – остаточний хазяїн” та частина систем „паразит – проміжний хазяїн”.

Другий тип – системи, у яких паразити не здатні полишати хазяїна і потрапляють у наступного хазяїна лише у разі загибелі першого за схемою „жертва-хижак”, або ж у зовнішнє середовище, якщо наступна стадія розвитку є вільноіснуючою. До цього типу належить більшість систем „паразит – проміжний (або паратенічний) хазяїн”.

Третій, особливий, тип системи „паразит – хазяїн” утворюється в тому разі, якщо одна й та сама особина хазяїна послідовно виконує роль спочатку остаточного хазяїна, а потім проміжного, або навпаки, першою є роль проміжного хазяїна, а потім та ж сама особина стає остаточним хазяїном. Такі унікальні життєві цикли відомі лише у кількох видів паразитів, вони вже були розглянуті раніше.

Оскільки у системах першого типу паразит „не зацікавлений” в загибелі хазяїна, а в системах другого типу загибель хазяїна необхідна паразиту для продовження життєвого циклу, стосунки між паразитами і організмом хазяїна у системах різного типу мають суттєві відмінності. По-різному регулюються взаємовідносини не тільки на рівні особини хазяїна, але й на рівні популяцій паразитів хазяїв. Чисельність відповідних локальних популяцій паразитів та хазяїв регулюють різні механізми.

Динамічна рівновага, яка зазвичай існує між цими двома складовими системи „паразит – хазяїн”, визначається, з одного боку, темпами зростання чисельності паразитів в залежності від успішності знаходження, проникнення і приживлення у хазяях, з іншого – рівнем смертності під час пошуку та проникнення у хазяїв, а також під час перебування в хазяях під дією захисних реакцій їх організму, тривалості життя паразитів у хазяях певної категорії, тривалості всього життєвого циклу, а також впливом біотичних та абіотичних факторів середовища на паразитів та хазяїв. Регуляція чисельності паразитів у системах різних типів і підтипів має певні особливості, які розглядаються нижче.

Окремо розглянемо системи „паразит – проміжний хазяїн” та „паразит – остаточний хазяїн”, оскільки ці дві категорії систем також мають певні особливості функціонування.

Системи „паразит – проміжний хазяїн”

Традиційно досить часто у випадках, коли у життєвому циклі паразита задіяні хребетні та безхребетні тварини: перші розглядаються як остаточні хазяї, а другі – як проміжні. Отже у цьому розділі розглядаються і такі випадки, коли безхребетні насправді є остаточними хазяями, оскільки саме в їхньому організмі відбувається статеве розмноження (наприклад малярія) або безхребетні – хазяї іншого покоління, що також розмножується статевим шляхом (партеногенез у партеніт всіх трематод, що відбувається у моллюсках). В деяких випадках статевий процес невідомий, зокрема у багатьох трипаносом. Всі ці системи об’єднує відсутність у безхребетних справжньої розвиненої імунної системи, здатної формувати специфічний імунітет. Серед них зустрічаються як системи першого типу, так і системи другого типу.

Системи „паразит-переносник (передавач)”. Переносники – це окрема категорія хазяїв, роль яких у життєвих циклах паразитів або зводиться до перенесення збудника від одного хазяїна–хребетного до іншого, або ж у цьому хазяїні проходять певні стадії розвитку паразита до формування інвазійних стадій, які передаються наступному хазяїну – хребетному. Детальніше це буде розглядатися пізніше у зв’язку з природно-осередковими захворюваннями. У переважній більшості випадків цю роль виконують членистоногі, комахи-гематофаги та кровосисні кліщі, інколи ракоподібні. У якості переносників інвазійних (а також інфекційних) хвороб гідробіонтів виступають також п’явки. Зараження переносників відбувається пасивно, під час ссання крові. Імовірність зараження залежить від присутності та чисельності хребетних–живителів, екстенсивності їх зараження та стереотипів поведінки членистоногого.

Перший етап – пошук живителя. Серед кровосисних членистоногих є види, що здійснюють *активний пошук* придатних живителів, облітаючи великі площі (мухи, гедзі, більшість комарів), інші „*вичікують*”, коли живитель сам знайде у досить вузький біотоп (станцію) їх перебування (москіти, мокреці, деякі комарі, більшість кліщів). Велике значення мають погодні умови. **Другий етап** – зустріч із зараженою твариною, яка має достатньо високу інтенсивність інвазії. Ймовірність зустрічі саме з такою твариною перш за все залежить від рівня екстенсивності та інтенсивності зараження місцевої (локальної) популяції хазяїв. **Третій етап** – „приживлення” паразитів, можливість вижити та здійснювати відповідний етап розвитку у певній особині переносника. Частка паразитів, що вижили та розмножились із тих, що потрапили до організму переносника, може бути різною і визначається різною сприйнятливістю останніх.

Придатність певної особини хазяїна для життя і розвитку паразитів також може бути різною і визначається як видовими (якщо переносниками паразитів певного виду може бути кілька видів комах чи кліщів), так і індивідуальними особливостями. Наприклад, здатність мухи це-це до зараження трипаносомами – збудниками сонної хвороби людини лімітується віком комах. Відразу після виходу мухи з лялечки у перший день її життя через стінку кишечника у порожнину тіла мухи проникає 21 % трипаносом, одержаних з порцією крові, на другий день таких ~~личинки~~ лише 4 %, на третій – 1 %. У мух віком 4 доби і старших трипаносоми уже не здатні подолати бар’єр

кишкової стінки через збільшення щільності перитрофічної мембрани. Певне значення має швидкість зсідання крові у шлунку переносника. Так, чим швидше зсідается кров у шлунку комара, тим менше оокінет малярійного плазмодія встигає пройти крізь стінку у гемоцель комахи. Це також стосується і мікрофілярій, більше половини яких зазвичай залишаються у згустку крові. Процес виходу паразитів з шлунка у гемоцель переносника залежить від температури та інших параметрів зовнішнього середовища. У випадках філяріатозів членистоногі-гематофаги є справжніми проміжними хазяями, що ж до малярійних плазмодіїв, то вони є остаточними хазяями, у яких відбувається гаметогонія. Незалежно від цього імунітет у переносників не розвивається. Можлива лише загибель надмірно зараженого хазяїна від гіперінвазії. Зменшення зараження переносника відбувається лише за рахунок виходу певної кількості паразитів до остаточного хазяїна під час сання крові.

Таким чином, захисні реакції організму переносника не впливають на чисельність паразитів, тобто регулювання популяції за принципом зворотного зв'язку немає. Чисельність популяції паразита у переносниках певним чином регулюється лише екологічними факторами (ймовірність зустрічі із зараженим хазяїном), абіотичними факторами середовища, а також частковою загибеллю гіперінвазованих переносників. Така система є нестійкою, існує ймовірність епідемічних (епізотичних) спалахів хвороби.

Системи „трематоди (партеніти) – молюски”. У переважній більшості трематод з яйця виходить вільноіснуюча личинка мірацидій, яка активно „шукає” придатного хазяїна-молюска. Зазвичай мірацидій здатен проникати крізь покриви такого хазяїна, уникаючи дії його неспецифічних захисних реакцій, оселятися у певних органах, найчастіше в гепатопанкреасі, розвиватися та розмножуватися. Вікової стійкості до зараження у молюсків немає, специфічний імунітет також не розвивається, тому інвазія триває до кінця життя хазяїна. Продукція церкарій, які є кінцевою стадією патрогенетичного етапу життєвого циклу трематоди, залежить від розмірів хазяїна та активності живлення. Зазвичай церкарії полишають молюска (цей процес зветься *місією*) і деякий час ведуть вільний спосіб життя, „шукаючи” наступного хазяїна, проміжного чи остаточного, щоб врешті-решт перетворитись на мариту, дорослу стадію, що розмножується статевим способом. Так, в експерименті молюск, заражений одним мірацидієм шистозоми (*Sch. japonicum*), продукує стільки ж мірацидіїв, скільки такий самий молюск, заражений двома-трьома мірацидіями. Оскільки

імунітету немає, можлива суперінвазія. Інвазовані молюски менш витривалі, за несприятливих умов вони гинуть першими. До того ж тривалість життя таких молюсків менша, ніж у неінвазованих.

Досить часто у інвазованих молюсків зменшується плодючість або гальмується розмноження, проте вплив трематод на стан популяції хазяїна може бути дуже різним, залежно від виду паразита. Зараженість хазяїв залежить від екологічних факторів, зокрема від типу водойми, визначальним фактором є швидкість течії, тож найвищі показники зараженості молюсків трематодами спостерігаються у ставках. Велике значення має щільність популяції хазяїна. Відповідно, зниження чисельності молюсків під впливом паразитів призводить до різкого зменшення ймовірності їх зараження, що супроводжується зростанням щільності популяції молюсків. Такі зміни мають циклічний характер. У цій системі немає зворотних зв'язків, немає специфічних реакцій хазяїна, специфічного імунітету, пропорційних чисельності паразитів, тому такі системи нестійкі, нестабільні.

У випадках, коли одна особина молюска заражена двома чи більше видами трематод, між останніми встановлюються певні відносини, які можуть бути синергічними, нейтральними або антагоністичними. Наприклад між партенітами шистозом людини і деяких трематод амфібій встановлюються антагоністичні відносини за типом „жертва – хижак”. Редії останніх поїдають партеніт шистозом. Подібні відносини також можуть мати певне значення для регулювання системи. Робилися спроби використати трематод амфібій для боротьби з шистозоматозом людей.

Системи другого типу

Системи, у яких проміжний хазяїн нездатен відповідати на присутність паразитів специфічними (іммунними) реакціями. У таких випадках частка заражених особин хазяїна та інтенсивність їх зараження зростають з віком хазяїна упродовж усього їх життя. Зростання може бути рівномірним, якщо паразити не знижують життєздатності хазяїна, як це має місце за паразитування у колючок личинок акантоцефал. Якщо ж паразити зменшують витривалість хазяїна, темпи зростання зараженості уповільнюються за рахунок загибелі частини хазяїв, як за паразитування у тих самих колючок плероцеркоїдів цестод шистоцефал. Якщо ж паразит живе менше, ніж хазяїн (личинки цестод тріенофорусів в окунях зберігають життєздатність 1,5–3 роки), зараженість старших вікових груп риби

визначається балансом між повторними зараженнями і загибеллю частини личинок з попередніх інвазій. У випадках, коли тривалість життя хазяїв досить коротка, зміна їх зараженості нерідко має сезонний характер, який визначається сезонністю надходження у середовище яєць або личинок паразитів. Наприклад зараженість водних олігохет личинками гводичників обумовлена сезонним характером відкладанням яєць цестодами – паразитами риб, що регулюється динамікою температури води у водоймі.

У випадках, коли тривалість життя паразита і хазяїна більшою або меншою мірою співпадають, зараженість старших вікових груп хазяїв знижується за рахунок вимирання заражених особин та видання їх хижаками. В результаті спостерігається гіперперерозсіяний розподіл паразитів у популяції хазяїв. Характер розподілу прямо визначається ступенем шкодочинності. Так, у колючок за диспlostомозу спостерігається негативний біноміальний розподіл, а за шистоцефальозу – логарифмічний розподіл паразитів у популяції риб.

Стан, коли „велика кількість особин паразита інвазує невелику кількість особин хазяїна” забезпечує у таких системах максимальне виживання паразитів за мінімального шкідливого впливу на популяцію хазяїна. Це, разом з екологічними і кліматичними факторами, стабілізує подібні системи. Загибель певної частини хазяїв за умов масового зараження діє як негативний зворотній зв'язок, зменшуючи популяцію паразитів. У природі, однак, такий рівень інвазованості хазяїв трапляється дуже рідко, за унікальних, дуже сприятливих для паразитів умов. Частіше це явище можна спостерігати в разі радикального втручання людини у природні екосистеми або у тваринницьких господарствах. У всіх цих випадках у системі немає зворотних зв'язків. Такі системи є нестійкими.

Системи, в яких роль проміжних хазяїв виконують тварини з розвиненою імунною системою. Так, у ссавців в разі паразитування личинок цестод у відповідь розвиваються специфічні імунні реакції, які перешкоджають повторним зараженням. Наприклад в експерименті у мишей через 56 діб після зараження яйцями цестод-гидатігер розвивається несприйнятливість до повторного зараження, яка може зберігатися до 60 діб після хірургічного видалення стробілоцерків. Напруженість імунітету залежить від інтенсивності інвазії. Подібний стійкий імунітет проти личинок цестод відомий також у овець та великої рогатої худоби. Проте розвивається такий імунітет лише у дорослих тварин. В той же час за ехінококозу імунітет відносний, сприйнятливість до повторних заражень лише знижується, до того ж

вона певною мірою залежить від індивідуальних, зокрема генетичних відмінностей різних особин хазяїв та штамових особливостей паразитів. За паразитування у мишей личинок спірометр спарганумів інвазовані тварини навіть швидше ростуть і набирають масу тілу, ніж неінвазовані. У системах такого типу встановлюються зворотні зв'язки і чисельність заражених хазяїв у популяції підтримується на певному рівні. Системи є стійкими, врівноваженими. Навіть у разі загибелі частини проміжних хазяїв внаслідок гіперінвазії, зменшення чисельності їх популяції врівноважується загибеллю значної частини личинок також і внаслідок дії захисних реакцій імунних хазяїв. Тож чисельність і хазяїв, і паразитів зазнає незначних циклічних коливань відносно певного стану рівноваги.

Системи „паразит – остаточно́ний хазяїн”

Всі такі системи належать до *першого типу*, тобто паразити здатні полишати хазяїна. Це можуть бути дорослі стадії паразитів, які вичерпали свій життєвий ресурс і загинули, чи різні стадії розвитку, що „викидаються” хазяїном, чи хоча б стадії розселення (спори, яйця, личинки, „бродяжки”), тобто нащадки дорослих паразитів, що живуть у хазяїні. Системи цієї групи поділяються на три принципово різні категорії.

Системи „паразит – остаточно́ний хазяїн” з участю безхребетних. Про регуляцію чисельності паразитів у таких системах відомо дуже мало. Можна лише припускати, що вирішальними напевно є екологічні фактори. Можна, наприклад, згадати, що для успішного розвитку малярійних плазмодіїв у комарах до інвазійних для людини стадій потрібна певна „сума ефективних температур”, різна для різних видів, подібно до таких, що визначають успішну вегетацію певних видів рослин. Саме тому є північна межа існування місцевих осередків малярії.

Системи „паразит – остаточно́ний хазяїн” з участю холоднокронних (пойкілотермних) хребетних. З таких систем досить добре вивчені системи „*паразити – риби*”. Для паразитів цих тварин характерні річні життєві цикли, які регулюються погодними умовами, переважно динамікою температури води, сезонністю розмноження паразитів та хазяїв, а також пов'язані з ними циклічні зміни фізіології хазяїв, зокрема, їх гормонального фону. Наприклад, вивчення сезонної динаміки зараженості яльця у річці Ейвон (Англія) цестодами

Caryophyllus laticeps показало, що ці гвоздичники починають продукувати яйця через місяць після початку нересту риб-хазяїв, до того ж у роки, які відрізняються за погодою (рання чи пізня весна) це відбувається у різні календарні терміни.

Чисельність популяції паразитів риб у різних випадках регулюється по-різному. Так, серед **ектопаразитів** є види, за оселення яких не спостерігається жодних захисних реакцій, тоді як паразитування інших спричинює розвиток таких реакцій.

За відсутності захисних реакцій динаміка чисельності паразитів може мати різний характер. Так, наприклад, інтенсивність інвазії риб інфузоріями – триходинами цілий рік залишається приблизно на одному рівні і визначається швидкістю розмноження паразитів та ймовірністю передачі їх новим хазяям. Швидкість розмноження інфузорій збільшується відповідно до зростання (до певної межі) температури води, однак влітку риби розсіяні по водоймі, тоді як взимку чи навесні темпи розмноження повільніші, але риби у цей час скупчуються у зграї, зимувальні або нерестові, що полегшує Perezараження паразитами.

Деяко інакше відбувається регуляція чисельності паразитів, розмноження яких має більш чітко виражений сезонний характер, наприклад, моногеней – дактилогірид. У цих паразитів перезимовують лише одиничні дорослі особини, а також певна кількість яєць, що знаходяться на дні водойми. Весною з цих яєць та яєць, що починають відкладати особини, які перезимували, виходять личинки. Розмноження відбувається швидко, однак у різних видів моногеней – паразитів одного виду риб найшвидші темпи ембріогенезу спостерігаються за різних температур води (+15, 20, 25 °C) є й певний верхній поріг температури, вище якого розвиток яєць того чи іншого виду припиняється. Впливає температура і на швидкість розвитку личинок до статевої зрілості. Відповідно піки чисельності різних видів припадають на різні календарні строки, що суттєво зменшує міжвидову конкуренцію.

В тому разі, коли спостерігаються певні захисні реакції хазяїна на присутність паразитів (інфузорії – іхтіофтиріуси з найпростіших, гіродактили з моногеней тощо) за повторного зараження приживається менше паразитів. Така дія зберігається певний час після завершення першої інвазії і ступінь її прояву тим більший, чим вищою є інтенсивність інвазії. Таким чином виникає негативний зворотний зв'язок. Однак у популяції риб завжди є достатня кількість сприйнятливих особин і тому загальна чисельність популяції паразитів

регулюється, як і в попередній групі, динамікою температури води. У той же час, на відміну від першої групи, захисна реакція хазяїна стримує інтенсивність інвазії окремих особин на сублетальному рівні. Така система лишається нестійкою.

Для ендопаразитів риб також можуть спостерігатися сезонні коливання зараженості хазяїв, або ж сезонних змін немає. Якщо сезонна динаміка зараженості є, то вона зазвичай визначається сезонним перебігом температур, змінами спектру живлення хазяїв, характером розмноження і живлення проміжних хазяїв, сезонними особливостями розмноження паразитів.

Так, екстенсивність зараження форелі скреблянками *Echinorhynchus trutta* цілий рік залишається на одному рівні. В той же час інтенсивність інвазії досягає максимуму у червні-липні, що обумовлене особливостями зараженості проміжних хазяїв – бокоплавів. Ракоподібні влітку заражені слабо, але у цей час форель активно живиться. Натомість взимку низька активність форелі почасти компенсується високою зараженістю бокоплавів.

Зараженість колючки цестодами-протеофалами в ріках Англії відзначається більш-менш постійною екстенсивністю інвазії, однак віковий склад паразитів суттєво змінюється: у січні переважають зовсім молоді особини (приблизно 1/2), а у серпні-вересні значно більше зрілих особин з яйцями (більше 1/2) і це пов'язано з більш інтенсивним зараженням взимку, коли роль циклопів у живленні риб більшає. Те ж саме спостерігається і в річках Шотландії, але тут екстенсивність інвазії протеоцефалами також має пік, який припадає на липень-листопад, що пов'язано із суворішим кліматом. Тут зараження риб можливе лише з червня по листопад, здатність паразитів приживатися в хазяїні дуже низька навіть у цей період.

Серед ендопаразитів риб є види, яким притаманні більш чітко виражені сезонні коливання чисельності. В таких випадках важливу роль відіграє саме сезонний хід температури. Так, *Proteocephalus fluviatilis*, що паразитує у кишечнику американського окуня у водоймах Канади, починає продукувати яйця лише тоді, коли температура води стає вище 15 °С (період з червня до жовтня). Це зумовлює, з огляду на терміни розвитку личинок у проміжних хазяях, пік інвазії риб у кінці літа. До того ж яйця, що лишилися у водоймах взимку гинуть, а личинки здатні приживатися і розвиватися як у проміжних, так і в остаточних хазяях лише за певних, досить високих температур. З настанням холодної погоди розвиток молодих цестод у кишечнику припиняється і відновлюється лише весною. *Proteocephalus amblo*

plites з того ж виду окунів потребує дещо нижчих температур. Личинки цих цестод, що потрапляють до риб з циклопами, проміжними хазяями, здатні прижитися в їхньому кишечнику лише за температури води 7–15 °С. За межами цих порогових параметрів личинки не лишаються в кишечнику і мігрують у тканини тіла риби, де поводяться так, як у паратенічному хазяїні, „очікуючи” сприятливих умов. Зазвичай такі умови настають у травні-червні і саме на цей період припадає пік інвазії риб статевозрілими (кишковими) цестодами. Температурний фактор є також головним чинником, що визначає сезонну динаміку зараження яльця *C. laticeps* у водоймах Англії, але діє він опосередковано. Зараженість проміжних хазяїв-олігохет личинками каріофілід тримається цілий рік на одному рівні, отже зараження риб відбувається постійно. Однак у холодну пору року (січень-березень) личинки добре приживаються і розвиваються, поповнення перевищує смертність „старих” червів. В теплу пору року личинки, навпаки, не приживаються. Черви поступово старіють і гинуть, за дії відносно високих температур їх термін життя зменшується і на початку літа риби зовсім звільнюються від цих паразитів. У всіх розглянутих випадках специфічні імунні реакції з боку риб відсутні.

Серед ендопаразитів риб є і такі види, для яких характерним є більш-менш постійний рівень зараженості хазяїна цілий рік. Прикладом такої системи може слугувати паразитування цестод тріенофорусів у щук. Ці цестоди живуть досить тривалий час, проте яйця вони продукують лише короткий період в кінці зими – на початку весни, коли температура води ще невисока. Відповідно, зараженість перших проміжних хазяїв – циклопів має сезонний характер, однак у другому проміжному хазяїні – окуні інвазія накопичується. Життєздатність плероцеркоїдів зберігається до трьох років і це забезпечує постійне і рівномірне зараження щук, що напевно поєднується з постійним рівнем відмирання старіючих червів. Дещо по-іншому забезпечується постійний цілорічний рівень зараженості яльця скреблянками *Pomphorhynchus laevis*. Ці паразити розмножуються (в умовах Англії) цілий рік так само, як і їх проміжні хазяї – бокоплавці, що зумовлює постійний рівень зараженості останніх. Однак з підвищенням температури води зростає активність живлення риб, до їх кишечника з їжею потрапляє більше личинок скреблянок, проте приживаність їх за таких температур зменшується, отже зараженість залишається стабільною, що, з іншого боку, підтримується постійним рівнем смертності червів.

Таким чином, за відсутності імунітету та будь-яких зворотних зв'язків у системі може підтримуватись постійний рівень чисельності популяції паразитів, однак лише певний час. Всі такі системи за своєю суттю нестабільні. Сезонні зміни умов зовнішнього середовища регулюють розмноження паразитів, а інколи і їх смертність, приживаність їх личинок у хазяях, поведінку та живлення хазяїв, їх фізіологічний стан. Імунні реакції, якщо вони є, лише знижують інтенсивність інвазії окремих особин. Тобто стабільність чисельності паразитів та, відповідно, екстенсивності та інтенсивності інвазії риб визначається стабільністю екологічних умов. Їх раптові суттєві зміни призводять до раптових, іноді катастрофічних, змін у системі „паразит – хазяїн” на популяційному рівні. В наш час такі зміни досить часто спричинені антропогенним втручанням у природу, таким як регулювання стоку рік з утворенням водосховищ, перенаселення ставків у рибних господарствах, створення рибоводних водойм-охолоджувачів з теплою водою тощо.

Системи „паразит – остаточно хазяїн” з участю теплокровних (гомойотермних) тварин. Імунна система теплокровних тварин, птахів та ссавців, краще розвинена і більш досконала, ніж у холоднокровних хребетних. Ці тварини мають надійніші неспецифічні захисні реакції та у більшості випадків здатні формувати специфічний імунітет, спрямований проти конкретного паразита.

Напруженість імунітету може бути різною і залежить від багатьох факторів та індивідуальних і популяційних особливостей хазяїна, його віку (у молодих особин імунна система не досягає повного розвитку) та фізіологічного стану. З іншого боку, певне значення мають деякі видові, штамові чи популяційні особливості паразитів. Цілковита елімінація паразитів та абсолютна несприйнятливість до повторного зараження спостерігається дуже рідко. Зазвичай під дією імунітету відбувається зниження приживання паразитів, затримка їх росту та розвитку, зменшення плодючості статевозрілих стадій. Ступінь імунної відповіді прямо залежить від чисельності паразитів в організмі хазяїна. Вважається, що існує мінімальна чисельність (пори́г), за якої запускаються механізми вироблення імунних реакцій. У зв'язку з цим в системі виникає негативний зворотній зв'язок, що ефективно регулює чисельність паразитів на рівні як організму, так і популяції хазяїв.

Вивчались переважно системи, у яких були задіяні свійські чи лабораторні тварини, далі розглядаються приклади таких систем.

Система „найпростіші (кокцидії) – свійські птахи”. Завдяки численним експериментальним дослідженням було з’ясовано, що через певний час після зараження курчат кокцидіями, паразити починають продукувати ооцисти, які виділяються назовні з фекаліями. Кількість ооцист протягом деякого періоду часу зростає, а потім, якщо хазяїн залишається живим, поступово знижується до повного зникнення. Репродуктивний потенціал різних видів кокцидій різний, так само, як і їх *патогенність (вірулентність)*. Існує оптимальна доза первинного зараження, за якої сумарна продукція ооцист найбільша, а в разі її перевищення продукція ооцист зменшується. Це пов’язано саме з імунітетом.

Ступінь напруженості імунітету залежить від інтенсивності первинного зараження. За дуже тяжких інвазій розвивається абсолютний імунітет, тривалість якого залежить від інтенсивності первинного і повторних заражень, зазвичай це 2–6 місяців. З’ясовано, що це переважно клітинний імунітет, пов’язаний з епітелієм слизової оболонки кишечника, але в той же час антитіла присутні й у крові. Цікаво, що щоденне зараження курчат надмалими дозами (5 ооцист) призводить до розвитку стійкого імунітету, здатного стримувати інвазію на дуже низькому субклінічному рівні. Саме така імунізація напевно відбувається в природних умовах у диких птахів. Опосередковано про це свідчить виникнення дуже тяжких кокцидіозів пташенят з великою летальністю у випадках, коли намагалися запровадити вольєрне розведення таких птахів, як глухарі чи тетеруки.

Що ж до малярії, механізми розвитку імунітету у птахів такі самі, як і у людини. Імунітет за цієї інвазії нестерильний, тобто зберігається до того часу, доки лишаються тканинні форми плазмодіїв у клітинах печінки.

Системи „гельмінти – птахи”. Вивчення таких систем, зокрема на курчатах, з’ясувало, що з віком птахи стають стійкішими завдяки віковим змінам стінки кишечника, тому приживання нематод (*Ascaridia galli*) або цестод (*Skrabinia cestici llus*) поступово зменшується. Загалом динаміка інвазії після першого зараження має такий самий характер, як і за кокцидіозу. Продукування яєць та виділення їх назовні з фекаліями поступово зростає до певного моменту, після якого спостерігається повільне зниження кількості яєць у пробах аж до тих пір, коли паразити залишають організм хазяїна. Так само є певна оптимальна доза зараження (кількість інвазійних яєць) і, відповідно, інтенсивність інвазії, за якої сумарно виділяється найбільша кількість яєць. Зменшення приживання гельмінтів за повторного зараження

свідчить про формування імунітету. Однак такий імунітет відносний, регуляція чисельності популяції гельмінтів за принципом зворотного зв'язку менш ефективна, ніж в разі інвазій, спричинених найпростішими.

У диких птахів за високої інтенсивності інвазії гельмінтами також часто спостерігали сповільнення розвитку паразитів, дорослі черви були дрібнішими порівняно зі звичайними, спостерігалися прояви так званого „ефекту скупчування”, які зводяться до зменшення сумарної продуктивності яєць (плодючості), що призводить до зменшення щільності популяції паразитів. Цей процес доповнюється паразитарною кастрацією та загибеллю проміжних хазяїв в разі їх гіперінвазії личинками гельмінтів. Таким чином, чисельність паразитів птахів регулюється змінами неспецифічної стійкості, специфічними імунологічними реакціями, а також внутрішньовидовою („ефект скупчення”) та міжвидовою конкуренцією паразитів. Всі ці механізми доповнюють один одного, діючи за принципом зворотного зв'язку. Однак ефективність їх дії, сумарно і кожного окремо, у природних популяціях диких птахів у певних природних умовах ще до кінця не з'ясована.

Системи „паразит – ссавці”. У ссавців імунні реакції ще складніші і досконаліші, ніж у птахів. Особливо це стосується **протозойних інвазій**. Так, за трипанозомозів перебіг хвороби супроводжується виробленням кількох типів антитіл, які послідовно змінюють одне одного, відповідно пригнічуючи розмноження найпростіших, перехід від одної їх генерації до іншої, або ж мають дію, спрямовану на елімінацію паразитів. В системах, в яких задіяні різні види трипаносом та їхніх хазяїв, кінцевий результат взаємодії паразитів і хазяїна може бути різним. Трипаносомоз пацюків, добре вивчений у численних експериментах, зазвичай закінчується повним одужанням з ліквідацією збудників, після чого зберігається стійкий імунітет протягом всього життя (те ж саме відбувається і у людей у разі захворювання на шкірний лейшманіоз). В інших випадках, зокрема, за трипаносомозів великої рогатої худоби, хвороба після досить тривалого гострого періоду переходить у хронічну (латентну форму), повного одужання не відбувається. У випадках, коли імунна система хазяїна не здатна протистояти збуднику, хвороба закінчується летально, тобто загибеллю хазяїна. Це, зокрема, має місце за сонної хвороби або ж вісцерального лейшманіозу людей.

Подібна градація ефективності імунітету відома щодо малярії, яку спричиняють різні види плазмодіїв у одного чи різних видів ссавців. Хвороба може закінчуватися як формуванням повної несприйнятливості.

вості, так і неминучою загибеллю хазяїна (напр. тропічна малярія у людей) з широким спектром проміжних варіантів. У людини за малярії послідовно утворюються антитіла різних типів, а також має місце клітинний імунітет, у якому задіяні макрофаги та клітини лімфатичної системи.

Щодо систем „гельмінти – ссавці” прояв захисних реакцій хазяїна може бути дуже різним. З’ясовано, що за шистозоматозу людини формується дуже складна система імунних реакцій, яка характеризується неспецифічною стійкістю. Подібна ситуація відома для деяких інших тканинних гельмінтозів, зокрема, філяріатозів.

Кишкові гельмінтози зазвичай не супроводжуються розвитком достатньо вираженого імунітету. Утворення антитіл та їх циркуляцію в крові вдається виявити не часто, частіше визначають так звані копроантитіла. Навіть у тих випадках, коли антитіла виявляються, підтвердити їх негативний вплив на паразитів не вдається. Звичайно спостерігають непрямі прояви імунітету, такі як зниження виживання паразитів, подовження термінів їх розвитку до статевозрілої стадії, зменшення плодючості за повторного зараження, наприклад цестодами-моніезіями у овець. Можна лише констатувати, що інтенсивність інвазії регулюється у процесі самовиліковування, в якому певну участь беруть і імунні реакції. Зазвичай хворіють молоді тварини, у яких інтенсивність інвазії врешті-решт стабілізується на низькому рівні, притаманному і дорослим тваринам цього виду.

Особлива ситуація має місце у випадку з цестодою *Rodentolepis nana* (карликовий ціп’як), що паразитує у кишечнику переважно у дітей та підлітків. Після зараження спочатку у кишкових ворсинках розвиваються личинки-цистецерки (як у проміжному хазяїні), що супроводжується сильною імунною реакцією. Після розвитку з цих личинок дорослих черв’яків у кишечнику хазяїна і наступного самозараження (друге покоління паразитів) різко зростає інтенсивність інвазії і, як наслідок, наступне покоління личинок є дуже численним. Це призводить до формування сильного, напруженого імунітету, який здатний блокувати проникнення личинок наступного покоління у кишкові ворсинки. Врешті-решт дорослі цестоди, що паразитують у кишечнику, відмирають, а абсолютний імунітет зберігається до кінця життя.

Подібні складні прояви імунітету супроводжують інвазію трихінелами. Спочатку з личинок цих нематод, що потрапили до нової особи хазяїна, в кишечнику розвиваються статевозрілі самці і самки, а потім, коли самки відкладають личинок, останні проникають до

кров'яного русла, розносяться по всьому тілу і осідають у м'язах, де розвиваються до інвазійної стадії. Цей, другий, період трихінельозу супроводжується дуже сильними імунними реакціями, а клінічна картина, що спостерігається у хворих у цей час, є типовим проявом сильної алергії. Можливий і летальний наслідок. У двох останніх випадках системи „паразит – хазяїн” мають особливий характер, їх не можна віднести ані до першого, ані до другого типу. В цих системах, як вже відзначалось раніше, одна особина тварини послідовно виконує роль проміжного та остаточного хазяїна, до того ж чергується кишковий та тканинний паразитизм.

Підсумовуючи, можна зазначити, що на сьогодні про складні механізми формування імунітету ссавців до інвазійних хвороб та регуляції чисельності партнерів в системі „паразит – хазяїн” у цих тварин відомо ще дуже мало, лише окремі фрагменти надскладної мозаїки, або ж сучасною мовою, пазлів. Цілісного уявлення про формування імунітету та його дію на паразита все ще немає.

В цілому системи „паразит – теплокровна тварина” більш стабільні завдяки наявності зворотних зв'язків. Проте вплив факторів середовища, зовнішнього по відношенні до системи, досить значний і може обумовлювати спалахи чисельності паразитів або ж її спади, впливаючи головним чином на екстенсивність інвазії. В той же час імунні реакції впливають переважно на інтенсивність інвазії, ліквідуючи „надлишкову” частину популяції паразитів. Саме діючи разом ці дві групи факторів здатні у більш-менш стабільних умовах забезпечити стабільність паразитарної системи.

ПАЗАРИТ І ХАЗЯІН У ДОВКІЛЛІ

Як уже зазначалося, щодо паразитів розрізняють середовище першого порядку – безпосередньо організм хазяїна, та середовище другого порядку – зовнішнє середовище, що оточує хазяїна. Параметри середовища, у якому живе хазяїн, також безпосередньо (вільно-існуючі стадії життєвого циклу та ектопаразити) або опосередковано (ендопаразити) впливають на паразитів. Однак є ще один аспект, суто екологічний. Кожен вид тварини-хазяїна, пристосований до існування у певних межах головних факторів середовища (температура, вологість тощо) і має певні особливості екології, опанує певну екологічну нішу, займає певне місце у екосистемі та виконує певну роль у біоценозі. Екологія хазяїна має велике значення у визначенні особливостей видового складу паразитів того чи іншого виду хазяїв та особливостей зараженості їх паразитами. Саме залежність паразитофауни від способу життя хазяїна та його змін у просторі і часі є головною проблемою екологічної паразитології.

Залежність паразитофауни та зараженості паразитами від трофічних зв'язків хазяїна

Зазвичай виявляється чітка залежність між особливостями живлення певного виду тварин та його паразитофауною. Вище вже згадувалось про зміни живлення тварин, які відбуваються з віком, та їх значення у формуванні паразитофауни, а далі ми їх розглянемо детальніше.

Відомо, що початкові стадії розвитку багатьох хижих та рослиноїдних риб (мальки, молодь, цьогорічки) живляться лише планктоном, в тому числі дрібними ракоподібними. Отже, тільки в молодому віці вони можуть заражатися гельмінтами, личинкові стадії яких розвиваються у циклопах, діаптомусах, дафніях чи остракодах.

Більшість зерноїдних та рослиноїдних птахів вигодовують своїх пташенят комахами і саме молоді птахи зазвичай заражені цестодами та іншими біогельмінтами, які використовують комах у якості проміжних хазяїв. Наприклад, страусята нанду лише перші три місяця життя живляться комахами, переважно кобилками, і тільки в цьому віці вони можуть заражатися цестодами та нематодами-дихейлонемами, причому останні живуть у повітряних мішках цих тварин до кінця їх життя. Дорослі нанду живляться однією травою.

Дитинчата ссавців на першому етапі свого життя живляться лише молоком матері. Проте є кілька видів гельмінтів, переважно нематод, личинки яких акумулюються в організмі невагітної самки, як у паратенічному хазяїні, а з початком лактації активізуються, мігрують в молочні залози і потрапляють до організму дитинчат з молоком матері (наприклад, токсокари собак, деякі нематоди тюленів тощо). Так само поводяться личинки деяких цестод (спаргануми спірометр, тетратеридії мезоцестоїдів).

Подібний характер живлення, подібність трофічних зв'язків часом накладається на еволюційно сформовані на різній основі паразито-хазяїнні системи і робить подібними паразитофауни неспоріднених тварин, наприклад, всеїдних свині і людини (спільні або близькі види балантидій, аскарид, волосоголовців, скреблянок, свинячий щіп'як), або трав'яїдних копитних з різних груп та великих трав'яїдних гризунів. Зокрема, симбіотичні інфузорії передшлунків або товстих кишок властиві жуйним, верблюдам, бегемотам, коням, носорогам, слонам, даманам, американським водосвинкам. Нематоди-стронгіліди зустрічаються у жуйних, коней, зайців та інших трав'яїдних. Серед хазяїв цестод-аноплоцефалід, окрім жуйних, відомі коні, носороги, слони, гризуни і навіть сумчасті.

Водночас є багато даних, які свідчать про певні відмінності у паразитофауни більше або менше філогенетично близьких видів і груп тварин, пов'язаних з різницею у спектрі живлення. Для морських птахів Мурману встановлено, що чим більшою є частка безхребетних у їх живленні, тим більша зараженість їх цестодами та трематодами, багатший видовий склад цих гельмінтів. Найнижчу зараженість цими паразитами встановлено у птахів, які живляться лише рибою. Для горобцеподібних птахів, качок, а також гризунів велике значення має співвідношення тваринної і рослинної їжі у раціоні (ступінь м'ясоїдності).

У гідрофільних птахів Чорноморського біосферного заповідника встановлено, що видове багатство цестод та зараженість певного виду зумовлена перш за все тим, наскільки тісними є зв'язки цих птахів

з водоймами, та яку частку у їх живленні складають безхребетні, наприклад, серед качок найсильніше заражені чернеті, дещо менше крижні, потім широконоська, чирки, найменше заражені нерозень і свищ, які є найбільш рослиноїдними качками нашої фауни.

У суходільних птахів зв'язки між характером живлення і зараженістю певних видів цестодами дещо складніші. Найвища зараженість та найбільше видове багатство цестодофауни притаманні комахоїдним птахам лісового орнітокомплексу, особливо наземним комахоїдним, які живляться переважно мешканцями лісової підстилки (дрозди та ін.), а також комахоїдним, які здобувають їжу в польоті (ластівки та серпокрильці). Дещо нижчий рівень зараженості та менше видове різноманіття цестод у птахів зі змішаним живленням (зерноїдно-комахоїдні) з лісового, синантропного та прибережного комплексів. Найнижча зараженість та дуже бідна цестодофауна характерна для птахів степового орнітокомплексу, особливо зерноїдних, пов'язаних з відкритими ландшафтами. Таким чином, для суходільних птахів екологічним фактором, визначальним щодо зараженості цестодами є зв'язок з лісом, деревною рослинністю та частка, яку складають безхребетні, особливо мешканці лісової підстилки та ґрунту, у живленні певного виду чи групи видів птахів. Для дрібних ссавців, зокрема гризунів, також вирішальним є співвідношення тваринної та рослинної їжі в раціоні.

Зараженість амфібій цестодами і трематодами залежить від ступеня зв'язку дорослих тварин з водою, з водоймами. Відповідні показники в ряду „зелені жаби – бурі жаби – ропухи – часничниці – квакші” знижуються. Що ж стосується риб, то рівень їх зараженості тими чи іншими гельмінтами визначається часткою планктонних (переважно проміжні хазяї цестод) та бентосних (проміжні хазяї трематод) безхребетних у їх раціоні.

Подібний склад їжі нерідко зумовлює значну подібність паразитофауни неспоріднених груп хазяїв. Так, рибоїдні птахи різних рядів (мартини, норці, гагари, веслоногі, голінасті, рибоїдні качки) мають багато спільних видів трематод, акантоцефал, нематод, спільні види є і серед цестод (лігули, шистоцефали, дифілоботрії). Джерелом зараження птахів цими паразитами є саме риби. Подібна ситуація має місце і у хижих риб (щука, окунь, форель та ін.). Різкий сезонний перехід з одних видів кормів на інші, притаманний деяким ссавцям (кролі восени переходять на живлення корою) та осілим птахам (тетеруки взимку живляться хвосою, а рябчики – шишечками вільхи та березовими бруньками), сприяє звільненню від кишкових гельмінтів.

Досить чітко виявляється залежність видового складу паразитофауни хазяїна і показників зараженості паразитами „популяції” хазяїна від того, у якому біотопі оселяється та чи інша група особин певного виду тварин. Зокрема, нерідко представники певного виду можуть оселятися у різноманітних біотопах. Наприклад крижні гніздяться на водоймах різної величини з різною трофічністю та ступенем заростання вищого водною рослинністю. Це можуть бути проточні і непроточні водойми, прісні і солоні з різним ступенем солоності, навіть острови у морських затоках, або ж навпаки, ці птахи можуть гніздитися в дуплах дерев у міських парках чи під дахами міських будівель. Тому різні „популяції” крижнів суттєво відрізняються за видовим складом гельмінтів та показниками зараженості ними. Те саме стосується і суходільних птахів. Шпаки можуть оселятися у шпаківнях серед міських кварталів чи в дуплах у міських парках, у сільських населених пунктах чи в лісових урочищах або в ізольованих невеликих лісових колках серед степу. Гельмінтофауна в колоніях шпаків, розташованих у різних біотопах, суттєво різниться. У таких випадках одним із факторів, які визначають ймовірність зараження тим чи іншим видом паразитів, є трофіка, особливості живлення птахів відповідно до структури біоценозу.

Відомо також, що гельмінтофауна птахів, які різко ухиляються за своєю екологією від інших близькоспоріднених видів, зазвичай дуже збіднена внаслідок розриву зв'язків у системах паразит – хазяїн, які історично склалися, оскільки вони базуються саме на трофічних зв'язках. Це стосується лиски з пастушків, яка стала справжнім водоплавним птахом, крохалів з качиних або орлана з хижих птахів, які перейшли на переважне живлення рибою, стали справжніми іхтіофагами. Подібна закономірність також простежується на окремих популяціях деяких видів, наприклад куликів-травників, які гніздяться на водоймах Полісся, заплавах великих та малих річок і на узбережжі морських заток. Подібні закономірності відомі і для гельмінтофауни ссавців. Відзначається значне збіднення гельмінтофауни і низка зараженість гельмінтами сліпаків, які ведуть виключно підземний спосіб життя, у порівнянні з мишоподібними гризунами, або білок і сонь, які живуть на деревах, у порівнянні з ховрахами. Слід також зауважити, що колоніальні птахи та стадні ссавці зазвичай сильніше заражені паразитами, ніж їхні близькі родичі, що живуть парами чи поодинці. Прикладом можуть бути такі пари як грак та крук, сіра чапля і бугай, дикі кролі та зайці тощо.

Залежність паразитофауни від міграцій хазяїна

Доволі суттєво позначаються на паразитофауні тварин переміщення у просторі. Це можуть бути і відносно недалеко у географічному сенсі міграції, як-то післягніздові кочівлі, переміщення деяких гідрофільних птахів, батьків з пташенятами старшого віку, з невеликих прісних водойм – місць гніздування на великі озера, водосховища, інколи солонуватоводні лимани та морські затоки для нагулу перед відльотом на зимівлю, де восени збираються великі зграї водоплавних птахів. Шпаки, які на півдні України гніздяться у населених пунктах, на фермах, у лісових посадках та природних колках, також збираються у зграї і переміщуються на відкриті степові ділянки – місця випасу худоби, де живляться комахами, супроводжуючи отари й гурти худоби. Гага наприкінці літа переміщуються разом з підрослими пташенятами з мілководної прибережної літорали на глибші відкриті ділянки моря з підводними підвищеннями (мідієвими банками), переходячи від живлення планктоном та дрібними бентосними тваринами на споживання двостулкових моллюсків. Подібні переміщення здійснюють інші колоніальні морські птахи.

Найчіткіші зміни в паразитофауні простежуються у тварин, які здійснюють далекі сезонні міграції, напр. перелітних птахів. Вперше аналіз сезонно-вікових змін паразитофауни кількох видів перелітних птахів був проведений видатним паразитологом В.О. Догелем та його учнями. Було з'ясовано, що птахи, які прилетіли з місць зимівлі до Петергофа (Фінська затока), мають певний комплекс паразитів. За час гніздування та у післягніздовий період до моменту відльоту на зимівлю у цьому комплексі є певні зміни, одні види зникають, інші з'являються, деякі присутні у складі комплексу весь цей час. Паралельно, у певній послідовності, проходить зараження паразитами пташенят, формується паразитофауна молодих птахів. Згідно з цією динамікою, щодо паразитофауни перелітних птахів, було виділено три комплекси паразитів, які визначають особливості її структури.

1. *Убіквісти* – види паразитів, які зустрічаються цілий рік. Це перш за все *постійні* паразити птахів, головним чином ектопаразити, такі як пухойди та кліщі, всі стадії життєвого циклу яких проходять на хазяїні. Серед ендopазаритів це види, зараження птахів якими може відбуватися як на „півночі”, на місцях гніздування, так і на „півдні” – на зимівлі, оскільки в обох частинах ареалу є проміжні хазяї, придатні для розвитку личинок, та умови зовнішнього середовища, сприятливі

для проходження їх повного життєвого циклу. У птахів, які мігрують на досить короткі відстані та мають так звані „холодні” зимівлі, розташовані у помірній зоні (Чорне, Балтійське, Північне море або Північне Середземномор'я) – паразитів-убіквістів більше (качки, шпаки, граки). В паразитофауні птахів, що мігрують далеко, у „теплі краї” (тропіки, субтропіки), таких видів значно менше (серпокрильці, ластівки, лелеки, чаплі, деякі кулики).

2. *„Південні паразити”* – види, повний цикл розвитку яких відбувається лише в місцях зимівлі, в південній частині ареалу хазяїна. Однак на тій чи іншій стадії розвитку ці види можуть бути занесені птахами в гніздову частину ареалу. Тут різні види паразитів можуть мати різну долю. Більшість із них на доживає до моменту осіннього відльоту птахів на південь, інші, зі значною тривалістю життя (кілька років), реєструється упродовж всього часу перебування птахів у місцях гніздування (переважно паразити печінки, нирок, повітряних мішків, замкнених порожнин і тканин). В жодному разі „південні” паразити не можуть замикати свій життєвий цикл на гніздових територіях птахів (відсутні специфічні проміжні хазяї та/або кліматичні умови не відповідають потребам вільноіснуючих стадій паразитів). Тому „південні” паразити реєструються виключно у дорослих птахів, у молодих птахів поточного року вони не зустрічаються.

3. *„Північні паразити”* – види, які реєструються у птахів лише упродовж часу їх перебування в місцях гніздування. Це перш за все так звані гніздові ектопаразити (блохи, деякі гніздові кліщі) та види, здатні паразитувати лише у молодих нестатевозрілих птахів. Проте є досить багато інших „північних” видів, пов'язаних із кліматичними умовами та біотою місць гніздування. Останні можуть зустрічатися і у молодих, і у дорослих птахів. Частина з них має короткий термін життя і тому вони зникають до того, як птахи починають збиратися на південь. Інші реєструються протягом всього періоду перебування птахів у гніздовому ареалі, але у птахів, які повертаються навесні з місць зимівлі, їх немає.

Дещо пізніше було виокремлено ще одну категорію паразитів перелітних птахів – *„міграційні паразити”*. До них належать форми, які реєструються лише у птахів, досліджених на шляхах перельоту, тоді як у місцях гніздування та в місцях зимівлі їх не знаходять. Чітко визначити належність таких паразитів саме до цієї категорії зазвичай досить важко. Прикладом можуть слугувати трематоди-мікрофаліди, більшість яких пов'язана з морськими безхребетними як проміжними хазяями. Тому гідрофільні птахи, які гніздяться і зимують на прісних

водоймах, можуть заражатися ними лише під час міграції вздовж берегів моря. До того ж термін життя цих трематод дуже короткий, лише кілька діб.

До наведеного вище слід додати, що паразитофауна перелітних птахів у місцях зимівлі вивчена дуже слабо. Особливо це стосується так званих далеких „теплих” зимівель, розташованих у тропічних і субтропічних країнах. Про паразитів птахів, які зимують у таких місцях є лише уривчасті випадкові відомості. Дещо краще вивчена паразитофауна птахів на „холодних” зимівлях у межах Європи та азійської частини Євразії. Відомо про суттєве збіднення паразитофауни водоплавних птахів (качки та ін.), які зимують на Чорному морі та низькі показники їх зараженості паразитами. Проте у деяких випадках видовий склад паразитів і взимку може лишатися досить різноманітним, а зараженість сягати 100 % (шпаки, які зимують у районі Чорноморського заповідника).

Подібно до перелітних птахів, суттєві зміни відбуваються і у міграційних (прохідних) риб. У анадромних риб (лососеві, деякі оселедці) розрізняють прісноводну паразитофауну молодих риб (до 3-4 років), які вивелися і вирости в річках, та морську паразитофауну дорослих риб під час їх перебування у морі. Спостерігають також поступову зміну морської паразитофауни на прісноводну під час заходу дорослих риб у річки для ікрометання. Що стосується звичайного вугра (катадромна риба), то для нього відома лише прісноводна фауна паразитів дорослих риб. У морських личинок цих риб паразити взагалі не знайдені.

Сезонні зміни паразитофауни та її відмінності в різні роки

Вище були розглянуті сезонні зміни в паразитофауні перелітних птахів та мігруючих (прохідних) риб. Як зазначалось, під час міграцій відбувається переміщення популяції хазяїна у просторі на значні відстані, з однієї природно-географічної зони в іншу, що супроводжується зміною навколишнього середовища. В цей час починає працювати складний комплекс факторів, сумарна дія яких зумовлює радикальні зміни у паразитофауні хазяїна.

Дещо інакше діють сезонні зміни погоди, так би мовити в „числовому вигляді”. Дані про сезонні зміни паразитофауни можна одержати, вивчаючи річну динаміку паразитофауни осілих тварин, які

постійно живуть у певній місцевості. Хоч і в таких випадках, разом з погодними умовами та змінами інших абіотичних параметрів середовища, певне значення мають інші фактори, такі як сезонні фізіолого-біохімічні зміни в організмі хазяїна, пов'язані з річним циклом розмноження.

Зручними об'єктами таких досліджень можуть слугувати гризуни та прісноводні риби. У різних країнах досить широко вивчали сезонну динаміку зараженості гризунів паразитами. В Середній Азії були проведені ретельні цілорічні дослідження паразитів фонових видів гризунів, паралельно у двох місцевостях з різними кліматичними умовами. В одній місцевості, рівнині з сухим континентальним кліматом, для якого характерне спекотне, посушливе літо, спостерігали два максимуми зараженості тварин більшістю видами паразитів – весною та восени, з суттєвим спадом влітку та низькими показниками зараженості взимку. В той же час в іншій місцині – гірській ущелині з порівняно вологим кліматом, висока зараженість гризунів паразитами зберігалась і влітку, досягаючи у цей час пікових значень.

В умовах помірного клімату середньої смуги Європи, зокрема в Україні, у більшості груп хазяїв відзначають літній пік інвазії. Це стосується грака, гави, шпака та багатьох інших птахів. У таких випадках найвища зараженість паразитами та найбільша різноманітність паразитофауни спостерігається саме влітку, причому динаміка зараженості кожним видом паразитів має свої особливості. Так, чисельність перових кліщів у періоди линяння птахів різко знижується. У більшості осілих птахів нашої фауни (воронові, синиці, дикі курині, дятли та ін.) взимку не спостерігається різкого зниження різноманіття і чисельності паразитів, проте відбувається так звана сезонна *дестробіляція цестод*. Цей феномен відкидання цестодами майже всієї стробіли, внаслідок чого протягом зими в кишечнику хазяїна залишаються лише сколекси з шийками, є сезонною адаптацією до успішного переживання важких голодних часів разом з хазяїном (у такому стані цестоди споживають мінімум поживних речовин). Проте за певних умов зимовий час не є надто несприятливим для хазяїв і, відповідно, для паразитів. В Чорноморському біосферному заповіднику зазвичай зимує багато шпаків, як з місцевих, так і з північніших популяцій. Характерною особливістю відкритого приморського степу є те, що тут дуже рідко випадає сніг, а сніговий покрив тримається не більше кількох діб. Отже, протягом всієї зими шпаки мають багату кормову базу у вигляді оціпенілих жуків, які ховаються на зимівлю у прикореневі частини кущів трави. Навіть у сильні морози вони

лишаються живими і доступними для птахів, тому шпаки весь цей час можуть заражатися цестодами, проміжними хазяями яких є ці комахи, сезонної дестробіляції цестод не спостерігається, тож зараженість хазяїв цими паразитами у січні-лютому сягає максимуму – 100 %.

Сезонні зміни паразитофауни амфібій тісно пов'язані з періодичністю їх перебування у воді чи на суходолі. Так, більшість нематод амфібій є геогельмінтами, а їхні личинки розвиваються у вологому ґрунті, тому амфібії заражаються цими гельмінтами переважно весною і на початку літа, наприкінці літа або на початку осені нематоди досягають статевої зрілості, продукують яйця, а взимку гинуть. Натомість трематоди є біогельмінтами, хазяї їх паратенічних поколінь – молюски-гідробіонти, проміжними хазяями можуть бути водні комахи. Статевозрілі трематоди перезимовують у хазяях-амфібіях, доживають до весни і під час ікротетання останніх, коли вони перебувають у водоймах, також відкладають яйця і лише після цього гинуть. З відкладених яєць у молюсках розвиваються партеногенетичні генерації, в кінці літа – на початку осені з'являються інвазійні личинки трематод (метацеркарії) і відбувається масове зараження амфібій трематодами (під час вильоту дорослих комах, личинки яких розвивалися у воді). Подібний річний цикл розвитку мають і акантоцефали, які використовують у якості проміжних хазяїв ракоподібних. Деякими паразитами, зокрема моногенейми-полістомами та найпростішими опалінами, амфібії заражають лише у ранньому віці на стадії пуголовків, однак ці паразитів зберігаються у них упродовж всього життя.

Паразитам риб притаманний річний цикл розвитку, але для одних видів характерний літній максимум (більшість моногеней, ракоподібних, інфузорії-триходини та деякі інші найпростіші), а для інших, навпаки, пік зараженості припадає на зиму (деякі трематоди, ектопаразитичні найпростіші, моногеней, мікроспоридії). Зустрічаються й інші варіанти сезонної динаміки зараженості риб паразитами. У визначенні характеру сезонної циклічності зараженості певних хазяїв паразитами важливу роль відіграє температура. Особливо це стосується паразитів холоднокровних (пойкілотермних) тварин, зокрема риб. Так, статевозрілі цестоди-протеоцефали з чорного окуня (США) починають продукувати яйця лише тоді, коли температура води піднімається вище 15 °С. В місцевості, де проводилися дослідження, цей період припадає на червень-жовтень. За такої температури інвазійні плероцеркоїди з'являються у ракоподібних наприкінці літа. До осені з них у рибах можуть розвинути статевозрілі

цестоди, але яєць вони не продукують, оскільки температура води знижується. Внаслідок цього частина плероцеркоїдів (ті, що потрапили до риб нещодавно) не затримується в кишечнику, мігрує до порожнини тіла і, не розвиваючись, чекає весни. В цей час зараженість окунів цестодами (кишковими стадіями) низька. Навесні, коли температура води досягає 7 °С, плацеркоїди повертаються у просвіт кишечника, зумовлюючи тим самим весняний пік інвазії.

Цестоди-каріофілідеї, які паразитують у коропових риб, мають зовсім інші температурні переваги. Так, в річці Ейвон (Англія) заражені інвазійними личинками цих цестод проміжні хазяї (черви-олігохети) трапляються цілий рік, а інтенсивність та екстенсивність їх інвазії утримується приблизно на одному рівні. Проте зараження риби можливе лише з грудня до березня, коли температура води досить низька, оскільки саме за таких умов личинки каріофілід можуть прижитися в кишечнику риби. Пік інвазії припадає на лютий, потім рівень зараженості поступово знижується за рахунок відмирання старіючих червів і, починаючи з липня, риби є вільними від паразитів аж до грудня. За температури, що перевищує верхній поріг існування кишкових стадій каріофілід, елімінуються навіть черви, які прижилися раніше (на будь-яких стадіях розвитку).

У теплокровних (гомойотермних) тварин сезонна динаміка температури довкілля впливає на паразитів опосередковано, через зміну способу життя і поведінки хазяїна, тож сезонні процеси є складнішими. Крім того, значнішу роль відіграє імунна система завдяки формуванню специфічного імунітету, принаймні нестерильного. У системі „паразит – хазяїн” працюють зворотні зв'язки, і вона є стабільнішою, хоча сезонні зміни зараженості паразитами і видового різноманіття паразитофауни для популяції в цілому зазвичай виражені досить чітко. Так, у диких качок, досліджених в районі Чорноморського заповідника, зараженість цестодами влітку сягає 72 %, середня інтенсивність інвазії становить 460 екземплярів, зареєстровано 26 видів, тоді як взимку зараженість складає тільки 34,6 %, середня інтенсивність інвазії всього 30 екземплярів і знайдено лише 5 видів. Встановлено, що у гідрофільних птахів резервентами інвазії в зимовий період є проміжні хазяї – гідробіонти, в той час як у осілих суходільних птахів – це остаточні хазяї-птахи, у яких цестоди переживають зиму у дестробільованому стані.

Сезонна сплячка хазяїна

Сплячка особливим чином впливає на паразитофауну хазяїна. В умовах помірного та холодного клімату багато тварин залягають у зимову сплячку, натомість в регіонах зі спекотним посушливим кліматом спостерігається літня сплячка. В особливих кліматичних умовах сплячка деяких тварин може тривати значну частину року. Відповідно до цього, а також до характеру фізіологічних змін в організмі хазяїна під час сплячки, зміни у поведінці паразитів також можуть бути різними. По-різному реагують на сплячку хазяїна і різні групи паразитів.

Так, у судака, який разом з іншими рибами знаходиться у так званих зимувальних ямах, суттєвих змін у паразитофауні немає. Звільнення цього хижака від кишкових паразитів взимку не відбувається, оскільки він і тоді час від часу живиться своїми сусідами, які перебувають у снулому стані. У інших риб, які за низьких температур води ціпеніють і не живляться, цестооди, як і у птахів, дестробліують, трематоди і нематоди продовжують свій розвиток і розмноження, а потім відмирають і, за відсутності нового зараження, зникають з кишечника уже у січні. В той же час ектопаразити, зокрема ракоподібні і п'явки, взимку процвітають.

Ссавці, які під час зимової сплячки не живляться, наприклад байбаки, в цей час звільняються від кишкових паразитів. Серед ссавців, які на зиму впадають у сплячку, особливе місце займають летючі миші. Під час зимового сну у них сильно гальмуються процеси обміну речовин та фізіологічні відправи, які підтримують життя, зокрема, температура тіла знижується до 7 °С. Здавалось би, такі тварини повинні звільнитися від кишкових паразитів ще перед тим, як залягти у сплячку. Однак виявилось, що кишковий тракт летючих мишей, вільний в цей період від їжі, може бути вщерть заповнений трематодами різних видів, серед яких трапляються і нематоди. З'ясовано, що в той час, коли хазяїн „засинає”, у його паразитів також настає діапауза, наприклад трематоди впадають у діапаузу, „засинають” раптово на тих стадіях розвитку, яких досягли на цей момент. Таке явище можна назвати ефектом „сплячої красуні”. І так само, як у відомій казці, коли прокидається хазяїн, „прокидаються” і його паразити, продовжуючи свій розвиток з тієї стадії, на якій він був перерваний. Особини, які на той час були зрілими, продовжують продукувати яйця. Подібним чином на сплячку хазяїна реагують і ектопаразитичні кліщі летючих мишей.

Дещо складніші процеси відбуваються в паразитофауні жаб під час зимової сплячки хазяїна, яка триває 4-5 місяців. Так само, як і у летючих мишей, трематоди перебувають в діапаузі. Розвиток нематод триває, хоча й повільніше, ніж влітку, і навесні, після виходу хазяїна зі сплячки, вони досягають статевої зрілості, відкладають яйця і гинуть. Кишкові інфузорії-опаліни, що є звичайними паразитами жаб, розмножуються так само, як і влітку. У середньоазіатських черепахах, які сплять упродовж 9 місяців, з червня до березня, розвиток нематод, які паразитують у кишечнику, складаючи основу його гельмінтофауни, також сповільнюється.

Багаторічна динаміка паразитофауни хазяїна

Відомо, що видовий склад паразитофауни і показники зараженості певного виду тварин чи групи видів тварин у конкретній місцевості варіюють, з року в рік змінюються. Характер таких змін залежить переважно від погодних умов поточного року, рідше – від характеру погоди року попереднього. Велике значення має вологість, кількість опадів, ступінь наповнення водойм. Відомо, що в багаті на опади, вологі роки різко зростає зараженість великої рогатої худоби на фасціольоз. У такі роки створюються сприятливі умови для розмноження малого ставковика, хазяїна партеногенетичних генерацій фасціол та зараження його цим паразитом. Також було з'ясовано, що зараженість майже всіма гельмінтами шпаків, які гніздяться в околицях Санкт-Петербурга, у рік з теплою сухою погодою (що нечасто трапляється в тих краях) була значно вищою, ніж у роки з пізньою весною та дощовим літом, звичайні у тій місцевості.

У багаті на опади роки високий рівень води у водоймах за певних умов негативно позначається на зараженості водоплавних птахів гельмінтами. Малі водойми в районі Чорноморського біосферного заповідника, періодично зв'язані з морськими затоками чи Дніпровським лиманом (під час весняних повеней), в посушливі роки міліють, частково пересихають і в них інтенсивно розвиваються дрібні ракоподібні – проміжні хазяї багатьох гельмінтів диких качок. Тут, на невеликих за площею водоймах, спостерігається висока концентрація водоплавних птахів, що корелює з високою екстенсивністю та інтенсивністю інвазії проміжних хазяїв-ракоподібних та, відповідно, птахів. Коли ж після кількох посушливих років настає багатосніжна зима, дощова весна, спричинюючи високий паводок, ці водойми наповню

ються водою до максимального рівня. Відбувається багаторазове „розведення” проміжних хазяїв, а також розпорошення птахів по великій площі водного дзеркала. Концентрація інвазійних елементів різко зменшується, спричинюючи суттєве зниження зараженості водоплавних птахів гельмінтами.

Інколи багаторічні зміни природних водойм у тій чи іншій місцевості можуть мати певну спрямованість. Наприклад, у районі Чорноморського біосферного заповідника за 35–40 років (1960–1990) відбулися суттєві зміни природного середовища, спричинені лісорозведенням на пісках, будівництвом водосховищ на Дніпрі, розвитком розгалуженої системи зрошення, рибним промислом і риборозведенням, вирощуванням рису, іншою господарською діяльністю населення. Разом це призвело до кліматичних змін, які немовби моделювали природні процеси за типом гумідизації (зволоження) клімату. Такі зміни виявилися сприятливими для гідрофільних птахів в цілому. У цьому районі з’явилося більше 60 нових видів, у тому числі і серед тих, що гніздяться, зросла чисельність багатьох видів водоплавних птахів. Нові умови виявились оптимальними і для більшості паразитів цих птахів, зокрема список видів цестод місцевої фауни за період дослідження збільшився на 71 вид. У диких качок раніше було зареєстровано 44 види, а останніми роками – 56, цестодофауна крижнів зросла з 11 видів до 26. Проте деякі, колись звичайні, види зникли зі складу локальної фауни. Подібні зміни відбулись і в цестодофауні інших водоплавних птахів.

Детальніший аналіз ситуації показав, що всі види цестод, які десятки років тому складали *ядро* цестодофауни своїх хазяїв (*домінантні, субдомінантні та звичайні види*), зустрічались досить часто і з високою інтенсивністю інвазії, були зареєстровані і останніми роками, хоча статус деяких з них змінився. Зникли переважно рідкісні і випадкові для своїх хазяїв види, тобто виявляється певна стабільність ядра паразитофауни, зумовлена достатньою стабільністю пташиного населення у регіоні та високою специфічністю цестод. Зміни, що сталися у фауні гідробіонтів, також вплинули на локальну паразитофауну. Частіше зустрічаються види, розвиток яких пов’язаний з поліхетами (чисельність останніх збільшилась внаслідок замулення морських заток). У той же час паразити, пов’язані з певними групами риб, зникли чи стали рідкісними (зменшення численності і різноманітності риб у зв’язку з перепромислом, забрудненням морських заток та регулюванням стоку Дніпра).

Залежність паразитофауни та показників зараженості хазяїна від щільності його популяції

Як правило, види звичайні, численні у певній місцевості, мають багатшу паразитофауну та вищу зараженість паразитами, ніж види рідкісні, нечисленні, що живуть поряд із ними. Відомо також, що у широко розповсюджених видів, які мають великі ареали, щільності популяції поблизу кордонів ареалів зменшується і, відповідно, збіднюється фауна паразитів. Неоптимальні для хазяїна умови зовнішнього середовища у таких місцевостях є менш сприятливими і для більшості його паразитів. При цьому може порушуватись нормальна циркуляція паразитів в екосистемі, менш успішно проходить їх життєвий цикл в цілому, або окремі його етапи. Таке збіднення видового складу паразитів відзначають у сомів, які є „південним” видом риб, у Невській губі, та у окуня, „північного” за походженням виду риб, у лиманах Азовського моря. Показовим щодо впливу щільності популяції на склад паразитофауни та зараженість хазяїна є приклад з червонодзьобим нирком. У районі Чорноморського біосферного заповідника та у Північному Причорномор’ї взагалі донедавна він був рідкісним видом качок. Наприкінці минулого століття цей нирок почав швидко відновлювати чисельність, перетворюючись на звичайний гніздовий вид. Паразитологічні дослідження показали, що у цього хазяїна зустрічається лише 4 види цестод, однак зараженості ними дуже висока. Для порівняння, в Казахстані, де чисельність червонодзьобого нирка була стабільно високою, у цього виду зареєстровано 24 види цестод і показники зараженості ними досить високі.

Слід також мати на увазі, що за мінімальної щільності популяції, появи розривів ареалу з утворенням ізолятів спрацьовує момент випадковості, своєрідний „ефект засновника”, відомий у популяційній генетиці. Оскільки зараженість хазяїна навіть наймасовішими паразитами дуже рідко сягає 100 %, а зазвичай вона набагато нижча, нечисленні особини хазяїна, що зберігаються у таких ізолятах, є носіями лише частини видів паразитів, характерних для певного виду тварин. Тому навіть за подальшого зростання чисельності популяції хазяїна, його паразитофауна залишається досить бідною, як у випадку з червонодзьобим нирком. Відомі крайні випадки, коли ізольовані популяції певних видів зовсім не мають паразитів, як наприклад, тушканчики та ємуранчики, що живуть у кучугурах Нижньодніпровської піщаної ари. Найближчі поселення цих видів гризунів – Північно Прикаспійська низовина.

Оцінюючи значення щільності популяції хазяїна для визначення параметрів його зараженості паразитами, слід враховувати характер мінливості чисельності певного виду навіть у межах основного ареалу. Відомо, що поширення певного виду тварин у межах його ареалу зазвичай має мозаїчний характер (так зване *мереживо ареалу*). Це однаковою мірою стосується як паразитів, так і їх хазяїв. Оптимальний для хазяїна комплекс умов певної місцевості, водойми або її частини, не завжди є таким для деяких його паразитів, повного збігу екологічних преференцій немає. Тому певні локальні популяції хазяїна, які характеризуються високою щільністю особин і високою чисельністю, не завжди мають високі показники зараженості певним паразитом, навіть якщо він є гомоксенним. Серед них навіть можуть бути локальні популяції, зовсім вільні від паразитів. Водночас, локальні групи того ж виду хазяїв з середньою або навіть відносно низькою чисельністю популяції можуть мати дуже високу зараженість тим самим паразитом. Ситуація ще більше ускладнюється, якщо паразит є гетероксенним і в його життєвому циклі має місце чергування хазяїв (проміжних, партеногенічних та остаточних), кожен із яких має свої екологічні преференції, які відповідно визначають різну щільність популяції кожного з них.

Особливості паразитофауни видів-вселенців та реліктових видів тварин

Цікавою паразитологічною проблемою є з'ясування закономірностей формування паразитофауни видів, які опановують нові території чи акваторії, так званих *видів-вселенців* або *інвазивних видів*. Передусім це стосується випадків природного розширення ареалу, експансії того чи іншого виду тварин. Така експансія може відбуватися широким фронтом, просуванням меж ареалу в певному напрямку (напрямках) протягом тривалого часу. З видів, що відносно недавно з'явилися на теренах України, можна загадати близькосхідних кільчасту горлицю та сірійського дятла, що прийшли до України із заходу, а із ссавців – шакала, який нещодавно прийшов в Україну з двох напрямків – через Балкани і Кавказ. В інших випадках колонізуються території, відокремлені від основного ареалу, іноді на значній відстані, так, як це відбулося з північною качкою гагою, що оселилась на островах у Чорноморському заповіднику.

В інших випадках може йти мова про вимушених вселенців або *інтродуцентів*. Це види, які людина спеціально завозить в інші, нові для них, умови з господарських або інших міркувань. Це може бути території, де вид зустрічався в історичні часи, наприклад, зубр на Поліссі, кеклики, муфлони в Криму (*реінтродукція*), або ж території, де вид ніколи не зустрічався і клімат яких може суттєво відрізнятися від клімату автохтонного ареалу виду (*акліматизація*) – хутрові тварини, такі як ондатра з Північної Америки, дикий кріль з Європи, снотовидний собака та багато видів риб (піленгас, амур та товстолобик, срібний карась) з Далекого Сходу. Деякі види розводять лише у спеціальних господарствах, зокрема рибоводних (райдужна форель та американський сомик) чи інших, страуси у спеціальних промислових господарствах, кінь Пржевальського, зебри, різні види антилоп в Асканії-Нові або як південноамериканська мускусна качка, поширена в приватних господарствах, павичі, каролінки та мандаринки, чорні лебеді, що утримуються як паркові декоративні птахи, папуги як кімнатні. Нарешті останнім часом, з глобалізацією економіки чимало видів тварин завезено в різні регіони випадково, разом з корисними тваринами або іншими шляхами. Зокрема, в Україну потрапили такі види риб, як сонячна риба, ротан-головешка та далекосхідний морський моллюск рапана. Деякі з них, потрапивши в дику природу, починають швидко розмножуватись, поширюватись (інвазивні види), витісняючи місцеві види.

Можна згадати відомі випадки, які вивчались паразитологами, як-то завезення сигів з Чудського озера в Севан, а севанської форелі – в Іссик-Куль, севрюги з Каспію до Аралу, а кефалі – з Чорного моря до Каспійського. Є паразитологічні дані щодо завезення шпаків та горобців до Північної Америки, Австралії, Нової Зеландії або поширення європейських бичків та йоржів у Великих озерах Північної Америки. У всіх таких випадках у нових умовах існування у вселенців формується паразитофауна, більш або менш відмінна від вихідної, такої, що існує в первісному ареалі виду.

Встановлено загальні закономірності формування паразитофауни у новому для виду хазяїв регіоні. Як правило, розрізняють три компоненти.

1. Широко поширені види, які зазвичай мають широке коло хазяїв (евриксенні). Такі види, що були відомі з виду-вселенця у його первісному ареалі, але одночасно були зареєстровані і в регіоні, до якого це вид вселився або був вселений в інших видів хазяїв.

2. Специфічні або характерні для виду-вселенця паразити, які були занесені ним у нове місце перебування і успішно прижилися, знайшовши умови, придатні для здійснення життєвого циклу.

3. Паразити, що були запозичені у місцевих видів тварин, які перейшли на нових хазяїв-вселенців від місцевих видів, споріднених (частіше) чи неспоріднених (рідше) з видом-вселенцем і змогли успішно опанувати нового для себе хазяїна. У вихідному ареалі вселенця ці види паразитів невідомі.

Водночас спостерігається суттєве збіднення паразитофауни виду-вселенця, особливо помітне в перші роки його існування в нових умовах. З часом видове різноманіття паразитофауни вселенця може збільшуватися за рахунок місцевих видів паразитів. Ось кілька прикладів. Північна качка гага близько 30 років тому започаткувала нову колонію на островах Чорного моря (Чорноморський заповідник), а в 90-х роках минулого сторіччя там уже гніздилися тисячі пар цих птахів. В ареалі цього циркумполярно поширеного виду у нього зареєстровано більше 100 видів гельмінтів, зокрема на півночі Росії – близько 40 видів. На час дослідження у чорноморської популяції гаги встигла сформуватися досить різноманітна гельмінтофауна – 34 види. Проте лише 2 види, специфічні паразити гаги з цестод, можуть однозначно розглядатися як занесені хазяїном з півночі. Ще 11 видів гельмінтів, які більш-менш часто паразитують у гаг на півночі Росії, знайдено також і у чорноморських гаг. Всі вони досить часто реєструвались у різних видів качок у Причорномор'ї до того, як тут оселилася гага. Найбільшу групу (17 видів) в гельмінтофауні гаг-вселенців складають паразити, запозичені у місцевих видів качок та інших водоплавних птахів.

Фауна гельмінтів південноамериканського страуса нанду, якого розводять, утримуючи у вольєрах в заповіднику Асканія-Нова, упродовж багатьох десятиріч нараховує лише 5 видів (у диких нанду Південної Америки – 12), з яких 3 – специфічні паразити цих птахів, завезені разом з хазяями, а 2 – запозичені у фазанів та павичів, численних у дендропарку Асканії-Нови.

У ондатри в Північній Америці відомо 40 видів паразитів. На теренах колишнього СРСР з них лишилося 6 (3 види гельмінтів та 3 види ектопаразитів), а решта з 24 видів, зареєстрованих у вселенні ондатри, запозичені від дуже різних місцевих тварин, навіть таких як дикі свині й качки.

У сріблястого карася з Амура у водоймах України прижилося лише 2 із завезених разом з хазяїном видів (в Амурі відомо 19),

натомість з'явилося кілька нових з місцевих риб. У сонячної риби в Дунаї залишилося лише 2 специфічних види. У чудського сига в озері Севан зосталося лише 2 автохтонних для цього виду паразита з 6, а у севанської форелі, переселеної до озера Іссик-Куль – 3 з 10 видів.

Однією з важливих закономірностей становлення паразитофауни видів-вселенців у нових місцях оселення є велика ймовірність переходу паразитів, занесених такими хазяями, на місцеві види тварин, переважно близькоспоріднені. У багатьох випадках такі „інтродуковані” паразити здатні викликати тяжкі захворювання у нових, еволюційно не пристосованих до їх паразитування хазяїв, швидко поширюватись у їх популяції, спричинюючи ензоотії або навіть епізоотії. Прикладом можуть бути ботріоцефальоз та кавіоз коропів у ставкових господарствах України, збудниками яких є цестоди, завезені з Далекого Сходу, відповідно з білим амуром та товстолобиком (перший) та сріблястим карасем (другий). Один з видів трематод, завезених ондатрою з Північної Америки, перейшов на бобрів. З севрюгою, завезеною в Арал, до цієї водойми потрапила моногенея ніцшія, спричинивши тяжку епізоотію у аральського шипа, яка майже знищила цей ендемічний місцевий вид осетрових риб. Також, два види паразитів страусів нанду в Асканії-Нові кілька разів знаходили у місцевих дрохв (у 1920-ті роки, коли цей вид був досить численним у степах України).

Звичайна лисиця, спалах чисельності якої в останні десятиріччя спостерігається в Європі, і який супроводжується широкою експансією цього виду, в тому числі розселенням на північ і схід, проникненням у населені пункти і навіть у великі міста, призвів до поширення мультифокального ехінококу з гірських регіонів альпійського поясу, де здавна відомі вогнища цієї тяжкої хвороби людей, по всій Європі. В Україні, цей вид гельмінтів вперше було виявлено у лисичі лише кілька років тому поблизу кордону з Польщею.

Встановлено, що у тварин-вселенців в першу чергу зберігаються паразити з прямими циклом розвитку, тобто такі, що не потребують проміжних хазяїв (багато видів найпростіших, з гельмінтів – ектопаразитичні моногенеї та частина нематод, так звані геогельмінти). Досить часто у новому місцеперебуванні також приживаються цестоди, переважна частина яких виявляє значно більшу специфічність до остаточних хазяїв-хребетних, ніж до проміжних хазяїв-безхребетних.

Зазвичай запозичуються поширені у новому місцеперебуванні масові види паразитів, які мають широке коло хазяїв (поліксенні або евріксенні). Нерідко паразитофауна вселенців поповнюється за

рахунок личинок місцевих видів гельмінтів, які використовують нових хазяїв у якості додаткових проміжних або паратеничних.

Перехід паразитів з виду-вселенця на місцеві види тварин може відбуватися не лише в разі інтродукції їхнього хазяїна у певні природні біоценози, але й у випадках завезення тих чи інших тварин у господарства іншого регіону, зокрема в рибоводні господарства чи на звіроферми. Наприклад, завезені з амурськими рибами далекосхідні цестоди, кавії та ботріоцефал, спочатку поширились по всіх ставкових господарствах, де розводять коропів, а останніми роками їх знаходять у промислових коропових риб з дніпровських водосховищ.

Цікаво, що структуру паразитофауни, подібну до такої видів-вселенців, мають і **реліктові види** тварин. Так, каспійський тюлень за довгий час ізолюваного існування загубив майже всіх паразитів, характерних для його північних родичів. Залишилося лише 3 спільних види, до того ж неспецифічних для цієї групи ластоногих (у північних нерп відомо близько 20 видів паразитів). Інші три види каспійський тюлень запозичив у рибоїдних птахів. Відомості про паразитів риб озера Байкал свідчать про те, що у реліктових ендемічних видів бичків збереглися нечисленні види паразитів – палеоендеміків, разом з якими з'явилося досить багато паразитів неоендеміків – нових видів, нащадків паразитів, свого часу запозичених у інших байкальських риб – лососевих, сигових, коропових. Збіднення та випадковість видового складу паразитофауни притаманні також жителям невеликих ізолюваних місць оселення, як-то риbam з невеличких озер – ламб у Карелії (порівняно з великими озерами цього краю) або ж гризунами з невеликих островів деяких острівних систем.

ПАЗАРИТИ ЯК КОМПОНЕНТИ БІОЦЕНОЗІВ

Циркуляція паразитів в екосистемах

Паразити, так само як і вільноіснуючі тварини, є невід'ємними компонентами будь-якої екосистеми, будь-якого біоценозу. Постійні паразити, які не мають вільноіснуючих стадій, пов'язані з іншими членами біоценозу, за винятком хазяїв, опосередковано. Періодичні паразити на вільноіснуючих стадіях (частіше яйця або личинки), задіяні у кругообігу речовин та енергії в певних екосистемах безпосередньо і така їх роль може бути дуже і дуже значною. Ці процеси краще вивчено у водних екосистемах. Зокрема, у 70-80 роки ХХ століття була з'ясована важлива роль церкарій трематод як об'єктів живлення різних гідробіонтів. Наприклад лише одна особина дрібного молюска – літорини, заражена партенітами трематоди криптокотіле (паразит птахів), за своє життя може випродукувати кілька мільйонів церкарій цих гельмінтів. Останніх охоче поїдають циклопи, гамаруси та інші ракоподібні, олігохети-детритофаги, молюски-фільтратори та інші безхребетні. Важливим компонентом їжі багатьох дрібних безхребетних також є корацидії цестод стьожаків. Одна особина стьожака широкого, який паразитує у людини, продукує мільярди яєць, з яких у воді вилуплюються корацидії. На зрілі, заповнені яйцями членики або фрагменти стробіл цестод з риб, гідрофільних птахів чи ссавців, що потрапляють з фекаліями тварини-хазяїна у воду, як на ласу поживу накидаються різні водні безхребетні (гамаруси, ізоподи, остракоди). На суходолі зрілі членики цестод, що виділяються з фекаліями хазяїв назовні, охоче з'їдають не лише комахи-копрофаги (переважно жуки), але й інші комахи, зокрема мурашки та прямокрилі. В обох випадках далеко не завжди це представники видів, що є потенційними проміжними хазяями цих паразитів, і тоді яйця цестод просто перетравлюються, як і інша їжа. Таким чином паразити в певних екосистемах виконують роль таких собі податкових інспекторів, що „збирають” з процвітаючих „комерсантів” та „підприємців” – великих тварин, термін життя яких є досить тривалим, податок з обороту чи податок на додану вартість, повертаючи таким чином ще за життя хазяїна

частину речовини та енергії до кругообігу в екосистемі. Лише з часом, по смерті хазяїна, до цього процесу долучаються трупоїди та редуценти і накопичені ним „запаси” повертаються в екосистему цілком. Або ж хазяїн стає жертвою хижака.

Циркуляція самих паразитів в екосистемах є дуже складною. У цьому зв'язку навіть виокремити певну локальну популяцію того чи іншого паразитичного виду досить складно. У найпростішому випадку ми маємо справу з голоксенним паразитом, який у своєму життєвому циклі має лише одного хазяїна, як-то людські аскариди чи інші нематоди-геогельмінти, специфічні для людини. У певній місцевості окремі паразити перебувають у різних особинах хазяїна, інтенсивність інвазії може суттєво різнитися. Розподіл паразитів у популяції хазяїна, як уже зазначалось, перерозсіяний, має агрегований характер. Разом із тим стадії поширення (пропагативні) паразита зазвичай вільно перебувають у зовнішньому середовищі (яйця, личинки, цисти). Тому спроба охопити спостереженням певну локальну популяцію такого паразита в цілому через великі труднощі є практично нездійсненною.

Ситуація з видами паразитів, які мають кілька хазяїв і складні життєві цикли (гетероксенні паразити), є значно складнішою. Певний паразит у кожному конкретному біоценозі може мати кілька видів проміжних хазяїв, які різною мірою здатні забезпечити його успішний розвиток і розмноження, зараження наступних у життєвому циклі хазяїв. Інших, зокрема дефінітивних, хазяїв також може бути кілька видів, різних за ступенем придатності для існування цього паразита (**головні, звичайні, другорядні, допоміжні, випадкові** тощо). Водночас із чергуванням в життєвому циклі двох чи більше хазяїв зазвичай є й вільноіснуючі пропагативні стадії, досить часто спостерігається чергування поколінь, які паразитують в різних хазяях (наприклад всі трематоди) або паразитичних і вільноіснуючих поколінь (нематоди-рабдіазиди або стронгілоїди).

Локальна популяція паразита завжди розчленована, фрагментована і розподілена між різними особинами виду, в якому відбувається певний етап життєвого циклу, між популяціями кількох видів хазяїв, якщо паразит на відповідній стадії розвитку може паразитувати у різних видів, а також між видами-хазяями різних послідовних стадій розвитку, якщо паразит має гетероксенний життєвий цикл (з чергуванням хазяїв). Отже, зазвичай дослідник має справу лише з певною частиною локальної популяції паразита, частіше з тією, що перебуває в остаточних хазяях. Відповідно розроблена термінологія для позначення певних частин популяції паразита

Досить часто вживається термін *геміпопуляція* (напівпопуляція) – популяція паразита, всі особини якої знаходяться на певній однаковій стадії розвитку, напр. популяція з остаточних хазяїв. Найбільш вдалим узагальненими термінами можна вважати такі як *інфрапопуляція* – сукупність особин паразита в одній особині хазяїна, інакше *мікропопуляція*, та *метапопуляція* – тобто всі особини певного паразита в популяції певного виду хазяїв. В цій системі поняття під *локальною популяцією* паразита слід розуміти сукупність особин паразита з популяцій усіх хазяїв (як на одному, так і на різних етапах розвитку), що є у певній екосистемі, а також на всіх вільноіснуючих стадіях розвитку, якщо такі є.

З погляду концепції *паразитарної системи* відповідно розрізняють *інфрагрупування* – сукупність інфрапопуляцій різних видів паразитів, що живуть в одній особині хазяїна, *багатокомпонентні угруповання* – сукупність метапопуляцій різних видів паразитів, що живуть у популяції певного виду хазяїв, та *збірні угруповання* – сукупність популяцій різних видів паразитів, що живуть у популяціях всіх видів хазяїв, які населяють певну екосистему (*паразитоценоз* у широкому розумінні як складова біоценозу). Якщо ж ідеться про певну обмежену територію, застосовують термін *локальна паразитофауна*, тобто всі види паразитів, що зустрічаються в певній місцевості або ж, відповідно, *регіональна паразитофауна*.

Зв'язки між хазяями, що змінюють один одного на послідовних етапах життєвого циклу, встановлюються переважно за допомогою трофічних ланцюгів. На певних етапах циклу спрацьовують прямі контакти між хазяями у норі, гнізді, колонії, стаді, особливо стосовно передачі інвазії між особинами одного виду та від батьків нащадкам. В кожному конкретному біоценозі встановлюються свої шляхи циркуляції паразитів відповідно до певного видового складу потенційних хазяїв, формуються певні паразитарні системи. Ці процеси відбуваються на фоні комплексу абіотичних умов середовища. Взаємодія всіх цих факторів визначає нерівномірність, мозаїчність поширення конкретних видів паразитів.

Вчення про природну вогнищевість інвазії

Нерівномірність поширення певних видів паразитів, в тому числі збудників важких хвороб людини та свійських тварин, у деяких випадках набуває характеру природних вогнищ (осередків) інвазії.

Вчення про природну вогневищевість трансмісивних хвороб було розроблене видатним паразитологом Є.Н. Павловським у 1930-ті роки минулого сторіччя в під час вивчення тайгового енцефаліту. Це страшне захворювання людей, передавачем якого є іксодові кліщі-гематофаги. Вперше з масовим захворюванням на цю хворобу радянські медичні працівники стикнулися з початком освоєння ресурсів корисних копалин Сибіру і Далекого сходу Росії (будівництво Комсомольська-на-Амурі, нових рудників, металургійних комбінатів, залізниць тощо). Тоді ж розпочалося ґрунтовне вивчення шляхів передачі малярії та деяких інших протозойних хвороб людини, піроплазмозів великої рогатої худоби, деяких інфекційних хвороб.

Було з'ясовано, що для тимчасових паразитів-гематофагів фаза контакту є відносно короткою, триває стільки часу, скільки необхідно для ссання певної порції крові. Весь інший час вони є такими самими співчленами відповідного біоценозу, як і їхні потенційні хазяї – *живителі*. Це переважно кровосисні членистоногі, такі як комарі, мошки, москіти, мокреці, гедзі, мухи, іксодові, гамазові та деякі інші кліщі. Їх спосіб живлення обумовлює важливу роль *переносників*, яку вони виконують, *передаючи* від однієї тварини (людини) до іншої збудників багатьох вірусних, рикетсіозних, бактеріальних, спірохетозних, протозойних та гельмінтозних хвороб, тим самим забезпечуючи їх циркуляцію в природі. Такі хвороби дістали назву *трансмісивних*.

У людини відомо більше 50 *облігатно-трансмісивних хвороб*, тобто таких, які іншими шляхами не передаються (малярія, сонна хвороба, філяріатози та ін.). В таких випадках в кровосисних тваринах проходять певні етапи життєвого циклу паразита, найчастіше вони виконують роль проміжних хазяїв. Також є *факультативно-трансмісивні хвороби*, такі, які частіше передаються іншими шляхами (туляремія, сибірка, чума та ін.). У таких випадках перебування в переноснику не є обов'язковим етапом життєвого циклу паразита. Найбільше хвороб передають іксодові кліщі та комарі. Для людини велике значення мають також хвороби, які передають воші (сипний та зворотний тиф), блохи (чума) та муха цеце (сонна хвороба).

Для тривалого існування вогнища необхідні певні умови, зокрема, наявність головних складових паразитарної системи, а саме: а) *збудник* та його носії – *донори* (тварини чи люди); б) певні види *переносників*, придатних для існування та передавання збудника; в) сприятливі тварини (люди) – *реципієнти*, привабливі для переносників. Водночас є важливим певний комплекс абіотичних факторів, сприятливих для розвитку та існування переносників та збудника, що

перебуває у них. В багатьох випадках визначальним є температурний поріг і так звана сума ефективних температур. Наприклад, вірус жовтої лихоманки в комарах за температури $+37^{\circ}\text{C}$ вже за 4 доби стає інвазійним для людини, а за $+18^{\circ}\text{C}$ лишається нешкідливим для людей протягом 30 діб і більше. Поширені у країнах з помірним кліматом малярійні плазмодії здатні розмножуватися і досягати інвазійної стадії в комарах в інтервалі температур від $+16$ до $+30^{\circ}\text{C}$, швидкість проходження відповідних етапів життєвого циклу плазмодіїв найбільша за оптимальної температури, яка є різною для різних видів. В той же час плазмодії, що викликають тропічну малярію, в умовах помірного клімату не здатні досягати інвазійної стадії в комарах (відповідні види комарів в Україні наявні), до того ж в умовах досить короткого теплого сезону їм не вистачає суми ефективних температур.

Для існування осередку інвазії також є важливим наявність умов, які сприяють нападу кровососів-переносників на людину чи інших тварин-потенційних хазяїв паразита. У багатьох випадках це мають бути певні біотопи, різні, в залежності від екологічних преференцій специфічного переносника (печери, лісові урочища, водойми певного типу, оази в пустелі тощо) або споруди, приміщення певного типу. Членистоногим-гематофагам притаманні спеціальні поведінкові реакції, прояв яких залежить від фізіології переносника, фізіологічного стану живителя, температури та вологості середовища. Для кожного виду характерна своя фенологія, сезонні та добові ритми. Так, є денні (гедзі, мухи), нічні (москіти) та сутінкові (більшість комарів) кровососи. Успішний пошук живителя забезпечують, зокрема, добре розвинуті нюхові і терморцептори.

Зазвичай у кровосисних членистоногих є кілька гонотрофічних циклів, яйця дозрівають порціями, кілька разів і це вимагає кількарізного кровосання, що збільшує ймовірність перезараження живителів. Іноді зараження наступного хазяїна відбувається не під час чергового кровосання, а контамінативно, напр. збудник сипного тифу виділяється з екскрементами вошей і потрапляє в організм людини через подряпини на шкірі. Через ті самі ворота інфекції потрапляє і збудник зворотного тифу, але за умови роздавлювання вошей. Зараження чумою відбувається лише у випадку поїдання інфікованих бліх (тварини, зокрема гризуні, мають звичку викушувати цих паразитів). Кровосисні комахи зазвичай мають певні преференції щодо живителів. Наприклад, комарі або гедзі рідше нападають на людину, яка знаходиться поряд із гуртом худоби чи в стайні.

Типові *природно-вогнищеві хвороби* – це захворювання, збудники яких тривалий час успішно циркулюють у природних біоценозах між дикими тваринами за допомогою переносників. Людина підключається до цього кругообігу лише тоді, коли „випадково” потрапляє у вогнище інвазії (інфекції). Наприклад, головними хазяями-носіями кліщового енцефаліту є гризуни (переносник *Ixodes persulcatus*), кліщового зворотного тифу – гризуни та їжаки, летючі миші (переносник – *Ornitodoros papillipes*), шкірного лейшманіозу – гризуни піщанки та ін. (переносники – москіти), жовтої пропасниці та багатьох філяріозів – мавпи (переносники – різні двокрили). Природні вогнища зазвичай пов’язані з певними ландшафтами: тайга (тайговий кліщовий енцефаліт), степ (чума), напівпустелі (лейшманіоз), савани (сонна хвороба), тропічні ліси (жовта пропасниця, хвороба Чагаса).

Значна частина природно-вогнищевих хвороб передається не за допомогою переносника-кровососа, а іншим шляхом. *Нетрансмісивні природно-вогнищеві хвороби* – це захворювання, проміжними хазяями збудників яких є різні некровосисні тварини, тісно пов’язані з певними біоценозами, в яких зазвичай мешкають і їхні остаточні хазяї. Як і у випадку трансмісивних хвороб, людина або свійські тварини заражаються лише в разі перебування у такому біоценозі. Зараження відбувається переважно аліментарним шляхом за трофічними ланцюгами з їжею (жертва-хижак) або в разі контамінації їжі або води дрібними проміжними хазяями. В деяких випадках личинки паразитів здатні активно проникати крізь шкіру хазяїна (перкутанно). Серед хвороб цієї групи є такі, що циркулюють переважно в дикій природі (альвеококоз і спарганоз, що спорадично зустрічаються у людини, мезоцестоїдоз та спірометрроз собак, лігулідоз у свійських качок, метастронгілхоз та спарганоз у свиней тощо). Інші хвороби успішно циркулюють як у дикій природі, так і за участю свійських тварин і людини (трихінельоз, ехінококоз, опісторхоз і дикроцеліоз). Є хвороби, які в умовах України зустрічаються переважно у свійських тварин та (або) людини (дифілоботріоз людини, фасціольоз та монієзіози жуйних, дирофіляріоз собак, деякі гельмінтози курей). В таких випадках інвазія може набувати синантропного характеру.

Синантропно-вогнищеві хвороби – це захворювання, циркуляція яких здійснюється у межах певного населеного пункту, господарства чи навіть окремої ферми. В циркуляції можуть бути задіяні як свійські тварини (людина), так і синантропні тварини. Це теніїдози людини, спричинені бичачим та свинячим ців’яками, гідатигероз собак та котів, цистіцеркоз кролів, деякі гельмінтози ставкових риб. Слід також

згадати дракункульоз, який в умовах Середньої Азії був поширений виключно в деяких містах. Інколи осередковий характер мають геогельмінтозні хвороби, напр. такі нематодози людини, як ентеробіоз та родентолепідоз („дитсадкова інвазія”), анкілостомоз (осередки, пов'язані з шахтами), дипілідіоз собак і котів (цикл може відбуватися в окремій квартирі) тощо.

Окремо слід загадати захворювання, осередки яких формуються лише за наявності певних ландшафтно-кліматичних умов, визначальними з яких є температура та вологість. Це перш за все так звані *тропічні хвороби*, серед яких є як біогельмінтози (філяріози, дракункульоз, шистозоматози), так і геогельмінтози (анкілостомідоз).

Ще один аспект ролі і місця паразитів у біоценозі виявляється шляхом з'ясування конкретних шляхів циркуляції паразитів у цьому біоценозі. Прикладом можуть слугувати ґрунтовні дослідження польських гельмінтологів на Мазурських озерах. В одному з озер було знайдено 170 видів тварин – потенційних хазяїв (проміжних і остаточних). У перших проміжних хазяїв зареєстровані личинки 78 видів гельмінтів, у других проміжних хазяїв – личинки 51 виду, а у остаточних хазяїв – 78 видів гельмінтів. У цьому озері виявлено 21 варіант шляхів циркуляції гельмінтів, в тому числі для трематод, остаточними хазяями яких тут можуть бути риби, амфібії та птахи – 12 варіантів за участю 2-3 хазяїв. Для цестод, знайдених у риб, птахів та ссавців – 6 варіантів, в тому числі дво- та трикомпонентні, а для акантоцефал – 3 варіанти, в яких роль проміжного хазяїна виконують ізоподи, а остаточними є риби, амфібії або птахи. У біоценозі цього озера остаточними хазяями гельмінтів є переважно птахи, тоді як риби частіше є проміжними, а не остаточними хазяями. Якщо остаточний хазяїн є рідкісним або нечисленним компонентом біоценозу, то й чисельність його паразитів буде невисокою. Те саме спостерігається і у випадках, коли в біоценозі відсутні головні хазяї (проміжні та остаточні) певного паразита, а є лише другорядні. Встановлено, що зараженість проміжних хазяїв у певному біоценозі на порядок або кілька порядків нижча, ніж зараженість хазяїв остаточних. Якщо хазяїв у життєвому циклі декілька (перші та другі проміжні, паратенічні, остаточні), зараженість зростає по ступенях трофічної піраміди. Виявилось, що зараження проміжних хазяїв у водоймі має локальний характер, заражені особини зосереджені в певних місцях (затоках, протоках, відкритих плесах чи навпаки, у заростях рослин, на мілинах або у глибоких місцях), що зумовлено перевагами останнього хазяїна.

Подібні дослідження проводились і в Україні. В 60-ті роки було розроблено **метод комплексного вивчення паразитологічної ситуації**, який передбачає визначення зараженості людей та сільськогосподарських тварин населеного пункту чи невеликого регіону разом з вивченням усіх груп потенційних проміжних та паратенічних хазяїв з метою встановлення їх зараженості личинками паразитів та шляхів передачі інвазії (кліщі, комахи, дощові черви та водні олігохети, наземні та водні моллюски тощо). Пізніше були розроблені та впроваджені у практику подібні, але вужчі **методи гельмінтологічної оцінки водойм та гельмінтологічної оцінки пасовищ**.

Географічні фактори, які визначають поширення паразитів та існування певних паразитарних систем

Поширення паразитів переважно зумовлене поширенням хазяїв, придатних для їх оселення (про абіотичні фактори середовища, що визначають існування вільноіснуючих стадій паразитичних організмів та, частково, можливість розвитку стадій, що перебувають у пойкилотермних хазяях, йшлося вище). Отже, здійснення життєвого циклу певного паразита можливе тільки в межах ареалу такого хазяїна або ареалів потенційних хазяїв евриксенних паразитів. Для паразитів зі складним життєвим циклом необхідною умовою є збіг ареалів остаточного (остаточних) та проміжного (проміжних) хазяїв і лише в таких місцевостях можливе формування паразитарної системи з їх участю. Сучасне поширення паразитів також пов'язане зі змінами ареалів їхніх хазяїв у геологічному минулому. Водночас, відомості про поширення певних видів паразитів, їхні ареали є цінними для зоогеографії.

У одного виду хазяїв, якщо він має досить широкий ареал, у межах всього ареалу часто можуть паразитувати десятки чи навіть сотні видів різних паразитів. Проте далеко не всі вони одночасно реєструються в одному регіоні, в тій чи іншій місцевості. Тому розрізняють **глобальну** паразитофауну певного виду тварин чи групи споріднених тварин, тобто це список видів паразитів, що зустрічаються у певного хазяїна на території (акваторії) всього його ареалу. Також виокремлюють **регіональну** паразитофауну певного виду (видів) хазяїв, склад якої зумовлений ландшафтно-кліматичними факторами, притаманним певному природно-географічному регіону. Нарешті мова може йти

про *локальну* паразитофауну, склад і структура якої визначається умовами певної місцевості.

Прикладом може слугувати крижень, досить поширений вид. За світовими зведеннями, у цих добре вивчених гельмінтологами диких качок знайдено 86 видів цестод. У нашому регіоні, на півдні Східної Європи, що відповідає лісостеповій та степовій зонам, зареєстровано лише 40 видів цестод, а в районі Чорноморського заповідника локальна цестодофауна цього хазяїна налічує 26 видів. У лиски відомо 44 види цестод і лише 5 із них складають ядро цестодофауни цього хазяїна, а всі інші – рідкісні чи випадкові для цих птахів. Регіональна цестодофауна лиски на півдні Східної Європи налічує 11 видів (4 зі складу ядра), а локальна, в районі Чорноморського заповідника, – лише 6 видів (ті ж 4 утворюють її ядро). У шпака, з 27 видів світової фауни цестод (6 видів ядра) в регіоні знайдено 14 видів (всі 6 видів), а локальна фауна нараховує 11 видів (5 видів ядра).

Слід зазначити, що кожній ландшафтно-кліматичній зоні притаманний свій комплекс паразитів певних груп хазяїв (риби, птахи, ссавці тощо). Втім такі азональні ландшафтні елементи, як заплави великих річок, озера та водосховища відрізняються за паразитофауною певних груп тварин від сусідніх територій. Зоогеографічний поділ територій (акваторій), прийнятий щодо вільноіснуючих тварин, цілком підтверджується даними щодо паразитів. Тож цілком правомірними є такі поняття як „Фауна цестод ссавців Палерктики”. У той же час зміст поняття *ареал* щодо паразитів має певні відмінності. Насамперед це стосується паразитів мігруючих тварин, таких як перелітні птахи, прохідні (анадромні та катадромні) та інші океанічні риби, що мігрують на далекі відстані, кити й ластоногі, деякі безхребетні. Є різні погляди на те, що вважати за ареал паразита такої тварини – всю територію, де цей паразит зареєстрований у своєму хазяїні, чи тільки ті території (акваторії), де відбувається зараження хазяїна, тобто ті території, де може проходити життєвий цикл паразита, де є необхідні проміжні хазяї чи хазяї інших поколінь паразита (наприклад молюски для трематод), а також певні абіотичні умови. Переважно схиляються до думки, що ареал паразита – це всі регіони, де він реєструється на будь-яких стадіях, а території (акваторії), де відбувається зараження остаточних хазяїв, отримали назву *зони зараження*.

ПАРАЗИТИ СВІЙСЬКИХ ТВАРИН І ЛЮДИНИ

Паразитофауна свійських тварин

Походження паразитофауни свійських тварин в цілому, становлення сучасного складу паразитів певного виду тварин мають багато спільного з процесами, які відбуваються у паразитофауні видів-вселенців, що потрапляють у нове місцелікування, в умови, відмінні від умов їх існування у межах вихідного природного ареалу.

Одомашнювання, **доместикація** диких тварин – тривалий історичний процес, що розпочався близько 10 тис. років тому в різних районах планети. Серед свійських тварин першими були собака та кінь, всього ж на цей час розводять кілька десятків видів свійських тварин, багато видів декоративних тварин (хребетних і безхребетних) розводять або тримають у квартирах, особливо останнім часом. Поширеними видами свійських тварин є, разом з конем та собакою, осел, вівця і коза, велика рогата худоба, буйволи, верблюди і лама, свійський кіт, кріль, кури, індички і цесарки, гуска, крижень і мускусна качка, голуб. Диких предків деяких з цих видів у природі вже немає.

Вихідною основою формування паразитофауни певного виду свійських тварин була паразитофауна диких предків, характерна для регіону, в якому проходило одомашнювання. В процесі доместикації відбувалися суттєві зміни складу і структури паразитофауни, які визначались комплексом різноспрямованих супутніх процесів, а саме такими.

1. Зміни умов життя приручених тварин, сприятливі для одних видів паразитів і несприятливі для інших.

2. Зміни імунного статусу домашніх тварин, ослаблення імунної системи внаслідок штучного добору, спрямованого винятково на корисні для людини ознаки та збільшення продуктивності; послаблення за такої селекції природної стійкості до неспецифічних збудників інвазій.

3. Щільний контакт між різними видами свійських тварин, особливо в умовах первісних примітивних господарств, що сприяв обміну

паразитами або однобічному запозиченню окремих видів паразитів від „сусідів”.

4. Поширення людиною багатьох видів свійських тварин до невластивих для них регіонів, у нові кліматичні зони чи навіть по всій земній кулі і, як наслідок, поява можливості обміну паразитами з дикими, переважно спорідненими видами тварин, з подальшим поширення деяких з цих „придбаних” видів паразитів до інших регіонів.

Це також є причиною особливостей регіональної паразитофауни одного і того ж виду свійських тварин у різних регіонах, оскільки не всі види паразитів певного хазяїна знаходять умови, придатні для здійснення життєвого циклу, чи необхідних проміжних хазяїв у конкретному регіоні.

В цілому, чим менший відрізок часу минув з початку одомашнювання і чим меншими були генотипічні та фенотипічні зміни внаслідок штучного добору, а також чим менші відмінності у способі життя свійської тварини у порівнянні з диким предком, тим більше спільного з останнім залишається у складі та структурі її паразитофауни.

Це явище наочно демонструє паразитофауна свійських качок і гусей. Процес одомашнювання крижня і сірої гуски проходив у Європі лише 2,5–3 тисячі років тому. Традиційні методи вирощування цих птахів і досі майже не відрізняються від способу життя їх диких родичів, свійські і дикі качки зазвичай нагулюють на одних і тих самих водоймах. Відповідно, у цей час відбувається широкий обмін паразитами між свійськими качками з одного та крижнями й іншими дикими качками з іншого боку. Подібна ситуація і з паразитами свійських свиней. Вирощування цих тварин у примітивних дрібних господарствах передбачає випасання. На Поліссі свиней виганяли на лісові галявини і в цій зоні часто реєструвались такі тяжкі інвазії як макракантаринхоз та метастронгілідоз (проміжні хазяї збудників – ґрунтові безхребетні). У часи домінування колгоспного тваринництва свиней вирощували у присадибних господарствах і не випасали і ці хвороби зникли, лише час від часу їх реєстрували у диких кабанів. Однак у скрутні часи розвалу сільського господарства в Україні макракантаринхоз та метастронгілідоз у багатьох регіонах знову стали звичайними хворобами домашніх свиней. Більше того, у багатьох місцях у домашніх свиней реєструється личинковий гельмінтоз – спірометрроз (спарганоз), остаточною хазяїном збудника якого є вовк і, можливо, лисиця та єнотовидний собака. Зовсім інша ситуація зі свійськими кіньми та великою рогатою худобою, дикі предки яких були винищені

людиною. Гельмінтофауна диких коней Пржевальського, а тим більше зебр відрізняється наявністю специфічних видів, яких у свійських коней ніколи не знаходили, навіть у Монголії чи Південній Африці.

В паразитофауні кожного виду свійських тварин можна виокремити первинних, автохтонних для цього хазяїна, паразитів. Ці види паразитів зазвичай присутні в паразитофауні дикого предка цієї свійської тварини або близькоспоріднених видів тварин. Для коней такими є цестоди-анаплоцефали, нематоди-габронеми, багато видів нематод з родин Strongilidae та Cyathostomidae, шлункові оводи, певні види вошей. Великій рогатій худобі притаманні такі паразити, як цестоди-монієзії, нематоди-трихостронгіліди, підшкірні оводи, власні види вошей. Для свиней характерні спільні з дикими кабанамі нематоди-глобацефали, гіостронгіли, метастронгіли, акантоцефали-макракантотринхи. Паразитофауну собак характеризують цестоди-генії та ехінокок, нематоди токсокари, спіроцерки та дірофілярії, з ектопаразитів – волосіди, всі вони спільні з вовком і, почасти, з лисицею. Специфічними паразитами курей є цестоди давенії, раєтини, скрябінії, нематоди аскаридії, оксипірури, кліщі кнемідокоптеси, яких знаходили і у диких банківських курей у Південно-Східній Азії.

В процесі domestикації тварини відбувається збіднення паразитофауни, властивої дикому предковому виду. Натомість має місце поповнення паразитофауни шляхом запозичення паразитів інших тварин. Найчастіше паразити переходять з інших свійських тварин внаслідок їх спільного утримання і такий обмін відбувається між близькими, спорідненими видами. Наприклад кіт і собака обмінялись нематодами *Toxocara canis* і *Toxascaris leonina*, спільною є і цестода *Dipylidium caninum*. Є спільні паразити у курей та індиків. Паразити філогенетично далеких тварин зустрічаються у невластивих хазяїв переважно як факультативні (метастронгіли свиней – у інших копитних, кінські оводи гастрофіли – у свиней, дікроцели, гонгілонемі жуйних – у коней тощо). Поповнення паразитофауни відбувалось і внаслідок завезення певних свійських тварин у невластиві їм регіони. Так, велика рогата худоба в Північній Америці запозичила від місцевих оленів трематоду *Fascioloides magna* (пізніше завезену до Європи), а в Південній Америці – трематоду *Balanorchis anaphorus* та цестоду *Thysanosoma actinoides*. Свійські кури, потрапивши до Північної Америки, перейняли в індиків цестоду *Metroliastes lucida*, яка нині зустрічається у цих птахів у теплих країнах Старого Світу.

Важливим наслідком одомашнення тварин також є формування нових систем циркуляції паразитів в агроценозах та синантропних

осередках зоонозних хвороб людини. Серед останніх можна згадати теніоз та теніаринхоз людини, збудниками якого є бичачий і свинячий ціп'яки, ехінококоз, трихінельоз, токсоплазмоз. За участю різних свійських, а часом і синантропних, тварин циркулюють ценурази та теніози собак, гідатигероз котів, саркоспоридіози. Невід'ємними елементами агроценозів та урбанізованих територій є синантропні тварини (щурі, миші, голуби, деякі інші птахи та ссавці), які також зробили свій внесок у паразитофауну свійських тварин, а також і людини.

Паразитофауна людини

Паразитофауна людини формувалась за тими ж закономірностями, що й паразитофауна свійських тварин. Вона так само складається з кількох різних за походженням компонентів.

1. Види паразитів, успадковані від предків-приматів. До таких, зокрема, належать малярійні плазмодії, цестоди бертієли, нематоди гострики, воші.

2. Види, запозичені у свійських тварин. Головним „донором” паразитів цієї групи для людини були свійські свині (як і людина, всеїдні тварини). Від них людина отримала нематод аскарід та волосоголовців, а також трихінел, найпростіших балантидіїв, коростяних кліщів, кількох факультативних паразитів, зокрема акантоцефал макроканторинхів. Від собачої нематоди-анкілостоми походить анкілостома людини, собаки також є джерелом зараження людини личинками ехінококу. Як факультативні паразити у людини зустрічаються опісторхи, токсокари, дипілідії та ін., нападають на людину і собачі блохи. З паразитів жуйних у людини зустрічаються дикроцели, фасціоли, фасціолопсиси, трихостронгіли, носові оводи.

3. Паразити, що перейшли на людину з синантропних тварин, зокрема, гризунів. Таке походження мають цестоди-гімеполепіди (карликовий та щурячий ціп'яки), а також такі факультативні паразити як нематоди – сифації та акантоцефали моніліфоми.

4. Унікальним джерелом поповнення паразитофауни людини були великі хижаки – жителі печер, суперники первісної людини у боротьбі за „комфортне життя”. Більшість із них були прямо чи опосередковано винищені людиною, у спадок якій лишилися такі паразити як бичачий та свинячий ціп'яки, а також стьожак широкий (у сучасних умовах головним природним хазяїном цієї цестоди лишається ведмідь). З печер до помешкань людини потрапили й блошиці.

5. Певні запозичення зроблені людиною і від інших диких тварин під час її розселення по земній кулі. З таких паразитів можна назвати найпростіших джгутикових (трипаносоми, лейшманії), кілька видів нематод-філярій, онхоцерків, некаторів тощо.

Деякі особливості епідеміології паразитарних хвороб

Епідеміологічні особливості паразитозів людини, збудниками яких є паразити зі складним циклом розвитку, значною мірою визначаються наявністю або відсутністю певних умов зовнішнього середовища, необхідного для існування проміжних хазяїв та передавачів (переносників) певних паразитів, а також певних абіотичних параметрів, які зумовлюють успішність розвитку паразитів у таких хазяях. Якщо йдеться про паразитів, які спричинюють ларвальні паразитози людини, то їх наявність чи відсутність у певних місцевостях залежить від того, чи є умови для існування відповідних остаточних хазяїв такого паразита. Динаміка, сезонність, та напруженість епідемічного процесу також залежать від природних умов регіону.

Важливою складовою, що визначає особливості епідемічного процесу, є особливості соціальної поведінки певного соціуму, громади чи етносу. Це соціальні та економічні особливості суспільства, побутові та гігієнічні звички, традиційні способи ведення господарства, рівень культури та ступінь контактів з природним середовищем, релігійні табу та заборони, чи навпаки, певні вимоги до відправи релігійних обрядів. Наприклад, зараження шистозоматозами, дуже тяжкими захворюваннями, поширеними у багатьох країнах з тропічним та субтропічним кліматом, відбувається переважно в сухі спекотні сезони, коли люди частіше купаються у водоймах. Шистозоматоз поширений переважно у місцевостях з великою мережею стабільних водойм, особливо якщо широко застосовується зрошення полів, напр. дельта Нілу в Єгипті. Однак у Гамбії мешканці вологих долин хворіють досить рідко, оскільки в місцевих водоймах умови не сприяють поширенню моллюсків – проміжних хазяїв шистозом. У той же час на сухих плоскогір'ях цієї країни є лише невеличкі водойми, які наповнюються водою у дощовий сезон і саме біля них зазвичай розташовані поселення. У таких водоймах створюються умови, оптимальні для розвитку моллюсків, а також завдяки тому, що такі водойми є чимось на кшталт клубів для місцевого населення, вони виконують роль

осередків зараження шистозаматозом. В той же час у поселеннях, розташованих на берегах невеликих струмків, сприятливим для зараження є сухий сезон після періоду дощів, коли течія уповільнюється і створюються умови, оптимальні для розвитку молюсків.

Втручання людини, зокрема будівництво споруд, що «перетворюють» природу, зазвичай суттєво змінюють паразитологічну ситуацію та протікання паразитологічних процесів. В Африці широке будівництво гідроелектростанцій та гребель на великих і малих ріках, створення водосховищ значно розширило ареал шистозом і змінило географію вогнищ шистозоматозу, в тому числі через переміщення осередків поширення молюсків – проміжних хазяїв цих паразитів вище гребель, де створюються сприятливі для них умови. Водночас онхоцеркоз поширюється на ділянки нижче гребель, тому що личинки мошок, які є переносниками цієї хвороби, потребують для розвитку високої концентрації кисню у воді і тому зустрічаються лише у водотоках зі швидкою течією. Цікаво, що в Ємені, досить посушливій країні, головним джерелом поширення шистозоматозу є водойми біля мечетей, в яких парафіяни шість разів на день роблять ритуальне обмивання. Так само особливістю бухарського вогнища ришти, ізольованого від головного ареалу збудника цієї хвороби – нематоди *Dracunculus medinensis* – було те, що єдиним джерелом води у цьому стародавньому місті упродовж століть були хаузи – водойми біля мечетей, побудовані саме для обмивання перед молитвою (намазом). Питну воду з цих водойм спеціальні водоноси розносили по всьому місту. Зараження циклопів, проміжних хазяїв, відбувалося під час обмивання, а зараження людей – через вживання води з хаузів. Саме такий характер епідеміологічного процесу дозволив досить швидко повністю ліквідувати цей осередок хвороби у двадцяті роки минулого століття. Ситуація з лейшманіозом у різних країнах так само суттєво відрізняється в залежності від способу життя місцевого населення, що передбачає більший або менший контакт з природними осередками хвороби і, відповідно, більшою чи меншою участю людини в циркуляції лейшманій.

Цікавими є особливості підтримання існування осередків дифілоботріозу на Поволжі, де зараження людей відбувається внаслідок вживання в їжу малосольної ікри шук, тоді як у Сибіру джерелом інвазії є так звана струганина, нарізане сире, трохи приморожене м'ясо деяких видів риб. Інтенсивна циркуляція збудників опісторхозу в сибірських осередках, на відміну від європейських, також зумовлена місцевими традиціями приготування риби.

Поширення деяких паразитарних хвороб може бути пов'язане з релігійними та культурними традиціями населення, які суттєво впливають на господарську діяльність, зокрема, на особливості ведення тваринництва. Так, в мусульманських країнах Африки немає теніозу, збудником якого є свинячий ціп'як (іслам забороняє споживання свинини), натомість значна частина населення уражена теніаринхозом, збудником якого є бичачій ціп'як. В сусідніх країнах з переважно християнським населенням ситуація протилежна – більшість населення уражена теніозом, тоді як теніаринхоз хоча і зустрічається, але є досить рідкісним, оскільки скотарство складає там незначну частку тваринництва.

В арабських країнах Північної Африки та Близького Сходу поширений ехінокок овечого штаму, який у людини вражає переважно печінку, в мусульманських країнах тропічної Африки – бичачого штаму, який досить часто уражає також легені, а в християнських країнах Африки, в Європі та Китаї переважає ехінококоз, спричинений ехінококом свинячого штаму, який найчастіше оселяється в легенях. Шистозоматоз більше поширений у регіонах, де рис вирощується у чеках (Японія). Відомо, що виконання елементарних санітарно-гігієнічних процедур суттєво знижує захворюваність інвазійними хворобами.

ПАРАЗИТОЦЕНОЛОГІЯ

Взаємодія між різними паразитами, які паразитують в одному хазяїні

В одній особині хазяїна зазвичай живе більше одного виду паразитів*. В такому разі формуються більш-менш складні багатовидові та багаторівневі комплекси, угруповання паразитів, до яких досить часто входять і надпаразити. Отже, змістом паразитоценології як окремого наукового напрямку є вивчення цих складних екологічних комплексів паразитів, відносини їх компонентів між собою та з гостальним середовищем (організмом хазяїна) в залежності від умов зовнішнього середовища. На відміну від паразитології у вузькому сенсі, яка вивчає відносини в межах одного виду паразитів, які знаходяться в одній особині хазяїна, або на популяційному рівні (це відповідає *аутекології*), паразитоценологія є відповідником *синекології*. Це означає, що паразитоценологія є комплексною наукою про екопаразитарні системи, які охоплюють паразитичні та умовно патогенні організми під час їх перебування в хазяїні, асоціації їх вільноіснуючих поколінь або стадій, а також гостальне середовище – хазяїв усіх рівнів.

За такого підходу *паразитоценоз* у вузькому сенсі визначається як динамічна асоціація мікропопуляцій різних видів симбіонтів, включаючи паразитів, що перебувають у постійній імунно-біологічній взаємодії між собою та організмом хазяїна як гостальним середовищем. Складовими цієї асоціації є паразити та інші симбіонта з різних таксономічних груп, а саме віруси, рикетсії, бактерії, гриби, найпростіші, гельмінти, кліщі, ракоподібні, комахи тощо.

Паразитоценологія є багатоплановою наукою. Одним із найважливіших основоположних напрямків досліджень є з'ясування характеру взаємовідносин мікропопуляцій паразитів в організмі хазяїна та закономірностей їх впливу одне на одного. Відомо, що відносини паразитів різних видів можуть мати характер *антагонізму*, *синергізму* або бути *індиферентними*. Вплив одних паразитів на інших може мати характер безпосередньої дії, впливу одних співчленів *паразитоценозу* на інших, або ж бути опосередкованим, шляхом зміни певних функцій організму хазяїна. Це можуть бути локальні зміни, наприклад

* *Частише паразитів кілька, а може бути і кілька десятків видів.*

зміна кислотності вмісту кишечника чи розвиток локальної запальної реакції, або ж зміни загального характеру, зокрема, в імунній системі, напр. розвиток імунодефіциту (СНІД та подібні стани), а також взаємодія співчленів паразитоценозу в епідемічному (епізоотичному) процесі на популяційному рівні.

Змішані хвороби

Для медичної та ветеринарної паразитології суттєве значення має результуюча, сумарна дія окремих компонентів паразитоценозу, яка виявляється через особливості патогенезу і клініки відповідних хвороб, які мають назву **змішаних або мікст-інфекцій (інвазій)**, специфіки їх терапії та профілактики.

Так, досить детально вивчена взаємодія трематод-опісторхів зі збудниками різних інфекційних та інвазійних захворювань – туберкульозу, дизентерії, гепатиту, бруцельозу, лямбліозу, дифілоботріозу. Показано, що в культурі *in vitro* опісторхи можуть бути середовищем для сальмонел – збудників черевного тифу, а в організмі людини вони ускладнюють перебіг цієї інфекції. На популяційному рівні в осередку опісторхозу підсилюється стійкість вогнища сальмонельозної інфекції та подовжується період бактеріоносійства у людей, які перехворіли на тиф.

Встановлено також, що умовно патогенні сальмонели та кишкова паличка виявляють патогенність лише за наявності в кишечнику хазяїна інших бактерій, тоді як у гнотобіонтів (спеціально вирощених безмікробних стерильних тварини) вони втрачають такі властивості. Личинки гельмінтів, мігруючи в тканинах і органах хазяїна, активно розповсюджують різні віруси та бактерії, створюючи сприятливе середовище для їх розмноження, травмуючи тканини і викликаючи запальні реакції. Наприклад, диктіокаульоз великої рогатої худоби досить часто супроводжується, ускладнюється пастерельозом (прояв синергізму). Фасціоли викликають патологічні зміни в тканинах печінки та жовчних ходах, що спричиняють скупчення бактерій в печінці та дисбактеріозу (порушення складу мікроорганізмів) у кишечнику. Відомі стабільні комплекси збудників, які лише разом викликають певні хвороби, наприклад вірус хвороби Ньюкастла + мікоплазма у курей, вірус анемії качок + *Plasmodium lophurae* у качок, гельмінти-монієзії + *Clostridium perfringens*. Розрізняють змі-

шані хвороби за природою збудників, що їх спричинюють. Відомі вірусно-вірусні, вірусно-бактеріальні, бактеріально-бактеріальні, бактеріально-грибкові, бактеріально-протозойні, бактеріально-гельмінтозні, протозойно-гельмінтозні захворювання тощо.

Досить часто взаємовідносини між двома хвороботворними факторами мають антагоністичний характер. Так, бактерія, що викликає туберкульоз, пригнічує розвиток багатьох гельмінтів. Сальмонели, оселяючись в кишечнику хазяїна, пригнічують розвиток кишкових нематод-стронгілід. З іншого боку, нематоди аскариди спричиняють дисбактеріоз в кишечнику хазяїна, пригнічуючи так звану нормальну мікрофлору. Внаслідок цього деякі види мікроорганізмів зникають з кишкового вмісту хазяїна, натомість швидко розмножуються інші види бактерій, які стають домінантами у складі мікрофлори.

Наявність в кишечнику людини грибів-кандид полегшує зараження лямбліями (синергізм). У той же час стійкість до зараження трихомонадами посилюється за наявності на слизовій оболонці вагіни лактобацил (антагонізм). Експерименти із зараження трихінельозом хворих на кокцидіоз лабораторних мишей вказують на антагоністичні стосунки цих двох паразитів. У таких випадках в кишечнику мишей приживається менше нематод та суттєво знижується плодючість самок.

Механізми впливу одних співчленів угруповання на інших можуть бути різними. Встановлено, що шистозоматоз товстого кишечника сприяє оселенню у хворого дизентерійних амеб через травмування слизової оболонки кишечника яйцями цих трематод, шкаралупа яких озброєна гострим шипом. В інших випадках вирішальне значення мають інші механізми – біохімічні, імунологічні тощо. Інфекціоністи розрізняють три типи взаємодії збудників за мікст-інфекції (мікст-інвазії), відповідно до характеру прояву клінічних ознак та перебігу хвороби: *екзальтація* (наслідок синергізму), *інтерференція* (прояв антагонізму) та *незалежний розвиток* (перебіг) кожної хвороби окремо.

В останні десятиріччя величезного значення набула проблема *опортуністичних хвороб*. Ця проблема виникла в зв'язку з несподіваною появою нової хвороби – СНІДу та стрімким її поширенням по всій планеті. Досить скоро з'ясувалось, що хворі на СНІД гинуть не від самої цієї хвороби, не від імунодефіциту як такого, а від супутніх інфекційних та інвазійних хвороб. Збудниками опортуністичних хвороб є переважно мікроорганізми з низькою патогенністю, умовно патогенні або навіть зовсім непатогенні для людей, у яких добре

працює імунна система. До категорії опортуністичних хвороб, разом з такими добре відомими інфекційними захворюваннями, як туберкульоз, кандидоз та іншими грибковими хворобами (мікозами), належить ціла низка інвазій, спричинених протозойними паразитами, насамперед токсоплазмоз, лямбліоз, криптококоз, пневмоцистоз, кокцидіоз.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. *Маркевич О.П.* Основи паразитології. Київ: Рад. школа, 1950.
2. *Догель В.А.* Общая паразитология. Изд-во ЛГУ, 1962.
3. *Шульц Р.С., Гвоздев Е.В.* Основы общей гельминтологии. М.: Наука, 1970 (т.1), 1972 (т.2), 1976 (т.3).
4. *Кеннеди К.* Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978.
5. *Невядомська К., Пойманська Т., Магніцька Б., Чубай А.* Загальна паразитологія. Київ: Наук. думка, 2007.

ЗМІСТ

Вступ	3
Паразитизм як спосіб життя, його місце у живій природі.....	15
Становлення паразитичного способу життя та еволюція паразитів	28
Життєві цикли та шляхи циркуляції паразитів в екосистемах	36
Паразит і хазяїн	48
Паразити та середовище їх існування	48
Взаємовідносини в системі „паразити – організм хазяїна”	51
Взаємовідносини в системі „паразит-хазяїн” на популяційному рівні	68
Паразит і хазяїн у довкіллі	87
Паразити як компоненти біоценозів	106
Паразити свійських тварин і людини	115
Паразитологія	122
Рекомендована література	126

Навчально-методичне видання

Паразитологія
Конспект лекцій

Укладач

В. В. Корнюшин, д-р біол. наук, проф.

Друкується в авторській редакції

Комп'ютерний набір та макет Є. К. Харченко

Підписано до друку 12.12.2011.

Формат 60x84/16. Обл.-вид. арк. 8.42.

Наклад 100 прим.

ВПЦ „Міжнародний Соломонів університет”