

Проф. В. А. Догель

КУРС ОБЩЕЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ

Издание второе, дополненное

Государственное учебно-педагогическое издательство министерства просве-
щения РСФСР
Ленинградское отделение 1947 Ленинград

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия паразитология как наука, чрезвычайно тесно соприкасающаяся с жизнью, завоевала себе прочное положение. Она получила широкое развитие как в области медицины, так и в области ветеринарии и сельского хозяйства. Появилось, как выражение развития этой науки, значительное количество советских и иностранных учебников, руководств и справочников по паразитологии человека и домашних и промысловых животных. Достаточно указать в нашей литературе на учебники и ряд пособий по паразитологии акад. Павловского, на многочисленные руководства по ветеринарии акад. Скрябина и его школы, на ветеринарную протозоологию проф. Якимова, на руководство по паразитным заболеваниям рыб Догеля и т. д. Однако, несмотря на наличие этих трудов, в паразитологической литературе еще чувствуется большой пробел.

Всякая отрасль знания, всякая самостоятельная научная дисциплина, помимо своего фактического и прикладного багажа, нуждается в теоретическом обобщении. Это обобщение осмысливает имеющийся фактический материал, помогает верному пониманию вновь открываемых фактов и направляет новые исследования по наиболее интересным и актуальным путям. Такое положение обобщающего характера занимает общая биология по отношению к морфологическим дисциплинам, сравнительная анатомия по отношению к систематической зоологии. Между тем, в области паразитологии в нашей литературе совершенно нет сводок обобщающего характера, да и в иностранной они почти отсутствуют. В советской литературе можно указать лишь на книгу Скрябина «Симбиоз и паразитизм», которая, однако, представляет собой библиографическую редкость, и на недавно появившуюся книгу Скрябина и Шultzа «Общая гельминтология». За границей ценный обобщающий характер имело в свое время известное сочинение Р. Лейкарта «Die Parasiten des Menschen» (1863). Несмотря на специальный характер названия, книга Лейкарта содержит много важных общих сведений по паразитологии. Если мы далее откинем либо совсем устаревшие (Van Beneden), либо черезчур краткие и популярные (M. von Linden, Linstow и др.) сочинения, то наибольший интерес представляют только две французские книги, сравнительно недавно опубликованные. Одна из них написана Коллером (Caulley M., «Le parasitisme et la symbiose», 1922), другая его учеником Грассе (Grasse P., «Parasites et Parasitisme», 1935). В этих книгах затронуту довольно много общих вопросов паразитологии, но содержание книг все же несколько случайно, а в труде Коллера и несоразмерно большое место уделено разбору явления симбиоза.

В американской литературе в последние годы также появилось несколько „Паразитологии“, претендующих на общий характер (Chandler, 1940; Pearse, 1942). Однако, как это ни странно, они страдают весьма большой элементарностью.

Таким образом, до сих пор в литературе почти нет сводок и руководств, посвященных общим вопросам паразитологии. Между тем, именно паразитология непосредственно затрагивает многие общие вопросы первостепенной важности. Так, например, паразитология является лучшим поприщем для изучения проблемы морфологических и физиологических адаптации, для изучения явления конвергенции, для понимания систематического значения «вида» и т. д. С другой стороны, именно факты, почерпнутые из паразитологии, служат для прекрасной иллюстрации экологических закономерностей, а взаимоотношения между паразитом и хозяином могут составить интереснейшую главу общебиологического характера. Выявление разнообразных закономерностей общего порядка неизбежно самым благоприятным образом отразится на области частной, или прикладной паразитологии.

Все это, вместе взятое, и заставило меня взяться за составление курса общей паразитологии, который в течение ряда лет читался мной в стенах Ленинградского университета.

Этот курс может быть по своему содержанию охарактеризован как общая биология паразитов и, подобно общей биологии, составляющей как бы введение к ряду зоологических и ботанических дисциплин, общая паразитология составляет общеобразовательное биологическое введение к изучению частной, или прикладной, паразитологии.

Соответственно с этим, и разделы, из которых слагается подобный курс, подобраны по важнейшим биологическим явлениям, имеющим отношение к паразитизму. Поэтому в каждой главе курса нам приходится подбирать примеры из самых разнообразных групп паразитов, лишь бы они иллюстрировали одно и то же биологическое явление.

В настоящее, второе издание нашей книги введены некоторые новые главы, а часть прежних расширена и подразделена. Вследствие этого в новом издании вместо 21 главы получилось 26. Совершенно новыми из них являются главы VI (Понятие о виде в паразитологии), XIII (Особенности симбиотических и паразитических отношений у общественных насекомых), XIX (Опыт зоогеографического районирования некоторых группировок паразитов) и XXV (Процессы самоочищения животных от паразитов).

В заключение не могу не отметить о той большой помощи, которую оказал мне коллектив Зоологического института Академии Наук СССР и многие мои ученики при собирании материалов для данной книги. Без содействия со стороны целого ряда высококомпетентных специалистов содержание книги лишилось бы целого ряда интересных примеров, иллюстраций и т. д. Всем этим лицам я выражаю свою глубочайшую признательность. Особенно большую помощь при оформлении и редактировании книги оказал

мне профессор А. А. Стрелков, которому я, соответственно с этим, и особенно обязан.

ЧАСТЬ I ПАРАЗИТИЗМ И ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОВ И ИХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

ГЛАВА I

ПОНЯТИЕ О ПАРАЗИТИЗМЕ И ПАРАЗИТАХ. РАЗЛИЧНЫЕ ТОЛКОВАНИЯ ЭТОГО ПОНЯТИЯ РАЗНЫМИ ИССЛЕДОВАТЕЛЯМИ

Явление паразитизма есть один из видов взаимоотношений между организмами, животными или растительными. В целях ограничения предмета мы будем рассматривать паразитизм в животном царстве, не касаясь многочисленных примеров его, имеющих в мире растений.

Слово *паразит* греческое и дословно означает того, кто питается за счет другого или других (*para*—около; *sitos*—питание); таким образом, по-русски можно было бы передать этот термин словом «прихлебатель». В Риме, куда это слово перешло из Греции, оно получило специальный оттенок. Здесь оно стало означать особую профессию, состоявшую в том, что паразиты жили тунеядцами исключительно за чужой счет. В этом своем значении слово «паразит» перешло в старинную медицину, где под ним понимался всякий организм, живущий внутри другого организма и питающийся за его счет.

Начиная с XVII в. стала все более и более выясняться общность паразитов, как животных организмов, со свободно живущими животными. До тех пор их выделяли в совершенно изолированную группу и самому появлению паразитов иногда придавали загадочный смысл, считая, что паразиты возникают в теле хозяина посредством самозарождения. С введением паразитов в общую систему животного царства потребовался пересмотр и более точное определение понятия паразита. Первая такая попытка характеристики животных паразитов и точной формулировки особенностей, отличающих их от свободно живущих организмов, принадлежит Лейкарту (1879). «Паразитами, — говорит Лейкарт, — в широком и настоящем значении этого слова называются все те существа, которые находят пищу и жилище на другом живом организме... к паразитам принадлежат не только внутренние глисты и сродные с ними формы, но и такие существа, которые сродни с некоторыми свободно живущими животными, за исключением рода их пищи». Таким образом, согласно Лейкарту, главным отличительным признаком паразита является способ питания: всякий организм, питающийся за счет другого животного организма, не убивая его, как это делает хищник, тем самым является паразитом. То, что он не убивает своей жертвы, является единственным отличием паразита от хищника. «Границы паразитизма, — пишет Лейкарт, — нарушаются, однако, такими животными, которые, как, например, пиявки, являются паразитами лишь в отношении некоторых животных, а именно лишь тогда, когда добывают пищевые вещества от более крупных и сильных организмов, тогда как в отношении равных себе и слабейших ведут себя как настоящие хищники. Паразит всегда меньше и слабее животного-хозяина; не будучи в состоянии одолеть последнего, он довольствуется тем, что питается его соками или твердыми составными частями, смотря по потребностям». Из этих слов вытекает, что паразитизм представляет как бы одну из форм хищничества, обусловленную, главным образом, взаимоотношением размеров тела хищника и его жертвы. Образ жизни на теле или внутри тела другого животного организма является для Лейкарта второстепенным признаком, отнюдь не обязательным для всякого паразита. Это определение понятия «паразит» Лейкартом, крупнейшим биологом своего времени и основоположником современной паразитологии, прочно вошло в биологию, и его в большей или меньшей степени придерживается большинство современных паразитологов. Так, Коллер (1922) характеризует паразитизм как «нормальное и необходимое условие жизни организма, который питается за счет другого организма — хозяина, — не разрушая этого последнего, подобно тому, как делают хищники со своей добычей». Такого же приблизительно мнения держится и Грассе, — хотя и не дает в своей книге точной формулировки понятия «паразитизм». В свете современных знаний лейкартовское определение, охватившее собой очень важную черту паразитизма, тем не менее является несколько односторонним, ибо один критерий питания недостаточен для вышеуказанного определения. С одной стороны, питаются добычей, не убивая ее, такие безусловно не паразитические формы, как хищный ново-зеландский попугай (*Nestor notabilis*), нападающий на овец и выклевывающий у них куски мяса для пропитания. С другой стороны, поскольку решающим для определения является характер питания, совершенно вне сферы понятия «паразитизм» должны оказаться многие кишечные Protozoa (*Entamoeba coli*, *Trichomonas*) и даже черви (как *Trichostrongylidae*), которые питаются не за счет тканей и соков хозяина, а поедают кишечных бактерий или простейших (некоторые *Trichostrongylidae* кишечника лошади). В связи с недостаточностью определения паразита по признаку питания, некоторые авторы пытались уточнить это понятие путем присоединения к данному определению признака вредности паразита для хозяина (Минчин, Добелль, Холодковский и др.). «Организм, живущий в теле или на теле другого организма, не является обязательно паразитом при всяких обстоятельствах», говорит Минчин (Minchin, 1912). По определению Холодковского «паразитизм состоит не только в том, что гость (паразит) находит себе приют и пищу, но и в том, что он питается за счет самого тела и соков хозяина, нанося ему прямой физический вред». Непригодность такого дополнения к определению особенно хорошо видна из того, что, по отношению к большинству паразитов, в особенности встречающихся в диких животных, наличие вреда, приносимого хозяину паразитом, не доказано, а иногда и недоказуемо. Кроме того, в таком толковании паразито-

логия приобретает узкий медицинско-ветеринарный характер. В последнее время приобретает распространение еще третья точка зрения на сущность паразитизма, впервые высказанная еще Брауном (1891). Последний говорит, что «для паразитов характерен образ жизни, а не организация. . . паразиты не систематическая группа, а биологическая, и о них можно говорить только в том же смысле, как о наземных или водных животных и т. д., не принимая это сопоставление за классификацию». Переводя на современный научный язык, это значит, что паразитизм есть понятие не систематическое и не физиологическое, а чисто экологическое. Эта правильная характеристика не получила тогда дальнейшего развития, и последующие паразитологи продолжали рассматривать паразитизм как один из видов сожительства между организмами. Между тем, хозяин в громадном большинстве случаев является для паразита чем-то иным и большим, чем простой сожитель. В отличие от свободно живущих организмов, которые во всех своих жизненных проявлениях зависят от факторов внешней среды (климатических, почвенных, биотических и др.), у паразитов внешняя среда часто заменяется телом хозяина, и влияние ее вышеперечисленных факторов сводится до самых незначительных размеров. Посмотрим теперь, как определяют понятие паразитизма наиболее крупные современные советские паразитологи и постарайтесь разобраться в этих определениях. Павловский (1935) в своем определении паразитизма характеризует паразитов как организмы, «которые питаются за счет соков и тканей тела, или переваренной пищей живых своих хозяев», но при этом вносит в добавление к харак

теру питания весьма существенный момент, говоря, что «паразиты используют организм хозяина не только как источник питания, но и как место своего постоянного или временного обитания». Эту мысль Павловский развивает особенно в своей статье «Организм как среда обитания» (1934). Хозяин есть не один из компонентов сожительства двух животных организмов — паразита и хозяина, — а та среда, в которой живет и к которой приспосабливается паразит. С этой точки зрения паразит может быть определен как *организм, средой обитания которого является другой живой организм*. Это определение, имеющее, подобно тому как говорил Браун, экологическую основу, обладает многими существенными положительными качествами.

Скрябин (1923) считает, что паразитизм есть «такой тип биологических взаимоотношений между организмами, когда один из них — „паразит“ обитает временно или постоянно на поверхности тела или в глубине органов и тканей другого — „хозяина“, питаясь за счет последнего и не оказывая ему взамен никакой услуги». Здесь учтены пространственные (но не экологические) отношения, характер питания и одностороннее использование одного члена сожительства другим.

По определению Беклемишева (1945) «типичный паразит. . . характеризуется. . . тесным сожительством с хозяином, тело которого является для него постоянной средой обитания, за счет которого он питается и которому приносит вред», «при выпадении вредности мы переходим к различным категориям безразличного симбиоза, и дальше к мутуализму». Таким образом в свое определение Беклемишев влил и понятие о среде обитания Павловского и элемент вредности паразита, т. е. воззрения Холдковского и Минчина.

По мнению Мошковского (1946), выраженному им в его интересных статьях «Функциональная паразитология», «различие между свободным и паразитическим существом лежит в плоскости их отношения к внешней среде, к среде биотопа». Свободные организмы входят в непосредственные отношения с внешней средой на всех фазах жизни. Паразиты, по крайней мере на значительном отрезке своего жизненного цикла, не имеют непосредственных отношений с внешней средой. Отношения паразита со средой биотопа опосредуются через организм хозяина — в этом и лежит принципиальное отличие паразитического от свободного образа жизни.

В окончательной формулировке определение Мошковского звучит так: паразитизм есть «тип существования организма, при котором регуляция его взаимоотношений с внешней средой, включая и установление пищевых связей, осуществляется организмом другого вида, являющимся хозяином по отношению к первому организму (паразиту)».

В первом издании нашей «Общей паразитологии» мы уже подчеркивали важность отмечаемого Мошковским момента, как это будет видно несколькими страницами далее (стр. 10), где текст взят из предыдущего издания. Теперь Мошковский анализирует этот вопрос значительно глубже.

Откладывая рассмотрение этого определения до дальнейшего параграфа, разбирающего разные типы паразитических и симбиотических отношений, вернемся -к определению понятия паразитизм.

Приведенные нами только что различные определения при всех своих достоинствах

страдают одним неизбежным недостатком, а именно невозможностью подвести под них все встречающиеся в природе типы, паразитических (и притом типично паразитических) отношений.

Так, например, под определение Павловского не подходят многие «кратковременные» паразиты, вроде комаров, мошек и т. д., для которых хозяева не являются средой обитания. Под определение Мошкова не удастся подвести не только таких сомнительных паразитов, каковы комары, но и всю очень крупную (несколько десятков тысяч видов) группу паразитических насекомых (наездники, мухи-тахины и др.). У этих насекомых вся имагинальная стадия проводится ими на свободе, в полном отрыве от хозяина, а иногда и откладка яиц совершается прямо на субстрат, а не на будущего хозяина. Между тем, личиночные стадии тех же насекомых являются большей частью типичными эндопаразитами. Таким образом эти насекомые-паразиты по меньшей мере половину жизни имеют непосредственные функциональные соотношения с условиями внешней среды. В определении Беклемишева нас не удовлетворяет включение в него понятия о непереносимости вреда, приносимого паразитом хозяину. Мы бы не подчеркивали этой стороны вопроса, считая достаточным указание на то, что паразит питается за счет хозяина, содержащегося уже в определении Беклемишевым паразитизма. Мошковский правильно отмечает, что представление односторонности вреда, приносимого паразитом хозяину, довольно относительно, так как и паразит испытывает со стороны хозяина ряд вредных воздействий, лучше всего иллюстрируемых явлениями иммунитета. Если мы, к тому же, напомним выше отмеченную нами весьма частую невозможность определения наличия вреда со стороны их паразитов у многих паразитоносителей среди низших животных, нецелесообразность введения понятия о вреде в определение паразитизма становится достаточно ясной.

Повидимому, для того, чтобы охватить все необычайное разнообразие паразитических форм, необходимо как-то расширить определение паразитизма. Для выработки этого определения в свою очередь необходим исторический подход к явлению паразитизма, а именно изучение происхождения данного явления. Отдельные случаи паразитизма могут иметь, как мы увидим далее, весьма различное происхождение, но под всей совокупностью путей, ведущих к паразитизму, лежит одна общая база, а именно тенденция наилучшего и наиболее полного и экономного использования пространства и пищевых ресурсов окружающей природы со стороны бесчисленного множества живых существ, ее населяющих: борьба за пространство и борьба за пищу.

Одним из приспособлений к окружающей среде для многих мелких животных является поселение на (или внутри) других более крупных. Это приспособление выражается в весьма различной степени и приобретает самые различные оттенки. В одних случаях приобретает перевес использование крупного животного только в качестве места жительства, тогда как в смысле питания приспособляющийся организм живет за счет внешней среды. К данной категории относятся различные эпипаразиты. В других случаях преобладает приспособление к более крупному организму в смысле извлечения из него пищи, тогда как пространственной связи с ним не устанавливается или такая имеется в слабой степени. Сюда принадлежат, например, комары, а также клопы, поселяющиеся в помещениях человека, но не на его теле. Наконец, очень часто приспособление идет по обоим линиям одновременно, так что паразит использует хозяина и как источник пищи и как среду обитания. Между всеми этими типами отношений имеются самые разнообразные переходы, а наличие переходов, облегчая нам понимание возникновения паразитов из свободно живущих форм, вместе с тем чрезвычайно затрудняет формулировку понятия «паразитизм». Понятие трудно сформулировать потому, что соответственная категория организмов недостаточно резко отграничена в природе от организмов, ведущих иной, не паразитический образ жизни.

На основании всего этого мы предпочитаем принимать для явления паразитизма определение наиболее широко охватывающее, хотя бы и менее конкретное. *Паразиты это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве источника пищи и среды обитания, возлагая при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой.*

Это определение охватывает не только явления типичного паразитизма, но и ряд явлений смежных с паразитизмом, каковы: квартиранство, комменсализм и некоторые другие. Подчеркивание слова «живых» отличает паразитов от хищников, которые, питаясь, убивают добычу. Слово «используют» отражает односторонний характер получаемых выгод (в отличие от симбиоза, где он обоюдный) и отчасти намекает на возможность страдательного состояния хозяев по отношению к паразиту, т. е. на возможность патогенного влияния паразитов на хозяина. Наконец последняя фраза отмечает особенности отношений паразитов к среде, окружающей хозяина, причем слово «частично» относится к таким случаям, когда значительная часть жизни паразита (наездники) проводится им на воле, вне организма хозяина.

Конечно расширение формулировки всегда идет несколько во вред ее определенности, но увеличивает ее правильность. В природе обычно нет тех резких границ между биологическими явлениями, которые мы вводим своими формулировками.

Идя в противоположном направлении можно, наоборот, детализировать определение паразитизма и паразитов, стремясь охватить в расширенном определении как можно большее количество сторон многообразного явления паразитизма.

это удачно провел П а в л о в с к и й в своем «Руководстве по паразитологии человека», изданном в 1946 г. Мы позволяем привести определение П а в л о в с к о г о полностью в нижеследующих строках.

«Паразитами называют животных, которые живут за счет особой другого вида, будучи биологически и экологически тесно связаны с ними в своем жизненном цикле на большем или меньшем его протяжении. Паразиты питаются соками тела, тканями или переваренной пищей своих хозяев, причем такой паразитический образ жизни является специфическим видовым признаком данного паразита, многократно (в противоположность хищникам) пользуясь для питания своим хозяином. Кроме того, паразиты постоянно или временно используют организм хозяина, как территорию своего обитания».

И дальше: «Паразит и хозяин являются повседневными партнерами в жизненных соотношениях; разнообразие их противоречивых интересов определяется видовыми свойствами этой биологической системы организмов, индивидуальными качествами и состоянием данной пары партнеров и конкретными особенностями среды обитания паразита и хозяина на фоне их филогенетического развития».

Итак, паразитизм является преимущественно *экологическим* понятием. В соответствии с этим, паразитология должна изучать не только самих паразитов и их хозяев, но особенно те соотношения и приспособления, которые возникают, как последствие поселения одного организма в другом или на другом организме.

Эту точку зрения на сущность явлений паразитизма впервые стали детально развивать и обосновывать американские паразитологи лет около 20 тому назад. По словам одного из крупнейших их представителей, Х е г н е р а (Hegner), задача паразитологии состоит не в изучении паразита,—это задача зоологии или ботаники, в зависимости от природы паразита. Равным образом и изучение вреда, приносимого паразитом хозяину, по Х е г н е р у, не может быть предметом паразитологии — это объект изучения медицины, ветеринарии или сельскохозяйственных наук. Объектом же изучения паразитологии как самостоятельной дисциплины может быть только изучение *взаимоотношений двух организмов* — хозяина и паразита, т. е. тех изменений в них, которые развиваются, как результат жизни одного из них в другом. «Отношения,— говорит он,— между паразитом и хозяином как биологическое явление должны изучаться совершенно так же, как мы имеем обыкновение изучать отношения между свободно живущими организмами и их средой».

Признавая правильность этого положения Х е г н е р а, нужно, однако, указать на то, что его оценка задач общей паразитологии должна быть дополнена указанием, что в таком своем виде она является необходимой базой для выработки практических мер борьбы с различными паразитами. Общая паразитология имеет капитальное значение для правильного понимания и развития вопросов частной паразитологии, а частная паразитология находится в теснейшей связи с практической жизнью и служит ее интересам.

Возвращаясь к вышесказанному, можно затронуть еще один вопрос. Изучение отношений между организмом и средой является объектом специальной дисциплины— экологии. Имеются ли в таком случае какие-нибудь основания для выделения изучения экологических отношений паразитов из общей экологии в особую дисциплину Несомненно, имеются.

Прежде всего в пользу этого' говорит своеобразие отношений «паразит-хозяин», не встречающееся в других сожительставах. Дело в том, что экология изучает поведение организма в отношении факторов внешней среды, т. е. те реакции (изменения функционального и морфологического характера), посредством которых организм приспособляется к изменяющимся условиям своего существования. При исследовании этих приспособлений изучается, конечно, и среда и те изменения, которые в ней происходят. Последние, однако, лишь в самой незначительной степени бывают обусловлены самим организмом, и потому для экологии они представляют интерес не сами по себе, а только по их воздействию на организм. Иное дело в отношениях паразита и хозяина. Не говоря уже о том, что с практической точки зрения главный интерес в явлениях паразитизма представляет в большинстве случаев не организм (паразит), а среда его обитания (хозяин), но и с теоретической точки зрения эти отношения представляют значительный интерес. Среда паразита, будучи таким же живым организмом, как и ее обитатель, реагирует на присутствие последнего иногда очень сильно. При этом реакция среды, по своему существу, оказывается такой же приспособительной реакцией, как и реакция самого паразита. Взаимодействие между организмом и средой приобретает в этом случае совсем иной характер, чем обычное взаимодействие свободно живущего организма и его среды. Отношения в смысле обратных ответов и реакций здесь не только значительно более сложны, но нередко и резко отличны по своей природе от аналогичных процессов, разыгрывающихся между неорганической средой и обитающими в ней свободными организмами. Таким образом, если в экологии вообще изучаются преимущественно *односторонние влияния* среды на организм, то в отношениях паразитарных приходится главным образом иметь дело с

двухсторонними влияниями организма на среду и среды на организм, в их постоянном взаимодействии.

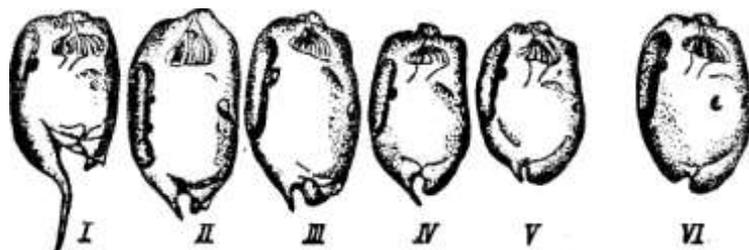


Рис. 1. Изменения инфузории *Enlodinium caudatum* от формы, снабженной хвостовыми шипами (класс I) к форме невооруженной (класс VI) под влиянием изменений пищевого режима (по Полянскому и Стрелкову).

Вторым существенным моментом является метод изучения этих взаимоотношений. Обычные методы экологического исследования среды оказываются недостаточными для изучения явлений паразитизма. Помимо них, здесь приходится пользоваться целым рядом специальных методов. Поскольку главное место в изменениях среды, вызываемых паразитом, занимают явления иммунитета, постольку иммунобиологическая методика приобретает здесь чрезвычайно важное значение. Резкая физиологическая изменчивость паразита под влиянием воздействия со стороны среды (г. е. хозяина), проявляющаяся в виде изменений вирулентности и патогенности паразита, тоже требует для своего исследования особых методов, неизвестных экологии.

Таким образом, с точки зрения объекта изучения и метода — выделение изучения всех явлений паразитизма в самостоятельную дисциплину можно считать вполне обоснованным, законным и рациональным.

В процессах и явлениях, возникающих в результате взаимоотношений паразита и хозяина, отнюдь не следует видеть что-либо особенное, не встречающееся в жизни свободно живущих организмов. В основном, биологические процессы и явления в обоих случаях качественно тождественны. Но, наряду с этим, в них имеются значительные различия, что делает явления паразитизма особенно удобными и ценными для изучения целого ряда общебиологических проблем. В связи с такими особенностями среды обитания паразитов, как ограниченность во времени и пространстве, многие биологические процессы приобретают у паразитов крайне резко выраженный характер. Процессы, медленно, — на протяжении веков и тысячелетий, — и широко, — на протяжении огромных территорий, — протекающие у свободно живущих организмов, у паразитов как бы конденсируются во времени и пространстве.

Сильное изменение окружающей среды свободно живущего животного (климат,

почва, растительный покров, биотическое окружение) требует огромных промежутков времени, а отсюда и процессы изменчивости, состоящие в приспособлении организма к этим переменам во внешней среде, протекают весьма медленно, неуловимо для глаза исследователя.

У паразита окружающая его среда, может резко меняться на протяжении очень короткого срока, исчисляемого иногда неделями и даже днями (заболевание хозяина, выработка им иммунитета и т. д.), в связи с чем и процессы изменчивости паразита ускоряются до размеров, не встречающихся у свободноживущих организмов. Особенно ясно это по отношению к некоторым паразитическим простейшим, которые могут претерпевать изменения при каждом бесполом размножении. Для *Iceiclae* из желудка жвачных И о л я н с к и й и Стрелков (1938) показали что изменение диеты хозяина может уже в течение двух недель привести к превращению снабженной сильными хвостовыми шипами в форму вполне бесхвостую (рис. 1). Возникновение географических разновидностей и рас у свободно живущих организмов связано с преодолением больших пространств или с возникновением непреодолимых географических барьеров между областями, которые ранее составляли одно целое. Аналогично до известной степени процессы у паразитов, состоящие либо в смене места обычной локализации паразита на новую локализацию в организме того же хозяина (переход от кишечного паразитирования к тканевому или к кровяному), либо в смене хозяина (переход кишечных паразитов рогатого скота к лошади и т. д.), могут происходить на самом ограниченном пространстве. Именно в силу этих моментов конденсации процессов во времени и пространстве, Ш и м к е в и ч (1898) и говорит, что изучение явлений паразитизма, помимо практического, представляет громадный теоретический интерес. «Ничто не доказывает нам с такой убедительностью изменимость форм и их способность приспособляться к условиям существования, как

изучение форм паразитических»

Задача курса общей паразитологии состоит в попытке проследить общую естественную историю взаимоотношений паразита и хозяина и вскрыть те закономерности, которые лежат в основе этих; взаимоотношений и касающихся главным образом процессов взаимной адаптации организмов паразита и хозяина.

Глава II

РАЗЛИЧНЫЕ ВИДЫ ПАРАЗИТИЗМА И смежных с ним явлений

Как мы уже отчасти указывали ранее, паразитизм не представляет собой явления, резко обособленного в природе. С ним переплетаются в сложный клубок некоторые другие виды сожительства между животным, да да и само явление паразитизма может быть подразделено на несколько градаций или ступеней. Наиболее принято признавать смежными с паразитизмом явления синойкии и симбиоза. В основе всех этих; трех; типов взаимоотношений между животными лежит прежде всего совместное существование двух; разных видов животных. При этом, однако, надо сразу, как правильно делает Г р а ф ф, отметить одну существующую черту такого совместного существования: отсутствие в нем случайности. Этим синойкия и симбиоз отличаются от случайного поселения каких-нибудь сидячих животных на : других, более крупных организмах. На какой-нибудь раковине можно найти богатое собрание гидроидов, мшанок и т. д. Но те же гидроиды и мшанки могут быть обнаружены и на сваях пристаней, на прибрежных камнях и т. д. значит здесь перед нами случайное поселение одного животного на другом без налаживания между ними каких-либо отношений.

Если совместное сожительство не носит такого случайного характера и сочетание двух; организмов регулярно повторяется, то мы имеем перед собой пример одного из трех; вышеназванных типов сожительства. Наиболее индифферентный тип сожительства получает по терминологии Крепелина название синойкии.

Синойкия (sin — вместе; oikos — дом) охватывает тот тип сожительства, когда оба сожителя более или менее индифферентны друг к другу или же *один из них извлекает пользу для себя* из этого сожительства, не причиняя, однако, при этом *никакого вреда* своему сожителю, который предоставляет услуги пассивно, не извлекая из сожительства для себя никакой выгоды.

Идеальным случаем подобного рода был бы такой, когда оба сожителя одинаково независимы друг от друга, но случай этого рода трудно даже себе представить. Гораздо чаще один из синойков по своим меньшим размерам, а часто и вследствие своей большей подвижности помещается в виде спутника на другом, в другом или в жилище другого организма. Все эти разновидности синойкии можно объединить под общим термином «квартиранство».

К в а р т и р а н т с т в о , т. е. использование одним из синойков другого исключительно в качестве места поселения можно было бы в свою очередь разбить на несколько категорий, в зависимости от характера предоставляемой одним животным другому квартиры.

а) *Простое квартиранство* состоит в поселении квартиранта только в жилище квартирохозяина, в его трубке или даже только в ареале его действия. Последний случай иллюстрируется, например, молодью некоторых морских рыб, которая держится в сфере действия щупалец крупных медуз и в случае опасности прячется под

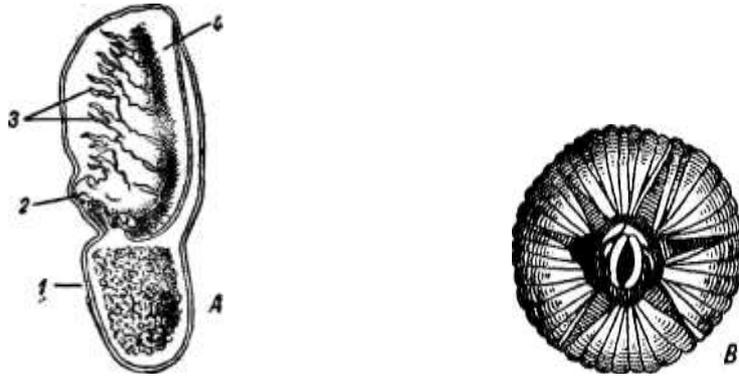


Рис. 2. Эпийки из отряда усонюгих раков (Cirripedia). *A* — *Anelasma squilicola*, живущий на коже акул; *B* — *Coronula balaenarum*, глубоко внедряющийся в кожу китов, вид сверху; в центре видно отверстие, ведущее в полость мантии, содержащей мощные известковые пластинки.

1 — мясистый стебелек, внедренный в ножу хозяина;
 2 — головной отдел паразита; 3 — расщепленные грудные ножны; 4 — мясистая двустворчатая мантия, одевающая тело животного (*A* — из Рэй Ланкестера, *B* — из Бриана).

стрекательными нитями партнера; такое же отношение к медузам зонтик своего защищенного обнаруживают и плавающие рачки Hyperidae.

Десятиногий рак *Arete dorsalis* держится рядом с морским ежом *Heterocentrotus* в дырах, которые последний образует в полипнике *Madrepora*; при этом рачок имеет одинаковую с ежом окраску тела. Некоторые раки из родов

Polyonyx и *nnnxa* (рис. 5 С) регулярно встречаются в трубках живых сидячих Polychaeta, например *Loimia*, *Chaetopterus*.

б) *Эпийкия* охватывает такие случаи, когда квартирант поселяется на поверхности тела животного-хозяина. Характерный пример такого рода представляют различные Cirripedia, поселяющиеся на коже китов и акул, но питающиеся планктоном. Таковы *Anelasma squalicola*, *Coronula* (рис. 2) и др. Очень много примеров эпийкии среди простейших. Так, среди сосущих инфузорий есть много видов узко специфичных в выборе животного, на котором они поселяются: *Dendrocometes paradoxus* на *Gammarus*, *Stylocometes digitatus* на *Asellus*. Эти эпийки питаются ресничными инфузориями и, таким образом, не имеют никаких пищевых связей с хозяином. Однако они гибнут, будучи сняты с рачков; вероятно, движения рачка облегчают газовый обмен сидящих на них простейших. Иногда квартиранты приходят в более интимную связь с хозяином, заселяя впадины на его теле, находящиеся в широком сообщении с внешней средой, или его систему открытых полостей. Сюда, например, принадлежат относящиеся к разным группам животные, которые поселяются в мантийной полости моллюсков, но периодически покидают последнюю для добывания пищи. Такова рыбка 3—6 см длины, *Apogonismys strombi*, живущая в мантийной полости *Strombus gigas*, крабы *Pinnotheres* в мантийной полости пластинчатожаберных, *Chaetogaster limnaei* у *Limnaea stagnalis* и др. Наконец, допустимо существование квартирантов, которые проникают внутрь хозяина и образуют следующую категорию.

в) *Энтоийкия*. В то время, как в первых двух случаях квартирант легко может сохранять индифферентное отношение к хозяину, получая пищу из внешней среды, в случаях энтоийкии он становится в более тесные отношения к хозяину, получая пищу за его счет и, таким образом, переходя в одну из следующих категорий сожительства. Впрочем, рыбки *Fierasfer* (рис. 3) из семейства Ammodytidae, живущие внутри голотурий, в их водяных легких, периодически выходят наружу и питаются мелкими рачками, получая от голотурии только квартиру. С некоторыми оговорками сюда же можно отнести некоторых нематод из сем. Trichostrongylidae, которые живут в кишечнике лошади, но питаются по Витенбергу исключительно инфузориями *Cycloposthium* (рис. 4), в громадном количестве населяющими кишку лошадей

Как следующую большую разновидность синойкии, можно рассматривать со- трапезничество, или комменсализм.

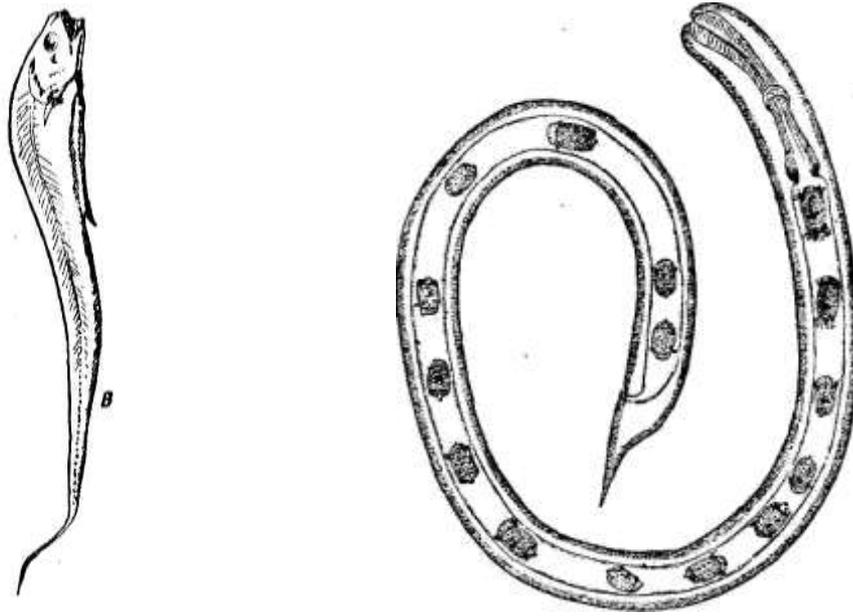


Рис. 4. Нематода сем. Trichostrongylidae из кпшечника лошади, питающаяся инфузориями *Cycloposthium*.

В кишечнике видны расположенные в ряд инфузории на разных стадиях переваривания (обратить внимание на растворение макронуклеуса в инфузориях, расположенных ближе к заднему концу нематоды) (оригинал).

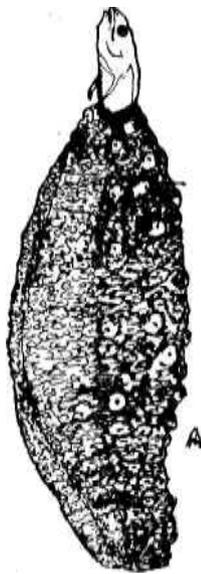


Рис. 3. А рыба *Fierasfer*, выле- вающая из клоаки *Bolnthuria tubu-iosa*, в которой она живет в виде квартиранта; В—*Fierasfer imberbis*, вынутый из голоту- рии (оригинал).

Комменсализм — термин, введенный В а н - Б е н е д е н о м , обозначает си- нойкию, при которой происходит использование одного из партнеров другим для питания. При желании можно еще дальше детализировать деление, что показывает, насколько по- степенны переходы от одного вида сожительства к другому. Так, одни из комменсалистов (будем называть их *настоящими комменсалистами*). По меткому выражению До б е л л я , подобно Лазарю, пользуются лишь крошками от стола богача, поедая избытки, остатки и отбросы в пище хозяина. Таковы многие кишечные простейшие, например жгутиконосцы, вроде *Trichotnastix* и *Chilomastix*, поедающие бактерий, споры грибов и т. д. в кишечнике млекопитающих. Такие же отношения могут встречаться и у эктокомменсалов. Около по- рошицы роющего морского ежа *Echinocardium* очень часто держится пластинчатожаберный моллюск *Montacuta ferruginosa*; вокруг отверстий сифонов дальневосточного пластинчато- жаберного моллюска *Leda* sp. целыми гроздьями прикрепляются значительно более мел- кие *Modiola* (рис. 5)

Интересный случай представляет собой поселение некоторых морских гидроидов (*Hydrichthys cyclophonis*) на коже рыб (*Cychthone signata*), обыкновенно неподалеку от по- рошицы хозяина (рис. 6). Очевидно, гидранты используют в качестве пищи экскременты

хозяина.

Наконец, в кожных вдавлениях по бокам основания хвоста у головастика травяной лягушки очень часто поселяются колониальные *Peritricha*. Во всех этих случаях мы, очевидно, имеем отношения комменсального характера, причем комменсал ист пользуется отбросами из пищи хозяина или вентиляцией воды, токи которой вызывает работа сифонов более крупного партнера. Ряд примеров можно подобрать среди комменсалистов, живущих в полости раковины пластинчатожаберных моллюсков. Эти примеры показывают, между прочим, что комменсализм может отражаться значительно сильнее на организации комменсалиста, чем простая синойкия. Один из случаев подобного рода демонстрирует замечательная кругоресничная инфузория *Ellobiophrya do-aacis* с жабер пластинчатожаберного *Donax*. Инфузория охватывает одну из жаберных нитей хозяина своим вырастающим в двух направлениях основанием, наподобие кольца, и свободно болтается на нити как висячий замок

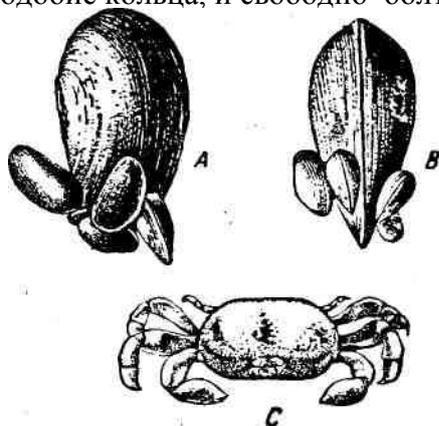


Рис. 5. *A* и *B* — двустворчатый моллюск *Beva* sp. из Японского моря с окружающими его выходной сифон мелкими моллюсками из рода *Modiola*, играющими

роль комменсалов;

C — краб *Pinnixa*, живущий в трубках червя *Chaetopterus* (оригинал).

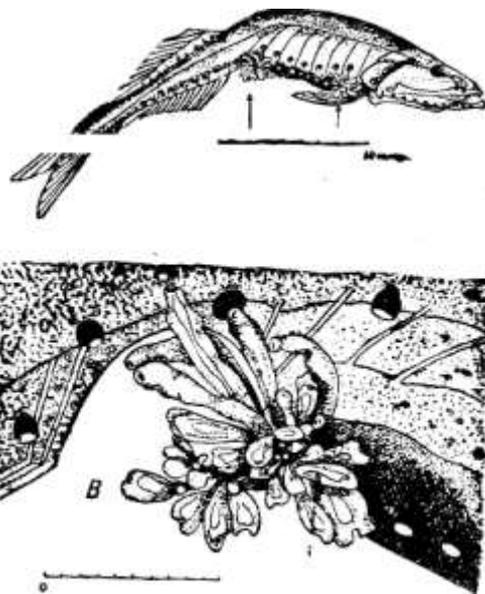


Рис. 6. Гидроиды *Hydrichthys cyclothone*, паразитирующие на рыбе *Cyclothone signata*.

A — рыба с двумя колониями гидроидов

(отмечены двумя стрелками); *B* — колония

Hydrichthys при большем увеличении; черные пятна вокруг колонии — светящиеся органы рыбы (но Дам а).

на скобке (рис. 7). Небольшой краб *Pinnixa* живет в полости раковины дальневосточного пластинчатожаберного *Pecten jessoensis*, причем краб становится слепым, что говорит о потере его связи с внешним миром; питается краб, очевидно, за счет остатков пищи хозяина. В обоих случаях мы видим серьезные изменения структуры комменсалиста, вызванные его образом жизни. Значительное количество видов веслоногих рачков получило название асцидиальных, вследствие того, что они встречаются только в глотке, или жаберном мешке различных асцидий, где питаются остатками пищи хозяина: *Doropygus*, *Notodelphys*. Можно было бы привести еще сколько угодно примеров аналогичного характера.

От таких совершенно безобидных комменсалистов Минчин (Minchin) в свое время отличал так называемых пицерахиителлей (food-robbers). Это формы, которые, повидимому, не затрагивают тела и соков хозяина, но зато пользуются известной долей пищи, предназначенной для него самого. Как довольно хороший пример такого рода отношений, можно толковать некоторых кишечных простейших, питающихся осмотическим путем. Они всасывают поверхностью тела жидкую пищу, переведенную в растворенное состояние пищеварительными соками хозяина и подготовленную к восприятию стенками кишечника хозяина; следовательно, здесь комменсалисты причиняют косвенно ущерб хозяину. К той же категории, быть может, относятся и *Opalina*, в столь большом количестве заселяющие заднюю кишку амфибий. Хотя эти инфузории и живут в задней кишке, где не происходит всасывания пищи кишечником хозяина, все же нам думается, что здесь имеет место некоторое пицерахиительство.

Как ясно видно из примеров, к комменсализму ведут пути и от эпийкии и от энтойкии. От синойкии можно провести две линии дальнейшего упрочения связей между обоими членами сожительства. Одна из них ведет в направлении усиленного взаимного использования обоими партнерами. Другая приводит нас к настоящему паразитизму, т. е. использованию одним чле-

ном сожительства другого члена.

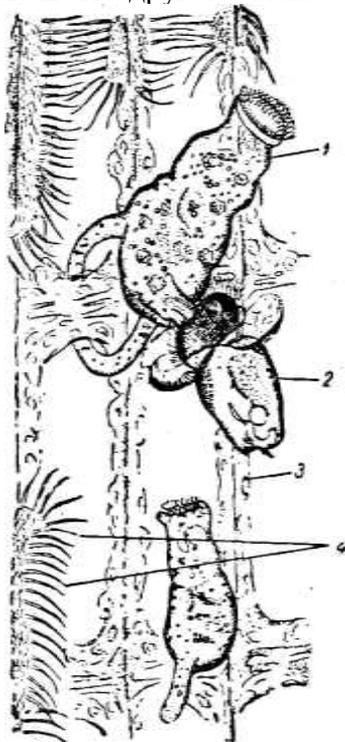


Рис. 7. *Ellobiophrya do-aacis* на жабрах *Donax*.

1- инфузория, отделяющая от себя дочернюю особь (2), развившую задний венчик ресниц, 3-перекладки жаберной решетки, 4- ресницы жаберного эпителия (по Шаттону).

Симбиоз (sin — вместе; bios — жизнь). Под симбиозом понимается взаимнополезное сожительство, из которого оба партнера извлекают известную выгоду. Большинство авторов термин симбиоз понимается в широком смысле слова всяких взаимнополезных отношений между животными. Некоторые (К о л л е р и), впрочем, ограничивают этим названием те случаи, в которых связанные между собой живые существа оказывают друг другу пользу путем обмена веществ, которым они как бы дополняют друг друга (например, простейшие и зоохлореллы, см. стр. 19); случаи же более сложных и активных взаимоотношений (например между раком-отшельником и актинией) эти ученые обозначают термином *мутуализм* («взаимничество»).

При наиболее выраженных симбиотических отношениях существование одного из партнеров без другого становится невозможным (взаимно облигатный симбиоз по М о ш к о в с к о м у). Но возможен и такой тип сожительства, при котором совместное существование жизненно необходимо только для одного из партнеров, который, однако, сохраняет известную самостоятельность части своих связей с внешним миром.

Наконец, в ряде случаев организм одного из партнеров, «хозяина», не нуждается в содействии своего сожителя, обеспечивая полностью свое существование собственными средствами. Эту категорию М о ш к о в с к и й предлагает обозначать как односторонний симбиоз, или полупаразитизм.

Говоря о симбиозе, можно представить его возникающим на почве всех различных категорий синонимии. Входя между собой в пространственную связь, два организма могут иногда изменяться в сторону, полезную для обоих партнеров, что и ведет к дальнейшему развитию намечающегося симбиоза. Многочисленные явления симбиоза можно расположить, с одной стороны, по принципу пространственных взаимоотношений между партнерами, с другой стороны, по большей или меньшей тесноте, установившейся между симбионтами связи.

Симбиоз может, во-первых, иметь место даже между животными, которые не находятся между собой в постоянном телесном контакте. Рыбка *Amphiprion* держится среди щупалец крупных актиний (*Crambactis* в Красном море, *Discosoma* — в Индо-Малайском архипелаге), содействуя, повидимому, своими движениями циркуляции свежей воды, необходимой для дыхания актинии. При закрывании актинии рыбка закрывается щупальцами и на время проникает в гастральную полость партнера, пользуясь от последнего, не только защитой его стрекательных нитей, но и частью пищи. Вероятно, *Amphiprion* обладает известным иммунитетом по отношению к яду актинии. Защитное значение актинии С л ю и т е р (Sluiter) доказал опытами. Посадив в аквариум с актинией и *Amphiprion* несколько хищных рыб, исследователь держал там эту рыбку целыми месяцами. Но стоило удалить актинию из аквариума, и *Amphiprion* уже через несколько часов пожирался хищными рыбами. Раковины, занятые отшельниками, часто бывают вокруг устья заселены гидроидными полипами из рода *Hydractinia*. Повидимому, в этом сожительстве имеется обоюдная выгода: стрекательные клетки полипов защищают рака, а гидроиды пользуются со стороны рака передвижением и остатками его пищи. Наконец, классический случай этой категории представляет симбиоз раков-отшельников с различными актиниями. При этом *Sagartia parasitica* живет на раковинах, занятых несколькими различными видами раков, а *Adamsia palliata* обнаруживает специфичность по отношению к *Eupagurus prideauxi*. В этих симбиозах, особенно у *Adamsia*, оба партнера вступают друг с другом в очень интимную связь. *Pagurus asper* и другие, меняя свою жилую раковину, пересаживают своих симбионтов, а именно *Sagartia*, со старой

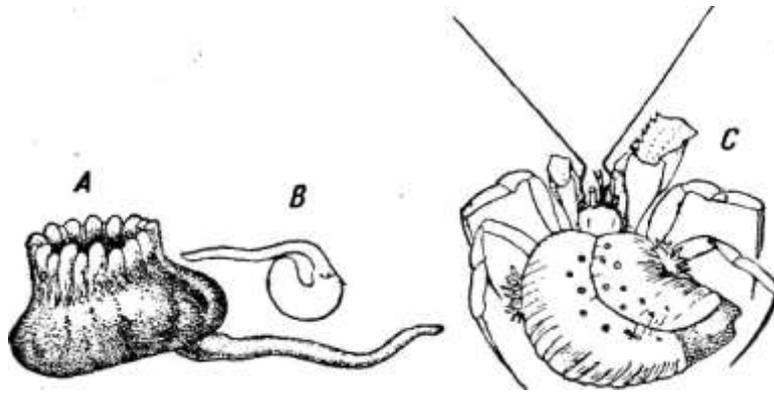


Рис. 8. *A* — *Aspidosiphon*, охваченный подошвой актинии *Beteropsammia cochlea*, которую он таскает за собой; *B* — освобожденный от актинии *Aspidosiphon*; *C* — рак-отшельник *Eupagurus prideauxi* в симбиозе с актинией *Adamsia palliata*; актиния охватывает раковину отшельника своей подошвой, края которой сходятся на спинной стороне животного; снизу из-под брюшка рака выглядывает часть щупалец актинии (по Колле).

раковины на новую. *Adamsia* (рис. 8) обрастает *Eupagurus* своей подошвой, так что брюшко последнего отчасти заключено в пустой раковине моллюска, отчасти же в футляре, образованном телом актинии. *Adamsia* обращена ртом книзу, причем ее ротовое отверстие приходится несколько позади рта рака, так что часть пищи последнего всегда поглощается актинией. Вне симбиоза с раком *Adamsia palliata* жить неспособна.

Разобранные случаи симбиоза и им подобные можно было бы обозначать термином *парасамдиоз* (симбиоз бок о бок), не смешивая его, однако, с парасимбиозом Цоппа, который называет этим именем редкий частный случай вступления в симбиоз лишайника еще третьего компонента, а именно второго гриба.

Вторую категорию образуют симбионты типа эпиойков или, как их можно назвать, эктосимбионты. Сюда принадлежит любопытное сожительство червя *Aspidosiphon* с полипом *Heteropsammia* (по Буве). *Aspidosiphon* в молодом возрасте прячет конец своего тела в маленькую пустую раковину *Gastropoda*. На ту же раковину потом садится личинка полипа, который разрастается и плотно охватывает самое тело растущего червя как муфтой. Червь высовывается из хода в теле полипа, которому он доставляет средство передвижения, тогда как полип оказывает червя защиту своими стрекательными клетками (рис. 8).

Наконец, симбионтов, возникших на почве энтоики, можно именовать эндосимбионтами. Очень хорошо такой эндосимбиоз иллюстрируется жгутиконос из кишечника термитов. В задней части кишечника очень многих термитов живут в большом изобилии многожгутиковые жгутиконосцы отряда *Hypermastigina* (рис. 9). Находя себе приют и пищу в кишечнике термита, эти простейшие несомненно извлекают из хозяина определенную пользу. Но в то же время, как ясно следует из пре-

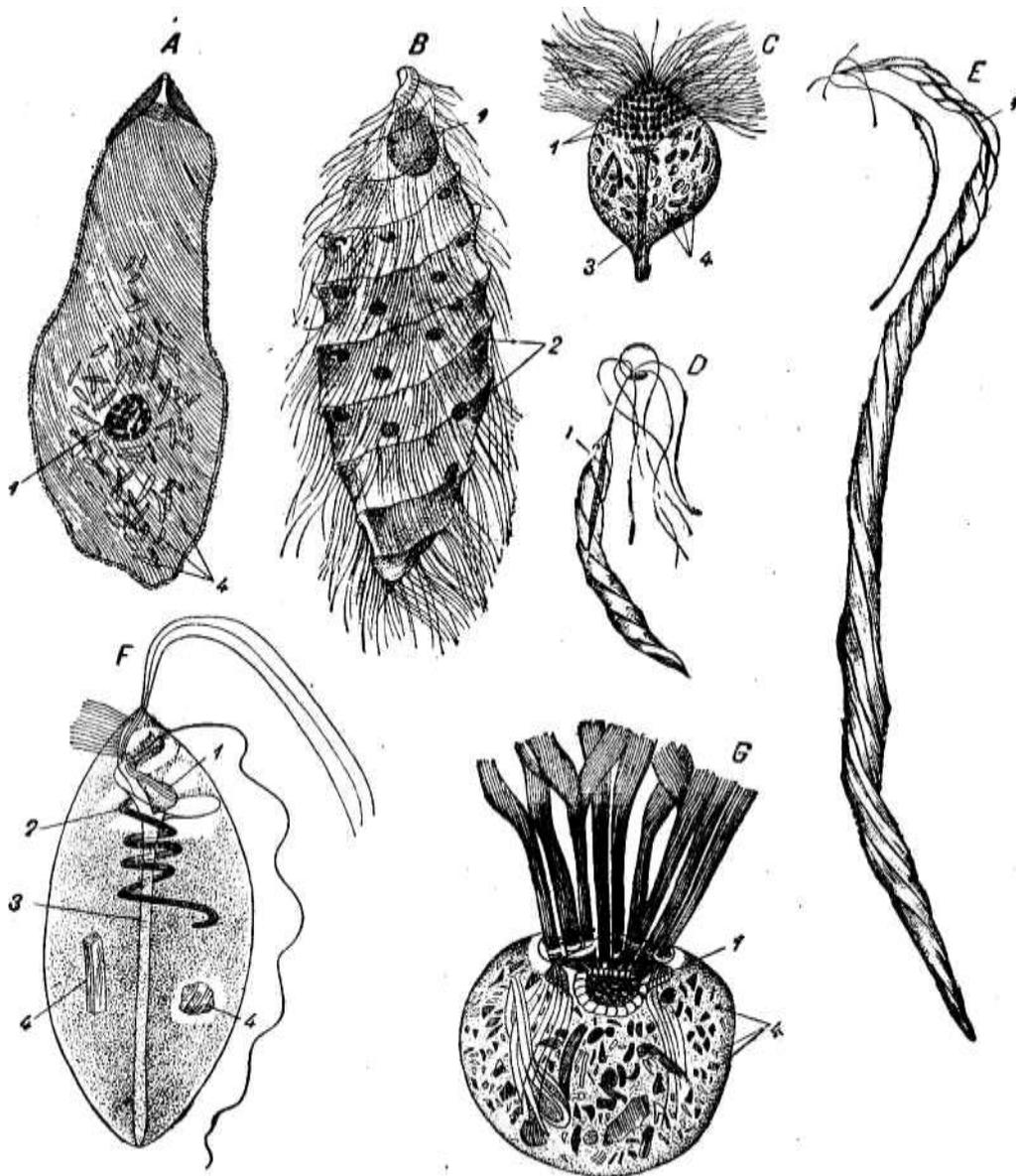


Рис. 9. Различные Нупермастигина, живущие в кишечнике термитов.

A — *Pseudotriconympha introflexibilis* (по Д о р е л ю); *B* — *Holomastigotes elongatum* (по Д ю б о О Я в Г р а с с с); *C* — *Stephanonympka nelumbium* (по К и р б и); *D* и *E* — *Strebломastix strix* (по К о ф о и - д у и С в и з и); *F* — *Metadevescovina debilis* (по Л а й т); *G* — *Kofoidia loriculturala* (по Л а й т). 1—ядро или ядра (*у* — *Stephanonympka*), 2—парабазальный аппарат; 3—аксостиль; 4—кусочки пищи.

красных работ К л и в л э н д а (Cleveland, 1924—1928), термиты получают немалую пользу от своих обитателей. Симбиоз между этими животными становится столь тесным, что у термитов вырабатываются на его почве даже некоторые специальные инстинкты, и не только жгутиконосцы не могут существовать без термитов, но и термиты — без жгутиконосцев. Пищей термитов служит исключительно клетчатка, которую они получают, грызя древесину сухого дерева. Переваривание пищи происходит в заднем отделе кишечника, где находятся жгутиконосцы. Как это ни странно, но в кишечнике самих термитов не обнаружено никаких ферментов, растворяющих клетчатку. Между тем, тело Нупермастигина сплошь набито огрызками древесины, которые они заглатывают и несомненно переваривают. Отсюда возникла мысль, не играют ли Нупермастигина какой-нибудь роли в пищеварении их хозяев. В пользу того же предположения говорило и наличие жгутиконосцев решительно во всех особях у тех видов термитов, где они вообще имеются. Для разрешения этого вопроса К л и в л э н д прежде всего выработал технику дефаунирования термитов, т. е. освобождения их от жгутиконосцев. При содержании термитов в кислороде под давлением в 3 атм. все жгутиконосцы в скором времени погибают, тогда как термиты остаются живыми. После дефаунирования К л и в л э н д помещал в одинаковые нормальные условия с обильным наличием пищи, т. е. древесины, с одной стороны, дефаунированных животных, с другой стороны, в качестве контроля, обыкновенных, т. е. содержащих Нупермастигина, особей. Опыт дал совершенно парадоксальные результаты. Термиты со жгутиконосцами жили в своих опытных сосудах неопределенно долгое время, иногда до 1*¹/₂ лет, тогда как дефаунированные особи выдерживали не более 10—14 дней и потом неизбежно погибали. При этом они все время питались, но пища не могла ими утилизироваться. Стоило искусственно заразить дефаунированных

термитов жгутиконосцами, и такие насекомые приобретали способность продолжать свое существование, не погибая.

Опыты Кливленда показали, до какой тесной органической связи доходит симбиоз термитов и *Hypermastigina*. Повидимому, жгутиконосцы переводят клетчатку в растворимое состояние, используя при этом сами лишь часть переработанного вещества. Вполне естественно, что при этом у обоих членов сожительства выработались черты, способствующие постоянному заражению термитов их столь полезными симбионтами. Решающее значение в этом смысле имеет инстинкт слизывания друг у друга жидких экскрементов, выступающих из заднепроходного отверстия термитов. У молодых личинок, воспитываемых взрослыми рабочими термитами, такой способ питания является даже единственным. Легко видеть, что слизыванием экскрементов достигается двоякая цель. С одной стороны, термит проглатывает содержимое задней кишки своих собратьев, в котором находится переведенная в усвояемое состояние клетчатка, с другой — он получает возможность заражения жгутиконосцами, что особенно важно для личинок, которые при выходе из яйца свободны от симбионтов. Возможность заражения затрудняется тем, что большинство *Hypermastigina* не обладает способностью инцистироваться, и потому проглоченные термитом жгутиконосцы, казалось бы, должны быть переварены пищеварительным соком хозяина во время своего следования через кишечник от рта до задней кишки, где имеются условия, благоприятные для их существования. Однако Догель (1916) показал, что в задней кишке термитов, наряду с нормальными, активными жгутиконосцами, всегда имеется небольшое количество мумифицированных *Hypermastigina*. Такие особи освобождаются от пищевых частиц, эктоплазма их сильно уплотняется, длинные жгутики сплетаются и образуют вокруг тела род войлока. В таком неинцистированном (ибо никакой оболочке животные вокруг себя не выделяют), но мумифицированном состоянии, жгутиконосцы, повидимому, приобретают способность без вреда для себя проходить через весь кишечник термита до задней кишки и обеспечивать заражение хозяина.

Большое значение *Hypermastigina* в жизни термитов видно уже из того, что по данным Кацини и Кирби (Katzin, L. I. and Kirby, H. jun., 1939) вес жгутиконосцев, отфильтрованных из кишки термитов, достигает 36% веса тела хозяина. Вес этот так велик, что невольно рождается мысль, не служит ли часть жгутиконосцев, проходящих через кишку термитов в слизанных экскрементах, дополнительным источником питания этих насекомых.

Аналогичные отношения обычно принимались и для живущих в громадном количестве в рубце и сетке жвачных инфузорий *Entodiniomorpha* из сем. *Ophryoscolicidae* и для их хозяев. И здесь обычно все особи животного-хозяина бывают заражены инфузориями, число которых доходит до 1 000 000 на 1 *ел*³ содержимого желудка. При этом *Ophryoscolicidae*, наподобие *Hypermastigina*, всегда набиты огрызками травы, растительными волокнами и т. д. Однако в последнее время опыты Беккера (1930) и Полянского и Стрелкова (1935) говорят о том, что молодые дефаунированные ягнята нормально и с нормальной быстротой растут и увеличиваются в весе, так что роль *Ophryoscolicidae* по отношению к хозяину оказывается индифферентной и мы имеем здесь, вероятнее всего, один из случаев комменсализма.

В чрезвычайно тесные взаимоотношения вступают нередко организмы в тех случаях, когда дело идет о симбиозе между животными и организмами растительного характера: водорослями, грибами, бактериями.

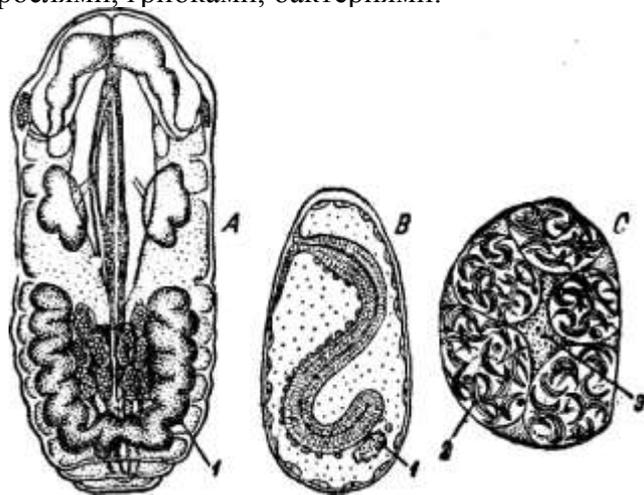


Рис. 10. Внутриклеточные симбионты насекомых.

A — личинка тли *Drepanosiphon platanoides* с мицетомом (1), ила веленым телом; B — зародыш червеца *Icerya purchaai* с мицетомом (1); C — отдельная клетка из мицетома *Dactylopius citri* с бактерио-оидными серповидными тельцами (2) и ядром (3) (по Коллери.)

В тканях некоторых беспозвоночных с давних пор известно наличие мелких, округлых включений желтого или зеленого цвета. Еще Ценковский в 1871 г. предложил толковать эти включения как одноклеточные водоросли, причем у морских животных в тканях встречаются желтые зоо-ксантеллы, а у пресноводных — зеленые зоохлореллы. В настоящее время эти симбионты констатированы у многих простейших (особенно у радиолярий и инфузорий), у некоторых губок (*Spongilla viridis*) и кишечнорастворных (*Hydra viridis*, некоторые медузы, многие Anthozoa) и у отдельных представителей других типов

(турбеллярии *Convoluta*, *Vortex* и др., коловратка

Самостоятельность и растительная природа зоо-хлорелл были неопровержимо доказаны опытами выделения их из тела хозяина (например, раздавливанием тела инфузории, содержащей водоросли и культурой их в искусственных условиях). Зоохлореллы в таких условиях могут жить и размножаться неопределенно долгое время. Равным образом в некоторых случаях (например, с *Hydra viridis*) удается освободить хозяина от симбионтов, без которых он опять-таки в состоянии нормально существовать.

Особенно тесным, по крайней мере для одного из симбионтов, является симбиоз некоторых грибов и бактерий со многими преимущественно кровососущими, но также и иными насекомыми. В различных местах тела последних (в слепых мешках пищевода комаров, в желудочном диске вшей, в трахеальном органе желудочного овода, в третьем брюшном сегменте клопов, в стенках средней кишки мухи цеце, в брюшке тлей и червецов, в жировом теле тараканов) имеются специальные образования, так называемые мицетомы, состоящие из скопления клеток, населенных бактериями или одноклеточными грибами (рис. 10). Мицетомы часто окрашены в зеленоватый или буроватый цвет. Очень часто мицетомы расположены вблизи яичников, так что симбионты могут попадать в яйцевые клетки и таким образом передаются из поколения в поколение. В других случаях Бухнер и другие авторы описывают ряд чрезвычайно оригинальных и разнообразных приспособлений, обеспечивающих передачу грибов или бактериоидов потомству насекомого-хозяина. В указанных симбионтах различные авторы распознали дрожжевые грибы (*Schizosaccharomyces aphidis* у некоторых тлей, *Saccharomyces*, *Oospora*, *Coccidomyces*

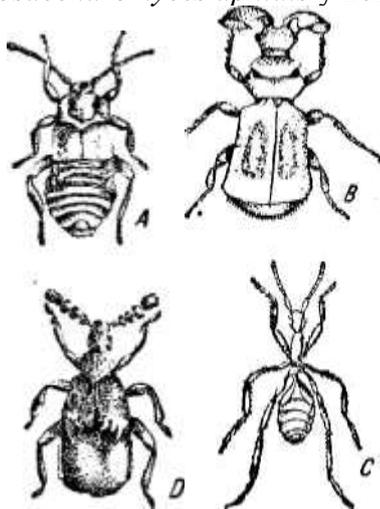


Рис. 11. Различные жуки мирмекофилы.
А — *Lomechusa strumosa*; В — *Paussus turcicus*; С — *Mimeciton pulex*; D — *Claviger testaceus*
(из К о л л е р и).

и т. д.). Изредка по Бухнеру у одного вида насекомых имеется даже два или три сорта мицетомов с различными симбионтами. Физиологический характер подобных симбионтов еще далеко не выяснен. Польза хозяев для грибов несомненна, ибо клетки хозяина служат для грибов благоприятной средой для роста и размножения. Труднее определить пользу, получаемую насекомыми от симбионтов. У тлей и червецов по Пьер-антони (Pierantoni, 1910) симбионты выделяют ферменты, способствующие перевариванию сахара, в изобилии получаемого этими насекомыми в соке растений. У кровососущих насекомых, а именно у мухи цеце, по мнению Рубо, между наличием симбионтов и питанием их хозяев кровью имеется прямая связь в том смысле, что населяющие мицетом кишечника организмы в какой-то степени способствуют перевариванию крови, заглоченной. Однако все эти толкования остаются пока лишь гипотезами.

До известной степени особый тип симбиоза, а именно парасимбиоза, дают многие мирмекофилы и термитофилы, т. е. симфилы муравьев и термитов (рис. 11). Обычный тип симбиоза заключается в попарном парасимбиотическом сожительстве; даже если симбионтов много, то во всяком случае каждый мелкий симбионт составляет по отдельности пару со своим хозяином. Но возможны случаи парасимбиоза общественного, когда ни один из симбионтов не вступает в прочную связь с определенным индивидом другого вида, но с целой общиной особей. Жук *Paussus*, снабжающий муравьев приятными для них выделениями особых желез, обслуживает любого члена из гнезда муравьев и получает услуги также от любой особи. Точно также и тли пользуются защитой муравьиной колонии, проходящему муравью.

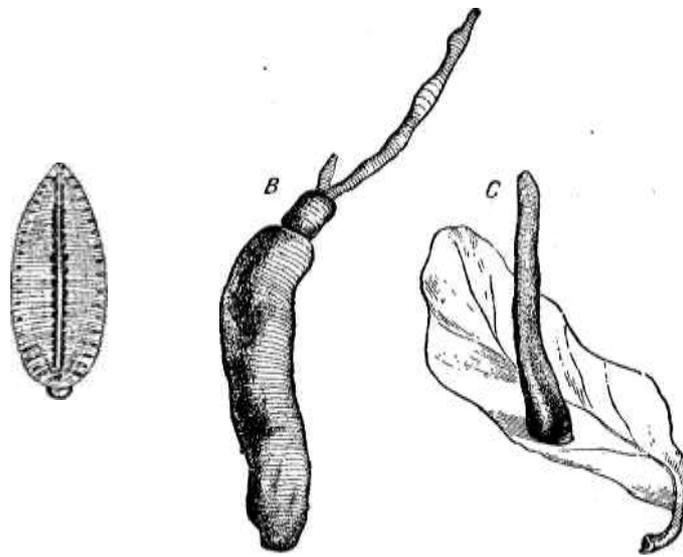


Рис. 12. А — *Glossosiphoma complanata* (Rhynchobdellida); В — *Haemopsis sangmga*, поедающая дождевого червя; С — *Haemadipsa ceylonka*, цейлонская наземная пиявка на древесном листе (из Кю - кептля).

Итак, мы видели, что комплекс отношений, именуемый термином симбиоз, содержит в себе самые разнообразные переходы от отношений более или менее индифферентных до таких, когда оба члена сожительства не могут существовать один без другого. Такие же промежуточные состояния и переходы от свободной жизни или от синюйки мы находим для третьего типа сожительства, т. е. для паразитизма.

Паразитизм, или использование одним животным другого в качестве пищи и места обитания. Наличие в природе переходных состояний, представляющих собой постепенные адаптации к паразитическому образу жизни, иллюстрируется очень хорошо явлением *факультативного паразитизма*, или ложного паразитизма. Так называют примеры паразитизма животного, которое нормально живет в свободном состоянии, но при случайном попадании на или в некоторых подходящих хозяев непосредственно переходит к паразитизму с тем, чтобы в лице своего потомства вновь, может быть надолго, оторваться от паразитического образа жизни. Нечто подобное мы встречаем у пиявок и клопов, но особенно типичны случаи факультативного паразитизма некоторых круглых червей. Среди пиявок (рис. 12), например, европейская *Glossosiphonia complanata* является настоящим свободно живущим хищником, который целиком пожирает мелких беспозвоночных. Конская пиявка *Haemopsis* в отношении мелких животных ведет себя так же, как *Glossosiphonia*, в отношении же крупных животных ограничивается временным нападением на них и сосанием крови. Цейлонская пиявка *Haemadipsa ceylonica*, живя на кустах, время от времени нападает на свои жертвы для сосания крови, не прибегая уже к иным способам питания, т. е. иными словами является временным паразитом. Рыбья пиявка *Piscicola geometra*, в общем всю жизнь проводит на теле рыбы, но легко перебирается с одной рыбы на другую, а в период размножения вообще покидает хозяина и откладывает коконы с яйцами на дно водоемов. Наконец, пиявка *Johannsonia pantopodum*, встречающаяся на пантоподах (*Colossendeis*), даже яйца свои откладывает на тело хозяина.

Среди клопов виды рода *Reduvius* являются настоящими свободно живущими хищниками, поедающими различных насекомых; однако, *Reduvius personatus*, наряду с таким же хищничеством, может иногда нападать на человека и сосать у него кровь. Постельный же клоп (*Cimex lectularius*) перешел всецело к питанию кровью, которую он сосет у человека, домашних птиц и других животных, т. е. стал временным паразитом (см. далее).

Интересные отношения представляют некоторые круглые черви. Скрябин, при обследовании человеческих кишечных паразитов в Донбассе, нашел в кишечнике человека яйца, личинок и взрослых червей двух видов *Ehabditis*, которые обычно живут в почве. Невидимому, мы имеем тут случай факультативного паразитизма. Типичным факультативным паразитизмом обладает *Aloionema appendiculatum*. Обыкновенно она является свободным обитателем почвы. Однако иногда личинки *Aloionema* проникают в слизня *Arion ater*, где и живут некоторое время в кишечнике, продолжая расти и достигая вдвое большей величины, по сравнению с нормой. Впрочем половозрелого состояния достигнуть в слизи они не могут и должны для этого выйти наружу, где размножаются. Их потомство может одинаково хорошо существовать и на воле и снова попадая в слизней.

Факультативный паразитизм представляет интерес с точки зрения вопроса о происхождении паразитизма. Во-первых, раз определенные виды животных, приходя в случайный контакт с другими видами, так сказать, внезапно превращаются в паразитов, а без этой случайности отлично живут на свободе, то отсюда можно сделать вывод, что имеются формы, *предрасположенные* к паразитизму. Эта предрасположенность может сказываться либо в морфологических особенностях животного, либо в особенностях его образа жизни. Предрасположенность в строении может выражаться, например, в особой прочности покровов, спасающей животное от действия пищеварительных соков хозяина, или в особенностях дыхательного обмена; например, животные, встречающиеся в гниющих веществах, могут легко

жить в анаэробных условиях, а следовательно, легко способны адаптироваться к жизни в кишечнике хозяина, где кислород отсутствует. Во-вторых, указанный пример *Aloionema* свидетельствует, кроме того, о чрезвычайной скорости изменений, вызываемых паразитизмом: сильное увеличение размеров паразитических личинок в пределах одного и того же поколения. В-третьих, пример с *Rhabditis* показывает нам некоторые из обстоятельств, способствующих переходу свободно живущих организмов в паразитическое состояние. Прежде всего этому благоприятствует усиление контакта между факультативным паразитом и будущим хозяином. Находка С к р я б и н ы м *Rhabditis* именно в Донбассе не случайна. Там, в глубоких подземных шахтах, тысячи людей приходят ежедневно и на небольшом сравнительно пространстве в самое тесное соприкосновение с землей, в которой обитают свободные *Rhabditis*; таким образом открывается путь к более прочному переходу в паразитическое состояние. Далее, эти тысячи рабочих находятся в самом тесном контакте друг с другом, что открывает путь к дальнейшему распространению зарождающегося паразитического вида. Наконец, в шахтах господствует равномерная температура и достаточная влажность, что также является благоприятным для существования *Rhabditis*. Таким образом, в данном случае сочетается целый ряд условий, благоприятствующих тому, чтобы паразитофауна человека обогатилась еще одним паразитом.

С понятием факультативного паразитизма более или менее совпадает выросшее главным образом на медицинской почве понятие о «ложнопаразитизме». Под этим названием объединяют таких свободно живущих организмов, которые в состоянии некоторое время жить внутри тела другого животного при чисто случайном попадании в последнее. Таковы, например, личинки ряда видов мух (комнатной мухи, серой мясной мухи, сырной мухи *Pyophilala*), которые нормально живут в навозе, или в падали, или в сыре, но обладают такой жизненной стойкостью, что способны противостоять даже действию пищеварительных соков кишечника и могут известное время жить в такой чуждой для них среде и даже вредят своему случайному и временному хозяину. Может быть ложнопаразитизм отличается несколько от факультативного лишь своим еще редким и случайным характером.

Из вышеуказанного видно, что факультативный паразитизм в некоторых случаях может служить переходным этапом к типичному паразитизму, который обозначают как *паразитизм обязательный, или облигаторный*. К данной категории принадлежат все формы, у которых в жизненный цикл обязательно входит паразитическая фаза. Разбираясь в необычайном разнообразии отношений паразитов к их хозяевам, можно разделять облигаторных паразитов на группы, руководствуясь различными критериями. Соответственно с тем, как было сделано по отношению к синойкии, можно прежде всего взять в качестве критерия пространственные отношения паразитов к хозяину. Вторым критерием могут служить отношения паразита к хозяину во времени, если учитывать длительность контакта паразита с хозяином в течение жизненного цикла паразита. Наконец, английским биологом М и н ч и н о м предложено деление паразитов, основанное на критерии их большей или меньшей патогенности для хозяина (см. дальше стр. 35).

Пространственные отношения паразитов к хозяевам. Соответственно с локализацией паразита в организме хозяина, паразитов разбивают на две категории.

Э к т о п а р а з и т ы, или Epizoa, обитают на внешних покровах хозяина, на коже, на жабрах.

Э н д о п а р а з и т ы, или Entozoa, живут во внутренних полостях, тканях и клетках хозяина.

Эндопаразиты некоторыми авторами разделяются еще на полостных, тканевых, внутриклеточных и т. д.



Имеются целые группы паразитов, характеризующиеся или эктопаразитическим или эндопаразитическим образом жизни. Так, среди простейших класс Sprotozoa состоит целиком из эндопаразитов, тогда как в числе паразитических Mastigophora и Infusoria встречаются и экю- и эндопаразиты. Среди класса Trematodes подкласс Monogenea характеризуется эктопаразитическим образом жизни, подкласс Dige-пеа — эндопаразитическим. Однако в группе Monogenea мы находим несколько интересных переходов к эндопаразитизму. Первый пример дают представители рода *Polystomum*. Родичи *Polystomum* живут на жабрах морских, реже пресноводных рыб. Такой же образ жизни следует приписывать и предкам рода *Polystomum*. Однако современные виды, как *Polystomum integerrimum* и некоторые другие, лишь в личиночной своей стадии держатся на жабрах головастика в виде эктопаразитов. С превращением головастика в молодую лягушку паразит, в связи с атрофией жабер и смыканием жаберных щелей, переходит в кишечник своего хозяина, спускается по нему в клоаку, а из последней проникает в мочевой пузырь, где достигает половой зрелости и на всю жизнь уже остается эндопаразитом.

Интересно, что Ц е л л е р (Z e l l e r), а позднее Г а л л и е н (G a l l i e n) показали, что в некоторых случаях раннего проникновения личинок *Polystomum* в головастика, личинки успевают еще до метаморфоза головастика, т. е., оставаясь на жабрах, достигнуть половой зрелости и начать откладывать яйца. Этот факт проливает свет на прошлое рода *Polystomum*: предки его обладали чисто эктопаразитическим (на жабрах) образом жизни. В том же роде *Polystomum* имеются виды, паразитирующие на черепахах, например *Polystomum (Polystomoides) ocellatum*, которые поселяются в ротовой полости хозяина под его языком, или *Polystomum rugosum* (рис. 13) в ноздрях черепахи *Trionyx*.

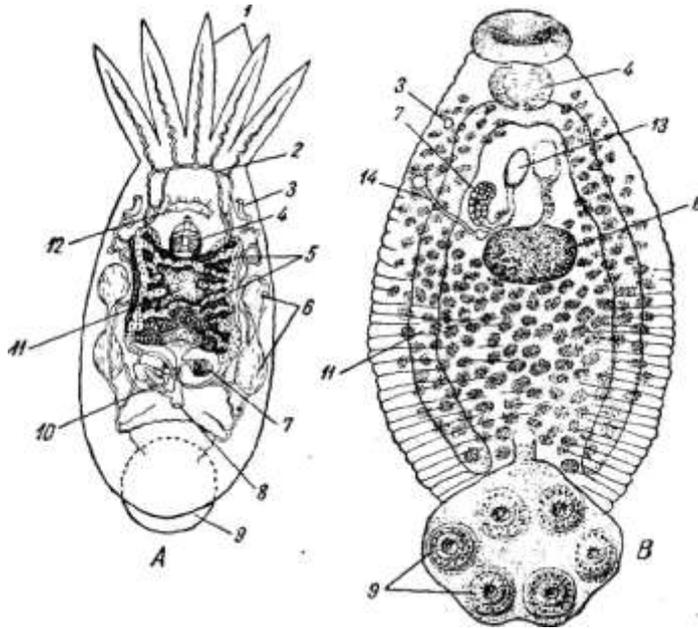


Рис. 13. *A* — организация *Temnocephala* с покровов *Limulus*; *B* — *Polystomum rugosum* из ноздрей черепахи *Trionyx ferox*.

1 — щупальца; 2 — выделительные каналы; 3 — мочевой пузырь и выделительное отверстие; 4 — глотка; 5 — матка; 6 — семенники; 7 — яичник; 8 — половое отверстие; 9 — присоски; 10 — penis; 11 — кишечник; 12 — мозг; 13 — яйцо; 14 — влагалище (*A* — из Брес-с-ла-у и Рейзингер; *B* — по М а к К а л л у м).

Попытки к переходу в эндопаразитическое состояние делались независимо представителями разных групп моногенетических сосальщиков. Так, среди отряда Monopisthodiscinea, паразитирующего на жабрах и на коже карповых рыб, недавно открыт род *Acolpenteron* (рис. 14) ушел с покровов хозяина и проник, очевидно через наружные мочевые отверстия, в мочеточники почек. Один из видов этого рода только что описан Г в о з д е в ы м (1946) и из пределов Советского Союза (в мочеточниках небольшой рыбы *Diplophysa*).

Интересный пример факультативного перехода одного из Monogenea к эндопаразитизму констатировал недавно Р у ш к о в с к и й (Ruszkowski, 1931) у *Amphibdella torpedinis* (рис. 15). Этот представитель Monopisthodiscinea, обычно паразитирующий на жабрах рыб, уже давно описан с жабер скатов Средиземного моря (*Torpedo ocellata* и *T. marmorata*). Исследовав в Неаполе 27 скатов, Р у ш к о в с к и й имел возможность убедиться в том, что очень часто, а именно у 50% рыб в сердце имелись характерные яйца *A. torpedinis*, а в 30% случаев, кроме яиц, в сердце ската находились и сами черви в половозрелом состоянии. Способ проникновения *A. torpedinis* в сердце остался невыясненным, но несомненно, что, наряду с эктопаразитизмом на жабрах, *A. torpedinis* способен переходить к глубокому внутренностному паразитизму. Повидимому, уход в кровеносную систему является для данного вида тупиком, не дающим возможности дальнейшему распространению, но этот уход знаменателен как показатель широкой потенции паразитов в перемене своей локализации в теле хозяина. Возможно, что в других случаях указанная потенция могла привести к полному переходу паразита к паразитированию в крови.

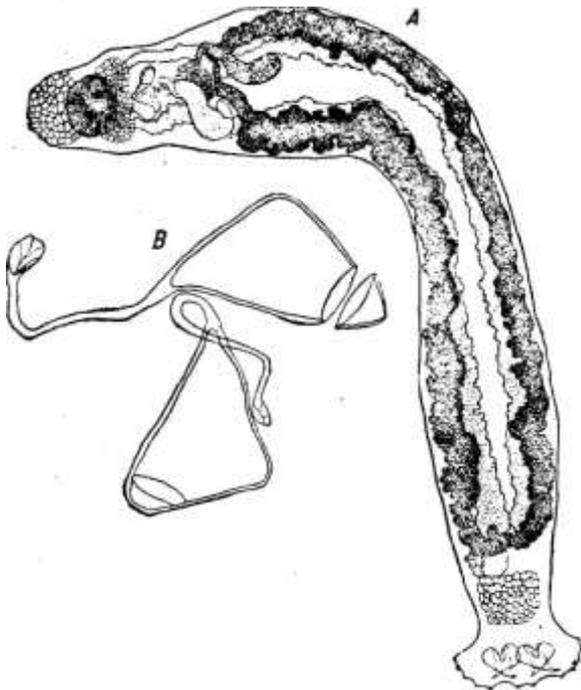


Рис. 15. Моногенетический сосальщик *Amphibdella torpedinis* с жабер и из кровеносной системы скатов.

A — взрослый червь; *B* — два яйца его, одно — с отпавшей крышечкой (по Р у ш к о в с к о м у).

Так, быть может, следует трактовать случайный переход некоторых кишечных жгутико-носцев через стенку кишки в кровь хозяина.

Все Cestodes всегда являются типичными эндопаразитами, равно как и Acanthocephala и Nematodes.

Напротив, в тех редких случаях, когда Chaetopoda переходят к паразитизму, они почти всегда становятся эктопаразитами. Таков паразитирующий на коже рыб *Ichthyotomus sanguinarius* среди Polychaeta и 2 рода сем. Histriobdellidae, паразитирующие на раках. Только некоторые роды сем. Euniidae паразитируют в полости тела других полихет и, таким образом, являются эндопаразитами. В группе Oligochaeta имеется лишь небольшое число эктопаразитов (Branchiobdellidae на пресноводных раках и немногие Enchytraeidae на дождевых червях). Этим, вероятно, объясняется то, что генетически связанные с Oligochaeta пиявки содержат в своем числе тоже исключительно эктопаразитов.

Немногочисленные паразитические моллюски принадлежат к обеим категориям. Наконец, среди Arthropoda, особенно среди раков и насекомых, имеются многочисленные как эктопаразиты, так и эндопаразиты.

Временные и стационарные паразиты. Уже со времени Лейкарта установилось деление паразитов, смотря по времени, проводимому ими в непосредственном телесном контакте с хозяином, на *временных и стационарных*. Под названием временных понимаются такие паразиты, которые либо посещают хозяина лишь на время приема пищи, либо если и остаются на нем самом, то все же не привязаны к нему прочно и вступают в настоящие паразитические отношения опять таки в период принятия пищи; такие паразиты легко могут покинуть хозяина и вновь на него садиться и т. п.

Под стационарным паразитизмом разумеют те случаи, когда паразит на долгое время, иногда на всю жизнь поселяется на хозяине, так что последний является постоянным носителем паразита.

Временный паразитизм характеризуется сравнительно слабым контактом паразита с хозяином, что, в свою очередь, сказывается в слабо выраженных адаптациях животного к паразитической жизни. В пределах этой категории можно, при желании, наметить ряд ступеней усиления контакта между обоими членами сожительства. Наименьший контакт имеется в тех случаях, когда «паразит» главную часть своей жизни проводит свободно, нападая на хозяина налетами и периодически возвращаясь к свободной жизни; кроме того, такие паразиты обычно не связаны ни с определенной особью животного-хозяина, ни даже с одним видом хозяина. Отличный пример подобного рода дают различные комары: *Aedes*, *Anopheles* и др. У комаров, во-первых, паразитизм ограничен только женским полом, да и самки в течение долгого времени можно продержат, подкармливая сахарной водой, т. е. без всякого контакта с хозяином. Далее контакт с хозяином в течение приема пищи ограничивается 1—2 мин. Кроме того, комары нападают без особого разбора на человека, рогатый скот, лошадей, свиней, собак и даже на птиц (см., впрочем, стр. 78). Соответственно со слабостью контакта между комарами и их «хозяевами», мы находим у кровососущих комаров морфологические адаптации исключительно в их ротовом аппарате, тогда как в прочих отношениях они существенно не отличаются от других комаров, не питающихся кровью.

Такой же характер контакта с хозяином имеется и у некоторых паразитических раков, а именно у *Argulus* и других Branchiura. Однако карпоеды в течение более долгого времени держатся на рыбе для приема пищи, а морфологические адаптации их сказываются не только в изменении ротового аппарата, но и в уплощении тела и дифференцировке пары присосок. Однако *Argulus* все же очень легко покидают рыбу, кровь которой они сосут, плавают в течение некоторого времени свободно в воде, а затем снова могут садиться на другую рыбу для продолжения питания.

Среди клещей намечается сближение с хозяином по линии удлинения срока пребывания паразита на хозяине во время принятия пищи. У *Ornithodoros* срок сосания крови на хозяине варьирует от нескольких минут до 2—3 час, после чего они тотчас же покидают хозяина и возвращаются на обычные места их обитания в природе, где и проводят всю свою жизнь. Клещи рода *Ixodes* отличаются от предыдущего рода прежде всего тем, что самцы у них не сосут крови или сосут лишь в весьма ограниченном количестве, самки же и личиночные стадии — как у *Ornithodoros* — питаются кровью, но остаются на хозяине значительно дольше. Так, личинки *Ixodes ricinus* сосут 5—8 дней; нимфы — 3—4 дня, а взрослые самки — от 6 до 14 дней; самки *Haemaphysalis punctata* сосут даже до 30 дней.

С другой стороны, у клопов наблюдается приближение к хозяину в пространственном отношении, так как постельный клоп поселяется в помещениях человека, тогда как отдельный срок сосания крови у клопов весьма короток.

У блох наступает уже более тесный контакт с хозяином, вследствие того, что они большую часть своей взрослой жизни проводят на теле хозяина. Впрочем, непосредственный телесный контакт отнюдь не необходим, ибо у животных, обитающих в норах, блохи часть времени проводят в глубине норы, в гнезде, а у человека они держатся без различия, то на белье, то на теле, вступая в непосредственный контакт только во время приема пищи. Все развитие личинок блох и весь период куколочного покоя проводится блохами на свободе. Еще более тесная связь с хозяином наступает у вшей, которые становятся стационарными паразитами.

Стационарный паразитизм разбивается большей частью на *периодический*, когда паразит проводит известную часть своей жизни вне связи с хозяином, и на *постоянный*, т.

е. продолжающийся в течение всей жизни паразита.

Периодический паразитизм в свою очередь может варьировать, в зависимости от того, какой характер носит периодичность. В общем, периодический паразитизм встречается значительно чаще постоянного

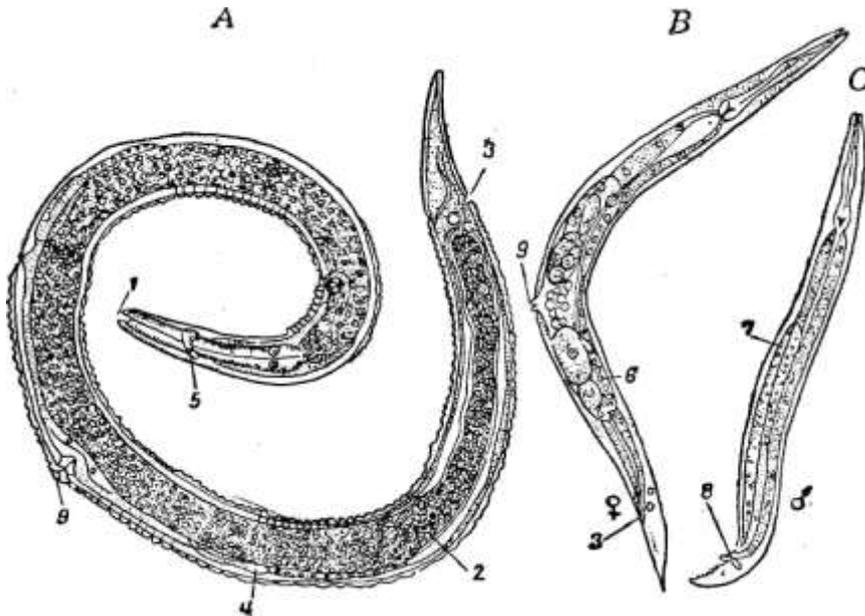


Рис. 16. *Ehabdias bufonis*. А — паразитическое поколение; В и С — самец и самка свободно живущего поколения.

1 — рот; 2 — кишка; 3 — порошица; 4 — половая железа; 5 — нервное кольцо; 6 — яичник; 7 — семенник; 8 — спикулы; 9 — женское половое отверстие (из Клауса).

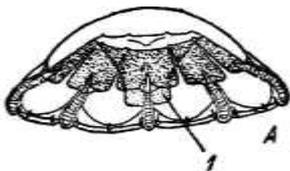
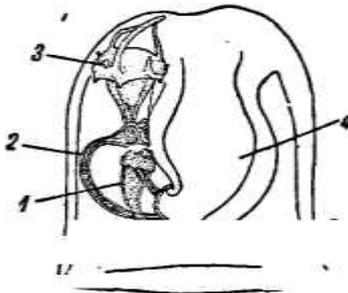


Рис. 17. А — свободная медуза *Cunoetanha octomria* с сильно редуцированным ротовым хоботком (1); В — три личинки *C. octonana*

разных возрастов, прикрепившиеся своими длинными ротовыми хоботками к хоботку медузы *Turritopsis nutricola*. 1, 2, 3 — личинки; 4 — ротовой хоботок *Turritopsis* (по Бруксу)



Периодичность в смысле чередования паразитических поколений со свободно живущими. Этот род паразитизма до известной степени составляет переход к факультативному паразитизму, описанному ранее для *Abionema appendiculatum*.

Rhabdias bufonis (рис. 16), живущие в легких лягушки, представляют собой гермафродитное поколение (гермафродитных самок) данного вида. Яйца откладываются этими особями внутри хозяина и выводятся на ружу. Из них выходят на земле личинки, дающие свободное раздельнополое поколение. Самцы оплодотворяют самок, которые производят личинок, снова проникающих в хозяина, т. е. в лягушку. Свободное поколение *Rhabdias* сильно походит по строению на свободно живущих нематод, которые принадлежат к роду *Rhabditis*. Таким образом, у *Rhabdias* паразитизм является обязательным образом жизни не для каждого поколения, а через поколение. Паразитизм в данном случае еще не вполне завладел всем жизненным циклом паразита.

Нечто аналогичное наблюдается у интересных гидроидных медуз из группы *Narcomedusae*. В наиболее простых случаях у *Cunoetanha octomria* (рис. 17) свободные йоловозрелые медузы дают планулообразных личинок, которые забираются в субумбреллярную полость других медуз и там паразитируют. Плавула превращается в маленькую медузку, которая вводит свой ротовой хоботок внутрь хоботка хозяина и питается за счет последнего. Затем медузка отпочковывается на себе новых медуз, которые отрываются от нее, становятся свободными и развивают в себе половые продукты. Личинки, происходящие от этих медуз, снова стано-

ваются паразитами. Здесь, следовательно, имеется правильное чередование полового свободного поколения с бесполом паразитическим.

Периодичность в смысле распространения паразитического образа жизни лишь на определенные (жизненные фазы паразита. При этом могут быть два случая, которые мы назовем паразитизмом личиночным и паразитизмом имагинальным.

Личиночный паразитизм встречается в целом ряде групп.

Прежде всего он имеется у нематод из сем. Mermithidae. Эти длинные белые нематоды, во взрослом состоянии живут свободно в воде, куда и откладывают яйца.

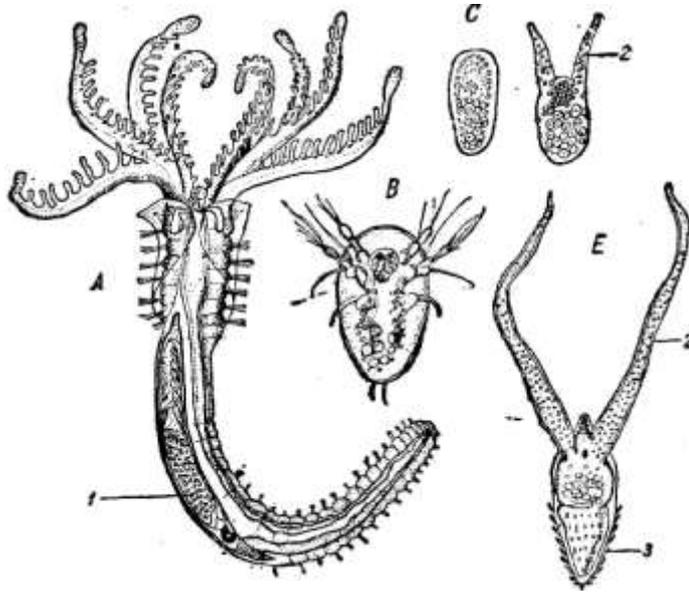


Рис. 18. Развитие *Haemocera danae*, паразитического веслоногого рачка из семейства Monstrillidae.

A — полихета *Salmacina dysteri* с почти взрослой самкой *Haemocera* (1) в спинном кровеносном сосуде; *B* — свободно плавающий науплиус, задняя пара конечностей которого, или мандибулы, превращены в прикрепительные крючки; *C* — науплиус, проникший в хозяина и редуцировавшийся до степени овальной кучки эмбриональных клеток; *D* — начало развития паразита в сосуде хозяина и образование выростов (2), служащих для увеличения поверхности всасывания; *E* — зародыш в 150м, длины, с образовавшимися на заднем конце тела шипиками (3)

(по М а л а к э н).

Выходящие из яиц личинки проникают внутрь моллюсков или насекомых, где и проходят в паразитическом состоянии все стадии роста. Длительность периода свободной жизни, сильно варьирует: иногда животные копулируют вскоре после покидания ими хозяина, иногда же (*Mermis nigrescens*) самки достигают половой зрелости лишь после двух лет свободной жизни. Такой же, приблизительно, цикл развития имеют и волосатики (*Gordiacea*).

Целый ряд хороших примеров дают паразитические раки. Среди Сореро-да имеется своеобразное сем. Monstrillidae (рис. 18 и 19). Во взрослом состоянии они быстро плавают в морском планктоне при помощи сильных гребных ног, ориентируясь своим науплиусовым глазом. Кишечник взрослых Monstrillidae атрофирован настолько, что они совсем не питаются. Из яиц оплодотворенных самок вылупляются личинки, науплиусы, лишенные пищеварительного канала. Они плавают, отыскивают определенные виды Polychaeta (например *Polydora*, *Salmacina*) и проникают в них. В теле червя они забираются неизвестным способом в спинной кровеносный сосуд, где, слиняв, имеют сначала вид недифференцированного многоклеточного овального тельца. Затем на будущем переднем конце зародыша постепенно развиваются два длинных щу-пальцевидных выроста, которые служат животному в качестве органов абсорбирования пищи. Далее зародыш еще раз линяет и под хитиновой кутикулой следующей стадии постепенно дифференцируется взрослый рачок со всеми его конечностями и с половыми железами. Сформированный рачок прорывает кутикулу, покидает хозяина и переходит к свободной жизни.

Другой пример, взятый в отряде Isopoda, представляет сем. Gnathiidae (рис. 20). Взрослые Gnathiidae, обладающие столь сильным половым диморфизмом, что самцов и самок их считали за разные роды, живут свободно, но не питаются, и большая часть их ротовых органов атрофирована. Напротив, их личинки, известные под названием *Praniza*, паразитируют на коже рыб. Они прокалывают кожу хозяина своими игольчатыми челюстями и сосут его кровь. В обоих случаях, взятых из круга ракообразных, ясно выступает биологическое значение ларвального паразитизма. Паразитическое питание изобильной жидкой

пищей дает возможность личинкам накопить в себе достаточное количество питательного материала, для

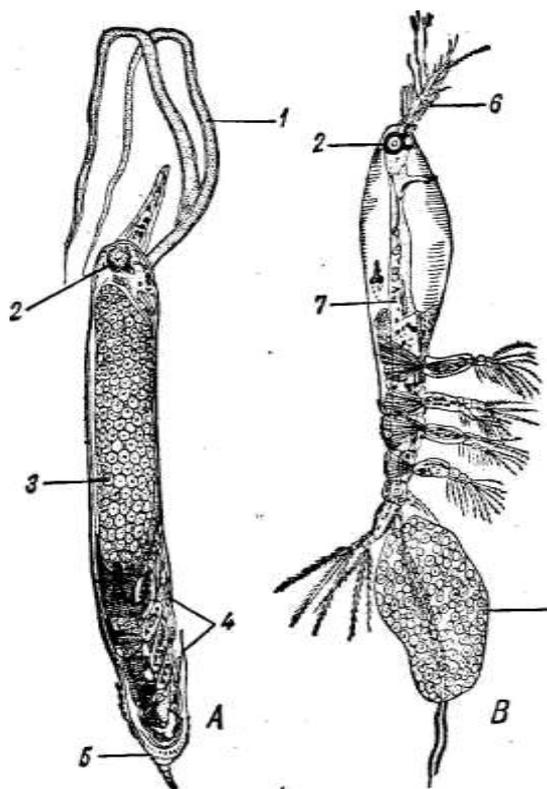


Рис. 19. Самка *Haemocera* (Monstrillidae). *A* — самка в последней личиночной шкурке, выпрепарованная из спинного сосуда полихеты *Salmacina*; *B* — свободная пелагическая самка с яйцевым мешком, прикрепленным к основанию брюшка.

1 — придатки, увеличивающие поверхность всасывания личинки; 2 — глаз; 3 — яичник; 4 — зачатки конечностей; 5 — заостренный задний конец тела личинки; 6 — антенны; 7 — осевой тяж клеток; 8 — яйцевой мешок (по М а л а к э н).

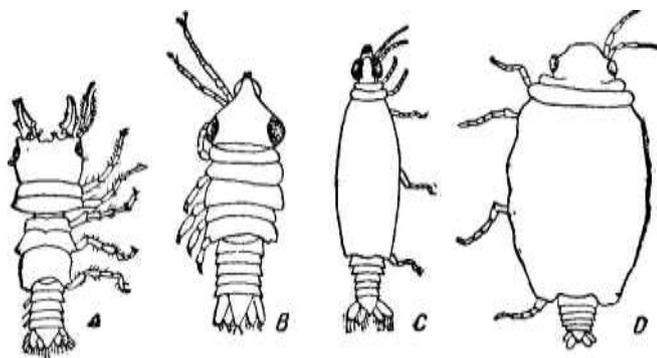


Рис. 20. Различные стадии жизненного цикла равноногого рачка *Gnathia maxillaris*, в личиночном возрасте паразитирующего на коже рыб.

A — взрослый самец; *B* — молодая свободная личинка; *C* — паразитическая личиночная стадия, или так называемая *Praniza*; *D* — взрослая самка (из К ю к е н т а л я).

того чтобы обеспечить на всю жизнь существование взрослой стадии и даже дать возможность развития в ней половым продуктам. Между стадиями жизненного цикла Monstrillidae и Gnathiidae наступает физиологическое разделение труда: питание сосредото-

точивается на стадии личинки, размножение — на стадии взрослого животного.

Регулярным личиночным паразитизмом обладает громадное большинство Pantopoda, причем личинки разных Pantopoda обнаруживают всевозможные переходы от экто- к эндопаразитизму (рис. 21 и 22). Морские пауки выходят из яйца в состоянии шестиногой личинки, снабженной некоторыми провизорными органами, которые облегчают личинке нападение на хозяина. Таковы особые прядильные железы передних конечностей, выделяющие две прочные шелковистые нити, которые служат для прикрепления к хозяину. Сильное вытягивание когтей конечностей у личинок *Anoplodactylus* и шипов на передних конечностях у личинок *Puspodonum* есть

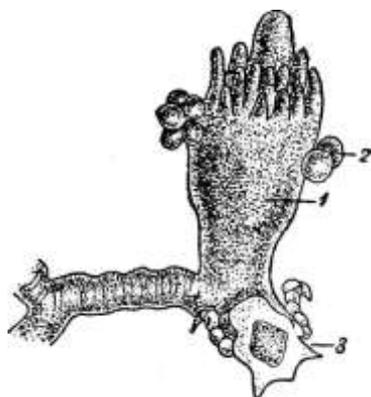


Рис. 21. Личинка *Puspodonum Utorale* (3), сидящая у основания гидранта *Clava mullicornis* (1) и сосущая его; 2 — гонофоры 2-гонофоры гидранта (по Д о г е л ю).

приспособление, позволяющее им находиться некоторое время во взвешенном состоянии в воде, пока они не осядут на хозяина. Хозяевами громадного большинства личинок Pantopoda являются колонии гидроидных полипов. При этом у одних Pantopoda (*Im-*

mothea, *Puspodonum*) личинки просто прицепляются к основанию одного из гидрантов, надкалывают своим хоботком оболочку ствола колонии (тэку) и сосут соки и ткани хозяина (в кишечнике личинок можно заметить проглоченные стрекательные клетки гидранта). У других видов (*Endeis*) личинка забирается на гидранта и погружает свой хоботок в рот полипа, пользуясь содержимым его кишечника. Дальнейшая серия видов переходит к эндопаразитизму. При этом

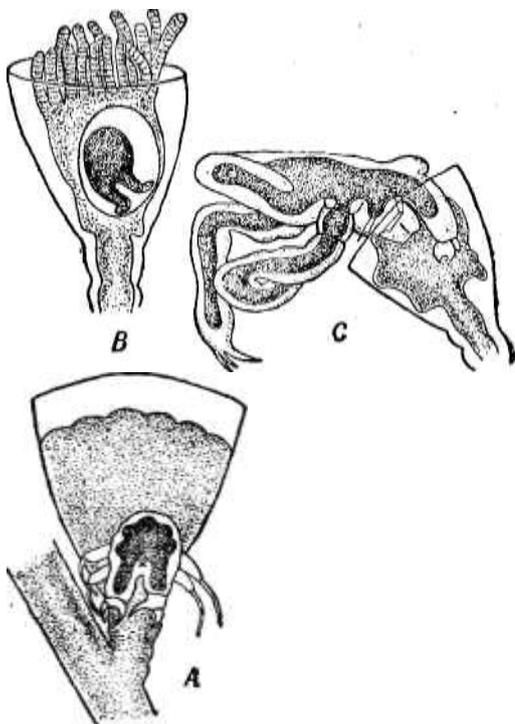


Рис. 22. А — шестиногая личинка *Ammonothea*, сосущая гидранта *Obelia*, прицепившись к его основанию; В — личинка *Anoplodactylus petiolatus* в гастральной полости гидранта *Obelia*; С — личинка *Endeis spinosus*, высасывающая гидранта *Obelia* (по Д о г е л ю).

личинки *Anoplodactylus* линяют, сбрасывают две пары конечностей и забираются внутрь гидранта, где и прodelьывают остальной метаморфоз. У рода *Phoxichilidium*, наконец, личинки проникают еще глубже вдоль колонии, а именно переходят из желудка гидранта в ствол колонии; там они сильно разрастаются, причем вокруг них ствол образует шаровидное вздутие, напоминающее галлы, вызываемые на растениях некоторыми насекомыми. Закончив метаморфоз и сформировав все свои конечности, животные переходят к свободному образу жизни. Они ползают по колониям гидроидных полипов и целиком поедают гидрантов, т. е. ведут себя как хищники.

Особенно много случаев ларвального паразитизма у насекомых, где им обладают целые большие группы. Так, все наездники (*Ichneumonidae*) откладывают яйца в яйца личинок и куколок других насекомых. Личинки, развивающиеся из яиц, живут в теле своего хозяина, питаясь его соками и тканями, до периода окукливания. Вышедшие из куколок взрослые наездники ведут, однако, свободный образ жизни. То же наблюдается у мух *Tachinidae*, у оводов (*Oestridae*) и у многих других.

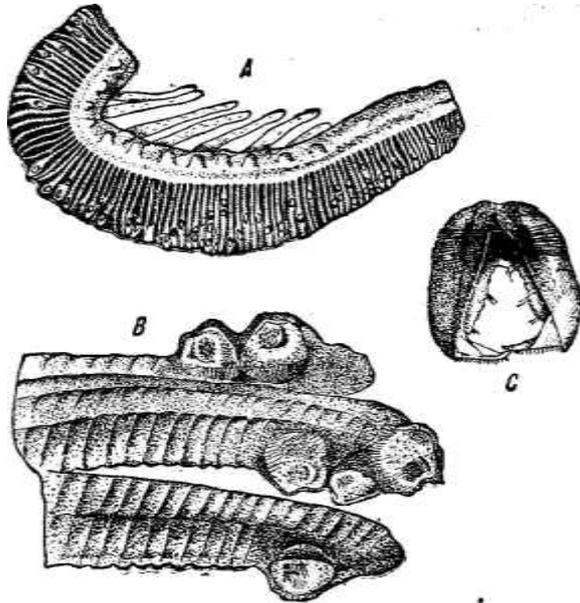


Рис. 23. А — жабра рыбы, зараженная гложидиями *Unionidae*; В — три жаберных лепестка рыбы с шестью обросшими эпителием гложидиями на них; С — гложидии *Symphynota costata* с зазубренными краями створок (по Ко к е р у).

Среди моллюсков прекрасный пример личиночного паразитизма дают *Unionidae* (рис. 23). Яйца откладываются этими пластинчатожаберными моллюсками в полость наружной жаберы; там на них развиваются особые, снабженные прикрепительной биссусовой нитью и зазубренной по краю раковиной личинки, гложидии. Когда мимо моллюска проплывает на близком расстоянии рыба, моллюск выпрыскивает через свое сифональное отверстие множество гложидиев, часть которых прицепляется к плавникам или к жабрам рыбы. Раздражая эпителий хозяина сомкнувшимися крючками створок своей раковины, гложидии вызывают его пролиферацию. Ткань хозяина обрастает личинку, вокруг которой происходит опухание ткани. Находясь внутри опухоли, гложидии усиленно питаются соками хозяина, прodelьывают метаморфоз, принимают окончательную форму и затем прорывает стенку опухоли и падает на дно водоема, в виде вполне сформированного маленького моллюска. Метаморфоз занимает 1 — 2 месяца. Всю остальную многолетнюю свою жизнь моллюск проводит свободно, роясь в илу и питаясь находящимися в последнем органическими остатками и т. п. Во всех последних рассмотренных нами случаях паразитизма, в противоположность тому, что имеется у раков, ларвальный паразитизм не имеет значения непосредственной подготовки животного к половому размножению. В связи с этим постларвальный свободный период жизни таких форм длителен, и взрослые стадии интенсивно питаются, имея вполне развитый пищеварительный аппарат.

Паразитизм имагинальный встречается не реже личиночного. Им обладают, например, довольно многие нематоды, каковы *Trichostrongylidae* и *Ancylostomidae* (рис. 24). Так, *Ancylostomum duodenale* в половозрелом состоянии живут в кишечнике человека и обезьян. Из яиц *Ancylostomum*, выведенных с экскрементами во внешнюю среду, развиваются личинки, которые прodelьывают две линьки, растут и могут держаться во влажной почве в течение месяцев и даже лет, пока не попадут в организм хозяина, где продолжают свои превращения (еще две линьки) и вырастают в половозрелые особи. Далее, имагинальный паразитизм очень распространен у паразитических *Soropoda*. Из яиц прикрепленного к коже рыбы эктопаразитического родителя выходят шестиногие, плавающие в планктоне личинки — науплиусы, прodelьывают две или более линек, переходят в так называемую копеподитную стадию и только тогда оседают на рыбу. То же самое имеет место и у *Saeculina* и ее родичей. Выходящий из

отложенного саккулиной яйца науплиус плавает, растет, линяет, превращается в так называемую ципривидную стадию с двусторчатой мантией и только на этой стадии оседает на краба, который служит саккулине хозяином (рис. 25). Типичным имагинальным паразитизмом характеризуются и блохи, личинки

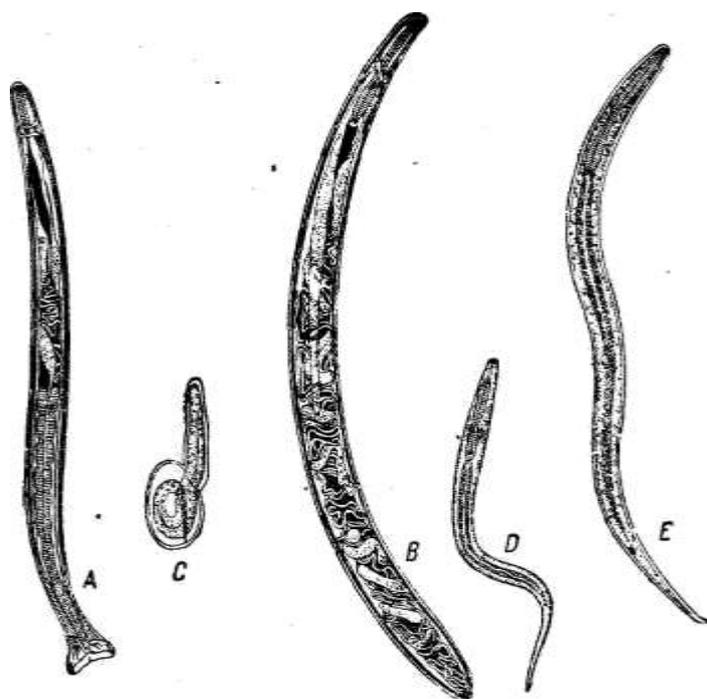


Рис. 24. Жизненный цикл *Ancylostomum duodenale*.
 A — самец (X10); B — самка (X10); C — вылупление из яйца рабдитовидной личинки; D — молодая рабдитовидная личинка (X150); E — инцистированная стронгилоидная личинка, не принимающая более пищи (1X50) (и8 Б р у м п т а).

которых и куколки живут на свободе и только имаго поселяются на хозяине и начинают сосать кровь, а иногда и часть имагинальной жизни проводят в отрыве от хозяина.

К категории имагинального паразитизма мы относим и тех многочисленных паразитов, у которых лишь самая первая личиночная стадия (корацидий некоторых Cestodes, МНпанинНииMonogenea) является свободной, все же остальные стадии не только взрослой жизни, но и метаморфоза проходят в паразитическом состоянии. Хотя обе эти формы и объединяются нами, между ними есть некоторая принципиальная разница. У животных типа *Ancylostomum* и у блох личинки приспособлены к свободному образу жизни; в это время они растут, линяют, подвергаются ряду изменений. Напротив, у животных типа Cestodes (например *Diphyllobothrium latum*) свободная личинка по своему строению не приспособлена к длительной свободной жизни, не растет, не питается, и единственное ее назначение — обеспечить своей подвижностью во время свободного периода заражение особи хозяина.

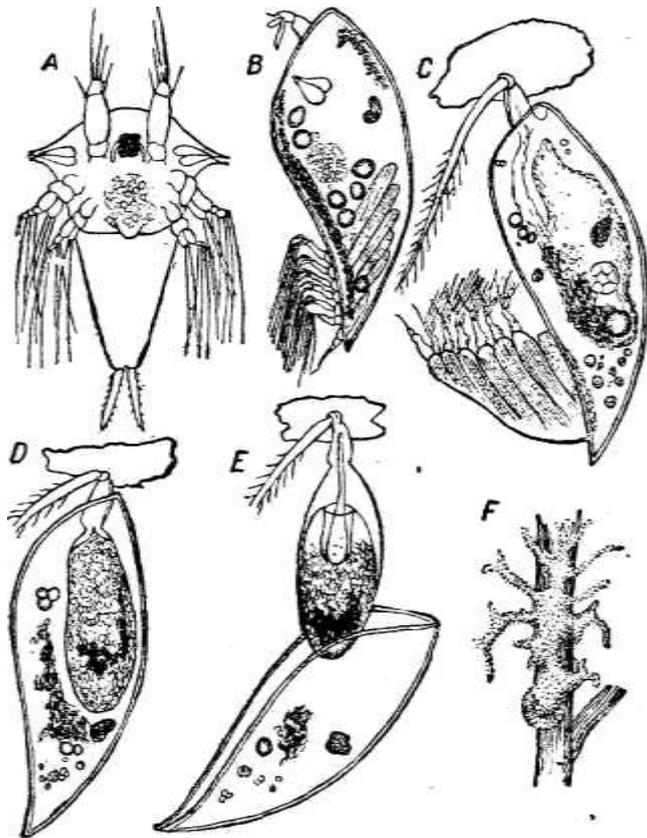


Рис. 25. Жизненный цикл *Sacculina*.

A — личинка науплиус; *B* — пиприсовидная личинка; *C* — прикрепление циприсовидной личинки к панцирю краба и отбрасывание ею всего грудного и брюшного отдела тела; *D* — линька пиприсовидной личинки и превращение ее в нерасчлененный овалный мешок (*E*); *F* — внутренняя стадия развития *Sacculina* в теле краба. Содержимое стадии *E* проникает в полость тела краба, принимает неправильно разветвленную форму и постепенно спускается вдоль кишечника хозяина к брюшку краба, где прорывается через покровы в виде наружной саккулины (из Л а н г а).

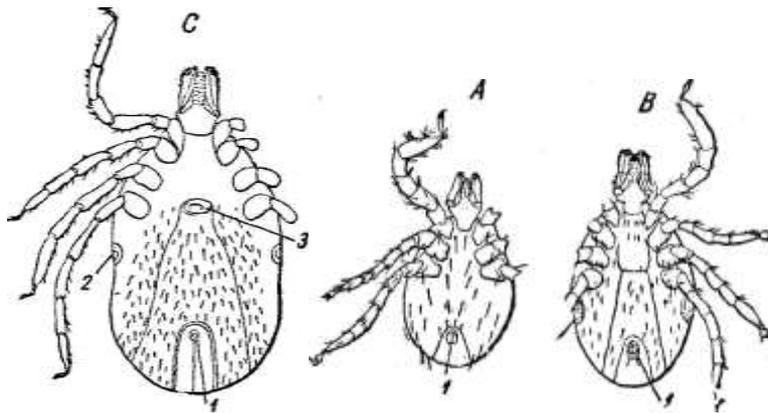


Рис. 28. *Ixodes ricinus*, стадии развития.

Л — шестиногая личинка; *В* — нимфа; *С* — взрослая самка в *A* следует отметить отсутствие стигм,

ВВ — наличие стигм, но отсутствие полового отверстия. 1 — анальное отверстие 2 — стигма 3 — половое отверстие (Л и В — по Б р у м п т у, С — по Павловскому)

Периодичность паразитизма повторная в течение одного поколения. Такого рода явления наблюдаются, например, у целого ряда кровососущих клещей. Клещи имеют три постэмбриональных стадии развития: личинка, нимфа и имаго (рис. 26). У многих клещей, называемых треххозяинными и паразитирующих на хозяине во всех стадиях жизни, паразитирование прерывается двумя свободными периодами. Сначала паразитирует личинка. Потом, достаточно насосавшись крови, она отваливается, падает на землю и прорывает превращение в нимфу. Нимфа снова забирается на хозяина, опять длительно сосет кровь, отваливается, линяет и на свободе превращается в имаго. Наконец, имаго в третий раз нападает на хозяина, насосывается крови и затем отпадает для того, чтобы отложить на зем-

лю яйца, из которых выйдут личинки, начинающие цикл заново. К таким клещам принадлежит, например, *Ixodes ricinus*. Подобную периодичность важно отметить, так как она в некоторых случаях способствует распространению известных протозойных инфекций. Действительно, клещ в течение своей индивидуальной жизни может посетить три разных особи животного-хозяина. Поэтому, заразившись простейшими (например, *Piroplasma*) в личиночном возрасте, он становится носителем инфекции и может передать эту инфекцию во время своей нимфальной или имагинальной стадии другой особи хозяина.

Периодичность повторная в течение одного жизненного цикла, но у нескольких разных поколений. Этот тип наблюдается у паразитов, обладающих наиболее сложным жизненным циклом, а именно у Trematodes Digenea. Жизненный цикл Digenea представляет собой очень сложную гетерогонию. У них в один и тот же жизненный цикл входит очень часто не менее трех разных поколений: одно гермафродитное (взрослые двуустки) и два состоящих из партеногенетических самок (спороцисты, редии).

Соответственно с этим, в жизненном цикле Digenea мы различаем несколько паразитических периодов, прерываемых промежутками свободной жизни. Взрослые особи гермафродитного поколения паразитируют в позвоночном хозяине. Отложенные гермафродитами яйца дают в воде мирацидиев (1-я свободная фаза). Мирацидии проникают в моллюсков, где превращаются в спороцисты и редии. В редиях формируются церкарии (т. е. будущие гермафродиты). Церкарии покидают моллюсков, выходят на волю (2-я свободная фаза) и отыскивают второго промежуточного хозяина, которым большей частью служит какое-нибудь членистоногое или рыба. Поступая во второго промежуточного хозяина, церкария сбрасывает хвост и становится метацеркарией. Промежуточный хозяин большей частью проглатывается позвоночным и переваривается, причем метацеркария освобождается, добирается до места своей окончательной локализации и вырастает там в половозрелого гермафродита. Следовательно, переход в окончательного хозяина совершается в большинстве случаев без прерывания паразитического образа жизни.

Постоянный паразитизм характеризуется тем, что паразит всю свою жизнь, на всех стадиях своего развития живет на теле или в теле хозяина и во внешней среде не может существовать совершенно. Случаи постоянного паразитизма довольно хорошо укладываются в следующие категории.

Постоянный паразитизм в одном хозяине. Лучшим примером являются вши, живущие всю свою жизнь на хозяине и питающиеся на всех стадиях развития исключительно его кровью. Тот же характер носит паразитизм у пухоедов и власоедов, которые всю жизнь держатся на теле хозяина и даже яйца свои, подобно вшам, приклеивают к его перьям или шерсти. К постоянным паразитам относятся и чесоточные зудни (*Sarcoptes scabiei*, рис. 27), паразитирующие в коже человека и некоторых млекопитающих. Самка зудня живет в толще кожи, прогрызая в ней длинные ходы, где и откладывает яйца. Развившиеся из этих яиц клещи, по достижении половой зрелости, выползают на поверхность кожи и там копулируют; самцы после копуляции умирают, а оплодотворенные самки снова внедряются в кожу, где и остаются жить до конца своей жизни.

Постоянные паразиты имеются и среди простейших. Так, *Trypanosoma equi-perdum* передается от одного хозяина к другому того же вида во время полового акта и вне своего хозяина (лошади) ни в какой стадии существовать не может.

Постоянный паразитизм, сопровождаемый сменой хозяев. Эта интересная категория включает в себе паразитов, которые ни одного момента своей жизни не проводят на свободе, а вместе с тем, параллельно с чередованием поколений, регулярно сменяют своих хозяев. Особенно много примеров подобного рода среди простейших, где к данному типу принадлежат все Naemosporidia. Так, у малярийного паразита (*Plasmodium*) бесполое размножение протекает в человеке, половое — в комаре, причем передача от одного хозяина к другому совершается без прохождения свободной фазы. То же, но в несколько ином виде имеется у кокцидий *Aggregata*, бесполое размножение которых имеет место в стенках кишки краба *Inachus*, а половое — в стенке кишечника головоногих

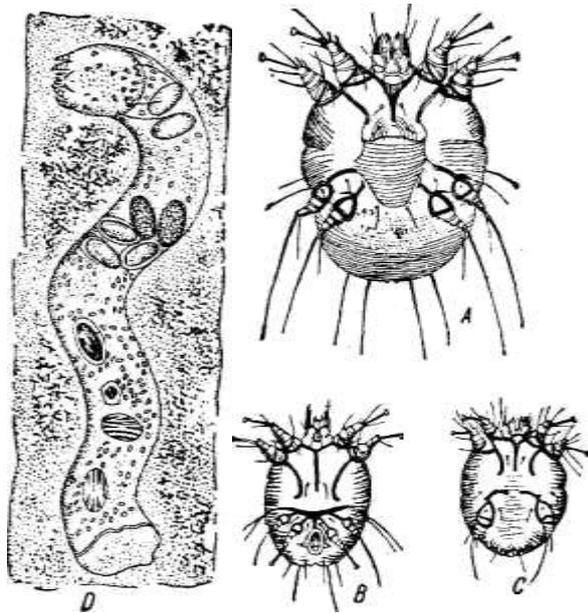


Рис. 27. Жизненный цикл чесоточного зудня (*Sarcoptes scabiei*).

A — самка с брюшной стороны; *B* — самец с брюшной стороны; *C* — личинка с тремя парами ходных ног; *D* — самка в ходе, проделанном ею в коже человека, и отложенные ею яйца (по Р а й э).

моллюсков. Оба хозяина заражаются, поедая мясо хозяина другого вида, а именно головоногие поедают крабов целиком и заражаются мерозонтами *Aggregata*. Мерозонты прodelывают спорогонии в субэпителиальной соединительной ткани кишки моллюска, где и формируются округлые споры. В результате инфекции участки эпителия отмирают и отваливаются целыми лоскутами, увлекая с собой и споры *Aggregata*. Вышедшие из порошицы и упавшие на дно обрывки эпителия со спорами поедаются крабами и вызывают заражение последних. Таким образом, хотя у *Aggregata* и имеется свободная стадия, но очень переходящая, и второй хозяин (краб) заражается тоже поеданием мяса первого (моллюска), но не посредством хищничества, а поглощая обрывки эпителия, выведенного из кишки моллюска.

Ясно, что во всех таких случаях должно иметь место либо поедание одним из хозяев другого, либо питание одного из них кровью другого. Здесь огромной лабораторией природы производится как бы постоянный, не прерывающийся в течение тысячелетий, опыт передачи паразитов от одного организма другому. Наконец, из паразитических червей постоянный паразитизм наблюдается у трихины (*Trichinella spiralis*), которая передается хозяину в виде личинки, инцистированной в мышцах другого хозяина путем поедания этого последнего. Попавшая в кишечник личинка достигает там половой зрелости и копулирует. Самцы после копуляции гибнут, самки же внедряются в стенки кишечника и отрождают в капиллярах субмукозы множество личинок, которые разносятся током крови и постепенно проникают в мышечные клетки хозяина, несколько вырастают и инкапсулируются, переходя в инфекционную стадию покоя.

Постоянный паразитизм в последующих поколениях одного и того же хозяина. Такой паразитизм, называемый обычно трансвариальным, может, очевидно, иметь место лишь в случае передачи инфекции от самок хозяина непосредственно их потомству. Примеры подобного рода удастся найти лишь среди одноклеточных паразитов, да и то в отношении длительной и регулярной передачи поиски остаются бесплодными. Самый известный случай представляет *Nosema bombycis*. Когда в 60-х годах XIX в. обеспокоенная эпидемическим характером «пембрины» шелководного червя, шелководческая промышленность Франции обратилась за помощью к великому П а с т е р у, последний выяснил следующую любопытную особенность этой болезни. Сильно зараженные паразитом черви погибают, но слабо инфицированные выживают, окукливаются и дают бабочек, у которых во всех внутренних органах, между прочим и в яичниках, имеются споры *Nosema*. Вследствие этого, такие бабочки откладывают зараженные яйца, и после вылупления из них гусениц, болезнь разгорается в следующем поколении заново. На этой особенности был основан предложенный П а с т е р о м отбор яиц, или «гренаж», спасший шелководство от громадных потерь. Следовательно, у *Nosema*, кроме обычного способа заражения новых особей хозяина через споры, вываливающиеся наружу из погибших червей, имеется еще иной способ распространения, а именно непосредственная передача спор следующему поколению хозяина.

Такой же способ передачи инфекции пироплазмами (*Babesia bigemina*) следующему поколению через яйца наблюдается у некоторых клещей Ixodidae (*Boophilus*).

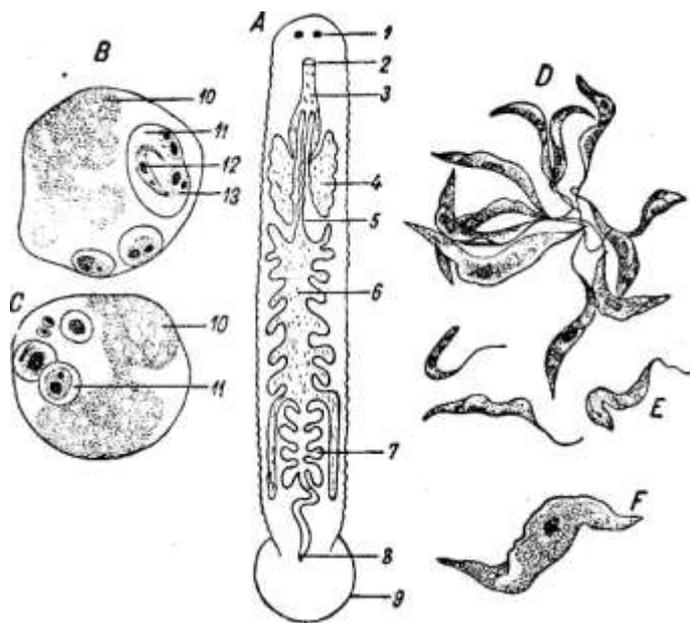


Рис. 28. *A* — пиявка *Helobdella algira*, зараженная *Trypanosoma inopinatum*; трипанозомы находятся в так называемом желудке, в слюнных железах и во влагалище хоботка; *B* и *C* — фагоцитоз *Trypanosoma* в крови лягушки; *D*, *E* и *F* — свободные трипанозомы из крови лягушки (*D* — розетки агглютинированных своими жгутиками особей; *E* — мелкие *a* *F* — большие трипанозомы). *1* — глаза; *2* — рот; *3* — влагалище хоботка о хоботком; *4* — железы; *5* — пищевод; *6* — желудок; *7* — кишка; *8* — порошица; *9* — задняя присоска; *10* — ядро фагоцита; *11* — пищеварительная вакуоль с трипанозомами; *12* — почти неизменная трипанозома; *13* — остатки переваренной трипанозомы (по Б р у м п т у.)

Еще одну иллюстрацию передачи постоянных паразитов из поколения в поколение дает среди простейших *Trypanosoma inopinatum* лягушек (рис. 28). Промежуточный хозяин этой трипанозомы, пиявка *Helobdella algira*, не только заражает своими укусами лягушек, но по Б р у м п т у (В г и т р т), передает заразу и своим собственным зародышам. До 20% зародышей зараженных трипанозомами *Helobdella*, тоже содержали в себетрипанозом, которые, очевидно, забралась в зародышей из кишечника матери. Среди многоклеточных организмов имеются случаи, когда личинки *Ancylostomum* у беременных самок своего хозяина заносятся кровью в плаценту, проходят через ее стенки и, наконец, проникают в зародышей.

Отношения паразитов к хозяевам в смысле патогенности паразитов. М и н ч и н (М и н с х и и) предложил делить паразитов на *летальных* и *нлетальных*, т. е. вызывающих смерть хозяина и не вызывающих. Среди первых надо различать две категории. К одной принадлежат те паразиты, которые выпивши смерть хозяина в силу недостаточной приспособленности к жизни в нем.

Настоящими летальными паразитами (вторая категория) могут быть признаны только те, распространение которых обусловлено смертью хозяина, т. е. для которых смертельный исход их паразитирования оказывается выгодным. Так, некоторые виды микоспоридий (*Lentospora cerebralis*, *Muxobolus neurobius*, рис. 29) паразитируют в таких органах рыб (центральная нервная система, хрящи), из которых они не имеют возможности выйти при жизни хозяина. После некоторого периода активной жизни эти споровики переходят в состояние цист, наполненных спорами, которые для дальнейшего развития должны попасть во внешнюю среду, что оказывается возможным для них только со смертью хозяина

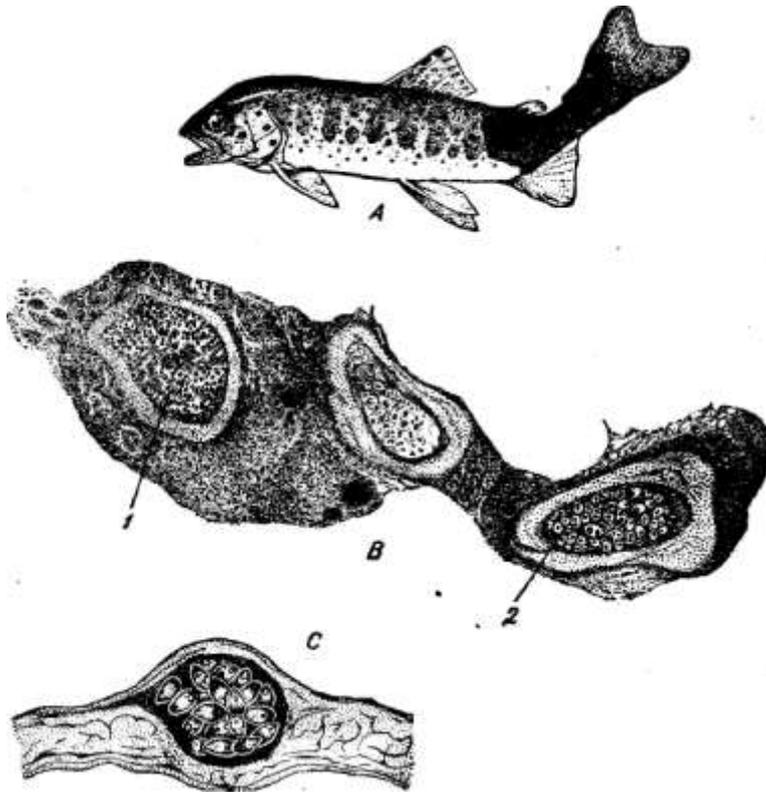


Рис. 29. *A* — молодая форелька, зараженная споровиком *Lentospora cerebralis*; позвоночник искривлен и задняя треть тела сильно пигментирована; *B* — хрящ форели, поврежденный *Lentospora*; *C* — *Myxobolus neurobius*, паразитирующий в нервных волокнах карпа — мелкая цисточка со спорами.

1 и *2* — участки хряща, заполненные паразитами (из Д о ф л е й н а).

Поскольку инвазии этими паразитами вызывают иногда массовую гибель рыб, Минчин и думает, что в данном случае летальный эффект выгоден для паразита, и поэтому в процессе естественного отбора наибольшие шансы на выживание имеют те популяции паразитов, которые убивают своего хозяина.

Аналогичные отношения имеются, вероятно, между мозговиком (*Mulliceps multiceps*) из мозга овец и его хозяином.

Новейшие работы, посвященные более тщательному исследованию взаимоотношений хозяина и паразита, намечают несколько иную классификацию паразитизма с точки зрения характера этих взаимоотношений. Подробнее об этом вопросе мы будем говорить далее, но всю совокупность существующих и возможных отношений паразита и хозяина можно свести к трем типам, а именно:

1. Отношения, характеризующиеся отсутствием равновесия: паразит плохо приживается к данному хозяину.

2. То же, но с преимуществом на стороне паразита: паразит становится летальным для хозяина.

3. Отношения, характеризующиеся установлением известного равновесия между паразитом и хозяином.

Говоря о равновесии, следует, конечно, не упускать из вида относительности такого состояния, которое во взаимоотношениях «паразит — хозяин» большей частью является шатким и легко обратимым.

ГЛАВА III

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПАЗИТИЗМА В ЖИВОТНОМ МИРЕ

Паразитизм есть явление, необычайно широко распространенное в природе, причем распределение паразитов в разных группах животного мира представляет некоторые интересные особенности (см. К н о р р е , 1937). Беглый обзор данных по разным группам показывает следующую картину.

В типе простейших все четыре класса имеют паразитических представителей, а один (Sporozoa) состоит целиком из паразитов. В прочих классах имеется несколько чисто паразитических отрядов или подклассов. (Hypermastigina, Ep-todiniomorpha, Protociliata). Самые

крупные группировки паразитических Protozoa имеют следующий состав. В классе Sarcodina крупную паразитическую группу составляют амебы. В составе отряда Amoebina Нёллер (Noller, 1922) насчитывает около 70 паразитических видов. В других отрядах Sarcodina паразиты составляют редкость (*Pseudospora* среди Heliozoa и некоторые другие). Принимая во внимание, что после сводки Нёллера появился ряд описаний новых видов паразитических амеб, например из термитов, можно считать, что пока известно около 100 видов паразитических Sarcodina.

Гораздо труднее даже приблизительно подсчитать количество паразитических Mastigophora. Паразитические жгутиконосцы имеются, прежде всего, в отряде Peridinea (рис. 30). Платтон (Chatton, 1919) дает список в 43 типичных паразитических Peridinea и представителей рода *Haplozoon*, описанного Догелем и принадлежащего к тому же отряду. В настоящее время можно считать число известных паразитических Peridinea достигшим 60 видов. В отряде Euglenoidina паразитирование в кишечнике головастиков констатируется у одного вида *Euglena* и у *Euglenamorphia hegneri* (Weber, 1926), а также у *Hegneria leptodactyli*. В общем паразитический образ жизни в отряде Euglenoidina представляет редкое исключение.

Напротив, в отряде Protomonadina паразитизм широко распространен. Венон (Wenon, 1926) в своем большом руководстве приводит около 300 видов, в том числе свыше 70 видов *Trypanosoma*. С тех пор количество описанных форм значительно увеличилось, так что для данного отряда можно принять не менее 350 видов паразитов.

Гораздо лучше изучен состав представителей Polymastigina и Hypermastigina, встречающихся в термитах и тараканах, вследствие наличия недавней сводки Кирби (Kirby, 1937). До сих пор изучено лишь около трети общего числа термитов, содержащих Mastigophora, причем в 140 видах термитов обнаружено 140 разных видов Polymastigina и 85 видов Hypermastigina.

Таким образом, в общем, в классе Mastigophora можно принять не менее 600 паразитических представителей.

В классе Infusoria имеются прежде всего две крупных, целиком паразитических группы, Protociliata со 150 видами и Entodiniomorpha с 200 видами (рис. 31). В отряде Holotricha почти все паразитические формы сосредоточены в трех группах. Одна из этих групп паразитирует в кишечнике млекопитающих и охватывает около 100 видов, другая состоит из морских форм (Apostomata), живущих частью на, частью внутри различных морских беспозвоночных; сюда по сводке Шаттона относятся 30 паразитических видов. Третья группа, а именно подотряд безротых Astomata, содержит около 120 видов. В отряде Heterotricha в настоящее время отмечено свыше 60 видов, тогда как отряд Heterotricha содержит очень мало паразитов, всего около 10 видов (*Kegona* с *Hydra* и несколько инфузорий из кишечника морских ежей). Среди Peritricha паразитируют только

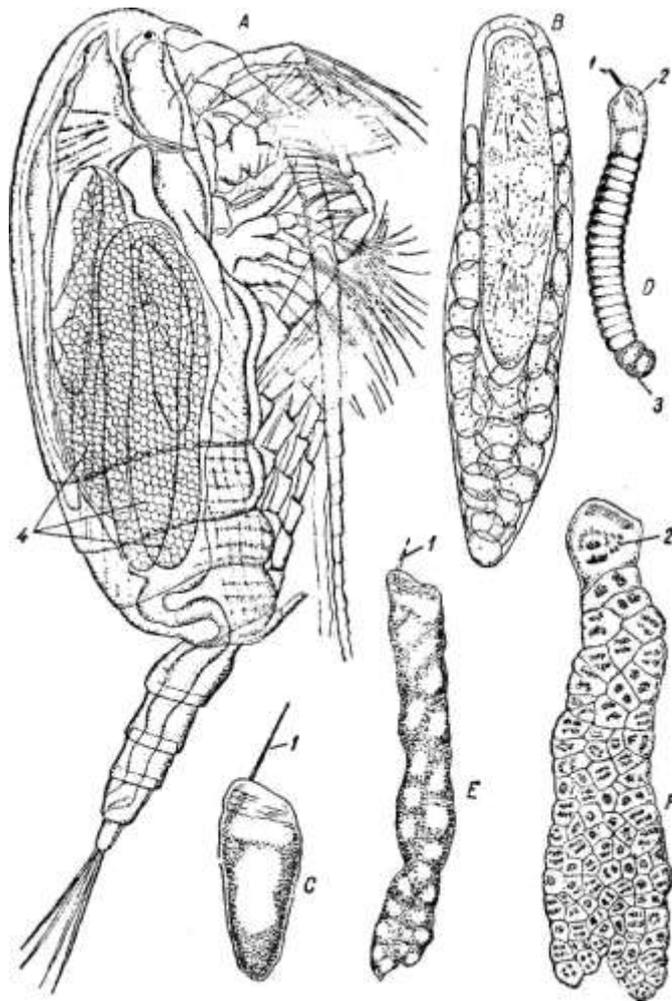


Рис. 30. *A* — *Clausocalanus arcuicornis* с тремя особями *Blastodinium pruroti* (*A*), паразитирующими в желудке; *B* — бесполое размножение *Blastodinium*; внутри его оболочки видна крупная клетка по множеству мелких, из которых произойдут жгутиковые зооспоры; *C* и *D* — одноклеточная и многоклеточная стадия *Haplozoon hneare*; *E* — *Haplozoon armatum*; *F* — *Haplozoon delicatulum*.
a — стилет; *2* — запасные стилеты; *3* — клетки размножения (*A* и *B* — по Шаттону, *C*—*F* — по Дорелю).

некоторые (около 30 видов) представители семейства Urceolaridae. Наконец, в подклассе Suctoria известно всего около десятка видов, паразитирующих в иле на ресничных инфузориях и на рыбах. Всего среди инфузорий имеется не менее 700 паразитических видов,

Наибольшее количество видов дает чисто паразитический класс Sporozoa. Отряд Gregarinida содержит около 500 видов, отряд Coccidia — 250, отряд Haemi-sporidia около 100 видов, к отряду Microsporidia относятся свыше 200 видов, к отряду Sarcosporidia — около 40 видов, а к отряду Muxosporidia, по недавней сводке Кудо (Кудо, 1933), принадлежит больше 400 видов. Итак, класс Sporozoa состоит из 1 500 видов. В общем же, весь тип Protozoa на 15 000 насчитывающихся в нем видов содержит около 3 000 видов паразитов.

Особняком стоящий класс Mesozoa содержит только паразитические формы числом 25. Тип губок (Spongia) образован исключительно свободноживущими видами.

В типе кишечнотелостных паразитические формы встречаются разбросанно и единично. Можно указать на *Polypodium hydriforme* из яиц стерляди, на два

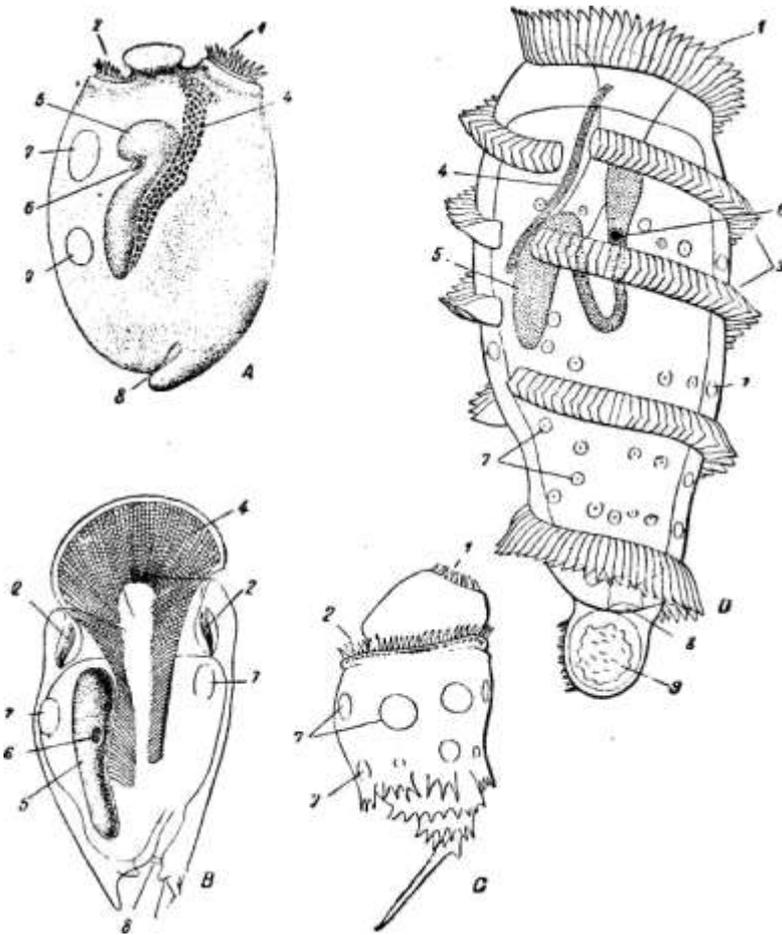


Рис. 31. Различные представители инфузорий из отряда Entodiniomorpha, паразитирующие в кишечнике травоядных млекопитающих.

A — *Diplodinium maggii* из рубца жвачных; *B* — *Caloscolex camelinus* из желудка верблюда; *C* — *Op/1-ryoscolex caudatus* из рубца жвачных; *D* — *Elephanthophilus* из слепой кишки индийского слона. 1—околоротовая зона мембранелл; 2—спинная зона мембранелл; 3—дополнительные зоны мембранелл; *i*—скелетные пластинки; 5—макронуклеус; 6—микронуклеус; 7—сократительные вакуоли; 8—anus; 9—находящиеся в хвостовой лопасти включения неизвестного назначения (*A*—*C*—по Догелю; *D*—по Кофиду).

десятка Narcomedusae (*Gunina*, *Cunocantha* и др.) и на паразитическую ктено-фору *Oastrodes*, живущую в полости тела салпы. Следовательно, весь тип Coelenterata едва насчитывает около 25 паразитических видов.

Среди 24 классов типа червей (Vermes) 13 имеют паразитических представителей, а 5 классов целиком состоят из паразитов (Trematodes, Cestodes, Acanthocephala, Nematomorpha, Myzostomida).

В классе Turbellaria из 81 семейства 21 имеют паразитических представителей или же (8 семейств) содержат исключительно паразитов; общее число паразитических видов Turbellaria превышает 80.

Особенно большое число видов дает паразитический класс Trematodes, в котором имеется около 3 000 различных представителей.

Класс Cestodes по Фурману (Fuhrmann) состоит из 1 500 видов. Класс Acanthocephala имеет около 300 представителей (Meyer, 1933). Среди 5 000 Nematodes около 3 000 являются паразитами, а Nematomorpha охватывают менее 100 видов. Класс Nemertini содержит всего около десятка паразитических форм (*Malacobdella* и *Carcinonemertes*).

Очень малочисленны паразиты и среди Polychaeta, где мы имеем опять-таки около 10 паразитических форм (*Ichtyotomus*, *Bistriobdella* и некоторые Eunicidae). В группе Oligochaeta имеется всего около 40 паразитов (главным образом, принадлежащих к сем. Branchiobdellidae, которые живут на жабрах раков). Переход к эктопаразитизму произошел в классе пиявок (Hirudinea), так как из 300 пиявок около 250 ведут паразитический образ жизни. Группа Myzostomidae, представляющая собой продукт видоизменения Polychaeta под влиянием паразитизма, содержит 111 видов. Последним классом червей, имеющим паразитических представителей, являются колдоватки (Rotatoria), среди которых насчитывается около 20 паразитов. Итак, в общем, в типе Vermes заключается не менее 8 000 паразитических видов.

Крайне беден паразитическими формами тип Mollusca, содержащий 3 паразитных Lamellibranchia и около 100 ведущих паразитический образ жизни Gastropoda.

Необычайно богатый видами (больше 1 000 000 видов) тип Arthropoda дает, в общем, довольно значительное число паразитических форм, хотя в нем имеется всего один небольшой (75 видов) класс Pentastomida, целиком состоящий из паразитов. Представители другого класса, Pantopoda, за редкими исключениями, характеризуются личиночным паразитизмом на или внутри гидроидных полипов. Pantopoda имеется около 350 видов. Рассматривая по порядку прочие классы, мы видим, что в классе раков (Crustacea) имеется один отряд, Branchiura (около 70 видов), целиком паразитический, а в отрядах Copepoda, Cirripedia и Isopoda процент паразитических форм является значительным. Так, например, из числа 10 подотрядов Copepoda — 8 чисто паразитические. Два подотряда Cirripedia (Rhizocephala и Ascithoracida) тоже сплошь состоят из паразитов. В общем, можно считать, что класс раков имеет свыше 1 000 паразитических представителей.

Крупное количество паразитов насчитывает класс Arachnoidea в своем отряде клещей (Acarina). Отряд Acarina состоит из 7 подотрядов, обнаруживающих следующие отношения в интересующем нас вопросе. В одном подотряде (Cryptostigmata) паразитов нет, в подотряде Acarina vermiformia имеется более 500 (по старым данным N a l e r a от 1898 г.) паразитов, притом почти исключительно паразитов растений (Eriophyidae). В настоящее время в этом подотряде насчитывается около 650 видов (по Vitzthum, 1931). В подотряде Sarcoptriformes, куда относятся перьевые клещи птиц и зудни, имеется свыше 800 видов. В подотряде Prostigmata, куда принадлежат все водяные клещи, паразитический образ жизни ведут личинки большинства видов Hydrachnidae; к этой группе принадлежит около 1500 видов. К подотряду Parasitiformes (Mesostigmata) принадлежат клещи, наиболее важные в медико-ветеринарном отношении, а именно группа Ixodoidea. Этот подотряд охватывает 1375 паразитических видов, среди которых около 275 входят в состав группы Ixodoidea. Таким образом, в общем, в отряде клещей, а значит и во всем классе Arachnoidea, можно насчитать до 4 300 видов паразитов.

Мелкие классы Palaeostraca, Tardigrada, Protracheata, а из более крупных класс Myriapoda паразитов не содержит. Что касается громадного по объему класса насекомых (около 1 000 000 видов), то в нем имеются как отдельные паразитические отряды (вши, пухоеды, блохи, Strepsiptera), так и отдельно разбросанные в разных отрядах паразитические формы или группы таковых (наездники, тахины, овода). При этом к эндопаразитизму способны лишь личиночные стадии насекомых, тогда как эктопаразитический образ жизни могут вести и взрослые насекомые (вши, блохи, пухоеды). Больше всего паразитов в группе наездников, где в настоящее время насчитывается до 40 000 видов. Кроме того, в том же отряде перепончатокрылых, но в других его группах (Chrysididae, Mutillidae), имеется еще 5 400 паразитических видов. Пухоедов известно не менее 1 500 видов, блох около 300. Среди двукрылых большую группу составляют комары (Culicidae), которых мы решили с оговорками отнести к паразитам. Имеется 1 400 видов кровососущих комаров, в том числе 164 из группы Anophelini, куда относятся переносчики малярии. Следовательно, всего насчитывается не менее 50 000 паразитических насекомых.

В типе иглокожих (Echinodermata) паразитических форм нет, если не считать нескольких любопытных офиур, которые являются квартирантами морских ежей. Это очень мелкие формы (диаметр диска от 1 до 5 мм), оживленно ползающие среди игл ежа, по выражению М о р т е н с е н а (Mortensen, 1933), наподобие обезьян в тропическом лесу. Их специфическое приспособление к эпийоикному образу жизни сказывается в том, что иглы на последних члениках их лучей превращаются в крючки (рис. 32, B), помогающие при лазании по иглам ежа, а концы лучей

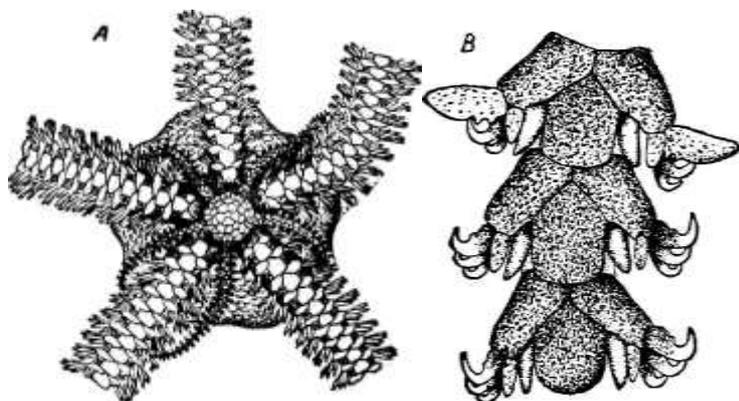


Рис. 32. Офиура *Nannophiura lagani*, живущая на иглах морских ежей. А — самка офиуры с прицепившимся к ротовой поверхности диска карликовым самцом; В — конец луча офиуры с превратившимися в крючки иглами (по М о р т е н с е н у).

приобрели особую гибкость, напоминая цепкий хвост обезьян. Кроме того, почти все эти виды

офиур (3 вида из 4) обладают совершенно несвойственной офиурам, но встречающейся иногда у паразитов особенностью длительного спаривания полов. При этом карликовый самец постоянно держится на диске самки, прижавшись ртом к ротовому отверстию последней (рис. 32, А). Вся совокупность этих признаков показывает, что в лице этих офиур (*Nannophiura lagani*, *Amphitycus androphorus*) мы имеем животных, специально приспособившихся к эпиойкии, а отсюда лишь один шаг до паразитизма. То же, собственно говоря, отсутствие паразитов наблюдается и среди Chordata. Единственное исключение представляет, быть может, костистая рыба *Stegophilus*, которая сосет кровь из жабер рыбы *Platystoma*. Мелкие рыбки родов *Fierasfer*, *Oxibelus* и *Euchalyphis*, встречающиеся в клоаке и водяных легких голотурий, являются квартирантами, а не паразитами. Миксины же, вбуравливающиеся в полость тела рыб, скорее хищники, чем паразиты.

Наконец, различные горчаки (*Rhodeus*, *Acanthorhodeus*) откладывают свою икру внутрь раковин пресноводных двустворчатых моллюсков, на их жаберные пластинки. Выходящие из икры личинки горчаков, по старым данным и новым исследованиям К р ы ж а н о в с к о г о (in litteris), довольно долго живут на жабрах моллюска и развивают ряд приспособлений, которые заставляют считать их комменсалами, или, по меньшей мере, хорошо адаптированными квартирантами своих хозяев. Так, у обыкновенного горчака (*Rhodeus sericeus*) развиваются позади головы два уховидных придатка, которыми он зацепляется за жаберные нити хозяина. У *Acanthorhodeus asmussi* на теле личинки развиваются особые «первичные чешуйки», торчащие вершинами наружу и помогающие передвижению личинки по поверхности жабер наподобие шипиков, усаживающих поверхность тела многих сосальщиков.

В последнее время случай несомненного паразитического образа жизни обнаружен у летучих мышей Южной Америки из рода *Desmodus* (А с о с т а е т Н о р м а н а, 1938). Они нападают ночью на крупных млекопитающих, прорезают их кожу острыми верхними резцами и сосут выступающую кровь. Передняя часть кишечника этих летучих мышей специально приспособлена к такому образу питания: острые резцы, узкий пищевод, особый придаток, служащий для накопления крови. Сходство с другими кровососущими паразитами (из насекомых) выражается также и в том, что *Desmodus* являются переносчиками некоторых трипанозом лошадей (например, *T. equinum*) наподобие того, как слепни переносят *Trypanosoma evansi*, возбудителя сурры.

Итак, общее число паразитических животных равно в настоящее время не менее 60—65 тыс. видов. Принимая общее число видов, известных для науки животных, близким к 1 200 000, мы видим, что паразиты составляют не менее 6—7% от этой суммы. Недавно А р н д т (Arndt, 1940) дал сравнение числа паразитов и свободноживущих животных для фауны Германии, показав при этом, что на самом деле процент паразитов еще более велик. Относя к паразитам также комменсалов (500 видов)-и кровососов (комары, мошки и др., всего 250 видов) А р н д т получил для всей фауны Германии приблизительно 40 000 видов, среди которых 10 000 видов, т. е. 25% являются паразитами или комменсалами. 60% из этого числа перепончатокрылые (наездники). Из этого как нельзя лучше видно, какую огромную роль играют паразиты во всем животном, царстве, взятом в целом.

Сведения по наличию паразитических видов в разных систематических группах сведены в таблицу (рис. 33).

Такова общая картина распространения паразитизма в животном мире. Мы видим, что к паразитизму переходят самые различные группы, не имеющие между собой ничего общего. Однако, несмотря на такую кажущуюся случайность распределения паразитов по филогенетическому дереву, в этом распределении все же намечаются некоторые закономерности.

Прежде всего бросается в глаза резкое различие в отношении к паразитизму между Deuterostomia и Protostomia. Из 17 классов Deuterostomia не паразитирует ни один (если не считать *Desmodus*). Между тем, из 37 классов Protostomia целых 20, т. е. более половины, имеют паразитических представителей, а шесть из них целиком паразитические (Trematodes, Cestodes, Acanthocephala, Kematomorpha, Myzostomida, Pentastomida).

Далее интересно, что совокупность тех групп среди Protostomia, которые обнаруживают ряд черт, сближающих их с Deuterostomia, а именно: классы Gruzozoa, Brachiopoda, Phoronidea, Kamptozoa, паразитов не содержат и в этом смысле опять-таки приближаются к Deuterostomia. Итак, признак отсутствия в их числе паразитических представителей можно включить в общую характеристику большой группы животного царства, а именно Deuterostomia.

С известной осторожностью можно сделать вывод, что, наряду со многими другими факторами, переход к паразитизму обуславливается и высотой организации той или иной группы. Среди билатеральных животных больше всего паразитов в низшем типе их, т. е. в червях, а среди червей опять-таки в низшей группе, — в подтипе плоских червей. Такая же тенденция наблюдается нередко и внутри отдельных классов. Так, среди Gastropoda паразиты имеются только в низшем отряде — Prosobranchia. В классе Oligochaeta есть два отряда: Archioligochmeta — низшие и Neoligochaeta — высшие. Среди Archioligochaeta из 5 семейств паразиты содержатся в четырех, а из 18 семейств Neoligochaeta только в двух, и притом самых низших. Далее, в классе раков из 5 отрядов низших раков (Entomostraca) паразитические формы имеются в трех (Copepoda, Branchiura, Cirripedia), а из 10 отрядов высших раков (Malacostraca) только в двух (Isopoda и Amphipoda). Не будем однако за-

крывать глаза на то, что среди насекомых наибольшее число паразитов дают высшие отряды.

Бонечно, простота организации есть лишь один из способствующих переходу к паразитизму факторов. В самом деле, среди низших многоклеточных (*Spongia*, *Coelenterata*) паразитов почти нет, а частота паразитизма среди Protozoa объясняется не только простотой их организации, но и малыми размерами.

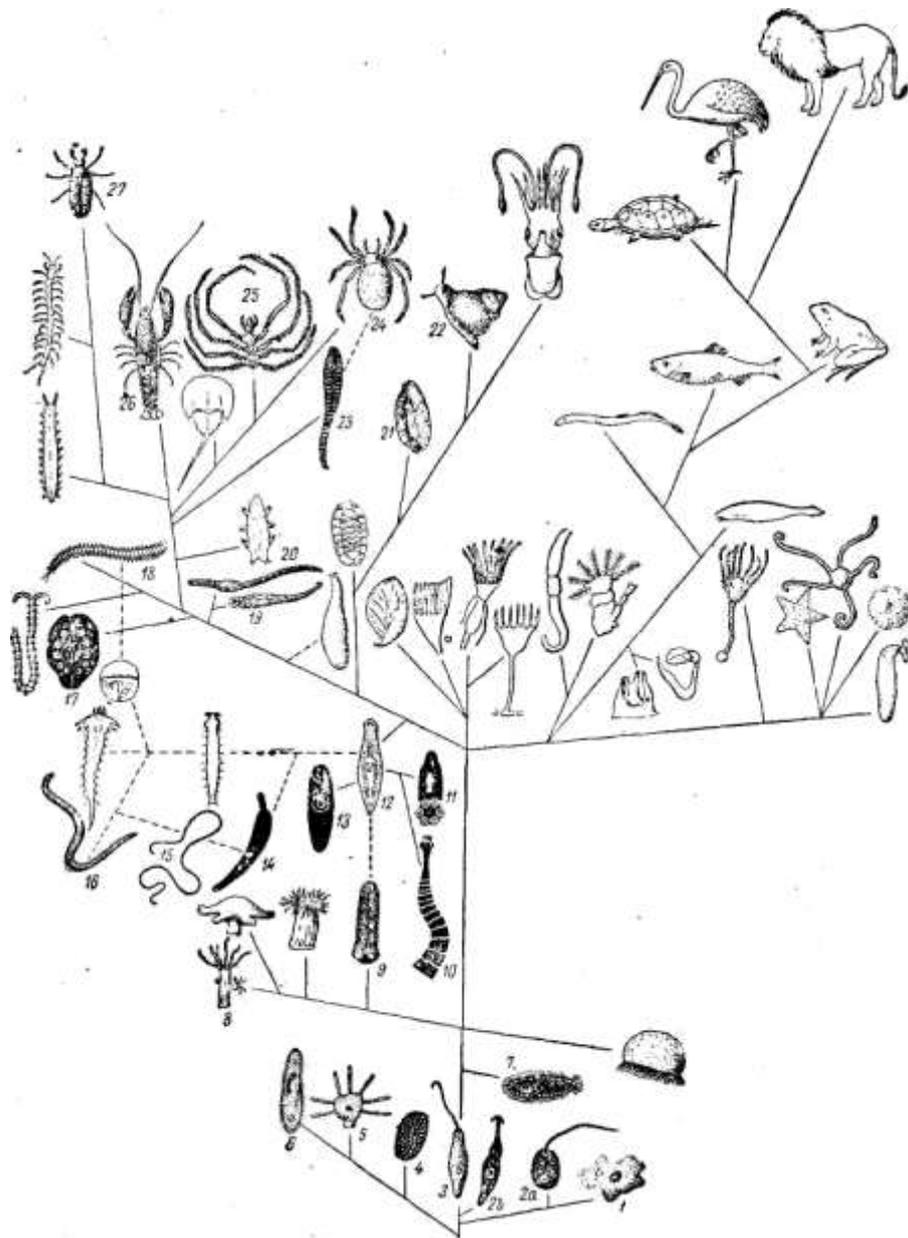


Рис. 33. Распространение паразитизма в разных группах животных.

На генеалогическом дереве черным цветом изображены классы, целиком состоящие из паразитов, серым — классы, содержащие, наряду с свободно живущими, также и паразитические формы, и белым — классы, образованные исключительно свободно живущими видами. 1 — Sarcodina; 2a и 2b — Sporozoa; 3 — Mastigophora; 4 — Protociliata; 5 — Suctoria; 6 — Ciliata; 7 — Mesozoa; 8 — Hydrozoa; 9 — Ctenophora; 10 — Cestodes; 11 — Monogenea; 12 — Turbellaria; 13 — Digenea; 14 — Acanthocephala; 15 — Gordiacea; 16 — Nematodes; 17 — Myzostomida; 18 — Polychaeta; 19 — Hirudinea; 20 — Oligochaeta; 21 — Lamellibranchia; 22 — Gastropoda; 23 — Pentastomida; 24 — Achaenoidea; 25 — Pan-topoda; 26 — Crustacea; 27 — Insecta (по Кнорре).

Некоторые закономерности наблюдаются и в распределении по филогенетическому дереву тех животных групп, которые преимущественно служат хозяевами для различных паразитов. Так, Protozoa, вследствие своих малых размеров, лишь в очень редких случаях являются хозяевами для паразитов (некоторые грегарины для *Metchnikovellidae*, некоторые ресничные инфузории — для сосущих инфузорий). По тем же причинам яйца, т. е. одноклеточные стадии Metazoa лишь редко служат пристанищем для паразитов, и притом главным об-

разом из типа простейших: некоторые кокцидии паразитируют в яйцах червей (у *Tlialassema*, рис. 245) и клещей, некоторые Мухосporidia найдены в икре рыб. Из многоклеточных животных только наездники дают длинный ряд паразитов, уничтожающих яйца насекомых и пауков. Почти столь же редко попадают паразиты у Coelenterata (кроме лар-вальных стадий Pantopoda в гидроидных полипах). Черви служат хозяевами почти исключительно для Protozoa, очень редко для Crustacea и нередко для личинок червей (метацеркарии сосальщиков, личинки нематод). Моллюски имеют, в общем, мало паразитов (Coccidia, изредка раки или клещи), если не считать партеногенетических поколений Trematodes, для которых моллюски служат обяза-

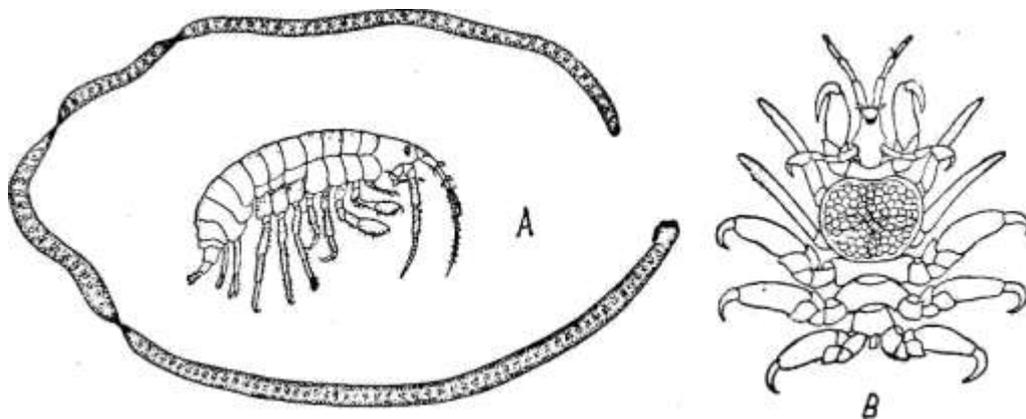


Рис. 34. А — бокоплав *Gammarus locusta* и выпутый из такого же бокоплава плероцеркоид цес-тоды

Diplocotyle при одинаковом увеличении (по Д о г е л ю и В о л к о в о й); В — бокоплав

Cyamus,

паразитирующий на коже китов (из К ю к е н т л я).

тельным первым промежуточным хозяином. Водные Arthropoda, т. е. главным образом раки, являются хозяевами Protozoa (грегарины, микроспоридии, инфузории), а также для паразитических раков (для Cirripedia и Isopoda); кроме того, в раках паразитируют личинки сосальщиков и ленточных глист, причем в некоторых случаях паразиты (плероцеркоиды *Diplocotyle*) в 6—10 раз превышают в длину размеры хозяина (*Gammarus locusta*, рис. 34). Наземные Arthropoda используются простейшими, личинками плоских червей и нематод, а главным образом личиночными стадиями паразитических насекомых.

Иглокожие характерны тем, что почти исключительно к ним приурочены все паразитические Gastropoda и Myzostomida; кроме того, в них встречаются Protozoa (грегарины, инфузории и др.) и изредка раки и ресничные черви (из Rhabdocoela). Среди хордовых мы имеем две резко разграниченных группы. Низшие хордовые ведут себя относительно паразитоносительства подобно беспозвоночным. В них есть грегарины (в Ascidae), на них (подобно тому как на Soporoda) паразитируют некоторые Peridinea, а из многоклеточных они дают убежище комменсальным рачкам (Soporoda). Напротив, высшие хордовые, т. е. позвоночные, показывают совсем иную картину. Эта группа наиболее щедро населена паразитами. Помимо самых разнообразных Protozoa (кроме грегарин), позвоночные служат окончательными хозяевами для всех (за редчайшим исключением) Trematodes, Cestodes, Acanthocephala и для огромного большинства паразитических Kematodes. Кроме того, Vertebrata являются исключительными окончательными хозяевами всех

Pentastomida. Наконец, водные позвоночные, а именно рыбы, очень часто несут на себе раков (Soporoda, Branchiura, Isopoda), а наземные — насекомых (вши, блохи, клопы, пухоеды) и клещей (перьевые клещи, чесоточные зудни, Ixodoidea и др.).

Таким образом, из приведенного перечня мы видим, что Protozoa и Vertebrata представляют собой два противоположных полюса в смысле использования их паразитами. Малые размеры и малое количество питательного материала, которое может представить отдельная особь Protozoa, тормозят заселение простейших паразитами. Напротив, крупные размеры и большие запасы живой пищи, предоставляемые позвоночными, привлекают к ним большое разнообразие паразитов.

Далее, просмотр того же перечня обнаруживает известную спаренность некоторых свободноживущих и паразитических групп: известные группы паразитов как бы специально приспособлены к определенным группам хозяев. Такая спаренность замечается, например, между грегаринами и всеми беспозвоночными, между гидроидными полипами и Pantopoda; между моллюсками и партеногенетическими поколениями сосальщиков; между некоторыми группами свободных и паразитических раков; между Echinodermata, с одной стороны, и паразитическими Myzostomi-

да и *Gastropoda*, с другой.

В чем лежат причины подобной спаренности, — сказать большей частью трудно. Личиночный паразитизм *Pantopoda* в гидроидных полипах быть может связан с тем, что взрослые *Pantopoda* питаются исключительно гидроидами и как бы пасутся на целых лугах колониальных гидроидов. *Echinodermata* быть может являются подходящими хозяевами для таких медленно движущихся паразитов, как *Gastropoda*, вследствие медленности своих движений. Все эти толкования имеют, однако, лишь чисто спекулятивный характер.

Интересно, что головоногие моллюски, отличающиеся и сравнительно большими размерами и образом жизни, напоминающим рыб, обладают паразитофауной, иовидному, более разнообразной, чем прочие *Mollusca*. Так, помимо кокцидий и инфузорий, а также личинок цестод (*Corallobothrium*) и *Dicyemida*, мы находим на них в качестве эктопаразитов моногенетических сосальщиков (*Isancistrum loliginis*) и веслоногих раков (*Archicaligus* на *Nautilus*) из групп, обычно паразитирующих на рыбах.

Кроме размера, играет известную роль и высота организации животных-хозяев (Крешенблат, 1941). Действительно, различные органы хозяина представляют для паразитов различные условия обитания, а чем разнообразнее последние, тем большее количество видов паразитов может существовать одновременно в данном хозяине. Отчасти поэтому крупные, но низко организованные животные (например, актинии) могут иметь мало разнообразный контингент паразитов.

Многие группы паразитов одинаково широко распространены и у водных животных и у наземных, другие имеют хозяев только среди животных одного из этих образов жизни. Наконец, имеются и такие систематические группы паразитов, в которых наряду с образом жизни, характерным для большинства представителей, имеются отдельные «выходцы», перешедшие к паразитированию в несвойственной для данной группы стихии. Обычно такой переход наземных паразитов в воду и водных на сушу связан с соответственным образом жизни их исконных хозяев.

Переход водных паразитов на сушу иллюстрируют некоторые кругоресничные инфузории (*Petitricha*). Так, инфузория *Ballodora* (Догель и Фурсенко, 1921, рис. 35) с жабр мокриц представляет собой близкого родича пресноводных сувоек и вышла на сушу вместе с своим хозяином, предки и близкие родичи которого ведут водный образ жизни. Точно так же инфузория *Trichodinopsis*, очень близкий родич живущей на гидрах, водных моллюсках и рыбах *Trichodina*, сохранилась в вышедшем на сушу брюхоногом моллюске *Cyclostoma* (= *Pomatias*). Многоустка (*Polytostomum integerrimum*) обыкновенной травяной лягушки есть потомок жаберных сосальщиков рыб, и самая локализация ее в пузыре хозяина есть результат приспособления к частично наземному образу жизни хозяина и к утрате у последнего жабер.

С другой стороны, тюлени взяли с собой в воду целый ряд вшей и клещей, морские змеи — клеща *Amblyomma nitidum* (один из иксодовых клещей). Перепончатокрылые, в частности наездники, — типично наземные животные; однако, среди 27 000 наземных наездников имеется 4 или 5 родов (*Prestwichia*, *Agriotypus*), спускающихся временами в воду и кладущих свои яйца в яйца жуков-плавунцов и других водных насекомых.

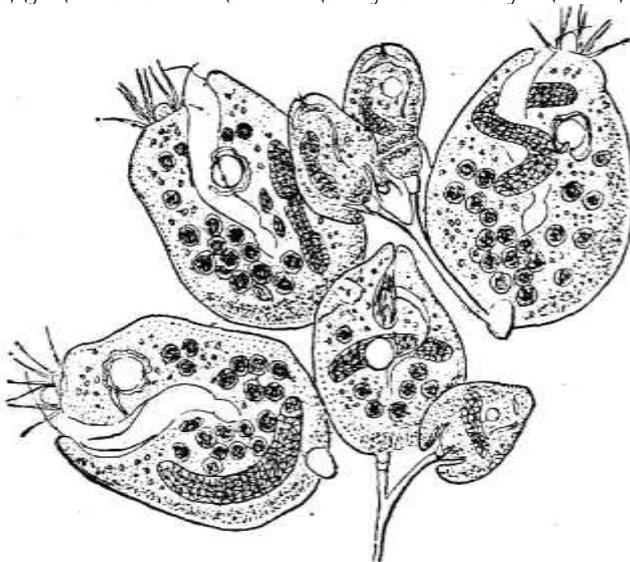


Рис. 35. Инфузория *Ballodora* с брюшных ножек мокрицы. Группа инфузорий, сидящих на стебельках. Мелкие особи — готовящиеся оторваться бродяжки (по Догелю и Фурсенко).

Однако, при переходе хозяев в иную стихию наблюдается и другое явление — переход на них чужеродных, т. е. принадлежащих другой стихии паразитов. Особенно instructивные в этом отношении китообразные, как формы сухопутного происхождения, но глубоко

адаптировавшиеся к водному образу жизни. На китах, и только на китах поселились несколько родов усонюгих раков (*Coronula, Tubicinella*), а также паразитические бокоплавь *Syamus* (рис. 34), выедающие на коже китов язвь в виде ямок. Паразиты из ракообразных имелись и на коже вымершей стеллеровой коровь (*Rhytina stelleri*) из отряда сиренювых (*Sirenia*), которых считают ушедшими в воду отдаленными потомками копытных. В глазу бегемота поселился моногенетический сосальщик *Oculotrema*, потомок жаберных сосальщиков рыб. Из паразитов водного происхождения, вышедших на землю, можно вспомнить цейлонскую пиявку (*Haemadipsa ceylonica*), которая живет в лесах азиатских тропиков и нападает на крупных млекопитающих, на которых она сваливается с придорожных деревьев и кустов.

ГЛАВА IV

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА

Явление паразитизма имеет многообразное происхождение. Даже один и тот же тип паразитизма, например эктопаразитизм, у разных групп животных мог возникнуть разными путями. Главные пути, ведущие к возникновению паразитических отношений, можно свести к следующим. Вопрос о происхождении эктопаразитов из свободноживущих организмов легче всего поддается объяснению. Большая часть эктопаразитов происходит из хищников. Уже приводившиеся выше примеры с пиявками и клопами показывают, как из хищничества мог развиться настоящий рктопаразитизм. Особенно много примеров такого постепенного перехода мы имеем среди членистоногих. Комары, москиты и т. д. мало чем отличаются от насекомых хищников. Клопы представляют дальнейшее развитие перехода к паразитизму. Чтобы стать паразитами, им не хватает только питания на хозяине в течение более или менее длительного времени. У некоторых клещей (например *Ixodes*) мы встречаемся с выработкой и длительного контакта с хозяином — питание в «сцепленном состоянии» (Павловский); контакт в еще более сильной степени развит у некоторых блох; у них только личинки и куколки живут на свободе, половозрелые же особи большую часть жизни проводят на хозяине. От этих длительных, но все же периодических паразитов остается лишь один шаг до постоянных, остающихся в течение всей жизни, во всех ее стадиях на хозяине. У подобных форм, например у вшей, яйца не выбрасываются во внешнюю среду, а откладываются и развиваются здесь же на хозяине.

Не менее ясно происхождение паразитизма у Trematodes, о чем говорят такие представители турбеллярий, как *Temnocephala* (рис. 13). *Temnocephala* поселяются на теле крабов и мечехвостов и приобретают даже многие признаки Trematodes: присоску, гладкий, утративший реснички, наружный эпителий. Однако они получают от хозяина только квартиру, питаются же различными мелкими животными, ползающими по телу крабов, т. е. ведут себя как настоящие хищники. *Gyrodactylus* из Monogenea живут отчасти на коже рыб, питаясь слущивающимся эпителием хозяина, частью же поселяются на жабрах. *Dactylogyrus* живут почти исключительно

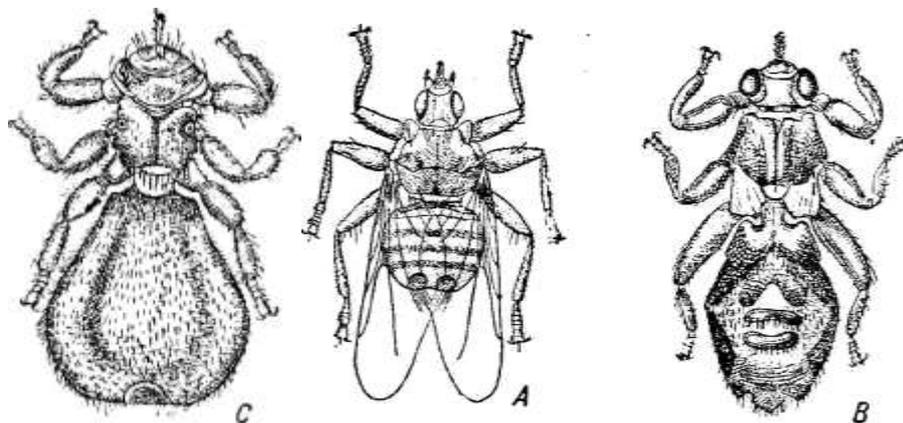


Рис. 36. Различные мухи кровососки (Hippoboscidae), иллюстрирующие процесс редукции крыльев.

A — *Lynchia майга*; B — *Lipoplana cervi* с остатками крыльев; C — *Melophagus ovinus* — овечий рунец (по Б р в м и т в).

на жабрах, которые иногда совершенно разрушаются этими типичными эктопаразитами.

Нам думается, однако, что имеется еще один тип перехода от свободного образа жизни к эктопаразитизму. Мы имеем в виду питающихся пером клещей *Sarco-ptiformes* и пухоедов (*Mallo-*

phaga). Вероятнее всего, что эти эктопаразиты происходят от предков, питавшихся сначала различными, частью животными, частью растительными остатками, вроде *Oribatidae* среди клещей и *Psocidae* среди насекомых. Быть может, сначала они поселялись в гнездах птиц, на дне которых всегда скопится значительное количество органических остатков. Впоследствии они стали с подстилки гнезда перебираться на его обитателей и питаться их омертвевшими выростами покровов. Интересно, что некоторые из пухоедов, например *Physostomum*, вторично переходят к питанию кровью хозяина, а дейтонимфы многих перьевых клещей временно уходят под кожу хозяина, в жировую клетчатку.

Третий путь к возникновению эктопаразитизма ведет от сидячего образа жизни. Такого происхождения, вероятно, паразитизм у кругоресничных инфузорий *Trichodina*, все родичи которых ведут прикрепленный образ жизни, а многие из них при этом прикрепляются не ко дну водоема, а к живым организмам. Так же поселяются на теле водных животных усонogie раки (*Cyffiripedia*), причем некоторые из них глубоко внедряются в кожу хозяина, как это делает *Coronula* на теле китов (рис. 2).

В выработке эктопаразитизма несомненную роль сыграл постепенный переход приспособляющихся к паразитизму мелких хищников от полифагии к монофагии, т. е. все большее специализирование их в смысле характера пищи. Так, например, среди колющих *Diptera* есть такие (многие комары), которые питаются не исключительно кровью. Другие, каковы мухи цеце, сохраняют еще все повадки двукрылых, но питаются уже исключительно кровью, которую они высасывают. Третьи, каковы *Omithomyia*, *Hippobosca* среди Рипирага уже поселяются на хозяине, но легко оставляют его и переходят на другие особи того же или близких видов, так как еще сохранили функционирующие крылья (рис. 36). Наконец, такие представители кровососок, как *Stenopteryx hirundinis* ласточек, *Lipoptena* оленей, *Melo-phagus minus* овец, *Nycteribia* летучих мышей, испытывают в различной степени редукцию крыльев, или обламывают их во время индивидуальной жизни (*Lipoptena*) и становятся длительными эктопаразитами. Таким путем устанавливается

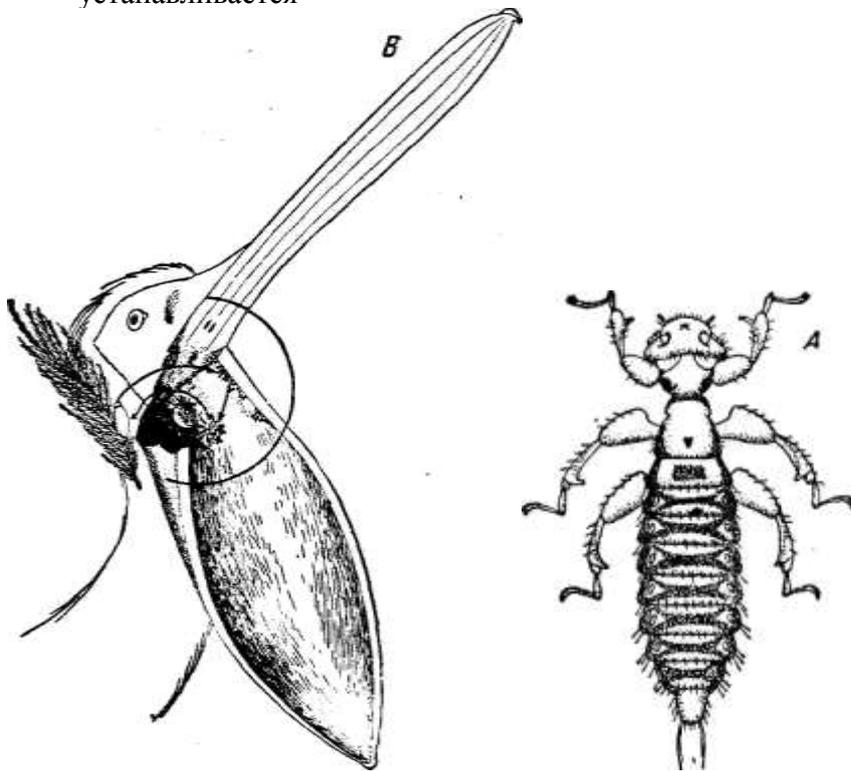


Рис. 37. А — пухоед *Tetrophthalmus* с пеликана; В — голова пеликана с раскрытым клювом для показа молодых пухоедов у краев клюва и взрослых впереди и позади дыхательной щели. Слева от головы показано в увеличенном масштабе перо пеликана с приклеенным к нему яйцом пухоеда. Стрелки показывают пути миграции пухоедов в разные моменты их цикла. Часть основания клюва вырезана для показа дыхательного отверстия (по Дубинину).

прекрасный постепенный переход от свободных форм, вроде *Chironomidae* или многих *Muscidae* к типичным паразитам.

Что касается до паразитизма внутреннего, или эндопаразитизма, то в некоторых отдельных случаях происхождение его можно связать с предшествующим ему эктопаразитическим образом жизни. Примером этого может служить чрезвычайно интересный пухоед пеликана *Tetrophthalmus* (рис. 37), который мигрировал с перьев этой птицы в ее громадный подклювный мешок, и вместо перьев, служащих пищей другим Mallophaga, стал питаться кровью (рис. 37). Воспоминанием о бывшем эктопаразитизме у *Tetrophthalmus* служит лишь выход его из ротовой полости хозяина на его оперение для откладки там яиц. Другой, более известный пример подобного рода, разобранный на стр. 22, дает лягушечья многоустка (*Polystomum integerrimum*). Интересно, что в одном из приведенных двух случаев имеет место активное заселение паразитом новых территорий на теле хозяина; в другом случае (*Polystomum*) сам хозяин заставляет паразита своим метаморфозом и редукцией того органа, на котором ранее паразитировал сосальщик, искать себе новое местожительство в теле хозяина.

46 нет

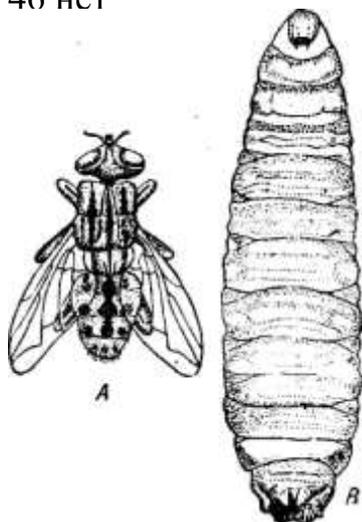


Рис. 38. Вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*).

А — взрослая муха; В — личинка последней стадии, вид с брюшной стороны (из Павловского).

Опять-таки в некоторых специальных случаях путь к эндопаразитизму лежал через изменение инстинкта откладки яиц. Взамен откладки яиц на различном гниющем органическом материале, яйца могли начать случайно откладываться на язвах и ранах живых животных, где условия для их развития оказались более благоприятными, что и привело к преимущественному выживанию особей, обладавших этой привычкой. А отсюда не далек был путь к откладке тех же яиц в сообщающиеся с внешней средой полости, вроде рта, заднего прохода, носа, ушей и т. д. Вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*, рис. 38) так и делает, откладывая своих личинок то на различные язвы и раны, то в рот, уши и нос различных животных. Личинки Вольфартовой мухи могут проникать затем дальше, даже в лобные и челюстные пазухи и ведут там образ жизни настоящих эндопаразитов. Те же отношения можно проследить у некоторых оводов.

Однако главная масса случаев внутреннего паразитизма, а именно случаи паразитизма кишечного, представляет собой первичное явление, развившееся в результате случайного заноса в пищеварительную систему яиц или покоящихся стадий различных свободноживущих организмов. Так, Добелль, специально занимавшийся этим вопросом в отношении человека, описывает под названием «копрозойных простейших человеческих экскрементов» 12 видов амёб и жгутиконосцев, как наиболее часто встречающихся в фекалиях Protozoa. Как правило, цисты всех этих видов проходят транзитным порядком пищеварительный тракт человека и только по выходе из него развиваются в активные формы, живущие в качестве сапро-фитов в отложенных экскрементах. Не раз описывалось нахождение этих организмов в только что отложенных экскрементах уже не в виде цист, а в виде активно подвижных форм. Хотя подобные описания в большинстве случаев ставятся под большое сомнение, трудно отрицать а priori возможность того, что в очень редких случаях эксцистирование происходит уже в нижних отделах кишечника. В процессе же эволюции такие редкие ненормальности могут навсегда закрепиться и превратиться в норму. Кишечная среда выгодна для простейших по обилию содержащихся в ней питательных веществ. Среди простейших, к сожалению, нам почти неизвестны случаи несомненного переходного состояния от свободной жизни к кишечному паразитизму, когда бы организм был еще способен к существованию и в той и в другой среде. Отчасти это наблюдается у некоторых жгутиконосцев рода *Trichomonas*, паразитирующих в кишечнике различных животных и в то же время способных длительно выживать (днями, а иногда и неделями) в отложенных экскрементах. В редких случаях описывались случаи нахождения живых *Trichomonas* даже прямо в различных водоемах, куда они, очевидно, случайно попали со стоками нечистот.

Значительно больше примеров этого рода мы встречаем среди нематод. Половина

представителей этого класса ведет свободный образ жизни в воде или в почве. Яйца и личинки таких свободно живущих червей, отличающихся, кстати сказать, очень мелкими размерами (не более 1—2 см), несомненно нередко заносятся случайно в кишечник различных животных, где в большинстве случаев гибнут, либо остаются без всяких изменений, пока не будут опорожнены наружу. Что из таких случайных заносов может развиться факультативный паразитизм, доказывают нам некоторые представители сем. Rhabditidae. Так, *Aloionema appendicu-Shum* нормально ведет свободный образ жизни. Однако личинки ее могут случайно попадать в кишечник слизня *Arion ater* и, оставаясь там в течение известного времени, могут расти и достигать вдвое большей величины, по сравнению с нормой. Половозрелыми, однако, эти нематоды становятся лишь покинув слизня, причем взамен развивающихся у свободноживущих особей 30—40 яиц, у таких случайных паразитов их развивается до 500—600. Потомство же этих особей, в случае возвращения к свободному образу жизни, имеет снова обычные размеры и развивает малое число яиц. Другой род того же семейства, *Strongyloides* (рис. 39), продвинул свое развитие в направлении к облигаторному кишечному паразитизму еще дальше. Здесь паразитизм стал уже обязательным в той или иной стадии. У *Strongyloides stercoralis*, паразитирующей в кишечнике обезьяны *Ateles geoffroyi* (*Strongyloides* типа *Ateles*), личинка, попав в хозяина, не только растет, но и развивается внутри него в партеногенетическую самку, принимая, таким образом, на себя отчасти и функции размножения. Яйца такой самки выносятся наружу, из них развиваются личинки, вырастающие в свободно живущих самцов и самок. Потомство этих свободных особей, в виде личинок, снова возвращается к паразитическому образу жизни. Таким образом, здесь одновременно с паразитизмом развивается

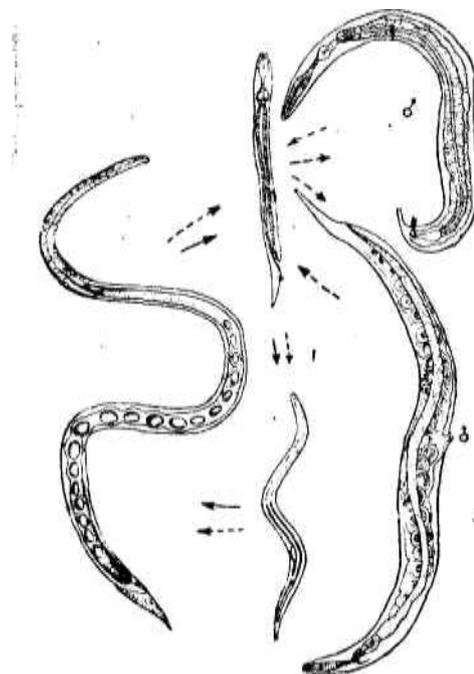


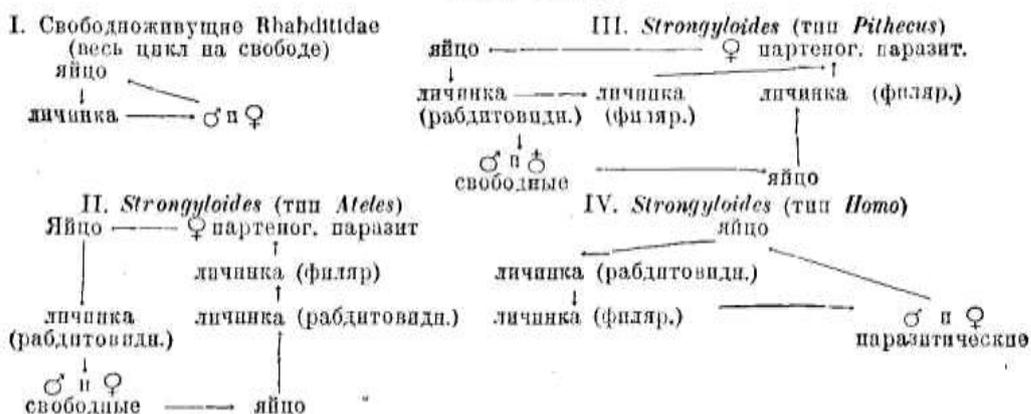
Рис. 39. Кишечная угрица (*Strongyloides stercoralis*.)

Слева арелая самка из кишечника человека; посредине сверху рабдитовидная личинка; посредине внизу — филариевидная личинка; справа наверху — самец, внизу — самка свободно живущего поколения (из Павловского).

и чередование поколений. Другой подвид того же *Strongyloides*, паразитирующий у обезьяны *Pithecus rhesus* (*Strongyloides* типа *Pithecus*), проделывает тот же цикл, с той, однако, разницей, что личинки, развившиеся из яиц партеногенетической самки, могут, минуя развитие в половозрелых самцов и самок, вернуться прямо к паразитированию и превратиться снова в партеногенетических самок. Здесь, следовательно, имеется чередование двух поколений, паразитического и свободного, с случайным выпадением стадии свободноживущих половозрелых особей. Такое выпадение закрепляется у третьего типа *Strongyloides* (тип *Homo*), паразитирующего у человека и собаки; в связи с переходом функции размножения всецело к паразитирующей стадии, партеногенез здесь исчезает и заменяется образованием половозрелых паразитических самцов и самок, свободный же образ жизни ведут только личиночные стадии.

На этой стадии эволюции находятся сейчас многие паразитические нематоды. Дальнейшая эволюция приводит к тому, что личинки не покидают яйца и совсем не ведут свободной жизни. У целого ряда нематод (*Ascaridae*, *Oxyuridae*) в яйце, вышедшем из хозяина наружу, получается личинка, длительно сохраняющаяся в нем до тех пор, пока такое яйцо не будет снова занесено в организм подходящего хозяина, где только и происходит выход личинки из яйца и ее дальнейшее развитие. Здесь, однако, пребывание яйца во внешней среде оказывается необходимым условием, потому что личинки получают только в выведенных наружу яйцах; яйцо же, задержавшееся в хозяине или попавшее тотчас же по выходе из хозяина в другого подходящего хозяина, оказывается неспособным к развитию и гибнет. Можно допустить, однако (что Скрябин и делает в виде четвертого типа развития *Strongyloides*), существование кишечных червей, для развития личинок которых в яйце срок пребывания во внешней среде сокращается в силу того, что первая часть развития оказывается осуществимой в кишечнике хозяина. С исчезновением необходимости во внешней среде сокращается и срок пребывания яйца в этой среде, и паразит превращается в постоянного эндопаразита. Однако такой переход связан с рядом других моментов, прежде всего со способом передачи от одной особи хозяина к другой, без которого не может продолжаться существование вида.

Схема циклов



Хотя прямое развитие кишечного паразитизма из случайного заноса зародышей свободных животных можно считать правилом, не исключена, однако, и возможность развития кишечного паразитизма, как вторичного явления из других форм паразитирования. Так, у амфибий паразитирует представитель сем. Rhabditidae *Rhabdias bufonis* (см. стр. 26). *Rhabdias* паразитирует в легких и по циклу развития аналогичен *Strongyloides* типа *Ateles*; раздельнополые особи живут на свободе, а их личинки забираются через рот в легкие хозяина, где и развиваются в партеногенетических самок. Яйца последних должны выйти через кишечник или прямо через рот наружу, и на свободе из них развиваются половозрелые самцы и самки. Как этап перехода к кишечному паразитизму, можно рассматривать другую нематоду - *Nematoxys bicaudata*, которая живет также в легких лягушки. Она прорывает тот же цикл развития, как и *Rhabdias*, с той лишь разницей, что раздельнополое поколение развивается и живет не на свободе, а в кишечнике той же лягушки. Личинки же этого раздельнополого поколения сначала ведут свободный образ жизни, пока не проникнут в легкие хозяина. Как у *Strongyloides* с переходом к постоянному паразитизму выпало партеногенетическое поколение, так и в дальнейшей эволюции паразитизма у *Nematoxys* оно могло оказаться излишним и свестись на короткую личиночную стадию, как это имеет место у *Ancylostomum* и *Ascaridae*, у которых личиночная стадия проходит в легких, во время так называемой миграции личинок.

Остается рассмотреть вопрос о происхождении кровепаразитизма. Относительно того, что эта форма паразитизма есть явление вторичного порядка, возникающее из кишечного паразитизма, разногласий нет. Однако, признавая это общее положение, разные авторы в отношении вопроса о первичных хозяевах кровепаразитов придерживаются двух различных точек зрения. По мнению одних исследователей, кровепаразиты позвоночных были первоначально исключительно кишечными паразитами различных беспозвоночных и лишь с переходом их хозяев к кровососущему образу жизни на позвоночных вторично постепенно приспособились к новой среде обитания в кровяном русле этих последних, куда случайно стали попадать при акте кровососания от их первых хозяев. Постоянно попадая обратно в кишечник беспозвоночных благодаря тому же акту кровососания, они не утратили способности обитания и в их первоначальной среде и оказываются в настоящее время одинаково хорошо приспособленными для жизни в обоих хозяевах: в кишечнике кровососущих беспозвоночных и в кровяном русле позвоночных.

В противоположность этому взгляду, Мичин (1908) высказал гипотезу, согласно которой кровепаразиты позвоночных первоначально были кишечными паразитами тех же хозяев, откуда постепенно перешли к паразитированию в кровяном русле и, нашедши

здесь более благоприятные условия и для существования и для распространения, постепенно совершенно утратили способность жить в первоначальном месте их обитания, приобретя взамен этого секундарно способность паразитирования в кишечнике беспозвоночных. Основанием для этой теории послужили спорадические случаи нахождения кишечных Protozoa в крови хозяев. Первые такие находки были описаны Д а н и л е в с к и м (1889), наблюдавшим в крови лягушек и черепах появление жгутиконосца *Hexamitus*, паразитирующего в кишечнике этих животных. После этого целым рядом других авторов (Labbe, Lanfranchi, Gonder, Plimmer и др.) были зарегистрированы аналогичные факты в отношении кишечных жгутиконосцев (*Trichomonas*, *Eutrichomastix*, *Giardia*) птиц, змей, ящериц, крыс и даже человека.

Нельзя, конечно, исключить возможность того, что, при наличии других благоприятных моментов (ослабление организма хозяина болезнями, голодом и т. д.), такие случайно занесенные в кровяное русло паразиты могли прижиться к новому месту обитания, а наличие более верных способов распространения через посредство кровососущих беспозвоночных могло способствовать закреплению в процессе эволюции этого типа паразитизма. Описанные наблюдения и соображения были все же слишком слабыми аргументами в пользу гипотезы Минчина, так что он сам впоследствии должен был отказаться от своей точки зрения и признать, что кровяные жгутиконосцы сначала были паразитами беспозвоночных.

Однако за последние 20 лет появились новые данные, которые не оставляют сомнений относительно возможности возникновения кровепаразитов из первичных кишечных паразитов у одного и того же хозяина. Эти данные базируются, главным образом, на жизненном цикле различных кокцидий позвоночных.

Кокцидии являются, как правило, чисто кишечными и притом кишечно-эпителиальными паразитами. Спорозоиты кокцидий, выходя из попавшей в кишечник ооцисты, внедряются в эпителиальные клетки, где начинают размножаться бесполом путем посредством шизогонии. С образованием дочерних особей (мерозоитов) эпителиальная клетка разрушается, освобождающиеся из нее мерозоиты внедряются в новые клетки, где опять приступают к бесполому размножению. После известного числа бесполок поколений появляются мерозоиты, которые, вместо того, чтобы дальше размножаться тем же путем, развиваются в особи, дифференцированные в половом отношении (гаметоциты). Из них происходят гаметы, после чего женская гамета оплодотворяется мужской, окружается оболочкой и превращается в ооцисту. Ооциста выпадает в просвет кишечника и оттуда выносятся с экскрементами во внешнюю среду. Развитие ооцисты заканчивается образованием внутри нее спор, содержащих каждая по некоторому количеству спорозоитов. Таков вкратце обычный ход развития кокцидий.

Однако, наряду с такой типичной картиной, в некоторых случаях мы встречаем небольшие отклонения от нее, отличительной особенностью которых является склонность паразита к проникновению в более глубокие слои стенки кишечника, а именно в субэпителиальную ткань. У *Eimeria perforans*, паразитирующей нормально в эпителии тонких кишок кролика, при сильных инфекциях часть паразитов проникает в субэпителиальную соединительную ткань ворсинок. Такой способ развития становится уже постоянным явлением у *Eimeria sulephthalialis*, спорогония которых всегда происходит в субэпителиальной ткани. Те же отношения можно видеть и у кокцидий рода *Isospora*, паразитирующих у кошек и собак. *Isospora felis* паразитирует исключительно в эпителиальных клетках кишечника кошки и никогда не проникает под эпителий. У другой кокцидии кошки, *Isospora rivolta*, при хронических инфекциях можно иногда наблюдать ооцисты в субэпителиальной ткани кишечника. У *Isospora bledemmi*, тоже из кошки, подобное развитие в субэпителиальной ткани встречается уже довольно часто, а у разновидности *Isospora higemina*, паразитирующей в собаках, развитие в соединительной ткани ворсинок кишечника становится правилом при всяком хроническом заболевании. При остром заболевании все эти кокцидии обитают исключительно в эпителиальных клетках, и ооцисты выпадают в просвет кишечника, проделывая все спорообразование уже по выходе из кишечника, во внешней среде. В хронических случаях ооцисты, образовавшиеся в субэпителиальной ткани, не имеют возможности быть вынесенными из организма во внешнюю среду и, образовав внутри себя споры, в большинстве случаев погибают, так как не приспособлены к иным способам распространения. Однако начало такого приспособления можно видеть в способности ооцист развиваться до стадии спорозоитов в организме того же хозяина, к чему обычно оказываются неспособными кокцидии, паразитирующие исключительно в эпителиальном слое.

К той же категории относится кокцидия *Caryospora simplex*, которая живет в эпителии кишки *Vipera berus* и образует односпоровые ооцисты с восемью спорозоитами, выводимые наружу с экскрементами. Отметим, что у части ооцист оболочка споры не образуется, так что из содержимого ооцисты прямо формируется 8 червеобразных спорозоитов.

Во всех рассмотренных примерах мы замечаем два момента: с одной стороны, углубление ооцист в ткань хозяина и, соответственно с этим, затруднение вывода их содержимого через просвет кишки. С другой стороны, у *Caryospora* видна тенденция к оголению спорозоитов, к исчезновению споровых оболочек — черта, свойственная типичным кровяным спорозоитам. Однако, у перечисленных видов еще не наступило приспособление к передаче спорозоитов в другую особь хозяина иным способом, не через кишечник, а потому все описанные отклонения в результате являются тупиками, которые дальше никуда не ведут. Дальнейшая эволюция кишечных паразитов в сторону кровепаразитизма могла произойти только с включением в их жизненный цикл нового звена, а именно — переносчика из числа крово-

сосущих беспозвоночных. Первый этап в этом направлении дает нам развитие кокцидии *Schellaekia bolivari* (рис. 40), паразитирующей у ящериц (*Acanthodactylus* и *Psammodromus*). Согласно исследованию Рейхенова (Reichenow, 1919) жизненный цикл этой кокцидии начинается с пассивного заноса спорозоида в кишечник ящерицы, где он внедряется в эпителий и начинает размножаться в нем посредством шизогонии. После нескольких бесполовых поколений формируются мужские и женские первичные половые клетки (микро- и макрогаметоциты). Первые развиваются в тех же эпителиальных клетках, где шло бесполое размножение, вторые же погружаются в субэпителиальную соединительную ткань и уже там созревают в макрогаметы. Образовавшиеся из микрогаметоцита мужские гаметы тоже проникают в субэпителиальную ткань и оплодотворяют женскую макрогамету. Получившаяся зигота развивается здесь же, но, в отличие от *Isoospora*, не образует спор (смотри *Caryospora*), а лопается, и освобождающиеся из нее спорозоиты попадают в капилляры кровеносной системы, ветвящиеся в соединительной ткани, и внедряются в кровяные шарики. В последних они не развиваются и остаются до тех пор, пока не попадут вместе с кровью в кишечник клеща *Liponyssus saurorum*, временного паразита ящериц. Клещ сосет кровь, причем эритроциты вместе с заключенными в них спорозоидами захватываются эпителиальными клетками кишечника. Внутри клеток эритроциты перевариваются, а спорозоиты освобождаются, но не перевариваются, а пассивно остаются в клетках кишечника клеща до тех пор, пока он не будет случайно съеден ящерицей, как это часто бывает с *Liponyssus*. В кишечнике ящерицы клещ переваривается, а спорозоиты активно внедряются в эпителий кишки и начинают только что описанное нами развитие.

Итак, у *Schellaekia* мы встречаем ряд серьезных изменений и в жизненном цикле, и в морфологии. Прежде всего происходит временный отрыв паразита от стенок кишки и переход к жизни в эритроцитах. Однако эта часть цикла еще сравнительно ничтожна (всего одна стадия), не активна и не сопровождается ростом, в обоих хозяевах паразит еще длительно живет в клетках кишки, и эритроцитная стадия есть лишь необходимый передаточный пункт от кишечной клетки ящерицы к кишечной клетке клеща. Далее, переход в кровь неизбежно влечет с собой появление промежуточного хозяина (клеща). Наконец, изменением в морфологии паразита является утрата оболочек спор. Она вполне объяснима биологически, ибо *Schellaekia* ни одного момента жизни не проводит вне тела одного из хозяев, а потому спорозоиты и не нуждаются в защите, и оболочки спор становятся излишними.

Примером дальнейшего развития кровепаразитизма может служить кокцидия *Lankesterella minima*, паразитирующая в лягушке. Как и у *Schellaekia*, заражение

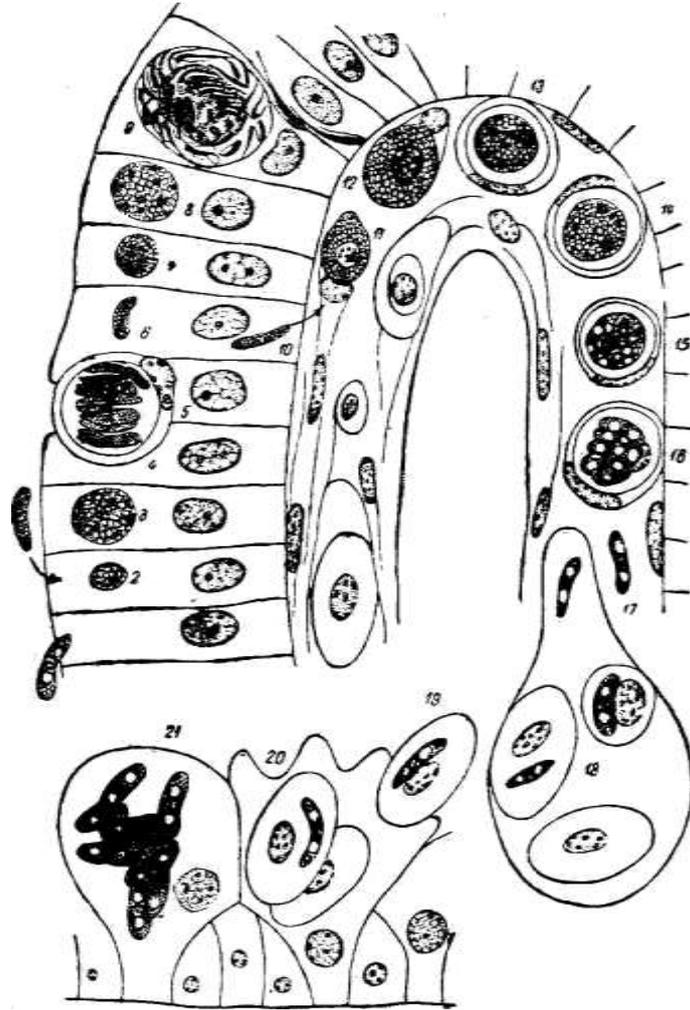


Рис. 40. Жизненный цикл кокцидии *Schellakia bolivari* в ящерице (1—18) и в клеще *Liponyssus saurorum* (19—21).

1 — вхождение спорозоитов в нлетку кишечника ящерицы; 2—5 — стадии шизогонии в стенке кишки; 6—9 — рост микрогаметоцита и образование микрогамет в эпителии кишечника; 10, 11 — рост макрогаметоцита в субэпителиальной ткани; 12 — оплодотворение макрогаметы; 13—16 — рост зиготы и образование в получающейся из нее ооцисте спорозоитов; 17 — проникновение спорозоида в кровеносный сосуд ящерицы; 18 — спорозоиты внутри эритроцитов; 19 — красные кровяные тельца со спорозоидами фагоцитируются клетками кишечного эпителия клеща; 20 — красные кровяные тельца внутри кишечных клеток клеща; 21 — группа спорозоитов, скопившихся в кишечной клетке клеща, после того как содержавшие их эритроциты ящерицы подверглись перевариванию. При поедании клеща ящерицей спорозоиты проникают в кишечный эпителий ящерицы, и цикл начинается снова (по Рейхенову).

Здесь происходит через кишечник. Однако, по исследованиям Нёллера (K oiler, 1920), спорозоит *Lankesterella* (рис. 41) сразу проникает через эпителиальный и субэпителиальный слой кишки в капилляры последней, где и внедряется в эндотелиальные клетки сосудов. В этих клетках происходит бесполое размножение паразита. Освобождающиеся из клеток мерозоиты заносятся кровяным током в капилляры других органов (особенно в поджелудочную железу), где повторяют процесс бесполого размножения. В результате ряда шизогонии возникают гаметоциты,

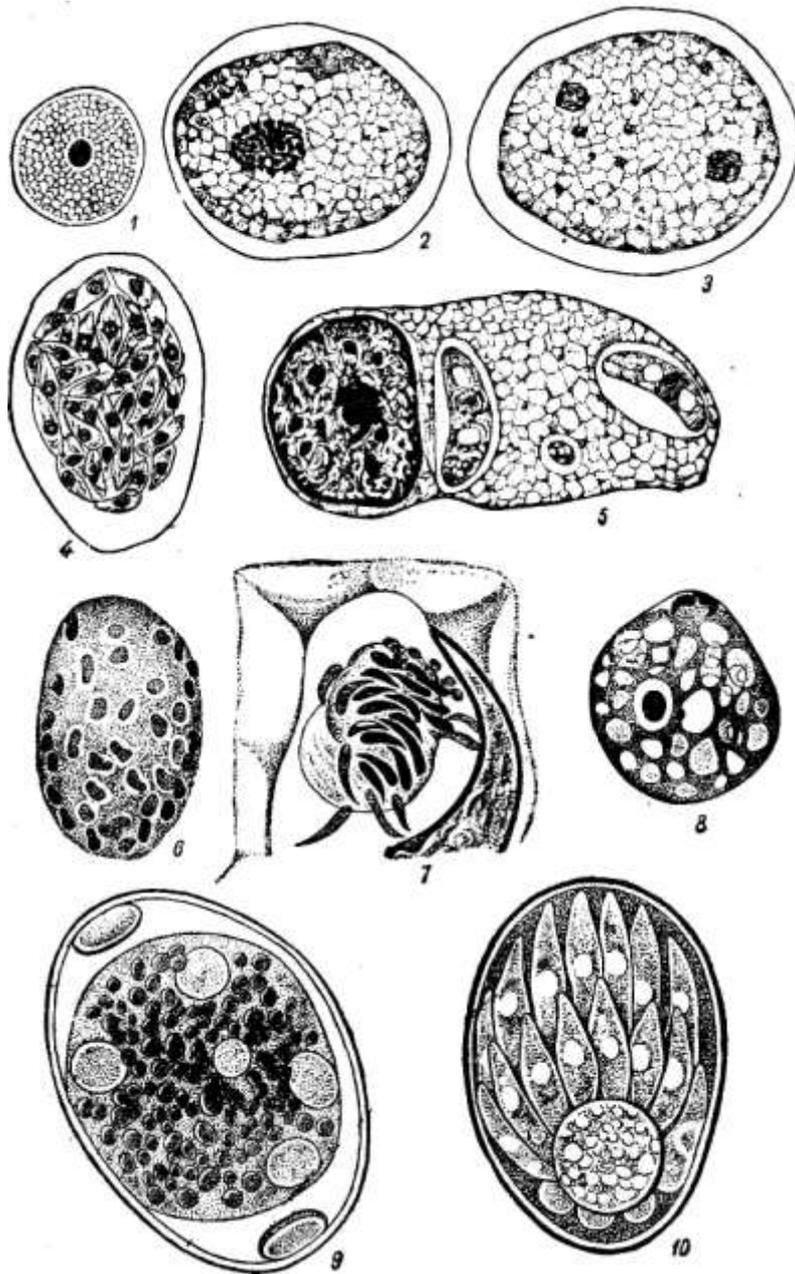


Рис. 41. Развитие *Lankesterella minima* в лягушке.

1—4 — стадии шизогонии в эндотелиальных клетках сосудов; начало шизогонии дают спорозоиты, попавшие в лягушку из пиявки; 5 — молодые формы гаметоцитов в эндотелиальных клетках; 6—7 — рост мужского гаметоцита и образование микрогамет в эндотелиальных клетках сосудов; 8 — оплодотворение женской гаметы в эндотелиальной клетке сосуда; 9 — ооциста, сформированная в эндотелиальной клетке; 10 — зрелая ооциста со спорозоитами (по Н е л л е р у).

созревающие и совершающие процесс оплодотворения в тех же эндотелиальных клетках. Оплодотворенная макрогамета выпадает в просвет сосуда, заносится током крови в печень и селезенку, где, задержавшись в капиллярах, оканчивает свое развитие образованием подвижных спорозоитов. Последние выходят из ооцисты, снова попадают в кровь и внедряются в эритроциты. В них спорозоиты остаются без всяких изменений до тех пор, пока не попадут в кишечник пиявки *Hemiclepsis marginatu*, где проникают в клетки эпителия кишечника. Как и спорозоиты *Schellackin* в клеще, так и спорозоиты *Lankesterella* в пиявке никакого развития в организме этих хозяев не претерпевают, а просто сохраняются до тех пор, пока не попадут в кишечник лягушки, нередко пожирающей пиявок. Здесь они снова начинают свой жизненный цикл.

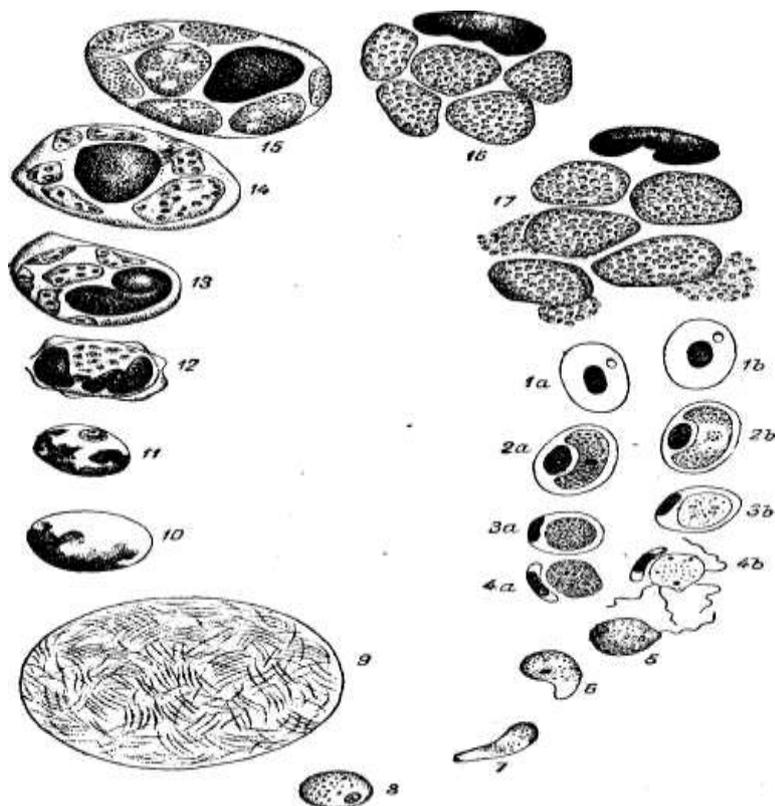


Рис. 42. Жизненный цикл *Haemoprohus columbae*, схема.

1a, 2a—рост женского гаметоцита в красном кровяном тельце; 1b, 2b— рост Мужского гаметоцита; 3a, 4a—округление женского гаметоцита и выход его из красного кровяного тельца голубя; 3b, 4b—округление мужского гаметоцита и образование микрогамет; 5—оплодотворение; 6, 7—образование оокинеты, которая проникает через стенку кишки кровососки *Lynchia*; 8—молодая ооциста на стенке кишки кровососки; 9—зрелая ооциста со спорозоитами, которые впоследствии проникают в слюнные железы *Lynchia* и затем попадают в кровь голубя; 10— спорозоит проникает в клетку эндотелия сосуда голубя; 11— рост спорозоита в эндотелиальной клетке; 12—ис— последовательное Размножение спорозоита путем шизогонии; 16—II— распадение продуктов шизогонии СП орозоита на множество мелких молодых гаметоцитов, проникающих в красные кровяные Клетки (1) (из В е н ь о на).

Дальнейшая эволюция в этом направлении состоит в том, что паразиты начинают внедряться в эритроциты не на стадии спорозоита, а на более ранних этапах развития, связи чем развитие в эндотелии сосудов все более и более сокращается. У *Lankesterella* весь жизненный цикл— от спорозоита до спорозоита (спорозоит — шизогония— мерозоит — шизогония — гаметоциты — ооцисты — спорозоит) проходит внутри эндотелиальных клеток. У некоторых Наето-*sporidia* (*Haemoproteus*) развитие в эндотелиальных клетках сосудов внутренних органов доходит лишь до стадии гаметоцитов (спорозоит — шизогония— мерозоит — шизогония — гаметоцит), которые внедряются уже в эритроциты (рис. 42). А у кровяных споровиков типа малярийного *Plasmodium* вся шизогония до образования гаметоцитов протекает в красных кровяных клетках. Впрочем, следует заметить, что в последние годы появилось уже большое число интересных работ, говорящих о том, что в первые часы и дни после заражения малярийные паразиты проникают в эндотелиальные клетки сосудов и там размножаются бесполом путем. Лишь после этого паразиты попадают

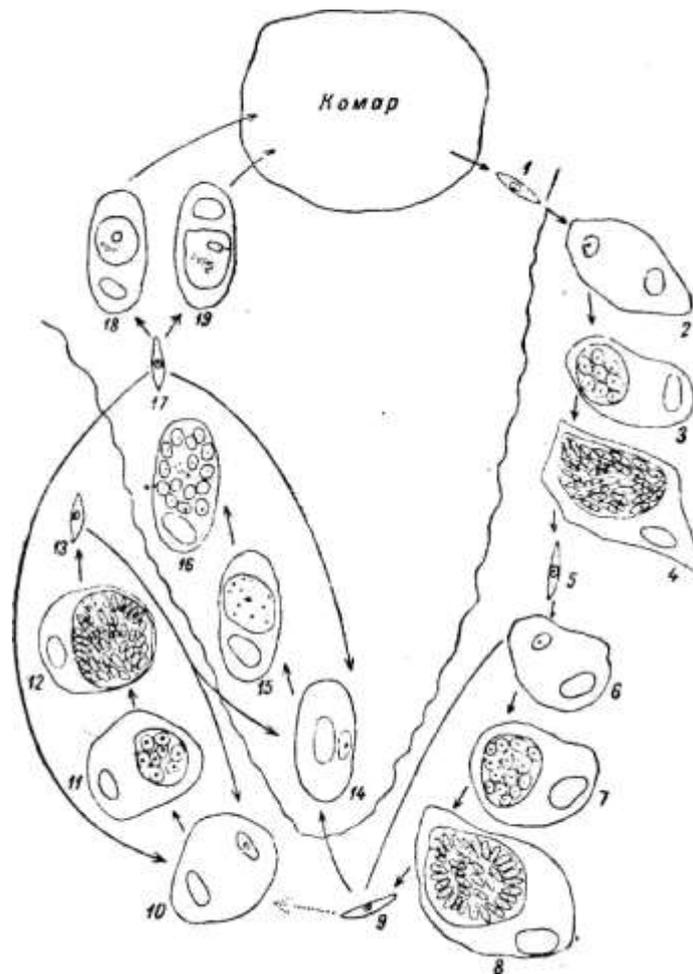


Рис. 43. Цикл развития *Plasmodium gallinaceum* в курпце (составлен Е. М. Хейсиным по данным Huff, Cantrell и Coulston, 1944—1946 г.).

1 — спорозоит; 2—13 — экзоэритроцитарная шизогония в клетках ретикуло-эндотелиальной системы (2—8 — преэритроцитарная шизогония, — ранняя стадия развития шизонта, 3 — криптозоидный шизонт, 4 — сегментированный криптозоит, 5 — первая генерация мерозоитов, 6 — ранняя стадия развития метакриптозоитов, 7 — метакриптозоитный шизонт, 8 — сегментированный метакриптозоит; 9 — 2-я генерация метакриптозоитов, проникающая в эритроциты, 10—12 — фанерозоиты, экзо-эритроцитарная шизогония в клетках ретикуло-эндотелия, 13 — меро-зоит); 14—19 — эритроцитарные стадии (14—15 — шизогония, 16 — сегментированный шизонт с пигментом, 17 — мерозоиты, 18 и 19 — микро- и макрогаметоциты). Пунктирная стрелка между 9 и 10 обозначает недоказанный путь развития.

В плазму крови и проникают в эритроциты. Иными словами, *Plasmodium*, судя по этим данным, имеет интра-эндотелиальные стадии, подобно *Haemoproteus* (рис. 43). Приведенные примеры дают ясную картину (рис. 44) того, как первоначально чисто эпителиальные кишечные формы кокцидий (*I. felis*) факультативно становятся субэпителиальными (*I. bigemina cati*); далее, еще в пределах группы кокцидий, происходит (*Schellackia*) сначала кратковременный отрыв от эпителия кишечника позвоночного и появляется короткая (всего одна фаза — спорозоит) внутри-эритроцитарная стадия. Еще далее (*Lantheasterella*) отрыв от эпителия кишки позвоночного делается постоянным (эпителий служит лишь для прохождения через него спорозоитов), но паразит проходит все свое развитие в эндотелии сосудов, т. е. все же в эпителиеподобной ткани; внутри эритроцитов паразит попрежнему проходит лишь стадию спорозоита. Наконец, при переходе к отряду *Haemosporidia* совершается еще больший отрыв даже от эндотелия (*Haemoproteus* — *Plasmodium*) и постепенное превращение

почти всей части цикла в позвоночном во внутриэритроцит-ный. Наступает типичный кровепаразитизм.

Однако с того момента, как в эритроцитах оказываются не спорозоиты, а более ранние стадии, например гаметоциты, один перенос их от одного хозяина к другому

	Спорозоит	Шизогония	Мерозоит	Шизогония	Гамето-циты	Гаметы	Зигота	Циста	Циста с со-роблестями	Спорозоиты
<i>Plasmodium</i>										
<i>Haemoprolevs columbae</i>				—						
<i>Karyolysus lacerdae</i>										
<i>Schellackia bolivari</i>										
<i>Caryospora simplex</i>										

Рис. 44. Схема, иллюстрирующая переход спорозоитов от кишечного паразитизма к кровепаразитизму.

В горизонтальных столбцах по направлению снизу кверху изображены жизненные циклы: *Caryospora simplex*, *Schellackia bolivari*, *Karyolysus lacerdae*, *Haemoprolevs colvinae*, *Plasmodium*. В вертикальных столбцах представлены приблизительно однозначные стадии цикла указанных видов паразитов. Горизонтальное тире в клетке означает, что данной стадии в цикле нет. Косо заштрихованные клетки обозначают собой стадии, протекающие в крови (в эритроцитах) хозяина. Жирной черной линией обведена совокупность стадий, протекающих в теле беспозвоночного хозяина (в нижнем столбике такого не имеется) (оригинал).

(как это имеет место у *Schellackia* и *Lanlceskrella*) оказывается недостаточным. Для возможности заражения нового позвоночного хозяина требуется предварительное окончание развития до стадии спорозоита, которое в этих случаях и перемещается в организм переносчика, или промежуточного хозяина. Вместе с переносом части жизненного цикла во второго хозяина, меняется и способ распространения паразита: прежний способ — пожиранье промежуточного хозяина основным — оказывается не вполне выгодным для паразита, ибо нередко в этих случаях в основного хозяина будут попадать паразиты, не закончившие еще своего развития и потому неспособные прижиться у него. Поэтому данный способ будет вытесняться другим — непосредственным возвращением спорозоитов из промежуточного хозяина в основного во время акта кровососания. В дальнейшем такой способ передачи становится единственным (Haemosporidia).

Таким образом, можно думать, что в некоторых случаях кровепаразиты позвоночных имеют в качестве своих отдаленных предков кишечных паразитов тех же позвоночных. Однако в другом ряде случаев первоначальными хозяевами кровепаразитов позвоночных были кишечные паразиты беспозвоночных, главным образом насекомых. По отношению к кровяным жгутиконосцам, каковы многочисленные виды *Trypanosoma*, правильнее всего предполагать, что отдаленные предки их жили в кишечнике насекомых, которые в то время не имели специализированного кровососущего способа питания. В пользу этого очень важным свидетельством является то обстоятельство, что в настоящее время имеется много насекомых (блохи, мухи и др.) как кровососущих, так даже и не кровососущих, в кишечнике которых живут ближайшие родичи трипанозом, а именно жгутиконосцы *Leptomonas* и *Schizotrypanum* (например в кишечнике мухи — дрозофилы). Эти жгутиконосцы (рис. 45) весь свой цикл проделывают в кишке, а заражение ими совершается через рот, т. е. они не имеют никакой связи с кровепаразитизмом. Когда впоследствии эти насеко-

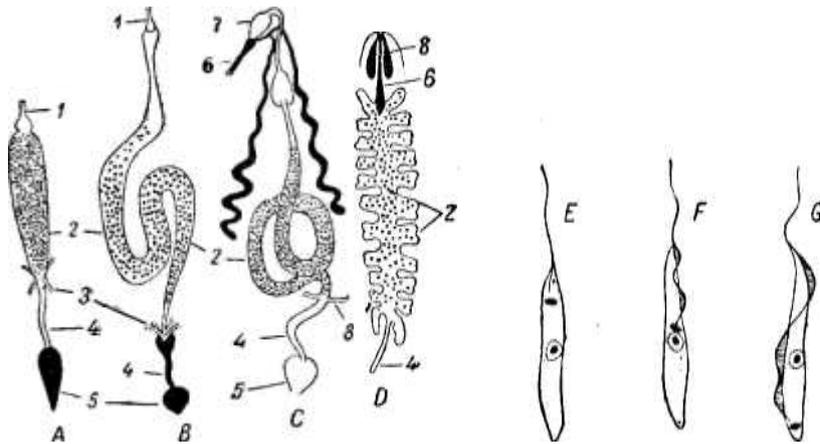


Рис. 45. А — D — развитие трипанозом в кишечнике переносчиков (А и В — при контаминативном заражении; С и D — при инокуляционном заражении);

Е — схематроения рода *Leptomonas*; F — род *Criihidia*; G — род *Trypanosoma*.

А — *Trypanosoma tewtsi* в крысиной блохе; В — *Tr. melophagium* в овечьей кровососке; С — *Tm. gam-biense* в мухе цеце; D — *Tm. rotatorium* в пиявке. Сплошным черным цветом изображены области развития инфекционных стадий трипанозом (метациклические формы), точками — места преобладания трипаномальных форм, кружками — места развития трипаномных форм, незаполненные места свободны от паразитов. 1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — мальпигиевы сосуды; 4 — задняя кишка; 5 — прямая кишка; в — хоботок; 7 — рлотка; S — влагалище хоботка (по Г о а р у).

мые стали питаться кровью позвоночных, строго специализируясь в смысле питания, у кишечных жгутиконосцев получилась возможность контакта с позвоночными и увеличились шансы попадать во время акта сосания в кровь. Кровь оказалась еще более питательной средой, чем содержимое кишечника. Поэтому случайно попадающие в кровь жгутиконосцы оставались в ней подолгу жить и даже продолжали размножаться. В свою очередь, длительность пребывания жгутиконосцев в крови давала им шансы на возврат в кишечный тракт насекомого при одном из последующих актов кровососания. Не утратив способности жить в кишечнике насекомого, такие попавшие из позвоночного в насекомое паразиты сохранялись в последнем не погибая. Позднее жизненный цикл таких жгутиконосцев дифференцировался на ряд стадий, часть которых регулярно проводится паразитом в позвоночном, другая же часть столь же регулярно в кишечнике кровососущего насекомого.

Произведенный обзор ясно показывает, что путей к паразитическому образу жизни от свободного имелось несколько, причем в известной связи с этим обстоятельством находится и необычайное разнообразие отношений между паразитами и хозяевами.

Закончим этот раздел разбором общего вопроса о времени возникновения паразитизма в ходе эволюции живых организмов. Вопрос о том, когда в течение хода эволюции жизни на земле мог впервые возникнуть паразитизм, естественно, не поддается точному определению, но позволяет высказать по этому поводу некоторые косвенные соображения. Пространственные и пищевые взаимоотношения (хозяин как место обитания и источник пищи паразита) в паре — паразит и хозяин таковы, что паразиты обыкновенно значительно мельче хозяина. Линейные размеры паразита, как правило, не менее чем в десятки, а объемные, следовательно, в сотни раз меньше размеров хозяина. Отсюда напрашивается вывод, что паразитизм мог развиваться в животном царстве в широком масштабе лишь после того, как животные организмы успели эволюционировать в значительной степени и дать целый ряд форм, существенно различающихся своими размерами. Только тогда меньшие формы получили возможность поселиться на больших или внутри их.

Несколько более конкретно можно подойти к вопросу о том, не когда появился паразитизм, а когда он впервые получил более или менее широкое распространение. Прежде всего начали, вероятно, приспособляться к паразитизму Protozoa, в чем им способствовали их микроскопические размеры. Однако и среди них паразитизм как более или менее широко распространенное явление мог развиваться не ранее, чем появились различные группы свободноживущих червей. В самом деле, среди простейших отсутствуют формы, паразитирующие у губок, и лишь в виде редчайших исключений замечаются Protozoa, паразитирующие у кишечнорастных (жгутиконосцы *Trypanophis* в гастральной полости еифонофор, *Amoeba hydroxena*, инфузории *Trichodina* и *Kegana* на гидре, инфузории *Foettingeriidae* в актиниях). Только начиная с червей, а в частности с кольчатых червей, мы наталкиваемся на широкое приспособление простейших к паразитизму. В аннелидах и других высших червях имеются многочисленные инфузории, сотни видов грегариин, кокцидии,

микроспоридии, Actinomyxidia, многие виды Peridinea (*Haphzoon* и др. в Polychaeta). Итак время более широкого развития паразитизма среди одноклеточных мы можем относительно определить как совпадающее или последующее за эволюцией группы высших червей.

Развитие паразитизма у паразитических червей относится уже, вероятно, к той части палеонтологической летописи, которая нам известна, а именно сопутствует или следует за появлением позвоночных. В самом деле, все представители современных паразитических гельминтов в половозрелом состоянии, как правило (кроме очень немногих сосальщиков и нематод), живут в позвоночных. В беспозвоночных встречаются только личиночные стадии их*, для которых моллюски и членистоногие служат промежуточными хозяевами. Но самое явление развития с промежуточными хозяевами есть явление вторичное, которому предшествовало развитие простое, без смены хозяев. Таким образом, беспозвоночные включались в цикл паразитических гельминтов лишь позже, чем они стали паразитами позвоночных. Путем этих рассуждений мы приходим к выводу, что паразитические гельминты появились не ранее силура-девона. Правда, среди нематод • имеется несколько десятков видов, паразитирующих в перепончатокрылых, жуках и др., но развитие их должно быть отнесено на гораздо более поздние эпохи, к мезозою, так как сами хозяева их начинают появляться не ранее верхних горизонтов палеозоя. Большая группа паразитов (до 40 000 видов) образуется в среде двукрылых и перепончатокрылых (тахины, наездники), но эволюцию этих паразитических форм можно отнести не ранее как к юрской эпохе, так как самые отряды двукрылых и перепончатокрылых ведут свое начало с юры. Возраст некоторых паразитических раков труднее поддается определению, так как среди них иногда целые группы (*Vorugidae*, *Ento-niscidae*, многие *Cirrhipedia*) приспособились к жизни на или внутри других ракообразных или даже кольчатых червей (*Xenocoeloma*, *HerpylloUus* и др. из *Soropoda*), а также в иглокожих и в клоакальной полости асцидий.

В последнее время относительно отдельных видов паразитов накопились более конкретные данные, которые мы приводим, так как они не лишены интереса. Наиболее древние несомненные находки паразитов в ископаемом состоянии относятся к видоизмененным кольчатым червям, *Muzostomida*, образующим галлы, или так называемые зооцецидии на теле морских лилий. Такие галлы найдены не только у современных морских лилий, но и у ископаемых, вплоть до юрского периода.

В балтийском янтаре, т. е. в олигоцене, не раз были находимы насекомые с выходящими из их тела нематодами. В том же янтаре была обнаружена (1910) блоха *Palaeopsylla clebstana*. Она была лишена глаз, что указывает на то, что она прошла уже долгий предварительный путь эволюции в паразитическом состоянии.

П а в л о в с к и й (1946) приводит целый ряд любопытных данных о наиболее давних сведениях относительно некоторых паразитов человека.

Наиболее древней находкой является обнаружение обизвествленных яиц кровяной двуустки (*Schistosomum haematobium*) в почках мумии XX династии фараонов Египта (1200—1090 до н. э.). О глистных заболеваниях упоминается в ва-вилонско-ассирийских клинописных таблицах.

Фигурные глиняные сосуды древних перувианцев говорят о том, что уже за много сотен лет до открытия Америки их поражала песчаная блоха (*Sarcopsylla penetrans*), а также они страдали от лейшманиозной болезни *Uta*. Новые доказательства древности человеческих паразитов дает исследование кишечника двух трупов, найденных в торфяниках бывшей Восточной Пруссии. В статье 1944 г. Ш и д а т (*S z i d a t*) говорит о нахождении в кишечнике обоих трупов яиц аскариды, власоглава, а также, может быть, и лентеца широкого. Между тем обе означенные находки датируются ранним ледниковым периодом.

Наконец, в вопросе о происхождении паразитизма немалую роль играют и морфологические, и физиологические, и экологические особенности животных, становящихся хозяевами паразитов. В предыдущем изложении уже достаточно ясно было показано, что паразитсфера любого животного в ее современном составе отнюдь не представляет чего-нибудь строго постоянного и устойчивого: она может меняться как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения ее разнообразия.

Один и тот же хозяин в разных местах и при разных условиях может содержать в значительной мере разную паразитофауну, становиться хозяином ряда новых паразитов.

Этот процесс становления организма хозяином паразитов представляет большой интерес и рассматривался Догелем (1927), а совсем недавно подвергся специальному анализу со стороны Павловского (1946). Целый ряд экспериментальных данных показывает, что многие организмы лимитируются в приобретении ими новых паразитов не только какими-нибудь эндогенными причинами (специфичность), но в значительной мере рядом внешних условий, устранение которых ведет к тому, что организм становится хозяином новых для его видов паразитов.

Таким образом, помимо действительного, или фактического, набора паразитов определенного хозяина, можно еще говорить о его потенциальной паразитофауне.

Понятие о потенциальных паразитах имеет большой и теоретический и практический интерес. Теоретически оно затрагивает вопрос о приобретении организмом свойственного ему ныне набора паразитов в процессе эволюции. Практически потенциальные паразиты организма являются угрозой, всегда нависающей над организмом их возможного хозяина.

Разбирая факторы, способствующие заражению хозяина определенным паразитом, П а в л о в с к и й относит к числу их следующие условия.

Во-первых, факторы, предрасполагающие организм к заражению его теми или иными паразитами.

Такими являются, с одной стороны, строение и функции организма, при которых возможно проникновение паразита в организм.

С другой стороны, сюда относится характер биохимизма опосредуемого паразитом организма, при котором возможно не только переживание паразита в новом хозяине, но и дальнейшее прохождение им жизненного цикла.

Во-вторых, наряду с предрасполагающими факторами необходимо действие факторов, устанавливающих биоэкологические связи между организмом и его потенциальным паразитом (через посредство промежуточных хозяев или через иные способы инвазии).

Первую категорию факторов мы можем называть эндогенными, зависящими лишь от самого организма хозяина, вторую — экзогенными, или зависящими от окружающих условий.

Третьим моментом становления животного хозяином паразитов является наступление условий, при которых факторы внешней среды, действующие и на восприимчивого хозяина и на вирулентного паразита, в конечном счете осуществляют возможность приживания вирулентного паразита, проникшего в организм чувствительного хозяина (Павловский и Гнездилов).

Переплетение всех этих разнообразных условий и их воздействие очень хорошо иллюстрируется экспериментами Павловского, Гнездилова и Талызина над плероцеркоидами дентеца широкого, цикл развития которого уже рассмотрен на стр. 31.

Первым промежуточным хозяином лентеца являются веслоногие рачки (*Cyclops*, *Diatomus*), вторым, как правило, является небольшой круг хищных рыб (щука, налим, окунь и некоторые другие). Окончательные хозяева лентеца суть некоторые хищные млекопитающие и человек. Передача происходит путем последовательного поедания первого хозяина вторым и второго третьим, т. е. окончательным.

У рыб паразитирует в полости тела вторая стадия лентеца, или плероцеркоид — нечленистый червячок 1—3 см длины. Прежде всего, Гнездиловым и Талызиным (1936) была доказана способность плероцеркоидов ко вторичной миграции их при поедании одной рыбы — промежуточного хозяина — другой. Так, при проглатывании щукой зараженного окуня или другой, более мелкой щуки проглоченные вместе с добычей плероцеркоиды не перевариваются, а пролезают сквозь стенку желудка проглотившей щуки и поселяются в ее полости тела. Эта способность повторного переселения

плероцеркоидов и была использована Павловским и Гнездиловым (1939) в дальнейших опытах.

Нормально переселение совершается только в других хищных рыб, тогда как мирные рыбы, например, карп, никогда плероцеркоидов не содержат. Однако при искусственном введении живых плероцеркоидов в желудок карпа они пролезают через стенки желудка в полость тела и там приживаются.

Отсюда ясно, что в данном случае круг промежуточных хозяев плероцеркоидов среди рыб определяется не устройством рта и кишечника определенных видов рыб (рот карпа способен проглотить плероцеркоид) и не биохимизмом разных видов рыб (ибо плероцеркоиды, введенные в кишечник карпа экспериментальным путем, удачно приживаются в этой рыбе). Причины незараженности карпа (и других мирных рыб) плероцеркоидами, очевидно, экзогенного характера и зависят от отсутствия пищевой связи между карпом и содержащими плероцеркоидов рыбами (щука, налим и др.), т. е. вернее односторонностью этой связи: хищные рыбы поедают карпа, но не поедаются им.

Столь же легко, как у карпа, приживаются экспериментально введенные плероцеркоиды и у миноги, которая нормально никогда их не содержит. Но причина этого отсутствия, невидимому, иная, чем у карпа и зависит от анатомо-физиологических особенностей пищеварительного аппарата миноги.

Миноги нападают на разных рыб, но своим круглым ртом присасываются к телу рыбы и перетирают ее ткани множеством роговых зубов ротовой воронки. Такому перетиранию должны подвергаться и плероцеркоиды, если они имеются в поедаемой миногой рыбе.

Однако потенции плероцеркоидов к заражению новых хозяев гораздо более широки и далеко выходят за пределы класса рыб.

Аналогичные вышеприведенным успешные опыты введения плероцеркоидов были проведены и с травяной лягушкой, жерлянкой, разными видами ящериц, ужами, гадюкой и даже черепахой. Во всех этих опытах результатом было заражение подопытных хозяев плероцеркоидами.

Таким образом, и здесь виною отсутствия плероцеркоидов в перечисленных животных служит не действительная невозможность их заражаться плероцеркоидами, а отсутствие пищевых связей между ними и нормальными хозяевами плероцеркоидов. Исключение составляет только черепаха, у которой отсутствие заражений может зависеть от двух причин — отсутствия пищевых связей (экзогенная) и строения желудка взрослых черепах (эндогенная). А именно, заражение черепах удается лишь у молодых, годовалых черепах, тогда как хрящеватая плотность стенок желудка взрослой черепахи мешает заражению плероцеркоидами.

Кроме того, опыты с ящерицами выяснили еще один фактор, а именно температурный. Дело в том, что опыты заражения ящериц плероцеркоидами удавались лишь при

комнатной температуре, т. е. при температуре, которая приблизительно отвечает таковой нормального местообитания плероцеркоидов (температура пресноводных водоемов в летнее время). При помещении же ящериц в термостат с температурой в 37°C , в опытах миграции плероцеркоидов не происходило, и они погибали.

Другой пример влияния температуры, хотя и в обратном направлении, дают опыты болгарина М а т о в а (1944) по заражению трихинами обычно не свойственных им хозяев, а именно различных амфибий, т. е. холоднокровных позвоночных. Заражая амфибий (жаб, саламандр) мускульными трихинами при температурах $18\text{—}25^{\circ}\text{C}$, М а т о в не добился никаких ясных результатов. Однако при содержании подопытных животных в термостате при $31\text{—}37^{\circ}\text{C}$ личинки трихин выходили в их кишке из капсул, развивались в самцов и самок, а у саламандр дело доходило даже до откладки самками личинок и до развития мускульных трихин. Правда, в последнем случае постановка опытов была искусственной, так как самки трихин вводились автором прямо в полость тела саламандры.

Все эти примеры показывают нам, что потенциально весьма многие организмы могли бы стать хозяевами для гораздо более многочисленного контингента паразитов, чем тот, которым они в действительности обладают, и наоборот, многие паразиты могли бы иметь потенциально гораздо более широкий круг хозяев. Кроме того, разобранные случаи говорят, в какой сильной мере приобретение паразитом новых хозяев зависит от комбинации факторов разного порядка и частью эндогенного, частью экзогенного характера: строение и функции организма хозяина, био-ценотические связи хозяина с перспективным паразитом, наконец, условия среды, способствующие или не препятствующие проникновению паразита в организм хозяина (температура и др.) и приживанию его в последнем.

Отсюда П а в л о в с к и й (1946) приходит к выводу, что установление связи «паразит и хозяин» возникает на базе случайных благоприятных признаков и особенностей, физиологически развившихся вполне независимо у разных организмов, но в процессе дальнейшей эволюции эти случайно благоприятные признаки и соотношения становятся исходной базой для естественного отбора. При этом создаются и закрепляются новые особенности и связи, приводящие к возникновению биологических систем — «хозяева и их паразиты».

ГЛАВА V

РАЗЛИЧНЫЕ ПУТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ ПАРАЗИТОВ В ОРГАНИЗМ ХОЗЯЕВ

Разобрав различные способы происхождения паразитизма, естественным является непосредственно вслед за этим подвергнуть рассмотрению вопрос о разных путях (не способах, а именно *путях*) проникновения паразита в хозяина. Оба эти вопроса так тесно связаны между собой, что параллельный разбор их позволит значительно сократить настоящую главу.

По своей локализации паразиты, как мы видели, разбиваются на эктопаразитов и эндопаразитов, причем последние, в свою очередь, могут быть с известным удобством разделены на *кишечных* и *внутренностных*. Под кишечными мы подразумеваем те формы, которые живут либо в самом кишечнике, либо в непосредственных его выпячиваниях, как-то: желчный пузырь, печень, мочевой пузырь амфибий, клоака и ее выросты, как, например, фабрициева сумка птиц.

Внутренностными (не внутренними) мы называем всех паразитов, локализирующихся между наружными покровами и между стенками кишечника; таким образом, сюда будут принадлежать и полостные, и кровяные паразиты, и формы, живущие в мускулатуре, соединительной ткани и т. д. Последних часто определяют специальным термином *тканевых* паразитов.

Теоретически рассуждая, для проникновения паразита в организм имеются^ два главных пути— через покровы или через стенки кишки, соответственно с чем мы и будем различать *экзогенный* и *эндогенный* способы проникновения. Посмотрим, в каком отношении эти способы находятся к паразитам, имеющим в хозяине различную локализацию.

Вполне естественно, что попадание в хозяина э к т о п а р а з и т о в всегда носит экзогенный характер. Однако все же есть случаи, когда эктопаразитической стадии предшествует внутренностная. Это имеет место в одном из классических примеров паразитизма, а именно у

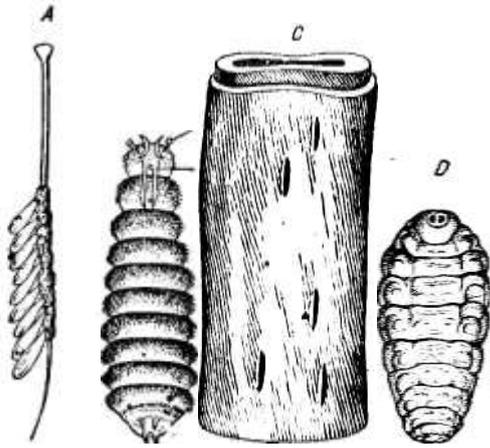


Рис. 46. Стадии развития кожного овода *Hypoderma lineatum* (*H. bovis*).

A — яйца овода, прикрепленные к волосу; *B* — личинка первой стадии; *C* — кусок пищевода быка с личинками овода; *D* — выросшая личинка овода, вынутая из кожи быка (из Скрябина).

Sacculina. В самом деле, взрослая *Sacculina* живет в виде мешковидного нароста на нижней стороне брюшины различных крабов, например у *Inachus*. Этому ее состоянию предшествует длительная внутренностная стадия, когда паразит целиком находится в полости тела краба и только после многонедельной скрытой жизни образует опухоль на брюшной стороне тела; потом эта опухоль прорывается, *Sacculina* высовывается наружу и становится эктопаразитом (рис. 98). Нечто нелогичное представляют и личинки бычьего овода (*Hypoderma*

bovis, рис. 46), которые вылупляются сначала на коже хозяина из яиц, приклеенных к шерсти, и вбуравливаются в кожу. Далее личинки проделывают внутри животного длительную миграцию. Они поднимаются по соединительной ткани в дорсальном направлении проходят тангенциально через стенки пищевода (не попадая в его просвет), потом мигрируют, часто через спинномозговой канал позвоночника, под кожные покровы спины. Здесь они задерживаются в подкожной соединительной ткани, устанавливая непосредственную связь с внешней средой при помощи дыхательного отверстия в коже хозяина. Таким образом, тесная связь подрастающих личинок с покровами хозяина является вторичной и следующей за долгим периодом внутренней миграции.

Напротив, для кишечных паразитов эндогенное проникновение в хозяина через рот является совершенно естественным и потому наиболее распространенным. Однако и от этого правила имеются чрезвычайно интересные отступления, например у *Ancylostomum duodenale*. Свайник, живя в тонкой кишке, откладывает яйца, которые выводятся с экскрементами вон из тела. Раньше считали, что заражение свайником происходит через рот, но после исследований Лоосса (Looss) и др. выяснился совершенно иной путь проникновения этих паразитов в человека. Из яиц, попавших во внешнюю среду, вылупляются очень мелкие личинки. Они проделывают известный метаморфоз, сопровождаемый двумя линьками, и развивают в пищеводе особый стилетный аппарат. При контакте обнаженных покровов человека с землей находящиеся в ней личинки вбуравливаются в кожу, попадают в кровеносные сосуды, а кровью заносятся сначала в сердце, потом в легкие. В легких личинки выползают в полость бронхов, потом отсюда мигрируют в трахею и глотку, а из глотки спускаются по пищеварительному каналу вплоть до двенадцатиперстной кишки, т. е. к месту своей окончательной локализации. Здесь, следовательно, кишечному паразитизму предшествует внутренностный и притом экзогенного происхождения. Впрочем, созревшие личинки могут давать заражение тонкой кишки и при простом заглатывании их человеком, хотя в природе этот путь осуществляется весьма редко.

Несколько менее сложный, но все же обходный путь инвазии кишечника проделывают и нематоды типа *Ascaris*. У аскарид яйца, выброшенные с экскрементами

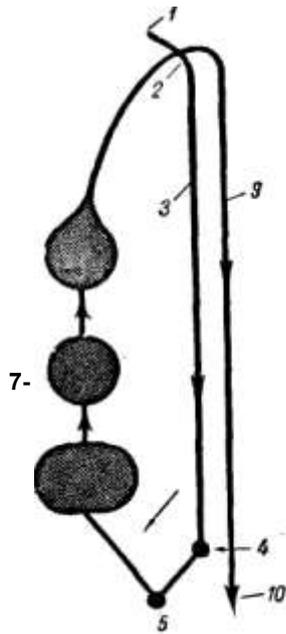


Рис. 47. Схема миграции личинок *Ascaris* в теле человека.

1 — рот; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — выдувание личиной в кишечнике; 5 — миграция их в вены кишки; 6 — печень; 7 — правое сердце; 8 — личинки; 9 — возврат личинок в пищевод; 10 — достижение личинками половой зрелости в кишечнике (из Павловского).

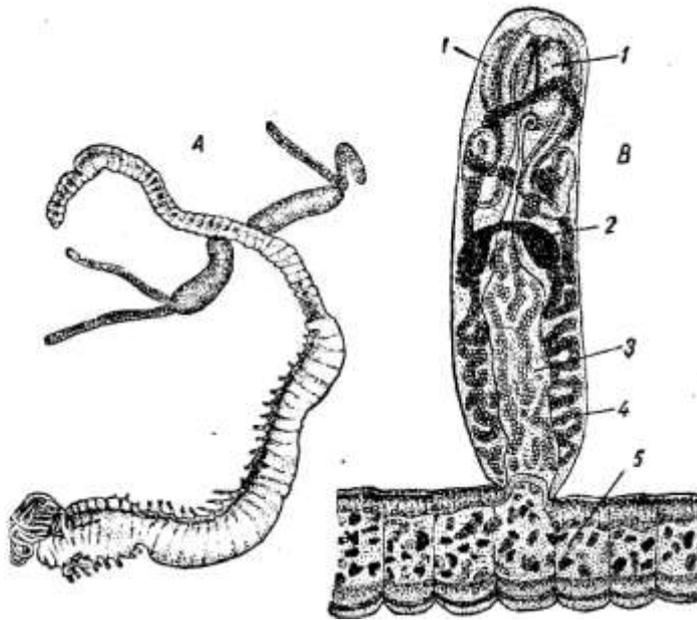


Рис. 48. Рачок *Xenocoeloma brumpti* (Copepoda) паразитирующий на полихете *Polycirrus*.

A — два рачка с яйцевыми мешками, прикрепившиеся к хозяину; B — паразит, сидящий на участке тела хозяина, при большем увеличении.
1 — семенники *Xenocoeloma*; 2 — яичник; 3 — осевая полость рачка; 4 — созревающие ооциты; 5 — кишечник *Polycirrus*, наполненный песчинками (по Коллери и Меньяль).

и развившие в себе личинку, заглатываются через рот, попадают в кишечник и доставляются таким образом к месту своей дефинитивной локализации. Казалось бы, этим все сказано. Но на самом деле личинки немедленно покидают кишку, вбура-вливаясь в ее стенку, и попадают в капилляры, а затем, тем же способом, как и личинки *Ancylostomum*, достигают легких. Там личинки живут в течение нескольких дней и лишь после этого через трахею, глотку и пищевод вторично проникают в кишечник и там прочно поселяются (рис. 47).

В дополнение к указанным аберрантным случаям проникновения паразитов в кишечник, можно указать еще на один паразитологический парадокс, а именно на веслоногого рачка *Xenocoeloma brumpti* (рис. 48), паразитирующего на черве *Polycirrus* (Polychaeta) и описанного Коллери (Сайлигеу). *Xenocoeloma* имеет вид бесформенного колбасовидного образования с двумя яйцевыми мешками — типичный признак Copepoda — на заднем конце тела. Он внедряется через кожу хозяина в полость тела полихеты, прорастает через весь целом и врастает своим передним концом в стенку кишки хозяина. Между тем, задний конец рачка с яйцевыми мешками торчит далеко наружу из тела *Polycirrus*. Итак, следовательно, часть тела *Xenocoeloma* находится в целоме хозяина, большая часть паразита и яйца торчат наружу, так что вылупляющиеся личинки могут выходить прямо в воду, но пищу свою рачок получает из кишечника хозяина, напоминая в этом отношении кишечных паразитов.

Эндопаразиты внутренностные обнаруживают наибольшее разнообразие путей проникновения в хозяина.

Часть внутренностных паразитов проникает к месту своей локализации через стенки кишки. Так, прежде всего, мы видели в предыдущей главе, что целый ряд

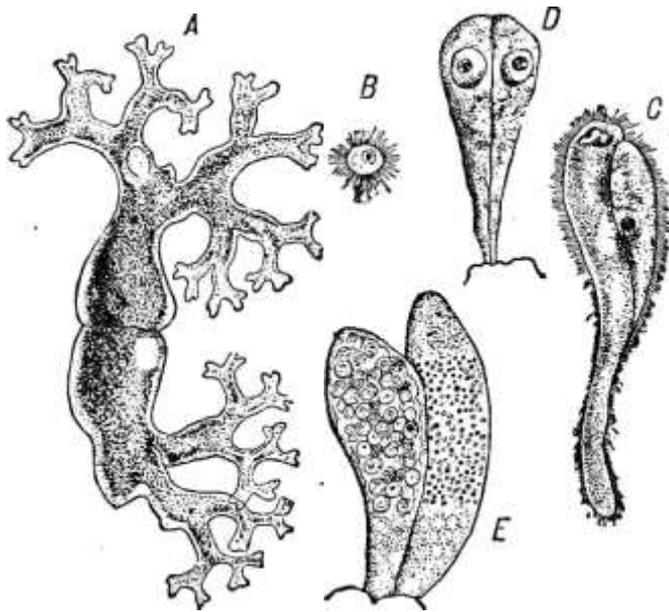


Рис. 49. *A* — парочка полостных грегариин *Urospora maldaneorum* из долихеги *Maldane*; *B* — *E* — грегарины *Urospora chiridotae* из голотурии *Chiridota*; *B* — совсем молодая особь из кровеносного сосуда голотурии; *C* — взрослая вегетативная особь, с продольной бороздой, из кровеносного сосуда голотурии; *D* — две спарившихся особи, выдающиеся из сосуда в полость тела хозяина; *E* — тоже; в правой особи ядро разделилось на много дочерних ядер, левая заполнена паразитирующими в грегарине мелкими споровиками *Hyalosphaera* (по До г е л ю).

кровепаразитов ведет начало от форм, которые ранее паразитировали в кишечнике того же самого позвоночного хозяина, и проникает в кровь через стенки кишки (*Giardia* и другие, изредка и случайно попадающие в кровь жгутиконосцы, *Schell-heckia*, целый ряд кокцидий из сем. *Adeleidae*, например *Karyolysus*, и др.).

Очень ясен путь проникновения в целом через стенки кишечника многочисленных полостных грегариин, встречающихся в целом червей, иглокожих и насекомых. Таковы, например, различные виды *Urospora*, *Monocystis*, *Diplocystis* и др. Цисты со спорами этих грегариин тем или иным путем выходят наружу из тела животного, и потом цисты или высыпающиеся из них споры случайно проглатываются подходящим для них хозяином. В кишечнике последнего из спор выходят спорозоиты, которые проходят через стенку кишки и проникают в ткани или целом хозяина. При этом даже у разных представителей одного и того же рода можно наблюдать в различной мере глубокое проникновение внутрь хозяина. Так, в роде *Urospora* вид *U. chiridotae* (рис. 49), паразитирующий в голотурии *Chiridota pellucida*, ведет себя так, что часть особей, проходящих сквозь стенки кишки, застревает уже в спинном кишечном кровеносном сосуде, т. е. не достигает целома; другая часть пронизывает перитонеальный эпителий и выдается в целом, но своим задним концом остается погруженной в стенку кровеносного сосуда (рис. 49, *D*, *E*). Наконец, особи *U. maldaneorum* из полихеты *Maldane* совершенно уходят в целом и плавают в заполняющей его жидкости.

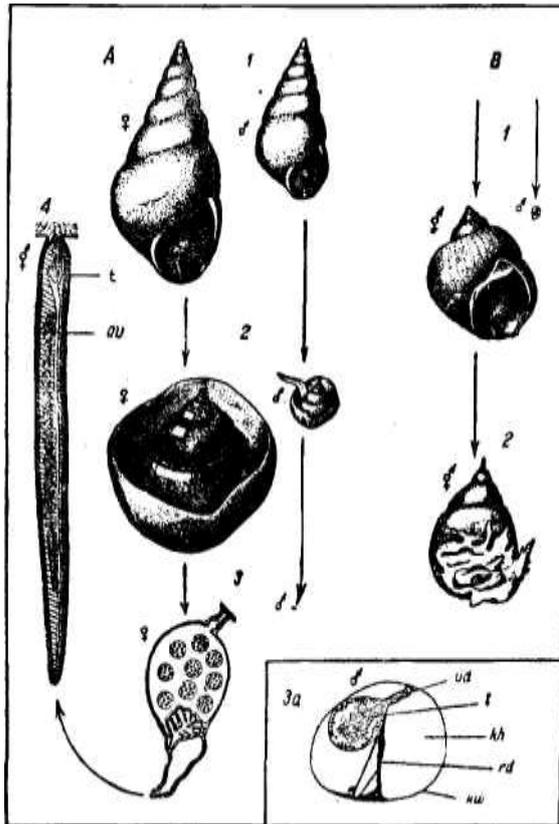


Рис. 60. Развитие гермафродитизма у паразитических *Gastropoda*.

Ряд А. 1 — *Melanella holothuricola*; 2 — *Megadenus arrhynchus*; 3 — *Entocolax ludwigi*; 3а — *Ent. ludwigi*, самец при сильном увеличении (vd —

семяпровод; t — семенник; kh — полость тела; rd — рудиментарная кишка; fw — стенка тела); 4 — *Enteroxenos ostergreni* (t — семенник; ov — яичник).

Ряд В — паразиты с дополнительными самцами. 1 — *Siliisyr sibogae*; 2 — *Pelseneeria proiunda* (по разным авторам составил А. Пванов).

Ряд В — паразиты с дополнительными самцами. 1 — *Siliisyr sibogae*; 2 — *Pelseneeria proiunda* (по разным авторам составил А. Пванов).

К этому же разряду принадлежит огромное количество различных червей, обладающих смешанной хозяев; личинки этих червей имеют покоящуюся стадию в мышцах или в полости тела промежуточного хозяина. Громадное большинство личиночных стадий Nematodes и пузырчатых стадий Cestodes проникает в ткани хозяина именно через стенки кишки. Через кишку же вносится в мускулатуру хозяина и *Trichi-nella spiralis* в своей личиночной стадии. Тот же путь проникновения характеризует собой некоторых паразитических *Gastropoda* (*Entocolax*, *Enteroxenos*), как это будет подробнее сказано дальше. Среди насекомых тоже имеются внутренностные паразиты (например личинки многих мух-тахин), проникающие в ткани хозяина через кишку.

Иногда путь попадания паразита внутрь хозяина косвенно показывается местом его локализации. Так, некоторые почечные паразиты (*Nephrotrema truncation* крота, свайник-гигант, или *Dioc-tophyme renale*, собаки) встречаются исключительно в правой почке. Отсюда Эйсмонт (Ej smont, 1936) делает вывод, что личинки или молодые паразиты должны проникать в почку через печень: печень лежит целиком на правой стороне тела и тесно прилегает к правой почке. В пользу этого говорит и неоднократное нахождение молодых свайников на печени или ее мезентерии. Эйсмонт полагает, что молодь свайника попадает в печень с током крови и оттуда, с кровью же или активно, попадает в правую почку.

Другая большая категория внутренностных паразитов проникает в тело хозяина через кожу и покровы. При этом некоторые формы сохраняют до известной степени связь с внешней средой, другие утрачивают ее совершенно; одни проникают в тело хозяина самостоятельно и активно, другие через посредничество либо промежуточных хозяев, либо родителей паразита, как это имеет место у наездников.

Примеры сохранения связи внутренностного паразита с внешней средой, равно как ряд интересных переходов к эндопаразитизму, показывают паразитические *Gastropoda*, живу-

щие в иглокожих (рис. 50). Так, свободно живущий род брюхоногих *Eulima*, обладающий типичными для Gastropoda строением и спиральной раковиной, содержит несколько эктопаразитических видов, которые живут на хозяине, погружая свой несколько увеличенный хобот в его кожу. У других родо (*Mucronalia*, *Stilifer*), прочнее оседающих на хозяине, нога постепенно редуцируется, а вокруг основания хобота разрастается откидывающаяся назад, на все тело, кольцевая кожная складка — ложная мантия (*pseudopallium*) — окутывающая, наконец, в виде мешка всего паразита. Паразит погружается всем телом в толщу стенок тела хозяина, однако задний конец раковины и края ложной мантии еще выдаются наружу. Дальнейший этап изменений иллюстрирует род *Gasterosiphon* который помещается целиком в полости тела голотурий *Deima*. Он имеет вид мешка с двумя мускулистыми трубками на концах. Одна из трубок есть обращенный внутрь тела хозяина хоботок, которым моллюск внедряется в спинной кишечный сосуд голотурии и питается ее кровью. Другая трубка, или сифон, возникает за счет удлинившихся краев ложной мантии, идет к коже и через отверстие в покровах хозяина

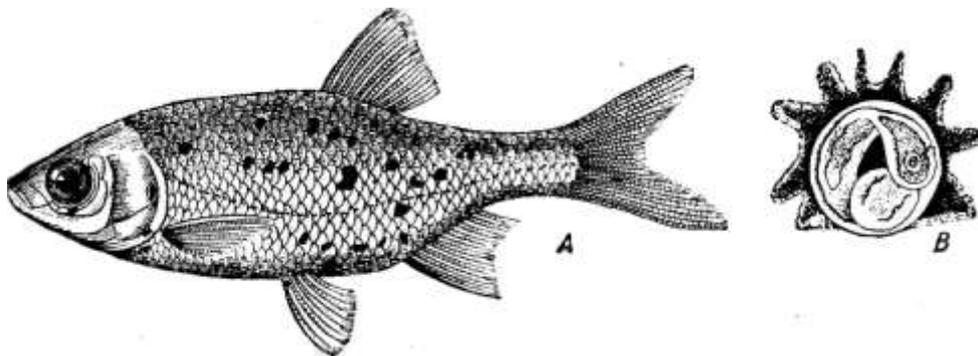


Рис. 51. А — плотва (вобла) из Арала с многочисленными пигментированными цистами *Neasca eutkola*; В — циста *Neascus*, окруженная черным пигментом и содержащая в себе молодую двуустку (пз Д о г е л я).

сообщается с внешней средой. У *Gasterosiphon* раковина исчезает совершенно. Все вышеприведенные формы в личиночном возрасте внедряются в тело хозяина извне, т. е. относятся к паразитам экзогенного происхождения. Еще сильнее изменены и совершенно внедрены внутрь хозяина *Entocolax*, *Entoconcha* и *Enteroxenos*. Они живут в полости тела, имеют вид длинного мешка и своим сифоном прикреплены уже не к покровам, а к кишке хозяина. Интересно, что эти, по общему мнению, происходящие от эктопаразитов, но наиболее измененные, формы модифицировали не только ориентировку своего тела (сифоном к кишке), но и характер проникания в тело хозяина. Именно, по надежным данным Бонневи (Bonnievie, 1902) относительно *Enteroxenos* и Шванвича (1917) относительно *Entocolax*, личинки этих моллюсков поступают в кишечник голотурии и проникают в ее полость тела через стенку кишки, представляя собой паразитов эндогенного характера проникновения.

Через покровы проникает в кровь хозяина громадное большинство кровепаразитов: *Namosporidia*, *Piroplasma* и *Trypanosomidae* среди простейших, различные филарии среди нематод. Так, например, *Wuchereria bancrofti* проникает в тело человека через кожу при укусе комаров. Во время укуса личинки филарии, или микрофиларии, попадают прорывом тонкой хитиновой пленки из нижней губы комара, где они собираются, на кожу; здесь, повидимому, даже не используя места укуса в качестве ворот вхождения инфекции, микрофиларии пробуравливают эпителий и проникают в кровь. Как видно из вышесказанного, большинство кровепаразитов попадает в кровь экзогенным путем, но через посредство переносчиков. Такими переносчиками служат различные кровососущие животные. Это правило имеет, однако, ряд исключений. Так, среди трипанозом возбудитель «дурины» *Trypanosoma equiperdum* проникает при случке лошадей самостоятельно через слизистую оболочку половых частей из одной особи в другую. Церкарии кровяных двуусток (*Schistosomatidae*) активно вбуравливаются в покровы хозяина.

Много примеров экзогенного проникновения в хозяина дают сосальщики и нематоды. Так, у двуусток мирацидии проникают через нежные покровы моллюсков в их печень или половые железы, где протекает жизнь партеногенетических поколений. Таков же путь к различным внутренним органам хозяина, пролагаемый церкариями многих двуусток. Через покровы забираются в тело хозяина церкарий *Neasca euticola* (рис. 51) под кожу рыб, *Neasca musclicola* — в мышцы, *Hemistomum spaiuiceum* и *Tylodelphys davaia* — в глаза рыб, *Tetracutyle ardeae* — под кожу цапель (по Дубининой, 1937) и многие другие. Повидимому, экзогенным путем входят в тело хозяина и личинки многих *Nematodes*, снабженные специальным личиночным зубом. Ранее нами уже сообщалось о проникновении личинок *Sacculina* в тело крабов через покровы (стр. 31) и об аналогичном заражении хозяев кожными чесоточ-

ными зуднями (*Sarcophes*, стр. 33).

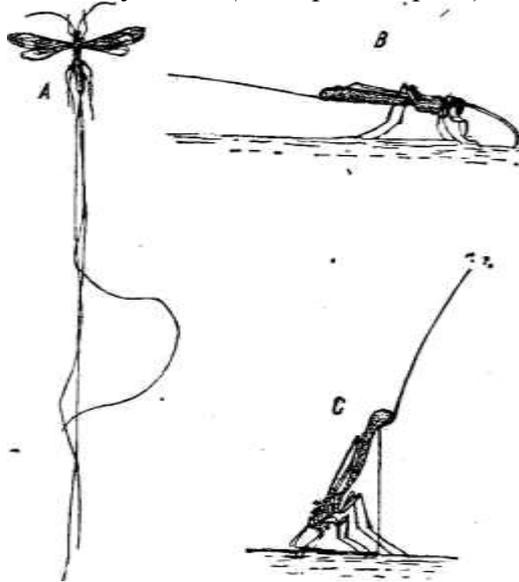


Рис. 52. *A* — наездник из сем. Ichneumonidae с чрезвычайно удлиненным яйцекладом (длина тела — 2 см, длина яйцеклада 15 см); *B* — наездник *Ephialtes*, приготавливающийся воткнуть свой яйцеклад в кору дерева; *C* — наездник *Ephialtes*, втыкающий яйцеклад в дерево при отыскании сверлящей дерево личинки жука (из Бишофа).

Большой материал по экзогенному проникновению в хозяина дают насекомые, в особенности наездники (рис. 52). При этом одни наездники (*Ryssa*, *Ephialtes*, рис. 52) прицепляют свои яйца к покровам других насекомых, например гусениц, предоставляя личинкам вбуравливаться в тело хозяина после своего вылупления из яйца. Другие наездники при помощи своего длинного яйцеклада вносят яйца непосредственно внутрь тела своей жертвы (*Aphelinus*, рис. 229 и др.). Естественно, что экзогенный характер носит большей частью и заражение насекомых тахинами; делают они это приблизительно таким же способом, как наездники, но способы заражения ими хозяев особенно разнообразны. Таунсенд (Townsend, 1908) различает у тахин следующие пути заражения хозяина:

1. Откладка яиц на листья кормового растения хозяина, где они случайно поедаются последним. Так заражает гусениц шелковичного червя муха *Crossocosmia smcariae*, личинки которой живут в полости тела червя.
2. Откладка яиц на тело хозяина. Молодая личинка проникает через кожу в полость тела хозяина (гусеницы). К этой категории относится *Parexorista cheloniae* — паразит гусениц *Liparis chrysorrhoea*.
3. Откладка живых личинок на кожу хозяина; наблюдается у мух *Dexidae*.
4. Откладка личинок под кожу хозяина при помощи колющего яйцеклада: *Dexodes nigripes* — паразит гусениц *Liparis chrysorrhoea*.
5. Откладка живых личинок на листья и ветки, находящиеся на пути движения хозяина (гусеницы). Личинки прицепляются к проползающей мимо гусенице и проникают внутрь ее тела. Таков способ заражения у мухи *Eupeleteria magnicomis*.

Волфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*) рождает своих личинок на кожу животных и человека, после чего личинки забираются под кожу, в раны, в носовую и гайморову полости. Некоторые оводы (*Bhinoestrus purpureus*, *Oestrus ovis*) на лету выпрыскивают из полового отверстия струю живых личинок, стараясь попасть ею в ноздри лошади, овцы или в глаз человека. Попавшие на тело личинки пробираются вглубь носовой полости, доходят до лобных пазух, разрушают у овец нередко решетчат, кость и даже могут проникнуть в полость черепа.

Итак, во многих случаях молодые стадии паразитов вводятся в организм хозяина переносчиками или родителями паразитов (наездники). В некоторых редк

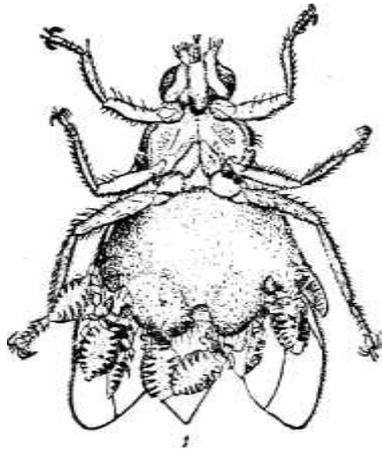


Рис. 53. Кровососка *Ornithomyia* со скворца с прикрепившимися к ней пухоедами (1) скворца, *Philoaterus sturni* — пример форезии (по Маркову).

случаях, однако, паразиты доставляются телу хозяина совершенно особым способом носящим название *форезии*. При этом паразиты используют для заражения новых особей хозяина самими собой или своим потомством, так сказать, третье лицо, а именно какое-нибудь более подвижное животное, не имеющее никакого отношения к их нормальному жизненному циклу. Прекрасный пример форезии дают некоторые пухоеды птиц, например *lopterus sturni* (рис. 53) скворца, по наблюдениям Маркова (1938). Не обладая крыльями, пухоеды могут заражать новых хозяев только во время гнездового периода, когда они переползают с родителей на оперяющихся птенцов. В качестве дополнительного средства распространения им служат, кроме того, мухи кровососки *Ornithomyia*, живущие на скворцах и других птицах. *Ornithomyia* обладают хорошо развитыми крыльями и могут перелетать одного хозяина на другого. По окончании гнездового периода Марков наблюдал, что ножками и к телу *Ornithomyia*, находимым им на скворцах, нередко прицепляются своими жвалами пухоеды *Philoaterus*. Иногда на одной мухе сидело до восьми пухоедов. Нет никакого сомнения в том, что таким способом мало подвижные пухоеды доставляются с одной птицы на другую при перелетах мух-носительниц.

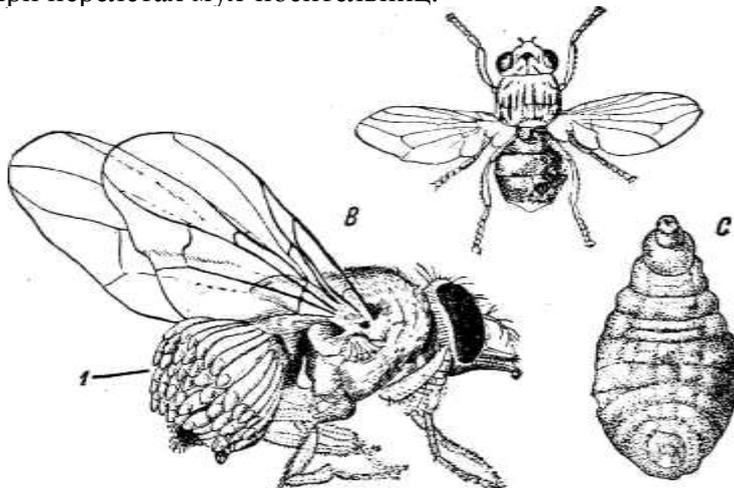


Рис. 64. А — овод *Dermatobia cyaniventris* (увеличено в 2 раза); В — кладка яиц (1) *Dermatobia* на брюшке мухи, служащей переносчиком молодых личинок овода; С — выросшая личинка *Dermatobia* (из Мартини).

Статистические данные Маркова показывают, что форезия играет в распространении некоторых пухоедов немаловажную роль. А именно, он наш пухоедов на 25% из снятых им со скворцов мух, причем общее число добытых таким способом пухоедов равнялось 30.

Удивительный случай форезии показывает южноамериканский овод *Dermatobia cyaniventris* (рис. 54). Этот овод приклеивает пачку своих яиц к брюшку мух комаров. Через несколько дней сформировавшиеся внутри яиц личинки приподнимают своими головными концами крышечку яичевой скорлупы. Они ожидают того момента, когда их носитель сядет на какое-нибудь млекопитающее (бык, собака, агути или человек). Тогда

личинки *Dermatobia* вываливаются из яйцевых скорлупок на кожу своего подлинного хозяина, внедряются в волосяные фолликулы и своим дальнейшим развитием вызывают образование подкожной гнойной опухоли.

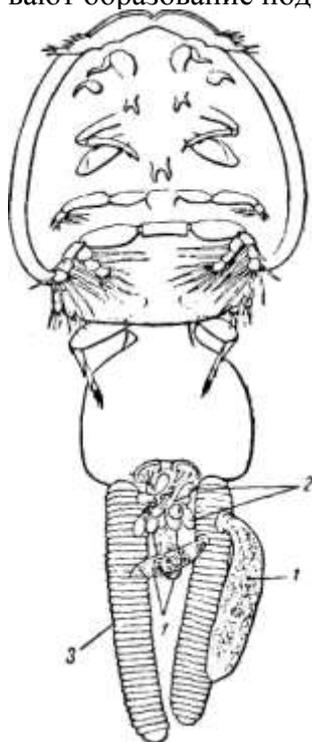


Рис. 55. Паразитирующий на рыбах рачок *Lepophtheirus* с видящими на нем гиперпаразитами.

1 — моноренетические сосальщики *Udoneva*; 2 — инфузории *Conidophrys*. Гиперпаразиты сидят частью на брюшке, частью на яйцевых мешках (3) рачка (оригинал).

Быть может, такое же значение форезии имеет и поселение жаберного сосальщика рыб, *Vdonella pollachii*, на теле эктопаразитических *Caligidae*, сосущих кровь той же рыбы. Подвижность *Caligidae* позволяет им геребираться с рыбы на рыбу, чем, вероятно, и пользуются вышеназванные сосальщики (рис. 55).

Следует заметить, что форезия наблюдается и у некоторых свободно живущих животных. Так, ложноскорпионы иногда прицепляются клещевидными педипальпами к ножкам домашних мух, которые таскают их в таком случае на себе. Какое значение имеет форезия у ложноскорпионов, сказать пока трудно.

Некоторые иные способы проникновения паразитов в хозяина. Известен ряд случаев, когда паразит попадает в хозяина не через покровы и не через отверстие рта, а через какие-нибудь другие отверстия внутренних органов.

Мы уже говорили ранее (стр. 69) о впрыскивании некоторыми оводами своих личинок в ноздри хозяина, но не выделяли этого случая из категории экзогенных способов проникновения в хозяина. Некоторые виды инфузорий *Trichodina* (*T. renicola*, *T. urinaria*), живущие в мочевом пузыре рыб (рис. 80), проникают к месту своей локализации несомненно через наружное мочевое отверстие.

Личинки мухи *Pollenia rudis* проникают в тело дождевых червей через отверстия семяприемников, из которых они впоследствии внедряются в глубь тела хозяина (К е і і n). Случаи такие, в общем, крайне редки. Соответственно со способом проникновения в хозяина Скрябин и Шульц (1931) предложили делить паразитических червей на *геогельминтов* и *биогельминтов*. Первые получают хозяином прямо с субстрата и отвечают паразитам, не имеющим промежуточных хозяев. Вторые передаются всегда через какого-нибудь промежуточного хозяина — носителя инвазии.

Различные способы, которыми паразиты покидают тело хозяина. Скажем, кстати, несколько слов о том, какими путями различные стадии развития паразитов покидают тело хозяина для передачи или распространения инфекции. Во-первых, в очень многих случаях в особенности ларвального паразитизма, паразит вообще не оставляет тело хозяина и освобождается из него только тогда, когда данный хозяин (промежуточный) проглатывается другим подходящим хозяином (окончательным). Некоторые простейшие (*Schellackia*), многие адолескарии сосальщиков, финны ленточных глист, личинки скребней и нематод ведут себя именно таким, образом.

Способом выведения наружу, наиболее естественным для кишечных паразитов, является выход через заднепроходное отверстие вместе с экскрементами.

Столь же естественно, что эктопаразиты, покидая хозяина, просто отрываются от его тела, как это делают пиявки, карпоеды (*Argulus*), клещи, клопы и многие другие. Нередко, однако, эктопаразиты столь прочно приживаются к хозяину, что сами не покидают его вплоть до своей смерти, но дают подвижное потомство, которое отрывается от хозяина в поисках новых хозяев; таковы мира-цидии *Trematodes Monogenea*, науплиусы паразитических *Copepoda* и *Cirripedia* (*Cyronula*, *Sacculina* и др.).

Многие подкожные и мышечные, а иногда и более глубоко локализованные паразиты большей частью для выхода прорывают стенку тела хозяина. Иногда это происходит пассивно. Так, например, цисты *Myxobolus pfeifferi* образуют в мускулатуре усачей (*Barbus*) большие опухоли; опухоли прорываются наружу и превращаются в открытые нарывы, из которых высыпаются наружу бесчисленные споры *Myxobolus*. Таким же путем освобождаются и споры многочисленных *Myxosporidia*, образующих цисты в жабрах рыб. Ришта (*Dracunculus medi-nensis*) получает сообщение с внешней средой путем прорыва кожи человека на разных местах тела, в которых помещаются самки этой нематоды. Самка остается в подкожной клетчатке, но получает таким способом возможность отрождения наружу личинок, которые для дальнейшего развития должны попасть в воду, а оттуда в тело своего промежуточного хозяина — рачка *Cyclops*.

Пассивным же путем освобождается из опухолей на жабрах рыб развивающаяся в них из глосидиев молодь пластинчатожаберных моллюсков *Unionidae*.

Другие внутренностные паразиты прорывают стенки тела хозяина активно, как, например, *Mermithidae* среди нематод, *Gordiaceae*, личинки многих наездников и многих паразитических мух и т. д.

Особый способ выхода из хозяев имеет большинство кровепаразитов, передающихся через кровососущих переносчиков. Позвоночно-хозяин покидается этими паразитами всегда пассивно, так как они втягиваются вместе с кровью в кишечник переносчика при сосании им крови позвоночного животного. Крове-паразиты покидают тело промежуточного хозяина значительно более разнообразными способами.

Так, попавшие в кишечник кровососущего животного кровепаразиты могут покидать его обычным для кишечных паразитов способом, т. е. через заднепроходное отверстие. Так дело обстоит у *Trypanosoma lewisi* из крыс (рис. 45, А). Промежуточным хозяином этой формы служит крысиная блоха, *Ceratophyllus fasciatus*. По Неллеру (Neller), попавшие в кишечник блохи трипанозомы усиленно размножаются и превращаются в мелкие, так называемые метациклические формы, которые выводятся наружу с экскрементами. При чистке шерсти зубами крыса загрязняет рот частицами экскрементов блох и получает трипанозом в свой пищеварительный тракт, через стенки которого жгутиконосцы и попадают в кровь крысы. Это так называемый *контаминативный* тип заражения у трипанозом. Кроме проглатывания содержащих трипанозом экскрементов, крыса может поедать самих блох и заражаться тем же контаминативным способом (быть может этот способ заражения даже доминирует у *T. lewisi*). В данном случае паразиту вовсе не надо покидать тело промежуточного хозяина для того, чтобы попасть в окончательного. Таким же путем поедания овцой промежуточного хозяина, а именно рунца (*Melophagus ovinus*, рис. 45, В), происходит заражение овец *Trypanosoma melphagium*.

При другом, *инокулятивном*, способе заражения (рис. 45, С) окончательного хозяина, кровепаразиты, не выходя за пределы кишечника промежуточного хозяина, собираются к переднему концу кишечника, накапливаясь иногда в его придаточных, а именно слюнных железах; отсюда инвазионные стадии паразитов поступают в кровь хозяина при укусе его переносчиком. Таким путем осуществляется заражение у большинства трипанозом (*T. gambiense* сонной болезни, *T. Brucei* «наганы» рогатого скота, *T. rotatorium* лягушки и т. д.) и у лейшманий (*Leishmania*). Иногда заражению инокулятивным путем предшествует внутренностная фаза развития кровепаразита в промежуточном хозяине. Так, малярийные паразиты (*Plasmodium*) и пироплазмы, попав в кишечник переносчика, прободают кишечную стенку и рано или поздно проникают в его полость тела, откуда током крови приносятся к слюнным железам и активно забираются в них. Здесь, следовательно, паразиты достигают слюнных желез круглым путем, но способ, каким они покидают переносчика, от этого не меняется: это происходит инокулятивным путем, во время укуса.

Таким же приблизительно путем личинки (микрофилярии) *Wuchereria bancrofti*, вызывающей слоновью болезнь человека, покидают тело различных комаров переносчиков (*Culex fatigans* и др.). Когда эти комары сосут кровь носителей филярий, то плавающие в крови личинки попадают в желудок комара. Оттуда они вбурываются в полость тела, проделывают фазу роста и затем скопляются у основания ротовых органов насекомого. Когда комар сосет кровь человека, то вонзает в его кожу хоботок. При этом происходит разрыв тонкой со-

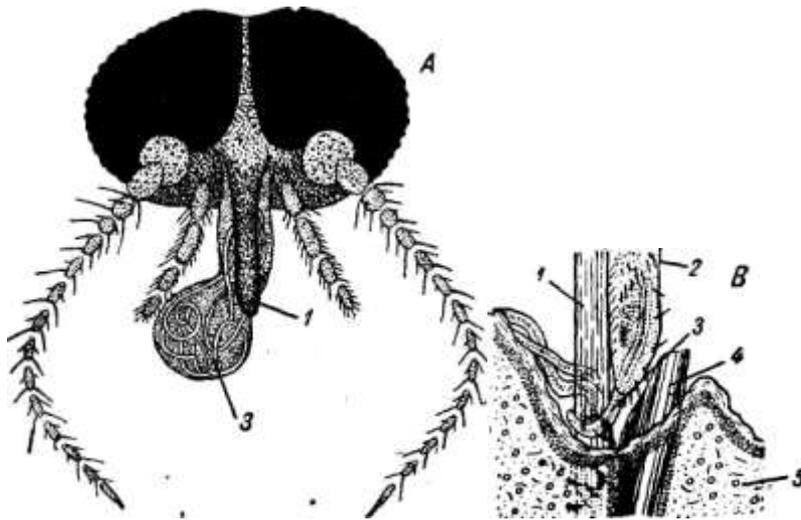


Рис. 66. А — голова *Culicoides austmi* с личинками филярий *Acanthochlonema perstans*, выходящими из нижней губы; В — выход микрофилярии из нижней губы зараженного комара во время укуса.

1 — хоботок комара; 2 — нижняя губа; 3 — микрофилярии; 4 — основной кусок волоса, торчащий из кожи; 5 — кожа млекопитающего (А — из Павловского, В — по Фюллеборну).

При эволюции свободноживущих организмов ведущую роль играют изменения окружающей среды. Эти изменения могут происходить на тех же самых местах, где данный вид сформировался, или же организм наталкивается на них членовой перепонки между концевыми дольками хоботка, из полости которого личинки *Wuchereria* выходят наружу и вбуравливаются в кожу человека (рис. 56). Здесь, таким образом, выход паразитов из тела комара происходит, собственно говоря, через разрыв стенки тела, а самое заражение человека представляет как бы смесь инокулятивного с контактными.

Наконец, изредка у кровепаразитов наблюдается чисто контактная передача заразы путем выхода паразитов через покровы одного окончательного хозяина и непосредственного внедрения их в тело другого, окончательного же. Мы имеем это у *Trypanosoma equiperdum*, возбудителя случной болезни лошадей.

При только что иллюстрированном многообразии способов, какими паразиты покидают хозяев и заражают новых, поражает необычайная однородность строения многих кровепаразитов, особенно трипанозом, многие виды которых морфологически совершенно не отличимы друг от друга.

В некоторых отдельных случаях паразит покидает хозяина еще каким-нибудь менее обычным способом. Так, иногда паразиты покидают хозяина через посредство его мочевых путей. Прежде всего этим способом покидают хозяина обитатели мочевого пузыря и почек: *Trichodina renicola* и *T. urinaria* рыб, *Phyllostomum* из мочеточника рыб, *Renicolidae* и др. из почек птиц, *Diectophyme renale* из почечной лохани собаки, тюленя, выдры; *Trichosomoides crassicauda* из мочевого пузыря крыс. Таким путем выводятся покоящиеся стадии, т. е. цисты или яйца вышеназванных паразитов.

Кроме того, таким же путем выходят и яйца кровяной двуустки (*Schistosoma haematobium*), которые при помощи особого колющего шипа их оболочки пронизывают стенки вен мочевого пузыря, проникают внутрь последнего и затем выводятся наружу с мочой.

Паразиты, имеющие связь с половой системой, выходят через стенки половых органов (*Trypanosoma equiperdum* случной болезни) или через половое отверстие (*Trichomonas vaginalis* из влагалища человека, гregarина *Urospora gonadipertha*, паразитирующая в половых железах голотурии *Cucumagui frondosa*: эти гregarии образуют в гонадах голотурии многочисленные цисты со спорами, причем споры выводятся через половые протоки).

Личинки полостных оводов (*Rhinoestrus*, *Oestrus ovis*), готовые к окукливанию, выходят наружу через ноздри хозяина; иногда это облегчается сильным чиханием хозяина, вследствие раздражения личинками слизистой оболочки носовой полости.

ЧАСТЬ II

АДАПТАЦИИ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ПАРАЗИТОВ И ИХ ОБРАЗУ ЖИЗНИ

ГЛАВА VI

ПОНЯТИЕ О ВИДЕ В ПАРАЗИТОЛОГИИ И ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ВИДОВ

Вид у паразитов

Несмотря на то, что вид представляет собой, казалось бы, основное и строго определенное понятие в биологии, подход к этому понятию в разных отраслях биологии может быть не вполне одинаковым. Ботаник понимает вид не вполне так, как зоолог, а палеонтологический вид носит опять-таки несколько иной характер, чем виды, входящие в состав современной фауны. Зависит это обстоятельство и от существа дела и от различных методов, применяемых разными дисциплинами для определения понятия о виде.

Так, например, зоолог при установлении видов имеет в своем распоряжении обыкновенно значительно большее количество признаков, чем ботаник. Действительно, животные обладают большим разнообразием морфологических структур, систем органов и т. д., чем растения, и потому доставляют ученому систематику больше точек опоры при установлении вида. Зоолог применяет в таких случаях данные внешней морфологии, сравнительной анатомии, эмбриологии. Ботанику в структуральном отношении приходится довольствоваться, главным образом, данными внешней морфологии и строением лишь одной системы органов — половой (т. е. строением органов плодоношения). Еще меньшим количеством признаков располагает палеонтолог, базирующийся преимущественно лишь на признаках строения скелета. Зато в некоторых случаях ему приходится на помощь характер залегания ископаемых остатков, т. е. нахождение их в тех или иных геологических напластованиях.

Генетик вводит в определение вида ряд цитологических, хромозомальных и других генетических признаков, которые в обычной систематике животных и растений остаются, однако, неиспользованными.

Наконец, микробиолог сплошь и рядом, за отсутствием прочных морфологических признаков, отводит в определении вида главное место ряду физиологических свойств того или иного микроорганизма (поведение его в культурах и т. д.).

Естественно поэтому возникает вопрос о том, как обстоит дело с *понятием о виде в паразитологии*. Понятие о виде и о его подразделениях особенно детально разрабатывалось на насекомых в зоологии и на цветковых растениях в ботанике. Большое богатство особями видов насекомых, возможность применения генетического эксперимента и легкое реагирование на изменения под влиянием внешних условий у цветковых растений были удобными предпосылками для систематического анализа. В результате и в зоологии и в ботанике установилось представление о виде как о некотором сложном комплексе, который состоит из ряда более дробных категорий. Так, Семенов'-Тянь-панский (1910) принимает следующую категоризацию дроблений вида.

1. Вид. 2. Раса, или подвид (subspecies) — категория, базирующаяся в значительной мере на географической изоляции. 3. Племя (natio) — более мелкое, чем раса, но основанное тоже на географическом распространении деление вида. 4. Морфа (morpha) — зависящее не от географической изоляции, а от резкого изменения внешних условий, неустойчивое отклонение основного вида или подвида; нередко может возвращаться к первоначальному состоянию при изменении условий. 5. Аберрация (aberratio) — индивидуальная вариация.

С некоторыми изменениями аналогичные градации принимаются и многими другими систематиками.

Все вышеупомянутые подразделения характеризуются известными морфологическими отличиями. Но не следует забывать, что в настоящее время в упомянутую систему вклинивается еще введенное в науку Холдком (1895) понятие о биологических видах, т. е. неразличимых морфологически, но различающихся друг от друга в физиологическом или экологическом отношениях подразделениях вида.

Обращаясь к паразитическим животным, мы прежде всего находим, что понятие о виде по отношению к ним (особенно к эндопаразитам) несравненно слабее разработано. Что касается до эктопаразитов, паразитов потомства (наездники, та-хины и др.) и «социальных» паразитов, большинство которых принадлежит к насекомым, то их систематика приближается к классификации видов, применяемой к свободноживущим

насекомым.

Напротив того, у эндопаразитов понятие о виде осталось мало разработанным. В громадном большинстве случаев паразитолог оперирует с видом, как с конечной систематической единицей. Более низкие категории устанавливаются исключительно редко.

Между тем в систематике эндопаразитов, можно заранее сказать, таится много поводов к дробному внутривидовому делению, а также и некоторые специфические способы, содействующие проведению такой дробной классификации.

Во-первых, при классификации эндопаразитов напрашивается возможность географических разностей, или рас. Известный паразит осетровых *Ampylina foliacea* встречается без разбора у стерляди, осетра, севрюги, белуги, как полагают также у амурского осетра и калуги. Между тем, Гото и Ишии (Goto и Ishii, 1936) описали в Японии из *Acipenser mikadoi* новый вид амфилины, *A. japonica*. Вопрос о том, не раса ли это и не следует ли, в таком случае, относить к данной расе также и амурскую амфилину, возникает сам собой. Весьма мало разборчивый в выборе хозяев скребень *Neoechinorhynchus rutili* распространен по всему Союзу, причем в некоторых водоемах намеки на наличие особой расы даются уже сильными отклонениями в размерах паразитов (например, в Балхаше этот вид в несколько раз мельче, чем в других водоемах), но анализ этого вопроса еще не произведен.

Другим источником внутривидовой дивергенции и формообразования является встречаемость одного и того же вида эндопаразитов в разных хозяевах. Более чем вероятно, что такого рода различие в местонахождении должно влиять в том же направлении как и географическая изоляция, ведущая к образованию рас. Так, виды рода *Allocreadium*, весьма близкие между собой и описанные из разных видов рыб, могут легко оказаться лишь разностями одного и того же вида в разных хозяевах. Под таким сомнением находится, например *Allocreadium polymorphum* Layman из *Cottus kneri* в Байкале, где имеется, кроме того, и обычный вид того же рода, *A. isoporum*, найденный Ляйманом (1933) в двух байкальских карповых рыбах, *Leuciscus leuciscus baicalensis* и *L. idus*. Вместе с тем по данному вопросу возникает крайне интересная задача разобраться в тех отношениях, которые имеются между географическими расами и племенами, с одной стороны, «гостальными» разностями эндопаразитов, с другой, и биологическими видами, с третьей. При этом у паразитологов для решения некоторых сомнений имеется в руках серьезное экспериментальное средство: перекрестное заражение разных видов хозяев, в которых встречаются паразиты, нуждающиеся в разъяснении своего систематического положения. Именно этим путем Скотт (1929) выяснил, что *Ancylostoma caninum* дает две биологических расы. Раса кошачья дает высокий процент заражения у котят (45% искусственно введенных личинок) и весьма низкий у щенят (1%). Наоборот, собачья раса давала большую заражаемость у щенят (50% вызревания личинок). При этом также удалось показать, что размеры получающихся анкилостом определяются не столько взятой расой, сколько характером хозяина. Анкилостомы как собачьего, так и кошачьего происхождения достигали меньшего размера в кошках, чем в собаках, и наоборот. Таким же способом Шорб (Shorb, 1933) установил наличие двух рас у *Hymenolepis fraterna* из крыс и мышей.

В связи с этим не мешает обратить внимание, как это сделал с большим успехом Быховский для эктопаразитических сосальщиков карповых рыб, на паразитов, встречающихся у помесей между разными видами животных-хозяев.

При анализе паразитических видов придется, кроме того, учитывать возможность наличия и чисто экологических разностей. Нематода *Ehabdochona de-nudata* (из сем. Thelaziidae) распространена преимущественно у карповых, но также еще у многих других видов пресноводных рыб по всему Союзу. Но, кроме того, она обнаружена Ляйманом у *Leuciscus brandti*, приспособившегося к жизни в Японском море, и у типичного морского бычка *Alcichthys alcicornis*. Это обстоятельство заставляет нас обратить внимание на то, нет ли у данной нематоды локальных, «гостальных» или экологических разностей. Сильное вари-

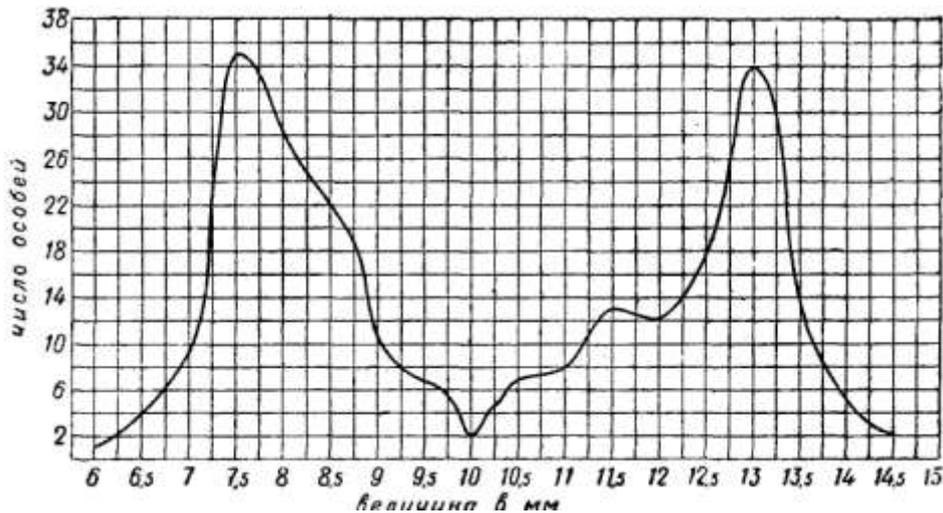


Рис. 57. Двугорбчатая кривая размеров самок *Dasyutilla bioculata*, зависящая от того, что личинки данной популяции паразитировали на двух различных хозяевах (по М и к к е л ю).

ирование числа преанальных сосочков (от 8 до 12 пар у паразитов из разных хозяев) дает известное указание в этом направлении.

Прекрасный пример возможной начинающейся внутривидовой дивергенции вида дает по М и к к е л ю (Mickel, 1928) представитель паразитических ос Mutillidae, *Dasyutilla bioculata*. Личинки этого вида паразитируют на куколках ос Bembicidae. Собирая *D. bioculata* в больших количествах в окрестностях Миннеаполиса, М и к к е л ю нашел, что кривая размеров длины взрослых *Dasyutilla* имеет явный бимодальный характер (рис. 57). Одна из вершин кривой, составленной для самок *D. bioculata*, лежит при 7,5 мм, тогда как другая — при 13 мм. Аналогичные, но несколько иные в цифровом отношении (10 мм и 14 мм) результаты дает и кривая для самцов.

Исследуя причины этого явления, М и к к е л ю выяснил, что малорослые особи *Dasyutilla* происходят из личинок, которые воспитывались на куколках *Microbembex monodonta*, тогда как крупные особи паразита росли за счет куколок *Bembix pruinosae*. Промеры обоих видов хозяев дали для *Microbembex* размах вариаций длины от 8 до 14 мм, а для *Bembix* от 16 до 19 мм. Таким образом, более крупным хозяевам отвечала и группировка более крупных особей паразитов. М и к к е л ю делает отсюда правильный вывод, что размеры взрослых *D. bioculata* находятся в прямой зависимости от количества пищи, которую получают их личинки, паразитируя в мелких или крупных хозяевах. Отсутствие других экологических или климатических влияний на *Dasyutilla* было устранено тем, что все наблюдения велись на одном и том же небольшом участке песчаной дюны.

Для нас в данном примере особенно интересна явная двугорбчатость кривой, которая может привести к постепенной прочной дивергенции вида. В самом деле, если микросамцы в состоянии, теоретически рассуждая, легко оплодотворять макросамок, то для обратных отношений может наступить момент, когда слишком большой копулятивный аппарат макросамцов не будет в состоянии оплодотворять микросамок. Таким образом, возможна физиологическая изоляция двух рас *D. bioculata* исключительно на базе «гоетальных» различий и даже в условиях одной и той же местности.

Хороший пример начинающейся биологической или физиологической дифференцировки вида дают антропофильные и зоофильные расы малярийного комара (*Anopheles maculipennis*). По наблюдениям Г р а с с и, а позднее Р у б о и некоторых других авторов, вид *A. maculipennis* обнаруживает наличие нескольких рас, одни из которых, антропофильные, нападают преимущественно на человека, тогда как другие, зоофильные, предпочитают питание кровью крупных домашних животных. Переходом комаров к преимущественно зоофильному питанию Р у б о даже пытался объяснить постепенное исчезновение малярии (при наличии *Anopheles*) в некоторых странах Европы. Это утверждение Р у б о осталось недоказанным, но наличие известной трофической дифференцировки популяций малярийного комара на зоофильные и антропофильные расы остается налицо.

Имеются, наконец, и некоторые намеки на наличие у эндопаразитов известных топологических вариаций. Так, микроспоридия *Myxidium giardi*, паразит жабер угря, может с одинаковой легкостью образовывать цисты и в почках той же рыбы. При этом споры, взятые из разных мест локализации, отличаются небольшими, но определенными различиями в размерах и в пропорциях длины и ширины. Таким образом, здесь местонахождение паразита внутри хозяина отражается на морфологических особенностях паразита.

Точно так же при исследовании своеобразных многоклеточных паразитических

динофлагеллат *Haplozoon armatum* из кишечника многощетинкового червя *Travisia forbesi* Д о г е л ь (1913) отметил, что экземпляры, взятые из самой кишечной трубки, имеют более плотное, компактное строение, чем особи, добытые из слюнных желез хозяина,— эти индивиды были тонки и сильно вытянуты в продольном направлении. Весьма заманчиво предположение, что указанные различия вызываются тем, что внутри мешковидных слюнных желез содержимое находится в более застойном состоянии, чем в кишечной трубке, где паразиты подвержены воздействию постоянного внутрикишечного тока пищи. Последнее обстоятельство, при сильной вытянутости тела паразита, могло бы способствовать преждевременному отрыву от тела задних, пропативных клеток данного организма.

Прекрасный пример топологических внутривидовых изменений, правда среди эктопаразитов, представляет человеческая вошь (*Pediculus humanus*), распавшаяся на две разновидности — головную, *P. capitis*, и платяную, *P. vestimenti*, вошь. Последняя более позднего происхождения и возникла, вероятно, после появления на человеке одежды.

На основании всех вышесказанных соображений мы высказываем полную уверенность в том, что целый ряд эндопаразитов при детальном анализе их даст весьма интересные систематические результаты: анализ приведет к разделению некоторых видов на подчиненные виду категории и к соединению других видов с переходом их в ранг рас, племен или морф. Среди паразитов рыб мы обращаем в этом отношении внимание на виды родов *Azygia*, *Crepidostomum*, на вид *Neo-echinorhynchus rutili*, на многие виды рода *Muxobolus* из слизистых споровиков и т. д.

Резюмируя все сказанное, приходится прийти к выводу, что вопрос об установлении видов и внутривидовых различий паразитов, специально эндопаразитов, находится пока в весьма неудовлетворительном состоянии и нуждается в дальнейшей разработке по ряду направлений, отмеченных нами выше. Именно это обстоятельство и побудило нас подробнее остановиться на низших систематических категориях паразитов, ставя данный вопрос до известной степени в дискуссионном порядке.

Особенности эволюции паразитических видов

, расширяя площадь своего распространения. У паразитических форм этот вопрос осложняется тем, что средой обитания паразитов в первую очередь является организм хозяина (среда первого порядка), тогда как окружающая природа с ее изменениями играет лишь подчиненную роль (среда второго порядка).

Отсюда вытекает одно существенное различие в эволюции свободноживущих и паразитических животных. Свободноживущие виды эволюционируют в основном самостоятельно, завися от других видов лишь постольку, поскольку те являются одним из многих биотических факторов окружающей их среды. Паразитические виды в своей эволюции обнаруживают зависимость от эволюции вида их хозяина, вследствие чего их развитие в некотором отношении носит определенно направленный характер. А именно, эволюция паразитов, особенно специфичных и специализованных, протекает сопряженно с хозяином во времени и пространстве. Дивергенция паразитов обычно следует за дивергенцией вида хозяина. «Отсюда следует, что родственные хозяева населены и родственными паразитами, а схема филогенетических отношений между специализованными паразитами, как правило, соответствует схеме филогенетических отношений между их хозяевами, т. е. наблюдается филогенетический параллелизм» (Р у б ц о в , 1940).

Современная паразитология знает целый ряд прекрасных примеров таких весьма далеко идущих параллелизмов в развитии паразитов и их хозяев. При этом большей частью эволюция систематических единиц паразитов несколько отстает от таковой их хозяев. Если хозяин успел дивергировать на два самостоятельных вида, то его специфичные паразиты остаются иногда еще на положении одного прежнего вида или дифференцируются на два п о д в и д а * . Если из первоначального вида-хозяина создались уже два самостоятельных рода, то этому отвечает разделение первоначального вида паразита на два вида, и т. д.

Процесс этот прекрасно иллюстрирует эволюция желудочных оводов, которые ограничены в своем распространении двумя отрядами млекопитающих: хоботными (Proboscidea) и непарнокопытными (Perissodactyla). Принадлежат к одному надсемейству Oestroidea, оводы хоботных и непарнокопытных относятся по Р у б ц о в у (1939) к двум семействам: Cobboldiidae и Gastrophilidae. Соответственно с делением современных хоботных на два рода (африканский слон — *Loxodon* и индийский — *Elephas*) единственный род сем. Cobboldiidae распадается на два вида: *Cobboldia loxodontis* и *C. elephantis*. Отряд непарнокопытных состоит из двух семейств (носороги и лошадиные). В параллель с этим сем. Gastrophilidae состоит из двух родов (*Gyrostigma* у носорогов и *Oastrophilus* у лошадиных). Далее, сем. лошадиных имеет ряд видов *Gastrophilus* на лошади (*Equus caballus*), зебре (*E. zebra* и др.) и на осле (*Asinus asinus*), а современные виды носорогов дают приют трем видам *Gyrostigma*. Прилагаемый рис. 58 лучше всяких слов иллюстрирует полный параллелизм в развитии хоботных и непарнокопытных и их оводов.

Не менее, если не более блестящие примеры дают некоторые нематоды рода *Oesophagostomum*

и вши человека и обезьян (В г а и п, 1925, о нематодах и F e r g i s, 1932, о вшах, рис. 59). Эти примеры особенно хороши тем, что, на основании ископаемых остатков хозяев, они дают возможность приблизительно судить о времени, к которому относятся отдельные этапы эволюции паразитов. *Oesophagostomum* паразитирует только в человеке и приматах, а, следовательно, и обособление этого рода следует отнести приблизительно к олигоцену, так как сами чело'векообразные ответвились от ствола обезьян лишь к концу эоцена. Начиная с олигоцена и по сие время высшие обезьяны успели дифференцироваться на три семейства (Hylobatidae, Anthropomorphae и Hominidae), а Anthropomorphae на три рода — оранг-утан, шимпанзе и горилла. Видообразовательная способность их паразита сильно отстает, но точно следует по тем же линиям. Род *Oesophagostomum* дает 3 хороших вида, у гиббонов (*O. ovatum*), оранг-утана (*O. blanchardi*) и у африканских человекообразных совместно с человеком (*O. stephanostomum*).

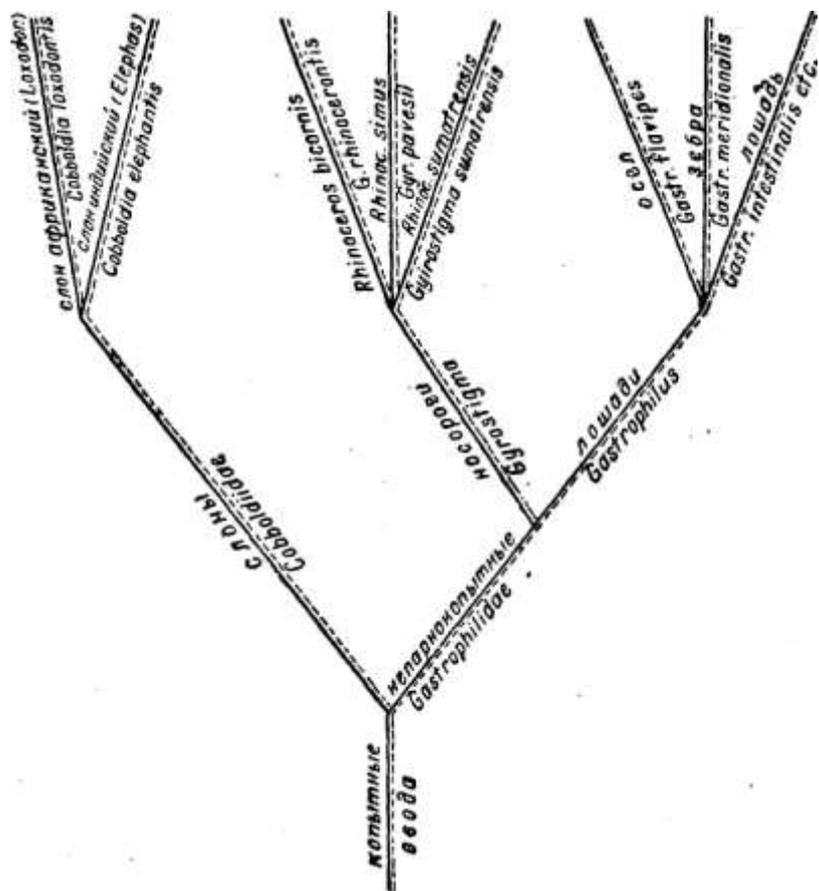


Рис. 68. Схема развития желудочных оводов в связи с эволюцией их хозяев — хоботных и непарнокопытных (из Р у б ц о в а).

Этот последний вид, в свою очередь, образует 3 подвида: *O. st. denligera* у шимпанзе, *O. st. stephanostomum* у гориллы и более удаленный от этих двух подвигов *O. st. thomasi* у человека. Строгий, хотя и замедленный параллелизм с эволюцией хозяев несомненен. Столь же несомненный, хотя и более запутанный пример параллелизма дают вши обезьян и человека. Вши известны для всех групп обезьян, начиная с широконосых и кончая человекообразными. Отряд обезьян распадается на два подотряда: более примитивных ш и р о к о н о с ы х , или обезьян Нового Света, и более высокоорганизованных у з к о н о с ы х , куда принадлежат семейства мартышек, гиббонов, человекообразных и людей. Соответственно подразделению подотряда узконосых, паразитирующие на них вши дивергировали в. менее сильной степени, чем хозяева, и принадлежат целиком к одному семейству (Pediculidae), виды которого обособились на два подсемейства: Pedicinae (несколько видов *Pedicinus*) и Pediculinae (разные виды рода *Pediculus* и 2 вида *Phthirus*). Pedicinae свойственны сем. мартышек, Pediculinae — остальным трем семействам. Вши последних дивергировали очень медленно, образовав у трех семейств хозяев лишь разные виды рода *Pediculus* (*P. oblongus* у гиббона, *P. schdffi* у шимпанзе и *P. humanus* у человека). До сих пор параллельная эволюция вшей и их хозяев прослеживается очень хорошо и просто. Своего рода загадку представляет собою, однако, открытие человеческой вши и особых (хотя и чрезвычайно близких к человеческой вши — *Pediculus rnjobergi*) видов из рода *Pediculus* на южноамериканских обезьянах из подотряда широконосых. Трудность объяснения заключается в том, что широконосые с эоцена живут географически изолированно от узконосых, тогда как сам род *Pediculus* сложился у узконосых лишь в олиго-

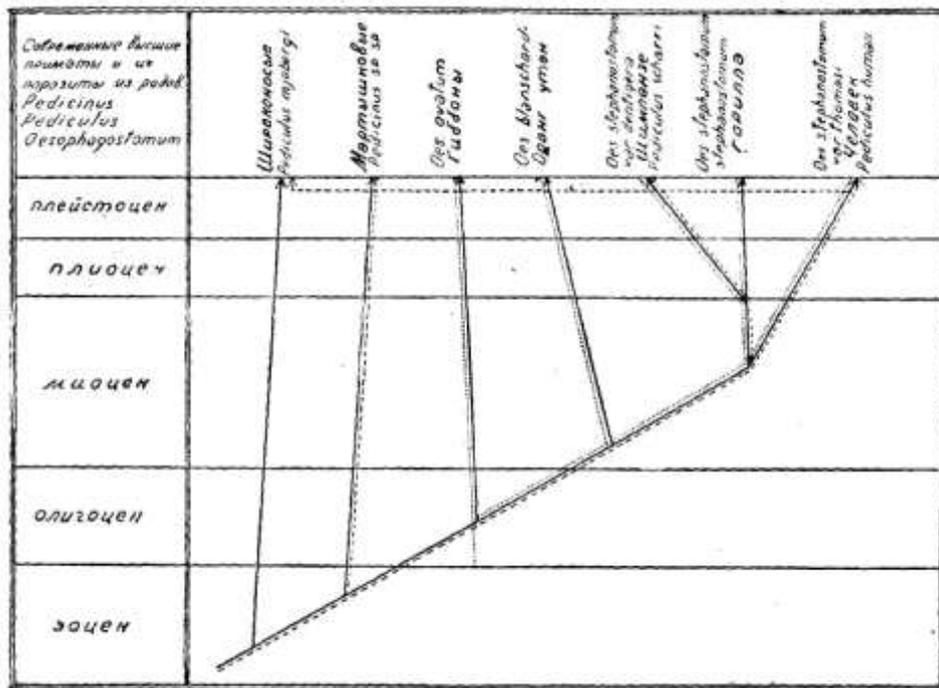


Рис. 59. Схема эволюции нрматод рода *Oesophagostomum* и вшей сем. Pediculidae, паразитирующих ва обезьянах и человеке. Сплошная линия показывает эволюцию хозяев, пунктирная — видов *Oesophagostomum*, прерывистая линия обозначает развитие вшей из родов *Pediculus* и *Pediculus* (из Р у б ц о в а , изменено).

цене. Таким образом, единственным объяснением этого явления оказывается принятие вторичного перехода в Южной Америке человеческой вши с человека на тамошних обезьян. В таком случае дальнейшая выработка особых видов *Pediculus* на широконосых обезьянах из первоначального материала, т. е. человеческой вши, должна была идти весьма быстро, так как остатки человека появляются в Южной Америке лишь после палеолита.

Вышеупомянутый автор, Ф е р р и с, находит доказательства параллелизма эволюции вшей и их хозяев в значительном совпадении числа разных филогенетических ветвей паразитов и хозяев. При наличии всего 220 видов вшей они распределены на 215 родах хозяев. Вши объединены Ф е р р и с о м в 34 рода, а хозяева принадлежат к 30 семействам. Вши группируются в 7 подсемейств, а их основные хозяева относятся к 7 отрядам. Этот подсчет говорит о параллелизме эволюции и о более медленной дивергенции паразитов по сравнению с хозяевами, как это видно из более высокого ранга систематических категорий хозяев.

Разрешим себе еще один пример, касающийся инфузорий из семейства Ophryoscolecidae, встречающегося в желудке жвачных. Ophryoscolecidae принадлежат к отряду инфузорий Spirotricha, подотряду Entodiniomorpha, куда, кроме того, относится другое крупное семейство, Cycloposthiidae, из кишечника непарнокопытных.

Семейство Ophryoscolecidae содержит приблизительно десяток родов с сотней видов, распределенных между разными жвачными; часть указанных родов и видов узко специфична, другие широко распространены у разных хозяев, особенно, у домашних животных.

В морфологическом отношении различные формы Ophryoscolecidae располагаются в следующий ряд этапов постепенно усложняющегося строения.

Низшая ступень организации: род *Entodinium* — одна зона ресниц, одна сократительная вакуоль, скелета нет, ядро простой колбасовидной формы, хвостовые шипы слабо развиты.

Следующая ступень: род *Anoplodinium* — две зоны ресниц, две вакуоли, скелета нет, ядро иногда сильно вытягивается и сгибается, шипы слабо развиты.

Третья ступень усложнения: род *Eudiplodinium* — две зоны ресниц, две вакуоли, скелет слабо развит, шипы также.

Четвертая ступень усложнения: роды *Epidinium*, *Opisthotrichum*, *Ostracodinium* — две зоны ресниц, 2 — 4 вакуоли, скелет в виде 1—3 широких пластин, шипы сильнее развиты.

Пятая ступень усложнения: роды *Polyplastron*, *Caloscolex*, особенно *Ophryoscolex* — две зоны ресниц, много вакуолей, часто образующих вокруг тела венчики, скелет в виде 3—5 пластинок, хвостовые шипы развиты сильно, иногда образуя несколько концентрических венцов.

Этапы эти, как видно, выражаются в увеличении числа ресничных дуг и сократительных вакуолей, в усложнении формы ядра, в появлении и усилении скелетных пластин, наконец, в появлении и усиленном развитии хвостовых шипов (рис. 60).

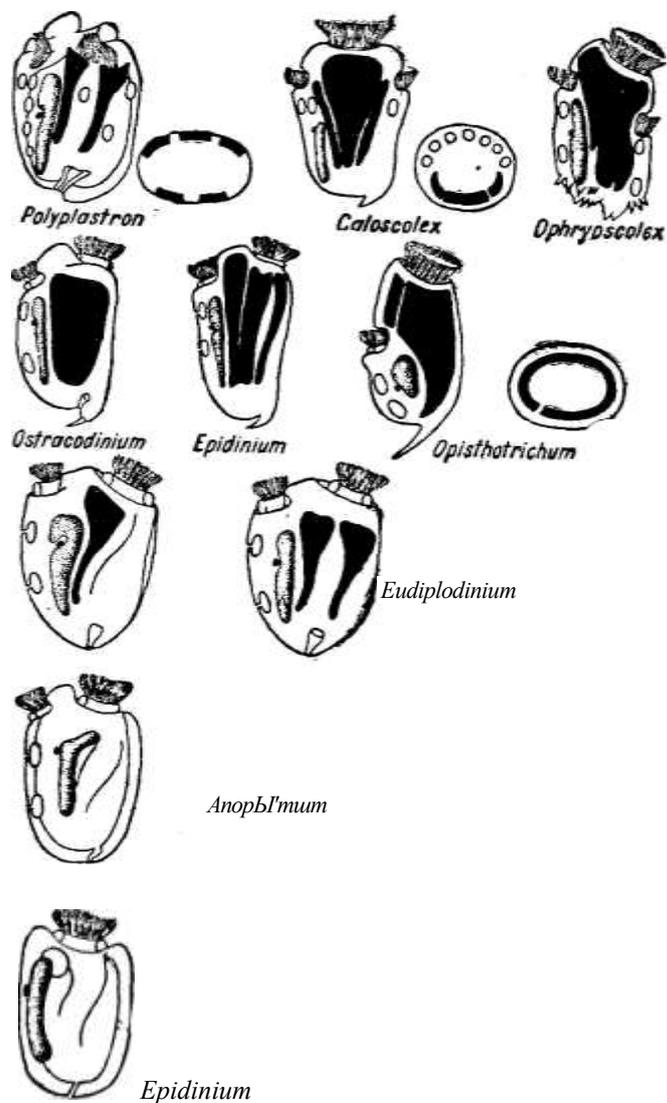


Рис. 60. Схема градаций морфологического усложнения инфузорий семейства Ophryscolecidae (оригинал).

На основании добытых, главным образом нами, данных, мы сейчас можем составить представление о развитии Ophryscolecidae в следующих главных ветвях парнопалых копытных: в семействе верблюдов из подотряда Tylopoda и в семействах оленей (Cervidae) и быков (Bovidae — быки, бараны, козы и антилопы) из подотряда Ruminantia. Инфузории семейств оленьков, вилорогов и жирафов остаются еще неизученными.

Рассматривая составленное нами по Р о м е р у («Палеонтология позвоночных», 1933) филогенетическое дерево исследованных нами трех семейств, мы видим положение в истории земли точек расхождения друг от друга различных систематических групп жвачных. Учитывая далее распространение у разных жвачных родов и видов Ophryscolecidae, специфичных для отдельных групп хозяев,

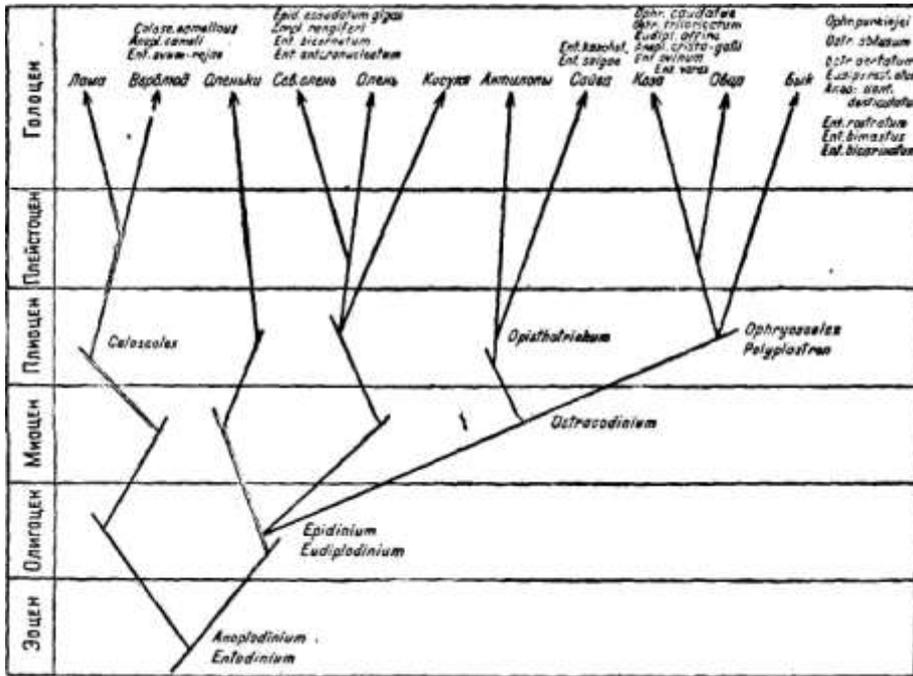


Рис. 61. Схема эволюции инфузорий сем. Ophryoscolecidae в желудке различных жвачных (оригинал).

*

мы можем получить довольно ясное представление о времени появления и дивергенции соответственных паразитов.

Так, у верблюдов специфичными являются род *Caloscolex*, один вид рода *Entodinium* (*E. ovum-rajae*) и один вид *Anoploplodinium* (*A. cameli*). Из этого вытекают два обстоятельства. Во-первых, роды *Entodinium* и *Anoploplodinium*, общие Tylopoda и всем Rasoга, должны были заложиться еще до того, как произошло расхождение этих двух ветвей жвачных, т. е. в эоцене. Интересно, что с этим согласуется примитивность данных родов они относятся к первому и второму этапам вышеприведенной нами шкалы. Другие роды Ophryoscolecidae в эоцене еще не сформировались. Что касается рода *Caloscolex*, специфичного для верблюдов, то точно определить время его возникновения невозможно, но судя по тому, что одинаковые с ним по сложности строения роды *Opisthotrichum* и *Ophryoscolex* развились, повидимому, в плиоцене, сюда можно отнести и закладку данного рода.

В пределах подотряда Rasoга, помимо уже упомянутых *Entodinium* и *Anoploplodinium*, видами, специфичными, с одной стороны, лишь для Cervidae, с другой стороны только для Bovidae, обладают еще роды *Eudiplodinium* и *Epidinium*. Судя по этому, данные два рода должны были сформироваться еще до того, как разделились указанные два семейства, т. е. (см. рис. 61), вероятно, в олигоцене.

Специфичные виды рода *Ostracodinium* отсутствуют в сем. оленей, но имеются у всех групп Bovidae. Рассуждая уже примененным нами ранее способом, мы должны считать, что род *Ostracodinium* дифференцировался уже после отделения ствола оленей от ствола Bovidae, но еще до распада последнего на антилоп и на козо-барано-быков, т. е., судя по всему, в миоцене.

Наконец, род *Opisthotrichum* констатирован лишь у некоторых антилоп, тогда как роды *Polyplastron* и *Ophryoscolex* лишь у козо-барано-быков; поэтому все эти роды должны были возникнуть лишь после разделения Bovidae на антилоп и прочие группы, т. е. в конце миоцена — начале плиоцена. Наиболее позднее появление этих трех родов опять-таки очень хорошо увязано с значительной сложностью их организации (4-й и 5-й этапы морфологической эволюции). В пределах козо-барано-быков род *Ophryoscolex* дал виды, специфичные для быков (*O. purkinjei*) и для козо-баранов (*O. caudatus*); очевидно эти виды возникли лишь в конце плиоцена или в плейстоцене. К тому же времени следует относить и ряд видов и подвидов других, более просто организованных родов Ophryoscolecidae, а именно таких видов, которые узко специфичны для определенных видов Rasoга. Таковы, например, *Entodinium anteronucleatum*, *E. bicornulum*, *Anoploplodinium gan-giferi*, *Epidinium ecaudatum gigas* у северного оленя; *Entodinium saigae* и *E. kazhstanicum* у сайги; *Entodinium ovinum*, *E. vorax*, *Anoploplodinium crista-galli*, *Ostracodinium triloricatum* у козо-баранов и свыше десятка видов других разных родов у быка. Все это детища плиоцена или плейстоцена.

Пример с инфузориями жвачных представляет интерес в том отношении, что, по сравнению с предыдущими, обладает некоторыми особыми чертами. В примерах с *Oesophagostomum* и с вшами человека мы имели дело с эволюцией одно-

го-двух близких родов. В случае с Ophryoscolecidae нам удастся, до известной степени, развернуть развитие целой фауны, слагающейся из десятка (по К о ф о и д у даже из двух десятков) родов с сотней видов и двумя сотнями разновидностей. Далее, этот пример показывает, что сопряженность и параллелизм развития паразитов с эволюцией хозяев нельзя понимать слишком узко и прямолинейно. Дело в том, что у Ophryoscolecidae видообразование идет в весьма больших размерах даже без той стимуляции этого явления, которую дает дивергенция вида хозяина на новые виды. У жвачных в пределах одного вида хозяина наблюдается образование целых букетов специфичных видов и разновидностей инфузорий. Так, например, у быка встречаются свыше 20 хороших видов рода *Entodinium*, в том числе 5 видов узко специфичных, т. е. по всей видимости возникших в пределах рода *Bos*; у северного оленя 3 специфичных вида *Entodinium* и т. д. Таким образом эволюция паразитов, по крайней мере в пределах одного рода, может идти не только вверх по филогенетическому дереву их хозяев (т. е. по мере дивергентной эволюции последних), но и вширь, т. е. у одного и того же вида хозяина, чем в дальнейшем увеличиваются возможности и родовой дивергенции паразитов.

Наконец, следует отметить, что филогенетический параллелизм выражен и доказуем далеко не всегда, так как часто у близких между собою хозяев паразиты могут быть весьма различны, и наоборот. С правилом параллелизма обстоит в этом отношении дело так же, как с биогенетическим законом. Общая распространенность этого закона признается в той или иной мере всеми, а ярких и далеко прослеживаемых случаев его вовсе не так много.

Чтобы не ходить за новыми примерами, иллюстрируем несоответствия в эволюции паразитов и хозяев на уже рассмотренных нами группах, а именно на оводах, подробно анализированных в этом смысле Р у б ц о в ы м (1939, 1940) и на инфузориях жвачных. Так, близкие виды кожного овода *Hypoderma* встречаются с одной стороны на оленях, с другой стороны на лошади и осле. Кожный овод человека в Южной Америке, *Dermatobia hominis*, встречается, кроме того, на домашнем скоте и на хищниках. Далее, носоглоточные овода одного и того же подсемейства Oestrinae паразитируют на свиньях, гиппопотамах, лошадях, оленях, антилопах, овцах, верблюдах и даже на кенгуру.

Недостаток места не позволяет нам остановиться на выяснении экологических и исторических причин, которыми, согласно Р у б ц о в у , может быть объяснено такое беспорядочное распространение многих паразитов, но факт отсутствия параллелизма в эволюции паразитов и хозяев здесь налицо.

Точно так же в семействе инфузорий Ophryoscolecidae выделяется особый род *Cunhaia* с единственным видом *C. curvata*, который, если можно так выразиться, ни с того ни с сего, является специфичным для южноамериканской, морской свинки *Cavia aperea*. Другой род, *Troglodytella*, того же семейства, развился в кишечнике африканских человекообразных обезьян, шимпанзе и гориллы. Итак, в семействе Ophryoscolecidae, наряду с общей массой форм, приуроченной к копытным, имеются отдельные «дезертиры», ушедшие на хозяев других отрядов: грызунов и обезьян.

Резюмируя все сказанное об эволюции видов паразитов, можно прийти к следующему выводу. Теоретически рассуждая, эволюция паразитов, а особенно паразитов более или менее специфичных по отношению к какому-нибудь определенному хозяевам, должна бы идти в общем параллельно эволюции хозяев, но с некоторым запозданием в дивергенции систематических единиц со стороны паразитов. Действительность во многих случаях оправдывает это теоретическое построение.

Однако, значительно чаще под влиянием самых различных причин, как-то: географической изоляции, вымирания хозяев и связанного в этом перехода паразитов на других животных, обмена фаунами (см. стр. 263) и т. д., параллелизм в эволюции паразитов и хозяев нарушается или частично, или даже полностью.

ГЛАВА VII

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПАЗАРИТОВ К ИХ ОБРАЗУ ЖИЗНИ (ЧАСТЬ 1-я)

Нигде в животном царстве не сказываются с такой силой приспособительные потенции организмов, как у паразитов. Приспособления паразитов к их специфическому образу жизни настолько многочисленны и разнообразны, что мы остановимся лишь на главных категориях их, сгруппировав изменения по тем системам органов, которые ими затрагиваются. При этом сплошь и рядом приспособления одной и той же системы у эктопаразитов и эндопаразитов носят совершенно различный характер.

Общая форма тела

Эктопаразиты. Общей чертой самых различных эктопаразитов является сплющивание тела в дорзовентральном направлении, способствующее лучшему прикреплению к телу хозяина. Для доказательства этого достаточно привести такой длинный ряд форм, как *Trichodina*, *Chilodon*, *Kerona* (с гидры) из инфузорий, все Trematodes Monogenea, *Malacobdella* из немертин, Myzostomida, Hirudinea, Branchiura, клещи, клопы, вши и т. д. Присматриваясь к этим животным (рис. 62, 12) можно заметить, что их уплощенная форма тела имеет в разных группах разное происхождение. У одних паразитов их плоская форма тела унаследована от свободно живущих предков и явилась одним из факторов, облегчивших данному организму переход к паразитическому образу жизни. Таков, например, *Chilodon cyprini* с кожи карпов: свободно живущие виды того же рода имеют такую же уплощенную форму тела. Точно так же и инфузория *Kerona* уплощена подобно всем прочим брюхохоресничным инфузориям (*Hydrotricha*). Значит, здесь сплюсненность тела имеет до-паразитарное происхождение. Такого же происхождения и листовидная форма тела Trematodes, так как они ведут свое происхождение от плоских *Luibellaria*. У сосальщиков отсутствие влияния образа жизни на происхождение плоской формы тела видно, между прочим, и из того, что плоскими среди них являются не только эктопаразиты, но и эндопаразиты, хотя они нередко живут в таких условиях, например в узких протоках желез (*Fasciola hepatica*), где цилиндрическая форма тела, казалось бы, выгоднее плоской. Следовательно, и у Trematodes мы имеем лишь наследование сплюсненной формы тела от свободно живущих предков.

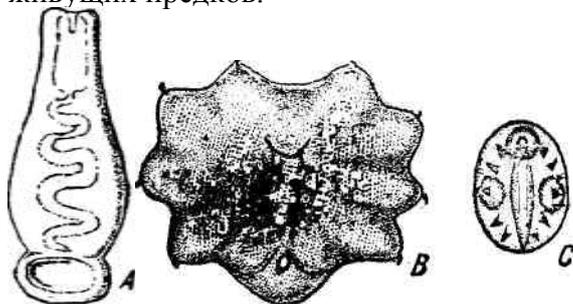


Рис. 62. А — немертина *Malacobdella grossa*, паразитирующая в полости мантии двустворчатого моллюска *Syrngne*; на заднем конце имеется хорошо развитая присоска; В и С — *Myzostoma jmhimi* в своей женской (В) и мужской (С) фазе. У В по краям тела видны измененные пароподии; маленький самец (мужская фаза) сидит позади на теле женской особи. Фигура С изображена при большем увеличении чем В (по Ц е л л е р у).

Иное положение занимают *Malacobdella*, *Myzostomida*, *Hirudinea*, *Branchiura*, ибо их ближайшие свободно живущие родичи не обнаруживают сплющивания тела.

В громадном большинстве случаев, как сказано, сплющивание происходит в дорзовентральном направлении, что и наиболее выгодно в смысле плотного прилегания к телу хозяина. Латеральное сплющивание наблюдается лишь у блох и связано, вероятно, с выгодностью сжатой с боков формы тела для животных, движущихся в узких промежутках между волосами, которые густо покрывают тело млекопитающих, этих преимущественных хозяев блох.

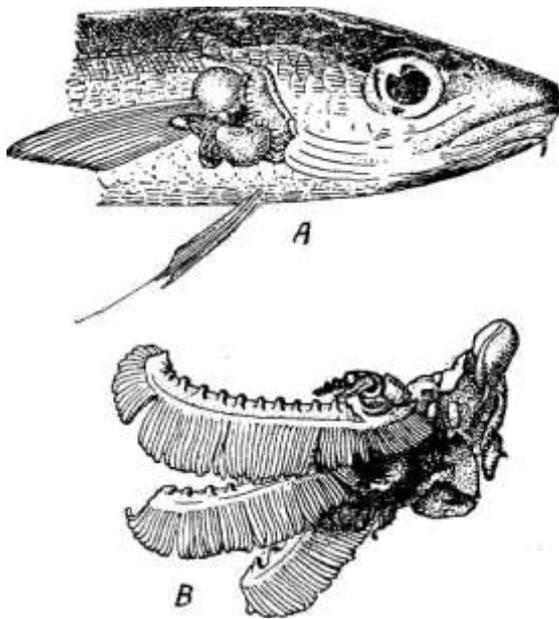


Рис. 63. *A* — самка *Lernaeocera branchialis* на жабрах наваги; жаберная крышка удалена; *B* — две *Lernaeocera* с спирально закрученными яйцевыми мешками на жабрах трески (по Д о г л ю).

Что касается до укороченности или вытянутости тела у эктопаразитов, то скорее наблюдается тенденция к укорачиванию животного. Правда, пиявки, *Ichthyotomus* среди *Polychaeta*, *Penella* и некоторые другие паразитические *Copepoda* не короче своих свободных сородичей.

Однако *Malacobdella* и *Myzostomida* определенно короче свободных немертин и полихет, а клещи и *Branchiura* тоже имеют короткое, широкое тела. В гармонии с укорачиванием тела находится нередко наблюдаемое у эктопаразитов (а также и у эндопаразитов) сглаживание метамерии у сегментированных паразитов. Так, все *Myzostomida* в сильной степени утратили внешнюю членистость, резко отличаясь от своих богато расчлененных предков, *Polychaeta*. Далее, очень хорошо выражен процесс слияния сегментов у паразитических раков. Свободно живущие *Copepoda*, как известно, имеют ясно расчлененную грудь (кроме первого, слитого с головой сегмента) и брюшко. Между тем, у паразитических *Copepoda* имеется целый ряд переходов в направлении к полной редукции членистости. Начало этого ряда составляют формы, вроде паразитирующего на рыбах

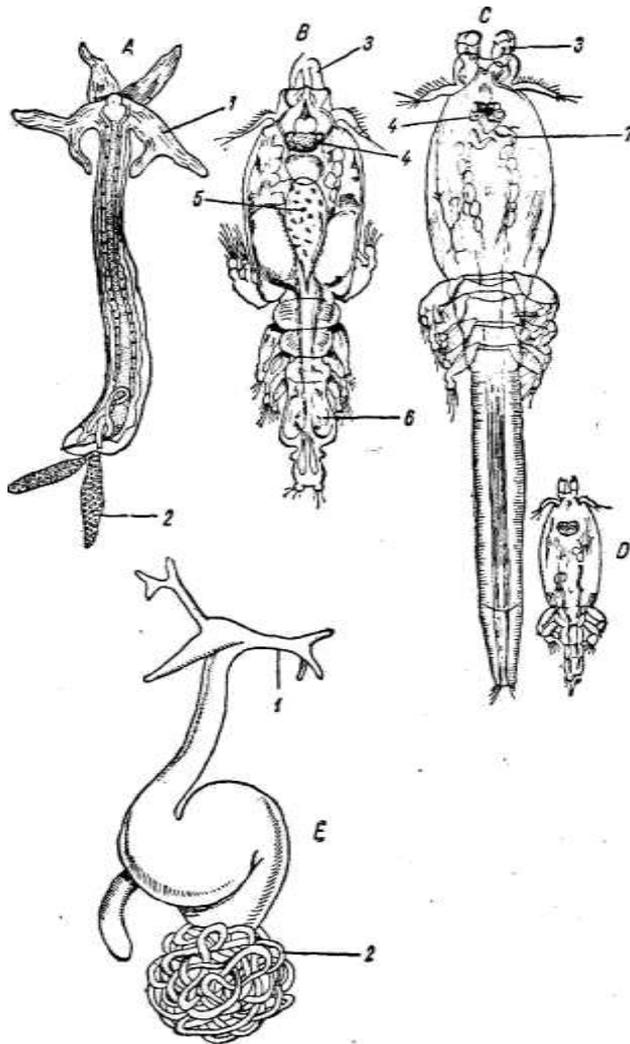


Рис. 64. *Lernaocera branchialis*, паразит тресковых и камбаловых рыб на разных стадиях своего развития.

A — взрослая самка с еще мало развитыми яйцевыми мешками; *B* — самец с жабер камбалы, при более сильном увеличении; *C* — не-оплодотворенная самка, с брюшной стороны; *D* — копепоидная свободно плавающая личинка; *E* — взрослая самка с вполне развитыми яйцевыми мешками. 1 — головные прикрепительные отростки, которыми паразит внедряется в тело рыбы; 2 — яйцевые мешки; 3 — антенны, служащие для прикрепления к покровам рыбы; 4 — глаз; 5 — кишка; 6 — сперматофорные карманы; 7 — челюстные ножки (по К л а у с у).

Ergasilus, тело которого так же богато расчленено, как у свободных циклопов. У *Caligidae* (рис. 55) с головой сливается уже четыре сегмента, генитальный сегмент брюшка сильно разрастается, а остальное брюшко вообще не расчленено. Кроме того, основание каждой антеннулы образует по присосочке (*lunula*), а все тело сильно уплощается и расширяется (признак подвижного эктопаразитизма). Наконец, у *Lernaecidae* и *Lernaerodidae* (рис. 63 и 64) все брюшко расчленено или не расчленено, генитальный сегмент его крайне разрастается, а все остальное тело у взрослых самок вполне утрачивает членистость и становится мешковидным. Самцы и неполовозрелые самки обоих последних семейств сохраняют еще облик свободных *Copepoda*, оставаясь долгое время на копепоидной стадии развития. В таком виде происходит оплодотворение, после которого самцы умирают, а самки претерпевают характерные изменения и редукции. Иногда тело паразитирующих на рыбе *Copepoda* сохраняет вытянутую форму (*Philichthys*, рис. 65), но конечности его сильно редуцируются, да и членистость становится менее ясной.

Крайнюю степень влияния паразитизма обнаруживает *Xenocoeloma* (рис. 65), у которого тело совсем не расчленено и имеет вид цилиндра с закругленными концами. Параллельно с исчезновением членистости у ряда вышеперечисленных *Copepoda* происходит прогрессирующая редукция конечностей, которые совсем исчезают у *Xenocoeloma*.

Еще более резкую картину утраты членистости дают паразитические усоногие *Peltogaster* и *Sacculina*, тело которых имеет вид округлого или овального мешка. Это не удивительно, ибо во время развития (см. стр. 32) ципривидная личинка этих раков отбрасывает все брюшко и всю грудь, сохраняя только головной отдел, из которого формируется тело половозрелого паразита.

Такой же ряд форм можно подобрать и среди паразитических *Isopoda* (рис. 65, 70), начиная с еще богато расчлененных *Cymothoidae* с жабер рыб и кончая паразитами из жаберной полости десятиногих раков. Самки этих паразитов, относящихся к семействам *Woridae* и *Entoniscidae*, испытывают сильную деформацию тела и слияние члеников его

между собой. Самцы же этих Isopoda в значительно большей степени сохраняют расчлененность тела, хотя и паразитируют вместе с самками, иногда прицепляясь к телу последних. По-видимому, большая деформация самок зависит от переполнения их тела многочисленными яйцами: Интересно, что некоторые Isopoda (*Cyprmiscus cypridinae*, рис. 65) приспособляются при этом к паразитированию на очень мелких рачках более примитивного, чем они сами, отряда Ostracoda.

Утрата членистости видна и на видоизмененных паразитизмом потомках! Polychaeta, а именно на Myzostomida (рис. 62). Поселяясь на теле морских лили и других иглокожих или эндопаразитируя в них, Myzostomida теряют главную характерную внешнюю черту кольцецов: длинное, поделенное насечками на многочисленные сегменты тело. Тело Myzostomida укорачивается, но расширяется,

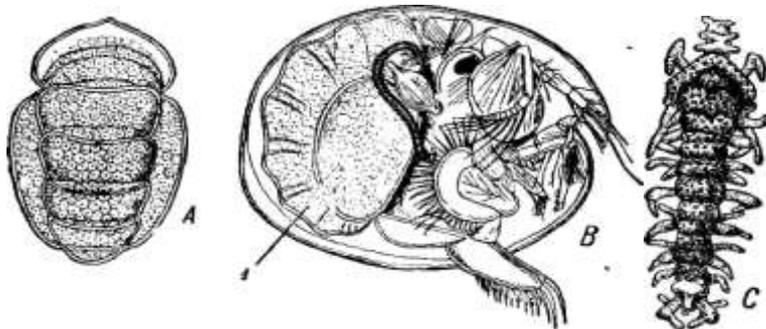


Рис. 65. А — *Cyproniscus cypridinae* (Isopoda), паразитирующий на *Cypridina* (Ostracoda), самка; В — самка *Cyproniscus* (1), сидящая на *Cypridina* (2) в раковине последней; С — *Philichthys xiphia* (Сорерода), паразитирующий в полостях лобных костей меч-рыбы (из К ю к е н т а л я).

становится плоским и почти дисковидным. Следы членистости сохраняются в виде пяти пар сильно измененных параподий и в некоторых чертах внутренней организации (несколько пар метанефридиев, иногда несколько ганглиев брюшной нервной цепочки). Параподий Myzostomida сильно укорочены и превращены в крючки, спрятанные в особых влагалищах, т. е. и здесь переход к паразитизму сопровождается редукцией конечностей.

Эндопаразиты. Гораздо труднее найти закономерности, управляющие изменением формы тела эндопаразитов, тем более что эти изменения следуют разными путями у кишечных паразитов и у внутренностных.

Кишечные эндопаразиты. В общем, кишечные обитатели скорее имеют тенденцию к удлинению, чем к укорачиванию тела. Это удлинение может быть связано с постоянным механическим воздействием тока пищи, вытягивающего паразитов в определенном направлении. В этом отношении мы имеем явную конвергенцию у самых различных групп кишечных паразитов. Сильная вытянутость тела наблюдается у многих кишечных грегаринов (*Porospora gigantea*, *Nina gracilis*, *Sele- nidium* и др.), у многих инфузорий *Astomata* (*Hoplitophrya*, *Mesnilella* и др.). Сестодес ясно выражают эту особенность, да и у скребней она нередко хорошо выражена! (*Macracanthorhynchus*, *Moniliformis*, *Echinorhynchus gadi* и др.).

Это вытягивание тела сопровождается нередко другим явлением, довольно распространенным у кишечных паразитов, а именно известным расчленением тела в поперечном направлении (рис. 66). Расчленение на проглоттиды составляет характернейшую черту Cestodes, оно в некоторой степени намечено в виде перетяжек у скребней типа *Moniliformis* и у большинства Pentastomida. Кишечные грегарины также обнаруживают деление тела на протомерит и дейтомерит, а у некоторых форм, например, у описанной Леже (Lege r) *Taeniocytis тиаеу* некоторых грегаринов из кишечника крабов (*Merocystis*), дейтомерит опять-таки подразделяется на участки тонкими, нежными плазматическими прослойками. У интересного рода *Haplozoon* (представитель Peridinea, паразитирующий в кишечнике Polychaeta) то же свойство сказывается в делении тела на поперечные ряды клеток. Наконец, среди Nupermastigina из кишечника термитов удивительная *Cyclonympha strobila* подразделяется на участки серией опоясывающих ее колец жгутиков. Значение этого приспособления в разных случаях, невидимому, несколько различно. С одной стороны, оно предохраняет тело от разрыва; длинное узкое тело должно менее сопротивляться разрыву, чем тело, поделенное на участки перегородками, которые, быть может, играют роль скреплений. В других случаях, однако, а именно у *Haplozoon* и Cesto-des, имеется ясная связь между членистостью тела и размножением. У Cestodes пе-

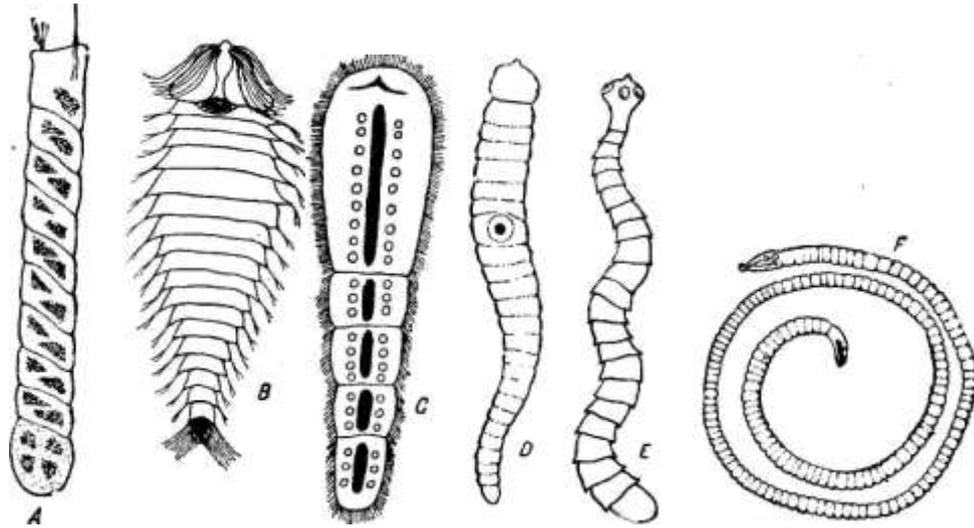


Рис. 66. Кишечные паразиты, имеющие членистую форму тела.

A — *Haplozoon* (Peridinea); *B* — *Cyclonympha strobila* (Hypermastigina); *C* — *Radiophrya* (Automata); *D* — *Taeniocystis mira*; *E* — Cestodes; *F* — *Oligacanthorhynchids* (Acanthocephala) (оригина)

риодически отделяются членики и группы члеников, наполненные зрелыми яйцами, у *Haplozoon* — поперечные ряды клеток размножения, которые по выходе из тела хозяина дают за свой счет маленьких жгутиконосцев.

Другая, сравнительно небольшая, категория кишечных паразитов ведет себя по отношению к стенкам кишки так же, как эктопаразиты по отношению к наружной стенке тела. Такова, например, *Giardia*, сплющенное тело которой вогнуто на одной стороне, причем этой вогнутостью паразит садится на свободные концы эпителиальных клеток кишечника. Сплющенное и расширенное тело многих Trematodes Digenea быть может имеет такое же значение.

Внутренностные паразиты подчиняются совершенно иным принципам формообразования. Полостные паразиты отрезаны от внешнего мира, гарантированы от отрыва от хозяина и в некотором смысле походят на яйцевые клетки хозяина по своим отношениям к окружающей среде. Соответственно с этим, многие полостные паразиты обладают приблизительно шаровидной формой тела (рис. 67). В отличие от вытянутых кишечных грегариин многие полостные грегарины (например *Diplocystis* из тараканов и ручейников) округлы; это же следует сказать о многих *Tetracotyle*, личинках сем. Strigeidae; теми же причинами можно, вероятно, объяснить шаровидную или овальную форму финн Cestodes, округло-овальную форму тела у нематоиды *Allantonema* из полости тела шмелей. Особенно ясна зависимость тела от локализации паразита у нематоиды *Tetrameres* (рис. 67), самка которой внедряется в стенку желудка птиц, тогда как самец сохраняет первичный способ паразитирования в просвете желудка. Самец остается вытянутым в длину, подобно прочим нематодам, тогда как у самки середина тела вздувается шаровидно.

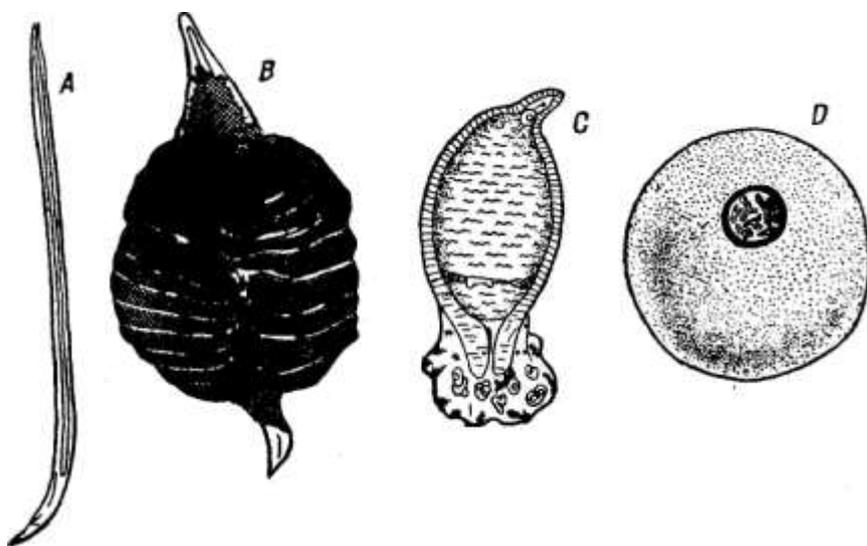


Рис. 67. Форма тела тканевых и полостных паразитов.

A и *B* — самец и самка нематоды *Tetrameres* из стенок желудка птиц; *C* — самка нематоды *Heterodera stiachi* из сахарной свеклы; *D* — грегарины *Diplocystis ptyrganeae* из полости тела *Ptyrganea grandis*.

Есть, однако, случаи, когда наблюдается тенденция к увеличению поверхности тела, очевидно, в целях всасывания пищи поверхностью тела. Среди полостных грегариин такова *Urospora maldaneorum* (рис. 49, 68), один из концов тела которой многократно дихотомизирует. Интересно и доказательно в смысле конвергирующего вли-

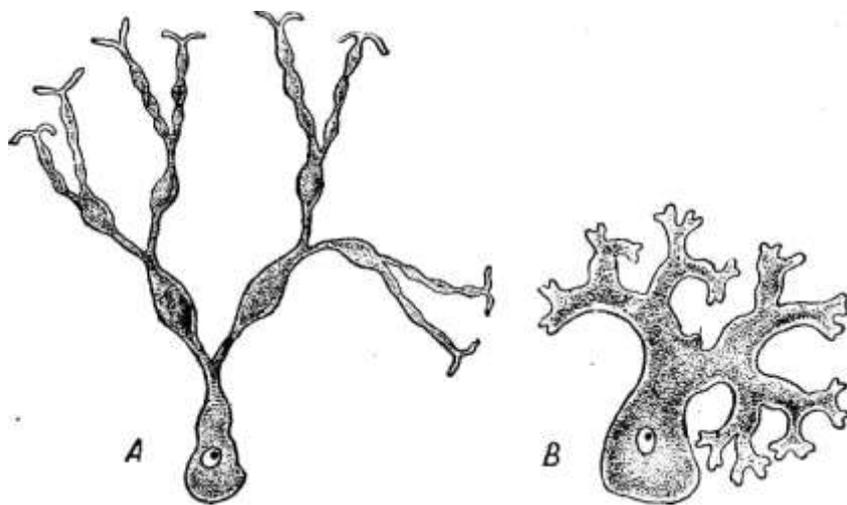


Рис. 68. Конвергентное развитие ветвистой формы тела у грегариин *Aikinetocystis*. (*A*) из дождевого червя и *Urospora maldaneorum* (*B*) из морских полихет (оригинал).

яния одинаковых экологических условий жизнь в полости тела кольчатых черве звучит другой пример среди грегариин, *Aikinetocystis singularis* (рис. 68). *Urospora* живет в полости тела морской полихеты *MaBlane*, *Aikinetocystis* в целоме дождевого червя *Eutyphaeus* и не имеет с предыдущей ничего общего, относясь к совершенно

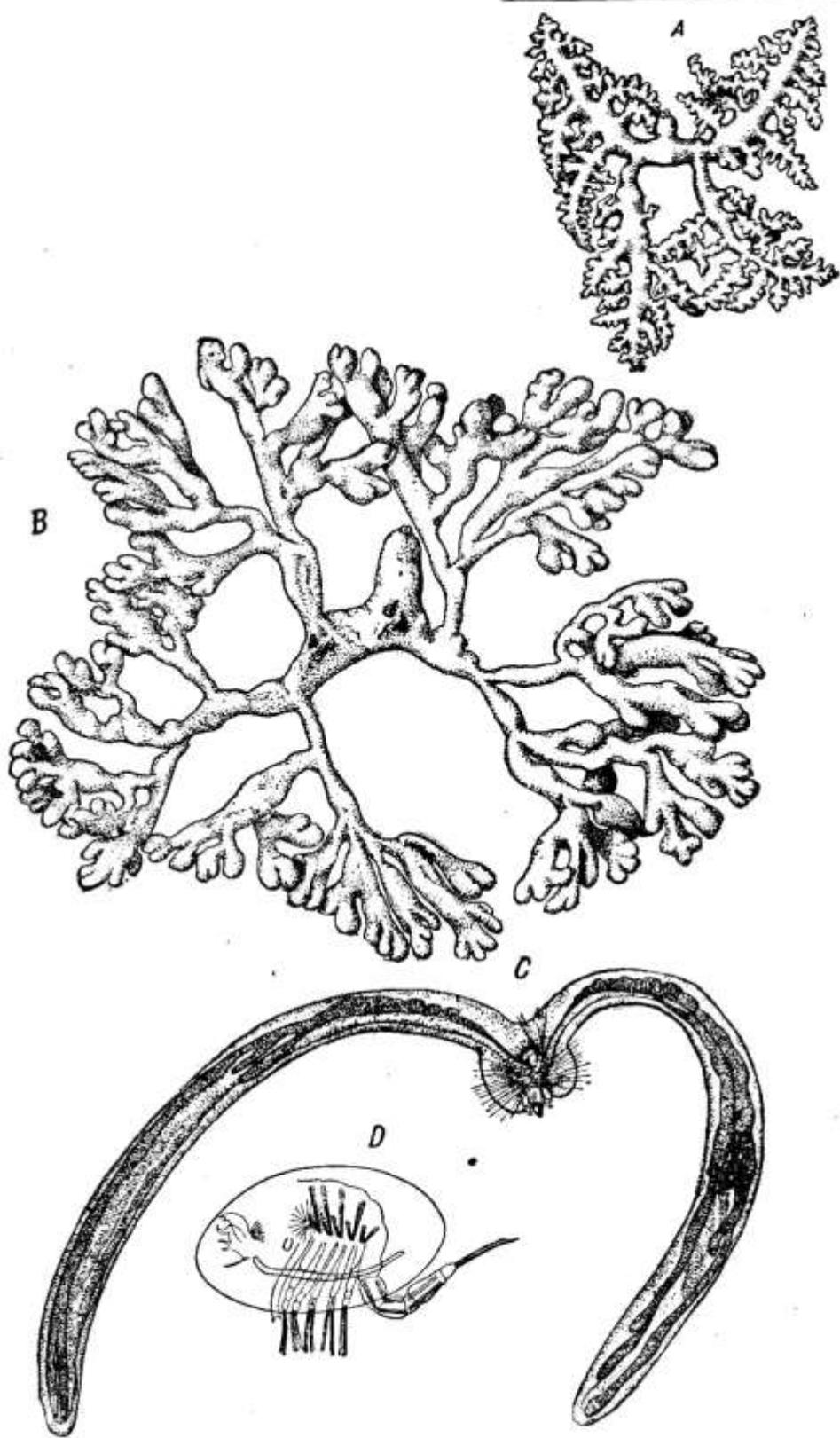


Рис. 69. *A и B* — две самки видов *Dendrogaster*: *D. astropecteni* и *D. dichotomus* (Dendrogasteridae из полости тела иглокожих); *C* — самец *Dendrogaster dichotomus*; *D* — личинка *Dendrogaster asteri-tola*, обладающая членистым, характерным для раков, телом и конечностями (*A—C* — по Вагину, *D* — по Книповичу).

другому семейству. Однако у обоих один конец тела закруглен, другой же многократно дихотомически ветвится. При этом в обоих случаях ветвление происходит в одной плоскости и совершается в одном случае три, в другом четыре раза. *Dendrogaster* (рис. 69), aberrантная форма низших раков из полости тела морских звезд, обладает сильно разветвленным телом, а также некоторые Entoniscidae (*Portunion*, рис. 70). Сильно ветвится и пузырчатая стадия некоторых Cestodes (*Sparganum*, некоторые виды *Multiceps*). Впрочем, здесь неправильная ветвистость быть может способствует внедрению паразита в ткани хозяина, так как эти паразиты локализируются в мускулатуре, печени и т. п.

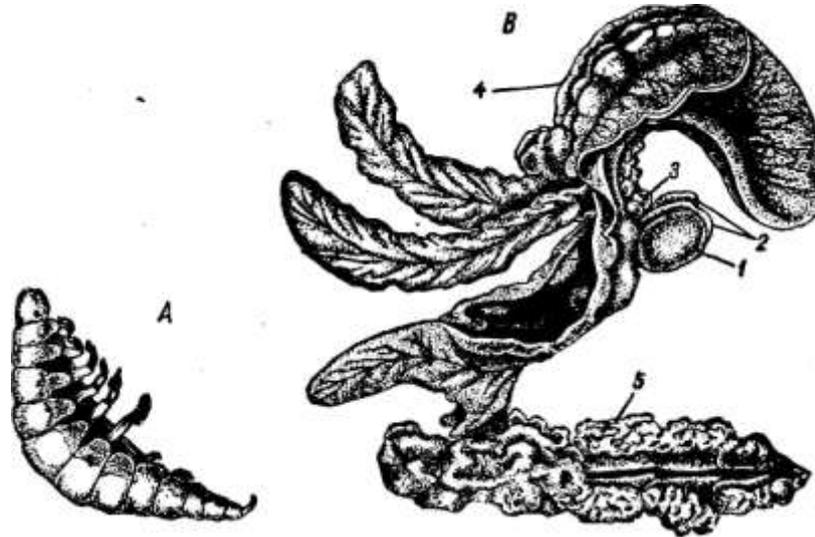


Рис. 70. Самец (А) и самка (В) равноногого рачка *Portunion*, паразитирующего в жаберной полости десятиногих раков.

1 — головной отдел; 2 — антенны и антеннулы; 3 — челюстные ножки; 4 — парные торакальные пластинки, прикрывающие выводковую камеру; 5 — брюшко с его пластинчатыми конечностями (из Ланга и Коллерп).

Размеры паразитов.

Общего для всех паразитов влияния их образа жизни на размеры животных не замечается. Но в тех случаях, когда такое влияние есть, оно сказывается в увеличении размеров тела при переходе к паразитическому образу жизни.

Особенно ясна эта связь в классе Nematodes. Длина большинства свободных нематод колеблется около 1 мм, среди наземных и пресноводных лишь немногие достигают 5—10 мм длины; среди морских свободных форм насчитывается несколько видов длиной до 3—5 см. Паразитические нематоды достигают значительно больших размеров как в среднем, так и в лице отдельных своих представителей. Половозрелые Mermithidae достигают 15 см. Среди паразитов крупных животных имеются настоящие гиганты; так, лошадиная аскарида (*Parascaris equorum*) имеет до 30 см длины, а *Dioctophyme renale* из почечных лоханок собаки — 1 м. Максимальную длину, а именно 1 м 20 см при толщине в 1,5 мм, имеет подожный паразит человека, ришта (*Dracunculus medinensis*).

Влияние паразитического образа жизни на размеры лучше всего доказывают факультативные паразиты *Ablonema*. Личинки этого червя из слизня *Aggou* достигают вдвое больших размеров, чем личинки, оставшиеся на свободе. Gordiacea, паразитирующие в течение всей личиночной жизни в насекомых, тоже иногда бывают до 150 см длины.

Крупными размерами отличаются и некоторые скребни, достигающие 70 см длины и довольно большой толщине. Trematodes, в общем, не крупнее свободно живущих Turbellaria, но Cestodes, ведущие свое происхождение от того же корня, достигают в некоторых случаях гигантской длины в 10 м (*Diphyllobothrium latum*), тогда как наибольшая длина Turbellaria измеряется 60 см.

Очень хороший пример паразитического гигантизма дают весогоногне рачки (Copepoda). Свободно живущие Copepoda большей частью не превышают 1 лжи только в редких случаях доходят до 1 см длиной (*Valdiviella*). Между тем, среди Copepoda, паразитирующих на рыбах, длина в 4—5 см не редкость (*Tracheliastes stellatus* с осетров), а самки некоторых видов *Penella*, паразитирующих на акулах, достигают даже общей длины в 30 см, принимая червеобразную форму.

Паразитарное увеличение размеров намечается и у некоторых групп простейших. Большинство свободно живущих инфузорий колеблется в своей длине между 50—100 м, редкие достигают 1—2 мм. В паразитической группе Entodiniomorpha из кишечника жвачных встречается целый ряд форм в 200—300 м (*Anoplodinium cameli*) и даже в 500 м длиной (*Eudiplodinium neglectum giganteum*), а *Elephantophilus* из кишечника слона доходит до

250—290 у. длины. Очень крупных размеров достигает и паразитирующая в кишечнике даманов инфузория *Pycnothrix*, длина которой может быть до 3 мм. В теле этой инфузории находят иногда проглоченными мелких личинок нематод.

Последний пример в интересующем нас вопросе дают живущие в кишечнике термитов представители жгутиконосцев из отрядов *Polymastigina* и *Hypermastigina*.

Среди большого разнообразия жгутиконосцев, которые живут в кишечнике термитов, встречаются мелкие виды, напоминающие по своему виду и размерам кишечных *Mastigophora* позвоночных. Таковы трихомонады, например *Trichomonas termitis*; размеры их — в пределах величин, которые известны для немногих свободно живущих *Polymastigina*,— 15-20 м. Судя по всему, от подобных исходных форм, широко распространенных у разных групп животных (у амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих) и ведут начало все разнообразные *Mastigophora*, для эволюции которых столь подходящим местом оказалась задняя кишка термитов.

В благоприятных условиях паразитизма произошло прежде всего сильное увеличение размеров животных, а кроме того, и чрезвычайное усложнение их строения. Некоторые паразиты термитов (*Gigantomonas*) вполне сохраняют еще структуру *Trichomonas* (три свободных жгутика, волнообразная перепонка, аксостиль), но увеличиваются в размерах до величин (70 лх), неизвестных среди прочих трихомо-над. Другие претерпели в течение длительной эволюции сложные изменения структуры и приобрели еще большую величину. Так, представители рода *Joenia* достигают 250 у, а некоторые *Trichonympha* — даже 450 у. длины. Какова была в данном частном случае причина особого увеличения размеров, решить трудно, но, по-видимому, в этом играла какую-то роль чисто клетчатковая диета большинства термитов. По крайней мере, в термитах той группы *Prototermitidae*, которые питаются грибами или смешанной пищей, жгутиконосцев очень мало или они отсутствуют вовсе, а размеры их очень малы.

Итак, мы приходим к выводу, что, в общем, неограниченное количество хорошо усвояемой пищи, всегда находящейся в распоряжении паразитов, очень часто приводит к увеличению размеров тела паразитических животных.

Интересно сделать некоторые сопоставления между размерами самих паразитов и величиной их яиц и личинок, т. е. их стадий размножения. Оказывается, что у всех эндопаразитов размеры тела не только не отражаются на размерах яиц и личинок, но, напротив, яйца эндопаразитов всегда характеризуются малыми размерами, даже по сравнению с яйцами свободно живущих организмов. Это зависит, с одной стороны, вероятно, от тенденции (см. стр. 132) к произведению возможно большего количества яиц, с другой стороны, от того обстоятельства, что мелкие яйца с большей легкостью осуществляют инвазию нового хозяина, с большей легкостью попадают в его организм. Эктопаразиты, у которых заражение происходит большей частью посредством активного отыскивания молодью паразита нового хозяина, не обнаруживают тенденции к уменьшению размеров яиц, как это можно видеть на *Monogenea*.

Окраска паразитов.

Вопрос об окраске паразитов надо рассматривать по отдельности для эндо и эктопаразитов.

Эндопаразиты. Общим правилом для внутренних паразитов является отсутствие пигментации, беловатый или слегка желтоватый цвет тела. Отсутствие пигментации есть следствие нахождения паразитов в темноте, как показывает аналогичная картина у многих пещерных или подземных животных. В тех случаях, когда эндопаразиты все же так или иначе окрашены, цвет их зависит не от пигментации покровов, как это бывает большей частью у форм, живущих на свету, но от окраски кишечника, запасных питательных материалов, яиц или от наличия дыхательных пигментов. Окраску кишечника в красный или черный цвет от свежей или перевариваемой крови обнаруживают некоторые сосальщики (*Polystomum* из мочевого пузыря лягушки, адолескарии *Clinostomum* с жабр рыб), некоторые нематоды. У большинства сосальщиков сквозь стенки тела просвечивают в виде желтоватых, рыжеватых или буроватых пятен желточники, причем красящее вещество носит жировой характер. Жировыми запасами в виде капель разных размеров бывают окрашены некоторые скребни, например, *Acanthocephalus anduillae* из карповых рыб в розовато-оранжевый цвет. У *Echinorhynchus salmonis* из кишечника сига наблюдается даже известное разнообразие в окраске. Одни экземпляры обычного для паразитов беловатого цвета, другие оранжевого (от жира), третьи темного, почти черноватого (судя по форме окрашенных образований, тоже от жира, только чем-то видоизмененного).

Оплодотворенные и окружившиеся оболочкой яйца многих гельминтов (сосальщиков, цестод, нематод) приобретают желтую, буроватую и даже черную окраску в зависимости от того, насколько оболочка успела отвердеть. Вследствие этого наполненная яйцами матка выделяется на фоне тела в виде окрашенного канала. Наконец, некоторые нематоды имеют розовую или даже яркокрасную окраску в связи с дыхательными функциями полостной жидкости. Розоватый цвет от присутствия гемоглобина имеет паразит кишечника рыб *Camallanus*, яркокрасным цветом обладают некоторые полостные и тканевые нематоды рыб, какова *Filaria sanguinea*; кроваво-красный цвет имеет громадная (до 1 м) нематода из почки собаки и других хищников *Dioctophyme renale*; таким же цветом обладают и личинки близких к *Dioctophyme* нематод *Eustrongylides*, инкапсулированные в мышцах

рыб. Во всех последних случаях пигмент зависит, по-видимому, от присутствия железа в полостной жидкости или тканях паразита и имеет дыхательное значение.

Эктопаразиты. С точки зрения окраски эктопаразиты не представляют каких-нибудь интересных закономерностей. Моногенетические сосальщики водных животных скрыты большей частью под жаберными крышками хозяев и не отличаются по цвету от эндопаразитов. Пиявки паразитические ничем особенным не отличаются по цвету от свободноживущих. Паразитические ракообразные или полупрозрачны или сероватого цвета с просвечивающими гонадами. У паразитирующего на жабрах рыб веслоногого рачка *Ergasilus* яйцевые мешки окрашены в синеватый цвет и внутри тела также имеются синие пигментные пятна.

Эктопаразитические насекомые, живущие на теле хозяев, не обнаруживают каких-либо особенностей в окраске. В общем можно только сказать, что у них всегда отсутствуют яркие и пестрые тона, часто украшающие свободно живущих насекомых. Имеются некоторые сведения, что пухоеды, паразитирующие на белого цвета птицах, светлее окрашены, чем пухоеды с хозяев темных цветов.

Все те насекомые, которые паразитируют лишь в личиночном возрасте (наездники, паразитические пчелы и осы, мухи-тахины, овода и т. д.) не отличаются особенно по окраске от родственных им свободноживущих форм. Оно и неудивительно, так как вся имагинальная стадия этих паразитов протекает на свету в обычных для всех насекомых условиях.

Органы прикрепления.

Органы прикрепления составляют одну из самых характерных особенностей большинства паразитов. Для поддержания существования паразит должен быть неразрывно связан с хозяином, и это обстоятельство дает толчок к развитию и усовершенствованию

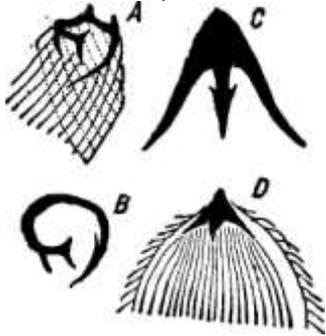


Рис. 71. Прикрепительные аппараты у Astomata.

A и B—*Intoschellina poljanskyi*; C — *Radiophrya lurnbriculi*; D — *Radiophr. hoplites* (из Хейсина).

ствованию прикрепительных аппаратов. При этом любопытно, что, несмотря на необычайно широкое распространение органов прикрепления в животном мире, устроены они сравнительно однообразно, что дает повод к развитию многочисленных конвергенции. В самом деле, два основных мотива, наблюдаемых в выработке органов прикрепления, это образование крючков или присосок. Оба эти типа органов прикрепления одинаково богато представлены как среди эктопаразитов, так и среди внутренних паразитов. Между тем, казалось бы, что набор органов прикрепления мог быть значительно разнообразнее. Почти совершенно не использован паразитами в качестве прикрепительных аппаратов тип клешней, или клешней, тип ножниц, или распорок.

В общем, весь комплекс паразитических животных дает следующие категории органов, служащих для прикрепления к хозяину.

Крючки — одна из самых распространенных форм органов прикрепления, встречающаяся, начиная с простейших, вплоть до насекомых. Среди Protozoa крючками обладают грегарины и инфузории. Многие из кишечногрегарины имеют венчик крючьев на эпимерите или иначе устроенные крючкообразные выросты. У неко-

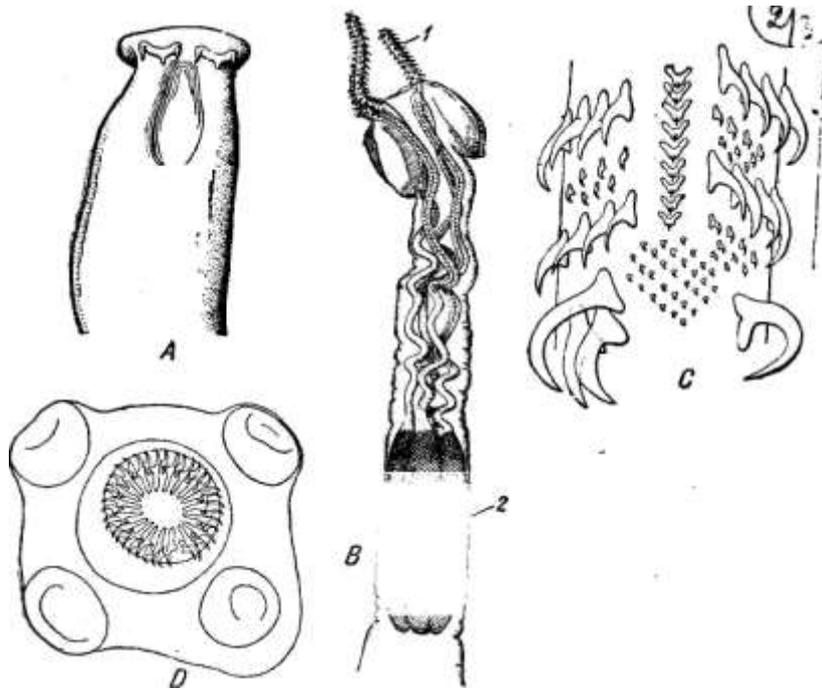
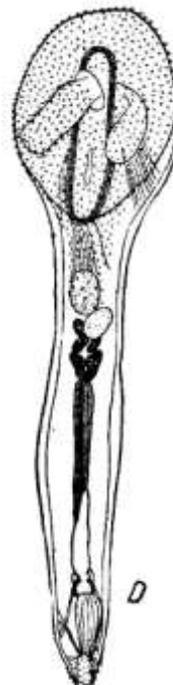


Рис. 72. Крючки на сколексах Cestodes.

А — головка *Trienophorus nodulosus* (Pseudophyllidea) с четырьмя **сложными** крючками (видны 2) и двумя присосками (видна одна); В — головка *Tetraarhynchus* (Tetraarhynchidea), паразитирующего в скатах; на головке имеются четыре длинных, усаженных многочисленными крючками подвижных хоботка (1), могущих втягиваться в особые мускулистые влагалища (2); С — участок хоботка *Tetraarhynchus*, усаженный крючками разной формы и размера; D — головка *Cysticercus pisiformis* (Cyclophyllidea с апикальной стороны для показа двойного венчика крючков (из К ю к е н т а л я)).

торых инфузорий (рис. 71) группы Astomata (*Hoplitophrya*, *Radiophrya* и др.) имеется на брюшной стороне переднего конца тела один подвижной крючок, служащий и для прикрепления, и для внедрения в эпителий. Trematodes Monogenea очень часто имеют крючки на заднем конце тела. Большинство крючки сидят венчиком на заднем конце тела, причем основным числом часто является 16 мелких крючков. Однако чаще 2-4 из крючков приобретают особенно сильное развитие, тогда как остальные остаются мелкими или частично редуцируются. Так обстоит дело у *Gyrodactylus* и *Dactylogyrus* с одной парой крупных, у *Tetraonchus* с двумя парами крупных крючков.



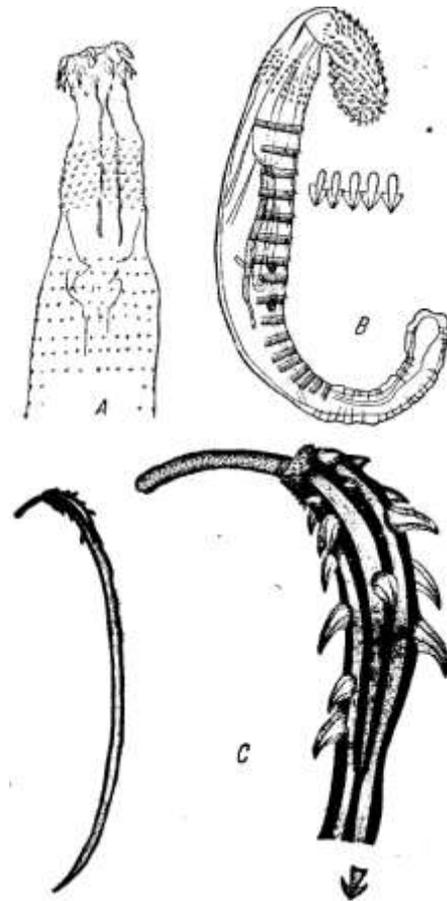


Рис. 73. Крючки Acanthocephala.

A — *Pallisentis umbellatus*, передняя половина животного с крючками на хоботке, шейке и на теле; *B* — *Serrisentis sociiglis*, самец; кр¹ — хоботковых и шейных крючков, имеются поперечные ряды крючков на одной (орюшной?) стороне туловища; *C* — *Rhadinorhynchus horridus*, справа передний конец тела при большем увеличении; *D* — *Corynosoma strumosum*, самец, кроме передних крючков, имеются крючки на заднем конце те-

ла, вокруг отверстия половой сумки (из Мейера).

У кишечных Trematodes настоящие крючки большей частью отсутствуют, и только у некоторых семейств, например Echinostomidae, на переднем конце тела развивается воротничок из крупных шипов, функционирующих как крючки. Эти шипы вырабатываются из мелких шипиков, которые у довольно многих Digenea в большом количестве рассеяны в кутикуле. В классе Cestodes (рис. 72) намечается в отношении крючков следующая группировка форм. Одни лентецы (Pseudophyllidea, часть Cyclophyllidea) обходятся в качестве органов прикрепления только присосками, прочие же, кроме присосок, имеют еще разным образом расположенные крючья. Изредка крючки лежат в небольшом числе прямо на поверхности головки *Triacriophorus*, Tetraphyllidea. Гораздо чаще крючки сидят в виде простого или двойного венчика на особом хоботке, занимающем центр передней поверхности головки (Cyclophyllidea); изредка хоботок усажен несколькими венчиками мелких крючьев (*Dipylidium caninum*). Наконец, у Tetrarhynchidea из кишечника акул и скатов сколекс снабжен четырьмя очень длинными хоботками, которые могут вворачиваться в мускулистые влагалища. Каждый хоботок снабжен сложной системой многочисленных крючков. Крючки имеют разную величину и форму и могут смотреть загнутым концом то вперед, то назад, вследствие чего хоботок Tetrarhynchidea является очень эффективным органом прикрепления.

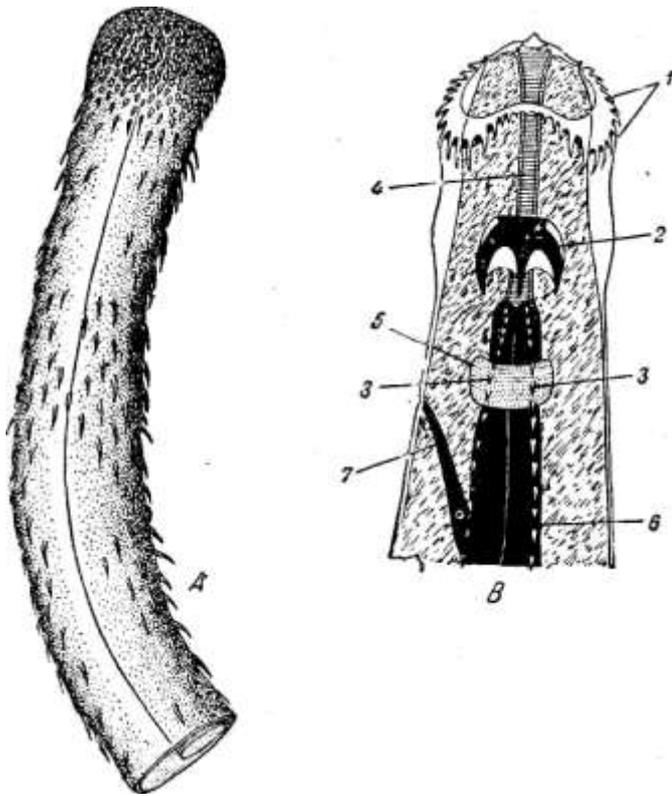


Рис. 74. А — передний конец *Hystrichis varispinosus* f(Dioctophymata) с многочисленными крючками, из кишки *Mergus senator*, В — передний конец *Seuratia shipleyi* (Acuariidae) сбоку.

Виден воротничок околоротовых крючков (1), один из двух мощных, трехзубчатых боковых крючков, (2) а два ряда коротких шипов (3); 4 — пищевод; 5 — нервное кольцо; 6 — средняя кишка; 7 — выделительный канал с выделительным отверстием (из К ю к е н т а л я

Наконiec, иногда (*Davainea*, *Proteocephalus oscuhtus* передняя присоска) внутренняя поверхность присосок бывает покрыта многочисленными мелкими, легко отпадающими Крючками.

Интересно, что даже у тех форм, которые во взрослом состоянии являются невооруженными, личинка онкосфера обладает 6—10 крючками (*Diphyllobothrium*, *Amphilina*). У вооруженных форм эти личиночные крючки так же, как и у невооруженных, имеют провизорный характер, и окончательное вооружение возникает вне связи с ними.

У скребней (*Asapthoscephala*, рис. 73) крючки служат в качестве единственных органов прикрепления. Крючки расположены на торчащем вперед хоботке в виде нескольких венчиков; в самом простом случае таких венчиков три (*Neoechinorhynchus* и др.). Только у одного вида скребней (*Apororhynchus hemignathi*) крючков совершенно нет. У некоторых родов (*Corynosoma* и некоторых других), кроме хоботка, крючки, хотя и проще устроенные, имеются и на большей или меньшей части остального тела. Весьма возможно, что хоботковые крючья представляют результат сильного развития мелких кутикулярных крючков, или шипов, некогда покрывавших все тело скребней, но исчезнувших повсюду, кроме хоботка. Сильнее всего развито вооружение у рода *Khadino-rhynchus*.

У Nematodes (рис. 74) крючковидные органы прикрепления развиваются сравнительно редко. Мы находим хорошо выраженные крючковидные шипы у некоторых Dioctophymata, например у *Hystrichis*, где они покрывают переднюю треть тела. Пара трехзубых крючков имеется у *Seuratia* из Acuariidae; передний венчик головных сосочков получает крючковидный характер у *Eustrongylides* (Dioctophymata). У Hirudinea крючков нет. У паразитических моллюсков крючки неизвестны.

Среди Arthropoda мы довольно часто встречаем крючковидные аппараты, здесь они в громадном большинстве случаев являются не простыми выростами тела, а более или менее сильно измененными конечностями. Таковы антенны *Ergasilu* антеннулы *Argulus*, короткие крючковидные изогнутые торакальные ножки некоторых Cymothoidea, мощные, на вид совершенно простые, две пары крючков Peritastomida, крючковидные мандибулы личинок многих мух. Такое же значение пр цепок или крючков имеют и разнообразные коготки конечностей у вшей и друп мелких паразитов из членистоногих. С известной оговоркой к типу органов прикрепления посредством крючков могут быть отнесены приспособления некоторых кипиных грегаринов, тело которых образует распорки, помогающие паразиту удерживав в просвете кишки, хотя он и не обнаруживает непосредственного прикрепления к стенкам кишечника. Примером этого служат грегарины *Ancora sagittate*, из кишечн *Capitella* и *Enterocystis ensis* из личинок *Caenis* (l

в е т к о в). Интересно, что у *E.* лишь передний член парочки конъюгирующих грегариин, или примит, образует бокам тела два торчащих вбок выроста, тогда как задний, сателлит, сохраняет обычн

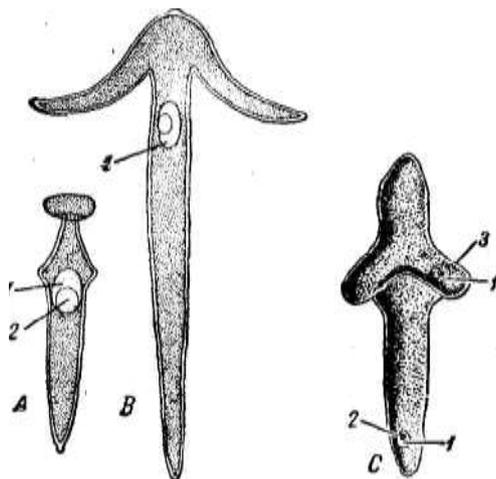


Рис. 75. А и В — молодая и взрослая грегариина *Ancora sagittata*; С — парочка грегариин *Enterocystisensis* в состоянии сизигия.

1 — ядро; 2 — внутриядерное тельце; 3 — передняя особь (А и В — по Рейхенову, С — по Цветкову).

для грегариин червеобразную форму. Таким образом, распорки, образованные примитом, служат аппаратом, задерживающим в кишечнике не только одну особь, но организм более сложного порядка, именно конъюгирующую парочку (рис. 75).

Присоски представляют собой более или менее глубокие ямки на теле, обведенные валиком особого типа ференцированной мускулатуры, которую составляет из нескольких систем мускульных волокон: радиальных и кольцевых. Среди волокон разбросаны ганглиозные клетки. Присоски могут иметь различный вид и обнаруживать большую или меньшую дифференцировку. Самый примитивный тип имеют присасывательные ямки (*Sauggruben*), встречающиеся у *Pseudophyllidea* (рис. 76). Они имеют вид вытянутых в продольном направлении ямок или щелей, не обладающих ясно обособленной мускульной обкладкой, так что мускулатура ямок постепенно переходит в мышцы окружающей паренхимы. Присасывательных ямок обычно бывает две, расположенных по бокам сколекса (*Diphyllobothrium*, *Ligula* и др.). У некоторых *Pseudophyllidea* обе ямки смещаются сильно вперед и обращены своими вдавненными концами вперед, но еще ясно разделены друг от друга перегородкой — *Bothrimonus* из осетровых рыб Каспия. Наконец, иногда (*Cyathocephalus* из кишечника окуня, форели и др.) обе направленные вперед присасывательные ямки вполне сливаются друг с другом, образуя общую воронку.

Типичные присоски (*Saugnapfe*) — чаще всего округлой, реже овальной формы, с хорошо обособленной мускульной обкладкой. Такого рода присоски широко распространены, встречаясь у некоторых *Turbellaria* (мощная задняя присоска *Bdelloura*, *Syncoelidium*), почти у всех сосальщиков, у цестод, *Macrobodella* из немертин (одна задняя присоска), у пиявок, *Oligochaeta* (*Branchiobdellidae*) и др.

Наиболее разнообразно положение и число присосок у *Trematodes Monogenes*. Здесь, помимо двух небольших присосочек, лежащих по бокам рта, присоски образуются в разном числе на заднем конце тела. Здесь может находиться одна крупная присоска (например, *Nitzschia sturionis*, рис. 210), две присоски (*Sphyranura*), шесть присосок (*Polystomum integerrimum* из мочевого пузыря лягушки, рис. 130). У *Trematodes Digenea* (рис. 78) имеются обычно две присоски: ротовая и брюшная, но брюшная иногда отодвигается на задний конец тела (например, у *Diplodiscus subclavatus* из кишечника лягушки), а у *Monostomidae* совершенно исчезает.

У *Cestodes* чаще всего развивается четыре присоски по краям сколекса, но у *Cyclophyllidea* рыб (например, *Proteocephalus*) на переднем конце головки, где у других представителей отряда имеется хоботок, лежит маленькая пятая, или теменная, присоска.

Присоски пиявок имеются в числе двух: ротовой и задней. Задняя присоска пиявок интересна тем, что представляет собой не простой мускулистый вырост тела,

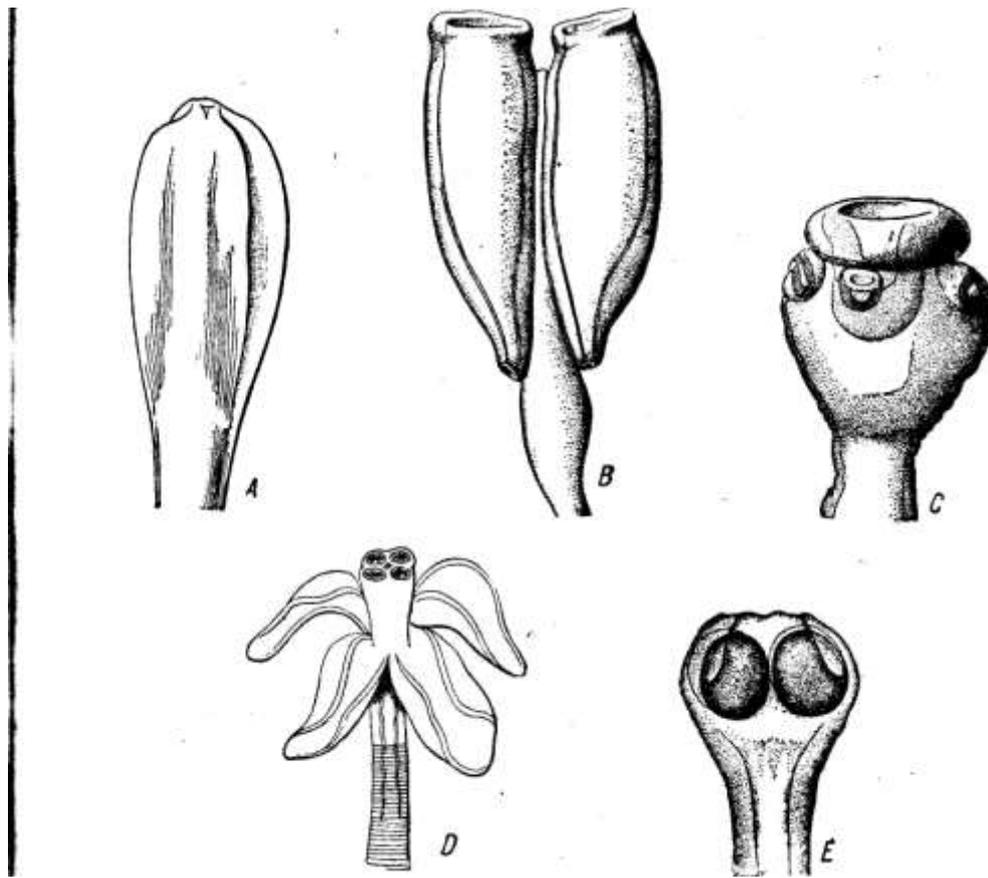


Рис. 76. *A* — *Diphyllobothrium* (Pseudophyllidea) — головка с двумя присасывательными ямками со бокам; *B* — *Bothridium pythonis* (Pseudophyllidea) — свободные края обеих присасывательных ямок на известном протяжении спаялись, так что ямки превратились в две открытые на концах и расширенных кпереди трубки; *C* — *Lecanicephalum abrupblm* (Tetraphyllidea) из кишечника скатов, с мощной теменной и четырьмя боковыми присосками; *D* — *Myzophyllobothrium rubrum* из кишечника скатов; позади четырех присосок головки имеются четыре дополнительных присасывательных аппарата; *E* — головка *Ty. chategii ovilla* с четырьмя мощными присосками (из К ю к е н т а л я).

по результат видоизменения последних 4—7 сегментов животного. У Trematodes Digenea (рис. 78) и у пиявок дно передней присоски пронизано ротовым отверстием. Типичные присоски попадают, хотя сравнительно редко, и у членистоногих, где края их ограничены мощной хитиновой рамкой. Очень типичны две присоски Branchiura (рис. 79), образующиеся за счет максилл. На переднем краю головогрудного щита Caligidae (рис. 79) за счет основания их антеннул тоже образуется две небольших присоски, или лунки (lunula). Небольшие стебельчатые присосочки на концах ног многих клещей (например, у зудней *Sarcoptes*) отличаются от типичных присосок отсутствием в них мускулатуры, ибо они являются чисто хитиновыми образованиями.

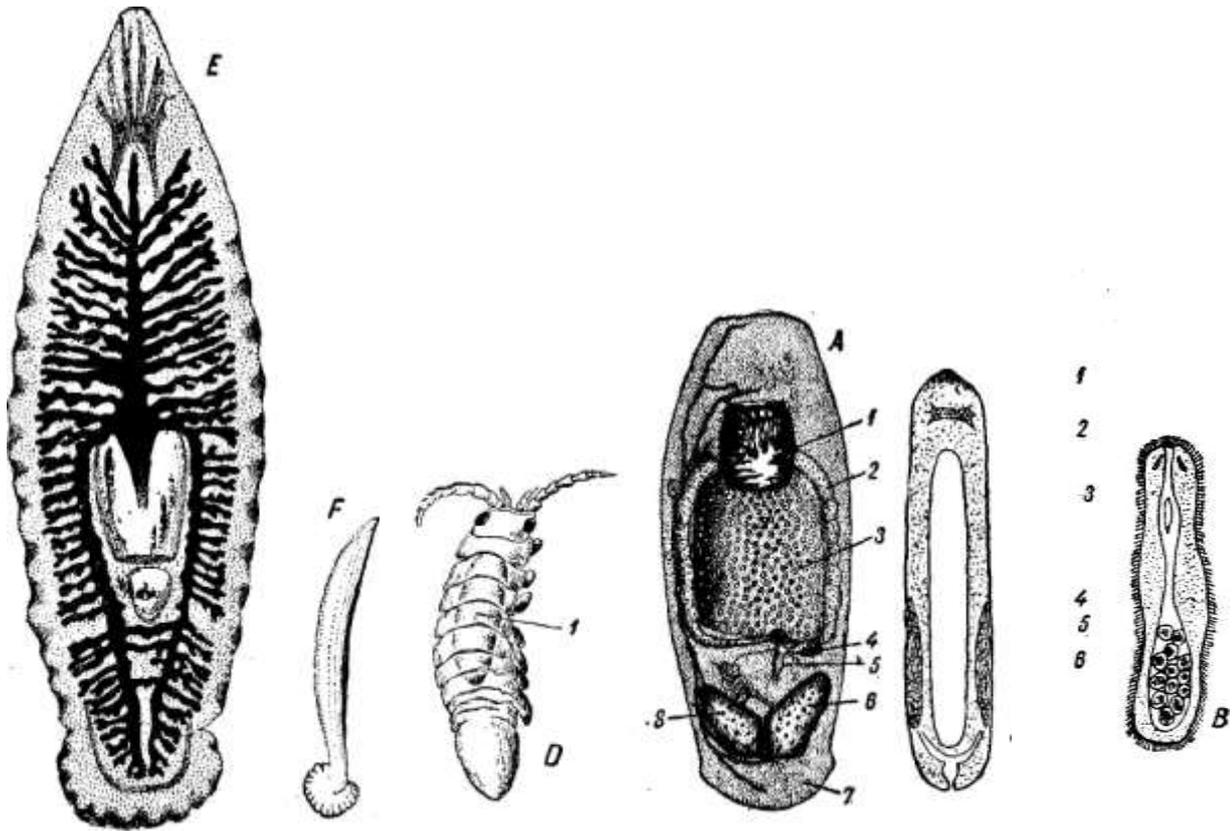


Рис 77. Присоски Turbellaria.

А- *Didimorchis paranephrops* (Rhabdocoela) – эктопаразит пресноводного рака *paranephrops*. 1- глотка, 2- желточники, 3-кишка, 4- яичник, 5- матка, 6- и 8 – два семенника, 7- присоскообразное расширение заднего конца тела. В и С – молодая и взрослая *Fecampia xanthocephal*, D- *Fecampia xanthocephal*, Т F – *bdelloura condida* (Triclada) с *Limulus*, при виде сверху и сбоку.

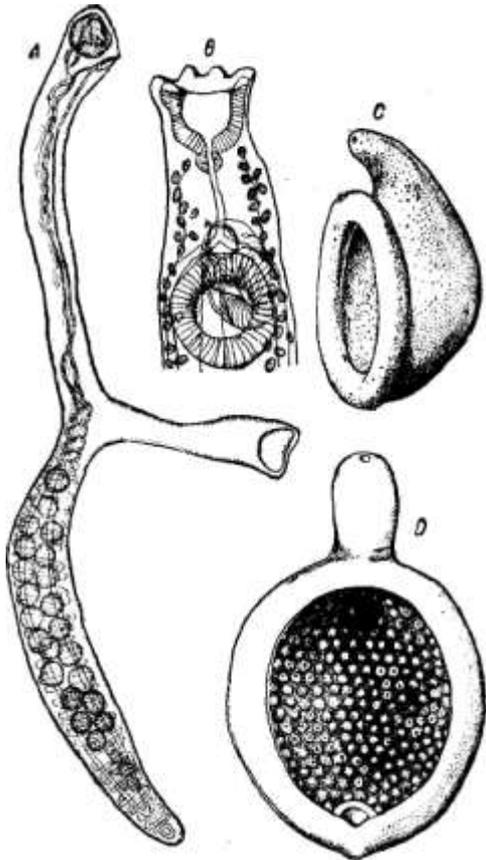


Рис. 78. Присоски Trematodes.

A—*Syncoeliurnhativio* из тунца со стельчатой брюшной присоской; B — *Bunodera luciopercae* из окуня; передняя треть тела с ротовой присоской, окруженной венчиком сосочков; C—*Paramphistomum gigante* из гиппопотама с громадной брюшной присоской; D—*Gastrodiscus aegyptiacus* кишечника лошади; вогнутая брюшная сторона тела, по-крытая сосочками, образует присасывательный диск, тогда как маленькая брюшная присоска отступает на второй план (A— по Ямарути; B— D — из Кюкенталя).

Уместно сказать несколько слов о наличии присосок или присоскообразных приспособлений у некоторых простейших (рис. 80). Среди жгутиконосцев подобным приспособлением обладает кишечный паразит многих позвоночных — *Giardia*. Брюшная сторона тела *Giardia* вогнута, образуя обведенную тонким скелетным волокном ямку. Этой ямкой паразит садится на обращенные к просвету кишки концы кишечных клеток и может временно плотно приставать к ним. Кроме *Giardia*, присоски встречаются еще у некоторых инфузорий, возникая на самых различных местах тела. Так, у некоторых Astomata (*Radwphrya*, *Mmzekiella*) в качестве присоски функцио-

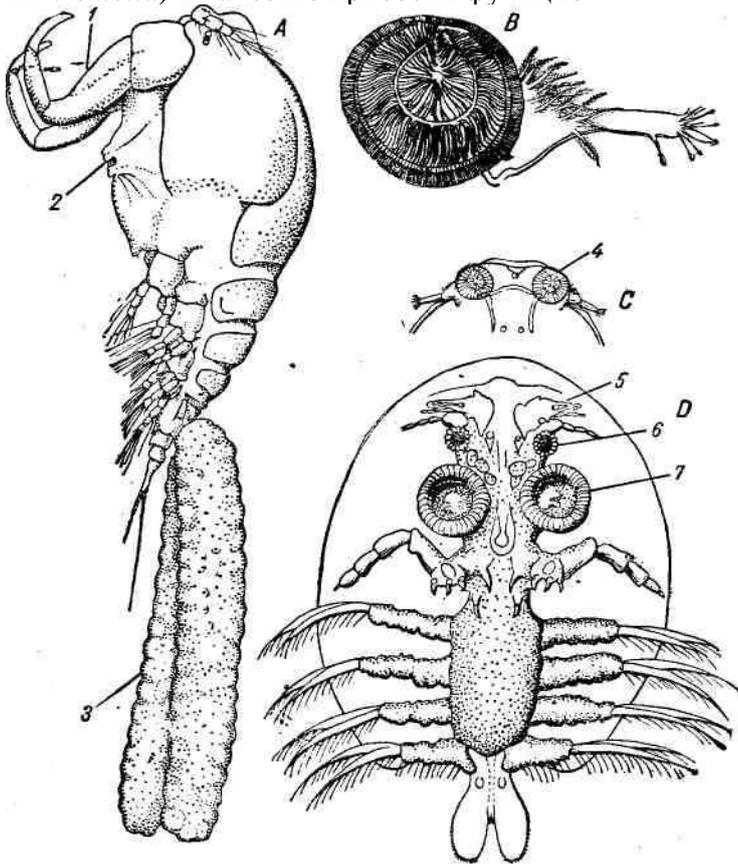


Рис. 79. Крючки и присоски у раков.

A — *Ergasilus sieboldi*, вид сбоку (1 — крючковидные антенны; 2 — ротовое отверстие; 3 — яйцевые мешки); B — антеннула *Lepeophtheirus* с мощной присасывательной ямкой у основания; C — передний конец тела *Lepeophtheirus* с антеннулами и присасывательными ямками (4); D—*Argulus joliceus* (Branchi-ога) (5 — измененные в крючки антеннулы; 6 — сложные глаза; 7 — вторая пара максилл, видоизменившихся в мощные присоски) (A и D — из Маркевича, B и C — по Ямагуту).

одна из сторон тела, несколько вогнутая в виде ложки. Вдоль этой стороны проходит в наружном слое инфузории ряд продольных кутикулярных ребер, которые, очевидно, способствуют прикреплению. У *Ptychostomum* и его близких нпрует родичей присоской служит передний конец тела. У *Ptychostomum*, паразитирующих в прозрачных водных легких голотурий, можно отлично видеть, как инфузория пристает передним концом своего тела к эпителию легких и подолгу остается на одном месте. Место тела, служащее для прикрепления, обозначается маленькой присасывательной ямкой. Сложнее всего дифференцирован прикрепительный аппарат у Urceolarinae, например у *Trichodina*, паразитирующей на гидрах циклопах, а главным образом — на рыбах. *Trichodina* (рис. 80) проводит свою жизнь в подвижно сидячем состоянии, сколь своим базальным полюсом, на котором расположена присоска, по телу хозяин

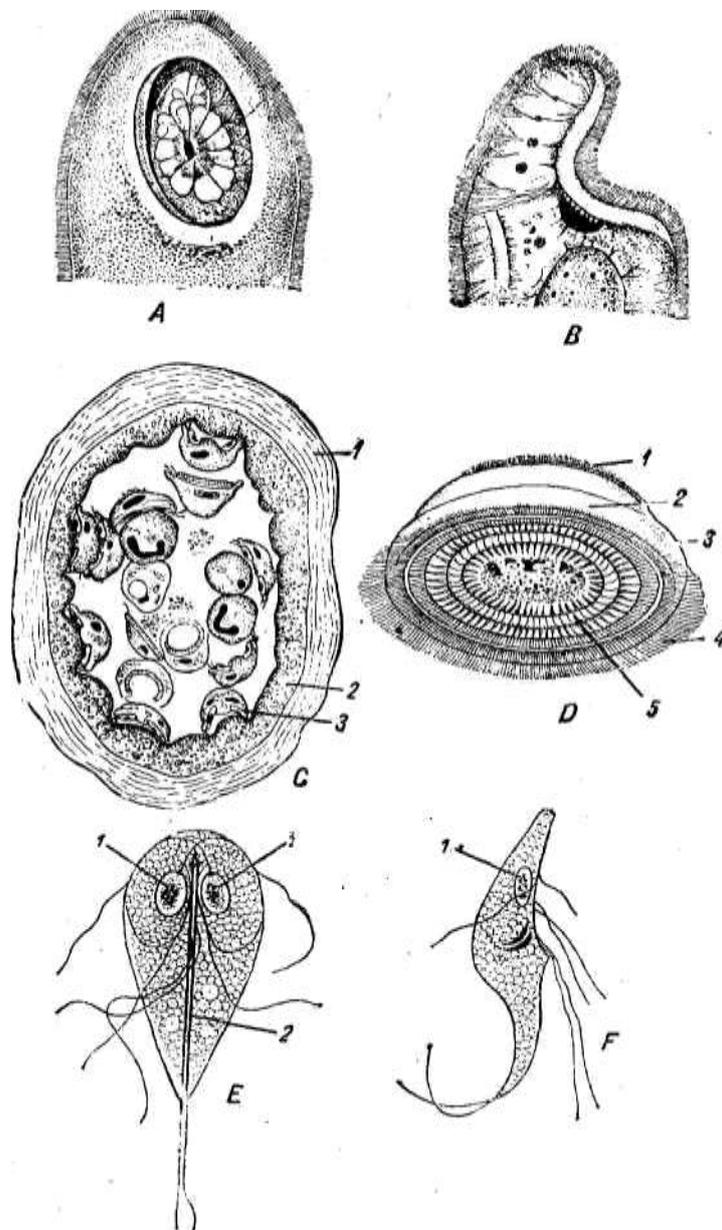
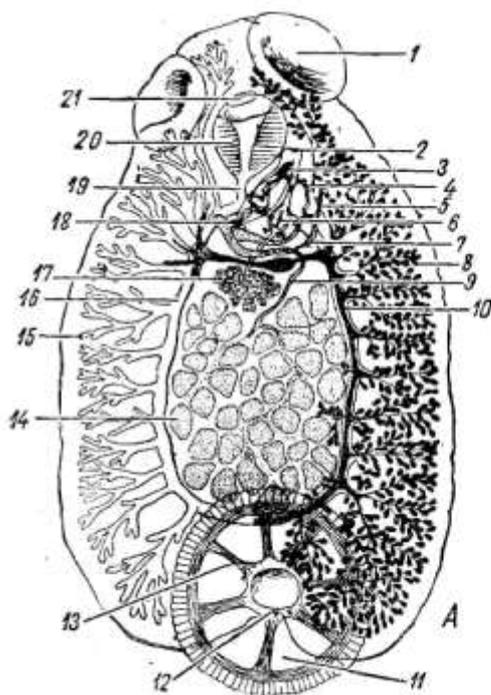


Рис. 80. Присоски у Protozoa.

я и *Kaplotihrya michigarwnsis*, передний конец снизу и сбоку для показа шшсоски- СиВ — *Trichodina renicola* из почек *Esox rager*; C — разрез через мочеточник с присосавшимися к его стенке триходинами (1 — мускульная оболочка мочеточника; 2 — эпителий мочеточника; 3 — триходины); D — отдельная особь *Trichodina*, несколько снизу и сбоку (1 — адоральная спираль; 2 — тело животного; 3 — край присасывательного диска; 4 — венчик ресничек; 5 — венчик крючьев); E — *Giardia* с брюшной стороны, видна обведенная опорной нитью присоска; F — *Giardia*, в профиль (1 — ядро; 2 — аксостили) Г1 и В по Бушу, C a D — по Мюллеру, E и F — из Эпштейна).

и от времени до времени прикрепляясь к нему. Противоположный свободный конец тела *Inchodvna* несет ротовое отверстие. Базальный конец тела образует вогнутый слегка кутикуляризованный диск, на дне которого помещается венчик кутикулярных крючков, содействующих прикреплению. Диск окаймлен венцом ресничек. Благодаря такому устройству *Trichodina* может произвольно то прочно приставать



к телу хозяина, то плавно скользят по нему на своем диске. Они отрываются от тела хозяина лишь для временного плавания.

Присоски сложные (рис. 81) являются результатом дальнейшей дифференцировки простых присосок. Они обычно

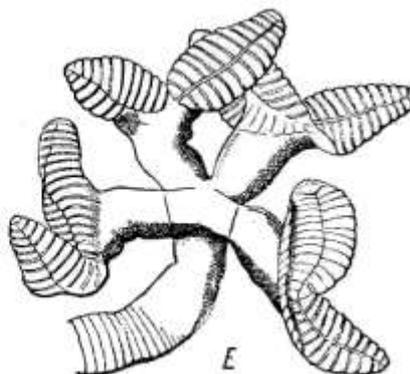
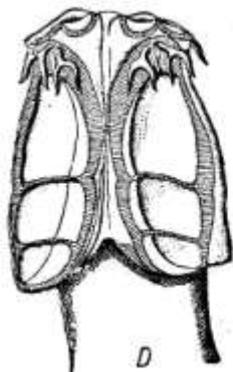
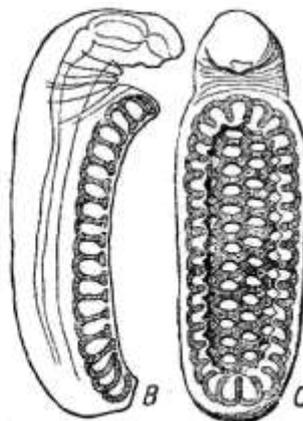


Рис. 81. Сложные присоски Trematodes и Cestodes.

A — *Tristomum* (Monogenea) с шабер *Raja* (1 — передние присасывательные ямки; 2 — половое отверстие; 3 — penis; 4 — семяпровод; 5 — влагалище; 6 — матка; 7 — семяприемник; 8 — желточники; 9 — семяпровод; 10 — желточный проток; 11 — сложная присоска; 12 — ларвальные крючки; 13 — септы, делящие присоску на камеры; 14 — семенники; 15 — ветви кишки; 16 — кишка; 17 — яичник; 18 — предстательная железа; 19 — пищевод; 20 — глотка; 21 — рот).
B и C — *Lophotaspis valleei* (скобу и с брюшной стороны) со сложным присасывательным диском, занимающим всю брюшную сторону тела; B — сколекс *Acanthobothrium jima* (Tetraphyllidae) с четырьмя Оотридиями, разделенными на три камеры каждый; E — сколекс *Echeneibothrium flexile* с четырьмя сложными ботридиями (из Кювентала).

происходят путем подразделения первоначально простых присосок валиками или перегородками на несколько участков. Так, у Tetraphyllidae (Cestodes) образуется сначала одна продолговатая присоска, а затем она подразделяется поперечными валиками на 2, 3, 4 и значительно большее количество отдельных участков, или ареол. Такие сложные присоски Tetraphyllidae называют *ботридиями*, причем они принимают иногда чрезвычайно сложную, складчатую форму, сидят на особых стебельках и т. д. Кроме Tetraphyllidae, сложные присоски имеются у Trematodes, Monogenea и Digenea. Среди Monogenea ими обладают: на заднем конце тела некоторые Monopisthocotylinea, например *Tristomum mol* с луны-рыбы и др. (рис. 81). Среди Digenea чрезвычайно развитие получает брюшная присоска Aspidogastriidae (рис. 81, B и C). Она занимает всю брюшную поверхность тела и подразделяется на вторичные ячеи или даже разделяется на несколько рядов лежащих друг за другом присосочек.

От присосок несомненно происходят и так называемые присасывательные клапаны Monogenea, но по способу своего действия они относятся к следующему, третьему роду прикрепительных аппаратов.

Клещи представляют собой аппараты, основанные на принципе захлопывания двух створок и ущемления между ними известного участка тела хозяина. К этому типу принадлежат прежде всего клещи членистоногих, которые, однако, лишь очень редко

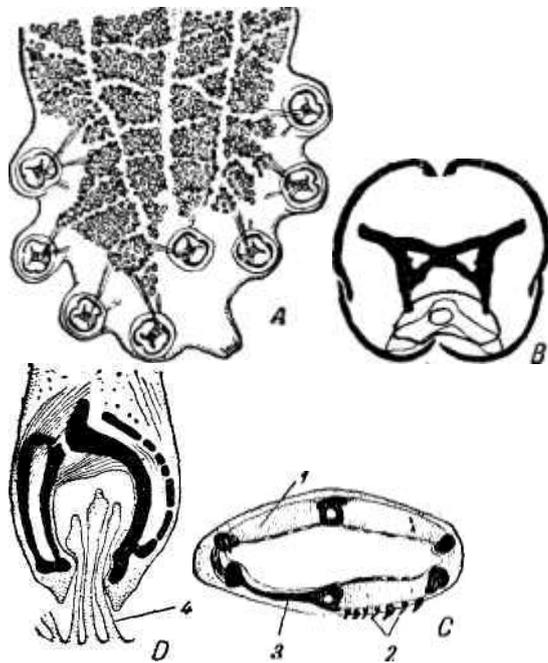


Рис. 82. Присасывательные клапаны Trematodes Monogenea.

A — задний конец *Discocotyle dorsomatis* с восемью клапанами; в теле видны многочисленные мелкие дольки желточников; *B* — хитиновый скелет одного из клапанов *Discocotyle*; *C* и *D* — разрезы через присасывательные клапаны *Dactylocotyle denticulatum* с их хитиновыми дужками; черным изображены хитиновые части.

1 — радиальные мышцы; *2* — наружные крючки клапана;
3 — хитиновая дужка; *4* — жаберные лепестки рыбы, зажатые между двумя хитиновыми дужками (*1* и *B* — по Ямарути; *C* и *D* — по Серфонтен).

развиваются у паразитических Arthropoda. Единственный несомненный пример дают паразитирующие на или внутри гидроидных полипов личинки Pantopoda (рис. 21,88), обладающие клешневидными передними конечностями.

У многих Monogenea (рис 82), а именно Polyopisthocotylinea, их многочисленные присоски снабжены внутри двумя противоположными хитиновыми дужками, которые при прикосновении к коже хозяина захлопываются и защемят кожу. Таким образом, в подобных аппаратах комбинируются два типа прикрепления: при помощи присосок и при помощи клещей.

У некоторых Polyopisthocotylinea, например у *Murocotyle*, маленькие стебельчатые присасывательные клапаны в числе нескольких десятков образуют по бокам тела два правильных ряда. Оживленно двигающийся им червь становится несколько похож на многоножку, и, вероятно, в данном случае, клапаны очень помогают животному при ползании по жабрам рыбы-хозяина.

Интересный прикрепительный аппарат этого рода вырабатывается у некоторых двуусток семейства Echinostomidae. Обычно передний конец тела Echinostomid, окаймлен воротничком из крупных шипов, которые функционируют в качестве венчика крючьев. Воротничок на брюшной стороне, т. е. позади ротовой присоски, прерван у *Patagifer* (рис. 83) воротничок сильно развит, и ряд его крючьев прерван не только на брюшной стороне, но и на спинной, т. е. впереди ротовой присоски. Вследствие этого воротничок становится двулопастным, и обе его лопасти получают способность захлопываться, образуя аппарат типа клещей. Интересно, что такого же рода физиологическую функцию выполняют и присоски у некоторых пиявок; так, у *Notostomwi laeve* (рис. 83) с кожи рыб присоски перегнуты на две половины, правую и левую и усажены по свободному краю особыми роговыми сосочками. Обе половины при

соски захлопываются, действуя подобно присасывательным клапанам Polyopisthocotylinea.

Наконец, по типу клещей захлопываются створки гложидиев, т. е. личинок Unionidae, после того, как они пристанут к телу рыбы при помощи своей биссусовой нити (стр. 30).

Тип обхватывающего прикрепления приближается к типу клещей, но отличается от него следующим существенным обстоятельством. В типе клещей обе створки

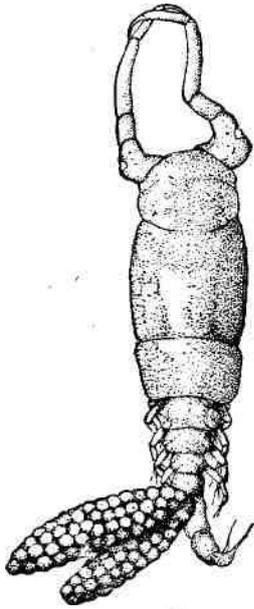


Рис. 84. Веслоногий рачек *Ergasilus* с жабр дальневосточной кефали; длинные антенны охватывают жаберный лепесток в виде кольца, на котором паразит болтается, как замок на скобе (оригинал)

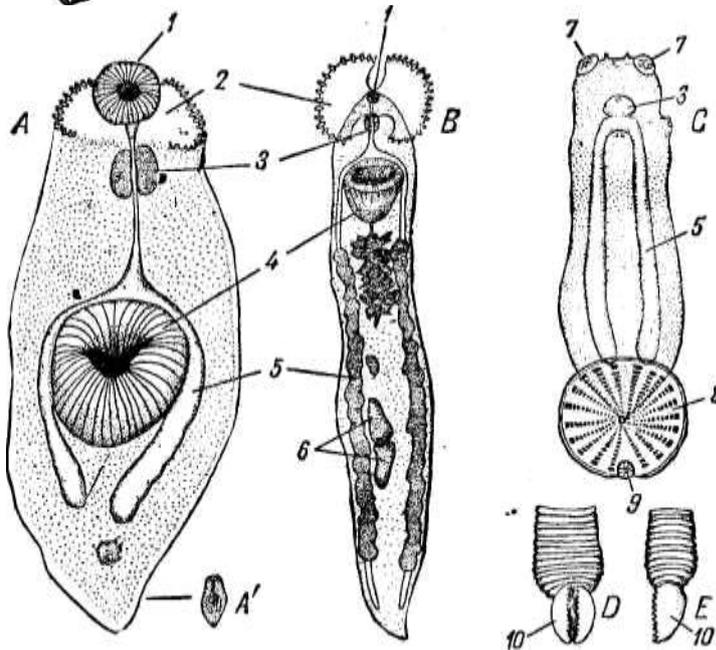


Рис. 83. *A* и *B* — *Patagifer bilobus*, очень молодой и взрослый экземпляры. *A* нарисован при значительно большем увеличении, чем *B*; при одинаковом увеличении *A* имеет размеры, показанные на *A'*. Видно сильное развитие и дифференцировка воротничка крючьев в двустворчатый клапан, тогда как значение ротовой присоски отступает на второй план; *C* — *Acanthiocotyle lobiancoi*, жаберный сосальщик с провизорным личиночным прикрепительным диском, который хотя и сохраняется, но у взрослого животного функционально заменяется другим, выше лежащим диском; *B* и *E* — задний конец тела пиявки *Notostomum laeve* с брюшной стороны и сбоку; присоска приняла характер двустворчатого клапана.

1 — ротовая присоска; 2 — воротничок крючьев; 3 — глотка; 4 — брюшная присоска; 5 — двуветвистая кишка; 6 — семенники; 7 — две околоротовых присасывательных ямки *Acanthiocotyle*; 8 — definitivoный присасывательный диск с радиальными рядами мелких крючьев; 9 — провизорный, личиночный присасывательный диск; 10 — присоска *Notostomum* (*A* и *B* — из Дубинина; *C* — из Кюкенталя; *D* и *E* — по Васильеву).

клещей защемляют между собой какой-нибудь участок тела хозяина, будь то волосок, конечность или просто лоскуток кожи. При обхватывающем типе прикрепления сходящиеся друг с другом выросты тела паразита лишь обхватывают какой-нибудь участок тела хозяина, смыкаясь вокруг него в виде кольца, не ущемляя тела своего носителя. Мы уже видели пример такого прикрепления на инфузории *Ellobiophrya*, обхватывающей двумя выростами своего основания жаберную нить моллюска *Donax* (см. стр. 14, рис. 7). Аналогичное прикрепление нам удалось обнаружить у одного веслоногого рачка (*Ergasilus amplexens*) с жабр кефали на Дальнем Востоке. Своими необычайно вытянутыми крючковидными антеннами этот рачек обхватывает

жаберный лепесток рыбы, причем оба крючка заходят друг за друга, образуя вокруг лепестка сплошное кольцо (рис. 84). Прикрепленные экземпляры *E. amplexans* можно иголкой свободно поворачивать вокруг лепестка, как вокруг оси, а при попытках просто отодрать паразита от места прикрепления его антенны не раскрываются, а где-нибудь обрываются. Это обстоятельство говорит о том, что скрепление обеих антенн друг с другом является весьма прочным. По некоторым препаратам нам кажется, что антенны не только зацепляются друг за друга концевыми когтями, но и склеиваются этими концами при помощи какого-то цемента.

Быть может, таков же тип прикрепления и у своеобразного жаберного сосальщика *Dogielius* (см. стр. 112, рис. 91).

Распорки. Этот редкий и своеобразный тип органов прикрепления встречается только у эктопаразитической полихеты *Ichthyotomus sanguinarius* (рис. 85). На переднем конце тела этого червя имеется острый двойной стилет, работающий до известной степени наподобие ножниц. При прикреплении к хозяину стилет вонзается в кожу рыбы сложным и затем раскрывается в ране наподобие распорки, или раскрытых

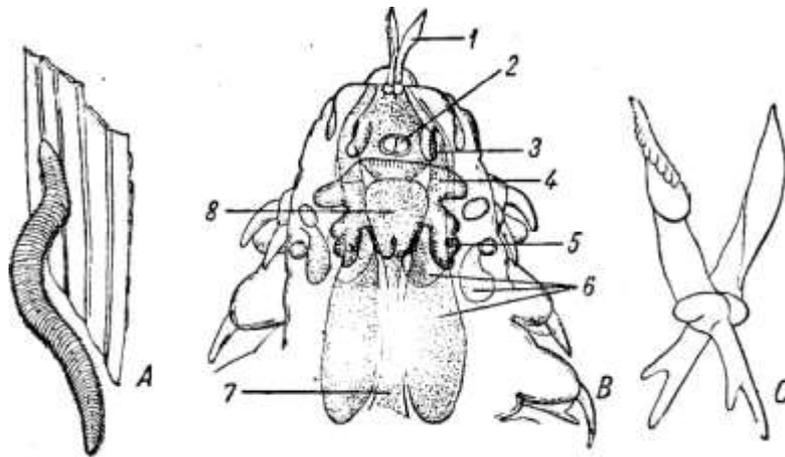


Рис. 85. *A* — *Ichthyotomus sanguinarius*, прикрепившийся к плавнику рыбы; *B* — передний конец *Ichthyotomus*; *C* — стилеты, или челюсти *Ichthyotomus*.

1 — стилеты; 2 — медианная антенна; 3 — боковые рудиментарные антенны; 4 — мозг; 5 — глаз; 6 — гемофильные железы, выделяющие вещество, которое мешает свертыванию крови; 7 — пищевод; 8 — глотка (по Э и З и Р у).

ножниц, разрывая при этом кровеносные сосуды. *Ichthyotomus* прикрепляется очень прочно, так что его трудно оторвать от рыбы, не повредив последней.

Стилеты. Под таким названием можно выделить плотные, прямые, отходящие от переднего конца тела выросты, вонзающиеся в тело хозяина. В одних случаях стилеты невтяжные и служат для постоянного прикрепления. Такой характер носит эпимерит кишечной грегарины *Stylorhynchus*. Жгутиконосцы *Oxymonas* из кишечника термитов и *Pyrsonympha* (из отряда Polymastigina, рис. 86) имеют залегающую внутри тела осевую палочку аксостиль; на переднем конце тела аксостиль продолжается в длинное копьё, которое вонзается в стенку кишечника хозяина. Втяжные стилеты имеются у церкарий *Digenea*, но они имеют у них иное значение, помогая церкариям внедряться в тело их хозяина. Такое же значение имеет и копьё некоторых нематод, паразитирующих в растениях.

Стрекательные нити. Эти образования представляют собой частный случай временного прикрепительного аппарата, встречающийся у Muxosporidia и Microsporidia. Споры этих простейших содержат от 1 до 4 овальных хитиноидных мешочков — полярных капсул, внутри которых скручена в виде упругой спирали длинная тонкая нить. Длина этой нити у Microsporidia (рис. 87) может превышать 500р., тогда как размеры самой споры равняются 5—6и. В общем, эти капсулы устроены вполне по образцу стрекательных капсул Coelenterata и способ действия их приблизительно одинаков. При действии некоторых раздражителей (иод, азотная кислота и др.) или даже просто при механическом надавливании стрекательная нить с силой выворачивается из полярной капсулы, выстреливаясь наружу. По одним представлениям эта нить служит лишь для временного прикрепления споры к стенке кишечника хозяина, в которого случайно попадают вместе с пищей и споры. Задерживая споры в кишечнике, нить дает время амeboидному зародышу, находящемуся в споре, выйти из нее и внедриться в стенку кишки.

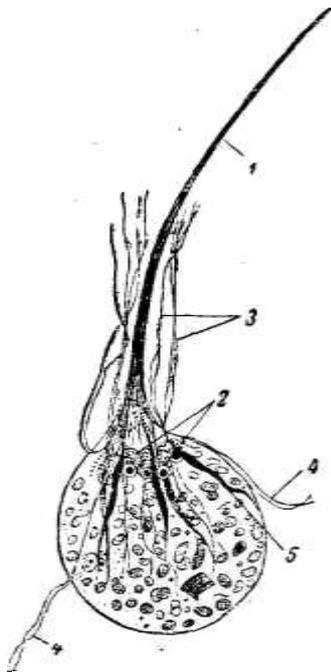


Рис. 86. *Proboscidiella kotoidi* (Polymastigina). Представитель жрутиконоепев, паразитирующий в кишечнике термитов, прикрепляющийся к стенке кишки при помощи особого стебельковширокого выроста (1) на переднем конце тела. Близ узкого конца тела видны ядра (2), часть жгутиков (3) нарисована полностью, часть (4) обрезана на конце; тело пронизано вдоль лентовидными аксостильями (5) и наполнено комочками пищи (по К и р о и).

В 1937 г. появилась небольшая работа О д з а-к и (O z a k i), который несколько иначе толкует значение «стрекательных» нитей. В спорах *Microsporida* О д з а к и мог наблюдать, что при выбрасывании нити амeboидный зародыш выходит на конце нити наружу через ее просвет. Таким образом, «стрекательная нить» служит на самом деле трубкой для выведения содержимого споры, напоминая этим выворачивающиеся спородукты цист некоторых грегариин. Быть может, нить, если ее толковать в смысле О д з а к и, имеет и то значение, что через ее посредство зародыш из споры попадает прямо в стенки кишки, не подвергаясь вредному воздействию пищеварительных соков хозяина в просвете его кишки. Против применения толкования О д з а к и к *Mucosporidia* говорит только двустворчатость оболочек спор, которая заставляет предполагать о выходе содержимого споры наружу посредством раскрывания створок, а не через нити полярных капсул.

Липкие, или црядильные, нити. Эти нити представляют собой продукт выделения особых желез; они помогают паразиту приклеиваться к телу хозяина или закручиваются вокруг выростов тела хозяина. Таким способом прикрепления пользуются лишь мелкие личиночные стадии развития, ведущие паразитический образ жизни. Прекрасный пример таких органов прикрепления дает биссусовая нить личинок *Unionidae*, или глохидиев. На брюшной стороне тела личинки, где впоследствии развивается нога, имеется небольшая биссусовая железа, выделение которой выходит из протока в виде шелковистой, желтоватой, длинной нити это биссусовая нить, или биссус. Она выдается далеко наружу из раковины глохидия и служит для его первоначального прикрепления к телу хозяина (рыбы). Уже после прикрепления нитью личинка вцепляется в эпителий хозяина захлопыванием своих зазубренных на краю створок раковины.

У целого ряда паразитических *Sorceroda* (*Caligidae*, *Lernaeidae*, *Lernaeopodidae*) имеется ларвальный железистый орган на переднем конце головогруды фронтальная железа. Эта железа выделяет плотную, довольно длинную нить, при помощи которой копеподитная личинка *Caligidae* прикрепляется к коже рыбы, на которой она паразитирует.

Позднее оба пола *Caligidae* отделяются от тела хозяина и получают способность плавать свободно, лишь периодически прикрепляясь к телу рыбы для сосания крови. Самки *Lernaeidae* и *Lernaeopodidae* остаются прикрепленными к рыбе и во взрослом состоянии.

Еще один пример выделения биссусовой нити дает группа *Pantopoda*, а именно личинки этих животных (рис. 88). Правда, биссусовая нить личинки служит, главным образом, для подвешивания к телу родителей, но также и для временного прикрепления к гидроидам, на которых личинки паразитируют.

Для этой цели в основном членике передней пары конечностей личинок имеется довольно крупная двуклеточная или многоклеточная прядильная железа, тонкий проток которой открывается на вершине особого длинного прядильного шипа. Из шипов торчат наружу две очень длинные нити, во много раз превышающие длину самой личинки. При помощи нитей личинки некоторых *Pantopoda* (*Chaetonymphon*, *Pallene*) замечательно прочно приклеиваются к ножкам родителя. У других видов прикрепление к родительскому телу отсутствует, и здесь, по всей вероятности, нити получают функцию прикрепления к хозяину.

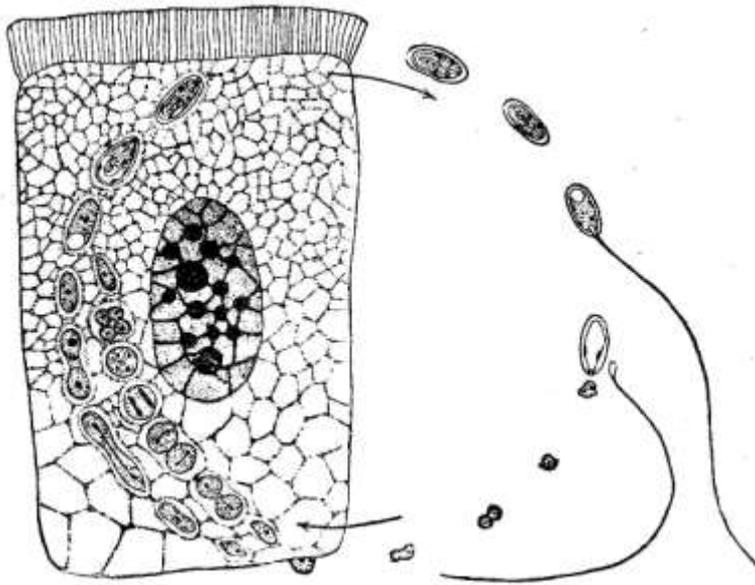


Рис. 87. *Nosema bombycis* (Microsporidia), диаграмма жизненного цикла, протекающем в кишечном эпителии шелкопряда.

Налево, внутри кишечной клетки, изображено деление вегетативных стадий и формирование спор, направо — споры с выстреленной стрекательной нитью, из которой выхолит двуядерный амебовидный зародыш (по Шт е м п л ю ;).

Нитевидные отростки тела. Это образования, аналогичные биссусовым нитям по функции, но совершенно иного происхождения. Они имеются у молодых личинок *Pantopoda* и иногда, повидимому, заменяют собой прядильные нити. Так, у личинок *Anoplodactylus* (рис. 88) последний когтеобразный членик конечностей 2-й и 3-й пары вытягивается в своеобразный крайне длинный усик, прихотливо изогнутый. При помощи этих усиков личинка запутывается в колониях гидроидных полипов. У личинок рода *Puspodonum* для той же цели служит непомерно развитой прядильный шип на первой паре конечностей. Таким образом, у *Puspodonum* получается весьма своеобразная субституция продукта выделения шипа, т. е. биссусовой нити, самим шипом при его сильном вытягивании.

Стебельки. Это очень редкий тип прикрепления, встречаемый прежде всего у некоторых паразитических *Peridinea*. Стебельком обладает род *Oodinium* (рис. 89), паразитирующий на различных планктонных животных (сальпах, аппендикуляриях). Овальное тело паразита прикрепляется одним из концов к покровам хозяина. Из прикрепленного полюса тела выходит довольно толстый, волокнистый стебелек, проникающий внутрь тела хозяина и рассыпающийся там на сложную систему корневидных разветвлений. Стебелек *Oodinium*, очевидно, соединяет в себе две функции прикрепления и осмотического питания за счет соков хозяина. Таким же стебельком, но гораздо более длинным и тонким, обладает и *Apodinium mycetoides*, живущий на теле аппендикулярий. Нечто подобное мы находим и у своеобразной группы *Catenata* (поп. *Haplozoon*), которые представляют собой aberrантных *Peridinea*, при-

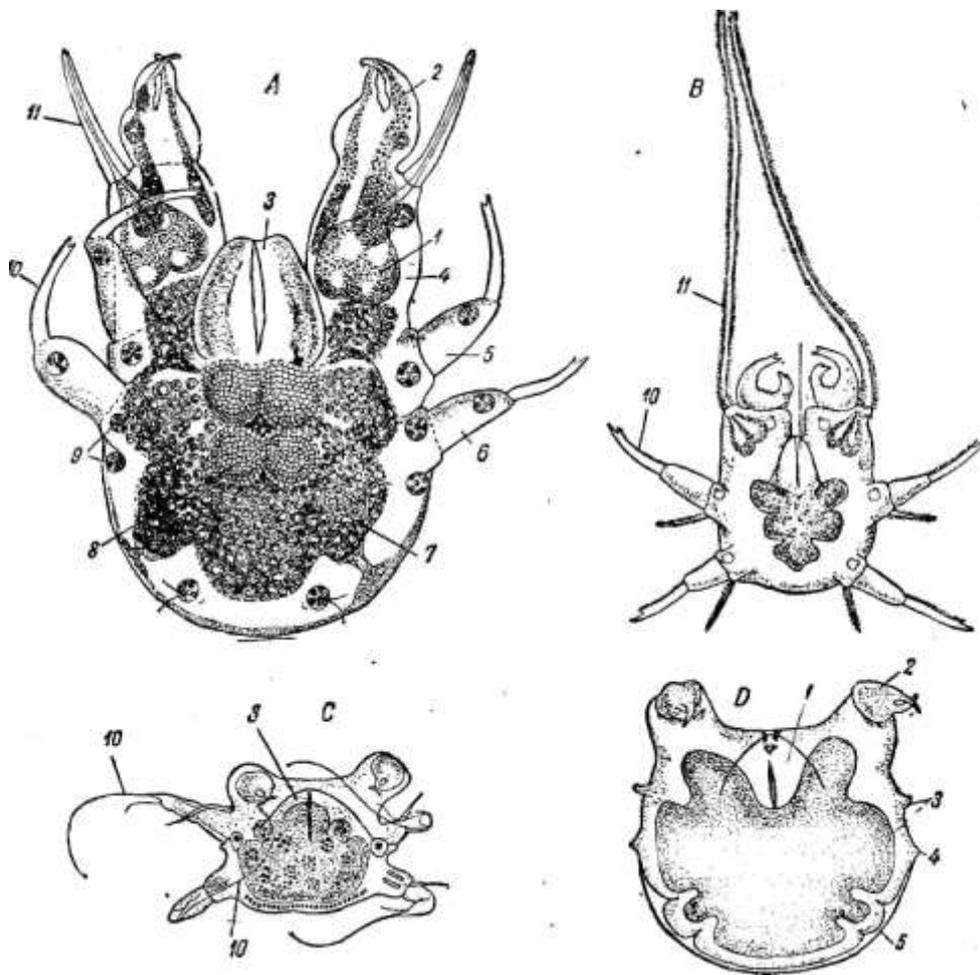


Рис. 88. Личинки различных Pantopoda. A — *Nymphon stromii*; B — *Pyenogonum litorale*; C — *AnoiJ-lodactylus petwlatius*; D — *Phoxiehidium temoratun*.

1 — прядильная железа; 2 — железы клешней; a — хоботок; 4 — основной членик клешней; 5 и S — вторая третья пара ног; 7 — средняя кишка; 8 — ганглии; 9 — кожные железки; 10 — концевой членик ног; 11 — прядильный шип; у D: 1 — хоботок; 2—4 три передних пары конечностей; o — зачаток 4-й пары ног (по Д о Р е л ю).

способившихся к жизни в кишечнике некоторых Polychaeta. На переднем конце тела *Haplozoon* имеется, по данным Д о г е л я (1910), небольшое отверстие, через которое высовывается наружу пучок довольно нежных длинных нитей, напоминающих псевдоподии, которые глубоко внедряются в эпителий кишки хозяина. Строение отого нежного стебелька *Haplozoon* заставляет предполагать, что стебельки всех паразитических Peridinea представляют собой пучок измененных и уплотненных псевдоподий, внедряющихся в тело хозяина. В пользу этого свидетельствует, между прочим, и способность некоторых свободных Peridinea выпускать из отверстия, имеющегося в их панцире для выхода жгутиков, типичные ветвящиеся псевдоподии.

Другая группа паразитов, обладающих стебельком, принадлежит к отряду усонюгих раков (Cirripedia); это подотряд Rhizocerphala, а именно *Sacculina*, *Peltoga-*

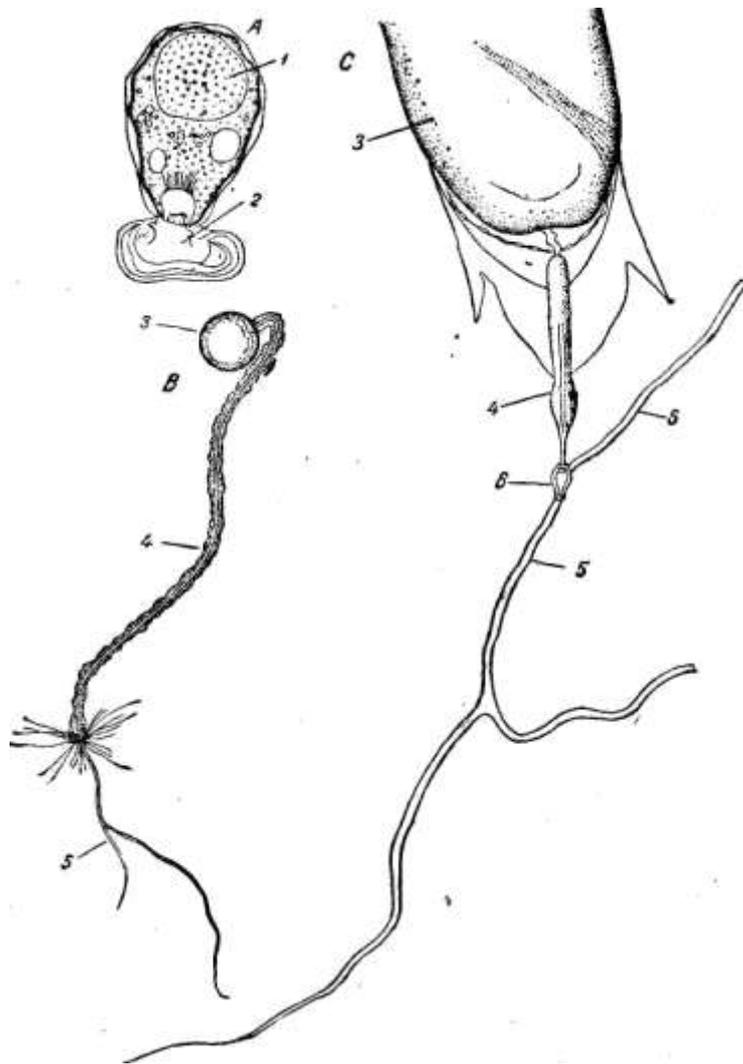


Рис. 89. Стебельки, служащие для прикрепления паразитических Peridinea.

A — *Oodinium fritillariae* с кожи *Oihopleura*; B — *Apodinium mycetoides* с кожи *Fritillaria*; C — часть тела и стебелек с корневыми отростками *Apodinium mycetoides* с кожи аппендикулярий. 1 — ядро паразита; 2 — прикрепительный диск; 3 — паразит; 4 — стебелек; 5 — псевдоподии, или корневые отростки; б' — основное вздутие стебелька (по Ш а т т о н у).

ster и др. Взрослая *Sacculina*, сидящая на брюшке краба, внедрена в тело хозяина при помощи короткого стебелька, который дает внутри краба сложнейшую сеть разветвлений. Разветвления пронизывают все тело хозяина, заходя вплоть до концевых члеников ног. Стебелек *Rhizocephala* тоже удовлетворяет двум целям: прикрепления к хозяину и высасывания последнего.

Прикрепление по типу заякоривания. К данной категории мы относим паразитов, у которых служащий для прикрепления конец тела вздувается, внедряется в тело хозяина и таким способом обеспечивает весьма прочное и, если можно так выразиться, необратимое прикрепление к хозяину. Органы такого типа встречаются как у эндо-, так и у эктопаразитов. Среди кишечных паразитов прекрасным примеом

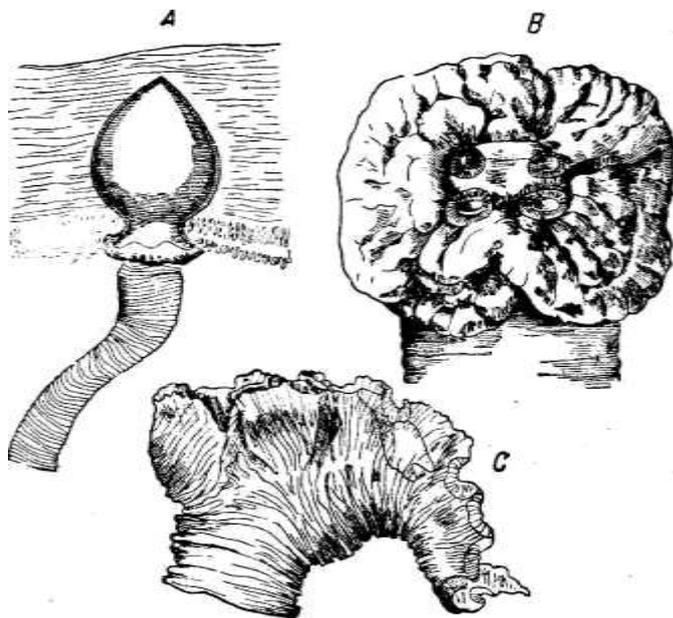


Рис. 90. *A* — головка *Priapocephalus grandis* (Cyclophyllidea) из кп-щечника полосатика с исчезнувшими присосками; *B* — метасколекс *Goezella siluri* (Tetraphyllidea) позади сохранившегося сколекса с присосками; *C* — сколекс и сильно складчатый псевдосколекс у *Fimbriaria fasciolaris* из кишечника утки (из К ю н т а л я).

может служить ленточный глист *Priapocephalus* (рис. 90, 4), с желудевидно вздутым сколексом. Среди эктопаразитов у многих Lernaepodidae максиллы сильно вытягиваются вперед, срастаются вместе и образуют на конце непарный прикрепительный аппарат в виде булавки, груши или колокола, который глубоко внедряется в тело рыбы-хозяина. У некоторых Lernaepodidae (*Tracheliastes stellatus*) этот аппарат образует пять радиальных выростов и принимает вид пятиконечной звезды. Аппарат такого рода напоминает снабженный крючками эпимерит некоторых грегарин, т. е. приближается уже к другому типу органов прикрепления. Такой же приблизительно вид имеет и разветвленный передний конец тела некоторых Lernaeidae. К описываемой нами группе относятся и ленточные глисты *Phylhbo-thrium*, *Thyzanocephalum*, *Goezella* и др., у которых хотя и сохраняются присоски, но они уменьшаются и принимают рудиментарный характер; напротив, следующая за головкой шейка расширяется и образует массивный метасколекс (рис. 90, *B*). Наконец, ленточный глист *Fimbriaria* прикрепляется не головкой, а послесколексовым отделом цепочки, который принимает складчатый вид и несколько внедряется в выемки стенки кишечника. Этот участок цепочки обозначают особым термином «псевдосколекс» (рис. 90, *C*).

Общее об органах прикрепления. В результате обзора органов прикрепления мы видим, что у громадного большинства паразитов они построены по типу крючков или присосок, и только в отдельных случаях таковые заменяются какими-нибудь другими прикрепительными аппаратами. Крючки распространены во всем животном царстве, присоски встречаются у форм с сильно хитинизированными покровами (Arthropoda) сравнительно редко. Большой частью описанные нами приспособления служат лишь для прикрепления к хозяину, но иногда они, кроме того, применяются для раздражения или разрывания тканей хозяина (стилеты *Ichthyotomus*, эпимерит некоторых грегарин), а в отдельных группах применяются и для всасывания пищи (стебелек *Peridinea* и *Saeculina*).

Заслуживает некоторого внимания вопрос о ларвальных и имагинальных органах прикрепления в тех случаях, когда паразиты прикрепляются к хозяину на разных стадиях своего жизненного цикла. У таких паразитов могут быть два случая или органы прикрепления остаются одинаковыми в течение всей жизни (большинство Trematodes Digenea, органы прикрепления эктопаразитических насекомых и.

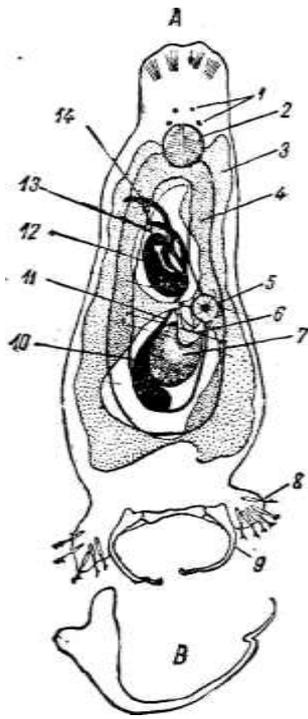


Рис. 91. Жаберный сосальщик *Dogielius*.

А — целое животное; В — один из двух главных крючков. 1 — глаза; 2 — глотка; 3 — жел-точники; 4 — кольцеобразный кишечник; 5 — отверстие влагалища; 6 — влагалище; 7 — яичник; 8 — дополнительные крючки; 9 — главные крючки; 10 — семенник; 11 — семепро-вод; 12 — pars prostatica; 13 — матка; 14 — половое отверстие (по Быховскому).

т. п.) и только увеличиваются в размерах в течение жизни паразита; или же они могут при переходе животного во взрослое состояние заменяться или дополняться новыми прикрепительными приспособлениями. В этом отношении некоторые паразиты дают прекрасные примеры субституций, совершающихся в течение индивидуальной жизни животного. В этом смысле инструктивные картины наблюдаются у многих Trematodes Monogenea. Плавающая личинка этих животных часто бывает снабжена иными органами прикрепления, чем взрослое животное. Так, например, личинка лягушечьей многоустки (*Polystomum inkgerrimum*) вначале имеет на заднем конце тела округлый прикрепительный диск, на котором расположено 16 мелких крючков. По мере метаморфоза личинки на общем фоне диска развиваются шесть мощных присосок, большая часть крючков сохраняет эмбриональный характер и перестает функционировать, а задняя пара разрастается в пару крупных, функционирующих и у взрослого крючьев. У молодых стадий *Diplozoon paradoxum*, или так называемых дипорп, можно прекрасно наблюдать, как, параллельно с ростом животного, усиливается его прикрепительный аппарат: сначала дипорпа имеет всего два присасывательных клапана, к которым постепенно прибавляются еще шесть, пока животное не приобретет признаков, типичных Octocotyliidae.

Молодые стадии *Dactylogyrus* характеризуются наличием 16 мелких крючков, тогда как взрослая обладает 14 мелкими и двумя очень крупными, которые иногда раз в десять крупнее первичных крючков. Описанный Быховским (1936) соседний с *Dactylogyrus* род *Dogielius* (рис. 91) иллюстрирует способ образования крупных крючков: к паре сначала мелких крючков прирастает резко обособленное от них крупное и массивное основание. Форма крупных крючков *Dogielius* легко показывает, что рост их протекает в два ясно отделенных друг от друга паузы периода, и что основная, большая, часть крючков представляет собой вторичную надставку к первичным крючкам. Чрезвычайно любопытный сравнительно-анатомический объект представляет собой *Acanthocotyle lobianeoi* (рис. 83). В молодом возрасте животное имеет на заднем конце тела очень небольшую присоску. У взрослых *Acanthocotyle* непосредственно впереди от этой присоски развивается крупный присасывательный диск, усаженный многочисленными рядами радиально расходящихся от его центра крючков. Личиночная присоска сохраняется позади диска в виде маленького рудимента, показывающего, что здесь имела место типичная субституция органов.

Среди Digenea нечто подобное наблюдается у паразитирующего в кишечнике каравайки *Patagifer bilobus* (Echinostomidae). Попавшие в кишечник хозяина адолескарии *Patagifer* (рис. 83) обладают относительно крупной ротовой присоской и воротничком из шипов, характерным для Echinostomidae. При дальнейшем росте червя диаметр присоски увеличивается сравнительно мало, но зато по бокам головного конца тела разрастается очень широкий двулопастный мускулистый воротник с мощными шипами. Обе лопасти воротника, правая и левая, захлопываются на брюшную сторону, действуя как клещевидный клапан и совершенно заменяя отстающую в росте ротовую присоску.

Было бы неправильным, по нашему мнению, относить к данной категории замену эмбриональных крючков дефинитивными, совершающуюся у большинства Cestodes, так как оба рода крючков имеют здесь различное физиологическое значение. У взрослых Cestodes крючки являются настоящими органами прикрепления к стенке кишечника хозяина, тогда как 6—10 крючков личинки образуют (подобно стилету церкарий сосальщиков) сверлящий аппарат, облегчающий проникновение в хозяина.

Еще один пример возрастной замены органов прикрепления можно найти у Caligidae. Личиночное прикрепление нитью секрета лобной железы заменяется у

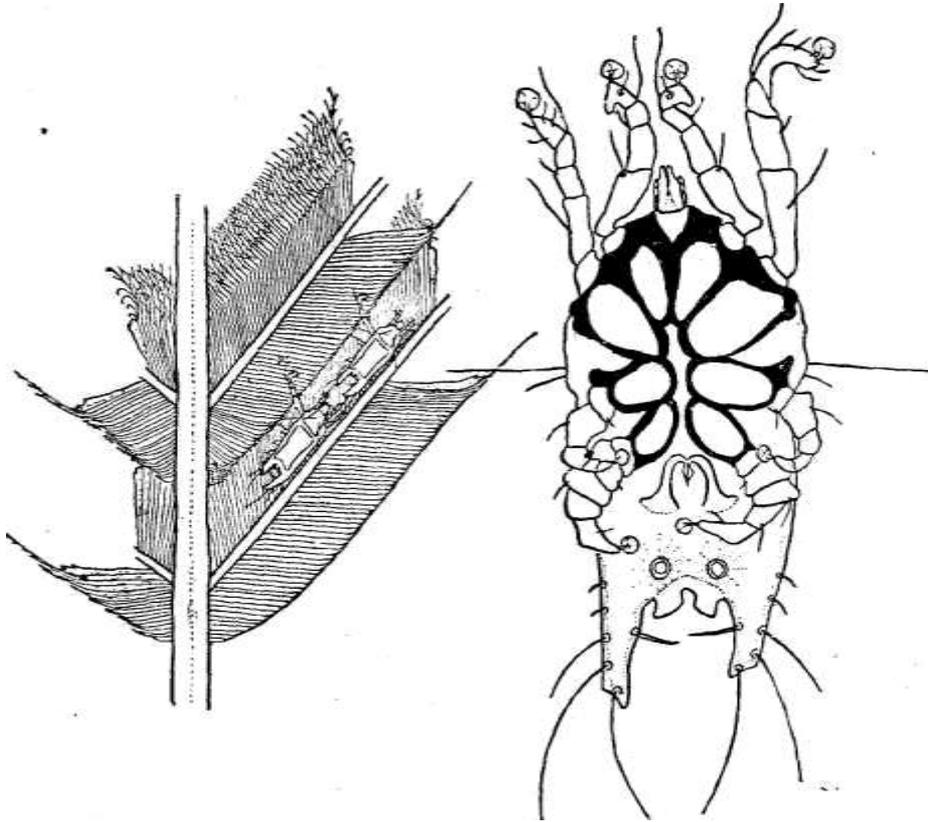


Рис. 92. Перьевой клещ *Michaelichus heteropus* с маховых перьев баклана. Справа — самец клеща с брюшной стороны, слева — характер локализации клещей на опахале пера (по Д у б и н и н у).

взрослых рачков прикреплением при помощи крючковидных ножек и посредством присосковидно вогнутой брюшной стороны тела.

При желании можно было бы привести и другие примеры замены одних органов прикрепления другими в течение индивидуальной жизни.

Нередко у одного и того же животного комбинируются двоякого рода органы прикрепления, чаще всего присоски и крючки: Trematodes Monogenea, многие Cestodes, Branchiura и др. Кроме того, известно довольно много случаев, когда обе функции, присасывания и прицепления, соединяются в одном и том же образовании. Это мы наблюдаем в вооруженных многочисленными мелкими крючочками присосках цестод Davaineidae и *Proteocephalus osculatus*, в покрытых крючками присасывательных дисках многих Trematodes Monogenea.

Насколько специальными и узко адаптированными для определенной цели могут иногда быть органы прикрепления, показывает пример перьевого клеща *Michaelichus heteropus* с бакланов (рис. 92). Ноги этого клеща заканчиваются сидящими на последнем членике круглыми присосками. При этом самый последний членик на второй паре ног с правой стороны имеет нормальную коническую форму. На левой же стороне он сильно вытянут на конце в виде коцеры (рис. 93). Вот вся, как мы увидим, полезная для клеща адаптация прикрепительного свойства. Значение ее по Д у б и-н и н у (in litteris), описывающему этот случай, выясняется при наблюдении положения клеща на пере. Оказывается, что *Michaelichus* сидит на бородке пера, прижавшись к ее стержню своей правой, нормально построенной стороной и вытянув все ноги, кроме второй левой ноги, в продольном направлении. Но вторая левая но-



Рис. 93. Концевые членики второй пары ног *Michaelichus*; последний членик на левой (на рисунке — справа) ноге сильно удлинен, согнут под углом и служит для закрепления на проксимальных лучах соседней бородки (см. рис. 92). Членики правой ноги развиты нормально (по Д у б и н и н у).

га его, обладающая крточковидно изогнутым концевым члеником, отгибается сильно влево и зацепляется своим крючком за веточки соседней бородки. Таким образом, мы имеем здесь дело с тончайшим и чрезвычайно частным приспособлением всего одного членика одной ноги к узко специальной цели.

Но случай с *Michadichus* становится особенно интересным, если мы проследим, как отражается это приспособление на всей остальной морфологии животного. Усиленное функционирование левой второй ноги отражается прежде всего на некотором увеличении ее размеров и мощности по сравнению с правой (см. рис. 93). Таким образом, *Michadichus* является своего рода левшой, подобно тому, как у человека сильнее развита правая рука. Но здесь дело идет дальше. Большая развитость левой второй ноги влечет за собой и соответствующую гипертрофию отвечающей ей эпимеральной пластинки, а это, в свою очередь, ведет к несколько ассиметричному строению всего комплекса эпимеральных пластинок. Наконец, известное «переразвитие» левой стороны тела компенсируется некоторым недоразвитием левого хвостового придатка, который явно короче своего правого партнера. В результате одно мелкое изменение адаптивного свойства (изменение членика ноги) приводит к целому ряду далеко идущих коррелятивных изменений (смещение брюшного эпимерального комплекса пластинок, уменьшение левого хвостового отростка) и к ясно выраженной ассиметрии всего тела. Анализ данного частного случая показывает, какого пристального внимания заслуживают даже мелкие морфологические изменения, когда удастся связать их с биологическими особенностями и выяснить их каузальные зависимости.

Пищеварительная система

Вполне естественно, что переход к паразитическому образу жизни не мог не отразиться на пищеварительной системе, так как у многих паразитов способы питания в значительной мере отличаются от способов питания свободно живущих организмов.

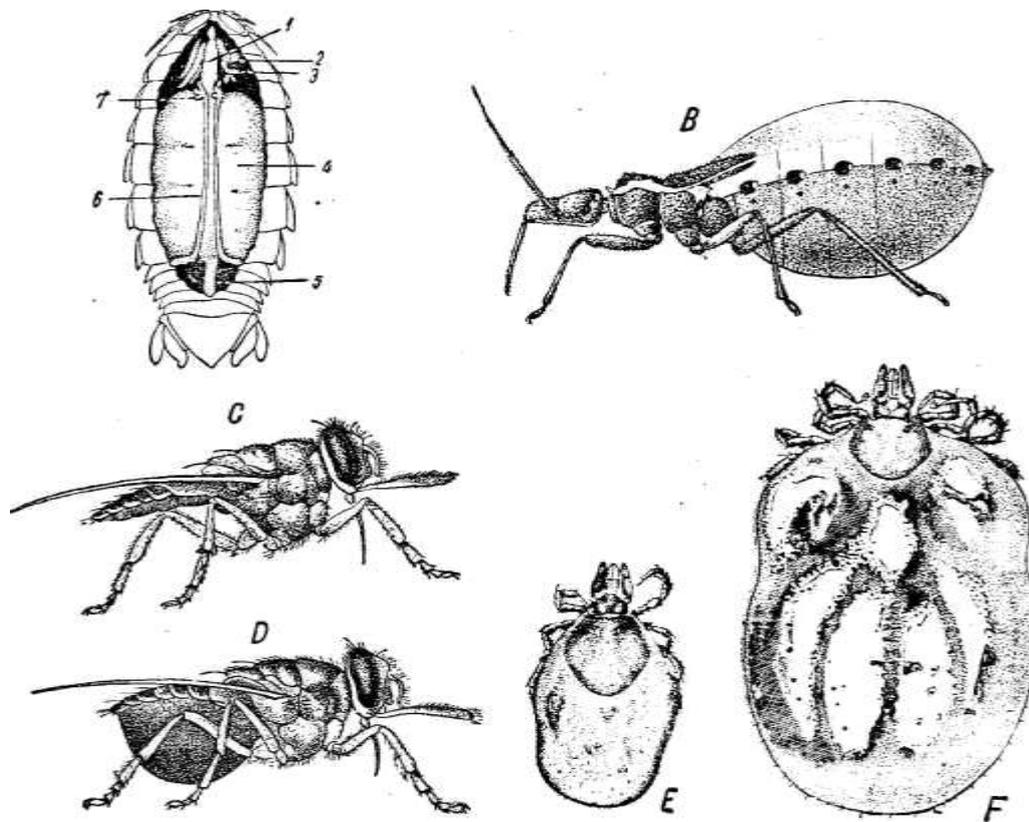


Рис. 94. Растяжимость стенок кишки у кровососущих паразитов.

А—рачек *Aeda* (Isopoda), сосущий кровь рыб, имеет пару вместительных Соковых дивертикулов кишечника; В — насосавшаяся личинка клопа *Triatoma megista*, передающая трипанозомную болезнь Чагаса человеку; С и D — *Glossina palpalis* сбоку в голодном и насосавшемся состоянии; E в F — самка клеща *Ixodes ricinus* в голодном и насосавшемся состоянии.

1 — глотка; 2 — сосательный желудок, по бокам его две пары печеночных выростов (3);

Слепые дивертикулы кишки; 5 — задняя кишка; 6 — семяпроводы; 7 — семенники (А — из Рэй Ланкестера, В — из Брема. СиГ» — из Брумпта, E в F из «Большого практикума по зоологии беспозвоночных» под ред. Полянского).

У различных групп паразитов изменения пищеварительной системы могли идти в различных направлениях.

В о-п е р в ы х, у многих форм, питающихся кровью, а особенно у таких, которые питаются периодически, с длинными паузами между отдельными трапезами, наблюдается известная гипертрофия некоторых частей пищеварительной системы. В одних случаях при этом морфология кишечника не испытывает особых изменений, кроме того, что стенки кишки становятся особенно растяжимы, так что кишечник раздувается от пищи, деформируя все тело животного. Такие отношения имеются у насосавшегося клопа, комара или у мухи цеце (рис. 94); у насосавшейся мухи брюшко чрезвычайно выпячивается на брюшную сторону, так как на нижней стороне

абдомена хитин более нежный, на верхней сравнительно грубый. В других случаях кишечник кровососущих животных образует специальные выпячивания, увеличивающие его вместимость. У пиявок имеется значительное количество боковых карманов кишки, у *Aega* (Isopoda) средний отдел кишечника снабжен двумя громадными дивертикулами, наполняемыми кровью, у многих кровососущих клещей средняя кишка снабжена системой боковых выростов. Сильное раздувание клещей во время питания явление общеизвестное; размеры голодной самки *Ixodes* равна 0,4 см длины, тогда как длина насосавшейся самки 1 см. Вес голодной самки — 0,02 г, насосавшейся — 0,39 г. Увеличение объема кишечника есть приспособление

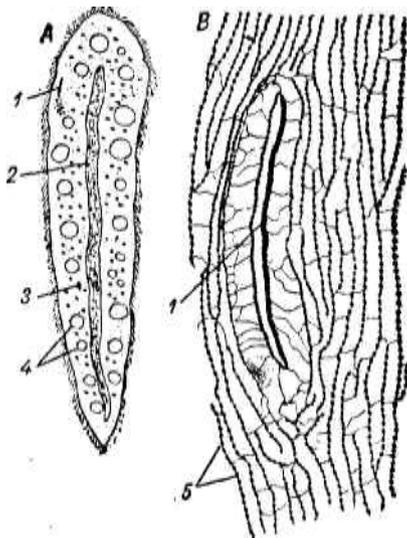


Рис. 95. *Protoanoplophrya bythiniae* с рудиментарным ртом.
 А — целое животное; В — часть оксидоротового поля с ротовой щелью (1). 1 — ротовая щель; 2 — макронуклеус; 3 — микронуклеус; 4 — сократительные вакуоли; 5 — Оазальные зерна ресниц (по М и я ш и т а).

к длительному голоданию. Известно, что: клопы могут голодать до нескольких лет, не погибая, некоторые иксодовые клещи — до 3 лет и более.

Другим приспособлением кровососущих форм является развитие желез, выделяющих секрет, препятствующий свертыванию крови. Пиявки имеют многочисленные слюнные железы, выделяющие гемофилины, или гирудин. Действие последнего легко может быть доказано экспериментальным путем. Впрыскивание в вены собаки вытяжки из растертых глоток медицинских пиявок лишает кровь собаки на известное время способности свертываться. То же наблюдается у *Ichthyotomn* и др.

Во-вторых, у других групп паразитов вырабатываются противоположи только что рассмотренным отношения, а именно редукция кишечника и переход к осмотическому питанию через поверхность тела. Такие изменения встречаются как у кишечных, так и у полостных паразитов. Среди простейших все грегарины питаются осмотическим путем, полное отсутствие рта и пищеварительных вакуолей характеризует также всех *Protociliata* (*Opalina* и др.), паразитирующих в кишечнике амфибий. Целая группа равноресничных инфузорий получила название *Astomata*, т. е. безротовых, ибо они лишены пищеварительного аппарата. Сюда относятся *Anoplophrya*, *Hopliphrya*, *Mesnilhla* и другие роды, паразитирующие главным образом в *Oligochaeta*. Вторичный характер отсутствия рта у этих форм доказывается данными М и я ш и т а (М и у а с ш и т а, 1929), который у *Protoanoplophrya* (рис. 95) нашел миниатюрный рудимент рта. Р о с с о л и м о (1926), невидимому, правильно подчеркивает сборный характер группы *Astomata*, происходящей из различных групп свободно живущих равноресничных инфузорий, причем отсутствие рта у них представляет собой результат конвергентной адаптации к одинаковому, а именно, паразитическому, образу жизни. В пользу этого свидетельствует находка Р о с с о л и м о сильно редуцированного рта у одной *Ophryoglena* (вообще этот род состоит из свободно живущих видов), паразитирующей в *Dicotylus* (*Turbellaria*). Еще один шаг, еще один этап редукции, и рот исчезнет, так что систематик будет принужден относить *Ophryoglena* к *Astomata*, хотя по другим признакам она относится к свободно живущему роду *Ophryoglena*. Наконец, многие паразитические *Mastigophora*, а особенно кровяные и тканевые — трипанозомы, лейшмании совершенно лишены пищеварительного аппарата.

Среди многоклеточных той же чертой обладают целые классы животных, а именно все *Mesozoa*, все *Cestodes* и *Acanthocephala*. В общем, различные степени редукции кишечника имеются у следующих групп.

Дигенетические сосальщики (*Digenea*) в целом ряде видов обнаруживают укорачивание обеих ветвей кишечника, а такая разветвленная пищеварительная система, какой обладает *Fasciola hepatica*, является у сосальщиков большой редкостью. Наибольшее укорачивание ветвей кишки наблюдается у *Sanguinicola* из крови карповых рыб. У *Sanguinicola* остается лишь маленькая розетка полых выростов на конце пищевода, которую некоторые даже не считают за гомолог кишки. Еще более упрощен кишечник у партеногенетических поколений *Digenea*. У спористов вовсе нет кишечника, у редий кишечник имеет вид простого мешочка, нередко непропорционально малого по сравнению с размерами самой редии. У ленточных глист и скребней на всех стадиях развития нет даже никаких рудиментов кишечника.

Среди нематод тоже имеются примеры редукции кишечника, но полная атрофия его наблюдается только у aberrантной *Buddenbrockia*, паразитирующей в полости тела пресноводных мшанок *Plumalella* (рис. 96). Эти организмы имеют вид мелких (до 3,5 мм)

червячков, стенка тела которых состоит из наружного эпителия, из четырех рядов мышечных клеток и из слоя генеративного эпителия, выстилающего довольно обширную центральную полость и дающего начало половым клеткам обоих полов. Всякие следы рта, порошицы и кишечника отсутствуют. У других нематод если и бывает, то только частичная атрофия пищеварительного канала. Так, у *Teg chinella*

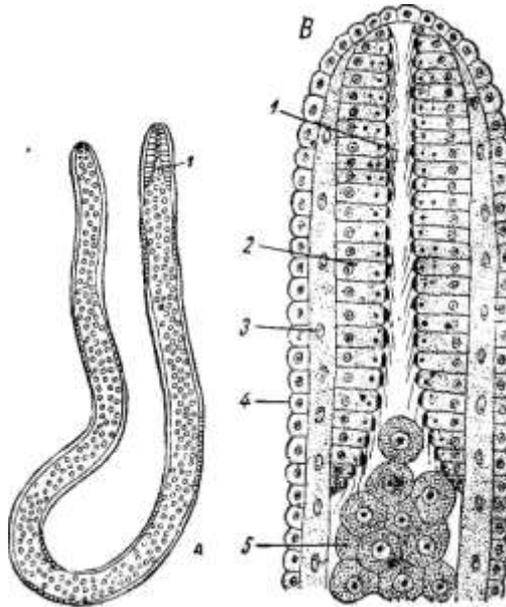


Рис. 96. *Buddenbrockia plumatellae*, сильно упрощенная нематода из полости тела мшанки *Peurnatella*.

A — целое животное: внутри видны яйца, на одном конце виден очаг образования живчиков 1); B — передняя часть тела при большем увеличении (1 — живчики; 2 — генеративные клетки; 3 — мышечные клетки; 4 — наружный эпителий; 5 — яйца) (по Ш р е д е р у).

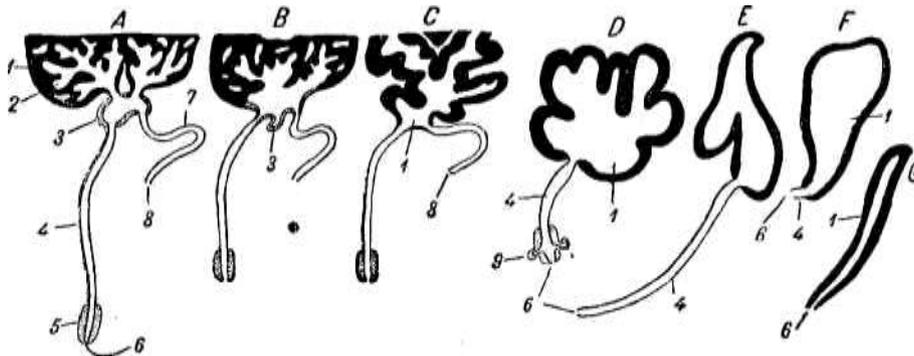


Рис. 97. Изменения пищеварительной системы у паразитических Gastropoda.

A — свободно живущие Eulimidae; B — *Megadenus holothuricola*; C — *M. arrfynchus*; D — *Asterophila japonica*; E — *Paedophoropus dicoelobius*; F — *Entocolax ludwigi*; G — *Eniocóncha mirabilis*.
1 a 2 — печень и полость печени; 3 — желудок; 4 — пищевод; 5 — глотка; 6 — рот; 7 — тонкая кишка; 8 — порошица; 9 — выпячивания глотки (по А. И в а н о в у).

и Mermithidae пищевод сводится до степени чрезвычайно узкой внутриклеточной кутикулярной

трубочки, которая у Mermithidae даже замыкается сзади слепо. Средняя кишка у Mermithidae совсем утратила свой просвет и состоит из

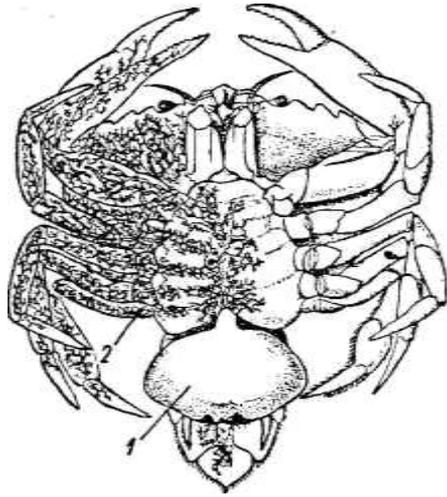


Рис. 98. Краб, несущий на нижней стороне брюшка половозрелую мешковидную *Sacculina* (1); внутри краба видны сложные разветвления (2) сосательного стебелька *Sacculina* (пз К о л л е р п).

одного ряда клеток, набитых запасными питательными веществами. У некоторых *Filariata* редуцирована задняя кишка, так что, средняя заканчивается слепо. У *Coreliacea* личинка обладает полным кишечником, у взрослого же червя исчезает пищевод; остаются средняя и задняя части кишечника, лишённые возможности функционировать.

Ряд интересных изменений испытывает пищеварительная система паразитических *Gastropoda* (рис. 97). Прежде всего, хоботок их утрачивает способность вворачиваться и становится органом прикрепления к телу хозяина и высасывания его соков. У эндопаразитических *Gastropoda* хоботок может совершенно исчезать (*As-terophilidae*). По мере приспособления к паразитизму исчезают радула, челюсти и слюнные железы, а иногда и вся глотка (*Stilifer celebensis*, *Paedophoropus*). Пищевод паразитов развит всегда хорошо. Наиболее характерен процесс редукции, связанный с упрощением печени. Печень принимает вид простого мешка, который непосредственно сообщается с одной стороны с пищеводом, с другой с тонкой кишкой (у *Megadenus arrhynchus*). Таким образом, печень становится на место желудка

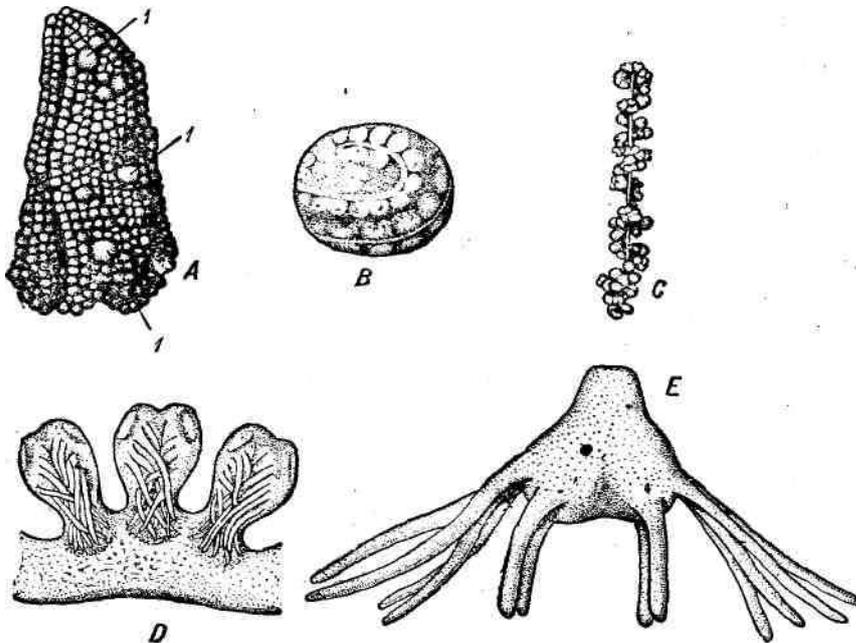


Рис. 99. *Polypodium hydriforme*. A — передний участок яичника стерляди с несколькими вздутыми зараженными икринками (1); B — икринка стерляди со скрученным внутри нее столоном *Polypodium*; C — вынутый пз икринки, почкующийся стolon с многочисленными почками на его продольной оси; D — участок столонa с тремя почками, щупальца которых вворачены внутрь столонa, а эндодерма обращена кнаружи, т. е. к желтку икринки; E — оторвавшийся от столонa и принявший нормальное положение (эктодермой кнаружи) полип *Polypodium*. (A, B, C — по У с о в у, D, E — по Л и а и и у).

и его заменяет. У *Asterophilidae* вся часть кишечника позади печени атрофируется, так что пищевод открывается в замкнутый печеночный мешок. Наконец, у *Enteroxenos osiergreni* весь кишечник исчезает, и питание становится сапрофитным.

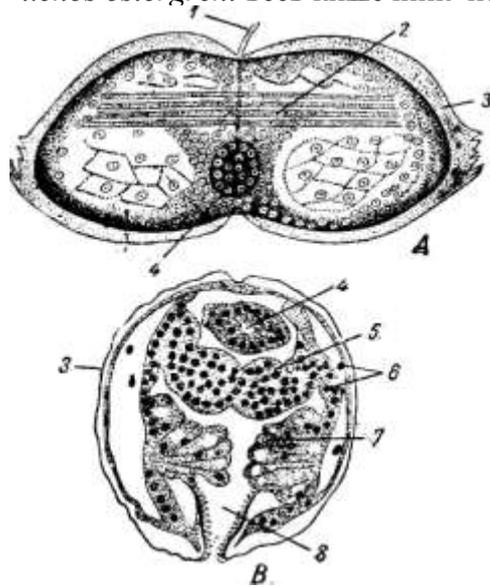


Рис. 100. Глохидии *Unto* с раскрытыми створками (A) и в поперечном разрезе (B); глохидий на стадии B находится в подкожной соединительной ткани рыбы.
1 — биссусовая нить; 2 — мускул-замыкатель раковины; 3 — край раковины; 4 — кишечник; 5 — педальные ганглии; 6 — мантия взрослого животного; 7 — личиночная мантия; 8 — мантийная полость (по I а р м у).

Хорошие примеры редукции кишечника имеются у некоторых паразитических раков. Мы уже видели (стр. 27), что веслоногие сем. *Monstrillidae* лишены кишечника, начиная с личиночных стадий и вплоть до половозрелого состояния. Вполне отсутствует кишечник у взрослых *Rhizosephala* (*Sacculina* и др.), хотя личинки их и снабжены функционирующим кишечником. Все питание взрослой *Sacculina* (рис. 98) совершается осмотическим путем через посредство ветвистого стебелька, внедренного в тело краба-хозяина. Отсутствием кишечника характеризуется и не раз упоминавшаяся, паразитирующая в полихетах копепода *Xenocoeloma*.

У некоторых других паразитических раков отсутствует задняя кишка, так что средняя кишка замкнута слепо: *Dendrogaster*, некоторые *Entoniscidae*.

В противоположность ракам, паразитические личиночные стадии насекомых обыкновенно имеют хорошо развитый пищеварительный канал.

Полная редукция кишечника у довольно многих внутренних паразитов объясняется тем, что они живут в жидкостях (пищевая кашица, кровь, лимфа), содержащих вещества, которые животный организм в состоянии использовать почти без дальнейшей подготовительной обработки. Вследствие этого пищеварительный аппарат делается для паразита до известной степени излишним, и паразит начинает всасывать питательные вещества стенками своего тела по образцу клеток хозяина: кишечные паразиты превращаются как бы в кусок кишечного эпителия хозяина, полостные в смысле питания отождествляются хотя бы с половыми клетками хозяина. Даже по своему общему виду некоторые полостные грегарины чрезвычайно походят на яйцевые клетки животного, в котором они паразитируют.

Параллельно с отмеченной нами редукцией кишечника у некоторых паразитов проявляется тенденция к увеличению наружной поверхности тела, служащей для всасывания пищи. Именно такое значение следует приписывать паре длинных тонкостенных выростов паразитических стадий *Monstrillidae* и чрезвычайно разветвленному стебельку *Sacculina* (рис. 98).

Совершенно aberrантные приспособления для всасывания пищи имеются у *Poly-podium* и у паразитических личинок *Unionidae*. *Poly-podium hydriforme* — маленький полип (вероятно гидроидный), который на молодых стадиях развития паразитирует в икринках стерляди (рис. 99). Во время паразитической стадии зародыш *Poly-podium* выворачивается наизнанку своей эндодермой по направлению к желтку хозяина, и в таком виде вырастает в длинный колбасовидный мешок, стolon. От стенок stolона внутрь него впячиваются около двух десятков полипоидных почек. Впоследствии стolon разрывается, полипы выворачиваются эктодермой наружу и покидают икринку, переходя к свободному образу жизни. Способ заражения икринок остается до сих пор невыясненным. В биологии *Poly-podium* особенно интересно выворачивание эндодермы наружу, причем паразит питается сапрофитно, но не через покровы, а через изменившую свое первоначальное положение эндодерму, т. е. как бы через вывороченные наружу стенки своего кишечника.

Личинки Unionidae гложидии (см. стр. 30) паразитируют под кожей рыб. При этом гложидий совершенно лишен пищеварительной системы, а снаружи одет двустворчатой раковиной. В связи с этим, для всасывания пищи служат внутренние стенки его мантии, клетки которой сильно разрастаются и становятся высокими, цилиндрическими (рис. 100). При окончании метаморфоза эпителий мантии гложидия сменяется новым эктодермальным эпителием.

Нервная система

Вопрос о нервной системе и органах чувств не требует долгого обсуждения, у всех паразитов, а в особенности у эндопаразитов, нервная система более или менее упрощается.

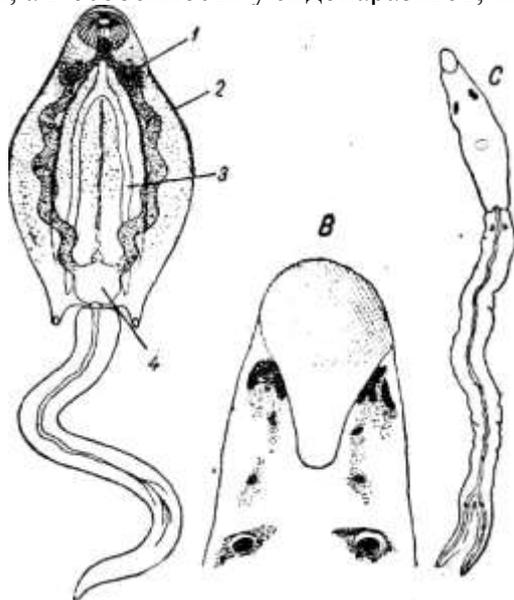


Рис. 101. Церкарии с глазами.

А — *Cercaria urbanensis* (1 — глазные пятна; 2 — выделительные каналы; 3 — ветви кишки; 4 — мочевого пузыря); В и С — *Cercaria pteractinota*, передняя часть тела и все животное. На рис. В видна пара глаз (позади) и шесть прочих глазных пятен на теле, передний конец церкарии занят грушевидной присоской (по М и л л е-Р У).

Это упрощение прежде всего сказывается в утрате органов чувств, которые могут присутствовать у свободных стадий паразитов и исчезают по мере перехода животного к паразитической жизни. Интересную картину дают в этом отношении, с одной стороны, Trematodes Digenea, с другой стороны, Monstrillidae. Молодая личинка сосальщиков, мирацидий, плавающая на воле и отыскивающая промежуточного хозяина, снабжена непарным глазком; следующие стадии развития спороциста и редия живут внутри моллюсков и лишены органов чувств. Из редий выходят церкарии, которые покидают моллюска и проходят плавающую стадию жизни в поисках нового хозяина. Довольно многие церкарии в связи с этим обладают двумя или тремя глазками (рис. 101). Когда, наконец, церкария попадает в окончательного хозяина и превращается в половозрелую двуустку, эта эндопаразитическая стадия вновь теряет глаза. У Monstrillidae свободно плавающая личинка науплиус снабжена глазком; когда личинка забирается внутрь червя *Potycirrus*, она теряет глазок; перед выходом из червя взрослые Monstrillidae снова приобретают непарный глаз.

Утрата органов чувств настолько характерна для паразитов, что в некоторых случаях по отсутствию глаз у животных, например раков, обычно обладающих таковыми, можно предполагать о вероятном эндопаразитическом характере таких видов. Лишь в очень редких случаях переход к эндопаразитизму не сопровождается полной редукцией глаз, как, например, у взрослых *Polystomum integerrimum*, сохраняющих две пары рудиментарных, лишенных пигмента глазков. Напротив, при полном переходе к внутреннему паразитизму (*Cestodes*, *Acanthocephala*, *Sacculina*) исчезают все органы чувств и сохраняются лишь отдельные, разбросанные в коже чувствительные клетки или нервные окончания.

Известное исключение из этого правила составляют лишь некоторые равноресничные инфузории из кишечника копытных. У них близ переднего конца тела развивается особая, сложно устроенная вакуоль с конкрециями», которую Доггель рассматривает как своеобразный орган чувства равновесия.

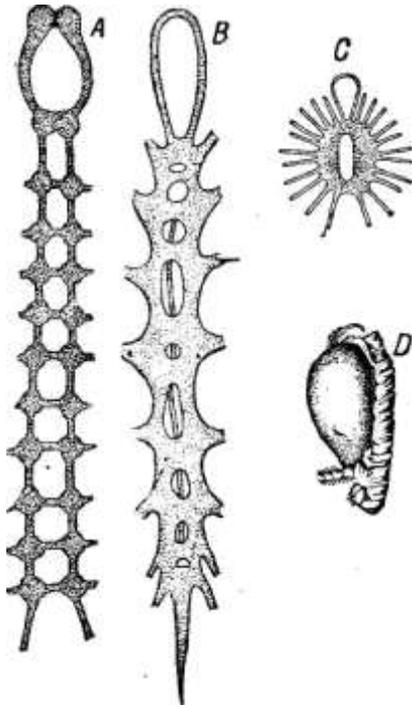


Рис. 102. Концентрация нервной системы у Myzostomida.

А — схема нервной системы Chaetopoda, от которых произошли Myzostomida; В — нервная система *Protomyzostomum polynepris*, паразитирующего в офиурах — нервная система еще сохранила до известной степени вытянутый характер, но мозговые ганглии сильно редуцировались; между обеими половинками нервной цепочки залегает тонкий непарный промежуточный нерв; С — схема нервной системы типичных *Myzostomum*; D — парочка *Myzostomum cysticolum* внутри ножной цисты, или зооцеция на амбулакральной стороне луча морской лилии *Anthometra adriani* (из К ю к е н т л я).

Центральная нервная система подвергается меньшему воздействию со стороны паразитического образа жизни. Однако нередко и по отношению к ней наблюдаются известные упрощения, выражающиеся как в концентрации ее ганглиозных составных частей, так и в ослаблении системы периферических нервов. Так, в отличие от *Polychaeta* брюшная нервная цепочка *Myzostomida* испытывает сильное укорачивание и концентрацию ганглиев (рис. 102). Только у *Protomyzostomum polynepris* по Федотову (1915) нервная система сохранила вид брюшной нервной лестницы. Среди *Cirripedia* группа эндопаразитических *Rhizosiphonia* показывает слияние всей нервной цепочки в один ганглий. Однако у паразитических личинок различных насекомых никаких особых изменений в нервной системе не замечается. Зависит последнее обстоятельство, вероятно, от того, что эктопаразитические и даже внутренностные личинки, например *Hymenoptera*, ведут не только не менее, но порой более подвижный образ жизни, чем свободно живущие личинки перепончатокрылых (например, у ос, пчел, шмелей, муравьев и др.).

Выделительная система

Выделительная система паразитов не показывает каких-либо изменений. В одних случаях выделительные органы паразитов подвергаются частичной редукции, как, например, у *Myzostomida*. В противоположность метамерному строению выделительных органов у *Polychaeta*, у *Myzostomida* сохраняется обыкновенно всего одна пара очень мелких нефридиев. Лишь у *Protomyzostomum* имеется пять пар нефридиев, причем Федотов отмечает наклонность части этих нефридиальных каналов атрофироваться в течение индивидуальной жизни животного. Совершенно обратные отношения имеются у *Nematodes*, где боковые выделительные каналы и фагоцитарные клетки получают у паразитических форм сильное развитие.

Очень распространенной чертой эндопаразитических простейших является исчезновение пульсирующих вакуолей. Их нет у всех *Sporezoa*, у паразитических амёб и жгутиконосцев, у части эндопаразитических инфузорий (*Protociliata*). Там, где они имеются (*Entodiriomorpha*, *Balanidium*, *Nyctotherus* и др.), пульсация их сильно замедлена, но не всегда, по сравнению с таковой у свободно живущих инфузорий. Тенденцию к атрофии выделительной системы паразитические простейшие разделяют с морскими *Protozoa*, что зависит от сходных осмотических условий окружающей среды. Как паразитические, так и морские простейшие живут в среде, значительно более богатой солями, чем пресноводные *Protozoa*. Вследствие этого разница в осмотическом давлении между содержимым их тела и окружающей средой

меньше, чем у пресноводных форм, а это, в свою очередь, уменьшает необходимость наличия особых аппаратов, откачивающих поступающую в тело извне воду, каковыми являются пульсирующие вакуоли.

Дыхательная система

Дыхание эктопаразитов подчиняется тем же законам, что и дыхание свободно живущих организмов. Полостные и тканевые паразиты находятся, очевидно, в таких же условиях дыхания, как и соседние ткани самого хозяина, т. е. кислород доставляется им кровью хозяина или (у *Arthropoda Tracheata* и у паразитов, живущих в дыхательных путях позвоночных) непосредственно органами дыхания хозяина. Совершенно особые условия дыхания окружают кишечных паразитов: они живут в почти бескислородной среде и обладают, поэтому, анаэробным дыханием. Следовательно, такие кишечные паразиты должны, вместо кислорода, обладать ка-

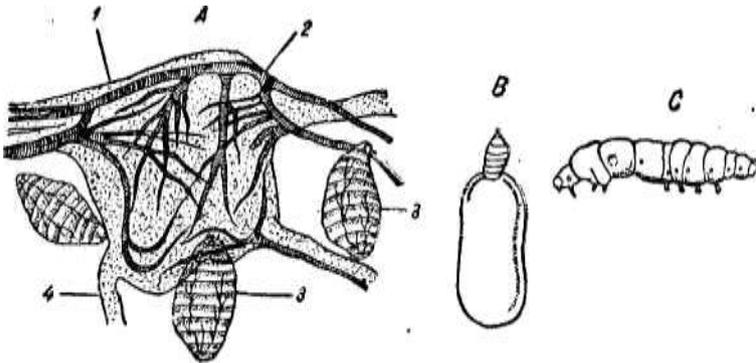


Рис. 103. А — личинки мухи *Crossocosmia (Ugimyia) sericariae*, проникающие в брюшную ганглий гусеницы тутового шелкопряда; В — личинка *Crossocosmia (Ugimyia)*, вылезавшая из кокона шелкопряда; С — гусеница шелкопряда с темным пятном около одной из передних стигм — признак заражения гусеницы личинками мух.

1 — ганглий; 2 — трахейные стволы; 3 — личинки мухи; 4 — один из отходящих от ганглия нервов (по С а с а в и).

ким-то иным источником энергии для физиологических процессов, происходящих в их теле. У свободно живущих организмов энергия для выполняемой телом работы получается от сжигания жиров и других веществ при помощи поступающего в организм атмосферного кислорода. Наблюдения Вейнланда (Weinland) над аскаридами показали, что у кишечных паразитов в большом количестве накапливается в тканях гликоген (или парагликоген у грегарин) и что источником энергии служит своеобразное расщепление гликогена, происходящее с выделением углекислоты и валериановой кислоты. Вейнланд назвал этот процесс «животным брожением», сравнивая его с процессами типичного бактериального брожения. Этот процесс и является источником энергии, затрачиваемой паразитом при выполнении им различных жизненных функций. Необходимую энергию анаэробные организмы получают не через окислительные процессы, а через процессы расщепления. Наличие в полостной жидкости аскарид значительных количеств валериановой кислоты объясняют именно особенностями дыхания этих червей.

В некоторых случаях наблюдаются интересные биологические приспособления внутренних паразитов, облегчающие им получение атмосферного воздуха. Так, нами уже говорилось, что личинки кожного овода, располагаясь под кожей рогатого скота, устанавливают связь с внешней средой при помощи прободающего кожу отверстия. Другой интересный пример дает представитель паразитических мух *Crossocosmia (Ugimyia) sericariae* (рис. 103). Яйца этой мухи откладываются ею на листья тутового дерева и поедаются вместе с пищей гусеницами тутового шелкопряда. Личинки мухи вылупляются из яиц в кишечнике гусеницы, прободают стенку кишки и сначала внедряются в ганглии брюшной нервной цепочки хозяина. Вскоре они, однако, покидают ганглий и выходят в полость тела гусеницы, где располагаются так, чтобы их находящиеся на заднем конце тела дыхалеца соприкасались с одним из дыхалец хозяина. Подобное положение паразитов настолько постоянно, что о присутствии их внутри гусениц шелкопряда узнают по наличию около одного из дыхалец хозяина буроватого пятна, вызываемого паразитом. Очевидно, в этом тесном контакте с стигмой хозяина мы имеем дыхательное приспособление личинок *Crossocosmia (Ugimyia)*.

Очень интересные, хотя и мелкие приспособления для дыхания обнаруживают некоторые вши морских млекопитающих, а именно ластоногих. Некоторые виды вшей ластоногих не имеют специальных морфологических адаптаций и располагаются преимущественно на морде своего хозяина, т. е. на том месте тела, которое чаще всего выставляется хозяином из воды на воздух. Здесь, следовательно, мы имеем биологическое приспособление парази-

та, в смысле его локализации. У других вшей, относящихся к роду *Antarctophthirius*, на теле развиваются особые плоские чешуйки (рис. 104). При погружении хозяина в воду эти чешуйки прижимаются насекомым к его телу, зажимая в пространстве между чешуйкой и телом маленький пузырек воздуха. Таким путем паразит получает на время погружения хозяина некоторый запас уносимого под воду воздуха. Подобное морфологическое приспособление позволяет *Antarctophthirius* жить на всей поверхности тела хозяина.

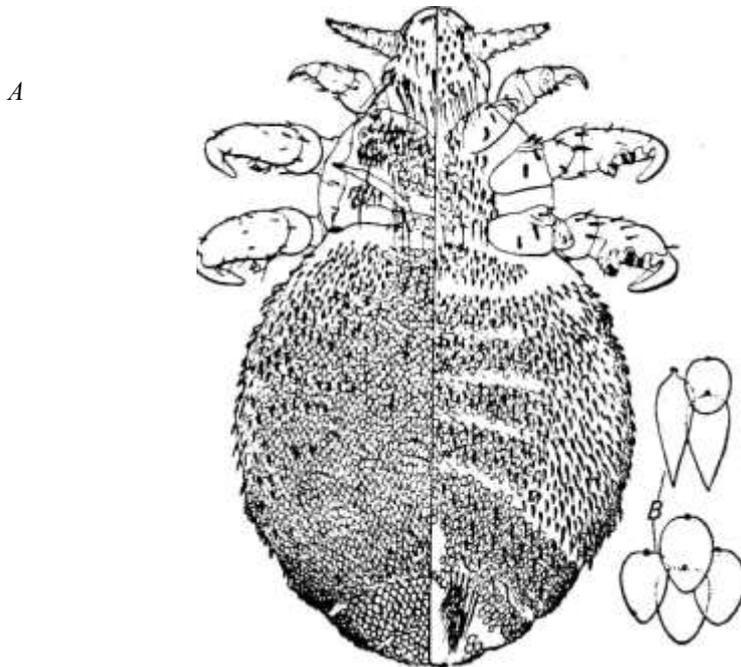


Рис. 104. А — самка вши *Antarctophthirius microchir* с тюленя *Zalophus californianus*; В — сбоку от животного изображена группа чешуек, которыми прижимаются пузырьки воздуха (по Феррису).

В настоящее время у довольно многих беспозвоночных в крови или в полостной жидкости установлено вещество, близкое к гемоглобину и имеющее, подобно последнему, значение в дыхательном обмене. Ввиду его некоторого химического отличия от гемоглобина Линдрот (1945) предлагает означать это вещество более индифферентным термином эритрокруорин. Эритрокруорин найден и у некоторых эндопаразитов, которым он может придавать розоватую или даже красную окраску. Таковы, например, некоторые нематоды: паразит кишечных рыб *Camallanus*, паразит почек собаки громадный *Diectophyme renale*, тканевый паразит рыб *Philometra sanguinea* и некоторые другие. Трахейные клетки личинок желудочного овода (*Gastrophilus equi*) крупны и окрашены в красноватый цвет они содержат эритрокруорин (по Кемницю, Кемnitz, 1917). Некоторые веслоногие рачки, прячущие большую часть своего тела внутрь организма хозяина (таков *Hez-pyttobius*), имеют полостную жидкость розоватого цвета.

Интересующим нас в данном случае обстоятельством является то, что большей частью у свободно живущих и свободно дышащих воздухом родичей таких паразитов эритрокруорин отсутствует, т. е. приобретение его паразитами означает собою одну из адаптаций к паразитическому образу жизни. Очень хорошо обосновывает эту мысль Кемниц сравнением личинок желудочного овода с таковыми бычьего (*Hypoderma lineatum*). Личинки бычьего овода живут в подкожных желваках, сообщающихся с внешней средой и дышат наружным воздухом; их трахейные клетки лишены красного пигмента, тогда как личинки желудочного овода отрезаны от свободного доступа воздуха и имеют эритрокруорин. Таким же образом свободно живущие нематоды не обнаруживают красной окраски, а у некоторых эндопаразитных круглых червей последняя имеется. По-видимому, эритрокруорин некоторых эндопаразитов содействует им в поглощении кислорода из бедной этим газом окружающей среды.

Органы движения

Органы движения паразитов, в особенности внутренних, при приспособлении к паразитизму подвергаются большей или меньшей редукции. Мы уже видели, что паразиты *Myzostomida* по сравнению с таковыми *Polychaeta* испытывают уменьшение и упрощение. Очень сильной редукции или полной атрофии подвергаются конечности многих пара-

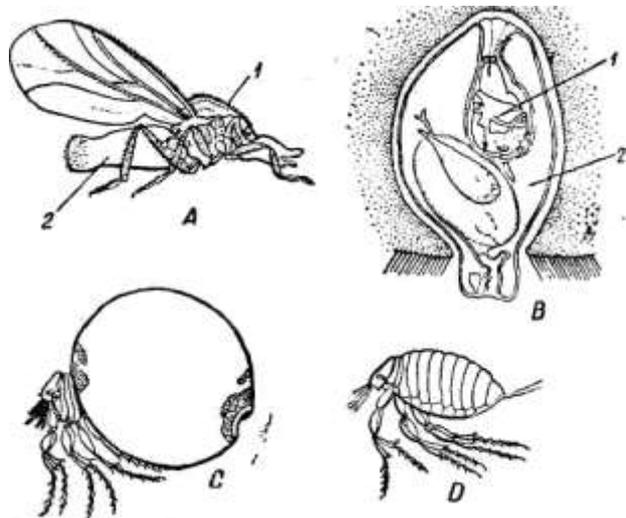


Рис. 106. *A* и *B* — муха *Ascodipteron speiserianum*, паразитирующая в коже индо-малайских летучих мышей: *A* — самка мухи до погружения в кожу; *B* — самка, погруженная до конца брюшка в кожу хозяина. (*1* — грудь и голова мухи, впятившиеся в ее брюшко; *2* — брюшко) (по И ю и р); *C* — песочная блоха *Sar-copsylla penetrans*, сильно вздувшаяся самка; *D* — самец *Sarco-psylla* (из Ш и м к в и ч а).

зитических раков. На свободных личиночных стадиях развития (копепо-дитная стадия у *Sorero-da*, ципривидная у *Rhi-zocerphala*) эти раки обладают нормально развитыми конечностями, но по мере перехода к паразитическому образу жизни ноги атрофируются. Полная атрофия конечностей имеет место у *Rhizocerphala* и у таких *Sorero-da*, как *Lernaecera*, *Penella*, *Xenocoe-loma*; частичную атрофию в возрастающей степени иллюстрирует целый ряд эктопаразитических веслоногих раков. Эндопаразитические личинки некоторых *Pantopoda* сбрасывают вторую и третью пары конечностей (*Phoxichilidium*, *Anoplo-dactylus*) и развивают их вновь лишь перед превращением во взрослое свободно живущее животное. Две пары заметных бугорков с хитиновыми крючьями, имеющиеся на переднем конце тела *Pentastomida*, рассматривают как рудимент более развитых конечностей. Эндопаразитические зудни (*Sarcoptidae*) отличаются сильным укорачиванием ног. Конечности паразитических насекомых не испытывают особых изменений, но зато чрезвычайно распространены у них явления оказываются полная атрофия крыльев. Целые отряды паразитических насекомых вторично утратили крылья: вши, блохи, пухоеды. Особенно показательны те группы эктопаразитических насекомых, из которых можно составить морфологический ряд постепенной редукции крыльев. Это, как мы видели (стр. 48), легко сделать по отношению к мухам-кровососам, где от снабженных нормальными крыльями *Ornitliomyia* мы через *Stenopteryx* имеем переход к вполне бескрылым *Melophagus*. Кровососки интересны и в несколько ином отношении: среди них имеются формы, которые теряют крылья в течение индивидуальной жизни, по мере установления более тесного контакта с хозяином. Взрослые *Ascodipteron speiserianum* (рис. 105) обладают хорошо развитыми крыльями и конечностями, а также торчащим вперед хоботком. Оплодотворенная самка садится на хозяина (одна из летучих мышей Малайского архипелага) и прикрепляется у основания ушей. Она постепенно внедряется в кожу хозяина, пока наружу из покровов не остается торчать в виде бугорка лишь задний конец тела кровососки. При этом муха испытывает глубокие изменения. Ее крылья отваливаются, ноги отрываются на уровне вертлужного членика, голова и грудь впячиваются в основание брюшка, становящегося огромным. Самец остается свободным и сохраняет, соответственно с этим, нормальное строение.

Очень сильную редукцию крыльев и конечностей испытывают самки *Strepsiptera* (рис. 106), паразитирующие в перепончатокрылых. Самка *Strepsiptera*, живущая

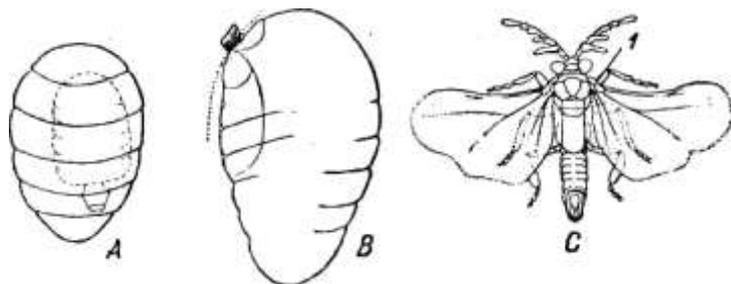


Рис. 106. *A* — самка *Stylops* (*Strepsiptera*) в брюшке пчелы *Andrena*; *B* — самка *Elenchus* (*Strepsiptera*) вид сбоку; *C* — самец *Delphacixenos* (*Strepsiptera*) (*1* — передние рудиментарные крылья) (из В е б е р а).

внутри хозяина (например, *Xenos rossii* в личинке, а позднее во взрослом *Polistes*), не имеет ни сжков, ни глаз, ни ног, ни крыльев и своим видом напоминает безногих личинок некоторых насекомых.

Редукция органов движения происходит и у паразитических моллюсков, где можно отметить сильное уменьшение ноги у *Mucgonabla*, низведение ее до степени рудимента у *Stilijer a* полное исчезновение ноги у эндопаразита чешуек *Entocolax* и *Enteroxenos*,

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПАЗАРИТОВ К ПХ ОБРАЗУ
ЖИЗНИ (ЧАСТЬ 2-я)

Половая система

Мы позволяем себе выделить адаптации половой системы у паразитов в особую главу, ввиду их большого биологического значения при выработке паразитического образа жизни. Функция размножения у большинства паразитов становится особенно доминирующей; кроме обычных способов размножения, часто появляются еще иные, усиливающие способность животного к размножению. В жизни паразитов все решительно функции вполне подчинены одной, а именно функции размножения, что далеко не так ясно выражено у свободно живущих организмов.

Паразитический образ жизни, прикованность паразитов к их хозяевам затрудняют встречу между особями разного пола. Это характерный фактор паразитической жизни, приводящий к тому, что паразиты обнаруживают несомненную наклонность к гермафродитизму. Среди паразитов имеется очень большое количество гермафродитов. Самый характер гермафродитизма, а именно его способ происхождения у паразитов может быть двояким. Часто гермафродитизм паразитов объясняется известным историческим моментом, а именно происхождением от гермафродитных свободных предков. Достаточно вспомнить о классах Trematodes и Cestodes, ведущих начало от гермафродитных Turbellaria; точно так же гермафродитизм Rhizocephala может быть объяснен гермафродитизмом прочих усоногих, т. е. свободно живущих предков Rhizocephala. Такого же происхождения и гермафродитизм у пиявок (потомков гермафродитных Oligochaeta).

Иной характер носит гермафродитизм у некоторых нематод, например, у паразитического поколения *Bhdbdias bufonis* (стр. 26), ибо все свободно живущие нематоды раздельнополы. В таких случаях можно говорить о влиянии на половую систему паразитического образа жизни. К этой же категории относится гермафродитизм Myzostomida, ибо громадное большинство Polychaeta раздельнополо, а также гермафродитное состояние многих паразитических Isopoda (Cymothoidae, Entoniscidae). Очень ясен переход к гермафродитизму, связанный с паразитизмом у Prosobranchia. Свободно живущие Prosobranchia, в том числе и род *Eulima*, раздельнополы. Несколько видов *Eulima* становятся эктопаразитами морских лилий и звезд, сохраняя раздельнополость. Род *Mucronalia*, имеющий ту же родословную, но сильнее адаптированный к паразитическому образу жизни, все еще, невидимому, является раздельнополым, равно как и еще сильнее измененный род *Stilifer*. Однако среди представителей последнего рода имеется два несомненно гермафродитных вида. Интересно, что эти виды иллюстрируют самый способ происхождения герма-

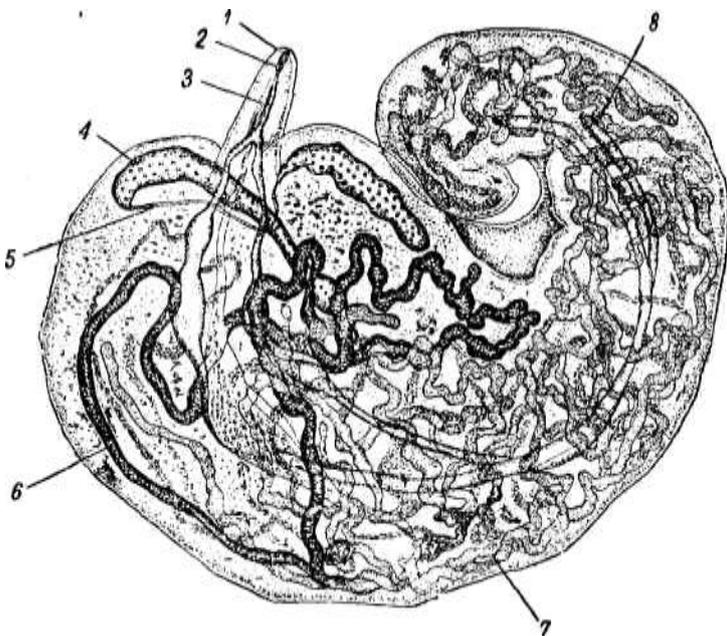


Рис. 107. Организация *Nematobothrium filarina*.
рот; 2 — глотка; 3' — глотка; 3 — половая клоака; 4 —
семенник; 5 — семепровод; 6 яичник; 7 — желточник; 8
— кишечник
(по Я м а р у ти).

фродитов у данного рода. А именно, Нирштрасс (Nierstrass, 1909) и Джонкер (Jonker, 1916) описали у этих видов педогенетических, личинкообразных карликовых

самцов, которые, повидимому, отвечают дополнительным самцам Cirripedia. Поэтому можно думать, что гермафродитные особи возникли путем изменения самок и превращения их в гермафродитов. Последний член ряда Eulimidae, род *Enteroxenos* (из полости тела голотурии *Stichopus tremulus*) является типичным гермафродитом, утратившим карликовых самцов.

Наконец, гермафродитом является и чрезвычайно сильно адаптированный к паразитизму веслоногий рачок *Xenocoeloma*.

В кажущемся противоречии с намеченной линией изменений находится обратный процесс возникновения в пределах гермафродитных групп отдельных раздельнополых видов с резким половым диморфизмом. Повторяем, что указанное противоречие только мнимое, так как в каждом отдельном случае рука об руку с выработкой раздельнополости идет адаптация, обеспечивающая каким-нибудь способом перекрестное оплодотворение. Чаще всего это приспособление заключается в том, что самец и самка более или менее прочно связываются друг с другом на всю свою жизнь.

Среди сосальщиков есть крайне интересное семейство Didymozoonidae, которые живут под кожей морских рыб, на их жабрах или в ротовой полости. Они встречаются всегда попарно, в особых подкожных капсулах. Некоторые из представителей этого семейства, например *Didymozoon scombri* со скумбрии, типичные гермафродиты. Здесь, следовательно, мы имеем приспособление к перекрестному оплодотворению, и только. Однако у других Didymozoonidae, а именно у *Nematobothrium filarina* (рис. 107) из жаберной полости *Sciaena*, две особи в одной и той же капсуле хотя и гермафродитны, но различаются размерами и способностью к продукции яиц. В одной особи их мало, и они остаются светлыми и, повидимому, неспособными к развитию, у другой же многочисленные яйца имеют нормальный вид. Наконец

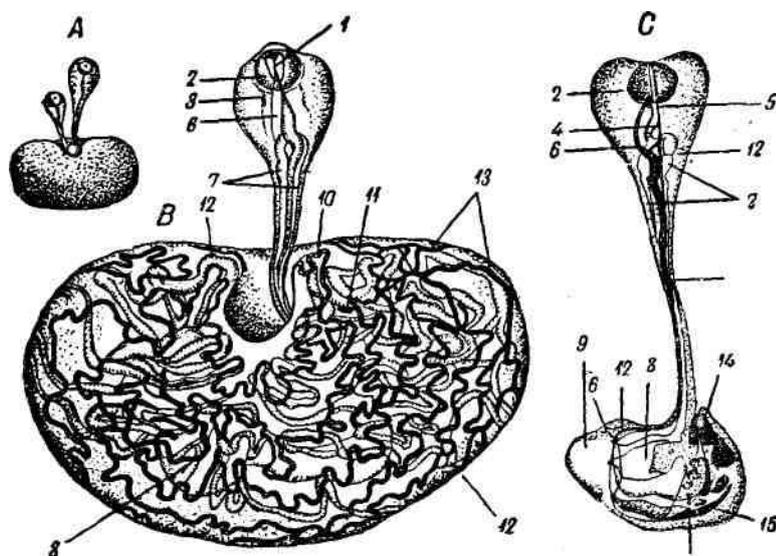


Рис. 108. Сосальщик *Wedlie bipartite* (Didymozoonidae) из тунца.

A — самец и самка, выделенные из общей капсулы (увеличено в 5 раз); B — изолированная самка при увеличении в 15 раз; C — самец при увеличении в 20 раз. 1 — половое отверстие; 2 — ротовая присоска; 3 — нервная система; 4 — пищевод; 5 — глотка; 6 — семепровод; 7 — ветви кишки; 8 — правая и 9 — левая ветви кишечника; 10 — яичник; 11 — семеприемник; 12 — матка; 13 — желточник; 14 — семенник; 15 — рудимент женской половой системы (по О д е р у).

у третьего члена семейства, *Wedlie bipartite* (рис. 108) из тунца (*Fhynnus*), обе особи каждой парочки различаются не только по размерам (4 мм и 9 мм), но и по строению полового аппарата. У меньшей особи имеется отлично развитой мужской половой аппарат, а женский хотя и имеется, но миниатюрных размеров и не способен функционировать. Таким образом эта особь представляет собой, собственно говоря, самца. Большая особь имеет полностью развитую женскую систему, а от мужской у нее сохраняется лишь рудимент семепровода.

В последнее время Н М а р у Г Н (J a m a g u t i, 1938) описал еще одно интересное изменение организации у Didymozoonidae, связанное с их попарным нахождением в одной цисте. У *Diplozoon* обе особи, находящиеся в цисте, срастаются своими задними половинами воедино, тогда как тонкие передние половины их остаются раздельными (рис. 109).

Кроме Didymozoonidae, раздельнополостью и постоянной спаренностью полов среди сосальщиков обладает еще семейство кровяных двуусток (Schistosomatidae). Широкий, но короткий самец *Schistosomum* обхватывает узкую и длинную самку боковыми краями своего тела. В таком виде парочка этих червей держится в кровеносных сосудах человека и млекопитающих.

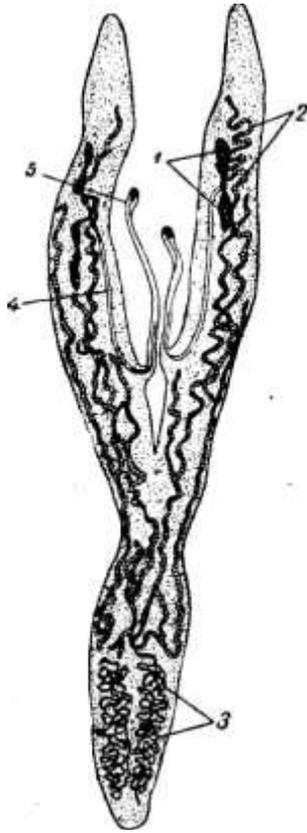


Рис. 109. *Diplozoon pelamydis* (Didymozoonidae), сросшаяся парочка сосальщиков из цисты с жабер тунца (*Euthynnus pelamys*).

1 — семенники; 2 — яичники; 3 — желточники; 4 — семепровод; 5 — передний конец тела со ртом и глоткой. Матка, заполняющая все тело животного, опущена (по Я м а р у т и, изменено).

Строгая спаренность индивидов обоих полов во всех указанных случаях представляет собой крайне интересную загадку. Для раздельнополых Trematodes вероятнее всего простое отыскивание молодыми особями одного пола особей другого, так как именно таким способом дело обстоит у гермафродитных, но спаривающихся на всю жизнь особей *Diplozoon paradoxum* (из Monogenea). *Diplozoon* (рис. 110) паразитирует на жабрах карповых рыб. Молодые особи *Diplozoon*, известные под названием «дипорпа», живут на жабрах поодиночке, но, по мере приближения половой зрелости, они отыскивают друг друга и сначала скрепляются одна с другой крест-накрест попарно при помощи специальной небольшой присоски, находящейся приблизительно по середине тела, а затем и срastaются друг с другом в этой области. Особенно интересно при этом, что мужские половые протоки одной особи вступают в связь с женскими протоками другой, чем обеспечивается перекрестное оплодотворение. Дипорпы, не нашедшие себе партнера, не достигают половой зрелости и погибают. Можно было бы предположить нечто аналогичное и для раздельнополых сосальщиков. С другой

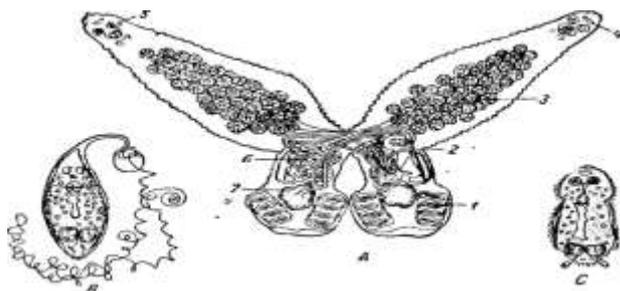


Рис. 110. А — *Diplozoon paradoxum*, две сросшихся взрослых особи; В — снабженное нитевидными отростками яйцевой скорлупы яйцо с мирацидием внутри; С — мирацидий *Diplozoon*.

1 — прикрепительный аппарат с восемью присасывательными клапанами; 2 — яйцевод; 3 — желточник; 4 — рот; 5 — присасывательные ямки переднего конца; 6 — яичник; 7 — семенник (по Ц е л л е р у).

стороны, для Didymozoonidae можно предположить и другие отношения, напоминающие то,

что имеется при определении пола у *Bunella*. А именно можно думать, что капсула сначала образуется вокруг одной особи, которая получает женскую ориентировку. Если позднее в рыбу попадают другие метацеркарии того же вида, то они отыскивают одиночные капсулы, проникают в них и становятся особями, ориентированными в мужскую сторону.

Единичные случаи перехода к раздельнополости имеются и среди Cestodes. Так, прежде всего известную тенденцию к разделению полов обнаруживает удивительная *Gynandrotaenia stammeri* (рис. III), описанная Ф у р м а н о м (F u h r m a n n, 1936). Она замечательна правильным чередованием в стробиле мужских и женских члеников, причем первые меньше вторых. Таким образом, здесь каждый членик содержит однополый половой аппарат. У *Dioicocestus* из кишечника некоторых водоплавающих птиц дело идет дальше. Эти цестоды (рис. 112) имеют стробилы или цепочки двоякого рода: одни целиком мужские, другие чисто женские. При этом мужские и женские цепочки встречаются всегда попарно. Такое удивительное совпадение предположительно можно объяснить тем, что в финне *Dioicocestus* развиваются две головки, одна из которых дает мужскую, другая женскую цепочки; при подобном устройстве окончательный хозяин всегда должен иметь в своем кишечнике две цепочки разного пола. Пример *Dioicocestus* прекрасно показывает, как разделение полов у паразитов сопровождается приспособлением, гарантирующим нахождение одного пола другим.

Попарное прочное соединение обоих полов в тех же целях наблюдается иногда и у раздельнополых паразитов, например у *Syngamus trachea* (рис. 113) из трахеи птиц. У этой нематоды самец прочно прикрепляется, почти прирастает к телу

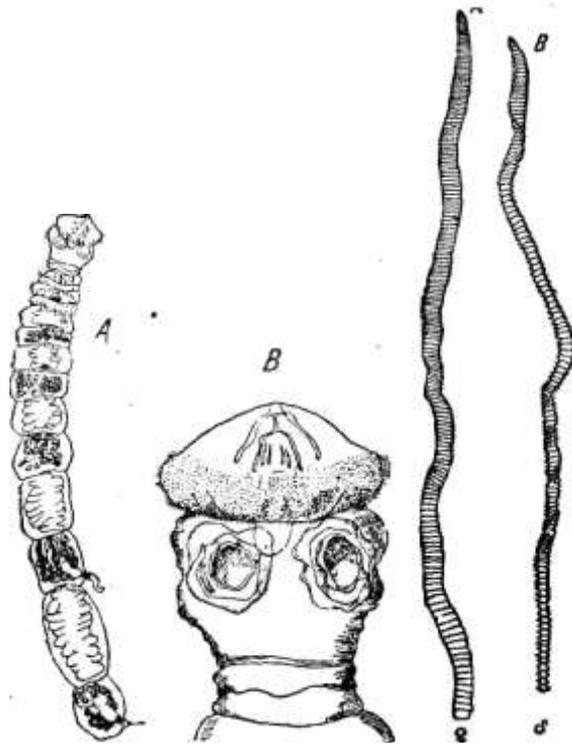


Рис. 111. А— стробила *Gynandrotaenia stammeri*. Видно правильное чередование мужских (некоторые с выпяченным пиррусом) и женских проглоттид; В — головка с передним выростом (просколекс) и втянутым хоботком (по Ф у р м а н у).

Рис. 112. Две стробилы: В — мужская (с7) и А — женская (9) раздельнополой цестоды *Dioicocestus* (по Ф у р м а н у).

самки в области ее полового отверстия, так что животные всегда встречаются парочками, состоящими из маленького самца и втрое более крупной самки. Подобные же отношения мы встречаем у нематоды *Hedruris* (рис. 113), паразитирующей в пищеводе и желудке водных холоднокровных позвоночных. Самка *Hedruris*, снабженная особым хвостовым клапаном, держится за слизистую оболочку пищевода хозяина, самец же несколько раз штопоробразно обертывается вокруг самки.

Спаренность особей разного пола принимает парадоксальный характер. у нематоды *Trichosomoides crassicauda* (рис. 114), паразитирующей в мочевом пузыре крыс. Самцы этого вида проникают в половые протоки самки и ведут там паразитарный жизни, выполняя в то же время свою функцию оплодотворения яиц.

Наряду с приспособлениями, гарантирующими оплодотворение яиц, изредка у паразитов наблюдаются и особенности, препятствующие преждевременной копуляции или повторному сокоуплению с уже оплодотворенной другой самкой. Случай первого рода демонстрирует нематода *Stenurus minor* из дельфина; у незрелой самки этого круглого червя половое отверстие закрыто двумя направленными друг другу навстречу

кутикулярными выростами. У вполне созревших самок эти выросты отведены в сторону и половое отверстие открыто.

Пример второго рода мы находим у некоторых скребней. Самец в конце копуляции выпускает на задний конец самки, несущий на себе половое отверстие, секрет своих цементных желез. Секрет обволакивает задний полюс самки, застывает на нем в виде плотного колпачка и таким образом закупоривает входное отверстие к женской половой системе

Длительная одаренность полов установлена у некоторых клещей, например, недавно у *Schizocoptes conjugatus* (сем. Listrophoridae) с африканского золотого крота (*Chrysochloris*, или *Bematiseus*). Самцы этого вида находятся в состоянии длительного спаривания с женскими нимфами. При этом оба партнера соединяются задними

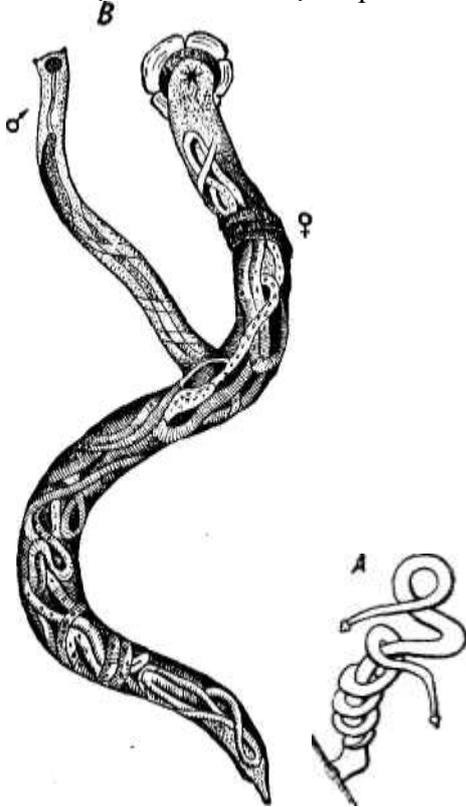


Рис. 113. А—самка *Hed runs and-rophora*, прикрепленная присоско-видным задним концом к стенке кишки хозяина и обвитая в несколько оборотов самцом; В—парочка *Syngamw trachea*; маленький самец прирастает к телу самки в области ее полового отверстия; внутри самки просвечивают извитые трубки половой системы (из К ю к е н т л я).

концами, будучи направлены головами в противоположные стороны (рис. 115). У самца имеются два крючковидных выроста на заднем полюсе, служащие для обхватывания конца тела самки, а кроме того две мощных брюшных присоски, которым у самки соответствуют два бугра, или запонки. Соединенные животные двигаются и ведут себя, как один организм.

В общем, можно сделать вывод, что у паразитических, а особенно у эндопаразитических животных имеется некоторая тенденция к выработке гермафродитизма. Сплошь и рядом у гермафродитов развитие мужских и женских гонад происходит одновременно, причем обычно сперва, развиваются мужские половые железы, позднее женские так называемый *протерандрический* гермафродитизм. Это явление приводит к тому, что животное сначала функционирует как самец, потом как самка, что повело к некоторым ошибкам в исследовании паразитов. Так, *Myzostomida* сначала считали раздельнополыми, потому что они часто встречаются попарно в особых вздутиях на теле морских лилий, причем одна особь имеет хорошо развитую мужскую, другая женскую половую систему. «Мужская» особь значительно мельче «женской» и могла рассматриваться как карликовый самец. На самом деле оказалось, что обе особи суть гермафродиты в разных

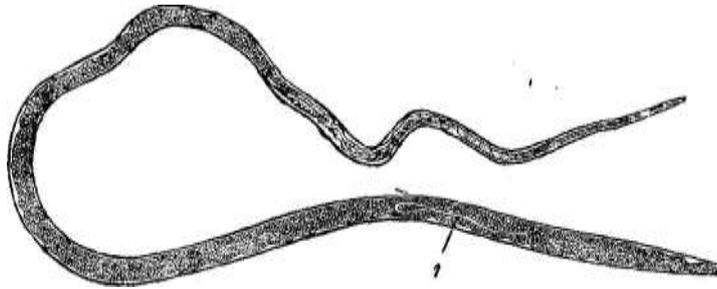


Рис. 114. Самка *Trichosomoides crassicauda* из мочевого пузыря крысы с самцом (1) в ее половых протоках (из К ю к е н т а л я).

фазах их существования и что «самец» постепенно вырастает, развивает женские гонады и становится «самкой».

Еще яснее выражен такой последовательный гермафродитизм у некоторых паразитических Isopoda (Liriopsidae из Cryptoniscida). Так, у *Danalia curvata* (рис. 116) из яйца выходит ясно расчлененная личинка на так называемой эпикаридной стадии; она превращается в самца (стадия *Cryptowiscus*), который тоже имеет ясное метамерное строение и вполне развитые семенники. В это время личинка прицепляется к пелагическим веслоногим рачкам, надкалывает их и сосет. Затем такой самец отыскивает самку, оплодотворяет ее и переходит после копуляции на совершенно иного хозяина, а именно на *Sacculina*.

Самец *Danalia* прикрепляется к саккулине, линяет, сбрасывает все конечности и теряет все следы членистости, превращаясь в мешок, снабженный хоботком, который вонзается в тело хозяина саккулины, т. е. краба *Inachus*. В теле краба хоботок *Danalia* внедряется в стебелек саккулины, и таким образом *Danalia* начинает питаться за счет паразита краба, вырастает, развивает яичники и постепенно превращается в самку. На стадии самца *Danalia* имеет всего 1 мм длины, на стадии «же самки» — до 13 мм.

Протерогинический гермафродитизм, когда женская половая система развивается раньше мужской, встречается редко. Примером его может служить один ленточный червь, *Progynopolidium nolleri*.

У раздельнополых паразитов количественные соотношения особей обоих полов большей частью не представляют каких-либо интересных особенностей, кроме тех

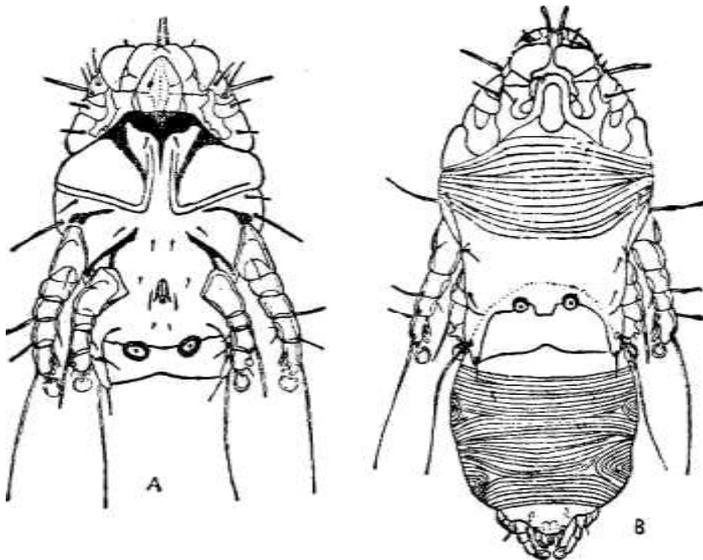


Рис. 115. Клещ *Schizocoptes conjugatus*, живущий на шерсти африканского крота *Chrysochloris*. А — самец с брюшной стороны; В — самец в длительной копуляции с женской нимфой (на рисунке нимфа обращена головным концом книзу) (по Л о у р е н с у).

случаев, когда одинаковое количество спаренных самцов и самок гарантируется, повидимому, самим способом их происхождения. Это мы видели, например, у сосальщиков *Didymozoonidae*, у цестоды *Dioicocoesius*.

Самый акт оплодотворения в одних случаях строго ограничивается попарным сочетанием самки с самцом, тогда как в других случаях мы сталкиваемся с полигамией. Картину первого рода дает, например, нематода *Sjngamus trachea*, где самец как бы прирастает к половому отверстию самки, а также скребни. У них копуляция заканчивается тем, что половое отверстие самки наглухо заклеивается, как это было указано уже на стр. 129.

Случаи полигамии известны для упоминавшейся ранее *Trichosomoides crassi-cauda*, у которой половая система самки содержит иногда до 6 забравшихся в нее карликовых самцов (полиандрия). Редкую комбинацию обратного характера (полигиния) обнаруживает раздельнополый птичий сосальщик из кровяных двуусток *Macrobilharzia macrobilliar-*

zia. Самки этого вида гораздо многочисленнее самцов, но зато и значительно мельче их. При этом в брюшном желобе самца (гинекофорный канал), где происходит оплодотворение, можно встретить иногда до 6 самок (Mc

I n t o s h, 1933). Своеобразие этой формы дополняется еще тем, что у нее, по-видимому, самки отыскивают самца, а не самец самок.

Помимо тенденции к гермафродитизму, имеется еще один широко распространенный у паразитов признак половой системы: громадная плодовитость, огромное количество продуцируемых паразитами яиц. Это свойство, называемое *законом большого числа яиц*, является приспособлением, которое помогает паразитам в борьбе с тем множеством неблагоприятных условий, которые приходится паразиту преодолевать во время его сложного жизненного цикла.

Конечно, большая плодовитость паразитов не представляет чего-либо свойственного исключительно паразитическим организмам. Среди свободно живущих видов

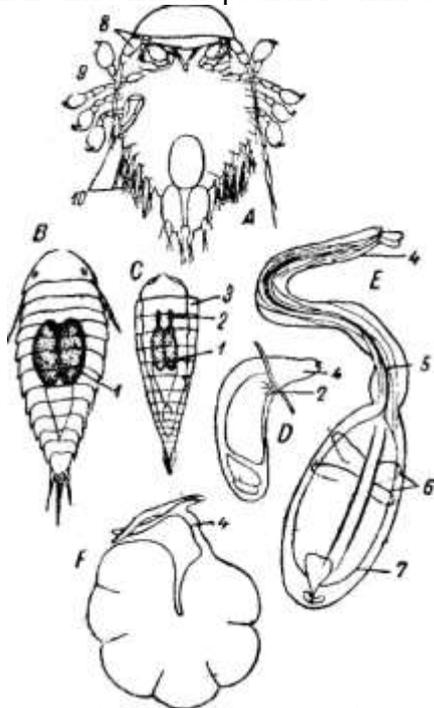


Рис. 116. Различные половые фазы *Danalia curvata* (Isopoda). A — молодая личинка с брюшной стороны, X100; B — зрелый самец (стадия *Cryptomyscus*) со спинной стороны, X40; C и D — переходные стадии во время линьки с O и прикрепления (D); E — молодая самка, X20; F — взрослая самка, X6. G — семенники; H — яичники; I — слинявшая шкурка; J — хоботок; K — пищевод; L — яйцеводы; M — печень; N — антенны; O — торакальные конечности; P — абдоминальные конечности (по К о л л е р и).

тоже встречаются примеры чрезвычайной плодовитости. Царица термитов *Termes bellicosus*, по наблюдениям Эшераха, откладывает до 30 тыс. яиц в день, т. е. до 10 млн. в год, а за 10 лет своей жизни до 100 млн. Сельдь ежегодно мечет до 30 тыс. икринок, треска до 9 млн., а у лунырыбы в яичнике насчитывается до 300 млн. яиц. Крайнее увеличение плодовитости паразитов, главным образом, обуславливается, вероятно, двумя моментами. С одной стороны, усиленное питание паразита, осуществляемое без всяких перерывов и перебоев, может несомненно способствовать более сильному развитию полового аппарата и половых функций. На примере *Abioneta* мы уже видели, как временное паразитирование ее личинки увеличивает в десять раз число яиц, развивающихся у выросшей из такой личинки половой особи. Вторым, не менее важным моментом является непрерывно действующий естественный отбор наиболее плодовитых особей. Отбор этот находится в прямом соотношении с теми трудностями, которые встречаются на пути распространения паразитов и которые, как правило, приводят к тому, что из миллионов зародышей достигнуть половой зрелости удастся в лучшем случае лишь единицам. Чем большее число зародышей будет гибнуть при преодолении этих трудностей, тем меньше шансов будет для мало плодовитой особи длительно поддерживать существование вида. В процессе эволюции мало плодовитые индивиды будут отмирать, и только способные давать максимально большое число потомства окажутся в состоянии распространяться в лице своих потомков на все новые и новые поколения хозяев.

Наши сведения о половой продукции паразитов, к сожалению, очень ограничены, но все же в отношении некоторых червей эти данные настолько уточнены, что позволяют судить о закономерности этого явления.

Свободно живущие нематоды продуцируют обычно небольшое число яиц, исчисляемое десятками и сотнями. *Trichinella spiralis* отрождает уже, несмотря на свои малые размеры, до 10 тыс. личинок. *Necator americanus* производит в день около 9 тыс. яиц, *Ancylostomum duodenale* — около 20 тыс. Поскольку срок жизни *Ancylostomum* исчисляется приблизительно в 4—5 лет, одна самка в течение своей жизни может отложить около 25—30 млн. яиц. У анкилостомы,

личинка которой может двигаться во внешней среде, нападать на нового хозяина и активно в него вбура-вливаться, возможность попасть в нового хозяина не так мала, как у какой-нибудь аскариды, пассивно и чисто случайно заносимой в нового хозяина на стадии яйца. Быть может, этим обстоятельством и объясняется то, что *Ascaris lumbricoides*, например, за 5—6 месяцев своей половозрелой жизни продуцирует уже до 50—60 млн. шщ (в среднем, до 250 тыс. за одни сутки), т. е. гораздо больше, чем у анкилостомы.

Относительно близкие между собой сосальщики *Clonorchis sinensis* и *Fasciolopsis buski* продуцируют в сутки первый — 2 500, а второй — 25 тыс. яиц. *Clonorchis* в своем жизненном цикле имеет основного и двух промежуточных хозяев и передается от одного хозяина другому путем хищничества, т. е. пожирания одного хозяина другим. *Fasciolopsis* в стадии церкарии инцистируется на водяных растениях и в виде цисты пассивно и случайно заносится в организм хозяина, обычно при питье воды.

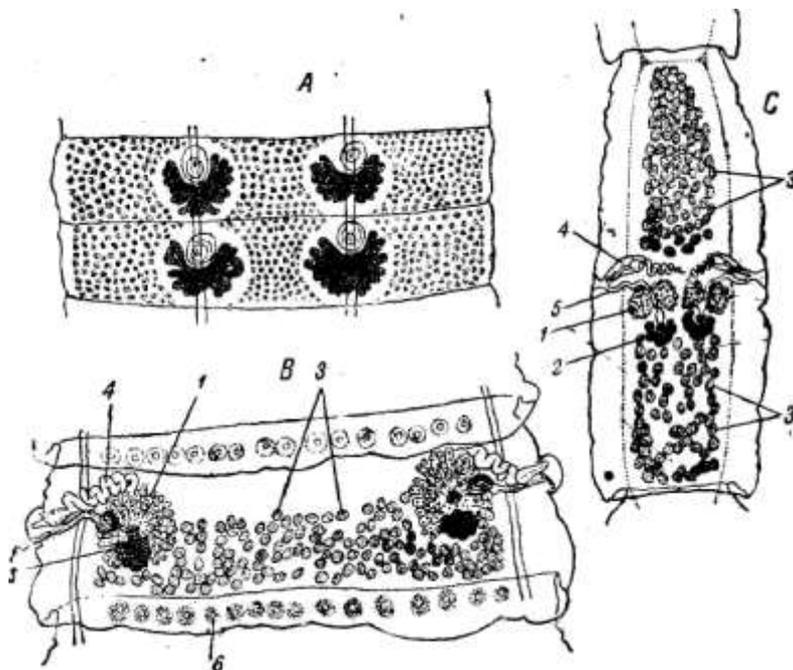


Рис. 117. Члелдки ленточных глист с удвоенный полевым аппаратом.

A — *Diplogonoporus grandis* (Pseudophyllidea), два зрелых членика; B — *Moniezia expansa*, (Cyclophyllidea); C — *Dipylidium caninum* (Cyclophyllidea). 1 — яйцшк; 2 — гкелточник; 3 — семенники; 4 — совокупительный орган; 5 — влагалище; 6 — межчлетшовые железки (из К ю к е а т а л я).

Шансов попасть в организм окончательного хозяина при вышеописанных циклах развития будет у *Clonorchis*, конечно, значительно больше, чем у *Fasciolopsis*. В связи, быть может, с этой особенностью продуктивность первого оказывается в 10 раз меньше таковой второго.

Иногда половая продукция паразитов поднимается до поистине гигантских размеров. Так, например, свиной солитер *Taenia solium* за свою долгую жизнь (до 10—15 лет) производит сотни (200—300) миллионов яиц. Недавно же Шапиро (1937) вычислил для продукции яиц *Taenia saginata* еще более астрономические цифры. По его подсчету этот крупный ленточный глист человека дает в год до 600 млн. яиц, что при средней длине жизни данного глиста в 18 лет (по Лейкарту) говорит о продукции им за всю его жизнь до 10 млрд. 700 млн. яиц (10 700 000 000!). По приблизительному подсчету вес отложенных самкой *Ascaris lumbricoides* за год ее жизни яиц в 1 700 раз превышает собственный вес животного. Одна из самых плодовитых из свободно живущих форм — царица пчел продуцирует в год количество яиц, лишь в 100 раз превышающее ее собственный вес.

Не меньшие цифры дает размножение некоторых паразитических простейших, у которых роль яиц в распространении вида играют цисты, т. е. покоящиеся стадии. По данным американского исследователя Кофонда, человек, зараженный дизентерийной амебой (*Entamoeba histolytica*), выделяет в своих экскрементах в день до 50 млн. цист этих амоб, а в среднем при обследовании нескольких человек в течение двух месяцев получилась цифра в 15 млн. цист, выводимых человеком за день.

В связи с увеличением половой продукции паразита, у последнего вырабатываются и соответственные морфологические изменения, состоящие, главным образом, в значительном увеличении размеров половых органов. Увеличение это иногда может быть выражено в чрезвычайно сильной степени. У трематод, например, половые органы занимают большую часть тела. У ленточных червей половые органы не только заполняют собой весь членик, но и,

соответственно с разделением тела

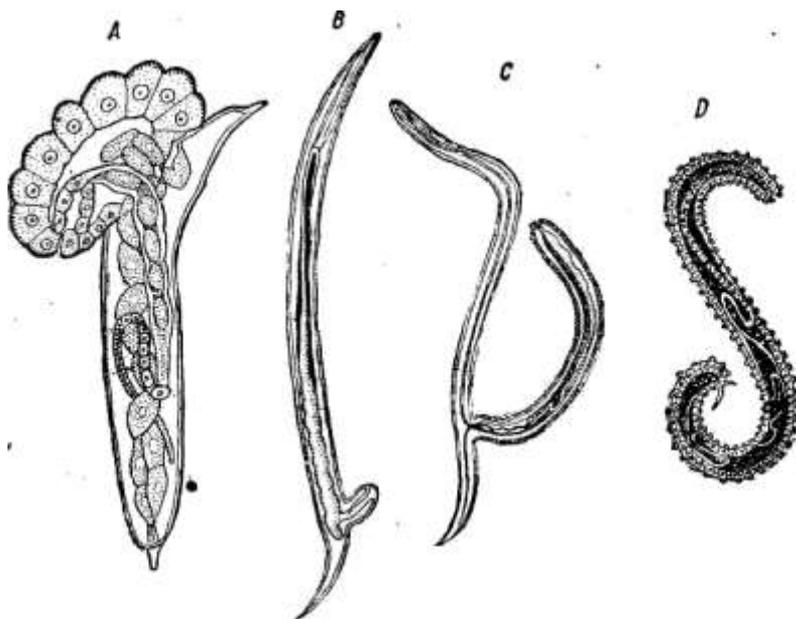


Рис. 118. *A* — *Atractonemi-jibbosum*, взрослая самка с вывернутой маткой; *B—D* — *Sphaerulana bombi*: *B* — молодая самка с начинающимся выпячиванием матки, *C* — матка выпятилась и втянула внутрь себя гонады, *D* — взрослая самка на нижнем конце громадной разросшейся матки (из Ф и л и п ь е в а).

на членики, сильно увеличиваются в числе, повторяясь в каждом членике. Повторение половых аппаратов по продольной оси тела наблюдается даже у таких форм, тело которых не расчленено, например у *Ligula*, *Triaenophorus*. Иногда же у членистых Cestodes наступает умножение числа половых аппаратов и в поперечном направлении: в каждом членике развивается два набора половых органов (*Dipylidium caninum*, *Diphgonoporus*, рис. 117).

Процесс гипертрофии половых органов может заходить так далеко, что весь организм превращается как бы в едва заметный придаток своей собственной половой системы. У нематод рода *Atractonema* (сем. Anguillulidae, рис. 118) самки, развивающиеся из личинок на свободе, после оплодотворения проникают в своего хозяина (личинка комарика *Cecidomyia pint*) и продолжают там расти, главным образом, за счет выворачивания наружу наизнанку своего влагалища, в котором помещаются все половые органы и скопляются оплодотворенные яйца; такое вывороченное влагалище достигает размеров, равных всему остальному телу самки. У другой нематоды того же семейства, *Sphaerularia bo,r,bi*, паразитирующей в полости тела шмелей, разрастающаяся матка выпадает через половое отверстие наружу, принимает в себя половые органы и часть кишечника, достигает размеров в 15 X 1 мм, превосходя по объему все остальное тело в 15—20 тыс. раз. При таком соотношении сам организм паразита выглядит едва заметным придатком, прикрепленным к как бы самостоя-тельному существующей матке (рис. 118).

Однако паразиты не ограничиваются указанным приспособлением для умножения числа особей и продления жизни вида; многие из них изменяются в сторону развития различных дополнительных способов размножения, о чем будет говориться в одной из следующих глав (стр. 157).

Морфологические особенности яиц паразитов не дают какой-нибудь цельной картины (рис. 119). Среди приспособлений, встречаемых в яйцах различных групп паразитов, отметим несколько разных примеров. У ряда зктопаразитических Trematodes (Monogenea) яйца снабжены ножкой, которая представляет собой продолжение яичевой скорлупы. При помощи этой ножки паразит приклеивает яйцо к жабре рыбы-хозяина. Ножкой обладают яйца *Dactylogyrus*. У других Monogenea, а также у некоторых Digenea и Nematodes, отросток оболочки яйца приобретает характер длинной, прихотливо изогнутой нити, которая, очевидно, запутывается и цепляется

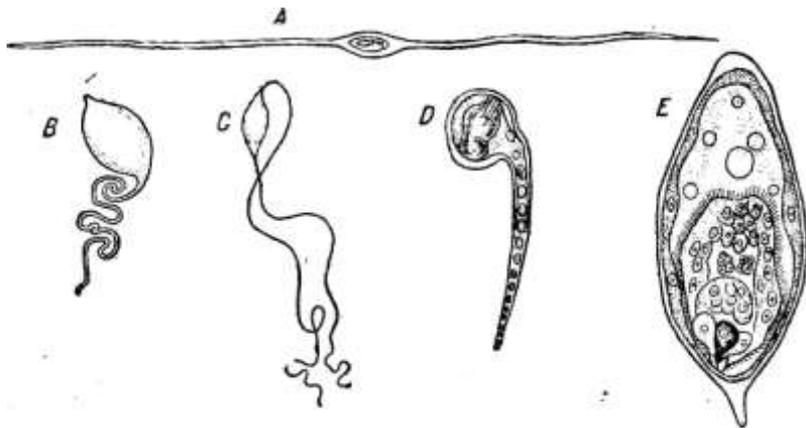


Рис. 119. Яйца различных сосальщиков, специально адаптированные.

A — *Notocotyle attenuatus* из кишечника утки; *B* — *Actinocotyle caniculae*, жаберного сосальщика акулы; *C* — *Squalonchocotyle canis* с жабер акулы; *D* — *Bilharzella polonica* из кровеносных сосудов утки; *E* — *Schistosomum haematobium* из крови человека (*A*, *B*, *C* — из Кюкентал, *D* — по Брумпу, *E* — по Павловскому).

за неровности покровов хозяина. Нитевидными отростками снабжены яйца *Diplo-zoon paradoxum* (рис. 110), некоторых двуусток из кишечника морских рыб, *Rhabdo-chona denudata filamentosa* (по Быховской, 1936) из кишечника карповых.

Очень сложное строение имеет оболочка яиц некоторых Mermithidae, например, *Mermis mbrnigrescens*. На обоих полюсах яйца находится по очень сложно ветвящемуся отростку. Эти отростки сложены вокруг яйца, пока оно находится внутри матки, но у отложенных яиц отростки расправляются в капле дождя и прилипают к листьям после высыхания. Травоядные насекомые, являющиеся хозяевами *Mermis*, поедают листья с приставшими к ним яйцами и таким образом заражаются.

Яйца многих постоянных эктопаразитов, например вшей и пухоедов, прочно приклеиваются к волосам и перьям (или у платяной вши к белью) хозяина при помощи особого цемента, выделяемого железами половых путей самки.

У яиц некоторых паразитов наблюдаются приспособления, способствующие выходу их или из тела хозяина, или же из тела самого паразита, т. е. материнского организма. Первый случай мы имеем у некоторых кровепаразитов. Отложенные в кровь яйца кровепаразитов не имеют непосредственного открытого сообщения с внешней средой. Соответственно с этим на оболочке яиц Schistosomatidae формируется острый шип, при помощи которого яйца, опоражниваемые в сосудах стенок мочевого пузыря, пассивно прободают стенку сосуда и поступают в полость пузыря, откуда могут быть выведены наружу через мочевые пути. Вероятно, таково же значение бугра на оболочке яйца у *Sanguinicola*, очень мелкой двуустки, паразитирующей в крови пресноводных рыб.

Яйца большинства скребней (*Acanthocephala*), имеют сильно вытянутую, веретеновидную форму. Можно думать, что такая форма яиц помогает им в неповрежденном виде проскальзывать в кишечник раков и насекомых, которые служат промежуточными хозяевами для личинок скребней.

Приспособления ларвальных стадий паразитов

В тех случаях, когда мы не имеем дела с ларвальным паразитизмом, который, естественно, может влиять модифицирующе на соответственные стадии, ранние свободные фазы развития паразитов часто не несут на себе никакого отпечатка влияния паразитизма и могут служить ценными документами для суждения о филогении сильно измененных паразитизмом взрослых стадий паразитов. Можно сказать, что у многих паразитов по мере приближения к половой зрелости изменение тела под влиянием паразитизма все время прогрессирует.

Филогенетическое значение личиночных форм паразитов или их ранних стадий развития доказывается целым рядом примеров. В полости тела или в кишечнике Copepoda паразитируют замечательно своеобразные Blastodinidae. Они представляют собой aberrantную группу Peridinea, но во взрослом состоянии ничем не обнаруживают своей истинной природы. Свою жизнь Blastodinidae начинают, однако, со стадии подвижной «диноспоры», которая по строению вполне походит на некоторых голых Peridinea (*Gymnodinium*), что дало возможность Шаттону (Chatton, 1920) выяснить происхождение Blastodinidae. На том же основании можно говорить о происхождении от Peridinea группы Catenata, паразитирующей в кишечнике Polychaeta и описанной Догелем. Мужские гаметы кокцидий и грегариин дают повод предполагать, что эти споровики произошли от жгутиконосцев типа *Bodo*. Мерцательные личинки Trematodes и некоторых Cestodes (*Diplytbothrium*) рассматриваются иногда как рекапитуляция

этими группами турбелляриеобразных, т. е. покрытых ресничками, предков. Личинки *Myzostomida* напоминают некоторых измененных трохсфор *Polychaeta*, а рабдитовидные личиночные стадии многих паразитических нематод говорят о связи этих форм с свободно живущими нематодами из группы *Rhabditidae*.

Мы видели, каким громадным изменениям подвергаются паразитические стадии некоторых брюхоногих моллюсков (*Entocolax*, *Enteroxenos*, *Entoconcha*), низводимых эндопаразитизмом до степени бесформенного мешка. Однако получающиеся из яиц личинки этих паразитов имеют вид типичного маленького переднежаберного моллюска со спирально завитой раковиной и даже с крышечкой, столь характерной для *Gastropoda Prosobranchia*. Особенно ясно выражен авдестральный характер у личинок паразитических веслоногих раков, которые во взрослом состоянии нередко теряют конечности и деформируются до неузнаваемости. Однако личинки *Copepoda*, вылупляясь из яйца, имеют строение типичных науплиусов, свойственных свободно живущим веслоногим. То же наблюдается и у *Rhizocerphala*, которые сходны со свободными *Cirripedia* не только на стадии науплиуса, но и в последующей циприсовидной стадии своего развития.

Все эти многочисленные примеры показывают, что личинки большей частью избегают модифицирующего влияния паразитизма и сохраняют облик соответственных стадий развития предков.

Таким образом личинки лишь в тех случаях приобретают специфичные черты «паразитарного склада», когда сама личиночная стадия, так сказать, рассчитана на паразитизм. А эта рассчитанность чаще всего отражается на двух категориях признаков: на признаках защитного характера и на органах, помогающих отыскиванию хозяина, т. е., главным образом, на органах движения. Ведь главное назначение личинок очень многих паразитов состоит в широком распространении вида, а потому и выработка приспособлений, содействующих активному или пассивному передвижению их, вполне естественна. Однако во многих случаях потребность в выработке таких приспособлений уже удовлетворяется совокупностью ларвальных признаков, унаследованных личинками от предков. Это те же признаки, которые служили для распространения свободно живущим предкам (реснички турбеллярий, плавательные конечности науплиуса и циприсовидной личинки раков, реснички парусника моллюсков и т. п.). В таких случаях специальных двигательных приспособлений «паразитного склада» не развивается. В других случаях, старых приспособлений к новому, паразитическому, образу жизни оказывается недостаточно, и тогда вырабатываются адаптации движения, обязанные своим происхождением паразитическому образу жизни, которые нас в настоящий момент и интересуют.

К числу активных ларвальных органов передвижения такого происхождения несомненно относится хвост церкарий *Trematodes*. Если мы отбросим недостаточно обоснованную гипотезу С и н и ц ы на относительно происхождения сосальщиков от коловороток, то хвост церкарий можно охарактеризовать как вполне оригинальное образование, не имеющее себе гомолога у свободных предков сосальщиков и выработавшееся под влиянием паразитизма взрослых *Trematodes*.

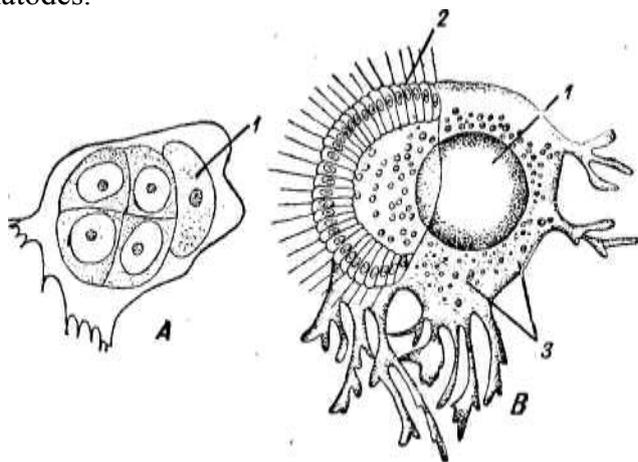


Рис. 120.

A — дробящееся яйцо медузы *Cunina proboscidea* внутри амебидной клетки — форочита; *B* — молодая мерцательная личинка (2) медузы *Cunoclantha parasitica*, распластанная на своем форочите (3); 1 — ядро форочита (по М е ч н и к о в у).

Своеобразный двигательный аппарат чисто паразитарного происхождения представляет собой так называемый форочит зародышей паразитических медуз *Cunina* и *Cunoclantha* (рис. 120). Оплодотворенное яйцо этих медуз делится на две клетки, из которых только одна дает зародыша. Другая разрастается, выпускает псевдоподии и сначала поглощает зародыша, а позднее носит его на себе, распластанного в виде шапочки мелких клеток. Эта вторая клетка, или форочит, питает зародыша и переносит его в один из радиальных каналов материнской медузы. В кишечнике матери зародыш продолжает развиваться до стадии молодой медузки, которая покидает материнский организм и после короткого периода свободной жизни проникает в гастральную полость других медуз (*Geryonia*, *Liriope* и др.), в которых паразитирует. Хотя образование и функционирование, форочита предшествует свободному периоду жизни молодой медузы, тем не менее приспособление это, встречающееся исключительно у паразитических

медуз, явно сложилось под влиянием паразитического образа жизни *Cungna*.

У наушшусов веслоногих рачков Monstrillidae для плавания служат три пары конечностей, как и у свободно живущих веслоногих, но третья пара получает крючко-видную форму и служит, очевидно, не столько для движения, сколько для временного прицепления к телу хозяина или для ползанья на нем.

Наиболее многообразным и пластичным из упомянутых ларвальных двигательных приспособлений является хвост церкарий (рис. 121), который может испытывать самые различные вторичные изменения. Так, у некоторых церкарий, например у рода *Sanguinicola*, вдоль хвоста развивается плавательная перепонка, усиливающая двигательную способность этого органа. Иногда, повидимому, активная роль хвоста соединяется с пассивной, и по обеим сторонам уплощенного хвоста развивается два ряда длинных щетинок, увеличивающих поверхность сопротивления опусканию животного на дно и облегчающих ему возможность парить в воде. Этим приспособлением обладают некоторые пелагические церкарии, например церкария *Lepocreadium album*, промежуточным хозяином которой служит планктонная полихета *Ablope*. Быть может такое же значение имеют групповые скопления церкарий *Cercaria gor-gonocephala*. Эти церкарии образуют группы по несколько десятков особей, сходя-

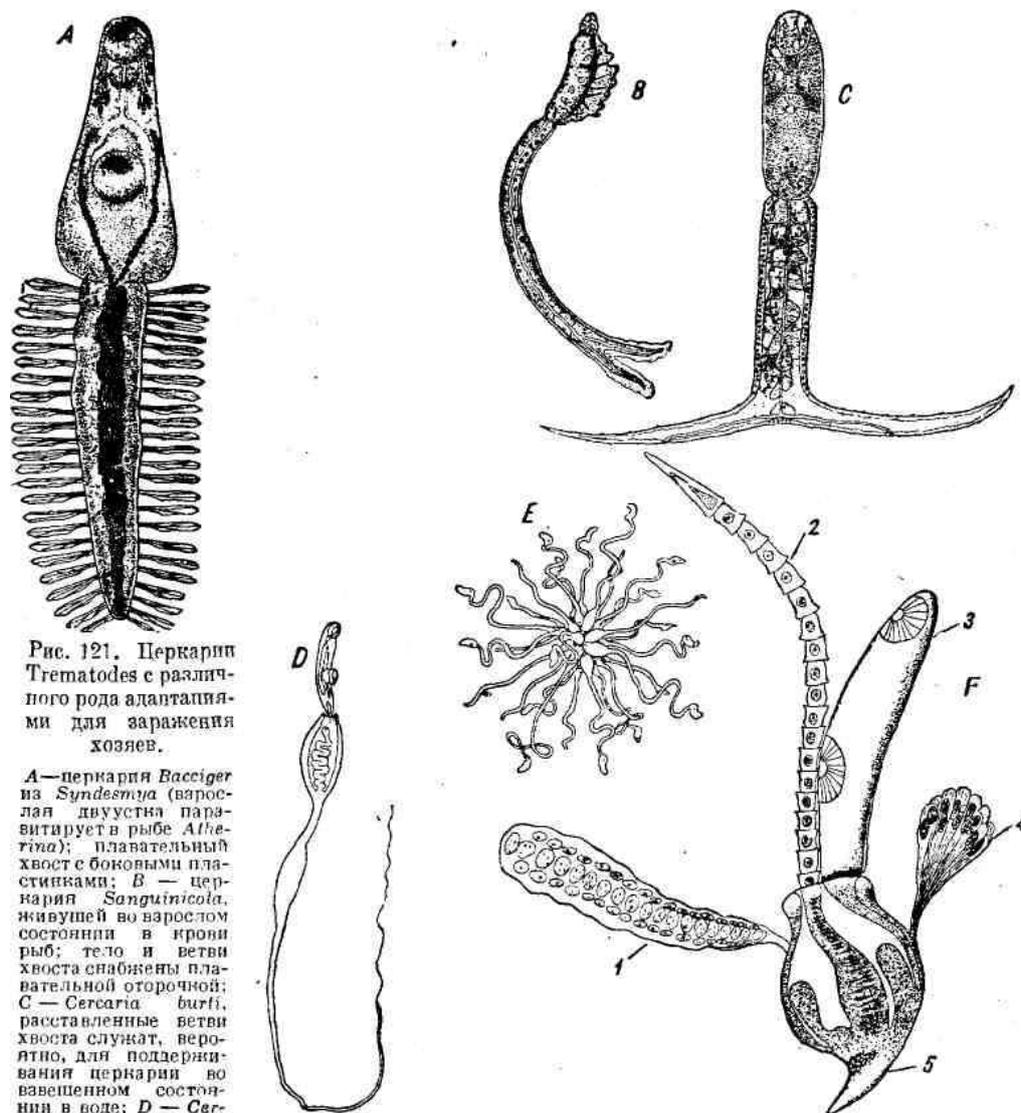
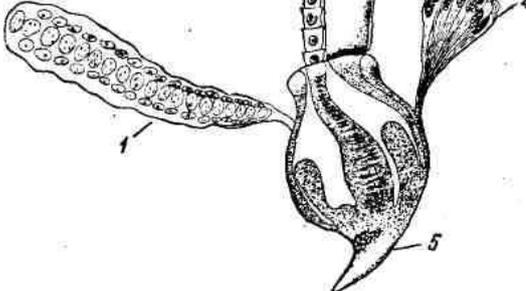
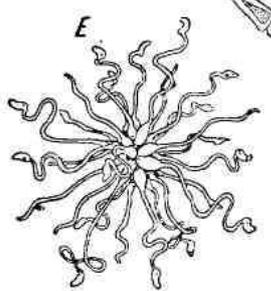


Рис. 121. Церкарии Trematodes с различного рода адаптациями для заражения хозяев.

A — церкария *Bacciger* из *Syndermya* (взрослая двуустка паразитирует в рыбе *Atherina*); плавательный хвост с боковыми пластинками; B — церкария *Sanguinicola*, живущей во взрослом состоянии в крови рыб; тело и ветви хвоста снабжены плавательной оторочкой; C — *Cercaria burfi*, расставленные ветви хвоста служат, вероятно, для поддержания церкарии во взвешенном состоянии в воде; D — *Cercaria calliostomae* из *Calliostoma conuloides*;



передняя часть хвоста образует цисту, в которую сама церкария может втягиваться, на дне полости цисты отходит своеобразное длинное шупальце; E — *Cercaria gorgonocephala*; церкарии были найдены плавающими в озере Эри; они склеиваются концами своих хвостов, образуя шар; в таком виде комки церкарий, вероятно, заглатывается планктонной рыбой; F — *Cercaria sagittarius* с мешковидным хвостом, от которого отходят разного вида и не вполне изученного значения отростки.

1 — лента; 2 — стрела; 3 — тело самой церкарии; 4 — султан; 5 — колпак (A — по Л а ты ш е в о й, B — по Лутта, C — по Мидлеру, D и E — из Кюкенталю, F — по Синицыну,).

щихся хвостами к одному центру и торчащих головными концами в разные стороны (вроде шаровидных колоний коловраток *Conochilus*).

Приспособлениями для пассивного плавания в воде обладают и пропативные стадии дру-

гих паразитов. Такова, частично, роль длинных отростков тела (пряильного шипа, конечностей) у некоторых личинок Pantopoda (стр. 108). Безусловно для увеличения поверхности служат крайне длинные отростки спор некоторых Мухо-sporidia и Actinomyxidia (*Ceratomyxa bngispina*, *Triactinomyxon* и др., рис. 122).

У некоторых церкарий хвост гипертрофируется, становится громадным, а в переднем основном конце его имеется кармашек, в который может втягиваться сама цер-

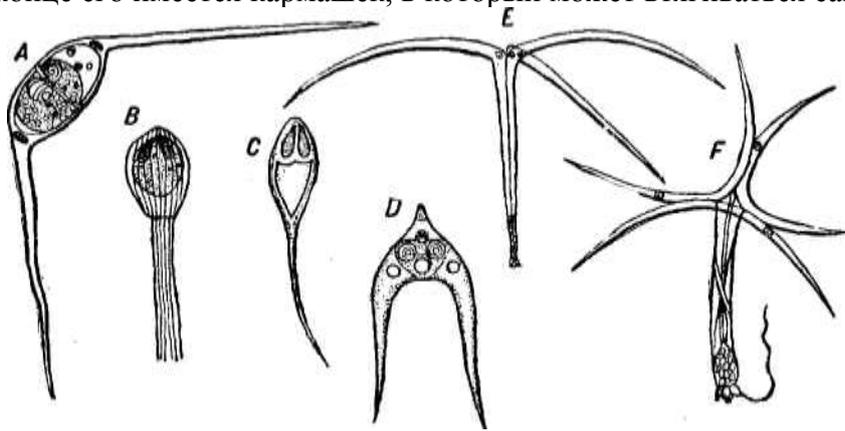


Рис. 122. Споры Мухоспоридия и Актиномыхидия, обладающие длинными отростками, которые способствуют флотированию их в воде.

A — *Ceratomyxa spinosa*; B — *Mitraspora caudata*; C — *Henneguya*; D — *Sphaeractinomyxon stolci*; E — *Triactinomyxon ignotum*; F — *Hexactinomyxon psammorycte* (из В е н ь о а).

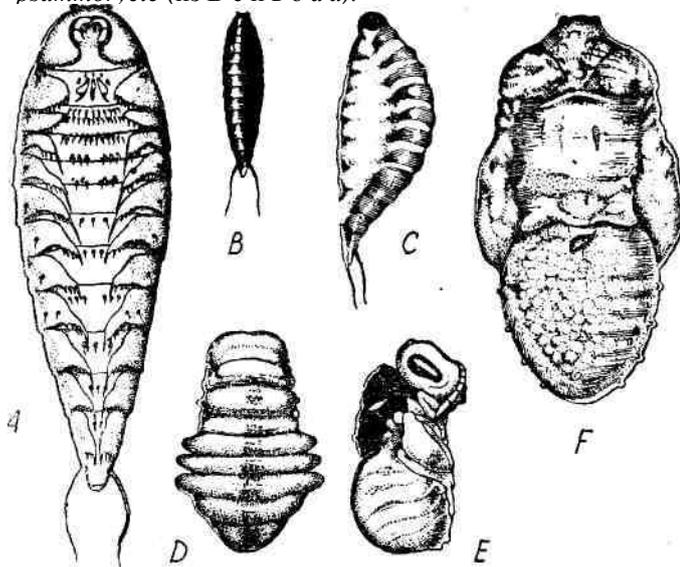


Рис. 123. Развитие *Perilampus*. A — сильно увеличенный планидий с брюшной стороны; видны облегчающие движение поперечные ряды шипиков, хорошо развитая голова и придатки заднего конца тела. B — тоже в меньшем масштабе; видна сильная хитинизация покровов; C — переход из состояния плаидия к стадии взрослой личинки (D); E — куколка *Perilampus* сбоку; F — куколка мухи (*Varichaeta*), на которой паразитирует *Perilampus*; на куколке видны два планидия разных возрастов (из У и л е р а).

церкария (*Cercaria calliostomae*, церкария *Azygia*, поселяющаяся в желудке щуки). Хвост подобных церкарий имеет, вероятно, многообразное значение. Так, для церкарий *Azygia* предполагается, что увеличение хвоста делает церкарию более заметной для молодых щучек, которые, по наблюдениям S z i d a t, охотно хватают относительно громадных церкарий *Azygia*. Кроме того, прячась в кармашке хвоста в момент заглатывания ее рыбой, церкария предохраняется от повреждений наездниками в яйца или личинки других резервуар готовой пищи. *Psrilampidae* и *Eu'cha-*

Совершенно особый тип ларвальных приспособлений вырабатывают некоторые наездники, например *Perilampidae* (рис. 123), *Eucharidae*. Обычно, выходящая из яйца личинка наездников имеет вид беловатого червячка; она лишена ног и всяких других придатков и обладает сравнительно слабой подвижностью. Такой характер личинок естественно вытекает из того, что яйца откладываются насекомых, т. е. в живой резервуар готовой пищи.

однако, откладывают свои мелкие яйца на различные части растений, так что выходящая

личинка должна сама отыскивать себе подходящего хозяина. В связи с этим у данных наездников из яиц вылупляются вытянутые в длину, темно окрашенные, сильно хитинизированные личинки планидии, или бродяжки. В отличие от нормы они снабжены хорошо развитой головой и двумя придатками (cerci) на заднем конце тела. Они миниатюрных размеров и крайне подвижны. Вот как описывает Смит (Smith, 1917) поведение планидпев *Perilampus chrysopae*. Вылупившийся из яйца планидии сначала очень подвижен, но затем прикрепляется задним концом к поверхности листа, передний вытягивает вертикально кверху и остается неподвижным, пока поблизости его не окажется подходящее насекомое (личинка *Chrysopa*). Тогда планидии проявляет бешеную активность, ощупывает своим головным концом ближайшие окрестности и при соприкосновении со своим будущим хозяином молниеносным движением прикрепляется к нему. Взобравшись на личинку *Chrysopa*, планидии прочно прикрепляется к ней своими ротовыми крючками. Таким образом, у этих наездников в связи с иным способом заражения хозяев, при котором активная роль переходит от матери к потомству, т. е. вылупляющейся личинке, в самое начало постэмбрионального развития вставляется особая личиночная стадия планидия, физиологически отличающаяся большой подвижностью, а морфологически вышеупомянутыми признаками. Развитие *Perilampidae* получает особую надставку, или, правильнее, «представку». Подобного рода удлинённый метаморфоз получил особое наименование *гиперметаморфоза*.

ГЛАВА IX ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПАРАЗИТОВ

Основными биологическими моментами жизни всякого организма являются те, которые обуславливают собой сохранение особи и вида. Сохранение жизни особи прежде всего зависит от питания, сохранение жизни вида от размножения. В зависимости от различных условий времени и места эти главные моменты в жизни организма могут приобретать различное значение. Иногда они могут даже оказываться в прямом противоречии друг другу. Сохранение вида в некоторых случаях находится в прямой зависимости от числа составляющих его особей. Но увеличение числа последних, благоприятное для сохранения вида, может приводить к перенаселению и связанному с ним недостатку в пище, что оказывается неблагоприятным для особи. Разрешается это противоречие путем расселения вида и завоевания им новых мест обитания.

В зависимости от особенностей среды обитания эти две проблемы проблема вида и особи могут сочетаться в разных комбинациях с преобладающим значением для жизни особи то одного, то другого момента. В определенных границах организм путем приспособления к условиям обитания преодолевает трудности, стоящие на пути сохранения вида или особи, поддерживая нужные для этого функции на должной высоте. Однако способность приспособления всякого организма не безгранична и, что самое главное, в процессе медленной эволюции могут вырабатываться такие приспособления, которые оказываются трудно обратимыми. Благодаря последнему обстоятельству такой организм оказывается всецело обусловленным в своей жизни определенной средой обитания, не будучи способен к жизни в иной среде.

Поскольку среда обитания паразита чрезвычайно отлична от любой стадии обитания свободно живущих организмов, постольку у паразитов вырабатывается целый ряд почти необратимых приспособлений. В основе их нет ничего специфически присущего только паразитам, но, хотя любое отдельно взятое паразитарное приспособление можно встретить и среди свободно живущих организмов, особенно среди ведущих сидячий образ жизни, все же комплекс этих приспособлений качественно отличает паразита от свободно живущего организма.

В основе всех таких приспособлений паразита лежат особенности двух вышеназванных основных его функций, обусловленные особенностями среды обитания. Для свободно живущих организмов проблема питания оказывается очень часто дной, из наиболее сложных. Для разрешения ее организму приходится преодолевать много трудностей, в связи с чем у него вырабатывается целый ряд особенностей, специально приспособленных для осуществления задачи питания (развитие органов чувств и органов движения, выработка сложной системы органов пищеварения и т. д.). Между тем, второй основной биологический момент, направленный к сохранению вида и связанный с размножением, оказывается относительно менее сложным.

У паразитов мы сталкиваемся как раз с обратным отношением. По мере того как организм все больше переходит к паразитическому образу жизни, проблема питания все больше для него упрощается. С разрешением этой проблемы, с получением непрерывисто усиленного питания начинается увеличиваться репродуктивная деятельность организма (стр. 132). Но то усиленное размножение паразита, в связи с пространственной и временной ограниченностью места его обитания, приводит к относительно быстрому перенаселению этого места и связанной с этим необходимости расселения вида для его сохранения. Проблема же расселения, относительно легко разрешимая для свободно живущих организмов, для паразита оказывается чрезвычайно сложной и трудной. Главная трудность состоит в том, что для заселения новых особей хозяина паразит должен пройти среду, к жизни в которой он является неприспособленным. В связи с этим у паразитов вырабатывается большое число очень сложных адаптации, долженствующих обеспечить ему возможность расселения на новых особях хозяина и тем гарантировать сохранение вида.

Прежде чем перейти к рассмотрению этих приспособлений, остановимся вкратце на основных моментах приспособления к паразитическому образу жизни вообще, на тех

изменениях, которые претерпевают при этом две основные физиологические функции организма — питание и размножение.

Паразитизм, как мы видели, начинается со случайного заноса в организм какого-либо животного зародышей будущего паразита. В тех случаях, когда зародыш удерживается в новом месте обитания, он находит там усиленное питание, которое быстро отражается на общем состоянии такой особи (сравни 500—600 яиц, откладываемых *Abioneta*, выросшими в кишечнике слизня, с 20—30 яйцами, которые кладутся особями *Abioneta*, развивавшимися из свободно живущих личинок). Выгоды, связанные с усиленным питанием паразитирующих личинок, все более увеличиваются, и функция питания все более переносится на эту стадию, соответственно сокращаясь на стадии половозрелой особи. В конце концов функция питания может быть всецело перенесена на паразитическую личиночную стадию и полностью ликвидирована у свободно живущей фазы, как это и имеет место у мермисов (*Mermithidae*, стр. 27), волосатиков (*Gordiacea*, стр. 27) и др. В свободной стадии, обнимающей часть личиночной и всю половозрелую стадию, эти животные не питаются вовсе. Таким образом, за свободной стадией остается лишь функция размножения, т. е. обе функции (питания и размножения) оказываются строго распределенными между двумя стадиями жизненного цикла паразита, приспособительно к особенностям тех сред обитания, в которых они живут. Проблема вида и особи получает довольно гармоничное разрешение.

Однако дальнейшая эволюция в этом направлении скоро нарушает эту гармонию, причем моменты, нарушающие ее, заложены и обусловлены характером самой гармонии. Усиленное питание в личиночной стадии начинает приводить не только к усилению репродуктивной деятельности особи вообще (у некоторых мермитид, например у *Agamermis ecaudata*, развивается уже свыше 5 000 яиц), но и к преждевременному созреванию половых продуктов. В связи с этим, постепенно возникает способность к партеногенетическому развитию яиц, как мы это видим у *Rhabdias bufonis* и *Strongyloides stercoralis*. Здесь на паразитическую личиночную стадию переносится не только функция питания, но частично и функция размножения. При дальнейшем ходе эволюционного процесса можно думать, что и функция размножения полностью переносится на паразитарную стадию, свободная же стадия, необходимая для распространения вида, ограничивается той или иной частью личиночной, фазы развития. Такое сокращение стадии свободной жизни до известной степени обусловливается тем обстоятельством, что, по мере удлинения паразитарной стадии, в организме паразита развивается ряд специальных адаптации к среде обитания, делющих его совершенно неспособным к жизни в иной среде. И, как мы видим на примере нематод, свободные стадии паразитов приобретают постепенно форму, все меньше зависящую в своем существовании от внешней среды, пока, наконец, совершенно не выпадают из жизненного цикла.

Такое полное приспособление к паразитическому образу жизни, являясь крайне выгодным для сохранения индивидуальной жизни особи, оказывается недостаточным для сохранения вида. Это обстоятельство и влечет за собой целый ряд специальных приспособлений к распространению вида. Поскольку последнее в большинстве случаев происходит через внешнюю среду, постольку у всякого паразита во время пребывания в последней имеются три задачи: 1) сопротивление вредному воздействию различных факторов наружной среды; 2) доведение своего развития (если надо) до стадии, способной к существованию в организме хозяина; 3) нахождение хозяина и проникновение в него.

Разрешение первых двух задач обеспечивается главным образом, приспособлениями, увеличивающими устойчивость свободных стадий паразита (яиц, цист, личинок) в отношении различных физических факторов внешней среды (температура, влажность, действие солнечных лучей и т. п.).

Для разрешения последней, задачи служат такие специальные приспособления паразита, как увеличение плодовитости со связанными с этим изменениями в половой системе, усложнение циклов развития, введение в них чередования поколений и смены хозяев. Такое разделение приспособлений, конечно, чисто схематическое. В действительности все они тесно связаны друг с другом, нередко дополняют и координируют друг друга. Так, недостаточная устойчивость в отношении факторов внешней среды, или необходимость относительно длинного в ней пребывания со связанной с этим гибелью части зародышей нередко компенсируется резким усилением репродуктивной деятельности паразита, и наоборот. Приспособление в виде устойчивости служит косвенно разрешению задачи нахождения паразитом своего хозяина, а система промежуточных хозяев задаче доразвития паразита до инвазионной стадии и т. д. Все это лишь различные моменты одного процесса передачи паразита от одного индивида хозяина к другому, моменты взаимно обусловленные.

Факторы внешней среды приобретают в некоторых отношениях для паразита тем большее значение, чем больше он отходит от свободного образа жизни. По мере все большего приспособления к паразитизму организм менее оказывается приспособленным к обитанию во внешней среде. Обычная у паразита утрата органов чувств и двигательного аппарата, резкие изменения в пищеварительной системе делают это очевидным и не требующим объяснения. Такие изменения, как мы видели, наблюдаются не только у организмов, паразитирующих во взрослом состоянии, но нередко у тех, которые обладают лишь ларвальным паразитизмом, а в половозрелом состоянии живут свободно. Так, *Gordiacea* во взрослом состоянии лишены функционирующей пищеварительной системы (стр. 118). То же до известной степени имеет место и у оводов не имеющих возможности принимать пищу в половозрелом состоянии. Во всех таких

случаях выходом из положения является значительное сокращение срока жизни в половозрелом состоянии.

В тех случаях, когда паразит распространяется во внешней среде на стадии личинки, в зависимости от среды обитания последней, а отчасти и от способа проникновения ее в хозяина, могут встречаться различные степени приспособления к условиям внешней среды. У некоторых паразитов, личинки которых живут исключительно в воде, приспособление к длительной жизни на воле почти совсем отсутствует. Эти личинки (мирацидии трематод, корацидии лентецов, личинки ришты), если им не удастся проникнуть в хозяина, быстро гибнут. Причиной гибели, судя по всему, является истощение небольшого, имеющегося в личинке запаса питательных веществ при отсутствии у личинок приспособлений для самостоятельного питания на воле. По крайней мере Л у т т а (1939) наблюдала, как имеющиеся сначала в мирацидии печеночной двуустки и в корацидии широкого лентеца запасы гликогена уже через 48—70 час. после выхода из яйца расходуются, движение личинок параллельно с этим замедляется и вскоре они гибнут. Личинки ришты (*Dracunculus medinensis*), попадая матки червя прямо в воду, не плавают в последней, а просто медленно опускаются на дно. Если на пути к последнему личинка не будет заглочена ее промежуточным хозяином, циклопом, она обречена на гибель, так как не имеет возможности ни подняться со дна, ни долго жить вне хозяина. Однако эта неприспособленность к внешней среде в достаточной степени компенсируется, с одной стороны, огромной половой продуктивностью этого паразита, а с другой тем обстоятельством, что водоемы, куда попадают личинки ришты, обыкновенно очень густо бывают заселены циклопами, чем облегчается встреча последними личинок.

У других паразитов личинки ведут наземный образ жизни. Кроме того, проникновение в хозяина здесь бывает часто обусловлено предварительным развитием личинки во внешней среде, в связи с чем время пребывания в этой среде значительно удлиняется — иногда до многих месяцев и даже лет. Совершенно очевидно, что выживаемость такой личинки во внешней среде становится делом сложным. Для избежания опасностей, связанных с пребыванием во внешней среде, развиваются различные специальные приспособления. Так, например, личинки нематод группы *Anguillulata* должны проделать во внешней среде не меньше двух линек и лишь после этого становятся способными к внедрению в хозяина. Поскольку в последней свободной живущей ларвальной стадии личинкам иногда довольно долго приходится выжидать случая внедриться в хозяина, подвергаясь в это время неблагоприятным климатическим условиям, покровы личинки приобретают ряд особенностей, благодаря которым личинки становятся крайне устойчивыми в отношении высыхания и проникновения в них различных вредных веществ. Личинки эти могут высыхать и оставаться в состоянии анабиоза в течение нескольких лет, чтобы при увлажнении снова ожить. Они могут без всякого вреда для себя оставаться живыми в формалине, сулеме и т. п., могут длительно выносить низкие температуры и т. д.

Так, по исследованиям Завадовского (1929), личинки трихостронгилид (*Trichostrongylidae*) кишечника копытных в возрасте пяти дней способны оставаться живыми при полном высыхании при 22° С более двух месяцев. Они выносят без всякого вреда для себя действие насыщенного раствора медного купороса, раствора 1% сулемы, 4% формалина и т. д. в течение многих часов. Замораживание до —8° или —10° переносится личинками более 6 месяцев, после чего они вновь оживают; кратковременное нагревание (в сухом состоянии) до 60—80° С тоже не убивает личинок. Одним словом, оставаясь личинками, ларвальные стадии трихостронгилид обладают устойчивостью, свойственной цистам.

Яйца и цисты обладают еще более мощными защитными приспособлениями. С точки зрения длительности пребывания яиц во внешней среде все паразиты, выносимые из хозяина во внешнюю среду в состоянии яйца, могут быть схематично разделены на две группы. Из яиц первой группы личинки выходят во внешней среде, из яиц второй группы — в организме нового хозяина. Яйца, из которых личинки выходят во внешней среде, имеют назначение лишь защитить зародыш во время его эмбрионального развития. Яйца же второй категории предназначены защищать зародыш не только во время развития, но и после его окончания, вплоть до того момента, когда такое яйцо будет случайно занесено в нового хозяина. В связи с этим и сроки их пребывания во внешней среде значительно удлиняются. Совершенно очевидно, что требования в отношении устойчивости, предъявляемые к таким яйцам, будут совершенно иные, чем к яйцам первой категории.

Далее, яйца обеих категорий могут выноситься наружу либо совсем незрелыми, либо частично развившимися, либо, наконец, уже закончившими эмбриональное развитие и содержащими личинку. Очевидно, что яйца, все эмбриональное развитие которых проходит во внешней среде, должны быть, при прочих равных условиях, более устойчивы, чем яйца, выносимые наружу уже после прохождения ими части развития в материнском или в хозяйском организме. Так, у *Oxurata* в некоторых случаях яйца выносятся во внешнюю среду на стадии личинки, в других же на первых стадиях дробления; отчасти в связи с этим первые оказываются снабженными одной тонкой оболочкой, вторые же имеют, кроме того, наружную толстую скорлупу.

Что свойства оболочки яиц и цист являются, главным образом, результатом приспособления к условиям внешней среды и не имеют отношения к видовым особенностям данного паразита, доказывают частые случаи совпадения этих признаков у

разных паразитов. С этой точки зрения очень интересно детальное изучение строения оболочек и их свойств, с одной стороны, яиц некоторых нематод, а с другой цист простейших. Строение и свойства оболочек яиц *Ascaris* и цист *Coccidia* оказываются чрезвычайно близкими (рис. 124). И те и другие состоят в общем из двух систем оболочек — наружных проницаемых, несущих функцию механической защиты, и внутренних полупроницаемых, несущих функцию химической защиты. В силу такого строения эти яйца и цисты становятся крайне устойчивыми в отношении высыхания температурных колебаний и действия ядовитых веществ.

По М Завадовскому (1925) у *Ascaris* скорлупа яиц состоит из пяти отдельных оболочек; наружная, или так называемая эпителиальная, выделяется эпителием половых протоков. За ней следует трехслойная глянцевитая оболочка, слои которой обладают несколько различными свойствами, и, наконец, волокнистая оболочка, имеющая особенно важное значение. Все эти оболочки выделяются самим яйцом. Волокнистая оболочка полупроницаема, так что вода через нее проникает, но соли и многие органические вещества не проходят. Эта оболочка проницаема лишь

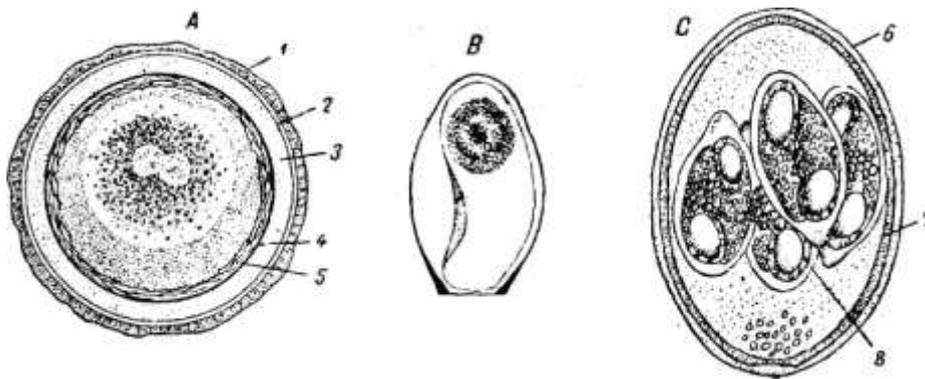


Рис. 124. А—яйцо *Ascaris*, одетое сложной системой оболочек; В—ооциста *Eimeria magna*, плазмоллизированная действием насыщенного раствора поваренной соли; хорошо видны внутреннее содержимое и двойная оболочка; С — ооциста *Eimeria*.

1 — эпителиальная оболочка; 2 — оболочка А; 3 — оболочка В; 4 — оболочка С; 5 — волокнистая оболочка; 6 и 7 — наружная и внутренняя оболочка ооцисты; 8 — спора (А—по Завадовскому, В—по Хейсину, С—из Веньона).

для веществ, растворяющих ее или растворяющихся в ней. Она состоит из липоидного вещества и служит для защиты яйца от химических агентов. Благодаря наличию липоидной оболочки яйца аскариды продолжают развиваться и сохраняют месяцами жизнеспособность в таких средах, как насыщенный раствор сулемы, CuSO_4 , ZnSO_4 , V_8KOH , V_{50}HCl и др.

Устойчивость крайне необходима для этих покоящихся стадий, так как они проходят значительную часть развития (образование личинки у аскариды, образование спор у кокцидий) во внешней среде, после чего еще долго ожидают случайного заноса в организм новой особи хозяина. Для характеристики степени устойчивости достаточно привести случай, описываемый Веньоном (Wenyon) в отношении ооцист кокцидий *Eimeria*. Однажды им был изготовлен препарат из ооцист, еще не успевших начать развитие. Ооцисты были зафиксированы сулемой со спиртом, окрашены железным гематооксилином, обезвожены проведением через спирты, просветлены в ксилоле и заключены в канадский бальзам. При позднейшем просмотре препаратов Веньон обнаружил, что, несмотря на все эти процедуры, ооцисты уже в препаратах закончили полностью свое развитие вплоть до образования спорозоитов.

Некоторые простейшие даже в неинцистированном, свободно подвижном состоянии могут переносить временное сильное охлаждение. *Trypanasmm lemsi* может в течение часа жить при температуре жидкого воздуха (-151°C), а *Trichomonas hominis* в продолжение того же времени выдерживает температуру в -18°C .

С другой же стороны, некоторые родичи-*Ascaris*, а именно некоторые виды нематод *Oxyurata*, обладают яйцами, снабженными всего одной оболочкой, крайне слабо защищающей заключенного в них зародыша. Равным образом и цисты паразитических кишечных амёб, продуцируемые в огромных количествах и способные заражать нового хозяина даже в неразвитом (одноклеточном) состоянии, имеют всего одну оболочку, что делает эти цисты значительно менее устойчивыми, чем ооцисты кокцидий. Таким образом, сходство в биологических условиях развития сильнее отражается на строении и свойствах защитных оболочек, чем родственные отношения между соответствующими организмами.

Специфичность защитных приспособлений достигает иногда очень высокой степени. Примером этого могут служить яйца нематод *Ascaris* и *Trichocephalus*. Почти тождественные в отношении своих жизненных циклов, паразиты эти имеют яйца, резко

отличающиеся своим отношением к низким температурам и к ультрафиолетовым лучам солнечного спектра. Яйца *Ascaris* без особого вреда для себя переносят длительное воздействие температур в 20° ниже нуля, но чрезвычайно быстро гибнут при воздействии на них ультрафиолетовыми лучами с длиной волны от 180 до 355 миллимикрон. Яйца *Trichocephalus* относятся к этим факторам диаметрально противоположно: уже температура в 9—10° ниже нуля оказывается абсолютно губительной для них, а ультрафиолетовые лучи в дозе, убивающей яйца *Ascaris* на 100%, уничтожают не более 20—30% яиц *Trichocephalus*, причем остальные 70—80% яиц выдерживают чрезвычайно большие дозы этих лучей (в 10 и даже 20 раз больше) без всякого вреда для себя.

Такое отношение к названным факторам яиц аскарид и власоглава стоит, по всей вероятности, в связи с географическим распространением этих паразитов. *Ascaris*, обитая в более северных районах, является в лице своей свободно живущей стадии, т. е. яйца, прекрасно приспособленной к сравнительно низким температурам, столь обычным в северных широтах, и совершенно неприспособленной к сильным дозам солнечных лучей. Яйца же власоглава, преимущественно распространенного на юге, имеют прекрасную защиту от длительного воздействия на них солнечных лучей в виде специального слоя темнокоричневого пигмента, расположенного в наружной оболочке яйца; зато они оказываются совершенно неспособными выносить необычные в южных широтах низкие температуры.

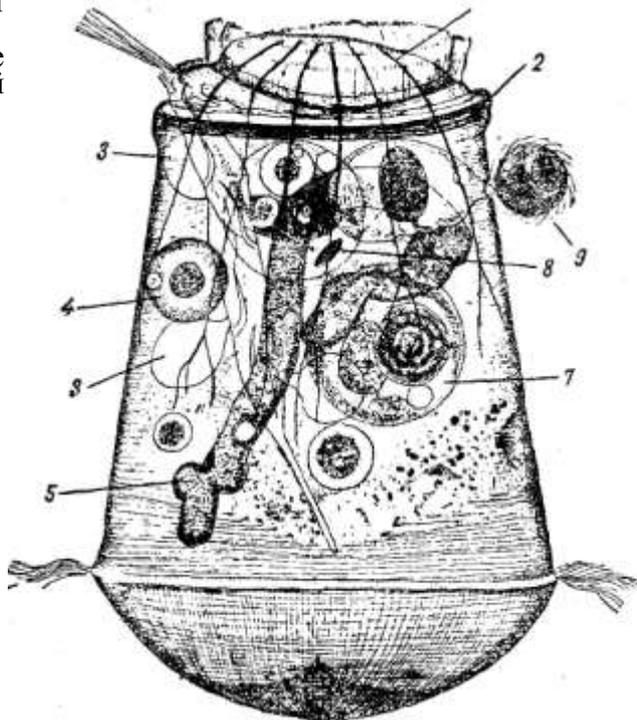
Итак, в предыдущем изложении мы видели, что жизнь паразитов складывается из разных периодов, в ней чередуются свободная и паразитическая фазы, личиночная и взрослая, активная и покоящаяся.

Длительность отдельных фаз у разных паразитов весьма различна, да и общая длительность всего жизненного цикла (от яйца до яйца следующего поколения) тоже сильно варьирует. Вариации могут зависеть либо от специфических свойств самих паразитов, либо от длительности жизни их хозяев, либо, наконец, от условий внешней среды, в которой протекает часть жизни паразита, и колеблются в весьма широких пределах: от нескольких дней и до многих лет. В некоторых случаях этот срок, как нельзя более ясно, ограничивается длительностью жизни хозяина. Так, у паразитов коловраток (споровики рода *Bertramia*) длительность жизни хозяина часто не превышает 10—12 дней, а следовательно, и длительность активной, вегетативной стадии паразитов не может быть большей. Еще короче, вероятно, жизнь сосущей инфузории *Endosphaera* (рис. 125), паразитирующей внутри других инфузорий (*Paramecium*, *Opisthonecla*). У позвоночных хозяев срок жизни паразитов может значительно удлиняться, нередко в соответствии с жизнью хозяина. Яркий пример дает в этом отношении *Polystomum integerrimum* из мочевого пузыря травяной лягушки. Этот сосальщик заражает лягушку в состоянии головастика; многоустка проникает в мочевой пузырь еще до окончания метаморфоза и остается в нем около пяти лет, т. е. в течение всей жизни лягушки. Некоторые данные свидетельствуют о том, что ленточные глисты человека (*Taenia*, *Diphyllobothrium*) в отдельных случаях остаются в организме хозяина свыше 25 лет.

Среди сосальщиков *Clonorchis sinensis* живет в человеке более 25 лет, *Schistosomum japonicum* — до 28 лет. *Gastrodiscus aegyptiacus* зебры живет в хозяине до 9 лет. Нематоды *Loa loa* держатся в человеке более 15 лет, *Wuchereria bancrofti* — 17 лет, *Ancylostomum duodenale* (по К е н д р и к у) — до 7 лет, *Necator americanus*, по некоторым сведениям, — до 12 лет.

Для кровяной двуустки (*Schistosomum haematobium*) срок жизни определяется в 5—18 лет, но иногда заражение затягивается до 24 лет.

Таким образом, подобные паразиты обладают до известной степени неопределен



125. *Opisthonecla hennguyi*, в которой паразитируют сосущие инфузории *Endosphaera engelmanni*.

1 — ретракторы ротового венчика ресниц; 2 — мускульный сфинктер; 3 — совратительные вакуоли; 4 — *Endosphaera*; 5 — макронуклеус *Opisthonecla*; 6 — задний венчик ресниц; 7 — *Endosphaera* с мерцательным зародышем внутри; 8 — микронуклеус *Opisthonecla*; 9 — мерцательный зародыш *Endosphaera*, покидающий хозяина (по Денчу в Ноблю).

ным сроком жизни, зависящим от длины жизни хозяина. Интересные цифры имеются относительно способности некоторых нематод долгое время сохраняться живыми в анабиотическом состоянии. *Tylenchus tritici* остается в подсушенных зернах пшеницы, не погибая, в течение 9 лет (опыты Годену), а раньше этот срок считали еще более длительным — до 27 лет. После вымачивания таких зерен находящиеся внутри них личинки *Tylenchus* оживают.

Полную противоположность подобным паразитам составляют такие, жизнь которых в половозрелом состоянии более или менее ограничена. Так, относительно японской кровяной двуустки человека известно, что самоизлечение от заболевания этим паразитом у лошади происходит через 270 дней, каковому сроку, очевидно, и отвечает длительность жизни *Schistosomum* в этом окончательном хозяине. Некоторые ленточные глисты (*Caryophyllaeus*, *Triaenophorus*) и трематоды пресноводных рыб обладают, повидимому, одногодичным циклом, причем только часть года, а именно преимущественно летнее время, проводится этими глистами в половозрелом состоянии в кишечнике окончательного хозяина, после чего взрослые паразиты отмирают. Быховский (1929), исследуя трематод волжских рыб, заметил, что зимой заражение ими чрезвычайно снижается, что говорит в пользу одногодичности их цикла. Быть может, в осеннем отмирании паразитов играет известную роль длительное голодание рыб во время зимнего сна, которое неблагоприятно отражается на кишечных паразитах. Аналогичные данные относительно длительности жизни половозрелых стадий имеются для некоторых раков. Например, рачок *Caligus* на южном Каспии в мае — июне принадлежит к числу наиболее обычных паразитов на коже очень многих пород рыб, между тем как исследования в сентябре — октябре в том же районе не дали ни одной находки *Caligus lacustris* (Догель и Быховский, 1938). Столяров (1938) подвергал круглогодичным наблюдениям *Lernaea cyprinacea* на коже карасей и выяснил следующие отношения. Осенью караси в Ропшинских прудах показали обильное заражение взрослыми, но еще не имеющими яйцевых мешков самками *Lernaea* (рис. 126). В течение зимы наблюдалось прежде всего отмирание очень значительного процента еще не достигших стадии откладки яиц самок. С 4 ноября и по конец мая из 223 рачков, находившихся на 13 карасях, умерло 68; в другой партии рыбы из 434 рачков погибло 197. От умерших рачков оставались под чешуей их передние прикрепительные аппараты, позволявшие вести точный учет паразитов. Сильная смертность обнаружилась и в июне, но вместе с тем показались (16 июня) самки с яйцевыми мешками. К 23 июня плодоносящие самки отмерли и после этого срока вообще больше не встречались на карасях, а из их яиц вылупились личинки — науплиусы. Очевидно, как это следует и из американских данных Вильсона (Wilson) относительно *Lernaea variabilis*, половая зрелость достигается рачками в конце лета (август — сентябрь) на четвертой копепоидитной стадии развития, после чего самка садится на карася и остается на нем, постепенно вырастая до июня. За время зимы и вплоть до июня

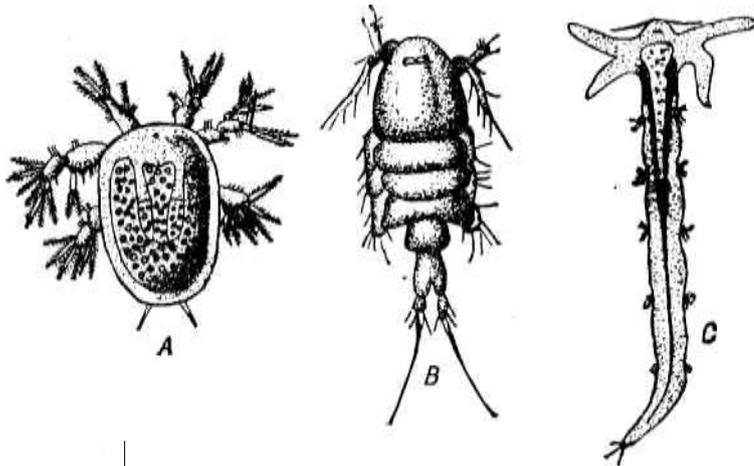


Рис. 126. Развитие *Lernaea cyprinacea*, кожного эктопаразита карповых рыб.

Л — науплиус после выхода из яйца; В — копепоидитная свободно плавающая стадия, напоминающая циклопов. На этой стадии происходит оплодотворение и

прикрепление к хозяину; С — молодая прикрепленная самка с рудиментарными грудными ножками (по С т о л я р о в у).

около половины самок погибает, но эта гибель не представляет собой нормального отмирания, а является результатом неблагоприятных зимних условий существования. В июне происходит откладка яиц, вылупление личинок и массовая гибель самок, закончивших процесс размножения. Из вышесказанного следует, что *Lernaea* обладает одногодичным циклом, причем половозрелое ее состояние длится с осени по июнь, т. е. около 10 месяцев.

В последнее время, особенно Догелем и его школой, выяснена длительность жизни ряда птичьих сосальщиков и ленточных глист. При этом для сосальщиков получились очень интересные различия в длительности половозрелой стадии, с одной стороны, печеночных, с другой стороны, кишечных видов. Для целого ряда печеночных паразитов стрижа и ласточки (*Platynosomum clathratum*, *Lyperosomum olssoni*, *Lsakbrosomum*) длительность жизни оказалась сравнительно велика, равняясь минимум нескольким месяцам. Наоборот, среди кишечных, трематод преобладают краткосрочные инвазии окончательного хозяина. Так, для *Plagiorchis maculosus* и особенно для *Phanerozoon micrococcus* установлено, что срок их половозрелой жизни в кишечнике птицы, не превышает месяца. Очень хорошо может быть определен приблизительный срок жизни трематод, обитающих в фабрициевой сумке птиц. *Prosthogon-nirnus ovatus* живет у стрижа менее года. Молодые стрижи инвазируются этим червем в конце июля, а весной следующего года (в мае) оказываются уже свободными от паразитов. Интересно, что у паразитов фабрициевой сумки предел жизни глист, помимо всего прочего, определяется сроком существования самого органа, в котором они обитают, так как у большинства птиц фабрициева сумка атрофируется еще на первом году жизни птицы.

Кратковременность половозрелой стадии кишечных сосальщиков из семейства Strigeidae известна уже давно и не превышает 7—10 дней.

Metagonimns katsuradai, маленький сосальщик кишечника млекопитающих, живет в экспериментально зараженной мыши не более 32 дней. Ленточный глист *Bymenolepis fraterm* держится в кишечнике крыс лишь несколько недель, а *Monjezia expansa* овцы не более 65—70 дней (e d d o п, 1931), достигая за это время 1,5 м. Самки трихины живут в кишечнике крысы не более 3 недель, *Enterobius vermicularis*, или детская острица, около 2 месяцев.

Особенно многочисленны сезонные паразиты вероятно у беспозвоночных, например у насекомых, которые сами обладают сплошь и рядом весьма ограниченным периодом активной жизни — таковы кишечные нематоды насекомых. Впрочем, краткостью половозрелой стадии характеризуются некоторые нематоды долговечных животных. Половозрелая кишечная фаза *Trichinella spiralis* длится у человека всего несколько (около 10) дней.

Эта краткость жизни характерна далеко не для всех нематод, ибо жизнь половозрелых аскарид в кишечнике человека тянется около года.

Половозрелая фаза эктопаразитов варьирует в своей длительности очень сильно. Так, длительность половозрелой стадии зудня *Sarcoptes scabiei* равна 40—50 дням, самки платяной вши живут не более 46 дней, а самцы — 32 дня; головная вошь менее долговечна: самка живет не более 38 дней, а самка *Phthirus pubis* 17 и более дней. Как видно из примера платяной вши, долговечность у обоих полов неодинакова. По отношению ко многим видам замечено, что самцы отмирают значительно раньше самок. Важнейшие функции самцов заканчиваются оплодотворением самок, тогда как у самок за оплодотворением следует иногда весьма длительный срок откладки яиц или зародышей или вынашивания потомства (Copepoda). Такие же отношения наблюдаются и у свободно живущих организмов.

Возвращаясь к длительности половозрелой фазы эктопаразитов, мы находим у самок некоторых клещей (*Ixodes ricinus*) способность выживать до 7 с лишком лет, а для разных видов блох длина этого периода колеблется от 100 (*Xenopsylla cheopis*) до 513 (*Pulex irritans*) дней. Впрочем, в экспериментальных условиях в лаборатории максимальный срок жизни блохи повышается, по данным И о ф ф а и Т и ф л о в а, до 1 725 дней.

Приведенные нами примеры показывают, что длина половозрелой стадии определяется не филогенетическими связями паразитов, а скорее какими-то условиями их биологии: зудни и вши стоят ближе друг к другу в смысле сроков жизни, чем зудни к клещам, а вши к блохам.

На длительность жизни некоторых эктопаразитов влияет температура и частота кормления. Взрослые самки вшей, например, при 28° С и разовом каждодневном питании живут около 30 дней, при двукратном принятии пищи в сутки и при 25° С днем и 35° С ночью жизнь их удлиняется до 45 дней.

С т а д и я яйца (у многоклеточных) или ц и с т ы (у простейших) в отличие от половозрелой фазы представляют собой пассивное состояние паразита, в течение которого он не нуждается в питании и является совершенно неподвижным. Длительность этих состояний варьирует чрезвычайно широко, в значительной мере

в зависимости от той категории, к которой относятся яйца (см. ранее стр. 143). Очень часто срок жизни в яйце определяется лишь промежутком между развитием в нем зародыша и попаданием яйца в хозяина, а этот промежуток, как легко можно понять, зависит от счастливого случая и может затягиваться неопределенно долго. В таких случаях приходится говорить не о нормальной длительности яйцевого периода, а о степени выживаемости яиц и цист. Вот некоторые из относящихся к этому вопросу фактов. Цисты *Entamoeba histolytica* выживают в экскрементах, разбавленных водой, до 35 дней. Повидимому, на жизнеспособность цист вредно влияют бактериальные процессы, ибо те же цисты, тщательно отмытые от экскрементов и помещенные в дистиллированную воду, выживают при температуре 12—22° С до 7 месяцев (Воеск, 1921). Цисты *Balantidium coli*, по данным Оги (1924), при комнатной температуре остаются жизнеспособными в течение по меньшей мере двух месяцев.

Среди паразитических червей особенной жизненной стойкостью отличаются яйца *Ascuris*, которые при благоприятных условиях могут оставаться живыми в почве 5—6 лет.

Более определенные сроки отмечаются, главным образом, для яиц некоторых эктопаразитов, особенно для таких, яйца которых не нуждаются в переносе на другого хозяина. У сусликового клеща *Rhipicephalus schulzei* личинки вылупляются в лаборатории через 17—35 дней после откладки. Яйца чесоточного зудня (*Sarcop-les*) развиваются в 2¹/₂—3У-2 дня. Скорость развития зародышей в яйцах вшей, в зависимости от температуры, колеблется от 16 дней (при 25° С) до 7—14 дней (при 30° С) и до 6—8 дней (при 35°С). У различных блох фаза яйца длится от 5 до 14 дней.

Л и ч и н о ч н ы й п е р и о д, следующий за эмбриогенезом, тоже отличается большим разнообразием сроков. У многих паразитов, обладающих свободными ларвальными стадиями, этот период жизни очень мал, ограничиваясь одними сутками или даже того менее. Таковы мирацидии Trematodes, онкосферы широкого лентеца (*Diphyllobothrium*), личинки ришты и др. Личинки быстро гибнут, если не встретят промежуточного хозяина. Подобные личинки обыкновенно очень мелки и снабжены очень малым количеством пищевых запасов.

Полную противоположность личинкам такого рода составляют личинки некоторых Nematodes, например Strongylidae. Здесь личинка сначала выходит из яйца, в виде нежного-, но обладающего пищеварительным каналом и способностью к самостоятельному питанию червячка, который живет во влажной почве, под травой и т. п. Личинка дважды линяет, приобретает несколько иную форму, гораздо более плотную кутикулу и большую жизненную стойкость. В таком виде личинка может свыше 10 месяцев провести во внешней среде, пока не встретится с подходящим хозяином. Личинка способна выдерживать высыхание или зимовку, ее погибая.

К числу паразитов с потенциально крайне долго живущими на свободе личиночными стадиями относятся и клещи Ixodidae, личинки которых, при известных особенно благоприятных условиях, могут существовать около года после выхода из яйца, не принимая пищи.

Перейдем теперь к срокам жизни личинок с момента проникновения их в хозяина или поселения на хозяине и до окончания ими метаморфоза. Когда личинки попадают не сразу в своего окончательного хозяина, а сперва в промежуточного, то для них сначала обыкновенно наступает период роста, а затем период временного успокоения, который нередко является чрезвычайно длительным. Оно и понятно, так как увеличение длительности этого периода соответственно повышает шансы личинки попасть в окончательного хозяина путем поедания последним промежуточного. Мирацидии сосальщиков, попав в моллюска, уже на 2-й—3-й день превращаются в спороцисту, начинают развивать в себе редий и этим заканчивают первый личиночный период здесь, следовательно, период покоя отсутствует. Напротив, другая личиночная форма в жизненном цикле сосальщиков, а именно получающаяся из партеногенетических яиц редии церкария, испытывает во втором промежуточном хозяине более или менее длительный период покоя, определяемый моментом попадания промежуточного хозяина в окончательного.

Очень любопытный и даже кажущийся почти невероятным факт сообщает М. Ротшильд (M. Rotschild, 1942) относительно длины срока жизни редий сосальщика *Cryptocotyh lingua* в моллюске *Littorina littorea*. Р о т ш и л ь д содержала крупный экземпляр этого брюхоногого моллюска в аквариуме с фильтрованной морской водой в течение 7 лет. И за все это время инвазия не только держалась в моллюске, но и продолжалось оживленное размножение паразитов. По приблизительному подсчету за это время из моллюска вышло более 5 млн. церкарий. Этот факт говорит нам, с одной стороны, о большой длительности инвазий, с другой стороны, о той огромной потенции к размножению, которой обладают нередко паразиты.

Ряд последовательно сменяющих друг друга стадий обнаруживает развитие *Diphyllobothriuvi latum* (рис. 127). Развитие подвижной мерцательной личинки (корацидия) в яйце занимает около месяца; далее следует короткий (около суток) период плавания корацидия в воде в ожидании проглатывания первым промежуточным хозяином. В полости тела циклопа корацидий за 2—3 недели

превращается в следующую стадию — процеркоида. При проглатывании зараженного циклопа

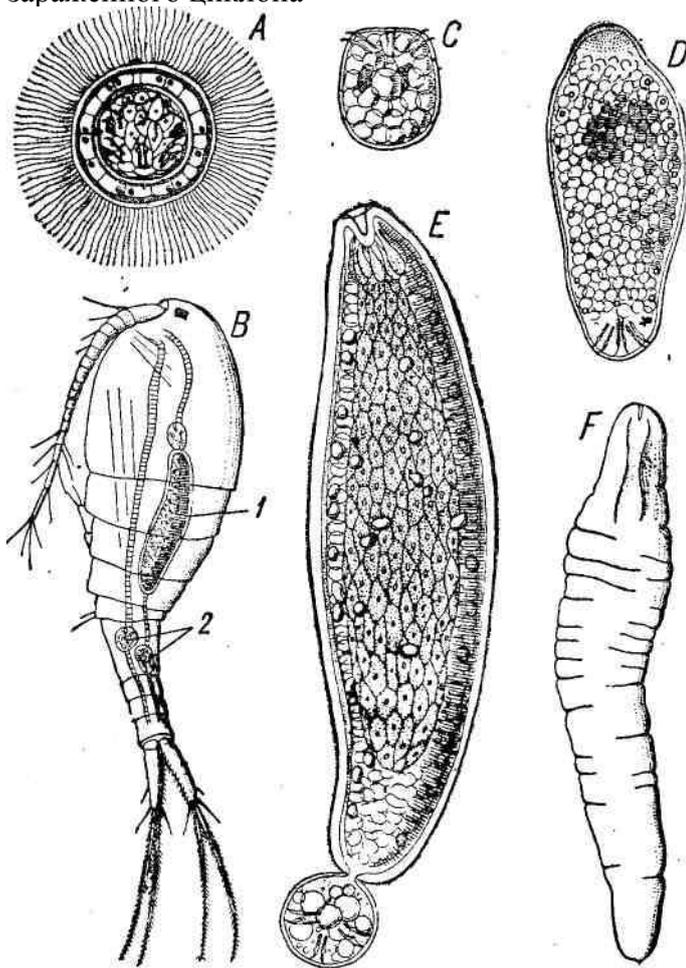


Рис. 127. Цикл развития *Diphyllolothrium latum*.

A — корацидий, или выходящая из яйца мерцательная личинка; *B* — рачок *Cyclops strenuus*, в полости тела которого находятся процеркоид (*1*) и две онкосферы (*2*) широкого лентеца; *C* — онкосфера из полости тела циклопа; *D* — молодая личинка из полости тела рачка через 12 дней после заражения; *E* — процеркоид из рачка с шаровидным придатком на ваднем конце, в котором находятся шесть эмбриональных крючков; в теле процеркоида видны известковые конкреции; *F* — плероцеркоид лентеца из полости тела щуки (по Ро а е н у).

некоторыми породами рыб (щукой, налимом) процеркоид проникает через стенку желудка в полость тела второго промежуточного хозяина и там вырастает в следующую личиночную стадию — плероцеркоида. Длительность жизни процеркоида определяется сроком жизни циклопа и потому коротка; в лучшем случае циклоп живет не более 1—1 месяцев. Напротив, плероцеркоиды, находясь в многолетних хозяевах, каковыми являются рыбы, обладают возможностью неопределенно долгого существования. И действительно, плероцеркоиды остаются в полости тела рыбы очень долгое время, не изменяясь. Мало того, эксперименты Г н е з-дилова и Талызин а с прижизненно окрашенными плероцеркоидами доказали, что в случае поедания мелкой зараженной рыбы более крупными щуками, плероцеркоиды мелкой рыбы не перевариваются в желудке крупной щуки, а пробираются через стенки желудка в полость тела щуки и, таким образом, продолжают свое существование во второй особи своего промежуточного хозяина. Последующие опыты Е. Павловского и Гнездилова показали, что плероцеркоиды могут проделывать миграцию и еще раз, если будут введены в желудок четвертой особи промежуточного хозяина (т. е. рыбы). Бее это показывает, что стадия плероцеркоида очень длительна и тянется месяцы, может быть годы. Тем не менее, нередко плероцеркоиды погибают в рыбе, не дождавшись попадания в окончательного хозяина, т. е. человека. В крупных щуках часто можно наблюдать, наряду в нормальными живыми плероцеркоидами, плероцеркоидов сморщенных, пожелтевших и мертвых; они постепенно ликвидируются деятельностью тканей хозяина.

Введение покоящейся стадии (плероцеркоида) в жизненный цикл сильно удлиняет ларвальный период. У других ленточных глист длительность этой затяжной стадии во втором промежуточном хозяине подчеркивается еще тем, что на нее переносится процесс роста, который в большинстве случаев, как, например, и у

Diphyllobothrium, откладывает до момента попадания личинки в окончательного хозяина. Этим достигается двоякая выгода. Во-первых, используется для роста период пассивной жизни в промежуточном хозяине; во-вторых, ускоряется процесс образования половых органов и откладка яиц после попадания выросшей личинки в окончательного хозяина. Прекрасный пример такого типа дает ремнец (*Ligula*). У широкого лентеца, достигающего в половозрелом состоянии почти 10 м длины, плероцеркоид в рыбе имеет не более 2—3 см длины. Между тем, у *Ligula* взрослая стадия из кишечника птицы достигает максимально 1 м, тогда как плероцеркоиды, добытые из крупных лещей, могут быть до 80 см.

Таким образом, личинка приобретает в промежуточном хозяине размеры, свойственные взрослому червю. Следовательно, съеденной окончательным хозяином личинке предоставляется возможность немедленно приступить к формированию половых продуктов.

Такую же картину дает *Triaenophorus nodulosus*, кишечный паразит щуки, живущий в полости тела, окуней, ершей и других своих промежуточных хозяев. Личинки *Triaenophorus* находятся в этих рыбах внутри округлых капсул и имеют вид длинной ленты — до 20 см длиной, в то время как взрослый червь бывает до 30 см длиной. Относительно плероцеркоидов *Triaenophorus* известно, что они могут оставаться в полости тела промежуточного хозяина, не погибая, от 1 до 3 лет.

Довольно сильный подготовительный рост предельвают личинки нематод *Eustrongylides* в мускулатуре рыб. Взрослые *Eustrongylides* из кишечника водяной птицы имеют от 35 до 90 мм длины, тогда как в различных каспийских рыбах мы находили личинок этих червей, имевших не менее 50 мм длины. Если мы учтем, что личинки ришты (*Dracunculus*), имеющей в человеке до 120 см длины, у своего промежуточного хозяина (циклопа) достигают размеров лишь в 1 мм, то будет вполне ясно, какую подготовку в смысле роста проходит личинка *Eustrongylides* в теле рыбы. Особенно долгое время могут сохраняться личинки в теле многолетних хозяев. Так, мускульные трихины в некоторых случаях обнаруживались живыми в теле человека через 31 год после инвазии.

Иначе обстоит дело с личинками после того, когда они, наконец, попадут в своего окончательного хозяина. В громадном большинстве случаев метаморфоз ими быстро заканчивается, и животное скоро переходит во взрослое состояние. Переломным моментом в этом периоде жизни является начало откладки яиц, как переход к следующему поколению, к следующему жизненному циклу. Момент этот у разных паразитов наступает в различной степени быстро. У таких паразитов, которые уже в промежуточном хозяине приобретают значительную величину (*Ligula*, Strigeidae), достаточно каких-нибудь двух суток, проведенных в окончательном хозяине, чтобы у паразита наступила половая зрелость. Мускульные трихины, попав в кишечник хозяина, требуют для достижения половой зрелости 6—7 дней. *Strongyloides ratti* созревает еще скорее, в 4 дня. Напротив, в других случаях достижение половой зрелости и начало откладки яиц может сильно затягиваться. Так, например, у *Sacculina* за проникновением личинки в тело краба следует длинный период передвижения «внутренней саккулины» к основанию брюшка, где она высовывается из-под покровов наружу и заполняется созревающими половыми клетками. Этот период передвижения и роста измеряется несколькими неделями. *YAscaris lumbricoides*, по данным И о ш и д а (I o s h i d a, 1919), с момента выхода личинки из яйца в кишечнике зараженного субъекта и вплоть до появления первых яиц в его экскрементах проходит 89 дней, из которых 13 уходят на странствование личинки в крови и пребывание ее в легких.

Еще более долгий срок созревания у *Polystomum integerrimum* лягушки. *Polystomum* попадает в мочевой пузырь лягушки с жабер головастика при окончании метаморфоза хозяина, а первый раз размножаться начинает лишь на 3-м году, когда в первый раз начинает размножаться и хозяин.

Более резко очерченные границы имеет ларвальный период у эктопаразитов, проводящих всю свою жизнь на теле хозяина. У зудней (*Sarcoptes*), например, от вылупления личинки из яйца и до ее превращения во взрослого клеща проходит 8—10 дней, у *Phthirus pubis* личиночный период длится 15—17 дней, у *Pediculus* — от 10 до 14 дней. Среди временных паразитов метаморфоз постельного клопа занимает обыкновенно 6—8 недель; метаморфоз блох крайне сильно варьирует в сроках, в зависимости от обилия пищи, степени влажности и температуры. Поэтому для одного и того же вида блохи, например *Pulex irritans*, получаются такие различные! цифры, как длительность стадии личинки от 8 до 100 дней, длительность фазы куколки от 6 до 220 дней, вся жизнь человеческой блохи максимально затягивается! до 966 дней. Такие сильные колебания сроков, как у блох, не встречаются у других эктопаразитов. Интересные отношения представляют «треххозяинные» клещи например *Ixodes ricinus*. Постэмбриональное развитие этих клещей распадается на две! фазы (личинка, нимфа), отделенные друг от друга и от имагинальной стадии не! только перерывами в питании и линькой, но и переменной особи хозяина, которая служила паразиту источником пищи. Забравшаяся на первую особь хозяина шестиногая личинка насыщается кровью, затем отваливается, падает на землю и на свободе испытывает линьку, переводящую ее в

состояние нимфы (четыре пары ног, но половое отверстие еще отсутствует). Нимфа заползает на новую особь хозяина, питается в течение нескольких дней, а затем вновь отваливается, чтобы превратиться! на свободе в имаго. Имаго находит третью особь хозяина, на которой опять питается, после чего самка окончательно отпадает от хозяина и приступает на воле к откладке яиц. Длина отдельных стадий, а значит и всего жизненного цикла может сильно варьировать как у *ricinus*, так и у многих его родичей. У *Rhipicephalus schulzei* например, жизненный цикл от яйца до имаго в лабораторных условиях летом длится от 75 до 170 дней.

Подводя итоги и рассматривая относительную длительность отдельных стадий мы замечаем, что в цикле паразитических животных проявляются некоторые более или менее определенные тенденции. Во-первых, нередко наблюдается тенденция к удлинению стадии покоящихся яиц, покоящихся личинок в промежуточном хозяине и свободных личинок, предназначенных к проникновению в окончательного хозяина. Это удлинение вполне объяснимо, так как оно способствует встрече паразита с хозяином, дальнейшему сохранению вида. Далее, иногда имеется тенденция к подготовке развития полового аппарата еще в личиночном возрасте, чем ускоряется начало размножения при попадании личинки в окончательного хозяина. В некоторых случаях замечается склонность к удлинению имагинальной стадии, ибо этим удлиняется период размножения и увеличивается продукция! яиц. Другой путь, ведущий к тем же результатам, имеет диаметрально противоположный характер и заключается в укорачивании как взрослой стадии, так и прочих стадий цикла, но в увеличении на том же отрезке времени числа поколений животного. Такие приспособления нередко заметны у свободно живущих организмов, например у *Drosophila* и многих других. Однако у паразитов второй: способ применим лишь в исключительных случаях, ибо при кратковременности' всех стадий уменьшаются гарантии встречи их с соответствующими хозяевами,* что, конечно, должно неблагоприятно отразиться на сохранении вида. Такое ускорение цикла возможно лишь в целях аутоинфекции и тогда, когда передача паразита от одного хозяина к другому совершается путем непосредственного контакта. Поэтому мы находим, например, сильное ускорение цикла с соответственным уменьшением числа откладываемых яиц у таких форм, как чесоточные зудни. Тогда как не привязанные постоянно к телу хозяина Ixodidae имеют длительны, жизненный цикл (полгода и более) и продуцируют многие тысячи яиц, мелкие зудни (*Sarcoptes scabiei*), передающиеся посредством контакта и размножающиеся на самом теле хозяина, имеют жизненный цикл длиной около двух месяцев и даю: всего 40—50 яиц. И, несмотря на малую плодовитость, частота смены поколешь. у зудней приводит к очень интенсивному заражению хозяина.

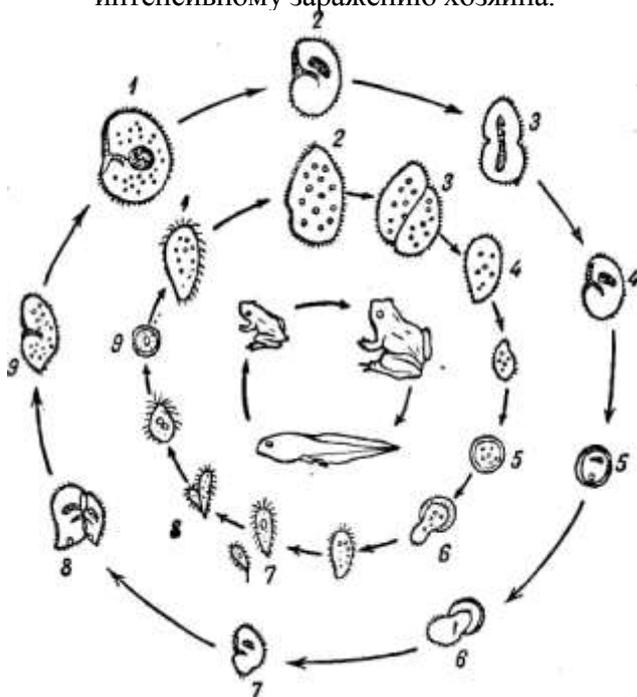


Рис. 128. Жизненный цикл лягушки и ее кишечных инфузорий; наружный круг — *Nyctoitherus*, средний круг — *Opalina ranarum*.
 1 — вегетативная стадия инфузорий; 2—4 — бесполое размножение инфузорий делением; 5 — инцистирование; 6 — выход инфузорий из цист; 7 — образование посредством деления прекоњу-гантов у *Nyctoitherus* или гамет у *Opalina*; 8 — конъюгация у *Nyctoitherus*, или копуляция гамет у *Opalina*; 9 — экскоњугант у *Nyctoitherus* или инцистированная зигота у *Opalina* (по Б о е в о й).

В отдельных случаях укорачивание взрослой стадии не сопровождается умножением числа поколений, что мы имеем, например, у кишечных трихин, которые созревают уже на 7-й день пребывания их в кишечнике, хотя получающимся от них личинкам иногда предстоит в течение целых годов оставаться в мускулатуре той же особи хозяина до их передачи другому хозяину. Следовательно, здесь ускорение созревания не влияет на умножение числа поколений. Быть может удлинение срока жизни кишечных трихин было бы бесцельным или даже вредным для вида, так как чрезмерное увеличение потомства, сопутствующее удлинению половозрелой стадии, могло бы привести к быстрой гибели хозяина и затруднило бы передачу инвазии на других хозяев. Заражение организма слишком большим количеством мускульных трихин заканчивается для него смертельным исходом.

Помимо отдельных морфологических и физиологических адаптации к паразитическому образу жизни, весь жизненный цикл паразита нередко обнаруживает очень детальное приспособление к жизненному циклу хозяина. Примеры такого совпадения имеются в большом количестве в самых различных группах паразитов.

Очень полное совпадение имеется в цикле инфузорий, населяющих кишечник лягушки, с циклом хозяина. Н е р е с - r e f l M e p (N e g e s h e i - m e r) показал это для *Opalina*, а Б о е в а (1933) для *Nyctoiherus* лягушек (рис. 128). В течение всего года инфузории размножаются в кишечнике лягушки только бесполом способом, посредством деления надвое. Когда весной лягушки приступают к половому размножению, наступает и период полового процесса у инфузорий. Они инцистируются, цисты попадают в воду вместе с экскрементами и проглатываются маленькими головастиками. Здесь опалины многократно делятся, образуя очень мелкие гаметы, которые потом копулируют; *Nyctoiherus* соединяются попарно и конъюгируют. У *Opalina* образуются в конечном счете цисты, которые выходят снова в воду и проглатываются крупными головастиками. Образование цист в лягушках приурочено ко времени выхода головастиков из икры, вследствие чего стадии распространения паразитов получают возможность стыка с новым поколением хозяина, которое и заражается цистами.

По К о д р е а н у (C o d r e a n u) развитие *Ophryoglena*, паразитирующих в личинках поденок, тесно согласовано с развитием хозяина. В молодых личинках инфузории остаются в инцистированном состоянии, сохраняя вместе с тем способность делиться. Зараженные мужские личинки превращаются в нормальное имаго, последующая гибель которого влечет за собой и смерть паразитов. Инфузории женских личинок выходят из своих цист и проникают в яичник самки поденки, содержимое которого они и пожирают. Кастрированная самка тем не менее участвует в брачном полете и опускается на воду, но, вместо яиц, опораживает в воду многочисленных инфузорий. Инфузории расплываются в воде и отыскивают личинок поденок.

Сходное, но несколько иное совпадение циклов имеется у грегариин *Diplo-cystis phryganeae* (рис. 129), паразитирующих в полости тела ручейника *Phryganea grandis*. Ф е д о - р о в - В и н о г р а д о в а нашла, что в личинках ручейника грегарины остаются в вегетативном состоянии, но, когда наступает время окукливания, большая часть грегариин конъюгирует попарно, инцистируется и прodelьывает половое размножение и образование спор. Таким образом, в вылетающих имаго преобладают цисты со спорами. После откладки яиц самки *Phryganea*

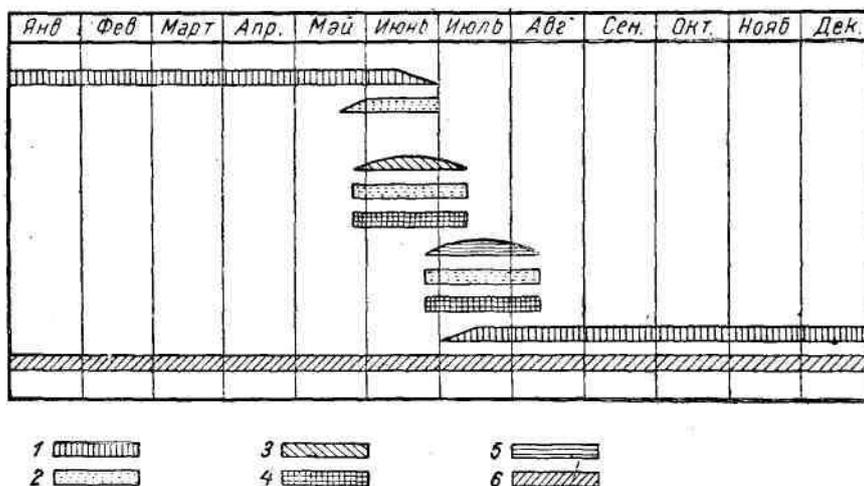


Рис. 129. Цикл развития грегарины *Diplocystis /phryganeae* из полости тела *Phryganea grandis*.

1 3 и 5 — годичный цикл метаморфоза *Phryganea*; 2, 4, 6 — стадии развития *Diplocystis*. 1 — личинки; 3 — куколки; 5 — взрослые ручейники; 2 — инцистированные парочки (сизигии) грегариин; 4 — цисты со спорами и 6 — одиночные вегетативные стадии грегариин (по Ф е д о - р о в е - В и н о г р а д о в о и).

часто погибают на воде, и таким способом споры попадают в воду, где и служат для за-

ражения молодых личинок.

Другие грегарины, *Schneideria metamorphosa* из личинок мухи *Sciara coprophila*, тоже начинают спорулироваться при превращении личинки в куколку. Споры выталкиваются наружу вместе с кишечным содержимым во время линьки, предшествующей окукливанию.

К о л л е р и М е н и л ь (С а п 11 е г у е т М е с н и 1) наблюдали, что грегарины *Gonospora longissima* из полости тела полихет спорулируют в период половой зрелости червя, причем споры выводятся вместе с половыми продуктами хозяина. Высказывается предположение, что червь во время своего гаметогенеза образует в себе вещества, которые стимулируют грегаринок к половому процессу и образованию спор.

Много интересных совпадений в жизненном цикле имеется у жгутиконосцев *Huretmastigina* из кишечника термитов с их хозяевами. В частности, у них имеется интересное приспособление к переносу инфекции на вновь образуемые колонии термитов. Половые особи термита *Calotermys* перед вылетом из родного термитника испытывают последнюю линьку. Если бы эта линька произошла тем же способом, как предыдущие, то она должна была бы освободить кишечник от всего содержимого, а следовательно, жгутиконосцы не могли бы попасть во вновь образуемые половыми особями после брачного полета термитники. Но на этот раз хитиновая выстилка задней кишки, в которой находятся жгутиконосцы, не просто линяет. Вместо этого, она сначала лишь отстает от эпителия и трескается. Паразиты попадают через трещины в промежуток между выстилкой и эпителием, так что половые особи уносят их с собой и заражают жгутиконосцами своих потомков. Эти данные сообщаются Г р а с с е {Grass ě, 1935), известным исследователем *Huremiastitina*.

Долгое время оставалось неизвестным, каким способом цисты грегаринок и личинки нематод, находящиеся в семенных мешках дождевых червей, выводятся наружу. Этот вопрос удалось выяснить английскому протистологу К е й л и н (К e i l i n). Цисты и личинки, замурованные в толстую капсулу из фагоцитов, попадают в целом и, пассивно перемещаются к заднему концу червя, где и накапливаются. Задний конец червя, содержащий паразитов, периодически ампутируется и сгнивает, так что паразиты освобождаются; отделившиеся задние членики червя

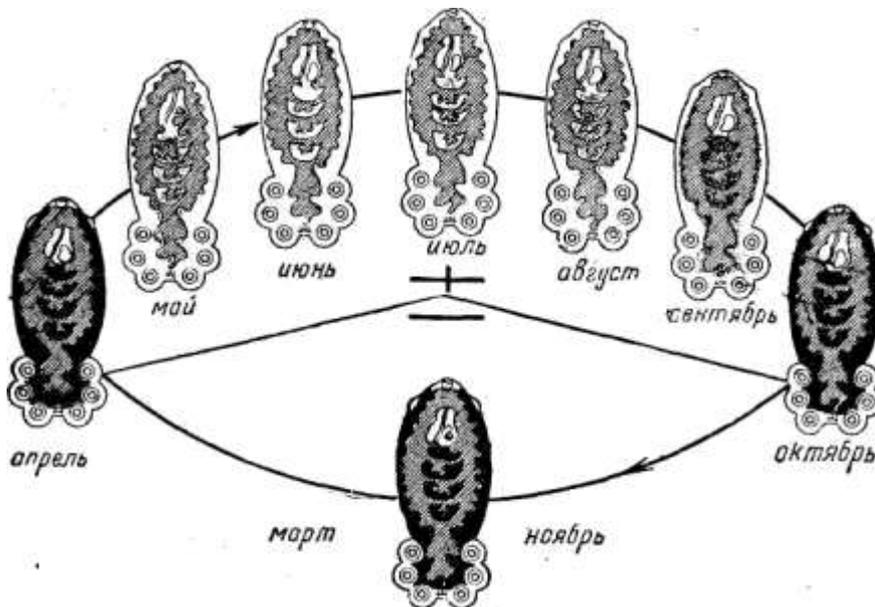


Рис. 130. *Polystomum integerrimum* из мочевого пузыря лягушки. Цикловые изменения половых желез (в частности желточников) в связи с биологией хозяина.

Желточники (сплошной черный цветили черные точки) достигают полного развития в октябре и остаются в таком виде до икрометания лягушек, когда происходит и размножение *Polystomum*; после этого запасы в желточниках летом сходят на-нет, но с августа начинается новое увеличение желточников, продолжающееся до октября; кишечник косо заштрихован (по Быховскому).

через некоторое время регенерируют. Нам думается, что процесс ампутации вызывается не только накоплением паразитов, но и аккумуляцией в заднем конце тела нормальных твердых экскретов, которые подлежат выведению наружу. Таким образом, паразитами в данном случае используется нормальный, периодически повторяющийся процесс экскреции хозяина.

Чрезвычайно детальные совпадения жизненного цикла *Polystomum integerrimum* с жизнью лягушки выяснены Быховским (in litteris, рис. 130). Личинки многоустки, пока у головастиков имеются жабры, сидят на них в виде эктопаразитов, но после зарастания жаберных щелей проходят через кишечник в мочевой пузырь, где и продолжают остальное развитие. Таким образом, каждая лягушка заражается многоустками лишь раз в жизни, на стадии головастика. В связи с особенностями цикла лягушки, жизненный цикл многоустки крайне замедлен; вероятно, это один из наиболее медленно растущих сосальщиков. Многоустка достигает половой зрелости лишь на

третьем году жизни, весной, т. е. к той же поре, когда впервые начинает размножаться и лягушка. К этому времени желточники — хороший показатель половой зрелости многоустки — проходят через ряд ступеней созревания, достигая полного объема в октябре второго года жизни паразита. В таком виде желточники остаются до апреля; в начале мая многоустка опоражнивается от яиц и желточных клеток во время икрометания лягушки в воде. Вылупление подвижных личинок (мирацидиев) из яиц подогнано таким образом, что оно происходит в то время, когда в водоеме уже имеются вышедшие из икры головастики лягушек. Получается смыкание цикла паразита и хозяина, и головастики заражаются мирацидиями. Между тем, взрослые многоустки остаются в мочевом пузыре лягушек, и у них прежним темпом идет нарастание желточников и всей половой системы до весны следующего года, когда следует новое половое размножение хозяина и паразита. Многоустка остается в мочевом пузыре лягушки, по-видимому, вплоть до смерти лягушки. Как видно, каждый этап жизни многоустки приурочен к отдельным этапам жизни хозяина.

Много хороших совпадений циклов дают различные наездники с теми насекомыми, которые служат для них хозяевами. Так, например, для успешного развития наездников, которые откладывают свои яйца в яйца или личинки другого насекомого, абсолютно необходимо, чтобы самки паразита появились в то время или даже несколько раньше, чем появится половозрелая стадия хозяина. И действительно, такое совпадение наблюдается у многих видов *Ageniaspis* и *Anastatus* с одногодичной генерацией. В других случаях, когда хозяин имеет несколько генераций в году, соответственное число поколений развивается и у паразита: три поколения наездника *Ageniaspis fuscicollis praysincola* совпадают с соответственными поколениями бабочек *Prays oleellus*. Иногда, видимо, совпадения циклов нет, но это обстоятельство находит себе объяснение в тех или иных особенностях жизни паразита или хозяина. Так, например, полное совпадение циклов может отсутствовать без вреда для паразита в том случае, если последний способен заражать разные стадии развития хозяина. Именно паразит непарного шелкопряда, *Apanteles nehnoseelus*, способен откладывать свои яйца в гусениц разного возраста. Другой случай кажущегося расхождения циклов дает наездник *Kaltenbachia bimaculata*, имеющий три генерации, тогда как его хозяин, оса *Odynerus laevipes*, имеет лишь одну. Однако в данном случае покоящаяся стадия хозяина, в которой паразитирует личинка *Kaltenbachia*, так длительна, а срок развития паразита столь короток, что три поколения наездника имеют время провести свою паразитическую, стадию в куколках одного поколения *Odynerus*.

Особенно любопытный пример представляет наездник *Perilampus hyalinus*. Его первая личиночная стадия, или планидий (см. стр. 139), проникает внутрь гусеницы бабочки *Hypantria*, но питается не за ее счет, а отыскивает паразитирующих внутри гусеницы личинок или мухи-тахины *Varichaeta* или же наездника *Limnesium*. Планидий забирается внутрь этих личинок и остается в них без-изменения до момента их окукливания. Тогда планидий вылезает и питается содержимым куколки и прodelьывает превращение. При этом личинка *Varichaeta* окукливается осенью, а личинка *Limnesium* зимует и окукливается лишь весной. Соответственно с этим и жизненный цикл у личинок *Perilampus*, попавших в муху или в наездника, складывается различно в отношении сроков развития. Помимо гиперпаразитизма (см. стр. 187) в этом случае важное значение имеет то обстоятельство, что мы наблюдаем в пределах одного вида *Perilampus hyalinus* начало внутривидовой дивергенции, как бы намечающийся путь к формированию двух биологических или физиологических видов (см. стр. 76).

Такие отношения могут быть даже у паразитов яиц — так, Ш о п а р (С h o p a r g d) приводит интересный случай яйцеда наездника *Podagrion pachymerum*, имеющего две генерации в году, тогда как хозяин его, богомол *Mantis religiosa*, имеет всего одну генерацию. Двойная генерация этого паразита делается возможной благодаря тому, что не все яйца в оотеке богомола развиваются сразу, но часть из них сильно запаздывает и служит добычей второму поколению наездника.

Отмеченная согласованность не является, однако, абсолютным правилом, и иногда бывают случаи тупиков развития. Мы уже видели, что *Ophryoglena* в самцах поденок умирают, не оставив потомства. Паразиты водяных личинок насекомых, которые во взрослом состоянии имеют лишь слабый контакт с водой (например стрекозы), имеют очень мало шансов снова попасть в воду, если не успеют покинуть хозяина- до его превращения. Так, иногда можно наблюдать стрекоз, к телу которых прикреплены нимфы водяных клещей (Hydrachnidae). Тупиком развития служит для трихины человек, так как она способна проделывать в нем все свое развитие, но дальнейшего распространения получить не может; для осуществления его необходимо было бы наличие каннибализма.

В огромном большинстве случаев, как мы видели, различные фазы жизни паразитов удивительно подогнаны к биологии хозяина. Однако изредка встречаются примеры явных нецелесообразностей в этом отношении. В полости тела волжских лягушек встречаются в большом числе крупные личинки трематоды *Codonocephalus*, дальнейшее развитие которой происходит очевидно в каком-нибудь хищнике, питающемся лягушками. Заражение этими личинками лягушек,

начиная с ранней весны, растет (Д у б и н и н а, in litteris) и у младших возрастов продолжает расти до зимы. Но у половозрелых лягушек, идущих на икрометание, паразиты выметываются вместе с икрой лягушек в воду. Вследствие этого процент гаражения лягушек летом сильно снижается, снова несколько повышаясь лишь к осени. Так как выброшенные с икрой наружу личинки *Codonocephalus* обречены на гибель, то цикл этой трематоды, гармонично согласованный с ходом жизни молодых и подрастающих лягушек (где личинки этой трематоды не выбрасываются частично наружу), очевидно, не вполне приспособлен к биологии взрослых лягушек вследствие отсутствия выработки какого-нибудь приспособления, задерживающего паразитов внутри хозяина во время икрометания.

Интересное совпадение не с жизненным циклом, а с инстинктами промежуточных хозяев обнаруживают некоторые нематоды. Личинки паразитирующей в человеке и вызывающей слоновую болезнь *Wuchereria bancrofti*, передаваемые другому хозяину через посредство ночных кровососущих насекомых, а именно комаров, появляются в периферической крови только в ночные часы.

Обратные отношения представляет другой паразит человека, нитчатка *Loaha*, личинки которой циркулируют в крови днем; ее переносчик, муха *Chrysops*, нападает на человека в самое жаркое время дня.

ГЛАВА X ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ И ЗНАЧЕНИЕ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ

Мы уже видели, что затруднения, испытываемые паразитами в известный период жизни, а именно при переходе от одного хозяина к другому, могут быть с успехом преодолены лишь при условии усиления способности паразитов к размножению. Эта способность и выражается в разобранном нами ранее (стр. 132) законе большого числа яиц. Однако усиление продукции яиц является далеко не единственным средством компенсации большого процента погибающих во время процессов распространения паразита яиц или личинок. У многих групп паразитов в жизненный цикл животного вставляется особая фаза размножения посредством или партеногенеза или бесполого размножения, и таким образом жизненный цикл приобретает характер чередования типичного полового поколения с поколениями партеногенетическими или бесполовыми.

Чередование поколений распространено среди паразитов довольно прихотливо, так как, наряду с такими систематическими группами (например Trematodes, часть Sporozoa), у которых смена поколений является правилом, имеются другие группы (например Nematodes, Cestodes, Gregarinida), в пределах которых одни представители обладают сменой поколений, другие не обладают.

Вопрос усложняется тем обстоятельством, что у многих паразитов чередование поколений комбинируется со сменой двух или более хозяев, причем жизнь одного из поколений протекает в одном хозяине, другого в другом.

Присматриваясь к различным циклам и к их постепенному усложнению, можно заметить, что в циклах паразитов в известном порядке сменяются два процесса. В одном из поколений, обыкновенно в бесполом или партеногенетическом, наблюдается накопление паразитов в одном из хозяев; в другом поколении, а именно половом, пропативные стадии паразита, покидая хозяина, рассеиваются во внешней среде, служа для заражения новых хозяев. Эти две фазы мы будем обозначать терминами накопления, или *агломерации*, и рассеяния, или *divnpercuUf* отмечая их на нижеприведенных схемах буквами *A* и *D*. В наиболее сложных циклах может быть несколько фаз *A* или *D*. фаза аггломерации выражается в накоплении значительного числа особей паразита в одном индивидууме хозяина, что обыкновенно происходит путем усиленной эндогенной инфекции. С такой аггломерацией, являющейся следствием жизненного цикла паразита, не следует смешивать накопления паразитов, происходящего в одной и той же особи хозяина посредством ее повторных инфекций. Всякий хозяин кишечных паразитов, например, может неоднократно проглатывать яйца паразита и, таким образом, будет происходить накопление паразитов в данной особи хозяина. Но такое экзогенное накопление не имеет ничего общего с эндогенной аггломерацией паразитов в крови малярика, которая получается в результате бесполого размножения их. Экзогенное накопление может в таких случаях прибавляться к эндогенному, если человек будет укушен зараженными комарами дважды. Экзогенная аггломерация отсутствует лишь в тех редких случаях, когда размеры хозяина позволяют паразитировать в нем одной особи паразита (личинки некоторых наездников, паразитирующие в яйцах или личинках других насекомых).

Как уже сказано выше, у представителей одной и той же группы могут быть различные жизненные циклы, и один и тот же тип цикла может проявляться в разных группах паразитов. Наконец, иногда жизненный цикл простого типа на самом деле произошел в результате упрощения гораздо более сложного цикла. Вследствие всего этого при классификации жизненных циклов, основанной на принципе их постепенного усложнения, в одну и ту же категорию могут попасть циклы несколько различного происхождения и характера.

Еще одно затруднение появляется при сравнении циклов простейших и многоклеточных. У Metazoa зигота, как правило, образует (кроме редких случаев полиэмбрионии) один взрослый индивид, тогда как у Protozoa часто зигота в виде покоящейся цисты производит в себе посредством деления (т. е. бесполом способом) несколько зародышей. Кроме того, среди Protozoa имеется много представителей (все кишечные и кровяные жгутиконосцы, все кишечные амобы), у которых до сих пор известно лишь бесполое размножение, — особенность, не встречающаяся совсем среди Metazoa. Все эти обстоятельства настолько затрудняют классификацию жизненных циклов паразитов, что, например, Коллери (Collery) и позднее Грассе (Grasse) вовсе от нее отказываются, просто давая ряд описаний нескольких наиболее типичных циклов. Действительно, расположить циклы столь разнохарактерного конгломерата форм и притом руководствуясь одновременно несколькими критериями (наличие или отсутствие полового размножения, наличие или отсутствие смены поколений и хозяев, количество и расположение фаз аггломерации и дисперсии), чрезвычайно трудно. Поэтому, делая в дальнейшем попытку классификации, мы решаемся на это лишь вследствие необходимости когда-нибудь сделать такую попытку, хотя бы и весьма несовершенную. При этом нам думается, что с точки зрения паразитологии более важное значение имеют количество и распределение фаз эндогенной аггломерации и дисперсии, чем самый путь, при помощи которого совершаются эти процессы, т. е., например, половой или бесполой характер размножения и т. п. При классификации мы намерены брать повсюду, где это возможно, циклы многоклеточных паразитов, лишь после описания их останавливаясь на особенностях цикла Protozoa, относящихся к рассматриваемой в данный момент категории.

На графических изображениях циклов под буквами X, Y и Z понимаются хозяева паразитов. В случае наличия всего одного хозяина он отмечается буквой X, при наличии смены хозяев добавляются буквы Y и Z. Процесс дисперсии выражается буквой D, процесс аггломерации — буквой A. Буквы же J, стоящие под буквой, обозначающей хозяина, выражает эндогенную аггломерацию.

Дисперсия указывается расходящимися от хозяина стрелками, тогда как на экзогенную аггломерацию указывают стрелки, сходящиеся к хозяину, и буква A, стоящая перед буквой, означающей хозяина. Знак ~ указывает на неопределенно большое количество паразитов при эндогенной аггломерации.

После этих предварительных пояснений переходим к рассмотрению главных типов жизненных циклов у паразитических животных.

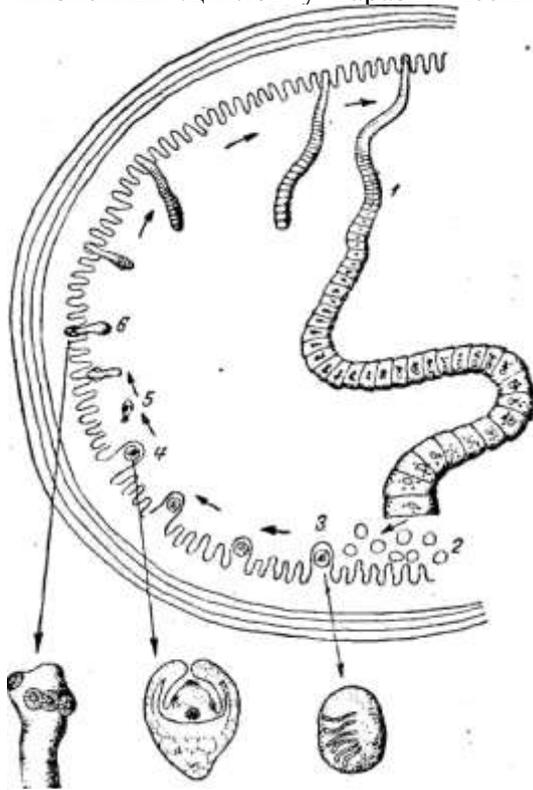


Рис. 131. Цпк.ч развития *Hymenolepis nana* из кишечника человека.

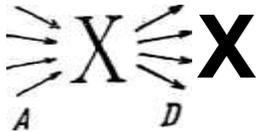
1 — взрослая стробила; 2 — яйца, вышедшие из стробилы и дающие шестикрючных зародышей; 3 — шестикрючный зародыш в ворсинке кишечника; 4 — превращение зародыша в цистицеркоида; 5 — цистицеркоид выворачивается и поступает в просвет кишечника; 6 — получившаяся головка прикрепляется к стенке кишки и вырастает в

стробилу. Сбоку изображены при большем увеличении шестикл точный зародыш, цистицеркоид и головка стробилы (из Догеля).

I. Паразиты без чередования поколений и без смены хозяев, а) *Без эндогенной агглюмерации*. Этот тип довольно широко распространен среди многоклеточных, для которых он, обыкновенно, является наиболее примитивным и наиболее простым.

В хозяине происходит рост и размножение паразита, формируются его яйца или личинки, выводятся наружу и заражают других особей того же самого вида хозяина. По этому типу складывается жизненный цикл у аскарид и многих нематод, у пиявок и многих раков, у большинства наездников, тахин и у многих других животных.

У всех этих форм имеется лишь половое размножение. Схема подобного жизненного цикла имеет следующий вид:



Интересно, что в отдельных случаях, как у Metazoa, так и у Protozoa, цикл подобного типа получается посредством упрощения циклов более сложного характера.

Таков цикл человеческого *Hymenolepis nana* (рис. 131) и его родичей из крыс. Жизненный цикл *H. nana* очень прост. Из яиц паразита, попавших в кишку человека, вылупляются зародыши, которые проникают в ворсинки задней части тонкой кишки и превращаются в маленькую финку цистицеркоидного строения. Через некоторое время цистицеркоид вываливается в просвет кишки, присасывается к ее стенке и превращается в половозрелого ленточного глиста. Глист производит яйца, которые выводятся с экскрементами и служат источником заражения других людей. Сравнение с другими Cestodes показывает, что у *H. nana* несомненно имеет место вторичное упрощение цикла, выражающееся в выпадении промежуточного хозяина: у этого вида и финна и ленточная стадия развиваются в одной и той же особи хозяина.

Результатом упрощения является, судя по всему, и жизненный цикл настоящих грегаринов (Eugregarinae), по всем своим деталям отвечающий циклам данного типа. Здесь бесполое размножение отсутствует вообще, накопление паразитов в одной и той же особи хозяина совершается только путем поступления новых паразитов извне, а половое размножение, т. е. образование цист со спорами, или зиготами, непосредственно продолжается в фазу рассеяния зигот. По-видимому, цикл грегаринов произошел от цикла, в котором имелось и бесполое размножение,

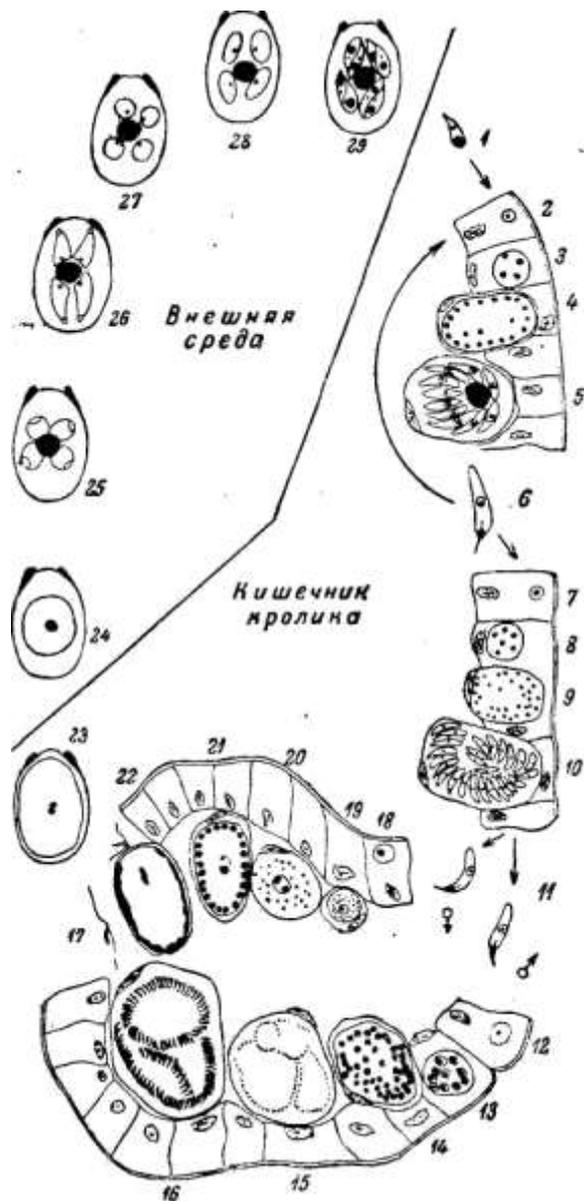


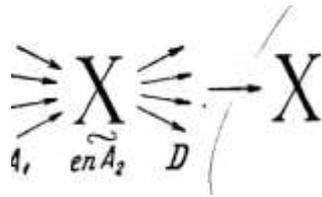
Рис. 132. Цикл развития *Eimeria magna* из кишечника кролика.

1 — спорозоит; 2—5 — шизогония (2 — молодой шизонт в эпителии кишечника кролика, 3—4 — развивающийся шизонт, 5 — сегментированный шизонт); *в* — мерозоит; 7—10 — развитие теломерозоитов (7 — ранняя стадия развития шизонта, 8—9 — растущие шизонты, 10 — сегментированный шизонт); *и* — тело-мерозоиты; 12—16 — развитие микрогамет (12 — ранняя стадия развития микрогаметоцита, 13—15 — рост микрогаметоцита и деление ядер, 16 — образование микрогамет); 17 — микрогамета; 18—20 — развитие макрогаметы; 21 — макрогамета с белковыми гранулами на периферии; 22 — оплодотворение; 23 — сформировавшаяся в кишечнике ооциста; 24 — 29 — развитие ооцист (спорогония) (24 — ооциста с округлившимся прото-плазматическим шаром, 25—27 — образование споробластов, в центре остаточное тело, 28 — развитие спорозист, 29 — ооциста с 4-мя спорами, в которых содержится по 2 спорозоида) (по Хейсину).

как у Schizogregarinae, Sarcocystiida. Впоследствии бесполое поколение у предков гregarин выпало, и осталась одна половая часть цикла, вследствие чего цикл оказался принадлежащим к первому типу.

в) *С фазой эндогенной аггломерации*. Известным усложнением цикла данного типа отличаются некоторые кишечные простейшие (амебы, жгутиконосцы), для которых до сих пор доказано одно бесполое размножение. Цикл *Entamoeba* или *Giardia* протекает так: вышедшие из цист в кишечнике хозяина паразиты усиленно размножаются посредством деления. Позднее, наряду с делением в свободно подвижном состоянии, часть особей инцистируется и продолжает делиться в покоящейся стадии, асами цисты выводятся наружу и служат для рассеяния паразитов. Значит, всё отличие от предыдущего цикла заключается в том, что, помимо аггломерации паразитов извне, в хозяине посредством размножения паразитов наступает эндогенная аггломерация (обозначаемая значком *en A* под буквой, обозначающей хозяина), а дисперсия паразитов происходит не через посредство зигот, а при помощи цист, образовавшихся

бесполом способом. Получается схема, выражаемая так:

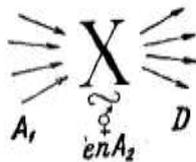


Отсутствие полового процесса, столь важного для сохранения вида, заставляет думать, что циклы кишечных Protozoa либо недостаточно полно прослежены либо представляют собой результат вторичной утраты полового размножения.

По наличию стадии эндогенной агломерации, эта разновидность первого типа приближается ко второму типу, который отличается, однако, тем, что, помимо бесполого, характеризуется и половым размножением.

II. Паразиты с чередованием поколений, но без смены хозяев. Среди простейших таким циклом обладает большинство кокцидий, например *Eimeria* (рис. 132) кроликов и кур, *Isospora* собак и кошек и др. Споры этих кишечных кокцидий попадают в кишку хозяина и освобождают находящихся в них спорозоитов. Спорозоиты проникают в кишечный эпителий и приступают к бесполому размножению посредством шизогонии. После ряда таких шизогоний, наряду с бесполовыми формами (шизонтами), посредством того же размножения, возникают особи, дифференцированные в половом отношении, — *гаметоциты*. Последние растут, затем мужские гаметоциты размножаются и дают начало миксгаметам, ксцилирующим с женскими особями — макрога-метами. Зиготы, получающиеся в результате копуляции, инцистируются (орцисты) и выносятся в окружающую среду. Внутри ооцисты присходит деление содержимого на зачатки спор, внутри которых опять-таки последовательным делением образуются спорозоиты. В цикле развития Eimeriidae преобладают, как видно, бесполое поколения, служащие для заселения хозяина, из которых время от времени возникают половые генерации, предназначенные для дисперсии и заселения новых индивидов хозяина. Создавая искусственно максимально благоприятные условия для паразита, можно наблюдать полное исчезновение половых генераций и полового размножения, что имеет место, например, при экспериментальной малярии, когда малярийные паразиты инкулируются человеку не через комара, а непосредственно с кровью малярика и когда паразиты долгое время сохраняются в человеческом организме, без включения комара в жизненный цикл. Однако, в естественных условиях, являясь крайне полезным приспособлением для сохранения вида, половое размножение должно уррепляться и развиваться в направлении превращения его из до известной степени факультативного в обязательное с все большим преобладанием половых поколений над бесполоыми.

Такую картину мы имеем у некоторых кокцидий же, но из Adeleidae, например у *Adelea ovata* по Шаудинну (Schäudinn). Здесь спорозоиты, проникнув в хозяина, размножаются всего один раз бесполом путем, тогда как второе поколение мерозоитов (т. е. особей, получившихся посредством шизогонии) уже дифференцировано в половом отношении и дает мужских и женских шизонтов. Мужские и женские шизонты дают еще несколько бесполоых поколений, и затем их потомки превращаются в аметоцитов соответственного пола. У *Adelea*, следовательно, сохраняется усиленное заселение хозяина посредством бесполого размножения, по это размножение прodelывают, главным образом, особи, уже ориентированные в половом отношении. Все циклы этого типа графически и могут быть изображены так:



Значок ♀ означает, что внутри хозяина, помимо бесполого, происходит и половое размножение паразита. Схема цикла ясно показывает, что к данному типу циклов очень близка вторая разновидность первого типа. Быть может, далее следовало бы, пренебрегая наличием или отсутствием полового размножения, объединить эти две категории, отделив цикл амёб и кишечных жгутиконосцев от первого типа. С точки зрения паразитологии, наиболее важно то обстоятельство, что как у амёб, так и у кокцидий имеется фаза эндогенной агломерации, которая отсутствует у грегариин.

III. Паразиты со сменой хозяев и без чередования поколений. Сюда принадлежат формы, которые прodelывают в своем развитии метаморфоз, причем ларвальная стадия проводится паразитом в одном хозяине, имагинальная в другом. Как видно из определения, к данной группе принадлежит, прежде всего, большое количество Cestodes, а именно все ленточные глисты, которые в стадии финны не имеют бесполого размно-

жения: *Taenia*, *Taenia-rhynchus*, *Dipylidium* и другие. Далее, мы находим в данной категории многих Nematodes, как, например, *Dracunculus medinensis*, *Wuchereria bancrofti* и др. К этой же группе относятся почти все скребни и многие паразитические раки как среди Соперода, так и среди Isopoda. Так, у *Lernaeocera branchialis* животное выходит из яйца на стадии шестиногой личинки, науплиуса. Науплиус достигает первой копепоидитной стадии и садится на жабры рыб из группы камбаловых, прикрепляясь при помощи секрета лобной железы. Затем паразит теряет подвижность,



Рис. 133. Диаграмма развития *Trypanosoma gambiense* в крови человека и в кишке мухи цеце (*Glossina palpalis*).

1, 2 — обыкновенные и делящиеся формы трипанозом в крови человека; 3 — трипанозомы попадают в хоботок мухи (4), из хоботка в кишку (4), из кишки в слюнные железы мухи (5); 6 — длинные трипанозомы, попадающие из кишки в слюнные железы через основание хоботка; 7 — критидиальные формы,

получающиеся из длинных в слюнных железах; 8 — метациклические формы трипанозом, получающиеся в слюнных железах из критидиальных. Эти формы вызывают инфекцию, попадая из слюнных желез в хоботок и оттуда, при укусе, в кровь человека (по В е н ь о н у).

испытывает сильный регресс плавательных торакальных ножек и переходит в стадию «куколки». Далее «куколка» линяет, к животному возвращается подвижность, и оно оставляет хозяина на стадии, отвечающей взрослому состоянию свободно живущих Соперода. Паразиты в таком виде копулируют, причем развитие самца на этом заканчивается, самка же отыскивает второго хозяина из семейства тресковых, прикрепляется к его жабрам, врастает головным концом глубоко в ткани рыбы и подвергается глубокому регрессивному метаморфозу. Ножки редуцируются, половой сегмент брюшка чрезвычайно разрастается и становится червеобразным, так что паразит делается совершенно непохожим на ракообразное. В таком состоянии самка откладывает два длинных яйцевых шнура, приклеивая их к основанию своего брюшка. Таков же, приблизительно, цикл Lernaeopodidae. Равноногие Eriocarida паразитируют в одной из личиночных фаз на пелагических! Соперода, позднее же переходят на других ракообразных, где и приступают к размножению. Графическое изображение такого цикла принимает следующую форму:



Целостность цикла третьего типа опять-таки нарушается некоторыми простейшими, а именно жгутиконосцами вем. Trypanosomidae (рис. 133 и 134). Громадное большинство трипанозом передается посредством...инокуляции от кровососущего беспозвоночного позвоночному во время акта сосать крови и таким же образом попадает из крови позвоночного в кишечник кровососа. Новым моментом в цикле трипанозом является то обстоятельство, что как в беспозвоночном, так и в позвоночном хозяине имеет место бесполое размножение трипанозом, т. е. имеются в двух местах цикла фазы эндогенной аггломерации. Напротив, у всех Metazoa, относящихся к третьему типу, эндогенной аггломерации не наблюдается вовсе. Вследствие этого, цикл трипанозом скорее напоминает нам цикл четвертого типа, как можно видеть из его графического изображения:



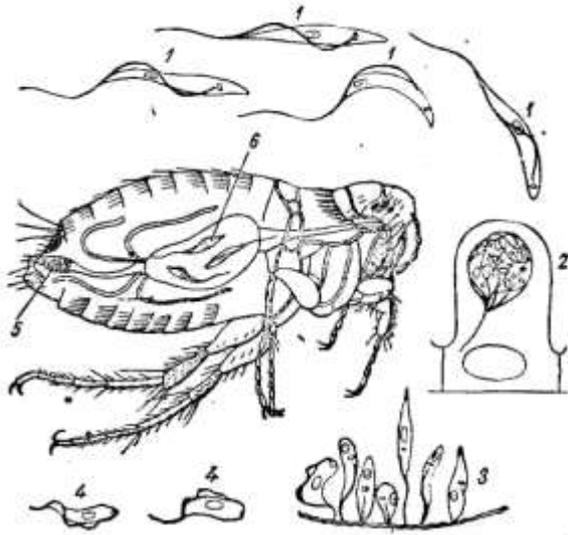


Рис. 134. Диаграмма развития *Trypanosoma lewisi* в кровз крысы и в кишечнике крысиной блохи.

1 — трипанозомы в крови крысы; 2 — трипанозомы в эпителиальной клетке кишечника блохи; 3 — стадии трипанозом, прикрепившиеся к стенке задней кишки: эволюция критидиальной формы в метациклическую; 4 — свободные метациклические трипанозомы из задней кишки блохи, вызывающие инфекцию крысы; 5 — трипанозомы в прямой кишке; 6 — трипанозомы в средней кишке блохи (ио В е в ъ о н у).

Нам думается, что, несмотря на формальную принадлежность этого цикла к третьему типу, правильно было бы причислить его к четвертому. В пользу этого можно привести наличие различий между бесполом размножением в позвоночном и беспозвоночном. В беспозвоночном переносчике образуются в результате деления особые мелкие метациклические индивиды, отличающиеся от типичных трипанозом положением основания жгутика и строением волнообразной перепонки. Поэтому можно с известным основанием говорить о чередовании у трипанозом двух несколько разнящихся друг от друга бесполом размножений и принимать, что трипанозомы в позвоночном и в беспозвоночном хозяине отвечают двум чередующимся поколениям, протекающим тоже в разных хозяевах в цикле четвертого типа.

IV. Паразиты с чередованием поколений и однократной сменой хозяев. Среди многоклеточных тип этот воплощается в тех Cestodes, у которых пузырчатая стадия обнаруживает процесс бесполого размножения посредством выпочковывания многочисленных головок: *Multieeps*, *Echinococcus*. Циклы многих простейших, а именно Наето-sporidia, тоже хорошо укладываются в данный тип. Во всех перечисленных случаях в одном из хозяев происходит половое, в другом бесполое размножение, причем в промежуточном хозяине имеет место эндогенная аггломерация. Графическое выражение цикла дается ниже:



Сюда же относится и несколько измененный цикл отдельных видов кокцидий (*Schellackia*), частично переходящих к кровепаразитизму. Разница их жизненного цикла заключается в том, что у *Schellackia* и половое и бесполое размножение имеют место в одном хозяине, а именно в позвоночном, тогда как беспозвоночное содержит в себе лишь पोкоющуюся стадию паразита и является простым переносчиком (см. стр. 53).

Интересно, что к четвертому типу удастся без особенной натяжки свести циклы некоторых паразитов, одно из поколений которых проводится ими на

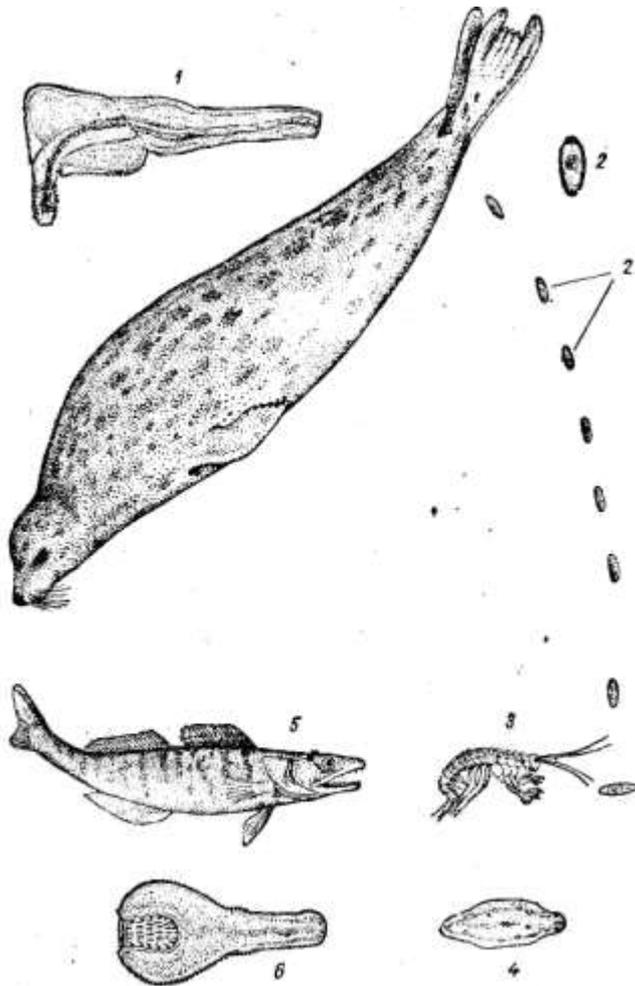


Рис. 135. Жизненный цикл скребня *Corynosoma strumosum*. 1 — взрослый скребень из кишечника тюленя; 2 — яйца скребня, выходящие из кишечника тюленя в воду и поедаемые рачком *Pontoporeia* (3), в полость тела которого проникает личинка, (4) выходящая из яйца. Рачок поедается рыбой (5), причем личинка скребня, имевшаяся в рачке, проходит через стенку кишки в полость тела рыбы и там инкапсулируется (6). Инвазия тюленя происходит при поедании им зараженной рыбы (оригинал).

свободе. Мы имеем в виду *Ehabdias bufonis* и *Strongyloides stercoralis*, форма из обезьяны *Ateles*. Тип развития этих нематод укладывается в рамки зашей четвертой категории, если мы, вместо одного из двух хозяев, подставим свободно живущую фазу, а вместо чередования полового поколения с бесполом возьмем в данных случаях смену типичного полового поколения и поколения партеногенетического.

V. Паразиты без чередования поколений, но с двукратной сменой хозяина. К данной категории принадлежит сравнительно небольшое количество отдельных паразитов, принадлежащих, главным образом, к ленточным глистам и скребням. Так, один из обычных скребней Финского залива и Каспийского моря, *Corynosoma strumosum*, во взрослом состоянии живет в кишечнике тюленя. Яйца *Corynosoma* проглатываются рачком боко-плавом *Pontoporeia affinis*, после чего маленькие личинки прободают стенку кишки рачка и поселяются в его полости тела. Когда зараженные рачки проглатываются рыбой самых разнообразных пород (миноги, сельди, налимы, бычки, угри и некоторые другие), несколько подросшие личинки скребня опять-таки прободают кишку и инкапсулируются в полости тела рыбы. Наконец, поедание инфицированной рыбы ведет к заражению тюленя (рис. 135). Подобный же цикл развития подозревается за другим скребнем, *Pomphorhynchus laevis*, причем первым хозяином служит бокоплав *Gammarus*, вторым — мелкие рыбы (линь, голянь, "пескарь", окончательного же развития паразит достигает в кишечнике хищных рыб. Впрочем, наличие второго обязательного хозяина для *Pomphorhynchus* не вполне доказано и, быть может, единственным промежуточным хозяином его служит *Gammarus*.

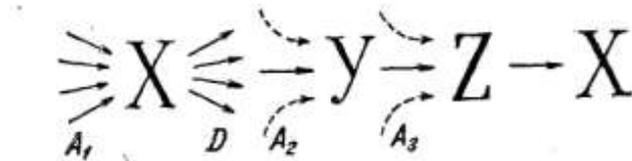
Прекрасный пример данного типа представляет широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*) с его последовательным паразитированием в циклопах, в рыбе и в окончательном хозяине — человеке. Того же типа и паразитизм ремнеца (*Ligula*).

Половозрелые стадии *Ligula* живут в кишечнике водяной птицы, главным образом, чаек. Яйца ремнецов попадают в воду, из них вылупляются корацидии, которые проглатываются рачками *Diaptomus gracilis*. Здесь они превращаются в процеркоидов. Рачки поедаются одним из видов карповых рыб, в которых личинки *Ligula* проходят через стенку кишки в полость тела и там дают громадных (до 80 см) плероцеркоидов; наконец, пти-

цы заражаются, поедая содержащую плероцеркоидов рыбу. Такого же, в общем, свойства и цикл развития у ряда других Cestodes: *Schistocephalus*, *Triaenophorus* и др.

В данной группе известный интерес представляет широкий лентец, ввиду намечающегося у него появления четвертого (т. е. третьего промежуточного) хозяина. Плероцеркоиды лентеца живут в полости тела и в мускулатуре рыбы, и поеданием такой рыбы заражается окончательный хозяин — человек. Однако из данных Г о б м а й е р а (H o b m a i e r) и в особенности из экспериментов Г н е з д л о в а и Т а л ы з и н а (1939) вытекает, что при пожирании зараженной рыбы более крупной хищной рыбой проглоченные последней плероцеркоиды не погибают, а приживаются в новом хозяине, проникая в его полость тела и продолжая там стадию плероцеркоида. Таким образом лентец может в известных случаях три (а не два) раза сменить хозяина, прежде чем он попадет в своего definitivoного хозяина, т. е. в кишечник человека.

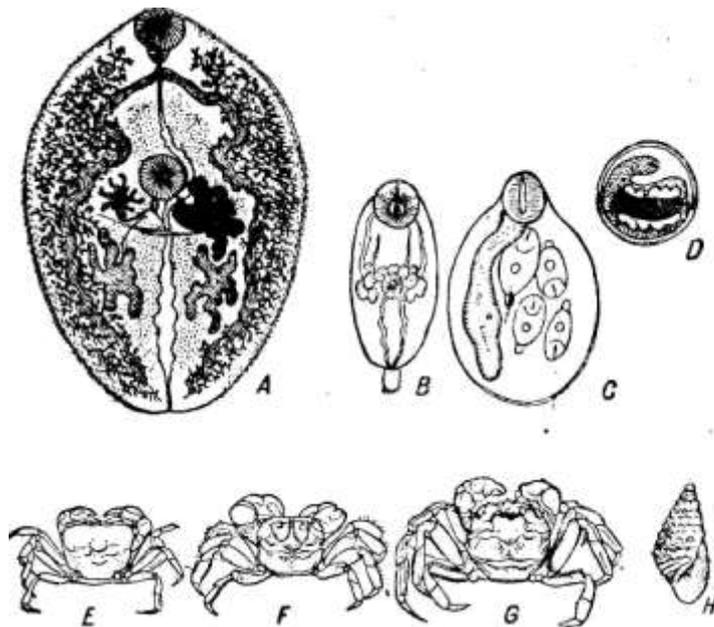
Схематическое изображение циклов пятого типа имеет следующий вид:



VI. Паразиты с чередованием поколений и едвукратной сменой хозяев. Этот наиболее сложный тип развития характеризует собой большинство Trematodes Digenea. Отступления от цикла, наблюдаемые у значительного числа Trematodes, в большинстве случаев могут рассматриваться как вторичные упрощения цикла шестого типа. Приведем, прежде всего, несколько примеров циклов шестого типа. Двуустка *Paragonimus westermani*: (рис. 136) живет в легких кошки, собаки, свиньи, человека. Яйца выводятся или прямо при отхаркивании с мокротой наружу или попадают из гортани в глотку и пищевод и поступают наружу с экскрементами. В яйцах имеется мерцательный мирацидий, который вылупляется при попадании яиц в воду и вбуравливается в первого промежуточного хозяина — улитку *Melania*. В печени моллюска мирацидий превращается в бесформенный мешок — спороцисту, наполненный крупными клетками, зародышевыми шарами. Спороцисты представляют собой партен генетическую самку, т. е. особое поколение в цикле двуустки, а зародышевые шары — развивающиеся партеногенетические яйца. Каждый зародышевый шар путем дробления дает одну особь следующего поколения, а именно редию, которал тоже является партеногенетической самкой с зародышевыми шарами внутри.

Редии остаются в печени моллюска; от спороцист они отличаются наличием кишечника, который у спороцист отсутствовал, и присутствием особого полового отверстия. В редиях из зародышевых шаров образуются или снова редии или же прямо зародыши другой формы, церкарии, которые представляет собой, собственно говоря, молодую двуустку, но с провизорным, личиночным придатком, хвостом. Церкарии покидают первого промежуточного хозяина, т. е. моллюска, свободно плавают в воде и проникают во второго промежуточного хозяина, которым яе-ляются раки (*Astacus japonicus*) и пресноводные крабы, например, *Eriocheir japonicus* и др. Церкарии пробуравливают имеющимся у них стилетом покровы краба и инцистируются в его мышцах, печени и т. д., образуя стадию метацеркарий. При поедании зараженных крабов метацеркарии пронизывают стенку кишки окончательного хозяина и выходят в брюшную полость, а оттуда активно добираются до легких, где и начинают питаться, а затем размножаются половым путем.

Таким образом, в выбранном нами случае наиболее сложного развития имеется чередование по меньшей мере трех различных поколений. Типичное половое гермафродитное поколение или, иными словами, поколение взрослых двуусток, находящееся в окончательном хозяине, сменяется двумя поколениями партеногенетических самок (спороцисты и редии); последнее поколение этих самок дает



Рис'. 136. *Paragommus ivestermanni*.

A — взрослая двуустка; B — короткохвостая церкария; C — редия с Церкариями внутри; D — инцистированная в крабах метацеркария; E — G — крабы, служащие вторым промежуточным хозяином, а именно *Potamon dehaani*, *Sesarma dehaani*, *Erwcheir japonicus*; H — моллюск *Melania* —⁴ первый промежуточный хозяин (из Б р у м п т а).

начало поколению личинок двуусток, т. е. церкариям, которые попадают в окончательного хозяина через организм второго промежуточного хозяина (краба). В цикле имеются две эндогенных агломерации, протекающих в одной особи хозяина (моллюске), и двукратная дисперсия — мирацидией и церкарий, так что цикл принимает следующий вид:



При толковании этого цикла мы следуем общепринятой точке зрения, не соглашаясь с новыми воззрениями Б р у к с а (Brooks, 1930), который толкует процесс образования редий внутри спорозист и церкарий внутри редий не как партено-генегическое размножение, а как полиэмбрионию. В таком случае все многообразные формы сосальщиков, встречаемые в промежуточных хозяевах, т. е. спорозисты, редии и церкарии, оказались бы принадлежащими к одному и тому же поколению, и цикл сосальщиков представлял бы, вместо смены генераций, просто длинный и сложный метаморфоз, связанный с полиэмбрионией.

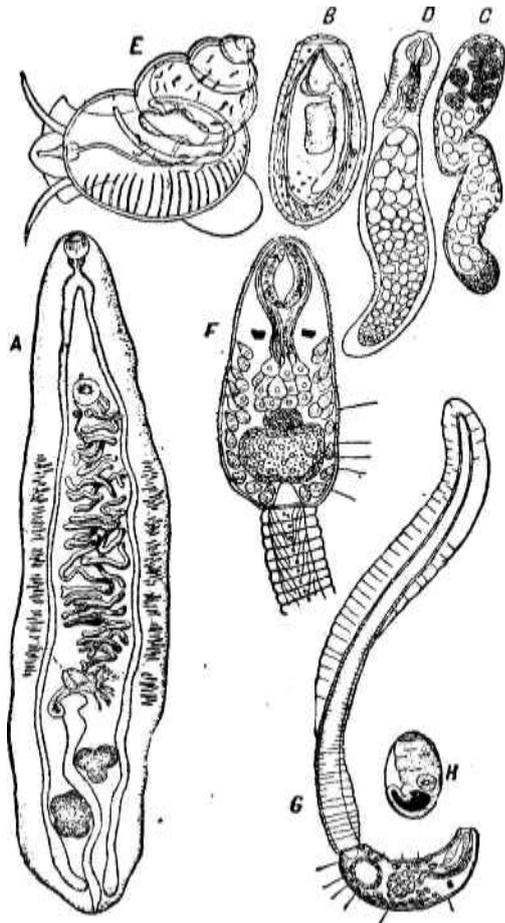


Рис. 137. Жизненный цикл *Opisthorchis felineus*.

A — взрослая двуустка; *B* — яйцо с мирацидием внутри; *C* — спороциста с зачатками редий; *D* — рения; *E* — улитка *Bythinia* с редиями внутри; *F* — церкария с глазами, железистыми клетками и чувствительными волосками; *G* — цельная церкария с хвостом в виде плавника; *H* — метациркария (из Б р у м п т а).

По типу *Paragonimus* развиваются очень многие другие трематоды, например *Gofgoderina vitellidba* из мочевого пузыря лягушки, партеногенетические поколения которой паразитируют в двустворчатых моллюсках шаровках (*Sphaerium*), а церкарии инцистируются в теле личинок стрекоз. "

Вторым промежуточным хозяином двуусток могут, вместо членистоногих, служить другие беспозвоночные (пиявки, полихеты, моллюски) или же позвоночные. Так, кошачья двуустка (*Opisthorchis felineus*, рис. 137) во взрослом состоянии живет в печени кошки, собаки, человека; первым промежуточным хозяином эта двуустка имеет улитку *Bythinia*, а вторым — различных карповых рыб (*Rutilus rutilus*, *Leuciscus lemiscus*).

Этот типичный цикл может испытывать многочисленные изменения. Одним из них является выпадение второго промежуточного хозяина. У *Fasciola hepatica* покидающие промежуточного хозяина (*Bimnaea minuta*) церкарии подплывают к берегу водоема и инцистируются на прибрежной траве. Пасущийся у берега водоема скот съедает цисты печеночной двуустки вместе с травой и таким образом заражается. Следовательно, у *Fasciola* второй промежуточный хозяин выпадает, но у церкарии остается повадка инцистироваться, и в покоящемся виде она попадает в окончательного хозяина. У некоторых других *Digenaea* церкарии, минуя второго промежуточного хозяина и вместе с тем не инцистируясь на воле, активно вбуравливаются в тело окончательного хозяина. Здесь, следовательно, всякое воспоминание о втором промежуточном хозяине утрачивается. Такой цикл имеет человеческая кровяная двуустка (*Schistosomum haematobium*), во взрослом состоянии живущая в крупных венозных стволах брюшной полости человека. Яйца кровяной двуустки для развития должны попасть в воду, где промежуточным хозяином для мирацидиев служат некоторые брюхоногие моллюски (*Bulinus*, *Planorbis metidjensis* и др.). Церкарии с длинным вилообразным хвостом активно проникают в тело купающихся или берущих воду людей, вбуравливаясь в кожные покровы.

В других случаях происходит выпадение отдельных стадий цикла, протекающих в первом промежуточном хозяине, хотя вообще без первого промежуточного хозяина *Digenaea* обойтись не могут. Пример выпадения спороцист мы встречаем у *Metagonimus yokagawai* (рис. 138), паразитирующих в кишечнике человека, кошки, собаки и пеликана на Дальнем Востоке и в Японии. Первым промежуточным хозяином являются моллюски

Melania, *Blanfordia* и др. В моллюске из мирацидия формируется прямо редия, которая сначала дает тоже редий, а в последних формируются хвостатые церкарии. Церкарии покидают моллюсков и внедряются в чешую целого ряда рыб (*Coregonus ussuriensis*, *Plecoglossus altivelis* и др.), которые служат

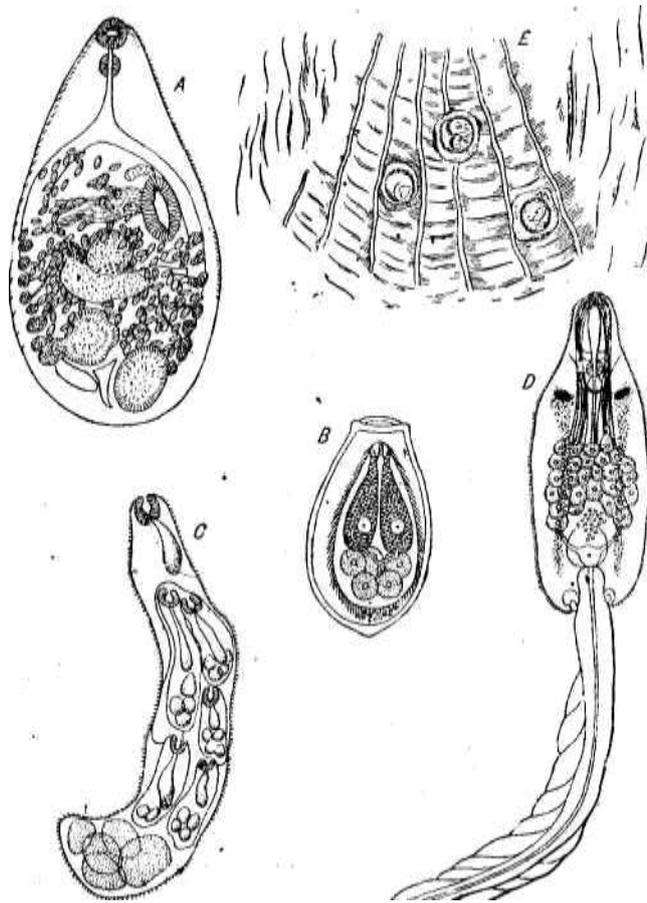
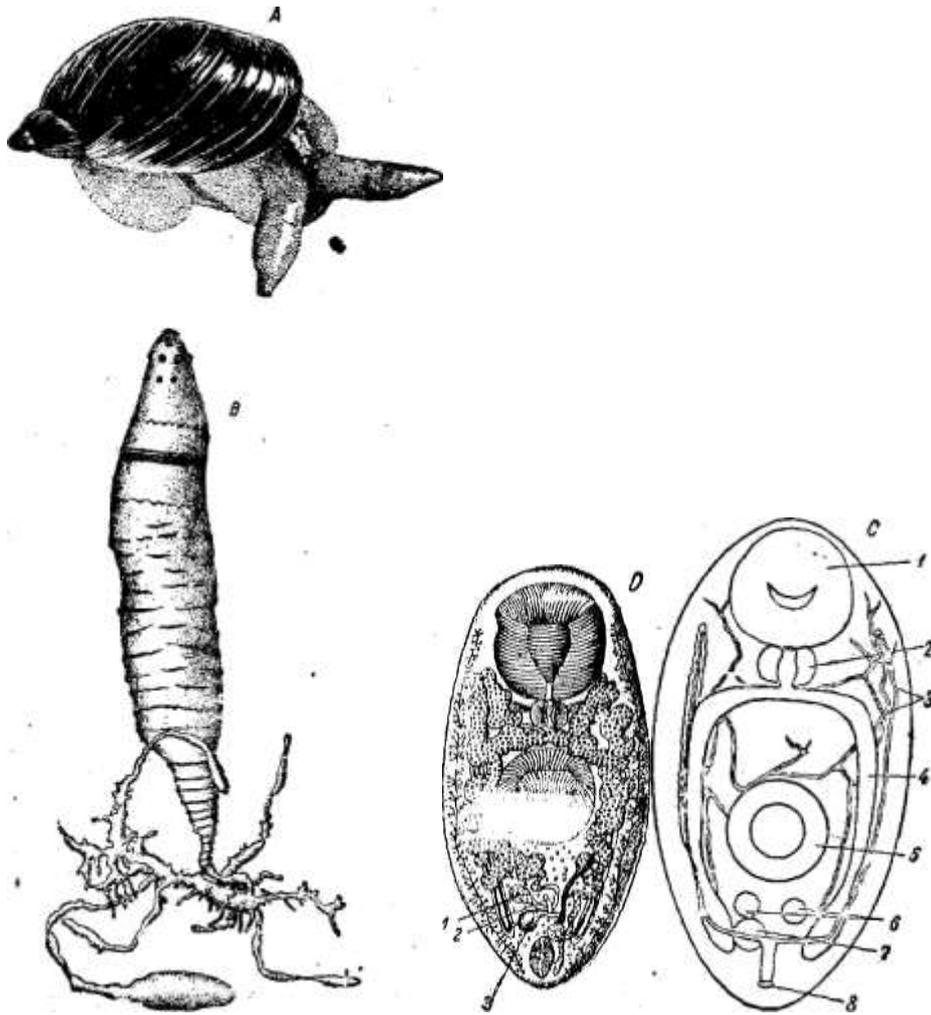


Рис. 138. Жизненный цикл *Metagonimus yokagawai*.

А — взрослая двуустка; В — яйцо *Metagonimus* с мирацидием внутри; С — ведия со следующим поколением редий внутри; D — церкария с гребным хвостом и парой глазных пятен; E — цпсты метацеркариями в чешуе рыбы (пз П а в л о в с к о г о).

червя вторым промежуточным хозяином. Человек заражается *Metagonimus*, поедая недостаточно прожаренную или проваренную рыбу.

Пример выпадения редий дает *Leucochloridium paradoxum* (рис. 139), в половозрелом состоянии живущий в кишечнике певчих птиц. Яйца *Leucochloridium* выходят вместе с экскрементами птицы наружу и падают на листву. Там их вместе с листьями поедают улитки *Succinea*. В кишечнике улитки из яйца *Leucochloridium* выходит мирацидий, который проникает через стенку кишки и забирается в печень. Там он превращается в спороцисту, которая постепенно чрезвычайно разрастается и разветвляется, заходя своими отростками в самые различные уголки тела моллюска. Внутри разветвлений спороцисты образуются многочисленные, вполне сформированные молодые двуустки, окруженные каждой прозрачной толстой оболочкой. Окончательный хозяин заражается этими молодыми двуустками, откусывая у улитки щупальца, в которые заходят ветви спороцисты. Как видно из описания, *Leucochloridium* служит иллюстрацией для редукции не только стадии редий, но и для исчезновения всех свободно живущих стадий развития, т. е. свободного мирацидия и свободной церкарии. Все эти стадии проходятся паразитом в теле первого промежуточного хозяина, тогда как второй промежуточный хозяин выпадает, будучи заменен первым. Получается сильное укорачивание и упрощение цикла.



Рпо. 139. Развитие *LeucocMoridium (Urogonimus)*.

Л — моллюск *Succinea* с двумя выростами спороцисты сосальщика в сильно вздутых головных щупальцах; В — ветвистая спороциста *Leucochloridium*, один из выростов которой сильно разросся и приобрел сходство с личинкой насекомого; С — одна из молодых двуусток *Leucochloridium*, которыми переполнены выросты спороцисты (1/ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — протонефридиальные каналы; 4 — две ветви кийки; 5 — брюшная присоска; 6 — семенники; 7 — яичник; 8 — мочевое отверстие; 9 — взрослая двуустка из клоаки певчих птиц; 10 — яичник; 11 — лауреров канал; 12 — семенник).

Еще большее упрощение цикла наблюдается у *Cydocoelum* и *Tracheophilus sisowi* из дыхательной трубки уток. В их яйцах имеется мнрацидий, содержащий в себе вполне развитую редию (рис. 140). В Дирацидий проникает в улиток *Limnaea* или *Planorbis*, и там в редии формируются церкарии, которые инцистируются, не выходя из моллюска. Утки заражаются, поедая моллюсков с инцистированными метацеркариями.

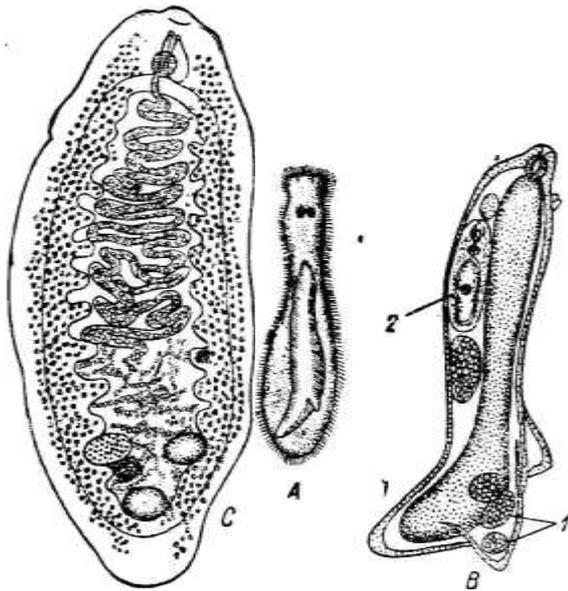


Рис. 140. А — мирацидии *Cyclocoelurn mxibahf* с редией внутри; В — редия *Traeheophilus sisowi* с зародышевыми шарами (1) и перкарией (2) внутри; С — взрослый *Traeheophilus sisowi* из кишечника утки (1 и С — из Коршешта и Гейдера, С — из Скрябина).

Наконец, в очень редких случаях у сосальщиков может встретиться еще более прямое развитие. Один из таких примеров Бичи (*Witshi*) видит в развитии *Collyrichum faba* (рис. 141). Этот сосальщик живет парочками в подкожных капсулах, располагающихся по соседству с отверстием клоаки некоторых птиц (воробей и др.). Птица своим клювом вскрывает капсулы и случайно проглатывает яйца паразита. В экскрементах из яиц вылупляются мирацидии, которые уже содержат в себе зачаток обоих членов будущей парочки и выходят наружу с экскрементами. Выходящие из клоаки мирацидии попадают на гнездовых птенцов и активно внедряются в перьевые мешочки; там зачатки парочки сосальщиков созревают и кладут яйца. Если наблюдения Бичи правильны, а они нуждаются в некотором подтверждении, то мы имеем у *Collyrichum* последний этап сокращения цикла, вообразимый у сосальщиков.

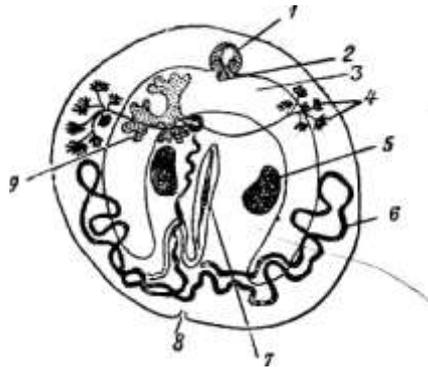


Рис. 141. *Collyrichum faba*, паразитирующий под кожей воробья. 1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — кишка; 4 — шелточники; 5 — семенники; 6 — матка; 7 — циррус; 8 — выделительное отверстие; 9 — яичник (по Скрябину, изменено).

Большой интерес представляет цикл семейства *Aspidogastridae*, обладающих, в отличие от прочих *Digenea*, вместо простой брюшной присоски, сложным брюшным щитом, разделенным на большое количество мелких присосок. Некоторое из представителей этого семейства имеют, по-видимому, простое развитие с одним хозяином. Их только что вылупившаяся из яйца личинка уже походит на взрослую стадию, отличаясь от нее лишь наличием двух головных желез, содействующих проникновению в ткани хозяина. В этом цикле нет каких-либо признаков его вторичного характера, так что простота цикла в данном случае, единственном среди *Trematodes*, по-видимому, является примитивной.

Мы нарочно остановились подробнее на циклах сосальщиков, так как эта группа отлично демонстрирует, как типичный цикл группы может подвергаться необычайно разнообразным изменениям; эти изменения таковы, что отдельные представители группы по своей истории развития должны быть отнесены к различным типам циклов.

Общее о жизненных циклах

Подводя итоги сказанному о жизненных циклах паразитов, приходится еще раз отметить необычайное их многообразие, которому трудно найти параллель у свободно живущих организмов. Сильная затрудненность распространения паразитов и передачи их от одного хозяина к другому вызвала и самого различного рода приспособления для преодоления трудностей развития. Мы могли привести лишь главные типы жизненных циклов, но имеется не мало отдельных примеров, которые не входят ни в один из вышеуказанных шести типов. Такие примеры встречаются, главным образом, среди паразитов с непосредственной передачей заражения от одной особи хозяина к другой и представляют собой результаты упрощения циклов более сложных. Очень большая простота цикла имеется у *Trypanosoma equiperdum*, возбудительницы случной болезни лошадей. *T. equiperdum* размножается всегда лишь при помощи простого и дающего подобных материнскому организму особей деления надвое. В цикле нет никаких специальных метациклических форм, появляющихся у других трипанозом при переходе их в беспозвоночного промежуточного хозяина. Передача совершается непосредственно от одной лошади к другой через слизистые оболочки половых органов при случке. Таким образом, весь цикл приобретает чрезвычайную простоту:



Один и тот же процесс деления надвое в подвижном состоянии служит и для эндогенной аггломерации и для дисперсии паразита. Нет никакого сомнения в том, что этот цикл выработался путем упрощения из циклов, содержащих в себе промежуточного хозяина кровососа.

Другой пример упрощенного цикла дает *Trichinella spiralis*, где опять-таки в одной и той же особи хозяина сосредоточивается и аггломерация (эндогенная) и функция потенциальной дисперсии паразита: одна и та же особь позвоночного играет для трихины роль и окончательного и промежуточного хозяина.

При наличии такого разнообразия жизненных циклов, нередко довольно трудно бывает решить вопрос, которые из них являются более примитивными, которые производными. Нам думается, однако, что в общих чертах можно установить следующую закономерность. Жизненные циклы простейших, с одной стороны, и многоклеточных, с другой, испытали разную эволюцию. Циклы паразитических простейших в основе своей имеют цикл с чередованием поколений, и если такового нет в рассматриваемом частном случае, то этот случай (например, цикл грегаринов) представляет собой результат упрощения. Напротив, у многоклеточных исходной точкой циклов различных паразитов является простое половое размножение без всякого чередования поколений; последнее входит лишь впоследствии как полезная адаптация, в жизненный цикл перешедших к паразитическому образу жизни животных.

Такой взгляд поддерживается рассмотрением жизненных циклов свободно живущих Protozoa и Metazoa. Все свободно живущие классы простейших обладают в своем жизненном цикле так или иначе выраженным чередованием поколений. Иногда это явление носит типичный характер правильной смены полового и бесполового размножения — корненожки. В других случаях в длинную серию бесполовых поколений периодически вставляется половое размножение: конъюгация или эндомиксис у инфузорий, образование зооспор-гамет у лучевиков, образование половых колоний у Volvocidae. Таким образом, для паразитических Protozoa чередование поколений есть некоторый фактор, данный уже их свободно живущими предками и сохраняемый ими при переходе к паразитизму.

У Metazoa дело обстоит иначе. Приспособление к паразитизму возникает впервые среди червей (мы отбрасываем в данном случае те два десятка примеров паразитизма, которые известны для Coelenterata), т. е. в пределах той группы, где у свободно живущих форм чередование поколений или даже вообще наличие бесполого размножения, составляет большую редкость. Бесполое размножение известно лишь у очень немногих Rhabdocoela и у очень небольшого количества Chaetopoda, да и то оно лишено правильной периодичности. Следовательно, у Metazoa все изменения цикла в сторону выработки чередования поколений являются новоприобретением.

В связи с изложением вопроса о жизненных циклах, уместно будет затронуть еще некоторые изменения этих циклов, имеющие биологический интерес.

Прогиенез и прогенетические формы. В последнее время описан ряд случаев, когда паразит приступает к половому (партегенетическому) размножению и к продукции яиц ранее, чем ему полагалось бы при нормальном ходе жизненного цикла, а именно — оставаясь в своем промежуточном хозяине

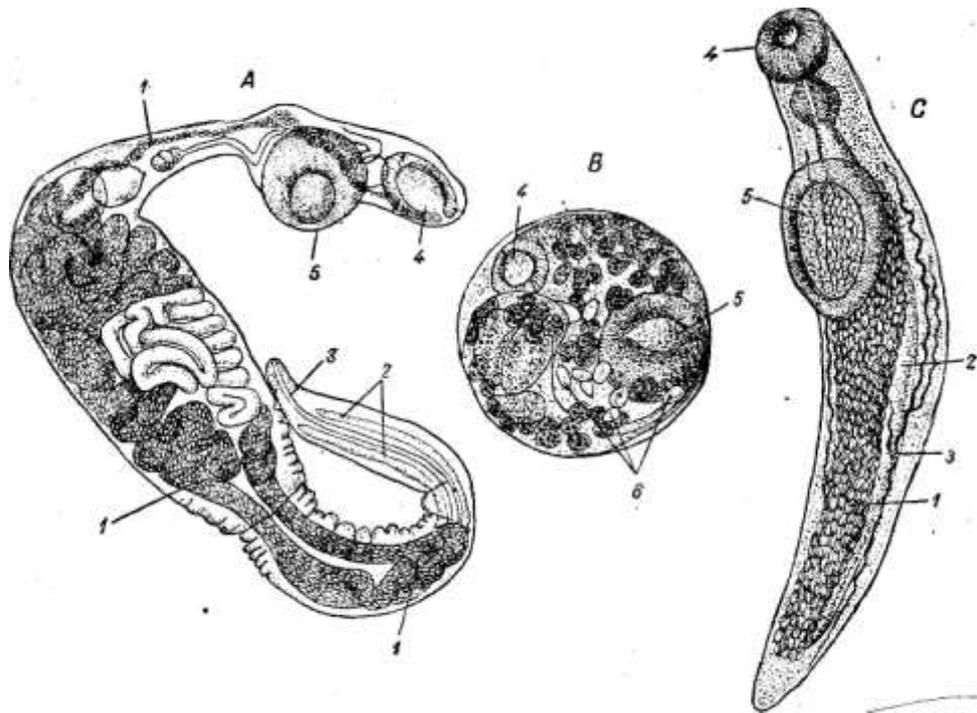


Рис. 142. *A* — метацеркария *Dinurus notatus* из креветки *Cerataspis*; *B* — прдрбаетическая метацеркария *Coitococum testiobliquum* и *Fontogammams*; *C* — прогенетическая метацеркария из *Syndesmya*.

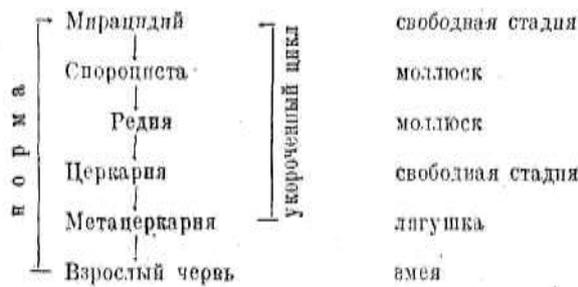
i — матка, набитая янпами; *2* — кишечник; *3* — выделительный канал; *4* — ротовая присоска; *5* — брюшная присоска; *6* — сформированные яйца (*A* — по Д о л ь ф у с у, *B* — по В и ш н е в с к о м у, *C* — по Л а т ы ш е в о й).

и еще не достигнув окончательного, в котором нормально только и начинаются половые процессы. Это явление и получило название *прогенеза*. Целый ряд прогенетических форм описан, главным образом, Д о л ь ф у с о м (D o l l f u s, 1924—1932) среди сосальщиков (рис. 142). Большой частью деле идет о метацеркариях трематод, которые достигают половой зрелости в различных раках, служащих для них вторым промежуточным хозяином. Таковы, например, метацеркарни в *Gamlimimpulex* — взрослой стадией которых является, повидимому, *Alhcreadium transversale* из кишечника рыб, или *Coitococum testiobliquum* из кишечника форели, метацеркария которого начинает продуцировать яйца, еще находясь в инцистированном состоянии в полости тела *Fontogammamus bosnicus* (W i s n i e w s k i, 1933). Обыкновенно в таких случаях в метацеркарни образуется лишь очень небольшое число яиц, но Д о л ь ф у с (1927) описал метацеркарию *Dinurus notatus* (Hemiiidae), найденную однажды в креветке *Cerataspis*, у которой (метацеркарни) вся матка была запомнена тысячами вполне сформированных яиц. Взрослый *Dinurus notatus* встречается в кишечнике рыбы *Coryphama*, питающейся пелагическими животными, в том числе креветками.

Прогенез обнаруживает и метацеркария *Lecithodendrium chilostomum* (из кишечника летучих мышей), покоящаяся в полости тела ручейников (*Phryganm grandis*). Наконец, известно несколько случаев прогенеза у метацеркарий, вторым промежуточным хозяином для которых служат моллюски. Так, Б ы х о в с к и й и Серко в а нашли прогенетическую метацеркарию в улитке *Bythinia tentaculata*; во взрослом состоянии эта церкария, принадлежащая *Asymphylogora progenetica*, живет в кишке карповых рыб.

Л а т ы ш е в а (1939) обнаружила прогенетическую метацеркарию в пластинчатожабрном моллюске *Syndesmya* из Азовского моря.

Особенно интересный пример представляет сосальщик *Ratzia parva*. Взрослый сосальщик живет в кишечнике змеи *Zamenis*, метацеркарий же его инцистируются в лягушке (*Rana esculenta*). Эти метацеркарий откладывают яйца, внутри которых образуются вполне сформированные мирацидии. Заразить этими мирацидиями моллюсков, однако, не удаётся. На основании изучения *Ratzia* Д о л ь ф у с высказал гипотезу: не имеется ли у некоторых сосальщиков, помимо нормального жизненного цикла, циклов укороченных, из которых выпадает взрослая стадия. Подобное изменение цикла можно представить себе для *Ratzia* следующим образом:



Если мы допустим, что укорачивание цикла войдет в норму, то из цикла выпадет и взрослое состояние червя и его окончательный хозяин. Паразит принимает неотенический характер и становится двуххозяинным.

Представление об укороченных циклах и об их значении в толковании некоторых загадочных форм *Cestodes* возникло впервые у Яницкого (Janicki, 1930), который применил его к толкованию *Amphilina foliacea* (рис. 143). В отличие от всех других ленточных глистов (кроме *Archigetes*) *Amphilina* живет не в кишечнике, а в полости тела хозяина (осетр, севрюга, белуга, стерлядь). Далее, тело *Amphilina* не сегментировано и содержит всего один половой аппарат. Наконец, вместо двух промежуточных хозяев, имеющих у родственной амфилине группы *Pseudo-phyllidea* (широкий лентец и др.), амфилина обладает всего одним (рачки *Dikero-gammarus*, *Gammarus platycheir*, *Corophium*, *Metamysis strauschi*)-

Все эти обстоятельства заставили Яницкого предположить, что мы имеем в лице *Amphilina* потомка какого-то типичного членистого ленточного глиста, а сама амфилина есть неотеническая плероцеркоидная личинка, приобретающая полную видовую самостоятельность. Яницкий и предпологает, что в прежние времена современная половозрелая стадия *Amphilina* была плероцеркоидом типичной членистой цестоды, которая жила в кишечнике какого-то хищника а осетровые были лишь вторым промежуточным хозяином цикла. Этому отвечает и нечленистый цельный характер амфилины и ее нахождение в полости тела хозяина — обычное местопребывание плероцеркоидов *Cestodes*. Впоследствии окончательные хозяева амфилины вымерли, а плероцеркоидная стадия ее приобрела способность размножаться половым способом. Принимая во внимание случаи прогенеза у сосальщиков, можно думать, что предварительно плероцеркоиды *Amphilina* приобрели прогенетический характер и начали продуцировать яйца еще во втором промежуточном хозяине, т. е. в осетровых. Кто же мог быть окончательным хозяином *Amphilina* в прошедшие времена, раз ее промежуточные хозяева (осетровые рыбы) имеют такие крупные размеры, а между тем, заражение окончательного хозяина, по всей вероятности, должно было происходить при пожирании им промежуточного Яницкий высказывает для объяснения этого смелую, но остроумную догадку. Окончательным хозяином *Amphilina* в незапамятные времена были какие-то мезозойские крупные рептилии, которые в таком изобилии и разнообразии населяли моря мезозойской эры. Современный цикл амфилины представляет собой осколок более полного мезозойского цикла этого червя.

В таком же смысле толкуют в настоящее время и развитие *Archigetes* и *Caenophyllaeus* (рис. 144), нечленистых плероцеркоидных *Cestodes*, паразитирующих во

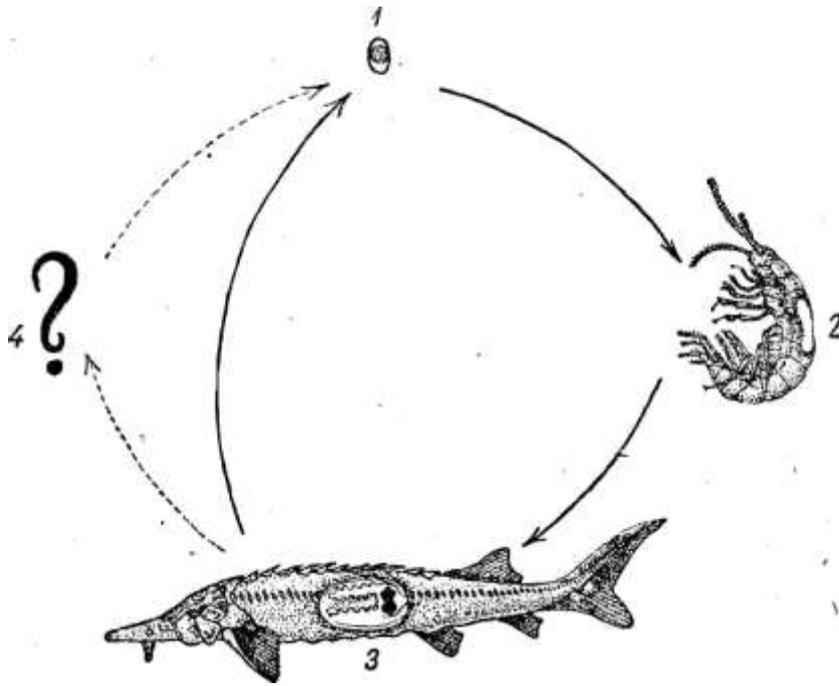


Рис. 143. Цикл развития *Amphihna foliacea* в настоящем и в прошлом.

1 — яйцо с зародышем, опоражниваемое в воду стерлядью через ее абдоминальные поры; 2 — стадия яроиерноида в первом промежуточном хозяине (*Gammarus*, *Metamysis*); 3 — неотеническая современная плероиеркоидная стадия «*Amphihna*» в полости тела второго промежуточного хозяина, т. е. стерляди; 4 — гипотетическая половозрелая стробила в кишечнике мезозойской рептилии (по Яя и цк о м у)

взрослом состоянии в полости тела *Oligochaeta Limnodrilus* и *Tubifex (Archigetes)* или в кишечнике рыб (*Caryophyllaeus*). Особенно говорит за неотенический характер этих форм нахождение половозрелых стадий *Archigetes* в беспозвоночном, чего не бывает ни у одного из всех прочих Cestodes. Вероятно, и здесь мы имеем дела с неотеническими плероиеркоидами, получившими способность размножаться половым способом, тогда как настоящая, членистая половозрелая стадия этого червя по каким-то причинам выпала из цикла.

Наконец, совсем недавно Г и н е ц и н с к а я (in litteris) истолковала группу своеобразных случаев прогенеза у цестод Cyclophyllidea. В 1933 г. Ф у р м а н н (F u h r m a n n) установил новый отряд цестод, Aporidea, на основании двух видов рода *Nematoparataenia*, паразитирующих в кишечнике лебедей. Они отличаются отсутствием многих характерных для цестод признаков (членистости, половых отверстий и копулятивных органов, обособленных желточников, двух из четырех стволов выделительной системы) и наличием совершенно оригинального устройства половой системы. Г и н е ц и н с к а я нашла под роговой выстилкой мускульного желудка уток еще один род, обладавший такими же признаками, но иным устройством сколекса (*Apora dogieli*). и путем сравнения его с *Nematoparataenia* установила, что оба рода вовсе не образуют особого отряда в классе цестод, а являются неотеническими личиночными стадиями каких-то птичьих цестод, относящихся к двум разным семействам: *Nematoparataenia* к Davaieneidae, *Apora* к Hymenolepididae.

Если вышеприводимые нами толкования справедливы, то явление прогенеза, постепенно закрепляясь, могло в известных случаях приводить к сложным сдвигам в классификации паразитов, так как утрата бывшей половозрелой стадии переносит животное из среды его сородичей в совершенно новую систематическую ячейку и создает ему в системе более или менее aberrantное положение.

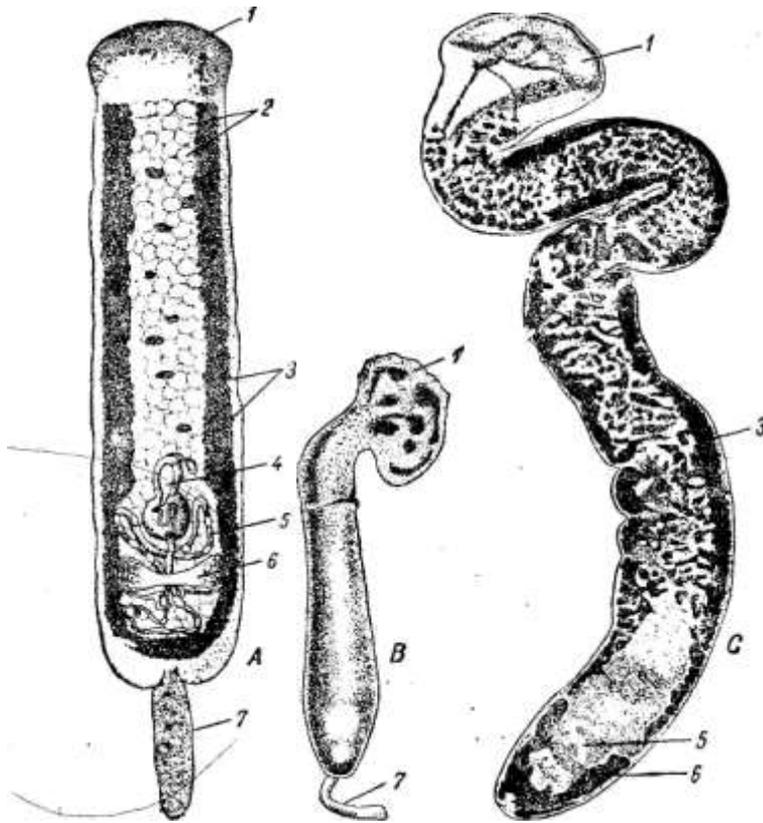


Рис 144 4 — *Archigetes crypidbothnus* из *Limnodrilus botmeisteri*; B — *Caryophyllaeus laUceps*, личинка из *Tubifex tubifex*; C — взрослый *Caryophyllaeus* из кишки карпа.

1 — головка; 2 — семенники; 3 — желточники; 4 — совокупительный орган; 5 — матка; 6 — двулопастной яичник; 7 — хвостовой придаток (A — по Ввшневскому, B и C — по Секутовичу).

Полиэмбриония (рис. 145) есть одно из приспособлений к умножению потомства, которые столь разнообразны у паразитов. Это явление открыто Маршалом (Marshall, 1904) у паразитических перепончатокрылых (*Ohalcididae* и *Proctotrypidae*). Процесс этот был подробно изучен на *Encyrtus (Agemaspis) Juscicollis*, наезднике, паразитирующем в гусеницах бабочки *Hyponomeuta*. Яйцо этого представителя *Chalcididae* откладывается им в яйцо бабочки осенью и до зимы прорывает лишь начальные стадии дробления. Зимой развитие останавливается и возобновляется весной. Яйцо паразита с самого начала окружено эпителиальным мешочком, принадлежащим тканям хозяина. В дробящемся яйце вскоре выделяется крупное трофическое ядро, парануклеус, и много мелких зародышевых ядер. Последние группируются в мелкие морулообразные клеточные скопления, каждое из которых впоследствии дифференцируется в отдельного зародыша. Таким образом, из бластомеров, первоначально единственного зародыша, получается до сотни зародышей. Позднее полиэмбриония была найдена у целого ряда других наездников, а именно у *Polygnotus minutus* из *Ceeidomyia destructor*, у *Lithomastix truncatellus* из гусениц *Plusia gamma* и т.д. У *Lithomastix* Сильвестри (Silvestri, 1906) нашел, что из одного яйца формируется до 1000 личинок, не считая известного количества абортивных или, по терминологии Сильвестри, бесполок личинок. Эти личинки лишены полового зачатка и дегенерируют, не заканчивая метаморфоза.

Легко видеть, каким мощным средством размножения является полиэмбриония и насколько она экономит силы откладывающей яйца самки паразита. При небольших размерах вышеназванных наездников каждый из них может продуцировать за свой собственный счет лишь небольшое число яиц. Но попадая в среду, крайне

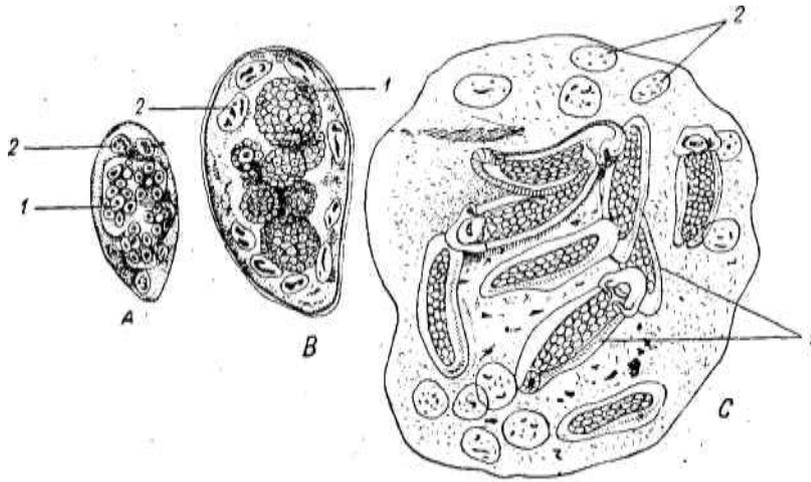


Рис. 145. Полиэмбриония в развитии наездника *Polygrioluf minutus*.

A — яйцо в периоде дробления, распадающееся на отдельные клетки; *B* — из отдельных бластомеров позже возникают дробящиеся зародыши; *C* — дальнейшие стадии развития зародышей, получившихся из одного яйца. 1 — зародыши; 2 — питательные ядра, тоже происшедшие из яйцевой клетки, но не участвующие в образовании эмбрионов (но Маршалю).

богатую питательными веществами, яйцо наездника дает начало множеству зародышей, увеличивая интенсивность продукции каждой особи наездника в 100—1 000 раз.

Как уже сказано выше, некоторые авторы (Brooks) рассматривают под тем же углом зрения и размножение спороцист и редиц сосальщиков. У *Scbistosomati-dae* это даже доказано, так как у них все церкарии происходящие из одного мирацидия, дают взрослых животных одного пола.

Как известный переход от нормального развития к полиэмбрионии, можно принять отношение, существующее у наездника *Platygaster hiemalis*, паразитирующего в гессенской мухе. По данным Хил ля (Hill), яйца *Platygaster* то нормальны, то имеют полиэмбрионный характер, причем в таких случаях из яйца формируется только два паразита, т. е. полиэмбриония выражена слабо.

Повидимому, к категории явлений полиэмбрионии должно быть отнесено и чрезвычайно своеобразное размножение сосальщиков *Gyrodactylus* (рис. 146), встречающихся на коже и на жабрах пресноводных рыб. *Gyrodactylus* живородящ. Каждая особь развивает в себе одновременно лишь одного зародыша следующего поколения, а тот, в свою очередь, зародыша третьего поколения. При этом яйцо дробится в матке материнской особи, образуя слой мелких клеток, расположенных вокруг одного крупного макромера. За счет мелких клеток формируется весь зародыш, тогда как макромер снова начинает делиться и дает серию мелких клеток, представляющих собой зародыша следующего поколения. Далее макромер еще дважды

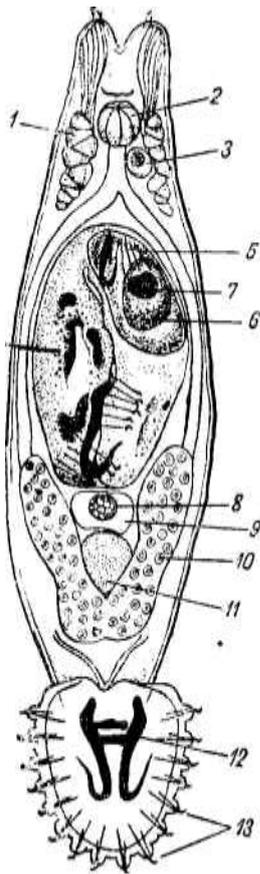


Рис. 146. *Gyrodactylus elegans* с жабер золотой рыбки.

1 — головные железы; 2 — глотка; 3 — сокоупительный орган; 4—7 — вставленные один в другой зародыши четырех последовательных поколений; S — яйцевая клетка; 9 — оотип; 10 — яйчник; 11 — семенник; 12 и 13 — главные и побочные крючки прикрепительного диска (по Ф у р м а н у).

испытывает периоды деления, давая начало еще двум зародышам. В общем, из первичного яйца таким способом происходят четыре личинки, представляющих собой четыре последовательных поколения, заключенных друг в друге. К а т а р и н е р (*K a t h a r i n e r*), исследовавший эти явления, толкует их как один из случаев полиэмбрионии. Разница, по сравнению с ранее рассмотренными случаями, заключается в том, что у наездников все зародыши, возникающие из одного яйца, развиваются одновременно, у *Gyrodactylus* же они, будучи по существу сестринскими индивидами, тем не менее развиваются последовательно, в виде четырех следующих друг за другом поколений.

Процессы бесполого размножения как составная часть циклов паразитических животных. Одним из средств усиления интенсивности инфекции и повышения продуктивности паразитов служит вставка в цикл фаз бесполого размножения, которое особенно часто встречается у простейших и реже у многоклеточных паразитов. Из вышеприведенной общей оценки жизненных циклов следует, что у Protozoa это бесполое размножение не представляет каких-либо отличий от процессов, наблюдаемых у свободно живущих простейших, а потому мы и не будем на них останавливаться. Напротив, у Metazoa бесполое размножение в циклах является новоприобретением, вызванным адаптацией к паразитическому образу жизни. Поэтому следует ознакомиться с разными типами бесполого размножения, которые, провидимому, совершенно независимо возникли у разных групп паразитических животных.

В среде немногочисленных паразитических Coelenterata широко распространено размножение почкованием. Единственный паразитический полип *Polypoclium hydriforme* во время своей жизни в икринке стерляди имеет вид длинного колбасовидного столона, выплывающего на себе до 30 почек, которые впоследствии превращаются в самостоятельных полипов. Паразитические личинки медуз *Cunna*, *Cunoctantha* и др., живущие в гастральной системе других медуз (*Geryonidae*), на очень ранней стадии развития дают начало целому ряду почек.

Очень много и притом разнообразных примеров бесполого размножения представляют Cestodes. Во-первых, самый процесс образования членистых цепочек, или стробилиция, многими авторами рассматривался как бесполое размножение, а каждый членик как отдельная особь. И если мы считаем особью всю цепочку, или стробилу, целиком, а членик лишь небольшой частью индивида, то все же образование многочисленных члеников с самостоятельными половыми аппаратами есть адаптация, ведущая к умножению потомства и по своему перспективному значению сходная с бесполом размножением. Но у некоторых Cestodes мы встречаем на

стадии цепочки настоящее почкование новых стробил. Таков *Urocystidium gemmiparum* (рис. 147), живущий в половозрелом состоянии в желчных протоках печени у ондатры. Зачатки новых цепочек отпочковываются от боковых краев члеников *Urocystidium*.

Несравненно чаще бесполое размножение встречается у пузырчатых стадий ленточных глист, пребывающих в различных внутренних органах промежуточных хозяев.

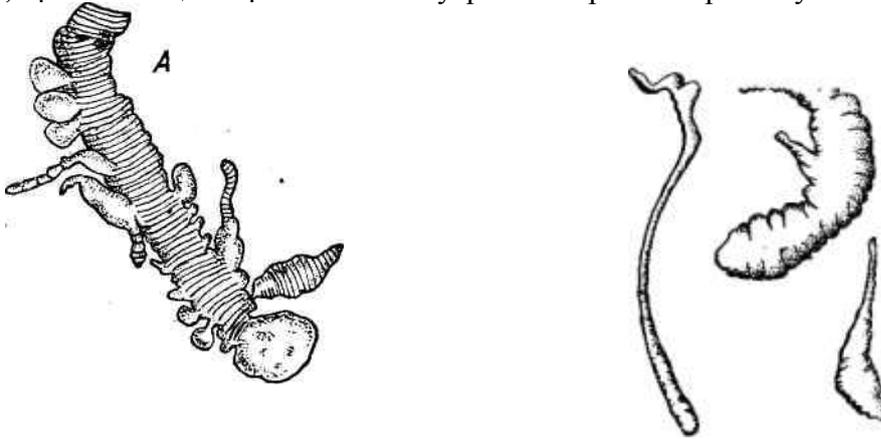


Рис. 147. А — задний конец стробилы *Urocystidium gemmiparum* из желчных ходов ондатры; от цепочки отпочковываются новые молодые стробилы; В — куски плероцеркоидной стадии *Sparganum proliferum*, некоторые в стадии почкования (А — по Б е д д а р д у, В — по Б р а у н у).

Плотные массивные финны типа плероцеркоидов почкуются редко. Однако «Японии и Флориде найден в подкожной соединительной ткани человека и в различных других органах плероцеркоид какого-то лентеца, по всей вероятности из рода *Diphyllobothrium*, названный *Sparganum proliferum* (рис. 147). На червеобразном теле плероцеркоида образуются побочные отростки, которые отпочковываются и дают новых личинок. Цикл развития этого лентеца неизвестен, но мы знаем историю развития близкой формы, *Sparganum mansoni*. Плероцеркоиды *S. mansoni* встречаются в восточной Азии у лягушек, кошек, свиней, крыс, змей, а также у человека. Они имеют удлиненное тело около 30 см длины с одной головкой. Взрослый паразит обитает в тонкой кишке собаки, волка и других хищников и называется *Diphyllobothrium mansoni*. Плероцеркоид его, по данным И в а т а (I w a t a, 1934), тоже способен к бесполому размножению. И в а т а, добывая плероцеркоидов из разных диких животных, надрезывал их и помещал в брюшную полость лабораторированных лабораторных морских свинок. При этом часть плероцеркоидов принимала ветвистую форму характерную для *S. proliferum*, а часть трансплантированных плероцеркоидов размножалась в морской свинке. Провидимому, у *S. Mansoni* размножаются лишь искусственно поврежденные плероцеркоиды, тогда как у *Spolijerum* почкование вошло в нормальный жизненный цикл.

Гораздо чаще бесполое размножение вставляется в цикл у Cyclophyllidea, имеющих пузырчатую стадию в виде типичного пузыря, на полном жидкостью, в которую вдаются от стенки пузыря зачаток головки будущей стробилы. В некоторых случаях эта пузырчатая стадия, вместо одного зачатка головки, образует разными способами несколько сколексов. Так, финна *Taenia nilotica* из кишечника птицы *Cursorius europaeus*, живущая в дождевых червях, образует на своих стенках несколько головок. У мозговика (*Multiceps*), половозрелая стадия которого живет в кишечнике пастушьих собак, а пузырчатая, или так называемый *ценур*, — в мозгу овец и крупного рогатого скота, пузырь достигает гораздо больших размеров, и от его стенок вдаются внутрь сотни головок. Еще одно усложнение встречается у *Taenia serialis* собаки, ценур которой развивается в соединительной ткани зайцев и кроликов. На внутренней стенке ценура головки располагаются рядами, а на одной из сторон ценура отшнуровываются дочерние пузырьки, тоже способные к образованию головок. Наконец, у *Echinococcus granulosus* (рис. 148) бесполое размножение достигает своего максимума. Пузырчатая стадия эхинококка, достигающая иногда размеров детской головы, образует на своей внутренней стенке несколько дочерних пузырей, каждый из которых по своему строению отвечает ценуру мозговика. В средней величины эхинококке образуются таким способом миллионы головок. Кроме того, при случайных разрывах эхинококка часть сколексов может превратиться в небольшие вторичные пузыри, чем заражение данной особи хозяина еще усиливается. Все перечисленные изменения пузырчатой стадии ленточных глист представляет собой процесс почкования первоначального простого одиночного зародыша. Особенно интересно то обстоятельство, что у Cestodes процесс бесполого размножения вырабатывается, видимо, в виде компенсации у тех видов

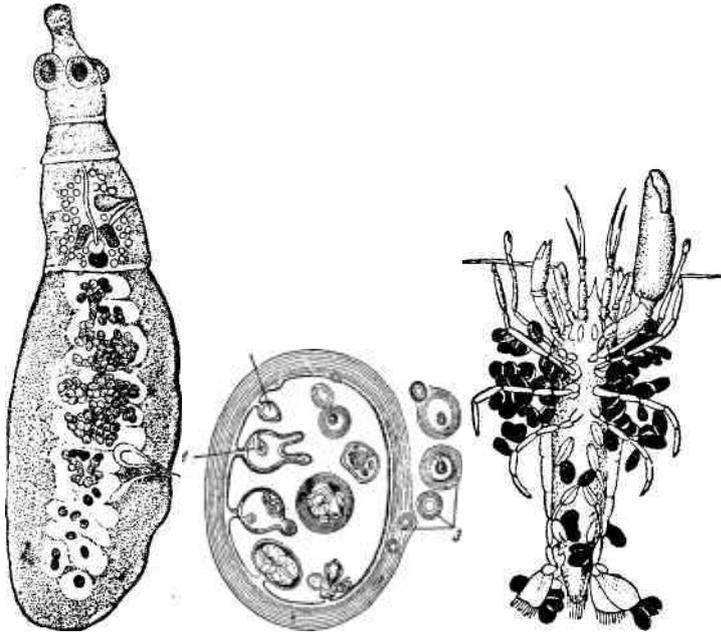


Рис. 148. Цепень эхинококк (*Echinococcus granulosus*).

А — взрослый червь, состоящий из сколекса и трех члеников; В — пузырчатая стадия эхинококка, представляющая собой громадный материнский пузырь, в котором на внутренних стенках образуются выводковые капсулы (2), а на стенках их — молодые сколексы (1). От наружных стенок материнского пузыря могут отделяться развивающиеся самостоятельно дочерние пузыри (3).

Рис. 149. Усоногие рачки *Thompsonia* на десятиногом раке *Synalpheus brucei* (по П о т т с у).

паразитов, которые ооладают сравнительно малой продуктивностью в своем половозрелом состоянии. Так, *Taenia solium*, *T. saginatus*, *Dipylidium caninum* и другие черви, развивающиеся по типу простого цистицерка, образуют обыкновенно сотни члеников, продуцирующих огромное количество яиц.

Multiceps, развивающийся в промежуточном хозяине по типу ценура с его сотнями головок, имеет в половозрелом состоянии всего десятки члеников (около сотни), а *Echinococcus* с его бесчисленным множеством головок в стадии финны имеет всего 3—4 членика в состоянии стробилы.

Чрезвычайно любопытный факт представляет бесполое размножение некоторых *Rhizocerphala*, т. е. паразитических усоногих рачков. В данном случае мы имеем перед собой пример борьбы между характерным для всех *Arthropoda* свойством, а именно способностью к бесполому размножению, и между влиянием паразитического об-

раза жизни, при котором вставка в жизненный цикл бесполого размножения является особенно выгодной. У ряда *Rhizocerphala* новые экологические условия одерживают верх над унаследованными тенденциями животного, и в цикле таких паразитических раков возникает бесполое размножение. Оно наблюдается у некоторых *Rhizocephala*. *Thompsonia* (рис. 149), паразитирующие на тропических десятиногих раках, всегда встречаются в большом количестве на одной особи хозяина. Однако все эти мешковидные паразиты развиваются из одной личинки, проникающей в хозяина. Внутри десятиногого рака имеется одна общая система корневых нитей, от которой вырастают и выпячиваются из тела хозяина многочисленные мешковидные особи, наполненные половыми продуктами. Во время линьки хозяина эти мешки отваливаются, после чего, по наблюдениям П о т т с а (Potts), от корневой системы нитей выпочковывается новая генерация мешковидных паразитов, ^вроде последовательных нарастаний шляпных грибов из грибницы. У другого рода, *CMorogaster*, паразитирующего на раках-стшельниках, П е р е ц (Perez) констатировал четырехкратное отпадение мешков и замену их новыми. Такие же сведения относительно бесполого размножения' получены для родов *Peltogaster* и *Peltogasterella*.

Весьма вероятно, что у *Rhizocerphala* развитие бесполого размножения становится возможным в связи с необычайной морфологической дедифференцировкой этих животных, которые утратили во взрослом состоянии всякие признаки ракообразных и

превратились внутри хозяина в бесформенное ветвистое слоевище. Мешковидные выросты этого слоевища, наполненные половыми клетками, даже не вполне могут отвечать понятию о резко обособленном индивиде.

Сделанный нами обзор показывает необычайное распространение и разнообразие процессов, при помощи которых у паразитов повышается продукция потомства и обеспечивается сохранение вида.

ГЛАВА XI

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА И ТЕОРИИ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ

Теперь нам остается подробнее остановиться на одном явлении, которое, наряду с увеличением плодовитости паразита, имеет целью обеспечение распространения паразита и более успешное проникновение его в новых хозяев. Это приспособление состоит, как мы видели из рассмотрения жизненных циклов, в усложнении цикла паразита путем введения в него системы так называемых *промежуточных хозяев*. Как мы увидим, это явление увеличивает шансы паразита в борьбе за существование, доставляя паразиту максимальные возможности для его распространения.

Сущность системы промежуточных хозяев состоит в том, что зародыш паразита, покинувший организм хозяина, в котором он образовался, прежде чем попасть в хозяина, в котором он достигнет половой зрелости и осуществит функцию полового размножения, должен активно или пассивно попасть в другое животное; в этом втором животном зародыш претерпевает некоторые, иногда очень сложные изменения, лишь после которых он оказывается способным к дальнейшему развитию в своем основном хозяине.

То животное, в котором паразит достигает половой зрелости и размножается половым путем, называется *окончательным* хозяином. Тот же организм, в котором паразит живет в молодом, личиночном состоянии, называется *промежуточным* хозяином.

Последнее определение нуждается, однако, в некотором уточнении. Дело в том, что не всякое животное, в котором молодой паразит проводит часть своего развития, может с одинаковым основанием быть названо промежуточным хозяином. В полном смысле слова промежуточным хозяином можно считать только то животное, прохождение через организм которого либо является необходимым и обязательным условием для дальнейшего развития паразита в организме основного хозяина, либо в организме которого паразит проходит ту или иную существенную часть своего развития (часть метаморфоза, партеногенетическое размножение и др.). В тех случаях, когда такого развития паразита в промежуточном хозяине не происходит, правильнее говорить о механической передаче и называть эту промежуточную инстанцию не промежуточным хозяином, а *механическим передатчиком*. Так, по данным М и ц м э н (1913—1916), слепни (*Tabanidae*) являются переносчиками некоторых трипанозом (*Trypanosoma evansi*) лошади. Слепни принимают пищу, т. е. кровь, малыми порциями, часто прерывая акт кровососания и перелетая с одного животного на другое. При сосании зараженных трипанозомами особей слепень вымазывает свой хоботок кровью, содержащей жгутиконосцев. Если в течение 15 мин., следующих за первым сосанием, т. е. пока хоботок не обсохнет и трипанозомы на нем не погибнут, слепень успеет укусить новое животное, трипанозомы попадают с хоботка в ранку на теле последнего. Укус того же слепня, но произведенный через более длинный срок, не вызывает инфекции. Отсюда ясно, что хоботок слепня играет в данном случае такую же роль, какую мог бы сыграть правацовский шприц или скальпель при искусственном заражении.

Очень интересный случай мы имеем в этом отношении у кокцидии *Adelea ovata*. Ооцисты *Adelea* проходят все свое развитие вплоть до образования в них спорозоитов в кишечнике своего основного хозяина, многоножки *Lithobius forficatus*, и выходят наружу с экскрементами многоножки в совершенно, казалось бы, готовом для дальнейшего развития виде. Однако в случае заноса такой ооцисты в кишечник другого *Lithobius*, заражения последнего не наступает, и ооцисты без всяких изменений проходят через кишечник многоножки и выносятся с экскрементами снова наружу. Для того же, чтобы произошло заражение новой многоножки, необходимо предварительное заглатывание ооцисты мокрицей *Oniscus murarius*. Ооцисты остаются в кишечнике мокрицы без всяких видимых изменений до тех пор, пока *Lithobius* не съест мокрицу. Попав в кишечник многоножки вместе со съеденной ею мокрицей, ооциста лопаются, и вышедшие из нее спорозоиты начинают свое дальнейшее развитие в кишечном эпителии. На этом примере легко можно видеть, как постепенны могут быть переходы от механических передатчиков к настоящим промежуточным хозяевам.

Отношения между паразитом и промежуточным хозяином могут быть очень разнообразны.

Равным образом и поведение паразита в организме промежуточного хозяина пред-

ставляет не меньшее многообразие, а отсюда и та роль, которую играет промежуточный хозяин в жизненном цикле паразита, может быть различна. Дать поэтому исчерпывающую картину рассматриваемого нами явления очень трудно. Однако все же можно наметить несколько главных типов промежуточных хозяев, охватывающих большинство случаев смены хозяев.

К первому типу будут относиться те редкие случаи, когда паразит не продельвает в организме хозяина какого-либо заветного развития и вся роль хозяина сводится к какой-то подготовке паразита для внедрения в его окончательного хозяина и для дальнейшего развития в нем. Примером может служить вышеупомянутая роль мокриц в распространении кокцидии *Adelea ovata*.

Ко второй группе можно отнести всех тех промежуточных хозяев, в организме которых паразит претерпевает значительные изменения в виде метаморфоза, эмбрионального или постэмбрионального развития, но без какого-либо размножения этих личиночных стадий. В этих случаях число выходящих из промежуточного хозяина паразитов не превышает числа попавших в него зародышей паразита. Примеров такого рода промежуточных хозяев много. Среди простейших можно привести, например, *Schellackia* и *Lankesterella*. В типе червей примеры подобного рода изобилуют среда нематод (*Braeuneulus*, *Wuchereria*, *Loa* и т. д.). Среди цестод так же себя ведут личинки семейства Taeniidae и Hymenolepididae, имеющие форму цистицерка (пузырчатая личинка с одной головкой) или цистерцеркоида (финна с вздутой передней частью и с хвостобразным задним придатком, в котором расположены эмбриональные крючья): *Taenia solium*, *Taeniarhynchus saginatus*, *Dipylidium* и др.

Скребни продельвают такое же развитие в своих промежуточных хозяевах различных ракообразных (или насекомых для скребней, паразитирующих у наземных позвоночных). Личинки скребня, попавшие в промежуточного хозяина, проникают в полость тела, окружаются там соединительной капсулой, внутри которой и растут, превращаясь в молодого вполне сформированного скребня.

Наконец, третью категорию промежуточных хозяев составляют такие, в организме которых личинка паразита не только сохраняется и развивается, но и размножается.

В этих случаях из одного зародыша, попавшего в промежуточного хозяина, развивается иногда огромное количество, исчисляемое тысячами, зародышей, которые способны инвазировать новых окончательных хозяев. Тип этот распространен главным образом среди простейших, а из червей у трематод и некоторых цестод. Примеры этого типа мы видели в предыдущей главе в лице цестод, обладающих в пузырьчатой стадии бесполом размножением (*Multiceps*, *Echinococcus* и др.), а также в лице тех сосальщиков, которые обладают всего одним промежуточным хозяином, как, например, печеночная двуустка (*Fasciola*).

Четвертым типом рассматриваемого нами явления можно считать те случаи, когда паразит не ограничивается в своем жизненном цикле одним промежуточным хозяином, а проходит через двух промежуточных хозяев. Как мы видели из предыдущей главы, по этому типу происходит смена хозяев у большинства дигенетических сосальщиков, у многих Cestodes (*Diphyllobothrium*, *Triaeno-phorus* и др.), у некоторых скребней (*Corynosoma*) и у некоторых нематод.

Пятым и последним типом промежуточных хозяев мы будем считать те немногочисленные случаи, когда происходит не только умножение

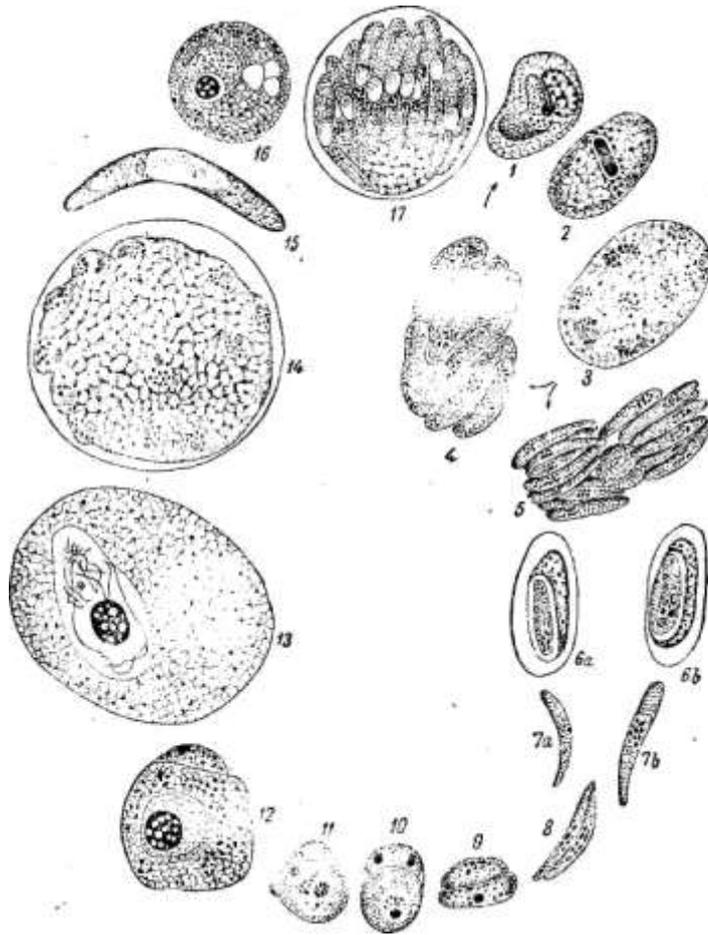


Рис. 160. Жизненный цикл *Karyolysus lacertae*.

1—i — шизогония в эндотелиальных клетках сосудов ящерицы; 5 — шизогония, дающая начало мелким мерозонтам, проникающим в красные кровяные тельца ящерицы; 6a и 6b — мужские и женские гаметоциты в красных кровяных тельцах; 7 — свободные гаметоциты в кишечнике клеща *Liponyssus*; 8 — соединение мужского и женского гаметонитов; 9 — рост гаметоцитов; 10 — образование двух гамет из мужского гаметоцита; 11 — оплодотворение одной мужской гаметой женской гаметы; 12 — рост зиготы, при которой еще сохраняются остатки мужского гаметоцита; 13 — первое деление в зиготе (споронте); 14 — образование зиготой споробластов; 15 — свободный споробласт (спорокинета); 16 — округлившаяся спорокинета в яйце клеща; 17 — спорокинета, окружаясь оболочкой, превращается в спороциоту в тканях личинки клеща и дает 20—30 спорозоитов. При съедании клеща ящерицей энорозоиты проникают в эндотелиальные клетки сосудов (по Р е й х е н о в у) .

числа зародышей паразита, но и умножение числа зараженных паразитом промежуточных хозяев. Последнее происходит путем наследственной передачи инфекции следующему поколению промежуточного хозяина через заражение яиц этого хозяина, или так называемым трансвариальным путем.

В данной категории из одного зародыша, или из одной материнской клетки паразита не только развивается значительное число дочерних особей, но происходит и их распределение на большое число особей промежуточного хозяина. Этим путем осуществляется наиболее сложное и совершенное приспособление паразитов к их распространению, дающее максимальные гарантии для сохранения вида.

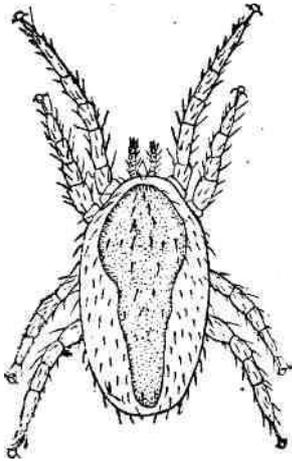


Рис. 151. *Liponyssus saurorum*, кровососущий клещ, который передает ящерицам споровиков *Schellackia* (из Вейьона).

Примером этого типа может служить одна гемогregarина, паразитирующая у ящериц. Гемогregarина *Karyolysus laeertae* (рис. 150) живет в эндотелиальных клетках кровеносных сосудов у *Laeerta muralis*. В этих клетках паразит многократно размножается бесполом способом посредством шизогонии в разных органах ящерицы, после чего образуются гаметоциты. Гаметоциты проникают в красные кровяные тельца ящерицы и вместе с ними попадают в кишечник клеща *Lipo-nyssus saurorum* (рис. 151), часто нападающего на ящерицу для сосания крови. В кишечнике гаметоциты освобождаются из кровяных телец и соединяются в пары. Каждая такая пара проникает в одну из эпителиальных клеток кишечника и инцистируется в ней. Внутри цисты гаметоциты созревают в гаметы, происходит оплодотворение, и содержимое цисты начинает делиться, образуя известное количество удлинённых червеобразных телец, или споробластов. Споробласты *Karyolysus*, в отличие от других споровиков, обладают подвижностью, почему Рейхенов (Reichenow) назвал их спорокинетами. Циста лопается, и спорокинететы направляются в полость тела клеща, причем некоторые из них попадают в его яичники. Здесь они внедряются в яйца и окружаются в них оболочкой. Эта стадия развития отвечает стадии спороцисты, или споры, у других Sprotozoa. Внутри споры образуются 20—30 спорозоитов. Во время процесса формирования спорозоитов личинка клеща вылупляется из яйца, и ко времени ее превращения в нимфу заканчивается и образование спорозоитов. Во время органогенеза личинки споры попадают в клетки, которым в дальнейшем предстоит развиваться в эпителий кишечника. После первого сосания нимфой крови ящерицы, клетки эпителия вместе с заключенной внутри них спорой слущиваются и выносятся с экскрементами наружу. Заражение ящерицы может происходить либо при попадании экскрементов клеща в рот ящерицы, либо путем пожирания ящерицей нимфы клеща.

Таковы главные категории промежуточных хозяев, и таково поведение соответственных паразитов. После этого разбора мы можем перейти к рассмотрению интересного вопроса о самом происхождении промежуточных хозяев, о том, как возникла смена хозяев у паразитов.

Относительно происхождения промежуточных хозяев теоретически допустимы две возможности, подобные двум выше разобранным возможностям происхождения кровепаразитизма: либо промежуточный хозяин являлся первичным хозяином, в котором паразит первоначально достигал половой зрелости, либо он лишь позже вошел в жизненный цикл паразита, который сначала паразитировал лишь у окончательного хозяина. Согласно с этими двумя возможностями, имеются две главные гипотезы о происхождении промежуточных хозяев.

Точка зрения, согласно которой промежуточный хозяин является *первичным*, высказана первоначально Лейкартом. «Промежуточные хозяева, говорит он, или лишь позднее были вставлены в жизненную историю гельминтов, или они первоначальные истинные хозяева, которые с самого начала доводили своих внутренних червей до половой зрелости, но позднее были низведены до степени промежуточных хозяев потому именно, что история их паразитов растянулась на более значительное число стадий».

Главным аргументом Лейкарта было то соображение, что дефинитивные хозяева состоят исключительно из позвоночных, которые появились на земле значительно позже беспозвоночных, являющихся, как правило, промежуточными хозяевами. «Если я высказываюсь, — говорит далее Лейкарт, безусловно за второй случай (т. е. первичность промежуточного хозяина), то вследствие того, что взрослые и зрелые в половом отношении эндопаразиты в настоящее время, за немногими исключениями, находятся только у позвоночных... Если мы не будем объяснять этого обстоятельства тем, что глисты возникли вообще лишь одновременно с

позвоночными или что древнейшие представители их все погибли, а то и другое при беспристрастном обсуждении кажется мало вероятным, то остается только допустить, что глисты беспозвоночных со временем изменили свой характер и, вследствие дальнейшего развития в позвоночных животных, из зрелых в половом отношении особей стали молодыми формами». Кроме этого общего соображения, Лейкарт считает, что известным доказательством первичности промежуточного хозяина служат особенности тех немногих червей, которые паразитируют только в беспозвоночных. Большинство нематод беспозвоночных оказывается очень близким по своей морфологии к свободно живущим Rhabditidae, от которых несомненно произошли. Ленточный червь *Archigetes*, паразитирующий в полости тела малощетинковых червей (*Limnodrilus*, *Tubifex*), «в морфологическом отношении есть не что иное, как процеркоид, т. е. ленточный глист, оканчивающий свое развитие на такой ступени, которая у обыкновенных ленточных глистов представляет переходную форму, принадлежащую промежуточному хозяину». Наконец, сосальщик *Aspidogaster conchicola*, паразитирующий в двустворчатых моллюсках Unionidae, по мнению Лейкарта, в смысле развития и устройства кишечного аппарата, настолько похож на так называемую редию, что я нисколько не колеблюсь соединять его с редией, несмотря на его половую зрелость». На основании всех этих данных, Лейкарт считает, что редии (и спороцисты) и цистицерки являются древнейшими паразитарными формами червей, некогда достигавшими в своих беспозвоночных хозяевах половозрелого состояния, как это имеет место у *Archigetes* и *Aspidogaster*. С появлением нового хозяина, возникшего, вероятно, в результате хищничества, паразит достигает в нем половой зрелости, сохранившись в первом хозяине только в личиночном состоянии, которое удержало следы прежнего половозрелого состояния в виде партеногенетического размножения.

Приблизительно так же представляет себе происхождение промежуточных хозяев и Шимкевич (1898). По его мнению, первичное состояние паразитизма было таково, что в половозрелом виде паразит жил на свободе, паразитические же поколения его размножались партеногенетически, как это имеет место, например, у *Rhabdias bufonis*. С появлением хищника, пожирившего этого первичного хозяина паразита, последний перенес в хищника свою половозрелую стадию, т. е. как бы заменил свою свободно живущую фазу паразитированием во втором хозяине. *Lemochloridium paradoxum* является, по Шимкевичу, примером такого наиболее простого и древнего цикла: из яйца, съеденного моллюском янтарной (*Succinea*), выходит зародыш, внутри которого в моллюске партеногенетическим способом развиваются зародыши будущего поколения. Когда-то эти последние выходили во внешнюю среду и развивались там в половозрелое поколение. С появлением птиц, пожиривших моллюсков, эти зародыши стали развиваться в половозрелую форму не во внешней среде, а в организме птицы.

Синицын по своим взглядам примыкает к Лейкарту и Шимкевичу. Противоположной точки зрения, согласно которой первичными хозяевами паразитов были их современные окончательные хозяева, а промежуточные лишь впоследствии вошли в жизненный цикл паразита, придерживаются Лоос, Клаус (Claus), Монье (Moniez), Мордвилко и др.

Лоос высказывается по этому вопросу следующим образом: «Если мы обратим внимание на взаимные отношения, в которых состоят хозяева и промежуточные хозяева ныне существующих паразитов, то скоро выясняется тот мало обращающий на себя внимание факт, что промежуточный хозяин принадлежит к животным, преимущественно составляющим пищу истинного хозяина». Первоначально свободные личиночные стадии паразитов, обитавших только у позвоночных, случайно внедрялись в различных низших животных. В тех случаях, когда последние служили пищей окончательных хозяев паразитов, такой способ распространения оказывался более выгодным для паразита, как более обеспечивающий занос его в окончательного хозяина, и в связи с этим закреплялся естественным отбором. Другие промежуточные хозяева, не служившие нищей окончательно, постепенно отпали в процессе естественного отбора.

Более детально эту точку зрения Лооса развил Мордвилко, считающий, что «явление промежуточных хозяев могло возникнуть первоначально лишь в жизни хищных или плотоядных животных, и притом исключительно на пути к более успешной инфекции дефинитивных хозяев». Процесс этот Мордвилко в общем представляет себе в таком виде.

Первичной формой эндопаразитизма является кишечный паразитизм. Последний в большинстве случаев возникает из пассивного заноса паразита в кишечник хозяина. Это первоначальный способ происхождения кишечного паразитизма, сохранившийся и до сего времени у большинства растительноядных животных. При усилении плодовитости паразитов зародыши последних могли быть занесены не только в их истинных облигаторных хозяев, но случайно и в различных других животных.

Если истинным хозяином был хищник, то для него при этом открывался и второй способ заражения, через поедание других животных, в которых случайно попали зародыши паразитов хищника. Примером такого рода Мордвилко считает *Syngamus trachea* из дыхательной трубки птиц, у которого до сих пор сохранился двойной способ заражения. Птицы заражаются *Syngamus* или просто подбирая с земли его яйца с эмбрионами, или же (по Walker, 1886) проглатывая дождевых червей с личинками паразита. Дело в том, что яйца *Syngamus*, случайно

попавшие в кишечник дождевого червя, остаются в нем около года, так что червь, по Мордвилко, является для них промежуточным хозяином. На самом деле здесь имеет место, скорее, простое переживание яиц в кишке червя.

Огромным преимуществом для паразита в таких случаях было то, что сам хозяин (хищник), разыскивая себе пищу (т. е. других животных), как бы разыскивал и своих паразитов. К тому же служащие пищей хищникам травоядные животные по самому образу питания приходят в более тесный контакт с почвой и потому легче могут проглотить яйца паразита хищника, чем сам хищник. Следовательно, добыча хищника была крайне подходящим передаточным пунктом для его паразитов. При этом, натурально, особенно хорошо обеспечивалась передача у таких паразитов, которые не ограничивались кратковременным пребыванием в кишечнике травоядного. Но проникали в его внутренние органы, окружаясь цистой или капсулой. Этим удлинялся срок пребывания в травоядном и, вместе с тем, возрастало число шансов паразита попасть в дефинитивного хозяина, т. е. хищника.

Кроме того, при попадании потомства паразитов в травоядных животных исчезала необходимость самостоятельного добывания ими пищи до попадания в дефинитивного хозяина. Отсутствие необходимости накопления в яйце запасных питательных материалов для долгого выживания потомства на воле дало паразиту возможность производить более мелкие яйца, а это повлияло на увеличение продукции яиц. По мере того как потомство паразитов хищных хозяев стало проделывать часть своего развития в травоядных животных, оно утратило способность непосредственного заражения дефинитивного хозяина, т. е. цикл паразита прочно стал двуххозяиным.

Работа Мордвилко, показывая, в общем, правильный ход рассуждений, в отношении фактического материала значительно устарела, так как часть приводимых им данных, особенно касающаяся происхождения кровепаразитов, цикла развития сосальщиков *Holostomidae* и некоторых других, по новым исследованиям оказалась неправильной.

Кроме того, Мордвилко оперирует только с промежуточными хозяевами червей, совершенно не касаясь простейших. В отношении возникновения промежуточных хозяев у последних, вернее только у кокцидий, Рейхенов

(Кейсхенов) развивает приблизительно ту же точку зрения, что и Мордвилко, представляя себе ход эволюции следующим образом.

Первоначальной формой паразитирования кокцидий является несомненно кишечный паразитизм у копрофагов и травоядных, распространявшийся исключительно путем пассивного заноса паразита в кишечник хозяина. Дальнейшая эволюция паразитизма происходила при участии хищников, причем к старому типу паразитизма стали присоединяться и другие, развивающиеся, вероятно, в такой последовательности.

1. Взаимное поедание, каковое мы встречаем сейчас, среди многоножек *Lithobius*. С хозяином в этом случае поедаются и паразиты на различных стадиях развития, продолжающие развитие в новой особи хозяина.

2. Поедание копрофагов, в которых случайно заглоченные ооцисты оставались без изменения.

3. Тр же самое, но уже с некоторым изменением в состоянии ооцисты, в виде подготовки ее для раскрытия и освобождения спорозоитов в основном хозяине, как это имеет место у мокрицы в отношении *Adelea*.

4. Выход спорозоитов в промежуточном хозяине и начало их развития в нем же. Здесь жизненный цикл паразита уже закономерно распределялся между двумя хозяевами и, следовательно, промежуточный хозяин оказывается абсолютно необходимым для развития паразита. Так дело обстоит у кокцидий *Aggre-gata eberthi*, половая часть цикла которой протекает в кишечнике головоногих, а бесполовая в кишечнике крабов, которыми головоногие питаются.

5. Полное развитие системы промежуточных хозяев наступает у кокцидий с переходом кишечных паразитов к кровепаразитизму, где часть развития, проводимая во внешней среде, совсем упраздняется и в отношениях паразита и хозяина достигается такое состояние, при котором перенос и распространение паразита обеспечиваются без гибели хозяина.

Таковы вкратце гипотезы о происхождении промежуточных хозяев. Несомненно, недостатком всех их является стремление уложить развитие всех существующих форм взаимоотношений паразита и хозяина в одну общеобязательную для всех паразитов схему. В действительности, поскольку явление промежуточных хозяев развивалось в виде приспособления к паразитическому образу жизни, одни и те же отношения могли возникать в результате различных путей развития. В одних случаях первичным хозяином мог быть современный позвоночный хозяин, и таких случаев гораздо больше; в других современный беспозвоночный. И задача исследователя состоит в том, чтобы в каждом отдельном случае проследить возникновение исследуемого явления.

Киршенблат (1937) пытается для решения вопроса, кто из современных хозяев является первичным хозяином данного паразита, использовать правило специфичности Фурмана (Furman, 1908), согласно которому у филогенетически близких друг к другу позвоночных обитают филогенетически близкие друг к другу паразиты. Это правило, в общем, применимо ко всем группам паразитических червей, у которых развитие совершается при посредстве промежуточных хозяев. При этом нередко оказывается, что близкие формы гельминтов паразитируют у близких видов позвоночных, в то время как их беспозвоночные хозяева принадлежат к разным отрядам, классам и даже типам животных. Последний факт невозможно объяснить, если считать, что эти черви были сначала паразитами беспозвоночных. Действительно, если мы возь-

мам, например, скребней рыб, то промежуточными хозяевами могут быть и рачки и насекомые, т. е. представители двух разных классов; если же взять всех скребней вообще, то все взрослые стадии их встречаются только у позвоночных, тогда как личиночные могут иметь промежуточными хозяевами раков, насекомых, рептилий и рыб. То же наблюдается и у сосальщиков.

Далее, К и р ш е н б л а т считает, что анализ смены хозяев у различных групп паразитов приводит к эмпирическому правилу: окончательный хозяин паразита всегда является его первоначальным хозяином, понимая под окончательным хозяином того, в котором протекает типичное половое размножение. Исключение из этого правила должны составлять лишь те случаи, когда, вследствие сокращения жизненного цикла, связанного с неотенией, прежний окончательный хозяин совершенно исчезает из жизненного цикла паразита и новым окончательным хозяином становится бывший промежуточный (*Amphilina*). Применение правила приводит к тому, что для гельминтов первоначальным хозяином всегда является позвоночное, для Naemosporidia же (например в цикле малярийного паразита) — кровососущие беспозвоночные. К сожалению, даже в том случае, если указанное правило окажется вполне надежным, его невозможно применять ко всем случаям, так как у многих простейших, например, половое размножение вообще отсутствует (все кровяные жгутиконосцы). Кроме того, в отдельных примерах правильность вышеприведенной закономерности кажется нам не вполне доказанной. Так, *Aggregata* продельвает половую часть цикла в головоногих, бесполою же в крабах; между тем нам кажется более вероятным, что здесь свойствам первоначального хозяина больше отвечают крабы, так как современному состоянию паразитизма *Aggregata*, вероятно, предшествовал однохозяинный простой цикл с заражением посредством пассивного заноса, а для пассивного заноса тесный контакт крабов с грунтом делает паразитирование в них предков *Aggregata* более вероятным, чем в гораздо более подвижных и не связанных с субстратом Cephalopoda. Во всяком случае, соображения, высказанные К и р ш е н б л а т о м, заслуживают внимания и проверки на циклах самых различных паразитических групп.

ГЛАВА VII

НЕКОТОРЫЕ АБЕРРАНТНЫЕ СЛУЧАИ ПАЗАРИТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ

Г и п е р п а р а з и т и з м. Мы уже видели, как широко распространено в природе использование одними животными других и в качестве местообитания, и в качестве источника пищи. Примерами этого служат все паразиты. Однако в ряде случаев паразиты, хорошо упитанные и богатые запасными питательными веществами, в свою очередь, становятся источником получения пищи для более мелких паразитов второго порядка: паразитизм делается двухстепенным, и мы становимся таким образом перед особым явлением *гиперпаразитизма*, или *сверхпаразитизма*. Явление это, в общем, редкое, но последние годы раскрыли нам достаточное количество примеров гиперпаразитизма, часть которых оказалась имеющей даже известное практическое значение.

Интересно, что рассматриваемое нами явление изредка наблюдается уже по отношению к самим мелким представителям паразитов: в литературе имеется ряд указаний, что хозяевами гиперпаразитов могут служить паразитические Protozoa. Вполне естественно, что, вследствие малых размеров простейших, их гиперпаразитами могут быть лишь другие одноклеточные, а именно простейшие же или грибы.

Очень instructивный пример дает одна сосущая инфузория, *Allantosoma* (рис. 152), которая поселяется на ресничных инфузориях из группы Entodinio-liiorpha, паразитирующих в толстой кишке лошади. В настоящее время известно уже несколько видов *Allantosoma*, впервые описанной Г а с с о в с к и м (1918). Все они имеют колбасовидное тело с двумя пучками сосательных щупалец или просто с двумя сосательными щупальцами на противоположных концах животного. *Allantosoma* можно наблюдать присосавшейся одним из этих пучков к телу какой-нибудь крупной ресничной инфузории (*Cycloposthium* и др.), там, где кутикула инфузории является более нежной.

Далее, в последнее время, начиная с 1933 г., появился ряд указаний о паразитизме амёб в теле различных инфузорий из подкласса Protociliata, а именно в *Zelleriella*, *Cepedea* и *Opalina* (C a r i n i, 1933; Stabler, 1933; Carini und Reichenow, 1935; Stabler and Chen, 1936; Эпштейн).

В плазме этих инфузорий иногда в очень больших количествах встречаются типичные мелкие амёбы 5—14 и в диаметре, принадлежащие к роду *Endamoeba* (рис. 153 и 154). Р е й х е н о в (1935) предполагает, что это возможно *E. ganagum*, паразитирующая в кишечнике амфибий и переходящая к паразитизму в опалинах. В теле инфузорий находятся не только вегетативные стадии, но и цисты амёб. Кроме того, Stabler и Chen обнаружили амёб и внутри цист, образованных опалинами. Это обстоятельство объясняет легкость распространения амёб и большую экстенсивность заражения: у некоторых экземпляров лягушек опалины заражены на 100%.

Особенно часто паразитируют в паразитических простейших Microsporidia и некоторые близкие к ним организмы. Для микроскопидий известно парази-

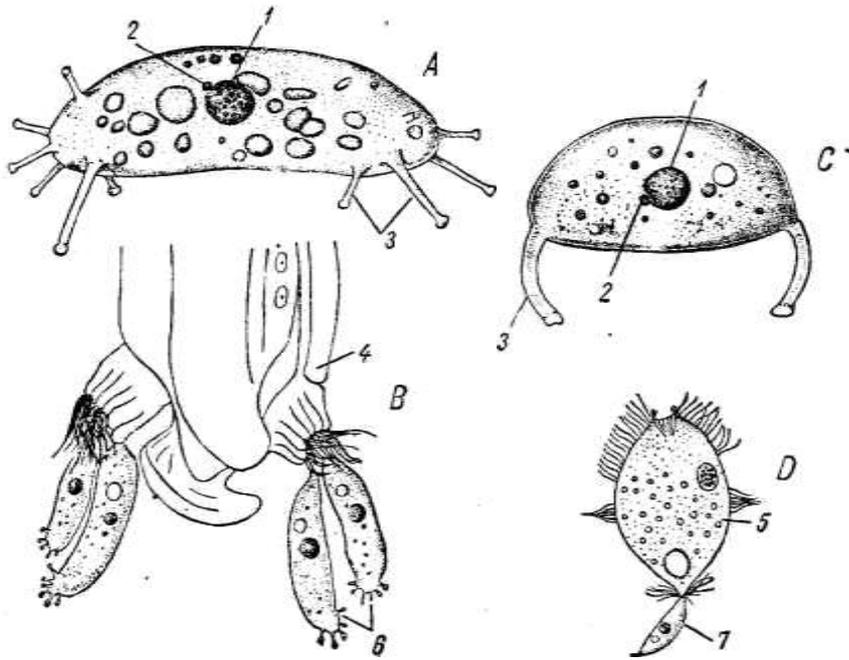


Рис. 162. Сосущие инфузории из кишечника лошади, паразитирующие на кишечных ресничных инфузориях.

A — *Ailantosoma iniestinitis*; *B* — *Allantosoma cucumis*, присосавшаяся к хвостовым пучкам *Cycloposthium*; *C* — *Al. dicorniger*; *D* — *Al. brevicorniger*, присосавшаяся к *Biopharozoum*.

1 — макронуклеус; 2 — микронуклеус; 3 — сосательные щупальца; 4 — задняя половина инфузории *Cycloposthium*; 5 — инфузория *Biopharozoum*; 6 и 7 — присосавшиеся *Ailantosoma* (по Стрелкову).

рование в грегарианах (*Pertzia* в *Lankesteria ascidiae* и др.), в инфузориях (*Nosema* в *Balanitidium*), в микроспоридиях (*Nosema marionis* в *Ceratomyxa eoris*). Частыми паразитами грегариин являются представители семейства Metchnikovellidae (рис. 155), одноклеточных организмов, систематическое положение которых недостаточно хорошо выяснено, но, по видимому, близко к Microsporidia.

Особенно часто в грегарианах наблюдаются продолговатые цисты Metchnikovellidae с несколькими отдельностями внутри. Наконец, во многих эндопаразитических амебах, инфузориях (*Nyctotherus*, *Entodiniomorpha*) констатированы грибки из рода *Sphaerita*.

Микроскопидии, по видимому, мало разборчивы в выборе хозяев, так как отдельные представители их, кроме паразитических Protozoa, были найдены в паренхиме или желточниках сосальщиков (*Nosema legeri* в *Oymnophallus somateriae* и др.), ленточных глист (в паренхиме и гонадах *Taenia bacillaris*, *Moniezia expansa* и др.) и нематод *Oosema mystacis* в гонадах *Ascaris mystax* из кошки, *Thelohania reniformis* в *Prutospirura muris* из мыши, рис. 156). При этом интересно, что в данных случаях дело не может идти о случайном заражении глиста микроспоридиями, встречающимися у его хозяина, так как, например, млекопитающие (кошка, мышь) никогда не служат хозяевами микроспоридий. Среди эктопаразитов микроспоридии (*Nosema pulicis*, *N. ctenocephali*) встречены в некоторых блохах.

Иногда гиперпаразитами паразитических червей могут быть и жгутиконосцы. Так, Гюннинен и Вихтерман (Hunnineii and Wichtermann, 1938) нашли, что кишечный жгутиконосец морских угрей *Hexamihis* очень часто (в 20 из 35 вскрытых рыб) может быть встречен в матке, яйцеводах и яйцах сосальщика *Deropristis inflata*, иногда до 20 штук в одном яйце.

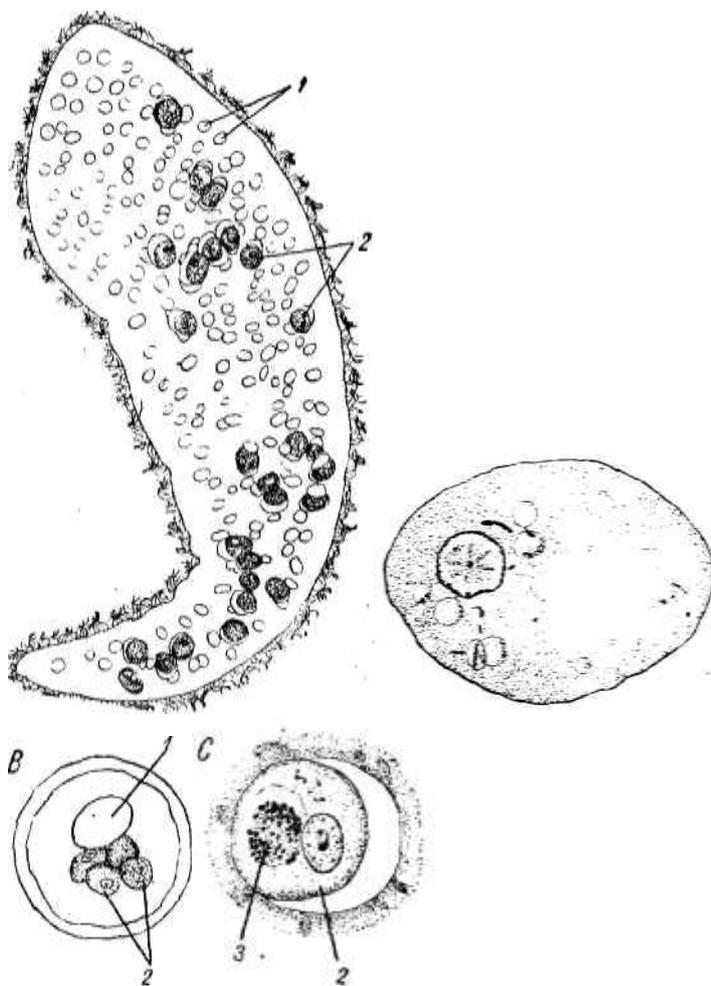


Рис. 153. Паразитические амёбы в теле опалины *Cepedea longa*.
1 — ядра инфузории; 2 - Паразитические амёбы (по С т а б л е р у и Чей).

Рис. 154. А — *Etidamoeba ranarum*, паразитирующая в опалинах, с ядром и заглоченными бактериями; В — циста *Cepedea* с ядром в четырьмя амёбами; С — амёбы, паразитирующие внутри опалины *Zellenella* с ядром и паразитирующим в амёбе грибом *Sphaerita* (3).
1 — ядра *Cepedea* 2 — паразитические амёбы (по С т а о л е р у и Чен).

Особенно интересный случай представляет жгутиконосец *Histornonas meleagridis*, паразитирующий в кишечнике кур и индеек, где совместно с ним нередко попадает нематода *Hderakis gallmae*. Грей билль и Смит (G г а у- and Smith, 1920) указывают, что данный жгутиконосец не только может паразитировать в нематоде, но и нередко проникает в яйца *Helerakis*. Выводимые вместе с яйцекрементами яйца могут служить источником заражения не только нематодами, но и жгутиконосцами. Между тем инвазия *Historponas* приводит к тяжелым и даже смертельным заболеваниям птицы.

Гораздо реже, чем одноклеточные, гиперпаразитами являются черви. Имеются лишь сведения, что в некоторых сосальщиках и ленточных глистах были обнару-

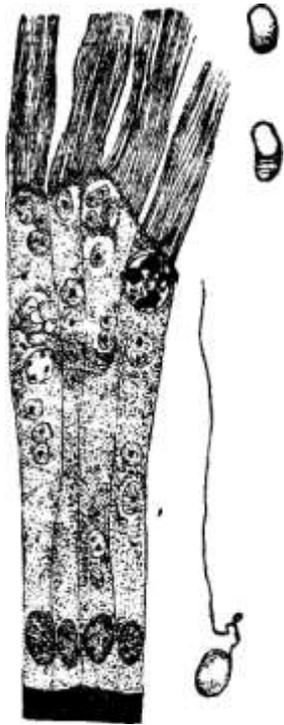


Рис. 156. Микроспоридия *The-
lohania reniformis* гиперпаразит
нематоды *Protospirwa muris*.

Налево четыре клетки кишечного эпителия *Protospirura* с разными стадиями развития *Thelohania* внутри них. Направо—три споры *Thelohania*, нижняя с выстреленной стрекательной нитью (по Кудо и Тедерингтон).

жены круглые черви или личинки цестод. Быть может следует отнести к гиперпаразитам и моногенетических сосальщиков *Udonella*, которые часто прикрепляются своим присасывательным диском к *Calig'idae* (рис. 55), живущим на жабрах морских рыб. Таким же способом трематода *Cyclobothrium* живет на равноногом рачке *Meinertia*, эктопаразите морских рыб. Кроме того, довольно много имеется случаев паразитирования личинок в различных эктопаразитах. Нередко эти эктопаразиты даже являются связующим передаточным звеном личинок глист их окончательным хозяевам. Напомним, хотя бы, пример тыквовидного цепня (*Dipt/Helium caninum*) собаки, цистицеркоиды которого живут в собачьей блохе (*Ctenocephalus canis*) и во власоеде (*Trichwdectes cams*).

Довольно много гиперпаразитов среди раков, причем они живут на других раках, паразитирующих часто в свою очередь на более круп-

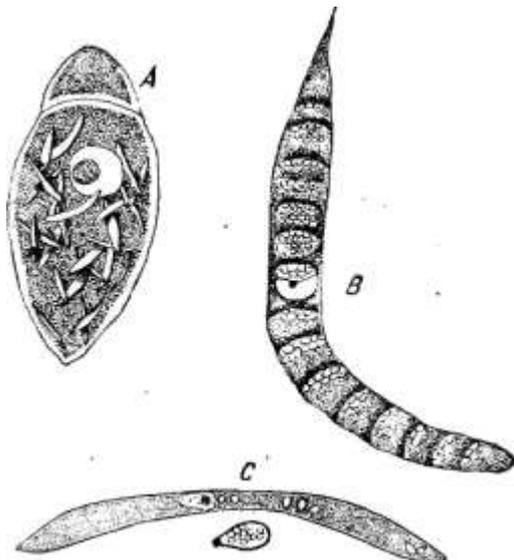


Рис. 155. Metchnikovellidae, паразитирующие внутри различных грегариин.

А — *Sycia inopinata*, набитая спорами Metchnikovellidae; В — *Selenidium* с Metchnikovellidae; С — *Caulleryella mesnili* внутри, грегарины *Selenidium* и рядом спора *Caulleryella* в более крупном масштабе. (А и В — из Рейхенова, С — по Догелю).

ных ракообразных, в таких случаях получается как бы трехэтажное наложение трех видов различных Crustacea. Такого рода комплекс образуют упоминавшиеся ранее представители Liriopsidae (Isopoda), например *Danalia curvata* (стр. 130), сосущие саккулину (*Sacculina*), которая сидит на брюшке краба *Inachus*. Некоторые Cabiropsidae из Isopoda поселяются на других Isopoda, а именно на Vopyridae (*Cabirops* на *Vopyrus*, *Gnomoniscus* на *Podascon*), паразитирующих в жаберной полости Crustacea Decapoda.

По G i a r d, на пелагическом рачке *Erythrops* (рис. 157) живет паразитная изопода *Aspidophryxus*, а под задней частью тела последней нередко можно видеть прицепившегося веслоногого рачка *Aspidoecia normani*.

Однако больше всего сверхпаразитов, а также и хозяев сверхпаразитов в классе насекомых. Очень многие наездники, откладываяющие свои яйца или личинок в других насекомых, сами становятся жертвой наездников или тахин. Вопрос о гиперпаразитах приобрел в прикладной энтомологии большое значение. Дело в том, что особый биологический метод борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений заключается в массовом искусственном разведении паразитов вредителей и в выпускании этих паразитов (главным образом, наездников) на волю, где они своим усиленным размножением ставят преграду чрезмерному размножению вредителя. В обширной имеющейся по этому вопросу литературе приводится длинный ряд данных об удачной борьбе при помощи наездников с насекомыми — вредителями сельскохозяйственных культур.

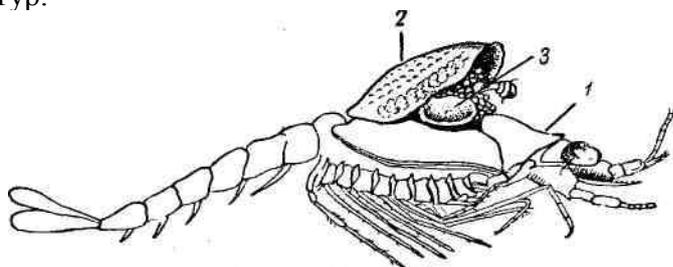


Рис. 157. Рачок *Erythrops* (Schizopoda) (1) с паразитическим ракообразным *Aspidophryxus* (Isopoda) на нем; *Aspidophryxus* (2) носят на себе гиперпаразитического рачка (3) — *Aspidoecia normani* (по Ж в а р у).

В этой борьбе с вредителями сверхпаразиты могут приводить к самым нежелательным последствиям, сводя к нулю эффект мероприятий по борьбе с вредителем. Насколько полезен первичный паразит, истребляющий вредителя, настолько вредоносен вторичный паразит, уничтожающий первичного. Поэтому, вводя для борьбы с каким-нибудь вредителем культур его паразитов, энтомологи в настоящее время обращают усиленное внимание на то, как бы вместе с паразитами не пустить в круговорот природы и их гиперпаразитов, которые на самом деле подлежат преследованию и уничтожению со стороны человека. Между тем, отношения паразитов и гиперпаразитов порой столь сложны, что могут приводить к самым серьезным в практическом смысле ошибкам. Для иллюстрации достаточно вспомнить путаницу, возникшую в США в связи с ввозом в штаты наездника *Monodontomerus aereus* (рис. 231). Этот наездник был ввезен для борьбы с непарным шелкопрядом и златогузкой. Наездник был разведен в специальной энтомологической лаборатории и выпущен на свободу на местах, пострадавших от вредителей. Однако веко после этого опытный энтомолог А ш м и д (A s h m e a d) начал утверждать, что *Monodontomerus* является вторичным паразитом и, как таковой, подлежит истреблению. Было отдано распоряжение беспощадно уничтожать всех выводящихся наездников этого вида. Лишь через несколько лет была доказана ошибочность утверждения А ш м и д а, после чего снова приступили к разведению *Monodontomerus*.

Многие из наездников, паразитирующих в насекомых-вредителях, подвергаются нападению со стороны нескольких различных видов вторичных паразитов. Так, известный паразит капустной белянки, наездник *Apanteles glomeratus*, страдает приблизительно от 20 гиперпаразитов, самыми важными из которых, по данным Фор (F a u g e), являются *Tetrastichus rapo*, *Dibrachys bouvheanus* и *Eemiteks fulvipes*. Насколько сильно бывает влияние этих вторичных паразитов, можно видеть на примере другого *Apanteles*, *Julmpes* паразита непарного шелкопряда. Будучи в Европе очень эффективным истребителем шелкопряда, в Америке *A. fulvipes* не дает желаемых результатов. Помимо других причин, мешающих распространению этого наездника в США, важным препятствием к его разведению оказались вторичные паразиты. Действительно, из 5 456 коконов *Apanteles* при обследовании 2573 оказались заражены гиперпаразитами.

Для иллюстрации гиперпаразитизма мы даем прежде всего (рис. 158) двух (из приблизительно двадцати) паразитов кукурузного мотылька (*Pyrausta niUnhllis*), а именно *Angitia pimctoria* и *Limneria*. С каждым из них связано по несколько гиперпаразитов, наиболее обыкновенные из которых и представлены на рисунке. На схематичном рис. 159 представлены но М е й е р у круг паразитов лугового мотылька и часть их гиперпаразитов.

Гиперпаразиты могут жить ив паразитах, относящихся к другому отряду насекомых: наездник *Tapinogalus pulchella* развивается в паразитической мухе-тахине *Exorista lobeliae*, а наездник *Ixodiphagus* даже на клеще *Ixodes ricinus* (рис. 160).

Вопрос о гиперпаразитизме у насекомых усложняется еще тем, что на гиперпаразите, или вторичном паразите, иногда паразитирует третичный паразит, деятельность которого является полезной, так как он, истребляя вторичного паразита, тем самым способствует сохранению первичного паразита, уничтожающего вредителей. Бывают случаи, когда дело доходит до гиперпаразитизма в четвертой

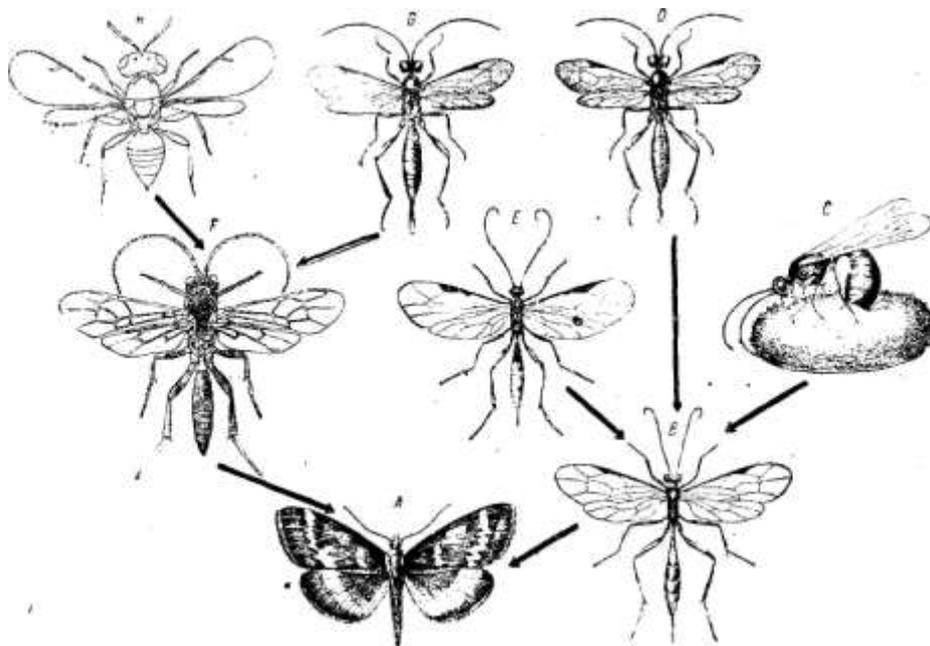


Рис. 168. Некоторые из паразитов кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis*) и их гиперпаразиты. А — *Pyrausta nubilalis*; В — наездник *Limneria*, один вид которого паразитирует в *Pyrausta*; С — наездник *Hemiteles*, гиперпаразитирующий в *Limneria*; D — наездник *Pimpla*, некоторые виды которого гиперпаразитируют в *Limneria*; E — наездник *Mesochorus*, некоторые виды которого гиперпаразитируют в *Limneria*; F — наездник *Angitia punctoria*, паразитирующий в *Pyrausta*; G — наездник *Pimpla*, гиперпаразит *Angitia*; В — наездник *Eupterornalus nidulans*, гиперпаразит *Angitia* (оригинал; составлен по ряду авторов).

степени. Впрочем, паразитизм третьей или четвертой степени не носит такого правильного характера, как простой гиперпаразитизм. Так, например, в совке *Phag/oleellus* С и ль в е с т р и (*Silvestri*) нашел 20 видов паразитов, из которых только один являлся исключительно первичным паразитом (*Ageniaspi-fuscicvllis*). Семь других видов были исключительно вторичными паразитами. Прочие могли быть как первичными, так и вторичными паразитами, без разбора, а многие из видов при случае могли становиться и паразитами третьего или четвертого порядка. Вообще у третичных паразитов наблюдается малая разборчивости по отношению к объекту их нападений.

Помимо гиперпаразитизма у паразитических насекомых часто встречается явление, называемое синпаразитизмом, или сопаразитизмом, когда в одну особь хозяина помещают свои яйца или личинок несколько рази видов паразитов. В таком случае эти паразиты конкурируют друг с другом и гут оказывать друг на друга более или менее вредоносное влияние. Разбирая отношения между такими одновременными паразитами одного хозяина, Ш т е л ь в ; (*Stellwag*) признает возможность одного из следующих случаев:

I Один из паразитов остается в живых, другой — погибает: 1) раньше вылупившаяся личинка уничтожает свою соперницу; 2) один из паразитов выеывает гибель хозяина, а следовательно, — и другого паразита. II. Как паразит, так и сопаразит остаются в живых.

III. Оба паразита гибнут в результате смерти хозяина, вызванной чрезмерным истощением.

Как примеры сопаразитизма, можно привести личинок наездников *Aphidius* и *Aphelinus*, попадающихся в одном и том же экземпляре тли. При этом присут-

требуется другая терминология. Так, Мейер, Холодковский и др. называют гиперпаразитов просто вторичными паразитами, а сопаразитов обозначают названием сверхпаразитов, или сулерпаразитов. Мы предпочитаем применяемое Бишофом (Bischoff) обозначение «сопаразиты», так как это более правильно отражает отношения между обоими одновременными паразитами: часто бывает трудно сказать, кто из двух паразитов одной особи хозяина является первоначальным, а кто сверхпаразитом.

Среди других групп животных паразитизм третьего порядка встречается редко. В амёбах, которые, как указывалось ранее (см. стр. 187), паразитируют в опалинах лягушек, иногда наблюдается заражение грибом *Sphucrita*.

Интересно, что такие чисто наземные животные, как наездники, иногда приспособляются к паразитированию в водных насекомых. Так, *Hemiteles biannulatus* нападает сначала в качестве эктопаразита, а позднее внедряется в тело хозяина личинок ручейников. В ручейниках же паразитирует *Agriotypus armatus*, спускающийся при откладке яиц на 10 и более минут в воду. Некоторые Braconidae паразитируют в минирующих водяные растения личинках *Iydrellia*. Разные виды *Prestwichia* (рис. 161) живут в яйцах самых разнообразных водяных насекомых»

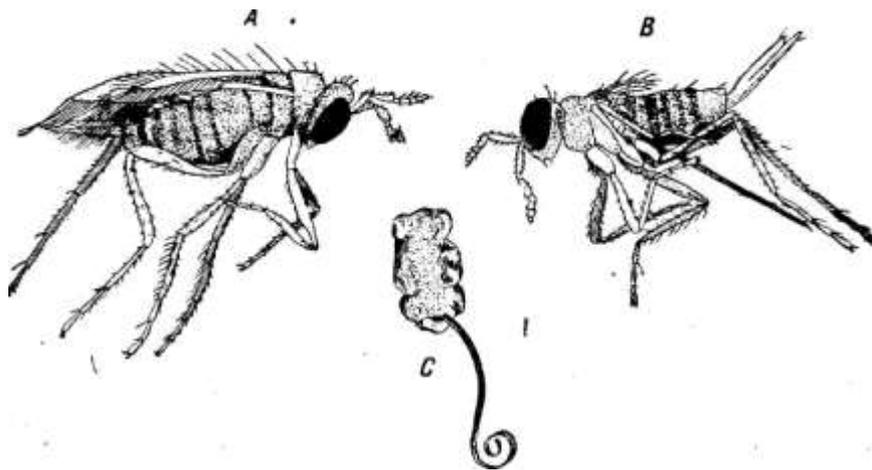


Рис. 161. А и В — водные наездники *Prestwichia aqvatica*: крылатая самка (А) и самка с рудиментарными крыльями (В); С — кокон ручейника с выдающейся наружу дыхательной лентой наездника *Agriotypus* (Ж. иф по Р и м с к о м у-К о р с а к о в у, С — из Бишопа).

Наконец, *Anagrus* и *Caraphractus* развиваются в яйцах стрекоз, плавунцов и водяных клопов. При откладке яиц и при вылуплении из кокона эти наездники приходят в непосредственное соприкосновение с водой. Несмотря на приспособление к новой среде обитания (вода), все эти паразиты водяных насекомых испытывают крайне мало специальных изменений в строении.

По отношению к эндопаразитарным стадиям их развития это вполне понятно, ибо они находятся в таких же условиях существования как и паразиты наземных животных, т. е. внутри хозяина. Только у *Agriotypus* (рис. 161) готовая к окукливанию в чехлике ручейника личинка изготавливает при окукливании на крышечке чехлика своего хозяина из пряжи длинную тонкую ленту, в ячейках которой содержатся пузыри воздуха. Эта лента имеет какое-то важное значение для дыхания, так как при отрезании ее наездник не заканчивает развития. Зато взрослые водные наездники не показывают особых изменений, хотя, например, крылья находят у них совершенно особое употребление. А именно при погружении в воду они работают крыльями, как веслами. У *Prestwichia* крылья могут частично исчезать, и в таких случаях этот наездник гребет по воде при помощи ног.

ГЛАВА XIII

ОСОБЕННОСТИ СИМБИОТИЧЕСКИХ И ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ У ОБЩЕСТВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

Вокруг жилья человека, как известного притягательного центра, собирается большая категория весьма различных животных, которые находят себе в ближайшем соседстве человека пристанище и пропитание. Их называют *синантропными* формами и к числу их относится такой разнохарактерный конгломерат, как крысы, мыши, голуби, воробьи, ласточки, домовые пауки, мокрицы и целая армия насекомых (тараканы, сверчки, различные виды мух, клопы, блохи и т. д.).

Совершенно такое же притягательное действие оказывают на мелких животных и сложные постройки общественных насекомых, т. е. термитов, ос, шмелей, пчел и муравьев. Особенно важную роль играют при этом термитники и муравейники, извиленные, глубоко идущие лабиринты ходов которых обещают пришельцам просторное помещение, всегда ровную температуру, достаточную влажность и избыток пищи, в виде остатков еды хозяев, трупов хозяев, да и самих хозяев с их многочисленным потомством.

Вследствие всего этого гнезда общественных насекомых являются ареной, на которой сталкиваются и часто сживаются вместе самые разнообразные организмы и устанавливаются между этими организмами и хозяевами гнезд самые разнообразные взаимоотношения. В результате же взаимоотношений возникают различные, притом иногда тончайшие приспособления как со стороны посторонних поселенцев к хозяевам, так, в гораздо меньшей мере, и со стороны хозяев к их поселенцам.

Вышеупомянутые взаимоотношения носят все оттенки от симбиоза и симбиоза до паразитизма и хищничества с целым рядом неуловимых переходов и с многими совершенно оригинальными биологическими особенностями, почему эти отношения и заслуживают рассмотрения в отдельной главе.

Всю совокупность гостей и посетителей гнезд общественных насекомых обозначают термином *симфилов*, а в частности, гостей гнезд жалоносных пчелиных называют мелиттофилами, гнезд термитов — термитофилами и гнезд муравьев — мирмекофилами. Общее число известных в настоящее время симфилов превышает уже 3000 видов, в том числе более 2000 мирмекофилов, около 1000 термитофилов и сравнительно небольшое количество мелиттофилов.

Состав симфильной фауны весьма разнохарактерен. Главным образом, это различные насекомые (более 95%), а также небольшое число пауков, мокриц и других животных. Среди симфильных насекомых сильно преобладают жуки и двукрылые.

Для того, чтобы ввести известный порядок в эту армию симфилов, один из известнейших исследователей симфилии, В а с м а н н (W a s s m a n n) принял следующие главные категории их, взяв за критерий характер их отношений к хозяевам гнезд:

1. Синэхтры, или хищники, т. е. виды, питающиеся общественными насекомыми ИЛИ их молодью; испытывают преследования со стороны хозяев.

2. Синойки, или комменсалы и подбиратели остатков; присутствие их игнорируется или безразлично выносятся хозяевами.

3. Симфилы, или гости, установившие известные «дружественные отношения» с хозяевами и выработавшие в своем теле специальные приспособления, привлекательные для хозяев.

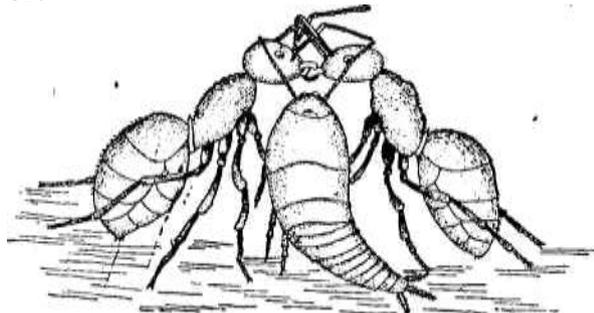


Рис. 162. Бескрылое насекомое *Atelura formicaria* за подхватыванием капельки пищи, отрываемой одним рабочим муравьем *Lasius mixtus* другому (из У и л е р а).

4. Паразиты, внутренние и наружные.

Ввиду исключительного обилия и разнообразия материала ограничимся лишь немногими примерами, взятыми из разных категорий. Наиболее частыми представителями *синэхтров*, или хищников, являются у муравьев и термитов небольшие жучки из семейства Staphylinidae с короткими, неполными надкрыльями и длинным, гибким брюшком. Они скрываются в наименее посещаемых галереях гнезда, избегают хозяев и питаются молодью муравьев или больными, ослабевшими взрослыми муравьями. Такие же хищные жуки, например из рода *Quedius*, встречаются и в гнездах ос (*Vespa*) и шмелей.

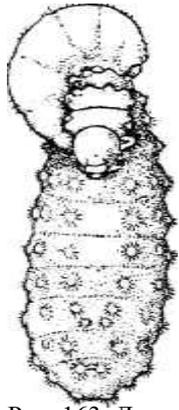


Рис. 163. Личинка мухи *Metopina*, обвившаяся вокруг шеи личинки муравья *Pachycondyla* и питающаяся кормом, предлагаемым последней (из У и л е р а).

Вторая категория *индифферентных синойков* представлена у муравьев весьма широко распространенными подурами из родов *Cyphodeira*, *Atelura* (рис. 162), белой подземной мокрицей *Platyarthrus*, личинками мух Phoridae и Syrphidae. Среди последних интересна личинка *Microdon*, которая питается выброшенными из нижнеротового кармана муравьев «пищевыми комочками», т. е. отбросами пищи хозяев. Впрочем, некоторые из личинок мух переходят к эксплуатации хозяев в большей или меньшей мере. Так, личинка мухи *Metopina* в Техасе пользуется привычкой муравьев *Pachycondyla* класть их личинкам пищевой комочек на особый подротовой валик в виде подноса. Наклоняя голову на брюшную сторону, личинка муравья постепенно поедает с подноса пищу. Личинка *Metopina* обвивает своим телом шею личинки муравья, в виде воротника и, высовывая головной конец вперед, участвует в трапезе личинки хозяина (рис. 163). Личинки муравья и мухи окукляются почти одновременно и одновременно же выходят из куколок. В этом примере синойк переходит уже в роль комменсала, потребляя часть пищи хозяина. Наконец, есть целая группа синойков, которые часто облизывают поверхность тела хозяев, или соскребают с нее какие-то выделения и эксудаты. Таковы мелкие, почти слепые сверчки *Myrmecophila*, тараканчики *Attaphila* и др. Эти формы приближаются уже к категории симфилов, хотя польза, извлекаемая из них муравьями, пока не установлена.

Далее, наконец, следует серия *истинных симфилов*, у которых с муравьями установились тесные мутуалистические отношения. Соответственно с этим у симфилов большей частью возникают определенные морфологические адаптации защитного свойства, причем слово «защитный» мы понимаем в широком смысле. С одной стороны, это свойства или признаки, имеющие прямое защитное значение (плотный хитин, вооружение из упругих щетинок и т. п.), с другой стороны, это признаки и свойства, делающие симфилов приятными для хозяев, и обеспечивающие им легкий и полный прием в общину муравьев или термитов.

У о р р е н (W a g g e r, 1919) принимает несколько типов приспособлений последнего рода. Это или выделение симфилом приятного для хозяев запаха (без соответственных морфологических приспособлений), или образование на теле специальных кожных выростов, выделяющих ароматические или приятные на вкус вещества; или, наконец, образование на некоторых местах тела пучков ярких желтых волосков, которые охотно облизываются хозяевами. Кроме того, у целого ряда термитофилов развивается явление физиогатрии, о котором будет сказано ниже.

Во всех отношениях между симфилами и их хозяевами красной нитью проходит одна черта, отличающая симфилию от примеров типичного симбиоза. Обычный симбиоз заключается в попарном сожителстве; даже если симбионтов много, то во всяком случае каждый мелкий симбионт составляет по отдельности пару со своим хозяином. У симфилов ни один из них не вступает в прочную связь с определенной особью вида хозяина, а живет с целой общиной особей, обслуживая любого члена из гнезда хозяев приятными выделениями и получая услуги также от любой особи хозяина. Поэтому симфилия есть категория особого, общественного симбиоза.

Дадим теперь несколько примеров симфилии.

Наиболее распространены из симфилов муравьев жуки семейств Clavigeridae, Paussidae, Histeridae и трибы Lomechusini. У первых двух семейств покровы приобретают особый маслянистый характер, а на теле развиваются железы с приятными для муравьев эфирными выделениями. Над этими железами вырастают густые пучки волосков, которые охотно облизываются муравьями. Наконец, усики этих жучков испытывают слияние члеников и становятся булавовидными и компактными. Ими жуки ощупывают хозяев, и они же служат муравьям чем-то вроде рукоятки, за которую муравьи перетаскивают своих симфилов, при надобности, с места на место.

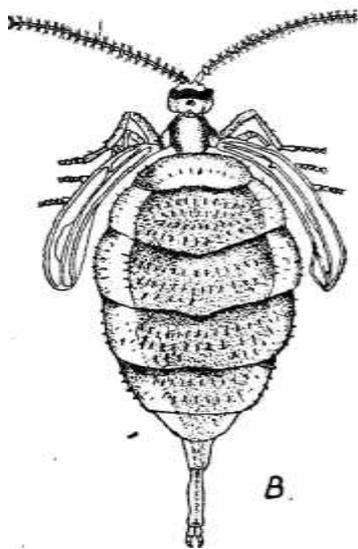
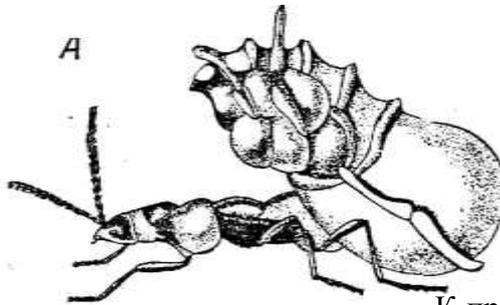
Особый интерес представляют Lomechusini, небольшие жучки из сем. Staphylinidae. Взрослые *Lomechusa* живут в гнездах *Formica sanguinea* и снабжены приятными для муравьев золотистыми брюшными волосками. Голодные *Lomechusa* трогают муравьев своими усиками, и те в ответ отгрызают им пищу из подглоточного кармана. До сих пор все идет к

обоюдному удовольствию, но дело принимает иной оборот, когда появляются на свет мало-подвижные, но хищные личинки *Lomechusa*. Они поедают в большом количестве личинок муравьев. Муравьи не реагируют на это из-за того, что личинки жука, провидимому, производят маслянистые выделения, высоко ценимые муравьями. Мало того, муравьи, судя по всему, предпочитают личинок жука своим собственным и ухаживают за ними, как за своими.

Вследствие этой ненормальности нередко личинки *Lomechusa* уничтожают большую часть потомства муравьев, и вся дальнейшая жизнь муравейника принимает совершенно ненормальный ход, приводящий иногда всю колонию к гибели. Таким образом по свойствам взрослой стадии, *Lomechusa* есть безобидный симфил-коммен^ал, по свойствам же личинки—это безжалостный синэхтр.

Некоторые группы термитофилов испытывают прогрессирующее в ряде видов разбухание брюшка, или явление *физиогастрии*. Особенно оно выражено у многих симфильных Staphylinidae. Их гибкое брюшко утолщается во много раз, загибается на спинную сторону жука и прикрывает его сверху целиком, так, что животное теряет всякое сходство с науками (рис. 164, Л). У многих симфильных Staphylinidae по бокам брюшка развиваются 2—3 пары длинных кожных отростков для выиотевания приятных термитам веществ. Термиты таскают своих симфилов и заботятся о них. Сходная с вышеописанной физиогастрия вырабатывается и у других термитофильных насекомых, например, у нескольких мух (*Termitoxenia*, *Termitomyiawp.*, (рис. 164, В), у симфильных личинок жукелицы *Glyptus punctulatus*. Личинки вышеупомянутых мух питаются, повидимому, яйцами термитов, взрослых питают хозяева.»

Как видно, большинство симфилов муравьев и термитов на известной стадии развития питается молодью хозяев. Та же тенденция наблюдается и у личинок крупных мух *Volucella*, паразитирующих в гнездах ос и шмелей, хотя эти личинки поедают лишь мертвых или больных хозяев. *Volucella* интересны тем, что некоторые виды этого рода, воспитывающие личинок в гнездах шмелей, обнаруживают большую цветовую изменчивость, причем отдельные разности их связаны с гнездами тех видов шмелей, которые наиболее близки им по окраске (Г а б р и ч е в с к и й , 1926). Это совпадение считается одним из хороших примеров мимикрии.



Скажем в заключение несколько слов о происхождении симфилии и связанных с нею приспособлений в организации и поведении симфилов. Рассматривая этот вопрос, следует помнить, что эволюция симфилов шла под знаком двух процессов: приучения к подземному образу жизни в темноте и адаптации не столько к строению, сколько к инстинктам хозяев. Первый фактор привел к ряду изменений в строении, параллельных для многих из симфилов с одной стороны, и вместе с тем общих и для хозяев, которые ведут тот же образ жизни (особенно для термитов).

К признакам такого характера можно отнести слабую окрасченность некоторых симфилов (сверчки, тараканы, многие личинки симфилов), а также термитов и потомства общественных перепончатокрылых. Другой признак — слабое развитие глаз у Paussidae и Clavigeridae, многих термитофильных мух, слепой мухи из ульев пчел (*Brauh cueca*) и у Strepsiptera, у слепых сверчков и др. С другой стороны, глаза редуцированы более или менее сильно у термитов и у некоторых муравьев. Темнота и слабое развитие глаз влияют на усиление других чувств в противовес чувству зрения (осязание, обоняние), в ответ на что в качестве опознавательных и привлекающих знаков развиваются эксудаторы симфилов. Интересно, что у личинок некоторых муравьев (*Pachysibia*) развиваются на теле эксудативные кожные отростки совершенно такой же формы, как у замечательного жука термитофила *Sfyirachtha* (из Staphylinidae). К признакам подземного образа жизни относится и редукция крыльев, слабая у Staphylinidae, сильная или почти полная у многих симфильных мух, полная у рабочих термитов и муравьев.

Рис. 164. Л — термитофильная физиогастрическая стафилинида *Spimchtha eurymedusa* из Ю. Америки, вид сбоку; В — физиогастрия у двукрылого *Termitomastus leptoprodus* из Бразилии и Аргентины (из У и л е р а).

Наконец, в какой-то связи с жизнью в подземных гнездах находится и удивительное явление физиогастрии. По крайней мере мы находим его не только у многочисленных указанных выше симфилов, но и у царицы термитов, у яйцекладущих самок *Anergates* и некоторых других муравьев, у медоносных особей муравьев *Myrmecocystus*, *Camponotus inflatus* и многих других. Такое сближение в строении между хозяевами и симфилами пред-

ставляет собою весьма интересный момент. Этот момент конвергенции облегчает нередко наблюдаемую мимикрию формы тела симфилов по отношению к их хозяевам (некоторые симфильные пауки, клопы и др.).

Но еще большее значение в развитии симфилов имела адаптация их к инстинкт там хозяев. А среди инстинктов муравьев и термитов имеются такие, которые очень облегчают возникновение симфилии. На первом плане стоят в этом смысле трофические отношения между разными особями и фазами развития хозяев. Эти отношения можно в известной мере сопоставить с взаимосвязью между особями в колониях животных образующихся посредством бесполого размножения, например, у гидроидных полипов, кораллов. Целесообразное питание такой колонии достигается тем постоянным пищевым обменом между разными особями колонии, который легко осуществляется, благодаря непосредственной пространственной связи между особями. Гнездо общественных насекомых представляет собой тоже колонию особей, действующих совместно и координированно, но не имеющих пространственной связи. Между тем, эта связь необходима для координированное™ действий членов колонии, необходима и в регулирующем и в трофическом отношениях. Для координации поступков служит так называемый «язык» общественных насекомых, состоящий из тактильных (антенны), зрительных, иногда звуковых сигналов и ощущений; для трофического регулирования выработался обмен пищей между особями колонии, или по терминологии Уиллера (Wheeler, 1918) — трофаллакис. В своей более простой форме трофаллакеис состоит в обмене полуобработанной или вполне обработанной пищей между взрослыми особями колоний, главным образом, рабочими. Для этой цели у муравьев существует особое выпячивание начальной части кишки, в которой накапливается пищевой комочек. Этот комочек отрывается рабочими муравьями по сигналу со стороны их голодных сотоварищей и скармливается им изо рта. в рот; в этом роде трофаллакиса обмен Езаимен и равноценен. У термитов имеется таков же обмен, но совершаемый посредством слизывания жидкой пищи, выпускаемой одними особями через порошницу, другими термитами. Отсюда можно перейти к одностороннему питанию {теми же способами) личинок общественных насекомых взрослыми рабочими особями. Который из этих инстинктов возник раньше — сказать трудно, но весьма вероятно, что именно второй, т. е. инстинкт заботы о потомстве. Однако, вышеупомянутое одностороннее питание во многих случаях на самом деле является, проводимому, взаимным обменом. В самом деле, у многих ос, а также и у муравьев, замечено, что личинки во время кормления их рабочими выпускают секрет слюнных желез, который жадно слизывается их кормилицами. Вся разница между трофаллакисом у взрослых заключается в данных случаях лишь в том, что взаимный обмен неравноценен. Личинки получают в большом количестве абсолютно необходимую для их роста пищу, тогда как кормилицы пользуются от личинок лишь крайне малыми дозами «приятного» для них вещества. Отсюда один шаг до выработки личинками специальных приспособлений (эксудаторных придатков), служащих для выделения привлекательных для их кормилиц, т. е. взрослых насекомых, веществ, что мы и находим у ряда личинок муравьев в ясно выраженной степени (*Pachysima* и др.). Связав только что изложенные нами процессы с явлением симфилии и симфилами, мы получаем весьма стройную картину. Симфила, изменяясь во многих отношениях морфологически под влиянием подземного образа жизни, начинают вместе с тем испытывать и изменение в своих инстинктах под влиянием общения с хозяевами. Сначала они подхватывают обломки передаваемых муравьями друг другу пищевых комочков во время акта кормления, т. е. как бы участвуют в последнем со стороны; при дальнейшем приспособлении и развитии эксудаторных органов, симфил начинает играть роль как бы личинки хозяина, которая вознаграждает кормилицу за пищу приятными выделениями своего тела.

Приведенный нами последовательный ряд рассуждений позволяет себе представить, как постепенно складывались порою сложные отношения между симфилами и их хозяевами. Эволюция симфилии в таком аспекте вполне объяснима с позиций дарвинизма и естественного отбора. Другое толкование возникновения симфилии, защищавшееся упорно Басманном и пытавшееся объяснить симфилию наличием у общественных насекомых каких-то особых «симфильных инстинктов» и «дружественного отбора», инстинктом «услужливости» и рядом дружих спекулятивных измышлений, мы оставляем без обсуждения. Васманн был

прекрасным наблюдателем фактов, но его теоретические рассуждения чересчур грешат телеологичностью.

Общественный, или социальный, паразитизм отчасти представляет собою перенесение явлений синойкии и симфилии на общественных насекомых, отчасти вносит целый ряд новых моментов. Под общественным паразитизмом подразумевают поселение одних общественных насекомых в колониях других с целью того или иного эксплуатации этих последних. Таким образом, в этом явлении роль симфилов или синэктров принимает на себя не отдельная особь какого-нибудь животного как в предыдущем случае, но целая колония. Социальный паразитизм развился в пределах отряда перепончатокрылых, причем и, «паразиты» и хозяева большей частью родственны друг другу, иногда относятся даже к одному и тому же роду. В таких случаях сходство строения и нравов у обоих сожительствующих общин представляет им возможность вступить друг с другом

в особенно

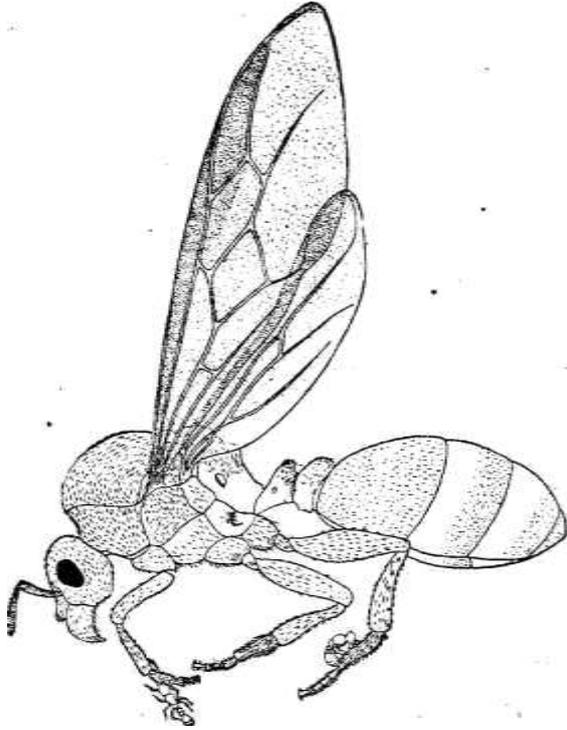


Рис. 165. Крылатая королева муравья *Carebara vidua*, несущая миниатюрных рабочих, прицепившихся к волоскам ее ног (из У и л е р а,).

интимные взаимоотношения. Эти отношения крайне оригинальны и по многим чертам сильно отличаются от разных форм типичного паразитизма. Больше всего хорошо изученных примеров социального паразитизма известно среди муравьев. У них же легче прослеживается и генезис этого явления.

Исходным этапом является образование «*сложных гнезд*» (по терминологии В а о м а н-н а). Многие виды муравьев строят гнезда в самом тесном соседстве и сообщении, но все же сохраняют индивидуальность обеих колоний и отдельно воспитывают каждый свое поколение. Сюда относятся многочисленные случаи поселения малорослых муравьев-воришек в подземных гнездах гораздо более крупных видов муравьев или, гораздо реже, термитов. Муравьи-воришки строят узкие ходы в стенах широких галерей своих соседей. Через такие же узкие соединительные ходы муравьи-воришки проникают в гнездо соседей и пожирают их потомство, спасаясь в случае опасности в своих узких, а потому недоступных для соседей ходах. Муравьи-воришки выращивают крупных самцов и самок, но рабочие их всегда остаются крайне мелкими. Особенно замечателен среди них род *Carebara*, встречающийся в больших термитниках. Рабочие этого рода слепые, беловатого цвета и в тысячи раз мельче своих самцов и самок. Самки, провидимому, неспособны к личному выращиванию своего потомства, а потому самка на своем брачном полете г всегда сопровождается двумя-тремя миниатюрными рабочими, прицепившимися к ее ножкам (рис. 165). Они сопровождают самку внутрь избранного ею термитника и выращивают первую партию рабочих из отложенных самкой яиц.

В рассмотренной нами категории случаев мы имеем, очевидно, развитие явления хищничества, имеющее место у одной колонии за счет другой, т. е. колонии хозяев. *Carebara* иллюстрирует, кроме того, явление форезии (см. стр. 70), осуществляемое в пределах одного и того же вида.

Следующая категория обнимает собою ряд примеров *парабиоза* (в смысле Ф Ф р е л я, 1898), т. е. более или менее ясно выраженного взаимного или одностороннего покровительства. *Crematogaster parabiatica* и *Camponotus femoratus* из Гвианы строят на деревьях совместное шаровидное гнездо из глины. При этом *Crematogaster* заселяет лишь периферические слои шара, бросаясь на защиту его при поверхностных повреждениях. *Camponotus*, напротив, поселяется ближе к центру гнезда и выходит густыми массами на защиту его при глубоких повреждениях шара. Потомство обоих видов воспитывается ими раздельно. Здесь перед нами картина мутуализма, или взаимничества.

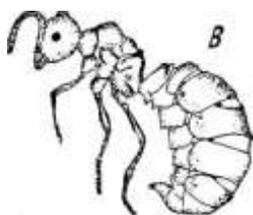
Гораздо более односторонней выгода сожительства становится в случаях *ксенодиоза*, при которых мы ясно различаем в сложном гнезде колонию гостей от колонии хозяев. Так, мелкий европейский муравей *Formicoxenus nitidulus* живет в муравейниках *Formica pratensis*. *Formicoxenus* сохранил способность питаться самостоятельно сахаром, погибшими личинками муравьев и т. п., но охотно пользуется хозяевами для выпрашивания у них кормежки отрыгнутой рабочими *Formica* пищей. В этом случае перед нами более или менее типичная общественная симфилия.

Более запутанные отношения возникают, когда мы от рассмотренных нами примеров сложных гнезд переходим к другому типу сожительства, а именно к «смешанным колониям», в которых потомство обоих видов сожителей воспитывается совместно. В основу образования смешанных колоний лег «рабовладельческий инстинкт», а этот инстинкт, в свою очередь, возник на почве хищничества. Действительно, многие виды муравьев во время фуражировки нападают на гнезда других муравьев, похищают их личинок и куколок и затем пожирают их. При изобилии пищи некоторая часть чужих куколок иногда успевает вылупиться в гнезде хищников, и в таком случае вышедшие чужаки принимаются в число членов колонии: по мнению некоторых исследователей, они приобрели запах гнезда.

Как сложились такого рода отношения показывает, прежде всего, пример европейского красного муравья, *Formica sanguinea*, поселяющегося в колониях широко распространенного и многочисленного родственного ему вида, *Formica fusca*. Дело начинается с того, что оплодотворенная самка *F. sanguinea* утрачивает способность самостоятельно основывать новую колонию. Поэтому после своего брачного вылета она либо проникает в одну из колоний своего собственного вида, либо вторгается в гнезда *F. fusca*. Там самка *F. sanguinea* захватывает большое число куколок *F. fusca*, собирает их в одном месте и охраняет их до выхода из куколки взрослых рабочих. Рабочие из собранных самкой чужих куколок относятся к ней как к собственной царице, кормят ее и воспитывают ее потомство, которое она с этой поры начинает производить.

Рабочие, получившиеся из яиц самки *F. sanguinea*, помимо работы в сложившейся из двух видов смешанной колонии, проявляют хищнический инстинкт, совершая набеги на соседние гнезда *F. fusca* и утаскивая оттуда к себе в гнездо куколок. В отличие от поведения типичных хищников в данном случае, однако, чужие куколки не поедаются, а воспитываются вместе с собственными куколками *F. sanguinea*. В результате, посредством периодических набегов, количество *F. fusca* поддерживается на известном уровне, и колония сохраняет смешанный характер. Рабочие *F. fusca* участвуют в равной мере с таковыми *F. sanguinea* во всех работах по гнезду и получили название «рабов», хотя, может быть, правильнее было бы именовать их более нейтральным названием «вспомогательных» муравьев. Случай с *F. sanguinea* особенно интересен тем, что часть колоний их со временем прекращает набеги на *F. fusca*, очищается от чужаков и принимает вполне самостоятельный характер. Это ясно показывает, что данный вид еще не утратил способности к самостоятельному существованию и что его своеобразные привычки возникли лишь на почве беспомощности оплодотворенных самок *F. sanguinea* в деле основания колонии.

Гораздо сильнее, до крайности, до абсурда доведен «рабовладельческий» инстинкт у знаменитых муравьев-амазонок (*Polyergus rufescens*), эксплуатирующих тот же самый широко распространенный вид *Formica fusca*. Последовательные фазы образования смешанной колонии таковы же, как в предыдущем случае, но выходящие из яиц царицы *P. rufescens* рабочие обладают такими длинными, саблевидными челюстями, что утрачивают способность не только работать, но даже самостоятельно принимать пищу. Кормят их отрыгиванием только рабочие завоеванного гнезда, т. е. *F. fusca*, и в отсутствие их колония амазонок вымирает, даже при изобилии пищи в гнезде. Отсюда, естественно, что приобретение новых рабочих вида *F. fusca* становится для *P. rufescens* делом жизни и смерти. Поэтому набеги за новыми куколками *F. fusca* здесь не прекращаются и смешанный состав колонии становится постоянным. Муравьи-амазонки находятся, как видно, в пол-



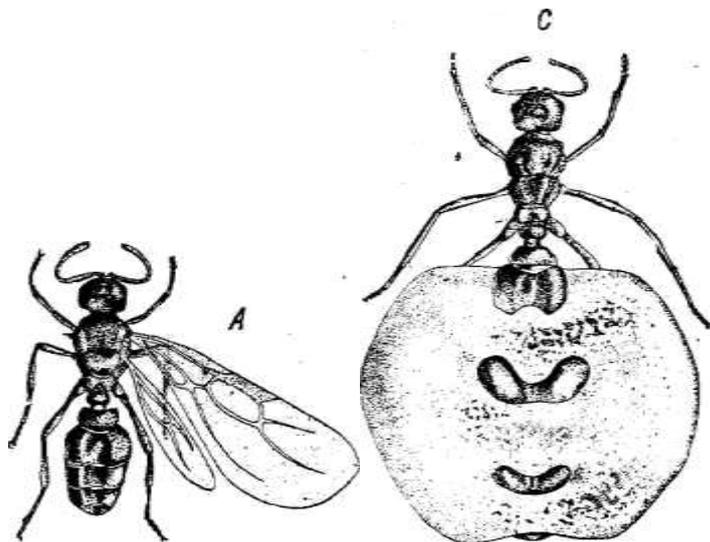


Рис. 166. Муравьи *Anergates atratulus*.

А — молодая королева; В — бескрылый, куколкообразный самец; С — старая, кладущая яйца царица с раздувшимся брюшком (из У и л е р а).

ной трофической зависимости от своих «рабов», и в этом смысле напоминают отношения, существующие между паразитом и его хозяином.

Но крайняя степень *общественного паразитизма* достигается муравьями из рода *Anergates* и несколькими (свыше десятка) другими близкими ему родами. Все эти формы характеризуются тем, что в связи с полным переходом их на иждивение других муравьев, каста рабочих становится для данной группы родов излишней и утрачивается ими, так что из яиц царицы получаются только половые особи, т. е. самцы и самки. *Anergates* живет в колониях муравьев *Tetramorium*. Крылатая самка *Anergates* проникает в гнездо *Tetramorium*, рабочие которых принимают ее как свою собственную царицу, свою же царицу через некоторое время убивают. Между тем самка *Anergates* сбрасывает крылья, а брюшко ее страшно раздувается от переполнения яйцами, напоминая брюшко царицы термитов (рис. 166). Яйца, отложенные самкой, дают половых особей обоего пола, из которых самцы бескрылы и не покидают муравейник. Вследствие этого спаривание происходит всегда лишь между братьями и сестрами. Жизнь колонии продолжается лишь до тех пор, пока не умрут от старости рабочие *Tetramorium*.

В биологии *Anergates* имеется целый ряд интересных моментов. Во-первых, он становится полным и постоянным паразитом, утратившим всякую самостоятельность. Следствием этого является прежде всего полная утрата касты рабочих т. е. чрезвычайное уменьшение общего числа особей вида при сохранении того же количества шансов на выживание, ибо фактически, единственными продолжательницами вида являются лишь оплодотворяемые самки. Другим следствием утраты рабочих будет то, что *Anergates*, в сущности, является не общественным, а одиночным паразитом, наподобие какого-нибудь симфила. Наконец, хочется обратить внимание на еще два обстоятельства. С одной стороны, все исследователи констатируют крайнюю редкость *Anergates* и подобных ему родов. Швейцарский ученый Ф о р е л ь за 40 лет работы над муравьями всего несколько раз нашел колонии *Anergates*. В Англии этот род был найден всего раз. Северо-американский гнэргатный род *Epoecus* был открыт лишь однажды. С другой стороны, многие аз анэргатных родов обнаруживают физиогастрию оплодотворенной самки вследствие переполнения яйцами, т. е. усиленного размножения ее. Напрашиваются Ява вывода. Чрезмерная по сравнению с другими муравьями продукция яиц вызвана переходом к паразитизму и является примером закона большого числа яиц у паразитов. Редкость нахождения при усиленном размножении говорит в пользу того, что период отыскивания оплодотворенной самкой *Anergates* подходящего гнезда *Tetramorium* связан с какими-то трудностями и опасностями. Мы думаем, что далеко не все самки *Anergates* так радушно принимаются рабочими *Tetramorium*, как это описывают. Может быть, например радужный прием оказывается лишь в тех гнездах, где собственная царица почему либо ослабила кладку яиц или проявляет какую-нибудь ненормальность. Кроме того, возможно, что самки *Anergates* забираются без разбора в гнезда разных видов муравьев, но у большинства их (кроме *Tetramorium*) встречаются враждебно и убиваются.

Утрата самцами *Anergates* крыльев есть следствие перехода к полному паразитизму, направленное к уменьшению числа случайностей, могущих оставить известный процент самок неоплодотворенными: оплодотворение происходит тут же в гнезде.

Жалоносные Нумепортера содержат очень много паразитических видов. Так, по П о п о - в у (1945) из 705 родов и подродов надсемейства пчелиных 111, т. е. , 15,6%, являются паразитическими. Среди 18 семейств, относящихся к данному надсемейству, 10 содержат в себе паразитов. При этом паразитами в одних семействах являются лишь отдельные виды одного рода, или несколько родов, или даже все семейство целиком. Однако общественных паразитов

среди них мало. Из трех семейств общественных пчел (Bombidae, Apidae u Meliponidae) мы общественных паразитов встречаем лишь среди шмелей, да и то в виде единственного рода шмелей-кукушек (*Psithyrus*). В надсемействе осиных семейство общественных ос (*Yespidae*) тоже содержит всего два паразитических вида из рода *Vespa* (*V. aus-triaca* и *V. arctica*).

По характеру паразитизма все эти формы стоят приблизительно на одном уровне с *Anergates* из муравьев, или, вернее, с *Wheeleriella*, который отличается от *Anergates* лишь тем, что самцы не утрачивают крыльев и сохраняют нормальный вид.

Подобно *Anergates*, и шмель-кукушка (*Psithyrus*) утрачивает касту рабочих, так что возвращается до известной степени к состоянию одиночных пчел. Оплодотворенная самка *Psithyrus* зимует и весной проникает в молодую колонию *Bomhas*, где с некоторым трудом так сказать удочеряется рабочими. Шмелиная царица большей частью убивается самкой *Psithyrus* и последняя, уничтожая яйца шмеля, откладывает свои собственные, которые в конечном счете воспитываются рабочими шмелями. Таково же, провидимому, и поведение обоих паразитических видов *Vespa*.

Несмотря на то, что жалоносные не дают нам каких-нибудь новых по сравнению с муравьями типов социального паразитизма, биология и морфология паразитических пчелиных содержит много интересных моментов, касающихся возникновения паразитизма и связанных с этим адаптации.

Прежде всего все паразитические пчелиные как одиночные, так и общественные испытывают более или менее сильную редукцию собирательного аппарата, (рис. 167, 168) легко объяснимую как результат утраты инстинкта собирания пыльцы. У пчел, собирающих об ножку, суживается голень и первый членик лапки с его щеточкой; у пчел, собирающих пыльцу на брюшке, атрофируются брюшные собирательные волоски, да и вообще волосистой покров тела, способствующий собиранию пыльцы, как у тех, так и у других, очень ослабляется. Альтен (А 11 е п, 1910) отмечает, что головной мозг паразитических пчел, в частности такие важные ассоциативные центры, как грибовидные тела, развит слабее, чем у не паразитических видов.

Наряду с указанными регрессивными изменениями у паразитических пчелиных наблюдаются, однако, и прогрессивные адаптации в строении паразитов, особенно у их самок, которые и ведут паразитический образ жизни. Жвалы у паразитов заостряются, т. е. вместо мирной работы приспособляются к нападению и защите; усиление челюстных мышц тоже говорит о более агрессивном характере паразитов. Утолщение хитиновых покровов тела дает паразитическим пчелиным оборонительный панцирь, а более мощное жало представляет наступательное оружие в борьбе с самкой пчелы хозяина. Имеются и другие признаки адаптивного характера.

В частности, у единственного среди общественных пчелиных паразитического рода *Psithyrus* ослабление общего волосистого покрова относительно мало вы-

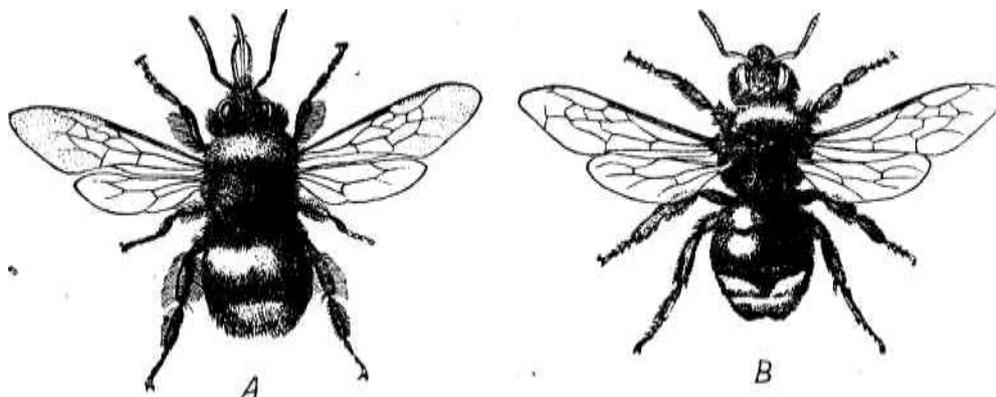


Рис. 167. Общий вид: А — шмеля (*Bombus lurorum*) и В — *Psithyrus vestalis*. Обращает на себя внимание гораздо более сильное развитие волосков у шмеля (дз Шарпа).

ражено, но это происходит в связи с тем, что шмели-кукушки паразитируют в гнездах таких густо-волосистых хозяев как шмели. Какова же только что указанная связь. После пышного развития учения о мимикрии, как защитном средстве в борьбе за существование, густую волосистость шмелей-кукушек на первый взгляд естественнее всего казалось бы объяснять миметическим приспособлением строения паразита к таковому Дрзьяна. Это толкование казалось еще более естественным оттого, что *Psithyrus* очень походят на *Bombus* и по своей окраске, состоящей из широких поперечных полос разного цвета. При этом было замечено, что различным цветовым вариациям видов шмелей отвечают и соответственные цветовые различия видов *Psithyrus*. Так, мрачному, черно-рыжему *Bombus lapidarius lapidarius* отвечает такой же *Psithyrus rupestris rupestris*, а более светлому, имеющему, кроме красной, две палевых поперечных полосы, *B. lapidarius decipiens* отвечает такой же *P. rupestris siculus*. Наконец, в то же миметическое кольцо очень удобно входили и крупные, мохнатые мухи *VoluceUa*, откладывающие яйца в гнезда шмелей; там их личинки питаются воском ячеек, пыльцой, а так-

же поврежденными или умершими личинками шмелей (здоровых личинок мухи не трогают). У мух *Volucella* наблюдается точно такое же соответствие окраски с окраской посещаемых ею шмелей. Так, черно-рыжий *B. lapidarius lapidarius* служит моделью для черно-рыжей раэности *Volucella bombylans*, а покрытая белым опушением в передней половине тела встречается в гнездах кавказских шмелей (*B. eriophorus*), у которых белый цвет на теле тоже доминирует.

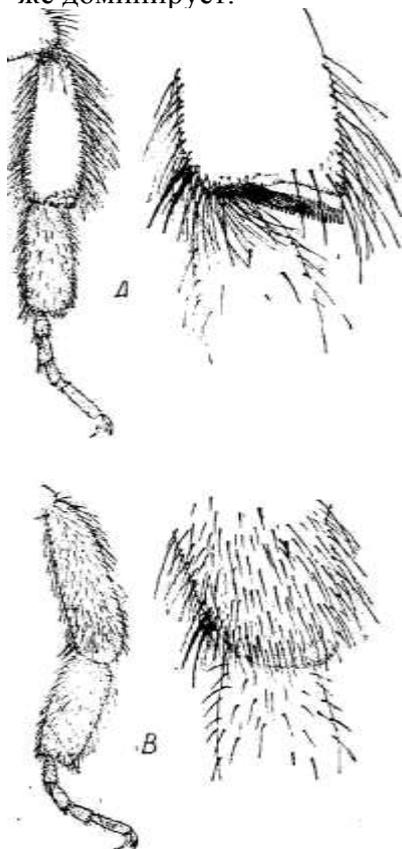


Рис. 168. Изображения строения задней ноги шмеля (А) и *Psithyrus* (В) для показа редукции собирательного аппарата ноги у *Psithyrus* (оригинал).

Несмотря на всю соблазнительность миметического объяснения вышеприведенных и притом очень многочисленных случаев сходства *Psithyrus* с *Bombus* новые и более подробные исследования заставляют пересмотреть этот вопрос и дать несколько иное толкование. А именно, в настоящее время морфологическое сходство *Psithyrus* с *Bombus*, чрезвычайно большое и идущее гораздо дальше, чем одни совпадения в окраске, рассматривается как доказательство сравнительно недавнего происхождения рода *Psithyrus* от рода *Bombus*, и притом так, что различные виды *Psithyrus* могли даже отщепиться каждый самостоятельно от различных видов *Bombus*. Возможность к подобному отщеплению дается, провидимому, некоторыми явлениями в биологии рода *Bombus*. Дело в том, что некоторые виды шмелей сами обнаруживают известные наклонности к «паразитированию». Так, самки *B. terrestris*, снабженного немного более мощным жалом, чем *B. lucorum*, склонны проникать в гнезда последнего вида. Там они убивают наряду с *B. lucorum* и заставляют рабочих выращивать производимое ими потомство. Иначе говоря, *B. terrestris*, не оставив еще привычки строить собственные гнезда, иногда завладевает гнездами близкого вида и ведет себя вполне наподобие шмеля-кукушки.

У ряда видов шмелей самки нападают на гнезда, основанные другими самками того же вида, убивают законную владелицу и становятся на ее место. Так, С л а д е н (S laden, 1899) находил весной в гнездах наряду с живой царицей несколько убитых самок того же вида. Причины этого явления могут заключаться в том, что самки-разбойницы могли не найти удобного для основания собственного гнезда места, или затянули момент — устройства гнезда, между тем, как созревание яичников настоятельно гонит их к откладке яиц, которую они и должны совершить в чужом гнезде.

Во всяком случае результатом этого является по терминологии П о п о в а (1945) «внутривидовой паразитизм» (случай С л а д е н а), носящий факультативный и временный характер. Такой же факультативный, но между видовой паразитизм мы отметили выше в случае с *B. terrestris* и *B. lucorum*, тогда как *Psirus* паразитизм, очевидно, принял характер обязательного (облигатного) и постоянного явления. Итак, основой выработки шмелей-кукушек был первоначально внутривидовой паразитизм, повлекший за собой расщепление внутри вида и постепенную внутривидовую дивергенцию

вида на самок с нормальным строительным и собирательным инстинктом и на самок-разбойниц. Дальнейшая дивергенция инстинктов и структуры повела к возникновению паразитических родов, вроде *Psithyrus*.

Но, если *Psithyrus* в недавнем прошлом выработались от шмелей, то и сходство окраски их с шмелями не представляет ничего неожиданного и не требует объяснения при посредстве явления мимикрии. Кроме того, ряд авторов и в особенности Г а б р и ч е в с к и й (1926) обращают внимание на то обстоятельство, что в определенных местностях и географических условиях не только шмели, шмели-кукушки и *Volucella*, но и ряд других мух из разных семейств имеют тенденцию принимать окраску определенных тонов. Лучшим примером этого служит горная альпийская зона Европы. Там шмелиные и целый ряд мух обнаруживают сильное развитие седого или белого опушения на теле, в виде широких белых полос.

Для США Г а б р и ч е в с к и й отмечает, что в восточных штатах преобладает у шмелиных и мух комбинация черных задних брюшных сегментов со светло-желтым остальным телом и т. п. Таким образом, создается впечатление, что сходство в окраске между многими перепончатокрылыми и мухами является скорее результатом конвергенции под влиянием одинаковых климатических, почвенных, атмосферных и других условий, чем проявлением мимикрии. Это нечто вроде того преобладания определенных типов окраски у бабочек и некоторых других насекомых, которое наблюдалось некогда Б э т е о м в разных точках по течению Амазонки и которое О. Фогт (1911) назвал явлением районной конвергенции.

Возвращаясь к вопросу о возникновении паразитизма в надсемействе пчелиных, следует сказать, что оно протекало и во всех семействах одиночных пчел под тем же знаком, как у *Psithyrus*. По современным воззрениям (П о п о в, 1945) паразитизм у жалоносных Hymenoptera неоднократно возникал в пределах не только отдельных семейств, но и родов, групп видов и даже, возможно, видов, первоначально через посредство внутривидового паразитизма. Такая особенность впервые, хотя и не в полном масштабе, была отмечена Г. М ю л л е р о м (1871), почему П о п о в и предлагает называть ее «правилом Мюллера». Действительно, в настоящее время можно (W h e e l e r, 1919, П о п о в, 1945) для большинства родов Aculeata с значительной уверенностью установить в пределах того же семейства тот род, из которого они произошли. Только целиком паразитическое семейство Nomadidae, искусственность которого очевидна, содержит формы, тяготеющие к семействам Anthophoridae и Panurgidae. Однако Nomadidae столь сильно дивергировали от своих родоначальников, что должны были быть выделены в особое семейство. Часть их паразитирует специально на родах, относящихся к другим более молодым семействам (например, на Andrenidae), не являющихся их первоначальными хозяевами.

Итак, характерной чертой эволюции пчелиных, как группы, является независимое возникновение паразитических форм, связанных филогенетически со своими хозяевами, в пределах разных, порою очень мелких (род, группа видов, даже вид) систематических единиц данного надсемейства. Подобное же явление, но в значительно меньшем масштабе, имело место и в надсемействе осиных.

На предыдущих страницах мы затронули далеко не все особенности взаимоотношений между сожителями общественных и некоторых одиночных насекомых и их хозяевами. Однако, и того, что мы рассмотрели, вполне достаточно для показания безграничного разнообразия и необычайной оригинальности этих особенностей. Одного проникновенного исследования указанных взаимоотношений достаточно для создания особой отрасли энтомологии.

ЧАСТЬ III ПАРАЗИ ОФАУНА И СРЕДА

В настоящей части нашей книги мы намерены рассмотреть зависимость паразитофауны животного, взятой в целом, от окружающей ее среды. Как в экологии можно различать изучение экологических отношений одного какого-нибудь вида от синэкологии, рассматривающей сложные и запутанные взаимоотношения со средой членом целого биоценоза, так и в паразитологии можно по отдельности разбирать закономерности отношений между каким-нибудь видом паразита и его хозяином и условия, управляющие развитием всей паразитофауны того или иного животного, взятой в целом. Это вытекает из самого понятия о паразитах, как о животных, средой обитания которых являются другие организмы. Раз это так, то совокупность паразитов, обитающих в одном каком-либо хозяине, представляет собой своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику. Изучая эту динамику паразитоценозов, по терминологии П а в л о в с к о г о, мы должны, однако, учитывать одно весьма существенное обстоятельство. Средой обитания паразитов является не только сам хозяин, но и внешняя среда, окружающая этого хозяина. Особенно ясно это видно на

эктопаразитах водных животных, которые непосредственно зависят и от температуры и от гидрохимических особенностей внешней среды. Вот почему, говоря о паразитах, приходится по отношению к ним различать двоякую среду обитания (Павловский, 1934). Средой первого порядка является их непосредственное место обитания, т. е. хозяин. Но, кроме того, паразиты многими прочными нитями связаны и с внешней средой, окружающей самого хозяина, которую можно назвать средой второго порядка. Это необычайно ярко сказывается, например, на особенностях паразитофауны хозяев, ведущих наземный или водный образ жизни. Очень многие особенности распространения паразитов водных животных совершенно иные, чем паразитов животных сухопутных, целый ряд паразитов встречается либо только у водных, либо лишь у наземных хозяев и т. д.

Вот почему в содержании этой части будет рассматриваться зависимость паразитофауны как от среды первого, так и от среды второго порядка. Иными словами, ту же задачу можно определить как изучение зависимости паразитофауны, взятой в целом, от изменений внешних условий, окружающей хозяина, и от изменений физиологического состояния самого хозяина (т. е. среды первого порядка).

Материал по данной части в значительной мере добыт трудами нашей школы, лабораторией Ленинградского университета, которая занимается решением вышеупомянутой задачи уже в течение нескольких лет.

ГЛАВА XIV

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОТ ВОЗРАСТА ЖИВОТНОГО-ХОЗЯИНА И ОТ СЕЗОНА ГОДА

Зависимость паразитофауны от возраста животного-хозяина

Первым и весьма важным фактором, действующим на состав паразитофауны животного, является возраст хозяина. Изучение паразитологии человека ясно показывает, что появление многих паразитов приурочено к определенному возрасту. Новорожденные обыкновенно свободны от паразитов, младенцы, питающиеся исключительно молоком, не имеют кишечных паразитов и т. д. По отношению к животным в последнее время в этом отношении накопилось тоже значительное количество фактов.

Прежде всего, мы имеем по данному вопросу ряд отдельных, эмпирически накопленных данных. Так, например, если мы возьмем всех млекопитающих, то у них весь внутриутробный период жизни остается, как правило, забронированным от большинства паразитов (всех червей, всех эктопаразитов и т. д.). Мало того, для многих паразитов млекопитающих, особенно для паразитов кишечника, хозяева остаются недоступными и во весь период исключительного питания детеныша молоком матери. Это прекрасно видно на целой группе инфузорий *Ophryoscolecidae*, которые в огромных количествах населяют рубец и сетку взрослых жвачных животных. Достаточно сказать, что, по вычислению некоторых авторов, на каждые 5 л содержимого рубца рогатого скота приходится по весу около 1 кг вышеназванных инфузорий. Между тем молодые телята и ягнята за все то время, пока кормятся только молоком матери, совершенно свободны от *Ophryoscolecidae*. Стоит им начать питаться травой или сеном, и в их желудке уже через несколько дней показываются *Ophryoscolecidae*.

Количество паразитов, проникающих в тело млекопитающего во внутриутробном периоде его существования, невелико. Очень немногие паразиты умеют преодолеть барьер между телом матери и зародышем, создаваемый плацентой. Таким способом может происходить инфекция плода малярийным плазмодием, трипанозомами (описаны случаи заражения как человека, так и животных), пироплазмами, не говоря уже о спирохетах сифилиса, возвратного тифа. Помимо простейших и некоторые черви могут проникать через плаценту в зародыша, как это установлено для *Ancylostomum duodenale*, собачьих аскарид, *Schistosomum* и др. Известны случаи находок печеночных двуусток в желчных ходах печени неродившихся ягнят, пузырей эхинококка у зародышей человека и т. д.

Такого рода заражение называется конгенитальным и притом плацентарным. Другого рода конгенитальное заражение представляют случаи герминативной, или трансовариальной, инфекции, когда паразит проникает внутри хозяина в оплодотворенное яйцо и, таким образом, сопровождает плод уже с первых стадий дробления яйца. Подобный способ заражения известен, как мы уже ранее говорили, для пироплазм., например для *Babesia bigemina* рогатого скота в клеще *Ixodes ricinus*. Попадая в кишечник самки клеща, пироплазмы затем пробираются в яичники самки, в отдельные яйцевые клетки, так что выходящие из отложенных клещом яиц личинки уже несут в себе *Babesia*.

Итак, имеется несколько видов паразитов, которые проникают в тело хозяина очень рано. Далее известны многие паразиты, инвазия которыми характерна лишь для молодых стадий хозяина, и которые, подобно «детским болезням», должны считаться паразитами детского возраста хозяина. Так, *Ascaridia lineata* может паразитировать только в кишечнике цыплят, у взрослых же кур, если даже они никогда не были заражены этой нематодой, *Ascaridia*, по опытам Геррика и Аккерта (Иеггиски и Акерт), быстро погибает. То же, до известной степени, но данным Рэнсома (Ransom), наблюдается и в отношении паразита дыхательных путей птиц, *Syngamus trachea*, а *Trypanosoma* встречаются почти всегда у молодых* крыс. Наконец, у насекомых очень часто заражаются только личинки или даже яйца, причем заболевание не продолжается на имагинальный возраст, вследствие гибели зараженной молодежи под влиянием паразита.

С другой стороны, имеются инфекции, характерные для более или менее зрелого возраста. *Trypanosoma equiperdum*, передающаяся во время полового акта, не может, конечно, проникать в

организм, не достигший половой зрелости или уже вышедший из периода функционирования полового аппарата. Грегарина *Diplo-dina gmiadipertha* начинает заражать голотурию *Cucumaria*, в гонадах которой она живет, провидимому, начиная с наступления половой зрелости голотурии. Наконец, мы увидим, что некоторые миксоспоридии начинают заражать рыб лишь при достижении последними половой зрелости. Эхинококк поражает людей преимущественно в возрасте от 20 до 40 лет, хотя известны случаи внутриутробного заражения эхинококком человеческого плода от матери.

Таковы отрывочные данные, имеющиеся относительно повозрастного распространения отдельных видов паразитов. Посмотрим теперь, какие результаты дает повозрастный анализ всей паразитофауны того или иного животного хозяина.

Для того, чтобы судить о влиянии на паразитофауну именно возраста, а не какого-либо иного фактора, удобнее всего пользоваться такими хозяевами, которые живут достаточно долго и притом все время в одинаковых условиях, и возраст которых можно легко определить. Этим требованиям лучше всего отвечают пресноводные, непроходные рыбы, особенно живущие в хорошо обособленных небольших водоемах. В настоящее время в этом направлении обработан уже целый ряд рыб: щука (Горбунова, 1936), плотва (Горбунова, 1936), хариус (Дубнин, 1936), окунь [Быховская (Павловская), 1940], форель (Петрушевский), карп и карась (Столяров, 1936). Последние три вида изучались в культурном состоянии при выращивании в прудах, - остальные же в диких водоемах.

Горбунова при исследовании щуки, и плотвы установила следующие группировки их паразитов.

1. Паразиты, не зависящие в своем распространении от возраста хозяина. Из 18 часто встречающихся у щуки паразитов к этой категории относятся 6, т. е. 33,3%.

2. Паразиты, убывающие в числе с возрастом хозяина. Сюда относится у щуки всего два вида, т. е. 11,1%. Типичным представителем данной группы является лишь ленточный глист *Proteocephalus cerpnae*, распределение которого по щукам разного возраста таково:

Такая закономерность распространения объясняется, повидимому, тем, что в первые месяцы своей жизни щука питается преимущественно планктоном, в котором находятся промежуточные хозяева *Proteocephalus* — веслоногие рачки. Другой паразит данной категории, слизистый споровик *Henneguya ouperda* часто встречается в трехлетнем возрасте, после чего заражение им постепенно снижается.

3. Паразиты, возрастающие в числе с возрастом хозяина. Таких форм у щуки оказалось 10, т. е. 55,6%. Из подсчета видно, что данная категория паразитов безусловно доминирует над прочими. Усиление инвазии прекрасно выражается не только в экстенсивности, но и в интенсивности инвазии, как это можно видеть для ряда форм данной категории из прилагаемой таблицы 1. Для *Myxidium lieberkuhni* интенсивность не показана, так как у простейших число особей паразитов, имеющих в хозяине, установить невозможно. Кроме отдельных случайных несогласованностей (например, у трехлетних щук инвазия *Rhaphidascaris*, очевидно, имела, во была почему-либо пропущена), цифры таблицы прекрасно выражают постепенное заселение хозяина паразитами, параллельно увеличению его возраста.

Таблица

Увеличение экстенсивности (в проц.) и интенсивности (в абсолютном числе особей паразитов на одну особь хозяина) инвазии щук разного возраста

Возраст (в годах)	Паразиты									
	<i>Filaria obturans</i>		<i>Camallanus lacustris</i>		<i>Rhaphidascaris</i>		<i>Diptostomulum clava turn</i>		<i>Trypanosoma</i>	
	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ
сеголетки	0	0	6	1	0	0	53	35	47	2,8
1	0	0	20	1,3	20	2	59	7,4	87	15
2	0	0	20	3,6	0	0	80	26	87	23
3	0	0	26	2,7	46	2,5	86	75	93	54
4	29	1	29	4	44	17	88	44	100	50
5-11	13	2	46	7,3	72	13	86	42	100	139

Возраст (в годах)	паразиты									
	<i>Azygia lucii</i>		<i>Acanihocephalus lucii</i>		<i>Diphyllobothrium latum</i>		<i>Triaenophorus nodulosus</i>		<i>Myxidium lieberkuhni</i>	
	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ	ЭКСТ	ИНТ
сеголетки	0	0	35	2	6	1	0	0	23,5	-
1	20	2,3	7	1	20	4,3	26	4,7	100	-
2	33	2	33	1,2	93	4,7	46	4,4	100	-
3	59	3,5	13	1	100	16	66	4,8	100	-
4	59	8,2	15	1	100	23	85	9,7	100	-
5-11	93	9	40	5,7	100	94	80	12	100	-

Имеется еще один показатель, иллюстрирующий усиление заражений с возрастом хозяина; это учет среднего числа видов паразитов, приходящихся на одну рыбу определенного возраста. Для щуки и плотвы в этом отношении получаются следующие данные:

Возраст (в годах)	Сеголетки	1	2	3	4	5—11
Щука (чисто видов паразитов)	3,4	4,8	—5,8	7,6	8	9,4
Плотва (число видов паразитов)	0,13	1,85	4	4,3	5,3	Не было

Совершенно аналогичные данные получаются в общем и для других исследованных видов рыб. Так, у хариуса, по Д у б и н и н у, число видов паразитов, встречающихся в среднем в одной рыбе, меняется с возрастом следующим образом: у сеголеток на 1 рыбу приходится 1,4 вида, у годовиков 2,6, у двухлеток 2,5, у трехлеток 2,1 и у четырехлеток—2,7. У исследованной в 1933 г. Д о г е л е м и П е т р у ш е в с к и м молоди семги из Сев. Двины те же возрасты имеют соответственно в среднем 1 вид, 1,3 вида, 2,3 вида и 2,7 вида паразитов на 1 рыбу.

То же очень хорошо показал П е т р у ш е в с к и й у культурной форели в прудах, а С т о л я р о в — у карпов. Так, по П е т р у ш е в с к о м у у сеголеток форели в среднем приходится 0,06 видов паразитов на одну особь (т. е. большинство сеголеток совершенно свободно от паразитов), у годовых форелей эта цифра поднимается до 0,4, у двухлетних — до 1,4, а у трехлетних до 2,8 видов паразитов на 1 рыбу.

Таким образом, по отношению к рыбам, удается совершенно отчетливо вывести правило, говорящее о том, что *интенсивность и экстенсивность инвазии в общем увеличиваются с возрастом хозяина.*

Причины этого явления для отдельных видов паразитов различны, но сама закономерность несомненна. В качестве некоторых факторов, влияющих на повышение интенсивности и экстенсивности заражения, намечаются, например, усиление с возрастом прожорливости хозяина и увеличение размеров добычи (которая может служить в качестве промежуточного хозяина паразитов), пожираемой животным. Для эктопаразитов, вероятно, имеет также значение увеличение площади, пригодной для заселения. Например, жабры молодых щук никогда не содержат столько *Ergasilus* и *Tetraonchus*, как жабры старых, крупных рыб. Совершенно естественно увеличение интенсивности заражения такими паразитами, которые живут в хозяине в течение нескольких лет: с каждым годом происходит аккумуляция их в хозяине. Для щуки это легко демонстрируется заражением личинками широкого лентеца. Конечно при оценке подобных случаев надо учитывать и возможность влияния возрастного иммунитета.

Для рыб, кроме вышеуказанного правила, выясняется и другая закономерность. Оказывается, что *раньше всего хозяин большей частью заражается такими паразитами, которые не имеют смены хозяев.* Особенно ясно это видно на молодых угрях (Д о г е л ь, 1936). Когда вошедшие в реки угрята переходят к донному образу жизни и питания, то в первую очередь ими приобретаются такие паразиты: *Trichodina*, *Myxidium giardi*, *Gyrodactylus*, которые не имеют промежуточных хозяев. У молодых угрят процент таких паразитов по отношению ко всей паразитофауне равен 50, у взрослых же угрей — всего 20.

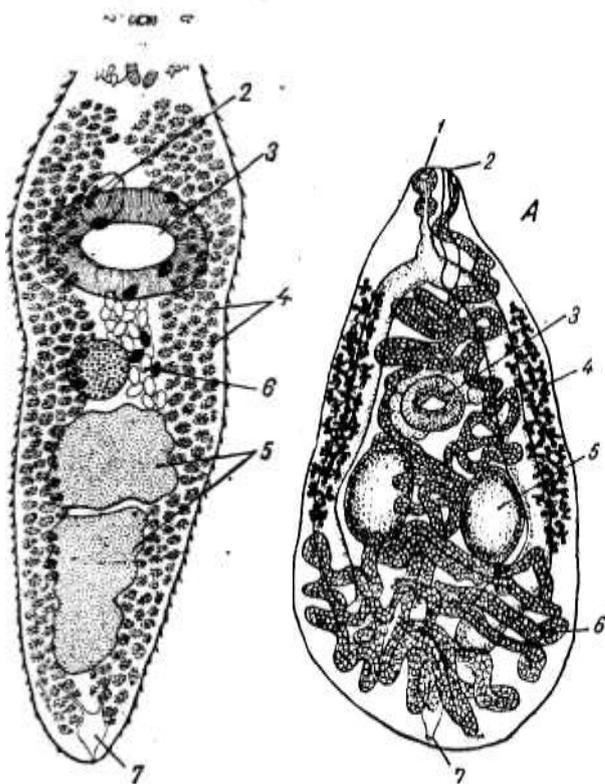


Рис. 169. Сосальщнки, живущие в фабрициевой сумке, т. е. провизорном, птенцовом органе птиц.

A — *Prosthognimus ovatus*; *B* — *Episthmium bursicola*. 1 — ротовая присоска; 2 — половое отверстие; 3 — брюшная присоска; 4 — желточщши; 5 — семенники; 6 — матка; 7 — выделительное отверстие (*A* — из К ю к с н т а л я, *B* — по Д у б и н и н о й).

Правильность сделанного нами ранее заключения о постепенном усилении инвазии доказывается не только на рыбах, но и на других группах хозяев, а именно на птицах и млекопитающих — это есть не частная, а общая закономерность. Для проверки того же правила на птицах требуется брать примеры среди оседлых птиц, для того чтобы к влиянию возраста не примешалось, влияние миграций (молодые перелетные птицы еще ни разу не пределали миграций, тогда как взрослые уже бывали на зимовке в южных широтах). Кроме того, возраст птиц определяется гораздо труднее возраста рыб, а потому у них удается различать только три возрастных категории: гнездовые птенцы, взлетвши, или молодые птицы, и взрослые птицы (выведшиеся в прошлом году или ранее).

Очень показательную картину дают эндопаразиты воробья (Победоносцев, 1940), у которого заражение эндопаразитами наблюдается у 14% птенцов, у 54% молодых и у 80% взрослых птиц.

Наличие у птиц чисто «детских» паразитов, накладывающих совершенно особый отпечаток на паразитофауну птенцов, лучше всего показывают некоторые сосальщнки (*Prosthognimus*, *Episthmium bursicola* различных цапель, рис. 169, и др.), паразитирующие в фабрициевой сумке, т. е. в органе, который исчезает у большинства птиц еще до конца первого года жизни. Вместе с органом птица теряет и соответственных паразитов. Очень удобным объектом изучения возрастных изменений паразитофауны являются, как указывает К и р ш е н б л а т (1938), мышевидные грызуны, которых он исследовал в Закавказье. На основании вскрытия значительного количества особей разного возраста *Microtus socialis*, *Apodemus sylvaticus* и *Mus musculus* (на воле), К и р ш е н б л а т приходит к следующим выводам по отношению к грызунам. Количество видов гельминтов в грызунах увеличивается с возрастом, хотя самые старые полевки (*Microtus*) заражены меньшим количеством глист, чем полевки среднего возраста. Раньше всего в лесных и домашних мышах появляются гельминты, развивающиеся без посредства промежуточных хозяев, а в полевках представители ленточных глист Anoplосcephalidae. С возрастом особенно увеличивается экстенсивность заражения такими гельминтами, продолжительность жизни которых в хозяине сравнительно велика, а также теми видами, для которых сами грызуны являются промежуточными хозяевами. Таким образом, главные положения К и р ш е н б л а т а, касающиеся гельминтов, вполне подтверждают нарисованную нами ранее картину. Однако, возрастные изменения в количестве и в видовом составе эктопаразитов у грызунов отсутствуют. Еще более сильные возрастные изменения паразитофауны должны быть

у хозяев, развитие которых сопровождается сложным метаморфозом, например у травяной лягушки (*Eana t^omporaria*). У этого животного, как и у большинства амфибий, длительность жизни равна нескольким годам, развитие же связано с метаморфозом, а также с многократными сменами местообитания и характера пищи. Водный образ жизни и вегетарианское питание головастика заменяется у молодой ля-

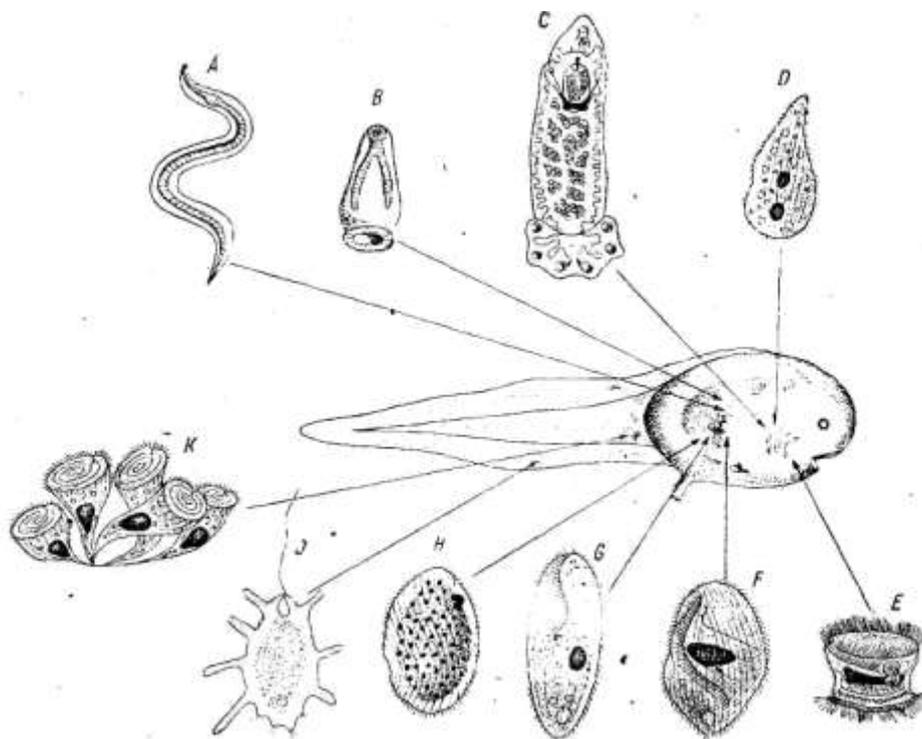


Рис. 170. Диаграмма головастика, окруженного комплексом его наиболее характерных паразитов.

A — *Rhabdias bufonis* (леЛ<ие); B — *Diphdiscus sabclavatus* (кишечник); C — *Polystomum integer*: -*-mum* (жабры); D — *Amphileptus branchiarum* (жабры); E — *Trichodina* (жабры); F — *Хуцтоtherus* (кишечник); G — *Balantidium elongatum* (кишечник); Я — *Opalina ranarum* (кишечник); I — *Mastii* (кожа); K — *Peritricha* gen. sp. (кожа у основания хвоста) (оригинал).

гушки наземной жизнью и животным питанием (насекомыми). В таком виде лягушка даже зимует первый год на суше, второе лето проводит тоже на земле, и-на вторую зиму уходит, провидимому, в воду и только на третью весну приступа, к половому размножению. После этого лягушка проводит лето на земле, зиму, подо льдом, а весной в воде мечет икру. Это разнообразие жизненных условий несомненно должно сильно отражаться на паразитофауне в различные периоды жизни. Не следует, конечно, забывать, что в данном случае на паразитофауну влияет возраст сам по себе, а именно периодическая смена условий существования, эти смены неизбежно отражаются на исследовательском экране в виде возрастных изменений паразитофауны.

Возрастное исследование паразитов *Eana temporaria*, предпринятое Р о г о-зой в Петергофе, не закончено, но успело дать ряд интересных результатов. Прежде всего головастики лягушки несут богатую фауну эктопаразитов .. состоящую, главным образом, из простейших: *Trichodina*, прикрепленные *Perifr Amphileptus branchiarum*, *Mastigina hylae* и др., а также из личинок *Polystntegerrimum* на жабрах головастика (рис. 170). Кроме того, в кишечнике головастика американских лягушек описаны интересные трехжгутиковые жгутиконосцы *Euglenomorpha hegneri* (рис. 171), приспособившиеся к жизни внутри хозяина, по-видимому, лишь благодаря прозрачности последнего. Некоторые из этих видов кажутся хорошо приспособленными к паразитической жизни. Так, некоторые *Peritricha* образуют, богато ветвящиеся колонии исключительно в двух небольших углублениях по бокам основания хвоста около порошицы; очевидно, пищей этим инфузориям служат экскременты головастика. Эта эктофауна, а также и *Euglena-могр*, постепенно уменьшается и исчезает перед концом метаморфоза, т. е. пока животное находится еще в воде, но приняло уже вид молодой лягушки с частично редуцированным хвостом.

Эндопаразиты начинают проникать в головастика только перед концом метаморфоза, кроме инфузорий (*Ovalina* и др.), которые заселяют кишечник головастика значительно раньше. Первыми многоклеточными паразитами головастика являются церкарии сосальщиков *Strigeidae*. Они внедряются в головастика, образуя подкожные или целомические цисты с личинкой типа *Tetracotyle*. Почти в то же время в кишечнике головастика начинают изредка появляться молодые сосальщики *Diplodiscus svbclavatus*, а немногим позже молодые *Rhwbdias bufonis*. Подробный ход развития паразитофауны после метаморфоза еще не разработан окон-

чательно, но отличие ее от населения головастика видно из того, что у взрослой лягушки в Петергофе имеется 7 видов сосальщиков и 5 видов нематод, т. е. паразитофауна взрослого животного несравненно богаче.

Очень ясно и более подробно показаны возрастные отличия гельминтофауны Дубининой у *Rana ridibunda* в дельте Волги, как видно из нижеследующей таблицы 2.

Таблица 2

Возраст лягушки	Число видов паразитов			Всего видов паразитов
	сосальщико	цестоды	нематоды	
Головастики	3	-	1	4
Сеголетки	11	-	4	15
1-годовалые	11	-	4	15
2-годовалые	15	-	5	20
3-годовалые	11	-	5	16
4-годовалые	17	1	7	25
5-годовалые	20	1	7	28

Таким образом, совершенно ясно, что паразитофауна большинства хозяев испытывает ряд закономерных изменений параллельно с возрастом хозяина. Эти изменения могут касаться или только отдельных членов паразитарного комплекса или накладывать отпечаток на общий характер паразитофауны. Изменения могут зависеть от весьма многообразных причин. В одних случаях фактором, вызывающим изменение, являются просто меньшие размеры молоди, не позволяющие селиться в ней крупным паразитам, в других случаях морфологические особенности молодых животных (фабрициева сумка птенцов птиц), в третьих, — какие-нибудь экологические особенности молодого возраста (длительное пребывание в норе или гнезде, иной характер пищи, иная внешняя среда — у головастика травяной лягушки — и т. д.). Но все эти биологические особенности молодых животных, отличающие их от животных более старых возрастов, делают состав паразитофауны в течение жизни животного из стабильного подвижным, постепенно изменяющимся, что мы и постарались показать в данном разделе нашей книги. Среди иностранной литературы вопрос о зависимости паразитофауны от возраста (и размеров) хозяина затрагивается в двух американских работах 1936 и 1937 гг. В первой из них Брандт (Brandt) старается шяснить годичный цикл паразитофауны шести видов североамериканских лягушек. При этом, однако, ларвальный период лягушек автором не исследовался.

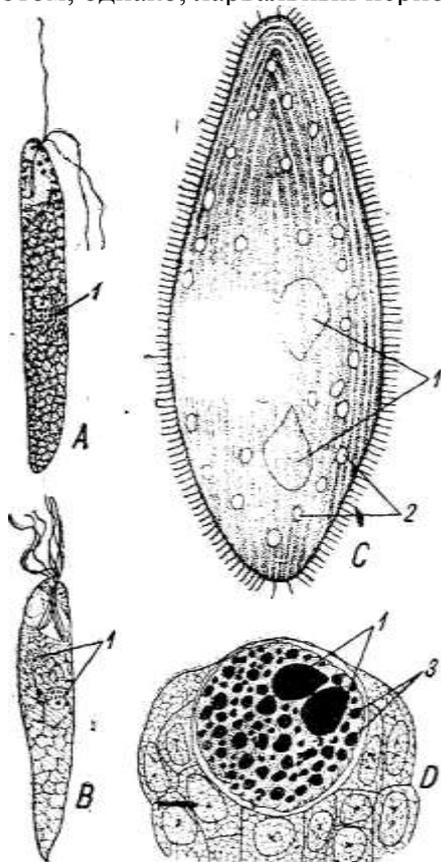


Рис. 171. А-В — *Euglenatorpha heggen* из задней кишки головастика, нормальный и делящийся

экземпляры; С и D — *Amphileptus branchmrum*, инфузории с жабер головастиков (С — свободный экземпляр, D — экземпляр, внедрившийся под эпителий жаберной нити).

1 — ядра; 2 — сократительные вакуоли; 3 — пищевые включения (по В е н р и ч у).

Для *Rana catesbiana* автор разбил исследованных особей на две группы: больше 100 мм длины и меньше 100 мм. В первой группе заражение паразитами равно 100%, а среднее число особей паразитов на одну лягушку равно 47,3; у более мелких лягушек эти числа равны 89,4% и 10,42 особей паразитов. Взрослые цестоды встречались только в крупных лягушках. Нематоды были значительно более многочисленны в крупных лягушках как в смысле числа видов (14 и 8), так и в смысле процента заражения (100 и 60,6) и среднего числа паразитов на одну особь хозяина (166 и 1,6). личинки скребней (*Centrorhynchus*) имелись в лягушках обеих групп, но у больших лягушек они встречались чаще, чем у мелких (78% и 5,25%) и были многочисленнее (12,6 и 0,3 шт. на одну лягушку).

Г а н к и н (Rankin) произвел аналогичное исследование 19 видов *Salamandrina* из штата Сев. Каролины, вскрыв в общем 1000 экземпляров. Исследование Р а н к и н а распространяется и на ларвальные стадии амфибий. Данные по влиянию возраста, однако, немногочисленны и касаются лишь трех видов амфибий. Так, для амфибий *Triturus* указывается, что сосальщики *PlagiPura* встречаются в личинках значительно чаще (88%), чем во взрослых *Triturus* (52%). Провидимому, эти сосальщики с возрастом постепенно элиминируются хозяином. С другой стороны, сосальщики мочевого пузыря (*Gorgoderina*) встречаются только во взрослых *Triturus*. Взрослые нематоды более обычны во взрослых (88,6%), чем в личинках (4%) *Triturus*. главным образом, потому, что *Capillaria inaequalis* отсутствует в личинках, находясь у 81% взрослых *Triturus*.

У *Amblystoma opacum* кишечные сосальщики и сосальщики мочевого пузыря, а также нематоды и клещи, встречаются только во взрослых особях, а скребни присутствуют обычно в личинках.

Зависимость паразитофауны от сезона года

Сезонные изменения природы необычайно сильно сказываются, в первую очередь, на органическом мире. Поэтому естественно ожидать, что паразиты, хотя и не имеют (кроме эктопаразитов) непосредственной связи с внешней средой, не должны оставаться безучастными к климатическим изменениям времени года. Действительно, сезонные различия в частоте нахождения отдельных видов паразитов не представляют собой редкости и неоднократно констатированы в литературе; однако, обследований, касающихся сезонных изменений всей паразитофауны какого-нибудь животного вообще или хотя бы значительной ее части, пока еще очень мало.

Первые попытки к выяснению качественных и количественных сезонных вариаций целой паразитофауны, как и вообще первые шаги к широкому биологическому изучению целой паразитофауны, принадлежат английским ученым Э л ь тону, Ф о р д у и Б е к е р у (Elton, Forda Baker, 1931). В довольно большой работе они пытаются выяснить зависимость периодических изменений смертности у некоторых грызунов, в особенности у *Apodemus sylvaticus* от различных факторов, в том числе и от влияния паразитов. При этом ими в течение ряда лет прослеживался ход различных протозойных, гельминтозных и артроподных инвазий у трех видов грызунов. Наряду со своей основной задачей авторы касаются и таких вопросов, как сезонное распределение паразитов и заражение ими хозяев разной величины, а следовательно, и возраста. К сожалению, авторы не делают попытки как-нибудь суммировать свои исследования по паразитофауне, так что мы принуждены сделать сводку из отдельных данных их работы, останавливаясь, главным образом, на паразитах *Apodemus sylvaticus*, как наиболее подробно изученного объекта

Было исследовано около 700 лесных мышей, причем в них найдено три вида сосальщиков, три вида цестод и четыре вида нематод.

Значит, в смысле видового состава указанные классы глист представлены довольно одинаково, однако, в смысле частоты встречаемости дело обстоит не так. Сосальщики, взятые все вместе, дают около 2,5% заражения, цестоды—8,5%, а нематоды заражают около 78% исследованных мышей. Такое различие хорошо объясняется преимущественно вегетарианской диетой хозяина. Сосальщики и цестоды, попадающие в мышь посредством поедания промежуточных хозяев (вероятно насекомых), представлены очень слабо, как в смысле экстенсивности, так и, повидимому, в смысле интенсивности инвазии. По крайней мере, относительно наиболее части встречающегося у *Apodemus* сосальщика *flarmostomum recurvum* сообщается, что обычно его находили в числе 1—2 экземпляров. Напротив, нематоды часто находят себе путь в хозяина или через кожу (как это авторы предполагают для самого частого паразита лесной мыши, *Heligmosomum dubium*, имеющегося у 60% мышей) или через загрязнение пищи яйцами (как это имеет место для второго наиболее частого паразита мышей, *Syphacia obvelata*, встречающегося у 32% *Apodemus*). Поэтому частое нахождение нематод у мышей является вполне естественным.

В качестве эктопаразитов на *Apodemus* попадают девять видов блох, из которых, однако, лишь один (*Ctenophthalmus agyrtes*) встречается на 38% мышей и один (*Ceratophyllus turbidus*) — на 4%. Все прочие — лишь случайные гости лесной мыши и попадались не более, чем у 1% особей. Далее, на *Apodemus* имелся 1 вид Бшей (*Polyphx serrata*), 1 вид клещей Ixodidae (*Ixodes*

tenuirostris) и 10 видов Laelapidae и Trombidiidae.

Что касается сезонного распределения паразитов лесной мыши (рис. 172), то картина для разных видов паразитов меняется. Так, для *Heligmosomum dubium* частота нахождения, если учитывать только взрослых мышей, приблизительно одинакова в течение целого года. Другая нематода, *Syphacia obvelata*, не дала удивительных результатов, так как первый год исследования дал по каким-то причинам чрезвычайно пониженные цифры заражения; такую же картину, но с повышенным заражением в течение первой зимы дал ленточный глист *Catenotaenia*. Прочие внутренние паразиты попадались столь редко, что не могли быть использованы для решения данного вопроса. Таким образом, сезонность распределения внутренних паразитов у *Apodemus* остается неясной.

Среди эктопаразитов блохи и вши дают картину повышения инвазии весной (II квартал) и летом (III квартал года). Так, для *Polyphx* средняя зараженность мышей в I квартале равна 9%, во II—15%, в III—16,4% и в IV—8,6%. У клещей некоторая сезонная изменчивость могла быть подмечена только по отношению к клещу *Notoedres*, который в наибольшем количестве попадался в первую половину года. Паразитические Protozoa (*Giardia*, *Entamoeba*, *Eimeria* и др.) не показали никаких сезонных колебаний. Как видно, исследование Э л ь т о н а и его сотрудников не дало по отношению к сезонной изменчивости паразитофауны особенно утешительных результатов.

Интересно сравнить с данными Э л ь т о н а него сотрудников более новые сведения о паразитах некоторых грызунов, собранные Х а р к е м а (H a r k e m a, 1936) в Северной Каролине. Следует только при сравнении учитывать, что результаты Х а р к е м а получены на значительно менее обильном материале. Тогда как Э л ь т о н имел возможность в течение трех последующих лет исследовать по несколько сот грызунов трех различных видов, Х а р к е м а работал приблизительно год и за это время вскрыл 41 американского дикого кролика (*Sytilagus floridanus mallurus*), 53 белки (*Sciurus carolinensis*), 54 белоногих мыши (*Peromyscus leucopus*), 84 домашних мыши и 55 серых крыс (*Rattus norvegicus*). Х а р к е м а сделал нарочно выбор хозяев, сильно различающихся по образу жизни. Белка выбрана как древесное животное, домаш-

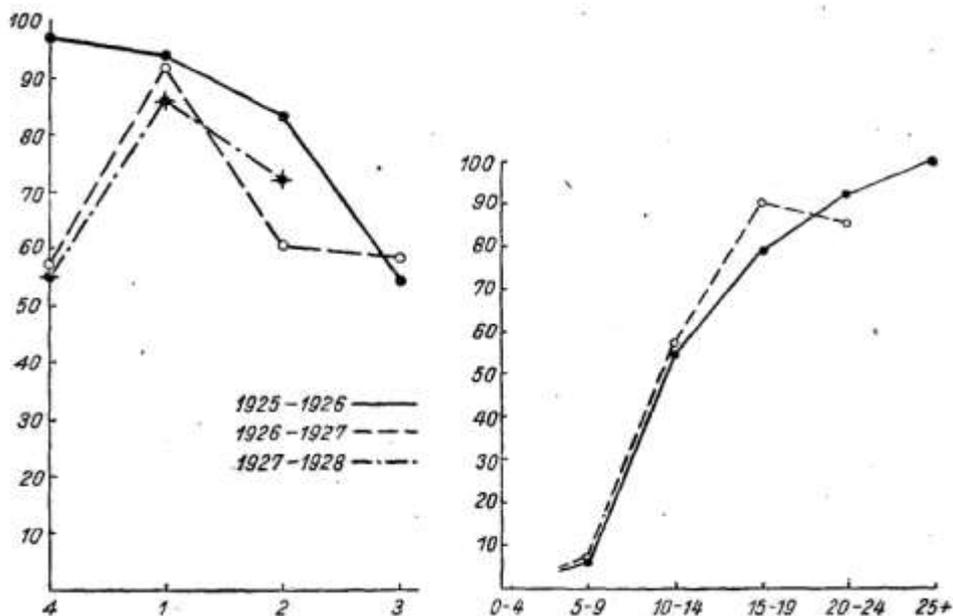


Рис. 172. Кривые динамики нематоды *Heligmosomum dubium* пз лесной мыши *Apodemus*.

Левая кривая изображает экстенсивность инвазии мышей нематодами по кварталам года (начиная с четвертого, т. е. октябрь — декабрь) за три последующих года. Цифры 4, 1, 2, 3 означают соответственные кварталы года. Правая кривая показывает распределение нематод по хозяевам разного возраста, критерием которого взят вес мышей в граммах (0—4, 5—9, 10—14 и т. д.). Распределение указано по отдельности для самцов (сплошная линия) и самок мышей (по Э л ь т о н у).

ние мыши и крысы как домашние и притом всеядные грызуны, *Peromyscus* и кролик как дикие растительноядные формы.

Сезонных изменений паразитофауны белки автор не обсуждает, так как материал по белке отсутствовал у него за три летних месяца (июнь — август). Однако приводимые Х а р к е м а таблицы показывают резкое увеличение зараженности белки вшами в течение трех зимних месяцев (ноябрь — январь).»

Х а р к е м а говорит о сезонных изменениях фауны паразитов у кролика и крысы, которые были в его распоряжении в достаточном количестве в течение всего года. Для большинства эндопаразитов этих животных он не мог усмотреть заметных сезонных вариаций, но *Cittotaenia pectinata* явно превалирует в апреле — июне, а *Trichostrongylus calcaratus* кролика дает резкий скачок зараженности (90% и 2 000 нематод на одну особь хозяина) в весенние месяцы (март — июнь). Автор объясняет эту особенность и падение заражения к разгару лета тем обстоятельством, что после усиленного весеннего заражения животное приобретает по отношению к этому паразиту

частичный иммунитет. Слабая инвазия *Trichostrongylus* в зимние месяцы толкуется, как результат влияния низких температур на свободно живущие личиночные стадии этой нематоды. Среди эктопаразитов сезонность обнаруживают клещи *Ixodoidea* (см. об этом далее стр. 301) и блохи. Блохи кролика, *Cediopsylla simplex* и *Odontopsyllus multi-spinosus*, превалируют в течение февраля — апреля, когда кролики, по мнению автора, долгие периоды времени проводят в своих норах. К сожалению, выводы Х а р к е м а базируются на малом количестве вскрытий (2—5 вскрытий кроликов в месяц), что заставляет относиться к ним с осторожностью.

Иногда у птиц довольно ясно сказывается зависимость сезонных изменений паразитофауны в пределах одного и того же вида хозяина. Так, З е х н о в (1943, in litteris) отмечает, что у галки, в весенне-летний период, параллельно с увеличением в пищевом рационе птиц животной пищи (в июне, июле, августе) увеличивается зараженность их гельминтами, получаемыми через поедание промежуточных хозяев. У отдельных видов паразитов галки (например, у *Anoto-taenia eonstricta*) частота заражения в летние месяцы повышается до 50—60%. тогда как в зимние не превышает 7%.

Наконец, довольно многочисленные, хотя и недостаточно систематизированные, сведения о сезонности распространения паразитов различных Salamand-

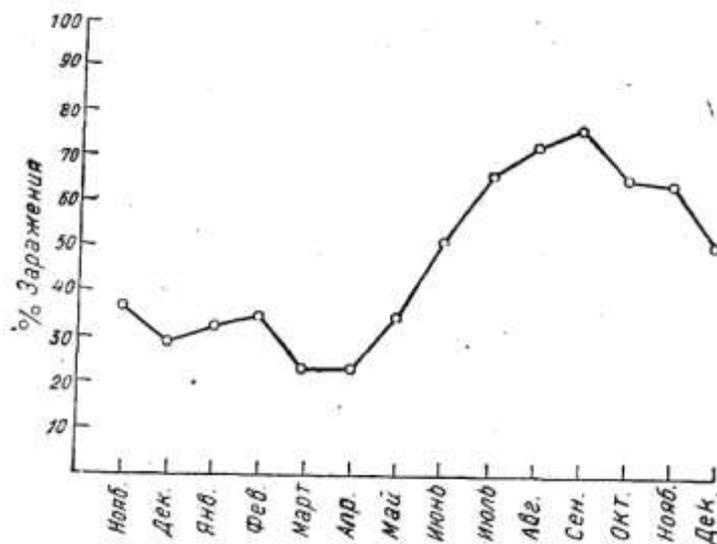


Рис. 173. Сезонное распределение общего заражения всеми многоклеточными паразитами саламандры *Desmognathus fusus* (по Р а н к и н у).

drina (рис. 173) из Сев. Каролины дает Р а н к и н (R a n k i n, 1937). Различные группы паразитов ведут себя по-разному. Так, кишечные Protozoa дают высокий процент заражения в течение всего года. Целый ряд сосальщиков (*Brachycoelium*, *Plagitura*, *Amphistomum*) имеют тенденцию к усилению инвазии в мае — августе, тогда как зимой зараженность падает. Автор правильно предполагает, что это зависит от характера образа жизни промежуточного хозяина, которым служит какое-нибудь насекомое, распространенное в начале лета. Паразиты, полученные хозяином в этот период, потом постепенно вымирают. Скребни встречаются в саламандрах почти исключительно в течение зимних месяцев. Очень ясную картину сезонности дают личинки клеща *Hannemannia dunni*, заражение которым держится с августа и достигает максимума в ноябре. Личинки почти не встречаются с февраля по июль. Провидимому, весну и лето клещ проводит в половозрелом состоянии, откладывая к концу лета яйца; личинки выходят из яиц осенью, попадают на саламандр и держатся на них до весны.

Помимо собственных, Р а н к и н приводит также некоторые литературные данные о сезонных различиях фауны у саламандр. По Х о л л ь (Но 11, 1932), *Triturus* имеет максимальное заражение паразитами в течение зимы. У а р д (W a r d, 1909) и Б р а н д т (B r a n d t, 1936) находят, что лягушки удерживают зимой своих кишечных паразитов. Р а н к и н считает, что период инвазии у саламандр согласован с периодом размножения, когда они уходят в воду, т. е. с весной. Вследствие этого, максимум зараженности, в особенности сосальщиками, падает на лето. Саламандра *Amblystoma opacum* в отличие от прочих размножается осенью, и на этот период ее жизни падает инвазия одной формой *Diplostomulum*.

В общем, Р а н к и н дает такую картину распространения инвазии у североамериканских саламандр:

Весна — кровяные Protozoa, *Capillaria*, *Cosmoercoides*, *Hexamitus*.

Лето — *Amphistomum*, *Brachycoelium*, метацеркарии Gorgoderidae, *Plagitura*.

Осень — *Allocreadium*, взрослые Cestodes, различные формы *Diphstomulum*, *Oxyuris*.

Зима — *Acanthocephala*, кровяные Protozoa, *Capillaria*, цисты цестод, *Hannemannia*, *Tritrachomastix*.

Во все сезоны года: *Camallanus*, *Oswaldocruzia*, *Physaloptera*, большинство кишечных Protozoa.

Таким образом, постепенно накапливаются данные по сезонным вариациям паразитофауны. Особенно необходимы углубленные исследования одного хозяина, но в течение круглого года и в большом числе особей. Пока таких работ мало, вопрос остается лишь в подготовительной фазе разработки.

Вариации паразитофауны в различные годы

По отношению к отдельным видам паразитов, в особенности у человека и домашних животных, имеются довольно многочисленные данные о том, что в различные годы, отличающиеся один от другого в климатическом отношении, зараженность данным паразитом может варьировать в очень широких пределах. Достаточно вспомнить о значительном усилении зараженности рогатого скота печеночной двуусткой в дождливые, сырые годы.

Однако, по отношению к паразитофауне какого-нибудь животного, взятой в целом, такие наблюдения почти отсутствуют, ибо требуют чрезвычайно долгой и трудоемкой работы.

Ряд данных по этому вопросу имеется у Э л ь т о н а с сотрудниками относительно паразитов грызунов в Англии. Так, например, если мы возьмем зараженность лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) в одни и те же месяцы трех последовательных лет, то получим следующую картину (табл. 3).

* Таблица 3

Процент заражения *Apodemus* разными паразитами в октябре—декабре 1925—1927 гг.

	<i>Beligmosomum</i>	<i>Syphacsa</i>	<i>Catenotaenia</i>	<i>Ctenophthalmus</i>	<i>Polyplax</i>	<i>Isofoedres</i>
1925 г.	100	97	16	15	16	Данных нет
1926 г.	74	22	4	34	11,5	1,3
1927 г.	79	26	10	9	1	6,5

Табл. 3 говорит пока лишь о том, что у многих паразитов имеются очень резкие годовичные колебания экстенсивности заражения. К сожалению, каких-нибудь причинных связей и зависимости от климатических условий разных годов авторам подметить не удалось.

При расценке годовых различий в паразитофауне необходимо обращать внимание лишь на случаи крупных отличий, тогда как мелкие расхождения в 10%, даже 20% не выходят за пределы возможной ошибки.

Подходя с подобным ограничением к данным Э х н о в а (1943) о паразитофауне галки в Вологде в 1938 и 1939 годах, мы получаем у некоторых членов эндофауны этой птицы вполне ощутимые годовые колебания. Это иллюстрируется следующей таблицей процентов заражения в соседние годы (табл. 4).

Таблица 4

	<i>Pliniochis Ibrau</i>	<i>Prosthogonimus</i>	<i>Tamerlania</i>	<i>Anomotaenia</i>	<i>Synoaemus trachea</i>	<i>Microfilaria sp.</i>
1938г.	47%	70%	23%	20%	9%	39%
1939г.	44%	25%	28%	40%	6%	29%

Из табл. 4 видно, что крупные годовые различия по *Prosthogonimus ovatus* (70% и 25%) и по *Anomotaenia constricta* (20% и 40%) далеко выходят за пределы случайности ошибки.

Наиболее долговременные наблюдения над годовыми колебаниями паразитофауны имеются в работе В. В а с и л ь е в а (in litteris) и касаются эндопаразитов землероек в Петергофе. Данные эти по ряду видов паразитов сведены нами в табл. 5.

Таблица 5

	<i>Lonaistrata depressa</i>	<i>Plagiorchis exasperatus</i>	<i>Barmostomum</i>	<i>Choanolaenia</i>	<i>Hymenolepis singuluris</i>	<i>Hymenolepis scutigera</i>
1934' г.	100	40	45	94	25	44
1935 г.	60	20	40	40	20	0
1936 г.			наблюдений не было			
1937 г.	69	46	9	48	0	0
1938 г.	83	29	21	96	45	41
1939 г.	87	62	12	62	37,5	50

Из таблицы, в которую включены лишь наиболее распространенные у землероек

виды гельминтов, видно, что почти все они в разные годы могут обнаруживать весьма различное заражение в одной и той же местности и в одно и то же время года (все данные взяты в июле и августе и выражены в процентах заражения).

К сожалению, сколько-нибудь прочного каузального объяснения разности частоты нахождения паразитов, в зависимости от метеорологических условий отдельных годов, до сих пор дать не удалось.

Годичная разность сказывается не только на частоте нахождения, но и на времени появления определенных паразитов. Так, Д у б и н и н (*in litteris*) констатирует, что в дельте Волги в прохладное лето 1936 г. некоторые перьевые клещи каравайки (*Megninia*) появились на птенцах лишь 29 июня, тогда как в жаркое и сухое лето 1935 г. они перешли на птенцов уже 20 июня. Аналогичное запоздание дали и клещи ночной цапли, или кваквы.

ГЛАВА XV

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОТ ПИЩИ И ОБРАЗА ЖИЗНИ ХОЗЯИНА

Зависимость паразитофауны от пищи хозяина

Наличие известной зависимости состава паразитофауны животного от характера его пищи не подлежит никакому сомнению и ясно следует из того, что многие паразиты, как говорилось ранее, самый доступ в тело хозяина получают через пищеварительный канал при поглощении пищи. Однако легко можно видеть, что характер пищи должен оказывать на паразитофауну более частное воздействие, чем возраст, ибо от влияния пищи хозяина совершенно ускользают все эктопаразиты, а так же те внутренностные паразиты, которые проникают в тело хозяина экзогенным путем, например кровепаразиты. Таким образом, характер пищи хозяина оказывает несомненное влияние на кишечных паразитов и на часть внутренностных паразитов. При этом одинаковость пищи влияет, судя по всему, в двух направлениях. С одной стороны, одинаковость пищи, например подбирание с земли травы травоядными млекопитающими, влечет за собой заглатывание покоящихся стадий одних и тех же паразитов, которые, вследствие этого, получают шансы приспособиться к жизни в кишечнике различных хозяев, объединяемых общностью одного фактора — характером пищи. С другой стороны, можно думать, что одинаковость пищи приводит к сходному химизму кишечной среды, а это, в свою очередь, создает условия, благоприятствующие к заселению одинаково питающихся хозяев сходными паразитами.

Отдельные факты, говорящие о влиянии пищи на состав паразитофауны, известны в достаточном количестве. Так, для объяснения значительного сходства кишечной и внутренней паразитофауны свиньи с таковой человека, указывают на всеядность обоих этих организмов. Действительно, у человека и свиньи имеется значительное число общих или чрезвычайно близко родственных паразитов. Среди простейших укажем на инфузорию *Balantidium coli* из толстой кишки, — среди ленточных глист — *Taenia solium*, которая в своей пузырьчатой стадии может развиваться не только у свиньи, но и у человека. Круглые черви дают нам пример общности паразитов свиньи и человека в лице трихины. Кроме того, *Asearis lumbricoides* человека морфологически не отличима от *Ascaris snilla* свиньи, так что, если это и различные виды, то дифференцировавшиеся, от одной исходной формы. Скребень-великан (*Macracanthorhynchus liirudinaceus*) кишечника свиньи может, повидимому, в отдельных редких случаях оказаться паразитом человека. В пользу этого говорят и экспериментальные данные К а л а н д р у ч ч и о (*Calandruccio*), успешно заразившего себя проглоченными им личинками скребня-великана.

Прекрасный пример влияния одинаковой пищи дают, с одной стороны, копытные, с другой — грызуны. Животные эти принадлежат к различным отрядам млекопитающих, но содержат ряд общих или близких кишечных паразитов, в особенности кишечных инфузорий. Для желудка жвачных и для толстой кишки однокопытных необычайно характерна пышная фауна инфузорий подотряда *Entodiniomorpha*, причем в жвачных встречаются исключительно представители семейства *Ophryoscolecidae* (до 150 видов), а в однокопытных — члены семейства *Cycloposthiidae* (около 50 видов). Кроме того, в толстой кишке однокопытных очень богато представлен отряд равноресничных инфузорий (*Holotricha*), а именно многочисленны представители семейств *Biitschludae* и *Parai-sotrichidae*, характеризующиеся, помимо иных признаков, наличием особого органа чувства равновесия — конкрементной вакуоли (см. стр. 121). Однако уже с 1911 г. появились указания, к сожалению, очень краткие (*Schönert*) на то что в слепой кишке грызунов, а именно хомяков, встречаются инфузории, напоминающие инфузорий копытных. Затем *да-Ку-нь-я* (*da Cunha*) в целом ряде работ, начинающихся с 1914 г., нашел, что в некоторых бразильских грызунах (морская свинка, водосвинка) несомненно имеются инфузории, принадлежащие к нескольким родам из семейств *Ophryoscolecidae* (*Entodinium*) и *Cycloposthiidae* (несколько видов типичных *Cycloposthium* в водосвинке). В водосвинке констатированы и предста-

вители рода *Paraisotricha* из сем. Paraisotrichidae, а в морской свинке — *Blepharoeorys*, род, характерный для однокопытных. Наконец, в 1935 г. К о п п е р и (К о р р е г и) описал из самых обыкновенных европейских грызунов (полевки, лесные мыши, лемминги, водяные крысы) целый ассортимент инфузорий (рис. 174), принадлежащих к родам, характерным для копытных: *Entodinium*, *Blepharocorys*, *Blepharosphaera* (с конкрементной вакуолью) и некоторые другие. При этом заслуживают особого внимания два обстоятельства. Во-первых, К о п п е р и не нашел инфузорий у домашних мышей и у домашних крыс, г. е. у грызунов, перешедших от травоядного и зерноядного питания к всеядному. Во-вторых, инфузории грызунов принадлежат к тем же родам, что и инфузории копытных, но представляют собой самостоятельные виды. Очевидно, они выработались из общего источника, но инфузории грызунов успели настолько специализироваться, что приобрели самостоятельные видовые признаки.

Не менее интересен факт нахождения близких между собой инфузорий из сем. Pycnothrichidae (рис. 175) в кишечнике жвачных, грызунов и даманов, т. е. разных отрядов млекопитающих. Все эти инфузории отличаются очень характерной общей чертой, а именно глубокой продольной бороздкой, пробегаящей вдоль одной стороны тела животного. Сначала был найден род *Pycnothrix* в кишечнике даманов, потом Ш а т т о н (Chatton) описал два новых рода, *Nicollella* и *Columella*, из кишечника африканского грызуна хунди (*Ctenodactylus gundi*). Наконец, Б о ж е н к о (1925) нашел еще один род, *Infundibulorium*, в кишечнике верблюда, позднее описанный под иным названием (*Buxtonella*), из толстой кишки

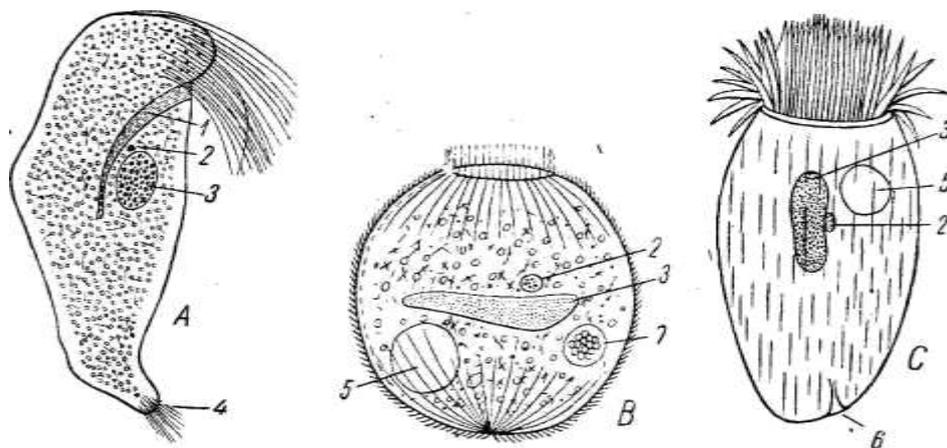


Рис. 174. Инфузории из толстой кишки грызунов, сходные с инфузориями кишечника лошади и рогатого скота.

A — *Blepharocorys caudata* из лемминга; *B* — *Blepharosphaera mviae* из морской свинки;
C — *Entodinium lernmi* из лемминга. 1 — глотка; 2 — микронуклеус; 3 — макронуклеус;

4 — хвостовой пучок ресничек; 5 — сократительная вакуоль; 6 — порошица;

вакуоль с конкрециями (по К о п п е р и).

рогатого скота. Все эти роды относятся к семейству Pycnothrichidae, и нахождение их у столь различных групп животных, по воле вероятности, вызывается одинаковостью питания их хозяев.

Еще один пример, взятый из типа простейших, дают Hypermastigma, паразитирующие в кишечнике насекомых, главным образом, термитов. Этот отряд жгутиконосцев насчитывает 85 видов, громадное большинство которых встречается лишь в питающихся клетчаткой видах термитов. Кроме того, два вида, относящихся к особому роду *Lophomonas*, уже давно известны из кишечника тараканов (*Blatta orientalis*). Совсем недавно Кливлэнд (Cleveland) нашел богатую фауну Hypermastigma, и притом отчасти те же роды (*Trichonympha*), которые живут в термитах, в кишечнике одного североамериканского таракана, *Gryptocercus*. При этом оказалось, что данный род таракана, подобно термитам, питается исключительно клетчаткой. Пищевые связи между фаунами *Gryptocercus* и термитов очевидны.

Гораздо меньше имеется по этому вопросу наблюдений, касающихся всей паразитофауны сравниваемых животных. При этом правильнее всего сравнивать двух животных, не имеющих между собой родственных связей, ведущих совершенно одинаковый образ жизни и отличающихся друг от друга только в одном отношении, а именно по характеру пищи; таким путем выпячивается значение именно одного фактора питания. Хороший материал такого рода могут представить мелкие Insectivora и Rodentia. Это животные приблизительно одинаковых размеров, живущие в норах и т. д., но одни из них насекомоядны, тогда как другие зерноядны. Первый материал для сравнения мы находим в статье Ж и н к и н а (1931) о паразитах млекопитающих Туркестана. Среди других млекопитающих Ж и н к и н

изучал ежей (*Hemiechinus*) и больших песчанок (*Rhombomys opimus*). При этом оказалось, что у данной пары животных фауна

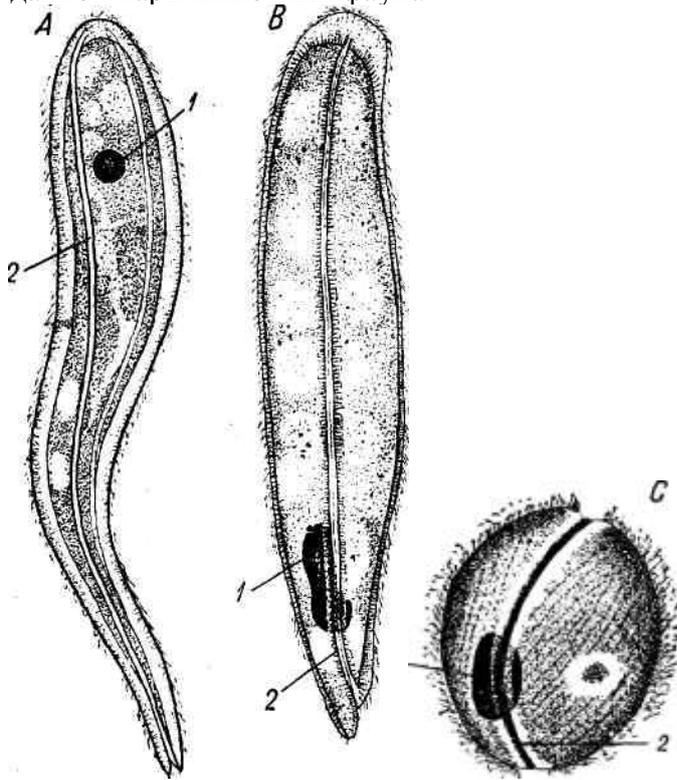


Рис. 175. Сходные в отношении наличия у них на теле глубокой продольной борозды инфузории, живущие в кишечнике различных травоядных животных.

A — *fycnothnx monocystoidfs* из даманов; B — *Colhnella gundi* из африканского грызуна; C — *Paraisotrichopsis composite* из лошади.

1 — макронуклеус; 2 — продольная борозда (Л и В из — Шаттова, С — по Стрелкову).

зктопаразитов в отношении встречающихся на них групп (блохи, клещи) была в общем сходной, тогда как кишечные паразиты показали резкую разницу. *Rhombomys* оказалась незараженной, тогда как у ежа мы находим в значительном количестве ленточных глист, круглых червей и скребней (рис. 176).

Второй пример мы извлекаем из работ Догеля и Каролинской (1936) о паразитофауне стрижа, Догеля и Навце-вич (1936) о паразитах ласточки, как представителей насекомоядных птиц и из работы Догеля и

Яковлева (in litteris) о паразитах зяблика, который во взрослом состоянии питается почти исключительно растительной пищей. Для правильности сравнения мы берем лишь данные о взрослых птицах, так как гнездовые птенцы зяблика выкармливаются, подобно молодым стригам, насекомыми. Далее, мы привлекаем для сравнения птиц, вскрытых приблизительно ОДИН И ТОТ ЖЕ ПЕРИОД, т. е. летом, не учитывая ранневесенних вскрытий зябликов, потому что разность сезона могла бы отразиться на результатах сравнения. Сравнение дает следующую картину (табл. 6).

Таблица 6

	Число вскрытых птиц	Сосальщнки			Ленточные чер-		
		Число видов		Число па- зитов	Число видов	Число ходок	Число разитов
Зяблик . . .	45	2	17	175	2	18	85
Стриж....	34	4	61	477	5	90	1859
Ласточка .	27	4	46	1236	2	23	110

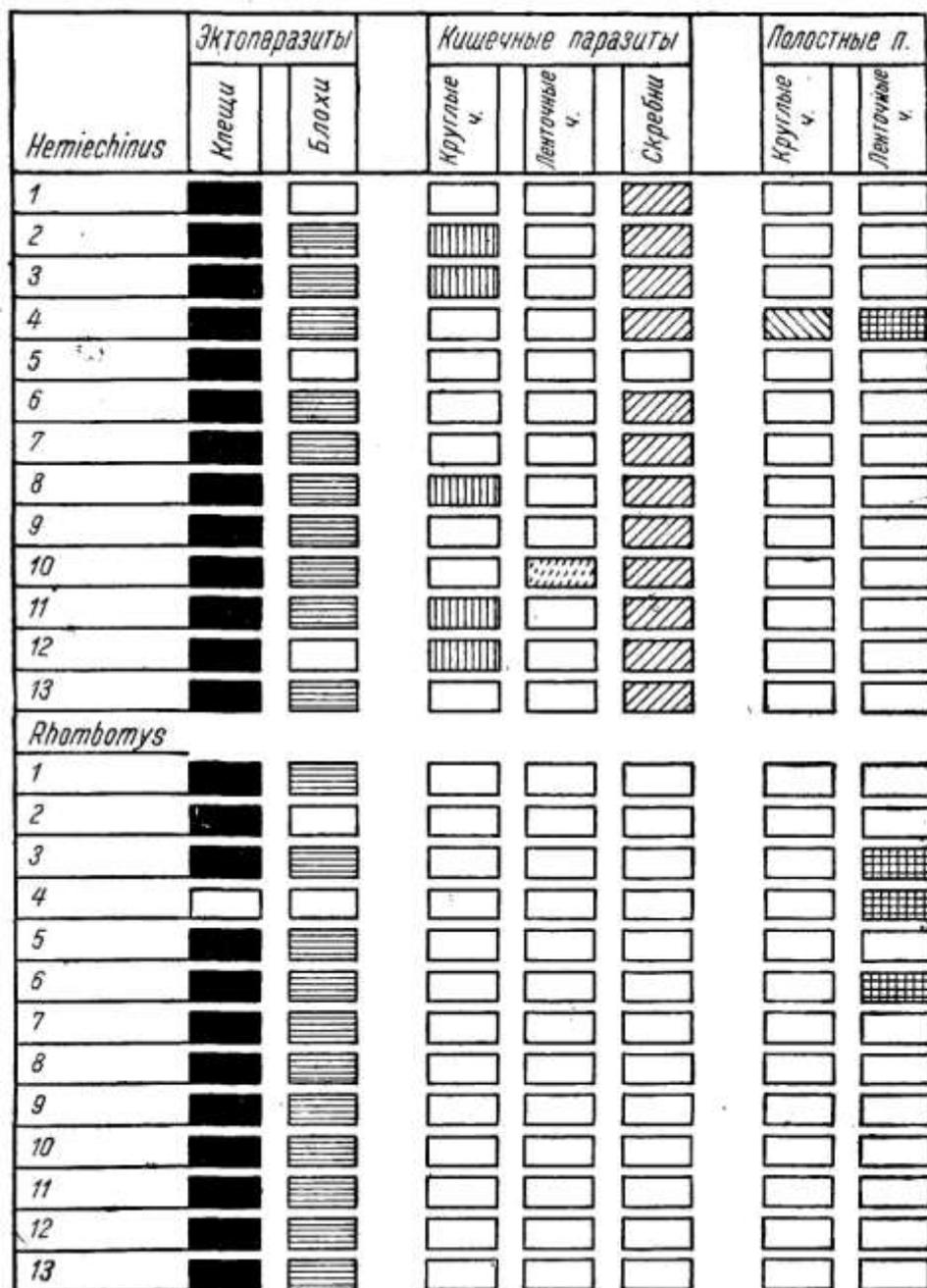


Рис. 176. Диаграмма, распределения различных наружных и внутренних паразитов у туркестанского ежа (*Hemiechinus*) и большой песчанки (*Rhombomys opimus*) для показа разницы в паразитофауне насекомоядных и грызунов, живущих в одних и тех же условиях, но питающихся разной пищей. Для сравнения взято по 13 особей ежей и песчанок, пойманных в одной и той же местности в Средней Азии. Белые прямоугольники обозначают отсутствие паразитов, заштрихованные — наличие паразитов разных групп (составлено по данным Ж и н к и а).

	Число вскрытых птиц	Круглые черви			Всего		
		Число видов	Число находок	Число паразитов	Число видов	Число находок	Число паразитов
Зяблик	45	1	1	2	5	36	262
Стриж	34	4	11	40	13	162	2377
ласточка	27	5	10	17	11	79	1363

Из таблицы ясно видно, насколько стрижи и ласточки сильнее заражены паразитами, которые передаются птицам через промежуточного хозяина (обыкновенно, какое-нибудь насекомое). Если учесть, что зябликов было вскрыто значительно больше, чем стрижей, а особенно ласточек, то среднее число таких паразитов, приходящееся на одну взрослую птицу каждого вида, таково: для зяблика — 6, для стрижа — 70, для ласточки — 50. Эти цифры показывают зависимость паразитофауны от характера пищи.

К и р ш е н б л а т (1938) замечает, что у некоторых грызунов, регулярно питающихся, помимо растительной пищи, еще и насекомыми, количество гельминтов, развивающихся при посредстве промежуточных хозяев, значительно больше, чем у чисто растительноядных грызунов.

Аналогичным примером, также почерпнутым в среде млекопитающих, может служить сравнение паразитофауны грызунов и насекомоядных (по работе В. В а с и л ь е - в а, сделанной в 1940 г., in litteris) в окрестностях Ленинграда. Сравнимаемыми хозяевами служили в данном случае полевка (*Evotomys glareolus*) и лесная мышь (*Apodemus flavicollis*), с одной стороны, и землеройка (*Sorex araneus* и *Neomys fodiens*-) с другой. При этом оказалось, что чисто или почти чисто растительноядные полевки и лесная мышь были необычайно слабо (на 2,5—4%) заражены сосальщиками всего одного вида (*Plagiorchis muris*), так как трематоды могут попасть в окончательного хозяина только через поедание промежуточных хозяев (моллюски, насекомые). Напротив того, насекомоядная землеройка оказалась обладательницей 4 видов сосальщиков, которыми были заражены 50% исследованных землероек.

Не менее яркую картину дает и заражение сравниваемых животных ленточными глистами. В условиях окрестностей Ленинграда в полевках оказалось 2 вида Cestodes, давших 30% заражения. У лесной мыши найдены тоже 2 вида цестод, заразивших 20% мышей. Напротив того, у землероек число видов Cestodes достигает 9, а экстенсивность заражения ими — 77%.

Картина заражения полевок, мышей и землероек нематодами менее ясна, вследствие того, что пути заражения хозяина многими из нематод еще не установлены. Землеройки наиболее богаты и этой группой паразитов.

- В результате общее число видов кишечных гельминтов, обнаруженных у полевок, равнялось 7, у лесной мыши — 5 и у землеройки 1-19. Приведенные цифры достаточно ясно свидетельствуют о влиянии животного характера пищи на увеличение разнообразия кишечной паразитофауны гельминтов.

Применение возрастного анализа вскрывает иногда очень интересные детали заражения некоторых животных через пищу, связанные с экологией этих животных. Так, например, Г о р б у н о в а (1936) нашла, что щука в Кончозеро на первом же году своего существования, т. е. будучи еще сеголетком, силы; (47%) заражается *Vucephalus potymorphus*. Между тем, по данным Б ы х о и - с к о й, окунь на том же озере начинает заражаться *Vucephalus* лишь на третьем: году своей жизни. Как объяснить себе это кажущееся противоречие. Нам кажется: несомненным, что различие зависит от характера питания обоих видов рыб. Щука — это столь быстро растущий хищник, что она уже трех месяцев от роду начинает питаться молодью карповых рыб, содержащей личинок *Vucephalus*. Между тем, окунь переходит к типичному хищническому образу питания значительно позже, чем объясняется и более позднее заражение его *Vucephalus*.

В последнее время удалось найти и среди рыб весьма показательный пример влияния на паразитофауну характера пищи. Большинство карповых рыб питается, роясь в грунту и добывая различных мелких беспозвоночных, которые могут явиться промежуточными хозяевами различных паразитических червей. Но подуст (*Chondrostoma nasus*, рис. 177) характеризуется своим растительноядным питанием, в связи с чем он испытал довольно сильное изменение устройства рта, обращенного книзу и приспособленного к срыванию водорослей. Следовательно, подуст лишь случайно может поглощать промежуточных хозяев глист. Вопрос о том, не отражается ли эта особенность в питании подуста на его паразитофауне был решен работами трех партий паразитологов, исследовавших в 1939 г. рыбу в разных местах течения р. Волги, от Рыбинска до Саратова. При этом всеми партиями было вскрыто 65 экземпляров *Chondrostoma*. Чрезвычайно характерным оказалось при этом почти полное отсутствие у них кишечных паразитов, попадающих в организм рыбы путем поедания промежуточных хозяев. Среди 65 подустов только у четырех оказался в небольшом количестве

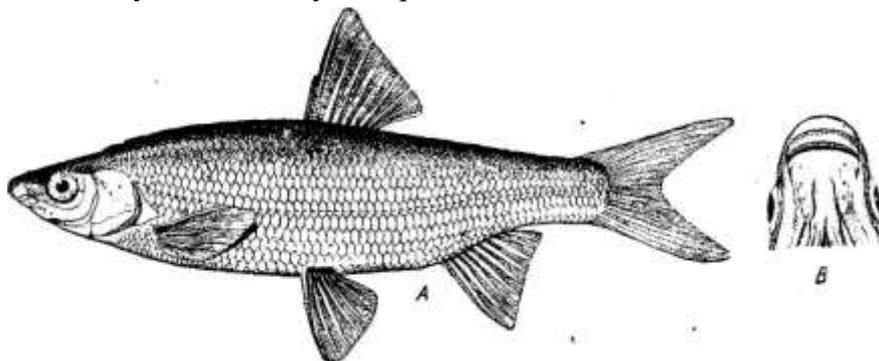


Рис. 177. А — подуст (*Chondrostoma nasus*), пресноводная рыба, характеризующаяся своим почти чисто вегетарианским питанием и вследствие этого бедная кишечными паразитами; В — голова подуста, изображенная снизу (по Берга).

Proleocephalus torulosus. Напротив, если мы возьмем для сравнения сходное количество других карповых рыб, исследованных в тех же районах, то получается совершенно иная картина. Так, например, исследование 75 лещей дало 44 находки кишечных червей, относящихся-

ся к пяти разным видам Trematodes, Cestodes и Acanthocephala. Исследование 45 штук плотвы дало 30 находок червей, относящихся к четырем видам Trematodes. Из этих цифр ясно видно сильное подавляющее влияние растительной диеты на заражение карповых рыб кишечными глистами, передающимися через промежуточных хозяев.

Совсем недавно (1943) наши ученики (А г а п о в а и К у з ь м е н к о , 1946) подтвердили это же явление на некоторых растительноядных рыбах из Сыр-Дарьи, а именно на остролючке (*Capoetohrama huschakewitschi*) и на Сырдарьинской быстрянке (*Alburnoides bipunctatus taeniatus*). В данном водоеме эти рыбы питаются почти исключительно спирогирой и мелкими растительными остатками и оказались свободными от кишечных паразитов.

Заслуживают внимания, хотя еще недостаточно проверены, указания некоторых авторов на дегельминтизирующее влияние некоторых пищевых веществ, потребляемых различными животными. Так, имеются указания, что суслики, питаясь перед залеганием на зимнюю спячку польнью, освобождаются, в результате такого пищевого режима, от кишечных гельминтов. Б о у т о н (В о и - g h t о n , 1932) говорит, что в Канаде снежные кролики почти совершенно теряют к зиме цестод *Cittotaenia* по мере того, как переходят от зеленой пищи к питанию корой. О л и г е р (1940) полагает, что аналогичными причинами вызвано исчезновение кокцидий (*Eimeria*) из кишечника рябчиков поздней осенью. В течение всего лета рябчики питаются смешанной пищей (ягоды, семена, изредка мелкие беспозвоночные). С ПОЛСЕРЕДИНЫ сентября рябчики переходят на питание почти исключительно смолистыми сережками ольхи и березы, и с этого времени в их кишечнике исчезают кокцидии.

Данные о зависимости паразитофауны от пищи встречаются и в работе Пирс (Р е а г с е , 1930) над грызунами Нигерии, хотя сведения этого автора имеют лишь предварительный характер. П и р с сравнивает хозяев, пища которых содержит более 50% растительного корма, с такими, у которых вегетарианская пища составляет менее 50% и получает следующие цифры (табл. 7).

Т а б л и ц а 7

Хозяева	Protozoa	Cestodes, поло-возрелые	Cestodes, финны	Nematodes, проникающие через рот	Nematodes, проникающие через кожу
	в процентах				
Более 50% растительной	51	33	5	53	63
Менее 50% растительной пищи.....	7	70	3	45	2

В таблице бросаются в глаза два обстоятельства: во-первых-, скудность Protozoa в хозяевах второй категории, во-вторых преобладание кишечных стадий Cestodes у второй категории. Скудность простейших вызывается, вероятно, тем, что, судя по Х е г н е р у (Н e g n e r , 1924) кишечные Protozoa грызунов плохо переносят мясную диету хозяина. Богатство второй категории хозяев кишечными цестодами есть результат употребления данными грызунами в пищу насекомых, которые служат промежуточными хозяевами для многих Cestodes. К сожалению, сведения о нематодах, в особенности о проникающих через кожу формах, дают неожиданный и неестественный результат. Следовало бы думать, что не зависящие от пищи в смысле пути своего проникновения в хозяина формы круглых червей будут одинаково богато представлены как у вегетарианцев, так и у невегетарианцев. Между тем, проникающие через кожу нематоды у вегетарианцев заражают 63% особей, а у видов менее вегетарианских всего 2%.

Зависимость паразитофауны от образа жизни хозяина

Вопрос, которого касается данный раздел, почти не затронут в литературе, хотя интерес к нему, повидимому, начинает пробуждаться. Под образом жизни мы разумеем в данном случае общий характер жизнедеятельности животного, связанный с особенностями окружающей его среды или с его собственными повадками и инстинктами. Так, например, в каждой систематической группе животных-хозяев имеются отдельные представители, ведущие образ жизни, в чем-нибудь существенном отличный от такового всех их родичей. Белки, например, выделяются своим древесным образом жизни от остальных наземных грызунов. Некоторые наблюдения, сделанные над паразитофауной белки О л и г е р о м (in litteris), говорят о том, что эта фауна в условиях Горьковского края отличается большой бедностью. Кроме кокцидии из рода *Eimerid*, О л и г е р у попадались в белке лишь изредка (7 раз из 63) нематоды из семейства Strongylidae.

Аналогичные наблюдения проведены и С о с н и н о й (in litteris) над другим древесным грызуном, соней (*Glys glyis*) в Кавказском заповеднике. Сравнение с лесными же, но наземными грызунами того же района, например, *Apodemus sylvaticus*, выявило несравненно меньшее разнообразие паразитофауны сони. У нее было найдено всего три вида эндопаразитов (*Brachylaemus recurvus*, *Hyme-nolepis myoxi*, *Heligmosomum gracile*). Между тем, у исследованной одновременно с соней в том же заповеднике лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) обнаружено 10 видов глист (2 сосальщика, 3 цестоды и 5 нематод). Разница в богатстве эндофауны, зависящая от древесного или наземного образа жизни, бросается в глаза.

Харкема (Harkema, 1936) также нашел у американской белки только одного кишечного паразита (нематода *Longistriata hassalli*). Эту бедность мы объясняем отрывом от почвы, с которой связано заражение многими паразитами, либо непосредственно, т. е. заглатыванием их яиц и личинок вместе с пищей, либо через посредство промежуточных хозяев, живущих в почвенном растительном покрове. Зараженность белки кокцидиями явилась для нас до некоторой степени неожиданностью, ибо древесный образ жизни, казалось, должен был бы предохранить это животное от инфекции споровиками. Однако, невидимому, местом постоянно передающегося от поколения к поколению заражения белок кокцидиями служат те дупла, в которых белки выводят свое потомство.

Не лишним будет объяснить, в каком смысле мы понимаем термин «бедная» или «богатая» паразите фауна. Было бы совершенно ошибочно определять степень богатства паразитофауны по исчислению общего количества видов паразитов, которые могут встречаться в данном животном. Термин «богатство» паразитофауны в нашем случае должен иметь относительное значение и притом значение двойственное. А именно в разобранный выше примере следует сравнивать паразитофауну не белки вообще с таковой других грызунов вообще, а белку Горьковского края с другими грызунами той же местности. Кроме того, следует учитывать не только количество видов, встречающихся в белке и в других грызунах, но также экстенсивность и интенсивность заражения. Если, при одном и том же количестве видов, экстенсивность и интенсивность их распространения у белки будет значительно слабее зараженности других грызунов их паразитами, то мы будем расценивать паразитофауну белки как более бедную.

Другой иллюстрацией aberrантного образа жизни среди грызунов может служить слепец (*Spalax monticola*), крупный грызун с сильно редуцированными глазами, всю свою жизнь проводящий под землей, не выходя на ее поверхность. Такой полный отрыв от поверхности почвы опять-таки создает условия, способствующие обеднению паразитной фауны. Кришенблат, исследовавший паразитов слепца в 1938 г. в Армении, считает фауну последнего как бы сильно обедневшей паразитофауной суслика (*Citellus xanthopyrmus*), живущего в большом количестве в той же местности, и находит у слепца лишь четыре вида гельминтов (одну личиночную стадию Cestodes, два вида Nematodes и один вид скребней — *Moniliformis moniliformis*). В то же время у суслика той же местности имеется 9 видов гельминтов: ланцетовидная двуустка, три вида Cestodes (в том числе две личиночные формы), четыре вида Nematodes и один вид скребней. Помимо меньшего разнообразия видов, слепец обнаруживает и меньшую экстенсивность распространения паразитов. На 15 вскрытых слепцов скребень *Moniliformis* был найден лишь один раз, т. е. встретился у 6,2% особей, тогда как среди 40 взрослых сусликов им были заражены 34%. Кроме *Gongylonema*, которая была констатирована пять раз, все остальные черви попадались редко. В числе четырех гельминтов слепца три были идентичны с паразитами суслика (личиночная стадия Cestodes, *Gongylonema* и *Moniliformis*), & четвертый (*Ascaris sp.*) был представлен неполовозрелыми экземплярами. Во всяком случае отсутствие специфичности гельминтов слепца ясно выражено, что делает высказанное Кришенблатом предположение правдоподобным.

Требуется специального анализа также паразитофауна некоторых птиц, всецело отрывающихся от земли для древесного образа жизни, каковы дятлы, клесты. Клесты обладают еще одной особенностью, делающей их очень желательным объектом для возрастного-сезонного паразитологического анализа. Гнездование клестов начинается несравненно раньше, чем у других птиц, вследствие чего птенцы выводятся у них тогда, когда еще не сошел снеговой покров. Эта особенность, вероятно, должна повлиять на обеднение птенцов клеста кишечными паразитами. Несомненное влияние должен оказывать на паразитофауну в некоторых случаях, дневной или ночной образ жизни животного-хозяина. Так, например, было бы чрезвычайно интересно сравнить эндофауну паразитов стрижей и ласточек с одной стороны, и козодоев и летучих мышей, с другой. Для всех этих животных пищей служат насекомые, и все указанные представители ловят насекомых на лету, т. е. обладают совершенно одинаковыми условиями питания. Но тогда как одна пара ловит свою добычу днем, на свету, другая охотится за ней только ночью. Поэтому нас не удивит, если паразиты козодоев окажутся более сходными с паразитами летучих мышей, т. е. представителей другого класса животных, чем с паразитами стрижей и ласточек. Изменения не во всем образе жизни, а только в некоторых его чертах, соответственно с этим оказывают лишь частичное влияние на паразитофауну. Насколько даже изменения одной какой-нибудь биологической особенности могут отразиться на паразитофауне животного показывает пример кукушки, разработанный Догелем (1936) в отношении пухоедов этой птицы. Кукушка отличается от всех прочих птиц отсутствием инстинкта гнездостройства и выкармливания птенцов. Таким образом, у этой птицы родители не

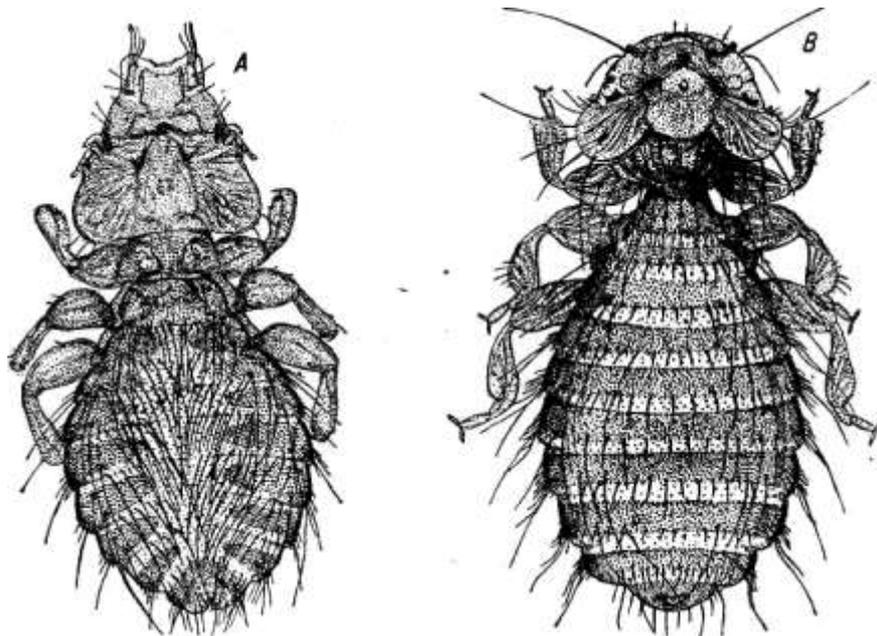


Рис. 178. Пухоеды кукушки. А — *Docophorus latifrons*; В — *Menopon phanerostigma* (оригинал).

имеют никакого контакта со своими собственными птенцами, т. е. с птицами следующего за ними поколения. Между тем, среди эктопаразитов нашей европейской кукушки (*Cuculus canorus*) имеется целый ряд пухоедов, строго специфичных по отношению к своему хозяину. Это *Docophorus latifrons*, *Nirmus fenestratus* и *Menopon phanerostigma*, рис. 178), по старой номенклатуре Пьяже (Tiagetj. Возникает вопрос о том, каким способом происходит заражение кукушек специфичными для них пухоедами. У других птиц молодой птенец обычно получает своих пухоедов еще в гнезде от своих родителей, когда оперение птенца достигает определенной стадии развития. Но молодые кукушки вырастают в чужих гнездах, где они развивают и свое оперение. Если рассуждать теоретически, птенцы кукушки могли бы заражаться от своих приемных родителей, с которыми находятся в тесном контакте. Однако против этого говорит узкая специфичность пухоедов кукушки, которые никогда не встречаются у певчих птиц, дающих яйцам кукушки невольный приют. Мы просмотрели 11 свежеебитых, уже вылетевших из гнезда молодых кукушек и 25 шкурки молодых кукушек в Зоологическом музее Академии Наук и только два раза обнаружили на них по одному пухоеду из рода *Nirmus*, но из вида несвойственного кукушке. Отсюда можно сделать вывод что молодые кукушки не заражаются от приемных родителей, а если отдельные экземпляры пухоедов и переходят на них с певчих птиц, то не размножаются и не удерживаются на кукушках. На взрослых кукушках как на свежеебитых, так и на их шкурках в изобилии были найдены нами специфичные для кукушки *D. latifrons* и *N. fenestrates*. Итак, с одной стороны, несомненно, что кукушки по первому году оставляют северные широты, будучи еще свободными от пухоедов. С другой стороны, взрослые кукушки заражены специфичными пухоедами. Для объяснения заражения остается лишь одна возможность. Передача пухоедов от одной птицы к другой совершается во время спаривания, т. е. иначе, чем у прочих птиц. Спаривание, которое повторяется у кукушки несколько раз в лето, доставляет пухоедам кукушки возможность переходить со старых птиц на птиц- более молодых поколений

Итак, мы получаем следующее представление о происхождении Mallophaga кукушки. Вероятнее всего, предки современных пухоедов, подобно некоторым Psocidae, были сначала просто обитателями птичьих гнезд и лишь позднее поселились на самих птицах. Так же поселились пухоеды и на кукушках в те отдаленные времена, когда эти птицы еще не утратили инстинкта гнездостроительства и имели собственные гнезда. Поселившиеся на кукушках предки пухоедов специализировались и постепенно развились в современные специфичные виды.

В прежние времена они переходили с одного поколения кукушек на следующее тем же способом, что и у других птиц, т. е. еще в гнезде, и притом с родителей на птенцов. Когда, однако, половые инстинкты кукушки изменились и старый способ инвазии сделался невозможным, заражение пухоедами стало осуществляться лишь путем использования акта спаривания хозяина. Весьма возможно, что и прежде пухоеды могли случайно переходить с одной кукушки на другую при спаривании, но теперь этот случайный способ заражения сделался единственным и обязательным. Большая специфичность Mallophaga не позволила пухоедам приемных родителей переселиться на птенцов кукушки и приспособиться к ним. Вследствие этого кукушка удержала лишь своих стародавних Mallophaga. Пример с пухоедами кукушки показывает нам, что изменения инстинктов хозяина могут оказывать

существенное влияние на те или иные части его паразитофауны. Правда, имеется еще одна возможность заражения кукушек их пухоедами, а именно через крылатые формы кровососок, вроде *Ornithomyia*, которые могут перелетать с одной кукушки на другую и переносить пухоедов. Но и в таком случае мы имели бы замену одного доминирующего у прочих птиц способа заражения другим, т. е. адаптацию к специфическим чертам биологии кукушки.

Дубинин [in litteris] подтверждает данные Догеля, указывая, что специфические клещи и пухоеды кукушки появляются на ней лишь во вторую половину лета после первого прилета молодой птицы на север (прилет 12 мая, первые перьевые клещи в июле). До тех пор молодые кукушки совсем свободны от вышеназванных паразитов. Во время жизни в гнезде приемных хозяев птенец кукушки получает некоторое число чужих клещей и пухоедов, по которым можно даже судить о виде приемных хозяев. Так, на птенце, вылетевшем из гнезда серой вороны, были, например, найдены *Analgopsis corvinus* и пухоед *Philopterus corvinus*, а на кукушке из гнезда камышевки два экземпляра часто встречающегося у камышевки клеща *Proctophyllodes ampelidis*. Однако эти чуждые кукушке паразиты вскоре после вылета совершенно утрачиваются ею.

Очень интересную зависимость от образа жизни показывают паразиты хозяев, отличающихся амфибиотическими повадками с попеременными переходами от наземного образа жизни к водному, и обратно. Таковы, например, бесхвостые амфибии (Апига).

Еще Быховский (1933) отметил, что степень зараженности различных лягушек сосальщиками в окрестностях Киева стоит в связи с большей или меньшей длительностью пребывания хозяев в воде. Он построил и соответствующую таблицу, иллюстрирующую степень зараженности разных Апига сосальщиками вообще и отдельными видами их в частности.

Paul (1934) в Силезии пришел к тем же результатам относительно сосальщиков лягушек, а кроме того, выяснил, что заражение круглыми червями идет

Распределение сосальщиков в амфибиях дельты реки Волги

	<i>Rana ridibunda</i>	<i>R. esculenta</i>	<i>R. terrestris</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>Bufo vulgaris</i>	<i>R. viridis</i>	<i>Boombinator tigrinus</i>	<i>Hyla arborea</i>
Общий процент заражения	90,47	96,15	72,8	40	80,7	20	16,6	15,62
Заражение отдельными видами:								
<i>Haemoloechus cylindracea</i>	0,9	1,9	64,8	13,3	—	—	—	—
<i>Haematoloechus variegatus</i>	3,8	15,4	—	—	—	—	13,8	—
<i>H. similis</i>	1,9	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. asper</i>	3,8	3,8	—	—	—	—	—	—
<i>Gorgoderia cygnoides</i>	5,7	1,9	—	—	—	—	—	—
<i>G. pagenstecheri</i>	7,6	5,8	—	—	—	—	—	—
<i>G. varsovicensis</i>	7,6	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	—	—	0,8	2,2	7,7	—	3,3	—
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	15,2	17,3	3,2	2,2	—	—	—	—
<i>Opisthoglyphe ranae</i>	—	2,5	—	—	—	—	—	—
<i>Pleurogenes clariger</i>	22,8	26,9	9,6	13,3	7,7	5	—	15,6
<i>Prostotocus confusus</i>	51,4	40,1	0,8	—	7,7	5	—	—
<i>Pleurogenoides medianus</i>	3,8	15,4	1,6	—	7,7	—	—	—
<i>Brandesia turgida</i>	0,9	3,8	0,8	—	—	—	—	—
<i>Halipegus ovocaudatus</i>	3,8	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cedonocephalus nigerus</i>	44,8	7,7	—	—	—	—	—	—
<i>Polystomum integerrimum</i>	—	—	4	6,7	—	10	—	—
Всего видов сосальщиков	14	12	8	5	4	3	3	1

в обратной последовательности, т. е. что сильнее заражены оказываются виды, живущие не в воде и не на деревьях (*Hyla*), а на влажной земле, т. е. наземные виды. Эти закономерности легко объясняются тем, что промежуточные стадии лягушечьих сосальщиков протекают в моллюсках и водных насекомых, т. е. в воде, тогда как яйца и личинки большинства круглых червей развиваются во влажной почве и прямо из нее попадают в хозяина. Особенно слабо заражена червями древесница, потому что она утратила прочный контакт и с водой и с землей. Дубинина (in litteris) дает для лягушек дельты Волги, приведенную на стр. 230 таблицу 8, подтверждающую те же зависимости. Хозяева расположены слева направо в порядке ослабления их связей с водой.

Для паразитов морских животных, например рыб, несомненное значение должна иметь различная глубина воды, как среды, окружающей их хозяина. Первую попытку к разрешению этого вопроса сделал в ряде статей М а н т е р (M a n t e r, 1931—1934), работавший в биологической лаборатории на о-вах Тортугас. Сначала он исследовал фауну сосальщиков у

1 500 экземпляров различных мелководных рыб, после чего произвел аналогичное исследование 720 глубоководных рыб, принадлежащих к 80 различным видам. До Эд ан т е р а сведения о паразитах глубоководных рыб были чрезвычайно скудны. Укажем в этом отношении находку *Distomum halosauri* из мочеточников *Halosaurus macrochir* с глубины в 2 000 м и скребня *Echinorhynchus abyssicola*, которого описал Д о л ь ф у с (D o l l f u s, 1931), из *Pachycara obesa* с глубины 4 783 м. На глубоководной рыбе *Macrurus* Б р и а н (1931) нашел веслоногого рачка *Rebelula edwardsi*. М а н-тер не имел дела с рыбами очень больших глубин, так как его материал происходил с глубин от 80 до 1 000 м. Ему удалось обнаружить в этих глубоководных рыбах около 50 видов Trematodes Digenea. При этом американский автор подчеркивает, что глубоководные трематоды явственно отличны от сосальщиков мелководья. Среди сосальщиков, найденных ниже 200 м, только два вида встречались и в мелких водах, все же прочие были чисто глубоководными. Можно было бы думать, что такое распределение зависит исключительно от характера распространения рыб-хозяев. Однако М а н т е р указывает, что многие из паразитов глубоководных рыб не особенно разборчивы в выборе хозяев (например, *Cymbophallus vulgaris* встречается в 15 различных видах рыб), и тем не менее не были ни разу обнаружены во многих сотнях рыб с малых- глубин. Кроме того, имеются сосальщики, которые ограничиваются вполне определенными глубинами: *Dinosoma rubrum* находили только на глубине около 200 м.

Итак, паразитофауна морских рыб находится в ясной зависимости от глубины их местонахождения.

Мы не сомневаемся в том, что аналогичные различия будут констатированы и между паразитами донных и пелагических рыб. Отрыв от дна, в смысле отыскивания пищи, имеет для рыб такое же значение, как отрыв от почвы и переход к древесному или воздушному образу жизни у наземных обитателей, о чем мы говорили выше. Действительно, как только источник пищи водного животного переходит из бентоса в планктон или нектон, так сейчас же коренным образом изменяются условия заражения хозяина разными паразитами. Отпадает возможность случайного подбирания со дна покоящихся стадий паразитов, отпадают старые и вводятся новые промежуточные хозяева. К сожалению, данные по этому вопросу совершенно отсутствуют. Говоря о влиянии образа жизни хозяина, надо, конечно, помнить, что он (в отличие, например, от влияния характера пищи) представляет собой целую совокупность факторов, а не один из них. Поэтому в относящихся сюда случаях, приходится искусственно выделять один из факторов, являющийся при данном образе жизни ведущим, и на нем останавливать свое внимание.

Зависимость паразитофауны от спячки хозяина

Мы выделяем этот частный вопрос в особый раздел, ввиду тех чрезвычайно резких сезонных изменений и внешних условий существования и внутреннего состояния хозяина, которые явление спячки вносит в жизнь целого ряда животных.

Действительно, мы знаем, что, например, летучие мыши в условиях северо-западной области 7—8 месяцев в году проводят в полном оцепенении. Из активного состояния животное переходит в совершенно пассивное, прием пищи и дефекация прекращаются, все жизненные процессы замедляются, и даже температура тела мышей во время спячки падает до 7°C, т. е. они становятся на это время холоднокровными. У сусликов, в особенности у некоторых туркестанских видов (*Citellus*

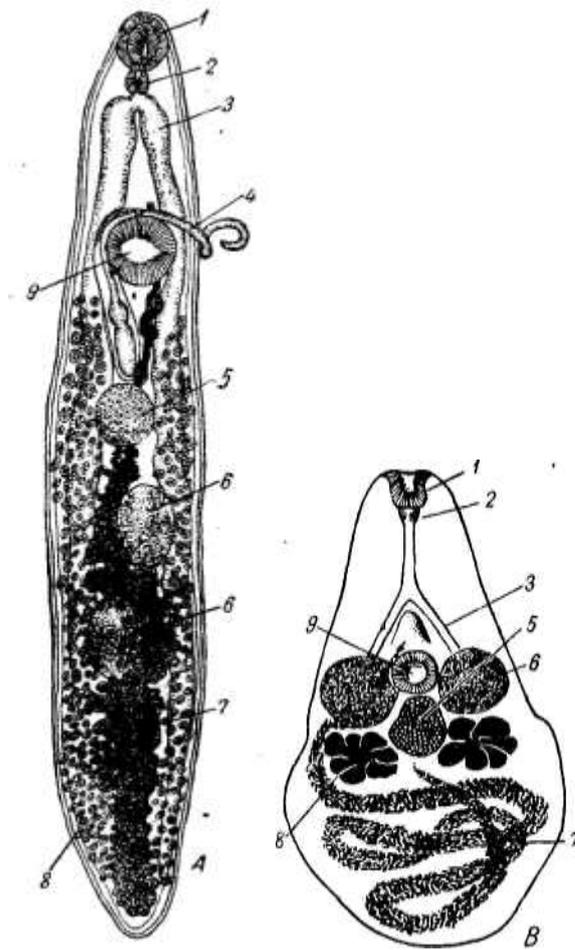


Рис. 179. Трематоды из кишечника летучих мышей.
 А — *Plagiorchis vespertilionis*; В — *Lecithodendrium ascidia*. 1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — ветви кишки; 4 — penis; 5 — яичник; 6 — семенники; 7 — матка; 8 — шелточники; 9 — брюшная присоска (А — по Штрому, В — оригинал).

fuhius по Кашкарову), спячка длится до 9 месяцев и захватывает не только зимний период, но и наиболее жаркую и сухую часть лета. Летняя спячка наблюдается у целого ряда тропических позвоночных: некоторые пресноводные рыбы (*Protopterus*), крокодилы и др. Спрашивается, как ведет себя паразитофауна всех этих животных во время их длительного голодания и полного покоя. Скучные сведения, имеющиеся по данному вопросу, ограничиваются летучими мышами. Исследование летучих мышей показывает, как много неожиданностей готовит разработка этого вопроса. А priori можно ожидать найти у перезимовавших мышей крайне ослабленную в смысле числа особей фауну кишечных паразитов, состоящую из немногих вполне половозрелых особей. На самом деле паразитофауна мышей после зимовки носит совсем иной характер. Еще ван-Бенеден (1873), исследовавший паразитов летучих мышей Бельгии, заметил, что зимние особи мышей содержали обильную фауну паразитов. В 1938 г. Марковой в окрестностях Ленинграда было произведено планомерное сезонное обследование паразито-фауны двух видов мышей: *Epseticus nilssoni* и *Plecotus auritus*. При этом летучие мыши разного возраста вскрывались в течение лета, затем вскоре после их отлета на спячку в Саблинские пещеры, далее во второй половине апреля, перед вылетом из пещеры на летний период. Вопреки всем ожиданиям, чистый и совершенно свободный от пищи кишечник кончающих зимовку мышей был набит сотнями сосальщиков, принадлежащих к трем видам, которые встречаются у взрослых мышей и в течение всего лета (рис. 179). Особенно интересно было то обстоятельство, что сосальщики находились на различных стадиях роста и зрелости, начиная с самых молодых. Как это могло случиться при отсутствии питания, а следовательно, и новых заражений в течение всей долгой зимы. Очевидно, сосальщики были получены мышами в конце летнего сезона предыдущего года, причем момент перехода хозяина к зимовке оказался для них моментом полной остановки в развитии — диапаузой. Паразиты одновременно с хозяином погрузились в глубокий зимний покой.

Интересно, что у летучих мышей зимняя спячка распространяется и на некоторые особенности процесса размножения. А именно: совокупление происходит у летучих мышей перед началом зимней спячки, но развитие зародыша начи-

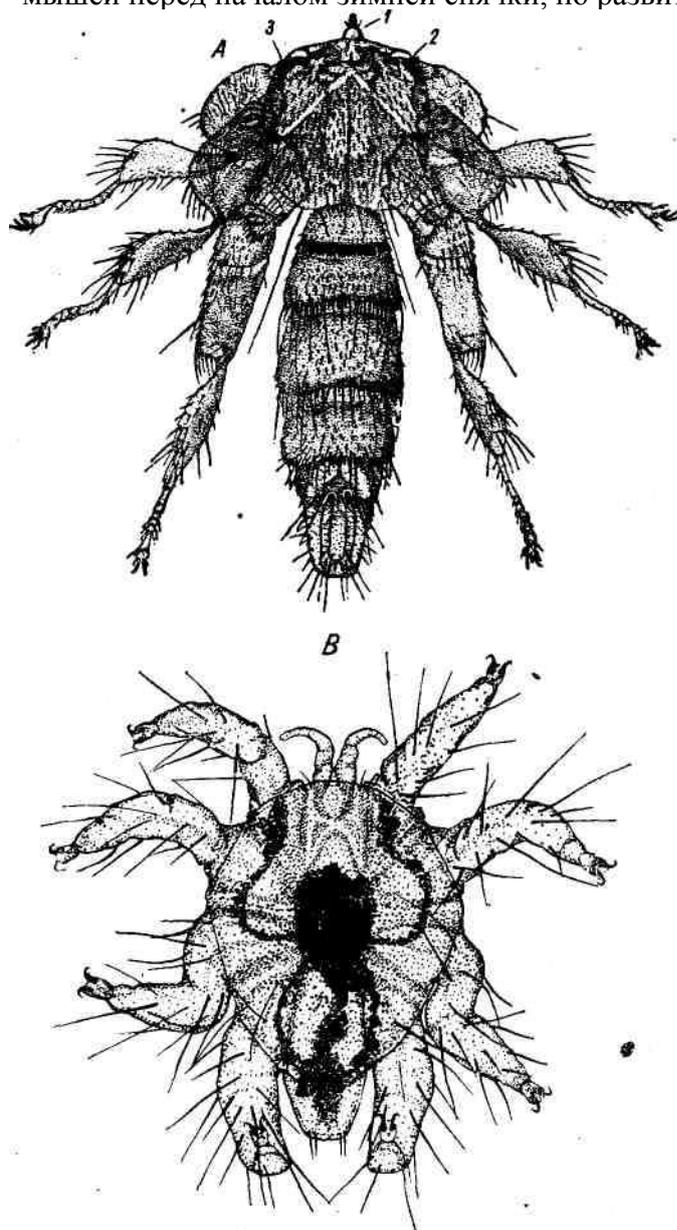


Рис. 180. Некоторые эктопаразиты летучих мышей.

A — *Nyctenia* — бескрылая муха (1 — хоботок, 2 а 3 — гребешки); B — клещ *Spinturnix* (оригинал).

нается лишь с весны. Весной и хозяин и паразиты приступают к половому размножению, а кроме того, начинаются инвазии летучих мышей новыми личиночными стадиями паразитов через их промежуточных хозяев. Кроме сосальщиков, в кишечнике ленинградских мышей лишь изредка попадаются нематоды *Histiostrongylus tipula*, которые тоже сохраняются в течение всей зимовки.

Помимо эндопаразитов, летучие мыши имеют под Ленинградом два вида кровососущих клещей и муху *Nycteria* (рис. 180). Один из видов, относящийся к *Laelapidae*, ведет себя так же, как сосальщики, и на крыльях зимующих мышей находились без различия личинки, нимфы и взрослые клещи обоих полов. Другой клещ, *Spinturnix*, представлен на зимующих мышах исключительно самками, внутри которых имеются эмбрионы на определенной стадии развития. Очевидно, у *Spinturnix* жизненный цикл построен так, что ко времени зимовки хозяина паразиты достигают определенной стадии, и лишь на этой стадии их застает период покоя. Итак, две близких между собой формы (клещи) ведут себя в отношении цикла совершенно различно, несмотря на одинаковые внешние условия.

Наконец, говоря о летучих мышах, упомянем, что у них некоторые элементы паразитофауны в условиях Петергофа, где производились исследования, появляются специально в период лактации. Самки *Epseticus* на время рождения детенышей и лактации их поселяются в некоторых пустых чердачных помещениях, тогда как до этого, в мае и июне, летучие мыши ночуют где-то на воле, вероятно в дуплах. Во вре-

мя периода лактации скопления кормящих мышей регулярно посещаются обыкновенными постельными клопами (*Cimex lectularius*), от которых они свободны во время зимовки.

Судьба отдельных паразитов во время зимней спячки может быть различной. Так, по старым данным Баркова, ежи сохраняют в своем желудке нематод *Physahptera* в течение всей зимней спячки, тогда как сурки, по Бланшапу (1903), освобождаются зимой от цестод, населяющих их кишечник.

Зависимость одних членов паразитофауны от наличия других.

Очень любопытный факт такой зависимости показал знаток паразитических ракообразных американец Вильсон (Wilson, 1913). Он наблюдал, что среди пресноводных рыб многие виды предпочитают, с одной стороны, глохидиями, а с другой стороны веслоногими раками. При этом, поселяясь на какой-нибудь рыбе, одни из этих паразитов делают антагонистами других: рыба, зараженная глохидиями, обычно свободна от рачков, и наоборот. Заражение одним из паразитов доставляет хозяину иммунитет по отношению к другому. Именно на этом обстоятельстве, невидимому, основывается постоянное отсутствие рачков на рыбе *Aphdinotus grunniens*, родичи которой часто несут на себе Соперода. Дело в том, что *Aphdinotus* питается моллюсками, которых дробит своими мощными зубами, а потому, естественно, сильно подвержен заражению глохидиями, которые в массе встречаются на его жабрах. Рыба заражается, поедая беременные самки Tjunionidae, и таким образом приобретает иммунитет по отношению к Соперода, за счет сильного заражения глохидиями.

Указания на аналогичные отношения между *Phyllodistomum* и *Myxidium lieberkuhni* у щуки дает Петрушевский (1940). По его наблюдениям, *Myxidium*, дающий обычно у щук стопроцентное заражение мочевого пузыря, отсутствует в тех щуках, мочевой пузырь которых содержит сосальщиков *Phyllodistomum*.

В отношении эктопаразитов наземных животных Уотерстон (Waterston) отмечает, что пухоеды редко встречаются на птицах, сильно зараженных перьевыми клещами (*Analgina*).

Труэссар (Trouessart, 1885) уже давно наблюдал, что при поселении клещей рода *Syringophihs* (сем. Chcyletidae) в очинах пера птиц, зараженных перьевыми клещами из рода *Syringobia*, последние полностью уничтожаются первыми. Данные эти подтверждаются Дубининым (in litteris) на паразитах кулика *Totanus calidris*. В очинах маховых перьев его часто живут перьевые клещи *Syringobia*. Если кулики заражаются клещем *Syringophilus bipectinaius*, то эти клещи уничтожают *Syringobia* и поселяются в очинах всех перьев, потребляя в пищу чешуйки эпидермиса сосочка пера. Последующее заражение таких куликов *Syringobia* становится невозможным, так как они тот час же поедаются *Syringophilus*. В последнее время очень интересный пример антагонизма между близкими формами обнаружила Банина (in litteris) у инфузорий Protociliata из кишечника лягушек. На очень большом материале Банина показала, что в тех случаях, когда какой-нибудь вид лягушек бывает в известной местности заражен двумя разными родами и даже видами Protociliata, то никогда при этом не наблюдается смешанных инвазий. Каждая зараженная лягушка содержит всегда лишь один из ВОЗМОЖНЫХ двух генов инфузорий. Единственный вывод, который можно сделать из этого, говорит о том, что заражение одним из видов инфузорий вызывает иммунитет по отношению к другому виду.

Было бы весьма интересно накопление данных о подобных случаях, которых, быть может, не так мало.

ГЛАВА XVI

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОТ МИГРАЦИЙ ХОЗЯИНА

Одним из факторов, наиболее мощно изменяющих паразитофауну животного, являются его миграции. Дальние миграции ставят животное в столь различные условия существования, что паразиты не могут не реагировать на эти изменения внешней среды. Кроме того, миграции сплошь и рядом сопровождаются существенными изменениями физиологии хозяина, которые присоединяют свое действие к влиянию миграций.

Прежде всего влияние миграций хорошо иллюстрируется изменениями паразитофауны проходных рыб. Классическим примером проходных рыб служит лосось. До трех-четырех летнего возраста лосось ведет монотонную жизнь в верховьях северных рек, плохо питается и слабо растет. Затем молодь спускается в море, где начинается период нагула, сопровождающийся бурным ростом. Последний особенно сказывается на размерах чешуи, которая является как бы паспортом, где отмечаются важнейшие события в жизни лосося. После двух- или трехлетнего периода морской жизни лосось в первый раз поднимается в реки для нереста. При этом он проводит в пресной воде несколько месяцев, иногда почти год. Во все время пребывания в реке для нереста лосось ничего не ест и между тем тратит массу энергии как на поднятие против течения (иногда на тысячи километров), так и на развитие половых продуктов. После нереста лосось, как говорят, сваливается в море и только через год или два морской жизни снова поднимается для нереста в реки. Вся эта гамма разных местообитаний и физиологических

состояний не может не отразиться на паразитофауне лосося.

Вплоть до самого последнего времени была известна лишь фауна паразитов поднимающегося в реки-взрос-

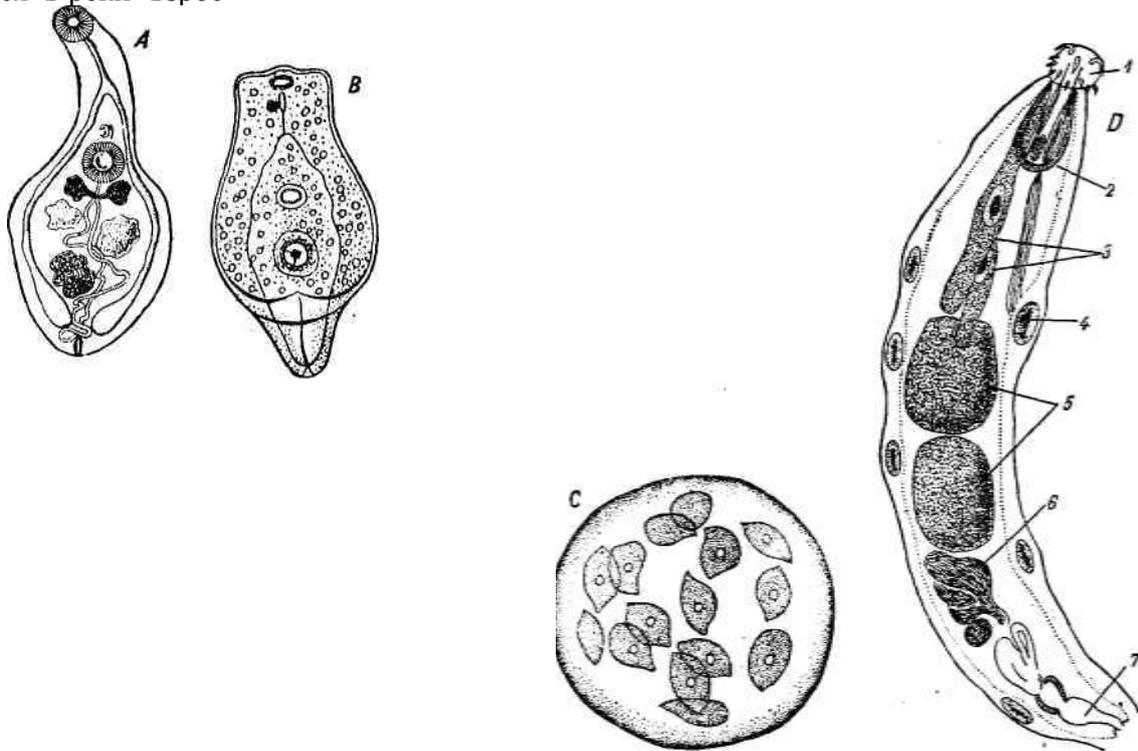


Рис. 181. Пресноводные паразиты молоди лосося.

A — почечный сосальщик *Phyllodistomum*; *B* — личинка сосальщика (*Diplostomulum spathaceum*); *C* — *D. spathaceum* в хрусталике рыбы; *D* — *Neoechinorhynchus rutili*. (1 — хоботок; 2 — влагалище хоботка; 3 — лемниски; 4 — гигантские ядра в коше; 5 — семенники; 6 — цементные железы; 7 — половая клоака) (из Догеля).

лого лосося, причем Гейц (Heitz, 1917), в прекрасной работе, посвященной рейнскому лосою, подробно разобрал обеднение этой рыбы паразитами по мере поднятия ее к верховьям рек. Только в 1933 г. Догелю и Петрушевскому удалось получить полное представление о переменах фауны паразитов лосося в течение всей его жизни, собрав материал не только по взрослому лосою, но и по молоди, проживающей в верховьях наших северных рек до своего первого спуска в море. Материал был получен из ряда рек: Онеги, Выга, а главным образом из притоков Северной Двины, и состоял из значительного числа (около 150) молоди разных возрастов, а также из 50 взрослых лососей. Молодь состояла, начиная с совсем маленьких мальков сеголеток (условное ихтиологическое обозначение этого возраста O-f), имевших всего 3—4 месяца от роду, из рыбок однолетнего (1+), двухлетнего (2-f-), трехлетнего (3-f-) и четырехлетнего (4-f-) возраста. Первый спуск в море совершается молодью, как сказано уже выше, в трехлетнем или четырехлетнем возрасте, так что у нас имелся и материал, характеризовавший собой предельный период пребывания молодого лосося в пресной воде. Взрослые исследованные лососи имели от 4 до 10, но чаще всего 5 лет, т. е. получилась полная возрастная цепь лососей на разных периодах жизни.

Первым результатом этих исследований явилось установление в молоди лосося до тех пор неизвестной фауны пресноводных паразитов (рис. 181). Последняя не представляет собой чего-либо специфического, но отвечает сильно обедненной паразитофауне родичей лосося из того же района. Фауна эта у исследованных мальков состояла из 12 видов, в том числе из самых типичных пресноводных паразитов: *Grepidostomum farionis*, *Phyllodistomum conostomum*, *Diplostomulum spathaceum* глаза, *Triaenophorus nodulosus*, молодых *Proteocephalus*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Spiroptera tenuissima*, *Rhabdochona*, *Rhaphidascaris acus*. Эта фауна появляется в мальках не вся сразу, а постепенно по возрастам, чем подтверждается правило о характере возрастных изменений паразитофауны, высказанное нами ранее (стр. 209). Как показывают наши данные, значительный процент сеголеток вообще свободен от паразитов, у остальных же встречаются в небольшом количестве лишь две нематоды (*Spiroptera* и *Rhabdochona*) и один раз был найден в глазу *Diplostomulum*. У однолетних мальков или годовиков заражены почти все особи, и к. списку паразитов прибавляются *Phyllodistomum* мочевого пузыря и *Neoechinorhynchus*. У двух- и трехгодовалых рыб появляются как более или менее частые компоненты паразитофауны *Diplostomulum* и *Crepidostomum*, а так же в виде отдельных находок и некоторые другие новые виды; наконец, у четырехлеток инвазия, сохраняя тот же видовой состав,

обогащается в смысле интенсивности и экстенсивности заражения.

Этот процесс постепенного обогащения фауны мальков может быть иллюстрирован также в цифровом отношении средним количеством видов паразитов, приходящихся на 1 зараженно-го малька в разных возрастах. Для сеголеток мы находим в среднем 1 вид паразитов на 1 зараженную рыбу, для годовиков 1,3 (т. е. имеются уже отдельные рыбки, несущие два вида паразитов), для двух- и трехлеток 2,3 вида и для четырехлеток — 2,7 вида паразитов. Усиление интенсивности инвазии демонстрирует *Spiroptera*; зараженные сеголетки имеют в среднем по 2 червя на рыбу, годовики — по 3,3, а двух- и трехлетки — по 9. Таким образом, каждый год вносит с собой новую ноту в паразитофауну молодой рыбешки.

Далее те же исследования показали, что в море лосось нацело освобождается от своих пресноводных нахлебников и получает новый набор паразитов морского происхождения. Действительно, паразитофауна возвращающихся к реки и пойманных в реках взрослых лососей, состоявшая из 15 видов, содержала всего три пресноводных вида: *Camallanus lacustris* (найден 1 раз в числе 1 особи), *Capillaria* sp (1 раз) и *Diplostomulum spathaceum* (довольно часто, но в очень небольшом количестве особей). Однако и эти немногочисленные пресноводные паразиты не сохранены лососем от малькового возраста, но благоприобретены им во время поднятия в реки, как показывает *D. spathaceum*. У мальков эта личинка сосальщиков встречается в своем нормальном местообитании, а именно в хрусталике глаза. Напротив, у взрослых лососей ее находили исключительно в стекловидном теле глаза. Очевидно, мальковая инвазия этими личинками со временем ликвидировалась (паразиты рассосались), а в глаза взрослой рыбы проникли новые личинки, которые, однако, вследствие большой плотности хрусталика взрослого лосося, не могли вбуравиться в него и остались в стекловидном теле.

Все остальные паразиты взрослого лосося чисто морские. Таковы представители семейства сосальщиков *Hemiuridae* (*Br aChy phallus crenatus*, *Hemiurus*, два вида *LccitJiaster*), а также *Derogenes varicus*, сосальщик, распространенный у весьма многих морских рыб.

Морского происхождения и личинки цестод *Tetrabothrium*, а вероятно также и *Eubothrium crassum*. Единственный вид скребней, имевшийся во взрослых лососях, *Echinorhynchus gadi*, обычно встречается в треске, а личинки нематоды *Porrocoecum capsularia* констатированы для 90 различных морских рыб. Наконец, типичным морским паразитом является и рачок *Lepeophtheirus stromi* (рис. 182), попадающийся на лососях, входящих в реки.

Все эти морские виды сопровождают лосося в его анадромальной миграции в реки, но в пресной воде, как уже наблюдалось многими авторами, происходит постепенная утрата лососем его морской паразитофауны. Прежде всего рыба освобождается от эктопаразитов, которые подвергаются непосредственному воздействию пресной воды. Так, в пункте Сорока на Белом море все лососи поголовно были заражены рачками *Lepeophtheirus*. Между тем, лососи, поднявшиеся от этого пункта на 10 км вверх по реке Выг, показали экстенсивность инвазии уже всего на 25%, а рыбы, пойманные еще выше по течению реки, были вообще свободны от *Lepeophtheirus*.

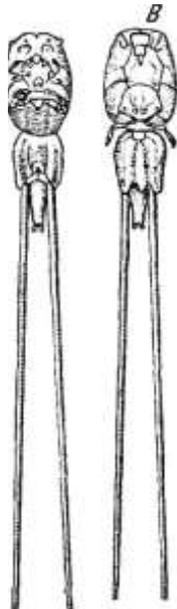


Рис. 182. Паразитирующие на лососе веслоногие рачки *Lepeophtheirus stromi* о брюшной (A) и со спинной (B) стороны (по Сод-д а т о в у).

За потерей эктопаразитов следует постепенная утрата кишечной паразитофауны, причем падение видового состава и абсолютного числа кишечных морских паразитов находится в прямой зависимости от срока, проведенного рыбой в пресной воде. Среди речных лососей можно, благодаря некоторым признакам, различать «осеннюю» рыбу, которая недавно вошла в реку, от так называемых «лохов», которые провели в пресной воде уже много месяцев и вполне готовы к нересту. Сравнивая паразитофауну обеих этих сортов лосося, мы находим, что у лохов морские паразиты представлены несравненно беднее, чем у «осенних» лососей. Так, *Derogenes*

-caucus встречается у 93,7% осенней рыбы и только у 53,3% лохов. Параллельно с этим падает и интенсивность инвазии. У осенней рыбы на одного лосося приходится на р. Ниве 120 *Derogefies varicus*, а у лохов — всего 12, т. е. в десять раз меньше. Аналогичную картину наблюдал уже раньше Г е й ц, сравнивая лососей нижнего и верхнего течения Рейна. Несколько иначе ведет себя ленточный глист *Eubothrium crassum*. Число головок его в кишке осенних лососей и лохов приблизительно одинаково, но у лохов стробилы *Eubothrium* чрезвычайно укорочены, вследствие отрывания и утраты почти всех своих члеников. Поэтому общий вес сохраняющихся в кишке лоха червей (около 2,8 г) значительно ниже общего среднего веса тела тех же червей у осенних рыб (24,3 г). Некоторые из кишечных морских паразитов вовсе исчезают у лохов — таков *Echinorhynchus gadi*.

Меньше всего отражается влияние миграций на полостных паразитах, которые не подвергаются непосредственному действию пресной воды и, к тому же не могут быть выведены из полости тела наружу. Поэтому, например, личинки *Porrocoecum capsularia* приблизительно равномерно распространены у осенней рыбы и лохов.

Можно задать себе вопрос, почему лосось захватывает во время своей анадромальной миграции столь ничтожное число пресноводных паразитов. Ответ на это дает нам физиология анадромального лосося. Во время странствования он не питается, а потому главный путь инфекции — кишечник остается закрытым. Сравнительно частое заражение анадромальных лососей одним пресноводным паразитом, а именно личинками *Diplostomulum*, не ослабляет, а поддерживает наше предположение. Церкарии большинства Strigeidae, к которым принадлежит *Diplostomulum*, активно проникают в тело промежуточного хозяина через покровы, т. е. не зависят в отношении инвазии от принятия хозяином пищи.

Мы нарочно остановились на паразитах лосося подробнее, чтобы иллюстрировать положительные стороны применения возрастного анализа фауны при паразитологических исследованиях, а также потому, что здесь вся динамика паразитофауны живо проходит перед нами на примере одной рыбы, жизнь которой состоит из ряда чередующихся глубоких контрастов. Работы над лососем показали целый ряд закономерностей в изменениях паразитофауны: постепенное нарастание пресноводной паразитофауны у мальков, ее утрата и замена морской; правильная последовательная утрата части последней у анадромальных лососей и восстановление морской паразитофауны при каждом возвращении лосося в море. Изменения фауны паразитов имеют вид несколько раз поднимающейся и падающей кривой (рис. 183).

Если мы возьмем для сравнения паразитофауну одного из родичей лососевых, а именно стационарного, чисто пресноводного хариуса (Дубинян, 1936) из тех же самых водоемов (притоки Сев. Двины), то увидим, что здесь с возрастом идет постепенное поднятие первой (мальковой) части кривой паразитофауны лосося, и на этом дело оканчивается (рис. 184).

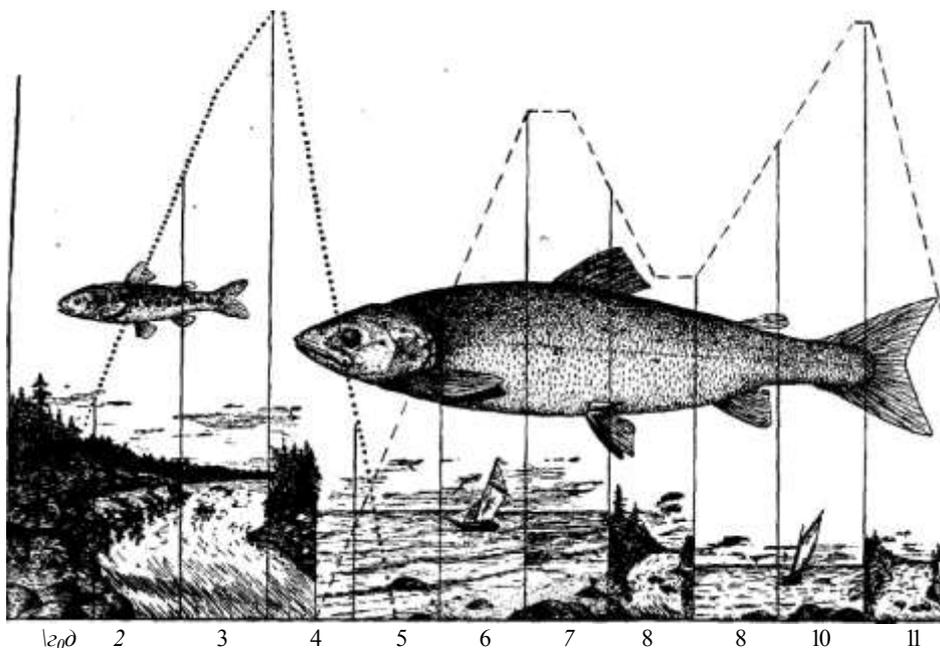


Рис. 183. Диаграмма изменений паразитофауны лосося, происходящих в зависимости от его миграций. На оси абсцисс отложены годы жизни лосося, речной или морской пейзаж говорит о пребывании лосося в соответственные годы — в пресной или соленой воде: кривая из точек отвечает подъему и падению пресноводной паразитофауны; кривая из черточек отображает изменения морской паразитофауны. Левый рисунок изображает малька, правый — взрослого лосося (оригинал).

Другим примером влияния миграций на паразитофауну рыб может служить голец (*Salvelinus alpinus*) с Новой Земли (Догель и Марков, 1937). Эта рыба известна в двух разновидностях: одна живет в пресноводных озерах северной Европы, другая — в Ледовитом океане. Эта морская разновидность проделывает

вают правильные анадромальные миграции для нереста в верховьях рек. Гольц с Новой Земли нерестится в речках и озерах этого арктического острова, там он развивается и там же проводит большую часть года даже во взрослом состоянии, спускаясь для нагула в море лишь на 2—3 месяца в году. Мальки гольца развивают в себе несколько более бедную (6 видов) и иную пресноводную паразитофауну, чем мальки лосося. Однако изредка (одна находка у 54 мальков) у мальков встречаются и чисто морские черви (*Derogenes varius*). Причиной этого явления служит, вероятно, с одной стороны, короткость речных потоков острова, с другой — влияние морских приливов, загоняющих морскую воду в устье рек. Таким путем морские паразиты получают доступ к малькам. Взрослые гольцы, пойманные в различных заливах Новой Земли, содержат, как и следовало ожидать, более или менее морскую паразитофауну, к которой примешивается, однако, целый ряд пресноводных форм, указывающих на длительное пребывание взрослых *Salvelinus* в пресных водоемах. Около 65% паразитов взрослого гольца имеют чисто морской, прочие же 35% более или менее пресноводный характер. Большая примесь пресноводных паразитов явственно отличает гольца от лосося и говорит за то, что гольц, вероятно, не вполне прекращает питаться в пресной воде. Ниже мы приводим список паразитов взрослых гольцов, в котором звездочками отмечены пресноводные виды, а цифры показывают экстенсивность инвазии в процентах:

* <i>Tetraonchus arcticus</i>	2	* <i>Echinorhynchus salmonis</i>	23
<i>Derogenes varius</i>	43	<i>Porrocoectm sp</i>	43
? <i>Eubothrhtm sakelini</i>	10	* <i>Cystidicola farionis</i>	18
<i>Hemiurus lerinseni</i>	40	<i>Contracoecum sp.</i>	42
<i>Brachyphallus crenatus</i> . . .	7	<i>Podocotyle atomon</i>	2
<i>Diplocotyle olriki</i>	53	<i>Lecitha ster gibbosus</i>	8
<i>Tetrabothrium sp</i>	23	* <i>Salmincola alpina</i>	7
<i>Echitiorhynchus gadi</i>	16	* <i>Salmincola extumescens</i>	8

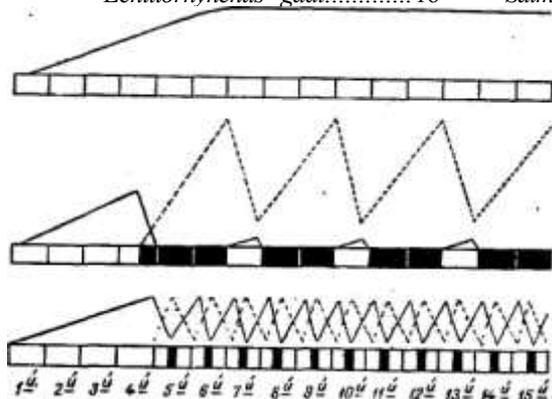
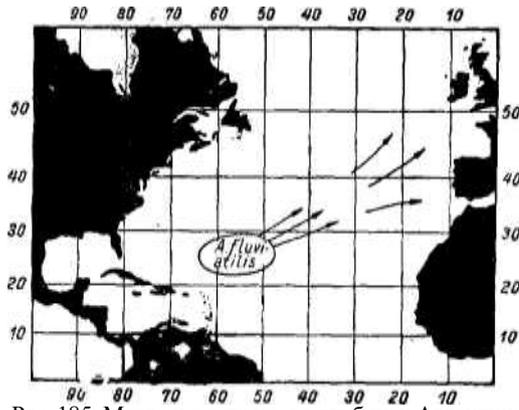


Рис. 184. Трп кривых, показывающих изменения паразитофауны у пресноводной рыбы (хариус — наверху), у рыбы, проводящей долгие сроки в море (лосось — посередине), и у рыбы, проводящей во взрослом состоянии ежегодно трп месяца в море, остальное же время в озерах (ново-земельский гольц — внизу). Сплошная кривая изображает подъемы и падения пресноводной паразитофауны, кривая из черточек относится к морской паразитофауне. Видно, что у взрослого гольца паразитофауна большую часть года носит смешанный характер. Деления на оси абсцисс отвечают годам жизни; зачернены сроки, проводимые рыбой в море (оригинал).

Интересные экологические штрихи дает сравнение двух категорий взрослых гольцов, а именно, так называемой летней рыбы, которая недавно спустилась из озер Новой Земли и идет в море, и осенней, направляющейся • из моря в реки. Летние гольцы содержали большее количество видов и больший процент пресноводных паразитов, чем осенние. Так, например, у летних гольцов в изобилии имелись рачки *Salmincola extumescens* и *S. alpina*, отсутствовавшие у осенних. Морской скребень *Echinorhynchus gadi* был найден у 4% летних и 28% осенних гольцов, а пресноводный скребень *Ech. salmonis* — у 32% летних и 14% осенних гольцов.

Нахождение у осенней, т. е. возвращающейся в пресные воды рыбы некоторых потамофильных паразитов (*Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*) объясняется отчасти, быть может, тем, что промежуточные хозяева этих паразитов имеются и в заливах Новой Земли (что вероятно для *E. salmonis*), отчасти же сравнительно коротким пребыванием (2—3 месяца) гольца в море, что делает для части пресноводных паразитов возможным удержаться в хозяине вплоть до срока его возвращения в реки.

Не менее интересные картины изменений получают и при изучении паразитофауны катадромальных рыб, примером которых является угорь (*Anguilla anguilla*). Взрослые угри оставляют европейские реки для того, чтобы нереститься в глубинах Атлантического океана, где они погибают, уже не возвращаясь более в пресные воды. Личинки угря в течение трех лет ведут пелагический образ жизни, постепенно мигрируя от середины Атлантического океана к европейским берегам (рис. 185). Достигнув берегов, личинки входят в реки, совершенно изменяют свой образ жизни и становятся донными животными. В реках молодые угри растут и остаются до периода нереста, когда приступают к своей катадромальной миграции.



Ряс. 185. Место нереста угря в глубинах Атлантического океана и направление миграции его личинок к берегам Европы (из Кашкарова, изменено).

Паразитофауна взрослого угря обработана в Невской губе Догелем и Петрушевским (1933), тогда как личинки угря (*Leptocephalus*)s. молодые угрята, готовые войти в реки, исследованы Догелем (1936). *Leptocephalus* в течение всего трехлетнего периода своей пелагической жизни совершенно свободен от паразитов. То же самое следует сказать и о периоде его превращения в молодого угря, которое занимает около года. Таким образом, угорь представляет полную противоположность лососю, будучи свободен от паразитов в течение первых 3—4 лет своей жизни. Это различие отчасти обуславливается весьма слабым развитием пищеварительного канала у *Leptocephalus*, питание которого до сих пор представляет собой загадку, так как в кишечнике личинок угря не находили никакой пищи. Как только молодой угорь, закончив метаморфоз, отпускается на дно и начинает питаться речным бентосом (личинками *Simuliurn* и т. д.), наступает инвазия его различными паразитами. В исследованном Догелем случае первые, появляющиеся у молодого угря, паразиты принадлежали к категории паразитов, не имеющих промежуточного хозяина. Так, у шести молодых угорьков (около 70 мм длиной), пойманных близ Казерты под Неаполем, инвазия слизистым споровиком *Muxidium giurdi* встретилась шесть раз, *Gyro-dactylus* "попался на жабрах два раза, тогда как из числа паразитов, нуждающихся в промежуточных хозяевах, попались по одному разу только какая-то личинка сосальщиков и скребень *Acanthoecephalus an-guilhe*. Этими данными подтверждается высказанное ранее (стр. 210) правило о порядке заражения рыб различными паразитами.

Угорь интересен еще в одном отношении: у него наблюдается известный половой диморфизм в смысле паразитофауны, совпадающий с полом животного-хозяина. Дело в том, что самки проникают далеко в реки и другие пресные водоемы, где и протекает многолетний период их нагула. Громадное большинство самцов (и очень небольшой процент самок) задерживается, однако, сразу после окончания метаморфоза в устьях рек, остается там во все время нагула и еще до приобретения брачного наряда начинает свое откочевывание в море для нереста. Поэтому взрослые самки, исследованные в Невской губе при их спуске в море, имеют чисто пресноводную паразитофауну из 11 видов многоклеточных паразитов. Однако для других местонахождений угря иностранными авторами отмечаются находки у него чисто морских паразитов, каковы сосальщики *Deropristis*, *Hemiurus*, *Lecifhaster*, *Podocotyle*, *Stbrrhurus*, скребень *Corynosoma* и др. Эти морские формы, по нашему предположению, должны встречаться почти исключительно у самцов угря, держащихся в еолоноватоводных эстуариях рек.

В результате миграции рыб, в некоторых случаях наблюдается весьма интересное взаимное проникновение пресноводных и морских паразитов между морем и крупным речным бассейном. Прекрасный пример этому дает р. Амур и Японское море. Здесь типичная карповая, т. е. пресноводная рыба *Leuciseus brandti* эмигрировала в море, и только во время нереста посещает приустьевые пространства рек. С другой стороны, китайский окунь (*Siniperca chua-tsi*), принадлежащий к морскому семейству Serranidae, полностью приспособился к жизни в реках, которые он вообще не придает. Возникает вопрос, какие изменения могли произойти в паразитофауне этих обеих «аномальных рыб». Оказывается, что каждая из них увлекла за собой в свое новое местообитание часть своих

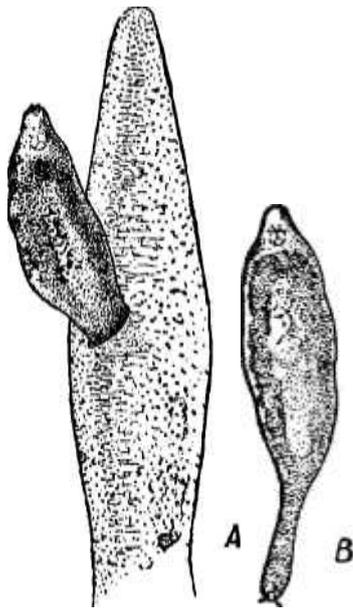


Рис. 186. *Dactylogyrus iwanovi* с жабр дальневосточной красноперки (*Leuciscus brandti*).

A — *Dactylogyrus* на жаберном лепестке, погруженный задним концом глубоко в ямку разросшегося вокруг него эпителия хозяина; *B* — снятый с хозяина *Dactylogyrus*; на заднем конце видны два крючка прикрепительного диска (по Выховскому).

исконных паразитов и, с другой стороны, приобрела комплекс паразитов, свойственных новому местожительству. Таким образом, в результате этого река, с одной стороны, и море, с другой, обогатились некоторыми, по существу чуждыми им, паразитологическими элементами. Чтобы не быть голословными, приведем следующие данные. *Siniperca chuatsi* на Амуре имеет целый набор паразитов пресноводного облика и происхождения. Таковы жаберный споровик *Lentospora chuatsi*, сосальщики *Tetraonchus dispar*, *Vucephalus polymorphous*, *Isoparorehis hypselobagri*, цестода *Tetracampus*, скребень *Paracanthocephalus tenuirostris*, нематода *Rhabdochona denudata*, рачки *Ergasilus flavimanus*, *Pseudergasilus major*, *P. undulatus*, т. е. 10 видов паразитов. Однако, кроме них, *Siniperca* обладает двумя паразитами, говорящими о давних морских связях этой рыбы. Во-первых, это специфичная для *Siniperca* кишечная нематода *Contracoecum sinipercae*. У чисто пресноводных рыб нематоды рода *Contracoecum* встречаются лишь в личиночном состоянии и притом в полости тела. Напрогиль, у морских и проходных рыб они известны, помимо того, и из кишечника, где живут в половозрелой стадии. Следовательно, в этом отношении *Siniperca* приближается к рыбам морского происхождения. Во-вторых, в мочевом пузыре *Siniperca* живет споровик *Hennediya sinipercae*. У чисто пресноводных рыб *Hennediya* встречаются на жабрах, под кожей, в мускулатуре. У некоторых морских и соло-новатоводных рыб *Hennediya* констатированы в мочевом пузыре и почках.

Со своей стороны, *Leuciscus brandti* обнаруживает в своих паразитах очень ясные следы своего пресноводного происхождения. Кроме ряда морских паразитов, как-то *Podocotyle*, *Lecithaster*, *Zoogonoides*, скребень *Rhadinorhynchus*, *Scolex polymorphus* и-некоторые другие, *Leuciscus brandti* имеет пять паразитов пресноводного характера. Это рачки *Tracheliastes sachalinensis* и *Ergasilus wilsoni*, споровик *Myxobolus marinas* и сосальщик *Dactylogyrus iwanovi*, нематода *Rhabdochona denudata*. Роды *Tracheliastes* и *Myxobolus* свойственны рыбам пресных вод. Однако Исакова-Кео (in litteris) нашла *Myxobolus* на жабрах *L. brandti* — единственный пример жаберных *Myxobolus* у рыб, живущих в море. Еще более интересен *Dactylogyrus*, открытый на жабрах *L. brandti* Выховским (in litteris, рис. 186). Помимо того, что род *Dactylogyrus* вообще свойствен пресноводным рыбам, вид, найденный им на *L. brandti* показывает ряд изменений, вызванных в нем переменной среды, окружающей хозяина. А именно, все пресноводные *Dactylogyrus* (а их несколько десятков видов) живут свободно на поверхности жаберных лепестков. Один лишь *Dactylogyrus* с *L. brandti* прочно прицепляется к определенному месту лепестка, после чего жаберный эпителий разрастается вокруг основания паразита в виде высокого воротничка, или валика. Под защиту этого воротничка паразит может, повидимому, временно втягиваться. Возможно, что указанная адаптация представляет собой защитное приспособление против действия морской воды на пресноводного по происхождению паразита. Мало того, эта пресноводная группа форм, иовидимому, вполне приспособилась к морской среде. *Rhabdochona denudata*, кроме своего первоначального хозяина, встречена уже у типичного морского бычка *Alckhphys*. Таким образом, *L. brandti*, переселившись в море, начинает как бы навязывать часть своей пресноводной паразитофауны морским рыбам.

Еще более общее значение и-большой интерес представляют исследования паразитофауны перелетных птиц, производившиеся до сих пор исключительно нашей школой. До сих пор имеется всего одна зарубежная статья У а р д а (Ward, 1907), посвященная вопросу о смене паразитофауны во время перелетов, но и то крайне мало убедительная, ибо для выяснения этой проблемы автор пользовался весьма несовершенным методом весеннего и осеннего исследования пролетных утиных птиц. Впервые нами по отношению к перелетным птицам был применен возрастно-сезонный анализ паразитофауны, состоящий в том, что в определенной местности детально изучается паразитофауна какого-нибудь вида птицы, начиная с первых дней ее прилета и вплоть до самого отлета; в то же время изучается и паразитофауна птенцов от момента их вылупления и до первого отлета на юг. Применение этого метода дало очень важные результаты. В настоящее время таким способом исследовано уже значительное количество птиц, а именно: стриж (Догель и Каролинская, 1936), ласточка (Догель и Навцевич, 1936), каравайка (Дубинин, 1938), кваква, или ночная цапля *Nycticorax* (Дубинина, 1937), скворец (Марков, 1939), зяблик (Догель и Яковлев, in litteris), пеликан (Дубинин, in litteris), а также для контроля и некоторые оседлые птицы — серая куропатка (Барышева, 1939), рябчик (Олигер, 1940), воробей (Побенодосцев, 1940), галка (Зехнов, in litteris).

Благодаря применению возрастно-сезонного анализа тот конгломерат паразитических форм, который, как нечто статическое и однородное, признавался до сих пор для каждой перелетной птицы, удалось разбить на несколько естественных групп, обладающих каждая своей собственной особого рода динамикой. Вопрос о динамике паразитофауны этих птиц стал в настоящее время настолько ясен, что можно, не прибегая к описанию постепенных этапов его разработки, просто изложить полученные результаты, как не требующие доказательств.

Начнем с характеристики паразитофауны птиц, только что прилетевших на места гнездования. Эта птица имеет известный набор паразитов, которых она приносит с собой с юга, но истинное происхождение которых сначала является недостаточно ясным. Количество и разнообразие приносимых с собой паразитов у различных птиц подвержено довольно сильным вариациям. Этих паразитов, принесенных с юга, постигает различная судьба. Одни, из них, как например, пухоеды и перьевые клещи, не только остаются на птице во время ее пребывания на севере, но и переходят с родителей на птенцов и затем уносятся как птенцами, так и родителями на юг. Другие принесенные паразиты постепенно утрачиваются взрослыми птицами на севере, а птенцы не обнаруживают зараженности этими паразитами в первое лето своего существования. Третья группа паразитов, а именно часть эндопаразитов, держится у взрослых в течение всего лета, но не встречается у птенцов вплоть до самого отлета. Однако, помимо паразитов, занесенных с юга, на местах гнездования паразитофауна птицы обогащается целым рядом новых форм. Прежде всего, сюда относятся эктопаразиты, связанные с гнездом птицы, как-то: блохи, некоторые кровососущие мухи и др. Далее, сюда принадлежат эндопаразиты, которыми на севере заражаются как взрослые, так и птенцы и которые, однако, ко времени отлета вымирают, так что птицы не берут их с собой на юг. Наконец, имеются эндопаразиты, которые появляются у птиц на севере, уносятся ими на юг, но отсутствуют у птиц, возвращающихся на места гнездования.

Несмотря на кажущуюся калейдоскопичность такого состава паразитофауны, в нем уже на основании сделанного нами только что беглого обзора удастся по их происхождению различать три главных группы паразитов: 1) *убиквисты*, встречающиеся в хозяине в течение круглого года, безразлично как на севере, так и на юге; 2) *южные формы*, заражение которыми происходит исключительно на местах зимовий; 3) *северные формы*, заражение которыми совершается опять-таки исключительно на местах гнездования.

Каждая из этих групп может делиться, как мы увидим, на подгруппы (рис. 187—192), к описанию состава и особенностей которых мы и переходим.

У б и к в и с т ы (рис. 187) перелетных птиц — это, прежде всего, все те паразиты, которые живут на самом теле птицы. Они тесно связаны с телом хозяина во всем своем жизненном цикле и сопровождают птицу во всех ее странствованиях. Эту естественную и одно-



Рис. 187. Распределение на взрослом стриже повсеместных паразитов (например *Mallophaga*, *Sarcoptiformes*). На взрослых стрижах убиквисты встречаются в течение всего

года, на птенцах — начиная с известного момента развития оперения. Черные линии обозначают границы месяцев; пунктирные линии, доходящие до центра, отвечают моменту прилета и отлета стрижей; пунктирная линия, делящая июль в кружке птенцов, отмечает период вылупления птенцов.

Рис. 188. Схема распределения в стрижах южных паразитов из категории *B* (например *Platynosomum*, *Luperosomum*). ■ Приобретенные птицей в Африке паразиты имеются лишь во взрослых стрижах и уносятся ими обратно на юг.

родную- категорию убиквистов составляют пухоеды и перьевые клещи (*Sarcoptiformes*). Пухоеды (*Mallophaga*) всю свою жизнь проводят на птице и на птице же откладывают свои яйца, приклеивая их к перьям (рис. 193). Поэтому *Mallophaga*

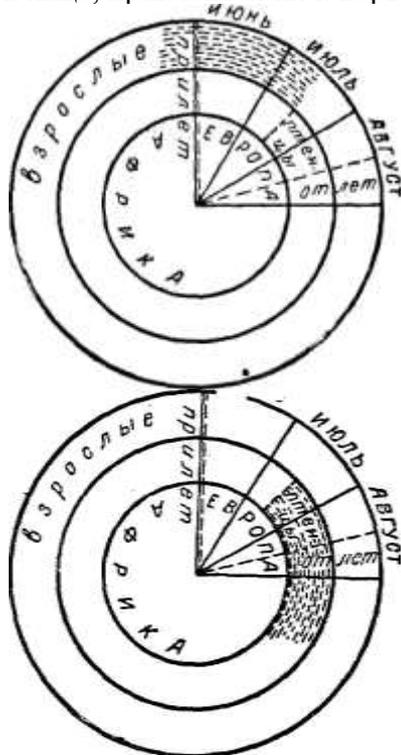


Рис. 189. Схема распределения в стрижах южных паразитов из категории *A* (например *Adamoneta*). Приобретенные птицей в Африке паразиты имеются только у взрослых птиц и постепенно утрачиваются ими на севере.

Рис. 190. Схема распределения северных паразитов стрижа из категории *D* — тип *Prosthogonimus*. Исключительно паразиты птенцов, уносимые ими на юг, где паразиты утрачиваются еще до первого возвращения птицы на север.

можно встретить и на только что прилетевших птицах, и в течение всего пребывания птицы на севере, и при отлете ее на юг; есть полное основание утверждать, что они держатся на хозяине и во все время его зимовки. Таким образом, это

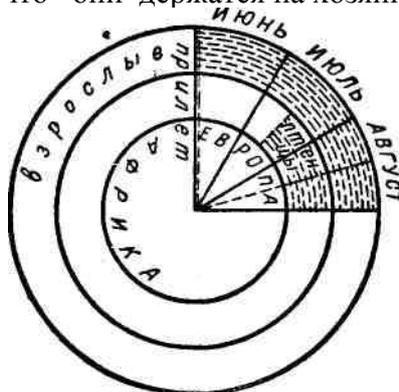


Рис. 191. Схема распределения северных паразитов стрижа из категории *D* — тип *Piagiorchis*. Паразиты приобретаются лишь на севере как взрослой птицей, так и птенцами. Некоторая часть их уносится* птицей при отлете на юг, где постепенно отмирает.

типичные и притом круглогодичные паразиты-убиквисты. Однако можно все же высказать предположение о первичном происхождении пухоедов и перьевых клещей. Как те, так и другие могли прижиться к птицам и укорениться на них лишь в таких условиях, когда птица

имеет наиболее тесное и длительное соприкосновение с субстратом. Между тем, на местах зимовки птицы не имеют строго постоянного местожительства, и точкой наиболее длительного соприкосновения их с субстратом является гнездо, где к тому же облегчена и передача эктопаразитов от одной особи хозяина к другой. Вот почему мы думаем, что первоначальной родиной эктопаразитов перелетных птиц являются места их исконных гнездовий.

В распространении пухоедов у перелетных птиц есть много любопытных моментов, представляющих общий биологический интерес.

Прежде всего, пухоеды дают очень хороший материал, по вопросу о возрастных изменениях паразитсфавны. Дело в том, что первое заражение птицы пухоедами совершается во время птенцового периода в гнезде, где птенцы получают пухоедов от своих родителей. Наблюдение над гнездом и измерение вскрываемых птенцов показывает, что это первоначальное заражение птенцов у каждого вида птиц строго приурочено к определенной стадии развития оперения, а значит и к определенному возрасту птенца.

Так, у стрижа пухоеды (и перьевые клещи) впервые появляются на птенцах в то время, когда крыло их (от места сгиба до конца наиболее длинного махо-

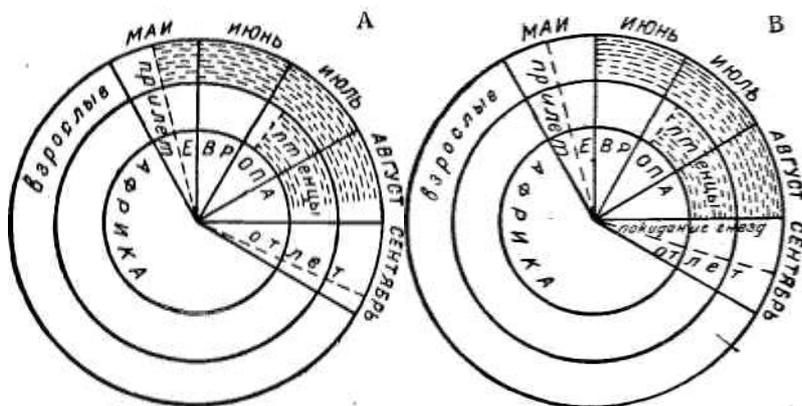


Рис. 192. *A* — схема распределения северных паразитов ласточки из категории *C* (например *P. Baneropsolus*). Паразиты приобретаются на севере и там же вымирают. *B* — схема распределения паразитов гнезд ласточки. Паразиты появляются на птице тотчас же после заселения ею гнезд и на птенцах тотчас же доела их вылупления. Момент вылета ласточек из гнезд обозначает время освобождения птиц от гнездовых паразитов (по Д о г е - л ю и Н а в ц е в и ч).

вого пера) достигает 120—125 мм длины, тогда как крыло взрослой птицы имеет 170—180 мм длины. Длина в 120 мм приблизительно отвечает 14—15-дневному возрасту. Таков нижний порог заражаемости пухоедами стрижа. У городской ласточки крыло взрослой птицы имеет 112—114 мм длины, а пухоеды начинают

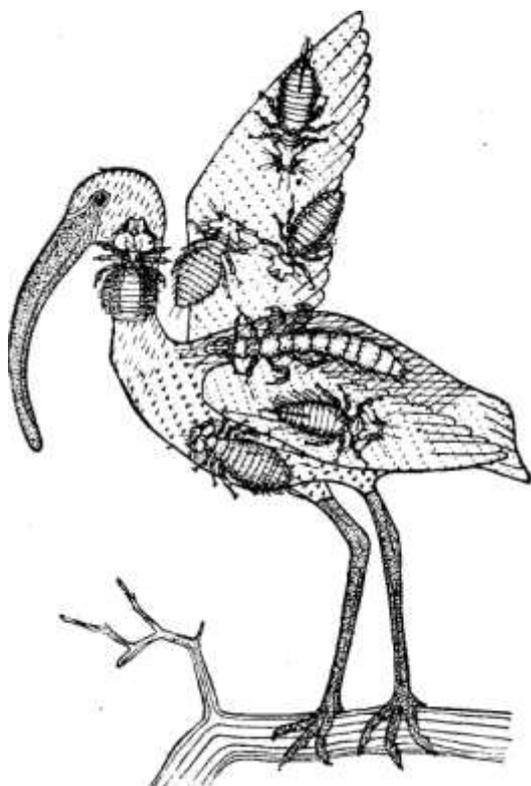


Рис. 193. Распределение различных видов пухоедов на каравайке. Видно что имеются виды, специализировавшиеся на крыльях, на спине, на брюхе и на шее (по Дубинину).

появляться на птенцах с крыльями, достигающими 50—60 мм длины. У скворца критическим моментом, с которого начинается массовая миграция пухоедов на птенцов, является возраст около 10 дней, соответствующий длине крыла в 50 мм (длина крыла взрослого скворца равняется 126—127 мм).

У некоторых птиц срок заражения пухоедами сдвигается либо к более раннему, либо к более позднему возрасту. Так, у кваквы (*Nycticorax*) первые заражения птенцов пухоедами *Esfhiopterum ardeae* наблюдались на 11-м, 15-м и 25-м дне их жизни, а массовое заражение наступает лишь перед самым отлетом из гнездовых колоний.

С другой стороны, у нововемельской кайры (*Uria lomvia*) М а р к о в (1937) наблюдал, что пухоедами были заражены птенцы уже 1—5-дневного возраста. Быть может, это обстоятельство вызывается в данном случае влиянием северных широт, когда перьевой покров птенца растет быстрее.

Наконец, время перехода пухоедов на птицу зависит не только от вида хозяина, но и от видовых особенностей самих пухоедов, как показал Д у б и н и н на каравайке, причем у этой птицы решающую роль играют абсолютные размеры пухоедов. Чем меньше пухоед, тем раньше переходят он на хозяина как об этом дает представление нижеследующая таблица 9.

Таблица 9

Виды пухоедов	<i>Colpocephalum, Ferribta</i>	<i>ilenopon ple-gadis</i>	<i>Ibidoecus bi-signatus</i>	<i>Esthlopterum rhapsidium</i>
Размеры паразитов в мм	1-1,68-0,7	2-0,9	2,96-1	3,28-0,4
Срок заражения птенцов	1-й день	3-й день	8-й день	14-й день
Длина маховых перьев в мм	-	11	41	92
Длина кроющих перьев спины в мм	-	-	43	75

Пухоедами взрослые птицы большей частью заражены поголовно, причем таким же сто- процентным становится и заражение птенцов ко времени осеннего перелета. Однако у некоторых птиц, а именно у зяблика, в Петергофе, наблюдалась крайне слабая заражен- ность как взрослой птицы, так соответственно и птенцов. Из 45 взрослых зябликов было

заражено пухоедами всего 7, т. е. 15%, а из 61 птенца только 4, т. е. 6,5%.

Как известно, на одном виде птиц могут быть несколько видов пухоедов, причем в таких случаях иногда можно отметить явную региональность распространения паразитов на теле хозяина (см. схему, которую дает для каравайки Д у б и н и н , рис. 193).

По отношению к некоторым птицам, а именно к каравайке, удалось подметить зависимость известных моментов жизненного цикла пухоедов от миграций. Д у б и н и н пишет, что длительный перелет ведет к потере части эктопаразитов. У каравайки пухоеды *Ferribia* и частично *Ibioest* и *Esthiopterum* приспособились к сопутствованию мигрирующей птице в виде покоящихся стадий — яиц, которые приклеены к перьям и более гарантированы от потери во время пути. *Ferribia* и клещ *Megninia* мигрируют исключительно на стадии яиц, о чем свидетельствует накопление — громадного количества яиц перед отлетом и резкое уменьшение числа взрослых и молодых особей. Точно так же и весной развитие эмбриона в яйцах большинства пухоедов каравайки приурочено ко времени прилета каравайки в дельту Волги. Вторичная откладка яиц пухоедами и появление молоди первой северной генерации совпадает со временем появления птенцов.

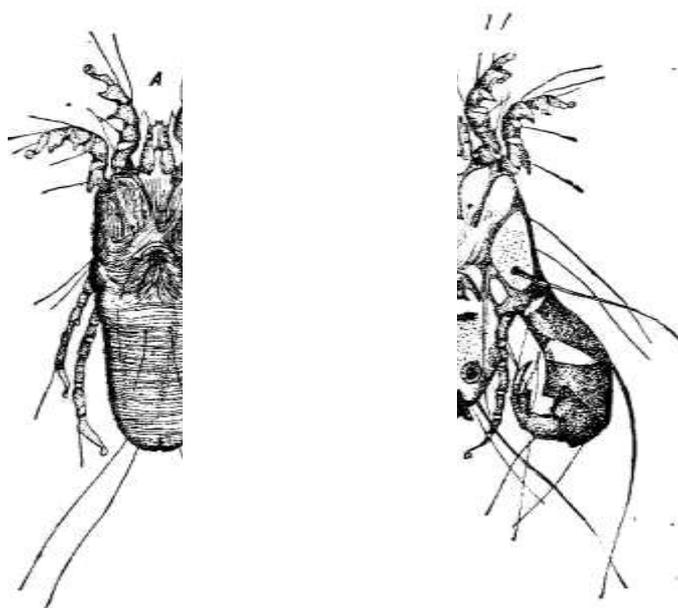


Рис. 194. *Analgopsis passerinus* (Sarcoptiformes, Analgesidae).

A — самка; *B* — самец. Третья пара ног самца чрезвычайно утолщена и служит для обхватывания самки при копуляции; клещ живет на перьях воробьев (из К ю к е н т а - л я).

Другие виды *Moralva* не обнаруживают подобных зависимостей и могут быть найдены на прилетающей птице в виде имагинальных стадий.

Перьевые клещи (Sarcoptiformes, рис. 194) представляют много параллелей в своем распространении с пухоедами, с которыми они сходятся и в характере питания и во всем жизненном цикле. Клещи тоже приносятся в виде имагинальных стадий или в виде яиц (*Megninia* у каравайки) взрослыми птицами, а во время гнездового периода переходят с родителей на птенцов. Время заражения птенцов клещами нередко совпадает со временем перехода на них пухоедов. Так дело обстоит у ласточки и стрижа, а также у скворца. У зяблика клещи появляются на птенцах с длиной крыла в 43—49 мм, у каравайки переход на птенцов клеща *Megninia* совершается значительно позже (на 18-й день), чем пухоедов (см. выше таблицу на стр. 245).

У клещей тоже наблюдаются в жизненном цикле приспособления к миграциям хозяина. Мы уже видели, что *Megninia* каравайки проделывает перелет на стадии яйца. Интересные отношения намечаются у кваквы (*Nycticorax*) и других цапель, по данным Д у б и н и н о й. Прилетающая в дельту Волги в первой половине апреля кваква не имеет на себе ни одного из свойственных ей клещей *Pterolichus ardeae* (рис. 195), которые начинают появляться в небольшом количестве лишь с 18 апреля. В это же время весь подкожный слой только что прилетевшей птицы переполнен дейтонимфами клеща, которые являются стадией развития *Pterolichus*. В следующие три месяца идет постепенное увеличение интенсивности заражения накожными формами *Pterolichus* и, наоборот, уменьшение заражения дейтонимфами. В августе же (предотлетный месяц) идет обратный процесс уменьшения как экстенсивности, так и интенсивности заражения накожными *Pterolichus ardeae* и увеличение интенсивности заражения дейтонимфами. Таким образом, судя по всему, перелет совершается *Pterolichus ardeae* на стадии подкожной дейтонимфы, для которой риска отпасть от птицы во время миграции совершенно нет.

В расселении клещей по телу птицы, нередко имеются вполне определенные закономерности (рис. 196). Их излюбленным местом поселения служат маховые перья крыла, причем иногда клещи селятся на них не равномерно, но предпочитают определенные номера перьев. Так, у стрижа таким предпочтением со стороны *Eusthatia cultrifer* и *Chauliacia securiger* пользуется 2-е маховое перо, как это видно из следующих цифр средней зараженности различных маховых перьев, цифр, полученных на основании подсчета клещей на 30 взрослых стрижах. На

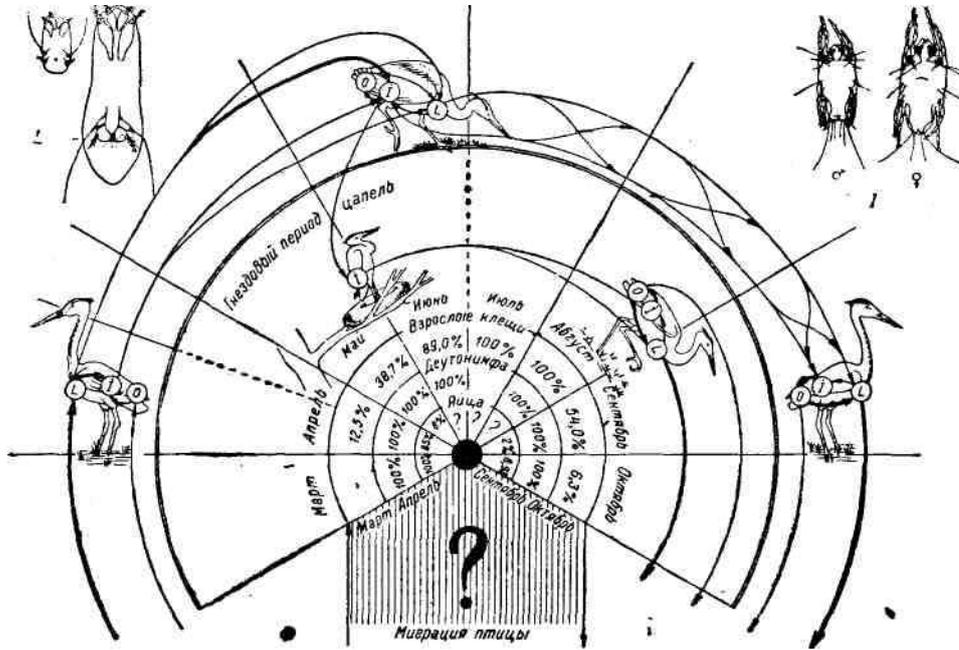


Рис. 195. Жизненный цикл клеща *Pterolichus* на цапле.

Наружный круг обозначает взрослых птиц, внутренний — птенцов. *L* — дейтонимфа клеща; *I* — взрослый клещ; *O* — яйца клеща. Птица прилетает к нам, имея на себе только дейтонимфы, спрятанных под кожей; дейтонимфы дают взрослых *Pterolichus*, живущих на перьях, куда они откладывают и свои яйца. К осени на взрослой птице имеются только подкожные дейтонимфы, уносимые птицей во время миграции. На птенцов перелезают взрослые клещи с родителей, на птенцах они размножаются, но к осени на готовящихся к отлету молодых птицах оказываются опять-таки лишь дейтонимфы клещей. Слева сверху изображены дейтонимфы; справа 5 (по Дубинину).

1-м маховом пере встречается в среднем 3,4 клеща, на 2-м — 194, на 3-м — 82, на 4-м — 37, на 5-м — 7,5, на 6-м — 3, на 7-м и прочих — 1. То же различие наблюдается и у птенцов стрижа, но выражено несколько слабее.

У ласточки имеется аналогичная неравномерность, выраженная сильнее всего у взрослых птиц, слабее у летных птенцов и еще слабее у птенцов гнездовых (табл. 10).

Таблица 10

Средняя густота населения клещей на маховых перьях

	1-е мах	2-е мах	3-е мах	4-е мах	5-е мах	6-е мах	7-е мах	8-е мах
Взрослые ласточки	6	83	40	31	19	17	17	13
Летные птицы	0	24	10	2,5	2,3	1,3	2,8	0
Гнездовые птицы	1	11	11	11	7	3	1	0,5

Скворец, по Маркову, обнаруживает аналогичные отношения, только особенно густо заселенными, кроме 2-го, оказываются еще 3-е и 4-е маховые перья. I здесь у гнездовых птенцов клещи распространены на перьях более равномерно.

У каравайки Дубинин говорит о более или менее равномерном расселении клещей на первых 12 маховых перьях (кроме 1-го, которое всегда почти свободно от клещей). Интересно, что к моменту переползания клещей на птенцов, клещи распол-

заются не только на все 27 маховых перьев взрослой птицы, но и на кроющие перья крыла.

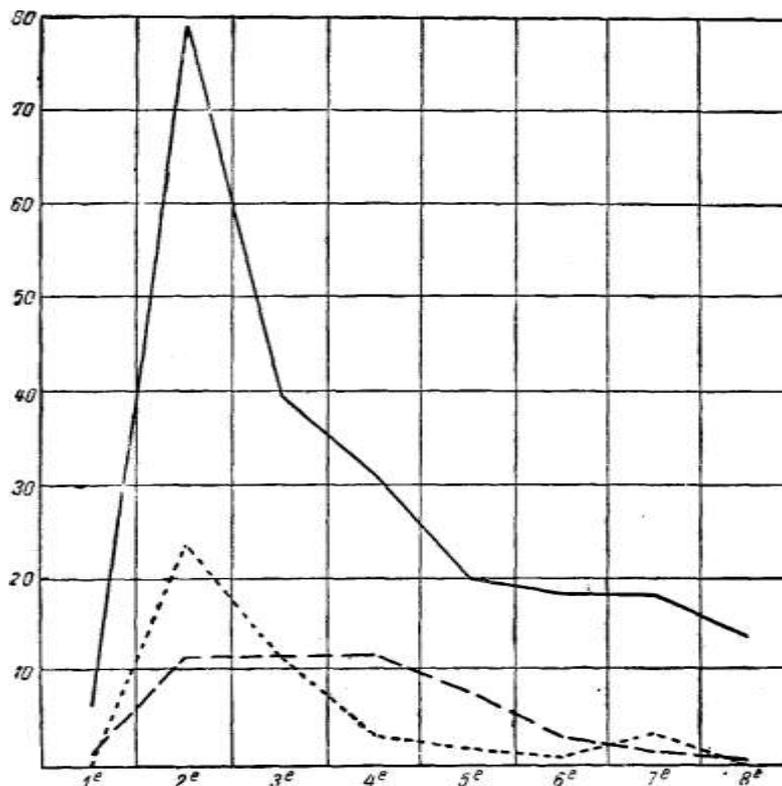


Рис. 196. Диаграмма распределения перьевых клещей (Sarcoptiformes) на маховых перьях у ласточки.

Сплошная черная линия показывает отношения у взрослых ласточек; кривая из мелких штрихов — распределение Sarcoptiformes у летных птенцов и кривая из длинных штрихов — таковое у гнездовых птенцов. Цифры на оси абсцисс показывают номера маховых перьев по порядку, начиная с первого (оригинал).

Несколько иной характер имеет закономерность распространения клещей на маховых перьях баклана по данным Никольской и Дубинина. На баклане имеется три вида клещей, которые распределяются на маховых перьях крыла следующим образом. *Alloptes subcrassipes* расселяется на 6-м—20-м маховых перьях баклана с максимумом у 10-го пера; *Megninia phalacrocoracis* на 4-м—8-м перьях, с максимумом у 5-го пера; наконец, *Michaelichus heteropus* заселяют 1-е—7-е маховые перья, давая максимум густоты на 3-м, 4-м перьях. Приводимые нами здесь и далее примеры показывают, что в распределении эктопаразитов на теле хозяина наблюдаются какие-то закономерные, хотя в настоящее время и необъяснимые разграничения и зоны, без сомнения связанные с биологическими особенностями отдельных видов паразитов.

Вторую биологическую категорию убиквистов составляют те эндопаразиты птиц, заражение которыми происходит одинаково как на юге, на местах зимовки, так и у нас на севере. В обоих районах жительства хозяина протекает полностью весь цикл развития в промежуточных и окончательных хозяевах, и в обоих же местах могут наступать новые заражения паразитом. Наибольшим количеством эндопаразитов-убиквистов обладают, повидимому, птицы, не меняющие зимой характера своей пищи и отлетающие на зиму сравнительно недалеко, например в южную Европу. Таков скворец, летящий во Францию, в Бельгию и во всяком случае не дальше южного побережья Средиземного моря. Среди 21 вида гельминтов скворца, обнаруженных Марковым в Петергофе, несомненными убиквистами являются 8 (1 сосальщик, 2 цестоды, и 5 нематод). Такие виды, с одной стороны, имеются весной у прилетных скворцов, с другой стороны, они же попадают и летом у птенцов, которые могли заразиться только на севере. Кроме того, три вида (*Leucochloridium paradoxum*, *Paricterotaenia parina* и *Choanotaenia unusculosa*), по всей вероятности, тоже убиквисты, т. е. к убиквистам принадлежит 55% гельминтов скворца, а также кокцидия *Isospora lacazei*. Понять такое обилие убиквистов не трудно, если мы учтем, что в условиях зимнего сезона южной Европы скворец питается теми же или очень близкими видами дождевых червей, моллюсков и даже насекомых (особенно роющих в земле личинок), которыми он питался и у нас на севере.

Иначе обстоит дело у таких птиц (стриж, ласточка), которые осенью летят далеко на экватор и таким образом резко меняют не только все свои условия существования, но и свои пищевые ресурсы. Трудно ожидать найти в центральной Африке и в северной Европе идентичные формы насекомых, которые с одинаковым удобством могли бы служить проме-

жуточными хозяевами для одних и тех же паразитов зимой и летом. Вот почему среди 15 видов гельминтов стрижа, только 4 быть может относятся к убиквистам и встречаются у взрослых стрижей уже в первые дни после прилета. У ласточки среди 12 видов гельминтов, встречающихся в ней в Петергофе, Догель и Навцевич не могут указать ни одного несомненного убиквиста, питая известные сомнения только относительно трех видов Cestodes. Точно так же у *Nycticorax* Дубинина среди 32 видов червей лишь одного считает несомненным убиквистом, а Дубинин находит двух убиквистов у каравайки, насчитывающей в дельте Волги 29 видов гельминтов. Даже если мы отнесем к убиквистам у *Nycticorax* и каравайки несколько видов гельминтов сомнительного происхождения, все же убиквисты составляют ничтожный процент в эндофауне этих птиц.

Такой же характер, но по иным причинам, обнаруживает паразитофауна некоторых недалеких отлетающих зерноядных птиц, например зяблика. Зяблик в Петергофе очень беден гельминтами, имея всего семь видов их. Из них прилетные зяблики, вскрытые в середине апреля, обнаружили всего один вид Cestodes, тогда как прочие шесть (четыре сосальщика, одна цестода и одна нематода) встречались в зяблике только летом. Здесь, однако, малый процент убиквистов зависит от того, что зяблик большую часть года питается зерном и т. п., летом же частично переходит на питание насекомыми, а птенцов выкармливает исключительно насекомыми. Поэтому, хотя зяблик, подобно скворцу, летит на зиму в южную Европу и, благодаря наличию тех же промежуточных хозяев, как и на севере, мог бы заразиться многими летними формами гельминтов, он на самом деле этих гельминтов на зимовке не имеет. Причиной этого является его зерноядный образ питания зимой. Кокцидия *Isospora lacazei*, которую зяблик подхватывает прямо с земли, относится к убиквистам.

Южные формы, т. е. паразиты, заражение которыми происходит исключительно на местах зимовки. Теоретически рассуждая, данный тип паразитов можно, прежде всего, разделить на две большие категории. Во-первых, сюда относятся паразиты, весь цикл развития которых протекает на местах зимовий, так что в нашей северной обстановке мы их вообще не находим. О существовании таких паразитов пока мы можем только догадываться по аналогии с некоторыми северными паразитами, которые утрачиваются птицей еще до отлета ее на юг.

Вторую категорию южных паразитов образуют виды, цикл развития которых продлевается ими на юге, но на одной из стадий цикла эти виды заносят птицами на север, где мы их и обнаруживаем. Однако существенным отличием их от убиквистов является отсутствие у них возможности продлевать свой процесс размножения на севере. Это временные, заносные элементы, которые размножаются лишь на юге. Подобные паразиты, в свою очередь, могут быть двух сортов: одни из них (рубрика А) умирают во время пребывания птицы на север, и таким образом птица заражается ими заново по возвращении на места зимовий; другие (рубрика В) переживают срок пребывания птиц на севере и снова уносятся ими на юг, где, возможно, продолжают размножаться.

К южной категории А у каравайки из дельты Волги относится, например, *Tanaisia fedtchenkoii* из почек. *Tanaisia* (рис. 197) попадалась только во взрослых

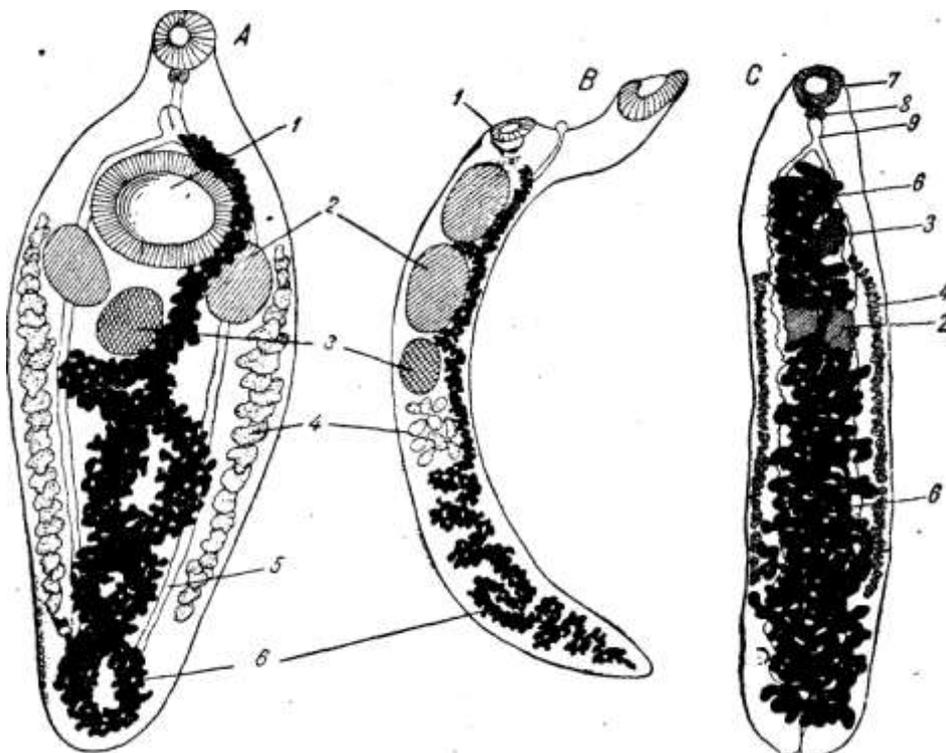


Рис. 197. Печеночные и почечные сосальщики птиц.

A — *Platynosomum clathratum* из желчного пузыря стрижа и ласточки; *B* — *Lyperosomum olssoni* из печеночных ходов стрижа; *C* — *Tanaisia jedtchenhoi* из почек кулика *Himantopus*.¹ — брюшная присоска; 2 — семенники; 3 — яичник; 4 — шелточники; 5 — кишечник; 6 — матка; 7 — ротовая присоска; 8 — глотка; 9 — пищевод (*A* и *B* — оригинал; *C* — по Ш т р о м).

каравайках и притом лишь в первую половину пребывания хозяина на севере, а именно с 15 апреля по 15 июня. При этом среди найденных червей было много отмирающих, а в июне среди 47 найденных *Tanaisia* только два были живыми. Очевидно, *Tanaisia* нацело вымирает. Та же судьба, провидимому, постигает и другого почечного сосальщика каравайки — *BenicoJa*. Гораздо быстрее освобождается каравайка от другого южного паразита категории *A*, а именно от нематоды *Echinuria contorla*, которая живет под кутикулой мышечного желудка. Встречаясь лишь у взрослых птиц и сначала будучи довольно обычным паразитом (у 36,8% особей), эта нематода позже 15 мая Д у б и н и н у вообще не попадалась. У кваквы (*Nycticorax*) к этой группировке относятся *Opisthorchis longissima* из желчных протоков печени и скребень *Echinorhynchus spiralis*. Оба паразита найдены только во взрослой птице, и большинство их было в умирающем или умершем состоянии. Находки скребня относились лишь к апрелю — июню, *Opisthorchis* встречалась до начала августа. У стрижа категория *A* содержит только одну форму, а именно — личиночную форму нематод, *Adamonema*, образующую округлые цисты в стенках кишечника. Они были констатированы лишь в первую половину лета (до половины июля) и только у взрослых птиц. Повидимому, тот же характер имеет и *Centrorhynchus dimorphoecephalus* у мухоловки, по данным Д о г е л я . Таким образом, получается небольшая, но резко очерченная группа южных форм, гибнущих в птицах до периода их отлета на юг.

Категория *B* тоже содержит целую серию паразитических форм. В стриже имеется группа сосальщиков (*Platynosomum clathratum*, *Lyperosomum salebrosum* и *L. olssoni*, рис. 197), живущих в печени и желчном пузыре взрослых птиц, причем все они принадлежат к данной категории. В противоположность членам предыдущей категории эти сосальщики могли быть констатированы во взрослых стрижах вплоть до самого отлета, хотя часть этих паразитов отмирала в течение лета и попадалась в полуразложившемся состоянии. У ласточки, кроме *Platynosomum*, к этому же разряду, повидимому, относится и полостная нематода *Diplotriaeana cbtusa*, а у каравайки — небольшие цистицерки *Cysticercus* sp., инцистированные в стенках кишечника. У кваквы (*Nycticorax*), наряду с теми же цистицерками, мы имеем еще одного паразита данной категории — *Porrooecum reticulatum*. Этот вид до сих пор был встречен в пределах Африки и Индии, и заражение им взрослых квакв, очевидно, происходит на юге. Заразившись в Африке, кваква приносит половозрелых червей на места гнездовья, где они продолжают существовать вплоть до отлета птицы назад. Частота заражения этим паразитом не меняется в течение всего лета, что говорит о полной выживаемости его в наших северных условиях. Проглядывая обе группы южных эндопаразитов, мы замечаем одну особенность: в них очень редки кишечные паразиты и преобладают печеночные, почечные и полостные гельминты. В самом деле, среди 13 форм, взятых нами в качестве примера, лишь четыре относятся к кишечным паразитам (*Echinuria*, два вида скребней и *Porrooecum*). Провидимому, на север заносятся, главным образом, такие паразиты, которые не могут быть легко и быстро выведены наружу с экскрементами. В пользу этого говорит и то обстоятельство, что среди четырех кишечных форм, *Echinuria* живет под кутикулой желудка, т. е. трудно поддается выведению, а скребни глубоко внедряются в стенку кишки своим вооруженным крючьями хоботком. Такое малое количество кишечных паразитов наводит на мысль о двух моментах: во-первых, оно говорит в пользу того, что на юге у перелетных птиц имеется кишечная фауна паразитов, но она вымирает до прилета птиц на север, подобно тому, как многие северные формы (см. далее) вымирают в птицах еще до их отлета на юг; во-вторых, печеночные и почечные сосальщики обладают сравнительно с кишечными Trematodes значительно большей длительностью жизни.

Северные формы прodelьывают свой цикл развития на местах гнездовий. Если они выпадают из паразитофауны птицы еще до ее отлета на юг, то мы относим их к категории *C*; если же они уносятся птицей на юг, но обратно следующей весной при прилете не возвращаются, то мы включаем их в особую категорию *D*.

К категории *C*, естественно, относятся, прежде всего, все эктопаразиты перелетных птиц, связанные не столько с телом хозяина, сколько с его гнездом. Эти эктопаразиты ведут крайне активный образ жизни во время короткого гнездового периода птицы: вылупляются из покоящихся стадий, усиленно питаются, копулируют и размножаются. Однако с вылетом птицы из гнезд все эти формы утрачивают свой источник питания, а потому и цикл их к этому времени заканчивается, и паразиты вплоть до следующей весны уходят в том или другом виде на покой. Число видов гнездовых паразитов у разных видов птиц сильно варьирует, но иногда бывает очень значительным. К гнездовым паразитам принадлежат, прежде всего, кровососущие клещи Laelapidae. Они, в общем, мало связаны с телом хозяина и попадают, главным образом, при разборе гнезд последнего. Лишь ино-

гда часть этих клещей удерживается на птенцах, взятых из гнезда для осмотра.

Мы находили в Петергофе один вид Laelapidae в гнездах ласточек, а Марков находил Laelapidae в гнездах скворцов, Дубинин же обнаружил их у каравайки, в числе до 500 шт. на гнездо.

В гнездах птиц встречается также целый ряд кровососущих насекомых, принадлежащих к разным отрядам. У стрижей изредка нам попадались постельные

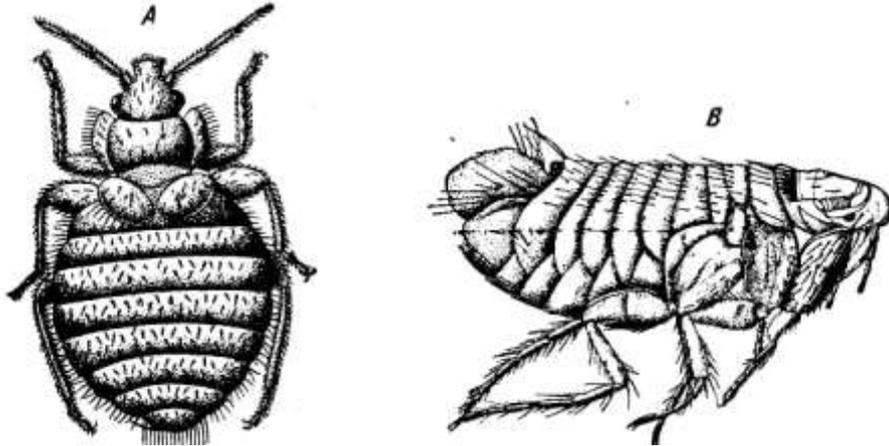


Рис. 198. А — *Oeciacus hirundinis* — клоп ластояки; В — блоха из рода *Ceratophyllus*, представители которого встречаются в гнездах ласточек (А — из Врумпта, В — из Павловского)

клопы (*Cimex lectularius*), а у ласточек — особый род клопов (*Oeciacus hirundinis*, рис. 198). У некоторых птиц гнездо обильно заселено блохами. Так, например, в гнездах

скворца паразитируют *Ceratophyllus gallinae*. Зимой они не гибнут, а переходят на домашних птиц или перезимовывают в имагинальном состоянии в скворешниках. Особенно многочисленны блохи (*Ceratophyllus*) у ласточек, где иногда мы в одном гнезде находили до 100 взрослых блох и до 450 личинок их.

Всего разнообразнее же в гнездах фауна двукрылых. В гнездах на птиц, в особенности на птенцов, нападают многочисленные Hippoboscidae, кровососущая

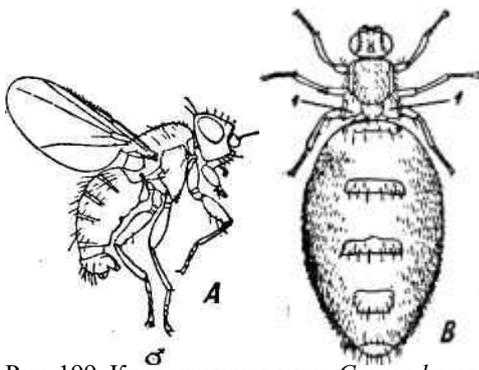


Рис. 199. Кровососущая муха *Carnus hemapterus*, паразитирующая на птицах в их гнездах.

А — самец; В — самка с отломленными у основания крыльями (2) (по Сэрюи).

муха *Camus liemapterus*, а в дельте Волги и Simuliidae (*Simulium maculatum*). Все эти мухи тесно связаны с гнездовым периодом, в особенности *Camus* (рис. 199), который утрачивает крылья почти сразу после выхода их куколки, а на взрослой птице никогда не попадает: это типичный паразит птенцов. Дубинин очень ясно проследил динамику *Camus* в гнездах каравайки в разное время года. В феврале — апреле в пустых еще гнездах каравайки можно найти лишь 1—10 куколок *Camus*. В мае—июне около 35% гнезд содержит взрослых *Camus*, иногда до 80 шт. на гнездо. В июле зараженность гнезд взрослыми мухами резко падает, а в августе — сентябре в гнездах опять остаются одни коконы (1—10 шт. на гнездо). Таким образом, *Camus* проводит зиму в состоянии куколки. Некоторые из Hippoboscidae, например *Ornithomyia*, благодаря хорошему развитию крыльев, менее тесно связаны с гнездом. Марков находил *Ornithomyia* и на убитых в июле скворцах. В Петергофе муха *O. chloropus* позже 1 сентября на птицах не попадалась, т. е.

видимо на юг муха не уносится. Чисто северный характер совершенно ясен у кровососки ласточки, *Stenopteryx hirundinis*, которая обладает узкими, не способными к полету крыльями и, вследствие, этого, тесно связана с гнездом. Под осень (с начала августа) в брошенных ласточками гнездах остаются зимовать куколки этих мух.



Еще более несомненен северный характер некоторых мух из семейства тахин, *Protocalliphora sordida*, паразитирующих на ласточках в личиночном состоянии. Личинки *Protocalliphora* сосут кровь птенцов ласточки (и некоторых других птиц) и окукляются в гнездах. Часть куколок остается зимовать в гнездах.

Итак мы видим, что целый комплекс эктопаразитов приурочен к гнездам птиц и вследствие этого связан с северным местопребыванием птицы. Особенно богат этот комплекс у ласточки, где гнездо содержит Laelapidae, клопов *Oeciacas*, блох *Ceratophytus* и мух *Stenopteryx* и *Protocalliphora*.

Другая группа паразитов категории С не имеет никакого отношения к гнезду и состоит из эндопаразитов, преимущественно кишечных. Северный характер этих форм доказывается, с одной стороны, тем, что они не встречаются или очень

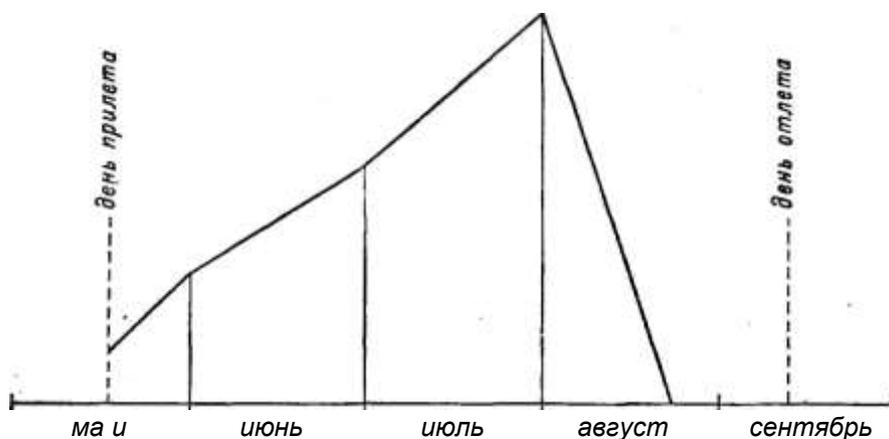


Рис. 200. Сосальщик *Phaneropsolus micrococcus* из кишечника ласточки и кривая его распространения в ласточках Петергофа в разные месяцы.

На оси абсцисс отложены месяцы, на оси ординат показывается частота нахождения паразита в разное время сезона. Из кривой следует, что заражение *Phaneropsolus*, начинаясь сразу после прилета ласточки, постепенно повышается до конца июля, но затем по каким-то причинам стремительно падает и прекращается в двадцатых числах августа, несмотря на то, что ласточки остаются в Петергофе еще до десятых чисел сентября (оригинал).

редко встречаются у убитых вскоре после прилета взрослых птиц, обнаруживая разгорание инвазии лишь в более поздний период лета. С другой стороны, эти паразиты обычно заражают и птенцов, чем прекрасно доказывается местный характер источника инвазии. Они начинают исчезать из птицы еще до ее отлета на юг, чем доказывается принадлежность этих форм, в частности, к категории С.

Ряд видов данной группы имеется среди сосальщиков, причем особенно показателен пример *Phaneropsolus micrococcus*, мелкого сосальщика (рис. 200), живущего в кишечнике ласточки. По Д о г л ю и Н а в ц е в и ч, ласточки заражаются в Петергофе этим сосальщиком сразу после прилета. В первый период после прилета (до 4 июня) заражено 30% взрослых птиц с интенсивностью заражения в 3 паразита. В июне и июле (до 20 июля) экстенсивность и интенсивность инвазии достигают максимума (70%—и 17 паразитов на птицу). Третий период (с 21 июля по 10 августа) характеризуется той же экстенсивностью инвазии (70%), но сильным падением интенсивности заражения (6 паразитов на птицу). Наконец, с 10 августа и вплоть до отлета, который происходил во второй половине сентября, *Phaneropsolus* был найден всегда у одной из 30 вскрытых ласточек и то в числе одного экземпляра.

Таким образом, совокупность данных заставляет нас принять следующую картину динамики этого вида у ласточек. Прилетающие весной ласточки заражаются *Phaneropsolus* и заражают им своих птенцов, кормя их насекомыми, содержащими метациркулий. Инвазия подновляется все время, пока продолжается лет насекомых

— промежуточных хозяев. Однако за некоторый срок до 10 августа (в 1934 г.) лет этих насекомых прекращается, и тогда паразиты, обладающие, подобно многим другим сосальщикам (например, Strigeidae), короткой длительностью жизни, вымирают, чем и объясняется полное отсутствие *Phaneropsolus* во вторую половину августа. Отлет ласточек из Петергофа происходит лишь во второй половине сентября, и тем самым получается биологический барьер распространению данного паразита на места зимовий ласточек.

Судя по всему, такой же динамикой обладает и *Plagiorchis maculosus* ласточки и стрижа, а также, повидимому, и большинство Cestodes этих птиц. Д у б и н и н относит к той же категории *Plagiorchis uhlwormi* и четыре вида Cestodes каравайки, а Д у б и н и н а некоторых сосальщиков и одну цестоду (*Velipora mutabilis*) кваквы. М а р к о в для скворца определенно причисляет к категории С ряд сосальщиков (*Plagiorchis brauni*, *P. maculosus*, а также возможно и *Laterotrema vexans*).

Следовательно, к данной группировке пока удастся несомненно отнести только часть сосальщиков и ленточных глист перелетных птиц.

Наконец, следует установить еще одну категорию D северных форм, куда относятся виды, которые проделывают свой цикл развития на севере, но задерживаются в организме хозяина до осени, вследствие чего и захватываются им на юг. Судя по всему, они вымирают на юге, и новое заражение ими происходит опять на севере.

Среди паразитов птиц, исследованных в Петергофе (ласточка, стриж, скворец, зяблик), безусловно к этой группировке принадлежат лишь сосальщики рода *Prosthogonimus*., хотя быть может сюда относятся и некоторые виды группы С, по крайней мере у птиц, отличающихся ранним отлетом (стриж). Так, например, у ласточки и скворца сосальщики рода *Plagiorchis* вымирают еще до отлета птицы на юг, тогда как у стрижей, улетающих на юг уже в половине августа, *Plagiorchis* попадают вплоть до отлета и уносятся птицей на юг. Напротив, в дельте Волги паразиты типа D оказались у кваквы самыми распространенными, образуя группу в 12 видов (5 сосальщиков, 2 цестоды и 5 нематод), а у каравайки они дают группу в 6 видов (3 сосальщика и 3 нематоды). Некоторые из этих видов, принадлежащие к семейству Strigeidae, судя по краткости срока половозрелой стадии представителей этого семейства, вымирают уже на пути в Африку, другие, вероятно, держатся значительно дольше. К таким типичным представителям группы принадлежат виды рода *Prosthogonimus* (*P. ovatus* и *P. cuneatus*). Этот сосальщик встречается только у птенцов очень многих видов птиц и живет в фабрициевой сумке, т. е. в провизорном, свойственном только птенцам органе. Это обстоятельство, с одной стороны, говорит о северном происхождении этих видов *Prosthogonimus*, с другой стороны, объясняет, почему птицы не могут принести данного сосальщика с юг: снова на север. Фабрициева сумка у большинства птиц редуцируется еще до конца первого года жизни, а потому и паразиты, живущие в ней, обречены на гибель в течение первой зимы, следующей за отлетом птенцов на юг. Молодые птицы в первый раз возвращаются на север, уже освободившись от *Prosthogonimus*.

При нашей оценке эндопаразитов северного происхождения (группы С и I) надо принимать во внимание два обстоятельства. Во-первых, нам решительно ничего неизвестно о паразитофауне перелетных птиц на местах их зимовки. Поэтому а priori нельзя отрицать возможности таких отношений, когда какой-нибудь паразит, утраченный птицей на севере до отлета, вследствие сезонного характера его промежуточного хозяина (например, *Phaneropsolus micrococcus*) может быть СНОВА временно приобретен птицей на юге. Для этого нужно, чтобы на юге был тот же подходящий промежуточный хозяин, но с другим сезонным распространением.

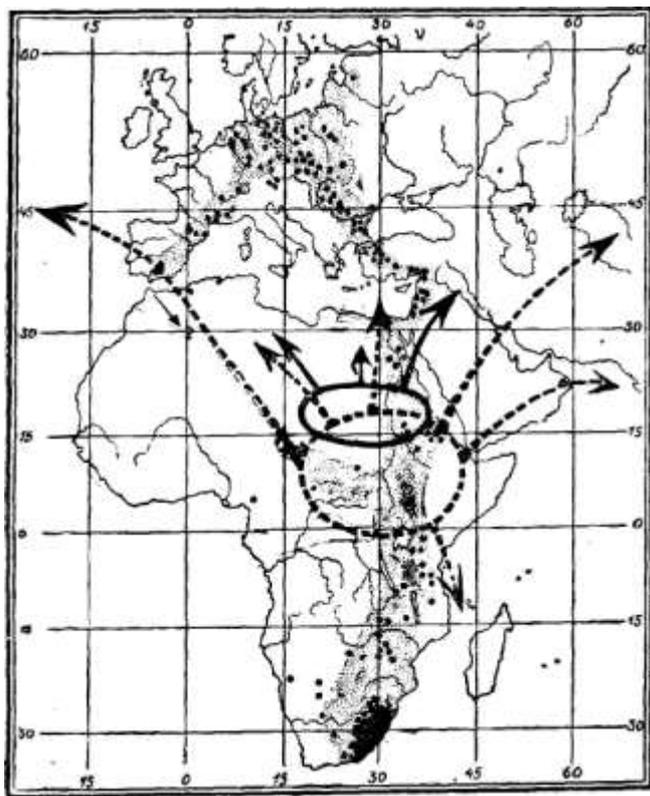


Рис. 201. Карта перелетов белого аиста (*Ciconia alba*). Путь перелета обозначен пунктирной полосой. Точки в Европе и Северной Африке — места гнездований, в Южной Африке — места зимовки. Предполагаемая родина сем. *Ciconiidae* очерчена пунктирным контуром, пунктирные стрелки — пути расселения представителей этого семейства. Предполагаемая родина белого аиста — сплошной контур и пути расселения — сплошные стрелки (до Ш и д а т).

Заграницей по вопросу об экологии паразитов перелетных птиц появилась на 5 лет позже работ Д о г е л я с его учениками интересная статья Ш и д а т (S z i d a t, 1940) о паразитах белого аиста и об их отношении к экологии и филогении аистов. Сравнение паразитофауны белого аиста с таковой черного (*Giconia nigra*) поражает их однотипностью, и в то же время паразиты аистов резко отличаются от паразитов серой цапли. Это дает автору основание заключать, что семейство Ardeidae не находится в близком родстве с остальными семействами Gressores и что цапли должны были весьма рано отделиться от аистов и весьма длительно развиваться в условиях другой прародины.

Далее, на основании литературных данных о распространении других аистовых, а также и их паразитов, автор приходит к выводу о том, что и те и другие имеют определенно южный отпечаток, хотя Ш и д а т у и удалось найти цикл развития ряда специфических сосальщиков аиста (*Chaunocephalus fe-rox*, *Cathaemasia hians* и *Tylodelphys exeavata*) в наших европейских моллюсках (первый промежуточный хозяин) и в зеленой лягушке (*Rana esculenta* — второй промежуточный хозяин). Указывая, что все ближайшие родичи *Chaunocephalus* и *Cathaemasia* найдены на Ниле, в Индии и в Южной Америке, вместе со своими хозяевами, другими представителями семейства аистовых, Ш и д а т высказывает мысль, что основная родина и места гнездования наших аистов должны были ранее находиться гораздо южнее, вероятнее всего приблизительно у истоков Нила (рис. 201). Оттуда места гнездовий постепенно передвинулись на север, чему могло содействовать отступление на север льдов в Европе (после ледникового периода). При этом к нам на север попали и первоначальные южные виды сосальщиков, чему способствовало широкое распространение их второго промежуточного хозяина (зеленой лягушки). *Ranaesculenta* и сейчас доходит на юг до 30° северной широты, т. е. до низовьев Нила.

Появление работы Ш и д а т показывает, что значением паразитов перелетных птиц для решения ряда общих экологических и зоографических вопросов начинает, хотя и с некоторым запозданием, проникаться и зарубежная наука.

Во-вторых, обозначения «северный» и «южный», в применении к паразитам перелетных птиц, относительно: они правильны только для паразитов определенного вида птицы и в определенных ареалах ее распространения. Нас не удивит, если например, некоторые «южные» паразиты петергофских стрижей и ласточек где-нибудь в Крыму, у крымских особей тех же птиц или в Италии окажутся принадлежащими к убиквистам.

Из сделанного выше описания видно, что динамика паразитофауны перелетных птиц, в связи с миграциями хозяина, имеет очень сложный и интересный ха-

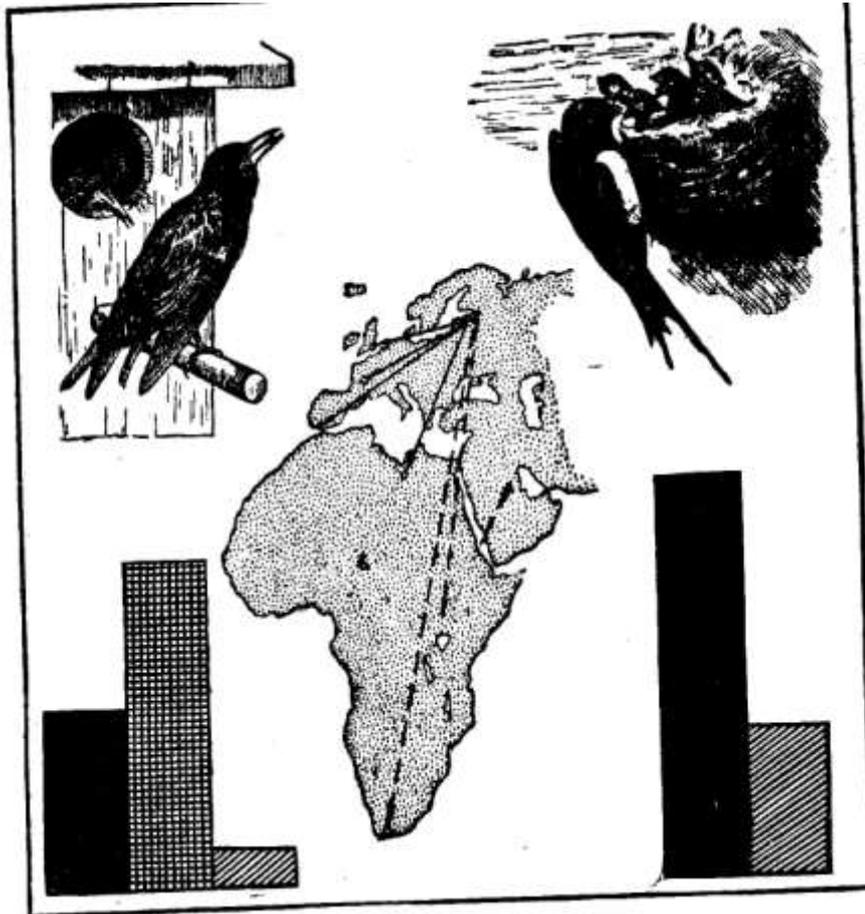


Рис. 202. Диаграмма, иллюстрирующая влияние дальних (ласточка) и ближних (скворец) перелетов птиц на их паразитофауну. При дальних перелетах паразиты убиквисты (перекрещенный столбик) отсутствуют, а число южных паразитов (косо заштрихованный столбик) относительно велико. Напротив, у скворца убиквисты сильно преобладают над северными (черный столбик) и южными формами (оригинал).

ракти. В этой динамике переплетается влияние различных факторов, а имени миграций, сезона года, характера пищи, жизненного цикла промежуточных хозяев, образа жизни окончательных хозяев и т. д.

Очень часто комбинируется действие нескольких разных факторов. Например при сравнении паразитофауны ласточки и скворца (рис. 202) выясняется, что состав паразитов в значительной мере зависит от того, что ласточка хватается свою добычу на лету, в воздухе, скворец же ловит ее на земле или роется в почве. Вследствие этого, ласточки прежде всего всегда свободны от *Syngamus trachea*, который для заражения должен быть подхвачен с земли (в виде яиц или личинок) и нередко имеется у скворца. Другим отличием кишечной паразитофауны скворца от таковой ласточки является длительная однородность ее состава. Это зависит от того, что ласточки ловят насекомых, т. е. промежуточных хозяев своих паразитов, только в период их лета, т. е. на сравнительно короткой имагинальной их стадии. Вследствие этого при прекращении лета одних насекомых и начале лета других у ласточек сменяется пища, а значит, может измениться и состав паразитов. Скворцы же собирают с земли как взрослые, так и личиночные стадии насекомых, а также дождевых червей и моллюсков. Таким образом, пищевой режим скворца в течение всего сезона остается более или менее одним и тем же, а зараженный личинкой какого-нибудь скворцового паразита промежуточный хозяин, например, насекомое, имеет гораздо более долгий срок контакта со скворцом, чем это имеет место у ласточки. В самом деле, скворец ловит сначала личинок этого, насекомого, например личинок жука, потом выкапывает его куколок и, наконец, может питаться имаго вовремя его лета". Следовательно, заражение определенным паразитом может держаться у скворца гораздо дольше, чем у ласточки.

Совершенно особый характер имеют миграции некоторых птиц в высокогорных местностях, где они совершают вертикальные переселения — к лету из долин в горы, и на осени — в обратном направлении. Резкие изменения окружающих условий (растительность, состав фауны беспозвоночных как промежуточных хозяев многих червей) должны создавать в паразитофауне вертикально мигрирующих птиц изменения аналогичные тем, какие наблюдаются у птиц с горизонтальными миграциями. Б а у е р (1939) проверил это предположение на горной трясогузке *Motacilla cinerea* и горной овсянке (*Emberiza cia*) на Кавказе, под Тбилиси. Часть материала собиралась в апреле под Тбилиси (высота 400 м.), остальная часть в мае — августе на высоте 2000 м. Исследование

паразитологического материала показало несомненную зависимость некоторых компонентов паразитофауны от вертикальных миграций. Так, заражение птиц малярией (*Plasmodium praecox*) происходит исключительно в долинах. Живущие в высокогорной обстановке птенцы и птицы (дятлы, клесты), не спускающиеся в долины, совершенно свободны от этих паразитов.

Напротив того, *Haemoproteus*, другой кровяной споровик, передается через мух кровососок, связанных с хозяином преимущественно во время гнездового периода. Соответственно с этим птицы, убитые в долинах, не имели данного паразита, а у нагсрных особей птиц заражены были одинаково как взрослые, так и птенцы.

Наконец, у третьей группировки паразитов, к которым относится, например, *Anotomaenia borealis*, заражение происходит независимо от места обитания, провидимому, в течение круглого года.

В действительности имеется еще немало привходящих иных, более частных факторов, которые могут действовать не на всю паразитофауну, а на отдельные ее компоненты.

Таково, например, влияние, которое оказывает линька птиц на ее эктопаразитов. Данные по этому вопросу имеются для скворца и для каравайки. У скворца во время линьки вымирает и теряется значительная часть некоторых видов пухоедов, а именно *Philopterus* и *Degecristella*. Средняя интенсивность заражения ими снижается в 2—2,5 раза в июле по сравнению с июнем. Для *Myrsidea* и *Menacanthus* снижение не столь значительно, и после линьки зараженность этими пухоедами снова возрастает. На перьевых клещах скворца тоже оказывается расселение части клещей на птенцов и процесс линьки хозяина. В июле — разгар линьки — интенсивность заражения взрослых птиц уменьшается в 6 раз, но сравнению с маем.

У каравайки клещи *Megninia ibidis* в период линьки расползаются по перьям всего крыла, тогда как до этого периода они группируются на первых 12 маховых перьях. Расползание клещей во время линьки по всему крылу предохраняет их от гибели или удаления с птицы вместе с выпавшими перьями. Вновь вырастающее перо, как только оно достигнет размера 113—125 мм, снова заселяется *Megninia*. Линька влияет также на временную задержку откладки яиц пухоедами. тогда как после линьки процесс копуляции и откладки яиц идет очень интенсивно.

Особенный интерес должна представлять судьба пухоедов и перьевых клещей у таких птиц, линька которых протекает бурно, с одновременным выпадением всех маховых перьев (утиные). Этому вопросу уделила внимание Г и н е ц и н с к а я (in litteris), исследовавшая паразитофауну уток дельты Волги. При этом оказалось, что в разгар линьки (июль, август) экстенсивность заражения падает со 100% до 16% для пухоедов и до 50% у перьевых клещей. У последних и возрастной состав приобретает особый характер: исчезают все стадии цикла, кроме готовых к метаморфозу нимф.

Наконец, у самого распространенного клеща уток, *Freyana anatina*, автор обнаружила очень любопытное специальное биологическое приспособление, на-

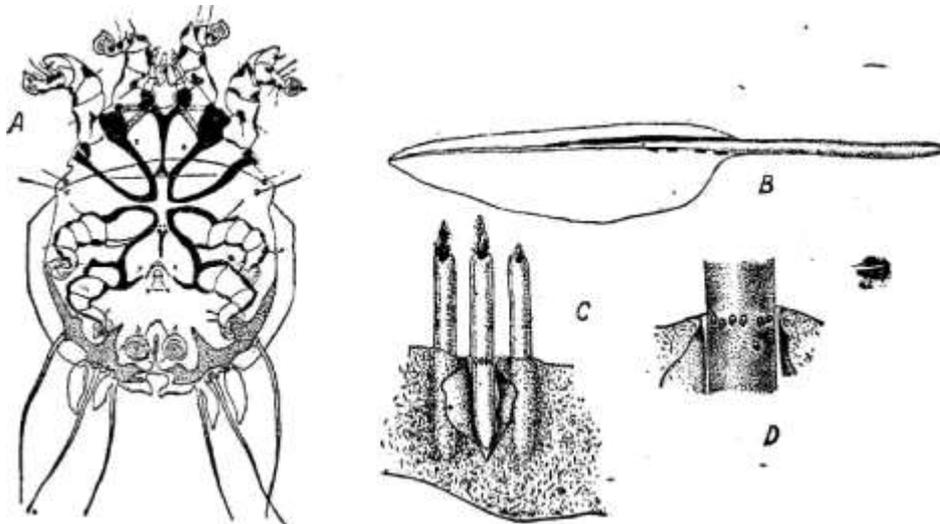


Рис. 203. Перьевой клещ уток *Freyana anatina* и его поведение во время линьки хозяина.

A — взрослый клещ; B — нормальная локализация клещей на опахале пера — зачернённые места; C — клещи, спустившиеся в перьевую сумку старого, выпавшего пера и взобравшиеся на очии нового пера, где они остаются до вырастания опахала; D — часть того же рисунка при большем увеличении (по Гинецкинской).

правленное к сохранению на хозяине во время линьки. Оказывается, что незадолго до выпадения старых маховых перьев клещи *Freyana*, покидая обычные места своей лока-

лизации на опахале пера, опускаются по его стержню и заползают в перьевую сумку, где затем располагаются на новом, растущем пере. Они сидят правильным венчиком на месте выхода нового пера и по мере роста его сохраняют то же положение, оставаясь таким образом все время, пока не вырастет опахало пера, под защитой его перьевой сумки (рис. 203). •

Итак, *Freyana anatina* обнаруживает своеобразные и вполне определенные адаптации в своих инстинктах, направленные к сохранению клещей на птице в критический, для паразитов период линьки хозяина.

Есть много интересных биологических данных о частных изменениях паразитофауны при различных переменах в жизни птицы, например в период вылет; птенцов из гнезда и т. п., но охватить их в пределах данного руководства не представляется возможным.

Посмотрим теперь, какие результаты получаются при сравнении паразита-фауны перелетных птиц с фауной птиц оседлых. К сожалению, в этом направлении сделано еще очень мало, и наиболее надежные данные мы имеем относительно воробья, т. е. птицы, на которой сказывается ее полуодомашненное состояние. Победоносцев (1940), исследовавший воробья в пределах г. Саратова, приводит, о его паразитофауне следующие сведения, фауна эктопаразитов имеет в количественном отношении более или менее обычный состав — 6 видов (три клеща и три пухоеда), напротив, фауна эндопаразитов поражает своей бедностью (один вид *Nematodes*, два вида *Cestodes*), что зависит, вероятно, от преимущественно растительной пищи и от городского местообитания. За счет оседлого образа жизни можно скорее всего отнести круглогодичный характер заражения клещом *Dermanytsusgallinae*, который не вполне связан с телом хозяина, и нематодой *Acuaria skrjabini*. Определенно сезонный характер распространения среди девяти видов паразитов воробья имеют лишь личинки *Argas persicus* (май — август) и два вида *Cestodes* (апрель — август). Летнее заражение последними зависит, очевидно, от того, что в летний период воробей частично переходит на питание насекомыми, тогда как личинки *Argas* связаны с гнездовым периодом воробья, ибо встречаются почти исключительно на птенцах.

ГЛАВА XVII

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОТ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ХОЗЯИНА И ОТ ЕГО ОБЩЕСТВЕННОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ. ОБМЕН ПАРАЗИТОФАУНАМИ

В настоящей главе мы подходим к еще одному важному фактору, влияющему на характер паразитофауны. Возьмем двух хозяев, которые по своим особенностям (размеры, образ жизни, характер питания и т. д.) могут давать пристанище одинаковому контингенту паразитов, и предположим, что один из хозяев принадлежит к животным редким, встречающимся спорадически, тогда как другой представляет собой одно из самых обыкновенных животных данной местности. Если при этом «заражающая способность» паразитов и «восприимчивая способность» обоих хозяев одинаковы, то ясно, что реже встречающийся хозяин будет обладать более бедной паразитофауной и меньшей интенсивностью заражения, так как его паразиты будут иметь меньше шансов передачи от одной особи хозяина к другой. Весьма вероятно, что этим обстоятельством объясняется, почему различные рыбы у границы ареала своего распространения, где они встречаются реже, чем внутри ареала, обладают бедной паразитофауной. Таковы ерш и лосось в Аральском море, чехонь и сом в Невской губе и т. д. (стр. 274).

Помимо только что сказанного, весьма важный момент представляет во многих случаях известная оседлость или отсутствие ее у хозяев. Дело в том, что у хозяев, имеющих различного рода гнезда, норы и т. п. убежища, в которых ими производится вывод детенышей, передача паразитов от родителей к потомству нередко связана именно с этими местами приюта для следующего поколения. Здесь переходят с родителей на детей различные эктопаразиты (пухоеды, мухи-кровососки и т. д.). В норах и гнездах облегчается и заражение эндопаразитами, цисты и яйца которых скопляются в гнезде.

Если же взять, как другую крайность, животных, оставляющих свое потомство на произвол судьбы с самого момента рождения, например рыб, выметывающих икру, то здесь возможность заражения потомства от родителей путем послеродового контакта сходит почти на нет. Особенно заметно это выступает у таких животных у которых вывод молоди происходит в ином месте, чем место жительства взрослых животных (лосось и т. п.). Естественно, что у таких животных фауна молоди и взрослого животного может сильно различаться. Мы видим это у лосося, совершающего длительные миграции из моря в реки для нереста.

Но семья является первым зачатком общественной жизни, что приводит нас к весьма интересному вопросу о паразитах одиночных и общественных животных. В общем, следует сказать, что по отношению к легкости заражения паразитами одиночные и общественные животные находятся в таком же положении, как формы, редко

встречающиеся и обыкновенные. Общественность во много раз повышает число - возможностей заражения паразитами.

Это повышение сказывается даже не на типичных общественных животных, а уже на таких, которые ведут групповой или стадный образ жизни. Лучшим примером в данном случае служат инфузории и жгутиконосцы в желудке или в толстой кишке разных копытных животных. Разнообразие кишечных инфузорий (*Entodiniomorpha* и др.) у копытных поразительно: они насчитывают не менее 200 видов. Подобные признаки говорят о значении тесного контакта между стадными животными для распространения их паразитов.

У копытных же можно хорошо обнаружить зависимость процветания паразитов от большей или меньшей частоты нахождения хозяев: инфузории из кишечника диких копытных (антилоп, оленей) гораздо менее разнообразны, чем таковые быка, овцы или козы. Для быка известно около 70 видов и вариантов, для овцы —

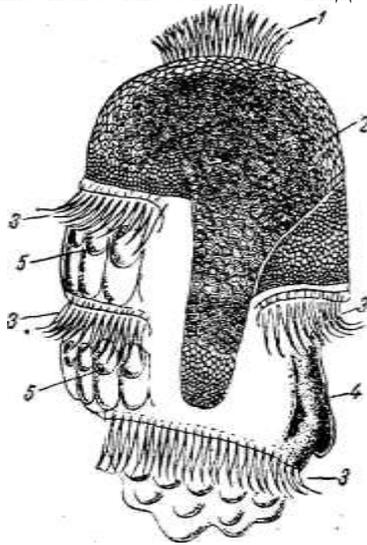


Рис. 204. *Troglodytella gorillae* (Entodiniomorpha), инфузория из кишечника гориллы.
1 — околоротовая зона мембранелл;
2 — большая, состоящая из мелких ячеек скелетная пластинка; 3 — четыре зоны мембранелл, опоясывающих тело; 4 — порошица; 5 — сократительные вакуоли (но Рейхенов у).

35, для козы — 20, между тем для антилоп это число колеблется от 1 до 17. У северного оленя описан 21 вид инфузорий, у прочих же оленей и у лося — от 1 до 8. Это обстоятельство показывает, что многочисленность особей рогатого скота и тесное сожительство их гарантируют перекрестную передачу паразитов, а потому фауна их инфузорий получает и возможность и как бы толчок к более пышному своему развитию.

Очень близкая к инфузориям копытных инфузория из того же семейства *Ophryoscolecidae*, а именно *Troglodytella* (рис. 204), живет в кишечнике шимпанзе и гориллы. Это совпадение с копытными в паразитах объясняется, с одной стороны, одинаковостью пищевого режима, который у шимпанзе и гориллы является преимущественно растительным, с другой стороны, общественным образом жизни этой обезьяны. Рейхенов (*Reichenow*), наблюдавший шимпанзе в Камеруне и нашедший *Troglodytella*, говорит, что шимпанзе живут небольшими стаями в 12—15 шт. и устраивают общие логовища.

Не менее резко выступают такие же отношения у некоторых настоящих общественных животных, например у «термитов». В таком же разнообразии и пышности, как инфузории у копытных, в кишечнике термитов развились жгутиконосцы из отрядов *Polymastigina* и *Hypermastigina*/

Число их достигает 200 видов, причем кишечник одного вида термитов, несмотря на малые размеры хозяина, может содержать до 20 видов жгутиконосцев, а кроме того, еще грегарины, инфузорий и амёб. Все термиты одного и того же вида поражены жгутиконосцами поголовно. Итак, термиты дают прекрасную иллюстрацию обогащения паразитофауны под влиянием общественного образа жизни. Другие общественные насекомые — пчелы тоже в общем очень богаты паразитами (рис. 205). Микроспоридий *Nosema apis* вызывают у пчел эпидемические кишечные заболевания. Личинки майки (*Meloe*), так называемые триунгулины, заносятся пчелами в ульи и поселяются в ячейках пчел; тот же образ жизни свойствен маленькой бескрылой слепой мушке *Braueria caeca*. Наконец, личинки моли *Galleria*, если и не паразитируют на самих пчелах, то все же живут за счет воска их ячеек, поселяясь в ульях в очень большом количестве.

Однако нельзя утверждать, что общественная жизнь у животных всегда сопровождается особым изобилием паразитарных заболеваний. Муравьи, живущие всегда самыми тесными сообществами, в общем, бедны паразитами. Быть может причиной этого является муравьиная кислота, содержащаяся в теле муравьев и щедро орошающая как их самих, так и мура-

вейник. Кислота представляет собой естественный дезинфектор, губельный для многих паразитов, в особенности для простейших.

В медицинской паразитологии общественный характер жизни человека играет громадную роль. Присматриваясь к различным заболеваниям человека, как паразитарным, так и бактериальным, можно видеть, что значительный процент их зависит от общественного склада человеческой жизни.

Воздействие общественного строя жизни на распространение паразитарных заболеваний многосторонне и образует пеструю картину.

Самая важная сторона общественного быта, связанная с вопросом о паразитизме, — это скученность населения, сопровождающая общественный жизненный уклад.

В первую очередь это относится к городам. Нам представляется, что именно в недрах городов древнего Востока слагались и крепли связи между различными паразитарными и бактериальными организмами и человеком, вырабатывались и укоренялись болезни с тем, чтобы

постепенно распространяться во все стороны.

Трудно что-либо сказать о вышеупомянутом влиянии Востока в глубокой



Рис. 205. А — личинка триангульница жука *Sitaris muralis*, паразитирующая на пчелах *Anthophora*, В — *Nosema-apis*, две клетки кшпечника пчелы с паразитами на стадии вегетативного размножения (1) и па стадии спор (2); часть клегочной плазмы вокруг паразитов растворилась; С — *Braula coeca*, муха, паразитирующая в ульях в отнимающая у пчел часть собранного пми меда (А — из Б и ш о ф а, В — из- Д о ф л е й - на, С — пзШ тей и е р а).

древности. Но уже в средние века значение Востока как рассадника болезней ясно сказывается хотя бы в таком факте, как периодические чумные эпидемии, берущие начало всегда на Востоке. Мы думаем, что параллельно могло происходить и обогащение фауны паразитов человека в Европе. Что такое обогащение именно по указанному направлению происходит, видно из примеров новейшего времени. В самом деле, свайник двенадцатиперстной кишки (*Ancylostomum duodenale*) проник в южную Европу лишь в 70-х годах XIX в и притом, невидимому, из Египта. Эти примеры не только показывают, что каждый паразит имеет известный очаг возникновения, но отчасти характеризуют нам и пути распространения паразитарных заболеваний. Это, прежде всего, усиление сношений между различными странами. Таково, например, сближение Запада и Востока в эпоху крестовых походов или смешение десятков национальностей в покрывавших поля Европы армиях в эпоху империалистической войны. Прекрасный пример подобного рода представляет собой распространение сонной болезни, вызываемой *Trypanosoma gambiense*, в тропической Африке. В первой половине XIX в., сонная болезнь была известна только в западной Африке. Во второй половине того же столетия знаменитое путешествие Стэнли поперек африканского материка открыло через

посредство речной системы Конго сообщение между, западным и восточным берегом экваториальной Африки. К 80-м годам прошлого века относится установление прочной караванной связи между обоими берегами, а к началу XX века сонная болезнь успела уже унести сотни тысяч человеческих жизней в восточной Африке, т. е. за 20 лет она распространилась поперек всего материка.

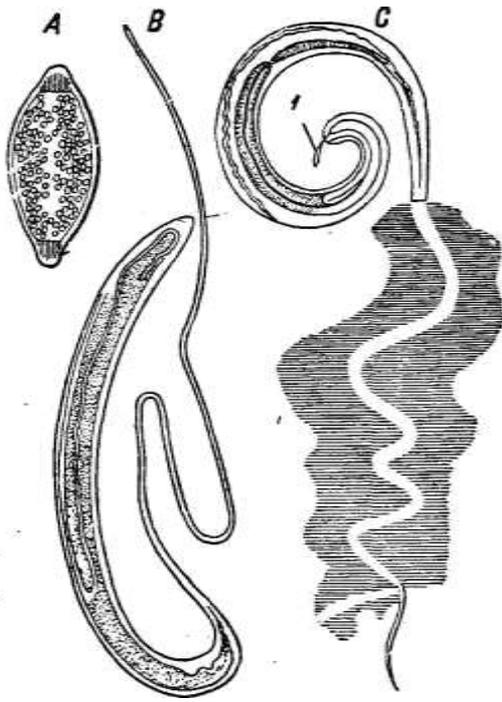


Рис. 206. Власоглав (*Trichocephalus trichiurus*).

A — яйцо с двумя утолщениями оболочки на полюсах; *B* — самка; *C* — самец, внедрившийся своим вытянутым передним концом в слизистую оболочку кишки. *I* — спикула, торчащая на заднем конце самца.

Следует сказать, что факторы, особенно усиливающие распространение и размножение паразитов, будут несколько отличными для экто- и эндопаразитов. Действительно, для первых единственным достаточным условием является скученность населения при одновременном наличии антисанитарных условий. Один из примеров этого явления мы видим в чрезмерном распространении вшей в лагерной и траншейной обстановке во время прежних войн.

Для паразитов внутренних, помимо самой скученности, надо, чтобы последняя отражалась или на совместном пользовании пищевыми продуктами, а чаще всего водой, или же на накоплении нечистот и экскрементов. Это и понятно, ибо пища, а особенно питье, доставляют большинству эндопаразитов доступ внутрь человеческого организма, а экскременты содержат в себе покоящиеся стадии многих паразитов, т. е. яйца или цисты; для примера укажем, хотя бы, на чрезвычайно распространенного у человека власоглава (*Trichocephalus trichiurus*, рис. 206).

Довольно многие паразиты человека встречаются преимущественно у лиц, занимающихся определенными профессиями, что объясняется какими-нибудь особенностями профессии, ставящими человека в более тесный контакт с тем или иным паразитом. Так, относительно балантидиоза говорят, что *Balantidium coli* нередко обнаруживается у мясников, режущих свиней, т. е. что причиной заражения является в данном случае контакт со свиньями. Кровяная двуустка (*Schistosomum haematobium*) распространена в Египте преимущественно у поселенцев, проводящих по несколько часов в день в воде при накачивании воды в арыки; в это время церкарии двуустки проникают через кожу человека в его кровеносные сосуды. При этом заражение кровяной двуусткой в Египте носит очень давний характер, как показывают данные Р у ф ф е р а (Ruffe r), нашедшего обызвествленные яйца *Schistosomum haematobium* в мумиях, похороненных за 1300 лет до нашей эры. *Ancylostomum duodenale* наиболее обыкновенен у людей, занимающихся земляными работами, но не у крестьян, а у работающих в угольных копях, роющих туннели и т.д. Известная эпидемия анкилостомоза, давшая около 1000 заболеваний, произошла в 70-х годах XIX в. среди рабочих, пробивавших С. Готардский туннель. Скопление людей при таких работах и постоянное соприкосновение их с землей позволяет личинкам *Ancylostomum* легко проникать через кожу в тело рабочих.

Нередко заражению паразитами способствуют не определенные профессии, а известные особенности жизненного уклада людей в данной местности или данной стране. Так объясняется, например, чрезвычайно широкое распространение человеческой аскариды в Японии. Во многих местностях Японии, до 80% населения заражено этими глистами, инфекция которыми происходит посредством проглатывания выведенных вместе с экскрементами яиц *Ascaris*. Повальное заражение аскаридами находится в прямой связи со способом удобрения огородов. В виду недостатка в удобрении, японские земледельцы пользуются в качестве такового человеческими экскрементами. Таким путем и экскременты больных аскаридами субъектов, содержащие в себе яйца аскарид, попадают на огороды и смешиваются с землей. Вследствие этого яйца аскарид очень часто пристаю к поверхности разных овощей и затем попадают в кишечник человека.

Такие же данные приводит Фауст (Faust, 1925) для Китая.

Широкое распространение трихиноза в прежнее время в Германии объясняют употреблением там в пищу полусырой «вестфальской» ветчины.

Сильная инвазия населения. Карелии широким лентцем вызывалась тем, что там любимым блюдом были так называемые «рыбники», т. е. запеченная в тесто не вполне прожаренная рыба, а потребление в пищу замороженной строганой сырой рыбы в Сибири имеет результатом учащение инвазии кошачьей двуусткой- (*Opisthorhis • felineus*).

Итак, мы видели, что длительное, а тем более постоянное совместное сожительство многочисленных особей одного вида приводит к явному усилению паразитарных заболеваний и способствует возникновению у данного вида новых паразитов. Однако человеческая общественная жизнь влечет за собой еще более сложные отношения. Дело в том, что всякая человеческая община содержит, помимо людей, еще значительное число видов более или менее одомашненных" животных. Помимо настоящих домашних животных, сюда естественно относятся и многочисленные незванные гости человеческих поселений и жилищ, как-то: мыши, крысы, тараканы, насекомые — вредители складов и т. д. Все связанные с человеком животные поневоле до известной степени переходят к общественной жизни (стада домашнего скота, домашняя птица и др.). При этом они, во-первых, приходят в массовое и длительное соприкосновение с особями того же вида, во-вторых, в такое же соприкосновение с особями других видов домашних животных (например, крупный и мелкий рогатый скот, а также лошади нередко пасутся и содержатся вместе); наконец, все домашние животные и прихлебатели вступают в самую тесную связь с человеком. Вследствие этого получается очень сложный характер полиморфной общности у живущих совместно животных нескольких различных видов.

Столь тесное сожительство нескольких разных видов животных не остается без влияния на их паразитофауну. В результате сожительства порождается еще очень мало подвергшееся оценке явление обмена паразитарными фаунами. Заключается оно в следующем. Всякое животное, вступающее в какую-нибудь полиморфную общину, обладает известным контингентом своих специфических паразитов. Ввиду того, что специфичность многих паразитов далеко не абсолютна, а приспособляемость их весьма значительна, известная часть паразитов данного животного получает возможность, при вхождении его в тесную связь с другими животными той же общины, распространиться на всех или на некоторых из этих животных. С другой стороны, и паразиты прочих животных общины приобретают шансы распространения на нового ее сочлена. Последствием этого будет обогащение паразитарной фауны отдельных видов, составляющих общину. Судя по ряду данных, обмен паразитарными фаунами имеет место в более широком масштабе, чем это можно было бы думать, так что у многих животных мы должны отличать первичных паразитов, или, так сказать, аборигенов, от вторичных, которые попали в животное в результате обмена паразитами, на самом же деле являются аборигенами других животных-хозяев.

Для иллюстрации этого приведем несколько примеров относительно фауны инфузорий, населяющих кишечник копытных животных.

В желудке коров и овец встречается множество видов инфузорий из семейства *Ophryoscolecidae*, большинство которых относится к родам *Entodinium*, *Diplo-*

dinium- и *Ophryoscolex*. Это семейство вообще характерно для желудка жвачных. Одни из видов офриосколецид живут только в крупном рогатом скоте (например: *E. minimum*, *E. rostratum*, *D. denticulatum*, *O. purMnjei* и др.), другие только в овцах (*E. vorax bispinosum*, *Ophryoscolex caudatus quadricinctus* и др.). Большинство же может быть встречено как в тех, так и в других. Эта обширная категория видов разделяется на формы, одинаково часто встречаемые у коров и у овец (*E. caudatum*, *E. simplex*, *D. multivesiculatum* и др.), и на такие, которые, встречаясь предпочтительно в одном из поименованных животных, изредка попадают и в другое. Так, *Entodinium longinucleatum*, *D. neglectumbovis*, *D. gracile* селятся чаще в желудке коровы, тогда как *D. trilorcatum* и *O. caudatus tricinctus* — в желудке овцы. При оценке происхождения всей этой паразитарной фауны можно с определенностью сказать, что первые две группы видов специфичны, одна — для коровы,

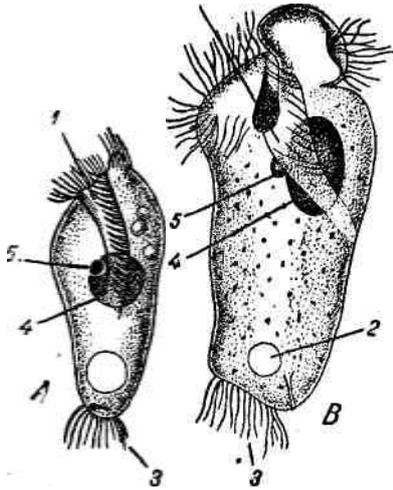


Рис. 207. А — *Blepharocorys ventriculi* из желудка быка В-*Blepharocorys jvbata* из толстой кишки лошади.

1 — глотка; 2 — сократительная вакуоль; 3 — задний пучок ресничек; 4 — макронуклеус; 5 — макронуклеус (А — по Д с г е л ю, В — по С т р е л к о - в у).

другая — для овцы. Происхождение видов, одинаково часто встречающихся у коров и овец, не поддается учету. Что же касается последней категории, то она, по нашему мнению, обнаруживает явление обмена фаунами. Формы, предпочитающие коров и лишь изредка встречающиеся у овец, были сначала исключительно паразитами крупного рогатого скота и перешли к овцам лишь в результате совместной жизни в одомашненном состоянии. То же, *mutatis mutandis*, следует сказать и о видах *Ophryoscolecidae*, предпочитающих овец.

Сделанное нами предположение блестяще подтверждается ознакомлением с фауной инфузорий диких баранов с Копет-Дага и с Камчатки (*Ovis orientalis cycloceros*, *O. nivalis*). Эта фауна состоит из таких видов, которые либо вовсе не встречаются у коровы, либо попадают у нее лишь в редких случаях, являясь частыми обитателями домашних овец. Так как домашние овцы произошли от диких прародителей, то вышеуказанное обстоятельство подтверждает первичную специфичность видов *Ophryoscolecidae*, которые в настоящее время бывают лишь редкими гостями коровы, для овец. Корова и овца испытали обмен паразитофаунами. Но при известных условиях такой обмен может стать односторонним. Так, у верблюдов в зоологических садах Европы нередко имеется фауна инфузорий, тождественная с таковой желудка коровы. Между тем, мы, исследуя верблюдов в Туркестане, живших, так сказать, в своей естественной обстановке, нашли у них целый ряд специфических видов и даже родов (*Cahscolex*). Этот факт может быть объяснен только одним способом. Вырванные из естественной обстановки и тесного общения с себе подобными и поставленные в условия контакта с европейским рогатым скотом, верблюды постепенно утрачивают свою оригинальную фауна инфузорий, но заражаются чуждыми им инфузориями коровы и овцы.

В указанных до сих пор примерах обмен фаунами касается инфузорий из желудка различных жвачных, т. е. в данном случае паразит, меняя своего хозяина, не менял своей локализации. Но некоторые паразиты обнаруживают, провидимому, еще более широкую приспособленность: переселяясь в другого хозяина, они вместе с тем изменяют свое местожительство в кишечнике последнего. Так, представители семейства инфузорий *Blepharocoridae* обычно встречаются в слепой и толстой кишке лошади. Таковы многочисленные виды рода *Blepharocorys*. Однако вид *Blepharocorys ventriculi* (рис. 207), очень похожий на прочие виды, но меньших размеров, найден в желудке коровы. Вне всякого сомнения, этот вид представляет собой видоизменившегося под влиянием новых жизненных условий переселенца из толстой кишки лошади.

Несколько дальнейших примеров можно найти в паразитофауне каспийского тюленя, как об этом говорится в разделе, посвященном вопросу об особенностях паразитов реликтовых животных (стр. 275).

• Направление обмена паразитами находится в зависимости от качественного набора и количественного состава животных, служащих хозяевами паразитам в том или ином более или менее резко очерченном участке природы, например, водоеме, лесу и т. п. Исследования последних нескольких лет показали, что в таких случаях преобладающая в данном биоценозе группа хозяев, оказывает своего рода руководящее влияние на состав паразитофауны ряда других хозяев, не принадлежащих непосредственно к доминирующей группе. Очень хорошую иллюстрацию этому дает паразитофауна рыб Ладожского озера, по сведениям Барышовой (*in litteris*). Ихтиофауна озера содержит весьма большой процент лососевых, дающих, например, до 25% промысловых уловов в озере. В видовом отношении лососевые тоже составляют свыше 25% всей ихтиофауны. В связи с этим обстоятельством паразиты, обычно специфичные для лососевых, в Ладожском озере распространяются на ряд других видов рыб, которым они вообще не свойственны. Так, например, специфичный для лососевых вид микроспоридий, *Henneguya zschohleri*, встреченный в 33%

особей ладожских сига, наблюдался, однако, кроме того, у таких рыб, как налим, щука сом, и даже у ряда карповых, как плотва, лещ, сырть, уклея, чехонь. Такой же переход на не-специфичных хозяев наблюдался для ленточного глиста *Eubothriurn crassum*. Помимо лососевых, зараженных им поголовно, он найден у таких несвойственных данному паразиту хозяев, как сом, ерш, колюшка, и даже у язя и чехони. Характернейший скребень сига, *Echino-rhynchus salmon-is*, заражающий 100% этих рыб на Ладоге, оказался, кроме того, у сома (33%), угря (22%), окуня (26%), осетра, колюшки (20%), налима (66%), и даже у карповых (сырть 13%, *Blicca bjorkna* — 13%). Очевидно, здесь играет роль, главным образом, количественное обилие заразного начала (спор для *Hen-mquya*, зараженных промежуточных хозяев для гельминтов). Большое изобилие заразных стадий какого-нибудь вида Паразитов в данном водоеме способствует переходу их со своих первичных хозяев на хозяев, им первоначально не свойственных. Иначе говоря, мы видим здесь пример обмена паразитофаунами в определенном направлении (от численно преобладающих форм хозяев к более подчиненным). Само собой разумеется, что подобные сдвиги могут служить первым шагом к более прочному завоеванию некоторыми паразитами новых для них хозяев.

Аналогичную картину рисует К и р ш е н б л а т (in litteris) для паразитов некоторых грызунов Закавказья, определенно приходя :: следующему выводу: «Если в какой-нибудь местности один вид грызунов резко преобладает в численности над другими, то его паразитофауна накладывает отпечаток на паразитофауну многих других грызунов, обитающих в тон же местности». Это явление он называет «явлением доминирования паразитофауны наиболее частых животных». Для подтверждения этого правила К п р ш е н б л а т приводит лесных мышей, пойманных среди колоний общественных полевок (*Microtus socialis*). Такие мыши бывают заражены целым рядом нематод и цестод, типичных для полевок.

Другой пример доминирования паразитофауны часто встречающихся животных К и р ш е н б л а т видит во влиянии паразитофауны некоторых грызунов на таковую хомячков. Так, в низменной степи паразитофауна хомячка представляет собой обедненную фауну наиболее частой там общественной полевки, в нагорной степи — обедненную фауну обыкновенной полевки, в домах — обедненную фауну мышей и крыс.

-Вполне естественно, что обмену паразитными формами подчинен и человек. Далеко не все паразиты, встречающиеся в настоящее время у человека, принадлежат ему искони, являются его первичными паразитами. При анализе паразитофауны человека выясняется, что очень многие ее компоненты вторичного, пришлого происхождения и проникли в человека лишь после привлечения в полиморфную человеческую общину ряда других животных, одомашненных или нахлебников. Различные компоненты полиморфной общины внесли в паразитофауну человека разное количество форм, в зависимости от тесноты контакта данного животного с человеком или от каких-нибудь других обстоятельств. Так, значительное участие в обогащении паразитофауны человека принимала, повидимому, собака, как давнишний и близкий товарищ человека. *Dipilidium caninum*, со-- бачья блоха (*Ctenocephalus cams*), и многие другие случайные или редкие паразиты человека являются первичными паразитами собаки. Таково же, вероятно, и происхождение заражения человека эхинококком. Эхинококк живет 'в состоянии ленточной глисты в кишечнике собаки, тогда как пузырьчатая стадия его развивается в различных внутренних органах коровы, лошади, свиньи, человека и некоторых других животных, которые заражаются, случайно проглатывая выко

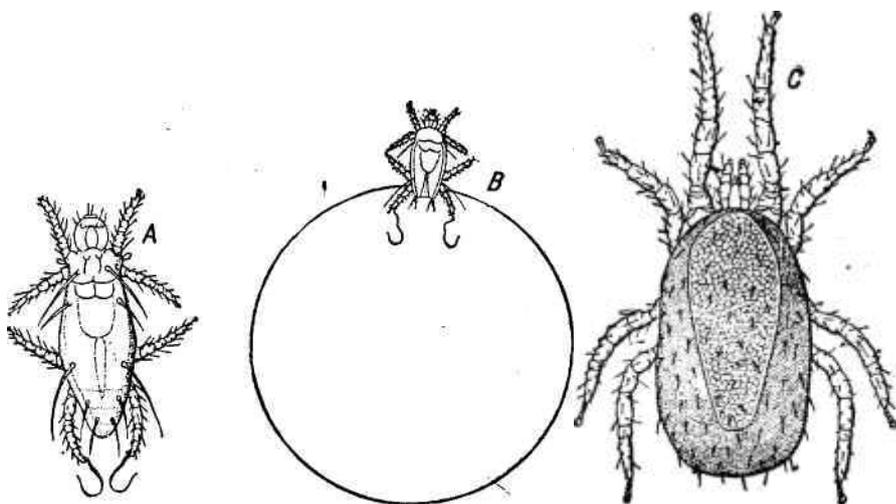


Рис. 208. А и В — молодая и беременная самки клеща *Pediculoides ventricosus*; С — куриный клещ *Dermanyssus gallinae* (ив Павловского).

дящие из кишечника собаки яйца. Нам думается, что первоначальный цикл развития эхинококка распределялся между дикими предками собаки и дикими травоядными ко-

	Letshmania donorani	+								
название домашних и других животных		собака	свинья	овца	кошка	корова	курица	крыса	Calandra aranaria	лошадь

ненные случаи филогенетической связи паразитов человека с таковыми других членов человеческой полиморфной общины.

Из таблицы следует, что в результате тесного контакта на человека могут переходить не только паразиты других отрядов млекопитающих, но даже паразиты, характерные для представителей других классов позвоночных (птицы), а в отдельных случаях даже паразиты, характерные для представителей некоторых беспозвоночных (членистоногих), например клещ *Pediculoid.es*, нормально паразитирующий на амбарных вредителях (рис. 208).

. С другой стороны, и некоторые паразиты самого человека могут переходить, на животных, поселяющихся в человеческом жилье и т. п. Достаточно напомнить, но человеческий постельный клоп (*Cimex lectularius*) поселяется в гнездах стрижа, нападает на летучих мышей, селящихся на чердаках.

ГЛАВА XVIII

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОТ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

В предыдущих главах нами рассматривалось, главным образом, влияние факторов, так или иначе тесно связанных с самим хозяином, как-то: его возраст, пища, образ жизни, спячка, а также влияние факторов климатического характера: зависимость состава паразитофауны от сезона, или же от характера целого года (исследования нескольких смежных годов). Только в главу о миграциях хозяина естественно входил географический фактор. Несомненно, что распространение паразитов, подобно распространению свободно живущих организмов, должно обуславливаться современным зоогеографическим ареалом хозяина, а также и историческим прошлым этого ареала. Все зоогеографические понятия, деления и т. д. в такой же мере приложимы к паразитам, как и к их хозяевам. Мало того, сплошь и рядом изучение состава паразитофауны различных животных дает чрезвычайно ценные сведения для зоогеографической характеристики хозяев.

Общее число паразитов, встречающихся в каком-нибудь организме, может быть весьма различным. Так, например, в человеке одних только гельминтов известно свыше 150 различных видов. В рубце быка насчитывается около 70 видов и разновидностей инфузорий Ophryoscolecidae. Для лосося описано около 50 видов разных паразитов (Heitz, 1917). Не следует, однако, думать, что все это количество видов можно встретить в одном каком-нибудь районе, а тем более в одной особи животного-хозяина. Так, у человека редко можно встретить более 2—3 видов червей одновременно а один индивид лосося редко содержит более 5 видов паразитов. Точно так же и для целого вида животного-хозяина в каждом районе его области распространения характерен известный, более или менее ограниченный контингент паразитов. Мы напрасно стали бы искать в коренных обитателях Ленинграда таких паразитов, как: ришта, свайник двенадцатиперстной кишки, лейшмания и т. д., которые характерны для более южных широт. Помимо такой общей зависимости от географических условий, имеются более специальные зоогеографические особенности известных ареалов местообитания, накладывающие свой отпечаток на паразитофауну. Вопрос об этих зависимостях в настоящее время выяснен по отношению к паразитам еще весьма недостаточно, соответственно чему и наше изложение будет носить фрагментарный характер.

Общая зависимость различия паразитофауны от зоогеографического (широтного-долготного) фактора

Эта зависимость выражает влияние не одного какого-нибудь фактора, а целой совокупности таковых, как то: различные климатические условия, наличие или отсутствие промежуточных хозяев, различный состав почвы (для наземных) или воды (для водных животных) и т. д. Поэтому подобного рода зависимость

носит наиболее неопределенный и наименее в каузальном отношении выясненный характер. Мы можем лишь утверждать, что один и тот же хозяин в разных участках своей области распространения содержит не вполне одинаковую, а иногда даже весьма различную паразитофауну.

Это факт общеизвестный, но документально подтверждающих его сводных данных, особенно по отношению к диким животным, не так много. В нашем распоряжении

имеются данные, собранные одним и тем же способом, при применении одной и той же методики исследования, для ряда пресноводных рыб из разных водоемов. Из этого материала мы и черпаем один пример, для которого имеется наибольшее количество исследованных местонахождений, а именно пример плотвы (*Rutilus rutilus*) с ее многочисленными местными разновидностями. Мы даем список паразитов плотвы для различных местностей, где она была исследована, причем одного взгляда на список достаточно для того, чтобы видеть сильный размах колебаний, испытываемых паразитофауной плотвы в разных географических местностях. Среди обследованных местностей Невская губа, Кончозеро, Онежское озеро и Самарово (на р. Оби) находятся почти на одной шпроте. Почти то же самое можно сказать об Азовском море (устье Кубани), Каспии (устье Волги) и Арале. Сале Гард (Обдорск) лежит почти на одной долготе с Самаровым, но на несколько сот километров севернее по течению р. Оби. Все данные по указанным местностям сведены в табл. 12.

Таблиц 12

Паразитофауна плотвы (*Rutilus rutilus*), исследованная в разных водоемах

Виды паразитов	водоемы							
	Невская губа	Кончозеро	Р Обь	Арал	Каспий	Р Чу	Р. Кама	Зайс
<i>Ichthyophihirius multifiliis</i>	+				+			
<i>Trichodina domerguei</i>		+						
<i>Myxobolus bramae</i>	+	+	+		+		+	
<i>Mixobolus dispar</i>	+	+			+		+	
<i>Mixobolus pseudo-dispar</i>					+			
<i>Mixobolus ellipsoides</i>								+
<i>Mixobolus mulleri</i>	+			+				
<i>Mixidium pfeifferi</i>	+						+	
<i>Myxosoma dujardini</i>	+		+					
<i>Diplozoon paradoxum</i>								
<i>Dactylogyrus sphyrna</i>								
<i>Doctylogyrus fallax</i>								
<i>Doctylogyrus crucifer</i>	+		+	+	+		+	+
<i>Doctylogyrus similis</i>	+	+		+	+		+	
<i>Doctylogyrus nanus</i>			+					
<i>Doctylogyrus parvus</i>								
<i>Doctylogyrus zandti</i>	+	+		+	+		+	
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+		+				+	+
<i>Allocreadium isoporum</i>		+					+	
<i>Sphaerostomum bramae</i>			+	+	+			
<i>Asymphyllodora tincae</i>			+					
<i>Bunodera luciopercae</i>			+					
<i>Opisthorchis felineus</i>			+					
<i>Phyllodistomum elonyatum</i>	+				+			
<i>Sanguinicola</i>					+			
<i>Aspidogaster limacoides</i>					+			

Diplomulum spathaceum	+	+	+	+	+		+	+
Tylodelphys clavata	+	+		+	+			+
Neascus culicola				+	+			
Neascus musculicola			+					
Telracotyle				+	+			
Caryophyllaeus laticeps		+						+
Caryophyllaeus syrdarjensis	+	+	+					
Proteocephalus torulosus				+				
Caryophyllaeides fennica			+					
Ligula intestinalis							+	+
Philometra ovata					+			+
Rhaphidascaaris acus	+				+			
Rhabdochona denudate	+	+		+	+			
Capillaria brerispicula								+
Porrocoecum sp			+		+			
Neoechinorhynchus rutili					+			
Echinorhynchus clavula		+	+					
Ergasilus sieboldi		+						
Lamproglena pulchella	+			+				+
Tracheliasles polycolpus							+	
Ergasilus briani		+						
Caligus lacustris					+			
Lernaea cyprinacea					+			
Argulus foliaceus	+							
	По Догелю и Петрушевскому	По Петрушевскому и Быховской	По Волкову	По догелю и Быховскому	по Догелю и Быховскому	по Быховской и Быховскому	По Захваткину	По Зкину
Итого	19	16	15	14	25	2	14	11

Таблица показывает, с одной стороны, насколько варьирует число видов паразитов, встречаемых у плотвы в разных местностях, с другой же стороны, говорит и о качественных различиях паразитофауны. Было бы желательно привести аналогичный пример и для наземного животного, но мы в настоящее время таковым не располагаем.

• Переходим теперь к нескольким случаям более частных географических зависимостей.

Зависимость паразитофауны от размеров площади распространения хозяина и от степени ее изолированности

Речь идет о паразитах животных, обитающих в небольших, более или менее замкнутых водоемах и на островах. По отношению к свободно живущим организмам фактор изоляции играет весьма важную роль в их распространении. Относительно паразитов мы имеем пока лишь разрозненные данные, наибольший интерес среди которых представляют сведения Быховской (1936) о паразитофауне рыб в замкнутых маленьких озерах Карелии. И. Быховская сравнивает паразитофауну одних и тех же видов рыб в крупных озерных водоемах Карелии, например в Кончозере, с паразитами нескольких небольших «лаб», т. е. глухих лесных озер того же района. Автор исследовал четыре очень мелких лабы, в двух из которых имелся только окунь, в одной — плотва и окунь, а в одной, кроме того, и щука. Эти озера имели в среднем 100—200 м в диаметре. Сравнение паразитофауны рыб этих лаб с паразитофауной рыб в Кончозере, дает нижеследующие результаты (табл. 13).

Итак, первый факт, который поражает при сравнении мелких озерков с крупными озерами, — это необычайное обеднение фауны в ламбах.

В отношении качественного состава сравнение разных ламб тоже дает очень интересный результат, который лучше всего иллюстрируется на окуне, взятом из четырех вышеуказанных и еще одной, пятой, Поль-ламбы. Составленная для этих ламб таблица паразитов (табл. 14) показывает, что паразитофауна рыб в ламбах отличается не только своей бедностью, но и своим случайным характером. Паразиты, весьма обычные для окуня в одной ламбе, могут совершенно отсутствовать в окунях, взятых из соседней ламбы.

Таблица 13

Наименование рыб	Круглая ламба	Ламба Черновского	Клб-ламба	Вида-ламба	Кончозере
	Число видов паразитов				
Плотва	—	—	5	4	17
Окунь	1	1	5	4	20
Щука	—	—	—	5	21

Таблица 1

Паразиты окуня	Круглая ламба	Ламба Черновского	Клб-ламба	Вида-ламба	Поль-ламба
	В процентах				
<i>Lentospora dermatobia</i>	—	—	33,3	—	—
<i>Mycobolus carassii</i>	—	—	—	26,7	6,7
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	—	—	—	—	1 раз
<i>Tylocephalus clarata</i>	—	—	6,7	—	1 раз
<i>Binodera luciopercae</i>	—	—	26,7	—	—
<i>Proteocephalus cernuae</i>	—	—	13,4	13,4	—
<i>Triacanthophorus nodulosus</i>	—	—	—	33,3	—
<i>Acanthocephalus lucii</i>	—	—	—	13,2	93,3
<i>Camallanus lacustris</i>	93,3	93,3	—	—	—
<i>Ergasilus sp.</i>	—	—	6,7	—	—

Для большинства паразитов интенсивность заражения ими рыб в ламбах тоже меньше, чем в Кончозере.

В ламбах, т. е. в водоемах с сильно обедненным населением беспозвоночных, которые играют роль промежуточных хозяев, можно предполагать преобладание числа видов «прямых» паразитов над паразитами, в цикле которых обязательны промежуточные хозяева. И эта гипотеза подтверждается на деле, ибо, например, в Поль-ламбе 62% всех паразитов, найденных у рыб этой ламбы (плотва, красноперка, окунь и щука), являются прямыми, тогда как среди паразитов тех же рыб в Кончозере только 40% относятся к прямым.

Насколько качественный состав паразитов в ламбах вообще случаен, настолько же он постоянен во времени, ибо исследования ламб велись 3 года подряд, давая все время одни и те же результаты.

Мы остановились на примере ламб несколько подробнее, так как он дает очень красивую паразитологическую характеристику целой категории пресноводных водоемов.

Аналогичные результаты должны, вероятно, получиться при изучении паразитофауны каких-нибудь животных на островах, отделенных от остальной суши водным барьером. К сожалению, соответствующие наблюдения пока отсутствуют. Лишь в последнее время Афанасьев, работая на Командорских о-вах, прекрасно подтвердил правильность сделанных нами выводов и для островных паразитофаун. На двух близко расположенных о-вах этой группы, Медном и о-ве Беринга, паразитофауна песка, например, разнится, вследствие отсутствия ряда форм, завезенных на о-в Беринга вместе с собакой, тогда как на Медный собака не завозилась. Кроме того, на Медном отсутствие полевок, имеющих на Беринга, влечет за собой опять-таки выпадение из паразитофауны песцов некоторых видов, для которых полевки служат промежуточными хозяевами.

Зависимость паразитофауны от близости местонахождения хозяина к границам своего распространения

Оказывается, что, помимо всего прочего, паразитофауна животного носит несколько различный характер, в зависимости от того, исследуем ли мы хозяина, взятого из района с оптимальными для него условиями существования, или же добытого откуда-нибудь с границ распространения вида, где этот хозяин постепенно сходит на нет, очевидно вследствие каких-нибудь неблагоприятных окружающих условий. Обыкновенно в таких случаях мы наталкиваемся или на общее обеднение паразитофауны животного, или на обеднение ее специфическими для данного хозяина видами.

Такую картину дают, например, в Невской губе чехонь и сом, рыбы южного происхождения. На Каспии чехонь на 100% заражена специфичным жаберным сосальщиком, *Dactylogyrus simplicimalleata*; в Белом озере этот сосальщик у чехони тоже имеется. Между тем, в Невской губе он обнаружен не был. То же следует сказать о сосальщиках *Ancyrocephalus siluri* сома. Отсутствуя в Невской губе, *A. siluri* поражает 100% сомов во всех южных водоемах. Чрезвычайно характерный для сома ленточный глист *Proteocephalus oscuhtus* на юге (Арал, Каспий) встречается у всех сомов поголовно, в Невской же губе встречался лишь у 40% их, и притом в очень малом количестве экземпляров.

Лосось (*Salmo trutta aralensis*) и ерш (*Aceggna ceturia*) находятся в Арале у южного предела распространения вида, и очень редки. Нам удалось вскрыть по одному экземпляру того и другого, причем обе рыбы оказались беспаразитными. К той же категории фактов следует отнести и бедность паразитофауны у волжской белорыбицы. Все родичи белорыбицы, как, например, нельма и другие, тяготеют к северным водам, тогда как белорыбица продвинулась в своем распространении далеко на юг и нагуливается в Каспии. Ле в а ш о в, исследовавший гепьминтофауну белорыбицы, нашел у нее, вскрыв 50 белорыбиц, лишь два вида червей: сосальщика *Crepidostomum farionis* и цестоду *Eubothrium crassum*.

Описанные особенности паразитофауны животных, находящихся «у предела», объясняются, вероятно, двумя причинами. С одной стороны, не все промежуточные-хозяева различных паразитов доходят в своем распространении до границ вида окончательного хозяина. Как только наступает расхождение в распространении промежуточных и окончательных хозяев, так существование паразита в данном ареале становится невозможным.

С другой стороны, у пределов своего распространения животное становится обыкновенно более редким, а мы видели, что паразиты редко встречающихся животных имеют меньше шансов на сохранение, чем паразиты животных, изобилующих в данной местности.

Зависимость паразитофауны от реликтовых условий существования хозяина

Паразитофауна реликтовых животных до сих пор не служила предметом специальных исследований. Между тем, она несомненно представляет большой биологический интерес.

В лице «реликтов» мы имеем формы, сохранившиеся в данном ареале нередко с весьма давних времен, несмотря на изменение окружающих условий существования. Это животные, принадлежащие по существу или другой геологической эпохе жизни земли, или совсем иным географическим широтам, но сумевшие сохраниться в несвойственных данному виду окружающих условиях. Вполне естественно задать себе вопрос: какими особенностями отличается паразитофауна реликтов?

Первой совершенно естественной закономерностью, выяснившейся при исследовании этой фауны, оказалось обеднение паразитофауны реликтов. Реликты живут в местах, где первобытная фауна данного района в значительной мере вымерла, а соответственно с этим вымерли и многие промежуточные хозяева паразитов реликтового животного. Отсюда следствие: выпадение соответственных паразитов.

С другой стороны, в новых условиях существования к паразитированию в реликтах могли приспособиться совсем новые формы паразитов.

Хорошим объектом для выяснения интересующего нас вопроса является каспийский тюлень (*Phoca caspica*), исследованный Ш у п а к о в ы м (1936). Для сравнения с ним служат северные тюлени *Phoca vitulina*, *Ph. hispida* и *Hist-riophoca groenlandica*, как формы близкие в каспийскому тюленю.

Паразитофауна северных тюленей довольно богата. Она содержит прежде всего эктопаразитов в виде вшей (3 вида *Echinophthirius*), 6 видов сосальщиков (*Cryptocotyle*, *Orthosplanchnus*, *Phocitrema*, *ApopMllus*, *Echinostomum*, *Pseudoht-mistomum*) около десятка видов *Gestodes* (4 вида *Diphyllobolhrrium*, 2 вида *Dip-logonoporus*, *Pyramicocephalus*, *ScMstoecephalus*), несколько нематод (3 вида *Cont-racoeccum*, *Halocercus*, *Dioetophyme*) и 2 вида скребней (*Corynosoma strumosum* и *C. semerme*). Следовательно, одних эндопаразитов северные тюлени содержат больше 20 видов.

У каспийского тюленя список паразитов очень мал: всего 6 видов. Целые классы паразитов северных тюленей у него отсутствуют: вши, ленточные глисты. При-

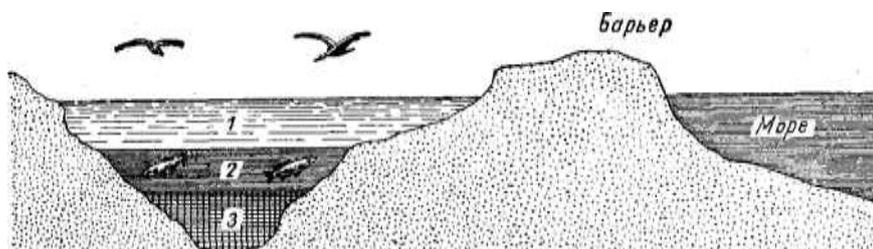


Рис. 209. Схема реликтового озера Могильного па о-ве Кппьдин, отделенного от моря барьером.

1 — верхние, опресненные горизонты озера; 2 — средние горизонты озера с при-

близительно нормальной морской водой — в них сохранилась треска и другие морские животные; 3 — нижние горизонты, отравленные сероводородом (оригинал).

чина отсутствия Cestodes, очевидно, лежит в выпадении из фауны Каспия каких-то морских ракообразных, вероятнее всего Copepoda, служащих для цестод в качестве первого промежуточного хозяина. Но и среди остальных эндопаразитов идентичными с паразитами северных тюленей являются только три формы: *Corynosoma strumosum*, *Dioetophyme* и *Cryptocotyle lingua*.

Кроме них, каспийский тюлень имеет в своем кишечнике еще сосальщика *Pseudechinostomum advena* и нематод *Eustrongylides excisus* и *Anisakis*.

Таким образом, каспийский тюлень, потеряв почти всех паразитов, свойственных северным его родичам, испытал некоторое обогащение паразитофауны за счет 2—3 новых видов.

Присматриваясь к этим новым паразитам тюленя, мы невольно приходим к убеждению, что в приобретении их тюленем играли большую роль птицы, вернее их паразиты. *Eustrongylides excisus* безусловно представляет собой птичий вид нематод, свойственный бакланам и лишь в условиях Каспийского моря включившийся в паразитофауну тюленя. Сосальщик же *Pseudechinostomum* чрезвычайно близок к птичьим Echinostomidae и тоже, по всей вероятности, перешел на тюленя с птиц.

Итак, на примере тюленя мы видим, как паразитофауна реликтового животного оскудевает его исконными паразитами и пополняется немногими новыми видами, имеющими чуждое для тюленя происхождение.

Второй интересный случай мы находим в лице реликтовой трески из озера Могильного на о-ве Кильдин (рис. 209). В этом парадоксальном водоеме, отделенном от моря при помощи довольно высокого перешейка, верхние 5 м воды вполне пресные, самые глубокие слои озера с 12 до 16 м насыщены сероводородом и непригодны для жизни, а промежуточная толща воды в 7 л состоит из морской воды, в которой и держится треска. Озеро обособилось от моря давно (о нем имеются сведения от XVI в.), столь давно, что треска уже успела образовать в нем особую морфу. Кроме трески, в озере сохранилось и много морских беспозвоночных.

Оригинальные условия существования в реликтовом водоеме сильно отразились на паразитах трески. Морская треска из соседних с Кильдином районов Баренцева моря, по данным Б а з и к а л о в о й (1932) и С а в и н о й (1927), содержит не менее 16 видов паразитов (2 вида *Myxidium*, *Glugea*, 3 вида Trematodes, 4 вида Cestodes, *Contracoecum* sp. *Echinorhynchus gadi*, 4 вида Copepoda). В могильненской треске найдено 7 видов паразитов, часть которых идентична с таковыми морской трески: это *Nosema (Glugea)*, *Hemiurus levinseni*, *Abothrium gadi*, *Contracoecum clavatum*. Из остальных трех паразитов сосальщик *Lepidapedon* был найден у северной трески О д н е р о м (O d h n e r, 1905), а одна личинка трематод, паразитирующая в жабрах, и одна личиночная нематода, благодаря своим малым размерам, вероятно были пропущены у морской трески, где они несомненно имеются. Таким образом, паразитофауна могильненской трески не обнаруживает никаких новоприобретений.

Однако гораздо показательнее положительных находок паразитов у могильненской трески данные отрицательные, говорящие о потерях, понесенных паразитофауной при переходе животного к реликтовому состоянию. Так, в Могильном отсутствует скребень *Echinorhynchus gadi*, необычайно характерный для морской трески. Базами собраны литературные сведения по паразитам трески из шести районов от Баренцева моря до восточно-пруссского побережья, причем лишь в одном районе зараженность *E. gadi* была 40%, в другом — 50%, а во всех остальных не менее 90—100%. Совершенно отсутствуют все паразитические Copepoda; между тем, в единственном имеющемся для Баренцева моря списке паразитических раков Б а з и к а л о в о й (1932) показано заражение раками 61% морской трески. Итак, правило об обеднении паразитофауны реликтов подтверждается и на могильненской треске.

Очень любопытный факт обнаружен относительно одного вида сосальщиков. На жабрах трески оз. Могильного нашлись в значительном количестве инцистированные молодые сосальщики, которые во взрослом состоянии встречаются, по всей вероятности, в кишечнике каких-нибудь рыбоядных птиц. Между тем, треска озера отрезана 5 м пресной воды от всякого сообщения с птицами. Поэтому остается лишь одно правдоподобное объяснение наличию сосальщиков в озере: птицы, пролетая над озером, сбрасывают туда свои экскременты с яйцами сосальщиков. Из яиц выходят личинки и проникают в моллюсков, где из них в конце концов получаются церкарии, заражающие треску. Но последнего этапа развития, а именно поедания трески птицей, не происходит, и потому жаберные сосальщики озерной трески не могут никогда развиваться до половой зрелости и в конечном счете обречены на гибель. Не будь постоянного подновления заражения извне, эти сосальщики должны были бы выпасть из паразитофауны Могильного. Следовательно, обеднение паразитофауны реликтов может обуславливаться выпадением не только промежуточных, но и окончательных хозяев. Вообще же мы видим в Могильном установившийся за сотни, может быть за тысячи лет паразитический комплекс, обладающий рядом оригинальнейших признаков.

Наиболее сильное влияние оказал реликтовый образ жизни на паразитов бычка *Myoxocephalus quadricornis* в Онежском озере. *M. quadricornis*, — морская форма и в настоящее время встречающаяся в Балтийском море, в Белом море и в Ледовитом океане. Однако в

Онежском озере, а также в некоторых более мелких озерах Швеции и Финляндии сохранились реликтовые формы этой рыбы, которые нам удалось получить для исследования (около 20 экземпляров из Онежского озера). Из морских бычков описан целый ряд типичных морских паразитов, в особенности сосальщиков. *M. quadricornis* Онежского озера не только утратил без остатка всю свою морскую паразитофауну, но и не приобрел взамен почти никаких пресноводных паразитов. У Онежских четырехрогих бычков были найдены лишь некоторые инфузории на жабрах (*Trichodina*, сосущая инфузория *Triehophfy*), а из многоклеточных паразитов только мелкие личинки нематод (повидимому *Rlmpkidascaris*), инкапсулированные в печени и в стенках кишки. Онежский четырехрогий бычок не приобрел, следовательно, ни одного пресноводного паразита, достигающего в нем половой зрелости, прежняя же паразитофауна его исчезла бесследно.

В самое последнее время весьма любопытные данные получены относительно такого громадного реликтового водоема, как Байкал. Паразитофауна рыб самого Байкала была изучена Ляйманом (1933). Она оказалась по сравнению с такими озерами как Онежское, Ладожское значительно обедненной, но обнаруживающей, вместе с тем, и значительную оригинальность.

По данным Ляймана в Байкале до 25% эндемичных форм. При этом особенно обедненной паразитофауна оказалась у характерных для Байкала эндемичных рыб, а именно Cottidae, Cottosomorphoridae и Comorphoridae. В них оказалось очень малое разнообразие паразитов, но в том числе 3 или 4 эндемичных вида и даже рода.

К сожалению, большинство интересных реликтовых животных остается еще совершенно неисследованными в паразитологическом отношении. В первую очередь заслуживают внимания байкальский тюлень, онежский лосось, сайга и ряд животных, находящихся на пороге вымирания.

Влияние на паразитофауну животного опытов его интродукции и акклиматизации.

В настоящее время, в особенности в СССР, природа подвергается со стороны человека многочисленным перестройкам, к числу которых относятся и разносторонние опыты по акклиматизации и интродукции новых животных в места, где их до той поры не было. Такие опыты, во многих случаях увенчавшиеся полным успехом, производились, главным образом, с рыбами и млекопитающими. Каспийская сельдь и севрюга перебрасывались в Арал, аральский шип — в Балхаш, кефаль из Черного моря — в Каспий, сиги п корюшка нашли себе новую родину в целом ряде озер, где они раньше никогда не водились. Из млекопитающих на севере акклиматизируется ондатра, разводятся в разных местах Союза бобры. Во многих случаях животные в новых местах, как, например, сиги в Уральских озерах, растут, размножаются и чувствуют себя лучше, чем на родине. Как при этом отражается переброска животных на их паразитофауне. Ведь интродуцированная в виде икры рыба, например, оставляет за собой на родине всех своих исконных паразитов и является на новые места совершенно чистой. Переселяются ли на нее паразиты с местных рыб или нет, и не от того ли зависит хорошее состояние акклиматизируемой рыбы, что она освобождается от своих вредителей? Все эти вопросы пока еще чрезвычайно мало разработаны, хотя и представляют очень большой как теоретический, так и практический интерес.

При акклиматизации теоретически допустимы два случая, хорошо иллюстрируемые на рыбах. В одном рыба (например, сиг) пересаживается в водоем, где нет данного вида рыб, но имеются какие-нибудь его сородичи, например на Севане севанская форель. Как показывает работа Д и н н и к а (1933), два из скребней, встречающихся у севанской форели, *Echinorliynchus baeri* и *Pomphorhynchus laevis*, переходят на пересаженного ладожского сига, но заражают его в очень небольшом количестве. Между тем, у севанской форели *E. Baegg* наводняют кишечник иногда в количестве до 1500 экземпляров. Другой пример того же порядка представляет пересадка в Арал (в Сыр-Дарью) 90 экземпляров взрослой каспийской севрюги в 1933 г. в целях акклиматизации. До тех пор в Арале была всего одна осетровая рыба, шип (*Acipensernudiventris*), причем сделанное в 1930 г. Д о г е-лем и Б ы х о в с к и м исследование этого шипа показало, что он, собственно говоря, совершенно свободен от паразитов. Однако в 1936 г. у аральского шипа на протяжении всего Арала вспыхнула смертельная эпизоотия, вызванная массовым заражением его жабры крупными сосальщиками *Nit-zschia sturionis* (рис. 210). Местные рыбаки настолько были незнакомы с данным паразитом, что считали, будто он вылезает из кишки шипа наружу, на жабры. Первопричиной эпизоотии была переброска на Арал севрюги (Л у т т а, 1940). Каспийская севрюга (*Aci-*

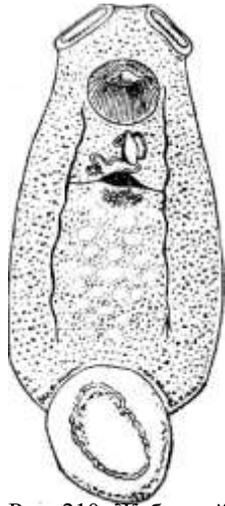


Рис. 210. Жаберный сосальщик *Nitzschia sturionis* (Monogenea), вызвавший сильную эпизоотию осетровых, а именно шипа (*Acipenser nudwenins*) на Аральском море (из Дог-ел-я).

penser stellatus) на Каспии в числе своих паразитов имеет и *Nitzschia sturionis*, который встречается на ней большей частью в небольших количествах и особого вреда рыбе не приносит. Тем же сосальщиком заражен и каспийский шип, чем доказывается возможность для *Nitzschia* переходить с севрюги на шипа. Но при переброске севрюги в Арал *Nitzschia* в лице аральского шипа нашла себе хозяина, который в течение долгих периодов не имел на себе этих паразитов, а потому и не мог выработать по отношению к ним того частичного иммунитета, каким обладают к *Nitzschia* каспийские осетровые. Поэтому на аральских шипах *Nitzschia* размножилась в невероятном количестве, так что один шип имел на себе от 150 до 600 сосальщиков, питавшихся его кровью.

В результате на Арале появилось массовое заболевание шипа сосальщиками, унесшее большое количество этой ценной рыбы.

Приведенные примеры показывают, что всякая пересадка рыбы в водоем, где имеются ее родичи, грозит неприятными последствиями и для интродуцируемого животного и для местной ихтиофауны. Поэтому такие пересадки должны производиться лишь с принятием особых мер предосторожности.

Другая категория случаев иллюстрируется, прежде всего, корюшкой, выращенной в прудовых условиях на Никольском рыбном заводе. Невская вольная корюшка довольно богата паразитами, как показывает работа Н о-в и к о в о й (1936), нашедшей у нее 11 видов паразитов. Между тем, все 50 экземпляров прудовой корюшки, исследованные Н о в и к о в о й, оказались свободными от паразитов.

Другой подобный пример дает пересадка чудского сига (в виде икры) в уральское озеро Тургояк, где у него не было никаких родичей. Б о г а т о в а (1936) показала, что этот сиг несравненно беднее паразитами, чем местная рыба озера (окунь, щука, плотва, ерш, налим) и чем те же сиги у себя на родине. Отсутствуют характерные для сигов Чудского озера скребни, ленточные черви, эктопаразитические раки и др. Сиг успел заразиться только тремя видами местных паразитов и то исключительно такими, для которых рыба служит промежуточным хозяином (*Tetracotyle*, *Diplostomulum spathaceum*). Как известно, в выборе промежуточного хозяина паразиты менее разборчивы, чем при выборе окончательного. Таким образом, половозрелые стадии каких-либо паразитов в акклиматизированном сиге отсутствуют вовсе. Оба взятых примера показывают, что пересадка икры рыб в водоемы, где отсутствуют родичи данной рыбы, ведет к полному освобождению животного от его специфических паразитов и не влечет за собой никаких вредных последствий для местной ихтиофауны.

Некоторые интересные данные имеются относительно изменений паразитофауны, происходящих у американского грызуна ондатры (*Ondatra zibethica*) при акклиматизации его в Европе. У себя на родине, в Америке, ондатра заражена 2 видами Protozoa (Coccidia), 21 видом сосальщиков, 4 видами цестод, 7 видами нематод и 4 видами клещей. Таким образом, общее число видов паразитов в Америке достигает 38. Акклиматизированная в Англии ондатра, по данным Вар вика (W a r w i c k, 1936), содержит всего 15 видов паразитов, причем среди них лишь 2 вида червей (*Notocotyle quinqueseriale* и *Hymenokpis evaginuta*) и 3 вида клещей удержаны ондатрой из числа ее американских паразитов; прочие же (4 вида жгутиконосцев, 3 червя, 2 клеща и 1 вид вшей) приобретены в Европе от местных животных. Особенно поразительно различие в фауне сосальщиков: вместо 21 вида, которыми ондатра обладает в Сев. Америке, в Англии она имеет лишь один (*No-tocotyle*). В а с и л ь е в (1939) приводит аналогичные сведения относительно ондатры, акклиматизированной в Карелии. Ему удалось пока обнаружить лишь 5 видов паразитов (4 сосальщика, рис. 211, и 1 клещ). Среди сосальщиков 2 завезены из Америки (*Notocotyle quinqueseriale* и *Echinostomum armigerum*), тогда как 2 остальных приобретены ондатрой у нас (*Plagiorchis eutamiatius* и *Psilotrema tar-bl*). Эти данные говорят о двух особенностях паразитофауны животных, акклиматизируемых во взрослом состоянии. Во-первых, первичная фауна животного беднеет, и это

вполне понятно. Во-вторых, сравнение паразитов ондатр в Англии и в Карелии показывает, что паразитофауна интродуцированных животных носит случайный характер. Случайность зависит от того, что животное интродуцируется сравнительно небольшими партиями, а потому состав захваченных им с родины

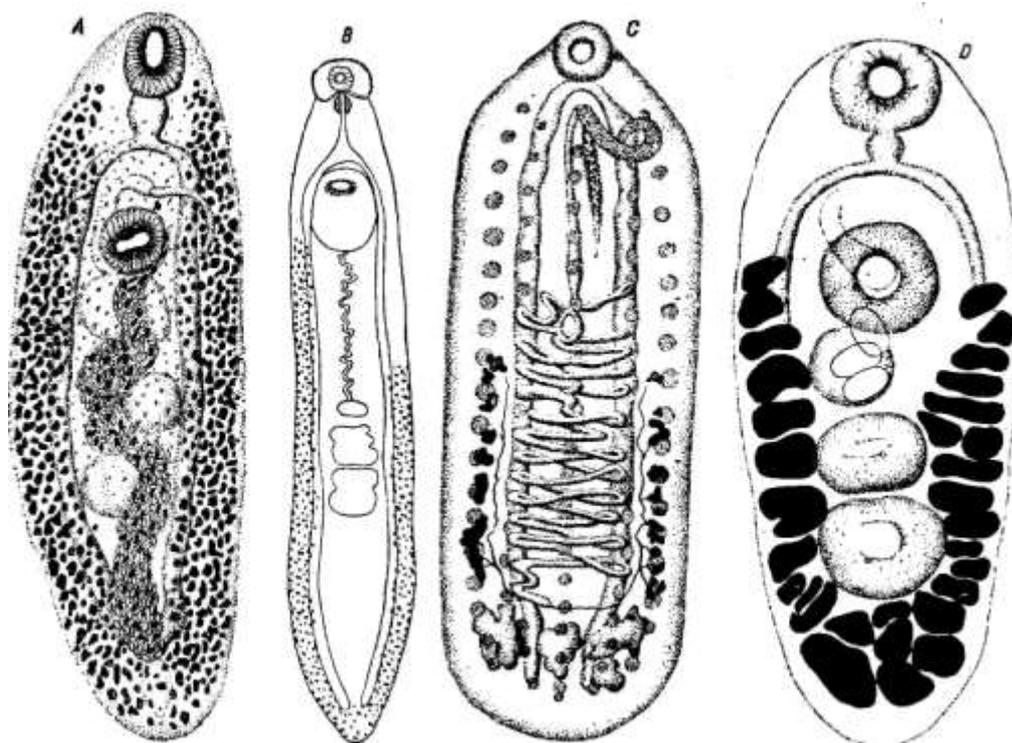


Рис. 211. Четыре сосальщика из кишки карельской ондатры.

A — *Plagiorchis eutamias zibethicus*; B — *Echinostomum armigerum*; C — *Notocotyle quinqueseriale*; D — *Psilotrema marhi*. A и D приобретены в Европе, B и C — завезены из Америки (по Е. Васильеву).'

паразитов — дело случая. Вероятно, именно поэтому в Англии сохранились одни, в Карелии несколько другие из американских паразитов ондатры.

В-третьих, интродуцированные животные на новой своей родине сравнительно легко приобретают новых паразитов, позаимствованных ими у разных местных животных.

В самое последнее время (Догель и Раппопорт, 1943) ондатра, акклиматизированная в Казахстане, в низовьях реки Или, дала еще одну, небезытересную комбинацию паразитов. Гельминтфауна ондатры состояла здесь из 4 видов: *Notocotyle quinqueseriale*, *Plagiorchis eutamias*, *Trichocephalus suis* и *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. Первые два совпадают с паразитами карельских ондатр, но два остальных представляют собою паразитов свиней, а вовсе не грызунов. Это странное на первый взгляд обстоятельство легко объясняется тем, что дельта р. Или изобилует кабанами, от которых (см. главу XVII об обмене фаунами) ондатра и позаимствовала некоторых паразитов.

ГЛАВА XIX

ОПЫТ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ГРУППИРОВОК ПАЗАРИТОВ

На базе рассмотренных нами выше разнохарактерных влияний складываются большие группировки паразитов, населяющих различные зоогеографические области, подобласти, провинции и т. д., на которые разбивается специалистами поверхность нашей планеты.

Несмотря на то, что достаточно подробных данных о распространении паразитов вообще еще сравнительно мало, некоторые группировки их уже поддаются зоогеографическому районированию вроде того, которое применяется для свободно живущих организмов. Подобное районирование может быть производимо, исходя из двух разных отправных точек. С одной стороны, можно построить картину зоогеографического распространения отдельных систематических групп паразитов, например, сосальщиков, цестод и т. п.

С другой стороны, можно дать отображение зоогеографической характеристики всей паразитофауны определенной группы животных-хозяев в местах распространения последних — распространение паразитов рептилий, птиц и т. п. Этот второй тип зоогеографического

анализа с точки зрения паразитологии представляет большой интерес.

В настоящее время попыток произвести такой зоогеографический анализ для всех паразитов какой-нибудь группы хозяев в мировом масштабе еще не сделано. Легче всего можно было бы его сделать по отношению к амфибиям. Группа амфибий не богата видами, а некоторые из ее паразитов (*Protociliata* по М е т с а 1 f, *Gorgoderidae* по П и г у л е в с к о м у, *in litteris*) уже изучены в отношении их распространения достаточно хорошо.

В масштабе Советского Союза, т. е. одной шестой суши земного шара, опыт зоогеографического районирования сделан нами для всех паразитов пресноводных рыб. Эта группа хозяев очень удобна, представляя собой известное экологическое и биологическое целое, с одной стороны, и обладая резко ограниченными ареалами (системами определенных рек), с другой. Подобный опыт районирования паразитарных фаун предпринят нами в надежде побудить к таким же попыткам специалистов, занимающихся паразитами других групп животных-хозяев, и имеет, естественно, еще очень много недочетов, а самый список паразитов является далеко неполным.

Общий контингент паразитов пресноводных рыб весьма разнообразен, состоя из представителей следующих классов животных: жгутиконосцы, инфузории, споровики, моногетические сосальщики, дигенетические сосальщики, цестоды, скребни, круглые черви, пиявки, ракообразные. Всего в пределах Союза известно до сих пор около 600 видов паразитов пресноводных рыб, среди которых около 100 приходится на долю простейших (жгутиконосцы, инфузории, споровики). Простейших мы пока оставляем без использования при оценке районирования паразитофауны ввиду того, что многие из них (а именно *Myxosporidia*) недостаточно надежно определены разными исследователями из-за трудностей в их классификации. Итого, для дальнейших манипуляций остается приблизительно 500 видов паразитов.

Отправной точкой в данном вопросе является, естественно, зоогеографическое распространение хозяев паразитов, т. е. рыб, так как хозяева служат для паразитов их биотопами.

Распространение пресноводных рыб СССР детально разработано Л. Бергом (1932), из схемы которого, изображенной на рис. 212, мы и исходим, вводя в нее некоторые упрощения, причины которых будут объяснены далее. В нашем распределении мы имеем прежде всего подобласти: циркумполярную, средиземноморскую и байкальскую гюларктической области, а кроме того амурскую переходную область. Циркумполярная подобласть делится на два округа (европейский и сибирский), средиземноморская на четыре (невский, черноморский, каспийский и аральский). Советские части нагорноазнатской подобласти Б е р г а мы присоединяем к аральскому округу, так как в них нет ни одного своего вида паразитов.

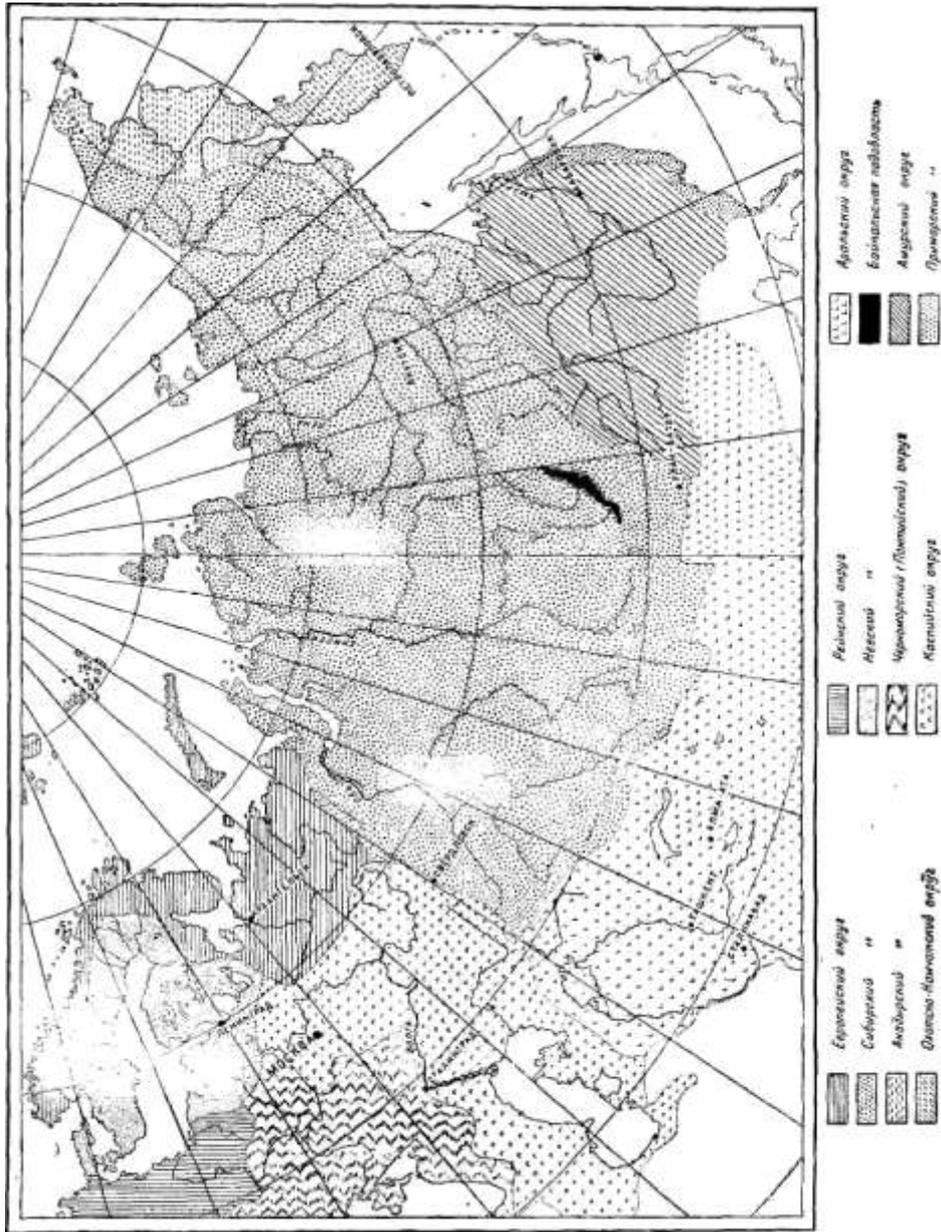


Рис. 212. Карта зоогеографического районирования паразитов пресноводных рыб в пределах Советского Союза (оригинал).

Прежде всего, богатство отдельных округов числом видов паразитов довольно сильно варьирует; разнится число видов, свойственных всего одному какому-нибудь округу, и, естественно, весьма различным в каждом округе является число видов, совпадающих с каждым из прочих округов. Все эти различные отношения представлены на цифровой таблице 15, в которой учитываются только многоклеточные паразиты. Расценивая данные таблицы, можно прийти к некоторым выводам. Во-первых, общее число видов паразитов в каждой территории находится в прямом отношении к числу видов **рыб** данного округа (при прочих более или менее одинаковых условиях). Правильность этого вывода нарушается данными по Черноморскому округу, где число паразитов должно бы быть более высоким. Но причиной этому является не действительное положение дела, а недостаточная исследованность всей Украины в отношении паразитов рыб. Можно уже сейчас указать целый ряд видов паразитов, которые, вне всякого сомнения, имеются в черноморском округе, но пока для него не указаны.

Другим исключением из правила кажется Аральский округ, в котором число видов паразитов рыб опять-таки непропорционально мало. Здесь влияют причины более объективного порядка. А именно, главный бассейн округа, Арал, подвергался в течение предшествующих эпох сменяющимся осолонениям и опреснениям, причем эти перемены неблагоприятно отразились на составе паразитов. Так, некоторые группы рыб, обычно содержащие значительное число специфических паразитов, оказались на Арале совсем свободными от паразитов.

В отношении ограниченных одним округом видов паразитов беднее всего округа Невский и Европейский.

Невский округ имеет 4 вида специфических для него многоклеточных паразитов и 2 вида специфических простейших. Четыре из этих видов (*Bothriocephalus clavaeiceps*, *Proteocephalus macrocephalus*, *Ergasilus gibbus* и *Myxidium giardi*) принадлежат угрю, один (пиявки

Cyslobramhus respirans) лососевым и один (микроспоридия *Henneguuya cutanea*) лещу. Итак, среди многоклеточных паразитов рыб Невского округа имеется всего 3,3% ему одному свойственных.

Европейский округ Ледовитоморской провинции Б е р г а вообще весьма беден в отношении ихтиофауны, что особенно отражается на карповых. Они имеются в этом округе лишь в числе 11 видов, часть которых находятся на границе

Таблица

15 Количество видов паразитов по различным округам СССР

Округа	Всего видов рыб	Всего видов паразитов	Видов, встречающихся только на территории собственных	То же в проц.	Общих с невым	Общих с европейским	Общих с сибирским	Общих с черноморским	Общих с каспийским	Общих с аральским
Невский	58	122	4	3,3	—	71	86	75	78	42
Европейский (Ледовитоморской провинции)	38	84	1	2,4	70	—	65	49	48	25
Сибирский (Ледовитоморской провинции)	47	123	10	8,3	84	65	—	57	65	33
Черноморский	112	121	10	8,3	75	49	57	—	100	49
Каспийский	100	143	16	11,3	78	48	65	100	—	57
Аральский	57	75	8	10,6	42	25	33	49	57	—
Байкальская подобласть	31	30	6	20,0						
Амурская провинция	90	155	118	76,0						

своего распространения или занесены туда случайно, через каналы (*Leucaspius delineatus*, *Blicca bjorkna*). Соответственно с этим и число своих, ограниченных этим округом паразитов крайне мало: их всего 1 (*Coenomorpha grossus* из лосося). Да и этот единственный вид относится, собственно говоря, к морским цестодам, заносимым в пресные воды лишь проходными лососевыми. Принадлежность его к паразитарной фауне Ледовитого океана и вызывает его отсутствие во всех прочих округах. Такой же свойственный только данному округу характер имеют, повидимому, и некоторые морские сосальщики лососевых. Настоящих пресноводных эндемиков в этом округе нет. Приблизительно одинаковую степень богатства своими исключительно видами обнаруживают округа Сибирский, Черноморский, Каспийский и Аральский. Сибирский округ при сравнительно небольшой ихтиофауне (47 видов) обнаруживает значительное разнообразие паразитов, и в том числе 10 своих видов. Все эти формы, кроме одной (*Cysticercus paradilepidis* из карповых оз. Зайсан) принадлежат лососевым и состоят из 1 моногенетического сосальщика, 1 цестоды, 1 нематоды и 6 раков семейства Lernaeoridae. Наличие эндемичных паразитов именно у лососевых рыб вполне хорошо увязывается с максимальным разнообразием их в данном округе (13 видов по сравнению с 6 видами в Невском и 9 видами в Европейском округах).

Черноморский округ богаче всех прочих по количеству видов рыб, в нем обитающих (112), так что относительная бедность его паразитами (121 вид) объясняется лишь недостаточной исследованностью данного округа. Группа свойственных только Черноморскому округу видов паразитов насчитывает 10 форм и складывается, главным образом, из нескольких сосальщиков (*Coitococum Mordwil-Icowa*, *Rossicotrema*), из нематоды (*Goezia*) и из 4 видов раков (*Dichelestium oB-longum*, *Clavellisa*, *Gnathia* sp. и *Cymothoa punctata*); все эти раки имеют морское происхождение и встречаются лишь на проходных рыбах (Acipenseridae и Clupeidae).

Каспийский округ, при почти одинаковом числе видов рыб (100), богаче паразитами (142 вида) и содержит 16 эндемиков. В число последних входят 8 паразитов осетровых (*Eubothrium acipenserinum*, *Proteocephalus skorikowi*, *Fiscicola caspica*, *Capillaria tuberculata*, *Contracoecum bidentatum*, *Physaloptera inexpectata*, *Cystoopsis acipenseris*). Остальные эндемики не обнаруживают особой приуроченности к одному из семейств рыб (*Bunocotyle cingulata* и *Eubothrium clupeonellae* у Clupeidae; *Ascocotyle*, 2 вида *Caryophyllaeus* у карпо-

вых, *Echinorhynchus baeri* у севанской форели, *Ouzdrigyrus cholodkowskyi* у *Varicorhynchus*, *Proteocephalus gobiiorum* у бычков, *Paraergasilus*).

Аральский округ дает среди своих 75 видов паразитов 8 эндемичных. Это *Dactyhgyrus acanthobramae*, *Dogielius*, *Acolpenteron bychowskii*, *Pomphorhynchus perforator*, *Trachelobdella turkesianica*, *Cysticercus dilepidis*, *Phihmetra intestinalis* и *Lamproghna compacta*. Некоторые из них приурочены к эндемичным рыбам (*Dactyhgyrus acanthobramae*, *Pomphorhynchus perforator*, *Lamproghna compacta*).

Во всех четырех образующих вторую группу округах число эндемичных видов колеблется вокруг 10%.

Байкальская подобласть, судя по имеющимся неполным данным, обнаруживает большую оригинальность. При 30 видах показанных для подобласти паразитов в ней насчитывается 6 эндемичных видов (*Crepidostomum baicalense*, *Allocreadium polymorphum*, *Comephoronema*, *Cottocomephoronema*, *Salmincola baicalica-lensis*, *S. cottidarum*).

Иными словами 20% паразитов байкальских рыб оказываются эндемиками. Однако, с одной стороны такие формы, как *Crepidostomum baicalense* и *Allocreadium polymorphum*, возможно, представляют собой лишь формы широко распространенных *C. farionis* и *A. isoporum*. С другой стороны, произведенное, но еще не опубликованное исследование паразитов рыб из заливов или «соров» Байкала, обнаружило наличие ряда широко распространенных палеарктических видов, которые уменьшают процент оригинальных байкальских форм.

Совершенно особую картину дает Амурская подобласть, исследованная пока лишь в отношении самого Амура. При большом богатстве паразитофауны (155 видов паразитов на 90 видов рыб) вообще, эта территория характеризуется необычайным изобилием своих, несвойственных ни одному из других округов форм: 118 видов, т. е. 76%. При этом целый ряд паразитов показывает тропический характер, каковы *Isoparorchis*, *Procamallanus*, невидимому *Amurotrema* и др.

Б Амурской фауне имеются представители не только своих родов, но и семейств и даже отрядов, не встречающихся в остальном СССР. Амурская паразитофауна—это буквально совершенно новый мир, чуждый всем остальным водоемам.

Из приведенных нами цифр следует, что, кроме Байкальской подобласти и Амура, прочие разобранные территории имеют, каждая по отдельности, лишь небольшое количество эндемиков, которое грозит еще уменьшиться при дальнейших исследованиях. Другая картина получится, если мы сгруппируем установленные для зоогеографии рыб округа в единицы более крупного порядка, соединив с одной стороны Европейский и Сибирский округа с Невским, с другой стороны, объединив все три округа Понтоарало-каспийского бассейна. В таком случае обнаружится ряд серьезных отличий в паразитофауне северной и южной из получившихся двух больших территорий. Мы предпочитаем при этом в отношении паразитов рыб соединять Невский округ не с Черноморским, хотя по Бергу они относятся к одной и той же (Средиземноморской) подобласти, а с Европейским и Сибирским кругами Ледовитоморской провинции Берга. В самом деле, по числу общих с соседними округами видов Невский округ (см. таблицу 15) может быть с одинаковым основанием сближен как с северными, так и с южными округами. Однако по качеству этих видов Невский округ, как мы далее увидим, тянет безусловно в сторону северных округов. Иллюстрируем это на ряде особенно ярких примеров.

Среди пиявок замечательная *Aeanthobdella peledina* одинакова обща трем северным округам, и, вместе с тем, чужда трем южным.

Среди паразитических раков мы видим ясную демаркационную линию между северными и южными округами.

Для северных округов характерно богатство представителями семейства Lernaeopodidae, связанное с обилием лососевых рыб. Если мы выключим из этого семейства род *Trachdiastes*, имеющий более южный характер, то количество видов Lernaeopodidae в разных округах представится нам в следующем виде: Невский — 8, Европейский — 8, Сибирский — 15, Черноморский — 1, Каспийский — 1, Аральский — 0. При этом род *Salmincola* имеется только в северных трех округах, а род *Coregonicola* ограничен лишь одним Сибирским округом.

С северными же округами связан один из двух видов Branchiura, а именно *Argulus eoregoni*, который лишь в Каспийском округе спускается с верховьев Волги до Каспия.

Напротив того исключительно с южными округами сочетаются *Caligus Ilcu-stris*, большинство *mjiOBTracheliasteSjClavellisa* и черноморские Isopoda, а именно *Gnathia* и *Cyathothoa*, попадающиеся на проходных рыбах. Особенно характерными для южных округов являются виды Dichelestidae (*Dichelestium*, *Lamproghna*), два из которых имеются только на юге, а третий (*Lamproghna pulchella*) заходит в Невский округ до широты Ленинграда.

Невский округ несет некоторые переходные черты. По богатству в Lernaeopodidae (8) и по наличию *Argulus eoregoni* он совпадает с округами Ледовито-морской провинции, но с другой стороны в него проникают с юга *Caligus lacustris* и *Lamproghna pulchella*.

Некоторые характерные штрихи показывает фауна скребней в северных и южных округах. Вся фауна рыбных скребней ограничивается какой-нибудь дюжиной видов. При этом одними северными округами ограничены *Echinorhynchus gadi*, *E. salmonis* и *Corynosoma semerme*, южными или одним из южных — *Leptorhynchoides f'gieplvxlus* (Черноморский и Каспийский), *Quadrigyrus cholod-Tiowshii* (Каспийский и Аральский), *Echinorhynchus*

chus baeri (Каспийский), *Pomphorhynchus perforator* (Аральский).

Переходный характер Невского округа сказывается в том, что его чисто северная фауна скребней дополняется преимущественно южным скребнем *Acanthocephalus anguillae*.

Среди цестод северных округов дают пристанище ряду видов *Diphyllobothrium*, во взрослом состоянии паразитирующих в человеке, некоторым видам *Eubothrium* (*E. rugosum*), *Bothriocephalus salvelini* и полу-морскому *Diplocotyle olrici*. Только из южных округов известны *Eubothrium acipenserinum*, *E. clupearwillae*, *Bothrimonus jallax*, *Proteocephalus gobiorum*. Кроме того, на юге широко распространен *Pogeocephalus osculatus* из сома, заходящий на север лишь в Невский округ.

Среди двуусток (Digenea) только для южных округов характерны *Macgo-deroides siluri*, виды *Coitococum*, *Scridbinopsolus*, *Ascocotyle*, *Clinostomum*, *Aspi-dogaster limaeoides*.

Специально северу свойственны *Azygia robusta*, *Phyllodistomum conostomum*, *Ph. megalorchis* и некоторые другие.

Сделанный беглый очерк ясно показывает группировку всех рассмотренных округов в два более крупных ареала, северный и южный. Входящий в состав северного ареала Невский округ обладает некоторой примесью южных форм. Крупные две группировки гораздо резче очерчены, чем большинство из округов, взятых по отдельности. Сгруппировав округа по принятому нами образцу, мы получаем, что каждый из двух больших ареалов может быть охарактеризован несколькими десятками эндемичных видов, образующих иногда (например *Lernaeoridae*) целые систематические комплексы. На основании этого мы, при современном состоянии наших паразитологических знаний, предпочитаем признавать в пределах СССР четыре больших «области» распространения паразитов пресноводных (и проходных) рыб. Это суть: северная область, отвечающая Невскому, Европейскому и Сибирскому округам зоогеографии рыб по Бергу; юго-западная область, объединяющая ихтиологические округа Черноморский, Каспийский и Аральский, а также нагорно-центрально-азиатскую подобласть; Байкальская область и юго-восточная область, или Амурская. Самая северо-восточная оконечность Советского Союза вместе с Камчаткой остаются в отношении паразитов рыб пока еще неисследованными.

Присмотримся теперь, какие выводы можно сделать относительно принципов, применяемых при зоогеографическом распределении паразитов рыб, в частности, и паразитов позвоночных вообще.

Прежде всего бросается в глаза, что зоогеография паразитов имеет некоторые принципиальные отличия от географического районирования фауны свободноживущих животных. Последние в отношении современных условий существования зависят только от свойств окружающей внешней среды. Между тем паразиты в современной их обстановке зависят не только, и даже не столько от внешней среды, сколько от распространения их хозяев; если же паразит обладает сменой хозяев, то и от распространения соответствующего числа этих хозяев, т. е. одного окончательного и одного двух промежуточных. Паразит не может существовать в любой местности без полного набора своих хозяев. Так, например, жаберный веслоногий рачок *Lernaeocera branchialis* личиночный возраст проводит на камбаловых, а взрослое состояние на тресковых рыбах. Очевидно, что *Lernaeocera* не может иметься в таких участках водоемов, где отсутствуют рыбы одного из этих семейств.

Вследствие этих обстоятельств у паразитов нередко может встретиться случай, когда присутствие в данном районе определенного позвоночного хозяина отнюдь не сопровождается наличием характерных для него паразитов: они могут отсутствовать в данном месте из-за отсутствия подходящих промежуточных хозяев или каких-нибудь других экологических условий. Таково состояние шипа (*Acipenser nudi-ventris*) в Арале.

Наконец, целые группировки эндемичных для района позвоночных хозяев, дающих району специфичную окраску, могут вообще не иметь паразитов — быть в паразитологическом смысле пустыми. Так, среди рыб, например, все миноговые, как правило, свободны от паразитов. Высоко-характерные для Аральского округа три вида *Pseudoscaphirhynchus* лишены каких-нибудь своих паразитов. В результате, округа, весьма резко очерченные в отношении ихтиологическом, орнитологическом и т. п., оказываются значительно менее обособленными в паразитологическом отношении. А отсюда мы получаем следующего рода зоогеографический вывод. При паразитологическом районировании приходится брать более крупные территории и создавать более крупные деления, чем в зоогеографии свободноживущих организмов. Это правило легло в основу и нашего деления распространения ихтиопаразитов СССР на четыре «области».

Намечаются и некоторые другие закономерности в географическом распределении отдельных группировок паразитических животных. Так, например, на принадлежность речных систем к определенным зоогеографическим (в паразитологическом смысле) районам оказывает большее влияние положение дельт, а не положение истоков речных артерий. Эта особенность объясняется многими причинами. Прежде всего, нижнее течение речных систем представляет собой более обширные места для поселения рыб как хозяев паразитов, большей частью содержит большое количество водных птиц, являющихся окончательными хозяевами многих рыбных паразитов и, вследствие этого, развивает на своем протяжении богатую паразитическую фауну. Далее, распространение паразитов рыб идет, естественно, гораздо легче в пределах одной речной системы, чем путем переброса из одной системы в другую. Поэтому система легче заселяется из богатой паразитами и занимающего большую площадь приустьевого участка, чем от истоков, где система начинается небольшими и

обладающими малым видовым набором рыб речками.

Наконец, есть и еще одно действующее все в том же направлении обстоятельство. Почти всякая речная система содержит в своей ихтиофауне известный, иногда не малый процент проходных рыб. Так, например, в Волге, содержащей около 70 видов рыб, 12, т. е. около 17%, приходится на долю проходных (ряд осетровых, несколько сельдей, белорыбца и другие). В р. Обь, ихтиофауна которой не превышает 41 вида, процент проходных еще больше, равен около 25%. Во время своего пребывания в море или в эстуариях рек проходные рыбы заражаются некоторыми морскими паразитами, которых они потом заносят с собой в пресные воды. При этом естественно, что характер занесенных в данную реку маринопотамофильных паразитов зависит от положения устья. Вследствие всего этого разница в паразитарном населении двух рек, имеющих меридиональное направление и почти одинаковую в широтном отношении протяженность, показывают серьезные паразитологические отличия. Такие результаты получаются, например, при сравнении Волги и Оби, из которых первая (вместе с своими верховыми притоками) начинается приблизительно на 62-й параллели и кончается на 46-й, а вторая начинается (Верхним Иртышем) на 47-й параллели, а впадает в Обскую губу на 67-й. Итак, протяженность обеих рек в широтном направлении различается мало. Между тем по характеру своей паразитофауны р. Обь вплоть до верховий (оз. Зайсан) сохраняет преимущественно северный характер, тогда как на Волге господствуют южные элементы. Так, среди Crustacea мы находим на Волге такие южные формы, как *Lamproglena pulchella*, *Tracheliastes stellatus*, *T. stellifer*, *T. maculatus*. На Оби мы имеем целый букет северных Lernaeopodidae, причем некоторые из них распространены далеко на юг (*Salmincola nordmanni*). Ни одного южного ракообразного на Оби нет.

Среди Acanthocephala на р. Оби (в низовьях) имеются такие марино-пота-мофильные формы, как *Corynosoma strumosum*, *C. semerme*, *Echinorhynchus salmo-nis*, *E. gadi*.

На Волге же вместо них выступают некоторые виды южной ориентации, как *Acanthocephalus anguillae*, *Leptorhynchoides*. Trematodes Волги содержат в своем числе такие типичные южные формы как *Aspidogaster limacoides*, *Clinostomum*, *Scrjabinopsolus*, *Macroderoides*, *Mazocraes*; в Оби же мы находим, и притом далеко на юг, типично северных *Azygia robusta*, *PhyllGdistornum megalorchis* и др. Такие же комбинации показывают и другие группы паразитов.

Напротив, количество форм паразитов, переходящих в речную систему через ее верховья из других речных систем, провидимому, очень невелико.

В Волге пришельцами с севера являются карпоед *Argulus coregoni*, скребень *Corynosoma strumosum*; на Оби (оз. Зайсан) южное происхождение имеют скребень *Pomphorhynchus laevis* и нематода *Contracoecum squalii*.

Очень резок контраст между морскими паразитами, проникающими в наши северные и южные реки. За счет северных морей Выг, Печора и сибирские реки обогащаются такими формами как *Brachyphallus crenatus*, *Lecithaster gibbosus*, *Derogenes varians*, *Diplocotyle olricki*, *Coenomorpha grossus*, *Coregonema sibirica*, *Porrocoecum eperlani*, *Corynosoma strumosum*, *G. semerme*, *Echinorhynchus gadi*, *Lepeophtheirus salmonis*. В наши южные реки (Дон, Днепр, Волга) из морей проникают *Nitzschia*, *Scrjabinopsolus*, *Eubothrium acipenserum*, *Dichelestium*. *Clavel-iisa*, *Cymothoa*, т. е. совершенно иные представители, чем на севере. На Дальнем Востоке в Амур заходит еще третья серия морских форм, во многом отличных от обеих предыдущих.

Мы подробно остановились на примерах из рыб, так как они лучше всего изучены. Но некоторые своеобразные моменты намечаются и по отношению к паразитофауне других позвоночных-хозяев. Так, в отношении зоогеографии паразитов птиц громадное значение приобретает паразитофауна перелетных птиц. В отношении заноса с собой чуждых для известной области паразитов (южных на севере, северных на юге) перелетные птицы представляют собой параллель проходным рыбам, но, соответственно с своим весьма большим числом, оказывают несравненно более сильное влияние. Действительно, не надо забывать, что во всяком случае более половины наших европейских птиц перелетны. Исследование же паразитов целого ряда перелетных птиц говорит нам, что самая многочисленная группа, а именно гельминты, процентов на 20—25 состоит из форм, занесенных с юга.

Такой же приблизительно, вероятно, процент северных форм гельминтов приносится на юг пришельцами с мест гнездовых. Мало того, надо учесть, что заносимые в чужой ареал паразиты ведут себя там совершенно иначе, чем их хозяева. Так, например, прилетевшие весной на север птицы, несмотря на сравнительно краткий срок своей северной жизни, проделывают здесь важнейшие моменты своего цикла, а именно процессы размножения, связанные с устройством гнезда, с появлением особого комплекса гнездовых паразитов и т. д. Улетающая на юг, птицы спасаются от невзгод нашего климата, и самый отлет их есть выгоднейшее приспособление, направленное к сохранению вида. Напротив того, для паразитов, все равно на юге, на севере ли, отлет хозяев представляет собой катастрофу, прерывающую на время нормальную картину динамики заражения, а уносимые в другой ареал паразиты либо обречены на постепенное иногда очень быстрое, в один месяц, вымирание, либо, максимум, на переживание в улетевшем хозяине до той поры, когда он вернется в родной для паразита ареал.

Поэтому в обоих местах обитания, северном и южном, паразитофауна птиц складывается из двух группировок, местных, или своих, и занесенных чужаков, которые не входят ни в какой тесный контакт с местными биоценозами. При строгой оценке, можно даже, собственно говоря, спорить о том, следует ли относить к фауне Палеарктики тропических чужа-

ков, заносимых на север весной. Во всяком случае в настоящий момент пришло время взяться в широком масштабе за решение вопроса о том, какие же из найденных в европейских птицах паразитов являются действительно европейскими, а какие — чужаками, не играющими никакой активной роли в животном круговороте нашей северной природы. И мы убеждены, что расследование этого вопроса готовит нам много неожиданных и интересных открытий. Средством же выяснения вопроса является широкое обследование паразитофауны оседлых европейских птиц или птиц, делающих короткие перелеты (например в пределах одной Европы), и сравнение ее с паразитофауной наших перелетных птиц в их взрослой и птенцовой фазах.

Но есть еще один интересный момент в распространении паразитов перелетных птиц. Дело в том, что птицы летят во время миграций не широким фронтом, а преимущественно по особым пролетным путям или птичьим дорогам. Эти дороги конечно ограничены не узкими воздушными линиями, а занимают десятки и сотни километров в ширину, но все же они ясно отграничены от гораздо более широких соседних промежутков, на которых пролета нет или он происходит в слабой степени. Кроме того, на пути птичьих дорог имеются строго определенные места длительных остановок, где птица задерживается на одну две недели. Поэтому в распространении в наших широтах южных чужаков будет обнаружена яркая черзполосица: узких меридиональных путей, где они будут встречаться в изобилии, и широких промежутков, где будут встречаться лишь южные чужаки узко местной перелетной птицы.

Итак зоогеография паразитов птиц обнаруживает ряд весьма специфичных и очень интересных моментов.

Наиболее стабильную картину даст, очевидно, паразитофауна наименее подвижных классов позвоночных, т. е. амфибий, рептилий и млекопитающих. Картина и закономерности распространения их паразитофауны, вероятно, будут наиболее совпадать с закономерностями распространения самих хозяев.

ГЛАВА XX

ЗНАЧЕНИЕ ПАЗАРИТОЛОГИИ ДЛЯ ДРУГИХ ДИСЦИПЛИН (ЗООГЕОГРАФИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ЖИВОТНЫХ-ХОЗЯЕВ, ИХТИОЛОГИЯ И ДР.)

До сих пор при оценке различных общих вопросов зоогеографии (о происхождении тех или иных фаун, о значении областей и подобластей) принимались во внимание почти исключительно свободноживущие организмы. Между тем, паразитические животные для этих целей представляют собой объект не только не менее, но порой даже более удобный и ценный. Поэтому учитывать паразитические группы при зоогеографических рассуждениях совершенно необходимо.

Первым стал на эту точку зрения Иеринг (Theising, 1891 и 1902), занимавшийся вопросом о происхождении южноамериканской фауны позвоночных животных. При этом Иеринг полагает, что в случае общего происхождения двух хозяев они содержат одинаковые или близкие друг другу виды паразитов. Опираясь на рассмотрение различных гельминтов (сосальщиков, цестод, нематод и скребней) у южно-американских и североамериканских млекопитающих, Иеринг приходит к ряду важнейших зоогеографических выводов. А именно, по его мнению, соединение обеих Америк в его современном виде произошло не раньше плиоцена. Далее, фауна Ю. Америки складывается из двоякого рода элементов. Одни из них древние автохтоны, другие — более новые поселенцы, пришедшие после плиоцена из С. Америки. Долгая изоляция автохтонов в течение третичной эпохи должна была привести и привела к развитию в них особых, самостоятельных видов гельминтов, тогда как гетерохтонные пришельцы содержат в себе паразитов, сходных с таковыми голарктических млекопитающих. И, действительно, только южно-американские автохтоны содержат, например, особые, своеобразные виды скребней.

Хотя часть фактических данных Иеринга при последующих паразитологических работах оказалась не вполне правильной, все его общие рассуждения вполне подтвердились; попытку этого автора использовать для зоогеографии отношения между паразитами и хозяевами можно называть *методом Иеринга*.

Почти одновременно с Иерингом, а также в ряде более поздних статей Келлог (1896, 1905, 1913, 1914) обсуждал значение птичьих пухоедов для оценки филогении их хозяев. Так, отмечая наличие общих видов Mallophaga у разных видов европейских и американских птиц (например, у двух разных видов королек, у двух разных видов ворон, европейского и американского), Келлог толкует этот факт, как признак происхождения такой пары хозяев от одного общего предка: этот вид дивергировал и дал два самостоятельных вида, тогда как паразиты его остались неизменными. Тот же путь суждений Келлог применяет и для оценки родственных отношений между бескилевыми птицами: Struthioniformes Африки, Rheiformes Ю. Америки и Casuariiformes Австралии имеют несколько общих видов Mallophaga, что, по мнению Келлога, говорит о генетической близости этих групп птиц.

На том же материале, т. е. на пухоедах, разбирал генетические отношения их хозяев и Гаррисон (Harrison) в целом ряде своих работ (1911—1922), пользуясь оди-

наковым с Келлогом ходом рассуждений. Таким путем он старается доказать, что наличие общего семейства Mallophaga на австралийских сумчатых и южноамериканских дикобразах свидетельствует о былой южной связи между материками Австралии и Америки.

Он же указывает, что характер Mallophaga пингвинов говорит против всякого их родства с антарктическими водоплавающими птицами, а скорее за связь их с тинаму, курами и голубями; пухоеды австралийского киви (*Apteryx*) родственны Mallophaga ржанковых, чем доказывается отсутствие связей между киви и страусами.

Хорошим показателем географического распространения южных речных раков служат их эктопаразиты из группы *Temnoserphala*. Наличие *Temnoserphala* на раках из Австралии, Новой Зеландии, Мадагаскара и Ю. Америки, при отсутствии их на раках северного полушария, говорит как о бывшей сухопутной связи между указанными странами, так и об известной независимости северных раков от южных.

Позднее, в 1928 г., Гаррисон особенно ясно высказывается относительно важности использования сочетаний «хозяин и паразит» для зоогеографических выводов.

Наконец, очень большое внимание аналогичным паразитологическим данным уделяет в ряде своих работ по инфузориям из кишечника амфибий американский ученый Меткаф (Metcalf, 1923—1943). Он широко пользуется распространением этих паразитических простейших для оценки не только современного распространения их хозяев, но и для прослеживания путей их расселения в прошлом. Исследовав *Protociliata* из амфибий всего мира, Меткаф применяет для зоогеографической характеристики отдельных амфибий следующие данные: 1) вид встречающихся в хозяине инфузорий, 2) вид самого хозяина, 3) семейство, к которому относится хозяин, 4) географическое распространение данной инфузории в хозяине, 5) географическое распространение вида и рода хозяина. Такие сведения, в совокупности с картиной распределения суши и моря в настоящую и в предшествующие эпохи жизни земли, приносят большую пользу при изучении как современного, так и прошлого распространения паразита и его хозяина, а также и их путей и направлений расселения.

Как далеко решается идти Меткаф в своих зоогеографических рассуждениях, базируясь на комбинации вышеуказанных данных, видно из нижеследующих примеров. В амфибиях встречаются четыре рода *Protociliata* (рис. 213): *Protoopalina*, *Zelleriella*, *Cepedea* и *Opalina*. Самый древний, род, *Protoopalina*, был в Экватории (Австралия, вместе с Африкой и Ю. Америкой) еще в триасе, и наиболее архаический подрод этого рода до сих пор сохранился на названных трех континентах. Прочие восемь подродов *Protoopalina* возникли так: подрод II возник в Австралии; подрод III дифференцировался еще до изоляции Австралии в ней и в юго-восточной Азии в юрскую эпоху; затем в мелу он распространился на север в Европу, а в поздне-третичную эпоху проник с северо-востока в Африку; подрод IV появился в юрскую эпоху в Австралии или юго-восточной Азии и т. д.

Род *Zelleriella* возник в Патагонии до отделения ее от Антарктики, которое совершилось вероятно в середине миоцена. Род этот появился лишь после потери связи Патагонии с Африкой, так как в Африке он не встречается. Его первоначальными хозяевами были южные лягушки (*Leptodactylidae*). Присутствие этого рода в Ю-Америке и Австралии (рис. 214), наряду с отсутствием в Евразии, говорит об имевшейся некогда южной сухопутной связи между Америкой и Австралией. Если бы, как думают некоторые, различные *Leptodactylidae* развились независимо и параллельно на разных материках в их современных местах распространения, то совершенно непонятно было бы нахождение в них на разных материках весьма близких видов рода *Zelleriella*.

С другой стороны, если считать, что лягушки *Leptodactylidae* были сначала распространены повсюду на севере, но затем были оттеснены на юг и оказались лишь на южных континентах, то они успели бы передать своих опалин *Zelleriella* хотя бы каким-нибудь видам современных северных лягушек, тем

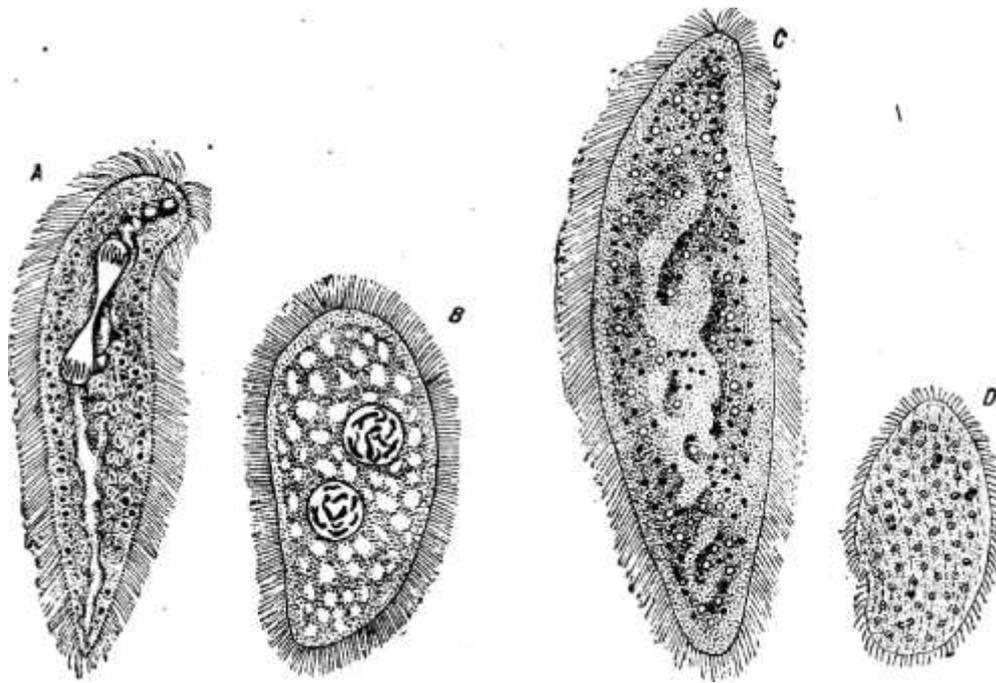


Рис. 213. Представители четырех родов, образующих группу Protociliata.

A — *Proloopaiina intestinalis*; *B* — *ZellerieUa macronucleata*; *C* — *Cepedeia phrynomantidis*; *D* — *Opalina ranarum*.

более, что у себя на юге Leptodactylidae передают инвазию *ZellerieUa* другим бесхвостым амфибиям, например, *Bufo*, Hylidae. Поэтому полное отсутствие *Zelleriella* у лягушек на севере говорит о том, что ни *Zelleriella*, ни ее хозяев, т. е. Leptodactylidae, на севере никогда не было. Таким образом, единственным объяснением, охватывающим все имеющиеся налицо факты, является допущение в прошлом сухопутной связи Ю. Америки, с Австралией. В таких же деталях обсуждаются Меткафом и роды *Cepedeia* и *Opalina*.

Далее, Меткаф устанавливает место и время возникновения нескольких семейств лягушек и жаб и пути, приведшие к заселению ими современного ареала.

Часто имеют вес не только положительные, но и отрицательные паразитологические данные. Отсутствие рода *Opalina* в Ю-Америке доказывает, что настоящие лягушки (Raninae) никогда не распространялись из С. Америки в Ю. Америку. С другой стороны, единственная евразийская древесница (*Eyla arborea*) с ее несколькими подвидами есть иммигрант из С-Америки, так как она содержит северо-американский вид *Opalina*. Приведенных примеров достаточно, чтобы видеть, к каким важным обобщениям, пусть даже не всегда достаточно обоснованным, приводит Меткафа комбинированный способ использования для зоогеографии хозяев совместно с их паразитами.

Из русских авторов Пигулевский в своей монографии семейства сосальщиков Phyllodistomidae (in litteris) приходит к весьма далеко идущим выводам не только о современном распространении, но и об исторических путях расселения сосальщиков родов *Gorgoderina* и *Gorgodera*, паразитирующих в бесхвостых амфибиях. Паразиты рода *Gorgoderina* (обладающие двумя семенниками) являются более древними, нежели черви рода *Gorgodera* (девять семенников). При этом черви рода *Gorgoderina* не встречаются в Австралии, а *Gorgodera* в Африке и Ю-Америке. Повидимому, в Ю. Америке филлодистомиды перешли от рыб к паразитированию в бесхвостых амфибиях и положили начало новому

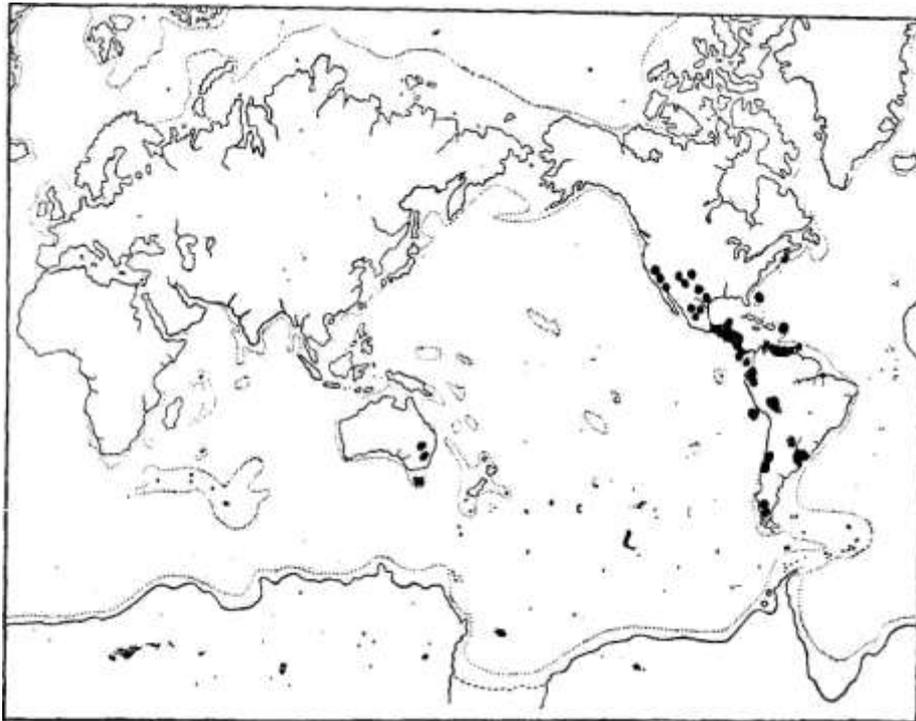


Рис. 214. Распространение рода *Zelleriella*.

Этот род, встречающийся преимущественно в лягушках сем. Leptodactylidae, имеется в Австралии и особенно в Америке, отсутствуя в Африке, хотя там обитает два или три вида Leptodactylidae. Зачерненные участки указывают места нахождения *Zelleriella* (по М е т к а ф у).

роду *Gorgoderina*. Черви этого рода были обнаружены у жаб двух подсемейств Uptodactylinae и Elosinae и лягушек семейства Hylidae в Бразилии и Венесуэле; в Мексике они уже перешли к паразитированию у лягушек семейства Ranidae; в Канаде — у жаб семейства Bufonidae и лягушек семейства Ranidae; в Европе, С. Африке и в Азии также у лягушек семейства Ranidae.

Временем возможного перехода горгодерид к паразитированию у Salientia, повидимому, нужно считать третичный период. Общую картину эволюции и расселения червей рода *Gorgoderina* и *Gorgodera* можно представить в следующем виде. Из Ю-Америки бесхвостые амфибии вместе с горгодеринами мигрировали через Панамский перешеек в Калифорнию и Канаду, откуда еще до наступления ледникового периода переселились на Скандинавский полуостров по имевшемуся в то время, согласно теории Вегенера (1922), соединению Европы с Америкой. Далее, из Европы расселение шло в северную Африку и одновременно на восток от Европы в Азию. Черви рода *Gorgoderina* наиболее распространены в Новом Свете (14 видов). При этом в Ю. Америке обнаружены только одни горгодерины; в Евразии их только 3 вида. Наоборот, черви рода *Gorgodera* в С.Америке представлены всего тремя видами, тогда как в Евразии 9 видами. Таким образом, при продвижении дефинитивных хозяев (бесхвостых амфибий) с запада на восток горгодерины постепенно вытеснялись горгодерами. Эволюционное развитие горгодерин, обладающих диорхической системой, привело их к формированию нового вида с двумя длинными семенниками, прорезанными глубокими выемками, разделяющими каждый из них на 3—4 дольки (*Gorgoderina transfigurata*). Этот тип горгодерин возник в Мексике. В С. Америке появляются уже наиболее примитивные формы горгодер, у которых еще нет такого четкого разделения семенников, как у позднее появившихся представителей этого рода. У *Gorgodera minima*, например, обе группы семенников расположены так близко друг от друга, что производят впечатление парных цельных глубоколопастных органов, как у горгодерин. У двух других североамериканских видов семенники

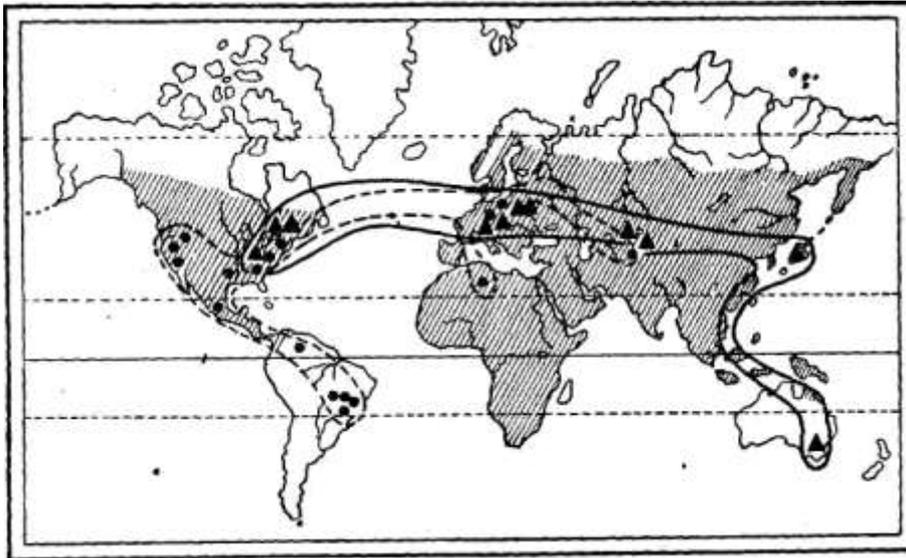


Рис. 216. Современный ареал распространения паразитических червей рода *Gorgoderina* (—○) и рода *Gorgoderia* (—△) с указанием распространения их хозяев — лягушек семейства Ranidae, показанного на рисунке штриховкой (по П и г у л е в с к о м у).

хотя и разделены друг от друга, но лежат еще очень тесно. Вместе с горгодери нами паразиты рода *Gorgoderia* проникли в Европу и эволюция их выразилась в заметном разреженном распределении семенников между брюшной присоской и каудальным концом тела паразита. Расселившись по Европе, горгодеры проникли далее на восток в Азию. Японию и, наконец, в Австралию. Характерно при этом, что черви рода *Gorgoderia*, начиная с Мексики и кончая восточной Азией, придерживались только одного хозяина — лягушек из семейства Ranidae. В связи со специфичностью в выборе дефинитивного хозяина, автором прослеживаются по ареалу распространения видов рода *Gorgoderia* и главные пути расселения лягушек семейства Ranidae. В общем изучение червей этих двух родов *Gorgoderidae* указывает на возникновение лягушек семейства Ranidae и червей рода *Gorgoderia* в Центральной Америке (Мексика), откуда они и расселились сначала на запад по С. Америке, а затем на восток по Евразии до Тихого океана, и, наконец, позже попали в Австралию (рис. 215). Мы не беремся судить, насколько выводы П и г у л е в с к о г о обоснованы, но самая возможность строить таковые говорит о развитии интереса к зоогеографии паразитов.

Очень интересны соображения одного из ведущих американских паразитологов, Хегнера (Негпег, '1928) о взаимоотношениях одноклеточных паразитов человека и обезьян. Большинство Protozoa человека и обезьян, говорит Хегнер, принадлежит к одним и тем же видам, или к видам, морфологически не отличным друг от друга. Это обстоятельство особенно поразительно, если мы сравним Protozoa обезьян с простейшими различных животных, тесно соприкасающихся с человеком — здесь с домашними животными никакого сходства не наблюдается. Два приведенных сопоставления дают еще одно доказательство общему происхождению человека и обезьяны.

Итак, мы видим, что в зарубежной литературе для решения ряда зоогеографических и филогенетических вопросов все более привлекаются на помощь паразитологические данные. В последнее время в Советском Союзе эти данные начинают находить себе надлежащее применение. Прежде чем говорить о соответственных работах, следует сказать несколько слов о предпосылках к правильной оценке паразитологических данных, и прежде всего необходимо рассмотреть,

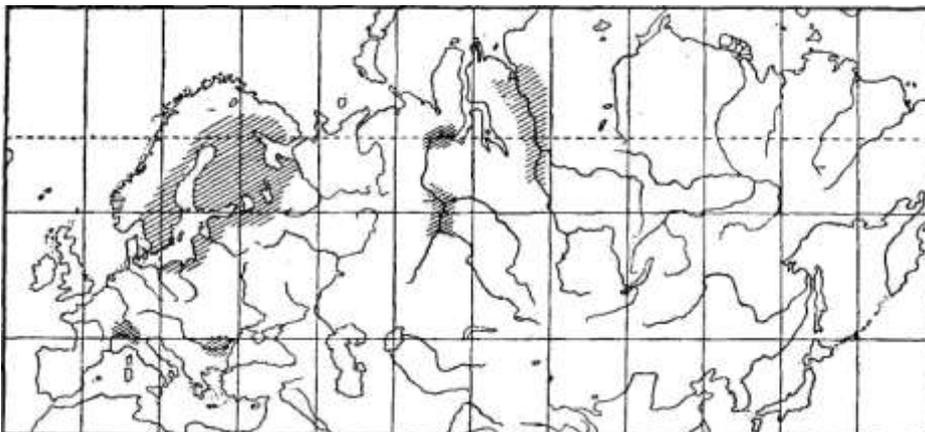


Рис. 210. Очаговый характер распространения широкого лентепа (*Diphyllobothrium latum*) в Европе и Азии. Показаны лишь главные очаги распространения — в Швейцарии, на Дунае, в Прибалтике, на Оби и на Енисее (оригинал).

насколько совпадает распространение паразитов с таковым их хозяев, и от каких факторов могут зависеть наблюдаемые случаи несовпадения. Не разобрав эти факторы, легко можно сделать в своих зоогеографических выводах ряд ошибок.

Мы уже видели в первом разделе настоящей главы, насколько может различаться паразитофауна одного и того же животного (например плотвы) в различных районах ареала его распространения. Из этого примера следует и обратное положение, а именно: очень многие паразиты отнюдь не следуют за своим хозяином во все места его распространения, но имеют прерывистое или зональное распространение или встречаются как бы отдельными очагами, образуя на карте далеко расставленные пятна. Достаточно припомнить, что песочная блоха (*Sarcopsylla penetrans*) человека заселяет тропическую зону Ю. Америки, что малярийный плазмодий, свайник двенадцатиперстной кишки и многие другие паразиты человека имеют северную границу распространения, далеко не совпадающую с распространением хозяина. Припомним только, что *Dracunculus medinensis*, например, в пределах СССР имеет явно очаговое распространение: в недавнем прошлом этот паразит встречался в трех городах Средней Азии, а именно: в Самарканде, Джизаке и Бухаре. Широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*) известен из Швейцарии, Италии, Румынии, в Прибалтике, Карелии, на Оби, занесен человеком в США (рис. 216).

Такими же фактами изобилует, конечно, и паразитология диких животных, несмотря на то, что сведений о них имеется значительно меньше. Укажем два три примера. *Azygia lucii* имеется в щуках Ленинградской области, встречается на Волге, но отсутствует в Арале и на юге Каспия (под Ленкоранью). *Neascus cuticola* разных карповых рыб встречается только в южных водоемах, отсутствуя в Невской губе и озерах Карелии. *Achtheres percarum*, распространенный с севера вплоть до Каспия, отсутствует у аральских окуней и судаков. Мухо-sporidia имеются в устье Дму-Дарьи, но отсутствуют в морском районе Арала.

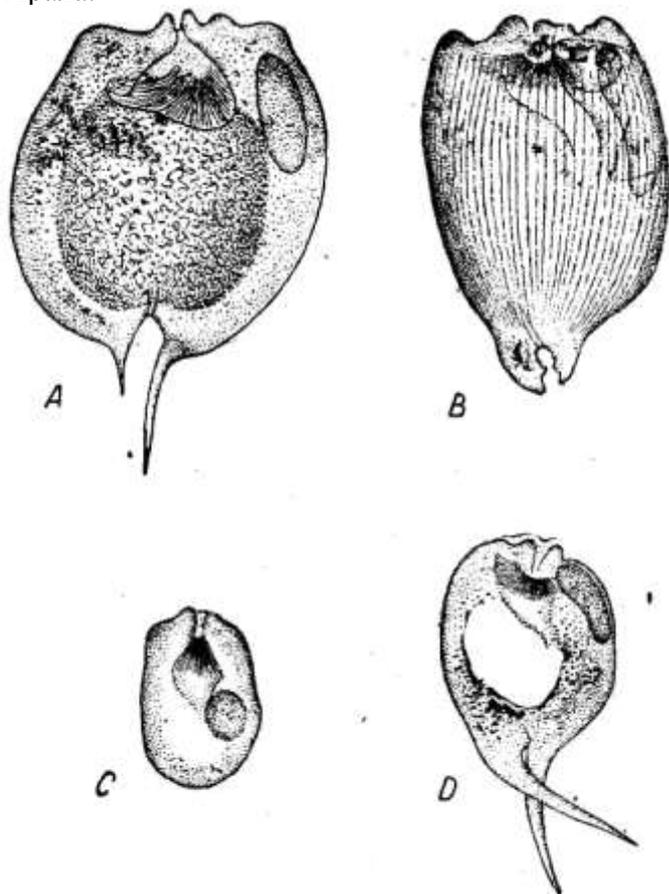


Рис. 217. Инфузории из желудка сайги.

A — *Entodinium hazahstanicum*; B — *E. saigas*; C — *E. exiguum*;
D — *E. bicornutum* (A и B — специфичные для сайги; C и D — общие для сайги и северного оленя) (по Д орел ю).

Очень интересный случай прерывистого распространения паразитов дают некоторые кишечные инфузории копытных из семейства Ophryoscolecidae. Исследуя инфузорию из руб-

ца сайги, Д о г е л ь (1946) нашел, что два из имеющих у нее видов, а именно *Entodinium exi-dium* и *E. Bicomblm* (рис. 217) помимо сайги были находимы до сих пор только у северного оленя. На первый взгляд такое совпадение кажется совершенно непонятным, так как ареалы обитания обоих хозяев (сайги и северного оленя) разделены огромными пространствами. Однако, находки черепов сайги в четвертичных отложениях далекого севера (вплоть до 73° с. ш.) и данные по встречному распространению северного оленя на юг говорят о том, что было время, когда ареал обоих копытных совпадал. М е н з-б и р (1934) рисует яркую картину того, как во вторую межледниковую эпоху на территории теперешнего Казахстана «стада северных оленей, сайгаков, джейранов, лошадей и куланов пасутся рядом друг с другом». При таких условиях сайга и северный олень легко могли в это время обменяться некоторыми компонентами своей инфузорной фауны (см. ранее стр. 264) и таким образом иметь ряд общих видов Ophryoscolecidae. Прошли тысячелетия, изменение климатических условий и истребительная деятельность человека отодвинули оленя далеко на север, а сайгу на юг, и некоторые общие им инфузории оказались теперь встречающимися в оторванном друг от друга состоянии в отдаленных одна от другой областях. Этот случай дает нам, с одной стороны, пример прерывистого распространения паразитов и его объяснение; с другой стороны, он четко иллюстрирует то важное значение, которое приобретают многие паразитологические данные для оценки зоогеографического распространения животных-хозяев.

Причины только что отмеченного несоответствия в распространении паразитов и хозяев чрезвычайно многообразны и отчасти затронуты в предыдущих главах. Благополучное существование паразита в данной местности возможно лишь при сочетании всего комплекса условий, необходимых для него на разных стадиях его жизненного цикла. Недостаток хотя бы одного из этих условий при наличии всех прочих может повлечь за собой отсутствие паразита в данном месте. Иллюстрировать эти отношения лучше всего на каком-нибудь частном примере, в качестве которого мы возьмем паразитофауну щуки (рис. 218). Эта паразитофауна, во-первых, зависит от ряда факторов, находящихся в связи с самим хозяином, и, во-вторых, от группы факторов, связанных с водоемом в •его настоящем и прошлом.

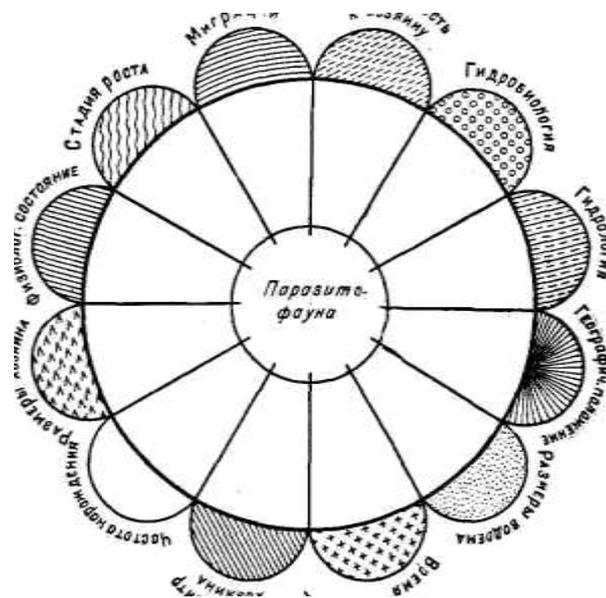


Рис. 218. Схема зависимости паразитофауны водного животного (например, щуки) от различных факторов внешней среды и от факторов, связанных с особенностями хозяина (по Д о г е л ю).

Прежде всего, в щуке находятся виды, например, *Henneguya lobosa*, *Myxidium lieberkuhni*, которые встречаются только в данном виде рыбы, но, по-видимому, повсюду, где бы он ни имелся (от Мурманска до Арала и, от Франции до С. Америки). Здесь, следовательно, мы имеем зависимость паразита, главным образом, лишь от одного фактора — его специфичности к данному хозяину. Такой же характер, по-видимому, носит и распространение жаберного сосальщика щуки *Tetraonchus monenteron*.

У других паразитов щуки, например у глохидиев, наблюдается зависимость от времени года, т. е. сезонный паразитизм. Глохидии встречаются на жабрах щуки лишь в период размножения ракушек Unionidae.

Очень велика зависимость паразитофауны от гидробиологии водоема. Так, например, ясно, что глохидиев можно ожидать лишь там, где имеются взрослые Unionidae. Или, очень часто паразиты щуки связаны с распространением их промежуточных хозяев, дающих приют их молодым стадиям развития. Таковы *Azygia* (промежуточный хозяин —

моллюск), *Camallanus* (рачки), *Proteocephalus* (циклопы). В Финском заливе, а также в большинстве озер Ленинградской области щуку нередко заражает скребень *Acanthocephalus lucii*, промежуточным хозяином которого служит водяной ослик (*Asellus aquaticus*). В Арале все высшие раки представлены лишь одним видом (*Gammams aralensis*), а потому и скребни в Арале совершенно отсутствуют.

Для других паразитов щуки, с более сложной сменой хозяев, необходимо присутствие в водоеме не только щуки (которая служит для них вторым промежуточным хозяином), но и первого промежуточного хозяина и окончательного хозяина. Таков скребень *Corynosoma strumosum*, для полного цикла которого нужны бокоплав *Pontoporeia affinis*, рыба и тюлень. Вот почему паразит этот не может находиться в щуках Арала и Волги, но может встретиться в щуках Каспия и Финского залива. В Арале и Волге нет ни *Pontoporeia*, ни тюленя,

тогда как в Финском заливе и в Каспии присутствуют все три необходимых компонента.

Однако нас не должно удивлять, если мы тем не менее встретим *Corynosorna strumosum* в Волге у сельдей (*Caspwlosa volgensis*). Хотя в Волге тюленей и нет, но сельди приходят в Волгу из Каспия, где имеются и тюлени и рыба в качестве второго промежуточного хозяина (*Corynosorna* не специфичен по отношению к щуке и может жить во многих видах рыб). Таким образом, важное значение "получает и стационарный или мигрирующий характер жизни хозяина: если бы

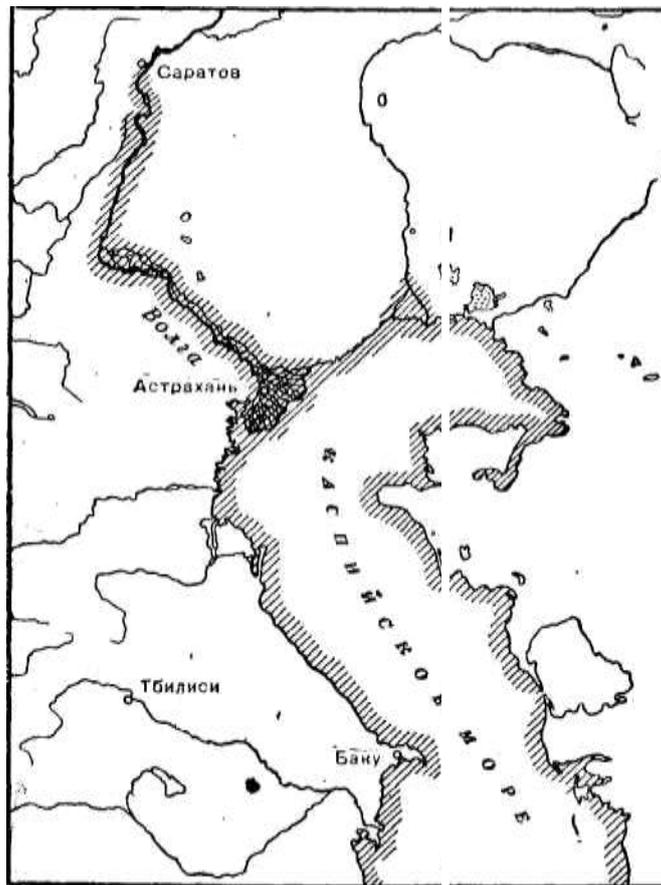


Рис. 219. Распространение сосальщика *Neascus cuticola* (Strigidae) в Каспии и на Волге (обозначено косыми штрихами). Будучи обнаружен во всех местах Каспия, где производились исследования (дельта Волги, устье Урала, Кзыл-Агач, Гассан-Кули), на Волге *Neascus* не доходит до г. Куйбышева (оригинал).

щука была проходной рыбой, вроде сельди, то в Волге можно было бы ожидать присутствия в щуках скребня *Corynosorna*.

Менее заметно, хотя вероятно не менее велико, влияние гидрологии водоема на паразитофауну. В качестве примера укажем, что отсутствие в морском районе Арала микроспоридий (Мухоспоридия) мы приписываем большому количеству сульфатов в аральской воде.

Даже размеры водоема отражаются на составе паразитофауны, как это можно было видеть на примере очень маленьких глухих лесных озер Карелии, или ламб (стр. 272).

Нет сомнения в том, что и географическое положение водоема (южное или северное, горное или (низинное), отражаясь на температуре воды, растительности и т. д., играет роль существенного фактора прямого (влияние на самого паразита) или косвенного (влияние на

хозяина). Этим объясняется, быть может, недалеко на север (*Neascus* захождение некоторых южных паразитов щуки *cuticola*, рис. 219).

Примером влияния северных широт на распространение паразитов может служить уже упоминавшийся нами жаберный сосальщик осетровых рыб, *Nitsschia sturionis* (рис. 210). Сосальщик этот известен с европейского и северо-американского побережий Атлантики, имеется в Средиземном и Черном морях и удержался в качестве морского реликта в Каспии. Однако, многочисленные вскрытия *Acipenser Buegg* в низовьях Оби и в Обской губе, произведенные нашими сотрудниками (Волкова, in littcris, Щупаков, in litteris) дали отрицательный результат, равно как и работы В а у е р а (in litteris) на Енисее. Таким образом *Nitsschia sturionis* представляет собой чисто атлантическую и притом не заходящую дальше бореальных вод форму.

Далее, при оценке паразитофауны водоема надо учитывать и его историческое прошлое, его бывшую связь с другими водоемами или отсутствие этой связи и т. д. Так, например, Каспийское море по своему характеру в настоящее время представляет собой водоем скорее озерного типа, что сказывается и на его ихтиофауне и на паразите фауне. Однако еще в третичную эпоху Каспий

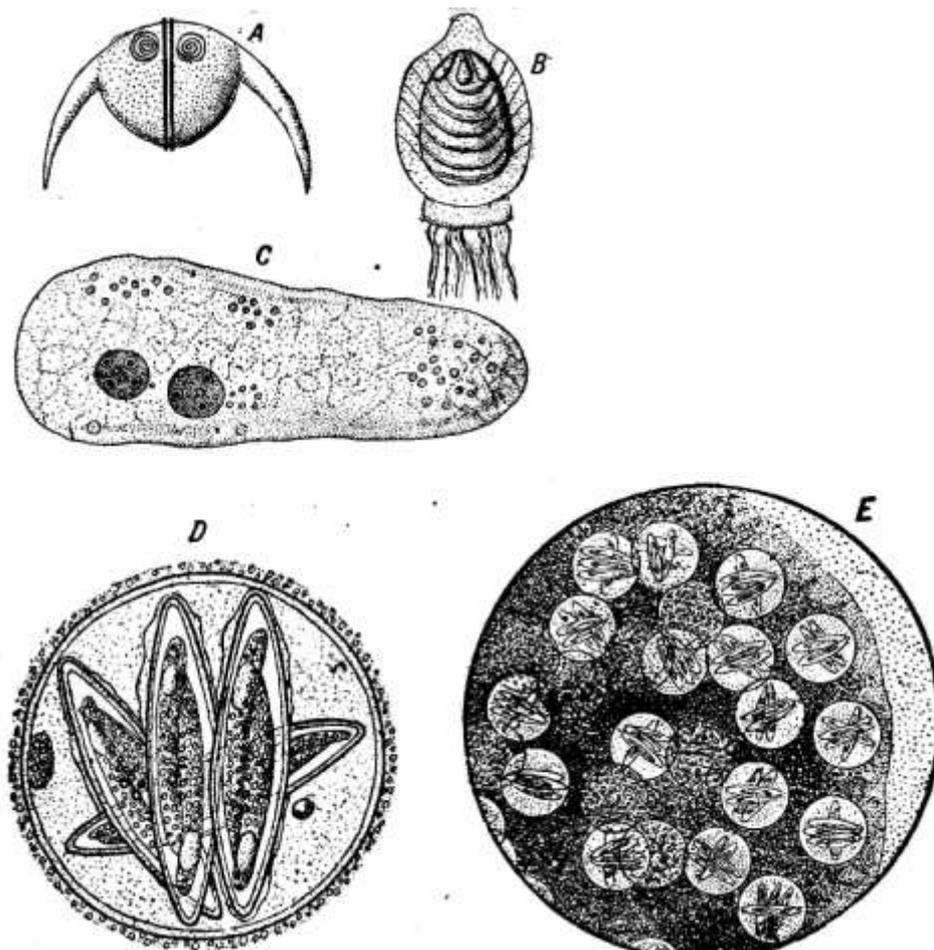


Рис. 220. А- *Ceratomyxa*, морской слизистый спорозоит, встречающийся в почках каспийских бычков; В и С- спора и плазмодий слизистого спорозоита *Chhromyxum leydigii* из желчного пузыря акул и скатов; D- ооциста *Eimeria sardinae* (кокцидии из семенников сельдевых рыб, с четырьмя веретеновидными спорами, внутри которых видны по два спорозоита; E- участок семенника иваси, зараженный множеством ооцист *E. sardinae* (А- по Догелю, В и С — из Дофлейна, D — из Венъона, E — оригинал).

входил в состав гораздо более крупного морского бассейна. Следы этого морского прошлого сохранились в паразитофауне бычков Каспия, в почках и мочевом пузыре которых имеются *Muxosporidia* из рода *Ceratomyxa*, обыкновенно встречающегося только у морских рыб (рис. 220). Наконец, в некоторых случаях при оценке зоогеографического распространения паразита надо принимать во внимание даже повадки хозяина в разных районах его обитания, например, в разных водоемах. Так, в Невской губе, наряду со щукой и налимом, крайне частым хозяином (около 90% заражения) плероцеркоидов широкого лентеца служит ерш. Между тем, в Кончозере у большого числа ершей удалось обнаружить лишь одного плероцеркоида. В Кончозерской группе озер ерши ловятся на значительной глубине, в ямах, тогда как щука и налим — повсюду. Между тем, в Невской губе с ровными пло-

ским дном все три вида рыб живут на одном уровне. Весьма вероятно, что наблюдаемые различия в зараженности ерша широким лентецом зависят от разности местообитания, причем в озерах, вследствие глубоководного образа жизни ерша, уничтожается стык между окончательным хозяином лентеца, т. е. человеком, и его промежуточными хозяевами, т. е. ершом и циклопом.

Разобранные, главным образом, на одном частном примере (щука) чрезвычайно сложные отношения показывают, насколько осторожным надо быть при оценке зоогеографического распространения паразитов.

В русской литературе распространение паразитов тоже в некоторых случаях привлекалось при решении зоогеографических вопросов. С о в и н е к и й (1902) в своем капитальном труде о развитии фауны Понто-Арало-Каспийского бассейна для доказательства северного характера некоторых компонентов фауны Каспия привлекает и их паразитов (*Corynosoma* — паразит каспийского тюленя). Д о г е л ь и Б ы х о в с к и й (1939) в своем подробном описании паразитов рыб Каспийского моря неоднократно затрагивают вопросы происхождения свободноживущих обитателей Каспия, базируясь на данных их паразитофауны. Так, они на основании паразитологических данных подтверждают наличие в Каспии двух самостоятельных стад осетровых рыб — северного и южного. Далее, учитывая распространение как самих паразитов, так и их хозяев, вышеназванные авторы делят паразитов рыб Каспия на несколько групп разного происхождения: *космополиты*, *северные формы*, *южные* и *юго-восточные*. Кроме того, ими указываются *морские* (сосальщики *Niizschia* и *Mazocraes*, споровик *Ceratomyxa*, скребень *Corynosoma*) и *пресноводные* элементы в паразитофауне рыб Каспия; последние составляют громадное большинство.

Попытки дифференцировки отдельных элементов паразитофауны рыб Черного моря делаются и О с м а н о в ы м (1940), хотя паразиты рыб в данном водоеме еще недостаточно исследованы для окончательных выводов. Интересные наблюдения сделаны О с м а н о в ы м над акуловыми рыбами Черного моря, паразитофауна которых по сравнению с теми же рыбами Средиземного моря значительно беднее. У акуловых рыб Черного моря отсутствуют в желчном пузыре характерные и широко распространенные миксоспоридии акул и скатов, *Coratomyxum leydigi* (рис. 219); совершенно отсутствуют и паразитические сосальщики. Вообще, паразитофауна многих средиземноморских рыб в Черном море окажется, невидимому, потерявшей часть своих компонентов. Любопытно, что зоогеографический характер Черного моря определяется в значительной мере особенностями его гидрохимии. Это следует из того, что выпадение средиземноморских паразитов падает на долю форм, не имеющих в своем цикле промежуточных хозяев (Muxosporidia, Monogenea), т. е. зависящих лишь от характера окружающей среды. Д о г е л ь (in litteris) исследовал дополнительно в Керчи около ста экземпляров черноморских рыб (*Belone*, *Umbrina*, *Mullus* и др.) и подтвердил чрезвычайную бедность их миксоспоридиями. Д о г е л ь же (1940) делает попытку объяснить некоторые особенности распространения *Eimeria* в семенниках сельдевых рыб, прибегая к методу И е р и н г а. В семенниках большинства Clupeidae встречаются очень своеобразные представители рода *Eimeria* (*E. sardinae*, рис. 220) с очень крупными цистами и очень длинными веретеновидными спорами. Эта или близкие ей формы *Eimeria* известны из атлантических и средиземноморских сельдевых (*Clupea harengus membras*, сардинка и др.), а F u j i t a описал их (*Eimeria nishin*) из дальневосточной сельди. Кроме того, Д о г е л ь нашел их на Дальнем Востоке у иваси (*Sardinella melanosticta*) и *Etrumeus micropus*, а в Белом море — у *Clupea harengus membras*. На Каспии *Eimeria sardinae* отсутствует у всех сельдевых, т. е. у *Caspialosa* и *Clupeonella*. Очень интересные результаты дает Черное море. У *Caspialosa* и *Clupeonella* кокцидии здесь тоже не были найдены, но у 25% самцов *Engraulis encrassicholus* Д о г е л ь нашел типичных *Eimeria sardinae*. На этом основании Д о г е л ь предполагает, что *Eimeria* или отсутствовали или вымерли у Clupeidae Понто-Арало-Каспийского бассейна до его окончательного соединения с Средиземным морем. Когда это соединение совершилось, в Черное море проник из Средиземного *Engraulis*, который и импортировал с собой *Eimeria sardinae*.

В дальнейшем можно ожидать перехода *E. sardinae* с хамсы (*Engraulis*) на других сельдевых Черного моря. Вероятно, в прежние эпохи *Eimeria* имела у понто-касписких эндемиков (*Caspialosa*, *Clupeonella*), но вымерла под влиянием временного сильного опреснения черноморского бассейна. В пользу этого свидетельствует и отсутствие *Eimeria* у финской салаки (*Clupea harengus*) по данным Ч у л н о в о й (in litteris).

Интересный зоогеографический штрих дает паразитофауна окуня (*Pegca schrenM*) из Балхаша и Ала-куля (Смирнова). В его желудке был обнаружен крупный сосальщик *Ayudga lucii*. *A. lucii* имеет в качестве основного хозяина несомненно щуку, тогда как в окуне и судаке этот червь встречается лишь спорадически и притом находится в угнетенном состоянии (карликовые размеры). Интерес балхашского окуня заключается в том, что щуки в Балхаше сейчас нет, так же как нет и ее ископаемых остатков. Отсюда необходимо следует вывод, что для наличия в Балхаше *Ayudga* окунь должен был проникнуть в это озеро из водоема, имевшего в своей иктофауне щуку. А так как в Средней Азии щука близка к южной границе своего обитания и не содержит *Ayudga* ни в Арале, ни в южном Каспии, то происхождение балхашской *Ayudga* (а значит, и *Pegca schrenM*) правильнее связывать с водоемами Восточно-Сибирского характера, т. е. быть может с бассейном Иртыша, где щука и этот сосальщик имеются. Таким образом в данном случае один паразитологический факт освещает такой любопытный вопрос, как происхождение своеобразного бал-

хашского окуня, строгого эндемика данного бассейна.

Мы уже говорили о закономерностях развития паразитофауны в небольших озерах (Быховская, 1936), которые тоже до известной степени носят зоогеографический характер.

ГЛАВА XXI

ЭКОЛОГО-ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКОЕ КОМПЛЕКСНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКТОПАРАЗИТОВ

До сих пор нами рассматривалась паразитофауна животных, взятая в целом, и различные факторы, на нее влияющие. В применении к эктопаразитам, а в особенности к эктопаразитам временным, каковы клещи, комары, кровососущие мухи и т. д., необходим еще особый исследовательский подход. Дело в том, что для эндопаразитов и эктопаразитов постоянных (вши, пухоеды) окружающая хозяина среда имеет лишь второстепенное значение в их существовании. Напротив, у временных эктопаразитов фазы свободной жизни и по длительности и по разнообразию нередко имеют первенствующее значение; кроме того, многие временные эктопаразиты в своей индивидуальной жизни многократно меняют своих хозяев, питаются то на одном, то на другом животном и т. д. В результате всего этого рождается необходимость при изучении подобных паразитов распространять исследование о хозяине паразитов и с периода их пребывания на хозяине на окружающую природу, на их возможных хозяев в том же ареале и т. д. Отсюда возникает необходимость сложных комплексных исследований экологии таких паразитов. Значение таких исследований лучше всего иллюстрируется работами школы Е. Павловского над клещами, москитами и др., изложение которых и следует далее.

Прежде всего Павловским и его учениками велись долгие наблюдения над клещом *Ixodes ricinus*, специфическим переносчиком пироплазмоза крупного рогатого скота, вызываемого *Babesiella bovis* (рис. 221). Клещи — переносчики пироплазмозов — являются членами биоценозов различных биотопов, которые или остаются в «девственном» состоянии или используются человеком в качестве пастбищ для скота. Проводя часть своей жизни на свободе, клещи нападают во время питания на своих хозяев и присасываются к ним, оставаясь в качестве сочленов паразитоценоза (так называет Павловский совокупность видов паразитов, свойственных какому-нибудь хозяину) вплоть до насыщения, после чего они отваливаются и падают на землю. Срок питания у разных видов клещей варьирует.

Борьба с клещами имеет целью вывести их из состава биоценоза пастбищ, используемых скотом. Это может быть достигнуто уничтожением клещей на скоте или же воздействием на клещей косвенными мерами видоизменения экологических условий существования в заселенных ими на воле биотопах.

Условия рентабельности применения различных мер борьбы варьируют в зависимости от видовых биологических свойств клещей-переносчиков, а также=

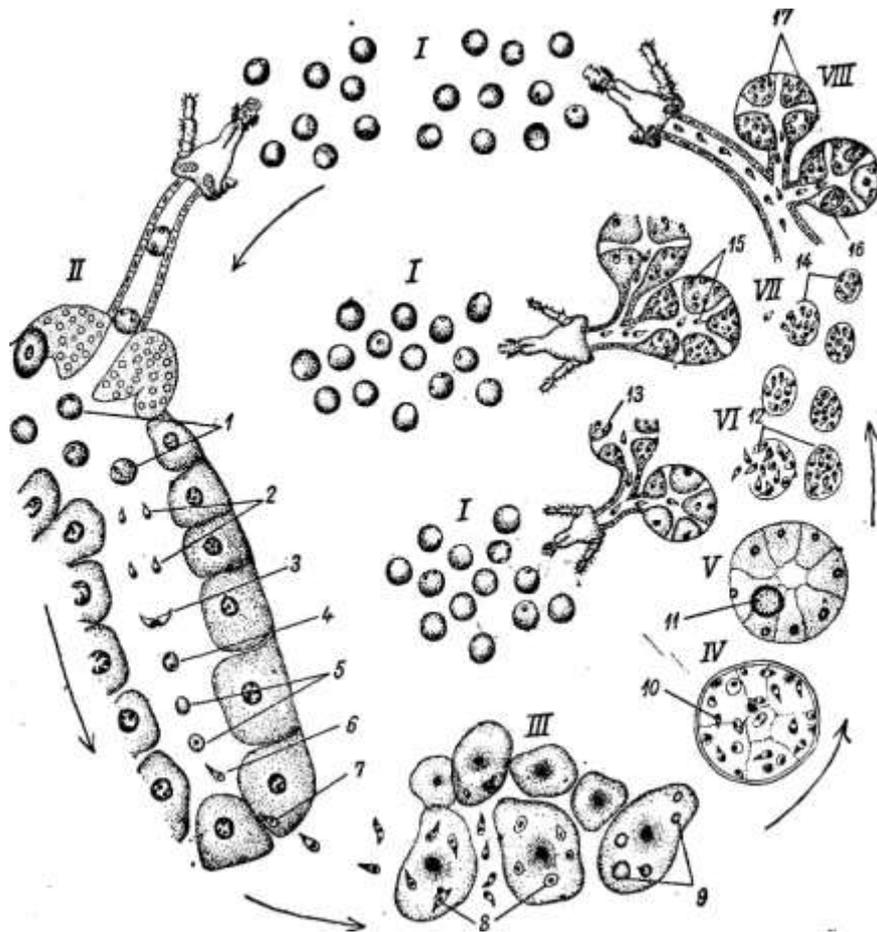


Рис. 221. Развитие *Babesiella bovis* в клещах (схема).

1 — пироплазмы в крови крупного рогатого скота; II — развитие паразитов в кишечнике упитанной самки *Ixodes* (1 — неизменные пироплазмы в эритроцитах; 2 — пироплазмы вне эритроцитов; 3 и 4 — копуляция пироплазм; 5 — образование зиготы; 6 — зигота; 7 — зигота проникает через стенку кишки в яйцевые клетки клеща). III — развитие пироплазм в яйцах самки клеща (8 — зиготы в яйцевых клетках; 9 — округление и рост зигот). IV и V — дробящееся яйцо клеща и развитие зигот в нем (10 — подвижные спорозоиты; 11 — образование споробласта). VI — развитие пироплазм в голодной личинке (12 — споробласты с спорозоитами; 13 — спорозоиты в слюнных железах личинки). VII — развитие пироплазм в голодной нимфе (14 — споробласты со спорозоитами; 15 — спорозоиты в слюнных железах нимфы). VIII — развитие пироплазм в голодной самке (16 — споробласт со спорозоитами а 17 — свободные спорозоиты в слюнных железах самки) (по Петрову).

от характера той территории, на которой клещи должны быть истреблены, и от формы хозяйственного ее использования. Следовательно, практике истребления должна предшествовать исследовательская работа экологического характера. Задача сводится к изучению биоценологических соотношений применительно к «ведущему» сочлену определенного хозяйственно используемого биотопа. Понятие «ведущий сочлен биоценоза» выдвигается Павловским применительно к поставленным целям исследования. В данном случае таковыми являются клещи, переносящие пироплазм. При других задачах ведущими сочленами мо-

гут оказаться совершенно иные сочлены того же самого биоценоза: грызуны и блохи в очагах чумы, комары — при изучении малярии и т. д.

Первым вопросом при паразитологических исследованиях такого рода является констатирование вида клеща-переносчика в составе фауны биоценоза и установление действительной передачи им возбудителей пироплазмоза скоту в природных условиях исследуемой территории. Последняя оговорка необходима потому, что не всякое место обитания специфического переносчика известных болезней находится в пределах области распространения данной болезни. Как пример могут служить местности, вроде Архангельской обл., где, несмотря на присутствие комара *Anopheles*, нет малярии местного, автохтонного происхождения (см: другие примеры в главе о зоогеографическом распространении паразитов, стр. 278).

Второй вопрос — это вопрос количества и колебаний численности переносчика на данной территории. Хотя *Ixodes ricinus* за весь свой жизненный цикл,

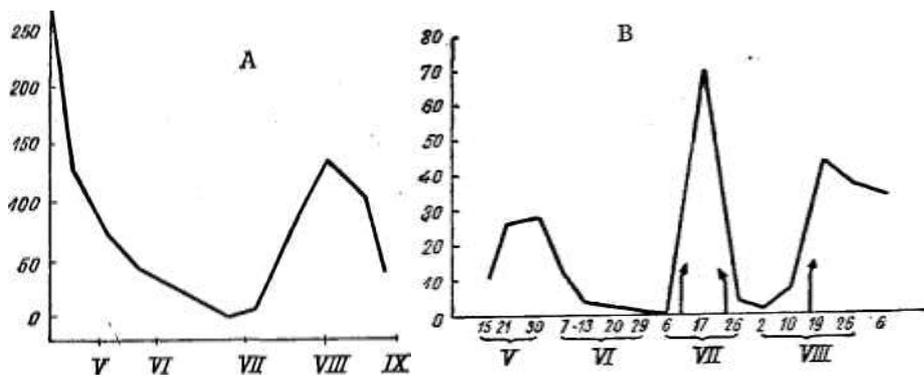


Рис. 222. Сезонная динамика заклещевания крупного рогатого скота.

A — кривая, отражающая обычные биологические отношения *Ixodes ricinus* с мая по сентябрь; B — кривая заклещевания самками *I. ricinus*, извращенная перегонами скота на смешанные новые пастбища. Цифры на оси ординат показывают абсолютное число клещей на одном животном (из Павловского).

могущий в исключительных случаях растягиваться до 2 700 дней, проводит на хозяине всего 15—20 дней, а остальное время живет на свободе, метод численного определения его прямо в природе дает лишь относительный результат. Поэтому для данной цели приходится пользоваться определением экстенсивности и интенсивности заклещевания тех или других хозяев клещей, связанных постоянно или временно с данной территорией. Проводимый в регулярные промежутки времени подсчет клещей на животных позволяет судить о сезонной динамике заклещевания хозяев (Павловский, 1935).

Динамика заклещевания определяется численностью клещей на данной территории, течением их жизненного цикла, плодовитостью паразитов (включая действие факторов, регулирующих их численность) и наличием хозяев, используемых клещами.

При адаптации клещей к питанию на нескольких разных хозяевах динамику заклещевания выясняют для каждого вида хозяина особо или же в первую очередь выделяют вид хозяина «ведущего» значения. По отношению к *Ixodes ricinus* таким хозяином является крупный рогатый скот, который накапливает на себе клещей, в то время как другие сельскохозяйственные животные (лошади, овцы, свиньи) не играют серьезной роли в питании *Ixodes*.

Заклещевание крупного рогатого скота обнаруживает определенную закономерность (рис. 222). Весной (май) перезимовавшие голодные клещи нападают на скот и, по мере насыщения, падают со скота на землю. Степень заклещевания падает (июнь, июль), по мере того, как все наличие клещей территории, которая используется скотом для пастбы, перебивается на своих хозяевах.

Во второй половине лета наблюдается второй подъем заклещевания, вызванный течением метаморфоза клещей и появлением новых (голодных) фаз их развития (Померанцев, Благовещенский, Алфеев).=

Несмотря на относительный характер данных по динамике заклещевания, они имеют большую практическую ценность, ибо определяют сроки сезона, в течение которых клещи должны быть уничтожены на их хозяевах.

Биоценотические соотношения между клещами и их хозяевами в условиях данного биотопа могут подвергаться влиянию человека и прежде всего хозяйственной деятельности последнего, благодаря чему нарушается закономерность хода заклещевания скота. Это особенно сказывается при смене пастбищ. Так, нередко весь скот сначала содержится на участке A; здесь животные подвергаются нападению клещей и постепенно освобождаются от них. По использовании пастбища скот перегоняется на участок B, который в данном году еще не служил пастбищем. Перегон на такой участок, как правило, сопровождается поднятием новой волны заклещевания скота. При этом вторичное заклещевание зависит от нападения на скот клещей, оставшихся голодными весну и начало лета, вплоть до первого появления скота на данном участке. Следовательно, это заклещевание вызвано не течением метаморфоза уже напитавшихся весной клещей, а удлинением голодания перезимовавших клещей и запоздалой возможностью использования ими скота для питания. Получается, таким образом, то или иное извращение сезонности заклещевания. А это извращение, естественно, должно изменять и сроки клещеистребительных мероприятий на скоте. Итак, при изучении соотношений между клещами и их хозяевами должно применяться и хозяйственно-экологическое изучение биоценозов данной территории.

Весьма важен вопрос о том, какие виды хозяев и для каких фаз метаморфоза *Ixodes ricinus* служат источником прокормления, кроме рогатого скота. Постановкой этой задачи расширяются подлежащие изучению отношения трофического характера до охвата всех пресмыкающихся, птиц и млекопитающих данной территории.

Такая задача была поставлена Павловским для разрешения при работах с 1924 по 1931 г. в Новгородской области.

Анализ динамики клещевания при сменном пользовании пастбищных участков приводит к заключению, что необычное по сроку клещевание скота на новом участке пастбища может быть следствием недостаточности диких животных для прокормления всего запаса клещей; поэтому голодающие клещи немедленно нападают на скот, как только он появляется на нетронutom пастбище. Для проверки был собран обширный материал по клещеванию диких млекопитающих и птиц на обследованных пастбищах. Среди 216 птиц, принадлежащих к 70 видам, лишь отдельные представители 20 видов птиц имели на себе крайне малое количество клещей. В общем, на каждую голову добытой птицы приходилось в среднем 0 самок клещей, 0,004 самцов, 0,68 нимф и 0,26 личинок *Ixodes*.

Диких млекопитающих было исследовано 431 экземпляр, причем они принадлежали к 16 разным видам. На крысах, домашних мышах, рыжих полевках, землеройках, кротах и ласках не было ни одного клеща. Полевые мыши, желтогорлые мыши, полевки, водяные крысы, сони и белки обнаружили очень слабое заражение, преимущественно личинками и нимфами.

Напротив, ежи показали очень большую зараженность: в среднем 3,44 самки, 1,43 самца, 57 нимф и 36 личинок на одного ежа. У отдельных экземпляров ежей удавалось обнаружить до 450 личинок и нимф *Ixodes*. В зависимости от хода метаморфоза клеща в динамике клещевания ежей обнаруживается явная сезонность: весной преобладают взрослые клещи, среди лета — личинки и затем нимфы.

Проба установления корреляции между количеством клещей на ежах и присутствием или отсутствием скота на данном участке дает очень показательные выводы. Из 27 ежей, выловленных на выгоне, где пасся скот, было в среднем на каждом животном — 2 самки, 0,9 самца, 43 нимфы и 57 личинок. Ежи, выловленные на участке, где скота не было, носили на себе по 8 самок, 4 самца, 44 нимфы и 27 личинок. Получается известная обратная зависимость: при наличии скота, клещевание ежей взрослыми клещами гораздо слабее, чем в отсутствие скота, тогда как для нимф такой закономерности не видно. Следовательно, ежи являются хозяевами преимущественно личинок и нимф *Ixodes*, тогда как рогатый скот кормит взрослые стадии клещей (Померанцев).

Говоря о важной роли ежей, как носителей личинок и нимф *Ixodes*, следует отметить, что приводимые данные относятся к одному району Новгородской области. Обследования, произведенные в других местах и другими авторами, указывают, что нередко доминирующая роль в носительстве стадий развития клещей переходит от ежей к другим мелким млекопитающим, а именно грызунам.

Сопоставляя все эти данные, мы вправе признать, что ведущая роль в качестве хозяев клещей принадлежит, прежде всего, крупному рогатому скоту и отчасти ежам. Эта биоценологическая часть работы дает нам ответ на вопрос практического значения: целесообразно ли уничтожать Клещей на скоте, если они имеются и на диких животных.

Из рассмотренного примера видно, что регулярное уничтожение клещей на рогатом скоте с охватом взрослых клещей (самок) в конце концов затрагивает и те особи клещевой популяции данной территории, которые были связаны с дикими животными, в частности, с ежами.

Дикие животные, являясь хозяевами личинок и нимф клещей, при наличии крупного рогатого скота, служат поставщиками взрослых клещей для последнего. Другими словами, личинки и нимфы, которые питались на диких животных, при последующем ходе метаморфоза перейдут во взрослой фазе на скот и могут быть на нем уничтожены. Выявленная форма динамики клещей по их хозяевам позволяет надеяться на то, что на пастбищах естественный запас *Ixodes* может исчерпаться при регулярных клещеистребительных процедурах на скоте.

Действенность подобных процедур доказывается на примере одной фермы в Англии, где овцы подвергались регулярному купанию в мышьяковистых ваннах в течение почти трех лет, и в результате этого клещевание *Ixodes ricinus* снизилось со 100 клещей до 0,5 клеща на голову овцы; одновременно прекратились и заболевания овец пироплазмозом.

В изучении биоценологических отношений клещей как ведущих сочленов биоценоза важным моментом является установление факта доподлинной принадлежности найденных клещей к фауне места, где они были обнаружены.

Дело в том, что иксодовые клещи присасываются к хозяину на различные сроки, а некоторые, как *Voophilus* и др., проделявают на нем весь метаморфоз от фазы личинки до взрослого состояния. Все это время клещи находятся в «сцепленном» состоянии со своим хозяином и пассивно передвигаются с ним. Понятно, что в тех случаях, когда клещ присасывается к хозяину, которому предстоит миграция или перелет, он может с этим хозяином быть занесен в такой пункт, который не принадлежит к ареалу распространения данного вида клеща.

Еще больше аналогичных возможностей осуществляется хозяйственной деятельностью человека, перемещающего часто большие табуны и стада по длинным трактам торговых целях или при кочевом использовании пастбищ. При этом на одной и той же партии скота могут оказаться клещи совершенно различного происхождения. Клещи могут присосаться к хозяевам в исходном пункте перегона (например, в низинах), оставаться на них во все время перегона и быть обнаруженными в конечном пункте, например на

альпийских пастбищах. В таком случае клещи зоогеографически должны быть отнесены к месту нападения их на скот, а не к точке обнаружения на скоте.

Клещи могут нападать на скот в промежуточных пунктах перегона со всеми вытекающими отсюда последствиями. Клещи могут нападать на скот в месте пересечения транзитных путей, что может еще более разнообразить траектории заноса клещей в не свойственные для их обитания места.

Такая «переброска» клещей, если и не ведет к заселению ими нового пункта, то все же может иметь важные последствия: за время сосания клещи могут заразить хозяина пироплазмозом (Павловский и Померанцев).

Вслед за выработкой в Ленинградской области разобранных выше установок, аналогичные исследования, но над тейлериозом рогатого скота, были произведены под руководством Павловского в Гиссарекской долине Таджикистана. Тейлериоз пока еще неизлечим, почему задачей исследования было отыскивание средств профилактики этой болезни по линии борьбы с клещами-переносчиками.

Прежде всего был определен качественный состав фауны клещей в долине: фауна оказалась состоящей из 16 видов.

При рассмотрении связи клещей с их хозяевами установлено, что некоторые виды являются исключительными или преимущественными паразитами крупного рогатого скота: *Hyalomma detritum*, *Я. savignyi* и *Boophilus calcaratus*.

На птицах, пресмыкающихся и диких млекопитающих долины были найдены в значительном количестве различные другие клещи, но не те три вида, которые были констатированы на домашних животных. Последние клещи и являются переносчиками тейлериоза в Гиссарекской долине.

Сопоставляя все эти данные, можно утверждать, что в процессе оборота названных клещей в природе Гиссарекской долины связаны друг с другом лишь внешняя среда- и крупный рогатый скот. Все дикие животные долины не имеют значения для существования в ней *В. calcaratus* и *Я. detritum*. Следовательно, при борьбе с тейлериозом дикая фауна долины может быть целиком игнорируема. Центром мероприятий при тейлериозе должен стать наиболее частый *Hyalomma detritum* со всеми особенностями его отношений с внешней средой и с хозяевами, круг которых ограничивается, главным образом, крупным рогатым скотом и частично лошадьми и собаками.

Характер связи *Я. detritum* с внешней средой изучался путем наблюдения над поведением напивавшихся и отпавших самок этих клещей в природе. Ни норы млекопитающих и пресмыкающихся, ни гнезда птиц не используются *Я. detritum* для кладки яиц; последняя происходит в трещинах некоторых сортов почвы. Другой момент, характеризующий соотношения клещей и их хозяев, — это количество генераций клещей и календарь заклещевения скота.

Для Гиссарекской долины фауна клещей по своему распределению разбивается на три группы клещей: а) специфические обитатели долины; б) специфические обитатели гор и в) клещи, обитающие и в горах и в долинах (Лоточки). Переносчики пироплазмоза и тейлериоза, *В. calcaratus* и *Я. detritum*, оказываются, специфическими долинными формами (Галузо). Следовательно, скот при посещении долинных пастбищ подвергается нападению клещей-переносчиков и, в конечном счете, заражению тейлериозом. И, наоборот, ранний перевод скота на горные пастбища обеспечивает сохранность скота от заболевания тейлериозом.

Все эти данные иллюстрируют возможность маневрирования группами скота на хорошо биологически изученной территории в целях устранения возможности нападения переносчиков на скот.

Залогом успешности дела является также знание календарных сроков нападения переносчиков тейлериоза на разных фазах их жизни на скот и знание длительности их пребывания на хозяине. *Я. detritum* (Сис. 223) имеет одну генерацию в году, причем сезон заклещевения взрослыми клещами приходится на летние месяцы (июль — август), тогда как зимой на скоте держатся его личинки и нимфы (Лоточки).

Этот факт имеет большое практическое значение. Если переносчики зимуют только на скоте, но не на каких-либо диких животных, то этим дается мощная возможность уничтожения клещей, которые находятся на определенных хозяевах в холодном сезоне года. Такая своеобразная форма зимования является видовой адаптацией и не носит родового характера, так как в пределах одного и того же рода один вид зимует во внешней среде, а другой в той же местности на скоте. Практическая разработка зимних методов борьбы с клещами проведена в виде применения керосиново-масляной смеси для смазывания заклещевелых мест покровов скота зимой (Павловский и Померанцев).

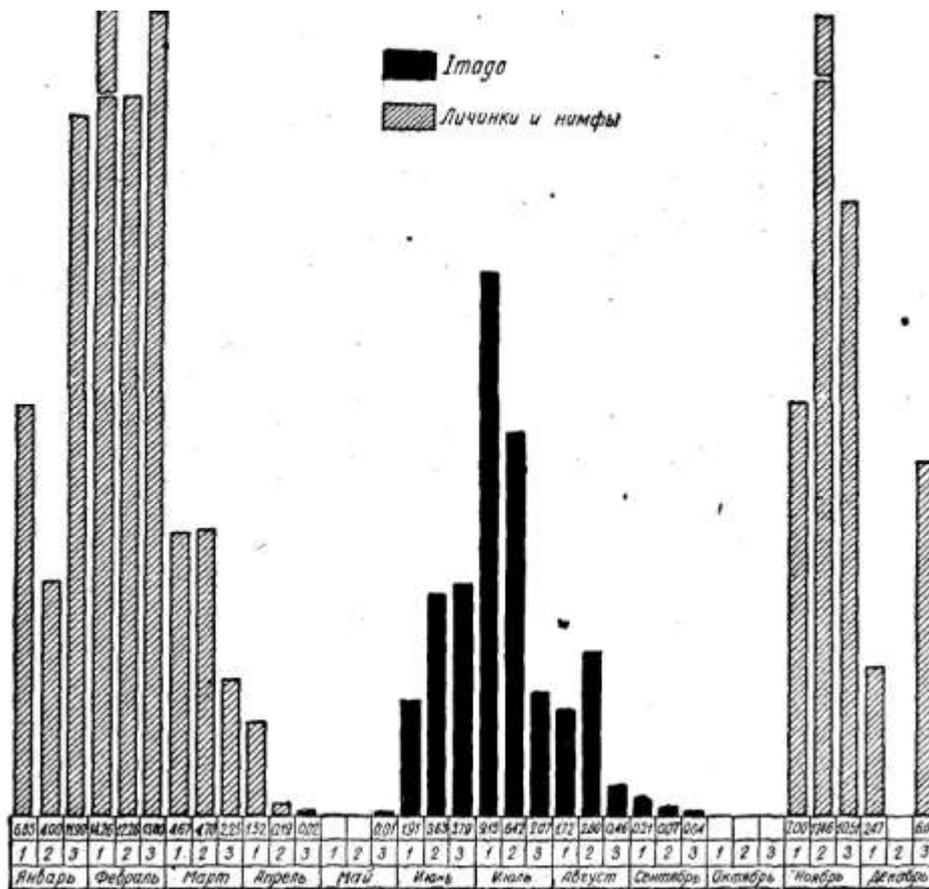


Рис.223. Динамика заклещевспия крупного рогатого скота взрослыми (черные столбики), нимфами и личинками (исчерченные столбики) *Hyalomma detritum* в Гиссарской долине; цифры под столбиками показывают среднее число клещей на одной особи хозяина (по Лотоцкому и Павловскому).

Помимо борьбы с клещами зимой, остается еще возможность уничтожить *B. detritum* в сезон летнего заклещевспия. Борьба в это время выгодна вдвойне, так как объектом воздействия в это время является также *Ixodes natus* — переносчик пироплазмоза. Наконец, кроме того, конкретные данные изучения экологических особенностей и календаря жизни *Hyalomma detritum* в условиях Гиссарской долины дают основу для установления сроков и порядка нерегониив икота с тем, чтобы клещи выморились голодом во время пребывания их во внешней среде.

На основании всех этих исследований разработана система борьбы с тейле-риозом крупного рогатого скота по линиям прямого и косвенного воздействия на клещей-переносчиков (Павловский, Галузо и Потоцкий).

Из других экологических и биологических работ по клещам следует отметить исследования Олсуфьева с сотрудниками над ролью клещей *Dermacentor pictus* в передаче туляремии в ее очаге. Установлен новый важный факт перезимовывания бактерий туляремии в клещах. Выяснен круг их хозяев и сезонная динамика. На основании особенностей биологии этих клещей и своеобразного распределения их по хозяевам в разных стадиях метаморфоза, предложен способ перемены пастбищ, который должен привести к вымиранию клещей *Dermacentor* на подопытной площади, что явится существенным звеном в борьбе с туляремией.

Детальное изучение биотопов клещей-переносчиков клещевого возвратного тифа в Средней Азии (Павловский, М. Штром, Змеев и др.) и разработка методов прямой и косвенной борьбы с ними (Москвин, Змеев) привели к прекращению заболеваемости этой болезнью среди организованных групп населения, применяющих предложенные методы.



Рис. 224. Moskit *Phlebotomus papatasi*, самка (из Павловского).

Детальные исследования проведены по экологии клещей-переносчиков вируса весенне-летнего энцефалита как в отношении сезонной динамики их в полу обжитой тайге (Гуцевич и Скрынник), так и по экологии особенно *Ixodes persulcatus* в дикой тайге (мозаика распространения, вертикально-зональное распределение, условия нападения на человека и др. — Померанцев и Сердюкова). Об открытии школой Павловского самой роли пастбищных клещей в передаче возбудителя весенне-летнего энцефалита можно сказать следующее.

Благодаря комплексному применению биоценологических, паразитологических и микробиологических методов исследования удалось раскрыть условия существования природных очагов весенне-летнего энцефалита в дикой тайге. Вирус энцефалита через посредство клещей-переносчиков, видимо, передается бурундуку, полевке рыжей, ежу, кроту и, возможно, волку; от них, в свою очередь, вирус может передаваться клещам и т. д. (Павловский, Соловьев, Грачев и др.). В последнее время вирус энцефалита был найден в некоторых птицах (Москвин). При проникновении человека в такой очаг вирусные клещи могут на него напасть и заразить его энцефалитом.

Естественным развитием этих работ является изыскание прямых и косвенных мер борьбы с пастбищными клещами, как с вредителями здоровья человека, что также с положительным результатом проводится в системе работ Павловского (Первомайский и др.).

Помимо клещей, школа Павловского таким же способом подробнейшим образом исследовала экологию и биоценологию moskitов (*Phlebotomus*, рис.224), переносящих кала-азар, и восточную язву, и возбудителей лихорадки папатачи. Работами Петрищевой на протяжении больших пространств Средней Азии выяснен видовой состав moskitов, количественные соотношения отдельных видов, распространение разных видов в дикой природе и в человеческом жилье, способность разных видов *Phlebotomus* переходить из дикой природы и с диких животных в человеческое жилье и т. д.

Аналогичные исследования производились над moskitами также в условиях большого города, являющегося очагом лихорадки папатачи (Павловский, Перфильев, Гуцевич, Петрищева, Изюмская). Проведенная на основании этих работ борьба с moskitами привела к явному снижению заболеваемости лихорадкой папатачи в подопытных точках (Павловский, Перфильев, Гуцевич, Подолян).

Многолетние эколого-паразитологические работы Латышева в зоне полупустыни на Мургабе (Туркмения), имеющей издревле классические природные очаги пендинской язвы, привели к выработке биологически обоснованных мер борьбы с moskitами в норах диких грызунов, являющихся хозяевами moskitов и в то же время болеющих пендинской язвой. Латышеву удалось открыть резервуар возбудителя пендинки в лице песчанок и других грызунов. Проведенный им в большом масштабе опыт затравливания полумиллиона нор грызунов вокруг подопытного селения привел к почти полному исчезновению moskitов и к чрезвычайному падению заболеваемости пендинской язвой.

Развитие рассмотренных и других работ побудило Павловского выдвинуть общую кардинальную проблему природной очаговости трансмиссивных болезней, т. е. болезней, паразитарные, бактериальные или вирусные возбудители которых передаются через посредство переносчиков.

Ряд бактериальных, протозойных и иных заболеваний характеризуется диффузностью пу-

тей циркуляции заразного начала; так, например, бактерии брюшного тифа попадают в организм человека из воды, из загрязненной пищи, причем загрязнение может происходить или непосредственно, или через посредство мух и т. д.

Противоположные отношения представляют, по Павловскому, так называемые *трансмиссивные* болезни, которые распространяются исключительно через посредство вполне определенных *животных-переносчиков* (обыкновенно кровососов). Таким болезням свойственна *очаговость их локализации*. Возбудитель болезни гнездится в определенном, часто резко ограниченном месте, каковым является, например, биотоп переносчика. В частности, например, очагом клещевого возвратного тифа, возбудителем которого являются спирохеты, а переносчиками различные виды клещей *Ornithodoros*, служат норы некоторых среднеазиатских грызунов; хозяин норы — носитель спирохет — является источником заражения для клещей *Ornithodoros*, живущих и размножающихся тут же в норе и питающихся кровью грызуна. В дальнейшем клещи передают спирохет другим грызунам, вследствие чего поддерживается очаг клещевого спирохетоза в природе. Если, такие очаги оказываются вблизи от поселений человека, то возникает таким путем и очаг человеческого клещевого тифа, ибо клещи *Ornithodoros* охотно нападают и на людей.

Анализ факторов природной очаговости трансмиссивных болезней необходим для понимания их возникновения и условий развития вспышек соответствующих заболеваний. Равным образом он является основой для построения системы радикальных мероприятий по обезвреживанию или полной ликвидации очагов болезней. Основным методом разработки этой проблемы служат комплексные эколого-паразитологические, биоценологические и эпидемиологические исследования. Основной идеей разработки этих вопросов является выявление путей циркуляции возбудителей трансмиссивных болезней на основе раскрытия биоценологических связей между дикими и домашними животными, их эктопаразитами — резервуарами возбудителей болезней и человеком. Этими данными, в первую голову, определяются условия существования очага рассматриваемой болезни в природе, что, в свою очередь, открывает перспективы возможности ликвидации таких очагов.

Мы подробнее остановились на вышеуказанных работах, так как они в некоторых отношениях весьма показательны. Из них явственно следует, что биоценологические и экологические исследования, концентрирующие внимание на объектах «ведущего» значения, открывают новые биологически обоснованные пути к профилактике паразитарных болезней животных, борются с частью которых лечебная ветеринария пока не в силах.

Недостаток места не позволяет нам, к сожалению, остановиться еще на целом ряде весьма интересных работ Беклемишева и его школы, посвященных различным сторонам экологии переносчиков малярии, т. е. малярийных комаров. Единственное наше извинение в этом отношении заключается в том, что экология многих временных паразитов, в том числе и комаров, благодаря слабой связанности их с хозяином, во многих смыслах ближе подходит к области энтомологии, чем к области паразитологии. Считая все же рассмотрение упомянутых работ весьма необходимым, мы надеемся в следующем издании уделить им надлежащее место.

ЧАСТЬ IV

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПАРАЗИТОМ И ХОЗЯИНОМ

Эта последняя часть нашего труда посвящена более детальному разбору взаимоотношений между паразитом и хозяином. Рассматривая сочетание «паразит-хозяин», можно видеть, что каждый член пары, с одной стороны, воздействует в различных отношениях на своего партнера, с другой стороны, сам испытывает воздействие своего партнера. В данном разделе книги нас будут интересовать уже не вопросы, касающиеся всей паразитофауны животного в целом, не динамика паразитной фауны, не циклы развития паразитов и т. д., но характер воздействий, который устанавливается между определенной парой «паразит-хозяин». Мы рассмотрим нормальный характер этих взаимоотношений, а также различные сдвиги во взаимоотношениях, которые могут происходить в экспериментальных условиях.

Важность изучения этих взаимоотношений первый отметил, как мы видели, Хегнер (см. стр. 9), а в последнее время вопросу о функциональном взаимодействии организмов паразита и хозяина специальное внимание уделил Мошковский (1946). Последний предлагает даже введенный Хегнером громоздкий термин *host parasite relationship* (взаимоотношение между паразитом и хозяином) заменить термином *функциональной паразитологии*, которая составляет особый раздел паразитологической науки. Особенно существенной стороной функциональных взаимодействий является взаимное воздействие по

линии антигенно-иммунологических отношений.

В понимании Мошковского, несколько разнящемся от такового Хегнера, предмет функциональной паразитологии составляют лишь те взаимоотношения между паразитом и хозяином, которые возникают с момента проникновения паразита в хозяина и кончаются моментом покидания им организма хозяина. Между тем, Хегнер был склонен включать в область host parasite relationship все фазы жизненного цикла паразита, вне зависимости от того, где они протекают.

Разрабатывая предмет функциональной паразитологии более детально, Мошковский разбивает жизненный цикл паразита с точки зрения его отношения к данному хозяину на 4, как он называет, «такта»: 1) внедрение паразита в организм хозяина; 2) развитие в организме хозяина; 3) выход паразита (в виде пропативной стадии) из хозяина; 4) период пребывания или развития паразита во внешней среде или (при смене хозяев) в организме одного или более других видов хозяев.

В рамки функциональной физиологии входят лишь первые три такта.

Как следует из этого, в жизни многих паразитов могут иметься, если можно так выразиться, несколько отдельных и иногда весьма различных функциональных физиологии. Так, для процеркоида широкого лентеца функциональные отношения существуют только с циклопом, т. е. первым промежуточным хозяином, а все прочие фазы цикла относятся к четвертому такту; для плероцеркоида к четвертому такту относится весь цикл (т. е. и пребывание в циклопе), кроме стадии плероцеркоида в рыбе; наконец, у взрослого лентеца проявления функциональной физиологии имеются лишь по отношению к теплокровному окончательному хозяину (человек и др.), все же остальные фазы составляют чуждый этой физиологии четвертый такт.

Не возражая принципиально против устанавливаемого Мошковским деления жизненного цикла в отношении функциональной паразитологии на «такты», мы, однако, должны внести в него следующую существенную поправку. Части, на которые жизненный цикл паразитов делится Мошковским, неравноценны и неоднозначны. Все первые три такта сплошь и рядом составляют лишь одно звено, лишь один эпизод в длинной и сложной жизни паразита, это действительно только три определенных такта из длинной музыкальной фразы. Между тем, в определении Мошковского они перевешивают все остальное. Вот почему нам кажется более правильным, и логичным ограничиваться признанием наличия во взаимоотношениях с каждым данным хозяином трех тактов: проникновения, развития в хозяине и покидания хозяина. Совокупность трех тактов можно называть *функционально-паразитологическим звеном*, причем весь жизненный путь паразита складывается из ряда звеньев двоякого рода. Одни из звеньев характеризуются наличием функциональных отношений с организмом хозяина, другие отношениями с внешней средой (свободные стадии паразитов); эти двоякого рода звенья обычно чередуются.

В нижеследующем разделе мы ограничиваемся лишь вопросами собственно функциональной паразитологии, т. е. отношениями между паразитом и хозяином во время пребывания первого в последнем.

ГЛАВА XXII СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПАРАЗИТОВ

Одной из характерных особенностей паразитизма является известное постоянство сочетания «паразит-хозяин», известная приуроченность определенных видов паразитов к определенным же видам хозяев. Эта приуроченность и получила название *специфичности* паразитов. Однако степень паразитической специфичности может быть весьма различна, и среди паразитов имеются все градации от форм строго специфичных, приспособленных исключительно к одному хозяину, и до форм, встречающихся в десятках различных видов хозяев.

Такое разнообразие отношений не представляет ничего удивительного. Оно является повторением специфичности, наблюдаемой у свободно живущих животных по отношению к окружающей их среде или отдельным ее факторам. Для всякого организма есть какие-то оптимальные условия существования, при которых он лучше всего живет и размножается. Всякий организм способен существовать и при некотором отклонении от этого оптимума. Для разных животных максимум такого отклонения весьма различен: мы говорим о формах с узкой или широкой нормой реакции по отношению к различным факторам внешней среды, о формах «эури»-термичных, галинных и т. д. и о формах «стено»-термичных, галинных и т. д. Стало быть, в наиболее общей форме специфичность может быть определена как *норма реакции* на среду. Для паразитов такой средой является, в первую очередь, хозяин, а потому естественно, что паразит не может индифферентно относиться к характеру своего хозяина.

Так, прежде всего, хозяева служат источником пищи для паразитов. Свободно живущие животные бывают по отношению к своей пище более или менее разборчивы, соответственно с чем среди них отличают *монофагов* и *полифагов*, т. е. более специфичные и менее специфичные виды. То же разнообразие отношений наблюдается и у паразитов. Соответственно с этим можно в смысле специфичности разбить паразитов на несколько категорий.

Строгая видовая специфичность характеризует паразитов, приуроченных исключительно к одному виду хозяина. Прекрасный пример такой узкой специфичности дают некоторые паразиты стерляди, например нематода *Cystoopsis acipenseris* (рис.

225), образующая у стерляди по бокам тела подкожные опухоли. Человеческие вши встречаются только на человеке, кровососка *Melopliagus ovinus* — только на овцах и козах, многие из пухоедов живут только на одном виде птицы (вспомним специфичность пухоедов кукушки), а многие жаберные сосальщики строго придерживаются одного вида рыбы, например *Ancy-rocephalus siluri* — сома. Достигающий длины 1,5 м паразитический орехоногий моллюск *Parenteroxenos dogieli* встречен до сих пор лишь в дальневосточной голотурии *Siscimaria japonica* (рис. 226). Абсолютная специфичность свойственна и некоторым одноклеточным паразитам: *Trypanosoma lewisi* крыс.

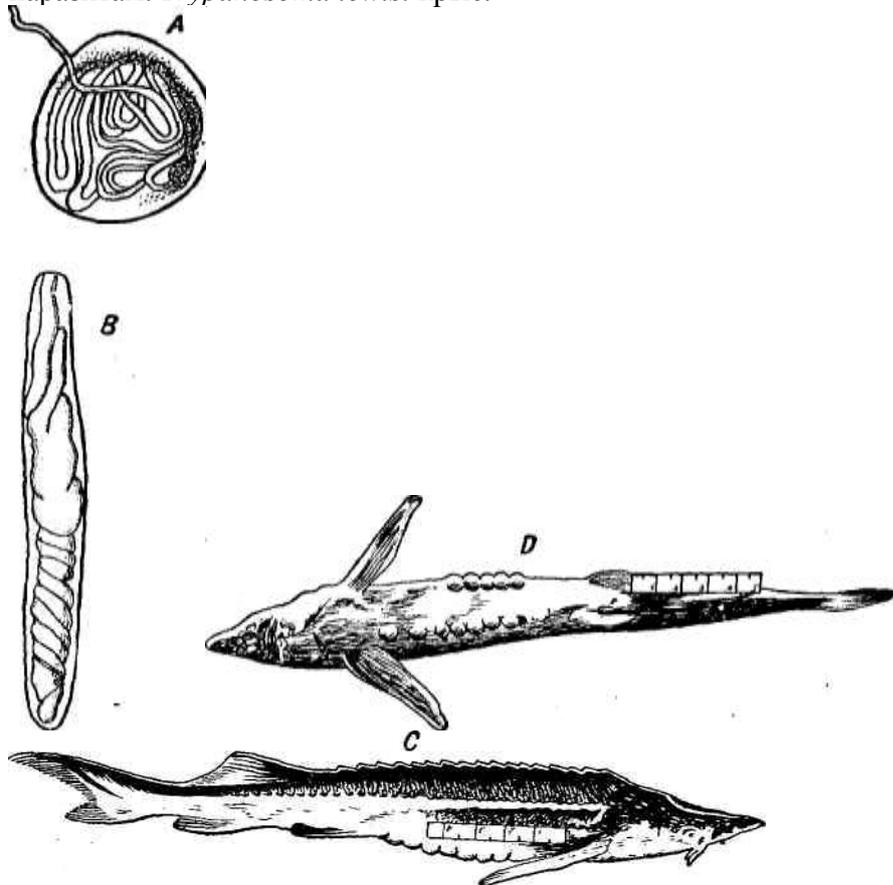


Рис. 225. *Cystoopsis acipenseris*.

A — самка; *B* — самец; *C* и *C'* — две стерляди с цистами *Cystoopsis* в виде белых желваков. *K* рыбам приложен масштаб с сантиметрами (по Я н и ц к о м у).

В некоторых редких случаях специфичность может, невидимому, опускаться даже до систематических единиц, подчиненных виду. Пример этого приводят Колери и Мениль (Caullery et Mesnil) для грегарины *Gonospora longissima* из многощетинкового червя *Dodecaceria concharum*. Этот червь встречается в одной и той же местности в трех различных формах (*A*, *B* и *C*) в совершенно одинаковом способе питания. Несмотря на общее большое сходство этих форм, грегарины *Gonospora* имеется чрезвычайно часто у формы *B*, тогда как у *A* и *C* столь же постоянно отсутствует. В ботанике известен целый ряд случаев большей устойчивости одних рас какого-нибудь растения против заболеваний ржавчинными грибами по сравнению с другими. Очень много примеров строгой видовой специфичности имеется среди паразитических раков. Неоднократно упоминавшийся нами своеобразный веслоногий рачок *Xenoscoloma brumpti* живет только на *Polycirrus albicans*.

Большая специфичность наблюдается у равноногих рачков Eucaridae Жиар и Боннье (Giard et Bonnier) считают даже, что у Eucaridae паразитирование на двух различных видах хозяина свидетельствует о наличии двух паразитарных видов. В работах этих авторов описывается такой случай. Им была прислана из Неаполя партия десятиногих раков *Callinassa*, причем эти раки считались принадлежащими к одному виду. На раках были паразитические Eucaridae двух различных размеров. Когда после констатирования этого обстоятельства, авторы внимательно рассмотрели присланных *Callinassa*, то оказалось, что последние принадлежали к двум различным видам (*C. svbterranea*, *C. truncata*), которым отвечали в своем распределении и обе категории паразитов.

У наездников, наоборот, строгая специфичность имеется чрезвычайно редко: *Sycosoter lavagnei* в личинках жука *Hypoborus ficus* и несколько других примеров.

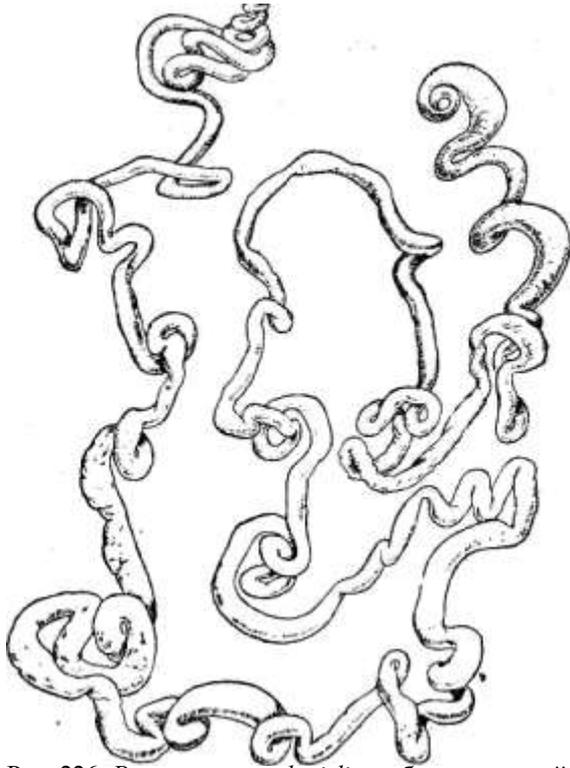
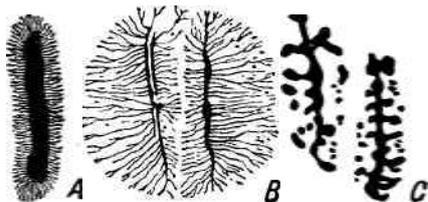


Рис. 226. *Parenteroxenos dogieli*, наиболее длинный из всех брюхоногих моллюсков, паразитирует в полости тела дальневосточной голотурии *Sueumaria japonica*; уменьшено вдвое (по А. Иванову).

Ж и а р (G i a r d) по поводу паразитарной специфичности ввел понятие о физиологических видах, с которыми более или менее совпадают биологические виды Х о л о д - к о в с к о г о и других авторов. Дело идет о видах морфологически идентичных, но которые тем не менее могут быть различимы друг от друга по каким-нибудь биологическим или физиологическим свойствам. Так, например, многие патогенные трипанозомы млекопитающих морфологически совершенно не отличимы друг от друга. Однако Л а в е - р а н и М е н и л ь (L a v e r a n e t M e s n i l) дали способ к их различению при помощи экспериментов перекрестного иммунитета. Если какое-нибудь подопытное животное, например коза, оставаясь иммунным по отношению к искусственному заражению трипанозомой А, заражается трипанозомой В, значит эти два сорта трипанозом относятся к различным видам. Н е л л е р (N e l l e r) показал, что морфологически не отличимые друг от друга трипанозомы из разных птиц дают совершенно различные картины разъедания агара в культурах на твердой среде (рис. 227).

Физиологическими видами являются и две аскариды — человеческая (*A. lumbricoides*) и свиная (*A. suilla*), так как они, хотя морфологически идентичны, не дают перекрестного заражения. Паразитическая муха *Tachina larvarum*, нападающая в Европе на непарного шелкопряда, морфологически идентична с северо-американской *T. rne.Ua*. Тем не



. 227. Культуры различных трипанозом на твердой среде в чашках:

А — *Tr. theileri* из рогатого скота; В — трипанозома из дрозда (*Turdus*); С — трипанозома из клеста (*Loxia*) (по Н е л л е р у).

менее, яйца последней, отложенные в личинках непарного шелкопряда (завезенного в США уже более 60 лет назад), не могут развиваться в последних, т. е. мы имеем перед собой два разных вида тахин.

В некоторых случаях о видовой самостоятельности двух биологических видов могут говорить данные по их экологии и географическому распространению. Так, кошачья двуустка (*Opistorchis felineus*) почти неотличима по строению от *O. geminum*, живущего в хищных птицах Египта. Но *O. felineus* отсутствует полностью в Египте, а *O. geminum* име-

ется лишь в Африке и паразитирует только на птицах.

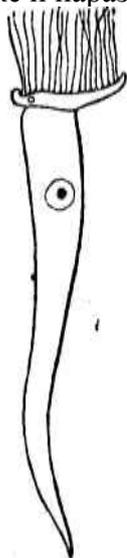


Рис 278. Грегарины *Pterocephalus* (Nino) из кишечника многоножки *Scolopendra* (оригинал)

Относительная специфичность охватывает все те несравненно более многочисленные случаи, когда менее разборчивые паразиты способны паразитировать более, чем в одном виде хозяев. Относительная специфичность тоже имеет различные пределы. Одни паразиты специфичны для видов одного и того же рода хозяев. Так, Леджер и Гробоск (Leger et Duboscq) указывают, что грегарины рода *Pterocephalus* (рис. 228) встречаются только у разных видов *Scolopendra*, грегарины *Dactylophorus* — только в многоножках рода *Cryptops* и т. д. Инфузория *Tetrahymena paradoxa* живет только в представителях рода *Cyclostoma* (Gastropoda). Другие паразиты еще менее разборчивы и могут развиваться у различных родов одного и того же семейства или одного и того же отряда. Так, например, наездник *Aphidius* встречается на различных родах тлей, наездник *Trichogramma evanescens* (рис. 229) пригоден для заражения весьма разнообразных насекомых, вредных сельскому хозяйству, а жаберный сосальщик *Diplozoon paradoxum* может быть встречен, собственно говоря, на всех наших карповых рыбах. Еще более «многояден» сосальщик *Cryptocotyle lingua*, который был обнаружен у чаек, нырков, бакланов, а также у тюленя и собаки.

Бывают случаи, когда среди паразитов какого-нибудь рода, специфичных по отношению к одной вполне определенной группе хозяев, выделяются виды, которые приспособляются к паразитированию на совершенно иных хозяевах и, таким образом, резко отличаются от своих родичей.

Так, например, род *Protoopalina*, характерный для кишечника амфибий, включает в себе один вид (*P. saturnalis*), паразитирующий в кишке морской рыбы (*Box hoops*); род опалин *Zelleriella*, тоже свойственный амфибиям, имеет одного представителя в рыбах (*Z. jansicola*) и одного в змеях (*Z. boipevae*). Веслоногие рачки из рода *Lernaea* обычно паразитируют на рыбах, кроме *L. ganae*, встречающегося на головастиках лягушки *Rana clarnitans*, а также, кроме редких случаев, когда *L. cyprinacea*, вместо паразитирования на карповых рыбах, поселяется на головастиках амфибий. Рачки сем. Caligidae живут, как правило, на рыбах, но *Archi-catiquis* живет на головоногом моллюске *Nautilus*. Клещи из сем. Argasidae сосут кровь теплокровных позвоночных, но *Ornithodoros turicata* присасывается к тропической черепахе *Xenobates polypleurus*. Грассе (Grasse) предлагает

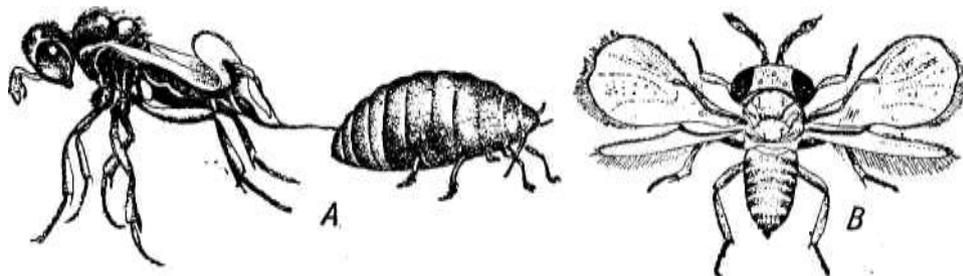


Рис. 229. А — наездник *Aphelinus mali*, откладывающий яйцо в кровяную тлю; В — наездник *Trichogramma evanescens* (из Мейера).

называть такие виды паразитов *дезертирами*, или перебежчиками, и считает, что мы имеем здесь дело с более поздними, вторичными, приспособлениями паразитов к новой группе животных-хозяев.

Иногда целые паразитарные фауны имеют загадочное происхождение, какова фауна кишечных простейших у морской рыбы *Vox hoops*. Она состоит из опалин *Protoopalina saturnalia*, из трихомонад *Octomitus* и из амёб, т. е. представляет

полную аналогию с кишечным населением лягушек. Между тем, прочие морские рыбы вообще не содержат в кишечнике почти никаких Protozoa.

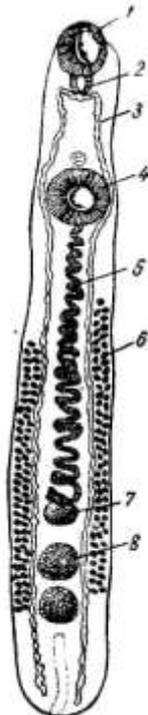


Рис. 230. Сосальщик *Azygia lucii* из желудка щуки.

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — ветви кишки; 4 — брюшная присоска; 5 — матка; 6 желточники; 7 — яичник; 8 — семенники (из Догеля).

В общем, по сводке К и р ш е н б л а т а (1941) половозрелые стадии одного и того же вида паразитов лишь редко переходят в своем распространении за границы одного определенного класса хозяев. При этом подобные крайние случаи объясняются обычно ограниченностью и полным совпадением в роде пищи у чуждых между собою хозяев. Так сосальщик *Cryptocolyle lingua* живет в кишке у водоплавающих птиц и у тюленей, нематоды *Porrocoelum decipiens* и *P. antarctica* в кишке акул и тюленей, т. е. рыбадных животных.

Очень часто, вероятно даже в большинстве случаев, паразиты с относительной специфичностью обнаруживают определенное предпочтение одного хозяина (*главного*, или *основного*) другим, у которых тот же паразит встречается гораздо реже (*дополнительные хозяева*). Так, например, крупный сосальщик *Azygia lucii* (рис. 230) встречается в Ленинградской области у 80% Щук, но только у 10% судаков и окуней. Многие виды *Daclylogyrus* обнаруживают то же свойство. *Fasciola hepatica* встречается, главным образом, у овцы и крупного рогатого скота, но изредка паразитирует и у ряда других животных, а также у человека. *Dicrocoelium lanceatum* — паразит преимущественно овец, но попадает и у некоторых грызунов, например сусликов. Таких примеров множество.

Это обстоятельство имеет важное практическое значение. Оно заставляет при борьбе с патогенными паразитами проводить уничтожение их не только в главном хозяине, но и в *Дополнительных*; в противном случае сохранившиеся в дополнительных хозяевах паразиты могут привести к возобновлению инвазии у главного хозяина.

Если паразит у данного вида животных встречается исключительно редко, то его называют парадоксальным, или *случайным* паразитом данного животного.

В некоторых случаях специфичность паразитов является хорошим диагностическим свойством для различения степени филогенетической близости различных животных-хозяев. Прекрасную иллюстрацию этому дает Б ы х о в с к и й (1933) в своем исследовании видов *Daclylogyrus*, паразитирующих на разных представителях рода *Abramis*. Три вида рыб рода *Abramis*, а именно лещ (*A. brama*), синец (*A. ballerus*) и белоглазка (*A. sapa*), несут на себе совершенно различные виды *Daclylogyrus*, не переходящие с одной из этих рыб на другую. Между тем, лещ имеет некоторые виды *Daclylogyrus*, которые, кроме того, могут попадаться на плотве (*Kulilus*) и на сырте (*Vimba*), т. е. на карповых, относящихся к другим родам. Получается как бы некоторая несогласованность с правилом специфичности. Эта несогласованность, однако, несколько разъясняется тем фактом, что три вида рода *Abramis*, хотя и живут и нерестятся в одинаковых условиях, тем не менее помесей между собой не дают. Между тем, для леща известны помеси с плотвой и сыртем. Таким образом,

получается впечатление, что, несмотря на родовые различия, между этими рыбами имеется большее хромозомальное или физиологическое сходство, чем между тремя видами рода *Abramis*.

Интересно, что эти соображения, возникающие на основании биологических и паразитологических данных, находят себе косвенное подтверждение в данных систематики. А именно: несколько времени тому назад лещ, синец и белоглазка относились большими авторитетами в области ихтиологии к различным родам или, по меньшей мере, подродам. Судя по распределению видов *Daclylogyrus*, именно такая классификация и является наиболее правильной.

Следует заметить, что *специфичность* есть понятие до известной степени *относительное*, приуроченное к определенной естественной обстановке и к определенным географическим условиям. Так, например, промежуточным хозяином для печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*) в Европе служит почти исключительно *Limnaea truncatula*. В других европейских брюхоногих моллюсках*, например в *Limnaea stagnalis*, мирацидий двуустки прodelывает только начало развития и потом погибает. Но занесенная на другие материка, где нет *L. truncatula*, печеночная двуустка приспосабливается к паразитированию в других видах *Limnaea*: в С. Америке — в *L. humilis*, в Ю- Америке — в *L. mator*, на Сандвичевых о-вах — в *L. oalmensis*, в Австралии — в *Bulinus tenuistriatus* и т. д. Таким образом, в разных странах *Fasciola* может приспособляться к разным промежуточным хозяевам.

Поэтому нас не удивляет, что в искусственной обстановке, в лабораторных условиях, специфичность паразитов нередко становится менее строгой, чем в

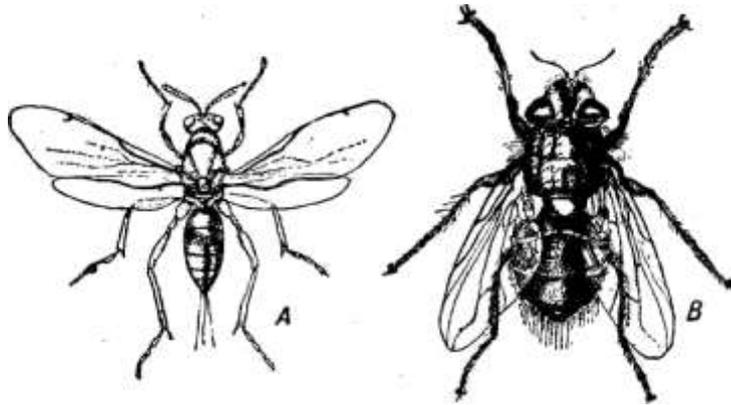


Рис. 231. А — наездник *Monodontomerus aereus*; В — муха-тахина *Sturmia scutellata* (из Мейера).

нормальных условиях, в природе. В лабораторной практике широко распространен способ прививки и культивирования различных патогенных простейших, паразитирующих, например, в рогатом скоте, в человеке и т. д., в совершенно иных, удобных для экспериментирования «лабораторных» животных (крыса, морская свинка). Много примеров этому дают опыты с *Haemosporidia*, с трипанозомами и т. д.

В случаях, когда паразит имеет, кроме главного, еще дополнительных хозяев, жизненный цикл его в дополнительных хозяевах может подвергаться некоторым модификациям, причем в этом смысле можно подобрать несколько градаций. Если паразиты попадают в совершенно неподходящих хозяев, то их ожидает быстрая гибель. Например, хищные рыбы, проглатывая мирных, получают в свой кишечник ряд кишечных паразитов мирных рыб, каковы: *Caryophyttaeus*, *Asymphylogora* и др. Эти паразиты перевариваются в кишечнике хищника. Интересно, что переваривание их происходит значительно медленнее, чем растворение мяса их хозяина, т. е. мирной рыбы. Известны примеры, когда паразиты, попавшие со съеденным хозяином, не перевариваются в кишечнике пожившего его животного, но остаются жить там. Таково, например, происхождение паразита рептилий *Ophiotaenia punica*, найденного Холдковским у собаки. Это свидетельствует, что приспособление животного к кишечному паразитизму в одном хозяине делает его вообще более выносливым к перенесению внутрикишечных условий существования даже в другой обстановке.

Другой пример представляет муха-тахина *Sturmia scutellata* (рис. 231); она откладывает яйца на листья деревьев, где они съедаются гусеницами непарного шелкопряда. Из яиц выходят личинки, проникающие в полость тела гусеницы и паразитирующие в последней. Судя по опытам Томпсона (Thompson), личинки *Sturmia* могут развиваться и в гусеницах ряда других шелкопрядов, но у гусениц крапивницы они, хотя и проникают в полость тела, однако, там фагоцитируются амебоидными клетками гусеницы.

Наконец, третью градацию составляют паразиты с дополнительными хозяевами. Так, относительно *Agudga lucii* известно, что эти сосальщики, кроме щуки, выживают и в желудке судака и окуня, но в этих рыбах они достигают гораздо меньших размеров и продуцируют меньше яиц, чем в главном хозяине, т. е. щуке. То же самое констатировано, как мы увидим далее, и для некоторых других паразитов.

Можно было бы думать, что главный хозяин представляет наиболее благоприят-

ные условия для развития паразита, и в нем последний размножается всего интенсивнее. Но дело не всегда обстоит именно так. В некоторых случаях паразиты, основным хозяином которых является животное *A*, гораздо сильнее размножаются в каком-нибудь дополнительном или даже случайном хозяине *B*. Некоторые (Вудкок, Woodcock) высказывают даже мнение, что для патогенных паразитов те животные, у которых ими вызываются острые заболевания, являются их случайными, а не основными и более древними хозяевами. Например, *Trypanosoma brucei*— возбудитель «наганы» рогатого скота и лошади, приводящий больных животных к смертельному исходу, не должен считаться нормальным для данных животных паразитом. Основными же хозяевами *T. Brucei* являются африканские антилопы, для которых заражение этими паразитами протекает совершенно безболезненно. Антилопы здесь служат, как говорят, резервуаром вируса. Очевидно, антилопы, с незапамятных времен заражающиеся *T. Brucei*, успели приобрести известный иммунитет к данному паразиту, тогда как завезенные из Европы домашние животные такого иммунитета еще не выработали.

Вообще паразитарная специфичность представляет собой постепенно упрочивающееся приспособление паразита к определенному хозяину, переход от полифагии к монофагии.

У одного и того же вида паразитов специфичность может быть в различной степени выражена на разных этапах развития и в разных хозяевах — промежуточных и окончательных. Это очень хорошо иллюстрируется на примере сосальщиков. Их мирацидии паразитируют только в моллюсках, и притом нередко всего в одном или двух видах моллюсков. Напротив, покидающие моллюсков церкарии у многих видов сосальщиков проникают в весьма различных членистоногих, например в личинок стрекоз, ручейников, поденок, и переходят там в стадию метацеркарий. Взрослые сосальщики опять-таки более «разборчивы», чем метацеркарии.

У Cestodes финны большей частью более специфичны, чем взрослые стадии. Впрочем, из этого правила имеются нередкие исключения. Финны *Echinococcus granulosus* распространены у рогатого скота, свиней, лошадей, оленей, человека и др., тогда как взрослая форма имеется у собак, реже у волка и лисиц. Особенно ясно выражена меньшая специфичность личиночной формы (плероцеркоида) у *Triaenophorus nodulosus*. Взрослый *Triaenophorus* встречается в кишечнике щуки. Плероцеркоиды же этого глиста констатируются у очень многих пресноводных рыб (налим, форель, лосось, ерш, окунь, снетки и др.).

У скребней личинки сплошь и рядом встречаются у одного какого-нибудь вида рачков (например *Echinorhynchus salmonis* у *Pontoporeia affinis*), тогда как взрослые скребни встречаются у целого ряда рыб (разные сиги, лосось, форель, угорь и др.).

Особенно мало разборчивы многие личинки червей, встречающиеся в инкапсулированном состоянии в полости тела рыб. Так, например, личинки скребня *Corynosoma strumosum*, первым промежуточным хозяином которого в Каспии является только рачок *Pontoporeia affinis*, а окончательным только каспийский тюлень, имеют в качестве второго промежуточного хозяина до 20 видов каспийских рыб, в том числе столь разнородные формы, как минога, осетровые, карповые, судак и др. Почти такой же широкий размах в смысле выбора промежуточных хозяев обнаруживает *Contracoecum squalii*, личиночная форма, встреченная у 11 - видов каспийских рыб. Необычайно широко распространены личинки некоторых Cestodes (*Scolex polymorphus*, *Tetrarhynchus*), которые во взрослом состоянии живут лишь в кишке некоторых акул и скатов, а в виде плероцеркоидов встречены у нескольких десятков видов морских костистых рыб.

Вообще, сравнивая специфичность личиночных и взрослых стадий большинства червей, можно видеть, что у взрослых стадий она является более строгой. У простейших, обладающих сменой хозяев, тоже нередко мы имеем сильные различия в специфичности по отношению к окончательным и промежуточным хозяевам. Так, малярийные паразиты человека развивают свое половое поколение в целом ряде комаров из рода *Anopheles* (*A. maculipennis*, *A. plumbeus*, *A. super-pictus* и др.).

Trypanosoma brucei переносится очень ограниченным числом видов рода *Glossina* на много различных видов и родов антилоп и на несколько родов домашних жвачных животных.

Специфичность, вполне естественно, все уменьшается, по мере того как мы переходим от отдельных видов родов паразитов к их семействам, отрядам и классам. Однако и у более крупных групп паразитов наблюдается известная специализация. Фурманн (Furman) еще в 1908 г. подчеркивает, что отдельные семейства птичьих Cestodes тесно связаны с определенными семействами птиц. Это «правило Фурманна» требует ряда оговорок, но все же до известной степени удерживает свое значение. Аналогичная специализация указывается для некоторых семейств грегариин и т. д.

Факторы, определяющие явление специфичности, весьма многообразны. Главные из этих факторов можно сгруппировать следующим образом: 1. Факторы, зависящие от паразита и от способа активного заражения им хозяина. Очень большое значение играют при выборе и отыскивании хозяина тропизмы паразита. Так, например, мирацидии Trematodes во время своей свободной жизни подчиняются положительному фототропизму и хемотропизму по отношению к определенным видам моллюсков. При активном про-

никновении личинок нематод известную роль играет термотропизм личинок, которые стремятся ко всякому теплему предмету, находящемуся с ними по соседству. Тот же термотропизм руководит движениями вшей, а самки комаров, по некоторым наблюдениям, стремятся ввести свой хоботок в любую теплую поверхность, например, даже в чубук трубки.

Пикар (Picard) в ряде опытов выясняет факторы, руководящие выбором хозяина со стороны одного наездника *Pimpla instigator*. В присутствии куколок бабочек самка *Pimpla* приходит в возбуждение и тотчас же начинает откладывать в них яйца, тогда как в присутствии гусениц она остается вполне индифферентной. Бумажная трубочка, смоченная кровью куколки капуетной белянки, усердно прокалывается самкой *Pimpla*, пытающейся отложить в нее яйца. Ясно, что здесь самкой паразита руководит хемотропизм по отношению к куколкам.

У наездника *Torynus nigricornis* (Chalcididae) характер хемотропизма несколько иной. Этот наездник вводит свои яйца только в галлы *Diplolepis quercus*, причем на него хемотропически влияет, повидимому, вещество самого галла, а не его хозяина. Об этом говорит то обстоятельство, что личинка *Torynus* нападает без различия на личинок *Diplolepis*, его куколок или даже на других паразитов, ранее поселившихся в том же галле. Точно также другой наездник, *Bracon viator*, испытывает известное притяжение к головкам чертополоха и откладывает на них свои яйца, вне зависимости от того, кого эти головки содержат — личинок мух или жуков.

Несколько сложнее дело обстоит у тахины *Ernestia rudis*. Самка тахины привлекается некоторыми растениями («ботанический инстинкт» французских авторов) и кладет на них яйца. Молодые личинки остаются на месте вылупления, причем малейшее механическое сотрясение заставляет их выпрямляться и вызывает рефлексы, позволяющие личинке прикрепиться к проползающим мимо нее животным (насекомым). Однако дальнейшее развитие личинок нормально протекает лишь внутри определенных видов гусениц. Таким образом, в данном случае определяющими заражение факторами являются: «ботанический инстинкт» матери, реакция личинки на механические раздражения и химическое воздействие хозяина на паразита. Этот случай переводит нас к другой категории факторов.

2. Факторы, зависящие от хозяина. Они заключаются в гуморальных и фагоцитарных реакциях хозяина, которые направлены к защите хозяина от паразита и которые подробнее будут рассматриваться в специальной главе (стр. 329).

ГЛАВА XXIII ВОЗДЕЙСТВИЕ ПАРАЗИТОВ НА ХОЗЯИНА

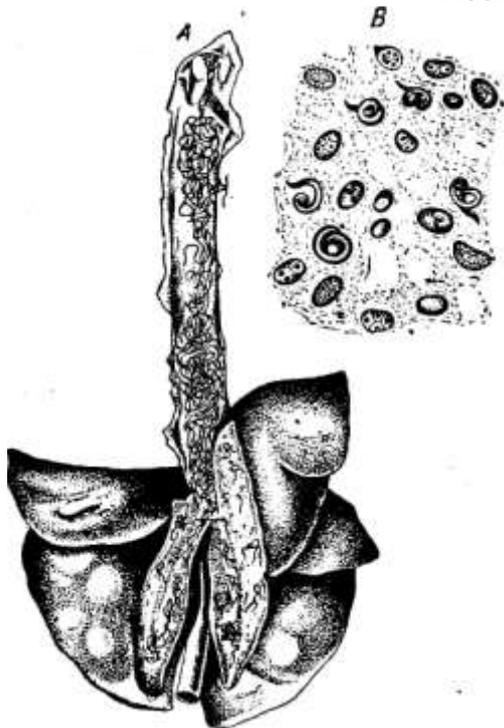


Рис. 232. А — легкие, бронхи и трахеи козули, пораженной нематодами из сем. Strongylidae. В трахее и бронхах лежат половозрелые черви, белые места в легких обозначают места выплода червей. В — разрез через легкое козули на месте выплода Strongylidae; в альвеолах легкого находятся яйца и личинки Strongylidae (по Л и н д е н).

Характер воздействия паразитов на хозяина необычайно многообразен, причем нередко один и тот же паразит действует на хозяина в разных направлениях. Обычно различают по степени действия на хозяина паразитов непатогенных от патогенных. Однако это понятие

слишком относительное. Имеется столько градаций патогенности, что строгую границу между патогенными и непатогенными формами провести невозможно. Даже непатогенные паразиты в известной доле и в известных случаях становятся патогенными. Так, например, относительно многих кишечных жгутиконосцев приходится сомневаться в том, безвредные ли они квартиранты или же обладают патогенными свойствами; таковы например кишечные жгутиконосцы человека. В последнее время появились более серьезные подозрения относительно *Giardiu in-testinalis*, в особенности когда она попадает в желчный пузырь, и, как думают, может вызывать его воспаление (холецистит).

Кроме того, степень патогенности сильно зависит и от интенсивности инвазии. *Distomum leptosomum* и *Distomum spinulosum* ежа в обычных условиях совершенно безвредны для своего хозяина. Однако, когда Г о ф м а н (Н о I т а н п, 1899) усиленно кормил ежей улитками *Helix*, которые были заражены спороцистами вышеназванных трематод, ему удалось вызвать острую смертельную инвазию ежей.

Главные способы воздействия паразита на хозяина сводятся к следующему.

Механическое воздействие. Присутствие в организме чesки действует на организм, а кроме того, паразиты часто наносят хозяину специальные *механические повреждения* при помощи своих органов прикрепления или во время принятия пищи. Раздражение органов и тканей хозяина может причиняться даже просто движением паразитов по телу хозяина. Так действует, например, движение бесчисленных инфузорий *Trichoaina* или *Chilodon* на покровы рыб. Результатом раздражения у рыб является помутнение кожи, усиленное выделение слизи кожными железами и т. д.

Некоторые кишечные паразиты достаточно крупных размеров могут обуславливать закупорку и плохую проходимость кишечника, например, широкий лентец, достигающий 10 м длины, *Eubothrium crassum* лосося, некоторые нематоды птиц и т. д. Еще легче закупориваются паразитами тонкие протоки некоторых органов, например желчные протоки—печеночными двуустками. Такое же воздействие могут оказывать и нематоды из семейства Strongylidae (рис. 232) на дыхательные пути хозяина, а особенно аскариды на просвет кишечника.

Свайник-гигант (*Diocotophyme renale*), достигающий до 1 м длины, своим присутствием в почке собаки вытесняет и вызывает атрофию большей части ткани

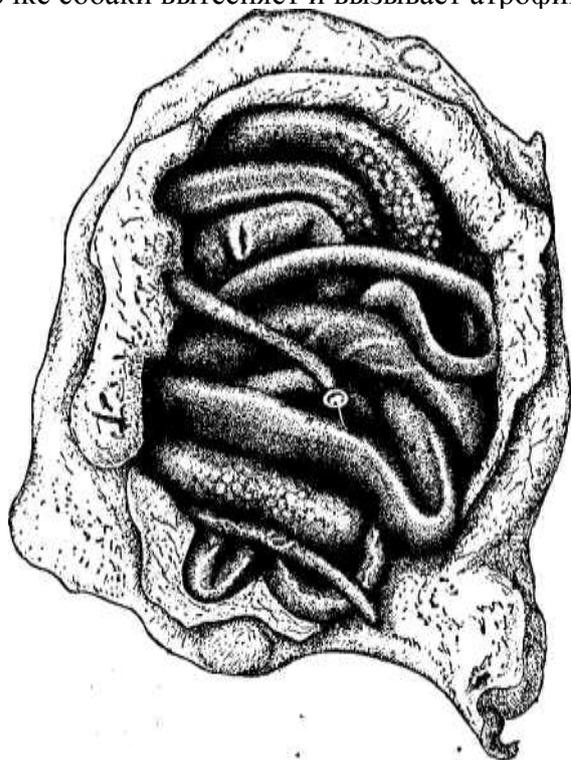


Рис. 233. Клубок гигантских свайников (*Diocotophyme renale*) внутри вскрытой почки собаки; внутренность почки совершенно уничтожена паразитами (по Э й с м о н т у).

почки, от которой сохраняется только тонкостенный полый мешок, содержащий паразитов (рис. 233).

Чрезвычайно сильные изменения печени трески вызывают поселяющиеся в ней личинки нематод *Contracoecum* и *Roggoecum*, причем ясно заметна зависимость степени повреждений печени от числа инвазировавших ее паразитов. У рыб одинаковой длины вес печени может варьировать от 175 а до 5 г, а процентное отношение веса печени к весу тела от 8,75% до 0,3% в зависимости от меньшего или большего числа найденных в печени паразитов. Данные эти добыты Ш у л ь-м а н о м и П е т р у ш е в - с к и м в Л и б а в е на уловах, полученных в один период года (на протяжении одной недели) и потому не могут зависеть от сезонных или каких-

нибудь иных различий. Сильно пораженная печень резко уменьшается в размерах, съеживается, приобретает неровные контуры (рис. 234), а содержание жира в ней очень сильно падает.

Некоторые, сами- по себе совершенно пассивные, покоящиеся стадии паразитов оказывают вредное механическое воздействие на прилегающие ткани своим разрастанием и давлением. Таков в особенности *Echinococcus granulosus*. Его воздействие сильно варьирует в зависимости от положения в теле хозяина. Находясь где-нибудь в брыжейке, эхинококк может долгое время оставаться незамеченным. Однако, в случае локализации эхинококка по соседству с важными сосудами или нервами, разрастающийся пузырь своим давлением на эти органы вызывает иногда тяжелые болезненные симптомы: боли, нарушения кровообращения и т. д. Еще сильнее сказывается влияние локализации паразита на силу его механического воздействия у мозговика (*Multiceps multiceps*), который облигаторно паразитирует в мозгу ягнят. Давление на мозг и разрушение мозгового вещества приводят к нарушению регуляции движений овцы и даже к смерти ее.

Еще сильнее становятся механические повреждения при активном разрушении тканей хозяина паразитом. Эти повреждения могут быть двоякого рода, а именно прежде всего их могут вызывать органы прикрепления паразита.

Среди простейших это особенно ясно видно у грегарин, отростки эпимерита которых внедряются или между клетками кишечного эпителия (*Nina*), или даже внутрь этих клеток (*Puxinia* и др). Эктопаразитические сосальщики наносят покровам хозяина повреждения своими крючками (*Dactylogyrus*) или присосками (*Nitzschia* и др.), а эндопаразитические — присосками. Очень крупные желваки вызывает на стенках желчного пузыря стрижа *Platynosomum clathratum* своим присасыванием. Некоторые церкарии наносят повреждения покровам своим стилетом при проникновении в тело хозяина. *Cercaria ocellata* (из *Schistosomatidae*), проникая в кожу купающихся людей, вызывает сильный зуд и появление сыпи. Даже яйца сосальщиков являются иногда причиной механических повреждений.

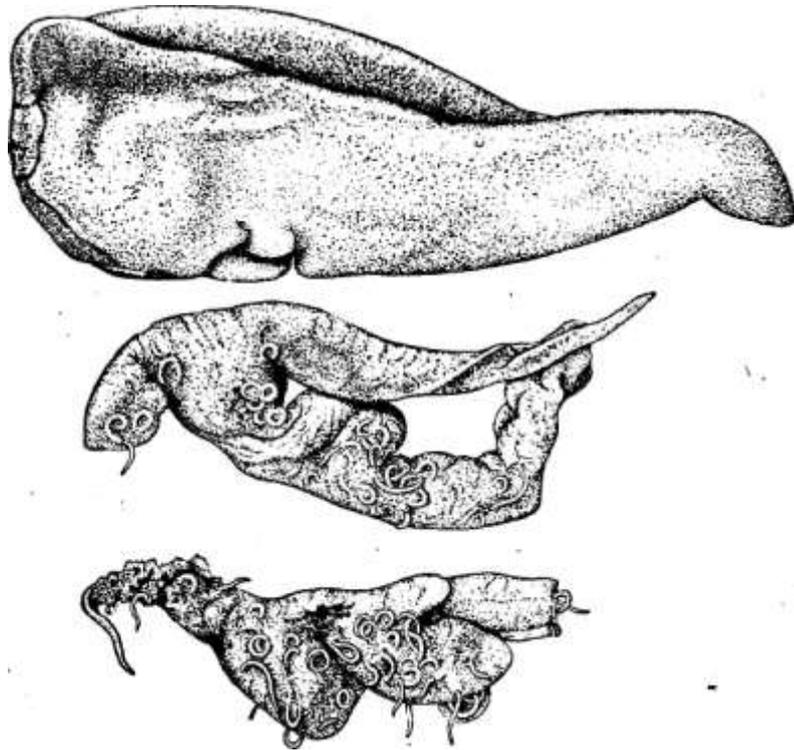


Рис. 234. Печени от трех экземпляров трески, имеющих одинаковые размеры (67 см длины), но в разной степени зараженных нематодами. Степень заражения возрастает от верхнего изображения к нижнему (по Ш у л ь м а н у и П е т р у ш е в с к о м у).

Снабженные шипом яйца кровяной двуустки (*Schistosomum haematobium*), проходя через стенки сосудов мочевого пузыря, ранят их, так что в моче появляется примесь крови.

Соответственно со сходством органов прикрепления, повреждения, причиняемые ленточными глистами и сосальщиками, одинаковы. На местах прикрепления глист *Triaenophorus nodulosus* к стенкам кишечника щуки получают кратерообразные углубления стенок. Еще более сильное внедрение в стенку кишки, наблюдается у *Priapocephalus* (рис. 90) и некоторых других.

Сходные повреждения кишечника получают и от паразитирования скребней. Большой частью особых видимых изменений скребни не вызывают, но при массовом заражении (*Echinorhynchus salmonis* у сига) стенки больших участков кишки покрываются глубокими вдавлениями, а на вынутых из ямок хоботках паразитов всегда имеются обрывки тканей хозяина. Всего сильнее воздействие на хозяина таких видов скребней, у которых шейка хоботка вздута в луковичу, например



Рис. 235. Массовое поражение скребнем *Pomphorhynchus laevis* кишечника усача (*Barbus jhuvati-vos*) (по Р а у-т е р у).

у *Pomphorhynchus laevis* (рис. 235), *Filicollis anatis*. Они дают глубокие выпячивания стенки кишки в полость тела. Среди нематод чаще всего причиняют повреждения формы, снабженные типами, например, *Goezia*, *Acuariidae* и др. Многие *Diocotylomata* (*Eustrongylides*) прошивают своим телом стенку желудка птиц, выдаваясь в его просвет обоими концами тела. Некоторые виды, например самки трихины, повреждают стенки кишки своим массовым проникновением в них, так что при сильной инвазии трихинами наблюдаются явления, напоминающие холеру. Человеческая аскарида изредка пробурывает стенку кишки и выходит в брюшную полость. Аналогичные повреждения могут наносить и нематоды, паразитирующие в других органах. Власоглав (рис. 206) глубоко внедряется передним концом в стенку кишки хозяина.

Очень заметные повреждения у рыб вызывают нередко паразитические рачки своими органами прикрепления. Таковы, например, *Lernaeopodidae*, у которых челюстные ножки сливаются концами и образуют мощную луковичу или звезду, которой паразит глубоко внедряется в мускулатуру хозяина.

У большинства наземных *Arthropoda* механические повреждения сочетаются с принятием паразитом пищи — вторая категория механических воздействий паразита на хозяина. Характер повреждений этого рода почти тождественен с тем, который мы только что разбирали. Так, многие *Nematodes* с развитой ротовой капсулой присасываются к стенке содержащего их органа и образуют на ней такие же волдыри, как и присоска сосальщиков (*Ancylostomum*, *Syngamus* и др.). Повреждения тут значительнее, потому что свайник, кроме того, грызет слизистую оболочку кишки своими зубами.

Повреждения при принятии пищи вызываются ротовыми органами паразита и находятся в соответствии с ними. Инфузории *Chilodon cyprini* вонзают в кожу рыбы залегающий у них в стенках глотки палочковый аппарат. *Dactylogyridae* питаются, провидимому, отчасти эпителием жабер хозяев, т. е. рыб, пиявки проделывают в коже хозяина глубокие простые или трехгранные (соответственно трем челюстям) ранки. Некоторые раки (*Lernaeosega BganckuИв*) внедряются своим головным отделом вплоть до брюшной аорты рыбы, служащей этому паразиту хозяином. *Arthropoda*, как правило, нарушают целостность покровов своими ротовыми частями при укусах, а некоторые формы идут глубже и выгрызают подкожные ходы.

Механические воздействия обыкновенно носят локальный характер.

Отнятие пищи. Для того чтобы паразит в этом отношении действовал на хозяина, необходимо, чтобы между ними была известная диспропорция в размерах, т. е. нужны паразиты очень крупных размеров. Так, например, об отнятии паразитом части пищи хозяина можно говорить по отношению к широкому лентецу, к аскаридам, когда они скопляются в

очень больших количествах (известны находки у детей до 900 штук аскарид). *Euhofhrium crassum* (рис. 236) собирается в кишке лосося в таком количестве, что вес червей в одной рыбе достигает 200 г; при весе лосося в 6 кг, вес паразитов составляет, таким образом, 3% веса хозяина. *Ligula* из полости тела карповых рыб достигает таких размеров (80 см), что вес тела червя составляет около $\frac{1}{3}$ веса тела хозяина. В таких случаях паразит путем отнятия части пищи от хозяина может вызывать у последнего общее истощение. Насколько важен этот фактор, видно из двух примеров. Н. П. Попов (in litteris) установил, что при сильных заражениях цестодами *Moniezia expansa* шестимесячные ягнята недодают в живом весе в среднем 11 кг. Эндриус, Кауфман и Девис (Andrews, Kaufmann and Davis, 1942) нашли, что количество фунтов пищи, необходимой для продуцирования ягнятами 1000-фунтов живого веса, приблизительно вдвое более велико у искусственно зараженных нематодой *Trichostrongylus colubriformis* особей, чем у ягнят, свободных от паразитов.

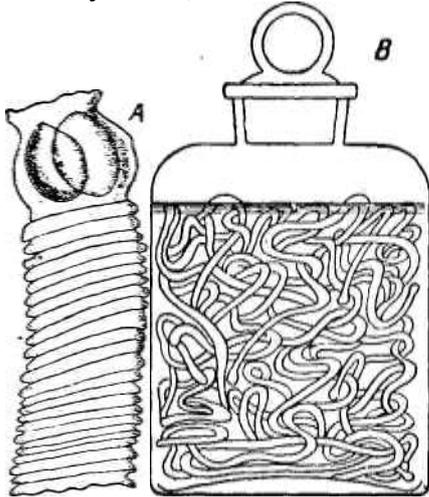


Рис. 236. А — головной конец ленточного глиста *Eubothrium crassum* из кишечника лососевых; В — банка с *Eubothrium*, собранными из одного экземпляра лосося. Уменьшено в два раза (из Догеля).

Шульман и Петрушевский (in litteris) установили, что у трески, вылавливаемой в окрестностях Либавы, наблюдается сильное заражение печени личинками нематод *Contra-coecum*. При этом сильная инвазия сопровождается чрезвычайным истощением печени, уменьшением ее в весе и понижением выхода трескового жира. Так, у трески одинаковых линейных размеров (67 см) печень при разных заражениях обнаруживает следующие изменения в весе: слабое заражение — 175 г, сильное — 15 и 5 г (см. на рис. 234 изображения этих печеней).

Обычно такое истощение имеет местный характер и особенно влияет только на некоторые органы. Паразит отнимает пищу от всего хозяина, но хозяин испытывает это истощение в одном органе, чаще всего в своей половой системе. Вот почему нередко вызывается, по терминологии Жира (Gird), паразитарная кастрация. Эта кастрация в большинстве случаев лишь частична. Грегарины в семенных мешках дождевых червей, кокцидии *Eimeria sardinae* в семенниках сельдей, инфузория *Orchitophrya stellarum* в семенниках морских звезд,

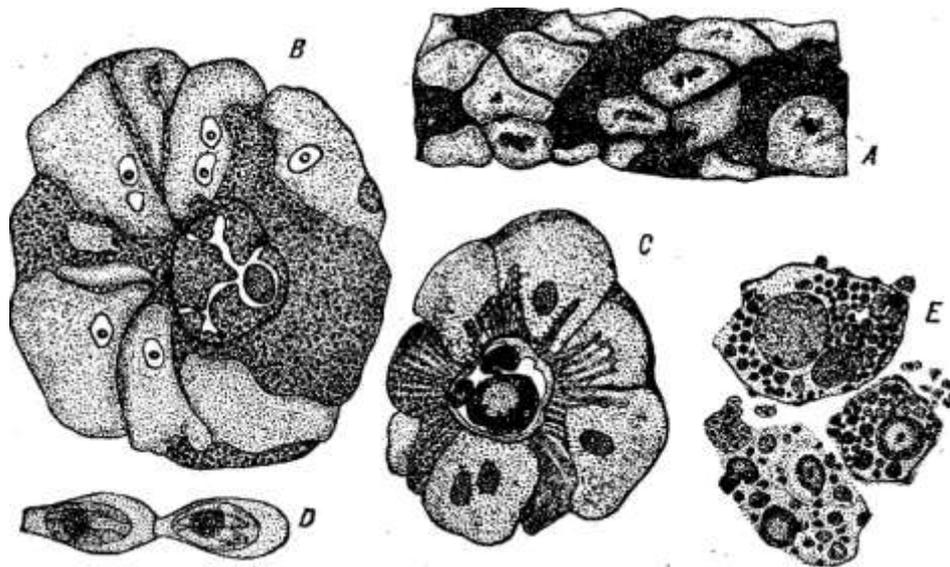


Рис. 237. Грегарина *Diplodina gonadipertha*, паразитирующая в половых железах *Cucumaria frondosa*. А — участок половой трубки *Cucumaria* с выделяющимися на ее фоне светлыми грегаринами; В и С поперечные разрезы семенника *Cucumaria* с дзядерными грегаринами, вытеснившими большую часть ткани семенника; Д — две расположенных в ряд споры *Diplodina*; Е — стадии дегенерации яиц *Cucumaria* и разрушение их амёбоцитами голотурии (по Дьяконову).

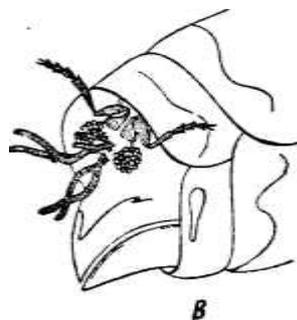
грегарина *Diplodina gonadipertha* (рис. 237) в половых железах *Cucumaria* и целый ряд других паразитов частично вытесняют и разрушают ткань половых желез, не вызывая полного нарушения половых функций. В других случаях действие паразитов может быть более сильным.

Личинки овода *Cuterebra emasculator*, поселяясь в мошонке американского бурундука *Tar-nias*, вызывают разрушение семенников. Представитель Orthoneetidae *Rhopalura ophiocomae* поселяется по соседству с гермафродитными железами *Amphiura squamata*, причем яичники останавливаются в развитии, семенники же продолжают функционировать.

Разветвленные спороцисты *Vucephalus polymorphus*, поселяясь в гонадах Unionidae, кастрируют последних.

Гораздо чаще наблюдается *непрямое* действие паразита на гонады хозяина, причем паразит находится от гонад на известном расстоянии, но тем не менее вызывает кастрацию хозяина. Чаще всего примеры подобного рода, встречаются у членистоногих.

Так, на раках-отшельниках встречается паразитический усконогий рак *Peliogaster*, а к нему присасывается равноногий рачок *Liriopsis pygmaea* (из Eucarida). В течение всего времени, пока *Liriopsis* дер-



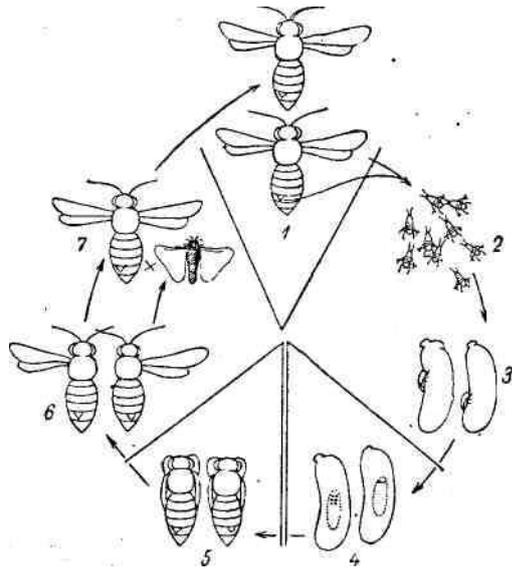


Рис. 238. *Л* — схема жизненного цикла Strepsiptera, паразитирующих в перепончатокрылых; *В* — самец *Xenos vesparum*, вылезаящий из брюшка *Polistes gallicus* на границе между двумя брюшными сегментами.

1 — пчела с самкой Strepsiptera, торчащей наружу на границе двух члеников брюшка; *2* — выползшие из самки личинки; *3* — нападение личинок Strepsiptera на личинок пчелы; *4* — эндопаразитная стадия личинок Strepsiptera в личинках пчелы и *5* — в ее куколках; *6* — вылетевшие пчелы с паразитами; *7* — паразит одних пчел остается в них и дает взрослую самку Strepsiptera, паразит других покидает хозяина в виде карликового крылатого самца Strepsiptera (по Ульриху).

жится на *Peltogaster*, яичник последнего содержит лишь дегенерирующие половые клетки.

При поражении шмелей самками нематоды *Sphaerularia Bomby* созревание яиц у шмелиных самок задерживается и ослабляется их инстинкт заботы о потомстве: зараженные шмели остаются праздными в то время года, когда нормальные самки уже ревностно занимаются сбором пыльцы и т. д.

Паразитарная кастрация может иногда сопровождаться различными внешними изменениями хозяина, как это показал сначала Пере (Perez), а потом и другие, на одиночных пчелах, зараженных насекомыми из отряда Strepsiptera (*Stylops* или *Xenos*). Подвижные личинки Strepsiptera внедряются в личинок цикад или перепончатокрылых (*Andrena*, *Polistes*, *Sphex*, *Odynerus* и многих других,) и проделывают в них весь метаморфоз (рис. 238), причем не вызывают смерти хозяина, но испытывают превращение параллельно с его развитием. Когда личинка перепончатокрылого превращается в куколку, личинка паразита выставляет передний конец своего тела между двумя соседними брюшными сегментами хозяина и остается в таком положении до окончания метаморфоза. Вскоре после окрыления хозяина самцы паразитов выходят наружу в виде очень мелких и чрезвычайно подвижных летучих насекомых. Женские личинки Strepsiptera испытывают мало изменений, так как самка Strepsiptera имеет вид неподвижного, личинкообразного мешка, внутри которого развивается громадное число личинок. Вследствие этого на-

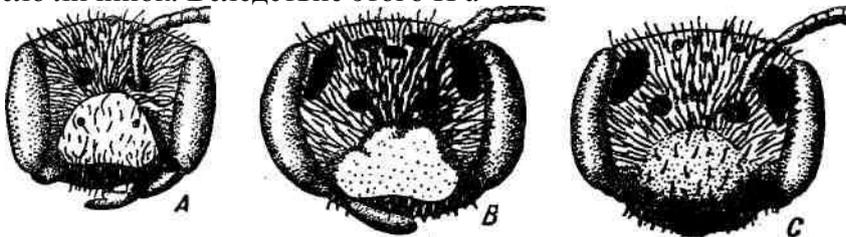


Рис. 239. Головы нормальных самца (*A*) и самки (*C*) пчелы *Andrem solidaginis* и голова стилопированного самца (*B*) (по Сольт).

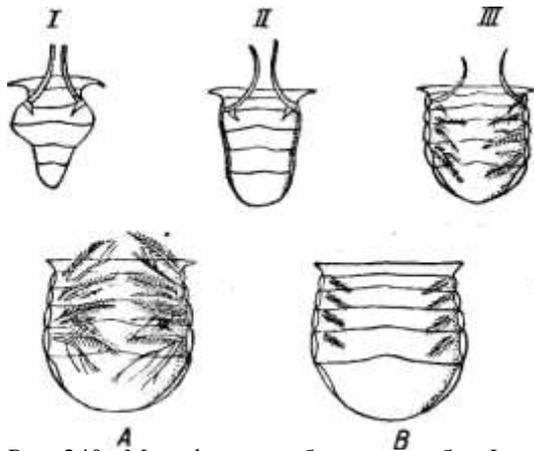


Рис. 240. Модификация брюшка крабов *Inachus mauritanicus* под влиянием паразитирования в них *Sacculina*.

I и A — нормальные самец и самка; II—III и B — самцы и самка, зараженные паразитом (по Смит у).

С о н о в полагает, что размножение самки близко напоминает педогенез. В одном хозяине встречается иногда до 15, но чаще всего!—2 паразита. Некоторые из поражаемых перепончатокрылых не показывают никаких внешних изменений. Напротив, зараженные *Strepsiptera* особи *Andrena* испытывают такие изменения, что их называют *эстилопированными* (от названия рода *Stylops*). При этом модификации самцов и самок хозяина, в общем, сводятся к изменению в сторону противоположного пола, вследствие чего эстилопированные особи принимают по внешнему виду до известной степени характер интерсексов (рис. 239). У самок *Andrena* наблюдается некоторая редукция аппаратов для собирания пыльцы, потеря анальной бахромы, приобретение угловатых щек (характерных для самца), появление желтого цвета на головном щитке, редукция жала и ядовитого аппарата. У самца появляются длинные щетинки, характерные для самки, задние лапки расширяются, образуя зачаточный аппарат для собирания пыльцы, угловатость щек сглаживается, головной щиток развивает черную окраску, вокруг порошицы развивается бахрома, совокупительный аппарат уменьшается в размерах. Получается как бы известный обмен признаками между обоими полами. Эстилопированные самки *Andrena* становятся менее активны и не собирают пыльцы.

Наиболее всесторонне изучено кастрирующее действие *Sacculina* на крабов *Carcinus* и *Inachus*, у которых прежде всего изменяется под влиянием паразитов весь обмен веществ. У самок *Carcinus* кровь нормально бесцветна, но во время созревания яичников кровь желтеет и содержит до 0,2% жира, а также тетронэритрин и лютеин. У самцов кровь бесцветна и содержит всего 0,06% жира. Содержание жира в печени варьирует от 4 до 12%, причем больше всего жира у самок с созревшими яичниками.

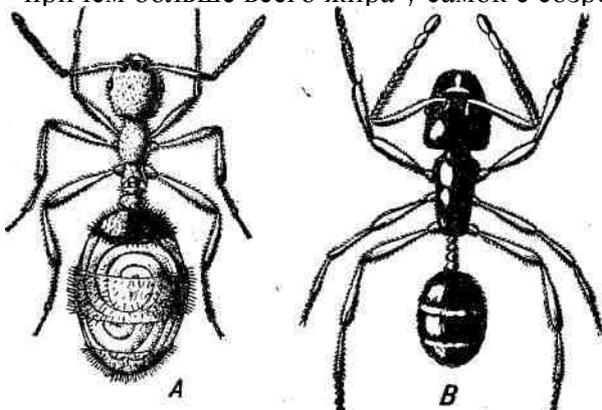


Рис. 241. A — мермитэргат *Pheidole commutata* — со свернувшимся в клубок *Mermis* внутри брюшка и типичный рабочий муравей (B) того же вида (из И м с а).

Так дело обстоит у нормальных особей. У крабов обоих полов, зараженных *Sacculina*, очень много жира в печени, а кровь даже у самцов близка по содержанию жира к таковой половозрелых самок. Следовательно, паразитирующая на крабах *Sacculina* поворачивает обмен веществ хозяина в сторону женского, оказывая на животное такое же действие, как созревающий яичник. Подобно яичнику паразит отводит в свою сторону приток питательных веществ, так что К е й л и н (К e i l i n) говорит в данном случае о пищевой девиации. Это изменение обмена веществ отражается и на внешней морфологии крабов, особенно у *Inachus*. Строение самок, обладающих широким брюшком с пятью парами двуветвистых волосатых ножек, не меняется, но самцы подвергаются удивительному изменению (рис. 240). Нормальные самцы *Inachus* имеют сильно суженное брюшко с одной только парой палочковидных копулятивных конечностей на первом брюшном сегменте. У

зараженных саккулиной самцов имеются все градации перехода к строению брюшка, характерному для самки. Копулятивные ножки уменьшаются, а на прочих сегментах брюшка вырастают двуветвистые перистые ножки; иногда превращение становится столь полным, что различить пол животного удается лишь при вскрытии. Изменения сказываются и на некоторых других признаках, как например, на клешнях, которые у нормальных самцов бывают значительно более мощными. Даже после отпадения саккулины Смит (Smith) находил при реконструкции гонады самца в его половой железе молодые овоциты, что показывает, какой сильной перестройке подвергалась гонада во время паразитирования саккулины. Те же явления, но в более слабой степени наблюдаются и у раков-отшельников, на которых паразитирует *Peltogaster*.

Можно привести еще целый ряд примеров кастрирующего действия паразитов на хозяина. Таковы, например, веслоногие рачки *Perodcrma cylindrieum*, кастрирующие сардинки, или рачки *Ehterocola* из кишечника асцидий.

Является вопрос, чем вызывается изменение хозяина в сторону другого пола, или известная его интерсексуальность, под влиянием паразита. Ответить на этот вопрос трудно; некоторые данные говорят за то, что такие изменения могут иногда происходить и без кастрации гонад хозяина. В насекомых *Thelia bimaculota* (Номоптера Membracidae) паразитируют личинки наездника *Aphelofus theliae*. Под влиянием паразитов *Thelia* большей частью кастрируются и приобретают интерсексуальные признаки. Зараженные самцы, достигая взрослого состояния, принимают некоторые черты самки: увеличение в размерах, распределение брюшных шипов, форма брюшных сегментов, уменьшение мужского полового аппарата. Самка изменяется меньше, испытывая лишь уменьшение частей своего полового аппарата. Однако в одном случае Корнгаузер (Kornhauser) наблюдал, что «афелопизированный» и сильно измененный в женском направлении самец содержал семенники нормальной величины с большим количеством спермиев, т. е. в данном частном случае внешняя интерсексуальность не зависела от кастрации самих гонад.

Нечто аналогичное интерсексам ранее рассмотренных форм представляют собой «интеркасты» известных видов муравьев, возникающие под влиянием паразитирования в них нематод *Mermis*. Они обнаруживают смесь признаков не двух разных полов, но различных каст этих общественных насекомых. У этих интеркастов получается смешение признаков половозрелых самок и рабочих, т. е. самок бесплодных.

Среди интеркастов можно различать *мермитогин* и *мермитэргат* (рис. 241). Мермитогинами называются плодущие самки, зараженные *Mermis*. Они очень похожи на нормальных цариц, но обладают редуцированными крыльями, а голова и грудь их меньше нормы. Их жировое тело не содержит жира, а яичники их недоразвиты. Инстинкты их тоже несколько изменены, так как мермитогины очень активны и выполняют некоторые работы, свойственные рабочим. Уилер (Wheeler) полагает, что они происходят из личинок, которые должны были дать половозрелых самок.

Мермитэргаты — рабочие, измененные под влиянием *Mermis*. Они крупнее нормальных рабочих, могут развивать лобные глазки, имеющиеся, как правило, лишь у половозрелых самок, обладают окраской, напоминающей цариц и т. д.

Недавно (Gossald, 1932, 1938) обнаружены и модификации самцов муравьев под влиянием заражения мермитидами, причем нередко заражение сказывается не только в разбухании брюшка, но и в значительном укорочении крыльев (у *Lasius flavus*).

Видоизмененные под воздействием *Mermis* особи встречаются у *Lasius*, *Pheidole*, *Myrmica*, *Camponotus* и других муравьев. Провидимому, вначале личинки муравьев недифференцированы и развиваются затем в сторону той или другой касты, в зависимости от количества доставляемой им пищи. Паразит вызывает у личинок нарушение обмена веществ, а разные степени изменений зависят от того момента, когда *Mermis* проникает в личинку. Чем раньше происходит проникновение, тем более значительны претерпеваемые муравьем изменения.

Итак, мы видим, что отнятие пищи паразитом нередко оказывает мощное воздействие на хозяина.

Химическое воздействие паразита на хозяина. Известно, что многие продукты обмена веществ, накапливаясь в организме, могут оказывать на него отравляющее действие: Это видно хотя бы из тех явлений отравления (уремия), которые вызываются у человека задержкой в выделении мочи. Между тем, у эндопаразитов все продукты и отбросы их жизнедеятельности поступают в тело хозяина. Эти вещества естественно могут быть восприняты организмом хозяина и произвести на него вредное действие. Эктопаразиты, питающиеся кровью хозяина, очень часто выделяют в кровь секрет своих слюнных желез, нередко обладающий более или менее ядовитыми свойствами.

Этому вопросу посвящена серия экспериментальных работ Павловского и Штейна по сравнительному изучению влияния на покровы человека укуса (т. е. слюны) таких эктопаразитов, как многие клещи, вши, блохи, некоторые комары, москиты, слепни и др. Выявлена своеобразная закономерность специфических реакций кожных покровов человека на первичное поступление токсических начал слюны различных наружных паразитов в его организм. В одних случаях реакция ограничивается лишь появлением воспалительного пятна, в других на месте укуса или экспериментального введения действующих начал развиваются папулы, везикулы и др. Для укуса клещей некоторых видов рода *Ornithodoros* весьма характерно полное отсутствие каких-либо субъективных болезненных ощущений хозяином, в то время как на месте укуса развивается резко выраженная

местная реакция. Таким образом, наличие биохимического действия паразитов на хозяина не подлежит сомнению.

По физиологическому их значению можно различать два сорта веществ, выделяемых паразитами. Во-первых, внутренними паразитами выделяются особые ферменты, которые мешают ферментам хозяина или его фагоцитам влиять на паразита. Действием этих антиферментов объясняется то обстоятельство, что, например, кишечные паразиты не перевариваются пищеварительными соками хозяина, а полостные не поддаются нападению фагоцитов. Антиферменты могут оказывать известное воздействие на хозяина.

Кроме того, многие паразиты выделяют в окружающую их среду особые ядовитые вещества — *токсины* и *антигены*. Выделением токсинов объясняется то частое при паразитических инвазиях явление, когда паразит оказывает на хозяина не местное, а общее болезнетворное влияние. Выделяемые паразитом токсины попадают в кровь хозяина и распространяются по всему телу последнего, действуя на весь организм. Наконец, выделения слюнных желез эктопаразитов обычно имеют отношение к лучшему усвоению ими пищи, но, вместе с тем, нередко оказываются вредоносными для хозяина.

Что касается антиферментов, то Вейнланд (Weinland) экстрагировал из *Ascaris* вещества, которые делают для этих червей безвредными пищеварительные ферменты хозяина. Гораздо более обширные сведения имеются о токсинах паразитов. Трипанозомы выделяют токсин, растворяющий красные кровяные тельца хозяина. Ряд авторов добывал из трипанозом особый *трипанотоксин*, который при инъекции мышам убивал их при явлениях поноса, нарушении дыхания и конвульсий (*Trypanosoma lewisi*, *T. equiperdum*).

Целый ряд цестод (*Diphyllobothrium Illum*, *Taenia solium*, *T. saginata*) могут иногда вызывать у хозяина, т. е. человека, смертельную глистную анемию. При этом у инвазированного человека меняется картина крови: уменьшается число эритроцитов, появляются дегенеративные и регенеративные формы последних, наступает уменьшение числа лейкоцитов и эозинофилия. Инъекция вытяжек из этих цестод вызывает эозинофилию, а в более сильных дозах — смерть у кролика.

Полостная жидкость *Ascaris* оказывает сильное раздражающее действие на слизистые оболочки человека, лошади и др. Еще более сильное воздействие получается при впрыскивании этой жидкости под кожу. Так, у собак при впрыскивании 8—10 см на 1 кг веса наблюдается усталость, рвота, пониженное кровяное давление, удушье, паралич задних конечностей и даже смерть.

Особого внимания заслуживает *Ancylostomum duodenale*, вызывающий «шахтенную болезнь», или «египетскую бледную немочь». Заболевание этим глистом выражается в поносе, рвоте, головокружении и в сильной анемии, причем число эритроцитов уменьшается иногда почти в десять раз по сравнению с нормой. Все эти симптомы зависят от гемотоксина, который выделяется шейными железами свайника в кровь человека. В присутствии шейных желез эритроциты под стеклом растворяются.

Для членистоногих тоже известно выделение токсинов, например для личинок кожного овода (*Hypoderma*). В Дании известно заболевание коров, которое называют розовой лихорадкой. Весной у животных распухают и отекают веки, морда, губы, вымя. Бродерсен (Brodersen) поставил эту болезнь в связь с выдавливанием личинок овода из кожи коров, которое производится в Дании весной, а Иенсен (Jensen) проверил это предположение инъекцией телят вытяжки из личинок *Hypoderma*. Уже через полчаса после инъекции у телят обнаружались все признаки розовой лихорадки.

Впрочем, здесь острота реакции зависит, невидимому, не столько от особой токсичности вытяжки из личинок, сколько от особо чувствительного, или анафилактического, по отношению к этой вытяжке, состояния, в которое приходят зараженные личинками кожного овода особи скота.

Что в теле паразитических червей содержатся сильно действующие токсины доказано опытами фармакологических и гистопатологических исследований (Ситонин и др.). Из советской литературы в качестве ярких иллюстративных примеров можно указать на исследования над влиянием экстрактов ленточных червей на изолированные органы. Разведение экстракта из лентеца широкого до 1:100 000 000 вызывает угнетение работы изолированного сердца (Е. Павловский с сотр., 1935). Этот же экстракт в меньшем разведении действует угнетающе на моторную функцию кишечника, являясь для последнего мышечным ядом (Талызин, 1936).

Интересные результаты опытов над общим действием экспериментальной хронической аскаридной интоксикации *peros* у морских свинок получены в лаборатории Павловского С. Алфеевой (1939). Установлены ожирение подкожной клетчатки передней части туловища и щитовидной железы, кровоизлияния в мозговых оболочках, нарушение сперматогенеза, почти полное исчезновение живчиков, уменьшение плодовитости и др. Поражение глистными токсинами эндокринной системы нарушает корреляцию органов и может дать начало заболеванию до сих пор неизвестной этиологии (лейкемия, эндокринное ожирение, бесплодие).

Ядовитость секретов многих эктопаразитов совершенно несомненна. Секрет слюнных желез медицинской пиявки, хотя и не ядовит, но обладает антикоагулирующими свойствами (*гирудин*). Укус *Ixodes ricinus* или инъекция его вытяжки ведут к образованию красной папулы с отеком кожи и воспалительным инфильтратом. У некоторых видов клещей укусы очень болезненны.

Среди клещей группы *Heterostignata* несомненное явление отравления вызывает у человека *Pediculoides ventricus* (рис. 208), паразитирующий на личинках некоторых амбарных вредителей (*Tinea granella*, *Calandra granaria* и др.). При спянке на зараженном субстрате (рогоже и т. п.) эти клещики переходят на человека и вызывают своими укусами сильный зуд, крапивную лихорадку, а в тяжелых случаях даже настоящую лихорадку и боли в суставах.

Среди насекомых ядовитыми свойствами обладает секрет бобовидных (но не подковообразных) слюнных желез вшей (*Pediculus*). Через 8—10 час. после инъекции эмульсии из бобовидных желез вшей на месте впрыскивания начинается сильный зуд и появляется маленькая папула синеватого цвета, держащаяся до 4 дней. Если эмульсию предварительно прокипятить, то эффекта не получается (Павловский и Штейн, 1923).

У постельного клопа слюнные железы содержат как ядовитое вещество, так и антикоагулин. Секрет слюнных желез блох действует в том же роде, как у вшей, но несколько слабее. Такие же ядовитые секреты обнаруживаются в слюнных железах комаров, москитов, мошек. Особенно это выражено у *Simulium columbazense*, укусы которого вызывают образование припухлостей, отеков. При массовых укусах скота этой мошкой самочувствие искусанного животного ухудшается, пульс ускоряется, наступает удушье, а иногда и смерть (на 6—7-й день).

В некоторых случаях паразитические инвазии приводят к совершенно неожиданным последствиям, а именно к образованию на местах локализации паразитов раковых опухолей. Имеется ли в данных случаях известное отравление и, в результате, изменение метаболизма хозяина, или же здесь действует чисто механическое раздражение со стороны паразитов — сказать трудно. Но неоспоримо, что в некоторых случаях опухоли, вызванные паразитами, имеют тенденцию становиться злокачественными. Таковы опухоли, содержащие глист. Нематода *Gongylonema neoplasticum* забирается под слизистую оболочку пищевода и желудка крыс. Сначала паразит вызывает простое воспаление, за которым часто (но не всегда) следует типичный рак с образованием метастазов. Рак продолжает развиваться даже после удаления *Gongylonema*. Очевидно, паразит действует здесь таким же раздражающим образом, как некоторые искусственные агенты (смазывание дегтем, действие радия, мышьяка), и приводит к канцеризации некоторых клеток, что уже дальше дает толчок к самостоятельному развитию раковой ткани. Те же свойства приписываются *Hepaticola gastrica* грызунов из слизистой оболочки желудка. Рак мочевого пузыря особенно часто возникает у людей, страдающих заражением кровяной двуусткой, яйца которой раздражают стенки мочевого пузыря.

Цистицерки *Taenia taeniaeformis* вызывают у грызунов злокачественные опухоли с метастазами (рис. 242), что доказано и экспериментальным путем.

Паразиты как переносчики других паразитарных заболеваний. Эктопаразиты, питающиеся кровью своих хозяев, нередко являются передатчиками других паразитарных заболеваний, занося в ранку, производимую своим укусом, инфекционные стадии различных микроскопических паразитов. Достаточно вспомнить передачу малярии комарами *Anopheles*, пироплазмозов клещами *Ixodidae*, кокцидиозов ящериц клещами *Gamasidae*, трипанозомозов различными *Diptera* клопами, а также пиявками и т. д. Иногда таким же способом переносятся и многоклеточные паразиты, а именно микрофилярии нематод.

Так, например, микрофилярии нитчатки Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*) накапливаются в крови больного человека и ночью находятся, главным образом, в периферической крови. Когда ночью комары *Culex*, *Aedes*, *Anopheles* сосут кровь человека, то, вместе с кровью, они проглатывают микрофилярии, которые пролезают через стенку желудка в полость тела комара. Там личинки нитчатки несколько подрастают и часть их залегает в основании колющего хоботка. При укусе зараженными комарами человека микрофилярии выходят из хоботка, вбуравливаются активно в кожу и попадают в лимфатические сосуды, внутри которых достигают половой зрелости, вызывая при сильных инвазиях слоновую болезнь. Передача через кровососущих насекомых отмечена и для целого ряда других филярий.

Из новинок советской литературы по переносчикам следует упомянуть установление роли различных видов клещей рода *Ornithodoros* в передаче спирохет

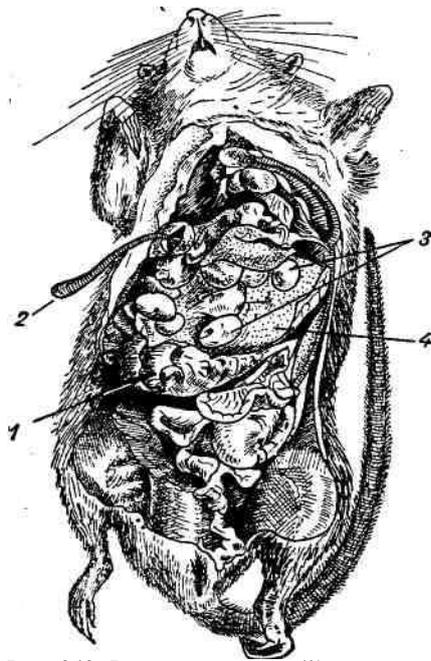


Рис. 242. Раковая опухоль (1) в печени (4) крысы, зараженной личинками *Taenia taeniae formis*, образующими в печени цисты (3); 2—наполовину вынутая из цисты личинка *Taenia* (по Б р у м п т у).

клещевого возвратного тифа (Павловский, Латышев, Москвин); установление роли *Dermacentor nuttali* и *Uaemaphysalis concinna* в качестве переносчика новой формы клещевого сыпного тифа (С. Петрова и Кронтовская); многочисленные работы по передаче блохами чумы (Иоффе с сотр. и др.); работы по многочисленным переносчикам туляремии (Олсуфьев с сотр. и др.); открытие клещевого вируса таежного энцефалита (Рыжов и Скрынник); выяснение роли клещей *Ixodes pagsulcatus* (Чумаков и Гладких; Сердюкова и Шубладзе), *Dermacentor silvarum* (Скрынник и Рыжов) в *Haemaphysalis concinna* (Козлова и Соловьев) в передаче и хранении вируса весенне-летнего энцефалита; установление возможности передачи москитом *Phlebotomies papatasi* фильтрующегося вируса лихорадки папатачи трансвариальным путем через второе, т. е. внучатное свое поколение (Петрищева и Алымов); выяснение новых деталей передачи слепнями сибирской язвы (Олсуфьев и Лелеп, Змеев и др.). Большая часть упомянутых работ выполнена школой Павловского.

Паразиты как косвенная причина других инфекций. Мы уже знаем, что многие наружные и кишечные паразиты производят своими ротовыми или прикрепительными органами мелкие поранения на теле хозяина. Эти поранения и являются воротами инфекции для заболеваний, не имеющих ничего общего с данными паразитами. Очень сильные изъязвления кишечного тракта могут вызвать также простейшие: *Entamoeba*, *Balantidium*, кокцидии. Николеевский (1944) описывает своеобразный путь проникновения инфекции (открытие «ворот инфекции»), осуществляемый инфузориями из рубца северного оленя при известных условиях ненормального его питания в летнюю жару, когда, с одной стороны, подкисляется содержимое рубца и живые инфузории уходят из его просвета, внедряясь в стенку рубца и попадая в кровь. С другой стороны, нарушается сокоотделение в сычуге (возникает ахилия) и инфузории проскакивают в кишечник, но, не находя там благоприятных условий существования, внедряются в стенку кишечника и тоже разносятся кровью по всему организму. В обоих случаях они могут захватывать с собой болезнетворных микробов, которые, могут образовывать воспалительные очаги в различных местах тела оленя (отмечены такие воспаления, некробациллезы, в ногах, в легких и в других органах). С внедрением в слизистую оболочку червеобразного отростка власоглава и, особенно, остриц, связывают некоторые случаи бациллярного воспаления этого отростка (аппендицит). На коже рыб, поврежденной сосальщиками, успешно поселяются плесневые грибки; через ранки, причиняемые рыбам карповой вошью, в кровь рыб могут проникать различные бактерии. Таким образом, легкое местное повреждение может стать местом внедрения в организм бактериальной инфекции и, следовательно, быть источником опасного и даже смертельного заболевания.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ХОЗЯИНА НА ПАРАЗИТА.

ИММУНИТЕТ

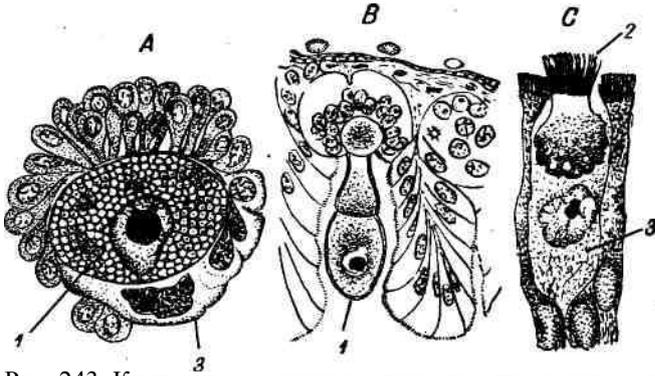


Рис. 243. Клеточные реакции хозяина по отношению к грегари-нам и кокцидиям.

А — *Caryotropha mesnili* внутри гигантской клетки хозяина; вокруг более или менее измененные сперматогонии хозяина; В — *Clepsidrina daovini*, вызывающая своим эпимеритом образование синцития в эпителии кишки хозяина; С — грегарина *Sty-*

lorhynchus longicollis, вызывающая своим эпимеритом (2) гипертрофию кишечной клетки хозяина.

1 — паразит; 2 — эпимерит *Stylorhynchus*; 3 — гипертрофированная клетка хозяина (из Коллери).

Вполне естественно, что при тех разносторонних «агрессивных» воздействиях паразитов на хозяина, которые имеют место, организм хозяина не остается индифферентным к паразитам и дает на них ответные реакции. Часть этих реакций не поддается точному определению в смысле их биологического значения, другие реакции имеют определенную защитную функцию. Для удобства описания эти реакции можно разделить на *клеточные, тканевые и гуморальные*.

Клеточные реакции. Очень частым ответом на внедрение паразитов, в особенности мелких, протозойного характера, является гипертрофия одной или нескольких прилежащих клеток хозяина. Причины паразитарной гипертрофии, вероятно, многообразны: механические; химические, но главная причина — это функциональное изменение инвазированной клетки. Она всасывает питательные вещества не только на свою долю, но и на долю паразита — активация клеточного обмена веществ приводит к гигантизму зараженной клетки.

В качестве примеров достаточно указать хотя бы кокцидию *Caryotropha mesnili*, паразитирующую в сперматогониях полихеты *Polynnia*, и на ряд грегаринов. *Caryotropha* (рис. 243) вызывает гипертрофию клетки, в которой развивается, а также сильные изменения в соседних сперматогониях. Грегарина *Clepsidrina davini*, прикрепляясь эпимеритом к стенке кишки хозяина, приводит к слиянию в синцитий кишечных клеток, которые соприкасаются с эпимеритом; другая грегарина, *Stylorhynchus*, прикрепляется к одной, кишечной клетке, которая сильно гипертрофируется. Вокруг паразитирующих в субмукозе задней кишки Cephalopoda кокцидий *Aggregata* дифференцируются особые гигантские клетки, обособляющие паразита от окружающей ткани (рис. 244).

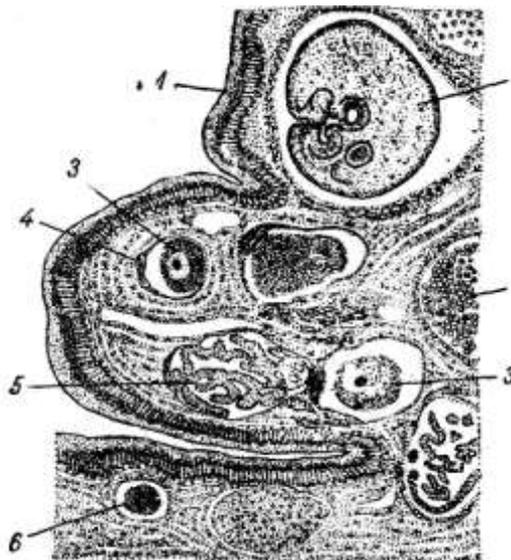


Рис. 244. *Aggregate ebrthi* в стенках прямой кишки каракатицы (*Sepia*).

1—кишечный эпителий; 2—личинка цестоды *Coral-liobothrium*, не вызывающая со стороны тканей хозяина защитной реакции; 3—макрогаметоцит *Aggregate*; 4—ядро гигантской клетки, дифференцировавшейся вокруг паразита; 5—образование спор в ооцисте *Aggregate*; 6—микрогаметоцит; 7—ооциста со спорами *Aggregate* (по Б р у м п т у).

Переход к тканевым реакциям составляет отношение морского ежа *Echino-cardium cordatum* к паразитирующим в его полости тела грегариам *Lithocystis schneideri*. Вегетативные, подвижные стадии грегариин не вызывают никаких реакций со стороны тканей хозяина. Но, как только грегарины соединяются попарно и инцистируются, 2 переходя к половому размножению, они окружаются сплошной массой оседающих на цисте лейкоцитов. Эти лейкоциты сливаются в общий синцитий и образуют торчащие наружу волосковидные отростки (рис. 245).

Тканевая реакция чаще всего заключается в образовании вокруг паразита соединительнотканной капсулы, которая более или менее изолирует паразита от окружающих тканей. Образование подобных капсул является правилом для большинства покоящихся стадий паразитов, проводимых ими в промежуточных хозяевах: адолескарии сосальщиков, личинки нематод, скребней. Обыкновенно вокруг проникшего в известную ткань или орган паразита происходит воспаление, расширение сосудов, экссудат, накопление лейкоцитов. Затем размножаются элементы соединительной ткани — фибробласты. Далее процесс может идти в двояком направлении. В одних случаях (желваки с личинками кожного овода) воспаление усиливается, происходит некроз тканей и лейкоцитов, образование гноя. Гораздо чаще происходит образование соединительно-

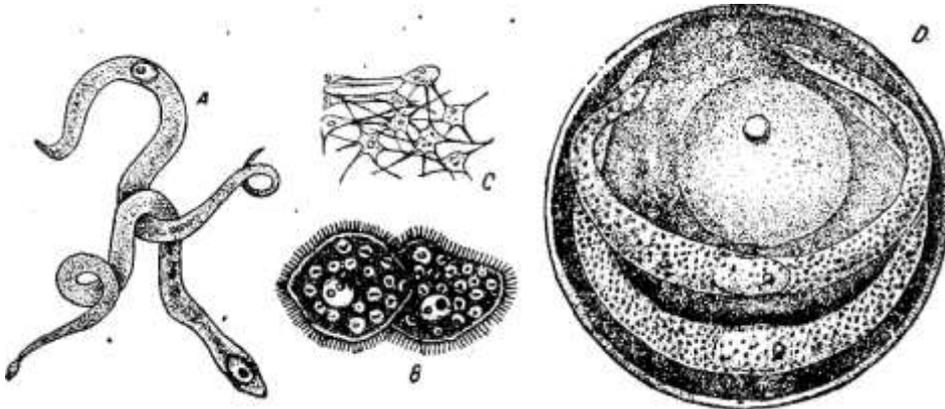


Рис. 245. A, B, C — *Lithocystis schneideri* (A—две свободных грегарины в полости жидкости морского ежа; B — начальная стадия инцистирования двух грегариин, уже покрытых пленкой из фагоцитов; C — некоторые из фагоцитов, образующих пленку, при большем увеличении); D — яйцо червя *Thalassemia* с ядром и двумя червеобразными кйкцидиями внутри (по Л е ж е).

тканной капсулы, в стенках которой иногда (*Trichinella*) отлагаются соли извести. Образование вокруг паразита капсулы не мешает его жизни и даже росту.

Впрочем, при длительном пребывании внутри капсулы паразиты нередко в конце концов погибают, как это наблюдается на плероцеркоидах *Diphyllbothrium latum* в полости тела щуки. Капсулы образуются в каких угодно органах, ибо соединительная ткань имеется повсюду.

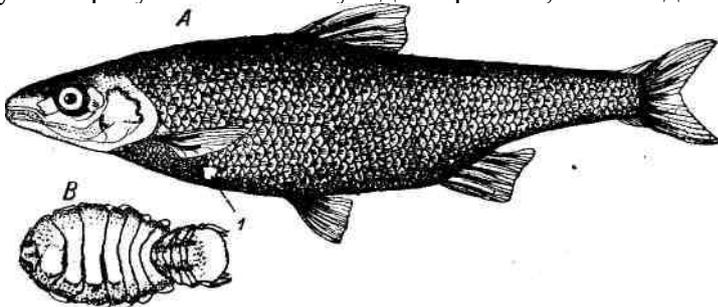


Рис. 246. A — амурская рыба *Leuiscm waleebtt* с равноногим паразитическим рачком *Livoneca amurensis* (1), торчащим из глубокого кожного впячивания под грудным плавником; B — самка *Livoneca*, вынутая из впячивания (по А х м е р о в у).

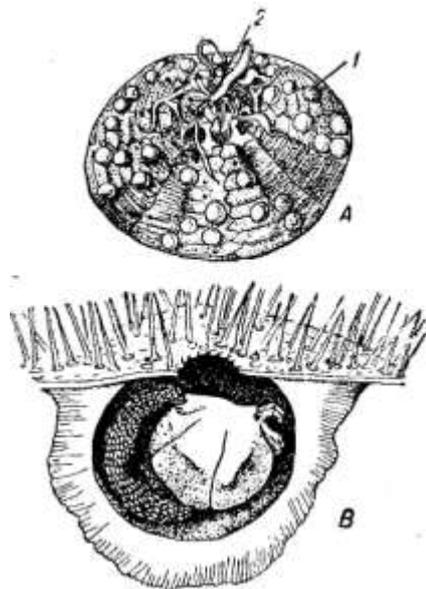


Рис. 247. А — участок папныря морского ежа *Phormosoma uranus* (вид изнутри) с Аристотелевым фонарем (2) и многочисленными шаровидными галлами (1) рачка *Pionodesmotes phormosomae*; В — внутренность отдельного галла с самкой рачка *Pionodesmotes* (по Б о н н ь е).

Особый тип реакции тканей хозяина на паразита представляет образование вокруг активных стадий паразита особых разрастаний, напоминающих галлы, вызываемые насекомыми на растениях. У животных подобные образования получают название *тилацувий* (термин Ж и а р а), или *зооцецидий*. На месте локализации паразита ткань хозяина образует вокруг последнего большое вздутие или разрастание, полое внутри; в полости помещается паразит. От опухолей или капсул зооцецидии отличаются постоянством формы и некоторыми особенностями строения, придающими образованию известную полярность.

Чаще всего зооцецидии вызываются некоторыми эктопаразитами. Оседая на поверхности тела хозяина, они заставляют эту поверхность податься вглубь, образовать глубокое впячивание, карман, сообщающийся с внешней средой более или менее узким отверстием. Это впячивание и есть зооцецидия. Очень хороший пример таких отношений дает равноногий рачок из семейства Cymothoidae, *Livoneca amurensis*, паразитирующий на некоторых карповых рыбах р. Амура. Другие представители Cymothoidae живут в качестве типичных эктопаразитов на жабрах или на коже многих морских рыб. Л. язмтш'8 (рис. 246) прикрепляется к телу рыбы на уровне грудных плавников и вызывает образование глубокого, тонкостенного впячивания, далеко вдающегося в полость тела. Внутри впячивания обыкновенно помещаются самец и самка паразита, причем самка (до 3 см длины) настолько раздувается от переполняющих ее яиц, что уже не может покинуть зооцецидии через узкое отверстие впячивания. Аналогичную картину дают равноногие рачки Voregidae, поселяющиеся в жаберной полости десятиногих раков. Бесформенное тело паразита вдается в полость тела хозяина, но на самом деле повсюду отделено от нее тонкой стенкой карманообразного зооцецидия. Веслоногий рачок *Pionodesmotes phormosomae* (рис. 247) производит подобие настоящих галлов на мягкотелом морском еже *Phormosoma*. Вокруг *Pionodesmotes* образуется вдающееся в полость тела ежа толстостенное шаровидное впячивание, в стенках которого откладывается большое количество углекислой извести: получается шаровидный галл. Входное отверстие этого зооцецидия так узко, что сидящая внутри крупная самка *Pionodesmotes* является замурованной в нем. Подобным же образом копепода *Astrochordeuma* живет в офиуре *Astrocharis gracilis* (рис. 248).

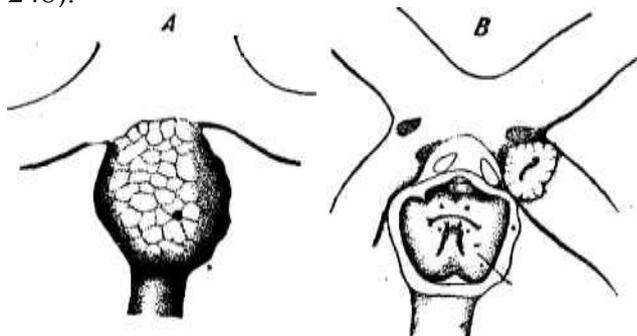


Рис. 248. Веслоногий рачок *Astrochordeuma, appendiculosum*, образующий галл (А) в лучах офиуры *Astrocharis gracilis*; в В — виден вскрытый галл с паразитом внутри (по С т е ф е н с е н у и М о р т е н с е н у).

Личинки некоторых мух тахин (Tachinidae), внедряющиеся в тело насекомых, образуют на теле последних глубокое впячивание, в котором личинка прodelывает первые линьки, будучи обращена дыхальцами к выходу из впячивания. Зооцецидии образуются и некоторыми из брюхоногих моллюсков, паразитирующими в иглокожих. Таков *Megadenus arrhynchus*, паразитирующий в стенке тела звезды *Antedonoides rugulosus*; вокруг паразита стенка тела сильно утолщается за счет увеличения скелетных пластинок. Еще оригинальнее *Megadenus*, делающий большие галлы в иглах одного морского ежа; вздутие только узким отверстием сообщается с внешним миром, а внутри впячивания сидят самец и самка *Megadenus*.

Наконец, очень многие представители Myzostomida образуют на пиннулах или на руках морских лилий камеры с утолщенными стенками, сообщающиеся с внешней средой узким каналом. Интересно, что по наличию таких зооцецидиев на ископаемых Crinoidea юрского периода можно уверенно говорить о существовании Myzostomida по меньшей мере с юрского периода.

Приведенные многочисленные примеры показывают одну любопытную черту: целый ряд паразитов из различных групп животного царства образует зооцецидии на представителях одного типа, а именно на иглокожих. Поэтому мы можем говорить, что у разных хозяев имеется в разной степени выраженная предрасположенность к образованию зооцецидиев. С другой стороны, приведенные случаи говорят, что формирование зооцецидиев не есть специфическая черта определенных паразитов, но скорее специфический ответ определенных хозяев на раздражение какими угодно паразитами.

Несколько реже зооцецидии возникают под влиянием эндопаразитов. Так, трематоды *Balfouria monogata* (рис. 249) из кишечника марабу образуют шаровидные выпячивания стенки кишки, сообщающиеся с кишечником лишь тонкой порой; внутри выпячивания помещается всегда парочка паразитов. Аналогичные дивертикулы в кишке грызунов образуют нематоды *Heligmosomoides*, а нематода *Filarioides bronchialis* — в бронхах хорьков.

Залзающие внутрь гастральной полости колониальных гидроидов личинки некоторых Pantopoda, например *Phoxichilidium*, разрастаясь, вызывают в местах своей локализации сильные вздутия ствола колонии.

О причинах образования зооцецидиев мы еще плохо осведомлены, но, судя по аналогии с растительными галлами, они являются результатом реакции тканей хозяина на химические и механические раздражения со стороны паразита. Наряду с зооцецидиями можно упомянуть о жемчуге, как результате воздействия некоторых паразитических червей на мантию Lamellibranchia. У целого ряда пластинчатожаберных моллюсков мелкие личинки глист, проникающие

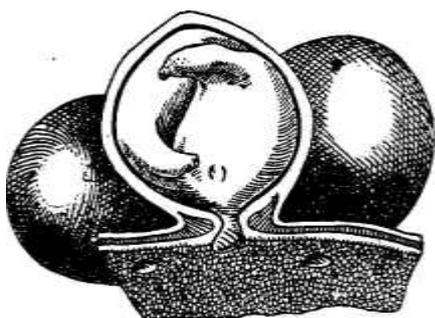


Рис. 249. Сосальщнки *Balfouria monogata*, лежащие попарно в цисте кишки *Leptoptilus emmenifer* (из Кюкенталя),

в промежутке между наружным слоем эпителия мантии и створками раковины, окружаются отложениями перламутра и замуровываются в блестящий перламутровый шарик. В большинстве случаев, например у *Mytilus* и других, слой перламутра, окружающий паразита, очень тонкий и прозрачный; однако, у некоторых морских пластинчатожаберных, например *Meteagrina*, личинка паразита окружается многочисленными концентрическими слоями перламутра так, что на месте инкапсулированной личинки получается настоящая жемчужина. Личинка, давшая толчок к образованию жемчужины, в конце концов погибает и рассасывается, так что на месте ее остается неразличимое центральное зерно. Жемчужины образуются вокруг метацеркарий трематод, а также вокруг личинок некоторых ленточных глист: Tetrarhynchidae, *Tylocephalum margaritifera*. Взрослый *Tylocephalum* живет в кишечнике скатов, которые в значительной степени питаются моллюсками. Таким образом, моллюски служат в данном случае промежуточными хозяевами для глист. В свое время полагали, что личинки паразитов — единственный стимул к образованию жемчуга, но в настоящее время нам хорошо известно, что жемчужины формируются и под влиянием иных механических раздражений, например при попадании под мантию песчинок и т. п.

Гуморальные реакции со стороны хозяина — явление широко распространенное. Эти реакции вначале были выявлены по отношению к бактериям, позднее по отношению к паразитическим простейшим, а в настоящее время доказано, что такие же реакции вызываются и паразитическими червями. Эти реакции тесно связаны с явлением *иммунитета* и заключаются в образовании в крови хозяина особых, специфических по отношению к различным паразитам защитных веществ, антител. Выработка таких антител и реакций в организме хозяина дока-

зывается многочисленными опытными данными. Так, для Protozoa весьма показательна реакция агглютинации и преципитации. Кролику впрыскивают в кровь культуру *Leishmania*, и тогда его кровь приобретает убивающие этих жгутиконосцев свойства. Если в часовом стекле прибавить к жгутиконосным культурным стадиям *Leishmania* кровяной сыворотки такого кролика, то жгутиконосы агглютинируются, т. е. сбиваются в комки, и преципитируются, т. е. осаждаются на дно стекла; в крови кролика успели выработаться антитела.

Некоторые паразитарные инвазии делают животное сверхчувствительным по отношению к антигену (токсину), производимому данным паразитом. Это доказывается очень простым опытом.

Под кожу подозреваемого на зараженность известным паразитом животного впрыскивают очень небольшое количество антигена, приготовленного из этого паразита. Если животное здорово, то никакого внешнего эффекта от впрыскивания не получается. Но если в животном имеется подозреваемый паразит, то на месте инъекции появляется краснота, отек, и температура заметно повышается. Таким путем узнается эхинококкоз и аскаридоз. Имеются и другие распознавательные реакции.

Все подобные явления говорят о выработке у животных иммунитета, сущность которого выражается именно в указанной способности крови или полостной жидкости образовывать антитела, подавляющие проникших в животное посторонних организмов.

Различают несколько типов иммунитета. Мы вкратце рассмотрим эти типы, а затем приведем примеры, касающиеся иммунитета не по отношению к бактериям, а по отношению к различным животным-паразитам.

Прежде всего имеется *природный*, или *естественный*, иммунитет, который может быть видовым и индивидуальным. Первый бывает обыкновенно *абсолютным*, тогда как второй может быть и абсолютным и *относительным*. В некоторых случаях можно, провидимому, говорить не только о видовом, но даже о расовом иммунитете. Так, раса алжирских овец обнаруживает иммунитет к сибирской язве, которого нет у прочих рас овец.

По Шульц (Shull, 1932) скот с сухой кожей (голштинская порода) гораздо сильнее заражается власоедом *Bovicola bovis*, чем породы, отличающиеся жирностью кожи (порода Джерси).

Точно так же цыплята разных пород при заражении равным количеством яиц аскаридий (*Ascaridia*) показали разную степень заражаемости: наименьшую у белых минорок и наибольшую у белых леггорнов и орпингтонов (Ackert, Eisenbrandt, Glading, Wilmot h, 1933).

Индивидуальный иммунитет в общем менее прочен, чем видовой. Его, как говорят, можно легко потрясти или опрокинуть. Особи, обладающие индивидуальным иммунитетом по отношению к известному заражению, могут тем не менее заразиться после перенесенного какого-нибудь другого заболевания, после сильного утомления, после голодания — одним словом под влиянием факторов, так или иначе ослабляющих стойкость организма.

В некоторых случаях может, однако, быть опрокинут и видовой иммунитет. Куры, нормально не подверженные заболеванию сибирской язвой, заражаются ею под влиянием сильного охлаждения (известные опыты Пастера).

Помимо естественного, может быть *приобретенный иммунитет*, который, в свою очередь, бывает двоякого рода. Различают иммунитет *естественно приобретенный*, т. е. полученный в результате перенесенного заражения, от *искусственно приобретенного*, который приобретает в результате применения к животному вакцин и сывороток. После этого применения получается подобие заболевания, приводящее к выработке в организме антител и к образованию иммунитета. Искусственно приобретенный иммунитет, в свою очередь, распадается на *активный* (при вакцинации), когда сам организм активно создает состояние невосприимчивости, и на *пассивный*. Последний случай мы имеем, если в организм животного вводится сыворотка крови другого животного, обладающего активным иммунитетом и содержащего в своей крови антитела. Такой пассивный иммунитет мало прочен (действует в течение нескольких недель). Характерная черта иммунитета — его специфичность.

Поищем теперь в области паразитологии примеров для иллюстрации принципов, выработанных, главным образом, на основании изучения свойств бактериальных заболеваний. Естественный видовой иммунитет не требует подтверждений. Он выражается в большей или меньшей специфичности всякого паразита, в той или иной ограниченности его круга хозяев. Естественный индивидуальный иммунитет лучше всего доказывается казуистикой малярии. Имеются люди, крайне восприимчивые к этому заболеванию, и есть другие, чрезвычайно резистентные по отношению к нему. Однако в некоторых случаях индивидуальная невосприимчивость, вероятно, не является полной, а лишь кажущейся, когда заражение наступает, но остается, вследствие стойкости организма, латентным, не проявляясь. По некоторым данным, невосприимчивость к малярии может передаваться и по наследству. Опыты с экспериментальной прививкой малярии в кровь обнаружили, что некоторые лица оказывают упорное сопротивление инфекции. Описаны случаи когда инфекция не удавалась и при 5 — 7 повторных прививках в течение 3 — 4 месяцев.

О естественно приобретенном иммунитете имеется много как экспериментальных, так и природных данных. Прекрасные примеры этого рода дают многие трипанозомы. Так, *Leishmania tropica*, дающая «восточную язву», или «пендинку», весьма легко заражает человека, но однажды перенесенное заболевание гарантирует пациента от повторения болезни. Такие же сведения есть и относительно рогатого скота, перенесшего заболевание наганой (*Trypanosoma brucei*): животные становятся, как говорят, «посоленными» и больше не подвергаются заражению.

В этом отношении заболевания разными видами *Trypanosoma* дают весьма различную картину. Так, лягушек можно с успехом многократно заражать *T. rotatorium*, а овец — *T. melophagium*.

Известные намеки на естественно приобретенный иммунитет можно найти по отношению к микоспоридиям *Henneguya oviperda*, паразитирующим в яичниках щуки. Заражение *Henneguya* наблюдается, главным образом, у 3—4-летних щук, т. е. вскоре после достижения рыбой половой зрелости. Более старые рыбы заражены значительно реже. Возможно, что последнее обстоятельство вызывается тем, что большая часть старых щук уже успела перенести заболевание в 3—4-летнем возрасте и потому больше не заражается.

К сожалению, далеко не все протозойные заболевания приводят к естественно приобретенному иммунитету, как это достаточно ясно иллюстрируется повторными инфекциями малярией.

В последнее время усиленно разрабатывается вопрос о естественно приобретенном иммунитете по отношению к многоклеточным паразитам, главным образом, к глистам. Особенно много сведений в этом отношении накопилось в американской литературе. Постараемся дать некоторую сводку имеющимся результатам, хотя этот вопрос и находится скорее на начальных стадиях своей разработки. При этом, говоря о приобретенном в результате перенесенного заболевания иммунитете, невольно приходится параллельно излагать и данные по возрастному иммунитету, так как явления эти нередко переплетаются. Возрастной иммунитет есть повышенная естественная устойчивость взрослых животных не связанная с перенесенной инфекцией и зависящая от общего физиологического состояния взрослого организма. Основное отличие его от приобретенного иммунитета заключается в отсутствии особых иммунологических механизмов. В большинстве случаев возрастной иммунитет относителен, и действие его сочетается с таковым приобретенного.

Интересно, что изредка наблюдается по отношению к глистам возрастной иммунитет «наизнанку», когда заражение наступает лишь после достижения определенного возраста, хотя возможность к нему имеется, казалось бы, и ранее. Вот один интересный пример.

Glyphthalmis quieta окончательным и вторым промежуточным хозяином имеет лягушек. Церкарии этого вида инцистируются в коже лягушек; при линьке сброшенная кожа поедается лягушкой и инцистированные метацеркарии попадают в кишечник, где и дают половозрелую стадию. Лей и Ван-Клив (Leigh and Van-Cleave) заметили, что перкарин *Glyphthalmis* вбура-вливается лишь в кожу взрослых или заканчивающих свой метаморфоз лягушек, но не головастики. Исследование и сравнение строения кожи у лягушек и головастиков показало ряд различий, заключающихся в большей толщине кожи у головастиков, в отсутствии в ней слизистых желез и наружного рогового слоя клеток. Авторы полагают, что иное отношение церкарии к головастикам зависит от одной из особенностей кожи последних. Для проверки своей гипотезы авторы ускоряли метаморфоз лягушек, действуя на молодых головастиков экстрактом щитовидной железы. Через 7—10 дней, еще до появления передних ног и других признаков метаморфоза, кожа головастиков приобрела роговой слой и некоторые другие черты кожи взрослых лягушек. Параллельно с этим и церкарии *Glyphthalmis* стали проникать в кожу обработанных экстрактом щитовидной железы головастиков и инцистироваться в ней.

Некоторые сведения по приобретенному иммунитету имеются относительно Cestodes. Так, заражение кишечными стадиями ленточных глист из рода *Taenia* дает иногда хозяину относительный приобретенный иммунитет к повторным заражениям, пока длится первая инфекция. Обычно при наличии в кишечнике нескольких стробил *Taenia*, все они одного возраста и происходят от одного заражения. Кишечная среда, содержащая солитеров, становится неблагоприятной для развития новых молодых глист. Это, однако, далеко не общее правило и, например, у сома в кишечнике можно найти сотни *Proteocephalus osculatus* самых различных возрастов, что говорит об успешной повторной инвазии.

Гораздо многочисленнее и точнее сведения о приобретенном иммунитете у Nematodes.

Имеются данные подобного рода о *Strongyloides stercoralis* собаки (Sand-ground, 1928), *Haemonchus contortus* овцы (Mc Coy, 1931); *Trichinella* в крысах (Sari es, 1932), а особенно по поводу *Ascaridia lineata* цыплят (Ackert, 1926, 1935) *Heteralcis spumosa* крыс (Winfield, 1933), *Nippostron-gylus muris* (Africa, 1931; Chandler, 1932; Graham, 1934; Porter, 1935) и *Ancylostomum caninum* (Herrick, 1928; Mc Coy, 1931; Kerr, 1936, 1938; Foster, 1935). За последние несколько лет количество аналогичных данных сильно увеличилось (см. сводку Culbertson, 1941), но чего-либо принципиально нового эти работы не внесли.

Усиление резистентности хозяев по отношению к круглым червям после перенесенной инвазии выражается в следующих признаках (при одной и той же дозе инвазионного материала, т. е. скормленного животному яиц или личинок): 1) уменьшение числа паразитов, 2) затяжка в развитии глист, 3) уменьшение размеров развивающихся червей, 4) уменьшение плодовитости паразитов.

Так, по *Ancylostomum*, Herrick через промежутки в 1—2 месяца давал 10 собакам четыре раза одинаковые дозы личинок. Если в промежутках между искусственными инвазиями собак освобождали от глист противоглистными средствами, то увеличения резистентности животного при последующих инвазиях не наблюдалось. При наложении же инвазий одна на другую Herrick констатировал признаки усиления резистентности, хотя и недостаточно ясные. Позднее эти опыты повторил Mc Coy, проследивший последствия каждой повторной инвазии путем вычисления количества гемоглобина в крови хозяина и посредством подсчета выводимых через анус взрослых паразитов.

В случаях тяжелых инвазий собак выводимое ежедневно число яиц в течение первых трех месяцев бурно возрастало до нескольких миллионов в день, так что собаки становились крайне анемичными (25% гемоглобина). Затем число яиц быстро падало, хотя собакам продолжали да-

вать большие дозы личинок. В то же время в экскрементах выводилось большое количество взрослых червей, и содержание гемоглобина в крови стало нормальным. Этот приобретенный иммунитет не был абсолютным; освободившись от инвазии, собаки потом успешно заражались во второй и третий раз, но освобождались от этих инвазий раньше, чем от первой. Самки *Ancylostomum* в конце опыта давали всего $\frac{1}{3}$ нормального числа яиц.

Kerr (1936) также пытался решить, можно ли добиться приобретенного иммунитета по отношению к *Ancylostomum caninum*. Он применял для опытов мышей, в которых личинки *Ancylostomum* проникают через кожу, но не приживаются в месте своей окончательной локализации, т. е. в кишечнике. Для мыши 3 000 личинок является летальной дозой, убивающей животное через 7 дней при явлениях глистной пневмонии.

При ряде последовательных сублетальных инвазий получается резистентность по отношению к обычно смертельной дозе и даже к дозам в пять раз более сильным. Сопrotивляемость была, однако, сравнительно кратковременной, так как через 48 дней после последней предварительной инвазии половина мышей погибла при летальном новом заражении.

У резистентных мышей, провидимому, часть личинок задерживается в коже (при заражении через кожу). Происходит более сильная реакция со стороны фагоцитов хозяина, вследствие чего личинки *Ancylostomum* задерживаются под кожей и большей частью погибают. Таким образом, у мышей по отношению к *Ancylostomum* имеется общая резистентность гуморального типа.

По отношению к *Strongyloides ratti* крыс имеется работа Sheldon (1937). Сильная резистентность у крыс вырабатывается, в результате имеющейся инвазии, через неделю после начала инвазии. Можно успешно иммунизировать крыс, пользуясь малыми дозами личинок *Strongyloides*.

Почти абсолютный иммунитет приобретался крысами в результате единственного заражения, которому было дано закончиться нормально. Через 68 дней после окончания этой инвазии лишь очень малый процент личинок развивался при новых заражениях. Временный иммунитет наблюдался Г. Смирновым при повторном заражении морских свинок яйцами аскарид. При втором заражении личинки аскариды выходят из яиц в просвете кишечника, пронизывают стенку кишки и начинают свое странствование по кровяному руслу, как это требуется их жизненным циклом. Однако на пути к легким личинки застревают в печени, замуровываются в соединительнотканнные капсулы и погибают, не закончив своего развития.

Относительно естественно приобретенного иммунитета имеются данные и о трематодах. Лошади, быки, собаки и человек, переболев кровяными двуустками (*Schistosomum*), больше, провидимому, не заражаются. Аналогичные сведения есть и о рыбах, перенесших сильную инвазию глосидиями Unionidae.

Reuling (1919) наблюдал, что крупные особи рыбы «bass», очевидно, неоднократно переносившие инвазию, становились иммунными по отношению к глосидиям уже после одного сильного искусственного заражения последними. Молодые рыбы, еще не имевшие инфекций, требуют двух или трех искусственных заражений для приобретения иммунитета. Длительность этого иммунитета пока не выяснена. Интересные данные о глосидиях сообщает знаток паразитических раков Wilson; оказывается, что заражение рыб жаберными Сорерода до известной степени исключает инвазию глосидиями, и обратно. Между прочим, североамериканская рыба *Aplodinotus grunniens*, питающаяся Unionidae и вследствие этого почти всегда зараженная глосидиями, никогда не имеет на жабрах веслоногих рачков.

Вопрос о приобретении иммунитета переплетается с вопросом об изменении отношения к паразитарным заболеваниям в связи с возрастом. Дело в том, что прекращение заражений взрослых животных может зависеть от двух причин: от иммунизирующего перенесения той же болезни в молодом возрасте, или же от того, что физиологическое состояние взрослого организма делает его более устойчивым по отношению к заболеванию, вне зависимости от наличия или отсутствия предыдущих инвазий. Во втором случае мы будем иметь перед собой так называемый *возрастной иммунитет*, которому посвящено уже значительное количество работ по различным глистам. Впервые возрастной иммунитет был замечен Loss (1911) у собак по отношению к *Ancylostomum caninum*.

При возрастном иммунитете устойчивость организма хозяина проявляется разными способами. Так, при заражении взрослых собак через кожу личинками *A. caninum* сразу наступает сильная кожная реакция и воспаление; подкожная ткань наполняется лейкоцитами, и проникшие под кожу личинки задерживаются. У молодых собак (2—5 мес.) по Sags (1929) чаще нет никакой местной реакции, следствием чего является быстрая миграция личинок через кожу внутрь тела и дальнейшее проникновение их в кишечник, т. е. успешное заражение.

Неггиск (1925) на *Ascaridia lineata* кур, Shogb (1933) на *Eymenolepis fraterna* крыс, Winfeld (1933) на *Heterakis spumosa* крыс показали, что в более взрослых особях паразиты растут медленнее и достигают меньших размеров, чем в молодых. Так, для *Ascaridia lineata* имеются следующие цифры:

Цыплята (возраст в днях)	0	30	60	90	103
Прирост длины паразита в мм	5,3	3,6	2,6	0,4	0,1

Возрастной иммунитет сказывается также и на экстенсивности и интенсивности инвазий. Паразит трахеи птиц *Syngamus trachea* сильнее всего поражает молодых птиц. По данным Ransom (1921) 87% 1—4-недельных цыплят поражены этой нематодой, тогда как среди взрослых кур — лишь 29%. По Маркову (1939) в Петергофе *Syngamus* имелся у 50% птенцов скворца и лишь у 30% взрослых скворцов.

По S a g l e s (1929) во взрослых # кошках и собаках достигают половой зрелости 3,96—5,53% личинок *Ancylostomum braziliense*, а у котят и щенят — 32% и 44%, т. е. в 10 раз больше. Аналогичные сведения имеются и для других гельминтов.

Наконец, во взрослых особях хозяина наступает запаздывание половозрелости паразитов и снижение у них продукции яиц. По S a g l e s (1929) *Ancbraziliense* достигают половой зрелости у котят на 14—16-й день, а у взрослых кошек лишь на 18—25-й день.

A f r i c a (1931) заражал через кожу молодых (2 месяца) и взрослых (8 месяцев) крыс личинками *Nippostrongylus muris* (доза равнялась 300 личинок). Затем производился ежедневный подсчет числа яиц в экскрементах крыс. Общее число яиц, которое продуцировалось червями в молодом животном, в 30 раз превосходило число яиц, выделенных червями во взрослых крысах. Даже длительность жизни паразитов во взрослых хозяевах снижается. По S a g l e s (1929) у взрослых кошек *Ancylostomum braziliense* живет менее 2 недель, а у котят — 32 недели.

Некоторые немногочисленные данные имеются и относительно паразитических раков. *Eupagurus bernhardus* в разных возрастах содержат различных паразитов. Молодые раки-отшельники несут на себе, главным образом, *Atkelges* (Voryidae), особи постарше — *Peltogaster*, а взрослые раки обычно вообще свободны от инвазий.

По S a n d g r o u n d (1929) возрастная невосприимчивость развивается лишь в ненормальных для паразита хозяевах. По мнению этого автора, молодые особи хозяина менее дифференцированы в сторону видовой специфичности и потому «допускают» поселение в себе чуждых для данного вида паразитов. Резистентность повышается параллельно с ростом видовой специфичности. Этим S a n d g r o u n d объясняет явный возрастной иммунитет кур («ненормальный хозяин») по отношению к *Ascaridia*, тогда как у индеек («нормальный хозяин») такого иммунитета не наблюдается. Ряд других авторов подвергает сомнению ненормальность кур, как хозяев для *Ascaridia* и отсутствие возрастного иммунитета у индеек, а потому и отвергает теорию специфичности S a n d g r o u n d .

Другим объяснением возрастного иммунитета является теория усиления реактивных способностей организма, как следствие укрепления физиологического его состояния с возрастом. A s k e r t, P o r t e r и B e a c h (1935), отвергая теорию С э н д г р а у н д а , указывают, что возрастной иммунитет зависит от общего физиологического состояния организма.

В крови кур с возрастом появляется активное, препятствующее росту паразитов вещество. Действительно, кровопускания, т. е. - потери этого вещества, снижают устойчивость кур к *Ascaridia*. Кроме того, F o s t e r и L a n d b e r g (1934) обнаружили корреляцию между количеством гемоглобина в крови и устойчивостью собак к заражению *Ancylostomum*. Молочная диета (F o s t e r, 1936), т. е. отсутствие железа в пище, и кровопускания вызывают анемию у собак и снижают их возрастную устойчивость к *Ancylostomum*. Поэтому можно думать, что по мере роста организма животное приобретает качества, повышающие его общую физиологическую устойчивость, а в данном частном случае устойчивость к паразитарным инвазиям. Эта теория уже сейчас открывает путь для практических мероприятий: «Если возрастной иммунитет есть функция общего физиологического благоденствия организма, — пишет M a p k o в (1938), — то для молодых, неустойчивых еще животных можно искусственно создать особо благоприятные условия существования, повышающие их устойчивость к паразитам».

В пользу важного значения общего физиологического состояния хозяина, а следовательно, и в пользу только что изложенной теории, говорят многочисленные опыты по влиянию упитанности и характера диеты хозяина на течение заболеваний паразитическими червями. По этому вопросу накопилась уже довольно значительная иностранная литература, подвергнутая обсуждению в статье Маркова (1938), откуда, главным образом, мы и берем нижеследующие данные.

Влияние диеты хозяина на его паразитов может проявляться двояким образом:

1. Непосредственное влияние химизма среды обитания паразитов, например для паразитов кишечника.

2. Влияние диеты, опосредованное через организм хозяина, а именно ослабляющее или укрепляющее его физиологическое состояние. Этот, случай мы имеем для паразитов крови и тканей, а также для мигрирующих личинок аскарид и стронгилид.

Опыты по влиянию диеты велись, главным образом, в отношении действия на степень заражения глистами авитаминозной пищи. Для целого ряда червей установлено, что авитаминозная диета, ослабляющая животных-хозяев, усиливает заражаемость их паразитами, а в случае наличия у хозяев иммунитета к данным паразитам «пробивает» этот последний. Так, например, при кормлении цыплят авитаминозной пищей в опытах A s k e r t (1931) и заражении их *Ascaridia*, в них развивалось в среднем по 58 червей, тогда как в цыплятах, воспитывающихся на нормальной, витаминной пище, развивалось в среднем 4,4 червя.

Авитаминозные кошки при заражении их дозой яиц *Toxocara cati* содержали в себе от 75 до 231 паразита, тогда как нормальные — всего 50.

F o s t e r и C o r t (1932, 1935) содержали подопытных собак на диете без солей и витаминов и нашли, что неполноценная диета не только снижает устойчивость собак, но «пробивает» возрастную и приобретенный иммунитет. Яйцепродукция паразитов в авитаминозных хозяевах значительно повышалась.

Из своих опытов вышеназванные авторы делают важный вывод: возможно, что случайные паразиты акклиматизируются в новом хозяине, когда он, вследствие ослабления, теряет частично свою видовую специфичность. Повторение таких случаев и отбор довершают дело, способствуя образованию новых видов паразитов, удаляющихся от исходной формы. Аналогичные опыты были проделаны различными авторами над десятком видов нематод и над *Hymenolepis frater-*

на крыс.

Несравненно меньше работ по влиянию пищи, из которой исключены не витамины, а известные соли. Так, Clapham (1934) изучал влияние отсутствия солей кальция на паразитирование *Heterakis gallinae* у цыплят. При диете, из которой выключен был кальций, заражение было более сильным (81 червь на цыпленка), чем при нормальной диете (50 червей на цыпленка). Porter (1935) исследовал влияние молочной диеты, сопряженной с отсутствием железа, на устойчивость крыс к *Nippostrongylus muris*. Он содержал крыс на молоке 45—172 дня и в этот период заражал их личинками *Nippostrongylus*. При молочной Диете инвазия получалась вдвое более сильной, чем при нормальной. Foster (1936) произвел опыты с аналогичным результатом над *Ancylostomum caninum* у собаки. Иммунитет пробивался молочной диетой настолько, что щенков удавалось даже заразить человеческим *Necator americanus*, тогда как при нормальной или даже при авитаминозной диете это невыполнимо. Так как животные при молочной диете становятся анемичными из-за недостатка железа (гемоглобина) в крови, то Foster высказывает предположение, что возрастной иммунитет зависит от повышения с возрастом содержания гемоглобина в крови.

В заключение отметим, что гипервитаминоз, т. е. чрезмерное применение авитаминозной диеты, сильно изменяя среду обитания паразитов, оказывается неблагоприятным иногда и для самих паразитов. Так, например, *Toxocara cati* покидает чрезмерно рахитичных котят (Винницкий, 1937).

Итак, в общем характер пищевого режима оказывает крайне сильное воздействие на заражаемость животных паразитами и находится в косвенной связи с некоторыми явлениями иммунитета.

Только что упомянутое воздействие прекрасно доказывается экспериментальными данными относительно мощного дезинфицирующего влияния голода хозяина на кишечных гельминтов. Так, Рейд (Kead, 1940) наблюдал, что цестода *Baillietina cesticillus*, паразит кур, отбрасывает всю стробилу после голодания хозяина в течение 24—48 часов, теряя при этом свыше 90% своего гликогена. Рейд именно этой потерей гликогена объясняет и отрывание от головки стробил, лишаящихся мышечной энергии, достаточной для сопротивления перистальтике кишек. Сколексы, однако, остаются в стенках кишки даже после 20 дней голодания курицы. *Baillietina* настолько чувствительны к пищевому режиму, что содержание в них гликогена обнаруживает правильные суточные колебания от 7,15% в 6 час. вечера (т. е. после целого дня кормежки) и до 3,68% в 6 час. утра, т. е. после проведенной хозяином без питания ночи.

Искусственно приобретенный иммунитет гораздо меньше разработан по отношению к глистным инвазиям, чем естественный. Sarles и Taliaferro (1936) получали пассивную передачу иммунитета по отношению к *Nippostrongylus muris* у крыс посредством интраперитонеального впрыскивания сыворотки активно иммунизированных крыс. У нескольких крыс, иммунизированных таким способом, обнаружилась значительно меньшая продукция яиц паразитами по сравнению с контрольными животными.

Относительно приобретения пассивного иммунитета к *Ancylostomum* и свиной аскариде некоторые вполне убедительные данные сообщает Керг (1938). Он заражал личинками (или яйцами) нормальных мышей и морских свинок, а также таких, которым предварительно впрыскивалась сыворотка активно иммунизированных (т. е. путем заражения) животных. Три опыта из шести дали отрицательный результат, а в трех других 7 из 17 искусственно иммунизированных мышей выжили, тогда как 17 из 18 контрольных, т. е. зараженных летальной дозой, но не получивших сыворотки, погибли; 3 из 7 иммунизированных морских свинок выжили, а из 7 контрольных только 1. Это дает известный намек на действительное наличие гуморального антитела в крови животных, перенесших инвазию.

Наконец, относительно вакцинации приводит некоторые данные Sheldon. Он делал крысам ряд впрыскиваний убитых жаром личинок *Strongyloid.es ratti* в растворе поваренной соли. Животные, получившие 13 инъекций, следовавших друг за другом через три дня, столь же сильно иммунизировались против заражения, как и особи, подготовленные при помощи искусственной инвазии.

Каких причудливых вариаций и изгибов может достигать приобретенный иммунитет, лучше всего видно на примере трематоды *Cotylurus flabelliformis*, и первым и вторым промежуточным хозяином для которых являются обычно улитки *Blm-naea stagnalis* или *Stagnicola emarginata* — их нормальные хозяева. Церкарии *Cotylurus*, вышедшие из нормального хозяина, проникают в нового нормального хозяина (т. е. в те же *Blmnaea* и *S. emarginata*) лишь в том случае, если он не заражен спороцистами *Cotylurus*. Тогда они превращаются в улитках в метацеркарпию. Если же нормальный хозяин уже содержит в себе, играя в это время роль первого промежуточного хозяина, спороцисты *Cotylurus*, то церкарии этого вида уже не могут вбуравиться в такую улитку. Иначе говоря, уже зараженные партенитами *Cotylurus* нормальные промежуточные хозяева приобретают по отношению к его церкариям специфический иммунитет.

Совсем иначе идет дело с нормальными промежуточными хозяевами, которые заражены спороцистами или редиями многих других видов сосальщиков. Церкарии *Cotylurus* легко проникают в таких улиток и, обычно, забираются внутрь имеющихся в них чужих спороцист или редий, развиваясь в них даже быстрее, чем в тканях самого хозяина. Иными словами, иммунитета у подобных особей улиток не вырабатывается, и церкарии *Cotylurus* живут в них в качестве гиперпаразитов других трематод.

Однако отношения вновь меняются, если паразитами нормальных промежуточных хозяев *Cotylurus* оказываются спороцисты или редии некоторых вполне определенных видов сосальщиков (например, *Diplostomum flexicaudum*, *Plagiorchis muris*). Присутствие их определенно задер-

живает проникновение церкарии *Cotylurus* в улиток. Следовательно, только что названные сосальщики вызывают у улиток не специфический иммунитет — по отношению к сосальщикам вообще.

Наконец, опять-таки иные отношения возникают у церкарии *Cotylurus* к таким улиткам, которые являются для них необычными, ненормальными хозяевами. Свободные от паразитов особи таких улиток (например, из Planorbidae) остаются неуязвимыми или почти неуязвимыми для церкарии *Cotylurus* — естественный видовой, или специфический иммунитет. Напротив того, если они заражены какими-нибудь другими сосальщиками, то их специфический иммунитет по отношению к *Cotylurus* пробивается, и церкарии последнего свободно проникают в улиток и развиваются в метацеркарию, заползая внутрь чужих спороцист или редий (снятие видового иммунитета).

В общем получают, таким образом, отношения, схематизированные на нижеследующей таблице 16, в которой знак -f- обозначает успешное заражение церкариями *Cotylurus*, а знак 0 — отсутствие заражения.

Таблица 16

	Нормальный хозяин незараженный	Нормальный хозяин, зараженный <i>Cotylurus</i>	Нормальный хозяин, зараженный чужими трематодами	Нормальный хозяин, зараженный <i>Diplostomum</i> или <i>Plagiorchiis</i>	Ненормальный хозяин незараженный	Ненормальный хозяин, зараженный чужими сосальщиками
Церкарии <i>Cotylurus</i>	+	0	+	0	0	+

Весь этот сложный клубок изменяющихся отношений иммунитета был распутан американцами С o g t и A l (1945).

Будучи весьма неполными и разрозненными, сведения о приобретенном иммунитете по отношению к многоклеточным паразитам представляют тем не менее большой интерес и открывают новые перспективы не только в понимании закономерностей, управляющих паразитарными инвазиями, но и в мероприятиях по борьбе с паразитарными заболеваниями.

Можно еще остановиться в нескольких словах на вопросе, в каких морфологических признаках и физиологических изменениях крови и ее компонентов сказывается выработка иммунитета. Провидимому, вырабатываемые организмом антитела в значительной мере поставляются лейкоцитами и лимфоидными органами (ретикуло-эндотелиальная система). Особенно важной является роль селезенки. Известно, что *Trypanosoma lewisi* размножается в крысах в общем очень медленно. Судя по всему, вещества, выделяемые лимфоидными органами, оказывают тормозящее действие на деление этой трипанозомы. В пользу этого говорит то обстоятельство, что *T. lewisi* начинают усиленно размножаться после вырезывания у крысы селезенки, или операции спленэктомии. То же самое наблюдалось по отношению к большому пироплазмозом и потом спленэктомированному рогатому скоту и к спленэктомированным малярийным обезьянам. Правда, у крыс действие спленэктомии бывает временным, так как функция селезенки возмещается усилением деятельности остальных лимфоидных органов, в особенности ретикуло-эндотелиального аппарата печени.

Мы уже говорили ранее о том, что кровь зараженных многими паразитами животных обогащается лейкоцитами-эозинофилами. В воспалительных очагах, образующихся вокруг паразитов, эозинофилы доминируют над всеми прочими типами лейкоцитов. Роль эозинофилов не окончательно выяснена, но они не столько занимаются фагоцитозом сколько разрушают чужие, т. е. принадлежащие паразиту, белки. Отсюда можно объяснить развитие эозинофилии при заражении глистами, которые выделяют белковые вещества в окружающую среду, т. е. в тело хозяина. Интересно, что можно экспериментально показать сильный хемотаксис эозинофилов по отношению к паразитам. Если в ткань животного ввести капиллярную трубочку с экстрактом глиста, то эозинофилы вскоре наводняют трубочку.

Непосредственный фагоцитоз, т. е. пожирание лейкоцитами паразитов, наиболее часто наблюдается по отношению к Protozoa. Лейкоциты птиц пожирают и разрушают малярийных плазмодиев (*Plasmodium praecox*). При этом степень фагоцитарной деятельности находится в известной зависимости от содержания в крови сахара. Если понизить количество последнего впрыскиванием в кровь инсулина, то число паразитов в крови значительно уменьшается.

Главной причиной гибели трипанозом в приобретающих иммунитет животных считают действие антител, накапливающихся в крови. Однако M e s u i, а также D e l a p o e могли непосредственно наблюдать, как лейкоциты захватывали вполне нормальных и подвижных трипанозом (рис. 28). Впрочем, фагоциты, поглотив паразитов, далеко не всегда обладают способностью убить их и переварить. Так, например, *Leishmania* продолжают свое развитие, находясь внутри лейкоцитов.

По отношению к крупным, многоклеточным паразитам, фагоцитарная реакция выражена гораздо реже. Так, например, у насекомых, по отношению к паразитирующим внутри них личинкам наездников, фагоциты большей частью столь же индифферентны, как к органам самого хозяина. По гипотезе, принимаемой многими биологами, паразиты продуцируют в таких случаях особые

вещества,

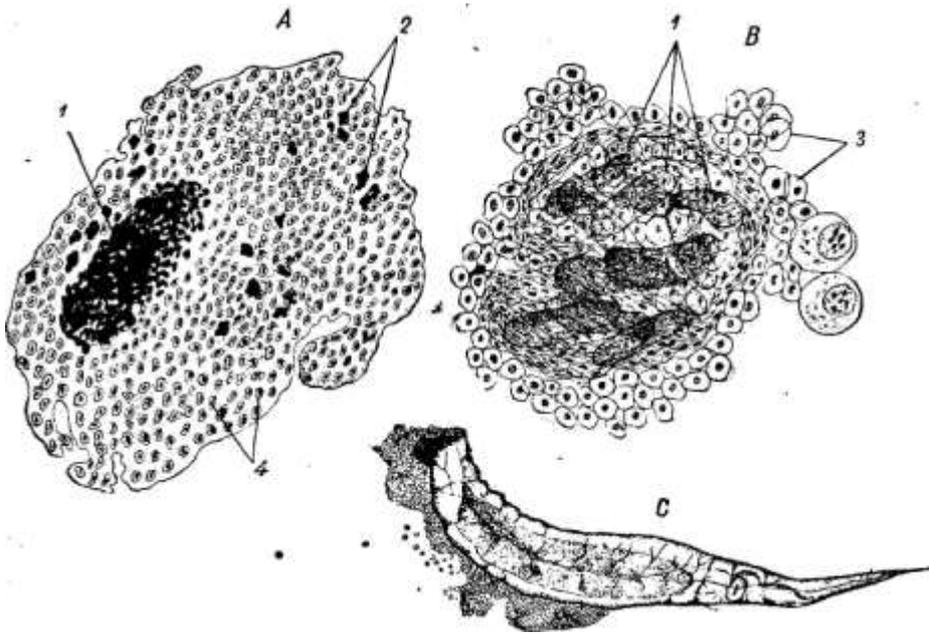


Рис. 250. *A и B* — обволакивание яиц наездника *Apanteles glomeratus*, отложенных в гусеницу капустницы, гемоцитами последней. *C* — личинка наездника *Limneria geniculata*, окружаемая фагоцитами ее хозяина, лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*).

1 — яйца паразита; 2 — комочки, оторванные от яиц; 3 — наружные клетки капсулы, сливающиеся постепенно в синцитий (4) (*A и B* — по Мейеру, *C* — по Ларченко).

парализующие действие лейкоцитов. Однако в некоторых случаях картина получается иная. По Мейеру при заражении гусениц капустницы яйцами наездника *Apanteles glomeratus* часть яиц постепенно обволакивается кровяными клетками хозяина (рис. 250). Развитие таких яиц продолжается, и в них получается личинка, но в конце концов яйцо, окруженное плотным синцитием из слившихся клеток, распадается на части и погибает. Процент иммунных по отношению к апантелесу гусениц капустницы доходит в иных случаях до 40. Ларченко описывает такое же инкапсулирование и последующую гибель яиц и личинок *Limneria geniculata* в гусеницах лугового мотылька (рис. 250, *C*). Аналогичные факты известны и из зарубежной литературы.

В ряде случаев возрастной иммунитет может обуславливаться же структуральными изменениями хозяина. Мы уже ознакомились (стр. 211) с причинами, которые ограничивают распространение птичьих сосальщиков *Prosthogonimus* и *Episthrnium bursicola* одними молодыми птицами — особями по первому году. Ко второму году жизни птиц у них исчезает фабрициева сумка, т. е. орган, в котором живут выше отмеченные сосальщики. Тем самым отпадает и возможность заражения взрослых птиц данными паразитами.

Другой аналогичный пример дают клещи *Acarapis*, вызывающие у пчел массовые и тяжелые заболевания. Эти клещи живут в трахеях, причем заражают обычно лишь молодых пчел, до 9-дневного возраста. Этот «возрастной иммунитет» по мнению Ороси-Паль (Orosi-Pal, 1935) вероятнее всего вызывается тем, что у старых пчел вход через дыхательные стигмы затрудняется вследствие большего затвердения хитина по краям стигм и венчика волосков, окружающих стигмы. Он экспериментально удалял у старых пчел окологлазничные волоски и получил поддерживающие его гипотезу результаты. В его опытах нормальные молодые пчелы заразились на 32,7%, нормальные старые — на 1,8%. Старые пчелы с удаленным венчиком стигмальных волосков оказались зараженными на 13,5%, т. е. в 6 раз сильнее, чем контрольные. Таким образом возрастной иммунитет пчел к *Acarapis* имеет, по всей вероятности, под собой морфологическую основу.

Весьма интересно, что с известными явлениями иммунитета можно связать некоторые особенности нормального жизненного цикла ряда паразитических червей, а именно явление миграции личинок гельминтов внутри организма хозяина, предшествующей достижению паразитом места его окончательной локализации (аскарида, анкилостома и др.).

Что является первопричиной миграции личинок, попавших, казалось бы, в подходящую среду, а именно в кишечник хозяина? Вот тот вопрос, который нуждается в объяснении.

Нам думается, что во многих, если не во всех, случаях таких миграций причиной является «стремление» личинок избежать губительного действия кишечного содержимого на еще очень мелких и нежных личинок, находящихся на первой фазе своего эндопаразитического периода жизни. Иными словами, мы считаем, что миграция личинок многих гельминтов есть не что иное, как реакция бегства паразита из неподходящей среды.

Мы основываемся при этом на целом ряде данных, которые более подробно приведены в соответствующей статье (Догель, 1944) и которые говорят о вредном воздействии кишечного содержимого на паразитов. При умирании хозяев и изменении нормальной кишечной среды, нематоды и трематоды рыб нередко вылезают из кишечника наружу через рот или порошицу. При

попадании в кишечник хозяина адолескарий многих трематод птиц они сначала спускаются до клоаки, где действие пищеварительных соков хозяина ослаблено, и лишь по мере своего роста продвигаются вперед по кишке к месту окончательной локализации в хозяине.

Наконец, той же- идее очень легко могут быть подчинены случаи проявления миграционной способности у личинок некоторых нематод, которые у своего специфического, облигатного хозяина не мигрируют, но прodelьвают миграцию, будучи введены хозяину, который является по отношению к ним относительно иммунным.

Так *Ancylostoma caninum* у своего нормального хозяина, собаки, не мигрирует, но при искусственном заражении этой нематодой крыс личинки ее прodelьвают полную миграцию, возвращаются в кишечник и остаются после миграции долгое время (до 21 дня) жизнеспособными, хотя и не обнаруживают при этом дальнейшего роста.

Быть может к этой же категории явлений следует отнести и редкий у *Cestodes* тип развития, при котором пузырьчатая и ленточная стадия проходятся червями последовательно в одной и той же особи хозяина. Таков, например, цикл развития *Hymenolepis nana*, *H. fraterna* (рис. 131), когда онкосфера, попав в кишку, забирается в ворсинку кишечника, прodelьвает там стадию финки, увеличивается в размерах, а затем снова возвращается в кишку, где и образует стробилу.

Рассуждая дальше в том же направлении, можно придти к объяснению возникновения смены хозяев, по крайней мере в ряде случаев этого явления. Попадая в кишечник неподходящего хозяина, личинки кишечных гельминтов, первоначально не имевших смены хозяев, покидали кишку, прободали ее стенки и инцистировались или инкапсулировались во внутренности неподходящего хозяина. В тех случаях, когда такой неподходящий хозяин входил в пищевую цепь нормального хозяина данных гельминтов, из него в дальнейшем мог выработаться промежуточный хозяин гельминта и попадание в этого «неподходящего» хозяина стало для гельминта нормой жизненного цикла.

А исходной причиной всей этой длинной цепи разного рода явлений служила* повсюду «реакция бегства» личинок из неподходящей, вредной среды.

Специфичность, иммунитет, предрасположение к инвазии. Если мы бегло проглядим длинную серию данных, касающихся приобретенного иммунитета по отношению к *многоклеточным паразитам*, и сравним их с определением иммунитета, которое дано на стр. 333, то увидим, что весь, очень большой материал по этому вопросу, накопившийся за последние годы, требует серьезного пересмотра.

В самом деле под понятие иммунитета, строго говоря, подходят только теллуги, когда дело идет о появлении в теле хозяина специальных гуморальных реакций по отношению к паразиту, сопровождаемых выработкой антител.

Между тем более или менее узкая специфичность многих паразитов, с одной стороны, и незаражаемость многих хозяев определенными паразитами, с другой, сплошь и рядом коренятся отнюдь не в наличии естественного или приобретенного-иммунитета, а в совершенно, иных свойствах и особенностях организма хозяина. Так, в примерах с *Prosthogonimus*, с *Acarapis* хорошо видно, что «возрастной иммунитет» расшифровывается в данных случаях вовсе не как результат гуморальных реакций хозяина, а как последствие морфологических изменений организма хозяина, делающих его с достижением определенного возраста недоступным (или, наоборот, доступным) для проникновения в него паразитов.

Однако наиболее отчетливо вырисовываются эти обстоятельства в ряде интересных опытов, произведенных Павловским и Гнездиловым (1939) над заражением плероцеркоидами широкого лентеца различных, совершенно не свойственных для него хозяев. Оказалось, что при введении плероцеркоидов в желудок лягушек, ящериц, черепах (молодых), змей они не только сохраняют там жизнеспособность, но ведут себя как в своих нормальных промежуточных хозяевах, т. е. некоторых рыбах. Они пробираются сквозь стенки желудка в полость тела этих животных и остаются там живыми долгое время: по отношению к лягушке срок этот в экспериментальных условиях был доведен до 200 дней. Следовательно, плероцерксиды широкого лентеца прекрасно выдерживают воздействие внутренней среды почти всех холоднокровных позвоночных, и широкий, лентец на самом деле мог бы иметь гораздо более широкий круг промежуточных хозяев. Если же он такового не имеет, то причиной этого является не невосприимчивость всех холоднокровных позвоночных, кроме рыб, а различные другие причины. В качестве таких причин Павловский правильно указывает экологические, морфологические и другие. Так, ящерицы, змеи, наземные черепахи не заражаются лентецом вследствие отсутствия контакта между ними в природе: всё это наземные животные, тогда как предшествующая плероцеркоиду стадия процеркоида живет в пресноводных Сорерсда (циклопах). Взрослые черепахи недоступны для заражения плероцеркоидами вследствие большой мощности и плотности стенок их желудка и т. д.

Не менее показательные эксперименты прodelал болгарин Матов (1944) над заражением личинками трихин даже столь несвойственных им хозяев, как амфибии (жабы, саламандры). Он скармливал жабам и саламандрям трихинозное мясо и при этом установил, что лимитирующим условием для успеха заражения служит температура. При 18—25°C личинки трихин оставались живыми в кишечнике лягушки, но не вырастали, при 31°C они превращались во взрослых самцов и самок, но оплодотворения не происходило. Наконец, заражая саламандр трихинозным мясом при 35°C, Матов добился того, что личинки достигали половой зрелости, копулировали, рождали, в свою очередь, личинок. Таким образом здесь было доказано, что при известных условиях паразит может в совершенно-несвойственных хозяевах пройти даже весь свой нормальный цикл развития.

Из всего вышесказанного как нельзя более ясно, что во многих случаях вопрос о том,

приживается ли данный вид паразита у определенного вида хозяина, решается отнюдь не в плоскости наличия или отсутствия у хозяина реакций иммунитета по отношению к данному паразиту, а может зависеть от очень многих, не имеющих ничего общего с иммунитетом причин. Этот момент следует учитывать при рассмотрении незаражаемости различных животных теми или иными паразитами.

ГЛАВА XXV

ПРОЦЕССЫ САМООЧИЩЕНИЯ ЖИВОТНЫХ ОТ ПАЗАРИТОВ

При внимательном анализе данного вопроса можно убедиться в том, что не так редки случаи, когда животные, зараженные известными паразитами, пытаются тем или иным способом избавиться от них. Способы освобождения могут быть весьма разнообразными, то более или менее пассивными, то даже активными, особенно у наиболее высоко развитых животных — птиц, млекопитающих. Обычно попытки освобождения хозяев от паразитов являются ответной реакцией хозяина на раздражение или болезненное ощущение, вызываемое паразитом.

Наиболее бросаются в глаза активные попытки многих птиц и млекопитающих избавиться от эктопаразитов посредством удаления их со своих покровов. Так, многие млекопитающие освобождаются от блох и вшей, выбирая их из шерсти или волос зубами, чесанием при помощи конечностей. Наиболее совершенно продельвается это обезьянами, которые выбирают паразитов из шерсти пальцами не менее ловко, чем это делает человек. При этом у обезьян проявляется еще одна, сближающая их с человеком, черта: взаимопомощь между отдельными особями в отыскивании паразитов. Кроме того, у обезьян паразиты (как и у некоторых человеческих племен) не только выбираются из шерсти, но и раскусываются, т. е. уничтожаются.

У многих млекопитающих и птиц отыскивание эктопаразитов производится ртом (кошка, собака, грызуны) и при этом паразиты в результате проглатываются; но у обезьян дело идет несколько иначе, так как паразиты, вылавливаемые руками, уже затем переносятся в рот, т. е. уничтожение насекомых принимает характер сознательного акта. При вычесывании паразитов из шерсти лапами насекомые лишь выбрасываются, причем могут снова попасть на то же животное или на его собратьев, т. е. истребления не достигается. У обезьян акт выбирания паразитов получает более целесообразный характер.

Птицы при помощи клюва производят двоякого рода работу: с одной стороны смазывают оперения секретом копчиковой железы, с другой выбирание пухоедов и других паразитов.

Очень любопытные сведения из американской и английской новейшей (за последние 10 лет) литературы говорят о том, что многие птицы пользуются муравьями для целей дезинсекции своих перьев при помощи муравьиной кислоты. До настоящего времени подобные наблюдения сделаны уже над многими десятками видов птиц, принадлежащих к 13 разным семействам (по Айвор, Ivor, 1943).

Птицы садятся на участки земли, изобилующие муравьями (например, при роении последних), хватают муравьев клювом, расправляют крылья и проводят муравьями по нижней поверхности маховых перьев (рис. 251), т. е. как раз там, где сидят в большом количестве перьевые клещи (*Analgina*). Для обозначения этого курьезного явления в последние годы выработался даже особый глагол «муравейничать» или «муравьить» (*to ant*), который применяют для птиц, Банятых процессом дезинсекции. К сожалению, детали всего процесса, а также результаты воздействия муравьев на клещей пока не выяснены.

Пассивную защиту от паразитов осуществляют те млекопитающие (буйволы, носороги), которые позволяют некоторым птицам собирать на своем теле паразитических насекомых. Правда, привычка эта выработалась, певидимому, на основе использования птиц в качестве предупреждения животного о приближающейся опасности, но она вместе с тем приобрела и дезинсекционное значение. Очень интересные приемы освобождения от эктопаразитов наблюдаются у многих птиц из семейства куриных. Летом, в жаркое время, куры охотно принимают песочные ванны, садясь в песок или в пыль, взъерошивают перья, пропускают через них песок и этим частично освобождаются от пухоедов (а может быть и от перьевых клещей).

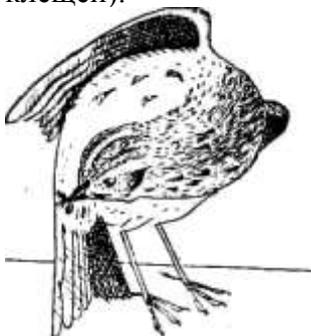


Рис.251. Североамериканская птица *Melospiza melodia* во время дезинсекции своего оперения от перьевых клещей при помощи схваченного клювом муравья (по Мэк-Айвор).

Такие же явления констатированы и для диких куриных, причем у рябчика Олигер (1940) нашел прямую связь между началом периода песочных ванн л значительным уменьшением числа пухоедов: к концу июля активные стадии пухоедов *Lagopus* и *Goniocotes* на рябчике исчезают. Дубинин (in litteris) подтверждает это просеиванием пыли из песочных ванн, в которых только что «купались» птицы. Он находил после просеивания значительное количество перьевых клещей, свалившихся с птиц. Впрочем, с другой стороны, пылевые ванны служат и местом перехода клещей с одной птицы на другую при повторных их купаньях в одной и той же ванне.

Мы склонны считать мерой освобождения от паразитов или, вернее, спасения от них одно явление в жизни ласточек. Гнезда ласточек являются, как известно (см. стр. 252), настоящим рассадником всевозможных кровососущих паразитов: клещей *Gamasidae*, блох, клопов, личинок мух *Pseudocalliphora*. Трудно себе представить, как птенцы ласточки могут выдерживать существование в таких гнездах. Интересно, что немедленно после того, как осенний выводок ласточек научится летать, родители забирают их и на две недели своего предлетного периода бросают гнезда, переселяясь на ночевки в камыши укромные места. Весьма возможно, что эта перемена местообитания связана со стремлением освободиться от паразитов, которые в гнездах не дают покоя птице.

У стрижей, гнезда которых обычно совсем свободны от паразитов, летные птенцы до самого отлета остаются в гнездах.

Несомненный прием освобождения от паразитов установлен у забайкальского тарабагана Дубинин (in litteris). Во время выкармливания тарабаганом своего потомства в концевой камере его норы накапливается нередко громадное количество блох. Дубинин многократно наблюдал, что тарабаган к началу лета выкапывает выше по ходу норы новую выводковую камеру, а спуск к старой заваливает большим количеством земли. В результате этого в новой камере число блох определяется десятками, тогда как в старой, засыпанной можно обнаружить многие сотни блох (рис. 252).

Более или менее активные меры борьбы с паразитами можно найти только у млекопитающих и птиц. У более низко организованных животных временная дезинфекция, хотя и наблюдается в некоторых случаях, но является лишь побочным следствием совершенно посторонних обстоятельств. Мы имеем здесь в виду, например, освобождение от паразитов многих проходных рыб при переходе их из пресной воды в море и обратно (см. стр. 236). Многие паразиты оказываются весьма чувствительными к голоданию хозяина как особенно показали некоторые американские и советские работы последних лет по отношению к цестодам.

Дезинфицирующе действует на кишечных паразитов не только полное голодание хозяина, но и переход его на некоторые сорта пищи. Так, освобождение некоторых степных грызунов, например, сусликов от кишечных паразитов перед их уходом на спячку связывают с тем, что они во вторую половину лета переходят к питанию полынью, имеющей дезинфицирующее действие. Такую же роль Дубинин (in litteris) приписывает питанию тарабагана диким луком.

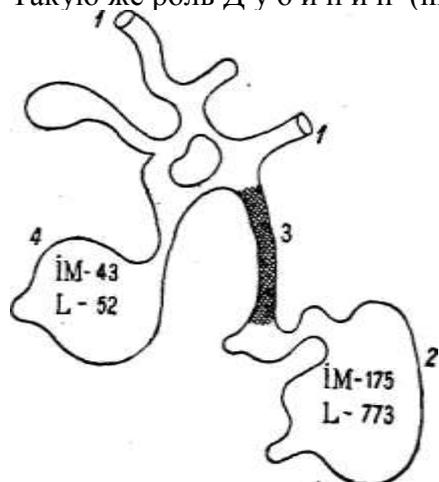


Рис. 252. Чертеж норы тарабагана (*Marmota sibiricus*).

1 — входы в нору; 2 — старая выводковая камера, содержащая 175 взрослых блох и 773 личинки; 3 — заваленный землей вход в камеру; 4 — новая выводковая камера, содержащая лишь 43 взрослых Олохи и 52 личинки (по Дубинину).

Олигер (1940) объясняет исчезновение кокцидий и некоторых цестод у рябчика зимой переходом хозяина к зимнему питанию смолистыми сережками ольхи и березы. Интересно, что явления освобождения от паразитов известны у некоторых беспозвоночных, подвергающихся ин-

вазии какими-нибудь вредителями. Так, у дождевых червей цисты со спорами грегариин, паразитирующих в семенных мешках червя, попадают в полость тела и постепенно пассивно перемещаются из сегментов передней трети тела в самые задние членики животного. Эти последние членики периодически отрываются от тела, освобождая червя и от накопившихся в них экскрементов, а вместе с тем, и от паразитов. Вместе с грегариинами таким же образом удаляются из полости тела червей и личинки некоторых паразитических нематод.

Другой пример. В полости тела голотурии *Stichopus* паразитирует довольно крупный брюхоногий моллюск *Enteroxenos*. По сведениям Bonnevie (1902) зараженные голотурии часто автомируют и выбрасывают при этом вон из тела вместе с собственными внутренностями также и паразитов.

Внутренности голотурии, равно как и автомированные задние членики дождевого червя, восстанавливаются в короткий срок посредством регенерации.

Весьма вероятно, что дальнейшие исследования обнаружат среди беспозвоночных и другие подобные вышеописанным случаи.

ГЛАВА XXVI

ЗНАЧЕНИЕ ПАЗАРИТОВ В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА И В НАРОДНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

В предыдущих главах мы видели много примеров весьма сильного, а нередко и смертельного воздействия паразитов на их хозяев. Этим свойством паразитов определяется значение их как для самого человека, так и для различных отраслей народного хозяйства. Это значение подробно рассматривается в специальных разделах паразитологии, каковы медицинская паразитология, ветеринарная паразитология, а также постепенно возникающие за последние годы сельскохозяйственная паразитология (изучение некоторых паразитов растений и паразитов, уничтожающих вредителей сельского хозяйства) и паразитология культурных и промысловых рыб (входящая, собственно говоря, в ветеринарную паразитологию).

В нашем курсе общей паразитологии мы можем остановиться на данном предмете лишь в самой краткой форме. А именно, мы постараемся лишь вкратце указать, какие группы паразитов и для каких сторон человеческой жизни имеют наибольшее значение. Кроме того, заслуживает внимания вопрос о том, какие группы паразитов вообще играют в жизни человека и человеческом хозяйстве наибольшую роль.

При такого рода подходе к паразитам можно, нам думается, беспристрастно сказать, что в медицинской и ветеринарной паразитологии доминирующее положение занимают паразиты из типа простейших. Это и понятно. При своих микроскопических размерах и значительном развитии защитных приспособлений в виде цист и спор простейшие ближе всего подходят к мельчайшим, но и могущественнейшим врагам человека — бактериям и вирусам. Малые размеры и большая резистентность пропативных стадий способствуют легкости проникновения Protozoa в хозяина и широкому распространению их. Вместе с тем, микроскопическая величина простейших увеличивает для них количество хозяев, в которых Protozoa могут паразитировать.

Колоссальное значение простейших как патогенных паразитов лучше всего доказывается распространением малярии. Это, собственно говоря, единственная из паразитарных болезней человека, которая имеет столь же громадное значение в жизни человечества, как некоторые бактериальные заболевания, не уступая таким бичам человека, как чума, холера и некоторые другие. Следует только вспомнить, что малярия и до сих пор, несмотря на все противомаларийные меры борьбы, сильно суживает распространение европейцев по поверхности земного шара. Есть целый ряд местностей в тропиках, где европеец, по выражению англичан, «может жить, но не размножаться (breed)» — и это главным образом из-за малярии, уносящей большой процент детей младшего возраста. Припомним также, что в Британской Индии малярия ежегодно уносит до миллионы человеческих жизней. Даже в умеренном поясе в некоторых случаях заболевания малярией принимают почти пандемический характер, унося много жертв и снижая работоспособность больших масс населения, как это было на Украине в 20-х годах нашего века.

Можно было бы привести еще бесчисленное множество примеров малярийных заболеваний, которые являлись, препятствием заселению человеком ряда новых местностей или задерживали культурные начинания, как, например, строительство железных дорог и т. п. в тропиках.

Но, кроме малярии, имеется целый ряд менее широко распространенных и тем не менее чрезвычайно важных протозойных заболеваний человека и домашних животных. Особенное значение среди них приобретают различные трипанозомные болезни человека (сонная болезнь, болезнь Чагаса, кала-азар, восточная язва) и животных (нагана рогатого скота в Африке, сурра лошадей, случная болезнь лошадей, су-ауру верблюдов и другие). Некоторые из этих болезней, например нагана, столь же ограничительно действуют на интродукцию ценных домашних животных в ряде областей Африки, как малярия на прочное заселение европейцами Конго.

Кроме того, не следует забывать о пироплазмозных заболеваниях домашних животных. Эти заболевания не только проявляются в виде громадных периодических эпизоотии, например, крупного рогатого скота, но и переходят иногда на диких копытных животных. Так, в 90-х годах XIX века пироплазмоз домашнего скота, перешедший на диких буйволов, явился причиной почти полного вымирания этих животных в Британской Восточной Африке и Уганде.

Немалое, хотя и несравненно меньшее, значение имеют, наконец, заболевания, которые опасны, главным образом, для домашних животных малых размеров: домашней птицы, кроликов. Только высшие из Protozoa, т. е. инфузории, имеют меньшее патогенное значение (*Balantidium* человека, *Chilodon* и *Ichthyophthirius* многих рыб). В общем, однако, несомненно, паразитарные заболевания, вызываемые простейшими, имеют огромное как медицинское, так и экономическое значение.

Не меньшее патогенное значение имеют в жизни человека и наземные членистоногие. Правда, членистоногие сами по себе редко являются возбудителями серьезных массовых заболеваний высших животных. Чесотка (вызываемая чесоточными зуднями), фтириазис, колумбацкая лихорадка скота (возбудитель *Simulium columbazense*), сильные повреждения кожи, вызываемые личинками оводов у копытных животных и клещами у пушного зверя, и другие вот главные заболевания, причиняемые членистоногими, не говоря о тех нападениях, которыми отравляют жизнь человека и животных различные кровососы — комары, клопы, блохи и т. д. Однако значение членистоногих вырастает до колоссальных размеров, если мы примем во внимание, что они являются нормальными переносчиками и распространителями длинной серии важнейших протозойных, бактериальных и вирусных заболеваний человека и животных. Эти заболевания имеют в своей эпидемиологии столько своеобразного, что в последнее время даже выделяются акад. П а в л о в с к и м в особую категорию трансмиссивных болезней.

Малярия, трипанозомозы, пироплазмозы переносятся клещами и насекомыми. Но, кроме того, теми же животными обеспечивается трансмиссия чумы, различных форм Сыпного тифа (клещевой тиф, тиф, переносимый вшами), лихорадки папатачи, желтой лихорадки и даже некоторых гельминтозов: элифантиазис, вызываемый *Wuchereria bancrofti*, и некоторые другие. С этой точки зрения патогенное значение членистоногих необычайно велико. Особенно большим оно было в прошлом, когда человек не имел в своих руках мощного оружия борьбы с болезнями в лице медицинской науки. Тогда, трансмиссивные болезни, передававшиеся членистоногими, могли приобретать прямо-таки мировое значение, как, например, чума, неоднократно проникавшая в Европу из Азии и опустошавшая весь наш материк вплоть до Британских о-вов включительно. Но даже и теперь, когда человек многочисленными и разнообразными профилактическими мероприятиями наложил узду на распространение большинства трансмиссивных болезней, борьба с ними представляет серьезную и весьма актуальную задачу. Действительно, еще совсем недавно сонная болезнь человека, распространяемая мухой цеце, с западных берегов экваториальной Африки проникла вплоть до восточного берега и унесла свыше миллиона человеческих жизней, прежде чем с ее распространением удалось до известной степени справиться.

Наконец, на наших глазах борьба с весенним энцефалитом человека, передаваемым клещами, имеет первостепенное значение в условиях восточно-сибирской тайги, там, где она заново осваивается человеком; а борьба с москитами, как переносчиками нескольких протозойных и бактериальных болезней человека, приобретает такое же значение в условиях Средней Азии.

Более скромное, к счастью, патогенное значение имеют гельминтозы, т. е. глистные заболевания домашних животных и человека. Правда, и среди гельминтов имеется немало опасных, иногда даже смертельных паразитов. Такие формы, как широкий лентец, эхинококк, кошачья двуустка, различные кровяные двуустки, свайник двенадцатиперстной кишки, трихина и некоторые другие дают в известных областях очень густые заражения, частично со смертельным исходом. Можно указать на серьезную тормозящую роль, которую сыграли свайники при прорытии С.-Готардского туннеля, при прорытии Панамского канала; в XIX веке, когда цикл трихин не был вполне изучен, в Германии иногда вспыхивали местные эпидемии трихиноза. Мединский струнец и по сей час имеет кое-где на юго-востоке Азии массовое распространение, а широкий лентец сохранил свободное значение в Карелии. Но, все же, все эти заболевания не носят того грозного, всесторонне действующего на жизнь человека характера, как многие из протозойных или бактериальных болезней, переносимых членистоногими. Большая роль падает на долю гельминтов, вызывающих болезни домашних и промысловых животных. Так, в ветеринарной паразитологии указывается значительное количество червей — возбудителей эпизоотии среди домашних животных. Ограничимся указанием хотя бы на массовые падежи овец от сильного заражения печеночной двуусткой, гибельные для домашней птицы заболевания сингамусом, аскаридиями, массовую гибель молоди карпов от дактилогирисов, пример массовой смертельной эпизоотии аральского осетра (шипа), вызванной жаберным сосальщиком *Nitzschia* и т. д. и т. д. Наконец, немаловажное значение имеет ряд нематод, паразитирующих в сельскохозяйственных растениях и уничтожающих иногда целые урожаи свеклы (*Heterodera schachtii*), пшеницы (*Tylenchus tritici*) и других.

Соответственно с систематическим положением изучаемых паразитов, прикладная паразитология может быть разделена на три части: протистологию, гельминтологию и арахно-энтомологию, о значении которых нами и говорилось в предыдущих строках.

Каждая из этих ветвей паразитологии имеет свои особенности, свои методы исследования и свои главные задачи.

В заключение можно поставить вопрос, который на первых порах кажется парадоксальным, но при ближайшем рассмотрении вполне себя оправдывает, а именно: не могут ли паразиты, наряду с вредным, иметь и какое-нибудь полезное значение в жизни и хозяйстве человека. Ввиду того, что эта сторона деятельности паразитов остается гораздо менее известной, не мешает остановиться на ней немного подробнее.

Полезное значение паразитов для человека в общем очень невелико, но все же можно указать целый ряд паразитов, приносящих, по крайней мере потенциально, известную пользу.

Главную категорию таких паразитов составляют виды, патогенные для различных вредных

человеку животных. Сюда принадлежат и патогенные паразиты хищников, нападающих на скот, и паразиты грызунов и, главным образом, паразиты насекомых, вредящих сельскохозяйственным культурам.

По отношению к целому ряду диких животных установлены периодические паразитарные эпизоотии, приводящие к их массовой гибели. Такие сведения имеются относительно зайца, белой куропатки, погибающих от кокцидий, и для некоторых других.

Волны периодического усиленного размножения и затем вымирания известны и по отношению ко многим вредным для сельского хозяйства грызунам, например, полевкам и другим. Однако, связать массовую гибель их с какими-нибудь патогенными паразитами пока не удалось.

Несравненно более определенное воздействие оказывают паразиты на популяции насекомых, вредящих сельскому хозяйству. Мы уже видели, что среди насекомых имеется несколько десятков тысяч паразитов (главным образом наездники и мухи-тахины), живущих за счет других насекомых. Хозяевами этих паразитов очень часто являются главнейшие вредители сельскохозяйственных культур, вредители складов зерна и др.

Губительная деятельность таких наездников и тахин по отношению к вредителям бывает настолько эффективной, что человек прибегает к их помощи в борьбе с вредителями. На искусственном усиленном разведении паразитов и последующем выпуске их в природу основан биологический метод борьбы с вредными насекомыми.

Вторую, очень небольшую категорию «полезных» паразитов составляют личинки некоторых сосальщиков и ленточных глистов, которые, забираясь под мантию известных двустворчатых моллюсков и вызывая местное раздражение мантийного эпителия, приводят к выделению этим эпителием жемчужин. Сейчас мы знаем, что жемчуг очень часто образуется вне всякой связи с присутствием паразитов. Однако далеко нередко толчком к формированию жемчужин является вышеуказанные личинки паразитических червей, для которых моллюски жемчужницы служат в качестве промежуточных хозяев. Таким образом в данном случае паразитические черви косвенно приносят пользу человеку.

Наконец, третьим случаем полезного влияния паразитов служит применение заражения малярийными паразитами для лечения прогрессивного паралича. Это лечение построенное на принципе «клин клином вышибай», было впервые предложено венским профессором Вальтер фон Яуреггом (Walter von Jauregg) и заключается в следующем. Больного прогрессивным параличом искусственно заражают малярией формы *tertiana* либо через укус зараженного комара, либо впрыскиванием крови малярика. Такое заражение прогрессивного паралитика малярией на известный период времени, после которого малярию излечивают обычным методом ее лечения, т. е. хинизацией, приводит к сильному улучшению состояния больного. Констатировано не мало случаев, когда паралитики, уже изъятые из семьи и находившиеся под надзором, после курса малярийного лечения на долгий срок не только возвращались к семье, но и к отправлению служебных обязанностей. Таким образом в данном случае, при одновременном присутствии в организме человека двух разных болезнетворных начал, *Spirochete pallida* и *Plasmodium vivax*, они оказываются антагонистами. Высказанное нами в прошлом издании предположение о том, что применение паразитов с лечебными целями имеет перед собой будущность, полностью подтвердилось. Открытие Клевоу и Роск-и-ным (1946) канцеролитического, т. е. растворяющего раковые опухоли действия вытяжек *Schizotrypanum cruzi* (возбудителя болезни Чагаса) обещает в ближайшем времени явиться крупнейшим достижением медицинской паразитологии.

Резюмируя все сказанное, мы видим, что наряду с небольшим числом случаев, когда человек может извлечь из паразитов какую-нибудь пользу, встает громадная и грозная масса фактов вредного воздействия паразитических животных как на самого человека, так и на окружающих его и используемых им домашних и промысловых животных. Это обстоятельство заставляет обратиться на борьбу с паразитами сугубое внимание, а для успеха этой борьбы необходимо прежде всего углубленное знание всей биологии паразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нам трудно было затронуть в небольшой сравнительно книге все проблемы, связанные с курсом общей паразитологии, хотя все главные нами разобраны. В заключение необходимо сказать несколько слов о том значении, которое имеет паразитология для изучения эволюции животного мира. Прежде всего заметим, что эволюция паразитов подчинена тем же главным законам, как и филогенетическое развитие свободных животных. А. Иванов (1937) в своей сводке иллюстрирует на паразитологическом материале те же морфо-физиологические принципы и пути изменения органов, которые в свое время были собраны воедино Северцовым (1931). Вводя новую категорию дистракций, Иванов легко находит примеры ее и у свободно живущих беспозвоночных. Однако при всем этом процесс эволюции отличается у паразитических групп одной особенностью, если не качественной, то количественной. Многие стороны этого процесса выражены у паразитов, как это уже отчасти показано нами в курсе, несравненно ярче, чем у свободно живущих животных. Так, например, нигде необходимость допущения эволюции и трансформизма не вытекает с такой беспощадной логикой, как при изучении паразитов. Так как средой обитания паразитов служат всегда другие организмы, то, до появления на земле паразитов, нужно предположить непременное предсуществование каких-то свободных организмов, с одной стороны, и предшествовавших паразитам свободных предков их, с другой. Притом свободные предки паразитов, находясь в совершенно иной среде, необходимо должны были обладать иными морфо-физиологическими свойствами, чем современные их

паразитические потомки, т.е. самое существование паразитов уже требует для своего объяснения допущения эволюции.

Далее, процессы адаптации, играющие столь важную роль в эволюции, проявляются у паразитов особенно ярко и идут особенно глубоко. Для доказательства этого достаточно напомнить *Cestodes* и *Acanthocephala*. Нам нигде не удастся найти среди свободных гетеротрофных организмов формы, характеризующиеся полным отсутствием кишечника и вместе с тем чрезвычайной интенсивностью питания. Такая резкая адаптация к особенностям условий существования наблюдается только у паразитов.

Вследствие особо ясных и направленных в совершенно определенную сторону адаптации у них, паразитические животные позволяют много лучше, чем свободные, изучать те явления совпадения признаков, или конвергенции, которые наблюдаются у разных по происхождению, но сходных по биологии организмов. Вместе с тем изучение паразитов позволяет правильно разобраться в относительной значимости монофилии и полифилии. И в а н о в (1937) обоснованно указывает, что паразитизм по своей природе полифилетичен. Он много раз и независимо возникал в самых разнообразных группах животных. Поэтому анализ организации паразитов иногда очень ясно говорит о том, что группы паразитов, которые раньше считались цельными и монофилетичными, на самом деле являются искусственными. Ш и м е н ц (Schiemetz, 1889), например, считал всех известных паразитических брюхоногих единой группой, но позднее было доказано их полифилетическое происхождение, и сейчас насчитывается 7—8 самостоятельных путей перехода брюхоногих к паразитизму. Но такое полифилетическое происхождение групп животных, обладающих одинаковой биологией, еще более подчеркивает монофилетический характер систематических категорий: очень близкие друг к другу и объединявшиеся в одну систематическую группу паразитические брюхоногие происходят на самом деле от нескольких разных семейств *Gastropoda*, но все эти семейства принадлежат к одному и тому же отряду *Prosobranchia*, цельность которого остается незыблемой. Иными словами, паразитические группы животных хорошо оттеняют монофилию, как основной принцип развития отдельных ветвей генеалогического древа, и полифилию, как частный случай эволюции разных членов одной крупной монофилетической группы при адаптации к одинаковому образу жизни.

Наконец, в связи с такими особенностями среды обитания паразитов, как ограниченность этой среды во времени и пространстве, некоторые биологические процессы, как это можно видеть на ряде примеров, протекают, провидимому, в более короткие отрезки времени, чем у свободных животных. Процессы, медленно — на протяжении тысячелетий, и широко — на протяжении огромных территорий протекающие у свободно живущих организмов, у паразитов могут как бы конденсироваться во времени и пространстве. Резкое изменение окружающей среды свободно живущих организмов (климат, почва, растительность) требуют огромных промежутков времени, а отсюда и процессы изменчивости, состоящие в приспособлении организма к этим переменам во внешней среде, протекают медленно, почти неуловимо. Среда, окружающая паразита (т.е. состояние организма хозяина), может резко изменяться на протяжении самых коротких сроков, а в связи с этим и процессы изменчивости могут ускоряться иногда до пределов, встречаемых лишь в экспериментальных условиях. Возникновение географических разновидностей у свободно живущих животных связано с преодолением больших пространств. До известной степени аналогичные процессы у паразитов, состоящие в смене обычной локализации паразита на новую (например, переход от кишечного паразитизма к кровепаразитизму) или в переходе из одного вида хозяина в другой, — могут происходить на самом ограниченном пространстве и в самое короткое время. Благодаря этому процессы изменения у паразитов представляют особенное удобство для изучения и помогают выяснению тех процессов трансформации, которые медленно, но в огромном масштабе проявлялись в эволюции животного мира. Все отмеченные нами обстоятельства как нельзя более ясно показывают, какой громадный теоретический интерес представляет изучение явлений паразитизма и какой исключительно благодарный материал по эволюционной теории содержит в себе общая паразитология.

ЛИТЕРАТУРА

- А с к е р т J. Factors in the resistance of chickens to the nematode *Ascaridia lineata* (Schneider). Труды по динамике развития, т. X, 1935.
- А с к е р т J. The effect of repeated bleeding on resistance of chickens to parasitism. *Journ. Parasit.*, v. XII, No. 1, 1936.
- А с к е р т J., Eisenbrandt L., Glading B., Wilmoth J. On the comparative resistance of six breeds of chickens to the nematode *Ascaridia lineata*. *Journ. Parasit.*, v. 20, 1933.
- А с к е р т J., Porter D. and Beach T. Age resistance of chickens to the nematode *Ascaridia lineata* (Schneider). *Journ. Parasit.*, v. XXI, No. 3, 1935.
- А с о с т а J. L. y R о м а н а С. Infección del murciélago *Desmodus rotundus* por *Trypanosoma equinum* y transmisión del «mal de caderas». *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v. 33, 1938.
- А ф р и с а O. M. Studies on the host relations of *Nippostrongylus muris* with special reference to age resistance and acquired immunity. *Journ. Parasit.*, v. XVIII, No. 1, 1931.
- А г а п о в а А. И. Паразитофауна *Squalalbumus taeniatus*, средне-азиатского эндемика. Изв. Акад. Наук Казахской ССР, сб. статей по паразитологии, вып. 4, 1945.
- А л ф е е в Н. И. О распространении клеща *Ixodes ricinus* в районе Череменицкого озера и наблюдения над его биологией и экологией. Вредители животноводства. Изд. Акад. Наук СССР, 1935.
- Von Al ten F. Zur Phylogenie des Hymenopterengehirnes. *Jen. Zeitschr. Naturw.*, Bd. 46, 1910.
- Arndt. *Zitschr. f. Parasit.*, Bd. 11, 1940.
- A n d r e w s J., K a u f m a n n W. and D a v i s R. Effects of the nematode *Trichostrongylus colubriformis* on the nutrition of lambs. *Journ. Parasit.*, v. 28, 1942.

- Ахмеров А. К экологии *Livonеса amurensis*. Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биол. наук, вып. 1, 1939.
- Базикалова А. Я. Материалы по паразитологии Мурманских рыб. Сборник научно-промысловых работ на Мурмане, ЦНИРХ, Москва, 1932.
- Барков. Der Winterschlaf und seine Erscheinungen im Tierreich. Berlin, 1846.
- Барышева А. Паразитофауна серой куропатки (*Perdix perdix*). Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биол. наук, вып. II, 1939.
- Барышева А. Ф. Паразитофауна рыб Ладожского озера. (В печати.)
- Бауер О. Н. Паразитофауна некоторых птиц Закавказья, совершающих вертикальные миграции. Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биол. наук, вып. II, 1939.
- Бескер Е. and Everett R. Comparative growths of normal and Infusoria-free lambs. Amer. Journ. Hyg., v. II, 1930.
- Вергил. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. I—II, Ленинград, 1932.
- Vischoff. Biologie der Hymenopteren. Berlin, 1927.
- Благовещенский Д. И. и Поираннев Б. И. К биологии клеща *Ixodes ricinus*, переносчика пироплазмозов крупного рогатого скота. Практ. ветеринария, № 8—9, 1930.
- Blanchard V. Experiences et observations sur la marmotte en hibernation. C. R. Soc. Biol., t. 55, 1903.
- Богатова З. К. Паразитофауна местной рыбы и акклиматизированного сига оз. Тургояк. Ученые записки ЛГУ, сер. биол. наук, № 7, вып. 3, 1936.
- Восек W. On the longevity of human intestinal Protozoan cysts. Amer. Journ. Hyg., v. 1, 1921.
- Боева-Петрушевская Т. Материалы по циклу развития *Nyctotherus cordiformis*. Труды Ленингр. об-ва естеств., т. 62, 1933.
- Божецко В. Инфузория из кишечника верблюда. Вести, микробиол. и эпидемиол., т. 4, 1925.
- Бовиер Е. Le commensalisme chez certains polypes madreporaires. Ann. Sc. natur. Zoologie (ser. 7), t. 20, 1895.
- Brandt V. Parasites of certain North Carolina Salientia. Ecolog. Monographs, 6, 1936.
- Brian A. Il parasitismo fra gli animali marini. Genova, 1931, *
- Bonnevie K. Entoroxenos oestergreni, ein neuer in Holothuriern schmarotzender Gastropode. Zool. Jahrb. (Abt. Anat.), Bd. 15, 1902.
- Brantton R. The influence of helminth parasitism on the abundance of the snowshoe rabbit in Western Canada. Canadian Journ. of Research, v. 7, 1932.
- Graun M. Die tierischen Parasiten des Menschen. Leipzig, 1925.
- Втоок F. Studies on the germ cell cycle of Trematodes. Amer. Journ. Hyg., v. 12, 1930.
- Bruun E. Precis de Parasitologie. 1936.
- Bumpr E. Role pathogene et mode de transmission du Trypanosoma inopinatum. C. R. Soc. Biol. T. 61, 1906.
- Buchner P. Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose. Berlin, 1921.
- Buchner P. Studien an intracellulären Symbionten." Arch. Protistenk., Bd. 26, 1912 и Bd. 39, 1918. Быховская И. Эндopазиты рыбы р. Чу. Труды Киргизской комплексной эксп., III, 1936. Быховская И. Материалы по паразитологии рыб Карелии. Паразитология рыб малых водоемов — «ламб». Труды Бородинской биол. станции, т. 8, 1936. Быховская И. Е. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб. Ученые записки ЛГУ, сер. биол. наук, № 7, вып. 3, 1936. Быховская И. Е. (Павловская). Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитолог, сб. Зоол. ин-та Акад. Наук. VIII, 1910. Быховский Б. Die Bedeutung der monogenetischen Trematoden für die Erforschung der systematischen Beziehungen der Karpfische. Zool. Anzeiger, Bd. 102-, 1933. Быховский Б. Моногенетические сосальщики реки Чу. Труды Киргизской комплексной эксп., III, 1936. Быховский Б. Trematodes рыб окрестностей г. Костромы. Протоколы Ленингр. об-ва естеств., т. 69, 1929. Быховский Б. Е. Die Amphibientrematoden aus der Umgegend von Kiew. Zool. Anzeiger, Bd. 102, 1933. Carini A. und Reichenow. E. Ueber Amobeninfektion in Zelleriellen. Arch. Protist., Bd. 84, 1935. Caullery M. et Mesnil P. Xenocoeloma brumpti: Copepode parasite de Polycirrus arenivorus. Bull. Biol. France — Belgique, v. 53, 1919. Caullery M. Le parasitisme et la symbiose. 1922.
- Chandler A. C. Susceptibility and resistance to helminth infections. Journ. Parasitol., v. XVIII, No. 3, 1932. Chatton E. Les Peridiniens parasites. Theses Fac. Sciences. Univ. Paris, 1919. Chatton E. et Perard C. Nicollella ctenodactyli n. g. n. sp. et Collinella gondi n. g. n. sp. cilies parasites intestinaux de Gondi, Ctenodactylus gondi. Bull. Soc. Zool. Paris, v. 44, 1919. Chatton E. et Perard Ch. Les Nicollellidae. Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans. Bull. Biol. France Belgique, v. 55, 1921. Chatton E. et Wolff A. Les Cilies Apostolus. I. Arch. Zool. exp. et gener., v. 77, 1935. Хейсин Е. Новые данные по жизненному циклу малярийного плазмодия (к вопросу об экзо-эритроцитарных стадиях развития). Природа, № 11, 1947. Chopard L. Les parasites de la Mante religieuse. Ann. Soc. entom. France, v. 91 (1922), 1923. Clapham Ph. Some observations on the effect of dietary deficiency on infestation of chickens with the nematode Heterakis gallinae. Journ. Helminth., v. XII, No. 3, 1934. Claus C. Zur morphologischen und phylogenetischen Beurteilung des Bandwurmkräupers. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 8, 1889. Cleveland L. The feeding habit of termite castes and its relation to their intestinal flagellates. Biol. Bull., v. 48, 1925. Cleveland L. The ability of Termites to live perhaps indefinitely on a diet of pure cellulose. Biol. Bull., v. 48, 1925.
- Cleveland L. The effect of oxygenation and starvation on the symbiosis between the Termite Termopsis, and its intestinal flagellates. Biol. Bull., v. 48, 1925. Cleveland L. Symbiosis among animals with special reference to Termites and their intestinal flagellates. Quart. Rev. Biology, v. 1, 1926. Cleveland L. Further observations and experiments on the Symbiosis between Termites and their intestinal protozoa. Biol. Bull., v. 54, 1928. Cleveland L., Hall S., Sanders E. and Collier J. The woodfeeding roach Cryptocercus, its Protozoa and the symbiosis between Protozoa and roach. Mem. Amer. Acad. Arts Sci. Boston, v. 17, 1934. Codreanu R. Sur la phase interne du cycle evolutif de deux formes d'Ophryoglena, infusoires endoparasites des larves d'ephemeres. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 190, 1930. Coulston F., Cantrell W. and Huff C. The distribution and localisation of sporozoites and pre-erythrocytic stages in infectious with *Pl. gallinaceum*. Journal of Infections Diseases, vol. 76, 1945. Culbertson J. T. Immunity against animal Parasites. New York, 1941. •
- da-Cunha A. Sobre os ciliados intestinaes dos Mammiferos. I. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, t. 6, 1914. da-Cunha A.

- Sobre os ciliados intestinaes dos Mammiferos. II. Mem. Inst. Oswaldo. Cruz, t. 7, 1915. da-Cunha A. et Muni A. J. Contribucao para o conhecimento dos Ciliados parasitos dos Mammiferos do Brasil. Sciencia Medica, № 12, 1925. da-Cunha A. et Muni J. Sur quelques Cilies parasites der Mammiferes du Brasil. Compt. Rend. Soc. Biolog., t. 96, 1927. da-Cunha A. et Muni J. Nouveau Cilie, parasite du coecum du Tapirus americanus. Compt. Rend. Soc. Biolog., t. 98, 1927. Данилевский В. Д. La parasitologie comparee du sang. I. II. Kharkov, 1889—1891. Динник Ю. Паразитические черви оз. Севан. Трзды Севанской озерной станции, т. IV, вып. 1—2. 1933. Dobeil C. and O'Connor W. The intestinal Protozoa of man. London, 1921.
- Догель В. Catenata. Организация рода Naplozoon и некоторых сходных с ним форм. С. Петербург, 1910.
 Догель В. Паразитические простейшие из кишечника термитов. I. Зоологич. вестник, т. I, 1916.
 Догель В. Паразитические простейшие из кишечника термитов. III. Русск. арх. протистологии, т. 1, 1922.
 Догель В. Une nouvelle espece du genre Blepharocorys, V. bovis, habitant l'estomac du boeuf. Ann. de Parasitol., t. IV, 1926.
 Догель В. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. I. Arch. f. Protist., Bd. 59, 1927.
 Догель В. Die sogenannte «Konkrementenvakuole» der Infusorien als eine Statozyste betrachtet Arch. f. Protist., Bd. 68, 1929.
 Догель В. Проблемы исследования паразитофауны рыб. I. Труды Ленингр. об-ва естеств. т. 62, 1933.
 Догель В. Angaben iiber die Ophryoscolecidae des Wildschafes aus Kamtschatka, des Elches und des Yaks, nebst deren zoogeographischen Verwertung. Arch. Protist., Bd. 82, 1934.
 Догель В. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергофск. Биологич. ин-та, № 15, 1935.
 Догель В. А. Паразиты трески из оз. Могильного. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936.
 Догель В. Возрастные изменения угря в связи с вопросом о его миграциях. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936.
 Догель В. Особенности заражения кукушки пухоедами. «Природа», 1936.
 Догель В. Паразиты четырехрогого бычка (Muohoscephalus quadricornis). Ученые записки ЛГУ, № 68, 1941.
 Догель В. Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных. Зоологический журнал, т. 25, 1946.
 Догель В. Паразитические инфузории из кишечника сайги (Saiga tatarica). (В печати.)
 Догель В. А. и Быховский Б. Е. Фауна паразитов рыб Аральского моря. Паразитолог, сб. Зоол. ин-та Акад. Наук, IV, 1934.
 Догель В. и Быховский Б. Паразиты рыб Каспийского моря. Комиссия по изучению Каспийского моря, т. 7, 1938.
 Догель В. и Кароли. некая К. Паразитофауна стрижа. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936.
 Догель В. и Марков Г. Возрастные изменения паразитофауны новоземельского гольца (Salvelinus alpinus). Труды Ленингр. об-ва естеств., т. 66, 1937.
 Догель В. и Навцевич Н. Паразитофауна городской ласточки. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936.
 Догель В. и Петрушевский Ю. Паразитофауна рыб Невской губы. Труды Ленингр. об-ва естеств., т. 42, 1933.
 Догель В. и Петрушевский Ю. Опыт экологического исследования беломорской семги. Вопросы Экологии и Биоценологии, № 1, 1935.
 Догель В. и Рапорт В. Паразиты пушных животных. I. Паразиты ондатры. Изв. Каз. ФАН СССР. Сборник статей по паразит., вып. 3, 1944.
 Догель В. А. и Фурсенко А. В. Эктопаразитические инфузории на наземных Isopoda. Труды Петрогр. о-ва естеств., т. 52, 1921.
 Dollfus R. Sur une metacercarie progenetique d' Hemiuride. Bull. Biol. France-Belgique, t. 61, 1927.
 Dollfus R. Existe-t-il des cycles evolutifs abreges chez les Trematodes digenétiques? Le cas de Ratzia parva. Ann. de Parasitol., t. 7, 1927.
 Dollfus R. Acanthocephalide d'un poisson capture a 4785 m de profondeur. Annal. Parasitol., v. 9, 1931.
 Дубинин В. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936.
 Дубинин В. Изменения паразитофауны каравайки (Plegadis falcinellus), вызываемые возрастом и миграцией хозяина. Труды Астрахап. запов., вып. 2, 1938.
 Дубинин В. Экологические наблюдения над паразитической кровососущей мухой Carnus he-mapterus в дельте Волги. Сб. «Вопросы экологии», 1939.
 Дубинина М. Паразитофауна кваквы (Nycticorax nycticorax) и ее изменения в связи с миграцией хозяина. Зоолог. журнал, т. 16, 1937.
 Ejsmont L. Dependence causale entre la localisation du strongle-geant (D. renale) et les voies evolutives dans l'hote definitif. Coll. assist. Univ. Josephi Pilsudski Varsoviensis comment. ami., t. I, 1936.
 Elton Ch. Pord E. and Basker I. The health and parasites of a wild mouse population. Proc. Zool. Soc. London, 1931.
 Escherich K. Die Termiten oder weissen Ameisen. Leipzig, 1909.
 Faust E. Parasitism among the Helminths. Amer. Nat., v. 59, 1925.
 Федорова-Виноградова Т. Цикл развития грегарины Diplocystis phryganeae в связи с метаморфозом хозяина. Арх. рус. протистол. об-ва, т. III, 1924.
 Федотов Д. Protomyzostomum poynephris и его отношение к Gorgonocephalus eucnemis. Петроград, 1915.
 Ferris G. F. Contributions toward a Monograph of the Sucking Lice. P. 5. Stanford Univ. Publications. Biol. Sc., v. 2, № 5, 1932. -
- Филипченко А. А. Экологическая концепция паразитизма. Ученые записки ЛГУ, № 13, сер. биол. наук, вып. 4, 1937. Pogeil A. La parabiose chez les fourmis. Bull. Soc. Vaud. Pc. Nat. (4). v. 34, 1898. Foster A. O. The immunity of dogs to Ancylostoma caninum. Amer. Journ. Hyg., v. XXII, No. 1, 1936. Foster A. O. On a probable relationship between anaemia and susceptibility to hookworm infection. Amer. Journ. Hyg., v. XXIV, No. 1, 1936. Foster A. and Cort W. The relation of diet to the susceptibility of dogs to Ancylostoma caninum. Amer. Journ. Hyg., v. XVI, No. 1, 1932. Foster A. and Cort W. Further studies on the effect of generally deficient diet upon the resistance of dogs to hookworm infestation. Amer. Journ. Hvs., v. XXI, No 2, 1936. Foster A. O. and Landsberg J. W. The nature and cause of hookworm anaemia. Amer. Journ. Hyg., v. XX, No 2, 1934. Fuhrmann O. Die Cestoden der Vogel. Zoologische Jahrbücher. Supplement X, 1908. Fuhrmann O. Gynandrotaenia stammeri n. g. n. sp. Revue Suisse de Zool., v. 43, 1936. Fuhrmann O. Un cestode aberrant. Bull. Soc. Neuchatel. Sc. Nat., t. 58, 1933. Gabrielschewsky E. Convergence of coloration between American pilose flies and Bumblebees (Bombus). Biolog. Bull., v. 61, 1926. Gallien L. Recherches experimentales sur le dimorphisme evolutif et la biologie de Polystomum in-

- tegerrimum. Trav. Stat. Zool. Wimeraux, t. 12, 1935. Г а л у з о И. Г. Пироплазмы скота в Гиссарском совхозе по данным 1934 г. Рукопись. Г а л у з о И. Г. Кровососущие клещи Казахстана. I. Инст Зоолог. Акад. Наук Казахск. ССР, 1946. Г а с с о в с к и й Г. К микрофауне кишечника лошади. Труды Петрогр. об-ва естеств., т. 49, 1918. G a t e s G. E. Preliminary note on a new Protozoan parasite of earthworms of the Genus Eutyphaeus Biol. Bull., v. 61, 1926. G i a r d A. Oeuvres diverses. I—II. Paris, 1911—1913. Г и н е ц и н с к а я Т. А. Эколого-паразитологическое исследование утиных птиц дельты Волги. (В печати).
- Ж и и к и н Л. Материалы по зараженности паразитами некоторых диких млекопитающих Узбекистана. Паразитолог. сб. Зоолог. и-та Акад. Наук. т. II. 1931. Г н е з д и л о в В. и Г а - л ы з и н Ф. К биологии плероцеркоидов *Diphyllobothrium latum* и заражению ими хищных рыб с применением метода прижизненной окраски личинок. Сб. Паразитные животные, ВИЭМ, т. 2, 1936. G o n d e r R. *Lambliа sanguinis* n. sp. Arch. f. Protist., Bd. 21, 1910. Г о р б у н о в а М. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936. G o s s w a l d K. Ueber bisher unbekannte Formveränderungen bei Ameisen. Zeitschr. f. Parasit. Bd. 10, 1938. G o t o S. and I s h i i N. On a new Cestode species, *Amphilina japonica*. Japan. Jour. Exp. Med., 14(1), 1936. G r a h a m G. Resistance studies with the nematode, *Nippostrongylus muris*, in laboratory rats. Amer. Journ. Hyg., v. XX, No 2, 1934. G r a s s e P. Contribution à l'étude des Flagolles parasites. Arch. Zool. exp. et gener., t. 65, 1926. G r a s s e P. Parasites et Parasitisme. 1935. Г р а ф ф Л. и Л и н с т о в О. Паразитизм и паразиты. 1910. Г в о з д е в Е. В. *Aeolpenteron nephriticum* n. sp. Изв. Акад. Наук Казахской ССР. Сб. статей по паразитологии, вып. 4, 1945. H a r k e m a R. The parasites of some North Carolina Rodents. Ecolog. Monogr. v. 6, 1936. H a r r i s o n L. The taxonomic value of certain parasites. Abstr. Ann. rep. Sydney Univ. Sci. Soc. 1912. H a r r i s o n L. The Mallophaga as a possible clue to bird phylogeny. Austral. Zool., v. I, 1914. H a r r i s o n L. On the Mallophagan family Trimenopodidae, with a description of a new genus and species from an American Marsupial. Austral. Zool., v. 2, 1922. H e g n e r R. Some Investigations on entozoic Protozoa. Amer. Natur., v. 68, 1924. H e g n e r R. The evolutionary significance of the protozoan parasites of monkeys and man. Quart. Rev. Biology, v. 3, 1928. H e i t z A. *Salmo salar*, seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Siisswasser. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 12, 1918. H e r r i c k C A. A quantitative study of infections with *Ancylostoma caninum* in dogs. Amer. Journ. Hyg., v. VIII, 1928. H i l l C h. *Platygaster vernalis*, an important parasite of the Hessian Fly. Journ. agricult. research, v. 25, 1923. H o b m a i e r M. Wie kommt die Infektion der Raubfische mit dem Plerocercoid von *Dibothriocephalus latus* zustande? Centralbl. Bakt., Bd. 72, 1927. H o f m a n n K. Beitrage zur Kenntniss der Entwicklung von *Distomum leptosomum*. Zool. Jahrb. Abt. f. System., Bd. 12, 1899. H o l l F. The ecology of certain fishes and amphibians with special reference to their helminth and linguatulid parasites. Ecolog. Monographs, 2, 1932. H u f f C and G o u l s t o n F. The development of *Pl. gallinaceum* from sporozoite to erythrocytic trophozoite. Journal of Infections Diseases, vol. 76, 1944. H u f f C and C o u l s t o n F. The relation of natural and acquired immunity of various avian host to the cryptozoites and metacryptozoites of *Pl. gallinaceum* and *Pl. reliotum*. Jour. of Inf. Dis., vol. 78, 1946.
- H u n n i n e n A. V. and W i c h t e r m a n n R. Hyperparasitism in a species of *Hexamita* found in the reproductive system of *Deropristis inflata* from marine eels. Journ. Parasit., v. 24, 1938.
- I h e r i n g H. On the ancient relations between New Zealand and South America. Trans. and Proceed. New Zea. Inst. v. 24, 1891.
- I h e r i n g H. Die Helminthen als Hilfsmittel der Zoogeographischen Forschung. Zool. Anzeiger, Bd. 26, 1902.
- Й о ф ф И. и Т и ф л о в В. К фауне и экологии блох лесостепи. Паразитолог. сб. Зоол. п-та Акад. Наук, т. I, 1930.
- И в а н о в А. В. Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни. Ученые записки ЛГУ, № 13, сер. биол. наук, вып. 4, 1937.
- I w a t a S. Some experimental studies on the regeneration of the plerocercoid of Manson's tapeworm *Diphyllobothrium erinacei* with special reference to its relationship with *Sparganum pWiferum*. Japan Journ. Zool., v. 6, 1934.
- I v o r H. R. Further studies of anting by birds. The Auk, vol. 60, 1943.
- Я к и м о в В. Болезни домашних животных, вызываемые простейшими. 1931.
- Y a m a g u t i S. Studies on the helminth Fauna of Japan. Part 24. Trematodes of Fishes. V. Japan. Journ. of Zool., v. 8, 1938.
- J a n i c k i C Ueber die jüngsten Zustände von *Amphilina foliacea* in der Fischbleibeshöhle, sowie Generelles zur Auffassung des Genus *Amphilina*. Zool. Anz. Bd., 90, 1930.
- J o n k e r A. Ueber den Bau und die Verwandtschaft der parasitischen Gastropoden. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. v. (2). DC, 16, Afl. 1, 1916.
- J o s h i d a S. On the development of *Ascaris lumbricoides*. Journ. Parasitology, v. 5, 1919.
- K a t h a r i n e r L. Ueber die Entwicklung von *Girodactylus elegans*. Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 7, 1904.
- K a t z i n L. J. and K i r b y H. jun. The relative weights of Termite and their Protozoa. Journ. Parasitol., v. 25, 1939.
- E e i l i n D. Parasitic autotomy of the host as a mode of liberation of coelomic parasites of the earthworm. Parasitology, v. 17, 1925.
- E e l l o g g V. L. New Mallophaga. Proc. Calif. Acad. Sci., v. 6, 1896.
- E e l l o g g V. L. Insects, N. Y., 1905.
- E e l l o g g V. L. Distribution and species-forming of ectoparasites. Amer. Naturalist, v. 47, 1913.
- E e l l o g g V. L. Ectoparasites of Mammals. Amer. Naturalist, v. 48, 1914.
- V o n E e m n i t z G. A. Untersuchungen über den Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi*. Zeitschr. Biol., Bd. 67, 1917.
- E e r r E. B. Studies on acquired immunity to the dog hookworm, *Ancylostoma caninum*. Amer. Journ. Hyg., v. 24, No 9, 1936.
- E i r b y H. Host-parasite relations in the distribution of Protozoa in termites. Univ. California Pub-licat. Zool., v. 41, 1937.
- К и р ш е н б л а т Я. Происхождение явления промежуточных хозяев у паразитов. Ученые записки ЛГУ, JM513, сер. биол. наук, вып. 4, 1937.
- К и р ш е н б л а т Я. Закономерности динамики даразптофауны мышевидных грызунов. Изд. ЛГУ, 1938.
- К и р ш е н б л а т Я. Паразитические черви малоазийского суслика (*Citellus xanthorhynchus*) в Армении. Ученые записки ЛГУ. Л^о 43, сер. биолог. наук, вып. 11, 1939.
- К и р ш е н б л а т Я. Д. Специфичность паразитов к хозяевам. Успехи совр. биологии, т. 14, 1941.
- К л ю е в а Н. Г. и Р о с к и н Г. И. Блоторапия злокачественных опухолей. Изд. Акад. Медиц. Наук, 1946.
- К н о р р е А. Распространение паразитизма в животном царстве. Сб. «Проблемы общей паразитологии». Ученые записки ЛГУ, № 13, сер. биол. наук, вып. 4, 1937.
- E o r r e g i A. Ueber die nicht-pathogene Protozoenfauna des Blinddarmes einiger rfagetiere. Arm. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo, t. 3, 1935.
- E o r n h a u s e r S. J. The Sexual characteristics of the membracid *Thelia bimaculata* Fabr. I. External changes in used by *Aphelopus theliae* (Gahan). Journ. of Morphol., vol. 32, 3, 1919.

- Eu Jo E, A taxonomic consideration of Myxosporidia. Trans. Amer. Micr. Soc. Menasha, v. 52, 1933,-
Кузьменко М. П. Паразитофауна остролючки *Sarocotobrama kuschakewitchi* средне-азиатского эндемика. Изв. Акад. Наук Казахской ССР, сб. статей по паразитологии, вып. 4, 1945.
- Ларченко К. Die Unempfanglichkeit der Raupen von *Loxostege sticticalis* und *Pieris brassicae* gegen Parasiten. Zeitschr. Parasitenk., Bd. 5, 1933.
- Латышев Н. И. и Крюкова А. П. Эпидемиология кожного лейшманиоза в условиях песчаной пустыни. Тезисы докладов совещания по паразитологии, проблемам. Изд. Акад. Наук СССР, 1939.
- Латышева Н. Паразиты некоторых беспозвоночных Азовского моря. Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биолог, наук, вып. 11, 1939.
- Lawrence R. F. A new parasitic mite from the Golden Mole. Proc. Zool. Soc. p. III, v. 114, 1944.
- Legér L. Etude sur *Taeniocytis mira*, gregarine métagénérique. Arch. f. Protist., Bd. 7, 1906.
- Leigh W". H. and Van Cleave H. J. Metamorphosis of the Frog as a factor in cercarial penetration by *Glypthelmis quietae*. Journ. Parasit., v. 31, 1945.
- Левашев М. К паразитологии белорыбицы (*Stenodus leucichthys*) и каспийско-черноморского лосося (*Salmo trutta labrax*). Работы Волжской биол. ставдил, VII, 4—6, 1924,
- Leuckart R. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 1863
(и последующие издания). Lindroth A.. Die biologische Bedeutung des Hamoglobins bei Wirbellosen. Ergebnisse d. Biologie. Bd. 19, 1942. Looss A. Schmarotzertum in der Tierwelt. Leipzig. 1892. Looss A. Die Wanderng der Ancylostomum und Strongyloides-Larven von der Haut nach dem Darm.
C. R. 6e Congr. Internat. Zool., Berne, 1904. Looss A. The anatomy and life history of *Ancylostoma duodenale*. Dub. Ministry of Education, Egypts Records of the School of Medicine, v. 4, 1911. Лотодкий Б. В. Материалы по фауне, биологии и экологии клещей п/сем. Ixodoidea в Гиссарской долине Таджикистана в связи с обоснованием мер профилактики пироплазмозов крупного рогатого скота. 1935. Лутта А. Динамика запасных питательных веществ у паразитических червей в зависимости от цикла их развития. Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биолог, наук, вып. 11, 1939. Лутта А. С. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis*, Abild. Труды Ленингр. об-ва Естествоиспыт., т. LXVIII, вып. 4. 194X Ляйман Э. М. Паразитические черви рыб оз. Байкала. Труды Байкальской лимнологической станции, IV, 1933.
- Marchal P. Le cycle évolutif du *Polygnotus minutus*. Bull. Soc. Ent., 1903.
- Марков Г. С. *Влияние диеты на течение заболевания паразитическими червями. Успехи современной биологии, т. IX, вып. 2, 1938.
- Марков Г. Явление форезии у пухоедов. Зоолог, журнал, т. 17, 1938.
- Марков Г. Динамика паразитофауны скворца. Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биолог, наук, вып. 11, 1939. Маркова Л. Влияние зимней спячки на состояние паразитофауны летучих мышей. Зоолог, журнал, т. 17, 1938. Manteg H. Some digenetic Trematodes from deep-sea fishes of Tortugas, Florida. Papers Tortugas Lab. Carnegie Inst., v. 28, 1934. Jattoff K. Ueber die Möglichkeit der Entwicklung von *Trichinella spiralis* bei Kaltblutern. Zeitschr. Parasit. Bd, 13, 1944. McCoy O. R. Immunity reactions of the dog against hookworm (*Ancylostoma caninum*) under conditions of repeated infection. Amer. Journ. Hyg., v. 14, No 2, 1931. Meyer A. Acanthocephala. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. Bd, 4, 2 Abt, 1933. Мейер Н. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. 1937. Мейер Н. Реконструкция фауны в свете дарвиновского учения. Зоолог, журнал, т. 18, 1939. Metcalf M. Parasites and the aid they give in problems of taxonomy, geographical distribution and paleogeography. Smith. Misc. Coll., v. 81, No 8, 1929. Mickel. Biological and taxonomic investigations on the *Mutillid* wasps. Bull. U. S. Nat. Mus. № 143, 1928. Finchin E. An introduction to the study of the Protozoa, with special reference to the parasitic forms. London, 1912. Mitzmain. Collected studies on the insect transmission of *Trypanosoma evansi*. U. S. Public health service. Hyg. Lab. Bullet., No 94, 1914. Miyashita Y. Drei neue parasitische Infusorien aus dem Darne einer japanischen Susswassero-ligochaete. Annot. Zool. Jap., v. 14, 1933. Moniez R. Essai monographique sur les cysticerques. Trav. Inst. Zool. Lille, t. 3, 1880. Мордвилко А. Ueber den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten. Biolog. Centralbl., Bd. 29, 1909. Mortensen Th. Biological Observations on Ophiurids, with Description of two new Genera and four new Species. Papers from D-r Mortensens Pacific Expedition 1914—16, p. 63. Vidensk. Medd. Dansk. Naturhist. Foren. Bd. 83, 1932—1933. Москвин И. А. Влияние химических раздражителей на клещей *Ornithodoros papillipes*. Труды военно-медиц. Акад. РККА им. С. М. Кирова, XVIII, 1939. Мошковский Ш. Д. Функциональная паразитология. Очерк 1, 2 и 3. Медпшпск. паразитолог. и паразитарп. болезни, т. XV. № 4, 5 и 6, 1946. Милег Н. Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verh. Naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. u. Westph. Bd. 6, 1871. McIntosh A. Polyandry and Polygyny in parasitic worms. Journ. Parasit., v. 20, 1933. Nalera. Das Tierreich. Euryphyidae'. Lief. 4, 1898. Насонов Н. Энтомологические исследования. Варшавск. универс. изв., 1892—1893. Nierstrass H. F. und Scherman M. M. Parasitische Prosobranchier der Siboga-Expedition. Siboga-Expedit. Monogfaphie XLIX, 2, Leiden, 1909. Николаевский Л. Д. Причины эпизоотии некробациллёзов в стадах северных оленей. «Ветеринария» № 10, 1944. Никольская Н. Паразитофауна баклана. Ученые записки ЛГУ, № 43, сер. биолог, наук, вып. 11, 1939. Новикова К. М. Паразитофауна снетка и корюшки в естественных и культурных условиях. Ученые записки ЛГУ, № 7, сер. биолог, наук вып. 3, 1936. Нбегег W. Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flohe. Arch. Protist., Bd. 25, 1912. Нбегег W. Kleine Beobachtungen an parasitischen Protozoen (Zugleich vorläufige Mitteilung über die Befruchtung und Sporogonie von *Lankesterella minima*). Arch. f. Protist., Bd. 41, 1920. Нбегег W. Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Tiere. Berlin, 1922. Odhner. Die Trematoden des Arktischen Gebiets. Fauna Arctica, Bd. 4, 1905. Олигер И. Паразитофауна рябчика на севере Горьковской области. Ученые записки ЛГУ, № 69, 1940. Олсуфьев Н. Г. и Голов Д. А. Роль слепней в передаче и хранении туляремии. Патогенные животные. ВИЭМ, Труды отд. паразитолог., II, 1936. Олсуфьев Н. Г. Итоги изучения переносчика туляремии в СССР. Труды Всесоюзной конф. микр., эпидем. и инфекц., 1939, 1940. Османов С. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря. Ученые записки Педаг. п-та им. Герцена, т. XXX, 1940. Павлорский Е. Н. Клещи *Ornithodoros* в связи с проблемой клеточного тифа вообще и в

Средней Азии в частности. Животн. паразиты и некоторые паразит. болезни человека в Таджикистане. Изд. Н. К. Здтавоохр. Тадж. ССР., 1929. Павловский Е. Курс паразитологии человека. 1934. Павловский Е. Организм как среда обитания. «Природа» № 1, 1934. Павловский Е. Изучение динамики клещей в природе, как обоснование мер борьбы с ними.

Изв. Акад. Наук СССР. Вред животноводства, 1935. Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Изв. Акад. Наук СССР, 1937. Павловский Е. Н. Роль паразитологического фактора в эпидемиологии весенне-летнего

энцефалита. Труды Всес. конф. микр., эпидем. и инфек. 1939, 1940. Павловский Е. Н. Переносчики и резервуары вируса клещевого (весенне-летнего) энцефалита. Арх. биол. наук. 59, вып. 1—2, 1910. Павловский Е. Н. Основные результаты исследований по паразитологическим сторонам проблемы клещевого энцефалита. Тезисы докладов II совещания по паразит. проблемам, изд. Акад. Наук СССР, 1940. Павловский Е. Н. Учебник паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней. Москва, Медгиз, 1945. Павловский Е. Н. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в про-

цессе эволюции. Зоол. журнал, т. 25, 1946. Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека, т. I, Ленинград, 1946. Павловский Е. Н., Благовещенский Д. И. и Алфеев Н. И. Основные задачи практического изучения клещей в целях организации борьбы с ними. Изв. Ленингр. ин-та борьбы с вред. в сельском и лесн. хоз., вып. II, 1932. Павловский Е. Н., Галуво И. Г. и Лотоцкий Б. В. Методы и система профилактики пироплазмозов крупного рогатого скота в условиях южного Таджикистана. (Рукопись.) Павловский Е. и Гнездилов В. Экспериментальное исследование над плероцеркой-дамм лентеца широкого в связи с вопросом о круге их потенциальных хозяев. Труды Военно-мед. акад. РККА, т. 19, 1939. Пав-

ловский Е., Кроль М. и Смородицев А. Краткие сведения о клещевом весенне-летнем энцефалите. Медгиз, 1940. Павловский Е. Н. и Штейн А. К. Экспериментальные исследования над слонными

железами Ешег». Весн. микроб и эпидем., т. II, №3—4, 1923. Павловский Е. и Штейн А. Действие укуса *Ornithodoros papillipes* во всех фазах метаморфоза на покровы человека. Патогенные животные. Труды отд. паразитол. ВИЭМ, т. II, 1936. Павловский Е. Н. и Померанцев Б. И. К вопросу о распространении клещей в зоне перегона скота на западном склоне Алагеза. Закавказ. паразитолог. экспед. в Армению. Труды СО ПС. вып. II, изд. Акад. Наук СССР и Закавказ. Гос. ин-та эксп. ветеринарии; 1931 и 1934. Paul D. Beob. ichtungen über die Darmparasiten silesischer Anuren. Zeitschr. f. Parasit., Bd. 7,

1934. P e a r s e A. The ecology of the internal parasites of Nigerian Rodents and Insectivores. Journ. of the Elisha Mitchell. Sc. Soc, v. 45, 1930. P e r e z A. Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre *Andrena*. Arch. Soc. Linneenne Bordemx, v. 40, 1886. P e r e z C. Sur le cycle evolutif des Rhizocentrales du genre *Chlorogaster*. C R. Acad. Sc. Paris, v.

187, 1928. Перфильев П. П. и Подольн В. Я. Профилактика москитной лихорадки по линии борьбы с москитами. Тезисы докладов II совещ. по паразит. проблемам, изд. Акад. Наук СССР. 1940. Петрищева П. А. Фауна, биология и экология москитов Туркмении. Паразиты, переносчики и ядовитые животные, изд. ВИЭМ, 1936. Петрушевский Ю. Паразитарные заболевания в рыболовных хозяйствах Ленинградской

области. Уч. зап. Педагогич. ин-та им. Герцена, т. IV, 1937. Петрушевский Ю. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера. Ученые запiski. Педагогич. ин-та им. Герцена, т. XXX, 1940. Пегрушевский Г. и Павловская И. О распространении личинок широкого лентеца в рыбах Карелии. Труды Бородинской биологич. станция, т. VI, 1933.

Петрушевский Г. и Быховская И. (Павловская). Материалы по паразитам рыб Карелии. I. Паразиты рыб района Конч-озеро. Труды Бородинской биологич. станции, т. VIII, 1935. Петрушевский Г. и Волдырь Е. La propagation du large cestode (*Diphyllobothrium latum*) et de ses plerocercoides dans la region du Nord-Ouest (URSS). Ann. Parasitol., t. XIII, 1935. P i c a r d P. Le determinisme de la ponte chez un Hymenoptere, le *Pimpla instigator*. C. R. Ac. 3c. Paris, v. 172, 1921. P i e r a n t o n i U. L'Origine di alcuni organi d'Icerva purchasi e la simbiosi ereditaria. Bnl. Soc. Nat. Napoli. t. 23, 1910. P l i m m e r Я. On the blood parasites round in animals in the Zoological Gardens during the

four years 1908—1911. Proc. Zool. Soc. London, 1912. Победоносцев А. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны домового воробья (*Passer domesticus*). Ученые запiski Педагогич. ин-та им. Герцена, г. XXX. 1940. Полянский Ю. и Стрелков А. О влиянии фауны инфузорий рубпа на рост жвачных. Труды Петергофского биол. ин-та, т. 13—14, 1935. Полянский Ю. и Стрелков А. Etude experimental sur la variabilite de queiques Ophryoscolécides. Arch. Zool. Exp. Gen., v. 80, 1938. Померанцев Б. и Благовещенский Д. Опыты применения мышьяковых составов в борьбе со скотским клещом *Ixodes ricinus* L. в протпвоклещёвых ваннах. Изд. по прикл.

энтомологии, IV, вып. 2, 1930. Померанцев Б. И. и Сердюкова Г. В. Экологические наблюдения над клещами сем. *Ixodidae* — переносчиками весенне-летнего энцефалита на Дальнем Востоке. Тезисы докладов совещания по паразитолог. проблемам, изд. Акад. Наук СССР, 1940. Попов В. Паразитизм пчелиных, его особенности и эволюция. Журн. Общ. биологии, т. 6, 1945. P o t t s F. On the Rhizocephalan Genus *Thompsoma* and its relation to the evolution of the group. Carnegie Inst. Washington. Public, No. 202, 1915. P o r t e r D. Studies on the effects of milk diet on the resistance of rats to *Nippostrongylus muris*. Amer. Journ. Hyg., v. XX, 1935. R a n k i n J. An ecological study of parasites of some North Carolina Salamanders. Ecolog. Monographs, 6, 1937. R e i c h e n o w E. Karyolysis lacertae, ein wirtwechselndes Coccidium der Eidechse *Lacerta ma-*

ralis und der Milbe *Liponyssus saurarum*. Arb. Kais. Gesundh.-Amt., Bd. 45, 1913. R e i c h e n o w E. Der Entwicklungsgang der Hamococcidien *Karyolysis* und *Schellackia n. g. n. sp.* Sitzungsber. Ges. Naturfr. Freunde, 1919. R e i c h e n o w E. Den Wiederkauerinfusorien verwandte Formen aus *Gorilla* und *Schimpanse*. Arch. f. Protist., Bd. 41, 1920. R e i c h e n o w E. Uebertragungsweise und Entwicklung der Piroplasmen. Zentralbl. Bakteriol.

I Orig., Bd. 135, 1935. R e i d W. M. Certain nutritional requirements of the fowl cestode *Railletina corti* (Molin) as demonstrated by short periods of starvation of the host. Journ. of Parasit., v. 28, 1942. Ромер А. Палеонтология позвоночных. 1933. Р о с с о л и м о Л. «Parasitische Infusorien aus dem Baikalsee. Arch. Protist., Bd. 54, 1926. R o t s c h i l d M. A seven-year-old infection of *Cryptocotyle lingua* in the winkle *Littorina littorea*. Journ. Parasit., v. 28, 1942. Рубцов И. А. К эволюции желудочных оводов (*Gastrophilidae*) в связи с историей их хозяев.

Зоолог. журнал, т. 18, 1939. Рубцов И. Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в система-тике и биогеографии. Успехи современной биологии, т. 13, 1940. R o u b a u d E. Les particularities de la nutrition et

и биогеографии. Успехи современной биологии, т. 13, 1940. R o u b a u d E. Les particularities de la nutrition et

и биогеографии. Успехи современной биологии, т. 13, 1940. R o u b a u d E. Les particularities de la nutrition et

и биогеографии. Успехи современной биологии, т. 13, 1940. R o u b a u d E. Les particularities de la nutrition et

de la vie symbiotique chez les mouches tsetse.

- Ann. Inst. Pasteur, t. 33, 1910. Ruffe M. Paleopathology of Egypt. Univ. Chicago Press. 1921. Ruszkowski J. Sur la decouverte d'un ectoparasite Amphibdella torpedinis dans le coeur des torpilles. Publicaz. Staz. Nopoli, v. 11, 1931. Sandground J. H. A consideration on the relation of host specificity of Helminths and other Metazoan Parasites to the phenomena of age resistance and acquired immunity. Parasitology v. 21, 1929. Sandground J. H. Some studies on susceptibility, resistance and acquired immunity to infection with Strongyloides stercoralis in dogs and cats. Amer. Journ. Hyg., v. VIII, 1928. Saries M. P. Quantitative studies on the dog and cat hookworm, Ancylostoma brasiliense with special emphasis on age resistance. Amer. Journ. Hyg., v. X, 1929. Завадовский М. О липоидной полупроницаемой оболочке яйца Ascaris megaloccephala. Ученые записки Унив. им. Шапьявского. Труды Биолог. лаб., т. I, 1915. Завадовский М. Sul meccanismo d'azione del cianuro di potassio sulla cellula vivente (ovo di Ascaris megaloccephala). Biochimica e Terapia sperimentale. Anno 12. 1925. Завадовский М. Биология Trichostrongylidae, паразитирующих у копытных животных. Труды Лаб. эксп. биол. Моск. зоопарка, т. 6, 1929. Завадовский М. и Воробьева Е. Действие низких и высоких температур на сухих и влажных личинок Trichostrongylidae. Труды по динамике развития, т. 3, 1931. Савина Н. К познанию паразитических червей мурманских рыб. Сб. работ по гельминтологии, 1927.

- Schapiro M. M. A quantitative study of egg production in Taenia saginata. Journ. Parasit., v. 23, 1937. Schandin F. Untersuchungen liber den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 13. 1900. Scheunert A. Studien zur vergleichenden Verdauungsphysiologie. III. Uber die Mitwirkung von Mikrnorganismen, Bacterien und Infusorien bei der Verdauung von Cricetus frumentarius. Pflieger's Arch. ses. Physiol., Bd. 141. 1911. Schiemenh P. Parasitische Schnecken. Biol. Centralbl., Bd. 9, 1889. Scott J. A. Experimental demonstration of a strain of the dog bookworm, Ancylostoma caninum, especially adapted to the cat. Journ. Parasitology, Urbana, t. 15, 1929. Шванвич Б. Наблюдения над самкой и рудиментарными самцами Entocolax ludwigi Voigt. «Зоол. вестник», т. II. 1917. Шимкевич В. Популярныe биологические очерки. С.-Петербург, 1898. Шупаков И. Т. Паразитофауна каспийского тюлена. Ученые записки ЛГУ. Л¹» 7, сер. бпол. наук, вып. 3, 1936. Seddon H. On the life of Moniezia expansa within the Sheep. Ann. trop. med. parasit., v. 25, 1931. Семенов-Тянь-шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. Записки Акад. Наук (8), XXV, 1910. Сехнов М. И. Возрастные изменения в заражении грача (Corvus frugilegus. L.) эндопаразитами. Зоологич журн., т. XXVI. вып. 2, 1947. Сехнов М. И. Паразитофауна галки. (В печати). Северцов А. Н. Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution, Jena, 1931. Shorb D. Host-parasite relations of Hymenolepis fraterna in the rat and the mouse. Amer. Journ. Hyg., v. 18, 1933. Silvestri F. Oontribuzioni alia conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. Portici. Ann. Scuola Sup. Agric, v. 6, 1906. Синицын Д. Материалы к естественной истории трематод. Листомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы. Изв. Варш. унив., 1905. Скрябин К. Симбиоз и паразитизм. Москва, 1923. Скрябин К. и Шульц Р. Работа 25-й гельминтологической экспедиции в Артемовском округе Донбасса. 1926. Скрябин К. и Шульц Р. Основы общей гельминтологии, 1940. Скрябин К. И. и Шульц Р. Э. Гельминтозы человека. Медиздат, Москва, 1931. Sladen F. W. Bombi in Captivity, and Habits of Psithyrus. Ent. Mo. Mag., v. 35, 1889. Sluiter Ph. Ein merkwürdiger Fall von Mutualismus. Zool. Anzeiger, Bd. II. 1888. Смирнов Г. Г. О значении авитаминозов при глистной инвазии и влиянии С-витаминовой недостаточности на миграцию аскаридных личинок. Труды Военно-мед. акад. т. XIX, 1939. Smith G. Studies in experimental analysis of sex. Part. 4. Quart. Journ. Micr. Sc. 164, 1910; Part. 7. Ibidem, t. 57, 1911. Smith H. S. The habit of leaf-oviposition among the parasitic Hymenoptera. Psyche, v. 24, 1917. Соcнина Е. Ф. Паразиты сони-полчка (Glis glis) в Кавказском заповеднике. (В печати). Stabler R. On an amoeba parasitic in Zelleriella (Protozoa Ciliata). Journ. Parasitol., v. 20, 1933. Stabler R. and Chen T. Observations on an Endamoeba parasitizing opalinid ciliates. Biol. Bull., v. 70, 1936. Stellwaag F. Die Schmarotzerwespen als Parasiten. Monogr. Angew. Entom., Bd. 6, 1921. Столяров В. Наблюдения над циклом развития Lernaea surpinacea и ее патогенное влияние на кожные ткани рыбы. Труды Ленингр. о-ва естеств., т. 65, 1936. Столяров В. Болезни карповых рыб Рошпинского рыбопитомника и меры борьбы с ними. «За рыбную индустрию Севера», Л¹» 5, 1933. Стрелков А. Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae (Монография). Ученые записки Педагогич. и-та им. Терпена, т. XVII, 1939. Стрелков А., Полянский И. и Исакова-БеоМ. О путях заражения жвачных инфузориями, наделяющими рубец и сетку. Труды Ленингр. о-ва естествоисп., т. 62, 1933. Szidat L. Die Parasitenfauna des weissen Storches und ihre Beziehungen zu Fragen der Okologie. Phylogenie und der Urheimat des Storches. Zeitschr. f. Parasit. Bd. 11, 1940. Thompson W. Sur la specificite des insectes entomophages. O. R. Soc. Biol., t. 75, 1913. Townsend Ch. A record of results from rearings and dissections of Tachinidae. U. S. Dep. of Agric. Bureau of Entom., Teehn. series, No. 12, 1908. Van Beneden P. Les parasites des chauves-souris. Mem. Acad. R. Sciences Belgique, v. 40, 1873. Van Beneden P. Les parasites dans le regne animal. Paris, 1883. Vitzum H. Acari. Handbuch der Zoologie von W. Kuenthal, 1931. Walker H. The gape worm of fowls (Syngamus trachealis): the Earthworm (Lumbrieus terrestris) its original host. Bull. Buffalo Soc. N.H., v. 5, 1886. Warren E. Termites and Termitophiles. South African J. Sc. 1919. Warwick T. The parasites of the muskrat (Ondatra zibethica L) in the British Isles. Parasitology, v. XXVIII. No. 3, 1936. Васильев В. В. Паразитофауна грызунов и насекомоядных окрестностей Петергофа. (К вопросу о влиянии пищевого режима на состав паразитофауны.) (В печати.) Васильев Е. А. Паразитофауна ондатры. Труды Карельского гос. пед. инст., сер. биол. наук, т. I, 1939. Wassmann E. Uber das Wesen und den Ursprung der Symphilie. Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910.

- Weinland E. Ober Kohlenhydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris, einen tierischen Garungsprozess. Zeit. f. Biologie, Bd. 42, 1901. Wenrich D. Studies on Euglenamorphahegneri, a euglenoid Flagellate found in tadpoles. Biol. Bull., v. 47, 1924. Wenr C. Protozoology, I, II. 1926. Wheeler W. M. A study of some Ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among insects. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 67, 1918. Wheeler W. M. The parasitic Aculeata, a Study of Evolution. Proc. Amer. Philos. Soc., v. 58, 1919. * Wheeler W. Mermis parasitism and intercastes among ants. Journ. Exp. Zool., v. 50, 1928. Wheeler W. M. The Social Insects. New-York, 1928. Wilson C. Copepod parasites of fresh-water fishes and their economic relations to Mussel glochidia. Washington. D. C Dept. Comm. Lab. Bull. Bur. Fisher., v. 34 (for 1914), 1916. Winfi aid G. Quantitative experimental studies on the rat nematode Heterakis spumosa Schneider,

1866. Amer. Journ. Hyg., v. XVII, No 1, 1933. В и н н и ц к и й И. Екологічне вивчення *Mirpajiri* личинок аскарида і проблема Імунтету до аскаридозу. Труды коиф. по медицинск>л., 1937.
W i s n i e w s k i L. *Archigetes cryptobothrius* n. sp., nebst Angaben über die Entwicklung des Genus
Archigetes. Zool. Anzeiger, Bd. 77, 1928. Z e i l e r E. Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum*.
Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 22, 1872. Ц е н к о в с к и й. Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. mikr. Anat., Bd. 7, 1871. Ц в е т к о в В. Eine neue Gregarinengattung *Enterocystis* en-
sis, aus den Larven einer Eintagsfliege.
•Рус. Арх. протистол., т. 6, 1926.

Оглавление

Введение

Часть 1. Паразитизм и особенности паразитов и их жизненных циклов.

Глава 1. Понятие о паразитизме и паразитах. Различные толкования этого понятия разными исследователями.....	5
Глава 2. Различные виды паразитизма и смежных с ним явлений	11
Глава 3. Распространение паразитизма в животном мире	37
Глава 4. Происхождение паразитизма.....	46
Глава 5. Различные пути проникновения паразитов в организм хозяев	63

Часть 2. Адаптации строения и жизненных циклов паразитов к их образу жизни

Глава 6. Понятие о виде в паразитологии и особенности эволюции паразитических видов	75
Глава 7. Морфологические адаптации паразитов к их образу жизни (часть 1-я)	85
Глава 8. Морфологические адаптации паразитов к их образу жизни (часть 2-я)	125
Глава 9. Жизненные циклы паразитов	140
Глава 10. Чередование поколений и значение этого явления	157
Глава 11. Промежуточные хозяева и теории о происхождении этого явления	180
Глава 12. Некоторые аберрантные случаи паразитических отношений	187
Глава 13. Особенности симбиотических и паразитических отношений у общественных насекомых	195

Часть 3. Паразитофауна и среда

Глава 14. Зависимость паразитофауны от возраста животного-хозяина и от сезона года	207
Глава 15. Зависимость паразитофауны от пищи и образа жизни хозяина	219
Глава 16. Зависимость паразитофауны от миграции хозяина	234
Глава 17. Зависимость паразитофауны от частоты встречаемости хозяина и от его общественного образа жизни. Обмен паразитофауны	259
Глава 18. Зависимость паразитофауны от зоогеографических факторов	268
Глава 19. Опыт зоогеографического районирования некоторых группировок паразитов	280
Глава 20. Значение паразитологии для других дисциплин (зоогеография, филогения животных-хозяев, ихтиология и др)	288
Глава 21. Эколого-паразитологическое комплексное исследование эктопаразитов	299

Часть 4. Взаимоотношения между паразитом и хозяином

Глава 22. Специфичность паразитов	309
Глава 23. Воздействие паразитов на хозяина	317
Глава 24. Воздействие хозяина на паразита. Иммуитет.	329
Глава 25. Процессы самоочищения животных от паразитов	345
Глава 26. Значение паразитов в жизни человека и в народном хозяйстве	347
Заключение	352
Литература	354