

О СПОРНЫХ ВОПРОСАХ ТАКСОНОМИИ ТРИХИНЕЛЛ

С. Н. Боев, Б. Шайкенов, Л. А. Соколова

Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата

Оспариваются аргументы противников обоснования новых видов трихинелл (*T. nativa*, *T. nelsoni*) и приводятся морфологические, экологические, зоогеографические, симбиотологические и генетические признаки в пользу видовой самостоятельности названных видов.

Около полутора столетия считалось, что трихинеллез вызывается одним единственным видом паразитических червей *Trichinella spiralis* (Owen, 1835). Но в 1972 г. было описано сразу три новых вида этого рода: *T. nativa* Britov et Boev, 1972; *T. nelsoni* Britov et Boev, 1972; *T. pseudospiralis* Garkavi, 1972. Выделение этих видов вызвало дискуссию среди советских и зарубежных исследователей. Вначале отрицалась вообще реальность существования каких-либо других форм, кроме *T. spiralis* (Геллер, 1972; Madsen, 1974), затем была признана *T. pseudospiralis*, а *T. nativa* — штаммом или разновидностью вида *T. spiralis* (Bessonov et al., 1974; Ermolin, Efremov, 1976; Геллер и др., 1977). Даже наиболее ярый противник выделения новых видов Мадсен (Madsen, 1976) согласился признать их в качестве внутривидовых форм типичного вида *T. spiralis*.

Таким образом, реальность новых форм признали. Спор продолжается только по вопросу о том, какой ранг им присвоить: штамма, разновидности или вида?

Прежде всего отметим, что первый термин не правомочен в систематике гельминтов, а второй — вообще в зоологии и ботанике. Понятие «штамм» широко употребляется в микробиологии и протистологии, но пока не имеет права гражданства применительно к многоклеточным организмам, каковыми являются паразитические черви.

Понятие «разновидность» (*varietas*) в зоологической и ботанической систематике вообще устарело, так как не известно, что оно теперь выражает. Крупнейшие отечественные и зарубежные ученые (Гептнер, 1956; Завадский, 1968; Майр, 1968) указывают, что этот термин стал произвольным, неоднородным и его следует изъять из употребления во избежание путаницы. Правильнее говорить о подвидах и других строго определенных внутривидовых категориях (Завадский, 1968).

Прежде чем рассматривать аргументы противников обоснования новых видов трихинелл, укажем отличительные черты последних. Они сводятся к совокупности морфологических, экологических, зоогеографических, симбиотологических и генетических признаков. Именно комплекс признаков считается в современной эйдологии (учение о виде) необходимым при обосновании видов (Завадский, 1968; Яблоков, Юсуфов, 1976).

1. М о р ф о л о г и ч е с к и е. Морфология всех четырех видов трихинелл в общих чертах одинакова. В деталях пока констатированы следующие отличия:

а) размеры у *T. pseudospiralis* меньше, чем у трех других видов: у самцов имаго — 620—900 мкм против 1000—1800 мкм у трех остальных,

а у самок — 1260—2100 и 1300—3700 мкм соответственно; у мышечных личинок — 620—776 и 617—1004 мкм соответственно;

б) личинка *T. pseudospiralis* не имеет капсулы, а у всех других видов личинки заключены в хорошо развитую фиброзную капсулу;

в) кутикула личинки *T. spiralis* прозрачная (поэтому внутренние органы видны отчетливо), а у личинки *T. nativa* она желтовато-матовая (поэтому внутренние органы видны не отчетливо);

г) форминдекс капсулы (отношение длины к ширине) несколько отличается у разных видов трихинелл: у *T. spiralis* он равен в среднем 1.7—2.3, у *T. nativa* — 1.2—1.5 и у *T. nelsoni* — 1.8—2.2.

2. Экологические. Обязательные хозяева: у *T. spiralis* — домашняя и дикая свинья, крыса, домашняя кошка; у *T. nativa* — хищные млекопитающие, особенно псовые и кошачьи; у *T. nelsoni* — дикие хищные млекопитающие, особенно гиеновые и кошачьи; у *T. pseudospiralis* констатирована естественная зараженность пока только енота-полоскуна, но надо ожидать, что спонтанная зараженность этим видом может быть найдена у плотоядных и всеядных птиц, поскольку в эксперименте эта трихинелла (в отличие от других) проходит у них полный цикл развития (и кишечную и мышечную стадии).

Факультативные хозяева: у *T. spiralis* — хищные млекопитающие — грызуны, насекомоядные; у *T. nativa* и *T. nelsoni* — свинья, крыса, мышь; у *T. pseudospiralis* — не известны. Человек для всех видов трихинелл является факультативным или точнее абортивным хозяином (поскольку он не участвует в циркуляции этих паразитов).

Характер очаговости: у *T. spiralis* — преобладает синантропная, у других видов — природная.

Устойчивость к температурам: *T. nativa* в несколько десятков раз устойчивее к низким температурам по сравнению с другими видами и, наоборот, *T. nelsoni* значительно более устойчива к высоким температурам.

3. Зоогеографические. *T. spiralis* встречается везде в районах свиноводства (кроме Австралии); *T. nativa* — в северной части Евразии и в Северной Америке (что соответствует ее устойчивости к низким температурам); *T. nelsoni* — в южной части Евразии и в Африке (что соответствует ее резистентности к высоким температурам); ареал *T. pseudospiralis* еще не известен (зарегистрирована пока лишь в Дагестане).

4. Симбиотологические: характер заболевания у человека: инкубация при заражении *T. spiralis* короткая, *T. nativa* — длительная; выраженность клинической картины: при инвазии *T. spiralis* — яркая, *T. nativa* — умеренная, *T. nelsoni* — без желудочно-кишечных симптомов; степень поражения внутренних органов: при заражении *T. spiralis* — умеренная, *T. nativa* — тяжелая. Заражение людей видом *T. pseudospiralis* еще не регистрировалось, но, вероятно, вполне возможно.

5. Генетические: скрещивание между *T. spiralis* и *T. nelsoni* иногда возможно, но гибридное потомство малочисленное и частично или полностью бесплодно; другие виды трихинелл между собою не скрещиваются.

Все сказанное выше о названных четырех формах трихинелл свидетельствует о том, что они характеризуются разными генотипами.

Против правомочности новых видов трихинелл выдвигаются следующие аргументы: 1) отсутствие морфологических отличий между ними и типичным видом *T. spiralis*, 2) практически одинаковый кариотип у всех трихинелл, 3) не выраженная серологическая специфичность, 4) неполнота репродуктивной изоляции между *T. spiralis* и *T. nelsoni*.

Попытаемся показать несостоятельность этих аргументов.

1. О недостаточности морфологических отличий. Отвергая правомочность новых видов трихинелл, Мадсен (Madsen, 1976) считает, что они описаны на таксономически недостаточной основе, поскольку морфологически неотличимы. Как видно из приведенного выше описания видов,

по морфологии они действительно очень схожи. Но именно этим или даже полной морфологической идентичностью и характерны виды-двойники (Майр, 1968; Яблоков, Юсуфов, 1976), каковыми являются и рассматриваемые трихинеллы. А между тем авторы, отрицающие самостоятельность новых видов трихинелл, в своих работах совершенно обходят вопрос о видах-двойниках.

Далее, Мадсен утверждает, что описание новых видов ни в коей мере не удовлетворяет требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры. Приведем мнение по этому вопросу такого авторитета — систематика с мировым именем, как профессор Эрнст Майр (США). На запрос одного из авторов настоящей статьи (С. Н. Боева), можно ли без достаточных морфологических отличий, но при хороших других дифференциальных признаках обосновывать новые виды, профессор Э. Майр ответил: «В кодексе нигде не говорится о том, что дифференцирующие признаки должны быть морфологическими» (письмо Майра от 14 января 1975 г.).

2. О серологической специфичности. Серологическая идентификация трихинелл методом микропреципитации *in vitro* в опытах Бессонова с соавт. (1975) показала, что «... *T. pseudospiralis* обладает большей иммуногенной (преципитиногенной) активностью по сравнению с *T. spiralis* и *T. nativa*, которые по этому показателю оказались весьма близкими» (с. 24). Аналогичные результаты получены ими по инвазионности и плодовитости трех упомянутых видов трихинелл, личинки которых были перекрестно истощены в антисыворотках. На основании этих результатов авторы делают вывод о видовой специфичности *T. pseudospiralis* и идентичности *T. spiralis* и *T. nativa*. Между тем, по нашему мнению, это свидетельствует лишь о степени генетической удаленности названных трех видов: более далекой между *T. pseudospiralis*, с одной стороны, и *T. spiralis*, и *T. nativa* — с другой, и более близкой между двумя последними. Использовать эти результаты для точной таксономии пока еще не представляется возможным, так как иммунологический критерий применительно к показателям видового ранга не разработан.

Белозеров (1976) провел опыты серологической идентификации трихинелл видов *T. spiralis*, *T. nativa* и *T. pseudospiralis*, используя реакцию непрямой иммунофлуоресценции (РИФ) с личиночными антигенами и сыворотками свиней, зараженных трихинеллами каждого из названных видов. Он не выявил серологических различий и на этом основании пришел к выводу об идентичности всех форм трихинелл.

Мы полагаем, что результаты исследований Белозерова следует импретировать так же, как и Бессонова с соавторами, именно, что испытанные методики не пригодны для различения видов трихинелл. Ведь РИФ не позволяет дифференцировать даже *T. pseudospiralis*, самостоятельность которой общепризнана.

3. О кариотипе трихинелл. При кариологическом изучении всех четырех видов трихинелл было установлено, что число хромосом у них одинаково: у самок $2n=6$, а у самцов $2n=5$ или $2n=6$. По этому показателю трихинеллы не отличались от *Trichocephalus suis* — родственной нематоды, но из другого рода того же подотряда трихоцефалат, в который входят и трихинеллы.

Размеры и форма хромосом от *T. spiralis*, *T. nativa* и *T. pseudospiralis* также не разнятся. Лишь у *T. nelsoni* отмечены некоторые отличия (Mutafova, Komandarev, 1976).

Одни авторы, изучавшие хромосомы у рассматриваемых гельминтов, ограничились констатацией идентичности кариотипа у трихинелл (Геллер, Гридасова, 1974; Bessonov et al., 1974), другие сделали на этом основании вывод о том, что *T. spiralis* и *T. nativa* являются одним видом (Пенькова, Романенко, 1973) и, наконец, третьи признали, что дифференцировать названные формы трихинелл на микроскопическом уровне не представляется возможным (Бессонов и др., 1975).

Как известно, идентичные кариотипы обычно свидетельствуют о принадлежности сравниваемых форм организмов к одному и тому же виду. Однако кариологический критерий нельзя абсолютизировать. Так, Орлов (1974) указывает, что применительно, например, к млекопитающим хромосомный набор не всегда может быть видовым признаком. Так, у пяти видов кошачьих, исследованных кариологически (лев, тигр, домашняя кошка, гепард и пума), кариотип характеризовался хромосомами, которые имели почти одинаковую, а у льва и тигра идентичную морфологию (Roubin et al., 1973). Романенко (1976) показала, что кариотипические отличия в разных группах трематод могут иметь разное таксономическое значение, являясь в одних случаях характеристикой подвидов или видов, в других — родов, семейств или более крупных таксонов.

В свете сказанного надо прийти к заключению, что обычная методика и техника кариологических исследований не позволяют обнаружить различия в кариотипе у разных форм трихинелл, хотя они, возможно, и имеются.

4. О скрещиваемости. Генетическое единство, показателем которого является скрещиваемость, признается главным критерием вида, поскольку «любой вид представляет собой репродуктивно изолированную систему» (Яблоков, Юсуфов, 1976). А рассматриваемые четыре вида трихинелл все репродуктивно изолированы. Некоторое исключение представляют лишь *T. spiralis* и *T. nelsoni*, но и между ними скрещивание наблюдается не всегда и дает нежизненное, уродливое потомство.

Наиболее серьезное возражение против видовой самостоятельности одного из видов-двойников, именно *T. nativa*, представлено по признаку репродуктивной изоляции. Так, Бессонов и др. (1975) сообщают, что в их опытах наблюдалось скрещивание между *T. spiralis* и *T. nativa* (30.7 и 40.7%). Поэтому они считают *T. nativa* штаммом вида *T. spiralis*. В подтверждении своих данных они ссылаются на аналогичные результаты болгарского исследователя Командарева (1972). Мы не располагаем упомянутой его работой. Однако в более поздних сообщениях Командарев и другие пишут, что штамм трихинелл, используемый в исследованиях Центральной гельминтологической лаборатории Болгарской АН и полученный в 1934 г. от лисицы, относится к *T. nelsoni* (Командарев, Britov, Mihov, 1975; Командарев, Михов, 1977).

Бессонов и др. (1975) высказывают предположение, что разные результаты по скрещиванию *T. spiralis* и *T. nativa* в их опытах и в опытах Бритова (1974) обусловлены, вероятно, методическими причинами: они экспериментировали на линейных мышах, отличающихся высокой восприимчивостью к трихинеллам, а Бритов на нелинейных, с различной восприимчивостью к этим паразитам. Рассматривая разноречивость опытов скрещивания у перечисленных авторов, Командарев и Михов (1977) ссылаются на личное сообщение Бритова, по которому в опытах Бессонова и др. (1975) была, вероятно, смешанная инвазия *T. spiralis* и *T. nativa*. Поэтому при заражении свиней личинки последнего вида через короткое время элиминировались, а остались личинки *T. spiralis*.

Мы полагаем, что не исключена смешанная инвазия *T. spiralis* и *T. nelsoni*, между которыми, как указывалось, скрещивание иногда происходит.

В противовес приведенным выше данным Бессонова с соавторами мы можем указать на четкие результаты о нескрещиваемости видов-двойников трихинелл не только у Бритова, но и у многих исследователей. Если данные Бессонова и др. (1975) основываются на двух опытах с 60 мышами, то данные других — на десятках опытов с тысячами мышей (Воев et al., 1975; Бритов, 1975; Железникова, 1976; Командарев, Михов, 1977; Shaikenov, Tazieva, Hörning, 1977; Sukhdeo, Meerovitch, 1977 и др.).

Подтверждением репродуктивной изоляции видов-двойников является также следующий факт. Трихинеллы из штаммов, поддерживаемых в научных учреждениях Европы и первично происходящих от свиней, скрещивались только с *T. spiralis*. Так и должно быть, поскольку названный вид

специфичен для свиней. Этот вид мы установили в шести пробах от свиней, присланных нам для идентификации из Венгрии (проф. Кашаи и проф. Кобулей), в одной — от свиньи из Югославии (проф. Микачич), от белой крысы из Польши (проф. Павловски), от черной крысы из Чехословакии (д-р Котрлы), от белой мыши из Испании (проф. Каабеиро).

О правильности генетического метода идентификации и, следовательно, об отсутствии скрещиваемости между разными видами трихинелл свидетельствует анализ результатов наших собственных и литературных данных по применению этого метода, проведенный в зоогеографическом аспекте. Этот анализ ясно показывает, что *T. nativa* и *T. nelsoni* имеют обособленные ареалы: первый вид является «северным», а второй — «южным» видом. Первый распространен в северном полушарии, второй — свойствен Африке и южным регионам Евразии.

Следует подчеркнуть, что у этих в общем аллопатричных видов северная и южная границы ареалов перекрываются (в Эстонии, в Таджикской ССР, в южной части Казахской ССР). Иными словами, их популяции здесь симпатричны, т. е. они сосуществуют, не скрещиваясь, в одном и том же регионе, а это доказывает, что они являются видами-двойниками. Таким образом, все сказанное выше подтверждает, на наш взгляд, наличие критерия репродуктивной изоляции у названных форм трихинелл. Это свидетельствует об их валидности как самостоятельных видов.

Вывод о том, что названные четыре формы трихинелл должны рассматриваться не как штаммы или варианты, а как виды, имеет не только теоретическое, но и сугубо прикладное значение. Никак нельзя согласиться с Мадсенем (1976), который пишет, что значение этой дискуссии преувеличено, поскольку люди-де заражаются всеми формами трихинелл. Дело в том, что разные трихинеллы вызывают разные особенности в патологии и терапии вызываемых ими заболеваний у людей (Forrester et al., 1961; Озерецковская, 1967; Железникова, 1976), которые необходимо принимать во внимание в клинической практике.

В заключение мы приходим к следующим выводам.

1. В результате дискуссии признано, что имеется не одна, а по крайней мере четыре самостоятельные формы трихинелл.

2. Мнения о таксономическом ранге названных форм расходятся. Участники дискуссии (за исключением Мадсена) признали правомочность вида *T. pseudospiralis* (кроме типичного *T. spiralis*); формы *T. nativa* и *T. nelsoni* одни считают «штаммами» или «разновидностями», другие (как и авторы) рассматривают их как валидные виды, поскольку они различаются по комплексу признаков, главный из которых — нескрещиваемость.

Л и т е р а т у р а

- Белозеров С. Н. 1976. Серологическая идентификация штаммов и видов трихинелл методом реакции непрямой иммунофлуоресценции (РИФ). — Бюлл. ВИГИС, М., 18 : 5—8.
- Бессонов А. С., Пенькова Р. А., Успенский А. В. 1975. Изучение видовой самостоятельности трихинелл и эпизоотологическая роль природных штаммов. — Тр. ВИГИС, М., 22 : 15—27.
- Бритов В. А. 1974. Результаты гибридизации трихинелл. — В кн.: Борьба с болезнями животных на Дальнем Востоке. Благовещенск, 42—47.
- Бритов В. А. 1975. Эволюция *T. spiralis* в формировании синантропных очагов трихинеллеза в СССР. — В кн.: Тр. 2-го Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Изд. МГУ, М. : 277—279.
- Геллер Э. Р. 1972. О гостальной специфичности паразитических нематод в свете филогенетического параллелизма эволюции паразита и его хозяина. — Науч. тр. Курского госпед. инст. Курск, 13 (106) : 5—13.
- Геллер Э. Р., Гридасова Л. Ф. 1974. К вопросу о кариотипе и овогенезе *Trichinella spiralis* (Owen, 1835). — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 43 (3) : 324—326.
- Геллер Э. Р., Малыгина А. Н., Силакова Л. Н., Тимонов Е. В. 1977. Морфо-физиологические критерии таксономической самостоятельности вида *Trichinella pseudospiralis* Garkavi, 1972. — Паразитология, 11, (2) : 113—115.

- Гептнер В. Г. 1956. Предисловие к русскому изданию. — В кн.: Э. Майр, Э. Линсли, Р. Юзингер. Методы и принципы зоологической систематики. ИИЛ, М.: 5—9.
- Железникова В. В. 1976. Определение видовой принадлежности трихинелл, циркулирующих на территории Хабаровского и Приамурского краев и значение выявляемых видов в эпизоотологии трихинеллеза. — В кн.: Гельминтозы Дальнего Востока. Хабаровск, 3: 43—51.
- Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Изд. «Наука», Л.: 1—404.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Изд. «Мир», М.: 1—597.
- Озерецковская Н. Н. 1967. Трихинеллез, патогенез и основы терапии. Автореф. докт. дис. М.: 3—44.
- Орлов В. Н. 1974. Кариосистематика млекопитающих. Изд. «Наука», М.: 1—200.
- Пенькова Р. А., Романенко Л. Н. 1973. Изучение хромосом трихинелл. — Тр. ВИГИС, 20: 133—142.
- Романенко Л. Н. 1976. Сравнительное кариотипическое исследование трематод. Автореф. канд. дисс. М.: 3—23.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. 1976. Эволюционное учение. Изд. «Высшая школа», М.: 1—335.
- Bessonov A. S., Penkova R. A., Uspensky A. V., Belozero S. N. 1974. On the self dependent position of *Trichinella* species. Third ICP, Proc., 2: 662—664.
- Boev S. N., Shaikenov B., Tazieva Z. Ch. 1975. Sibling-species of *Trichinella* in Kazakhstan and Middle Asia. — Second european multicolloquy of Parasitology, Trogir 1—6 sept., 1975: 80—81.
- Ermolin G. A., Efremov E. E. 1976. Immunochemical criteria in *Trichinella* taxonomy. Fourth ICT: 8—9.
- Forrester A. T., Nelson G. S., Sander G. 1961. The first record of an outbreak of trichinosis in Africa, South of the Sahara. — Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 55: 503—513.
- Komandarev S., Britov V., Mihov L. 1975. Identification of two *Trichinella* strains from Bulgaria. — Comptes rendus de l'Acad. bulgare des Sciences, 28 (II): 1541—1542.
- Командарев С., Михов Л. 1977. Върху видовата принадлежност на два трихинелни щама в България. — Хельминтология. 3. София: 46—54.
- Madsen H. 1974. The principles of epidemiology of *Trichinelliasis* with a new view of the life cycle. — *Trichinellosis Proc.*, N. Y.: 615—638.
- Madsen H. 1976. On species of *Trichinella*. Abst. of 4-th Int. Conf. on *Trichinellosis*, Poznan, Poland: 5—6.
- Mutafova T., Komandarev S. 1976. On the karyotype of a laboratory *Trichinella* strain from Bulgaria. — *Z. Parasitenk.*, 48: 247—250.
- Roubin M., Grouchy J. M., Klein M. 1973. Les féliдés evolution chromosomique. — *Ann. genet.*, 16, (4): 233—245.
- Shaikenov B., Tazieva Z. Ch., B. Hörning. 1977. Zur Ätiologie der Naturherd-Trichinellose in der Schweiz. — *Acta Tropica*, 34: 327—330.
- Sukhdeo M. K., Meerovitich E. 1977. Comparison of three geographical isolates of *Trichinella*. — *Canadian J. of Zoology*, 55, (12): 2060—2064.

A DISPUTABLE QUESTION OF THE TAXONOMY OF TRICHINELLAE

S. N. Boev, B. Shaikenov, L. A. Sokolova

S U M M A R Y

As a result of the discussions it has been acknowledged in literature that there exist at least four separate forms of *Trichinella* in nature but not one.

The opinions on the taxonomic ranks of the mentioned species differ: *T. pseudospiralis* is considered by some authors to be competent (except typical *T. spiralis*) while the species *T. nativa* and *T. nelsoni* are considered to be «strains» or «varieties». Others as well as the authors of the paper consider them to be distinct species because they differ in a number of characters the main of which is the absence of interbreeding.