

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ПРИ ВТОРИЧНОМ УПРОЩЕНИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ГЕЛЬМИНТОВ

Д. К. Божков

Центральная гельминтологическая лаборатория Болгарской академии наук, София

На основании анализа закономерностей, сопутствующих вторичному упрощению жизненных циклов гельминтов за счет сокращения числа животных-хозяев, сформулированы 8 правил. Некоторые из них относятся к случаям, когда вторичное упрощение произошло посредством возникновения в цикле обязательного поливалентного хозяина.

Как известно, существуют два основных способа, посредством которых происходит вторичное упрощение жизненных циклов гельминтов: за счет выпадения отдельных фаз развития гельминта и за счет сокращения числа животных-хозяев (Догель, 1962; Гинецкая, 1968; Шульц и Гвоздев, 1972). Второй способ может со своей стороны реализоваться посредством двух вариантов: возникновением в жизненном цикле обязательного поливалентного хозяина или без появления такого (Божков, 1972).

Вопрос о поливалентных хозяевах гельминтов был разработан за последние несколько лет (Божков, 1969, 1970, 1972; Судариков, 1971). Из имеющихся данных известно, что такие хозяева встречаются у классов *Trematoda*, *Cestodea*, *Nematoda* и *Acanthocephala* и что они могут быть обязательными или нет для жизненного цикла гельминта. Существуют три основные группы случаев, посредством которых осуществляется вторичное упрощение жизненного цикла гельминтов путем возникновения обязательного поливалентного хозяина (Божков, 1970, 1972). Эти три группы случаев, которые ярче всего выражены у трематод, следующие.

Иногда первый промежуточный хозяин принимает на себя функции второго, выпавшего промежуточного хозяина. Подобное положение реализовано во всех случаях, когда один и тот же моллюск является первым и вторым обязательным промежуточным хозяином для данного вида трематод, например у некоторых представителей сем. *Microphallidae* (Белопольская, 1968).

В другом случае дефинитивный хозяин принимает на себя функции одного выпавшего промежуточного хозяина. Таков случай с трематодой *Alaria alata*. Здесь развитие метацеркарии и мариты, по Оденингу (Odening, 1968), протекает уже в одном и том же дефинитивном хозяине; при этом последний превратился в поливалентного, приняв на себя функции выпавшего третьего промежуточного хозяина.

Имеются все основания считать, что дефинитивный хозяин взял на себя функции выпавшего промежуточного хозяина и у некоторых цестод и нематод, например у цестоды *Hymenolepis nana*, а также у нематод родов *Ascaris*, *Parascaris*, *Neoascaris* и *Toxocara* и у *Trichinella spiralis* (Догель, 1962; Семенова, 1968; Оденинг, 1969, 1974а; Божков, 1969, 1970, 1972; Судариков, 1971 и др.).

В третьем случае один промежуточный хозяин принимает на себя функции выпавшего дефинитивного хозяина. Таков, например, слу-

чай с трематодой *Paralepoderma progenetica*, у которой выпали как второй промежуточный, так и дефинитивный хозяин (Гинецинская, 1968).

Анализируя различные случаи, приведенные в литературе, в которых цикл развития упрощен вторично посредством появления обязательного поливалентного хозяина, можно подметить закономерности, кратко сформулированные ниже, как правила.

1. Для классов *Trematoda*, *Cestoidea* и *Nematoda*.

Фазы гельминта, которые паразитируют у одного обязательного поливалентного хозяина, начали паразитировать у него в исторически разное время; раньше начали паразитировать в нем те фазы, которые развивались у этого хозяина еще до того, как он превратился в поливалентного хозяина, а позже — фазы, развивавшиеся ранее у вторично выпавшего хозяина.

2. Для класса *Trematoda*.

Первый промежуточный хозяин никогда не выпадает, в некоторых случаях выпадает дефинитивный или третий промежуточный хозяин, а чаще всего выпадает второй промежуточный хозяин; в обязательного поливалентного хозяина превращается чаще всего первый промежуточный хозяин, реже дефинитивный хозяин, но никогда не второй и не третий промежуточный хозяева.

3. Для класса *Cestoidea*.

Дефинитивный хозяин никогда не выпадает, а выпадает какой-нибудь промежуточный хозяин; в обязательного поливалентного хозяина превращается иногда дефинитивный хозяин.

4. Для класса *Nematoda*.

Дефинитивный хозяин никогда не выпадает, а выпадает какой-нибудь промежуточный хозяин; в обязательного поливалентного хозяина превращается только дефинитивный хозяин.

В связи с этими правилами могут быть даны следующие пояснения.

Первое общее правило следует из того факта, что каждый жизненный цикл гельминта, в котором есть обязательный поливалентный хозяин, вторично упрощен (Божков, 1972; Оденинг, 1974а). Из этого правила становится ясным, что во всех случаях, когда в цикле какого-нибудь вида трематод существует обязательный поливалентный хозяин-моллюск, то паразитирование в нем партенит началось исторически раньше, чем паразитирование метацеркария.

Что касается второго правила, то необходимо отметить следующее. Большинство из данных в нем положений относительно выпадения хозяев отмечено Гинецинской (1968) в ее известной монографии. Так, рассматривая вопрос о вторичном упрощении жизненных циклов трематод за счет сокращения числа животных-хозяев вообще, Гинецинская пишет: «Примеры сокращения жизненного цикла за счет выпадения первого промежуточного хозяина неизвестны, однако возможны случаи замены одного вида животных-хозяев другим» (стр. 329). Поясняя вторую часть этого положения, Гинецинская подчеркивает, что у двух видов трематод, относящихся к сем. *Sanguinicolidae*, первые промежуточные хозяева не моллюски, а полихеты.

В связи с утверждением, что неизвестны примеры упрощения жизненного цикла у трематод за счет выпадения первого промежуточного хозяина, можно отметить следующее. Насколько нам известно, существуют только два случая, на основании которых это положение могло быть подвергнуто сомнению. Одним из них является жизненный цикл трематоды *Collyriclum faba*. По Иегену, этот цикл протекает вообще без участия промежуточного хозяина (цит. по: Догелю, 1962 и Здуну, 1965). Догель, однако, подчеркивает, что данные Иегена нуждаются в известном подтверждении, а Оденинг считает, что нет основания думать, что этот цикл протекает по указанному способу.

Вторым случаем является aberrantный жизненный цикл трематоды *Parvatrema homoeotectum*. По одному варианту цикла, который дан Джеймсом, у него вторично выпал первый промежуточный хозяин, а остался

второй промежуточный хозяин — моллюск (цит. по: Оденингу, 1974b). Гинецинская (1968), однако, пишет, что цикл *P. homoeotecnium* протекает при участии первого промежуточного хозяина, моллюска *Littorina saxatilis*, и что второго промежуточного хозяина вообще нет. Из сказанного становится ясным, что ни в одном из двух упомянутых случаев нет достоверных данных о выпадении первого промежуточного хозяина.

Гинецинская (1968) отмечает еще следующие два положения относительно выпадения хозяев у трематод, которые с небольшими изменениями вошли в сформулированное выше 2-е правило: а) при вторичном упрощении жизненного цикла за счет сокращения числа животных хозяев, выпадает довольно часто второй промежуточный хозяин; б) нередко выпадает и дефинитивный хозяин. Существует, действительно, много случаев у трематод, при которых выпал второй промежуточный хозяин, причем его функции приняты первым промежуточным хозяином. Так например, у сем. *Cyclocoelidae*, у некоторых видов сем. *Microphallidae*, у родов *Leucochloridium*, *Brachycoelium* и *Eurytrema*, у вида *Plagioporus sinitzini* и др.

С другой стороны, вторичное сокращение жизненного цикла посредством выпадения дефинитивного хозяина встречается у трематод довольно часто. При подобном упрощении жизненного цикла метацеркарии становятся прогенетическими (например, у *Ratzia parva*, у *Paralepoderma brumpti* и т. д.), однако без того, чтобы возникал обязательный поливалентный хозяин. Иногда такой хозяин появляется во вторично упрощенном цикле, как например у вида *Paralepoderma progenetica*.

Что касается третьего промежуточного хозяина, он тоже иногда выпадает, как на это указывает цикл *Alaria alata*. С другой стороны, этот цикл может служить примером и потому, что иногда у трематод в обязательного поливалентного хозяина превращается и дефинитивный хозяин.

Во 2-м правиле заложено еще и то положение, что второй и третий промежуточные хозяева никогда не превращаются в обязательных поливалентных хозяев. Это положение, как и все остальные, которые связаны с возможностью превращения в обязательного поливалентного хозяина, сформулировано на основании анализа литературы.

Остановившись на 3-м правиле, нужно отметить, что оно не так категорически сформулировано, как 2-е и 4-е. Это вызвано тем обстоятельством, что в литературе встречаются различные данные относительно характера жизненного цикла и онтогенетического развития некоторых родов и видов цестод. Так например, некоторые авторы (Яницкий, 1930 — цит. по: Догелю, 1962; Гинецинская, 1958; Догель, 1962 и др.) считают, что у некоторых родов класса *Cestoidea*, а точнее у *Amphilina* и *Archigetes*, произошло вторичное упрощение жизненного цикла за счет выпадения дефинитивного хозяина. Другие авторы считают такие циклы первичными (Дубинина, 1970; Демшин, 1968 — цит. по: Шульцу и Гвоздеву, 1972). Впрочем, для сформулированного выше 3-го правила эти различия во взглядах не имеют значения, так как циклы *Amphilina* и *Archigetes* совершаются без обязательного поливалентного хозяина. Эти различия надо иметь в виду при формулировании одного общего правила — относительно вторично упрощенных циклов цестод за счет сокращения числа животных-хозяев вообще.

Более сложно положение с жизненными циклами некоторых *Proteocephalata*, так как различными авторами эти циклы описываются по-разному. Так например, по Жуайе и Беру (цит. по: Оденингу, 1969), циклы *Proteocephalus* и *Ophiotaenia* протекают при участии одного только промежуточного хозяина и при необязательном участии резервуарного хозяина. По Фрезе (1965), у сем. *Ophiotaeniidae* жизненный цикл протекает при участии двух промежуточных хозяев. В то время как, по Жуайе и Беру, у первого промежуточного хозяина развиваются как процеркоид, так и плероцеркоид, то, по Фрезе, плероцеркоид развивается только у второго промежуточного хозяина. Из этих различий видно, что в то время как, по Жуайе и Беру, в рассматриваемых циклах имеется обязательный

поливалентный хозяин (первый, который принял функции выпавшего второго промежуточного хозяина. — см. по этому вопросу у Оденинга, 1969), то на основании данных Фрезе такой хозяин не существует. С другой стороны, если, по Фрезе (1965), в циклах протеоцефалоидного типа развития *Proteocephalata* участвует только один промежуточный хозяин и необязательный резервуарный хозяин, то Шульц и Гвоздев (1972) считают, что правильнее рассматривать хозяев, которых Фрезе принимает за резервуарных, за дополнительных; в этом случае жизненный цикл протекает с двумя промежуточными хозяевами. Если исходить из точки зрения Фрезе, нужно признать, что в циклах *Proteocephalata* протеоцефалоидного типа существует обязательный поливалентный хозяин (дефинитивный, который принял и функции выпавшего второго промежуточного хозяина). Если принять, однако, за правильный взгляд Шульца и Гвоздева, то следует, что у ряда видов *Proteocephalata* имеются по два альтернативных цикла, из которых только один протекает с обязательным поливалентным хозяином.¹

Именно из-за упомянутых различий во мнениях авторов 3-е правило сформулировано более обще, так, чтобы оно отвечало всем положениям. Циклы цестод, которые иллюстрируют положения, находящиеся в основе правила для этого класса гельминтов, являются вторично упрощенными циклами *Hymenolepis nana* и *H. fraterna* (Судариков, 1971; Ваер 1972).

В связи с 4-м правилом необходимо подчеркнуть следующее. У нематод существуют сравнительно много циклов, которые вторично упрощены посредством возникновения обязательного поливалентного хозяина. Кроме уже упомянутых выше циклов, таковы жизненные циклы некоторых *Strongylidae* — родов *Strongylus*, *Delafondia* и *Alfortia* (Судариков, 1971), а также *Toxascaris leonina* (Божков, 1972). У всех перечисленных нематод вторичное упрощение цикла совершалось одним и тем же способом — в обязательного поливалентного хозяина превратился дефинитивный хозяин — позвоночное животное, который принял на себя функции выпавшего промежуточного хозяина. Другой вариант вторичного упрощения цикла посредством возникновения облигатного поливалентного хозяина у нематод не был обнаружен. Это обстоятельство создает возможность сформулировать более категорично правило для этого класса гельминтов как и для трематод.

Из сформулированных выше правил становится ясным, что никогда не выпадает первый промежуточный хозяин у трематод, а также дефинитивный хозяин у цестод и нематод.

Если иметь в виду не только случаи, когда вторичное упрощение цикла у этих гельминтов произошло посредством возникновения обязательного поливалентного хозяина, но и за счет сокращения числа животных-хозяев вообще, то второе положение должно, очевидно, измениться. Это произойдет, если будет принято, что у некоторых цестод (*Amphilina* и *Archigetes*) дефинитивный хозяин выпал вторично. Ввиду этого обстоятельства можно сформулировать еще четыре правила — о вторичном упрощении жизненных циклов гельминтов за счет сокращения числа животных-хозяев вообще.

5. При вторичном упрощении жизненных циклов гельминтов за счет сокращения числа животных-хозяев никогда не выпадают: первый промежуточный хозяин у трематод и дефинитивный хозяин у нематод; все остальные хозяева могут выпасть.

Явление, которое отражено в этом правиле, а именно: невыпадение данного хозяина при всех вариантах вторичного упрощения жизненного цикла за счет сокращения числа животных-хозяев, мы предлагаем обозначить как «стабильность хозяина в жизненном цикле».

¹ У видов *Proteocephalus ambloplitis* и *P. pinguis* нет, однако, ни обязательного поливалентного хозяина, ни альтернативных циклов, так как их жизненный цикл протекает всегда с двумя промежуточными хозяевами (Гинецинская, 1958).

Наблюдаемую стабильность первого промежуточного хозяина в жизненном цикле трематод можно объяснить тем, что именно этот хозяин является первоначальным для представителей упомянутого класса гельминтов, как это принято теперь большинством гельминтологов (Петроченко, 1967; Гинецинская, 1968 и др.). Что касается дефинитивного хозяина нематод, о нем нет преобладающего мнения среди гельминтологов. Имея, однако, в виду стабильность дефинитивного хозяина — позвоночного животного в выше упомянутых вторично упрощенных циклах нематод, можно с большим основанием предположить, что для соответствующих видов нематод первоначальным хозяином должно было быть позвоночное животное.

6. Те хозяева, которые отличаются своей стабильностью в жизненном цикле, превращаются чаще всего (у трематод) или всегда (у нематод) в обязательного поливалентного хозяина, когда такой хозяин возникает при вторичном упрощении жизненного цикла.

Это правило хорошо иллюстрируется рядом приведенных выше примеров, при которых первый промежуточный хозяин для трематод или дефинитивный хозяин для нематод превратились в обязательного поливалентного хозяина.

7. Чаще всего вторично выпадают из жизненного цикла те хозяева, которые позже включились в циклы при их первичном усложнении.

Больше всего примеров к этому правилу дают те вторично упрощенные циклы трематод, при которых выпал второй промежуточный хозяин. Именно этот хозяин включился позже всего в триксенные циклы упомянутого класса гельминтов (Гинецинская, 1968). Исходя из стабильности дефинитивного хозяина в жизненных циклах нематод, можно предположить, что то же самое явление наблюдается и при выше упомянутых вторично упрощенных циклах этого класса гельминтов. И у них, должно быть, выпал тот хозяин, который позже включился в жизненный цикл, а именно — соответствующий промежуточный хозяин.

8. Фаза данного вида гельминта, которая стала паразитирующей формой при первоначальном усложнении его жизненного цикла, остается таковой и при вторичном упрощении этого цикла.

Это правило справедливо для всех случаев вторичного упрощения жизненных циклов гельминтов вообще (не только когда оно произошло посредством сокращения числа животных-хозяев, но и тогда, когда из цикла выпали вторично известные фазы развития гельминта). Последнее обстоятельство следует из факта, что превращение одной свободной фазы в паразитическую является шагом вперед в эволюции соответствующего вида паразита и как таковое является необратимым, согласно известному закону Долло.¹

Л и т е р а т у р а

- Б е л о п о л ь с к а я М. М. 1968. Гомологические ряды морфологических форм личинок трематод семейства Microphallidae Travassos, 1920. *Паразитолог.*, 2 (4) : 302—305.
- Б о ж к о в Д. 1969. О поливалентных хозяевах гельминтов. *Паразитолог.*, 3 (3) : 253—257.
- Б о ж к о в Д. 1972. Поливалентные хозяева гельминтов. *Изв. на Зоолог. инст. с музей при БАН*, 34 : 105—140.
- Г и н е ц и н с к а я Т. А. 1958. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб. В кн.: *Основные проблемы паразитологии рыб*. Л. : 144—183.
- Г и н е ц и н с к а я Т. А. 1968. Трематоды — их жизненные циклы, биология и эволюция. Изд. «Наука», Л. : 1—411.
- Д о г е л ь В. А. 1962. *Общая паразитология*. Изд. ЛГУ: 1—464.
- З д у н В. И. 1965. Некоторые особенности паразитирования дигенетических трематод. В кн.: *Паразиты и паразитозы человека и животных*. Киев : 226—235.
- П е т р о ч е н к о В. И. 1967. Становление беспозвоночных и позвоночных животных хозяевами трематод в филогенезе. *Зоолог. журн.*, 46 (3) : 317—326.

¹ Считаю своей приятной обязанностью высказать свою благодарность д-ру биологических наук Клаусу Оденингу (Берлин), за ценные указания в связи с настоящей работой.

- Семенова Н. Е. 1968. Гименолепидозы. В кн.: Руководство по микробиологии, клинике и эпидемиологии инфекционных болезней, т. 9. Изд. «Медицина»: 484—492.
- Судариков В. Е. 1971. Явление амфиксении и его роль в эволюции жизненных циклов гельминтов. Тр. гельминтолог. лабор. АН СССР, 22 : 182—188.
- Фрезе В. И. 1965. Стадии онтогенеза и циклы развития протеоцефалат (Cestoda, Proteocephalata). Тр. гельминтолог. лабор. АН СССР, 15 : 185—202.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии, 2. Изд. «Наука», М. : 1—515.
- Baer J. 1972. Tierparasiten — Anpassung, Umwelt, Entwicklung. Kindler — Verlag, München : 3—256.
- Bozkov D. K. 1970. Die polyvalenten Wirte bei den Helminthen und ihre biologische Bedeutung. Angewandte Parasitologie, 11 (3) : 152—156.
- Odening K. 1968a. Obligate und additionalen Wirte der Helminthen. Angewandte Parasitologie, 9 (4) : 196—203.
- Odening K. 1968b. Obligate und additionalen Wirte der Helminthen. Angewandte Parasitologie, 10 (1) : 21—36.
- Odening K. 1969. Entwicklungswege der Schmarotzerwürmer oder Helminthen. Akad. Verlagsgesellschaft Geest u. Portig K.—G., Leipzig : 1—204.
- Odening K. 1974a. Parasitismus — Grundfragen und Grundbegriffe. Akademie — Verlag, Berlin : 1—170.
- Odening K. 1974b. Verwandtschaft, System und zyklus—ontogenetische Besonderheiten der Trematoden. Zool. Jb. Syst., 101 : 345—396.

ON SOME REGULARITIES AT THE SECONDARY
SIMPLIFICATION OF THE LIFE CYCLES OF HELMINTHS

D. K. Bozkov

SUMMARY

On the basis of the analysis of regularities accompanying the secondary simplification of the life cycles of helminths on account of the reduction in the number of the animals—hosts 8 rules have been formulated. They are based on the following important regularities.

1. At the secondary simplification of the life cycles of helminths never fall out the first intermediate host in Trematoda and the definitive host in Nematoda. This phenomenon is suggested to be called «the host stability in the life cycle».

2. Mostly often from the life cycles fall secondarily out those hosts which join in the life cycle at its first complication later.

3. The phase of the helminth having transformed into a parasitic form at the first complication of its life cycle remains the same at the secondary simplification of this cycle.