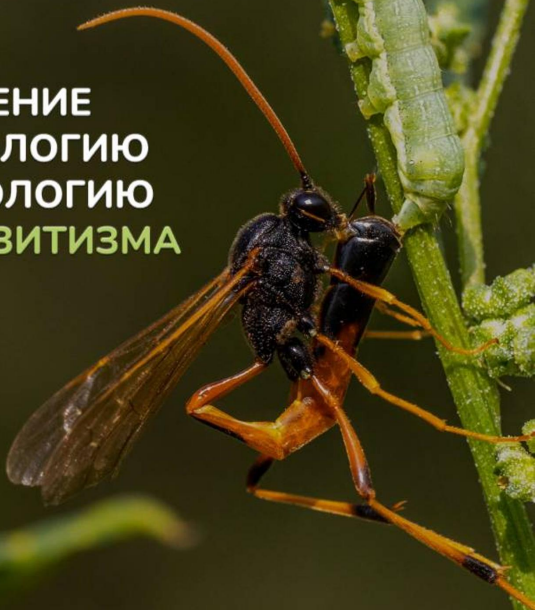


Семён Морозов

**ВВЕДЕНИЕ
В ЭКОЛОГИЮ
И БИОЛОГИЮ
ПАРАЗИТИЗМА**



Семён Морозов
Введение в экологию и
биологию паразитизма
Серия «Естествознание», книга 2

*<https://litres.ru/74476212>
SelfPub; 2026*

Аннотация

Перед вами путеводитель по миру паразитов — самых таинственных существ на Земле. Вы узнаете о том, кого следует считать паразитом, а кого нет, познакомитесь с разнообразием паразитических организмов, устройством их жизненных циклов и формами паразитизма. Пособие представляет собой адаптацию онлайн-курса «Экология и биология паразитизма: основы» (2025).

Содержание

О книге	4
Об авторе	6
Глава 1. Место паразитизма в экосистеме	7
1.1. Структура сообщества	7
1.2. Типы взаимодействий между живыми организмами	12
1.3. Симбиоз: совместная жизнь	15
1.4. Классификация естественных врагов: отделяем хищников от паразитов	20
1.5. Задание для самопроверки	30
Глава 2. Разнообразие паразитов	31
2.1. Глоссарий «Разнообразие форм жизни»	31
Конец ознакомительного фрагмента.	32

Семён Морозов

Введение в экологию и биологию паразитизма

О книге

Зачем изучать паразитов? Прежде всего, чтобы лучше понять, как с ними бороться — или как с их помощью бороться с другими организмами (например, с вредителями растений). Однако паразиты важны не только с практической точки зрения. Они играют огромную роль в эволюции, поскольку между паразитами и их хозяевам постоянно происходит «гонка вооружений»; они являются одной из сил, сформировавших экосистемы такими, какими мы их знаем.

Это пособие посвящено основам экологии и биологии паразитов. Вы узнаете о месте паразитизма в экосистеме, познакомитесь с разнообразием паразитов, устройством их жизненных циклов и основными формами паразитизма.

Пособие представляет собой адаптированную версию онлайн-курса автора «Экология и биология паразитизма: основы» (2025).

Дата публикации: сентябрь 2026 г.



Рис. 1. Дисциплины, изучающие паразитов

Об авторе

Семён Морозов — биолог по образованию, автор научно-популярных публикаций по палеонтологии и зоологии (*N + 1*, «Вокруг света»), создатель блога *Ossa Draconum*. Окончил кафедру зоологии позвоночных биологического факультета СПбГУ.

Глава 1. Место паразитизма в экосистеме

1.1. Структура сообщества

Экосистема включает в себя *сообщество организмов* (известное также как *биоценоз*) и *абиотическую среду*, а также отношения между организмами и между организмами и средой.

Сообщество структурировано иерархически: оно состоит из популяций, а популяции — из особей. (рис. 2).



Рис. 2. Компоненты экосистемы. Схема и фото автора

По типу питания организмы делятся на две большие группы: **автотрофы** и **гетеротрофы**. Автотрофы синтезируют органические соединения из неорганических, используя энергию Солнца (*фототрофы*) или энергию химических реакций (*хемотрофы*). К автотрофам относятся растения и водоросли (фототрофы), а также многие бактерии (фототрофы и хемотрофы). Гетеротрофы не могут сами синтезировать органические соединения, поэтому питаются готовой органикой. К гетеротрофам относятся животные, грибы и многие микроорганизмы. Организмы, которые могут использовать как автотрофный, так и гетеротрофный тип питания, называются **миксотрофами**. К миксотрофам относятся, например, эвглена зелёная (одноклеточный организм) и росянка (насекомоядное растение).

С точки зрения выполняемой в сообществе функции автотрофы являются **продуцентами** (производителями), а гетеротрофы — **консументами** (потребителями) и **редуцентами** (разрушителями).

***Примечание.** Организмы могут принадлежать к нескольким функциональным группам. Например, эвглена зелёная и росянка — одновременно продуценты и консументы (с точки зрения типа питания — миксотрофы).*

Консументы потребляют готовую органику, поедая живые организмы (продуцентов, других консументов, редуцентов) или мёртвое органическое вещество (совокупность разлагающихся останков и отмерших частей организмов). К кон-

сументам, которые питаются живыми организмами, относятся *хищники и паразиты*; к консументам, которые питаются мёртвой органикой, относятся *падальщики и детритофаги* (например, дождевые черви).

Редуценты (многие грибы и бактерии) разлагают мёртвую органику, превращая её в неорганические соединения.

Примечание. К хищникам и паразитам относятся в том числе растительноядные организмы. Подробнее это рассмотрим далее.

Стрелками показан поток энергии (пунктирная линия) и вещества (сплошная линия), МОВ — мёртвое органическое вещество

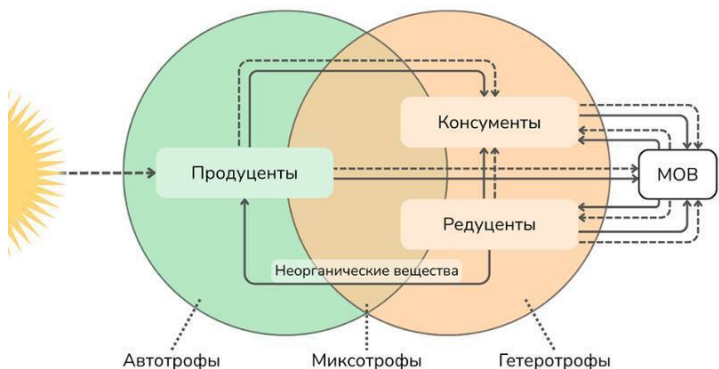


Рис. 3. Типы питания, функциональные группы организ-

мов и поток энергии и вещества. Схема автора

1.2. Типы взаимодействий между живыми организмами

Многообразие отношений между живыми организмами можно классифицировать по характеру воздействия на приспособленность участников отношений:

- 1) «+» — взаимодействие увеличивает приспособленность (приносит пользу);
- 2) «-» — уменьшает приспособленность (приносит вред);
- 3) «0» — не влияет на приспособленность (не приносит ни пользы, ни вреда).

Приспособленность (англ. *fitness*) — это «относительный вклад особей в численность будущих поколений. <...> Наибольшей приспособленностью обладают те особи популяции, которые оставляют наибольшее число потомков» (Бигон и др., 1989).

Всего получается шесть комбинаций:

- 1) «++» — взаимовыгодные отношения (мутуализм);
- 2) «+0» — выгодные для одного, нейтральные для другого (комменсализм);
- 3) «+-» — выгодные для одного, вредные для другого (хищничество, паразитизм);
- 4) «--» — вредные для обоих участников (конкуренция);
- 5) «0-» — нейтральные для одного, вредные для другого (аменсализм);

б) «00» — нейтральные для обоих участников (нейтрализм).

Тип отношений		Примеры
+	+	Мутуализм Микориза — мицелий гриба и корни растения. Опыление растений пчёлами
+	0	Комменсализм Эпифиты — организмы, растущие на растениях. Распространение семян растений на теле животных
+	–	Хищничество, паразитизм Кошка и мышь. Малярийный плазмодий и человек
–	–	Конкуренция Конкуренция растений за свет. Конкуренция хищников за жертв
0	–	Аменсализм Вытаптывание растений животными
0	0	Нейтрализм Стриж и дождевой червь

Рис. 4. Типы отношений между живыми организмами

Примечания. 1. К отношениям «+0» можно также от-

нести питание мёртвым органическим веществом. 2. Существование истинного нейтрализма маловероятно, поскольку всё в природе взаимосвязано — организмы могут влиять друг на друга косвенно.

1.3. Симбиоз: совместная жизнь

Согласно первоначальному определению, **симбиоз**— это любое *тесное сосуществование* организмов двух разных видов [19, 22]. Впоследствии многие биологи стали использовать термин «симбиоз» в узком смысле, в значении взаимовыгодного сосуществования (то есть как синоним мутуализма). С 70-х годов прошлого века учёные стали постепенно возвращаться к первоначальному широкому определению этого термина. Мы тоже будем использовать его в широком смысле.

Примечание. Имейте в виду, что некоторые источники (в частности, английская «Википедия») могут трактовать «симбиоз» в чрезвычайно широком смысле — как синоним любых отношений между организмами. Такая трактовка не оправдана.

Из рассмотренных нами взаимодействий к симбиозу относятся три: **мутуализм**(«++»), **комменсализм**(«+0») и **паразитизм**(«+–»).

Классический пример мутуализма — *микориза*, симбиоз мицелия гриба и корней растения. Гриб делится с растением минералами, а взамен получает органические вещества. *Лишайники*— симбиоз гриба и одноклеточной водоросли — тоже часто приводят в качестве примера мутуализма. Однако некоторые учёные стали рассматривать их отношения скорее

как паразитизм гриба на водоросли.

Примером комменсализма служат *эпифиты*— организмы, которые растут на живых растениях. К ним относятся другие растения (например, мхи), водоросли, грибы и лишайники. Эпифиты получают выгоду в виде субстрата и доступа к свету, но растению не приносят ни пользы, ни вреда.

Пример паразитизма — отношения возбудителя малярии (малярийного плазмодия) и человека.



Рис. 5. Лишайники (ксантория настенная) на дереве. Отношения между грибом и водорослью в лишайнике — мутуализм (или паразитизм), между лишайником и деревом — комменсализм. Фото автора

Важно понимать, что существуют также *несимбиотический мутуализм* (например, опыление пчёлами растений) и *несимбиотический комменсализм* (например, распространение семян растений на теле животных). Однако термины «мутуализм» и «комменсализм» могут рассматривать и в узком смысле, то есть только как разновидности симбиоза. В таком случае несимбиотические отношения «++» называются *протокооперацией*. Несимбиотические отношения «+0» предложено называть *протокомменсализмом* [11].

		Несимбиотические отношения	Симбиотические отношения
+	+	Несимбиотический мутуализм, или протокооперация. Пример: опыление растений пчёлами	Симбиотический мутуализм, или собственно мутуализм. Пример: микориза
+	0	Несимбиотический комменсализм, или протокомменсализм. Пример: распространение семян растений на теле животных	Симбиотический комменсализм, или собственно комменсализм. Пример: эпифиты и растения
+	–	Хищничество	Паразитизм
–	–	Конкуренция	–
0	–	Аменсализм	–
0	0	Нейтрализм	–

Рис. 6. Типы отношений между живыми организмами с учётом симбиоза

1.4. Классификация естественных врагов: отделяем хищников от паразитов

К. Лафферти и А. Курис, американские исследователи в области экологии паразитов, предложили подробную классификацию естественных врагов — консументов, которые наносят вред своим жертвам (отношения «+—») [29].

Первая дихотомия¹этой классификации: разделение естественных врагов на две категории **по количеству жертв**:

1. *Хищники*, которые нападают более чем на одну жертву в течение своей жизни (на множество жертв). Пример: волки.

2. *Паразиты*, которые нападают на одну жертву в течение своей жизни. Пример: лямблии².

Нападение паразитов лишь на одну жертву подразумевает тесное и длительное сосуществование со своей жертвой (хозяином), то есть симбиоз.

Примечание. Само слово «паразит» может быть переведено как «нахлебник», «прихлебатель»: др.-греч. *para*— ‘около’, *sitos*— ‘хлеб, пища’.

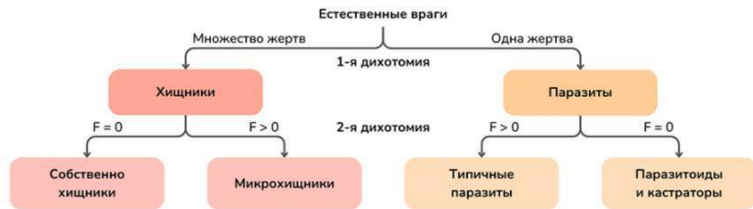
Вторая дихотомия: разделение как хищников, так и па-

¹ Дихотомия — деление на две части.

² Лямблии — одноклеточные кишечные паразиты.

разитов на две дополнительные категории **по их влиянию на приспособленность жертвы**. В итоге категорий становится четыре:

1. Собственно **хищники**, которые сводят приспособленность жертвы к нулю (убивают жертву). Пример: волки.
2. **Микрохищники**, которые оставляют приспособленность жертвы выше нуля (не убивают жертву, так как поедают лишь её часть). Пример: кровососущие комары.
3. **Типичные паразиты**, которые оставляют приспособленность жертвы выше нуля (не убивают жертву, так как поедают лишь её часть). Пример: лямблии.
4. **Паразитоиды и паразиты-кастраторы**, которые сводят приспособленность жертвы к нулю (убивают жертву или подавляют её размножение). Пример: наездники³(паразитоиды) и корнеголовые ракообразные (кастраторы).



³ Наездники — насекомые из отряда перепончатокрылых, родственники ос и пчёл.

Рис. 7. Первые две дихотомии классификации Лафферти и Куриса; буквой F обозначена приспособленность жертвы. Схема автора

В этой классификации есть ещё третья (происходит ли гибель хозяина) и четвёртая (интенсивность заражения или нападения) дихотомии: третью обсудим далее, а подробное рассмотрение четвёртой выходит за рамки нашего пособия.

Примечание. «Микро-» в термине «микрохищник» в данном случае обозначает размер порции пищи относительно размера жертвы, а не размер хищника. О другой трактовке этого термина поговорим далее.

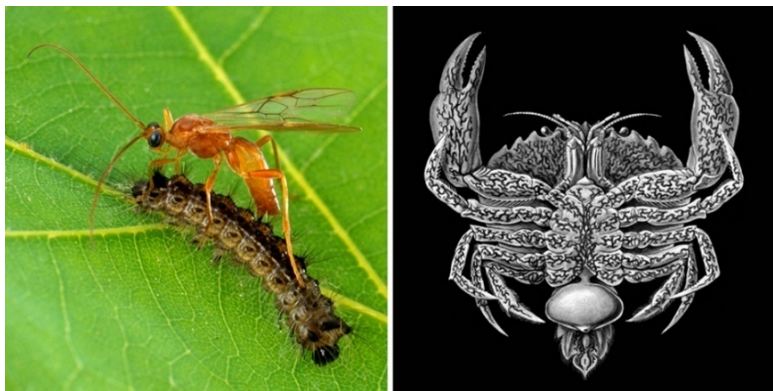


Рис. 8. Слева: паразитоид — самка наездника, атакую-

щая гусеницу; справа: кастратор — корнеголовое ракообразное в теле краба

В классическом учебнике экологии за авторством М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда есть похожая классификация [5, 18]. Авторы определяют хищничество (в широком смысле) как *«поедание одного организма (жертвы) другим организмом (хищником), причем жертва должна быть живой перед первым нападением на нее хищника»*. Далее они приводят функциональную классификацию хищничества, выделяя четыре категории (в зависимости от количества жертв и влияния на их гибель):

1. Истинные хищники.
2. Хищники с пастбищным типом питания, или пастбищники (англ. grazers) (= микрохищники Лафферти и Куриса).
3. Паразиты.
4. Паразитоиды.

Примечание. Термин *grazers (grazing)*, который используют Бигон и соавторы в оригинале, в экологии может употребляться также в более узком смысле как одна из двух стратегий растительноядных животных (вторая — *browsers (browsing)*). *Grazers* питаются низкорослой растительностью, такой как травы, а *browsers* — листьями и побегами высокорослой растительности.

Подведём итоги в виде таблицы (см. рис. 9). Обратите внимание, что авторы включают в классификацию растительноядных животных. К примеру, олени и цикадки —

микрохищники, мучнистые червецы⁴ — типичные паразиты.

Категория	Характеристики	Примеры авторов классификации
Хищники	Множество жертв. Приспособленность жертвы = 0 (убивают её)	Волки, кошки, воробьи, морские звёзды
Микрохищники (пастбищники Бигона и соавторов)	Множество жертв. Приспособленность жертвы > 0 (потребляют её часть)	Олени, цикадки, кровососущие комары, вампировые летучие мыши
Типичные паразиты	Одна жертва (хозяин). Приспособленность жертвы > 0 (потребляют её часть)	Сосальщики, мучнистые червецы, лямблии, вирусы ОРВИ
Паразитоиды и паразиты-кастраторы	Одна жертва (хозяин). Приспособленность жертвы = 0 (убивают или кастрируют её)	Паразитоиды: наездники, ежемухи (тахины). Паразиты-кастраторы: корнеголовые ракообразные

Рис. 9. Классификация естественных врагов с примерами (Лафферти и Курис)

⁴ Мучнистые червецы — насекомые, вредители культурных растений.

Важно отметить, что рассмотренная нами классификация не является общепринятой — и сейчас мы вкратце познакомимся с другими взглядами на микрохищничество и паразитоидизм.

Традиционно микрохищников, которые питаются животными (например, комаров и других летающих кровососов), часто относили к паразитам. При этом иногда исследователи описывали отношения микрохищников с жертвами как переходные между паразитизмом и хищничеством.

Вот, к примеру, отрывок из статьи С. Ю. Чайки [16] (выделение полужирным — С. М.):

*«...С. С. Шульман и А. А. Добровольский (1977) рассматривают свободноживущих гематофагов все же в качестве паразитов, отмечая при этом, что **характер их взаимоотношений с хозяевами необычен и находится на грани паразитизма и хищничества**. Такая точка зрения базируется на крайне глубокой зависимости кровососов от питания кровью, что выражается в наличии у свободноживущих гематофагов гонотрофических циклов, а у низших кровососущих двукрылых и гонотрофической гармонии — соответствия ритма созревания половых продуктов ритму переваривания поглощенной порции крови. Ошмарин (1984) относит свободноживущих гематофагов к группе **неполных паразитов**, т. е. организмов, имеющих меньшую степень паразитизма».*

И сейчас есть учёные, которые придерживаются такой классификации. Однако мы вслед за Лафферти и Курисом не рассматриваем микрохищников как паразитов, поскольку питание одной жертвой и, как следствие, тесная с ней связь (симбиоз) являются важными экологическими критериями паразитизма, и микрохищники под них не подходят.

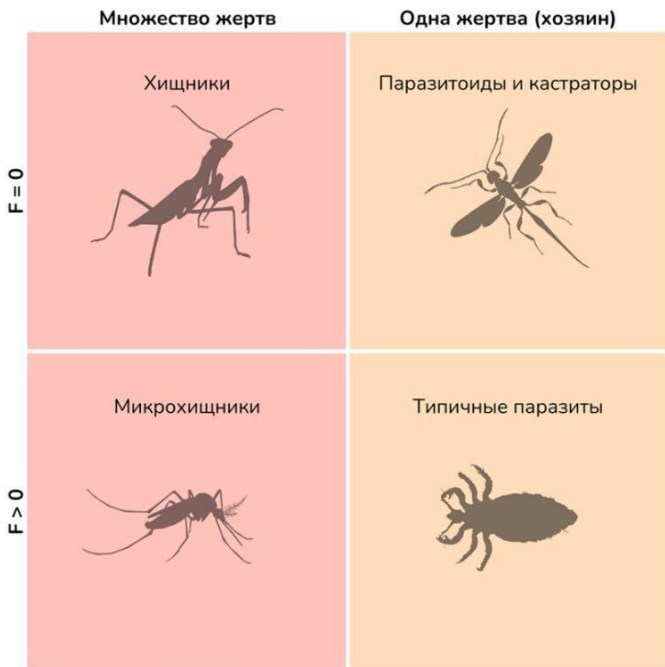


Рис. 10. Категории естественных врагов: слева хищники, справа паразиты; буквой F обозначена приспособленность жертвы. Схема автора, силуэты: см. «Источники иллюстраций»

Стоит отметить, что термин «микрохищничество» неоднозначен. У Лафферти и Куриса «микро-» обозначает размер порции пищи, которую получает микрохищник; при этом термин применяется широко (перевод и выделение полужирным — С. М.):

«Модели микрохищников (включая комаров, некоторых пиявок и многих растительноядных животных, питающихся частями растений) отличаются тем, что микрохищники совершают неоднократные нелетальные атаки на свои источники пищи. То есть «микро» в термине «микрохищник» относится к размеру порции пищи по отношению к размеру ресурса, а не к размеру потребителя» (Lafferty et al., 2015).

У других авторов «микро» обозначает размер хищника; термин при этом обычно применяется к гематофагам (кровососам):

*«К микрохищникам относят хищников, **размеры тела которых много меньше их жертвы**, а их множественные нападения обычно не ведут к ее гибели. Принадлежащие к этой экологической группе кровососущие комары, мошки,*

мокрецы, слепни и москиты связаны с позвоночными преимущественно как с источниками пищи» (Балашов, 2011).

«Микрохищник — хищник, размеры тела которого меньше размеров его добычи» (Pollock et al., 2021).

Что касается паразитоидизма, в некоторых экологических классификациях (например, у Бигона и соавторов) он исключается из паразитизма, поскольку паразитоиды убивают своего хозяина, как хищники. Но в жизненном цикле многих типичных паразитов тоже может происходить гибель хозяина (обсудим это далее). К тому же паразитоиды попадают под экологические критерии паразитизма: они питаются одной жертвой, с которой тесно связаны (находятся в симбиозе). Поэтому вслед за Лафферти и Курисом мы рассматриваем паразитоидизм как форму паразитизма.

Альтернативный взгляд: паразиты и хищники как пересекающиеся категории

Примечание. Эта классификация приведена для ознакомления. Мы не будем на неё ориентироваться.

Раффел и соавторы предложили рассматривать паразитов и хищников как пересекающиеся категории естественных врагов [40]. Паразитов они определили как вредных симбионтов, а хищников — как потребителей тканей жертвы (мы сформулируем шире — *потребители тела жертвы*, потому что не у всех организмов есть ткани).

В этой классификации большинство паразитов относятся к пересечению категорий (хищные паразиты), поскольку

потребляют тело жертвы. К нехищным паразитам относятся некоторые кишечные паразиты, потребляющие не ткани хозяина, а питательные вещества в полости его кишечника, как, например, взрослые ленточные черви (таких паразитов называют *пищерасхитителями*).

Хищные паразиты, как и свободноживущие хищники, находятся на более высоком трофическом уровне по сравнению со своей жертвой, нехищные паразиты находятся на одном трофическом уровне с жертвой.



Рис. 11. Паразиты и хищники согласно Раффелу и соавторам. Схема автора

1.5. Задание для самопроверки

Определите экологические критерии паразитизма, ответив на вопросы ниже.

1. Каков характер отношений между паразитом и жертвой?

а) антагонистический: паразит получает выгоду, жертва получает вред (отношения «+—»);

б) мутуалистический (отношения «++»).

2. Какое количество жертв характерно для паразита?

а) множество;

б) одна.

3. Относится ли паразитизм к симбиотическим отношениям?

а) да;

б) нет.

Глава 2. Разнообразие паразитов

2.1. Глоссарий «Разнообразие форм жизни»

Перед изучением разнообразия паразитов ознакомьтесь с терминами, которые описывают различные формы жизни.

Вирусы. Неклеточные формы жизни, представленные нуклеиновой кислотой (ДНК или РНК), зак

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «Литрес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на Литрес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.