

И. И. Соколов

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗВИТИЯ МУЖСКИХ
ПОЛОВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ У ORNITHODOROS PAPILLIPES BIR.
(ACARI, IXODOIDEA)И. И. СОКОЛОВ. CYTOLOGICAL STUDIES OF THE DEVELOPMENT OF THE MALE
GERM CELLS IN ORNITHODOROS PAPILLIPES BIR. (ACARI, IXODOIDEA)

Мужские половые элементы иксодовых клещей, бросающиеся в глаза своими крупными размерами и своеобразным строением, стали известны почти 100 лет тому назад (Leydig, Haller, Pagenstecher). Но в этих первых работах мы находим указания лишь самого общего характера, а сами данные являются очень неточными. Прошло около полстолетия, пока интерес к этим элементам не проявился вновь. Имеется целый ряд работ, касающихся как строения готовых семенных клеток, так и истории их развития [Christophers (1906) над *Ornithodoros savignyi* (L.), Bonnet (1907) над *Hyalomma aegyptium* (L.), Nordenskiöld (1907) над *Ixodes ricinus* (L.), Samson (1909a и 1909b) над *Ixodes ricinus* (L.) и *Ornithodoros moubata* (Murray), Robinson and Davidson (1914) и Casteel (1917) над *Argas persicus* (Ok.), Oppermann (1935) над *Argas miniatus* Neum. (= *persicus*), Warren (1933) над *Rhipicephalus evertsi* Neum., *Haemaphysalis leachi* (Audouin) и др., Tuzet et Millot (1937) над *Hyalomma aegyptium* (L.) и *Rhipicephalus bursa* Can. et Fanz., Sharma (1944) над *Rhipicephalus sanguineus* (Latr.), *Hyalomma aegyptium* (L.), *Argas persicus* (Ok.) и др.]. Однако данные этих авторов далеко не во всем согласуются друг с другом; кроме того, многие наблюдения оказываются явно ошибочными и отчасти уже подвергались критике позднейших авторов.

Все это побудило нас заняться историей развития и процессами формирования половых элементов этих клещей, а также цитологической стороной процессов размножения последних (Соколов, 1956).

МАТЕРИАЛ И ТЕХНИКА

Основным объектом наших исследований являлся *Ornithodoros papillipes* Bir. Живые клещи получались из культур кафедры биологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова благодаря любезному содействию акад. Е. Н. Павловского и его ассистента А. Н. Скрынник. Несмотря на то, что клещи брались на разных фазах развития (нимфы III и IV, взрослые) и в разное время года, тем не менее ряд стадий сперматогенеза отсутствовал.

Вскрытие клещей производилось по методу Павловского. Исследования велись как на живых семенных элементах, частично с применением витальных окрасок, так и на мазках и на срезах. Фиксаторами служили жидкости Буэна, Навашина, Карнуа, Флемминга, Шампи и др. Окрашивание производилось преимущественно железным гематоксилином по Гейденгайну, метиловым зеленым + пиронином по Куллю (на хондриосомы) и др., а также по Фейльгену. Для изучения аппарата Гольджи применялось осмирование по Колачеву (дававшее, впрочем, не всегда удовлетворительные результаты). Срезы делались в 7—12 μ толщиной.¹

¹ Большая часть технической работы выполнялась лаборантом кафедры эмбриологии Ленинградского университета Ф. Н. Еричевой, за что приношу ей свою благодарность.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Начальные стадии сперматогенеза

Строение мужского полового аппарата. Семенники *Ornithodoros*, как и семенники *Ixodoidea* вообще, относятся к типу трубчатых гонад, в которых различные стадии сперматогенеза располагаются последовательными зонами.

Разнообразие отдельных стадий у разных экземпляров и их относительные количества сильно варьируют в зависимости от ряда условий (возраст самца, сезон, отношение к кормлению, продолжительность голодания, лабораторный режим, температура и т. д.), значение которых мы еще не научились учитывать. У старых самцов большая часть стадий сперматогенеза обычно отсутствует, а их семяпроводы забиты преспермиями.

Как известно из работы Вагнера (1894) над эмбриональным развитием *Ixodes (Boophilus) calcaratus* Bir., половой зачаток обособляется довольно рано, уже под конец эмбрионального развития. У амбарных клещей половой зачаток появляется сразу после окончательного образования бластодермы (Соколов, 1952), у *Acarapis woodi* (Rennie) даже во время формирования бластодермы.

Сперматогонии. Исходной стадией сперматогенеза являются первичные сперматогонии. Они дают вторичные сперматогонии меньшей величины, из которых каждая окружается некоторым количеством фолликулярных клеток, дающих сперматоциты (рис. 1). Судя по тому, что к окончанию периода размножения в сперматоцитах насчитывается чаще всего по 16 сперматоцитов, следует полагать, что число сперматогонийных делений у *O. papillipes* равняется четырем,¹ что отвечает четырем поколениям сперматогоний. Реже внутри сперматоцита наблюдается по 12 сперматоцитов.

После каждого деления сперматогоний между дочерними клетками остаются связи в виде остатков веретен, которые при последующих делениях не исчезают, а сохраняются (рис. 1). Метафазы (рис. 2, 3) попадались относительно редко. Общее число хромосом ($2n$) отвечало большей частью 16. Среди них 5 пар мелких коротких хромосом, 1 пара раза в три подлиннее и 2 пары очень крупных V-образных хромосом, с первичной перетяжкой, подразделяющей каждую на 2 неравных плеча (рис. 2, 3; Соколов, 1954).

Период роста сперматоцитов. Если в сперматогенезе громадного большинства животных вслед за диплоидной стадией и за диакинезом следует непосредственно метафаза I редукционного деления, то у всех до сих пор исследованных иксодовых клещей, в том числе и у *O. papillipes*, сперматоциты вступают в обычно несвойственную им фазу «большого» роста, во время которой, с одной стороны, все время идет постепенное увеличение объема как цитоплазмы, так и ядра сперматоцита, а с другой — происходит постепенное разрыхление почти полностью сформировавшихся к этому времени бивалентов. Это приводит под конец к утрате способности хромосом давать положительную реакцию Фейльгена, что указывает, очевидно, на утрату ими дезоксирибонуклеиновой кислоты. В результате к концу фазы большого роста ядро сперматоцита получает очень близкое сходство с «зародышевым пузырьком», т. е. с ядром взрослого овоцита. Диаметр такого ядра достигает 30—38 μ , а само оно представляется в виде светлого округлого пузырька, с хорошо выраженной оболочкой, под которой, кроме ядрышка, можно различить лишь очень

¹ У других иксодовых клещей число поколений сперматогоний обычно больше.

неясные очертания расположенных по его внутренней поверхности и как бы приплюснутых к ней сильно измененных хромосом.

Наиболее бросающейся в глаза структурой ядер растущих сперматозоидов *O. papillipes* является крупное ядрышко (рис. 4). Обычно в сперматозоидах большинства животных ядрышко либо отсутствует, либо слабо развито. В данном же случае оно присутствует в них начиная уже с лептотенной стадии. Характерной особенностью, в отличие от также крупного ядрышка овоцита, является его неопределенная, сильно изменчивая форма. В ядре растущих сперматозоидов наблюдаются еще иного характера ядрышки в количестве 1—3. Они отличаются небольшой величиной, имеют правильную округлую форму и резко очерчены; при обработке по Шампи—Куллю они окрашиваются фуксином в яркий красный цвет.

Все указанные особенности строения ядра и ядрышка и изменений их во время фазы «большого» роста представляют несомненный интерес и требуют специального изучения. Кроме того, было бы весьма желательным детальное сравнение с аналогичными процессами в овогенезе.

Хондриосомы. В сперматогенезе различных иксодовых клещей хондриосомы наблюдались рядом авторов (Кастиль, Опперманн, Тюзэ и Милло, Шарма).

В сперматогониях *O. papillipes* хондриосомы имеют вид зернистых митохондрий, рассеянных в сравнительно небольшом количестве по всей цитоплазме. В молодых сперматозоидах часть их образует плотное скопление в форме «шапочки» (рис. 5) на поверхности ядра, другая же остается в рассеянном состоянии. По мере роста сперматозоида скопление митохондрий постепенно разрыхляется (рис. 4), и они стремятся к равномерному распределению по цитоплазме. Происходит усиленное размножение митохондрий, по-видимому, путем их роста и последующей перестройки их тела, после чего обе дочерние половинки снова делятся. Этим до известной степени объясняются группировки митохондрий в небольшие прямые или изогнутые цепочки, состоящие из небольшого числа зерен (рис. 7, 13, 14). Все эти процессы близко напоминают аналогичное явление роста и деления хондриосом в сперматозоидах многоножки *Polyxenus*, где, между прочим, также наблюдается наличие сильно выраженной фазы «большого» роста сперматозоидов (Соколов, 1918).

Аппарат Гольджи. Наряду с зернистыми хондриосомами Кастиль (Casteel, 1917) описал в цитоплазме сперматозоидов включения более крупных размеров, которые он называет пузырьвидными тельцами («vesicular bodies»).

Судя по нашим наблюдениям над *O. papillipes* и некоторыми *Ixodidae*, они, вне сомнения, отвечают элементам аппарата Гольджи, или диктиозомам, хотя сам Кастиль высказывается за митохондриальную их природу. То же говорит и Опперманн (Oppermann, 1935). И только Тюзэ и Милло (Tuzet et Millot, 1937) впервые приравнивают эти тельца диктиозомам. Наконец, Шарма (Sharma, 1944) находит элементы аппарата Гольджи не только в сперматозоидах, но и в сперматогониях.

В сперматогониях *O. papillipes* аппарат Гольджи представлен отдельными диктиозомами, иногда всего одной, в виде неправильной чашечки, колбаски, ленточки и т. п., лежащей рядом с кучкой митохондрий (рис. 5). В молодых сперматозоидах, в начале фазы большого роста, число диктиозом возрастает, при этом как величина, так и форма их сильно варьируют (рис. 6). С дальнейшим ростом сперматозоидов происходит более интенсивное их размножение, что осуществляется, с одной стороны, по-видимому, путем фрагментации диктиозом на несколько мелких кусточков, которые затем увеличиваются; с другой стороны, наблюдаются картины перетягивания чашевидных диктиозом на две более или менее равные части (рис. 6). Контуры их в этот период представляются весьма

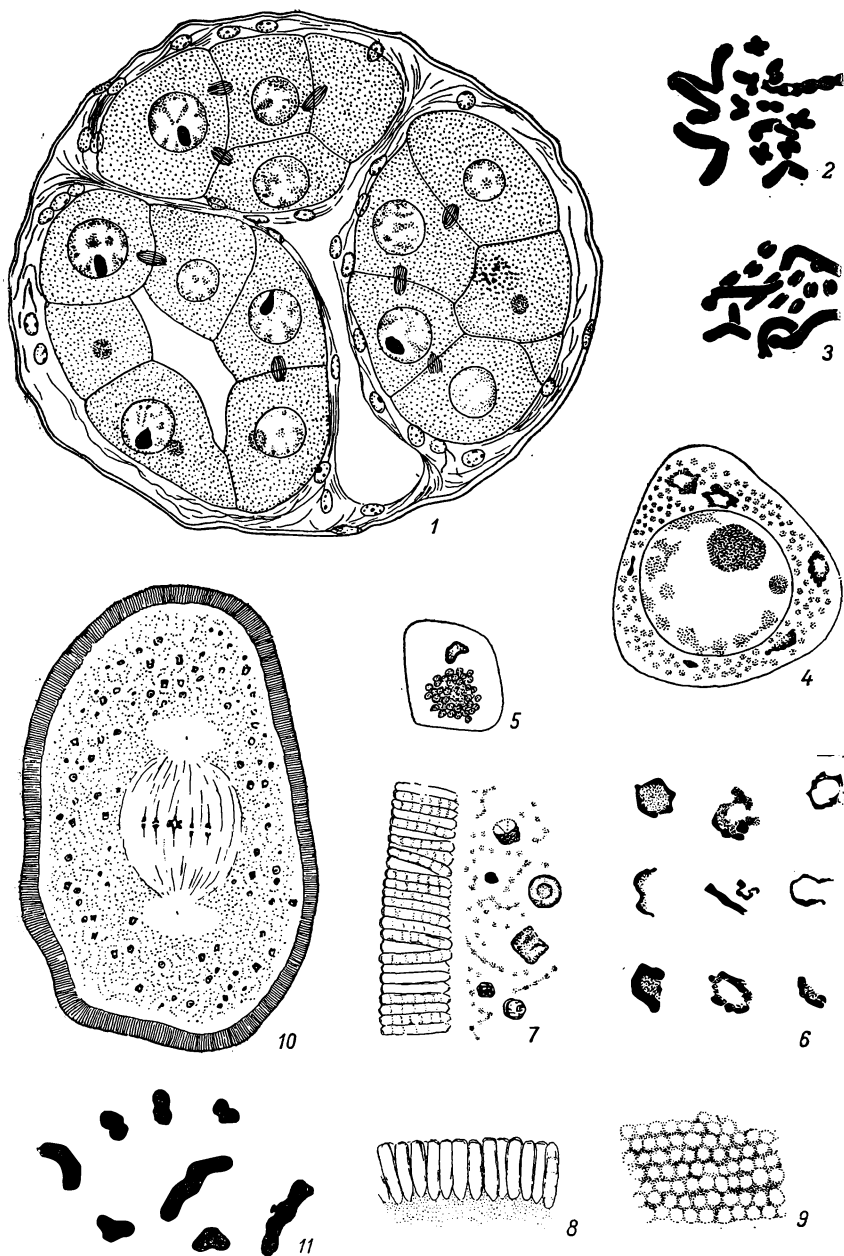


Рис. 1—11.

1 — поперечный разрез семенника; видны три сперматоциты со сперматоцитами, соединенными остатками веретен ($\times 400$); 2 и 3 — метафазы сперматогоний (смесь Навашина, железный гематоксилин; $\times 1800$); 4 — растущий сперматоцит; видны диктиозомы и митохондрии (Шампи, осмирование по Колачеву; $\times 1800$); 5 — молодой сперматоцит; кучка митохондрий и диктиозома (ядро на соседнем срезе) (Шампи, железный гематоксилин; $\times 1800$); 6 — отдельные элементы аппарата Гольджи (диктиозомы) из сперматоцитов (Шампи, осмирование; $\times 2000$); 7 — выросший сперматоцит; трубчато-альвеолярный слой, диктиозомы, митохондрии ($\times 2400$); 8 и 9 — трубчато-альвеолярный слой, поперечный разрез и вид с плоскости ($\times 2400$); 10 — метафаза I редукционного деления; общий вид сбоку (Флемминг+железный гематоксилин; $\times 630$); 11 — метафаза II редукционного деления; экваториальная пластинка с полюса ($\times 2400$).

неровными, местами с утолщениями или же с перетяжками, узловатыми и т. п. У более крупных чашевидных диктиозом можно различить внутри бледно-серое осмиофобное вещество. К концу периода роста сперматоцита диктиозомы значительно увеличиваются в числе, довольно равномерно распределяются по телу клетки, перемешиваясь с хондриосомами, и приобретают несколько более определенную и более стабильную форму, которую сохраняют вплоть до стадии молодой сперматиды (рис. 12: изображены отдельные, выбранные наугад диктиозомы). Различный их вид зависит в значительной мере от ориентировки их по отношению к наблюдателю. В общем, основной формой большинства из них является форма короткой трубки или, лучше, цилиндра. Стенки последнего состоят из сильно осмиофильного вещества, внутри же находится бледно-серое осмиофобное вещество. При рассмотрении сбоку видны как бы две параллельные палочки, при рассмотрении же с конца — черное кольцо; при косой ориентировке цилиндра получаются соответствующие переходные картины между кольцом и цилиндром. Фигуры в виде двойных колец или цифры 3 (рис. 12) соответствуют, несомненно, стадиям деления диктиозом, которое, по-видимому, осуществляется разрывом стенки цилиндра в одном месте параллельно его продольной оси, последующим свертыванием обоих краев разрыва в две полутрубки (цифра 3) и разобщением последних в месте их временного соединения (сгиба). После фиксации по Навашину и окраски железным гематоксилином диктиозомы приобретают светло-серую окраску; большая их часть имеет на вид округлую форму с темным зернышком или колечком внутри (рис. 13). При движении тубуса последнее следует на коротком расстоянии за ним. Очевидно, здесь имеется центральная ось, кажущаяся с полюса зернышком.

Альвеолярный слой. Одной из характернейших особенностей закончивших свой рост сперматоцитов и молодых сперматид иксовых клещей является мощное развитие у них периферического слоя, или краевой зоны, обладающей радиально-исчерченной структурой.

По нашим наблюдениям, у *O. papillipes* краевая зона начинает обособляться ближе к концу периода роста, сначала в виде простого утолщения плазматической оболочки клетки, которое вскоре переходит в более толстый слой. Последний состоит из округлых, расположенных в одной плоскости альвеол. В дальнейшем эти альвеолы вытягиваются в радиальном направлении, не меняя размеров своего диаметра, и постепенно принимают вид узких трубочек с резко выраженными стенками (рис. 8), располагающимися правильными рядами, наподобие ячеек в пчелиных сотах (рис. 9).

К окончанию фазы «большого» роста краевая зона достигает наибольшей толщины, доходя до 4—5 μ . На продольных срезах через трубочки удается рассмотреть, что полость каждой трубочки занята расположенными одна над другой в один столбчатый ряд округлыми альвеолами с очень нежными стенками, крающимися значительно слабее, нежели стенки самих трубочек (рис. 7). Вследствие относительно большей плотности стенок трубочек, последние представляются резко обособленными друг от друга. Более того, на срезах местами можно наблюдать некоторое разъединение и даже легкое смещение их относительно общей толщи периферического слоя, может быть отчасти вызванное фиксацией и резкой на микротоме (рис. 7). Такое альвеолярно-трубчатое строение краевой зоны сохраняется вплоть до молодых сперматид. За все это время длина трубочек не меняется сколько-нибудь ощутительным образом. Единственным местом, в котором наблюдается перерыв слоя, являются те участки, где располагаются остатки веретен, соединяющие смежные клетки друг с другом.

Мейоз. По редукционным делениям иксодовых клещей существуют в литературе лишь немногие отрывочные данные [для *Argas miniatus* — Oppermann (1935), для *Hyalomma aegyptium* и *Rhipicephalus bursa* — Tuzet et Millot (1937), для *Ixodes ricinus* и ряда других Ixodoidea — Соколов (1945, 1954)].

В нашем материале оказалось лишь незначительное количество относящихся к мейотическому периоду стадий, вследствие чего эти наблюдения носят несколько фрагментарный характер.

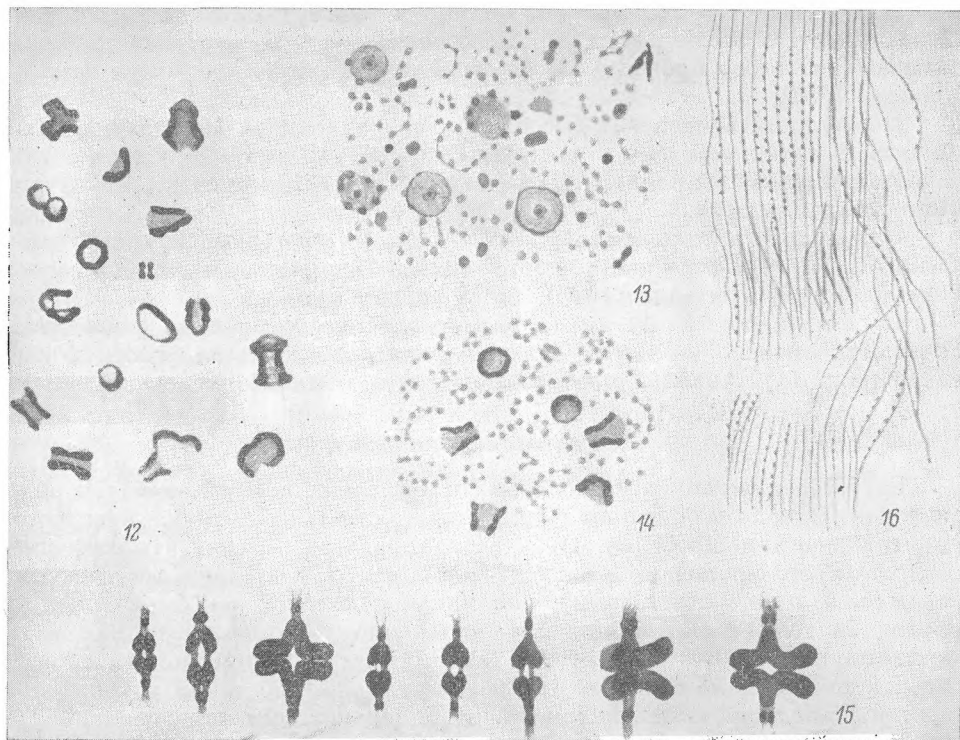


Рис. 12—16.

12 — отдельные диктиозомы из сперматоцита (осмирование по Колачеву; $\times 2400$); 13 — диктиозомы и митохондрии из выросшего сперматоцита (смесь Навашина + железный гематоксилин; $\times 2400$); 14 — то же (осмирование; $\times 2400$); 15 — набор бивалентов; видны центромеры (смесь Флемминга + железный гематоксилин; $\times 2400$; ср. с рис. 10); 16 — разрыв волокон трубок преспермия; мазок; хондриосомы не везде ясны ($\times 900$).

Метафаза I. Сперматоцит на стадии метафазы представляет собой крупную клетку (диаметром около $0.10-0.14 \mu$), более или менее округлой формы, которая к началу анафазы несколько удлиняется (рис. 10). Ахроматиновое веретено, несмотря на свои крупные абсолютные размеры, занимает относительно небольшой центральный участок, так как окружающая его цитоплазма составляет значительно большую долю всего тела круглого сперматоцита. В центре полярных участков находится по центриоли в виде чрезвычайно мелкого двойного зернышка (рис. 10). Лучистость вокруг полюсов выступает очень неясно.

Вся цитоплазма занята густо расположенными зернистыми митохондриями (рис. 10). Многочисленные диктиозомы разбросаны более или менее равномерно по всему телу сперматоцита.

В метафазе биваленты, в количестве восьми, группируются в экваториальной плоскости веретена, из них три значительно крупнее остальных. На препаратах, окрашенных железным гематоксилином после фиксации смесью Флемминга, у бивалентов были выявлены так называемые ведущие тельца или центромеры (рис. 15).

В самый первый момент анафазного расхождения, которое у мелких бивалентов начинается несколько ранее, чем у крупных, между расходящимися партнерами наблюдаются иногда временно соединяющие их интерзональные волокна.

В телофазе I, как правило, полной реконструкции единого ядра не происходит, а имеет место образование частичных ядер, или кариомер. На деталях этого процесса мы здесь останавливаться не будем (см. Соколов, 1957).

После окончательного обособления сперматочитов II порядка сохраняется остаток веретена в виде связующего их друг с другом мостика.

Интеркинез, по-видимому, имеет у *O. papillipes* очень небольшую продолжительность.

Каких-либо определенных намеков на то, что в интеркинезе имеет место новая, 3-я фаза роста сперматочитов II порядка, о которой говорит Опперманн (Oppermann, 1935), нами не обнаружено.

В метафазе II снова образуется веретено; хромосомы располагаются своими длинными осями в экваториальной плоскости последнего (рис. 11). Анафаза протекает по схеме обычного мейоза.

Гистогенез спермиев

Гистогенез спермиев у иксовых и аргасовых клещей изучался рядом авторов. Однако в описании ряда деталей остается еще много неясностей, противоречий и пробелов. Суть этого процесса, если взять за основу *O. papillipes*, заключается в следующем (рис. 17). Прежде всего сперматиды (а, б) приобретает форму, напоминающую собой как бы колокол (в). Вслед за тем стенки «колокола» постепенно удлиняются (г), вырастая в длинную и узкую трубку (д), замкнутую на одном конце основной массой цитоплазмы с ядром. Позже, внутри, на дне такой трубки образуется, наподобие языка колокола, отросток (е), который, все увеличиваясь, принимает также трубчатую форму (ж), пока не достигнет противоположного конца трубки. Получаются как бы две трубки, вложенные одна в другую наподобие пальца перчатки, свернутого в самого себя (з). В таком виде получившиеся «спермиды» попадают в женские половые пути. Здесь происходит процесс «выворачивания», девагинации, состоящей в том, что наружная трубка сползает с внутренней, что приводит к образованию готовых «спермиев» в виде единой трубки (и), получающей приблизительно вдвое большую длину. Ядро, обладающее по сравнению с трубкой весьма незначительными размерами, располагается на одном конце трубки.

Наше описание мы начнем с момента завершения второго редукционного деления.

К концу телофазы II, после окончания плазматомии, происходит реконструкция ядра, как правило, в противоположность телофазе I, без образования кариомер. Впрочем Шарма (Sharma, 1944) в отношении *Argas* говорит о хромосомальных пузырьках, которые сливаются затем в одно ядро. Ядро располагается в теле сперматиды эксцентрически. По всей ее периферии сохраняется трубчато-альвеолярный слой, достигающий к этому времени своей максимальной толщины (рис. 21, 22).

Ядро имеет округлую или овальную форму и снабжено хорошо выраженной оболочкой, полость ядра занята прозрачной кариолимфой, обра-

зующей при действии фиксаторов коагулят, представляющий в виде бледно красящейся зернистой «сеточки» (рис. 18, 19).

Хромосомы располагаются большей частью рыхлым клубком или же являются разбросанными по полости ядра. Они начинают понемногу удлиниться и деспирализироваться, получая сперва вид широких, частью длинных, частью коротких лент с гладкими контурами, причудливо извивающихся и сильно красящихся (рис. 18). Вслед за тем они постепенно окрашиваются слабее, очевидно утрачивая свой матрикс, причем на некоторых препаратах (например, после фиксации смесью Навашина) удается различить и тонкую спиральную закрученность и наличие хромомер (рис. 19, 20). Позже они почти полностью утрачивают свою окрашиваемость.

Ядрышко, как правило, отсутствует, но иногда его все же можно было наблюдать в виде небольшого округлого тельца (рис. 22). В той части ядра, которая непосредственно прилегает к поверхности сперматиды, наблюдался на некоторых препаратах довольно крупный округлый пузырь, иногда несколько выступавший за контуры ядра, заполненный прозрачной жидкостью и ясно отграниченный от остальной полости ядра тонкой оболочкой (рис. 18). В других случаях означенный пузырь был несколько меньше и сильно сплюснен до степени полушария, выпуклая наружная часть которого представлялась в виде линзообразного тела, сильно окрашенного железным гематоксилином (после фиксации по Шампи) в черный цвет (рис. 24). Однако наблюдались и сперматиды без каких-либо следов пузыря.

В непосредственном контакте с пузырем на всей площади соприкосновения поверхности ядра с поверхностью клеточного тела наблюдалась очень тонкая дисковидная пластинка, резко выраженная на срезах в виде черной линии (в отличие от бледной остальной части оболочки ядра) (рис. 21). Морфологическое значение всех этих образований осталось невыясненным. Получается впечатление, что упомянутый пузырь и черная пластинка являются лишь временными образованиями.

Уже вскоре после образования сперматид у них устанавливается определенная полярность. Последняя обнаруживается в легком удлинении тела, в экцентричном расположении ядра у поверхности клетки, отвечающем как бы «переднему» полюсу сперматиды, а также в заметной притупленности «заднего» конца сперматиды и в утончении здесь альвеолярного слоя (рис. 22).

Начинается перегруппировка органоидов. Зернистые митохондрии уже с самого начала стремятся сконцентрироваться преимущественно в задней части сперматиды, к переднему же концу они располагаются все рыхлее и рыхлее. У *Argas*, по Кастилю, митохондрии в это время временно группируются в крупное, довольно плотное скопление, имеющее в целом вид большого кольца (рис. 15—21). Периферическая часть цитоплазмы, находящаяся непосредственно под альвеолярным слоем,

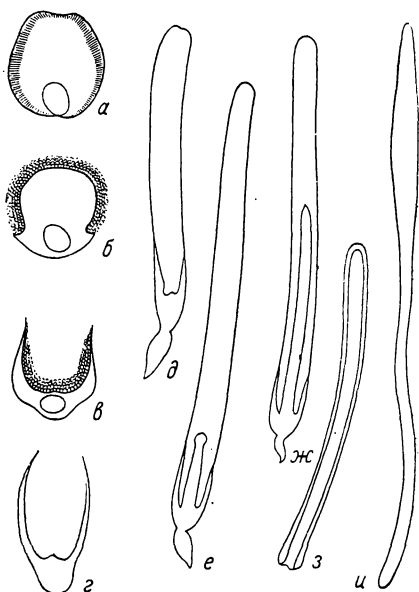


Рис. 17. Схема процессов формирования спермия.

Объяснения в тексте.

полностью освобождается вообще от каких бы то ни было включений и поэтому выступает в виде ясно обозначенной, довольно широкой светлой зоны (рис. 22).

Элементы аппарата Гольджи, или диктиозомы, обнаруживают одновременно также резко выраженное смещение, идущее, однако, в противоположном направлении, т. е. в сторону ядра (рис. 22). Это было найдено Кастилем также и у *Argas miniatus*.

Вслед за этим диктиозомы, претерпевая, по-видимому, деструктивные изменения, довольно быстро исчезают и не участвуют непосредственно в построении спермий. В цитоплазме к этому времени наблюдается небольшое количество шарообразных включений различной величины (рис. 23), вероятно имеющих какую-то связь с исчезнувшими диктиозомами (стр. 277).

Последующее существенное изменение состоит в том, что весь трубчато-альвеолярный слой, исходя из места перерыва его в области нахождения ядра, начинает постепенно смещаться, как бы сползать с плазматического тела сперматиды кзади, пока края его не достигнут, так сказать, экватора сперматиды (рис. 23). Процесс этот на известной стадии связан с отгибанием краев альвеолярного слоя (рис. 23). Вслед за этим задняя половина сперматиды, оставшаяся покрытой альвеолярным слоем, становится сперва уплощенной (ср. рис. 17 у Кастиля, 1917), а затем здесь начинается постепенная инвагинация ее вместе с альвеолярным слоем внутрь тела сперматиды. Последняя принимает временно причудливый вид глубокой чаши или широкого колокола, вся масса которого состоит из цитоплазмы, внутренняя же поверхность выстлана альвеолярным слоем (рис. 24). Округлое ядро занимает вершину колокола.

На некоторых препаратах в центре дна полости колокола замечается небольшая черная пластинка, или диск. Последний некоторыми авторами (Шарма и др.) считается за кольцевидную центросому. Генезис ее остался невыясненным.

Альвеолярный слой, состоявший до этого из длинных, резко отграниченных друг от друга, узких трубочек, испытывает следующие изменения. Стенки трубочек утончаются; граница между трубочками как таковыми исчезает, в результате чего получается довольно равномерный слой из округлых альвеол, имеющих диаметр, равный поперечнику бывших трубочек (рис. 23). Эти альвеолы, несомненно, отвечают тем, которые располагались до того в один ряд по длине каждой трубочки (рис. 7). В таком виде альвеолярный слой на первых порах сохраняется и после инвагинации (рис. 24), причем свободная наружная поверхность его представляется очень неясно ограниченной. На более поздних стадиях весь слой окончательно исчезает. Вернее всего, он при этом превращается в гомогенное прозрачное вещество, которое заполняет (по крайней мере частично) полость трубчатой части преспермия, о чем говорит уже Кастиль (стр. 656). Можно также в виде предположения допустить, что за счет растворившегося альвеолярного слоя происходит частично и та желатинозная оболочка (*gelatinous envelope*), которая окружает снаружи готовые преспермии и была описана впервые Самсон у *O. moubata* («наружная плазма»), а затем Кастилем у *Argas*. О происхождении ее названные авторы, однако, ничего не говорят.

Затем начинается усиленное нарастание стенок колокола; тело сперматиды получает сначала форму короткой полой трубки, которая все более и более удлиняется и достигает под конец необычайно большой длины, образуя так называемую «наружную трубку» (рис. 17, д).

Что касается образования «внутренней трубки», то она описывалась многими авторами, и их данные на этот счет близко сходятся между собой. Процесс начинается с того, что в центре дна первоначальной наружной трубки прежде всего возникает утолщение, а из него — бугорок, который,

вдаваясь в полость трубки (рис. 25), понемногу увеличивается, удлиняется и вырастает в конце концов в длинный трубчатый отросток (рис. 26), по размерам приблизительно равный длине наружной трубки. Сперматиды принимают, таким образом, вид двух, вложенных друг в друга трубок.

Уже с первого момента формирования внутренней трубки конец ее является увенчанным темно красящимся диском или кольцом, которое большинство авторов считает измененной центрозомой, хотя описывает ее различно.

Основная масса цитоплазмы сперматиды используется на образование стенки как наружной, так и внутренней трубок. Стенки наружной трубки строятся главным образом за счет периферической части цитоплазматического тела сперматиды. При вырастании же внутренней трубки используется материал, лежащий по сторонам ядра. В этом именно участке цитоплазмы концентрируется главная масса зернистых митохондрий. Последняя переходит затем в формирующуюся внутреннюю трубку, заполняя ее дистальный свободный конец (рис. 25, 26), тогда как вся остальная часть ее является полой и занятой совершенно прозрачным веществом.

Ядро в начале спермиогистогенеза располагается на переднем конце сперматиды. В это время цитоплазма образует здесь особый отросток, направленный в сторону, противоположную основанию наружной трубки (рис. 25, 26). Его описал Кастиль у *Argas* под названием пальцевидного отростка; наблюдался он и другими авторами. Он имеет удлиненную форму и заострен на свободном конце. Величина его довольно изменчива. По мере формирования преспермия он постепенно уменьшается и, наконец, исчезает.

Одновременно с процессом удлинения внутренней трубки ядро постепенно перемещается вдоль наружной стенки наружной трубки, к противоположному концу сперматиды, располагаясь внутри вещества желатинозной оболочки. Таким образом, оно не является связанным с определенной частью трубки.

Если первоначальное ядро имело относительно правильную пузыревидную форму с резко выраженной оболочкой, полостью, занятой прозрачной кариолимфой, и хромосомами, образовавшими довольно плотное скопление без ясной структуры, то теперь ядро получает удлиненно-овальную или, скорее, удлиненно-яйцевидную форму, притом заметно сплюснутую вследствие плотного прилегания его к наружной поверхности наружной трубки. Вся хроматиновая масса также удлиняется, принимая при этом бутылеобразную форму с широкой главной частью и более узким и длинным «горлышком», направленным наперед, и является также сплюснутой (ср. рис. 27 и рис. 28, 29).

Хроматиновая масса почти целиком располагается внутри заполненной прозрачным веществом (кариолимфой) капсулы, стенки которой отвечают ядерной оболочке, получающей здесь особенно мощное развитие. Ее стенки отличаются несколько неравномерной толщиной, будучи наиболее толстыми в их заднем отделе, и представляются обычно не гладкими, а словно чем-то неравномерно инкрустированными. В большинстве случаев эта капсула очень плохо окрашивается, и только при окраске метилгрюн-пиронином в ее заднем отделе обнаруживается ярко-красная зернистость, состоящая из мелких, большей частью угловатых зернышек, содержащих, очевидно, рибонуклеиновую кислоту, в то время как вся хроматиновая масса принимает бледно-зеленый оттенок.

Непосредственно позади ядерной капсулы удается почти всегда наблюдать отходящий от нее и направленный кзади вырост, отличающийся чрезвычайно изменчивыми размерами и очертаниями, иногда в виде только узкой, окаймляющей заднюю стенку капсулы полоски, иногда языко-

видной формы при сильно изменчивой длине (рис. 27—29); в других случаях от кончика такого языка тянется кзади, такой же примерно длины, узкий, заостренный на конце отрог и т. д. Означенный вырост окрашивается несколько слабее ядерной капсулы. Морфологическое значение его не могло быть окончательно выяснено. Скорее всего он может отвечать акросоме, о которой говорит Шарма.

Преспермий (или инвагинированный спермий). Те мужские половые элементы, которые получаются с завершением спермиогистогенетических процессов и объемистыми массами скопляются в выводных половых протоках самца, не представляют собой окончательно сформировавшихся спермиев и будут нами называться «преспермиями».

Вся основная масса тела преспермия представлена двумя длинными, вложенными друг в друга трубками — наружной и внутренней, переходящими на одном конце одна в другую. Снаружи преспермий окружен сильно развитым слоем прозрачного вещества, так называемой желатинозной оболочкой. Исходя из соотношения частей в вывернутом готовом спермии, взятом из половых путей самки, мы будем в дальнейшем называть передним концом преспермия тот конец, где находится свободный конец внутренней трубки, а задним — место перехода наружной трубки во внутреннюю (рис. 17, з). Противоположный конец наружной трубки в преспермии совпадает по своему положению с передним концом внутренней трубки. В этом же месте, где-нибудь сбоку от наружной трубки, в желатинозной оболочке располагается ядерная часть.

Размеры преспермиев *O. papillipes* весьма значительны, причем длина их колеблется между 0.45 и 0.50 мм, ширина же (без желатинозной оболочки) равняется 15—20 μ .

Как на живых объектах, так и при всех применявшихся нами методах фиксации и окраски удавалось выявить на стенках трубок хорошо выраженную зернистость. Последняя отвечает митохондриям, имеющим вид мелких, правильноокруглых зернышек, которые располагаются по поверхности трубок довольно густым моногранулярным слоем. Такой слой находится прежде всего на наружной поверхности наружной трубки, начиная с ее открытого конца, а затем переходит непосредственно на внутреннюю поверхность внутренней трубки, где сохраняет такой же характер. Исключение составляет лишь передняя часть внутренней трубки (см. ниже). Указанные отношения хорошо видны как на продольных (рис. 32), так и на поперечных (рис. 31) срезах.

При рассматривании с поверхности можно во многих случаях заметить, что зернистые митохондрии располагаются не беспорядочно, а более или менее параллельными рядами, идущими вдоль трубки. Такое расположение стоит в связи с наличием очень тонких длинных тяжей, идущих в том же направлении по длине трубок. Тяжи эти обнаруживаются далеко не всегда; легче всего это удастся на мазках, причем яснее всего они видны в случае поперечных разрывов трубок. Тогда концы разорванных тяжей теряют свою первоначальную ориентировку и свободно торчат по бокам трубок в месте разрыва (рис. 16). Сидят ли митохондрии на самих тяжах или же в промежутках между ними сказать трудно, вероятнее второе. Общее число тяжей точно определить трудно; по-видимому, оно значительно варьирует; в некоторых случаях можно было сосчитать не менее 30. По всей вероятности, тяжи эти носят характер эластичных образований, и эластичность преспермиев, очевидно, следует увязывать именно с их наличием.

Передний отдел внутренней трубки слабо расширен; к самому концу тупо суживается. Полость трубки здесь, в отличие от остальной части последней, сплошь заполнена цитоплазмой с густо расположенными в ней митохондриями, которые в своей совокупности образуют довольно резко

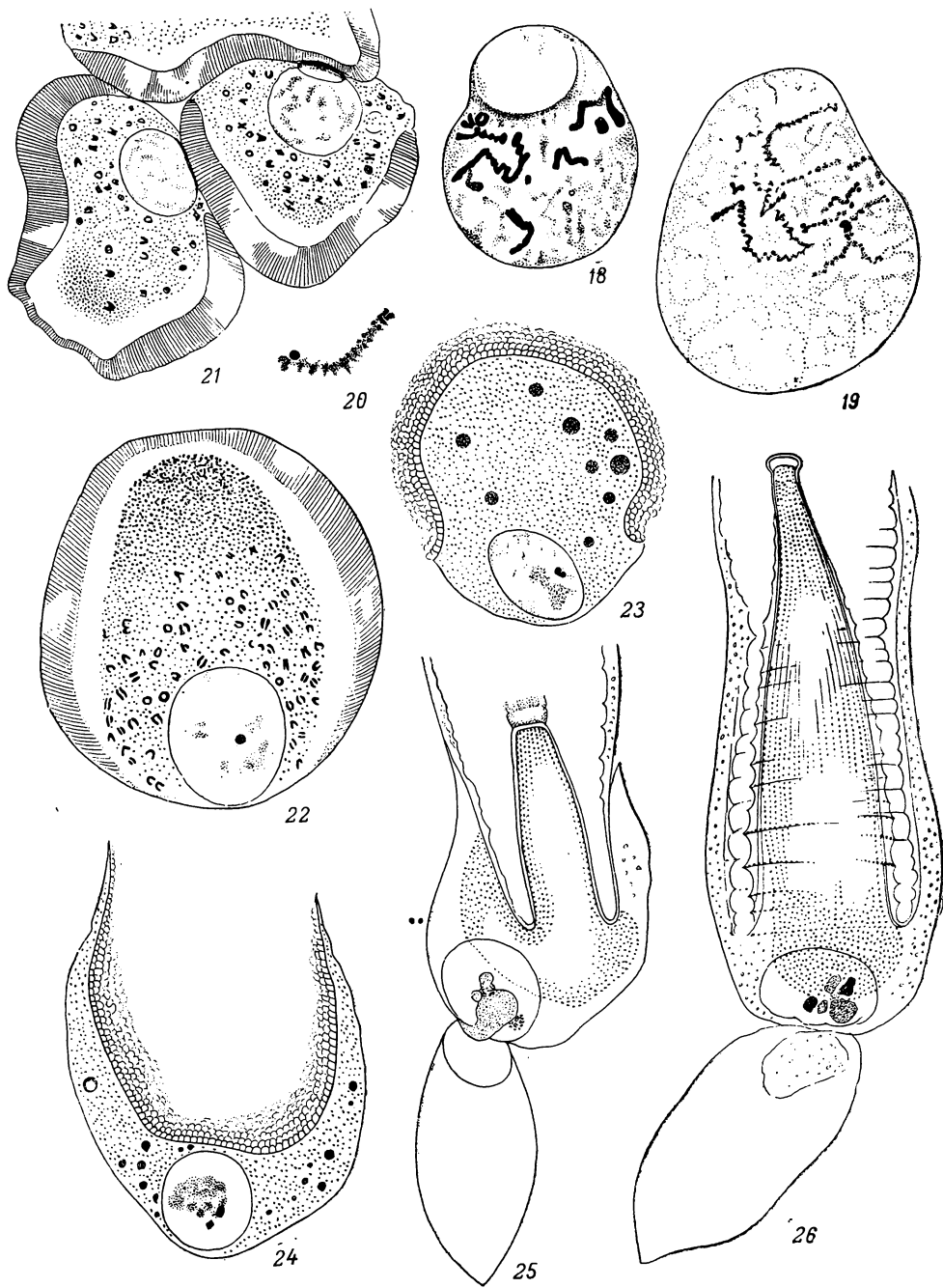


Рис. 18—26.

18 — ядро только что образовавшейся сперматиды; 19 — то же, несколько позже; деспирализация хромосом; 20 — хромосома стадии рис. 26; видны продольная щель и хромеры ($\times 1800$); 21 — молодые сперматиды (Шампи+железный гематоксилин; $\times 630$); 22 — молодая сперматид; диктиозомы близ ядра; митохондрии теснее у другого полюса; трубчато-альвеолярный слой (Шампи+железный гематоксилин; $\times 900$); 23 — сползание альвеолярного слоя; диктиозомы исчезли; 24 — стадия «колокола»; 25 — начало образования внутренней трубки; перемещение внутрь ее митондриев, «пальцевидный» отрост (мазок, уксуснокислый кармин; $\times 630$); 26 — дальнейший рост внутренней трубки (мазок, уксуснокислый кармин; $\times 630$).

ограниченное сзади скопление. Все вместе представляется в виде как бы пробки, замыкающей передний конец трубки (рис. 38).

Для преспермиев *Argas miniatus* Кастиль (Casteel, 1917 : 661) отмечает, что «митохондрии располагаются линейными рядами и придают передней части внутренней трубки вид продольной исчерченности». При этом он предполагает, что митохондрии представляют собой контрактильные элементы, ответственные за движение этого конца спермиев.

На преспермиях (и спермиях) *O. papillipes* мы проследили более детально указанную правильную группировку митондриев. Если представить себе концевую часть внутренней трубки в виде несколько притупленного на вершине конуса, то митохондрии располагаются очень правильными моногранулярными слоями (рис. 40), идущими параллельно или, точнее, концентрически к поверхности конуса. Получается впечатление как бы вложенных друг в друга на одинаковых расстояниях конусов, мантийные поверхности которых покрыты слоем правильно расположенных темных зерен. Указанные отношения отчетливо выступают на продольных срезах конца трубки (рис. 28, 33). На поперечных же срезах получается картина концентрических кругов, составленных из митондриев и чередующихся на одинаковых расстояниях друг от друга (рис. 30). На одном поперечном срезе, обычно, можно насчитать 5—6 (7) таких слоев.

Однако подобное правильное расположение митондриев слоями наблюдается только в передней половине вышеуказанной пробки. Далее кзади оно нарушается, хотя густота расположения митондриев остается такой же. На рис. 25, 26 изображен начальный процесс образования внутренней трубки, где ясно видно вхождение содержащей митондриии плазматической массы внутрь этой трубки. Эти соотношения сохраняются и у окончательно девагинированного спермия (рис. 38).

Стенки обеих трубок обычно довольно плотно прилегают друг к другу, и только местами между ними можно заметить узкое пространство, отвечающее полости наружной трубки (рис. 30, 31). Полость внутренней трубки занята прозрачным бесструктурным веществом, которое, возможно, идентично с веществом вышеуказанной желатинозной оболочки, одевающей снаружи весь преспермий. На фиксированном материале это вещество образует зернистый коагулят. Стенки трубок имеют в среднем толщину около 1 μ , прозрачны, очень слабо окрашиваются эозином и некоторыми другими красителями. При выходе из половых частей наружу преспермий стремится сразу же выпрямиться, что указывает на известную их эластичность (ср. стр. 270).

В ряде случаев, особенно на мазках, стенки внутренней трубки могут спадаться.

Очень характерно образование продольных складок в тех случаях, когда диаметр внутренней трубки превышает диаметр наружной. На поперечных срезах эти складки получают вид то коротких, то более длинных, прямых или изогнутых пластинчатых отрогов, вдающихся в количестве 1—2 (очень редко 3) в полость трубки (рис. 31). При длительном пребывании преспермиев в физиологическом растворе наружная трубка может образовать одну или несколько поперечных кольцевых складок, преимущественно в области открытого ее конца.

Готовый, или девагинированный спермий. Процесс выворачивания или девагинации преспермия наблюдали лишь немногие авторы. В сущности он представляет собой как бы продолжение продвижения переднего конца внутренней трубки за пределы краев наружной трубки, в результате чего наружная трубка постепенно сползает с внутренней кзади, а последняя соответственно увеличивается в длине за счет наружной трубки. В месте перехода наружной трубки во внутреннюю наружная

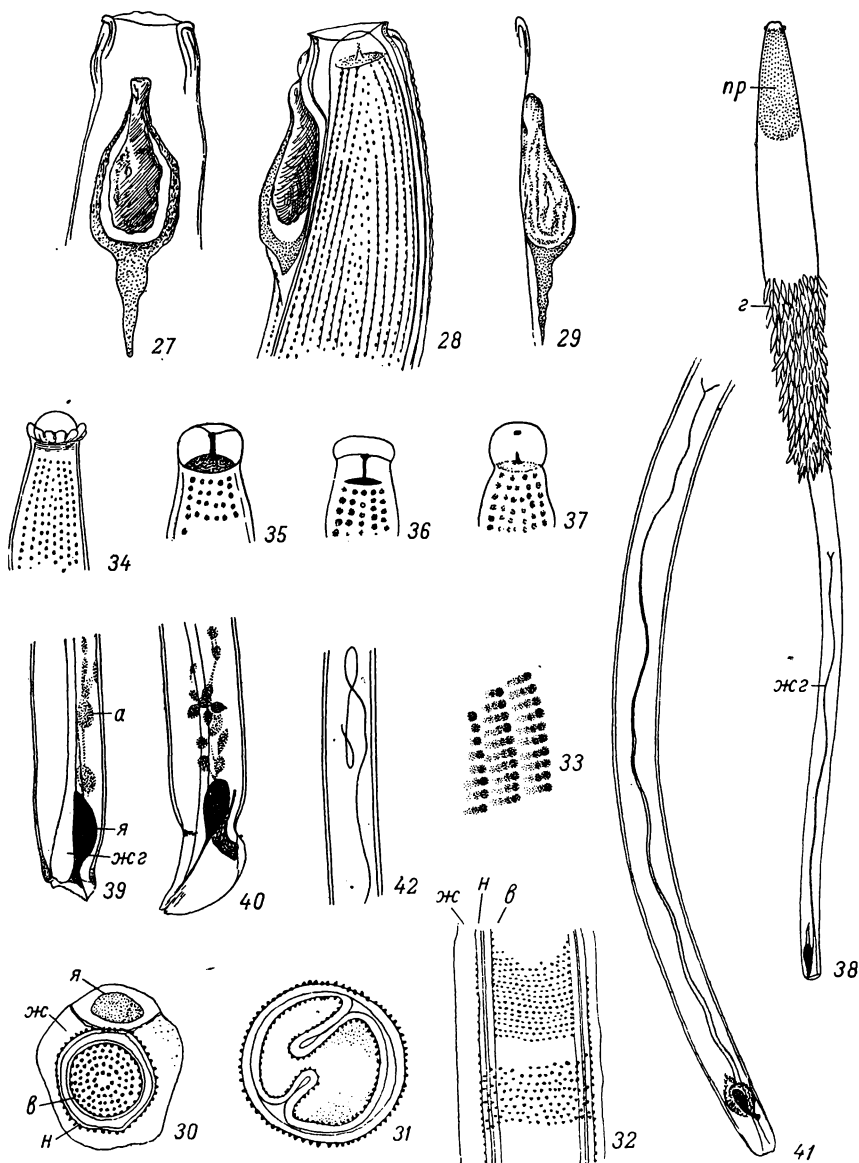


Рис. 27—42.

27 — ядерная часть преспермия с плоскости (уксуснокислый кармин, мазок; $\times 900$); 28 — передний конец преспермия; ядерная часть; расположенные митохондрии в конце внутренней трубки концентрическими слоями (уксуснокислый кармин, мазок; $\times 900$); 29 — ядерная часть преспермия сбоку ($\times 900$); 30 — поперечный разрез переднего конца преспермия (Шампи, железный гематоксилин; $\times 900$): *в* — внутренняя трубка, *жс* — желатинозная оболочка, *н* — наружная трубка, *я* — ядро; 31 — поперечный разрез через обе трубки преспермия: складки внутренней трубки ($\times 900$); 32 — распределение митохондрий по наружной (*н*) и внутренней (*в*) трубкам, *жс* — желатинозная оболочка (уксуснокислый кармин; $\times 630$); 33 — ряды митохондрий на переднем конце преспермия (in vivo; $\times 2400$); 34 — 37 — передние концы спермия (34 — мазок, уксуснокислый кармин, 35 — маллори, 36 и 37 — железный гематоксилин; $\times 1200$); 38 — спермий из сперматодозы (мазок, железный гематоксилин): *пр* — митохондриальная «пробка», *жс* — жгут, *г* — грибковые организмы; 39 и 40 — задние концы спермия (мазок, железный гематоксилин; $\times 600$): *я* — ядерная часть, *жс* — воронкообразная часть жгута, *а* — распавшаяся акрозома (?); 41 — задняя половина спермия со жгутом и ядерной частью (мазок, железный гематоксилин; $\times 280$); 42 — передний конец жгута (мазок; $\times 600$).

поверхность первой, по мере вворачивания, становится внутренней поверхностью внутренней трубки. Одновременно в полость трубки втягивается, как можно думать, и вещество окружающей преспермий желатинозной оболочки, а также и описанный выше (стр. 269) «пальцевидный отрөг», о чем сообщает Кастиль (Casteel, 1917 : 660). Ядерная часть также смещается кзади, пока не достигнет к моменту завершения этого процесса заднего конца трубки. Затем она входит внутрь единой теперь трубки и замыкает частично ее заднее отверстие (рис. 38—40).

Готовый спермий *O. papillipes* внутри ли сперматодозы или же непосредственно в полости выводных путей самки (Соколов, 1956) обладает значительной длиной в 0.85—0.98 мм и тонкой червеобразной формой (рис. 38); передняя треть его несколько веретеновидно расширена. Поступательное движение спермия совершается расширенной частью вперед (Соколов, 1956). В целом, такой спермий представляет собой трубку с относительно тонкими прозрачными стенками. Наружная поверхность стенок ровная, гладкая; вся же внутренняя поверхность их довольно густо покрыта мелкой зернистостью, берущей начало от части митохондрий сперматиды. Внутри трубки находится полость, заполненная совершенно прозрачным веществом, дающим при фиксации мелкозернистый коагулят. Исключение составляют передний и задний концы спермия. На переднем конце полость трубки занята плазматической массой, густо заполненной зернистыми митохондриями, как у преспермиев (см. стр. 270).

Самый кончик спермия имеет более сложное строение и представляется в различном виде в зависимости от методов фиксации и окраски (рис. 34—37). В общем он венчается небольшим плазматическим участком, в форме как бы несколько сплющенного яблочка. Основание последнего покоится на небольшом, темно окрашивающемся диске. В центре диска наблюдается сосочек, от которого отходит кпереди темноватый стерженец. Все эти части, по всей вероятности, являются дериватом центриоли, хотя проследить их развитие нам не удалось (см. стр. 277). Помимо этого, кончик спермия опоясывается венчиком небольших плазматических сосочков в количестве около 10 (рис. 34), которые наблюдались и другими авторами (Casteel, 1917). Вероятно, они могут втягиваться, поскольку их далеко не всегда можно обнаружить.

На заднем конце трубка замыкается сложным образованием, не все части которого выступают с желательной четкостью, да и общий вид которого довольно изменчив. Постоянной частью здесь является ядро в виде компактной хроматиновой массы, окрашивающейся ядерными красителями и дающей положительную реакцию Фейльгена. По сравнению с таковой преспермиев она мало изменена, имея в общем несколько сплюснутую форму бутылки, направленной своей узкой частью назад (рис. 39—41) и оканчивающейся у самого заднего края трубки. Во многих случаях это «горлышко» бывает на самом конце несколько расширено. На ряде препаратов наблюдались ясные нитчатые структуры внутри ядра (рис. 29). Вокруг хроматиновой массы можно подчас различить упомянутую выше (стр. 269) стенку капсулы, т. е. ядерную оболочку; только здесь она окрашивается слабо и стенки ее значительно тоньше. От направленного внутрь трубки конца капсулы отходит узкий, недлинный, слабо красящийся отрөг, который присутствует, однако, далеко не во всех случаях. Возможно, что он в какой-то мере отвечает акрозоме. В других случаях на этом месте наблюдается скопление особого рода шаровидных образований. Число последних весьма непостоянно и колеблется от 3—4 до 14, причем и размеры их также изменчивы и стоят приблизительно в обратном отношении к их числу (рис. 39, 40). Между шаровидными телами подчас видны тонкие тяжики, соединяющие их друг с другом. Железным гематоксилином шарики окрашиваются в бледно-

серый цвет. Природа их осталась невыясненной (может быть, картины дегенерации акрозомы?).

Постоянным органом является особого рода длинный тяж или жгут (*flagellum*), о котором упоминают многие авторы. У спермия *O. papillipes* уже при небольшом увеличении можно заметить длинную тонкую нить, берущую начало от самого заднего конца трубки, сбоку от ядерной части, идущую внутри трубки на далекое расстояние кпереди (рис. 41). На первый взгляд ее можно принять за длинную хвостовую нить спермия. На самом же деле здесь имеется очень узкая и тонкостенная трубочка. Задний, базальный конец такого трубчатого жгута, открывающийся округлым отверстием наружу по заднему краю трубки спермия, несколько воронкообразно расширен (рис. 39, 40). Диаметр жгута на всем остальном своем протяжении медленно и постепенно убывает кпереди, вплоть до самого его конца (рис. 41). Последний лишь немногим не доходит до середины длины спермия (рис. 38). Он образует то более плавные, то резко выраженные изгибы. Дистальный конец жгута нередко бывает загнут в обратном направлении, образуя петли (рис. 42), а иногда подразделяясь на 2—3 короткие веточки (рис. 41). Жгут лежит в полости трубки свободно. Согласно Кастилю, полный метаморфоз завершается путем выбрасывания (выворачивания) жгута наружу, что нам наблюдать, однако, не удалось.

Происхождение жгута нами не было прослежено. Для спермиев *Argas* Кастиль, хотя и с известными колебаниями, полагает, что жгут в основном образуется за счет вещества пальцеобразного выроста (рис. 25, 26), сильно развитого на более ранних стадиях спермиогенеза (Casteel, 1917, рис. 25—28).

Симбионты

В заключение необходимо указать еще на одну, недавно описанную нами (Соколов, 1952) особенность. Мы имеем в виду постоянное присутствие на спермиях своеобразных «грибковых» организмов, занимающих довольно длинный участок в области передней трети спермия, который они в большом количестве опоясывают наподобие муфты (рис. 38, г). По-видимому, в них следует усматривать каких-то симбионтов, истинная природа которых, а также пути попадания на спермии (на преспермиях их нет) остаются невыясненными.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Несмотря на то, что нами были более подробно изучены особенности развития и строения мужских половых элементов *O. papillipes*, тем не менее остался невыясненным целый ряд деталей, что потребует дальнейшего изучения на более широкой сравнительной основе, притом не на лабораторном материале, который страдает во многих отношениях неполноценностью и склонен к образованию аномалий, а на материале, взятом из природы и в разное время года.

Остановимся на рассмотрении некоторых отдельных вопросов.

Остатки веретена. Длительная сохранность экваториальной части веретен после деления семенных клеток, ведущая к установлению связей между последними, описывалась уже давно у самых разнообразных животных (аннелид, иглокожих, моллюсков, пауков, насекомых, амфибий и др.). В свое время Платнер (Platner, 1889) дал этим остаткам веретена название «митозомы». Многие авторы полагали вначале, что за счет митозом образуется футляр вокруг базального участка хвостика спермия, т. е. промежуточный отдел последнего. Это оказалось неверным, поскольку означенная часть в действительности формируется за счет митохондрий.

Не так давно Гиршлер (Hirschler, 1948) у насекомых подробно изучил аналогичные остатки веретен в виде связей, так называемых фузонов, между овоцитом и питательными клетками, через посредство которых осуществляется образование отдельных клеточных объединений (Zellverbände). Биологическое значение последних он усматривает в функции подведения питательных веществ к растущему овоциту. Позднее Гиршлер (Hirschler, 1953) детально проанализировал междуклеточные связи у объединенных внутри общей сперматоцисты комплексов сперматоцитов у бабочки *Macrothylacia rubi* L.

У *O. papillipes* длительная сохранность таких связей обеспечивает известную степень интегрированности заключенных в одну сперматоцисту производных исходной первичной сперматогонии и сохраняет единство протекания в них процессов обмена веществ и дифференцировки. За активную деятельность остатков веретен в это время говорит, несомненно, явление увеличения (а не редукции) их размеров, происходящее параллельно с ростом сперматоцитов.

В свое время в сперматогенезе многоножки *Polyxenus* нами (Соколов, 1918 : 18, рис. С) были описаны хорошо выраженные остатки веретен в виде мостиков между сперматидами, находящимися даже на далеко продвинувшейся стадии спермиогенеза, аналогично такому же явлению у *O. papillipes*. Нам кажется, что у этих двух объектов, сперматиды которых отличаются особенно крупной величиной, на долю этих связей падает в значительной мере еще и механическая роль — удержания сперматид в виде объединенных групп на месте, чем, очевидно, предотвращается разрыв относительно очень тонкой стенки семенника, а также обеспечивается более спокойное течение сложных процессов формирования спермиев.

Альвеолярный слой. О наличии резко выраженной краевой зоны у сперматоцитов и молодых сперматид различных иксодовых клещей говорят все авторы, указывая на ее радиально исчерченный характер. И только Самсон (Samson, 1909в) пишет, что у молодой сперматиды *O. toubata* краевая зона состоит из «желтоватой, совершенно гомогенной плазмы».

Никто из авторов не дает описания тонкого строения этой зоны. Кастиль (Casteel, 1917) у *Argas* называет ее просто полосатым или исчерченным слоем (striated layer) и изображает всюду в виде густо расположенных, перпендикулярно к поверхности клетки, черточек. При процессе инвагинации сперматиды этот слой «превращается в массу ресничкоподобных (cilia like) нитей, торчащих в инвагинационную полость». Позже, с образованием наружной трубки, все они дегенерируют, образуя «желатинозную массу, частично заполняющую трубку». Более короткие нити группируются в центре дна трубки в виде небольшого пучка, где несколько долее сохраняются (Casteel, 1917, рис. 22—28).

Сходные данные приводит для *Argas persicus* Шарма (Sharma, 1944). Высказанное им сравнение полосатого слоя с *zona radiata* яиц рыб и млекопитающих и предположение, не имеются ли и здесь тонкие каналы для подведения питательного материала к половым клеткам от других клеток, вряд ли являются правдоподобными.

По нашим наблюдениям (стр. 264), полосатость краевой зоны зависит от тесно прилегающих друг к другу относительно толстостенных трубочек, внутри каждой из которых располагается продольный ряд тонкостенных альвеол. Во время процесса инвагинации сперматиды стенки трубочек исчезают; получается однородный альвеолярный слой (рис. 23, 24), который позже дегенерирует, превращаясь, очевидно, в прозрачное вещество, частью заполняющее полость трубки, частью же дающее начало желатинозной оболочке, окружающей преспермий.

Тюзэ и Милло (Tuzet et Millot, 1937) также говорят о наличии периферического полосатого слоя у сперматоцитов *Hyalomma aegyptium* и *Rhipicephalus bursa*, но судьбу его, начиная с образования сперматид, описывают иначе, считая, что у живых сперматид эта ложная полосатость зависит от наличия гранул, которые, вздуваясь от фиксатора, симулируют альвеолы.

Аппарат Гольджи и акрозома. Выше упоминалось, что уже на ранних стадиях спермиогенеза *O. papillipes* диктиозомы исчезают и что дальнейшая их судьба нами не могла быть прослежена. Исчезновение диктиозом отмечалось и другими авторами. Так, Кастиль указывает, что приблизительно на том месте, где лежали эти тельца, появляются гомогенные шарики, которые он считает капельками жира и предполагает здесь какую-то более глубокую генетическую связь, хотя и отрицает непосредственное превращение «пузыревидных телец» в капельки жира. По мнению Опперманна, эти капельки не имеют характера жира (не осмируются, не растворяются в ксилоле), а скорее сходны с дифференцированными дейтоплазматического характера, которые он склонен сравнивать с таковыми спермиев *Gamasides*, описанных в свое время нами (Соколов, 1934).

Вопрос о том, что следует считать за акрозома у спермиев *Ixodoidea* и каков ее генезис, остается довольно запутанным. У преспермиев *Argas miniatus* Кастиль (Casteel, 1917, рис. 30) изображает сбоку от переднего конца наружной трубки, внутри желатинозной оболочки, только ядро примерно такой же формы, как у *O. papillipes*.

Шарма (Sharma, 1944) считает, что у *Hyalomma aegyptium* в старых сперматидях большая часть диктиозом сливается в акрозома, часть же выводится в полость наружной трубки и исчезает. Акрозома располагается перед ядром и имеет форму клюва. Вместе с ядром она образует «головку» спермия, которая загибается кзади по наружной стенке трубки. В дальнейшем головка настолько сильно заостряется, что отличить ядро от акрозомы становится трудным. Важно отметить, что Шарма, исследовавший тот же объект (*Hyalomma aegyptium*), как и французские авторы, не смог подтвердить выводов последних о том, что нитевидная головка спермия включает в себя промежуточный отдел (их «митохондрияльный конус») и хвостик. Между тем Тюзэ и Милло (Tuzet et Millot, 1937) изображают также и на рисунках поздних сперматид и преспермиев *O. nicollei* (Mooser) (рис. 48) и *Argas persicus* (Oken) (рис. 50) сбоку от трубчатого тела точно такой же миниатюрный спермий с хвостиком. Все эти данные требуют тщательной проверки, так как различного рода складочки, часто образующиеся на трубках, и общая неясность картин, могут давать ложное впечатление наличия здесь «типичных хвостиков» спермиев. Наши данные по спермиям *O. papillipes*, во всяком случае, такого строения их не подтверждают.

Центриоль и ее дериваты. История centrioles в сперматогенезе иксодовых клещей выяснена далеко не достаточно.

Нами ни сама centriole, ни, тем более, судьба ее, не могли быть прослежены. Однако, в согласии с другими авторами, мы склонны рассматривать как дериват centrioles то несколько сложное образование, которое наблюдается на самом переднем кончике спермия (рис. 34—37).

Жгут (flagellum). В своем описании спермиев *O. moubata*, взятых из самки, Самсон (Samson, 1909b) говорит о наличии на их заднем конце небольшого прозрачного листовидного отроста с сократимым срединным ребрышком (Mittelrippe). От последнего отходит внутрь полого змеевидного тела спермия длинный и извитой различным образом жгут (=flagellum авторов), который, судя по рисунку, носит характер такой же тонкой и длинной трубочки, как у *O. papillipes*. На пластинчатом отросте

находится ядро в виде нежной нити, то длинной и тонкой, то более короткой и толстой. На заднем конце ядра видна шаровидная головка, которую Самсон считает за центрозому.

У готовых спермиев *Argas miniatus* Кастиль (Casteel, 1917) также описывает длинный жгут, в то время как у преспермиев он, как и мы, никаких следов этого жгута не наблюдал. В отличие от наших данных основание жгута отходит от протоплазматической массы, окружающей ядро, а именно (судя по его рис. 31) от обращенного внутрь трубки конца ядра, а не сбоку от последнего. После выхода спермия из сперматодозы и попадания в яйцевод жгут, минуя ядро, выбрасывается наружу через открытое отверстие трубки (рис. 32 и 33). При этом ядро тоже выскальзывает наружу, но остается лежать погруженным в основание жгута. Совершенно такие же данные мы находим у Опперманна (Oppermann, 1935) для *Argas columbarum* и у Шарма (Sharma, 1944) для *Argas persicus* (табл. XIX, рис. 5—7).

Кастиль (Casteel, 1917) считает возможным, — на наш взгляд без достаточных оснований, — гомологизировать жгут с акрозомой обычных хвостатых спермиев.

Морфологический характер и физиологическое значение спермиев *Ixodoidea* и сравнение их со спермиями других клещей

Как известно, тип хвостатого спермия («нематоспермия») пользуется почти универсальным распространением среди Metazoa, начиная с губок и кончая млекопитающими. Наряду с этим, имеется ряд групп, где процессы развития спермия, несмотря на большое общее сходство исходной стадии (молодой сперматиды), идут по сильно уклоняющимся от обычных путям, что приводит к образованию различных aberrантных типов спермиев. Подобные уклонения происходили в филогенезе таких групп совершенно независимо друг от друга, в результате чего получились формы спермиев, большей частью не сравнимые меж собой. Общим для всех них моментом является только наличие одних и тех же слагаемых (органелл), которые в каждом отдельном случае имеют свою совершенно специфическую судьбу и свой характерный способ взаимного сочетания в готовом спермии. Главная цель при этом состоит в создании в мужской гамете наиболее экономной группировки всех необходимых, как для самого спермия, так и для процессов оплодотворения, частей в один общий пакет (Bowen, 1925).

Тюзэ и Милло (Tuzet et Millot, 1937), изучавшие спермиогистогенез у *Hyalomma aegyptium* и *Rhipicephalus*, а отчасти у *O. nicollei* и *Argas persicus*, считают, что иксодовые клещи также обладают типичными хвостатыми спермиями. Последние отличаются своими миниатюрными размерами и состоят из головки с акрозомой, промежуточного отдела и небольшого хвостика. Всю же сильно развитую трубчатую часть спермия рассматривают как особого рода защитное приспособление для несомого ею собственно спермия и называют ее поэтому спермиофорой. Правда, наличие таких хвостатых спермиев, какими их описывают французские авторы, позднейшими исследователями (Sharma, 1944), а также нами не подтвердилось. Однако если отрешиться от формы указанного миниатюрного спермия, главной составной частью которого является ядро, то расценивание биологического значения непомерно развитого трубчатого отдела спермия, как приспособления для переноса собственно спермия в узком смысле слова, т. е. как спермиофоры, несомненно заслуживает внимания и лично нам кажется весьма вероятным.

При сравнении спермиев *Ixodoidea* со спермиями остальных клещей вообще оказывается, что у представителей *Trombidii*—*Sarcoptiformes*

спермии отличаются необычайно мелкими размерами и имеют большей частью форму округлых клеточек с маленьким ядром посредине. Гистогенез таких спермиев почти еще не изучался, но, во всяком случае, должен отличаться большой простотой.

С другой стороны, у Gamasoidea, входящих вместе с Ixodoidea в общий подотряд, а по Захваткину (1952) даже в отдельный от других клещей отряд Parasitiformes, спермии обладают, как и у последних, крупной величиной. Хотя по своей морфологии они сильно отличаются от спермиев Ixodoidea (Соколов, 1934), мы все же можем отметить некоторые признаки общего характера: 1) крупные размеры спермиев, с чем связано наличие резко выраженной фазы «большого роста» сперматоцитов в обеих группах; 2) очень малая по сравнению со всем спермием относительная величина ядра; 3) наличие системы продольных эластических волокон, очень тонких у Ixodoidea (*O. papillipes*) и мощно развитых у Gamasoidea, залегающих в периферическом слое тела спермия; 4) сохранность в изолированном виде многочисленных митохондрий, расположенных у Ixodoidea в стенках трубчатой части, а у Gamasoidea разбросанных по всему телу спермия. Присоединяясь вполне к общему взгляду Тюзе и Милло (Tuzet et Millot, 1937), что все тело спермия Ixodoidea следует рассматривать лишь как спермиофору, мы склонны по аналогии рассматривать также и спермии Gamasoidea как спермиофоры, сохраняя значение собственно спермия лишь за их ядром с некоторыми, может быть, примыкающими к нему дифференцировками. Правда, цитологически сам процесс оплодотворения ни у гамазовых, ни у иксодовых клещей не наблюдался. Но нам представляется наиболее вероятным, что спермиофора (см. французских авторов) при оплодотворении не внедряется целиком в яйцо, а приходит лишь в контакт с ним, внутрь же попадает только ядерная часть и ближайшие окружающие ее дифференцировки.

ЛИТЕРАТУРА

- Вагнер Ю. Н. 1894. История эмбрионального развития *Ixodes calcaratus* Bir. Тр. СПб. общ. естествоисп., XXIV, 2 : 1—213.
- Захваткин А. А. 1952. Разделение клещей (Acarina) на отряды и их положение в системе Chelicerata. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, XIV : 5—46.
- Павловский Е. Н. 1939. О сперматофорном оплодотворении и женском половом аппарате у клещей Ixodoidea. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, VII : 45—70.
- Соколов И. И. 1918. Этюды по сперматогенезу у Diplopoda. Зоол. вестн., 3 : 1—166.
- (Соколов И.) Sokolow J. 1934. Untersuchungen über die Spermatogenese der Parasitidae. Zeitschr. Zellforsch., 21, 1 : 42—109.
- Соколов И. И. 1945. О карпиологических особенностях некоторых видов клещей в связи с вопросом определения пола у клещей. Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, 6 : 654—663.
- Соколов И. И. 1952. О нахождении грибковых организмов на семенных элементах Ornithodoros papillipes. ДАН АН СССР, LXXXV, 1 : 241—244.
- Соколов И. И. 1954. Хромосомные комплексы клещей и их значение для систематики и филогении. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., LXXII, 4 : 124—159.
- Соколов И. И. 1956. К вопросам оплодотворения у иксодовых клещей. Зоол. журн., 35, 4 : 511—528.
- Соколов И. И. 1957. Образование кариомер во время редукционных делений у Ornithodoros papillipes Bir. (Ixodoidea). Тр. Ленингр. общ. естествоисп., LXXIII, 4 : 46—51.
- Bonnet A. 1907. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodides. Ann. Univ. Lyon, N. Ser., I, Sciences, 20 : 1—185.
- Bowen R. H. 1925. Further notes on the acrosome of the animal sperm. Anat. Rec., 31, 3 : 201—231.
- Casteel D. B. 1917. Cytoplasmic inclusions in male germ cells of the fowl tick, Argas miniatus, and histogenesis of the spermatozoon. Journ. Morph., 28, 2 : 643—666.

- Christophers S. R. 1906. The anatomy and histology of ticks. Scient. Mem. by officers of the Med. and Sanit. Depart. Gouvern. of India, N. Ser., 23 : 7—53.
- Hirschler J. 1948. Gesetzmässigkeiten in den Ei-Nährzellenverbänden. Zool. Jahrb., Allg. Zool., 61, 1/2 : 141—236.
- Hirschler J. 1953. Die Organisation des männlichen Geschlechtszellenverbandes von *Macrothylacia rubi* L. Zool. Jahrb., Abt. 2, LXXIII, 2 : 229—275.
- Nordenskiöld E. 1907. Zur Spermatogenese von *Ixodes reduvius*. Zool. Anz., 34 : 511—516.
- Oppermann E. 1935. Die Entstehung der Riesenspermien von *Argas columbarum* (Shaw) (reflexus F.). Z. mikr.-anat. Forschg., 37, 4 : 538—560.
- Pagenstecher H. A. 1860. Beiträge zur Anatomie der Milben. Leipzig.
- Platner G. 1889. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. mikr. Anat., 33.
- Robinson L. E. and I. Davidson. 1914. The anatomy of *Argas persicus*. Parasitology, 6 : 382—424.
- Samson K. 1909a. Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus* L. Zeitschr. wiss. Zool., XCIII, 2 : 180—236.
- Samson K. 1909b. Zur Spermiohistogenese der Zecken. Sitzber. Ges. Nat. Freunde Berlin, 8 : 486—499.
- Sharma G. P. 1944. Studies on spermatogenesis in ticks. Proc. Nat. Inst. Sci. India, X, 3 : 305—316.
- Tuzet O. et MilLOT. 1937. Recherches sur la spermiogenese des *Ixodes*. Bull. Biol. France et Belgique, 71, 2 : 190—205.
- Warren E. 1933. On atypical modes of sperm development in certain Arachnids. Ann. Natal Mus., VII, 2 : 151—194.

Кафедра эмбриологии
Ленинградского государственного университета
и Институт цитологии АН СССР,
Ленинград.

SUMMARY

In *Ornithodoros papillipes* Bir. there are four generations of secondary spermatogonia. Within each spermatogonial group enclosed in one spermatocyst all the cells are connected with each other by spindle-remnants (Hirschler's fusomes), persisting after previous cell-divisions (fig. 1). The same was observed in spermatids after both reductional divisions.

The diploid (2n) chromosome-number in *O. papillipes* is sixteen, including two pairs of very long chromosomes (figs. 2, 3). It still remains uncertain what type of sex-chromosomes, established in other ticks by the author (Соколов, 1954) is inherent in *O. papillipes*.

The early growth period of spermatocytes, at the end of which the bivalents gradually become diffuse, is followed by the late growth period of very long duration — a feature typically characteristic for oögenesis.

The spermatocytes I are very large, with large nuclei, resembling typical «germinal vesicles».

Just before the end of the meiotic prophase a honey comb-like «striated layer», consisting of tubuliform alveoles is formed all over the surface of each spermatocyte (figs. 7, 8).

The cytoplasm of spermatocytes is compactly filled with granular mitochondria and numerous dictyosomes of peculiar form (Casteel's «vesicular bodies») (figs. 10, 13, 14).

These organoids are derived from those of spermatogonia and propagate by bipartition during the growth period (fig. 12).

During the metaphase I centromeres are distinctly visible on all the eight bivalents (fig. 15). During the telophase I eight vesicular caryomeres appear in the cytoplasm in the vicinity of each pole; the respective chromosomes lying at first on the surface of these vesicles and later submerging under the surface. Sometimes compound caryomeres are formed through partial fusion of separate individual caryomeres.

In young spermatids the nucleus approaches close to the cell-surface, the dictyosomes are concentrated beyond the nucleus, the other half of the spermatid being occupied by the mitochondria (fig. 22).

At the beginning of the spermiogenesis the alveolar (striated) layer gradually slips towards the posterior half of the spermatid (fig. 23). Here an invagination of the cell surface develops resulting in the so-called «bell-shaped stage» (fig. 24). Finally the entire alveolar layer is seen to lie on the inner surface of the «bell», but after a short time this layer disappears altogether, probably giving origin to the transparent material filling the cavity of the «bell». The walls of the «bell» gradually extend to form a very long tube—the outer tube. At a later stage an elevation develops on the bottom of this tube (figs. 25, 26). This elevation grows upwards, becoming gradually transformed into the second or inner tube situated inside the outer tube. Thus the prospermium is formed.

After the insemination by means of a spermatophore one or a few «spermatodose» (Павловский, 1939) are found in the uteri of the female, each spermatodose being a mass of sperm-cells enclosed by a slender membrane. It is here, that the transformation of the prospermium into the spermium is completed. In the course of this process the outer tube of the prospermium slips backwards along the inner tube, one continuous sperm-tube being thus formed (fig. 38).

The minute nuclear part in the prospermium is situated anteriorly on the external surface of the outer tube (figs. 28, 29) within the «gelatinous» sheath that encloses the entire prospermium. During the evagination the nuclear part moves backwards along the wall of the outer tube and finally reaches the posterior end of the tube — its definitive position in the mature spermium (figs. 38—41).

The nuclear part of the spermium is assumed to be the actual spermium. The entire sperm-tube, attaining in *O. papillipes* the length of 1 mm is regarded to be a kind of spermiophore, i. e. a structure functioning only as a means of transfer of the spermium s. str. (the nuclear part), but taking no part whatever in the fertilization.
