

*Проф. Р. С. ЧЕБОТАРЕВ.*

## **О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ В МИРЕ ЭНДОПАРАЗИТОВ.**

(А в т о р е ф е р а т).

После того, как на земном шаре появилась живая материя с ее неотъемлемым атрибутом обмена веществ, в котором ассимиляторная фаза преобладала над диссимиляторной, происходил рост живой материи. Увеличение объема живой материи неминуемо влекло за собой нарушение соотношения ее поверхности к массе, ибо по мере роста организма нуждающаяся в пище масса растет в кубе, а питающая эту массу поверхность только в квадрате. И как наиболее простое преодоление указанного выше противоречия явилось деление, или иначе говоря, размножение живой материи.

Размножающиеся организмы постепенно заселяли собой все доступные места обитания, а так как условия в разных биотопах были различны, то это и явилось одной из причин дифференциации форм живой материи. Далее, по мере количественного нарастания различных членов биотопа, контакт между отдельными индивидуумами становился наиболее тесным, а отсюда возможность встреч и столкновений между ними более вероятный.

На определенной исторической стадии развития живых существ им пришлось приспособляться не только к мертвой, но уже и живой среде их окружения, а это в значительной степени усложнило и обострило борьбу за существование. Борьба за существование породила различные виды взаимоотношений между организмами и в том числе паразитические, когда одни организмы для временного или постоянного обитания начали поселяться на поверхности или внутри тела других организмов, используя этих последних не только как место поселения, но и как источник питания. А так как паразитические взаимоотношения между организмами оказались биологически весьма выгодными для паразитов, то они не только закрепились в природе, но и приняли грандиозные масштабы.

Несомненно, что наша планета равно, как и все в мире

существующее, претерпевает свои возрастные изменения. Для земли они выражаются в постепенном остывании раскаленной массы ядра, изменении стратосферы, атмосферы, дисперсии некоторых видов энергии и т. д. И эти изменения как самой планеты, так равным образом и изменения, происходящие в космосе, отражаются на климате, (последний постепенно или скачкообразно меняется). А с изменением климата изменяются условия существования живых организмов. С изменением условий в свою очередь изменяются и формы живой материи, ибо форма есть результат условий. Филогенетическое развитие представляет собой не что иное, как процесс приспособления к условиям существования. В силу приспособления к изменяющимся условиям климата и качеству пищи, вследствие конкуренции особей одноименного и сопредельных видов, нуждающихся в одинаковых условиях существования, под влиянием естественных врагов и паразитов происходит смена форм живой материи. Действие противоречивых тенденций и сил приводит через естественный отбор к более сложным и совершенным животным организмам, с соблюдением определенной преемственности при этом.

Ныне живущие формы позвоночных, давшие приют многим тысячам различных паразитических организмов, прошли длительную эволюцию, начиная с одноклеточного существа архейской эры — кишечнополостных, червей, моллюсков, членистоногих-кембрия, низших позвоночных в виде рыб-силура костистых рыб девона; земноводных карбона; и примитивных млекопитающих мезозоя и, наконец, высокоорганизованных существ кайнозоя. За многие миллионы лет своей эволюции в разных условиях, различных биоценозах, настоящие дефицитные хозяйства по мере изменения собственных организмов, несомненно, меняли также и фауну своих паразитов. Изменения в фауне паразитов отдельных видов животных происходили и происходят не только за счет дифференциации на дочерние виды старых, ранее приспособившихся к паразитизму в данном хозяине паразитов. Но кроме этого организмы хозяев на разных этапах своего развития как бы обрастали все новыми и новыми формами паразитов, которых они отчасти заимствовали из числа свободноживших форм, заглатывая их в разных стадиях развития с кормом или питьем в свой желудочно-кишечный тракт, но главным образом заполучают (и заполучали) от других процветающих или вымирающих хозяев уже в виде готовых паразитов. При этом вполне возможно, что такой обмен в разные эпохи мог осуществляться не только между более или менее родственными видами хозяев, но и далеко друг от друга отстоящими, позвоночные могли заимствовать паразитов беспозвоочных или, наоборот, беспозвоочные инвазироваться молодыми стадиями паразитов позвоночных и т. д.

Проф. А. П. Маркевич (1944) пишет: «Паразитофауна человека и домашних животных формировалась прежде всего из комплекса паразитов, унаследованных каждым видом от своих диких предков. Тщательный анализ отдельных представителей этой паразитофауны часто дает возможность отличить древних, первичных паразитов данного вида хозяина от паразитов вторичных».

Фауна паразитов позвоночных настоящего периода весьма разнообразна в смысле времени происхождения отдельных составляющих ее представителей. Паразитический стаж для разных паразитов весьма различен: от чрезвычайно древних форм, какими являются *Spogozoa Acanthacephola* и др. и кончая совсем молодыми паразитами из отряда *Rhabdiasata*, представляли некоторых родов из *Strongylata* и т. д. находящихся еще на пути приспособления к паразитизму.

Отсюда настоящее состояние развития паразитизма мы должны рассматривать, с одной стороны, как процесс чрезвычайно длительной многомиллионной эволюции системы паразита-хозяина, а с другой и как что-то молодое, еще находящееся в разных стадиях становления.

Хотя паразитология пока еще располагает незначительными данными как в отношении времени приспособления к паразитизму разных групп паразитов, так равно и какими путями шло это приспособление к различным хозяевам, от каких именно групп свободно живущих или вымерших организмов произошли различные группы ныне живущих паразитов, каковы их генетические ряды и т. д. Одним словом, филогенетические взаимоотношения между различными группами как самих паразитов, так и тем более между паразитами и свободно жившими и живущими близкими им формами остаются еще недостаточно выясненными. Это находит свое объяснение в том, что обычно в таких случаях палеонтология, дающая прямые доказательства в виде ископаемых, здесь мало что объясняет, т. к. ее летопись пестрит громадными белыми пятнами: Данные палеонтологии с несомненностью говорят лишь о том, что паразитизм чрезвычайно древнее явление, о чем красноречиво свидетельствуют ископаемые паразитических червей: филярии в теле насекомых, часто встречающиеся в олигоцене, представителей *Myzostomatidae*, паразитов морских лилий, начиная от каменно-угольного периода и до наших дней, и особенно серпул-паразитов различных животных, в изобилии встречающихся в ископаемых не только третичной, но и значительно более древних систем, как меловой, юрской, каменноугольной и даже силурийской (Циттель, 1924).

Предки настоящих эндопаразитов были, как правило, существами невысокоорганизованными, принадлежащими либо к одноклеточным, либо низшим многоклеточным и в своем

подавляющем большинстве, лишенным целомической полости, а в силу этого и не имеющим ни дыхательной, ни кровеносной системы. Простота строения тела, а отсюда его большая пластичность дала возможность предкам ныне живущих эндопаразитов сравнительно легко перейти от свободного, сопрозойного образа существования к паразитизму в кишечнике и других органах хозяина, часто лишенных свободного кислорода.

Предки эндопаразитов, поселяясь в те или иные участки организма хозяина, постепенно адаптировали организацию своего собственного тела к условиям среды их нового места поселения. А так как условия эндопаразитической жизни резко отличны от условий свободного образа существования, то естественно, что с переходом того или иного организма к паразитизму в нем должны были произойти значительные морфологические и биологические изменения. При этом морфологические изменения обусловлены, с одной стороны, обилием пищи эндопаразита, который, поселяясь в тонком кишечнике или тем более в тканях и крови своего хозяина, буквально плавает в пище, к тому же не только обильной по количеству, но питательной и легко воспринимаемой; отсюда, эндопаразиту нет надобности тратить мускульную и нервную энергию на поиски пищи. Постоянная температура, одинаковый химизм и одинаковая реакция среды обитания, отсутствие естественных врагов, от которых следует убегать или укрываться, отсутствие света делают эндопаразита в большинстве случаев существом мало подвижным, флегматичным. А вследствие малоподвижности наступает постепенная атрофия мускулатуры и других органов активного движения (жгутиконосцы теряют жгуты, мионемы; реснитчатые-реснички; клещи и раки — конечности и т. д.).

Отсутствие света в среде обитания эндопаразитов приводит их к потере зрения у взрослых особей.

Потеря зрения, недостаточность или слабость внешних раздражителей, малоподвижность влекут за собой упрощение нервной системы.

Благодаря легкости восприятия и удобоваримости пищи у эндопаразитов по мере увеличения их паразитического стажа, постепенно атрофируются и пищеварительные органы. так у многих паразитов одноклеточных исчез цитостом, цитофаринкс, пищеварительная вакуоль, а у некоторых филарий во взрослом состоянии наступает облитерация анального отверстия, а у колючеголовых, цестод и цестодарий, даже атрофировались пищеварительные органы. У эндопаразитов наблюдается ясно выраженная тенденция перехода от активного захвата с последующим пищеварением оформленной пищи к пассивному восприятию всей поверхностью тела уже готовой пищи, доведенной до аминокислот, моносахаридов,

жирных кислот, растворенных минеральных веществ и витаминов.

У организмов с переходом их к паразитизму наступает не только ослабление некоторых органов, служивших им во внешней среде для несения активных фенотипических функций, но даже полная атрофия целых систем, т. е. здесь наблюдаем ясно выраженный морфофизиологический регресс, усиливающийся по мере увеличения паразитического стажа того или иного эндопаразита.

Однако, несмотря на достаточно выраженный морфологический регресс у эндопаразитов, их отнюдь нельзя причислить к группе вымирающих, вырождающихся организмов, наоборот, они, будучи, хорошо приспособленными к спокойной и изобилующей удобоусвояемой пищей среде, обладают колоссальной генетической потенцией, дающей им возможность прогрессивно увеличивать численность своих потомков. Следовательно, изменение образа жизни (перемена свободного сапрозойного на паразитический) оказалось для паразитов, несмотря на их адаптивный морфофизиологический регресс, значительным биологическим прогрессом.

Эндопаразиты путем естественного отбора, ценя миллионы жизней своих собратьев, адаптировали строение и физиологию своего тела к узко специфическим условиям среды организма своего хозяина, потеряв при этом целый ряд органов, необходимых для свободного существования, и этим постепенно, но раз и навсегда порвали с сапрозойным, свободным образом жизни, тесно связав свою жизнь с жизнью питающего их хозяина. В силу такой тесной зависимости существования эндопаразита от организма своего хозяина, предоставляющего для него все необходимое для жизни, мы наблюдаем как общее правило, что взрослые, не инцистированные формы эндопаразитов умирают одновременно со смертью их хозяина и лишь некоторые из них способны пережить гибель своего хозяина на несколько часов и реже на несколько суток, однако спустя то или иное время они обязательно погибают. Или иначе говоря, взрослые формы эндопаразитов (эндогельминтов) не могут существовать вне организма своего хозяина и не могут во взрослом состоянии переходить из одного организма в другой. И вот эта тесная зависимость жизни эндопаразитов от жизни их хозяев явилась причиной серьезных биологических последствий.

Одним из таких последствий можно считать и впервые в 1879 году сформулированный Лейкартом закон: «молодь эндопаразитов не может развиваться в том же организме, где живут их родители, не побывав предварительно во внешней среде». Иными словами зародыши гельминтов в виде яиц, или же готовых личинок, должны быть выброшены из организма, в котором живут их родители, во внешнюю среду

и, только пробывши некоторое время в этой последней, они могут возвратиться снова в другой или в тот же самый организм, где уже в состоянии будут достичь половой зрелости. Причем этот закон не ограничивается только гельминтами, как об этом писал Лейкарт, он распространяется также и на многих других эндопаразитов, принадлежащих к иным группам животного царства. В отношении гельминтов этот закон имеет лишь несколько исключений.

Лоосс (1892) находит объяснения этому закону в том, что «в результате происходящего вследствие этого скопления паразитов в одном и том же хозяине через короткое время было бы в опасности здоровье и жизнь последнего, а вместе с тем и дальнейшее существование самих паразитов. Это имеет значение не для одного только индивида, но для всех, которые случайно подбирают паразита: через более или менее продолжительное время все представители данного вида животного хозяина должны были бы быть истреблены. Как устранившееся это явление, мы находим у наших паразитов совершенно общий закон, что молодые никогда не вырастают рядом с родителями, по крайней мере, никогда не достигают рядом с ними своего полного развития, но всегда оставляют место обитания последних и должны искать нового хозяина прежде, чем они станут опять способными к размножению».

Аналогичной по этому же вопросу точки зрения придерживаются и Келлер, Мордвилко, Северцев, Графф и Линстов и др.

Расселение эндогельминтов в пространстве происходит целиком и полностью в молодых стадиях. Молодь эндогельминтов, как правило, должна выходить во внешнюю среду, ибо продолжая размножаться расти на месте своего рождения одновременно с естественной смертью хозяина неминуемо должна была бы погибнуть молодь и все взрослые, находившиеся в нем гельминты, следовательно данный вид был бы поставлен под угрозу быстрого вымирания. Известно, что жизнь любого вида и его победа в борьбе за существование обеспечивается не только размножением, но и не в меньшей степени эта победа зависит также и от распространения вида в пространстве, т. е. расселения его на новые места обитания, в данном случае заражения новых хозяев. Отсюда следует, что закон Лейкарта или выселение молодежи эндогельминтов и некоторых других эндопаразитов во внешнюю среду следует рассматривать, как необходимость, вытекающую из самой сущности эндопаразитизма.

Излишним будет доказывать то, что эта необходимость возникла из случайностей и далее путем естественного отбора была закреплена и передана в наследство. Организмы, у которых не появилось таких признаков (или которые не подчинились этой закономерности), были стерты с лица земли как

неприспособленные к условиям эндопаразитизма. Причем эта необходимость реализуется вследствие тех или иных случайностей. Случайности, претворяющие в жизнь эту закономерность могут быть различными, в зависимости от особенностей условий, в которых реализуется данная закономерность. Закономерность более постоянна как во времени, так и в пространстве в сравнении с теми случайностями, с помощью которых она осуществляется. И действительно, если посмотреть с этой точки зрения на то, как претворяется в жизнь закономерность Лейкарта среди эндогельминтов, так мы увидим, что в разных случаях эта необходимость реализуется по-разному. В одних случаях, особенно у более молодых эндопаразитов, она претворяется в жизнь с помощью основного биогенетического закона Мюллера-Геккеля (онтогенез повторяет филогенез), т. е. когда молодь эндогельминтов в виде яиц или уже готовых личинок непосредственно выходит во внешнюю среду где претерпевает те или иные превращения и далее инвазирует новых хозяев избранного ими вида животных. В других же случаях, а именно там, где имеет место каннибализм среди дефинитивных хозяев, та же закономерность, но реализуется совершенно иным способом. Например, личинки *Trichinella spiralis* не выходят из кишечника во внешнюю среду, а поступают в ток лимфы и крови того же организма, в котором живут их родители. Током крови заносятся в поперечнополосатую мускулатуру этого же хозяина, там растут, облекаются капсулой, выделяемой тканями организма хозяина. Поступившие в кровь и мышцы личинки *Trichinella spiralis* вызывают заболевание своего хозяина. Инвазирование крысы (как, вероятно, основные и начальные хозяева *Trichinella spiralis*), будучи больными и слабыми, легко делаются жертвами каннибализма со стороны своих здоровых голодных собратьев. Из заглоченных с мясом личинок *Trichinella spiralis* разовьются в кишечнике до этого здоровых мышей и крыс половозрелые *Trichinella spiralis*, которые отродят в свою очередь живых личинок в лимфу и кровь. Личинки попадут в поперечнополосатую мускулатуру, с которой их съедят другие мыши и крысы и таким путем этот гельминт довольно успешно распространяется в пространстве.

В третьих случаях та же необходимость осуществляется совершенно иначе: здесь мы имеем в виду многих представителей из отряда Filariata. Гельминты данного отряда, будучи паразитами замкнутых полостей или глубинных тканей своих хозяев, живя в которых они не имеют непосредственного общения с внешней средой, осуществляют выход их личинок из организма хозяина и дальнейшее инвазирование ими новых организмов с помощью кровососущих насекомых.

А если посмотреть на реализацию этой же необходимости среди представителей эндопаразитов типа простейших, то там

мы встретимся с еще большим разнообразием ее осуществления.

Закон Лейкарта отображает постоянные отношения между организмами хозяев и организмами паразитов, приспособившихся к паразитированию во внутренних средах своих хозяев. Этот закон представляет одно из частых постоянных проявлений эндопаразитизма гельминтов, возникшего на определенных этапах исторического развития органического мира. Этот закон непрерывно изменяется в своих проявлениях с изменениями организмов, отношения которых он отображает, т. е., короче говоря, этот закон историчен и диалектичен.

Молюдь эндопаразитов, как несущая функции распространения вида в пространстве в виде ли яиц, или уже готовых личинок, теми или иными путями, должна выходить из данного организма во внешнюю среду и уже из внешней среды инвазировать других подходящих дефинитивных хозяев. Внешняя же среда, будучи резко отличной по своим биологическим и физико-химическим свойствам от той среды, где живут взрослые эндопаразиты, не особенно гостеприимно встречает попадающих в нее зародышей. Под действием неблагоприятных физико-химических факторов, естественных врагов и конкурентов громадный процент молоди эндогельминтов падает жертвой этой острой борьбы за существование, и лишь незначительной части из них удается снова возвратиться в организм своих хозяев, тем более, что этот возврат, даже для оставшихся в живых является делом довольно трудным. Как следствие этого, мы видим значительное увеличение плодовитости у эндопаразитов, которая явилась результатом естественного отбора наиболее плодовитых особей того или иного вида эндопаразитов и постепенного вымирания их менее плодовитых собратий.

Насколько колоссальна плодовитость большинства эндопаразитов можно судить на основании таких примеров: *Ascaris lumbricoides*, согласно подсчетам Эшрихта, ежегодно выделяет около 64 миллионов яиц, а *Taeniarhynchus saginatus*; по подсчетам Штрома (1938), обладает еще большей плодовитостью, выделяя ежегодно около 440 миллионов онкосфер. Не менее плодовиты и многие эндопаразиты из типа простейших, например *Theileria ovis*, по Якимову, на высоте заболевания инвазировано до 95% эритроцитов крови, находясь в каждом зараженном эритроците по 2—4 и больше паразита; не отстают в этом отношении и пироплазмы, кокцидии и многие другие эндопаразиты. Причем значительная плодовитость не является только свойством, присущим одним эндопаразитам, она наблюдается в природе во всех тех случаях, когда распространение того или иного вида в пространстве осуществляется только молодыми формами, как это имеет место у большинства многолетних растений, всю



жизнь неподвижно сидящих на одном месте, или мало подвижных животных, каковыми являются прикрепленные моллюски, гидроиды, усоногие раки, каралловые полипы и некоторые другие.

Вообще говоря о количестве, следует сказать, что оно всегда появляется на сцене жизни там, где в силу тех или иных причин шансы на успех бывают малы. Например, возможность встречи сперматозоида с яйцеклеткой невелика, и здесь мы видим, что на одну яйцеклетку приходится сотни миллионов сперматозоидов. Для оплодотворения одного пестика растения выделяют биллионы пыльцы.

В этом отношении особенно демонстративны сравнения плодовитости у различных групп животного царства в связи с процентом их выживаемости.

В природе достаточно выражена закономерность: чем выше процент гибели того или иного вида животных, тем выше их плодовитость и, наоборот, чем меньше гибель, тем ниже плодовитость.

Достижению столь неимоверной плодовитости эндопаразитов, в частности эндогельминтов, прежде всего способствовало изобилие легко усвояемой и питательной пищи, при отсутствии затраты энергии на передвижение, самосогревание и т. д. За счет атрофии ряда органов, ставших ненужными гельминту при его эндопаразитическом существовании, у эндогельминтов гипертрофировались половые органы; большая часть энергии эндогельминтов сублимировалась на продукцию яиц. Однако усиление питания, увеличение размеров половых органов, стробилиция цестод, гермафродизм, удлинение жизни эндопаразитов, укорочение стадий развития, педогенез и другие приспособления, способствующие усилению плодовитости, все же оказались явно недостаточными для достижения такой сказочной плодовитости, какой обладает большинство из нынеживущих эндопаразитов.

Для увеличения плодовитости понадобилось еще одно чрезвычайно важное приспособление-уменьшение размеров откладываемых самками или гермафродитными особями эндогельминтов яиц. Увеличение плодовитости многих эндопаразитов в значительной степени зависело от уменьшения размеров выделяемых данным паразитом яиц. В настоящее время мы наблюдаем, как правило, у гельминтов: чем больше плодовитость того или иного эндопаразита, тем меньше откладываемые этим паразитом яйца.

Уменьшение размеров яиц не только способствовало увеличению плодовитости гельминтов, но оно также способствовало и лучшему распространению их в пространстве, так как малые яйца легче могут быть разносимы ветром с пылью, текущей водой ручьев и рек, насекомыми, на шерсти животных и т. д.

Зависимость размеров яиц от их количества была подчеркнута давно. Еще в 1858 г. Ван-Бенеден писал следующее: «Если яйца немногочисленны, то они содержат в себе более материалов для развития зародыша».

Проф. П. Иванов (1937) по этому же поводу пишет: «Как общее правило, можно констатировать, что формы с богатыми желтком яйцами, откладывают яйца меньше, чем формы с мелкими и более бедными желтком яйцами».

Такая закономерность наблюдается не только в мире эндопаразитов, но она имеет также место и во многих других случаях. Так, например, если взять некоторые пресноводные организмы: пресноводную гидру, пресноводных раков, ракушек и родственных этим же животным морских организмов (морских гидроидов) морских улиток, ракушек, раков и др.), то увидим, что плодовитость морских животных больше плодовитости одноименных, или родственных им, пресноводных организмов, но зато и размер яиц морских животных меньше размеров яиц пресноводных. Это легко может быть объяснено тем обстоятельством, что молодь обитателей морей, будучи подверженной большому количеству неприятных случайностей, гибнет в большем проценте по сравнению с молодью более спокойных, а поэтому менее изобилующих опасностями мелководных пресноводных бассейнов.

Произведя вычисление отношения объема тела к объему яиц некоторых взятых для этого эндо- и эктопаразитов животных, человека и сельскохозяйственных растений, получаем интересные данные, приводимые в табл. 1.

Отношения объема тела паразитов к объему их яиц.

| №№  | Название паразитов                                                | V тела    | V яйца    | $\frac{V \text{ Тела}}{V \text{ яйца}}$ |
|-----|-------------------------------------------------------------------|-----------|-----------|-----------------------------------------|
| 1.  | <i>Demodex canis</i> (Leidig, 1859)                               | 0,000397  | 0,0000268 | 15,11                                   |
| 2.  | <i>Linguatula lanceolata</i> Shaber, 1757)                        | 7850,0    | 0,000231  | 33982683,9                              |
| 3.  | <i>Haematopinus suis</i> (Lin, 1758)                              | 19,10219  | 0,27318   | 69,93                                   |
| 4.  | <i>Hypoderma lineatum</i> (Vill)                                  | 225,125   | 0,017806  | 12643,2                                 |
| 5.  | <i>Gastrophilus haemorrhoidalis</i> (Zn)                          | 125,6     | 0,02831   | 4436,6                                  |
| 6.  | <i>Magetiola destructor</i> (Say, recensкая муха)                 | 6,081875  | 0,016349  | 310,84                                  |
| 7.  | <i>Tylenchus tritici</i> (Sttibusch, 1799)                        | 0,088315  | 0,0004005 | 220,51                                  |
| 8.  | <i>Fleterodera humulis</i> (Phil, 1934)                           | 0,0537769 | 0,0001478 | 363,88                                  |
| 9.  | <i>Diplogaster brevicauda</i> (Kotfon, 1921)                      | 0,0011775 | 0,0000903 | 13,04                                   |
| 10. | <i>Tylenchus radicolica</i> (Greef, 1872)                         | 0,02355   | 0,0000677 | 347,85                                  |
| 11. | <i>Amidostomum nodulosum</i> (Rud, 1803)                          | 1,413     | 0,035189  | 40,12                                   |
| 12. | <i>Rhabdiasata donbass</i> (Skjalin Schultz et Ssserbimoff, 1926) | 0,00785   | 0,0000366 | 214,58                                  |

| №№  | Название паразитов                                                  | В тела    | В яйца      | В Тела<br>В яйца |
|-----|---------------------------------------------------------------------|-----------|-------------|------------------|
| 13. | <i>Strongyloides stercoralis</i> (Bavay, 1877) паразитическая среда | 0,20052   | 0,0000234   | 8526,5           |
| 14. | <i>Strongyloides stercoralis</i> свободно живущие                   | 0,0019625 | 0,00007418  | 26,44            |
| 15. | <i>Nematodirus spathiger</i> (Raib, 1896)                           | 0,735939  | 0,0018646   | 395,6            |
| 16. | <i>Bunostomum trigonocephalum</i> (Rud, 1808)                       | 4,3175    | 0,00008124  | 5314,5           |
| 17. | <i>Dictyocaulus filaria</i> (Rud, 1809)                             | 18,04244  | 0,0064056   | 2816,7           |
| 18. | <i>Cooperia surnabada</i> (Antipin, 1931)                           | 0,45216   | 0,0000778   | 5811,8           |
| 19. | <i>Ostertagia ostertagi</i> (Stilas, 1892)                          | 1,108102  | 0,00004487  | 24695,8          |
| 20. | <i>Haemonchus contortus</i> (Rud, 1803)                             | 8,446     | 0,0000336   | 251964,2         |
| 21. | <i>Metasrongulus elengatus</i> Dryard, 1845)                        | 2,884875  | 0,00003146  | 91064,4          |
| 22. | <i>Parafilaria bovicola</i> (Tuñagui, 1934)                         | 4,3273125 | 0,000021666 | 199677,5         |
| 23. | <i>Drascheia negastoma</i> (Rud, 1819)                              | 0,523214  | 0,00002093  | 723905,7         |
| 24. | <i>Setaria labiata - papillosa</i> (Alessondrim 1838)               | 39,740625 | 0,0000199   | 1986433,7        |
| 25. | <i>Sphyrnura dichooligorebis</i> (Alvey, 1933)                      | 0,03      | 0,01055     | 2,84             |
| 26. | <i>Dierocoelium lanceatum</i> (Stiles et Hassal, 1896)              | 1,8       | 0,0000212   | 84905,6          |
| 27. | <i>Fasciola hepatica</i> (Lin, 1758)                                | 35,0      | 0,000333    | 105100,0         |
| 28. | <i>Hymenolepis nana</i> (Sieb, 1854)                                | 1,4       | 0,0000313   | 17201,7          |
| 29. | <i>Anoplocephala perfoliata</i> (Goeze, 1782)                       | 200,0     | 0,000263    | 746268,6         |
| 30. | <i>Moniezia ex pansa</i> (Rud, 1810)                                | 3600,0    | 0,0000871   | 41331802,5       |
| 31. | <i>Dipyllobothrium latum</i> (Linnaeus, 1758)                       | 24000,0   | 0,0000742   | 322450134,7      |

Отметим общие положения вытекающие из данной таблицы.

1. Размеры яиц ectoparasитов и паразитов сельскохозяйственных растений больше размеров яиц родственных им групп endoparasитов животных и человека.

2. Чем больше endoparasитический стаж того или иного паразита, тем больше его плодовитость и меньше объем выделяемых им яиц или, иначе говоря, объем выделяемых endoparasитом яиц обратно пропорционален количеству выделяемых данным паразитом яиц (чем больше объем яиц, тем меньше их количество и наоборот).

Следовательно, одновременно с увеличением плодовитости, столь необходимой для повышения шансов в борьбе за существование, у endoparasитов уменьшилось количе-

ство откладываемых в яйца питательных веществ.

По закону Ломоносова-Лавуазье в природе ничто не возникает из ничего и ничто не превращается в ничто. Применив этот закон к эндогельминтам и некоторым другим эндопаразитам, мы можем сказать, что при наличии небольшого количества питательных веществ в яйце из него не может вылупиться развитое вполне оформленное, напоминающее собой взрослую особь существо, так как для этого нехватит строительных материалов (питательных веществ).

Эта зависимость степени развития молодых личиночных форм от количества питательного материала закладываемого в яйцо, была подмечена Бальфуrom еще в семидесятых годах прошлого столетия.

Если с этой точки зрения посмотреть на животный мир, так мы найдем ей много подтверждений. Например, птицы по характеру воспроизведения себе подобных делятся на две большие группы: птенцовых и выводковых. Птенцовые обычно откладывают яйца с небольшим количеством желтка и белка в сравнении с выводковыми, откладывающими яйца с большим количеством питательных веществ. Поэтому у птенцовых вылупляются детеныши голыми, беспомощными, неспособными к самостоятельному существованию. У выводковых же из яиц выходят уже вполне сформированные, напоминающие собой взрослых птиц птенцы. Они обычно сразу же по выходе из оболочек ведут активный образ жизни.

Среди типа червей, например, у представителей из класса турбеллярий, наблюдаем у тех видов, у которых размеры яиц больше, а следовательно и сами яйца богаче питательными веществами, развитие прямое без метаморфоза (представители подотряда *Asotylaea* и др.), а у тех видов, у которых яйца содержат меньше питательных веществ, развитие протекает с метаморфозом (представители подотряда *Cotylea* и др.).

Ектопаразитические, моногенетические трематоды, откладывающие яйца, богатые питательными веществами, развиваются прямым путем.

Что же касается дигенетических трематод, цестод, колючеголовых и нематод, паразитирующих в теле животных и человека, то все они откладывают яйца весьма небольших размеров и как следствие этого развиваются с метаморфозом.

Известно, что самостоятельная активная борьба за существование организма начинается с момента выхода его из оболочек яйца. Так как в яйцевых оболочках подавляющего большинства эндопаразитов запасы питательных веществ, предназначенных для строения и питания тела молодого эндопаразита, незначительны, то вполне естественно, что из яйцевых оболочек зародыши эндопаразитов не могут выходить

вполне развитыми и сильными паразитами. Обычно личинки из яйцевых оболочек, находясь во внешней среде или организме животного, вылупляются весьма небольших размеров, на ранних стадиях развития, со слабо развитыми органами активной жизни. Такая недостаточно развитая личинка нуждается в соответствующих приспособлениях, или ценогенезах, дающих ей возможность усилить свою потенциальную мощь, накопить необходимое количество энергии с тем, чтобы она смогла поселиться в соответствующем органе своего хозяина и достичь там половой зрелости. Для полного развития таких приспособлений или ценогенезов личинкам эндогельминтов и некоторых других эндопаразитов служат промежуточные и отчасти дополнительные хозяева, миграция личинок в теле дефинитивных хозяев, временное поселение личинок в стенках кишечника или тканях других органов своих хозяев и гематофагия. Все эти приспособления служат, главным образом, для усиления мощи личинок эндопаразитов, являются местами подкормки слабых личинок; или короче говоря, все эти приспособления компенсируют потенциальную маломощность вследствие уменьшенного количества питательных веществ молодых эндопаразитов.

В настоящий период развития паразитизма молодь подавляющего большинства эндогельминтов развивается обязательно с помощью одного из вышеназванных ценогенезов (личиночных приспособлений), компенсирующих потенциальную недостаточность личинок эндогельминтов. Подобного рода потенциальная компенсация молодежи эндогельминтов и некоторых других эндопаразитов является необходимостью. Эта необходимость реализуется посредством своих случайностей. Случайностями настоящей необходимости могут быть промежуточные и частично добавочные хозяева, за счет тела которых подрастает, крепнет молодой эндогельминт, после чего, поселяясь в организм своего дефинитивного хозяина, будучи достаточно подросшим и окрепшим, легко развивается в половозрелого эндопаразита.

А то, что промежуточный хозяин действительно является таким организмом, за счет которого зародыш эндопаразита компенсирует свою потенциальную недоразвитость, видно из того, что промежуточный хозяин, как правило, инвазируется крохотным только что вылупившимся из оболочек яйца зародышем, который, поселившись в теле промежуточного хозяина, начинает быстро расти и через некоторое время увеличивает размеры своего тела в несколько сот или даже тысяч раз. Например, если взять *Taenia hydatigena*, так промежуточные хозяева этого гельминта заражаются онкосферами, имеющими размеры около 0,02 мм в диаметре, а в теле промежуточных хозяев вырастает до размеров куриного яйца, причем в пузыре *Cysticereus tenuicollis* имеется вполне раз-

витая головка с присосками, крючьями и шейка. Головка и шейка напоминают собой головку и шейку взрослого гельминта. У многих гельминтов их зародыши не только растут в теле промежуточных хозяев, но даже и размножаются безполым путем.

Другой случайностью, через которую реализуется необходимость потенциальной компенсации молодежи эндогельминтов, является миграция личиночных форм по кровеносным сосудам организма своего хозяина. Личинки эндогельминтов, мигрируя по кровеносным сосудам, питаются кровью ее, разнообразными элементами, растут, крепнут, после чего выселяются в места их обычной локализации, где и вырастают до половой зрелости. Антипин (1937) произвел измерения тела личинок *Parascaris equorum* (Goze, 1792) только что вылупившихся из яйцевых оболочек и измерил этих же личинок, добытых из печени зараженной ими белой мыши, спустя 6 суток после инвазии. Измерения дали следующие результаты: размеры только что вышедших из яйцевых оболочек личинок колебались в пределах 0,283—0,315 мм длины и 0,010—0,014 мм ширины; в то время, как личинки, полученные из печени, имели длину 0,320—0,464 мм и ширину 0,016—0,024 мм. Таковы результаты шестисуточного пребывания личинок лошадиной аскариды в крови чужого ей хозяина — белой мыши, на самом же деле в действительности миграция затягивается на большие сроки и рост личинок в организме облигатного хозяина идет быстрее.

Личинка *Str. vulgaris* третьей стадии имеет размеры около 2 мм, но, поселившись в кровеносных сосудах брюшной полости, она в крови за 2—4 месяца вырастает до 10—20 мм длины, после чего лишь выселяется в просвет толстого кишечника, где, уже будучи во всеоружии, способна достигать половой зрелости.

Третьим распространенным способом потенциальной компенсации является временное поселение личинок гельминтов в стенки кишечника или ткани дефинитивного хозяина. Здесь личинка растет, крепнет, после чего выселяется в просвет того или иного отдела кишечника, где, будучи окрепшей, способна питаться и вырастать до половой зрелости.

В качестве примера этого способа компенсации можно взять развитие представителей рода *Trichonema*, паразитирующих у цельнокопытных. Личинки третьей стадии достигают размеров около 1,0 мм; попав в кишечник лошади сразу же поселяются в толщу слизистой и подслизистой оболочки слепой и ободочных кишек, здесь живут несколько суток и за это время вырастают до 3—6 мм длины. У личинок развивается ротовая капсула, радиальная корона и даже происходит половая дифференциация на самцов и самок,

после чего они выселяются в просвет толстого отдела кишечника и уже здесь достигают половой зрелости.

Каждый эндогельминт, за исключением лишь немногих, пользуется каким-либо одним из вышеприведенных способов компенсации.

Часть эндогельминтов развивается без участия промежуточных хозяев, и их личинки не совершают миграции и даже якобы нет временного поселения личинок в слизистую кишечника, тем не менее успешно осуществляется развитие. К числу таких исключений относятся эндопаразитические представители отряда *Rhobdiasata* и некоторая часть представителей см. *Trichosstrongylidae* и др.

Особенность проведения представителей *Rhobdiasata* у некоторых представителей см. *Trichosstrongylidae* находит свое объяснение в их незначительном паразитическом стаже. Это паразиты, во многом находящиеся еще в стадии приспособления к паразитизму и отчасти не успевшие еще подпасть под влияние закономерностей, присущих эндопаразитизму. Самки этих паразитов в большинстве мало плодовиты, откладывают яйца больших размеров, с большими запасами питательных веществ, что дает возможность личинкам вырастать в оболочках яйца за счет имеющихся там запасов до значительных размеров и по выходе из оболочек вести некоторое время сапрозойный образ существования, а по достижении инвазионной стадии поселяться в соответствующий отдел желудочно-кишечного тракта и там вырастать до половозрелой формы. У представителей отряда *Rhobdiasata*, кроме этого, имеется еще свободноживущая раздельнополая генерация, самки которой откладывают яйца (табл. 1) весьма больших размеров, из которых выводятся личинки, не нуждающиеся в особенных компенсациях.

Но кроме этого, трихостронгилиды и даже представители отряда *Rhobdiasata* и другие живут не в просвете кишечной трубки, среде ее содержимого, а сразу же поселяются либо в глубине пищеварительных желез кишечника, либо просто головным концом проникают в слизистую оболочку, высасывая из последней лимфу и кровь. При таком поведении эндогельминта может отпасть надобность в каких-либо других специальных компенсациях.

Способы компенсации у того или иного эндогельминта, видимо, могут, в зависимости от времени и изменчивости обстоятельств, меняться. Один способ может заменяться другим.

В качестве примера приисходящей на наших глазах подобного рода смены способов компенсации может служить *Toxosara canis* (Werner, 1781), развитие которого, как это установлено Фюллеборном, может протекать по двум различным вариантам: одному обычному для большинства

аскарид (без промежуточных хозяев, но только с миграцией) и другому, когда мигрирующие личинки в своем или чужом хозяине попадают в большой круг кровообращения и током крови заносятся в ткани каких-либо органов, где личинки *T. canis* капсулируются и в таком состоянии могут оставаться долгое время живыми, пока не будут съедены собакой вместе с тем органом, в тканях которого они были капсулированы. Под действием пищеварительных соков происходит растворение тканей органа, а в месте с ними и капсулы, окружающей личинку *T. canis*. Освободившаяся личинка *T. canis* в этом же организме вырастает до половозрелой формы.

Другой пример *Hymenolopis nana* (V. Gieb. 1852). Этот паразит, видимо, когда-то развивался только с промежуточным хозяином, каковым ему служил мучной червь *Tenebrio molitor* и, возможно, другие организмы, живущие в злаках, но с течением времени в силу ряда обстоятельств развитие *Hym. nana* осуществляется, главным образом, за счет поселения в ворсинки кишечника дефинитивного хозяина, а не за счет промежуточного хозяина, услугами которого этот паразит в последнее время пользуется очень редко.

Личинки *Strongylus*, *Delafondia vulgaris*; видимо, когда-то осуществляли свою потенциальную компенсацию путем поселения в слизистую кишечника лошади, как это и до сих пор делает большинство личинок представителей *Strongylata*, но с течением времени этот способ изменился на поселение личинок в кровеносные сосуды, где личинки пребывают в течении нескольких месяцев, питаются кровью, и вырастают до значительных размеров, выселяются в просвет кишечника.

Следовательно, необходимость потенциальной компенсации у личинок эндогельминтов и некоторых других эндопаразитов закономерна, т. е. на определенных стадиях развития эндопаразитизма необходима, а способы реализации этой необходимости случайны и в силу этого разнообразны по форме и непостоянны во времени, так как зависят от обстоятельств, в которых осуществляется данная необходимость. С изменением обстоятельств изменяются и формы случайности.

В продолжение настоящего сообщения мы подробнее остановимся на происхождении и сменах случайностей, через которые реализуется потенциальная компенсация и личинок эндогельминтов, а также на разборе теорий о смене хозяев и явлений миграций у эндогельминтов.

## РЕЗЮМЕ.

Эндопаразиты адаптировали свое тело к специфическим условиям в организме хозяина, потеряв возможность к самостоятельному существованию вне организма (в половозрелой стадии). В силу этого функция распространения в простран-



стве вида легла целиком на личиночные формы эндопаразитов, что выразилось появлением закона Лейкарта.

Выход во внешнюю среду молоди эндопаразитов связан с большой гибелью молоди это и породило необычайно большую плодовитость у существующих ныне эндопаразитов. Колоссальная плодовитость достигнута эндопаразитами не только за счет высокого развития органов размножения, обильного питания, малой затраты энергии на добывание и восприятие пищи, педогенеза, стробилиции, гермофродитизма и проч., но и за счет уменьшения количества закладываемой в зародыш энергии. Только что рождающаяся молодежь эндогельминтов слабее молоди их свободноживущих или эктопаразитирующих родственных форм. На пути преоделения этого затруднения у эндопаразитов появились промежуточные хозяева, явление миграции личиночных форм, внутритканевое поселение и др. приспособления, призванные компенсировать потенциальную маломощность личиночных форм эндопаразитов.

#### ЛИТЕРАТУРА.

1. Антипин — Параскаридоз лошадей. ВИГИС (рукопись) 1938.
2. Афанасьев — Паразитизм и симбиоз, 1937.
3. В. Н. Беклемишев — Экология малярийного комара, Медгиз., 1944.
4. Ван-Бенеден — О глистах, 1861.
5. Giovannolla Enegy and ford reserves in the development of nematodes. Journ. Parasitol., 22, 207—18, 1936.
6. Grasse P. — Parasites et Parasitisme, 1925.
7. Грофф и Линстон — Паразитизм и паразиты, 1910.
8. В. А. Догель — Курс общей паразитологии. Учпедгиз, 1941.
9. М. М. Заводовский — Rôle de l'oxygene dans le processus de oles oeufs d'Asceris megalocephala. Note preliminaire. C. R. Soc. Biol. 79, 595—8, 1916.
10. Leuckart R. — Parasiten des Menschen und die von ihnen her-zührenden Krankheiten, 1863.
11. Киршеблат — Происхождение явления промежуточных хозяев у паразитов. Ученые записки ЛГУ, № 13, 1937.
12. Fülleborn F. — An the barvel migration of some parasitis nematodes in the brody of the and ist biological significantce. S. Helminth. 7, 15—26, 1929.
13. Looss A. — Schmärtrestum in der Tierwelt, 1892.
14. А. П. Маркевич — Происхождение и эволюция паразитизма. Труды Башкирской НИВОС, т. 4. 123—132. 1943.
15. А. П. Маркевич — Происхождение и пути формирования паразито-фауны домашних животных и человека. Успехи соврем. биологии, т. 18, в. 2, 1944.
16. Г. Марков — Явление форезии у пухоедов. Зоолог. журнал, т. 17, 1938.
17. А. Мордвилко — Происхождение явления промежуточных хозяев у животных паразитов. Ежегодник зоологич. музея Акад. Наук. 1908—1909.
18. А. М. Палимпесов — Парафиляриоз у лошадей. Труды XV пленума ВАСХНИЛ. 1941.
19. Е. Н. Павловский — Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Известие Акад. Наук СССР. 1937.

20. Pitner T. — Die vermutliche bedeutung der helminthenwenderungen Gährungsber. Akad. wiss. Wien. Abt. 1, 131. 129—38. 1922.
  21. С. С. Северцев — Главные направления эволюционного процесса. 1937.
  22. К. И. Срябин — Симбиоз и паразитизм. 1923.
  23. К. И. Срябин — Р. С. Шульц — Основы общей гельминтологии. 1940.
  24. Г. Г. Смирнов — О значении авитаминозов при глистной инвазии и влияние С-витаминовой недостаточности на миграцию аскаридных личинок. Труды Военно-мед. Акад., т. 19. 1939.
  25. И. И. Шмальгаузен — Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. Акад. Наук СССР. 1938.
  26. И. И. Шмальгаузен — Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. Акад. Наук СССР. 1940.
-