

576

С-594

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

**Объединенный Ученый Совет институтов зоологии
и экспериментальной биологии**

На правах рукописи

СОКОЛОВА Лариса Александровна

МИКРОМОРФОЛОГИЯ РАННЕГО РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ЦЕСТОД-ЦИКЛОФИЛЛИДЕЙ

На русском языке

Специальность — 03.00.20 — гельминтология

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

А Л М А - А Т А · 1974

Работа выполнена в лаборатории гельминтологии Института зоологии АН Казахской ССР (зав.лабораторией – заслуженный деятель науки КазССР, академик АН КазССР, доктор ветеринарных наук, профессор С.Н.Боев) и кафедре биологии Кемеровского медицинского института (зав.кафедрой – доктор биологических наук, профессор Е.Д.Логачев).

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор Е.Д.Логачев и академик АН КазССР, профессор С.Н.Боев

Официальные оппоненты:

1. Доктор биологических наук В.Я.Панин
2. Кандидат биологических наук И.А.Чагиров

Ведущее учреждение: I-й Московский ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени медицинский институт им. И.М.Сеченова.

Автореферат разослан "____" _____ 1974 г.

Защита диссертации состоится "____" _____ 1974 г. на заседании Объединенного Ученого Совета Институтов зоологии и экспериментальной биологии АН КазССР.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу:
480072, Алма-Ата, 72, Проспект Абая, 38, Институт экспериментальной биологии АН КазССР.

Ученый секретарь Совета,
доктор биологических наук,
профессор

А.М.Мурзамадиев

ВВЕДЕНИЕ

Развитие советской паразитологии выдвигает ряд теоретических проблем, необходимых для решения практических вопросов медицинской, ветеринарной и сельскохозяйственной гельминтологии. Как неоднократно указывал академик К.И.Скрябин, гельминты должны изучаться с самых разнообразных точек зрения. "Прежде всего исследуется анатомо-гистологическая структура паразита. Это производится не только в интересах теоретического знания, но имеет и огромное практическое значение, так как по анатомии устанавливается систематическое положение данного объекта изучения, а раз паразит точно определен, это значит, что медики, ветеринары или фитогельминтологи имеют возможность поставить точный диагноз тому или иному заболеванию у "подведомственных им пациентов". Современная диагностика гельминтов вся построена на знании систематики, а последняя в основном базируется на анатомической и, отчасти, гистологической структуре гельминтов. Изучается, равным образом, эмбриология гельминтов и их биологический цикл", — писал академик К.И.Скрябин в работе "Строительство гельминтологической науки и практики в СССР", т. I, 1962 (стр.30).

В резолюции VII конференции по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных, состоявшейся в городе Самарканде 14–18 октября 1969 года, определено, что расширение исследований по общетеоретическим проблемам гельминтологии (систематика, видообразование, филогения, экология, зоогеография гельминтов и др.) следует рассматривать как одну из основных проблем, связанных с биологической и ветеринарной науками.

О необходимости изучения явлений паразитизма с применением микроморфологических методов указывал А.П.Маркевич (1969).

Важными работами в области теоретической гельминтологии следует считать эмбриологические исследования гельминтов, так как эмбриология занимает ведущее место в разработке филогении, в установлении реальных связей между современными паразитическими червями той или иной систематической категории и их свободноживущими предками.

Знание тонкой морфологии ранних эмбрионов цестод необходимо для медицинских и ветеринарных врачей, изучающих действие различных антгельминтиков при дегельминтизации инвазированных животных и человека.

Исходя из выше изложенного, мы поставили целью микроморфологическое изучение особенностей раннего эмбриогенеза (от момента образования яйцевой клетки до формирования онкосферы), оплодотворения, явлений бесполого размножения и партеногенеза у некоторых цестод-циклофиллидей – своеобразной группы паразитических животных. Вопросы гамогенеза, партеногенеза и апомиксиса являются наименее разработанными в теоретической гельминтологии. Изучение же их необходимо в связи проблемой генетики гельминтов.

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЯЙЦЕВЫХ КЛЕТОК, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ЭМБРИОНОВ У ЦЕСТОД-ЦИКЛОФИЛЛИДЕЙ (Обзор литературы)

Данные литературы показывают, что в описании и трактовке эмбрионального развития цестод-цепней имеются разноречивые, спорные и неясные вопросы. Так, спорным является вопрос о желточном ядре яйцевой клетки, его роли и происхождении. Неясна роль желточной железы у цестод отряда циклофиллидей, поскольку возникающие в желточных клетках желточные шары чаще всего остаются на месте своего возникновения.

Отсутствует единое мнение о наличии и характере мейоза, оплодотворении и первых стадиях изменения яйцевой клетки. Спорным остается вопрос о том, что дает начало эмбриону у цестод-циклофиллидей – зигота или неоплодотворенная яйцеклетка.

Не выяснен вопрос о самых ранних этапах формирования эмбриона – имеется ли у них истинное дробление, или же эмбрион формируется как-то иначе. Для симпластического раннего эмбриона оказываются не применимы общие эмбриологические понятия дробления. Поэтому существование бластомеров, как отдельных клеток ставится под сомнение.

Приводится классификация стадий развития эмбрионов, предложенная К.Рыбиской, которой придерживается Я.Смит. Мы также принимаем ее терминологию и классификацию ранних эмбрионов, но вносим свои дополнения.

Сравнительные данные о раннем эмбриогенезе цестод-циклофиллидей могут иметь значение для установления филогенетических отношений цестод и свободноживущих червей-турбеллярий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Строение и развитие яйцевых клеток, оплодотворение и раннее эмбриональное развитие у шести цестод отряда *Cyclophyllidea* (*Moniezia expansa*, *Thysaniezia giardi*, *Echinococcus granulosus*, *Alveococcus multilocularis*, *Hydatigera taeniaeformis*, *Taenia hydatigena*) изучалось гистологически с применением цито-гистохимических методов, на сериях последовательных срезов разных участков стробил.

Для исследований был использован материал, полученный от диких (волк, лисица, корсак, пятнистая кошка) и домашних (собака, кошка, овца) животных.

Стробилы цестод в живом состоянии целиком заключались в большие количества фиксатора: 10% нейтральный формалин, спирт-формалин (9:1), спирт-формалин по Шафферу, жидкость Буэна, жидкость Ценкера с формалином.

Для дальнейшей обработки и изучения вырезались кусочки стробил, состоящие из гермафродитных, зрелых и юных проглоттид, имеющие разную степень зрелости половой системы. Весь материал заливался в парафин по общепринятой методике.

Продольные и поперечные срезы члеников, а также через целую стробилу эхинококков и альвеококков, толщиной 5-7 мк окрашивались следующими способами: гематоксилином-эозином по Карацци, эозин-азуром II по Романовскому и по Максиму, полихромной синькой по Унна, по способу Маллори, галлоцианином-хромовыми квасцами по Эйнарсону, по способу Фельгена с холодным гидролизом с докраской световым зеленым.

Препараты изучались под микроскопами МББ-1 и МБИ-6. микрофотографии сделаны на микрофотоустановке фирмы Цейс в Институте цитологии и генетики СО АН СССР. Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата Лббе. Всего было изготовлено и изучено 1000 препаратов. Кроме того, нами просмотрены и переисследованы коллекционные препараты от *Monilezia expansa*, хранящиеся на кафедре биологии Кемеровского медицинского института.

Для дифференцировки желточных включений в яйцеклетках и эмбрионах, а также для четкого разграничения собственно онкосферы и ее провизорных оболочек у цестоды *Hydatigera taeniaeformis* был использован метод люминесцентной микроскопии. Срезы члеников флуорохромировались в растворе акридинового оранжевого (1:10000) и изучались в люминесцентном микроскопе МЛ-2, с применением светофильтра возбуждения ФС-1 и запирающего светофильтра ЖС-18.

ИССЛЕДОВАНИЕ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ У ЦЕСТОД

1. *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891

Развитие эмбриона у цестоды *M. expansa* проходит три стадии: проонкосферы, преонкосферы и собственно онкосферы.

Проонкосфера является первичнонеклеточным (симпластическим) образованием, возникающим за счет амитотического деления ядра яйцевой клетки. Возникновению проонкосферы не предшествует амфимиксис. Поскольку спермий проникает в цитоплазму яйцевой клетки и в ней лигируется, то следует сделать заключение о том, что у мониезии имеет место гиногенез.

Преонкосфера формируется путем выделения клеточных территорий в симпластической проонкосфере. В раннем эмбриональном развитии мониезии наблюдается лишь два эмбриональных пласта: провизорная эктодерма, расходящаяся на оболочку эмбриона, и морулообразный комплекс ткани внутренней среды — собственно тело онкосферы. Последняя вторично становится симпластической.

При эмбриональном развитии мониезии закладка эктодермы не возникает, равно как не возникает никаких структур, которые можно было бы рассматривать как рекапитулирующие внутренний зародышевый листок.

2. *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879)

Желточное ядро в яйцеклетках цестоды *T. giardi* формируется независимо от желточных желез. Оно может быть овальной формы, компактное, либо состоять из отдельных метакроматичных гранул, образующих рыхлое скопление.

В маточном протоке и в формирующихся трубках матки, до начала выделения петель, обнаруживаются яйцевые клетки с фигурами амитотического деления ядер. В этих отделах матки удастся видеть двух-четы-

рех- и шестиядерные симпластические проонкосферы.

У тизаниезии при формировании симпластической проонкосферы отсутствует истинное дробление и настоящие бластомеры. В парутеринных органах находятся проонкосферы, преонкосферы и собственно онкосферы, иногда встречаются и интактные яйцевые клетки.

Ранняя дегенерация сперматогенного эпителия семенников, сперматозоидов, отсутствие мужских пронуклеусов в яйцеклетках и лизирующихся спермиев в их цитоплазме говорят о редукции у тизаниезии гиногенеза, обнаруженного у мониезии, и замене его партеногенезом.

Сравнивая эмбриогенез тизаниезии и мониезии можно отметить, что он в принципе протекает одинаково. Однако редукция гиногенеза и замена его партеногенезом указывает на большую морфологическую специализацию *T. giardi*.

3. *Echinococcus granulosus* (Batsch, 1786) Rudolphi, 1801

У эхинококка однокамерного развитие яйцеклеток в личнике протекает синхронно. Профаза мейоза нами не выявлена. Накопление желточных гранул и формирование желточного ядра в цитоплазме растущей яйцевой клетки осуществляется независимо от желточной железы, в последней формируются желточные шары, дегенерирующие и не поступающие в яйцевые клетки. Это обстоятельство дает возможность рассматривать желточную железу у эхинококка как рудиментарный орган.

Поскольку сперматозоиды не проникают в яйцевую клетку, то можно считать размножение имагинальной формы эхинококка партеногенетическим. Амитотическое перешнурование ядра яйцевой клетки приводит к образованию двуядерной проонкосферы. Возникновение проонкосферы происходит не только в начальном отделе матки, но и в самом личнике. Неклеточные проонкосферы содержат не более четырех ядер. Дальнейшее деление ядер проонкосферы приводит к формированию ранней преонкосферы.

ры, имеющей уже клеточный характер. Поздняя преонкосфера, содержащая клетки с тремя категориями ядер, превращается в раннюю онкосферу (без крючьев), а затем в позднюю онкосферу (с крючьями). Онкосфера вторично теряет клеточный характер и имеет вид плотного скопления мелких базофильных ядер, лежащих в общей протоплазматической массе, покрытой оболочкой.

В матке зрелого членика эхинококка однокамерного находится своеобразная "арматура", выполняющая поддерживающую (фиксирующую) роль для увеличивающегося числа эмбрионов.

Нами обнаружено явление полиэмбрионии среди ранних преонкосфер, ведущее к увеличению количества эмбрионов.

4. *Alveosoccus multilocularis* (Leuckart, 1863) Abuladze, 1960

Микроморфологическое исследование гермафродитных, созревающих и зрелых члеников *A. multilocularis* показало четкие отличия его от эхинококка. Эти различия хорошо заметны при изучении матки зрелых и созревающих прототид. В матке альвеококка эмбрионы всегда имеют одинаковые стадии развития, в то время как в матке эхинококка в зрелых члениках эмбрионы находятся на разных стадиях развития.

В матке альвеококка отсутствует поддерживающая эмбрионы соединительнотканная "арматура", обнаруженная нами у эхинококка. При отрыве зрелого членика у альвеококка онкосферы сразу освобождаются и с пищей попадают в содержимое кишечника хозяина.

У альвеококка яйцевая клетка имеет небольшое, иногда неотчетливо выраженное желточное ядро, отличающееся от круглого желточного шара, возникающего в желточнике. Установить связь между первым и вторым не представляется возможным: желточное ядро в яйцеклетке возникает как продукт цитоплазмы самой яйцеклетки, но не за счет желточной клетки.

Двухядерный эмбрион альвеококка – проонкосфера может быть обнаружен только в начальном отделе развивающейся матки второго членика. Преонкосферы альвеококка имеют отчетливое клеточное строение: ядра клеток преонкосферы мелкие, богаты ДНК, все одного типа. При превращении преонкосферы в раннюю онкосферу происходит вторичное слияние клеток в общую симпластическую массу – онкосфера принимает вторичную симпластическую организацию. В таком эмбрионе – онкосфере обнаруживаются ядра двух типов: мелкие и более крупные. Первые проявляют большую базофилию.

Нами не установлено явление проникновения сперматозоида в яйцевую клетку. Митотических делений ядер в ранних эмбрионах альвеококка выявить не удалось.

5. *Hydatigera taeniaeformis* (Batsch, 1786) Lamarck, 1816

Яйцевые клетки *H. taeniaeformis* имеют типичное для всех цестод-цепней строение. Желточное ядро в них формируется самостоятельно как особое включение в цитоплазме, независимо от желточных клеток желточной железы. Вслед за К.Яницким (1906), мы наблюдали по мере старения проглоттид и созревания яйцеклеток появление значительного количества базофильных структур в цитоплазме, выходящих сюда из ядер. Этот "хромидиальный аппарат" в яйцеклетках изученной цестоды наблюдался нами почти во всех паратах, сделанных из гермафродитных члеников. Он не содержит ДНК. Ядра яйцевых клеток содержат лишь следы ДНК.

Желточные железы гидатигеры носят характер рудиментарного органа. Их клетки продуцируют желточные шары, сами же дегенерируют и распадаются. Часть "голых" желточных шаров остается на месте и не принимает участия в дальнейшем развитии и формировании эмбриона. Она остается в таком же виде и в том же месте в зрелых члениках, теряя при этом способность к восприятию красителей.

Часть желточных клеток проникает в яйцеводы и в начальных отделах яичника сливается с яйцевыми клетками. При этом желточный шар остается в цитоплазме яйцевой клетки, а ядро желточной клетки распадается на отдельные фрагменты "хромидиальный аппарат".

Нами также не обнаружены превращения ядер яйцевых клеток, которые можно было бы трактовать как профазу мейоза.

Значительное число интактных яйцевых клеток проникает в матку гермафродитного членика, где они постепенно подвергаются дегенерации и распаду. Наличие таких элементов приводит к появлению большого количества детрита в матке зрелых члеников.

Спермии у гидатигеры проникают в дольки яичника, плотно окружая яйцевые клетки. Большие массы спермиев обнаруживаются как на окрашенных, так и на флуорохромированных препаратах. Установить процесс истинного оплодотворения не представилось возможным. По-видимому, спермии активируют яйцевые клетки, которые затем подвергаются партеногенетическому развитию.

Первый эмбрион – преонкосфера является симпластическим, неклеточным образованием. На стадии двуядерности оба ядра крупные пузырьковидные. Амитотические деления этих двух ядер приводят к образованию двух категорий ядер – мелких и крупных. В преонкосфере не выявляются границы клеточных территорий, поэтому говорить о наличии в раннем эмбрионе макромеров и микромеров также не представляется возможным. Появление границ между ядрами приводит к возникновению клеточной преонкосферы.

Центральная зона преонкосферы состоит из группы мелких клеток с плотными, интенсивно окрашенными ядрами. В периферической зоне эмбриона остаются крупные ядра – эта зона идет на построение толстой, исчерченной оболочки следующей стадии развития – онкосферы. Мы рассматриваем дифференцировку преонкосферы на две зоны – периферическую и центральную – как разделение эмбриона

на зародышевую часть (собственно эмбрион — центральная зона) и внезародышевую (оболочки, носящие характер ценогенетических образований). Центральная клеточная масса преонкосферы вторично становится неклеточной в онкосфере. Ранние онкосферы (без крючков) у гидатигеры имеют отчетливую поперечно исчерченную оболочку и лежащий центрально протоплазматический комочек с плотными базофильными ядрами.

Поздней (зрелой) онкосферой следует считать эмбрион с возникшими эмбриональными крючками. Таким образом, общепринятое название "яйцо" тениид есть эмбрион, ограниченный снаружи ценогенетическими оболочками, которые по их биологическому значению являются производными органами "яйца" во внешней среде.

Нами установлена истинная полиэмбриония в ранних онкосферах гидатигеры путем деления поперечной перетяжкой одного эмбриона на два одинаковой величины. Это деление протекает под одной, общей исчерченной оболочкой. Обнаружена полиэмбриония и на стадии проонкосферы и преонкосферы. Поздние онкосферы, имеющие эмбриональные крючки, к полиэмбрионии, по-видимому, не способны.

В матке гермафродитных члеников имеется значительное число дегенерирующих проонкосфер и преонкосфер (регрессивное развитие эмбрионов, по терминологии В.Р.Вейцмана).

6. *Taenia hydatigena* Pallas, 1766

У *T. hydatigena* закладка яичника представлена синцитиальным образованием с плотными базофильными ядрами. По мере созревания яичника яйцевые клетки выделяются из синцития, ядра их увеличиваются, хроматин пылевидно распадается. Желточное ядро возникает как собственное включение цитоплазмы. Желточные клетки в желточнике претерпевают регрессивные изменения, давая начало

II

"голим" желточным шаром, не участвующим в построении эмбриона и остающимся на месте возникновения при старении членика.

Отмечается корреляция в развитии органов мужской и женской половых систем в гермафродитных члениках. В момент наиболее интенсивного развития матки и заполнения ее эмбрионами семенники дегенерируют, семявыносящий канал закупоривается "спермальной пробкой" – сперматозоиды не достигают органов женской половой системы. У тении гидатигенной развитие яйцеклеток, прошедших оотип, происходит партеногенетически. Гибнущие яйцеклетки, прошедшие в матку, по-видимому, не активируются в оотипе.

Проонкосфера тении гидатигенной содержит два пузырьковидных ядра. Последние отделяют мелкие плотные ядра, делящиеся амитотически.

Преонкосфера у тении гидатигенной – симпластический эмбрион. По периферии его локализуются два-три крупных пузырьковидных ядра, а центральная зона представлена протоплазматическим скоплением с мелкими базофильными ядрами. Зона с крупными ядрами дает начало исчерченной оболочке ранней онкосферы, центральная мелкоядерная зона – собственно эмбриону. Эмбрион в стадии поздней онкосферы имеет эмбриональные крючья.

Особенностью эмбрионального развития тении гидатигенной является первичность неклеточного (симпластического) строения собственно эмбриона в ранней онкосфере.

У тении гидатигенной из клеток стенки матки формируются многоядерные образования, отделяющиеся в полость матки и названные нами псевдоэмбрионами. Мы, в противоположность взглядам В.Р.Вейцмана, считаем их не способными к прогрессивному развитию в истинные эмбрионы.

ОБСУЖДЕНИЕ СОБСТВЕННЫХ ДАННЫХ

Исследование закладки, развития и возрастных изменений в процессе имагогонии яичника и желточника у шести видов цестод-циклофиллидей показало отсутствие функциональной связи между этими двумя важнейшими органами женской половой системы. У цестод-цепней в молодых проглоттидах закладка желточника осуществляется за счет базофильных амебоцитов. В гермафродитных члениках амебоциты увеличиваются в размерах, в цитоплазме формируется желточный шар, постепенно теряющий базофилию и превращающийся в круглой формы оксифильный "голый" желточный шар. Ядро клетки уплотняется, оттесняется к периферии, после чего дегенерирует и желточный шар остается на месте своего возникновения вплоть до полной зрелости проглоттиды. Эти "голые" шары, остающиеся и распадающиеся в самой железе В.Р.Вейцман (1953 а,б) называл эозинофильными шарами. Наши наблюдения показывают, что желточные шары желточников не всегда имеют отношение к развитию и формированию эмбрионов.

Развитие яичника у цестод-циклофиллидей в процессе имагогонии имеет ряд особенностей. Закладка яичника происходит также за счет базофильных амебоцитов. Период размножения можно наблюдать в молодых проглоттидах. В яичнике гермафродитных члеников, по-видимому, имеется столько яйцевых клеток, сколько требуется для наполнения матки эмбрионами. В процессе развития яичника и формирования яйцевых клеток, в последних отчетливо выделяется период роста, во время которого увеличивается в размерах бедное хроматином ядро, формируется крупное ядрышко и в цитоплазме возникает округлое, овальное, полулунное или состоящее из плотно лежащих крупных гранул желточное ядро.

Наши данные говорят о том, что желточное ядро в цитоплазме яйцевой клетки представляет собственное трофическое включение. Период, во время которого желточное ядро принимает свое типичное строение, следует считать периодом роста.

Исследования развития яичника и морфологии растущих яйцевых клеток у изученных нами цестод не дали возможности установить период созревания — не наблюдалась профаза мейоза и картины мейотического деления. Никаких структур в ядрах яйцевых клеток, сходных с хромосомами, мы не обнаружили. Лишь у цестоды *P. taeniaefortis* выход хроматина из ядра в цитоплазму, наблюдавшийся К. Яницким и нами, можно считать как эквивалент редукционного деления. Яйцевая клетка у цестод-цепней в яичнике гермафродитного членика, по-видимому, носит соматический характер.

У всех изученных нами цестод-цепней именно яйцевые клетки, поступающие из яичника в матку, давали начало эмбрионам, хотя В.Р.Вейцман (1953а) считал, что "яичник оказывается образованием, не принимающим непосредственного участия в произведении потомства, ибо составляющие его элементы полностью дегенерируют".

Спорным вопросом жизненных циклов цестод-циклофиляд остается вопрос о наличии и морфологии оплодотворения. Оплодотворение применительно к цестодам понимается часто как проникновение сперматозоидов в каналы женской половой системы. У некоторых цестод-цепней сперматозоиды вообще не достигают мест локализации яйцевых клеток, это наблюдали В.Р.Вейцман (1953а,б), Я.Смит (1969). У гидатигеры спермии окружают яйцевые клетки, плотно прилегая к ним, но не проникают в их цитоплазму. Из изученных нами шести видов цестод-цепней проникновение спермия в яйцеклетку имеет место у *M. exranea*. Спермий проникает в цитоплазму яйцевой клетки, но в ней лизируется. Этапа возникновения и слияния пронуклеусов (амфимиксиса) не происходит, хотя такая яйцевая клетка дает начало эмбриону. Этот процесс у мониезии можно рассматривать как гиногенез. У других видов цепней развитие эмбриона осуществляется без участия мужской гаметы, то есть типично партеногенетически. Таким образом,

если говорить об образовании пронуклеусов, амфимиксисе у цестод, то это явление типично для цестод-псевдофиллид. У циклофиллид оно сначала заменяется гинггенезом, а затем партеногенезом. По-видимому, у цестод-цепней происходит какая-то ферментативная активация яйцевых клеток, проходящих из яйцевода в матку, и они приобретают способность к дальнейшему развитию.

Эмбриональный период цестод-циклофиллид мы разделяем на стадии: проонкосферы, ранней и поздней преонкосферы, ранней и поздней онкосферы. Проонкосфера – многоядерный симпластический эмбрион, возникающий за счет amitotического перешнурования ядра яйцеклетки. Превращение яйцевой клетки в симпластическую проонкосферу, содержащую 2–4–8 ядер, не есть процесс дробления или сегментации, потому что бластомеры как таковые здесь не образуются. Мы присоединяемся к мнению Е.Д.Логачева с соавт. (1970), что термин дробления к раннему эмбриональному развитию цестод-циклофиллид не применим. Первое деление ядра яйцевой клетки у цестод-цепней происходит путем амитоза. Мы полагаем, что amitotическое новообразование ядер при возникновении проонкосферы можно объяснить, если рассматривать амитоз, как деятельное интерфазное состояние клетки, а возникновение путем амитоза многоядерной проонкосферы есть выражение резкого усиления метаболических процессов в самом начале эмбриогенеза.

На второй стадии эмбрионального развития – преонкосферы происходит выделение клеточных территорий в многоядерной проонкосфере. В преонкосфере различаются две категории клеток: крупные и мелкие. Первые идут на построение поперечно исчерченной оболочки – эмбриофора, вторые – формируют собственно зародыш – вторично симпластическую онкосферу. Исключение составляет преонкосфера тении гидатигенной, у которой собственно зародыш имеет симпластическое строение с самого начала. Поздняя преонкосфера превращается в раннюю

онкосферу по мере того как периферическая зона преонкосферы уплотняется, ядра в ней дегенерируют, центральная же часть ее (собственно эмбрион) носит еще не дифференцированный характер, постепенно превращаясь в симпластическую многоядерную массу.

Переход ранней онкосферы в позднюю характеризуется дифференцировкой центральной симпластической массы. В ней быстро формируются внутриядерно эмбриональные крючья, которые по их функции относят к провизорным образованиям.

В течение эмбриогенеза цестод-циклофиллидей выявляется двухпериодность в выделении и быстрой дифференцировке провизорных образований, а именно: при наличии еще мало дифференцированных элементов, дающих начало собственно зародышу, выделяются оболочки, а затем эмбриональные крючья. В этом случае проявляется принцип асинхронного развития провизорных и дефинитивных структур. Асинхронность заключается в том, что провизорные структуры при эмбриогенезе являются полностью функционирующими, тогда как дефинитивный материал находится лишь в состоянии формирования.

В жизненном цикле цестод-цепней наблюдается чередование партогенеза с бесполом размножением – полиэмбрионией, то есть в данном случае следует говорить об апомиктическом размножении. Интерес к явлениям полиэмбрионии у плоских червей вообще и у цестод-циклофиллидей, в частности, объясняется тем, что "...эмбриологии неизвестны многие виды полиэмбрионии, имеющие место у разных животных" (Токин, 1970).

Личинка *E. granulosus* обладает способностью к полиэмбрионии а именно: новообразование сколексов в герминативном слое эхинококкового пузыря идет за счет соматических клеток. Множественное деление (полиэмбриония) сколексов на стадии личинки есть адаптация к расселению и выживанию популяции паразита в условиях

попадания даже части личинок в организм окончательного хозяина.

Нами в матке зрелых члеников эхинококка обнаружены ранние преонкосферы, делящиеся путем перетяжки на две части. Каждая из обособившихся дочерних преонкосфер представляет новый эмбрион, возникший из группы соматических клеток материнской преонкосферы. Этот процесс разделения одной преонкосферы на две дочерние представляет типичный случай бесполого размножения путем полиэмбрионии, увеличивающий число эмбрионов (яиц) в зрелом членике гельминта. То же самое имеет место в молодых онкосферах цестоды *H. taeniaeformis*, только два эмбриона здесь возникают под одной оболочкой.

Применительно к цестодам-циклофилидеям мы предлагаем полиэмбрионию на стадии личинки (образование сколексов в эхинококковом пузыре) обозначить как ювенильную, тогда как полиэмбрионию в зрелом членике (деление проонкосфер, преонкосфер и ранних онкосфер) обозначить термином имагинальная полиэмбриония.

У цестоды тении гидатигенной нами обнаружено развитие симпластических псевдоэмбрионов, возникающих из стенки матки путем почкования, с последующим многократно повторяющимся амитотическим делением ядра, а также путем отслойки стенки матки. Псевдоэмбрионы являются регрессивными образованиями, которые не образуют зрелых яиц (онкосфер).

Процесс образования проглоттид при имагогонии цестод следует рассматривать как клонный рост, ибо все проглоттиды развиваются из соматических клеток ткани внутренней среды шейки — малого базофильного амебоцита (Логачев, 1956, 1968, 1971; Логачев и Соколова, 1972а, б). Все проглоттиды одной стробилы у цестод являются генетически однородным вегетативным потомством, с генетически однородным половым аппаратом. Поэтому потомство одной имагинальной формы цестод, по-видимому, можно трактовать как чистую линию.

Можно полагать, что в процессе приспособления предков ленточных гельминтов к эндопаразитизму имела место тенденция к сужению возможности рекомбинации генов при половом процессе и замена последнего апомиксисом. Относительно постоянная среда стабилизировала процессы изменчивости у цестод с того момента, когда их целообразные предки перешли к эндопаразитизму (Логачев, 1970, 1971).

Апомиксис (формы вторично бесполого размножения) у цестод следует рассматривать как прогрессивное явление, обеспечивающее специфичность и процветание большого числа видов этой своеобразной группы паразитических организмов. Апомиксис у цестод поддерживает адаптированность их к специализированным условиям существования и биологический прогресс их.

Выявленные особенности развития яйцевых клеток, переход к апомиктическому размножению цестод-циклофиллид, особенности раннего эмбрионального развития, морфологические характеристики перехода одной эмбриональной стадии в другую, асинхронность развития провизорных и дефинитивных структур при их эмбриогенезе послужат основой для дальнейшего углубленного и расширенного изучения морфологических адаптаций к паразитическому образу жизни у ленточных червей, их взаимоотношений с организмом хозяина и путей эволюции.

ВЫВОДЫ

1. Яйцевые клетки цестод-циклофиллид развиваются из первичных клеток закладки яичника — малых базофильных амебоцитов. При развитии яйцевой клетки можно наблюдать лишь период роста, в течение которого в цитоплазме возникает желточное ядро. Формирование последнего в яйцевых клетках происходит независимо от желточных желез. По мере роста яйцевой клетки в яичнике пузырьковидное ядро ее не претерпевает видимых изменений, которые можно было бы рассмат-

ривать как профазу мейоза.

2. Желточные железы у некоторых цестод-циклофилид несут характер рудиментарного органа. Желточные клетки продуцируют "голые" желточные шары, которые не достигают яичника и не входят в цитоплазму яйцевых клеток. Освободившиеся от цитоплазмы желточной клетки желточные шары остаются в желточнике и постепенно распадаются по мере редукции желточной железы в процессе старения проглотида. У цестоды *H. taeniaeformis* обнаружено проникновение желточных клеток с шарами в яйцеклетку.

3. Истинное оплодотворение (амфимиксис) у исследованных цестод-циклофилид отсутствует. У *Moniezia exrapsa* имеет место гиногенез, который замещается у других видов цестод партеногенезом. У *Hydatigera taeniaeformis* спермии активируют яйцевую клетку в яичнике. При люминесцентной микроскопии срезов гермафродитных члеников *H. taeniaeformis* удается проследить, что спермии через влагалище проникают в яйцевод, а затем непосредственно в дольки яичника. При этом они плотно прилегают к поверхности яйцеклеток, но не проникают в них.

4. У цестод-циклофилид мы выделяем два вида полиэмбрионии — ювенильную, имеющую место на стадии личинки в промежуточном хозяине, и имагинальную — у проонкосфер, преонкосфер и ранних онкосфер в матке гермафродитного членика.

5. Наличие партеногенеза и полиэмбрионии у цестод-циклофилид при отсутствии настоящей гамогамии дает возможность отнести их к апомиктическим организмам. Благодаря апомиксису изменчивость цестод проявляется лишь в количественных характеристиках, как это имеет место в чистых линиях.

6. Эмбриональный период у цестод-циклофилид мы разделяем на стадии: проонкосферы, ранней и поздней преонкосферы, ранней и позд-

ней онкосферы. Развитие онкосферы в организме промежуточного хозяина следует рассматривать как постэмбриональное развитие.

7. Проонкосфера возникает в результате амитотического деления ядра яйцеклетки на два-четыре-восемь ядер и представляет неклеточное симпластическое образование. Амитоз в проонкосфере мы рассматриваем как проявление деятельного интерфазного состояния яйцеклетки, во время которого усиливается метаболизм и расходуется желточное ядро. Ранний этап эмбрионального развития (образование проонкосферы) не является дроблением в обычном понимании.

8. Преонкосфера возникает при выделении клеточных территорий в многоядерной проонкосфере и включает две или три категории клеток, одни идут на построение оболочки эмбриона, другие формируют собственно эмбрион. Увеличение числа клеток в преонкосфере происходит путем митоза и амитоза.

9. Ранняя онкосфера, покрытая оболочками вторично приобретает симпластическое строение. К стадии поздней онкосферы следует отнести эмбрион с шестью эмбриональными крючьями. У *Taenia hydatigena* преонкосфера и онкосфера имеют первично симпластическое строение.

10. В течение эмбриогенеза цестод-циклофилид имеет место ранняя дифференцировка провизорных образований – оболочки и эмбриональных крючьев, в то время как дефинитивный материал остается в поздней онкосфере слабо дифференцированным.

У цестод-циклофилид проявляется принцип асинхронного развития провизорных и дефинитивных структур. При люминесцентной микроскопии более четко, чем на окрашенных препаратах удается проследить дифференцировку внезародышевых частей (оболочек) и собственно эмбриона при превращении преонкосферы в онкосферу. Люминесцентный микроскоп позволяет четко разграничить ярко светящийся толстый амриофор, наружную тонкую оболочку – остаток цитоплазмы перидермий-

ной зоны преонкосферы и внутреннюю тонкую пограничную мембрану, отделяющую внезародышевые части от собственно вторично симпластического эмбриона.

11. У эхинококка однокамерного в матке зрелого членика имеется своеобразная соединительнотканная "арматура", поддерживающая развивающиеся эмбрионы. В матке зрелого членика эхинококка наряду со зрелыми онкосферами (с крючьями), встречаются ранние онкосферы и преонкосферы.

В матке зрелого членика альвеококка отсутствует "арматура" и все эмбрионы находятся на одинаковой стадии развития, а именно: в четвертом членике – ранние и поздние онкосферы, в третьем (дозревающем) – преонкосферы.

12. У *Taenia hydatigena* наблюдалось возникновение симпластических псевдоэмбрионов из клеточных элементов стенки матки гермафродитного членика, которые мы считаем регрессивно развивающимися образованиями.

По материалу диссертации опубликованы следующие работы:

1. К вопросу о новообразовании ядер в раннем эмбрионе цестод. Сб. "Рефераты докл. IV научн. конф., посвящ. теоретическим и практическим вопросам цитологии, генетики и паразитологии (июнь, 1971)", Кемерово, 1971, стр. 9-10.

2. О строении и развитии проонкосферы у цестоды *Thysanleleia giardi* (Moniez, 1879) . Сб. "Рефераты докл. IV научн. конф., посвящен. теоретическим и практическим вопросам цитологии, генетики и паразитологии (июнь, 1971)", Кемерово, 1971, стр. 10.

3. Эволюционно-генетические аспекты апомиксиса у ленточных гельминтов. Сб. "Второй съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, 31/I – 5/II- 1972". В I. Общая и молекуляр-

ная генетика, вып. I, М., 1972, стр. 162 (в соавторстве с Е.Д. Логачевым).

4. Некоторые новые данные о тонком строении половой системы и раннем эмбриогенезе эхинококка однокамерного. Сб. "Вопросы морфологии". Материалы к научн. конф. (июль, 1972). Томск-Кемерово, 1972, стр. 165-168.

5. К вопросу о полиэмбрионии у эхинококка однокамерного. Сб. "Вопросы морфологии. Материалы к научной конф. (июль, 1972)". Томск-Кемерово, 1972, стр. 168.

6. О тонком строении матки эхинококка однокамерного и альвеококка многокамерного. Сб. "Вопросы морфологии. Материалы к научн. конф. (июль, 1972)". Томск-Кемерово, 1972, стр. 169-170.

7. О факторах направленной эволюции цестод. Сб. "Вопросы морфологии. Материалы к научн. конф. (июль, 1972)". Томск-Кемерово, 1972, стр. 163-164 (в соавторстве с Е.Д. Логачевым).

8. К вопросу о размножении эхинококка и альвеококка. Сб. "Тезисы докл. УШ Всесоюзн. конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности, 5-8 сентября 1972", Киров, т. I, 1972, стр. 106-107 (в соавторстве с Е.Д. Логачевым).

9. К вопросу о генетических основах эволюции цестод. Сб. "Проблемы паразитологии", Тр. УП научн. конф. паразитологов УССР, ч. I, изд-во "Наукова думка", 1972, стр. 481-482 (в соавторстве с Е.Д. Логачевым).

10. Итоги и перспективы микроморфологических исследований паразитических червей в Западной Сибири. Сб. "Зоологические проблемы Сибири", изд-во "Наука" СО АН СССР, Новосибирск, 1972, стр. 136-137 (в соавторстве с Е.Д. Логачевым, Н.Г. Кошкиной и др.).

11. Микроморфологические исследования раннего эмбрионального развития у некоторых цестод-никофилид. Сб. "Тезисы конф. по проблеме: "Основные паразитарные болезни, их предупреждение и лечение

(март 1973)", Ростов-на-Дону, 1973, стр.18-19.

12. О периодизации эмбриогенеза у цестод-циклофиллид. Сб. "Вопросы морфологии и физиологии", вып. I, изд. Кемеровского педагогического института, Кемерово, 1973, стр.79-81 (в соавторстве с Е.Д.Логачевым).

