

К. М. РЫЖИКОВ

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ НЕМАТОД
СЕМ. SYNGAMIDAE И ОПЫТ ПЕРЕСТРОЙКИ ИХ СИСТЕМАТИКИ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 7 VIII 1948)

Представители сем. *Syngamidae* Leiper, 1912 — это группа нематод, приспособившихся к паразитированию в просвете дыхательных путей птиц и млекопитающих.

Современная систематика *Syngamidae* включает два рода: род *Syngamus* Siebold, 1836 и род *Cyathostoma* E. Blanchard, 1849. Паразиты, самка и самец коих находятся перманентно в спаренном состоянии, относятся к роду *Syngamus*; паразиты, самец и самка которых не находятся в состоянии перманентной копуляции, принадлежат к роду *Cyathostoma*. С указанными биологическими особенностями каждого рода связаны и морфологические различия: у сингамусов самец в два и более раза меньше самки, bursa самца малых размеров, спикюлы очень короткие или отсутствуют; у циатостомов самец немного меньше самки, bursa хорошо развита, спикюлы длинные.

Из рода *Syngamus* в настоящее время описано 14 видов: 7 от млекопитающих и 7 от птиц. Род *Cyathostoma* насчитывает 8 видов, паразитирующих только у птиц.

При решении вопроса о филогенетических взаимоотношениях представителей сем. *Syngamidae*, мы исходили из данных работы акад. К. И. Скрябина (2): „О филогенетической взаимосвязи нематод подкласса *Phasmidia*“. К. И. Скрябин считает, что нематоды надсемейства *Strongyloidea*, к которым принадлежат и сингамиды, происходят от *Metastrongyloidea*, причем сем. *Syngamidae* он отводит роль связывающего звена между указанными надсемействами.

Проанализировав морфолого-биологические особенности сингамид в свете работы К. И. Скрябина, мы следующим образом представляем себе пути эволюции паразитов сем. *Syngamidae*.

Все сингамусы от млекопитающих отличаются от сингамусов, паразитирующих у птиц, следующими важными признаками (табл. 1).

Таблица 1

У паразитов млекопитающих	У паразитов птиц
Имеются цервикальные сосочки	Цервикальных сосочков нет
Яйца не имеют „крышечек“ на полюсах	Яйца с „крышечками“ на полюсах
На внутренней поверхности ротовой капсулы имеются ребра (исключение: <i>S. ierei</i>)	Внутренняя поверхность ротовой капсулы гладкая

Наличие цервикальных сосочков и отсутствие „крышечки“ в оболочке яйца, свойственные сингамусам млекопитающих, роднят их с метастронгилидами. Известно, что метастронгилиды паразитируют только у млекопитающих. Большая морфологическая близость к метастронгилидам сингамусов от млекопитающих, чем от птиц, и общность экологии метастронгилид и сингамусов млекопитающих, с одной стороны, подтверждают происхождение сингамид от метастронгилид, а с другой, указывают, что отделение сингамид от метастронгилид произошло впервые у млекопитающих, а не у птиц. Птицы стали позднейшими хозяевами сингамид. Свободное пространственное передвижение птиц способствовало широкому географическому распространению этих паразитов. Сингамиды же от млекопитающих не распространились дальше экваториальной зоны земного шара, откуда они только известны и где, видимо, происходил процесс их обособления от метастронгилид. Сказанное дает основание рассматривать сингамусов млекопитающих как наиболее древние формы среди сингамид.

Среди сингамусов, паразитирующих у птиц, морфологически обособляются два вида: *Syngamus microspiculum* и *S. merulae*. По своему строению они занимают промежуточное положение между сингамусами млекопитающих с одной стороны, и остальными сингамидами птиц, с другой. С сингамусами млекопитающих их сближает сходство структуры головного конца (отсутствие кутикулярного венчика, сидячие головные сосочки, сравнительно слабое развитие ротовой капсулы) и положение вульвы во второй четверти длины тела самки.

С другими сингамидами птиц их сближают отсутствие цервикальных сосочков и наличие „крышечек“ в оболочке яиц. Причем *Syngamus microspiculum* очень близок морфологически к циатостомам, а *S. merulae* — к *S. trachea* и сходным с ним видам. *S. microspiculum* сближают с циатостомами форма яйца в виде широкого овала с „крышечками“ на одном полюсе, одинаковая структура головного конца, сходство в строении хвостового конца самца, филогенетическая близость хозяев. *S. merulae* сближают с *S. trachea* размеры и форма яиц с „крышечками“ на обоих полюсах длина спикул, филогенетическая близость хозяев.

Syngamus trachea — это наиболее молодая форма среди сингамид. Она характеризуется большой морфологической лабильностью и очень широким распространением в природе.

Близость *Syngamus microspiculum* к *Cyathostoma*, а *S. merulae* к *S. trachea* и сходным с ним видам при общей их близости к сингамусам млекопитающих дает основание рассматривать эти две формы как наиболее древние среди птичьих сингамид. Они сохранились со времени начала дивергенции общего предка птичьих сингамид по двум линиям — линии рода *Cyathostoma* и линии рода *Syngamus*.

Изменение экологических условий в процессе филогенеза отдельных групп сингамид определяло характер морфолого-биологических особенностей представителей этих групп. Метастронгилиды — паразиты легких. Сингамусы млекопитающих, происходящие от метастронгилид, — паразиты просвета бронхов, трахеи, ларинкса и носовой полости.

Эта локализация является „опасной“ для существования паразитов в том отношении, что они легко могут быть выброшены сильной струей воздуха из организма хозяина при явлениях кашля и чихания. Поэтому паразитирование в указанных органах предполагало развитие у паразитов приспособлений для удержания их в местах локализации. Перманентная спаренность самца с самкой, особенность, свойственная сингамусам в отличие от их предков, и явилась одним из таких приспособлений.

Самец, прочно удерживающий хвостовой бурсой тело самки и фиксирующийся ротовой капсулой к поверхности органа, служит дополнительным средством укрепления самки в организме хозяина, более крупное тело которой подвержено большему риску отторжения.

Явление перманентной спаренности предки птичьих сингамид унаследовали от сингамусов млекопитающих. В результате дивергенции предков птичьих сингамид, линия рода *Syngamus* сохранила явление перманентной спаренности, а линия рода *Cyathostoma* его утеряла. Такой характер эволюции этого явления мы объясняем морфологическими особенностями хозяев циатостомов, с одной стороны, и сингамусов с другой.

Циатостомы — паразиты главным образом крупных птиц, имеющих длинную шею и, следовательно, длинную трахею (журавли, голенастые, гусиные, страусы).

Сингамусы — паразиты главным образом птиц средних и мелких размеров с короткой шеей и соответственно короткой трахеей (в основном воробьиные и куриные, у последних молодняк).

Ясно, что условия существования паразитов в длинной трахее и короткой неодинаковы. В длинной трахее паразиты подвергаются малой опасности быть выброшенными, в короткой эта опасность велика.

Явление перманентной копуляции, выгодное с точки зрения фиксации паразитов в „опасных“ для его жизни местах, имеет тот недостаток, что исключает возможность полигамии, дающей лишние шансы паразитам для размножения. Поэтому ясно, что при изменении экологической обстановки паразита в сторону уменьшения опасности отторжения его из организма хозяина, при естественном отборе, эта особенность должна быть утеряна. Такого рода явление мы и наблюдаем у циатостомов. Раздельное же существование полов обусловило появление у представителей этого рода хорошо развитой бурсы и длинных спикул.

Выявленные нами филогенетические взаимоотношения отдельных представителей сингамид заставили нас произвести коренную перестройку существующей системы семейства *Syngamidae*. Все виды рода *Syngamus*, паразитирующие у млекопитающих, мы выделяем в новый род *Mammomonogamus* nov. gen.

В роде *Syngamus* мы сохраняем лишь виды, паразитирующие только у птиц.

Диагноз рода *Mammomonogamus* nov. gen. *Syngamidae* с цервикальными сосочками. Ротовая капсула без кутикулярного венчика, на внутренней поверхности ротовой капсулы имеются ребра (исключение: вид *M. ierei*). Спикулы очень короткие, могут отсутствовать. Яйца без „крышечек“ в оболочке. Паразиты дыхательных путей млекопитающих. Тип: *M. laryngeus* (Railliet, 1899).

Диагноз рода *Syngamus* Siebold, 1836. *Syngamidae*, не имеющие цервикальных сосочков. Внутренняя поверхность ротовой капсулы гладкая, без ребер. Спикулы короткие, равные или почти равные. Яйца с „крышечками“ в оболочке. Паразиты дыхательных путей птиц. Тип: *S. trachea* (Montagu, 1811).

Род *Syngamus* мы подразделяем на два подрода: 1) подрод *Ornithogamus* nov. subgen. с 2 видами: *S. (O.) microspiculum* и *S. (O.) merulae* и 2) подрод *Syngamus* nov. subgen. (остальные виды от птиц). Признаками для их подразделения служат: структура головного конца паразитов и положение вульвы на теле самки. Для *Ornithogamus* характерны: отсутствие кутикулярного венчика, сидячие головные сосочки, вульва во второй четверти длины тела самки; для *Syngamus*: наличие кутикулярного венчика, поддерживаемого 4 стебельчатыми головными сосочками, вульва в первой четверти длины тела самки.

Род *Cyathostoma* мы сохраняем в прежнем составе. Поскольку представители рода *Cyathostoma* менее близки к каждому из двух других родов новой системы (*Mammomonogamus* и *Syngamus*), чем два последних рода между собой, мы сочли необходимым подразделить сем. *Syngamidae* на два подсемейства: подсем. *Syngaminae* пов. subfam. с родами *Syngamus* и *Mammomonogamus* и подсем. *Cyathostominae* пов. subfam. с одним родом *Cyathostoma*.

Диагноз подсем. *Syngaminae*. Половозрелые паразиты находятся перманентно в спаренном состоянии. Самец в несколько раз (3—8) меньше самки. Хвостовая bursa самца небольших размеров. Спиккулы короткие, иногда могут вовсе отсутствовать. Паразиты дыхательных путей млекопитающих и птиц.

Тип: род *Syngamus* Sieb., 1936.

Диагноз подсем. *Cyathostominae*. Самец и самка не находятся перманентно в спаренном состоянии. Самец несколько меньше самки. Хвостовая bursa широкая, хорошо развитая. Спиккулы парные длинные. Паразиты дыхательных путей птиц.

Единственный род — *Cyathostoma* Blanchard, 1849.

Гельминтологическая лаборатория
Академии Наук СССР

Поступило
6 VIII 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ К. И. Скрябин, Вестн. Об-ва ветер., 17, 645 (1915). ² К. И. Скрябин, Зоол. журн., 20, в. 3 (1941). ³ E. B. Gram, Bird Parasites of the Nematode [Suborders *Strongylata*, *Ascaridata* and *Spirurata*, 1937, pp. 33—41.