

Р. С. ШУЛЬЦ

**ФИЛОГЕНЕЗ НЕМАТОД ПОДОТРЯДА СТРОНГИЛЯТ
И ПЕРЕСТРОЙКА СИСТЕМЫ METASTRONGYLOIDEA**

(Представлено академиком К. И. Скрабиным 19 VII 1951)

В 1941 г. К. И. Скрабин опубликовал работу, в которой рассматривает пути эволюции нематод подкласса фазмидий. Догерти (2) представил в 1949 г. свои соображения по поводу филогенеза *Metastrongyloidea*. В настоящее время полностью не может быть принята ни та, ни другая гипотеза, и вопрос требует дальнейшего рассмотрения и развития. В настоящей статье мною предлагается новая концепция филогенеза обширной группы нематод — подотряда стронгилят.

Большинство авторов сходятся на том, что исходными формами для возникновения стронгилят являются свободноживущие рабдитоидеи. Будучи до некоторой степени приспособленными к временному анаэробнозю, некоторые рабдитоидеи (например, обитатели прибрежных территорий, пресноводных бассейнов или дна мелких водоемов) стали переходить к обитанию в толще кожи животных, а затем и внутренних органов, попадая вначале в кровеносное русло, а затем и в легкие. Такой способностью проникновения в ткани животных и растений и в настоящее время обладают многие представители рабдитат. Первичным путем инвазирования рабдитоидеями животных я считаю именно путь перкутаный, а не пероральный. При пероральном проникновении нематоды сразу попали бы в резко неблагоприятную для их развития среду, с недостаточным насыщением кислородом и наличием пищеварительных ферментов, их переваривающих. И тот и другой неблагоприятные факторы они минуют при проникновении через кожу в кровь и в легкие, которые (особенно легкие) и явились органом первичной локализации рабдитоидей в процессе их становления паразитами.

Эволюционируя как паразиты, данные рабдитоидеи дали начало двум ветвям, из которых одна дала современные семейства паразитических рабдитоидей (*Rhabdiasidae*, *Strongyloididae* и др.), а другая повела к стронгилятам. Гипотетические формы, из которых возникли стронгиляты, я называю эостронгилами (*Eostrongylus*). Оба упомянутых семейства из рабдитоидей и по настоящее время характеризуются перкутанным способом инвазирования (наряду с пероральным) и локализацией в легких (рабдиазиды). Представители обоих семейств совершают миграцию по внутренним органам и, в частности, через легкие, независимо от путей проникновения в организм. У стронгилоидид имеется эфемерно функционирующий самец, и копуляция происходит в легких. Все это, по моему мнению, свидетельствует о том, что локализация в легких явилась обязательным историческим этапом для всех этих форм.

Из трех надсемейств стронгилят трихостронгилоидея паразитируют в настоящее время у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих; строн-

гилоида — у тех же хозяев, кроме амфибий; метастронгилоида — только у млекопитающих. Предположение о том, что трихостронгилоида являются наиболее древними стронгилятами и что стронгилоида возникли из трихостронгилоида, опровергается некоторыми морфологическими данными. Я полагаю, что стронгилоида и трихостронгилоида возникли от одного общего корня у ранних амфибий в девоне или нижнем карбоне. Предположительная характеристика эостронгилов такова: меромиарии, рабдитная стома редуцирована, бескапсулоротые, вульва располагается экваториально, матки расходящиеся, яйцеклетка простой без мышечных сфинктеров, у самцов имеется уже вполне развитая бурса стронгилятного типа; заражение перкутанное, локализация в кровяном русле или в легких. Паразиты девонских или нижекарбонских амфибий.

По мере приспособления к облигатному паразитизму происходит и все более частое попадание эостронгилов в пищеварительный тракт как путем заноса их из легких, так и путем перорального заражения. На первых порах при пероральном заражении личинки ведут себя так же, как и при внедрении извне в кожу: они уходят из неблагоприятной внешней среды, внедряясь в толщу кишечной стенки. Отсюда они мигрируют по кровяному руслу, попадая также в легкие. Но вместе с тем частое попадание и более или менее длительное пребывание в просвете кишечника неминуемо ведет к постепенному переходу выживающих особей к анаксическому дыханию. Таким образом создаются предпосылки для перехода к паразитированию в просвете пищеварительного тракта. Это, в свою очередь, ведет к постепенной утрате ненужной теперь уже способности к перкутанному проникновению, а вместе с тем и к исчезновению феномена миграции. И то и другое в настоящее время сохранилось еще у некоторых трихостронгилоида и стронгилоида. У некоторых из них миграция происходит только при перкутанном проникновении, а при пероральном — только в биологически чуждых хозяевах. У большинства современных стронгилят в качестве остаточного от миграции явления мы наблюдаем развитие ранних фаз в толще кишечной стенки. Эволюционируя теперь отдельно, стронгилоида и трихостронгилоида развили свои характерные черты. У стронгилоида стала прогрессивно развиваться ротовая капсула, вульва переместилась к заднему концу тела, матки стали параллельными. Соматическая мускулатура осталась меромиарной. У современных амфибий стронгилоида не сохранились, сохранилось лишь одно семейство у рептилий: они здесь являются уже паразитами пищеварительного тракта. Однако предки этих стронгилоида, локализовавшиеся в легких, дали своих представителей — паразитов птиц: у них мы видим стронгилоида с первоначальной локализацией в легких (синтамиины, циатостоматины), хотя ближайшие родственники их паразитируют уже в пищеварительном тракте (делатроцефалины птиц). Систематически близкие стефануриды млекопитающих локализуются также вне пищеварительного тракта, проникают через кожу. Наконец, у большинства стронгилоида млекопитающих мы имеем локализацию только в пищеварительном тракте.

У трихостронгилоида ротовая капсула мощного развития не достигает, хотя тенденция к этому (обусловленная способами фиксации и питания) у некоторых форм имеется, так что здесь намечается развитие двух основных линий — бескапсулоротых и капсулоротых. От последних, повидимому, происходят анкилостоматиды, причисляемые систематиками к стронгилоида. Большого развития достигает женский половой аппарат, который становится трехраздельным, с ясно выраженными мышечными сфинктерами. Среди трихостронгилоида имеются как меромиарии, так и полимиарии, причем у некоторых форм личинки сохраняют более примитивный тип мышечной системы, меромиарный, а взрослые становятся полимиариями. Впоследствии у одной из ветвей трихостронгилоида вульва перемещается назад, и при этом редуцируется один

комплект парного полового аппарата (сем. Heligmosomatidae). Другая ветвь, не утратившая полностью способности к миграции, вновь завоевывает пространство вне кишечного тракта. Представителями этой ветви являются современные немногочисленные диктиокаулиды, принадлежность которых к трихостронгилоидеа впервые распознал К. И. Скрябин (1). Они вторично обосновались в легких. Наконец, третья ветвь — метастронгилоидная — идет по тому же пути, уходя из просвета пищеварительного тракта и заселяя кровеносное русло, легкие, лобные пазухи, слуховой аппарат и другие органы и ткани (мозг, мышцы и др.). В их онтогенез теперь вклинивается промежуточный хозяин (брюхоногие моллюски). Вначале от нее отходит ветвь кренозоматид, еще сохранивших яйцеклетку трихостронгилоидного типа, но в то же время у некоторых форм намечается уже значительная редукция бursy самца. У другой ветви, эволюционирующей самостоятельно, происходит редукция яйцеклеток в связи с перемещением вульвы к задней части тела; сфинктер становится непарным, переходя в непарный яйцеклетку. Вместе с тем сохраняется тенденция к редукции бursy у самца, намечающаяся (как общее явление) во всех семействах метастронгилоидеа и зависящая, видимо, от специфической локализации в дыхательных путях, кровеносных сосудах, пазухах и др. Эта редукция у некоторых филиариоидид (филяриоидин) доходит до полного исчезновения бursy с заменой ее системой сосочков, вначале расположенных еще по стронгилятному типу, а затем системой сосочков, в которой уже нельзя усмотреть никакого соответствия со структурой типичной стронгилятной бursy.

Дальше происходит разделение этой ветви на ряд семейств, эволюционирующих сопряженно с хозяевами: псевдалииды формируются вместе с зубастыми китами и ластоногими, филиариоидиды — вместе с наземными хищниками (в основном) и отчасти с другими группами хозяев, протостронгилиды — вместе с парнокопытными; метастронгилиды составляют немногочисленную группу, в систематическом положении которой остается еще много неясностей.

Здесь я коснулся лишь основных систематических групп, наиболее ярко показывающих пути эволюции стронгилят. При более детальном рассмотрении материалов необходимо учесть, что анализ вопроса филогении сильно затрудняется благодаря наличию конвергентных признаков и вторичного перехода на новых хозяев, исторически с данными нематодами не связанных. На этих вопросах я здесь не останавливаюсь.

Интересно заметить, что стронгилоидеа наибольшего процветания достигали в непарнокопытных и хоботных, а трихостронгилоидеа — в парнокопытных, а специализированная ветвь последнего надсемейства — сем. гелигмосоматид — в грызунах, насекомоядных, рукокрылых и некоторых других. Метастронгилоидеа представлены у парнокопытных, китообразных, ластоногих, наземных хищников и в меньшей степени у некоторых других. У непарнокопытных, хоботных и даманов они полностью отсутствуют, что может зависеть от отсутствия у них в настоящем и, повидимому, в историческом прошлом трихостронгилоидеа, от которых, по моей теории, произошли метастронгилоидеа.

После сделанных филогенетических построений предлагаемая мною система надсемейства *Metastrongyloidea* приобретает следующий вид:

- Сем. *Crenosomatidae* fam. nov.
- Подсем. *Crenosomatinae* Skrjabin, 1933
- Подсем. *Skrjabingylinea* Skrjabin, 1933
- Сем. *Protostrongylidae* Leiper, 1926

с пятью подсемействами (3) и новым родом в подсемействе *Capreocaulinae*: *Odocoileostrongylus*, nov. gen., с типичным видом *O. tenuis* Dougherty, 1945.

Сем. Pseudaliidae Railliet, 1916

Сем. Filaroididae fam. nov.

Подсем. Filaroidinae Skrjabin, 1933

Подсем. Angiostrongylinae Böhm et Gebauer, 1934

с новым родом *Angiocaulus* nov. gen. (типичный вид: *A. gubernaculatus* Dougherty, 1946) и *Rattostrongylus* nov. gen. (типичный вид: *R. cantonensis* Chen, 1935).

Сем. Metastrongylidae Leiper, 1908

Подсем. Metastrongylinae Leiper, 1908

Подсем. Heterostrongylinae subfam. nov.

(типичный род: *Heterostrongylus* Travassos, 1925).

Институт ветеринарии Казахского филиала
Академии сельскохозяйственных наук
им. В. И. Ленина
Алма-Ата

Поступило
19 VII 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ К. Скрябин, Зоол. журн., 20, в. 3, 327 (1941). ² E. Dougherty, Parasitol., 39, No. 3—4 (1949). ³ С. Боев и Р. Шульц, ДАН, 70, № 2 (1950).