

УДК 576.895.121 : 597.6 : 576.12

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ НЕМАТОТЕНИАТ | (CYCLOPHYLLIDEA, NEMATOTAENIATA)

А. К. Галкин

Становление сухопутного жизненного цикла цестод отряда Cyclophyllidea связывается с выходом позвоночных на сушу. Обсуждается древность паразито-хозяйных отношений сем. Nematotaeniidae и амфибий. Среди нематотениид выделены 2 подсемейства. Морфологическое своеобразие нематотениид, носящее преимущественно характер глубокой специализации, объясняется длительной биологической изоляцией хозяев.

Становление цестод, как и других классов церкомерных паразитических червей, связывают с селяхиями (Быховский, 1957). Их жизненный цикл изначально протекал полностью в водной среде. Но цестоды интересны тем, что, став паразитами кишечника позвоночных, они в целом эволюционировали «параллельно своим хозяевам» (Баер, 1950) на всем пути их развития от древних хрящевых рыб до млекопитающих. Весьма важное значение для цестод имело приобретение сложного жизненного цикла (включение в цикл беспозвоночных — промежуточных хозяев) и его последующая эволюция.

Одним из узловых этапов в истории позвоночных была резкая смена среды обитания — переход из водной в наземно-воздушную. Выход позвоночных на сушу происходил в девоне. Палеонтологические данные свидетельствуют о монофилетическом происхождении наземных позвоночных и о быстрой радиации форм, завоевавших новую среду обитания. При этом на суше уже в девоне имелась потенциальная кормовая база, представленная разнообразными беспозвоночными (Шмальгаузен, 1964).

Таким образом, одновременно с овладением суши позвоночными возникали предпосылки для адаптации к сухопутному образу жизни и тех паразитов, в частности — цестод, заражение которыми происходит по пищевым цепям. Новая среда II порядка требовала прежде всего повышения устойчивости свободных стадий паразита (Догель, 1947).

К наземным позвоночным — Tetrapoda — приурочены высшие цестоды (отряд Cyclophyllidea). Циклофиллидеи утрачивают зависимость от водной среды на всех стадиях онтогенеза. Это единственный крупный таксон паразитических плоских червей, характеризующийся ярко выраженным сухопутным жизненным циклом. Такой тип его возник как результат совершенствования эмбрионального и личиночного развития паразита (Јагеска, 1970). У циклофиллид, как известно, произошла качественная перестройка онтогенеза: эмбриональное развитие заканчивается в материнском организме, в связи с чем женская половая система претерпевает специализацию (1 желточник, закрытая матка); эмбрион защищен особыми зародышевыми оболочками, предохраняющими его от высыхания; личинка (лярвоциста) также одета оболочкой, которая образуется за счет разрастания хвостового придатка — церкомера.¹

¹ Сухопутный тип жизненного цикла не препятствует некоторым современным циклофиллидеям (например, большинству видов сем. Hymenolepididae) паразитировать у водобивых птиц, используя в качестве промежуточных хозяев водных беспозвоночных. Спасский (1980) называет таких паразитов «вторичными амфибионтами».

Из четвероногих позвоночных амфибии испытали наивысший расцвет в карбоне, у рептилий первый этап расцвета приходится на пермский период (Müller, 1961). Трудно представить, чтобы эпохам господства этих классов на суше не соответствовал бы расцвет их собственной фауны ленточных червей. Особого внимания заслуживают цестоды низших наземных позвоночных — амфибий. Важно подчеркнуть, что, хотя эти животные и являются земноводными, во взрослом состоянии они обитают преимущественно на суше, где и питаются (за исключением вторичноводных форм).

Фауна цестод амфибий включает представителей трех отрядов — Pseudophyllidea, Proteocephalidea и Cyclophyllidea и очень бедна в видовом отношении (по: Yamaguti, 1959 — 35 видов). Последнее связано с историей земноводных. Они достигли широкого распространения и разнообразия в карбоне. Но в начале мезозоя почти все амфибии были вытеснены: в юре и в мелу сохранялось лишь малое число их форм. В кайнозое эти животные вновь вышли на несколько более широкую жизненную арену (Шмальгаузен, 1964), что способствовало переходу на амфибий отдельных менее специализированных псевдофиллид и протеоцефалид. В то же время циклофиллиды, паразитирующие в амфибиях, составляют одно сильно обособленное семейство — Nematotaeniidae Lühe, 1910. Оно строго специфично к этому классу и состоит из 5 очень четко различающихся по строению половой системы родов (Ulmer, 1976a), из которых 4 насчитывают 1—3 вида, а род *Baerietta* — 9 видов (Yamaguti, 1959). Таким образом, отличительной чертой семейства служит своеобразие общей организации при резкой родовой дивергенции, сопровождающейся малым числом видов.

Нематотенииды описаны преимущественно из бесхвостых амфибий (отряд Anura). *Nematotaenia dispar* и *Cylindrotaenia americana* паразитируют как в бесхвостых, так и в хвостатых (отряд Urodella) амфибиях. Эти черви зарегистрированы на всех континентах, где обитают их хозяева (единственный вид, отмеченный в Австралии, остался неописанным — Dickey, 1924). В СССР пока известен только 1 вид — *Nematotaenia dispar*, обнаруженный у представителей разных семейств отряда Anura (Рыжиков и др., 1980). Следует заметить, что фауна цестод амфибий изучена слабо, особенно в Африке и Южной Америке. Лучшее ее исследование в США (Douglas, 1958; Ulmer, 1976a, 1976b), где обнаружены представители всех 5 родов нематотениид (8 видов).

Спасский (1951) подчеркивает своеобразие нематотениид и перечисляет 4 признака их, с точки зрения автора, морфологической примитивности. На наш взгляд, однако, примитивным можно бесспорно считать только строение сколекса, который не имеет хоботка. Трактовка остальных признаков (цилиндрическая форма тела, акраспедотный тип члеников, слабое развитие членистости) вызывает возражения. Все цестоды, за крайне редкими исключениями, наблюдаемыми в разных ветвях филогенетического дерева класса (Nematotaeniidae, *Nippotaenia*, *Apora*), обладают уплощенной стробилой. Уплощенность тела в спинно-брюшном направлении характерна для всего типа плоских червей. Следовательно, цилиндрическая форма стробилы нематотениид не может быть первичной. Внешнее расчленение у большинства нематотениид наблюдается только в заднем участке тела, к которому приурочено развитие онкосфер. Такая утрата членистости передней части стробилы не служит признаком примитивности в пределах класса цестод, а происходит независимо и неоднократно у немногих форм. Это тем более справедливо, что сама метамерия ленточных червей возникла, очевидно, на почве множественного поперечного деления особей (Иванов, 1979). Рассуждения о примитивности акраспедотных члеников нематотениид были бы оправданы только в случае полной расчлененности тела червей. При отсутствии внешней членистости понятия краспедотности и акраспедотности к стробилам в целом не приложимы. Таким образом, внешняя морфология нематотениид свидетельствует, скорее, о далеко зашедшей специализации семейства, чем об его ярко выраженной примитивности.

Черты высокой специализации прослеживаются также в строении мужской половой системы и зрелых члеников нематотениид. Число семенников превышает 2 только в одном роде из 5 (у *Nematotaenoides* 3—10 семенников). Такая олигомеризация мужских гонад среди цестод наблюдается и в сем. Numenolepididae, но это количественное сходство рассматривают как результат конвергенции

(Спасский, 1951). Число эмбрионов в зрелых члениках нематотениид очень мало и относительно постоянно в пределах рода: от 6 — у *Cylindrotaenia* (Wardle, McLeod, 1952) до 22—39 — у *Nematotaenia dispar* (Рыжиков и др., 1980). Налицо известное противоречие «закону большого числа яиц». Очевидно, что существование вида паразита в таком случае возможно только при особой сбалансированности жизненного цикла. К сожалению, о биологии нематотениид почти ничего не известно. Данные Жуае (Joуеих, 1924) о простом, без участия промежуточных хозяев, жизненном цикле *Cylindrotaenia* нуждаются в подтверждении. Возможно, они окажутся ошибочными, поскольку основные стадии развития личинки не были прослежены.

Итак, в строении нематотениид сочетаются черты примитивности (строение сколекса) с чертами глубокой специализации (характер стробилы, олигомеризация семенников, развитие малого числа эмбрионов в членике). По морфологии нематотенииды хорошо отграничены от других таксонов отряда Cyclophyllidea. Из всех высших цестод только они паразитируют в самой древней группе наземных позвоночных — земноводных. В то же время, как показывают более изученные виды: *Baerietta japonica*, *Cylindrotaenia americana*, *Nematotaenia dispar*, нематотенииды характеризуются широкой специфичностью к хозяевам внутри класса амфибий. Все эти черты свидетельствуют о значительной древности паразито-хозяйинных отношений нематотениид и земноводных. Становление нематотениид, на наш взгляд, можно отнести ко времени расцвета амфибий, т. е. к палеозою (верхний карбон). Отсутствие узкой специфичности паразитов, очевидно, позволило им сохраниться при резком вымирании земноводных.

Историческая судьба амфибий в известной степени сходна с судьбой цельноголовых рыб (подкласс Holocerphali), также имевших расцвет в карбоне, и из которых до наших дней дошли единичные представители. Известно, что эти рыбы в свою очередь сохранили древнюю фауну церкмероморфных эндопаразитических червей, выделяемых в самостоятельный класс — Gyrocotyloidea.

Особое положение нематотениид внутри отряда Cyclophyllidea (как по морфологии, так и по кругу хозяев) подчеркнуто созданием подотряда Nematotaeniata Spassky, 1963 с одним сем. Nematotaeniidae Lühe, 1910 (Спасский, 1963), которое до 1976 включало 4 рода: *Nematotaenia* Lühe, 1899; *Baerietta* Hsü, 1935; *Cylindrotaenia* Jewell, 1916 и *Distoichometra* Dickey, 1921. В диагнозе семейства (Yamaguti, 1959) указано количество семенников (1 или 2) и наличие [несколько: не менее двух — А. Г.] парутеринных органов. Описанный в 1976 г. новый род *Nematotaenoides* с единственным видом *N. ranae* (Ulmer, James, 1976a) по этим важным таксономическим признакам отличается от остальных представителей семейства, обладая большим числом семенников (3—10) и единственным парутеринным органом. В связи с этим Ульмер и Джеймс расширили диагноз сем. Nematotaeniidae. Но различия в морфологии *Nematotaenoides* и ранее известных родов столь весомы, что представляется целесообразным различать внутри сем. Nematotaeniidae 2 подсемейства:

1. Nematotaeniinae Lühe, 1910 с 4 родами: *Nematotaenia*, *Baerietta*, *Cylindrotaenia* и *Distoichometra*. Семенников 1—2. Парутеринные органы множественные (не менее двух).

2. Nematotaenoidinae subfam. nov. с 1 родом — *Nematotaenoides*. Семенников 3 и более. Парутеринный орган 1.

Интересно отметить, что выделение подсемейств на основе числа парутеринных органов в членике имеет место также в сем. Avitellinidae Spassky, 1950 (Cyclophyllidae: Anoplocerphalata), паразитирующем в парнокопытных (Спасский, 1951). В то же время множественность парутеринных органов — черта, нехарактерная для циклофиллид. Наоборот, формирование единственного парутеринного органа наблюдается в различных ветвях отряда: сем. Idiogenidae (подотряд Davaineata), сем. Paruterinidae (подотряд Hymenolepidata). В вышеупомянутом сем. Avitellinidae (подотряд Anoplocerphalata) подавляющее большинство видов (12 из 19 — по: Спасский, 1951) также обладает 1 парутеринным органом (род *Avitellina*).

Среди нематотениид можно наметить 2 эволюционных направления. Одно из них характеризуется формированием единственного парутеринного органа (род *Nematotaenoides*), другое — их множественной закладкой с последующей

олигомеризацией и упорядочением расположения (роды подсемейства *Nematotaeniinae*: *Nematotaenia*—*Distoichometra*—*Baerietta*—*Cylindrotaenia*). В приведенном морфологическом ряде происходит сокращение числа парутеринных органов от 11—13 до 2. В подсемействе нематотениин достигает предела также олигомеризация семенников и уменьшение половой продуктивности членика (род *Cylindrotaenia*).

Подсемейство *Nematotaeniinae*, вероятно, следует рассматривать как более специализированное. Наоборот, подсемейство *Nematotaenoidinae* (с единственным видом *Nematotaenoides ranae*) можно считать расположенным ближе к анцестральному корню: отдельные морфологические признаки, характеризующие этот вид, мы встречаем в других ветвях отряда циклофиллидей. Особо подчеркнем, что его стробила не цилиндрическая, но более уплощенная (овальная в сечении), а внешняя членистость не ограничена зрелой частью стробилы, но прослеживается по всей ее длине, хотя и слабо выражена.

Выделение подотрядов в отряде *Cyclophyllidea*, впервые предпринятое Скрябиным (1940), позволяет очертить эволюционные направления внутри этого крупного таксона. Одной из таких филогенетических групп и является подотряд *Nematotaeniata*. Этот подотряд, расположенный у основания филогенетического дерева цепней (Спаский, 1951), следует рассматривать как первую ступень в становлении циклофиллидей в их сопряженной эволюции с наземными позвоночными. В этой связи становится особенно актуальным исследование развития личиночной фазы нематотениат. Можно ожидать найти у них весьма примитивный тип личинки.

Подавляющее большинство видов современных циклофиллидей паразитирует в млекопитающих и птицах. Эти классы занимают господствующее положение в наземно-воздушной среде обитания. Соответственно и циклофиллидеи являются наиболее процветающей группой цестод. По числу видов они более чем вдвое превосходят все остальные отряды цестод, вместе взятые (Дубинина, 1974).

Именно сухопутный жизненный цикл, который, по нашему мнению, складывался у циклофиллидей еще в эпоху выхода позвоночных на сушу, стал основной предпосылкой, позволившей им быстро завоевать самые прогрессивные группы наземных позвоночных — теплокровных. При этом число видов циклофиллидей, паразитирующих у птиц и у млекопитающих, прямо пропорционально числу видов хозяев (соответственно около 1400 и 600 видов червей — по: Yamaguti, 1959 — при 8600 видах класса птиц и 4500 — млекопитающих).

Амфибии в мезозое смогли сохраниться только в биотопах, не занятых рептилиями (Шмальгаузен, 1964). Очевидно, эта длительная изоляция хозяев способствовала и резкому обособлению их циклофиллидей — нематотениат. Рептилии и млекопитающие, напротив, обитали совместно. В рептилиях паразитируют представители подотряда *Anoplocephalata* (надсем. *Linstowioidea*, сем. *Skrjabinochoridae*), ареал и примитивность строения которых показывает их древнее происхождение (Спаский, 1951, 1981). Характерно, что ближайшие родственники этого семейства — *Linstowiidae* — паразитируют у млекопитающих, в том числе у однопроходных и сумчатых. Спаский (1951), основываясь на распространении аноплоцефалат по хозяевам, определенно утверждает, что аноплоцефалиды (сем. *Anoplocephalidae*) — паразиты преимущественно плацентарных млекопитающих — существовали уже в мезозое, в частности в меловой период, а линстовииды (в смысле надсем. *Linstowioidea*) еще более древни.

Подотряды *Hymenolepidata* и *Davaineata* — основные группы циклофиллидей, паразитирующие в теплокровных, — происходят от примитивных аноплоцефалат (Спаский, 1951).² От основания филогенетического дерева аноплоцефалат, вероятно, берет начало и подотряд *Mesocestoidata* (там же). Таким образом, все многообразие циклофиллидей теплокровных можно рассматривать как результат радиации от аноплоцефалатного корня.

Подотряд *Taeniata*, отличающийся особым типом личинки (цистицерк) и своеобразной биологией (промежуточные хозяева — наземные позвоночные),

² В цитируемой работе первые 2 подотряда низводятся до надсемейств подотряда *Anoplocephalata*. Однако другие авторы сохраняют самостоятельность подотрядов *Hymenolepidata* и *Davaineata* (Шульц, Гвоздев, 1970).

возможно, неблизкородствен остальным циклофиллидеям и тогда заслуживает выделения в самостоятельный отряд (Freeman, 1973).

Итак, филогенетическое древо циклофиллид в известной степени отражает эволюцию их хозяев — наземных позвоночных. Как известно, наземные позвоночные подразделяются на 2 группы: низших — Anamnia, к которой относятся земноводные, и высших — Amniota, охватывающую рептилий, птиц и млекопитающих. Низшим Tetrapoda соответствует подотряд Nematotaeniata. Все остальные подотряды приурочены к высшим позвоночным, причем центральное положение в филогении этого ствола Cyclophyllidea занимает подотряд Anoplocephalata. Следует особо подчеркнуть, что становление первичных аноплоцефалат связывают с пресмыкающимися (Baer, 1927) — важнейшей в истории наземных позвоночных группой, давшей начало обоим классам теплокровных: птицам и млекопитающим. Нематотениаты же сохранили свою изначальную связь с амфибиями, разделив их историческую судьбу, и могут рассматриваться как реликтовая группа циклофиллид.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Изд. 2-е. Л., Учпедгиз, 1947. 372 с.
- Дубинина М. Н. Состояние и очередные задачи систематики ленточных червей (Cestodea Rud., 1808). — Паразитология, 1974, т. 8, вып. 4, с. 281—292.
- Иванов А. В. К вопросу о природе метамерии ленточных червей. — Тр. ЗИН АН СССР, 1979, т. 84, с. 25—33.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М., Наука, 1980. 278 с.
- Скрябин К. И. К перестройке систематики цестод отряда Cyclophyllidea (цепни). — Зоол. журн., 1940, т. 19, № 1, с. 3—13.
- Спасский А. А. Аноплоцефалаты — ленточные гельминты домашних и диких животных. — В кн.: Основы цестодологии. Т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1951. 735 с.
- Спасский А. А. О систематике ленточных гельминтов. — Матер. науч. конф. ВОГ. Ч. 2. 1963, с. 107—110.
- Спасский А. А. Основные биогеоценологические группы цестод и их сукцессия. — ДАН СССР, 1980, т. 254, № 6, с. 1509—1510.
- Спасский А. А. Обзор системы линстовид (Cestoda, Cyclophyllidea). — Изв. АН МССР, серия биол. и химич. наук, 1981, № 6, с. 54—60.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., Наука, 1964. 272 с.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 1. Морфология, систематика, филогения гельминтов. М., Наука, 1970. 492 с.
- Baer J.-G. Monographie des Cestodes de la famille des Anoplocephalidae. — Bull. biologique de France et de Belgique, 1927, Suppl. 10. 241 p.
- Baer J.-G. Phylogenie et cycles evolutif des cestodes. — Rev. suisse zool., 1950, vol. 57, p. 553—558.
- Dickey L. B. A new amphibian cestode. — Journ. Parasitol., 1921, vol. 7, N 3, p. 129—136.
- Douglas L. T. The taxonomy of nematotaeniid cestodes. — J. Parasitol., 1958, vol. 44, N 3, p. 261—273.
- Freeman R. S. Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. — Adv. Parasitol., 1973, vol. 11, p. 481—557.
- Jarecka L. Phylogeny and evolution of life cycles of Cestoda from fresh water and terrestrial vertebrates. — J. Parasitol., 1970, vol. 56, sect. 11, N 1, p. 169—170.
- Joyeux C. Recherches sur le cycle evolutif des Cyliandrotaenia. — Ann. parasitol. hum. et comparee, 1924, vol. 2, N 1, p. 74—81.
- Müller A. H. Grossabläufe der Stammesgeschichte. Jena, 1961. 116 S.
- Ulmer M. J., James H. A. Nematotaenoides ranae gen. et sp. n. (Cyclophyllidea: Nematotaeniidae), from the leopard frog (*Rana pipiens*) in Iowa. — Proc. Helminth. soc. Wash., 1976a, vol. 43, N 2, p. 185—191.
- Ulmer M. J., James H. S. Studies of the helminth fauna of Iowa. II. Cestodes of Amphibians. — Proc. Helminth. soc. Wash., 1976b, vol. 43, N 2, p. 191—200.
- Wardle R. A., McLeod J. A. The zoology of tapeworms. Minneapolis, Univ. Minnesota Press, 1952. 780 p.
- Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. 2. The Cestodes of vertebrates. N. Y.—L., 1959. 860 p.

ON PHYLOGENETIC POSITION OF NEMATOTENIATS
(CYCLOPHYLLIDEA, NEMATOTAENIATA)

A. K. Galkin

S U M M A R Y

The evolution of the land life cycle of cestodes of the order Cyclophyllidea is associated with the emergence of vertebrates on to the land. The host-parasite relationships between the family Nematotaeniidae Lühe, 1910 and amphibians are being discussed. Two subfamilies of nematoteniiids have been erected as follows: 1) Nematotaeniinae with the genera *Nematotaenia*, *Baerietta*, *Cylindrotaenia* and *Distoichometra* and 2) Nematotaenoidinae subfam. nov. with the genus *Nematotaenoides*. Morphological peculiarity of nematoteniiids, their high specialisation is due to a long biological isolation of their hosts.
