

ОГЛАВЛЕНИЕ

Авторский коллектив

Предисловие

Книга 1. Молекулярная цитология

Глава 1. Световая микроскопия. Строение и функция клеточного ядра

Глава 2. Структурная организация эукариотической клетки. Строение и функция плазматической мембраны

Глава 3. Закономерности существования клетки во времени

Глава 4. Половые клетки. Мейоз

Книга 2. Общая генетика

Глава 5. Структура и экспрессия гена

Глава 6. Закономерности наследования. Мобильные генетические элементы

Глава 7. Хромосомная теория наследственности. Комбинативная и мутационная изменчивость

Глава 8. Фенотипическая изменчивость. Эпигенетическая модификация

Книга 3. Медицинская генетика

Глава 9. Клинико-генеалогический метод

Глава 10. Хромосомы человека

Глава 11. Полиморфизм генов

Глава 12. Геном человека

Книга 4. Молекулярная биология развития

Глава 13. Общая эмбриология

Глава 14. Генетика раннего эмбриогенеза

Глава 15. Филогенетика живых систем

Глава 16. Генетика и антропология

Книга 5. Среда обитания человека

Глава 17. Неживая природа

Глава 18. Микроорганизмы (вирусы и прокариоты) и их переносчики

Глава 19. Простейшие одноклеточные организмы и их переносчики

Глава 20. Грибы и грибоподобные организмы

Книга 6. Медицинская гельминтология

Глава 21. Эволюция червей и их симбиотических отношений с человеком.....	1159
Глава 22. Трематоды.....	1208
Глава 23. Цестоды.....	1241
Глава 24. Нематоды.....	1279
Толковый словарь терминов.....	1327
Литература.....	1342
Электронные справочные ресурсы учебника.....	1343
Предметный указатель.....	1345
Именной указатель.....	1347

Книга 7. Справочно-методические материалы

Глава 25. Объединённый толковый словарь терминов	
Глава 26. Объединённая библиография	
Глава 27. Именной указатель	
Глава 28. Предметный указатель	
Глава 29. Принятые сокращения и условные обозначения	

Книга 8. Хрестоматия и дополнительные материалы

Глава 30. Теория биологии и медицины: предметная область и создатели — исторический ракурс (от Аристотеля до молекулярных биологов)	
Глава 31. Методология и практика научной медицины и врачебного искусства	
Глава 32. Хронология научно-технических и методических достижений в биологии и медицине	
Глава 33. Список лауреатов Нобелевской премии по физиологии или медицине (1901–2021)	
Глава 34. Знаменитые умы о биологии, медицине и науке вообще	

Глава 21

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕРВЕЙ И ИХ СИМБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ С ЧЕЛОВЕКОМ

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

За время своей относительно короткой истории *Homo sapiens* стал промежуточным или окончательным хозяином для разных паразитов, в том числе и гельминтов, число которых приближается к трёмстам видам. Значительная часть этих червей являются редкими и случайными паразитами, но приблизительно 90 видов продолжают использовать людей как своих прокормителей. По большей части глистные инвазии регистрируют в тропиках, и поэтому исторически эта часть паразитологии тесно переплетена с тропической медициной. Географическое распространение паразитов и их хозяев, а также их взаимодействия на популяционном уровне изучает экологическая паразитология. Существенную роль в глобальном распространении гельминтозов играет деятельность человека, например освоение новых территорий и перманентно развивающаяся индустрия туризма.

Термин «гельминт» (от др.-греч. ἔλμινς — «паразитный червь»; лат. *helminth*) впервые в общепринятом смысле был применён лейб-медиком короля Карла II сэром Уильямом Рэмзи. Этимологически слово «глист» происходит от др.-греч. γλιττόν — «скользкий, липкий».

История развития гельминтологии

Основные виды гельминтов, паразитирующих в организме человека, включены в состав сосальщиков (*Trematoda*), ленточных

червей (*Cestoda*) и круглых червей (*Nematoda*). В среднем ежегодно каждый второй человек на Земле подвергается той или иной глистной инвазии. Подобное широкое распространение паразитических червей подтверждается множеством путей паразитизма, возникших в ходе эволюции. Заражение предковых приматов носило случайный характер, но некоторые из гельминтов смогли приспособиться к обитанию в организме всех последующих представителей гоминид. Множество других гельминтов адаптировалось к паразитированию в организме человека в результате одомашнивания животных и развития сельскохозяйственной культуры.

Действительно, эволюция человека и паразитарные инфекции всегда продвигались рука об руку. Появление первых поселений, а затем и городов значительно облегчило передачу паразитов между людьми, а открытие торговых путей способствовало более широкому распространению глистных инвазий. Работоторговля, возобновившаяся с середины XVI в. и продолжавшаяся в течение трёх с половиной веков, также облегчила обмен паразитами между Новым и Старым Светом. В значительной степени информацию по истории совместного существования человека и гельминтов мы узнаём из древних письменных источников и исследований археологических артефактов, таких как копролиты (фоссилизированный или высушенный кал) и естественно или искусственно мумифицированные тела. В результате этих исследований появилась новая наука — палеопаразитология.

Первыми письменными свидетельствами, указывающими на наличие глистных инвазий, являются египетские медицинские папирусы, созданные в интервале от 3000 до 400 г. до н.э. Среди них особо значимы папирусы Эберса (XV в. до н.э.) и Эдвина Смита (датируется XVI в. до н.э.). Сведения, указанные в них, подтверждают находки кальцинированных яиц гельминтов в мумиях, встречающихся начиная приблизительно с 1200 г. до н.э. Позднее множество подробных описаний различных болезней, в том числе паразитарных, было найдено в записях греческих врачей и философов в период с 800 до 300 г. до н.э. К этому времени относится и знаменитый *Corpus Hippocraticum* (Гиппократов сборник), составляющий основное наследие Гиппократа, дошедшее до нас. В нём приведены сведения, указывающие на то, что Гиппократ знал о наличии паразитических червей у рыб, домашних животных и людей. В частности, древним

грекам были известны аскариды, которых они называли ἑλμινς στρουγγύλη (*helmins strongile*, круглый червь), острицы — ἀσκαρίς (*askaris*, червь), ленточные черви — ἑλμινς πλατεία (*helmins plateia*, плоский червь), или ταινία (*tainia*, ленточный червь). Разумеется, о гельминтах знал и Аристотель, приводящий их появление в качестве примера в своей доктрине самозарождения. Также упоминания о паразитарных болезнях можно встретить в трудах древнеримских врачей (700-е годы до н.э. — 400-е годы н.э.). Авл Корнелий Цельс и Клавдий Гален имели представление об аскаридах, острицах и солитёрах рода *Taenia*. Позднее известный византийский хирург и акушер VII в. Павел Эгинский, практиковавший в Александрии Египетской, дал чёткие описания наиболее распространённых цестод и нематод, а также клинику вызываемых ими инвазий. Помимо античных авторов, описания глистных инвазий можно обнаружить в медицинских канонах Китая (от 3000-х до 300-х годов до н.э.) и Индии (от 2500-х до 200-х годов до н.э.). После падения Западной Римской империи и общего упадка античной цивилизации на авансцену вышла арабо-персидская медицина, бурно развивавшаяся в IX–XI вв. Описания паразитарных болезней стали более точными, чему особенно способствовали труды Разеса и Авиценны. Авиценна дополнил существующие тогда знания об уже известных гельминтах сведениями о риште (*Dracunculus medinensis*), инвазии которой были широко распространены в некоторых местах расселения арабов, особенно по побережью Красного моря. При этом воззрения врачей-исламского мира также допускали существование необычных червей под названием *cucurbitini*, которым они обозначали проглоттиды ленточных червей. Во всяком случае, этот гельминт «ползал» по страницам изданного в Италии в XV столетии и ставшего популярным труда «*Pandectae therapeuticae*», написанного в IX–X вв. на сирийском языке Яхьёй бен Сераби (он же Ианус Дамаскенус, или Серапион старший). В истории европейской цивилизации эти времена называют тёмными веками — периодом тотального господства суеверных убеждений и религиозного мракобесия, постепенно закатившимися в преддверии Ренессанса. В эпоху Возрождения основными источниками служили труды античных и арабских авторов, а врачи, сопровождавшие конкистадоров и путешественников, оставили множество записей своих наблюдений.

Собственно, как наука гельминтология берёт начало в XVII–XVIII вв. Карл Линней в своей книге «Система природы» (1735) в составе царства животных (Animalia) организовал самостоятельный тип Черви (Vermes), среди которых он отметил существование шести червей, паразитирующих у человека: *Ascaris lumbricoides*, *A. vermicularis* (*Enterobius vermicularis*), *Gordius medinensis* (*Dracunculus medinensis*), *Fasciola hepatica*, *Taenia solium* и *Taenia lata* (*Diphyllobothrium latum*). В 1782 г. немецкий пастор Йохан Гёзе опубликовал работу «Исследование о происхождении червей, населяющих тела животных». Вполне понятно, что в ней правоверный лютеранин полностью поддерживал Аристотелеву теорию самопроизвольного зарождения, но тем не менее его труд явился крупным вкладом в гельминтологию, особенно с точки зрения систематики. Гёзе не был сторонником Линнеевой бинарной номенклатуры и в предлагаемых названиях гельминтов часто использовал прилагательные. Он разделил червей на десять родов: *Ascaris*, *Trichocephalus*, *Gordius*, *Cucullanus*, *Strongylus*, *Pseudoechinorhynchus*, *Planaria*, *Fasciola*, *Taenia* и *Chaos*. Кроме того, он указал, что девять из них являются распространёнными паразитами человека. В дополнение к шести видам, описанным Линнеем, он дифференцировал *Taenia saginata* и *T. solium*, доказал, что гидатидный кистоз имеет паразитарную природу и его возбудителем является эхинококк (*Echinococcus granulosus*). Кроме того, он переименовал род власоглавок *Trichiurus* в *Trichocephalus*, после того как выяснил, что утончённая часть тела, ранее принимаемая за хвост, на самом деле является головой паразита.

Все последующие исследования привели в конечном счёте к великим открытиям конца XIX и начала XX вв. Они включали в себя основополагающие идеи, среди которых: отрицание самопроизвольного зарождения, установление роли членистоногих-переносчиков, значение санитарно-гигиенических мероприятий, возможность профилактики глистных инвазий и многие другие. Было предложено множество классификаций гельминтов, перманентно пополняемых и, соответственно, модифицирующихся в результате многочисленных открытий, которые будут упомянуты ниже. К началу XX в. было установлено, что у человека могут паразитировать не менее 28 видов гельминтов.

В настоящее время зарегистрированы, включая казуистические и очень редкие случаи, инвазии в организм человека 300 видов паразитов. Даже если некоторые из них вызывают определённые сомнения, по крайней мере 280 видов способны паразитировать у человека. Все они включены Р. Эшфордом и У. Крю во второе издание аннотируемого контрольного списка паразитов (R.W. Ashford, W. Crewe. *Parasites of Homo sapiens: An Annotated Checklist of the Protozoa, Helminths and Arthropods for which we are Home*. 2nd edition. London: Taylor & Francis, 2003. 142 p.).

Вышеперечисленные отдельные факты были, по сути, пред- историей реальной гельминтологии. Необходимо всё-таки упомянуть о рывке, который был совершён учёными начиная с конца XVIII в. Тут преобладают имена главным образом немецких исследователей, заложивших прочный фундамент паразитологии, — О.Ф. Мюллера, М.Е. Блоха, К.А. Рудольфи, Ф.А. Ценкера, А. Шнейдера и других. Интеллектуальными центрами накопления знаний по гельминтологии были университетские кафедры зоологии. По итогам работы учёных появляются двухтомное руководство Р. Лейкарта (1863–1876) и справочник Ч.У. Стайлза, А. Хассалла (1925).

Российскому студенту важно знать и о месте и значении отечественных специалистов в формировании общей и частной гельминтологии. Здесь также задавали тон приглашённые специалисты в основном из Германии и ведущие университеты страны. Хорошо всем известны и такие имена исследователей, как П.С. Паллас, Э.К. Брандт, Э.И. Эйхвальд, Н.А. Холодковский, В.А. Догель (Санкт-Петербург), А.П. Федченко, Д.Ф. Синицын (Москва), К. Фукс, Э.И. Эйхвальд, Э.А. Эверсман, Н.А. Ливанов, В.Л. Вагин (Казань), И.И. Мечников, Н.Ф. Мельников-Разведенков, Д.Ф. Лямбль (Харьков), К.Н. Виноградов (Томск), М. Браун (Дерпт, ныне г. Тарту). Все они в той или иной мере способствовали развитию сравнительной биологии, зоологии и паразитологии. При этом всё прогрессивное, что делалось в мировой науке в данной области, своевременно воспринималось, адаптировалось и развивалось в России. Достаточно упомянуть, к примеру, такой факт, как издание руководства по гельминтологии на немецком языке 1872 г., — и тут же параллельно вышла книга на русском

«Животные паразиты и болезни, производимые ими у домашних млекопитающих и человека» (1873) под редакцией Э.К. Брандта.

Отдельную целую эпоху составляет московская деятельность К.И. Скрябина (1876—1972), фактического основателя отечественной гельминтологии, академика АН СССР, ВАСХНИЛ, АМН СССР, выпускника Юрьевского (Дерптского) ветеринарного института, прошедшего трёхлетнюю стажировку в Германии. Он открыл свыше 200 новых видов гельминтов и обосновал 120 их родов. Им введены научные понятия био- и геогельминтозов, дополнительных и резервуарных хозяев, симбиопаразитизма и транзитного паразитизма. Он был организатором более 300 экспедиций по изучению гельминтофауны человека и животных. Главный его вклад — общегосударственный охват и координация всех работ по гельминтологии, включая нацеленность на практическое решение её проблем в обширных географических зонах СССР. Нельзя не упомянуть также достаточно ёмкий вклад академика АН СССР и АМН СССР Е.Н. Павловского, отечественного гельминтолога, энтомолога и паразитолога, создавшего учение о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. К числу авторитетных специалистов в этой области относятся и академики В.Н. Беклемишев и Б.Е. Быховский. Следует отметить, что современная медицинская паразитология обрела свою силу в тесном контакте с ветеринарными науками, создав основы для совместных теоретических, методологических и практических действий.

Общая характеристика червей

Все известные черви сгруппированы в подразделе Первичноротые (*Protostomia*) таксона Многоклеточные животные (*Metazoa*) из группы Двусторонне-симметричных (*Bilateria*). В ходе эмбриогенеза червей (первичноротых) на месте бластопора образуется ротовое отверстие, что их отличает от вторичноротых, у которых на месте бластопора образуется анальное отверстие, а ротовое формируется в другой части тела. В результате формирования третьего зародышевого листка (мезодермы) тело червей приобрело трёхслойное строение с билатеральной симметрией.

Собственно червь — небольшое беспозвоночное животное, при упоминании которого в сознании простого челове-

ка возникает некое удлинённое и ползающее создание. Это и не удивительно, так как позаимствованное из латыни *vermis* на протяжении многих веков использовали в качестве общего определения всех червеобразных существ, будь то земляной червь, личинка бабочки-плодожорки или паразит, обитающий у животных или человека. К настоящему времени червеобразные существа реклассифицированы в различные таксоны царства животных, с порой трудно определяемыми границами понятия «червь — не червь». Червями в привычном понимании этого слова можно считать три крупных типа из подраздела Первичноротые: Плоские черви (*Platyhelminthes*), Круглые черви (*Nematoda*) и Кольчатые черви (*Annelida*), а также несколько мелких типов, среди которых паразитами являются Скребни (*Acanthocephala*) и Волосатики (*Nematomorpha*).

Геном червей

Нематода ценорабдитис элеганс (*Caenorhabditis elegans*) была первым многоклеточным организмом, геном которого был полностью секвенирован в 1998–2002 гг. Геном *C. elegans* содержит 97 млн п.н. и 19 099 белок-кодирующих генов. *C. elegans* также послужил модельным организмом, в котором был открыт механизм интерференции рибонуклеиновой кислоты — подавления экспрессии генов у эукариот (замалчивание генов) на посттранскрипционном уровне, индуцированное короткими интерферирующими РНК (siRNA/miRNA) (см. Общая генетика, глава 5). Нобелевская премия по физиологии и медицине в 2006 г. была присуждена Эндрю Файеру и Крейгу Мелло «за их открытие интерференции рибонуклеиновой кислоты — эффекта гашения активности определённых генов». Надо сказать, что *C. elegans* «отметили» и нейробиологи. Эта нематода имеет одну из самых простых нервных систем. Самец состоит из 1031 клетки, 302 из которых являются нейронами. Коннектом *C. elegans* — картографирование связей между нейронами — установлен в 1986 г. В течение 12 лет было описано 7000 соединений между нейронами нематоды. Коннектом позволяет изучать механизмы управления передачи сигналов по нейронным сетям, что может приблизить к пониманию высшей нервной деятельности чело-

века. В связи с этим в 2009 г. Национальный институт здоровья США начал проект «Коннектом человека».

В 2007 г. расшифрован геном паразитической нематоды *Brugia malayi* (возбудителя бругиоза). Размер генома составил 88 млн п.н., в котором 11 515 белок-кодирующих генов занимают 71 млн п.н. Анализ предсказанного протеома нематоды выявил приспособительные механизмы нематоды к жизни в организме человека и положил основу для разработки новых лекарственных средств. Полногеномное исследование паразитического плоского червя *Schistosoma japonicum*, проведённое в 2009 г., констатировало, что геном размером 398 млн п.н. включает в себя 13 469 белок-кодирующих генов (табл. 21.1). При этом установлена возможность японской шистосомы получать от хозяина не только питательные вещества, но и использовать сигнальные молекулы хозяина (например, инсулиноподобный фактор роста IGF) для собственного роста, развития и созревания (рис. 21.1). В 2014 г.

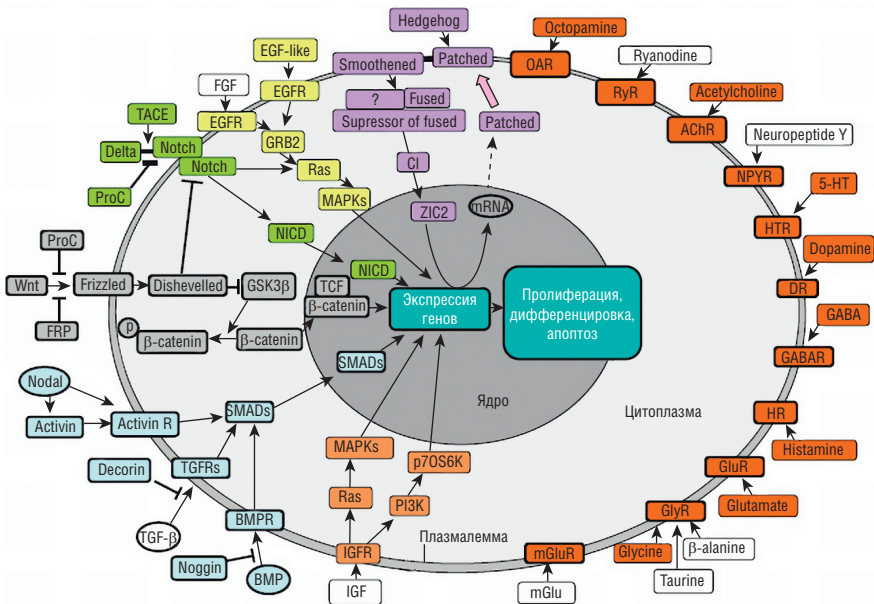


Рис. 21.1. Сигнальные пути, контролирующие рост и развитие *Schistosoma japonicum* [из: Nature, 2009 | doi:10.1038/nature08140]

Таблица 21.1. Сравнительные характеристики геномов спиральных (*Lophotrochozoa*), линяющих (*Ecdysozoa*) и вторичноротых (*Deuterostomia*), GC состав — гуанин-цитозиноновый состав

Характеристики генома	Lophotrochozoa		Ecdysozoa				Deuterostomia		
	<i>Schistosoma japonicum</i>	<i>Caenorhabditis elegans</i>	<i>Brugia malayi</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>	<i>Anopheles gambiae</i>	<i>Gallus</i>	<i>Danio rerio</i>	<i>Homo sapiens</i>	
Общий размер генома (Мб)	398	100	88	169	265	1,051	1,527	3,255	
Общий GC состав (%)	34,1	35,4	30,5	40,2	42,2	41,2	34,4	36,2	
GC состав кодирующих участков (%)	36	42,7	39,6	53,3	44,3	42,9	34,4	37,5	
GC состав интронов (%)	33,8	32,1	27,6	39,5	43,9	41,3	34,1	36,6	
GC состав межгенных участков (%)	34,7	35,4	30,9	40,2	42,2	41,2	34,4	36,2	
Частота повторов (%)	40,1	18,3	15	24,7	16,6	10,8	46,6	44	
Общий размер кодирующих участков (Мб)/ отношение (%)	15,9/4	24,8/25	12,9/15	21,7/13	14,8/6	25,7/2	47,9/3	35,9/1	

Окончание табл. 21.1

Характеристики генома	Lophotrochozoa		Ecdysozoa				Deuterostomia		
	<i>Schistosoma japonicum</i>		<i>Caenorhabditis elegans</i>	<i>Brugia malayi</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>	<i>Anopheles gambiae</i>	<i>Gallus</i>	<i>Danio rerio</i>	<i>Homo sapiens</i>
Количество белок-кодирующих генов	13,469		20,077	11,515	14,144	12,527	18,107	35,321	25,077
Плотность генов (количество генов/Мб)	34		200	130	84	47	17	23	8
Средний размер кодирующих участков (Кб)	1,18		1,23	1,12	1,54	1,18	1,42	1,36	1,43
Средний размер гена (Кб)	10,5±16,0		2,8±3,2	2,8±2,9	4,3±10,6	4,6±10,0	21,6±46,8	19,5±35,1	41,3±98,0
Количество транспортных рибонуклеиновых кислот	153		608	233	314	450	189	2,010	129
Количество рибосомальных рибонуклеиновых кислот	184		19	400	161	N/A	14	N/A	675

расшифрован геном (244 млн п.н., 19 151 белок-кодирующих генов) паразитического круглого червя *Necator americanus*. Были обнаружены гены, ответственные за инвазию, развитие паразита и его защиту от иммунной системы человека. Исследования геномов, вышепредставленных паразитических червей, открывают новые перспективы контроля над бругиозом, шистосомозом и некаторозом.

Происхождение червей

Если эволюцию человека можно более или менее чётко проследить, правда, с определёнными допущениями, по многочисленным находкам останков и различных артефактов, то эволюцию гельминтов отследить достаточно сложно ввиду отсутствия таковых, потому что их тела при разложении не оставили следов в палеонтологической летописи. Поэтому при описании путей их эволюции, насчитывающей многие сотни тысячелетий, учёные пользуются сложившимися на сегодняшний день гипотетическими представлениями, а также новейшими данными сравнительно-морфологических исследований и молекулярного анализа геномов современных паразитов для построения их филогенетического дерева. Правда, есть сведения о том, что наиболее древними многоклеточными являются представители Франсвильской биоты — червеобразные организмы длиной до 12 см, обнаруженные в 2010 г. в отложениях Франсвильской формации в Габоне. Их возраст оценивается в 2,1 млрд лет.

В контексте обсуждаемой проблемы требуется осветить тему многоклеточности. Унитарной теории её возникновения не существует, но имеется мнение о том, что механизмы многоклеточности могли возникать независимо в различных группах одноклеточных и обладают вариабельностью. При этом требуется разделение между многоклеточностью и колониальным объединением отдельных клеток. Тем не менее на таком колониальном типе, как вольвокс, отработан ряд вопросов. Так, был выяснен вопрос об иммортализации: было чётко показано подразделение клеток вольвокса на генеративные и соматические, или «смертные».

Предполагается, что колониальные формы служат переходным звеном между одно- и многоклеточностью. Были выдвинуты разные теории происхождения многоклеточности. Например,

Эрнст Геккель предложил (1872) теорию гастреи (по аналогии с гастрულიцией). Позднее (1882) И.И. Мечников создал теорию фагоцителлы — гипотетического предка, состоящего из наружного (жгутиковые клетки) и внутреннего (трофические клетки) слоёв клеток, — это напоминает личинок современных губок. Гипотеза Бючли (1884): существование предка — плакулы — двуслойной пластинки, напоминающей колониальных протистов; она прогибается, и образуется гастрея. Перечисленные три воззрения относятся к колониальным теориям. Существуют ещё симбиотическая теория и гипотеза целлюляризации.

Ныне самым примитивным животным считается трихоплакс, представитель пластинчатых. Появление многоклеточности привело к утрате автономности отдельных элементов, дифференциации (разделению и специализации) функций и соответственно возрастанию числа межклеточных регуляторов и изменению энергообеспечения. Возникли однотипные ткани: нервная, эпителиальная, соединительная, мышечная. Эволюционировала и структурная организация, выразившаяся в образовании двух вариантов симметрии: 1) при лучевой симметрии (иглокожие, стрекающие животные) формируются два клеточных слоя — эктодерма и энтодерма, между которыми располагается мезоглея; 2) при двусторонней симметрии происходит разделение единственной плоскостью симметрии с зеркально локализованными парными органами; появляется третий, срединный зародышевый слой — мезодерма.

Согласно теории, предложенной И.И. Мечниковым, все многоклеточные животные произошли от кишечнополостных. Кишечнополостные, или радиальные, животные (*Coelenterata*, *Radiata*) — одни из самых низкоорганизованных типов многоклеточных животных (*Metazoa*), обитающих на Земле. Для кишечнополостных характерно наличие радиальной симметрии и двух зародышевых листков (энтодермы и эктодермы), образующих эпидермис (наружный покров) и гастродермис [выстилку кишечной (гастральной) полости]. Между экто- и энтодермой находится мезоглея — желеобразное вещество, включающее в себя коллагеновые волокна и единичные клетки. Степень развития мезоглеи варьирует среди представителей группы. Особенно хорошо она развита у планктонных форм, например медуз и гребневиков, у которых она выполняет опорную функцию. У полипоидных форм (например, гидра) мезоглея пре-

имушественно представляет собой базальную пластинку между двумя слоями эпителиальных клеток. Исключение составляют коралловые полипы, мезоглея которых участвует в формировании органического или минерального скелета.

В настоящее время радиальных животных противопоставляют другой группе многоклеточных — двусторонне-симметричным животным (*Bilateria*), которые характеризуются наличием двусторонней симметрии и тремя зародышевыми листками. К современным представителям этих животных относятся ресничные черви, или турбеллярии (*Turbellaria*), — класс, принадлежащий к типу Плоские черви. К тому же единого мнения о филогенетических взаимоотношениях между низшими группами *Metazoa* (кишечнополостными и бескишечными ресничными червями) не существует. Предполагают, что эти группы могли иметь одного общего предшественника или ресничные черви происходят от кишечнополостных. При этом общепринято, что в основании филогенетического дерева всех современных типов червей находятся древние ресничные черви.

Появление в онтогенезе ресничных червей третьего зародышевого листка (мезодермы) явилось основой трёхслойного строения плоских червей. Вытянутое тело с билатеральной симметрией, уплощённое в дорсовентральном направлении, покрыто реснитчатым эпителием эктодермального происхождения (поверхностный слой). Под эпителием располагается несколько слоёв гладких мышечных клеток, происходящих из мезодермы (средний слой). Под кожно-мышечным мешком располагается энтодермальная трубка пищеварительной системы (внутренний слой). У прямокишечных турбеллярий ротовое отверстие через глотку открывается в слепозамкнутую кишку, а у бескишечных турбеллярий — в пищеварительную паренхиму. Органы выделения представлены протонефридиями, образующимися из эктодермы. Структуры половой системы гермафродитного типа происходят из мезодермы. Нервная система и органы чувств развиваются из эктодермы и имеют характерное строение для разных видов ресничных червей. Таким образом, предки ресничных червей находятся в основании филогенетического древа всех современных червей, появившихся в ходе эволюционного процесса. При этом прямокишечные турбеллярии непосредственно дали начало

представителям таксона *Neodermata*, созданного в конце XX в. Ульрихом Элерсом для плоских червей, включающего в себя трематод и цестод. Его представителей отличает наличие неодермы, обладающей синцитиальным эпителием, на поверхности которого могут присутствовать многочисленные шипы, стилеты, микроворсинки или микротрихии (у половозрелых ленточных червей).

Чарльз Дарвин в своих научных работах не только объясняет происхождение человека, но и указывает на то, как современный человек может применять достижения других организмов в своих целях (прототип бионики). Насмешливые комментарии и миниатюры на высказывание Ч. Дарвина о роли червей в эволюции человека (рис. 21.2) сегодня представляются как пророческие.

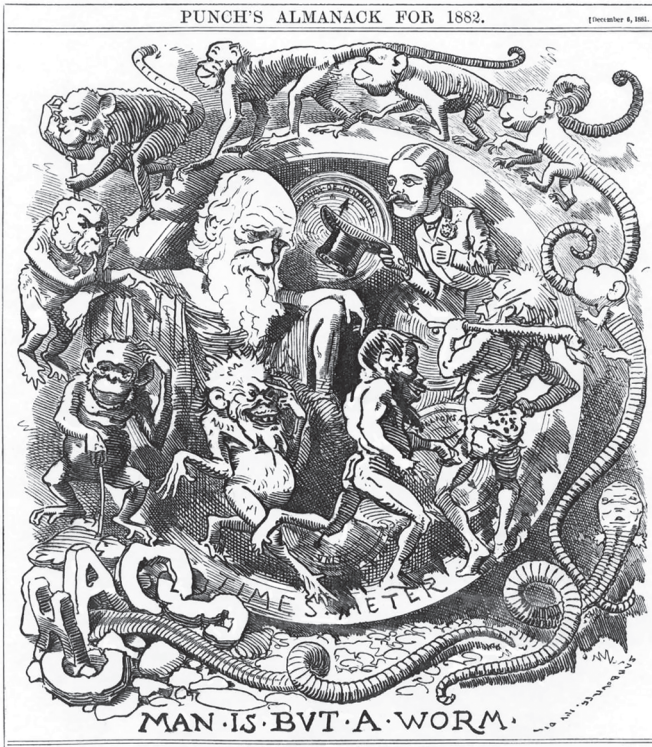


Рис. 21.2. «Человек всего лишь червь». Миниатюра на высказывание Чарльза Дарвина из британского журнала сатиры и юмора «Punch», 1881: «Плуг — это