

О. Б. ШУМКИНА

ПЕРИОДЫ ВНУТРИКОКОННОГО РАЗВИТИЯ МЕДИЦИНСКОЙ ПИЯВКИ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 30 IV 1951)

Центральное значение в периодизации внутрикоконного развития у медицинской пиявки имеет существующая здесь несвободная личинка. Она определяет возможность развития из микроскопически малого яйца довольно крупной пиявки, способной к самостоятельному существованию.

Для оценки специфической формы единства организма и его условий существования, которую мы находим в инкапсулированном личиночном развитии медицинской пиявки, следует прежде всего учесть, что медицинская пиявка представляет одну из форм высших кольчатых червей, на пути эволюции которых следует отметить три важнейших изменения типа развития⁽³⁾. В исходной филогенетической стадии многощетинковых кольчатых червей предки медицинской пиявки обладали свободным личиночным трохофорным развитием. Они откладывали мелкие яйца, бедные желтком, из которых в результате дробления развивалась планктонная личинка, заглатывавшая бактерий и мельчайшие диатомовые водоросли. При помощи этого самостоятельного питания подготавливалась возможность развития молодого червя. Их потомки, переселившиеся в пресные воды примитивные малощетинковые, а затем примитивные пиявки, обладали неличиночным развитием: они откладывали крупные яйца, богатые желтком, за счет которого осуществлялось все развитие вплоть до формирования молодой формы. Наконец, в третьей филогенетической стадии снова возникает личиночное, но несвободное развитие. Этот тип развития присущ и медицинской пиявке.

Соответственно указанному значению процесса заглатывания белка и его влиянию на все процессы формообразования я и подходила к вопросу о делении внутрикоконного развития медицинской пиявки на периоды. Все развитие медицинской пиявки можно разделить на пять основных периодов.

1-й период — дробление. Дробление медицинской пиявки продолжается 45—47 час. и оканчивается формированием основных закладок личинки. В дробящемся яйце ярко выражено: а) деление всех закладок на две группы, дающие личиночные и дефинитивные органы, и б) влияние на тип дробления последующих стадий развития — именно того вставочного формообразования, которое представляет собой личиночный период. Период дробления может быть разделен на два подпериода. 1-й из них заканчивается формированием 16-клеточной стадии (19—19,5 час. с момента откладки кокона), после чего наступает 16—20-часовая пауза. Для этого подпериода дробления характерны медленные клеточные деления, осуществляющиеся через большие промежутки вре-

мени. 2-й подпериод начинается бурным делением клеток во всех основных закладках и заканчивается 72—74-клеточной стадией.

2-й период может быть определен как формирование ранней личинки, пассивно заглатывающей белок. Этот период длится около 2 суток и концом его надо считать 4-е сутки развития. Рост личинки незначительный, но формообразовательные процессы очень интенсивны: образование эпителиальной и соединительнотканной части кожи, формирование кишечника, развитие таких важнейших дефинитивных образований, как зародышевые полосы и головные зачатки. В течение этого периода происходит пассивное проникновение белка в полость кишечника.

3-й период — активное заглатывание белка. В нем все личиночные образования достигают полноценного развития и на основе этого идет интенсивное поглощение белковой массы. Личинка, приступившая к заглатыванию белка, обладает достаточно прочной и эластичной кожей, состоящей из крупных эпителиальных клеток и соединительнотканного слоя. Под эпидермисом расположена личиночная мускулатура. Мощная глотка напоминает по форме конус, обращенный основанием наружу, в центре которого находится ротовое отверстие. Глотка обладает хорошо развитой мускулатурой, помогающей осуществлять заглатывание белка, который в течение этого периода становится вязким и густым. Длительность третьего периода — 4 суток (5—8-е сутки развития)

4-й период — превращение, или некробиотический метаморфоз личинки — начинается в начале 9-х и длится до конца 18-х суток. Он может быть подразделен на два подпериода. Первый характеризуется быстрым ростом зародышевой полосы, закладкой важнейших органов пиявки и гибелью личиночных органов. Во время метаморфоза только энтодермальный кишечник личинки не подвергается полному уничтожению; часть его материала сохраняется и идет на построение кишечного эпителия пиявки. Прочие личиночные органы и ткани уничтожаются, рассасываясь деятельностью фагоцитов или сбрасываясь с тела формирующейся пиявки. Так, четыре пары личиночных нефридиев стягиваются к заднему концу тела и затем отбрасываются вместе с личиночной стенкой тела. Этот подпериод заканчивается на 13-е сутки внутрикоконного развития. Второй подпериод длится от 13-х до 18-х суток. В нем интенсивно идут процессы развития дефинитивных органов пиявки. Зародышевая полоска заворачивается на спинную сторону, по средней линии которой и происходит срастание краев зародышевой полосы.

5-й период представляет завершение внутрикоконного органогенеза и в нем формируется кишечный эпителий пиявки. К началу 5-го периода уже имеется пиявка, фактически способная к свободному существованию. Однако у такой пиявки еще не сформирован кишечник и кожные покровы еще недостаточно плотны и лишены пигментации. Поэтому, как правило, развитие должно протекать в коконе, в условиях, защищенных от внешней среды.

Окончание 5-го периода происходит после вылупления пиявки из кокона. Очень характерно, что продолжительность этого периода зависит от количества белка, заглотанного личинкой в течение 3-го периода, так как окончательное формирование кишечного эпителия пиявки происходит только после полного усвоения белка.

Переходы от одного периода к другому связаны с резкими переломными моментами морфолого-экологических изменений. Так, переход от дробления к формированию личинки связан с усиленным размножением элементов, формирующих личиночные органы. Переход от стадии пассивного питания личинки (2-й период) к стадии активного питания (3-й период) связан с быстрым развитием органов активного питания и выделения продуктов распада — личиночной глотки, мускулатуры, нефридиев. Переход от 3-го периода к 4-му характеризуется чрезвычайно

быстрым ростом и дифференцировкой зародышевой полоски, что видно из сопоставления приложенных рисунков, один из которых изображает конец активного заглатывания белка (рис. 1), а другой — формирующуюся пиявку через сутки после окончания заглатывания белка (рис. 2).

Указанные периоды внутрикочного развития медицинской пиявки не совпадают с общепринятым делением эмбриогенеза, в котором исходят не из единства организма и его условий существования, а из чисто морфологических критериев. Обычно делят эмбриогенез на периоды дробления, развития зародышевых листков, органо- и гистогенез. При

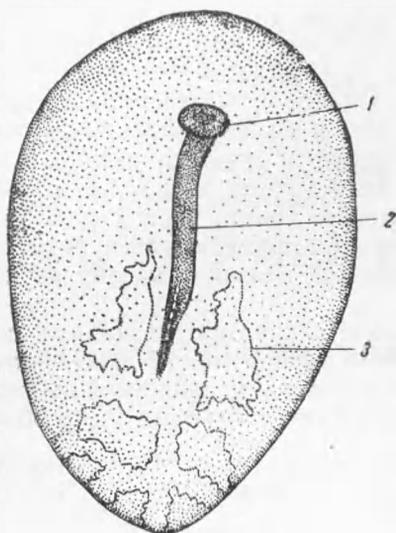


Рис. 1. 9-дневная личинка с брюшной стороны. 1— глотка, 2— зародышевая полоска, 3— протонефридии

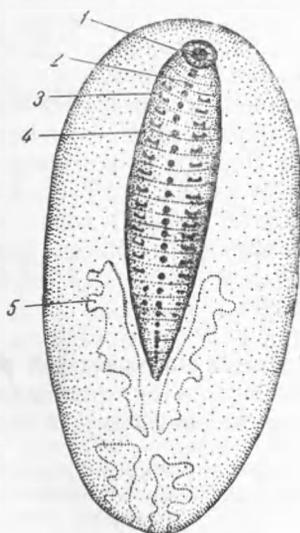


Рис. 2. 10-дневная личинка с брюшной стороны. 1— глотка, 2— нервная цепочка, 3— закладка нефридиев, 4— зародышевая полоска, 5— протонефридии

делении развития медицинской пиявки на пять периодов за основу были взяты как морфологические изменения, которые резко отличаются один период от другого, так и условия развития эмбриона в данный период.

Руководящей основой для периодизации медицинской пиявки, также как и для других объектов с внутрикочным развитием, является своеобразный эмбриогенез с внутрикочным питанием личинки. Последнее ведет к изменениям ранних стадий развития — процессов дробления, развития зародышевых листков, вызывает необходимость весьма ранней закладки личиночных органов и обуславливает последовательность течения всех процессов эмбриогенеза.

Во внутрикочном развитии существенную сторону условий существования развивающегося организма представляют приспособления, выработанные в организме материнского животного ⁽⁴⁾, — кокон, белковая жидкость, количество яйцеклеток, их размер и, соответственно, снабжение желтком. Эта специфическая форма единства развивающегося организма и его условий существования определяет, в основном, течение внутрикочного развития и его деление на периоды (стадии, или этапы).

В. В. Васнецов нашел, что развитие воблы, леща и сазана делится на ряд этапов ^(1, 2).

Повидимому, периодизация развития представляет широко распространенное для онтогенеза животных явление, как показывает последнее

сообщение Г. А. Шмидта о стадиях развития аппаратов, обеспечивающих обмен веществ зародыша и плода, и периодах морфофизиологических изменений самого развивающегося организма у птиц и млекопитающих (6).

Данные, более близкие к нашим, содержатся в работе Г. А. Шмидта (5), который различает у рыбьих пиявок шесть периодов. 1) Начальный период дробления, заканчивающийся формированием провизорной эктодермы и телобластической закладки эктодермальной мезенхимы. 2) Поздние стадии дробления, характеризующиеся осмотическим ростом бластоцеля и заканчивающиеся формированием ранней закладки зародышевых полос и крыловидной закладки эктодермальной мезенхимы в области раннего зачатка глотки. 3) Период роста зародышевых полос, формирования первичной кишки и личиночной глотки. 4) Период заглатывания белка, во время которого продолжается увеличение размеров зародышевых полос. 5) Период метаморфоза, следующий за окончанием заглатывания белка, в котором осуществляется гибель личиночных образований, усиленный рост и дифференциация зародышевых полос. 6) Период, в котором формируется молодая пиявка, готовая к вылуплению из кокона. Третий период у рыбьих пиявок представляет качественно специфичное для них явление. Третий период развития медицинской пиявки, в общем, соответствует четвертому периоду развития рыбьих пиявок, четвертый период первой пиявки — пятому периоду второй, а пятый — шестому.

Так как переход от одного периода к другому связан, как показано, с переломными моментами в развитии организма, то дальнейшее изучение периодизации внутрикоконного развития медицинской пиявки будет иметь важное значение для целей селекции и генетики этого объекта.

Лаборатория сравнительной эмбриологии
Института морфологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
11 XII 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. В. Васнецов, Зоол. журн., 25, в. 3 (1946). ² В. В. Васнецов, Сборн. работ лаборатории экологической морфологии Ин-та эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова АН СССР, изд. АН СССР, 1948. ³ Г. А. Шмидт, Биол. журн., 5, № 4 (1936). ⁴ Г. А. Шмидт, Журн. общ. биол., 7, в. 4 (1946). ⁵ Г. А. Шмидт, Общая эмбриология, 1951. ⁶ Г. А. Шмидт, Усп. совр. биол., 31, в. 2 (1951).