

И. М. ВИННИЦКИЙ

**ПРИЧИНЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ФЕНОМЕНА
МИГРАЦИИ ЛИЧИНОК АСКАРИД**

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПУТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ В ПРЕДЕЛАХ
ОТРЯДА ASCARIDATA**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 22 IV 1944)

Своеобразный феномен миграции личинок аскарид, впервые вскрытый Стюартом (Stewart, 1916) и детально изученный целой плеядой ученых различных стран, среди которых особая заслуга в правильной его расшифровке принадлежит Фülleборну (Fülleborn, 1921, — 22, — 23, — 25, — 27⁽⁴⁾), а также Рансому и Краму (Ransom and Cram, 1921, — 22⁽⁶⁾), естественно не мог не привлечь к себе внимания каузальной и филогенетической стороной проблемы. Особую загадочность в силу ее кажущейся нецелесообразности для паразита приобретает наличие миграции личинок аскарид, если учесть, что во время этого сложного и, на первый взгляд, ненужного странствования происходит массовая элиминация личинок путем их обезвреживания (инкапсуляции) во внутренних органах хозяина. Лишь немногим личинкам удается завершить миграционный цикл, т. е. вторично попасть в пищеварительный тракт, где они, будучи «биологически перестроенными», способны локализоваться и достигнуть половозрелости.

Вылупившиеся же из яйца личинки должны активно, путем вбуравливания в стенку кишечника, покинуть его, так как иначе они выбрасываются перистальтикой наружу. О весьма значительной элиминации мигрирующих личинок наглядно говорят результаты наших опытов (Винницкий, 1932, 1937⁽⁸⁾): после скармливания 20000 инвазионных яиц *Toxocara cati* даже у котят, содержащихся на авитаминозном корме, число аскарид в кишечнике колебалось всего между 75 и 231, а у животных, получавших в пищевом рационе витаминно-кальциевый препарат, оно составляло лишь 0—25.

Смирнов⁽⁷⁾, посвятивший много работ изучению миграции личинок аскарид, не высказывая собственного мнения относительно причин миграции, замечает, что «разгадка своеобразной миграционной способности некоторых нематод принадлежит к большим биологическим проблемам, пока еще носящим гипотетический характер».

Миграцию рассматривали как «рефлекс к бегству» из неподходящей для юной личинки среды кишечника⁽¹⁾, объясняли ее необходимостью накопления личинками гликогена в легких⁽⁵⁾, потребностью личинок в белках крови⁽³⁾ и т. д.

Наибольшей известностью и признанием пользуется теория «филогенетической реминисценции» как следствия выпадения одного из предпологаемых двух хозяев предков аскарид, впервые высказанная Фülleборном в 1927 г. и настойчиво пропагандируемая им в по-

следующих работах. Эта теория, разделяемая так же Вюлькером⁽⁹⁾ и Камероном⁽²⁾, при критическом рассмотрении оказывается несостоятельной по многим причинам.

Мы склонны предполагать, что аскариды произошли от форм личинки, которые перкутанно заражали хозяина, что характерно для большого числа паразитических нематод и по сей день. Дальнейшая эволюция привела этих паразитов к усилению защитных приспособлений эмбриона и личинки, т. е. к созданию мощных яйцевых оболочек, в связи с чем личинки перестали покидать яйцо, и пассивный способ заражения хозяев *per os* стал необходимостью.

Мы приходим, следовательно, к филогенетическому объяснению происхождения миграции личинок аскарид, как унаследованной от предков тенденции активно, после выхода из яйца, проникать в ткани хозяина. В доказательство укажем, что перкутанный модус заражения, неизбежным следствием которого является гематогенная миграция личинок, не только был, видимо, присущ предкам современных аскарид, но, как показали эксперименты, полностью не утрачен ими и в нашу эпоху.

Необходимо отметить, что сам процесс миграции, который первоначально являлся, видимо, лишь путем проникновения в организм, превратился в физиологическую необходимость (потребность личинок в питании плазмой крови) и в значительной степени поэтому он не был утрачен после того, как аскариды перешли к пассивному заражению яйцами.

Во время процесса сложной миграции личинок аскарид разворачивается решающий этап борьбы между паразитом и хозяином. На бурящее действие личинок организм отвечает типичной защитной реакцией, приводящей в конечном итоге к полной инкапсуляции соединительной тканью значительной части мигрирующих личинок. Для данного хозяина это означает «победу», ибо странствующие личинки таким путем вылавливаются, замуровываются и не могут достигнуть в нем половозрелости.

В нашей экспериментальной работе мы развили мысль, что происходившая на протяжении весьма долгого времени борьба обоих компонентов единой по сути дела системы «паразит — хозяин» привела к адаптивной способности паразита нейтрализовать защитное для хозяина действие реакции инкапсуляции, более того — к использованию ее в выгодном для гельминта смысле. Иногда эта защитная реакция хозяина превращается в необходимость для осуществления жизненного цикла паразита. Это положение доказывалось нами как экспериментально, так и примерами из циклов развития ряда нематод.

У личинок в процессе эволюции, видимо, выработались или еще вырабатываются приспособления, нейтрализующие губительный эффект действия фагоцитов, ферментов и гуморальных факторов. В связи с этим личинки, будучи полностью инкапсулированными, остаются живыми в течение длительного времени и, как было экспериментально доказано, возможно заражение такими инкапсулированными личинками. Как следствие этого всякий организм, в котором находятся личинки в состоянии миграции или инкапсулированные соединительной тканью, может являться потенциальным промежуточным хозяином. Такие потенциальные (факультативные) промежуточные хозяева известны и у других нематод. Так, например, необязательная смена хозяев наблюдается у *Syngamus trachea* (Montegu, 1871) и *Physoccephalus sexalatus* (Molin, 1866).

Наличие потенциальных промежуточных хозяев чрезвычайно увеличивает шансы паразита в борьбе за существование. У аскарид этому в значительной степени еще способствует то обстоятельство, что, проявляя в половозрелом состоянии более или менее выражен-

ную видовую специфичность к определенным хозяевам, на стадии личинки они такой видовой специфичностью не характеризуются. Например, свинья, непосредственный хозяин свиной аскариды *Ascaris suum*, является одновременно потенциальным промежуточным хозяином того же паразита. Кроме того, потенциальными промежуточными хозяевами той же *A. suum* являются все млекопитающие животные, в том числе и грызуны, которые могут служить пищей свиньям. Нет надобности еще раз подчеркивать, какой важной адаптацией для паразита является данное явление, способствующее его распространению.

Для аскарид из того же отряда *Ascaridata*, паразитирующих у кур, голубей и других птиц, которые не имеют возможности заразиться путем поедания других позвоночных животных, первоначально присущий им также миграционный цикл развития оказался нецелесообразным и потому в процессе эволюции исчезает. Например, *Ascaridia lineata* (Schneider, 1868), как правило, в теле кур не мигрируют по кровеносному руслу и совершают лишь раннюю стадию своего развития в бруннеровых железах, а затем выпадают в просвет кишечника. Однако в исключительных случаях миграция все же имеет место.

Но что в приведенном примере с *Ascaris suum* свиней, равно как и у всех аскарид млекопитающих, является адаптацией, способствующей лишь дальнейшему распространению паразита, то может превратиться при специфических условиях обитания хозяина в необходимость для паразита, без которой его существование в природе становится невозможным.

Тюлень, обитающий преимущественно в воде, почти не имеет возможности заглотить яйца *Porrocaecum desipiens* (Krabbe, 1878) сем. *Anisakidae*, выделяемые с его фекалиями. Зато такая возможность широко предоставлена рыбам, которые могут употреблять экскременты тюленя в качестве пищи. Таким образом промежуточные хозяева — морские рыбы, во внутренние органы которых личинки мигрируют и там инкапсулируются — и становятся единственными источниками заражения морских млекопитающих. Аналогичную картину мы находим у *Anisakidae* морских птиц и морских рыб.

Итак, мы приходим к выводам, которые диаметрально противоположны выводам Фюллеборна и следовательно Вюлькера и Камерона.

Эволюция *Ascaridata* шла не путем «выпадения» одного из двух хозяев, а как раз наоборот — путем «включения» в их цикл развития промежуточных хозяев, а именно факультативных — различные наземные млекопитающие (семейство *Ascaridae*) или облигатного — рыбы для морских млекопитающих и морских птиц (сем. *Anisakidae*). При отсутствии же возможности заражения через позвоночного промежуточного хозяина, как, например, у кур, голубей (сем. *Ascarididae*), миграция личинок, как явно нецелесообразная, в процессе эволюции исчезает.

Поступило
10 II 1944

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Brumpt, C. R. Soc. Biol. Paris, **85**, 203 (1921). ² Th. Cameron, Vet. Rec., **11**, 141 (1931). ³ L. Freund, Z. Parasitenkunde, **6**, 243 (1933). ⁴ F. Fülleborn, Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., **25**, 146 (1921); **25**, 367 (1921); **29**, Beitr. I, I (1925); J. Helminth., **7**, 15 (1929); Naturwiss., 19 Jg., 79 (1931). ⁵ Th. Pintner, Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien., Math-naturw. Kl., **131**, 129 (1922). ⁶ R. Ransom and F. Gram, Am. J. trop. Med., **1**, 129 (1921). ⁷ Г. Смирнов, Изв. АН СССР, сер. биол., стр. 1275 (1927). ⁸ И. Винницкий, Тезисы докладов научн. конф. Томского медин-та, Томск, 1941, стр. 80; Тезисы докладов научн. конф. ТМИ, Томск, 1941, стр. 81; Труды конф. по дедичній біології, Київ, 1937; Z. Pelztier- u. Rauchwarenkunde, IV, 78 (1932); Landw. Pelztierzucht, H. 2, 17 (1933). ⁹ G. Wülker, Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., **33**, Beitr. 3, 188 (1929).