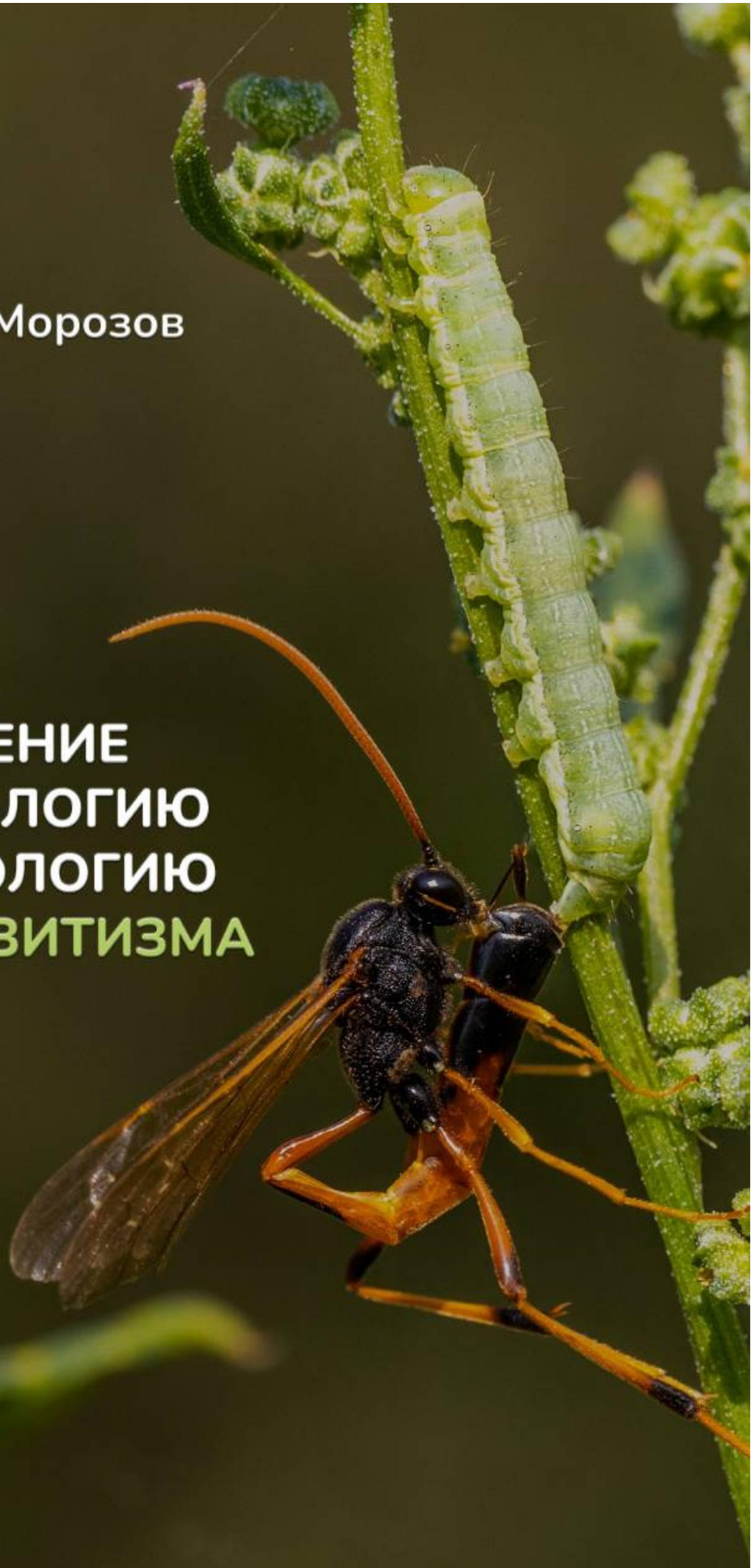


Семён Морозов

**ВВЕДЕНИЕ
В ЭКОЛОГИЮ
И БИОЛОГИЮ
ПАРАЗИТИЗМА**



Семён Морозов

**Введение в экологию и
биологию паразитизма**

«Автор»

2026

Морозов С.

Введение в экологию и биологию паразитизма / С. Морозов —
«Автор», 2026

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 основано на материалах онлайн-курса «Экология и биология паразитизма: основы» (2025).

© Морозов С., 2026

© Автор, 2026

Содержание

О книге	5
Об авторе	7
Глава 1. Место паразитизма в экосистеме	8
1.1. Структура сообщества	8
1.2. Типы взаимодействий между живыми организмами	11
1.3. Симбиоз: совместная жизнь	13
1.4. Классификация естественных врагов: отделяем хищников от паразитов	16
1.5. Задание для самопроверки	22
Глава 2. Разнообразие паразитов	23
2.1. Глоссарий «Разнообразие форм жизни»	23
Конец ознакомительного фрагмента.	24

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.

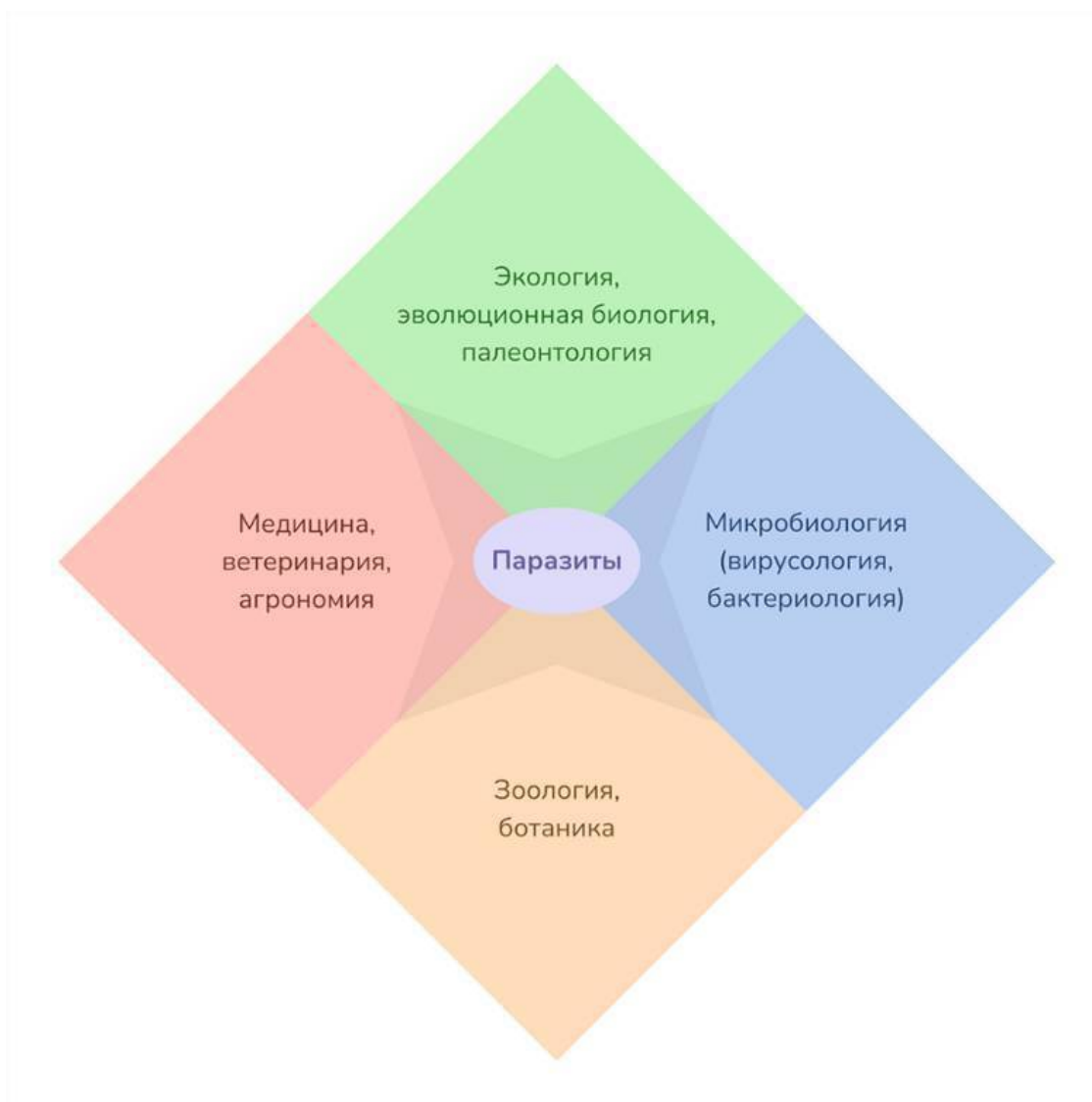


Рис. 1. Дисциплины, изучающие паразитов

Об авторе

Семён Морозов — биолог по образованию, автор научно-популярных публикаций по палеонтологии и зоологии (*N + I*, «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).

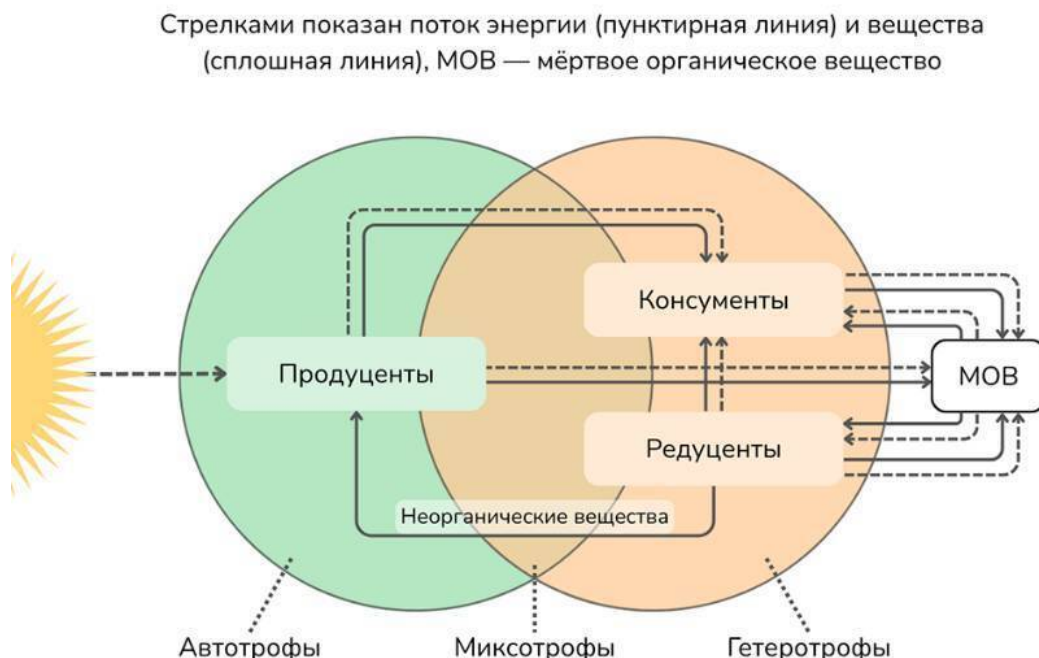
С точки зрения выполняемой в сообществе функции автотрофы являются **продуцентами** (производителями), а гетеротрофы — **консументами** (потребителями) и **редуцентами** (разрушителями).

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 консументам, 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.



*Рис. 3. Типы питания, функциональные группы организмов 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);
- 6) «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 отнести 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 дихотомия¹ этой 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 паразитов 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 паразиты-кастраторы**, которые сводят приспособленность жертвы к нулю (убивают жертву или подавляют её размножение). Пример: наездники³ (паразитоиды) и корнеголовые ракообразные (кастраторы).

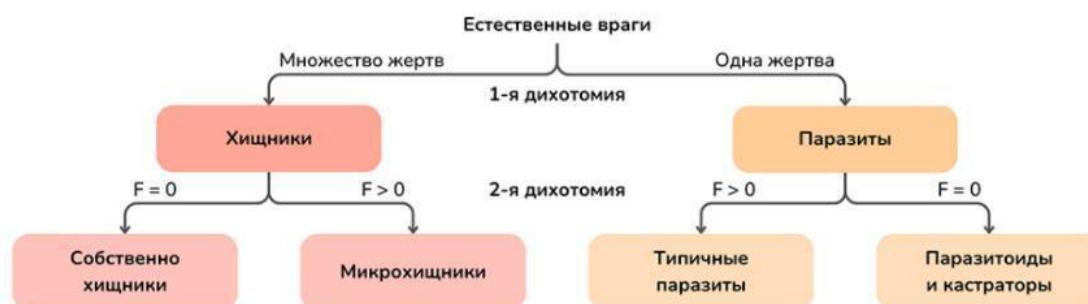


Рис. 7. Первые две дихотомии классификации Лафферти и Куриса; буквой *F* обозначена приспособленность жертвы. Схема автора

¹ Дихотомия — деление на две части.

² Лямблии — одноклеточные кишечные паразиты.

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

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.

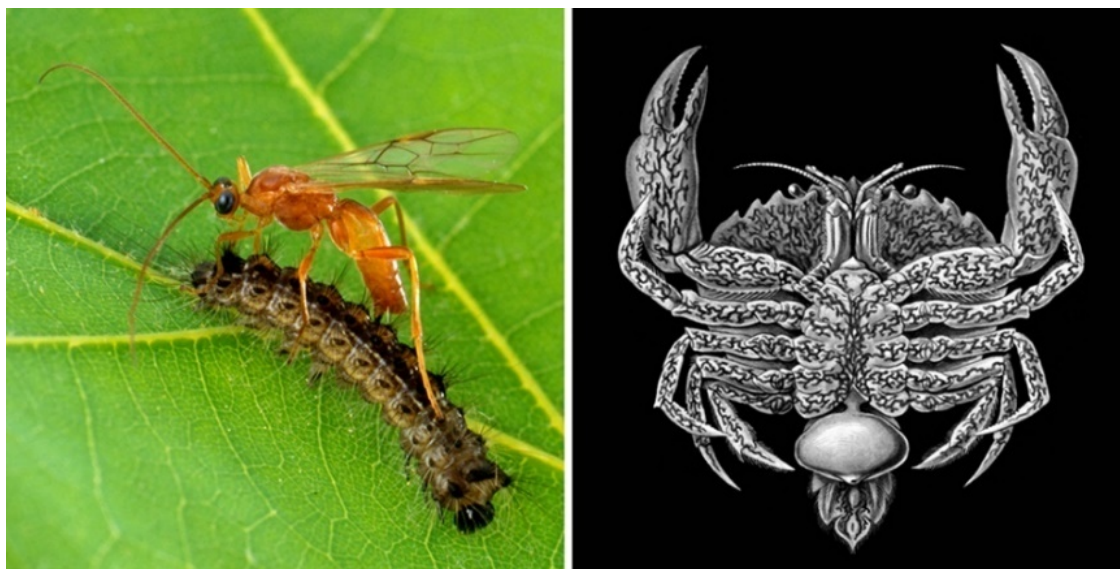


Рис. 8. Слева: паразитоид — самка наездника, атакующая гусеницу; справа: кастратор — корнеголовое ракообразное в теле краба

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.

⁴ Мучнистые червецы — насекомые, вредители культурных растений.

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)

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

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) отно-

сит 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.

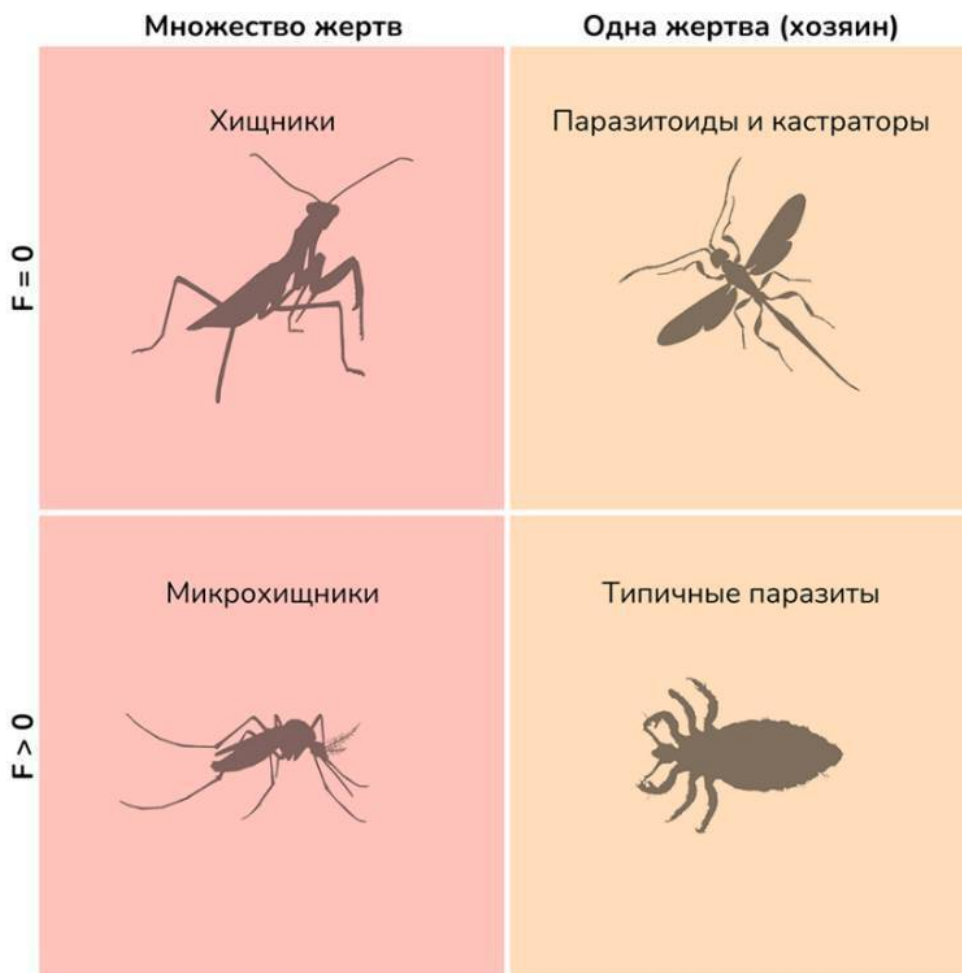


Рис. 10. Категории естественных врагов: слева хищники, справа паразиты; буквой F обозначена приспособленность жертвы. Схема автора, силуэты: см. «Источники иллюстраций»

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 *пищевыхищителями*).

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.