

ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ

Е. Д. ЛОГАЧЕВ

**О РАЗВИТИИ ЯЙЦЕВЫХ КЛЕТОК И ЗНАЧЕНИИ ЖЕЛТОЧНЫХ  
ЯДЕР У ЦЕСТОДЫ RAILLIETINA UROGALLI MODEER**

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 5 XI 1952)

Вопрос о развитии яйцевых клеток ленточных гельминтов в настоящее время представляет особенный интерес в связи с учением О. Б. Лепешинской о происхождении клеток и роли живого вещества в организме (1). Известно, что зрелые яйцевые клетки цестод отряда Cyclophyllidea характеризуются наличием двух ядер: одного главного и другого — так называемого желточного ядра (2). Последнее рассматривалось как питательный субстрат при развитии эмбриона. Изучения желточного ядра коснулся В. Р. Вейцман, описавший образование его под названием желточных включений в овоцитах свиного цепня (3). Он же высказал мнение о том, что этот желток не может рассматриваться исключительно как питательный материал, ибо, по его данным, он развивается независимо от продуцирования желтка желточными железами (4).

Принимая во внимание явно недостаточные данные о развитии и значении так называемых желточных ядер или желточных включений в развивающихся и зрелых яйцевых клетках цепней, мы предприняли попытку проследить развитие яйцевых клеток, возникновение желточных ядер в них, а также роль последних в период образования раннего эмбриона. Объектом исследования послужила цестода *Raillietina urogalli* Modeer, у которой нами ранее были описаны процесс развития семенников и роль живого вещества при сперматогенезе, а также развитие желточников (5). Изучению подвергались проглоттиды из разных участков стробилы, а именно: от наиболее молодых члеников, обнаруживающих первую закладку яичника, до самых зрелых, мозговой слой паренхимы которых уже заполнен развивающимися яйцами.

Первичная закладка яичника осуществляется за счет соединительнотканых клеток — базофильных амебоцитов, морфология которых приведена нами в предыдущих работах (5). Вначале базофильные амебоциты резко выделяются своей интенсивно окрашенной цитоплазмой и совершенно гомогенным, окрашивающимся оксифильно ядром с отчетливым ядрышком. По мере развития членика клетки, составляющие закладку яичника, увеличиваются в количестве за счет amitotических делений. Эти делящиеся клетки представляют первичные яйцевые клетки (овогонии). Последние постепенно увеличиваются в размерах, принимая несколько овальную форму. Величина их в это время может достигать 15—17  $\mu$ . Цитоплазма первичных яйцевых клеток по мере роста становится менее интенсивно окрашенной, хотя сохраняет выраженную базофилию. Ядро овогоний также увеличивается в размерах до 6—7  $\mu$ , причем заметно увеличение ядрышка. Последнее отчетливо выявляет сходство к основным краскам. Характерно для ядер наиболее молодых

яйцевых клеток и то обстоятельство, что при применении в качестве фиксатора сулемы (ценкер-формол) ядра их остаются гомогенными и окрашиваются оксифильно. Лишь у сформированных яйцевых клеток в ядрах можно видеть мельчайшие пылевидные зернышки, которые в большинстве случаев окрашиваются метакроматично (см. рис. 1). Дальнейшие изменения в развивающихся яйцевых клетках цестоды *R. urogalli* характеризуются постепенным образованием желточного ядра. Вначале в цитоплазме растущей яйцевой клетки около ядра (главного) появляются мелкие базофильно окрашенные зернышки. Послед-

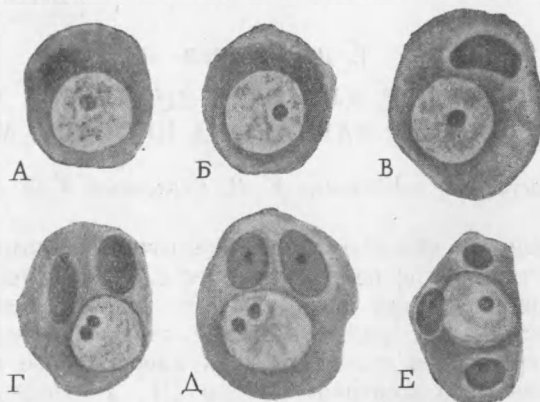


Рис. 1. Яйцевые клетки цестоды *R. urogalli*. А, Б — формирование желточного ядра; В — яйцевая клетка с развитым желточным ядром; Г, Д — яйцевые клетки с двумя желточными ядрами. Е — яйцевая клетка с тремя желточными ядрами, Окраска эозин-азур.  $\times 1000$

ние увеличиваются в числе и уплотняются, что в конце концов и приводит к образованию отчетливого базофильного включения, известного под названием желточного ядра (см. рис. 1, В). Желточные ядра имеют большое сходство по морфологии с желточными шарами, находящимися в желточной железе. Однако они возникают в клетках, находящихся в яичнике, и никакой связи с желтком желточных желез не имеют.

Сформированные желточные ядра, обычно овальной или круглой формы, отчетливо выделяются своими очерченными границами и выраженной базофилией. Величина их в среднем равняется  $5 \times 7,15 \mu$ . Встречаются и более крупные до  $8,57 \mu$ , но редко. Во многих сформированных желточных ядрах часто можно видеть окрашенное зерно-ядрышко. В развитых яйцевых клетках в большинстве случаев располагается по 2 желточных ядра (см. рис. 1, Г, Д), образующихся в результате разделения одного первоначального ядра. Это разделение осуществляется путем перетяжки. Изредка, как исключение, встречаются яйцевые клетки с 3 желточными ядрами (см. рис. 1, Е). В этом случае ядра бывают более мелкими.

Развитый яичник у цестоды *R. urogalli* сплошь выполнен яйцевыми клетками, содержащими 1 или 2 желточных ядра. Сам яичник в гистологическом отношении представляет лопастевидной формы скопление клеток, залегающих как бы в щели паренхимы. Каких-либо специальных, ограничивающих эти щели оболочек не наблюдается — периферические яйцевые клетки граничат непосредственно с соединительнотканными волокнами. Часто к яйцевым клеткам прилежат амебOIDного типа паренхиматозные клетки с зернами и вакуолями в цитоплазме. Эти клетки можно сравнить с так называемыми тестальными клетками, находя-

щимися у многих животных в тесной связи с растущими овоцитами (6). В отсутствие вокруг яичника специальной отграничительной мембраны типа базальной нельзя не усмотреть специального приспособления для свободного распада яичника и рассеивания яиц по всему мозговому слою паренхимы зрелого членика.

Дальнейшие изменения яйцевых клеток обнаруживаются после того, как они оказываются рассеянными по всему мозговому слою паренхимы. Соединительная ткань разрастается между отдельными яйцевыми клетками, образуя вокруг них тонковолокнистые капсулы (см. рис. 2, В).

Между стенкой капсулы и яйцевой клеткой находится тканевая жидкость, играющая, несомненно, роль среды, через которую совершается обмен между яйцом и соединительной тканью организма цестоды. Величина яйцевых клеток, заключенных в капсулы, в среднем равна  $18,59 \times 15,73 \mu$ ; желточные ядра в них часто достигают размеров  $8,58 \times 7,15 \mu$ . Последующие изменения в яйцевых клетках, заключенных в волокнистые соединительнотканые капсулы, протекают следующим образом. Хорошо заметное базофильное ядрышко главного ядра начинает делиться. Путем перетяжки образуются в ядре два ядрышка, которые сначала имеют незначительную величину, но по мере отдаления друг от друга увеличиваются в размерах. С этого момента и начинается собственно эмбриональный период развития, ибо вслед за делением ядрышек главное ядро делится прямым путем и дает начало двум пузырьковидной формы ядрам, каждое из которых заключает по одному отчетливо выделяющемуся ядрышку.



Рис. 2. Яйцевые клетки цестоды *R. urogalli*, расположенные в соединительных капсулах. А — главное ядро; Б — желточное ядро; В — соединительнотканная капсула. Микрофото. Окраска эозин-азур.  $\times 630$

После деления главного ядра происходит образование кучки мелких клеток на месте одного из желточных ядер, обычно наиболее крупного. Просматривая препараты срезов зрелых члеников, можно убедиться, что именно одно желточное ядро дробится и превращается в скопление мелких клеток, лежащих внутри яйца плотно друг к другу и своим внешним видом напоминающих морулу. Сначала в желточном ядре появляются просветленные участки, вокруг них позднее можно видеть отграничение базофильного ободка цитоплазмы. Когда же все желточное ядро превратится в группу (12—14) клеточек, в ядрах последних становятся заметными мельчайшие ядрышки. Клетки, возникшие из желточного ядра, по своей морфологии представляют как бы уменьшенных в размерах базофильных амебоцитов: форма их круглая или слегка овальная, цитоплазма базофильна, ядра пузырьковидные и окрашиваются эозином. Величина этих клеток не превышает  $3 \mu$ . Таким образом, на этой стадии развития эмбрион цестоды *R. urogalli* устроен следующим образом: в центре располагается группа плотно лежащих мелких клеток, к ней прилежат 2 пузырьковидных прозрачных ядра с резкими ядрышками и часто здесь же можно видеть 1 или 2 небольших желточных ядра. Непосредственную оболочку всего этого комплекса составляет цитоплазма бывшей яйцевой клетки. Такой эмбрион, развивающийся внутри яйцевой клетки, показан на рис. 3, а (на вклейке).

Изучая серии срезов зрелых члеников, мы никогда не замечали,

чтобы в клетке дробились два желточных ядра. Всегда возникает лишь одна группа клеток из наиболее крупного желточного ядра, а второе или третье, если оно имелось, постепенно теряет базофилию и, наконец, совсем растворяется и исчезает. По всей вероятности, они расходуются развивающимся эмбрионом в качестве питательного материала. Распаду и последующему растворению подвергаются и образования, окружающие плотный клеточный комочек, как-то: оба пузырьковидных ядра, остаток окружающей цитоплазмы бывшей яйцевой клетки. Остается лишь плотный клеточный комочек, который, по существу, теперь и является эмбрионом, свободно лежащим под волокнистой соединительнотканной капсулой (см. рис. 3, б). На этом превращения раннего эмбриона не заканчиваются — клеточный комочек выделяет вокруг себя тонкую оболочку, имеющую, вероятно, известковую природу, о чем можно думать на основании диффузного прокрашивания поверхности таких эмбрионов. Соединительнотканная волокнистая капсула постепенно атрофируется, и эмбрионы оказываются лежащими свободно в паренхиме зрелого членика. Мозговой слой паренхимы зрелого членика густо выполнен как свободно лежащими эмбрионами, так и эмбрионами, заключенными в соединительнотканые волокнистые капсулы (см. рис. 4).

Необходимо отметить, что в плотном комочке клеток, возникающем из желточного ядра, можно наблюдать амитотические деления. В результате последних и происходит увеличение клеток раннего эмбриона. Тот факт, что на самых ранних этапах эмбрионального развития наблюдается прямое деление, дает основание не соглашаться с указаниями Ричардса (7) на митоз как основной способ деления клеток при развитии ленточных гельминтов. С точки зрения биогенетического закона в данном случае прямое деление является филогенетически наиболее древним. Если митоз и встречается при дальнейшем развитии, то это — явление вторичного порядка. Поскольку в ядрах клеток раннего эмбриона не появляются хромозомы и ядра всегда представляются оксифильно окрашенными пузырьками лишь с отчетливыми ядрышками, следует считать, что хромозомы в процессе возникновения клеток эмбриона цестоды *R. urogalli* не играют совершенно никакой роли. К такому же выводу пришел и Чайльд, изучавший деление различных клеток у цестод рода *Moniezia* (8).

В заключение следует отметить, что принятые взгляды на ранние процессы эмбрионального развития ленточных гельминтов (9, 10) как на процессы неравномерного дробления всей яйцевой клетки с последующим образованием разных по величине бластомеров должны быть в настоящее время пересмотрены. Ибо, как видно на примере развития эмбрионов цестоды *R. urogalli*, здесь имеет место не процесс дробления яйцевой клетки, а возникновение внутри ее клеток из живого вещества — желточного ядра. Последние следует называть образовательным эмбриональным ядром.

Поступило  
4 XI 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, 1950. <sup>2</sup> К. И. Скрябин, Р. С. Шульц, Основы общей гельминтологии, 1940. <sup>3</sup> В. Р. Вейцман, ДАН, 22, № 9 (1939). <sup>4</sup> В. Р. Вейцман, ДАН, 26, № 2 (1940). <sup>5</sup> Е. Д. Логачев, ДАН, 85, № 1 (1952); 85, № 5 (1952); 83, № 2 (1952). <sup>6</sup> О. М. Иванова-Казас, Сборн. Памяти акад. А. А. Заварзина, 1948. <sup>7</sup> A. Richards, Biol. Bull., 17, № 4 (1909). <sup>8</sup> C. M. Child, Anat. Anz., 30, № 11—12 (1907). <sup>9</sup> К. Н. Давыдов, Курс эмбриологии беспозвоночных, 1914. <sup>10</sup> П. П. Иванов, Общая и сравнительная эмбриология, 1937.