

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

В. Л. ВАГИН

О СОМАТИЧЕСКОЙ СУБСТИТУЦИИ У ПАЗАРИТОВ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 11 XII 1947)

Особенности эволюции паразитов дают нам ряд примеров единства прогрессивных и регрессивных изменений. На смену исчезающим органам и системам возникают новые.

Приспособления паразитов чрезвычайно разнообразны. В одних случаях это либо усиление, либо редукция уже имеющихся у предков органов. При таких изменениях основной план строения почти не нарушается и сохраняются характерные черты, присущие типу. В других — приспособление к паразитизму связано с появлением новообразований. Если прогрессивное развитие новообразований ведет к усилению их уже существующих функций, то происходят только количественные изменения. Но изменения могут идти и по пути более или менее значительного расширения и смены функций⁽³⁾. Вследствие этого изменения органов и целые системы могут приобрести новое качественное значение, а унаследованные от предков морфогенетические зависимости нарушаются и устанавливаются новые. К анцестральному ряду морфогенезов имагинального периода надстраиваются новые, появляются морфогенетические процессы, происходящие после перехода организма в имагинальное состояние. У некоторых паразитов именно этот период особенно богат морфологическими изменениями, иногда коренным образом меняющими организацию паразита. Такие изменения возникают за счет прогрессивно развивающихся новообразований. Обобщая, можно сказать, что происходит субституция анцестральных конечных фаз онтогенеза вновь приобретенными. Соответственно субституируются не только онтогенезы, но и морфогенетические процессы, т. е. анцестральная организация в той или иной мере заменяется иной, вновь приобретенной. Это не новоформации и даже не продукции А. В. Иванова⁽⁴⁾, а их дальнейшее развитие, связанное, кроме того, и с качественным изменением развивающихся систем. Благодаря таким изменениям может возникнуть общая соматическая субституция, т. е. замена редуцирующегося первичного, унаследованного от предков тела вторичным, принимающим на себя все основные жизненные функции, определяющим план строения и внешнюю форму организма. Подобно всяким другим морфологическим изменениям, соматическая субституция возникает не сразу и имеет свою историю.

Для иллюстрации высказанных положений я остановлюсь на приме-

рах, взятых из ракообразных, относящихся к отряду *Ascothoracida*, и паразитических брюхоногих моллюсков из сем. *Styliferidae* и *Entoconchidae*.

Морфологические ряды *Ascothoracida* (11, 12) и паразитических *Gastropoda* (4, 5) очень близки к филогенетическим, а это значительно облегчает нашу задачу. Среди *Ascothoracida* род *Dendrogaster*, относящийся к сем. *Dendrogasteridae*, является наиболее измененным. Мантия самки *Dendrogaster* представляет сильно [азросшийся карапакс, задние концы створок которого выросли и образовали объемистый разветвленный мешок, заменяющий морфологически и функционально редуцированное тело рачка.

Филогенетическое развитие этого образования может быть иллюстрировано морфологическим рядом *Synagoga*, *Ascothorax*, *Ulophysema*, *Dendrogaster*. У эктопаразитических *Synagoga* двустворчатый карапакс едва покрывает тело. В толще створок находятся печеночные отростки средней кишки и ветви гонад. В верхних задних углах створок находится особое углубление — выводковые камеры (7, 8). У обоих видов хорошо расчлененное тело. Шесть пар двуветвистых торакоподий несут оперенные щетинки. Абдомен с хорошо вооруженной фуркой. У самок *Ascothorax* мантия развита сильнее. В ней ясно

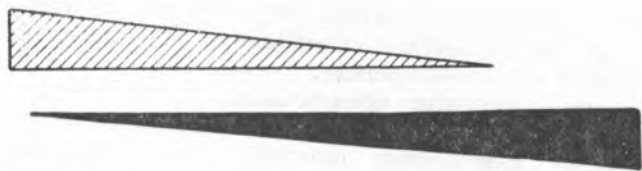


Рис. 1. Схема соматической субституции. Первичное тело редуцируется и его заменяет развивающееся новообразование — вторичное тело

видно разделение на область, несущую печеночные выросты и гонады, и выводковую камеру. Это зависит от повышения плодовитости, связанной с переходом к паразитизму в бурсальных полостях офиур. Одновременно с увеличением размеров мантии утрачивается подвижность тела, а абдомен находится в постоянном S-образно изогнутом положении. Шесть пар торакальных конечностей сильно редуцированы. Уже в этом случае мы наблюдаем прогрессивное развитие мантии и некоторую рудиментацию тела. У мало изученного рода *Ulophysema* (паразитов целома *Echinoidea*) мантия из двустворчатой становится мешковидной. Тело *Ulophysema* подверглось значительной редукции. Абдомен имеет неполное количество сегментов, а торакс — едва заметные рудименты конечностей (1, 2). У *Ulophysema* редукция первичного тела зашла дальше, чем у *Ascothorax*, а мантия развита сильнее.

Крайним членом ряда является род *Dendrogaster*. Редукция тела у них дошла до полной потери сегментации. Торакс и абдомен невозможно разграничить, они слиты и имеют вид незначительного придатка. Хорошо развит только головной отдел, функционально и морфологически связанный с мантией. Значение первичного тела при его редукции снижается, а сильно развившаяся мантия приобретает новое физиологическое и морфологическое значение. На фоне количественных изменений (усиления развития мантии и одновременной редукции тела) возникли качественные изменения, приведшие к соматической субституции, т. е. замене первичного тела — палеосомы

вторичным — неосомой (рис. 1), образующейся из мантии. В онтогенезе *Dendrogaster* неосома возникает после имагинального метаморфоза. Инвазионная стадия *Dendrogaster* — аскотораacidная личинка по своей организации близка к *Synagoga mira* и аскотораacidным личинкам других родов. Севшая на хозяина (морскую звезду) личинка линяет (возможно, несколько раз) и приобретает форму грушевидного мешечка. Такой *Dendrogaster* забирается в гонаду хозяина. Затем у него начинает расти мантия. Последовательность роста такова, что сначала формируется медианный вырост, а от его задних краев симметрично, в стороны растут главные ветви. Затем на главных ветвях появляются маленькие бугорки, превращающиеся в ветви первого порядка. Рост *Dendrogaster* сопровождается линьками*.

Как показали наблюдения над ростом *Dendrogaster*, развитие внешней формы тела и увеличение его размеров идет за счет мантии. Туловищная же часть (первичное тело) растет очень мало. Это видно по зарисовкам, сделанным при одном увеличении (рис. 2). Мне кажется, что данные по метаморфозу и росту *Dendrogaster* подтверждают существование соматической субституции.

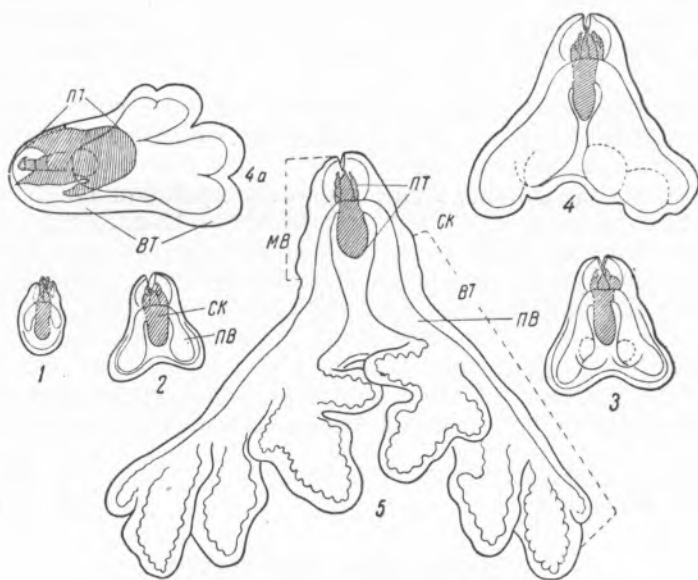


Рис. 2. Стадии роста мантии у *Dendrogaster* 1—5 возрастов: МВ — медианный вырост, СК — средняя кишка, ПВ — печеночные отростки, МП — мантийная полость, ПТ — первичное тело, ВТ — вторичное тело

Аналогичное явление мы встречаем у паразитических *Gastropoda* в сем. *Styliferidae* и *Entoconchidae*, представляющих единый морфологический и, как предполагает А. В. Иванов (5), филогенетический ряд. Он представлен (я беру сокращенно) следующими родами: *Mucronalia*, *Stylifer*, *Gasterosiphon*, *Entocolax*, *Parenteroxenos*, *Enteroxenos*. У этих чрезвычайно интересных моллюсков есть особое образование — псевдопаллиум (ложная мантия), возникающее как кожная складка у основания хобота и отграничивающее тело паразита

* Пользуюсь случаем принести сердечную благодарность проф. Г. А. Ключе за переданный мне материал по метаморфозу *Dendrogaster murmanensis*.

от хозяина. В виде небольшого воротничка ложная мантия представлена у *Mucronalia*. У *Stylifer* псевдопаллиум сильно разрастается и покрывает почти всю раковину, а у *Gasterosiphon* спирально закрученный внутренностный мешок уже полностью лежит в псевдопаллиальной полости, где развиваются и отложенные яйца. У *Entoconchidae* усиливается развитие ложной мантии и редукция внутренностного мешка. Так, у *Entocolax* во внутренностном мешке сохранился кишечник и очень сильно развитая гонада. Полость псевдопаллиума стала выводковой камерой. У *Parenteroxenos* кишечник редуцировался совсем, а внутренностный мешок вторично разросся, благодаря гиперморфозу гонады. Сильно развитый псевдопаллиум покрыт снаружи эпителием хозяина. Появляется новый способ питания — осмотический. У *Enteroxenos* внутренностного мешка совсем нет. Гонада вырастает в стенку псевдопаллиума. Питание, подобно *Parenteroxenos*, осмотическое. В этом случае первичное тело исчезает и полностью заменяется вторичным. У паразитических *Gastropoda* соматическая субституция выражена еще полнее, чем у *Ascothoracida*.

Наиболее полные сведения по онтогенезу мы находим в работе Б. Н. Шванвича⁽¹⁰⁾. На основании этих исследований, повидимому, можно предположить, что все тело *Entocolax*, вырастающее в целом голотурии, вторичное. Оно развивается за счет стомодеального эпителия veliger.

В заключение хочу еще раз подчеркнуть, что соматическая субституция происходит в имагинальный период. Формирование вторичного тела является „онтогенетической надстройкой“ в период роста взрослого организма. Этим неосомия принципиально отличается от различных типов личиночного метаморфоза. Последний происходит, как правило, в ларвальный период. Развитие с имагинальными дисками, из которых образуется тело взрослых *Nemertini* и *Insecta Holometabola*, является результатом гетерохронного развития эмбриональных зачатков, связанного с установкой развития⁽⁶⁾ одних зачатков на раннюю активно питающуюся личинку, а других — на формирование имаго. В этих случаях мы имеем дело не с формированием вторичного тела, а с двуфазной реализацией эмбриональных материалов.

Ленинградский государственный
университет

Поступило
11 XII 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Brattström, Arkiv f. Zoology, 28, No. 23 (1936). ² Brattström, Medd. om Granland, 118, No. 7 (1937). ³ Б. А. Догель, Общая паразитология, 1944.
⁴ А. В. Иванов, Уч. зап. ЛГУ, № 13, сер. биол., 3, в. 4 (1937). ⁵ А. В. Иванов, Докторская диссертация, Библ. ЛГУ, 1943. ⁶ П. П. Иванов, Общая и сравнительная эмбриология, 1937. ⁷ Norman, Trans. Linn. Soc. London, ser. zool., 11 (1912).
⁸ J. K. Okada, Bull. Nation. Mus. Nat. Histoire, № 1, Paris (1926). ⁹ А. Н. Северцов, Морфологические закономерности эволюции, изд. АН СССР, 1939. ¹⁰ Б. Н. Шванвич, ДАН, 54, № 1 (1946). ¹¹ В. Л. Вагин, ДАН, 15, № 5 (1937).
¹² В. Л. Вагин, Кандид. диссертация, 1938, ЛГУ.