УДК 576.895.2 : 596

ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТИЗМА ЧЛЕНИСТОНОГИХ НА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Ю. С. Балашов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

На основании сравнительного анализа пищевых, пространственных и временных связей насекомых и клещей с наземными позвоночными выделены следующие типы паразитизма у этих животных: 1 — свободноживущие кровососы, 2 — гнездово-норовые кровососы, 3 — временные эктопаразиты с кратковременным питанием, 4 — временные эктопаразиты с длительным питанием, 5 — постоянные эктопаразиты, 6 — вкожные эндопаразиты, 7 — полостные эндопаразиты, 8 — тканевые эндопаразиты.

Кровососущие и паразитические наземные членистоногие представляют собой одну из наиболее многочисленных и распространенных экологических групп животного мира. Паразитизм возникал у насекомых и клещей многократно и независимо, так что в настоящее время среди них можно встретить все его формы, кроме внутриклеточного. Особый интерес представляют многие кровососы, сочетающие в себе черты свободноживущих и паразитических организмов. Некоторые гематофаги, как например комары или иксодовые клещи, имеют исключительное медицинское и ветеринарное значение в качестве переносчиков возбудителей опаснейших трансмиссивных инфекций человека и сельскохозяйственных животных. Само становление медицинской и ветеринарной арахноэнтомологии произошло в связи с практическими потребностями борьбы с малярией, сонной болезнью и другими тропическими инфекциями. Прикладные аспекты изучения кровососущих членистоногих дали мощный толчок к развитию медико-ветеринарной арахноэнтомологии, но в то же время и несколько отделили ее от общего русла паразитологии. Различные аспекты передачи кровососами возбудителей инфекций в значительной степени заслонили изучение этих животных как эктопаразитов. Еще меньшее внимание было уделено многочисленным, но не кровососущим группам эктопаразитических насекомых и клещей.

Из насекомых паразитарные связи с наземными позвоночными в разной степени свойственны отрядам уховерток, пухоедов, вшей, клопов, жуков, блох, двукрылых и чешуекрылых, а из паукообразных — иксодоидным клещам и многим семействам гамазовых, саркоптиформных и тромбидиформных клещей.

Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных животных принципиально ничем не отличается от такового у других многоклеточных организмов. Однако в отличие от червей и моллюсков подавляющая масса их представлена эктопаразитами, а не эндопаразитами. Некоторые группы насекомых и клещей связаны с хозяином преимущественно как с источником пищи (свободноживущие кровососы), а другие — как со средой обитания, так что их лишь с большими оговорками можно рассматривать вместе с настоящими паразитами как объекты экологической паразитологии. В этих случаях часто очень трудно провести грань между паразитизмом и хищничеством или комменсализмом. Как писал по этому поводу

1 © Издательство «Наука», «Паразитология», 6, 1981 г.

В. Н. Беклемишев (1945), термин «паразит» в строгом смысле слова должен быть оставлен только за теми существами, которые отвечают всем основным признакам паразита, тогда как уклоняющиеся формы обозначаются соответствующими терминами: комменсалист, мутуалист, свободный кровосос и пр. Учитывая сказанное, при классификации форм паразитизма у членистоногих постоянных и временных паразитов следует отграничивать от животных, обладающих лишь отдельными признаками паразитических организмов, как например свободноживущие кровососы. Между тем принадлежащих к последней группе комаров, мошек, мокрецов, слепней и москитов во многих работах, не делая даже оговорки, называют паразитами. В действительности же они ближе к свободноживущим организмам и их с достаточным основанием можно отнести к группе микрохищников или даже к нектарофагам с дополнительным белковым питанием. Равным образом многим гамазовым клещам или клопам-триатоминам свойственна факультативная гематофагия. Эти членистоногие питаются как другими насекомыми и клещами, так и пьют кровь позвоночных животных, т. е. одновременно могут быть хищниками-энтомофагами и гематофагами.

Комменсализм представляет собой простейший тип симбиоза, когда отношения между партнерами относительно просты: выгодны для комменсала и нейтральны для хозяина. Примером комменсализма может служить использование многими видами свободноживущих клещей и насекомых млекопитающих и птиц для своего расселения (форезии) или же исключительно богатая фауна непаразитических членистоногих — нидиколов, живущих в норах и гнездах своих хозяев (квартиранство). Также близки к комменсализму случаи, когда перьевые и шерстные клещи или пухоеды питаются отмершими частицами кожи, волос и перьев хозяина, а также выделениями его желез, не причиняя при этом вреда организму позвоночного. Однако в последних случаях уже трудно провести грань между комменсализмом и паразитизмом.

Мутуализм, характеризующийся установлением взаимовыгодных отношений между партнерами, редок во взаимоотношениях членистоногих и позвоночных. Подобный тип отношений существует между некоторыми хищными клещами и млекопитающими или птицами. Клещи постоянно живут в шерсти или оперении последних и питаются паразитическими клещами и насекомыми. Классическим примером мутуализма могут служить отношения кровососущих членистоногих с живущими внутри клеток их кишечника или жирового тела «симбиотическими» микроорганизмами. Микроорганизмы получают в клетках хозяина все необходимые питательные вещества и, в свою очередь, снабжают его некоторыми витаминами и метаболитами, которых недостает членистоногому при чисто кровяном питании.

В некоторых группах членистоногих затруднительно проведение границы между свободноживущими хищниками и схизофагами, с одной стороны, и паразитами — с другой (многие гамазовые клещи).

При всей сложности и многообразии связей членистоногих с позвоночными паразитизм остается наиболее распространенной формой в их взаимоотношениях. Тем не менее в сводках по общей паразитологии особенности паразитизма насекомых и клещей не получили достаточного освещения. В частности, автор последней монографии по экологической паразитологии К. Кеннеди (1978) объясняет почти полное отсутствие данных о насекомых и клещах следующим: «. . .взаимоотношения паразитических насекомых со своими хозяевами довольно сильно отличаются от взаимоотношений между другими паразитами и их хозяевами. В силу своей значительной подвижности, широты используемой площади и особенностей поведения паразитические насекомые гораздо ближе к хищникам, чем к другим паразитам, и поэтому мы их почти не касались».

Впервые особенности паразитизма членистоногих на наземных позвоночных были рассмотрены В. Н. Беклемишевым (1945, 1951а, 1951б,

1954), заложившим своими статьями основы сравнительной и эволюционной паразитологии. Постоянно увеличивающийся поток информации, посвященной паразитическим насекомым и клещам, к сожалению, не сопровождался в дальнейшем созданием широких обобщений, подобных цитированным работам В. Н. Беклемишева. Поэтому мы считаем полезным на основе новых фактов, накопленных после выхода в свет статей В. Н. Беклемишева, вновь вернуться к проблеме классификации типов паразитизма у членистоногих.

В процессе эволюционного развития членистоногие многократно вступали в самые различные связи с позвоночными животными. Подробное рассмотрение и классификация биоценологических связей проведено В. Н. Беклемишевым (1951а), а в настоящее время их анализ дается в большинстве руководств по общей экологии. Для возникновения и развития паразитизма наибольшее значение имели два типа биоценологических связей — пищевые (трофические) связи членистоногого с позвоночными животными и пространственные (топические) связи с ними же или с их норами, гнездами и другими местообитаниями.

Прямые трофические связи членистоногих с позвоночными сводятся к поеданию жертвы целиком (хищничество), питанию за счет живых частей тела или соков прокормителя (разные формы паразитизма), питанию выделениями (миксо- и копрофагия), питанию мертвыми остатками прокормителя (некрофагия и схизофагия).

Каждый из перечисленных типов трофических связей, исключая, может быть, хищничество на позвоночных животных, но не энтомофагию, мог лечь в основу развития паразито-хозяинной системы, чем можно и объяснить многообразие проявлений и независимость возникновения паразитизма у разных групп насекомых и клещей.

Не менее многообразны и пространственные связи членистоногих с позвоночными. Обязательное питание какого-либо вида насекомых и клещей за счет живых тканей и органов позвоночного, продуктов его жизнедеятельности или трупа возможно только при наличии достаточно регулярных контактов популяций обоих видов в пространстве и времени. Возможность попадания членистоногого на теле позвоночного определяется условиями внешней среды, в которой происходит эта встреча, степенью подвижности и ритмом активности обоих партнеров. При этом встреча может осуществляться как в период активности позвоночных животных на пастбище, так и во время их нахождения в разного рода убежищах (Беклемишев, 1951б; Waage, 1979).

Весьма благоприятные условия для развития пространственных связей между членистоногими и позвоночными создаются внутри нор и гнезд последних. Их населяет богатейшая фауна беспозвоночных, называемых нидиколами, которая наряду с паразитами включает множество видов свободноживущих организмов, занимающих различные экологические ниши (Высоцкая, 1977; Нельзина, 1977). Обитатели одной норы или гнезда образуют единый комплекс, объединяемый сложной системой пищевых связей. Предполагают, что становление паразитизма у значительной части систематических групп насекомых и клещей (пухоеды, вши, блохи, клопы, гамазовые и саркоптиформные клещи) произошло в норах их будущих хозяев. В условиях легкого доступа к организму позвоночного-прокормителя неоднократно возникали переходы от схизофагии или хищничества к гематофагии и эктопаразитизму.

Активно движущиеся на пастбище млекопитающие или птицы представляют по сравнению с норой значительно меньшие возможности для возникновения регулярных связей с членистоногими. По-видимому, лишь достаточно подвижные крылатые двукрылые и в единичных случаях чешуекрылые с колюще-сосущим или лижущим ротовым аппаратом смогли перейти от случайных проколов кожи или подлизывания крови, гноя или слизи к облигатной гематофагии. Однако топические связи с прокормителем у этой группы кровососов остаются весьма несовершенными. Они

ограничиваются кратковременным нахождением на теле позвоночного при кровососании и совмещением места и времени активности кровососа с источником пищи.

В отдельных случаях первым этапом становления паразито-хозяинной системы может стать возникновение форических связей. Явление форезии, т. е. расселения членистоногих с помощью других, более крупных и подвижных насекомых или же млекопитающих и птиц, имеет весьма широкое распространение, в частности среди копрофагов и нидиколов. По-видимому, некоторые почвенные или подстилочные акароидные клещи подобным образом перешли от случайного разноса их покоящейся стадии — гипопуса к регулярному разносу последнего мелкими млекопитающими и птицами, а в дальнейшем к облигатному тканевому эндопаразитизму гипопусов при афагии всех остальных фаз развития (*Hypodectes propus*) (Фэн, 1968).

Наличие одного или нескольких типов связей членистоногого с позвоночным необязательно свидетельствует о существовании системы паразит—хозяин. Последняя возникает лишь, когда партнеры объединены по крайней мере трофическими и топическими связями, а в противном случае мы можем говорить лишь о различных этапах перехода от свободного существования к паразитизму. В то же время в эволюции паразитических членистоногих отчетливо прослеживается тенденция расширения и углубления паразито-хозяинных связей после установления топических или трофических связей между двумя организмами.

В зависимости от того, проводит ли паразит всю свою жизнь или лишь какую-то ее часть на теле хозяина, большинство паразитологов различает вслед за Лейкартом (1881) постоянных и временных паразитов. Однако в литературе по паразитическим членистоногим для обозначения временных связей паразитов с хозяевами распространена и несколько иная терминология. В случае, когда паразитарные связи охватывают лишь часть жизненного цикла и сменяются периодом свободного существования, принято говорить о фазовом паразитизме. В то же время часть временных эктопаразитов, согласно классификации В. Н. Беклемишева (1954), относится к группе кругложизненных паразитов, включающей также всех постоянных (эпизоойных) паразитов типа вшей. Такие кругложизненные эктопаразиты, как иксодовые клещи, куколкородные мухи и некоторые блохи (*Tunga monositus*), на какое-то время оставляют организм хозяина. Однако дальнейшее развитие во внешней среде протекает исключительно за счет пищевых резервов накопленных во время паразитического существования. Непитающимися фазами (афагами), кроме яиц, у них могут быть имаго (оводы и аргасовые клещи р. *Otobius*), личинки (блоха *T. monositus*) или же куколки (мухи цеце и гиппобосциды). Наконец, в зависимости от того, сколько раз в жизненном цикле чередуются периоды паразитизма и свободного существования, различают многоотрывных (большинство временных кровососов), одноотрывных (однохозяинные иксодиды, блохи рр. *Tunga*, *Dorcadia*, *Vermipsylla* и др.) и безотрывных (все эпизоойные эктопаразиты) паразитов. Очевидно, что к постоянным паразитам, в строгом значении этого термина, можно отнести лишь эпизоойных паразитов, а все остальные группы, включая и кругложизненных паразитов, следует считать временными паразитами, так как какой-то отрезок своего жизненного цикла они обязательно проводят во внешней среде. Проблема возникновения и эволюции паразитизма у членистоногих настолько обширна, что, несмотря на множество публикаций по отдельным группам, до сих пор не подвергалась рассмотрению в целом. Это вряд ли возможно вследствие исключительного многообразия типов паразитизма у этих животных и круга хозяев, используемых ими. Основное внимание уделяется кровососущим членистоногим как в связи с преимущественным распространением данного типа питания среди насекомых и клещей, паразитирующих на позвоночных животных, так и вследствие исключительной важности кровососов в экосистемах и для человека. Паразито-хозяинные

отношения эктопаразитов с некровяным типом питания (пухоеды, некоторые группы мух, клещей и др.) отличаются меньшей изученностью, и сведения о них во многом фрагментарны. В пище таких кровососов, как иксодовые клещи, очень важную роль играют лимфа, воспалительный эксудат и продукты лизиса тканей, так что грань между кровяным и некровяным питанием может быть весьма условной (Балашов, 1967).

Анализ распространения кровососания среди наземных членистоногих был наиболее детально проведен В. Н. Беклемишевым в 1951 г., и с этого времени новые группы кровососов, исключая чешуекрылых и некоторых клещей, обнаружены не были. Однако очень существенно пополнились сведения о типах паразито-хозяинных отношений, а также об экологических, физиологических и биохимических особенностях многих кровососущих и паразитических членистоногих, что требует ревизии существующих представлений о типах паразитизма и путях их эволюции.

Анализ форм паразитизма членистоногих на наземных позвоночных показывает, что среди них существуют почти все мыслимые случаи переходов от хищничества и схизофагии к факультативному эктопаразитизму и от эктопаразитизма к эндопаразитизму. Наряду с классическими эктопаразитами, проводящими всю свою жизнь на теле хозяина и питающимися его кровью или тканями (вши, овечий рунец, некоторые гамазовые клещи), другие кровососы и в первую очередь низшие двукрылые насекомые (комары, мошки, москиты, мокрецы, слепни) используют своих хозяев лишь как источник пищи, но лишены с ним столь характерных для паразитизма топических (пространственных) связей. Кроме того, трофические связи этих двукрылых с млекопитающими и птицами могут быть неполными вследствие сохранения у них углеводного питания или же откладки яиц за счет запасов, накопленных на личиночной фазе (автогенное развитие). Некоторые группы членистоногих, трофические связи которых с позвоночными находятся в процессе становления (особенно часто представители гамазовых клещей и высших двукрылых), включают виды с факультативным эктопаразитизмом, для которых гематофагия необязательна и представляет только дополнительный источник питания.

Детальная схема типов паразитизма среди наземных членистоногих была впервые разработана В. Н. Беклемишевым (1945, 1951б, 1954). Исходя из предложенной им концепции о жизненной схеме вида,[1] он выделил следующие группы паразитических членистоногих: 1 — факультативные кровососы, 2 — активно нападающие периодические кровососы, 3 — подстерегающие кровососы и гнездовые паразиты, 4 — постоянные эктопаразиты, 5 — эндопаразиты.

В зарубежной литературе в последнее время также признается многообразие жизненных форм эктопаразитических членистоногих. В частности, в одной из последних работ по этой проблеме (Nelson e. a., 1975) выделены три группы эктопаразитов: 1 — полевые эктопаразиты с кратковременным питанием на хозяине и длительным периодом активного свободного существования; 2 — гнездовые эктопаразиты, большую часть жизни проводящие в гнезде или в норе и меньшую — на теле хозяина; 3 — истинные или хозяинные эктопаразиты, постоянно обитающие на теле хозяина. Не вызывает сомнения, что предлагаемая классификация типов эктопаразитизма членистоногих значительно уступает таковой В. Н. Беклемишева, так как она ограничивается лишь временно-пространственными связями в системе паразит—хозяин и только отчасти учиты-

---

[1] В. Н. Беклемишев (1956) определяет жизненную схему вида как совокупность всех взаимоотношений вида со всеми элементами его среды обитания, в том числе совокупность приспособлений вида к совокупности условий его существования. Соответственно широко распространенное в экологии понятие жизненной формы трактуется им как экологический тип отдельной фазы жизненного цикла, тогда как жизненная схема соответствует экологическому типу всего жизненного цикла. Последовательная смена жизненных форм входит в жизненную схему всех гетеротопных насекомых с полным превращением, как например блохи и кровососущие двукрылые.

вает трофические связи. Поэтому из нее вообще выпала наиболее обширная группа кровососущих насекомых — низших двукрылых.

Мы полагаем, что в настоящее время наиболее приемлемой системой классификации типов паразитизма у эктопаразитических членистоногих следует считать таковую В. Н. Беклемишева. Она выгодно отличается эволюционным подходом к явлению паразитизма и основана на огромном фактическом материале. Разделение первоначально единой группы паразитических и кровососущих членистоногих на несколько экологических группировок явилось фактом первостепенной важности и стимулировало быстрый прогресс в изучении паразито-хозяинных отношений насекомых и клещей. В основу предложенного деления были положены так называемые жизненные схемы видов, отражающие у паразитических организмов всю систему их взаимоотношений с организмом хозяина и с внешней средой. Однако рассматриваемая классификация типов паразитизма была не лишена определенных недостатков, что сознавал и ее автор. В частности, в уже цитированных работах В. Н. Беклемишева по признаку времени нахождения кровососов на теле хозяина дополнительно выделял временных и постоянных эктопаразитов, а по степени охвата паразитарными связями жизненного цикла — фазовых и кругложизненных, отрывных и безотрывных паразитов.

Мы предлагаем внести в систему В. Н. Беклемишева некоторые видоизменения, обусловленные дальнейшим углублением наших знаний об особенностях паразитизма у наземных членистоногих. Нами упразднена группа факультативных эктопаразитов, так как она носит сборный характер и создана по признаку возникновения первых паразитарных связей с хозяином. Их естественнее рассматривать вместе с теми группами паразитов, в основе возникновения которых находится соответствующая форма факультативного паразитизма или гематофагии.

Группу активно нападающих периодических кровососов правильнее называть свободноживущими кровососами, так как в ее состав входят не только охотящиеся виды, но и виды с подстерегающим типом нападения. Искусственный характер имеют также группы подстерегающих кровососов и гнездовых паразитов и вместо них мы предлагаем различать группы истинных гнездово-норовых паразитов, а также кратковременно и длительно питающихся временных эктопаразитов. Группу членистоногих — эндопаразитов по их локализации в хозяине, как это часто делают в паразитологической литературе, мы разделяем на вкожных, полостных и тканевых эндопаразитов.

Предложенная нами система классификации типов паразитизма у членистоногих, основывающаяся на характере паразито-хозяинных связей, выглядит следующим образом: 1 — свободноживущие кровососы, 2 — гнездово-норовые кровососы, 3 — временные эктопаразиты с кратковременным питанием, 4 — временные эктопаразиты с длительным питанием, 5 — постоянные эктопаразиты, 6 — вкожные эндопаразиты, 7 — полостные эндопаразиты, 8 — тканевые эндопаразиты.

Легко заметить, что в предлагаемых экологических группировках эктопаразитов не учитывается место их локализации, так как этот признак имеет второстепенное значение по сравнению с такими показателями, как время нахождения на теле хозяина и его соотношение с периодом свободного существования, особенностями питания и значением пищевых резервов, накопленных при паразитировании в жизненном цикле. Напротив, у эндопаразитов зависимость от внешней среды значительно меньше, чем у эктопаразитов. Первостепенное значение приобретают для них физико-химические особенности их местообитаний в теле хозяина, с чем и связано разделение их на три группы (вкожные, полостные и тканевые паразиты). В свою очередь, в каждой из этих групп, как и среди эктопаразитов, можно выделить временных и постоянных или же фазовых и кругложизненных паразитов.

Следует учитывать, что предлагаемая система экологических группировок паразитических членистоногих, как и любая другая схема экологической классификации живых организмов, искусственна и не может в равной мере отразить все многообразие реальных отношений паразитохозяинных связей. Соответственно некоторые виды или целые таксоны паразитических членистоногих могут занимать промежуточное положение и отнесение их к той или иной экологической группе связано с определенными трудностями. Например, среди иксодовых клещей, принадлежащих к временным эктопаразитам с длительным питанием, часть видов обладает многими чертами гнездово-норовых кровососов. К последней группе по ряду признаков приближаются и такие свободноживущие кровососы, как москиты. Некоторые краснотелковые и иксодовые клещи, длительно питающиеся блохи или мухи-кровососки р. *Ascodipteron* (сем. Streblidae) с летучих мышей занимают промежуточное положение между эктопаразитами и вкожными или даже тканевыми эндопаразитами. Число подобных примеров можно было бы значительно увеличить, но они ни в коей мере не противоречат принципам, положенным в основу предлагаемых экологических группировок членистоногих-гематофагов и паразитов.

Свободноживущие кровососы (большая часть двукрылых гематофагов) связаны с хозяином только как с источником пищи. Они отличаются высокой подвижностью и активно разыскивают подходящих прокормителей, хотя некоторым видам свойствен и подстерегающий тип нападения. Большинство из них обладает значительной полифагией. Сравнительно кратковременные (не более нескольких минут) акты питания на хозяине разделены периодами свободного существования в несколько суток, когда происходит переваривание крови и развитие яиц. Однократный прием крови обычно обеспечивает развитие порции яиц. Гонотрофическая гармония отсутствует лишь у высших двукрылых с аденотрофическим живорождением. Объем поглощаемой пищи в большинстве случаев не превышает веса голодной особи более чем в 1.5—2 раза. Умеренная одноразовая плодовитость компенсируется повторностью яйцекладок. Незначительная способность к голоданию и небольшая индивидуальная долговечность.

Гнездово-норовые кровососы (большинство аргасовых и многие гамазовые клещи, «блохи гнезда», клопы), кроме пищи, связаны с хозяином общим местообитанием — норой, где проходит вся жизнь этих членистоногих. В то же время пребывание их на теле прокормителя измеряется минутами и связано с кровососанием. В зависимости от характера контактов прокормителя и особенно от микроклимата норы или гнезда среди гнездово-норовых кровососов встречаются как полифаги, так и олигофаги. Гонотрофическая гармония выражена слабее, чем у свободноживущих кровососов, реже (блохи) вообще отсутствует. Количество однократно принимаемой крови, частота кровососаний и плодовитость заметно варьируют в разных таксономических группах. Им свойственны значительная способность к голоданию и индивидуальная долговечность. Группа носит во многом сборный характер и включает как высокоспециализированных первичных гнездово-норовых паразитов типа аргасовых клещей, блох, клопов, так и факультативных гематофагов (некоторые гамазовые клещи) или вторично перешедших к норовому паразитизму иксодовых клещей.

Своеобразную группу гнездово-норовых кровососов составляют личинки мух, живущие в гнездах млекопитающих (рр. *Auchmeromyia*, *Pachychoeromyia*) или птиц (*Passeromyia*, *Protocalliphora*, *Neottiophilum*), прогрызающие своими ротовыми частями кожу хозяина и пьющие кровь. Они отличаются множественными, но кратковременными приемами крови. Большую часть времени личинки проводят внутри или около гнезда.

Временные паразиты с кратковременным питанием («блохи шерсти» и многие мухи-кровососки сем. Hyppoboscidae, Nycteribiidae, Streblidae, некоторые гамазовые клещи) значительную часть жизни проводят в шерсти или оперении хозяев, но покидают его для откладки яиц или пупариев.

Олигофаги и полифаги. Питание занимает несколько минут. Однако поглощаемая масса крови невелика и обычно не превышает или меньше веса тела голодной особи. Гонотрофическая гармония отсутствует, и для яйцекладки необходимо несколько повторных кровососаний. Низкая плодовитость. Незначительная способность к голоданию и малая индивидуальная долговечность.

Временные эктопаразиты с длительным питанием (все иксодовые и некоторые аргасовые и гамазовые клещи, личинки клещей-краснотелок, алакурты и некоторые другие блохи со стационарным и полустационарным паразитизмом) покидают хозяина только для откладки яиц (одноотрывные паразиты), или длительные периоды паразитизма чередуются у них со свободным существованием (многоотрывные паразиты). При ограниченной подвижности нападение на прокормителя обеспечивается подстереганием его на пастбище в широком смысле этого понятия. Для многоотрывных паразитов характерна полифагия, а для одноотрывных — разная степень олигофагии. Питание продолжается несколько суток и связано со значительным увеличением размеров тела («неосомия» по: Audy e. a., 1972) благодаря интенсивным процессам роста покровов и внутренних органов в межлиночный период. Однократное питание обеспечивает линьку или яйцекладку, причем количество откладываемых яиц в определенных границах пропорционально массе поглощенной пищи, часто превышающей вес тела голодной особи в 100 и более раз. Плодовитость варьирует от нескольких сотен до нескольких тысяч яиц на одну самку. Значительные индивидуальная долговечность и способность к голоданию.

Постоянные эктопаразиты (вши, пухоеды, многие саркоптиформные, тромбидиформные и паразитиформные клещи, некоторые мухи-кровососки) связаны на протяжении всего жизненного цикла с телом хозяина, к волосам или перьям которого прикрепляют и свои яйца. Разная степень олигофагии определяется не только характером пищи, но и условиями существования на теле позвоночного. Для этой группы характерны частые приемы небольших порций пищи (кровь, лимфа, выделения кожных желез, чешуйки эпидермиса, волос, перьев), отсутствие гонотрофической гармонии, умеренная или малая плодовитость. Незначительная индивидуальная долговечность при непродолжительном цикле развития. Заражение новых хозяев осуществляется главным образом контактным путем, хотя известны и случаи форезии.

Вкожные эндопаразиты занимают промежуточное положение между постоянными эктопаразитами, заселяющими поверхность кожи, и истинными тканевыми эндопаразитами. Эта группа представлена главным образом клещами-железницами и чесоточными клещами. Постоянные паразиты, живущие внутри ходов в коже хозяина или внутри сальных желез, — питающиеся содержимым живых или погибших клеток. Для них характерны мелкие размеры тела, умеренная плодовитость и быстрая смена последовательных генераций. Заражение новых хозяев происходит контактным путем. Более крупные иксодовые клещи или блохи, хотя и могут находиться в толще кожи, но получают пищу из нижележащих кровеносных сосудов или гематом и поэтому не могут рассматриваться в качестве типичных вкожных паразитов.

Тканевые эндопаразиты представлены в основном личинками нескольких семейств мух. Мухи откладывают на поверхность кожи позвоночных яйца или личинок, которые пробуравливают покровы хозяина, за счет внекишечного переваривания разрушают дерму, мускулатуру и соединительную ткань и поглощают полупереваренные остатки тканей и воспалительный инфильтрат. Образующиеся при этом поражения называют миазами, а вызывающих их двукрылых — миазные мухи. Среди мух встречаются как виды, нормально живущие в трупах и гниющих остатках, но способные также развиваться за счет поедания живых или мертвых тканей хозяина (р. *Lucilia*), так и облигатные паразиты, встречающиеся только в живом организме (*Wohlfartia magnifica*, *Callitroga hominivorax*). Миазы

могут быть одиночными, обусловленными развитием личинок в индивидуальных очагах поражения (подкожные овода, *Cordylobia anthropophaga*), так и множественными, когда группы личинок образуют скопление в тканях и благодаря кишечному пищеварению видоизменяют их физико-химическую среду в благоприятную для себя сторону (рр. *Wohlfartia*, *Lucilia* и др.). Все миазные мухи и овода являются временными отрывными паразитами, зрелые личинки которых покидают хозяина и окукливаются во внешней среде. У оводов пищевые запасы, накопленные в период личиночного паразитизма, обеспечивают развитие пищевых продуктов, а имаго вообще не питаются. Плодовитость значительна и обычно составляет несколько сотен яиц. Части видов свойственно личинкорождение.

Полостные эндопаразиты представлены личинками носоглоточных и желудочных оводов, а также несколькими семействами гамазовых, саркоптиформных и тромбидиформных клещей. Чаще всего паразиты заселяют носовые полости, трахеи и легкие и реже — органы пищеварения. Пищей служат слизь, тканевые выделения, лимфа и кровь, а у личинок мух, возможно, переваренная пища хозяина. Овода и тромбидиформные клещи являются временными одноотрывными паразитами, у которых паразитируют личинки. Имаго, а у клещей и нимфы ведут свободное существование, осуществляя функции расселения и инвазирования новых хозяев. Обитающие внутри организма позвоночных гамазовые и саркоптиформные клещи (Halarachnidae, Rhionyssidae, Epidermoptidae, Gastronyssidae и др.) — постоянные безотрывные паразиты. Хозяин служит средой обитания для всех фаз их развития, свободное существование отсутствует, и заражение новых хозяев происходит контактным путем. У отрывных эндопаразитов плодовитость средняя или большая при значительной продолжительности жизненного цикла. У безотрывных эндопаразитов плодовитость низкая, но зато жизненный цикл часто укорочен за счет живорождения и выпадения отдельных стадий развития. Паразито-хозяинная специфичность умеренная или слабая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Паразитизм членистоногих на позвоночных обладает всеми атрибутами подобного типа связей между организмами. В то же время, в отличие от гельминтов и простейших, насекомые и клещи отличаются большим многообразием форм паразито-хозяинных отношений при явном преобладании эктопаразитизма над эндопаразитизмом. Среди членистоногих многочисленны виды, занимающие промежуточное положение между паразитами, хищниками или схизофагами. Особые трудности возникают при необходимости проведения границы между паразитизмом и хищничеством. Значительная часть свободноживущих кровососов (комары, мошки, слепни и др.) может быть в равной мере отнесена как к временным паразитам, так и к микрохищникам. Такой важный критерий паразитизма, как питание за счет жертвы-продуцента без ее уничтожения, в данном случае теряет свое значение. Условность принадлежности подобных кровососов к паразитам становится еще очевиднее, если принять во внимание их ограниченные связи с прокормителями и полное или частичное отсутствие кровяного питания благодаря фитофагии имаго или автогенного развития половых продуктов за счет резервов личиночной фазы. Не менее трудно разграничить эктопаразитизм и схизофагию нидиколов. Многие обитатели нор могут длительное время находиться на теле позвоночных, но их пищу составляют только отмершие частицы эпидермиса, волос и перьев.

В процессе эволюции клещей и насекомых паразитизм возникал независимо и многократно во многих таксонах этих животных. В настоящее время одновременно существуют как давно возникшие целиком паразитические отряды и семейства (вши, блохи и многие клещи), так и молодые группы разного ранга, внутри которых среди основной массы хищников, схизофагов, фитофагов или копрофагов встречаются отдельные роды и

виды факультативных или облигатных паразитов. Подобная картина наблюдается в нескольких семействах мух, клещей и реже жуков и бабочек.

Как было впервые отмечено В. Н. Беклемишевым (1951б, 1954), возникновение паразитизма у наземных членистоногих шло двумя независимыми путями. У обитателей нор и гнезд паразитизм произошел на основе расширения их связей с хозяином норы. Первым этапом было переселение нидиколов на тело позвоночного, а затем уже началось использование не только отмерших, но и живых частей его организма как источника пищи. Подобный путь, вероятно, проделали предки вшей, пухоедов, блох, клопов, большинства клещей и некоторых высших двукрылых. Сходным образом, вероятно, развился паразитизм из форезии у акаридиевых клещей.

Переход к паразитизму свободноживущих членистоногих, по-видимому, первоначально был обусловлен преобразованием факультативных пищевых связей с позвоночными (копрофагия, мукофагия, гематофагия) в облигатную гематофагию. При этом у комаров, мошек, слепней и других низших двукрылых развитие паразито-хозяинных отношений не пошло дальше обязательного питания кровью самок при сохранении почти полной независимости от организма позвоночного как среды обитания. У высших двукрылых эволюция паразитарных связей, несмотря на их сравнительную молодость, привела к формированию всех возможных типов паразито-хозяинных отношений, включая постоянный эктопаразитизм на имагинальной фазе и эндопаразитизм на личиночной. Следует отметить, что высшие двукрылые представляют единственную группу насекомых с полным превращением, у которых паразитизм свойствен личиночной и имагинальной фазам, но никогда одновременно обеим.

К сожалению, прямые палеонтологические данные, поясняющие происхождение и эволюцию важнейших таксонов паразитических членистоногих, полностью отсутствуют. В немногих случаях они помогают лишь оценить возможное время возникновения некоторых их отрядов и семейств насекомых. Равным образом сравнительная морфология, систематика и зоогеография не дают достаточных материалов для понимания эволюции таких наиболее специализированных и важных групп паразитов, как иксодовые клещи и блохи. Происхождение и эволюция паразитизма с достаточной полнотой может быть восстановлена лишь в сравнительно молодых группах (Muscoidea) или в таксонах, где это направление эволюции имеет второстепенное значение (бабочки, жуки, уховертки).

Литература

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., Наука, 1967. 320 с.

Беклемишев В. Н. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим (1945). — В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Л., Наука, 1970, с. 250—260.

Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических связей (симфизиологических) связей (1951а). — В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Л., Наука, 1970, с. 90—138.

Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения (1951б). — В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Л., Наука, 1970, с. 261—288.

Беклемишев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития (1954). — В кн.: В. Н. Беклемишев. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Л., Наука, 1970, с. 289—311.

Высоцкая С. О. Микробиоценоз гнезд закарпатской белки (Sciurus vulgaris carpathicus P.). — В кн.: Паразитол. сб. ЗИН, т. 27, 1977, с. 181—191.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., Мир, 1978. 232 с.

Лейкарт Р. Общая естественная история паразитов. С.-Петербург, 1881. 196 с.

Нельзина Е. Н. Основные таксономические группировки организмов, участвующих в формировании гнездово-норовых микробиоценозов. — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 4, с. 326—332.

Фэн А. О гетероморфных дейтонимфах (гипопусы) Acaridae (Acarina: Sarcoptiformes). — Паразитология, 1968, т. 2, вып. 5, с. 395—406.
Audy J. R., Radovsky F. J., Vercammen-Grandjean P. H. Neosomy; radical intrastadial metamorphosis associated with artropod symbioses. — J. Med. Entomol., 1972, vol. 9, p. 487—494.
Nelson W. A., Keirans J. E., Bell J. F., Cifford C. M. Host-ectoparasite relationships. — J. Med. Entomol., 1975, vol. 12, p. 143—166.
Waage J. K. The evolution of insect vertebrate associations. — Biol. J. Linnean Soc., 1979, vol. 12, p. 187—224.

PECULIARITIES OF PARASITISM OF ARTHROPODS ON TERRESTRIAL VERTEBRATES

Ju. S. Balashov

SUMMARY

Analysis of food, positional and temporary relations between insects, ticks and terrestrial vertebrates suggests the following types of parasitism in these animals: 1 — free-living bloodsuckers; 2 — nest-burrow bloodsuckers; 3 — temporary ectoparasites with a transigtory feeding; 4 — temporary ectoparasites with a long feeding; 5 — constant ectoparasites; 6 — intracutaneous endoparasites; 7 — cavitary endoparasites; 8 — tissue endoparasites. Different forms of parasite—host relationships between arthropods and vertebrates are recurrent and independent but direct paleontological data on the origin and evolution of the most important taxons of parasitic insects and ticks are very scarce or laking.