

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У ПАЗАРИТИЧЕСКИХ GASTROPODA

А. В. Иванов

Паразитические Gastropoda дают интересный материал по вопросу об адаптации к паразитизму.

Сравнительно-анатомические очерки по этой группе (правда, уже значительно устаревшие) имеются в сводках Ванея (Vapey), 1913 и Нирштраза (Nierstrasz), 1913.¹ Появившиеся после этого новые работы позволяют представить себе эволюцию некоторых систем органов довольно детально, особенно эволюцию пищеварительной системы.

Последняя у паразитических брюхоногих, сравнительно с другими органами, наименее стабильна, и действие паразитизма прежде всего сказывается на ней.

Особенности паразитирования, характер и способ питания, также как и сама пища, в каждом отдельном случае оказывают свое особое влияние на строение пищеварительного канала. Поэтому очень часто даже в пределах одного рода мы видим значительные различия в морфологии кишечника (Нирштраз 1913¹).

У Stiliferidae, для которых сильное развитие хобота характерно, он представляет собой видоизменение акремболического хобота предков. Очень часто мы находим следующие изменения: ретракторы хобота исчезают, полость между его стенками и пищеводом, первоначально наполненная кровью, заполняется соединительной тканью и мускульными элементами. В соответствии с этим хобот утрачивает способность втягиваться и превращается в мощный орган, который служит не только для целей питания, но и для прикрепления к телу хозяина. В зависимости от условий питания и способа прикрепления строение его у различных видов чрезвычайно варьирует.

Особый и очень интересный случай представляет отсутствие хобота у *Megadenus arrhynchus* A. Iwano wa и *Asterophila japonica* Randall et Heath. У обеих форм прикрепление к стенке хозяина осуществляется только при помощи ложной мантии, и можно думать, что именно это обстоятельство послужило основной причиной редукции хобота. Это показывает, насколько вообще велико значение хобота как прикрепительного органа у эктопаразитических брюхоногих.

По мнению Ванея и Нирштрасса, наиболее характерные изменения в переднем отделе кишечника у *Stiliferidae* выражаются в редукции глотки и исчезновении радулы и слюнных желез. Это представление объясняется тем, что Розен (Rosen) в 1910 г. описал у *Melanella polita* L., ведущей по всей вероятности свободную или по крайней мере полупаразитическую жизнь, хорошо развитую радулу. Повидимому, однако, Розен имел дело не с *M. polita*, но с какой-то другой формой. Джонкер (Jonker), подробно изучив *M. polita*, не обнаружил, а не никаких следов ни радулы, ни слюнных желез. У всех остальных исследованных видов *Melanella* эти органы также отсутствуют. *Stiliferidae* происходят, таким образом, от форм, которые уже лишены радулы и слюнных желез, и следовательно отсутствие у них этих органов не может объясняться влиянием паразитизма (Джонкер, 1916).

То же самое относится и к паразитическим *Pyramidellidae* (*Odos-tonia* и *Angustispira*), которые, подобно свободноживущим представителям этого семейства, не имеют радулы [Пельзенер (Pelseener), 1912, 1914].

Thyca лишена радулы; однако глотка и слюнные железы имеются. Свободноживущие *Capulidae* снабжены хорошо развитой радулой. В этом случае, очевидно, отсутствие последней есть результат паразитического образа жизни.

Нет радулы также у *Asterophila japonica*, но, несмотря на сильные общие изменения организации под влиянием эндопаразитизма, глотка сохраняется. Рандалл и Гит (Randall and Heath, 1912) описывают также и слюнные железы, но, по моим неопубликованным еще наблюдениям, *Asterophila* не имеет слюнных желез. Сравнительно мало модифицированный *Paedophoropus dicoelobius* A. Iwano w утратил даже глотку (А. Иванов, 1937), тогда как сильно видоизмененный *Stenosculum hawaiiense* Heath сохраняет еще две пары слюнных желез и рудимент радулы [Гит (Heath, 1910)].

Несмотря на такие расхождения, все же последовательность, в которой редуцируются органы передней кишки, совершенно ясна. Сначала исчезает глотка (*Paedophoropus*, *Stilifer*, *Gasterosiphon*), затем подвергается редукции пищевод (Entoconchidae).

Данные о строении желудка, печени и заднего отдела кишечника у паразитических *Gastropoda*, в связи с вопросом о происхождении кишечного мешка, представляют большой интерес. В отношении многих форм такие данные, к сожалению, или отсутствуют, или неполны.

Розен (1910) первый внимательно изучил отношения между печенью и желудком у эктопаразитических моллюсков. Он констатировал сильную редукцию у *Megadenus holothuricola* Rosen. Небольшая полость, в которую у этой формы открывается пищевод, лишь на незначительном протяжении одета эпителием, сходным с эпителием тонкой кишки. Большая часть стенок, напротив, состоит из клеток, совершенно тождественных с клетками печени. Между печенью и редуцированным желудком, таким образом, нет ясных границ. Полость последнего непосредственно сообщается с полостями печени.

Такие же отношения описывает Розен и у *Pelsenceria turtoni* Rosen, только желудок здесь менее редуцирован. Далее автор изучил строение кишечника у полупаразитической или комменсальной *Melanella distorta* и обнаружил, что у нее желудок выражен так же неявно; его полость без резких границ сливается с полостями печени, а стенки слагаются частью из обычных кишечных, частью из печеночных клеток. Редуцирование желудка, который у *Gastropoda* обычно служит только резервуаром для пищи, Розен связывает с паразитическим образом жизни. При этом он замечает, что формы, питающиеся жидкими высокопитательными соками хозяина, не нуждаются в таком резервуаре.

Позднее Джонкер (1916) обнаружила сходные отношения у *Melanella polita*.

Наблюдения Розена дали мне возможность судить о филогенетическом процессе, приведшем к образованию кишечного мешка у эндопаразитов — *Paedophoropus* и *Entosconchidae*. Соображения по этому вопросу были изложены сначала в моей работе по *Paedophoropus* (1937¹), а позднее я предложил схему, иллюстрирующую главные этапы эволюции пищеварительной системы и образования кишечного мешка (А. Иванов, 1940,² стр. 375, рис. 348). Эта же схема была использована В. А. Догелем в его „Курсе общей паразитологии“ (1941, рис. 83).

При переходе к паразитическому образу жизни у предков вышеназванных эндопаразитов началась редукция желудка. Еще раньше или одновременно имела место редукция тонкой и задней кишок. Печень, первоначально резко обособленная от желудка как самостоятельный орган, в процессе редукции подверглась значительным упрощениям: резкие границы между ней и желудком сгладились так, что полость на месте исчезающего желудка превратилась в смешанное образование, стенки которого частично состоят из печеночных клеточных элементов. Как раз такое состояние мы видим у исследованных Розеном форм. С исчезновением последних остатков желудочного эпителия пищевод оказывается связанным непосредственно с объемистым слепым мешком — упрощенной печенью. Этот орган, который лучше называть не кишечным, но печеночным мешком или печеночной кишкой, имеет в основном те же функции, что и печень, т. е. в нем происходят резорбция, секреция, фагоцитирование пищевых частиц и экскреция. Возможно также, он несет функцию органа, накапливающего резервные вещества. Кроме того, к кишечному мешку переходит основная функция желудка, т. е. он служит резервуаром для пищи.

Интересно, что результаты моих исследований пищеварительного аппарата у *Megadenus arrhynchus* и *Stilifer celebensis* (А. Иванов, 1943)¹ полностью подтверждают эти соображения. В отношении строения кишечника оба моллюска оказались еще неизвестными звеньями предполагаемого процесса.

Таким образом, теперь мы знаем целую серию форм, достаточно полно иллюстрирующую все главные этапы субстигудии желудка и печени (рис. 1).

Наиболее примитивное состояние свойственно, повидимому, *Megadenus voeltzkowi* Scherpan et Nierstrasz, у которого, по Нирштрау (1913²), желудок еще имеется и хорошо обособлен от печени,

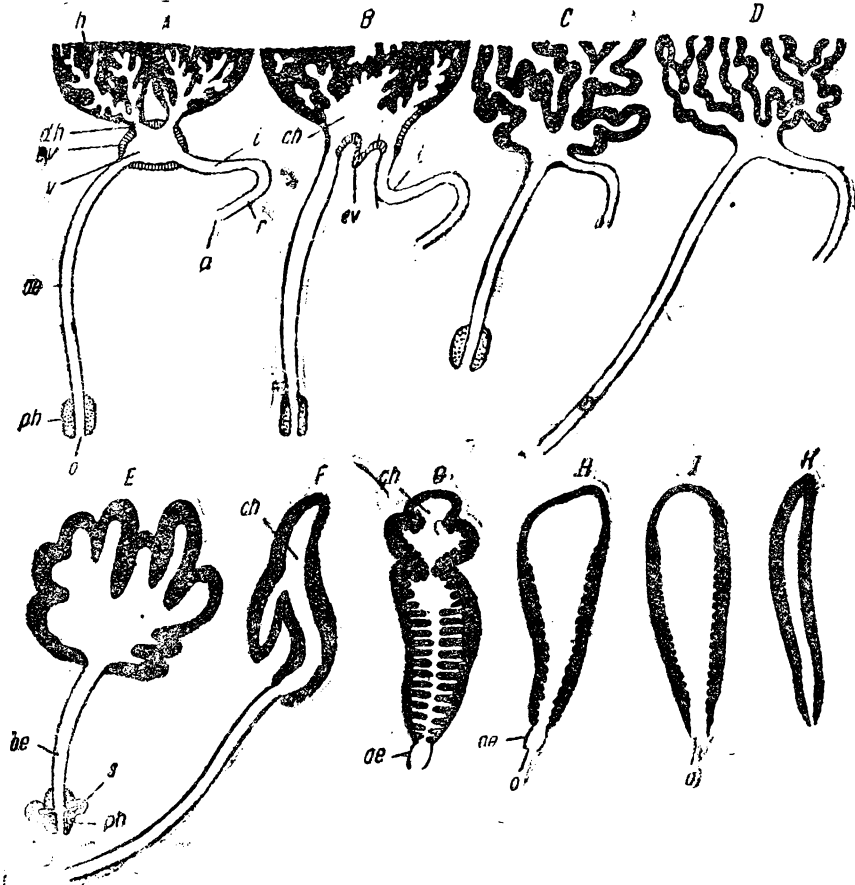


Рис. 1. Изменения пищеварительной системы паразитических Gastropoda. А — *Megadenus voeltzkowi*, В — *Megadenus holothuricola*, С — *Megadenus arrhynchus*, D — *Stilifer celebensis*, Е — *Asterophila japonica*, F — *Paedophoropus dicoelobius*, G — *Entocolax rimsky-korsakowi*, H — *Entocolax schwanwitschi*, J — *Entocolax schiemenzi*, K — *Entoconcha mirabilis*.

а — заднепроходное отверстие; ch — полость печени; dh — печеночный проток; ev — эпителый желудка; h — печень; i — тонкая кишка; o — ротовое отверстие; oe — пищевод; ph — глотка; r — прямая кишка; s — выпячивание глотки; v — желудок.

хотя „вероятно подвергся значительной редукции“. Но последнее замечание Нирштрауса непонятно. На мой взгляд, наличие только двух отверстий, через которые печень сообщается с расширением кишечного тракта, ясно показывает, что последнее есть настоящий желудок. Кишка

с амальным отверстием имеются. Эти отношения я позволил себе представить схематически на рис. 1А.

Значительная редукция желудка у *Megadenus holothuricola* только что отмечена (рис. 1В). У *Pelseneeria turtoni* желудок редуцирован не столь сильно, и она, очевидно, занимает промежуточное положение между двумя предыдущими формами.

Следующий этап обнаруживает *Megadenus arrhynchus*. Здесь от стенок желудка уже не осталось никаких следов (С). То же имеет место и у *Stilifer celebensis*, у которого утрачена, кроме того, и глотка (D).

У *Asterophila* и *Paedophorobus* находим дальнейшую стадию упрощения. Кишка и анус исчезли полностью. *Asterophila* обладает очень упрощенной печенью, форма которой еще весьма напоминает обычный дольчатый тип строения этого органа у Stiliferidae и вообще большинства Gastropoda. Впрочем, у *Asterophila* она, пожалуй, с таким же правом заслуживает и названия кишечного мешка (E). Но у *Paedophoropus* мы уже видим типичный кишечный мешок очень простой формы, хотя и расчлененный еще на несколько лопастей (F).

Переходя к Entocoelidae, мы наблюдаем дальнейшие этапы упрощения. У *Entocolax rimsky-korsakowi* А. Iwanow пищевод находится в сильно редуцированном состоянии, а кишечный мешок сохраняет еще в задней области несколько небольших лопастей. В остальных его частях развиты высокие кольцевые складки эпителия, которые можно рассматривать как остатки первичного расчленения печени (G).

Еще более рудиментарен пищевод у *E. schwanwitschi* Heding, у которого лопасти кишечного мешка отсутствуют, а кольцевые складки значительно ниже (H). У *E. schiemenzi* Voigt нет пищевода, и кишечный мешок непосредственно через ротовое отверстие открывается наружу (J).

Крайнюю степень упрощения обнаруживает *Entocoelcha*, так как у этой формы исчезают даже складки эпителия кишечного мешка (K). Наконец, *Parenteroxenos* и *Enteroxenos* вовсе лишены кишечника.

Рассмотренный морфологический ряд, помимо Stiliferidae и Entocoelidae, содержит также формы, принадлежащие к совсем другим филогенетическим ветвям (*Asterophila* и *Paedophoropus*). Но, мне кажется, это не мешает главной нашей задаче иллюстрировать ход эволюционных изменений пищеварительной системы в общих чертах. Вместе с тем это показывает, что основные морфологические изменения в пищеварительном аппарате в различных группах происходят чрезвычайно сходно и конвергентно приводят к более или менее одинаковым результатам. Между прочим, наличие у *Asterophila* хорошо развитой глотки, снабженной боковыми выпячиваниями, которое несколько нарушает стройность картины, как раз связано с ее особым систематическим положением.

Гомология кишечного мешка у *Paedophoropus*, *Asterophila*, и Entocoelidae с печенью подтверждается его гистологией.

Уже Шименц (Schiemenz, 1889), изучая рисунок складки кишечного мешка *Entocolax ludwigi* Voigt из работы Фойгта (Voigt, 1888, Taf. XXI, Fig. 10), нашел типичные элементы печеночной ткани Gastropoda. Однако этот автор считает, что в образовании канала, „начинающегося у *Entocolax* ротовым отверстием“ (т. е. пищевода), принял участие также редуцированный желудок, а кишечный мешок представляет собой печень вместе с частью кишки. Мне кажется, что для таких предположений, особенно для последнего, нет никаких оснований.

Последующие авторы не уделяли специального внимания вопросу о происхождении кишечного мешка у паразитических Gastropoda. Но некоторые, повидимому, склонны были видеть в нем модифицированную печень. Так, Фойгт (1901) называет его „Leberdarm“. Гешелер (Hescheler) высказывается в своей известной сводке по Mollusca (1900, p. 403) также довольно определенно; равно как и Ваней многократно именуется кишечный мешок у *Entocolax* и *Entoconcha* „un intestin hépatique“ (1913, p. 40, 55, 70).

У *Paedophoropus dicoelobius* в клетках кишечного мешка имеются многочисленные характерные включения трех различных типов, весьма напоминающие включения печени *Helix* и других Gastropoda (А. Иванов, 1937). Сходные включения обнаружены мной и в кишечном мешке *Entocolax rimsky-korsakowi* (А. Иванов, 1943²).

Таким образом, для некоторых *Melanella* и, повидимому, большинства Stiliferidae характерен процесс постепенной редукции желудка и субституция его печени, несомненно вызванный паразитизмом. Многозначителен тот факт, что у глубоко модифицированных эндопаразитов (*Entoconcha mirabilis* J. Müller, *Entocolax schiemenzi* и *E. trochodotae*) единственным органом пищеварения остается печень, которая, как известно, у Gastropoda несет все главнейшие функции, связанные с питанием.

Замечательно, что сходным образом протекает эволюция пищеварительной системы и в других группах паразитических брюхоногих (Paedophoropodidae и Asterophilidae).

Однако среди Stiliferidae имеются также адаптации пищеварительного аппарата совсем другого характера. Иногда происходит редукция не только желудка и кишки, но и печени.

Так, *Nierstraszia* sp., по сообщению Нирштрасса (1909), обладает короткой кишкой и слабо развитой печенью, тогда как *Nierstraszia sibogae*, по надежным данным Джонкер (1916), не имеет ни желудка, ни печени, но сохраняет заднюю кишку с анусом.¹ Очень своеобразна пищеварительная система *Mucronalia variabilis* Schepman et Nierstrasz. У этого эндопаразита остается только пищевод, который соответственно роботу очень длинен и в разных участках обнаруживает различную

¹ *Nierstraszia* А. Iwanow 1943¹ с двумя видами: *N. sibogae* (Nierstrasz et Schepman) и *N. sp.* (Nierstrasz et Schepman), которые относились прежде к роду *Stilifer*.

структуру. Резорбция питательных веществ происходит через пищевод (Нирштраас, 1913²).

Если даже эти чрезвычайно любопытные данные не подтвердятся, то все же весьма оригинальные черты в строении кишечника упомянутых форм останутся очевидными. Это обстоятельство лишний раз подчеркивает правильность соображений о самостоятельных путях развития *Nierstraszia* и *Mucronalia variabilis*, развиваемых в других моих работах (А. Иванов, 1940,¹ 1943¹).

ЛИТЕРАТУРА

- Ваней К. (Vaneu C.) 1913: L'adaptation des Gastropodes au parasitisme. Bull. Sci. Fr. Belg., T. 47.
- Гешелер К. (Hescheler K) 1900: Mollusca. Lang's Lehrbuch vergl. Anatomie, Aufl. 2.
- Гит Г. (Heath H.) 1910: A new Genus of parasitic Gastropods (*Ctenosculum*). Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Woods Hole, Vol. 18, Nr. 3.
- Джонкер А. (Jonker A.) 1916: Über den Bau und die Verwandtschaft der parasitischen Gastropoden. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen., V.(2), Dl. 15, Afl. 1.
- Догель В. А. 1941: Курс общей паразитологии.
- Иванов А. В. 1937: Die Organisation und die Lebensweise der parasitischen Molluske *Paedophorcopus dicoelobius*. Acta zoologica, Bd. 18.
- Иванов А. В. 1940:¹ Половые отношения у паразитических Gastropoda. Труды Ленингр. О-ва Естественныхиспытателей, т. 68, вып. 4.
- Иванов А. В. 1940:² Класс брюхоногих моллюсков (Gastropoda). Руководство по зоологии. Под ред. В. Догеля и Л. Зенкевича, т. 2, Беспозвоночные.
- Иванов А. В. 1943:¹ Организация двух паразитирующих на морских звездах брюхоногих моллюсков (*Megadenus arrhynchus* и *Stilifer celebensis*). Рукопись.
- Иванов А. В. 1943:² Организация самки и карликового самца эндопаразитического брюхоножного — *Entocolax rimsky-korsakowi*. Рукопись.
- Нирштраас Г. (Nierstrasz H.) 1909: см. Шепман М. и Нирштраас Г. 1909.
- Нирштраас Г. 1913:¹ Die parasitische Gastropoden. Erg. Fortschr. Zool., Bd. 3.
- Нирштраас Г. 1913:² см. Шепман М. и Нирштраас Г. 1913.
- Пельзенер П. (Pelseener P.) 1912: Deux Mollusques parasites de Mollusques. Zool. Jahrb., Suppl. Bd. 15.
- Пельзенер П. 1914: Ethologie de quelques *Odostomia* et d'un Monstrillide parasite de l'un deux. Bull. Scf. Fr. Belg., Vol. 48, F. 1.
- Рандалл Ж. и Гит Г. (Randall J. and Heath H.) 1912: *Asterophila*, a new Genus of parasitic Gastropods. Biol. Bull. Mar. Labor. Woods Hole, Vol. 17, Nr. 2.
- Розен Н. (Rosen N.) 1910: Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken, Acta Univ. Lund., Nova Series, Afd. 2, Vol. 6, Nr. 4.
- Фойгт В. (Voigt W.) 1888: *Entocolax tudwigi* ein seltsamer Parasit aus einer Holothurie. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 47.
- Фойгт В. 1901: *Entocolax schiemenzi* n. sp. Zool. Anz., Bd. 24.
- Шепман М. и Нирштраас Г. (Scheperman M. und Nierstrasz H.) 1909: Parasitische Prosobranchier der Siboga-Expedition. Siboga Expeditie Uitkom. Zool. Bot. Oceanogr. Geol. Gebied Ned. Oost. Ind. 1899—1900, Livr. 42.
- Шепман М. 1913: Parasitische und kommensalistische Mollusken aus Holothurten. Wolltzkow Reise n. Ostafrika 1903—1905, Bd. 4.
- Шименц П. (Schiemenz P.) 1889: Parasitische Schnecken. Biol. Centralbl., Bd. 9.

MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS IN THE INTESTINE OF
PARASITIC GASTROPODA

By A. W. Iwanow

The degeneration of stomach began in the Entoconchidae and Paedohoropodidae during their adaptation to parasitic mode of life. In the mid gut and hind gut the degeneration took place either at the same time or still earlier. The liver had undergone considerable simplifications; the boundary of the liver and stomach effaced, the region of the disappearing stomach had grown into a mixed structure built up partially of liver cells (*Megadenus holothuricola* after Rosen—fig. 1, B). After the disappearance of the last remnants of stomach epithelium the oesophagus and voliminous sac—simplified liver—had been put into immediate communication (morphological series: *Megadenus voeltzkowi*—*Meg. holothuricola*—*Meg. arrhychus*—*Stilifer celebensis*—*Asterophila*—*Paedohoropus*—*Entocolax rimsky-korsakovi*—fig. 1. A, B, C, D, E, F, G). The terms of liver sac or liver gut suit better the organ in question, than that of intestinal sac. Its functions do not essentially differ from those of the liver i. e. it performs resorption, secretion, phagocytosis of food particles and excretion. It is also possible, that it serves for the accumulation of reserve stuff. Besides this the intestinal sac may function as stomach i. e. it serves as food reservoir. The homologization of the intestinal sac and liver is totally in accordance with its histological structure.

Thus in the parasitic Gastropoda the stomach is substituted by liver, so that the latter becomes morphologically similar to the former and performs the functions of the stomach.
