

ДРОБЛЕНИЕ И ГАСТРУЛЯЦИЯ У *MICROSOMACANTHUS*
PARAMICROSOMA (CYCLOPHYLLIDEA, CESTODA)

А. А. Базитов, Э. В. Ляпкало

Медицинский институт, Владивосток

Дано описание дробления и гастрюляции у *Microsomacanthus paramicrosoma* (Gawowska, 1931). Дробление несет отчетливые следы дуэтного спирального дробления, характерного для таких низших турбеллярий, как *Acoela* и *Macrostomida*. На серийных срезах толщиной 5 мкм показано, что дробление заканчивается образованием целобластулы, состоящей из 26+3 клеток. В дальнейшем в бластоцель выселяются два бластомера, которые впоследствии дегенерируют. Бластоцель исчезает в результате локального размножения клеток стенки тела, что рассматривается как закладка эктомезенхимы.

Общая характеристика дробления яйца у ленточных червей дана в работах многочисленных исследователей (Leuckart, 1856; van Beneden, 1884; Schauinsland, 1886; Saint-Remi, 1901a, b; Janicki, 1907; Spätlich, 1925; Venard, 1938; Ogren, 1956, 1957; Douglas, 1963; Rybicka, 1964a, b, 1966a, b; Swiderski, 1968, и др.), однако она нуждается в ряде уточнений. В большинстве работ, как правило, подчеркиваются специфические черты дробления; поэтому создается впечатление, что схема дробления у цестод настолько своеобразна и неповторима, что ее невозможно сопоставить с таковой филогенетически близких к ним групп организмов, т. е. турбеллярий. Требуется по возможности полное описание процесса дробления с указанием анцестральных признаков, составляющих основу для филогенетических построений.

В отличие от дробления следующий этап эмбрионального развития (гастрюляция) описан только у карликового цепня *Hymenolepis nana* (Базитов, 1972а, б; 1974). Между тем эта стадия развития, как и дробление, в высшей степени интересна для понимания особенностей морфологии половозрелых цестод, а также для решения проблем их филогении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Все экземпляры *Microsomacanthus paramicrosoma* были получены от домашней утки *Anas platyrhynchos* осенью 1974 г. Материал фиксировали в спирт-формалине (9 : 1) в течение 12 час. После непродолжительной промывки в воде червей обезживали в спиртах восходящей концентрации, и затем отдельные участки стробилы заливали в парафин на целлоидиновых пластинках. Часть материала заливали по Петерфи. Срезы толщиной 5, 7 и 10 мкм окрашивали гематоксилин-эозином, железным гематоксилином по Гейденгайну, азур-эозином по Лилли при pH=4.0, метиловым зеленым-пиронином по Пирсу при pH=4.8 и, наконец, толуидиновым синим. Контроль на содержание рибонуклеиновой кислоты (РНК) ставили с хлорной кислотой с последующей докраской толуидиновым синим.

Рисунки изготовлены с помощью рисовального аппарата РА-4 на микроскопе МБИ-3. Фотография гастрюлы получена на микрофотонасадке МФН-7.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полость молодой матки заполнена ооцитами, претерпевшими два деления созревания. В их цитоплазме нередко обнаруживалась головка сперматозоида в виде сферической хроматиновой массы. Отдельные этапы делений созревания и оплодотворения наблюдали на протяжении 7—10 члеников. В матке последующих проглоттид находились зрелые яйцеклетки и приступившие к дроблению эмбрионы. Оплодотворенная яйцеклетка заключена в капсулу (рис. 1, I).

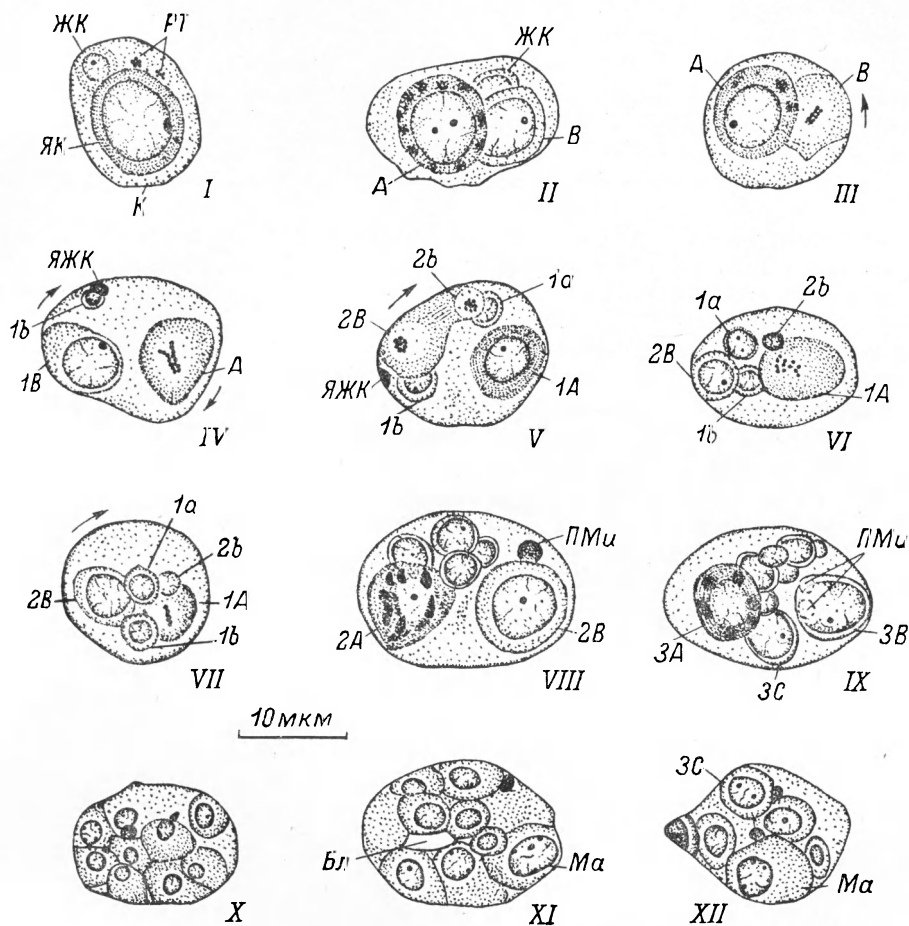


Рис. 1. Дробление яйца *Microsomacanthus paramicrosoma*.

I — зигота; II, III — стадия 2-х бластомеров; IV — стадия 3-х бластомеров; V—VII — 5-клеточная стадия; VIII — 7-клеточная стадия; IX — 11-клеточная стадия; X—XII — последовательные срезы через формирующуюся бластулу. К — капсула; ЯК — яйцеклетка; ЖК — желточная клетка; РТ — редукционные тельца; ПМи — пинотические микромеры; Бл — бластоцель; Ма — макромеры; ЯЖК — ядра желточных клеток. Спирт-формалин, железный гематоксилин. Об. 90 × Ок. 10, ПА-4.

Внутри капсулы располагались также желточная клетка и два редукционных тельца с гранулярными хромосомами, которые обычно лежали на поверхности зиготы недалеко друг от друга. Первое и второе редукционные тельца отличались по величине содержащихся в них хромосом: хромосомы первого полоцита были крупнее, чем таковые второго. Между капсулой и эмбрионом обнаруживалось свободное пространство, возникавшее в результате сжатия эмбриона в процессе фиксации и обезвоживания материала. Диаметр яйца вместе с капсулой равнялся $15.0-18.0 \times 10.5-14.4$ мкм, диаметр пузырьковидного ядра зиготы — $6.8-7.2 \times 6.0-6.4$ мкм.

Желток в цитоплазме яйца был распределен либо равномерно, либо сосредоточен в гранулы. В распределении желтка не удалось обнаружить

той закономерности, на основании которой можно было бы судить о полярности яйца. Как и желток, РНК выявлялась относительно равномерно по всей кортикальной зоне ооцитов и зрелых яйцеклеток. Отсутствие морфологических признаков полярности и симметрии яиц было отмечено также у двух других видов циклофиллид: *Hymenolepis nana* и *Taeniarrhynchus saginatus* (Базитов, 1973).

У *M. paramicrosoma* рано лизировались желточная клетка и полоциты. Последние исчезли особенно быстро, уже на 2-клеточной стадии от них не оставалось никакого следа. В отличие от редуцированных телец остаток ядра желточной клетки можно было обнаружить под капсулой вплоть до 4-клеточной стадии (рис. 1, IV, V).

Первое деление дробления было слегка неравномерное, результатом его были два blastomera неравной величины (рис. 1, II, III). Большой по величине blastomer с диаметром 10.0×8.0 мкм в среднем обозначен как *A* макромер, другой с диаметром $7.0-7.5 \times 7.0-7.2$ мкм — как *B* макромер. Распределение желтка между первыми двумя макромерами неравномерное, практически весь желток в результате первого деления дробления сосредоточивается в *A* макромере. В интерфазе ядра макромеров были пузырьковидные, без глыбок хроматина, в их кариоплазме были плотные сферические образования, так называемые пронуклеолярные тела (Кикнадзе, 1972). В отличие от истинных ядрышек они не содержали заметных количеств РНК и поэтому не окрашивались пиронином и толуидиновым синим.

Второе деление дробления неравномерное и асинхронное. Второй макромер *B*, лишенный желтка, делился первым, результатом чего являлись blastomeres *1B* и *1b*. Вскоре после формирования 3-клеточной стадии *A* макромер отделял от себя *1a* микромер и превращался таким образом в *1A* макромер (рис. 1, IV, V). Размеры микромеров тотчас после окончания деления крайне незначительны. Их диаметр едва достигает 2 мкм. Однако к моменту завершения третьего деления микромеры первого дуэта имели диаметр ~ 4.0 мкм.

Взаимное расположение первых дуэтов blastomeres имело определенные признаки упорядоченности. Принимая, что *1b* микромер отделяется в сторону анимального полюса, следует считать, что второе деление может быть как декситропным (рис. 1, IV), так и леотропным (рис. 1, VII). Иначе говоря, первый дуэт микромеров может смещаться как по часовой стрелке, так и против движения ее. Надо, однако, заметить, что направление движения микромеров установить нелегко, ввиду того что они располагаются на разной глубине. Но позже, как это видно из рис. 1, VII—IX, микромеры группируются преимущественно на одной стороне эмбриона, соответствующей, очевидно, анимальному полюсу яйца других животных. Несомненно одно: если направление движения *1b* микромера происходит в некоторой степени произвольно, то направление движения *1a* микромера определяется перемещением первого.

Третье деление приводило к возникновению второго дуэта микромеров (*2a* и *2b*), которые располагались под микромерами первого дуэта (рис. 1, VII). В *2A* макромере в метафазе митоза третьего дробления было сосчитано 12 гранулярных хромосом (рис. 1, VI). Третье деление было декситропным при втором леотропном делении и леотропным, если второе деление протекало декситропно. Как и в случае второго деления, основной дуэт макромеров делился неодновременно, более активным был *1B* макромер. После третьего деления возникала не 6-клеточная, а 7-клеточная стадия. Причина этого заключалась в том, что почти одновременно с митозом *1A* макромера претерпевал деление один из микромеров первого дуэта, предположительно *1b* микромер. В таком случае состав blastomeres на 7-клеточной стадии был следующий: *2A*, *2B*, *1a*, *1b¹*, *1b²*, *2a* и *2b*. В локализации микромеров наблюдалась некоторая неопределенность. Величины микромеров указывали на время их возникновения.

На 7-клеточной стадии один из микромеров закономерно показывал признаки пикноза (рис. 1, VIII). Округлой формы ядро его интенсивно

красилось ядерными красителями, цитоплазма практически не выявлялась. В последующем этот микромер уменьшался в размерах (рис. 1, IX) и постепенно лизировался. Предположительно, это был Ib^2 микромер, т. е. один из бластомеров, образовавшихся в результате деления Ib микромера.

После 7-клеточной стадии макромеры претерпевали последнее деление дробления, причем $2A$ макромер делился неравномерно на бластомеры $3A$ и $3a$, $2B$ макромер — почти равномерно на $3B$ и $3C$ макромеры. Последний макромер отличался светлой или эозинофильной цитоплазмой, лишенной желтка (рис. 1, IX). Дальнейшее увеличение числа клеток продолжалось за счет делений одних микромеров. Как видно из рис. 1, IX, на 11-клеточной стадии два микромера находятся в стадии дегенерации, один из которых выявлялся на 7-клеточной стадии. Дегенерирующие микромеры всегда находились вблизи наиболее активного B макромера.

Дробление заканчивалось пятым делением микромеров. При синхронном делении бластомеров результатом пятого деления является 32-клеточная стадия. Если учесть интерфазное состояние $3A$, $3B$ и $3C$ макромеров,

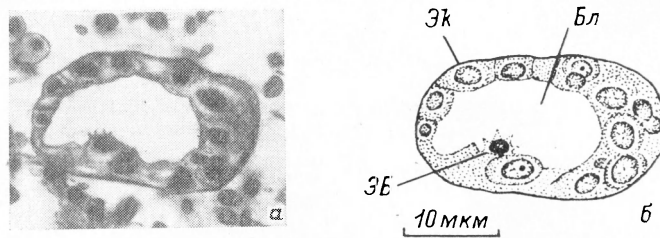


Рис. 2. Продольный срез «гастролы» *M. paramicrosoma*.

a — микрофото; *б* — рисунок. Эк — эктодерма; Бл — бластоцель; ЭБ — иммигрировавший энто-мезодермальный микромер. Спирт-формалин, железный гематоксилин. *a* — Об. 90×Ок. 7; *б* — Об. 90×Ок. 10, РА-4.

а также дегенерацию двух микромеров в период третьего и четвертого делений, то пятое дробление должно завершиться формированием бластулы, состоящей из 23 клеток. Действительно, в эмбрионе, в котором шло формирование полости дробления, насчитывали 25—29 клеток (рис. 1, X—XII).

В конце дробления изменялась структура клеточных ядер, что свидетельствовало о начавшейся дифференцировке клеток, связанной с функционированием генома. В это время можно было наблюдать не менее 4-х типов ядер: пузырьковидные ядра макромеров с крупными ядрышками; хорошо окрашенные гомогенные ядра, свойственные большинству клеток; структурированные ядра и, наконец, пикнотические ядра. Размеры зародыша к концу дробления несколько превышали размеры зиготы, что могло быть обусловлено возникновением бластоцеля. Большой диаметр эмбриона достигал 21.6 мкм, малый диаметр — 18.0 мкм.

Целобластула чаще всего имела удлиненную форму (рис. 2*a, б*). На срезе зародыша со сформированным бластоцелем на большем протяжении его клетки располагались в один слой. Максимальные размеры бластоцеля составляли 16.2×7.2 мкм. В полости бластулы, как и у карликового цешня (Базитов, 1972*a, б*, 1974), находили одну или две клетки, показывавшие признаки пикноза. На срезах, окрашенных на РНК, легче было обнаружить обе иммигрировавшие клетки, бледноокрашенные пиронином.

В ходе разрастания бластоцеля и иммиграции микромеров не прекращалось размножение клеток, равно как и их гибель. В результате размножения общее число клеток продолжало увеличиваться и к моменту завершения иммиграции двух бластомеров достигало 34. Процесс иммиграции микромеров мы рассматриваем как «отголосок» гастрюляции, поэтому стенку зародыша после обособления микромеров мы именуем эктодермой.

После выселения микромеров наблюдалось интенсивное размножение части эктодермальных клеток, что приводило к исчезновению бласто-

целя. Процессы размножения клеток были приурочены к определенной зоне эктодермы. Часто наблюдали деления клеток там, где хотя бы один из иммигрировавших бластомеров контактировал со стенкой тела (рис. 3). В ходе локального размножения клеток первичная полость тела исчезала в результате надвигания клеток с одной какой-то стороны. Однако изредка митотические фигуры наблюдали и в неактивной зоне эктодермы, где она по-прежнему была представлена одним слоем клеток (рис. 3). Процесс размножения клеток, в ходе которого исчезает бластоцель, можно оценивать как закладку эктомезенхимы, роль которой всегда признавалась

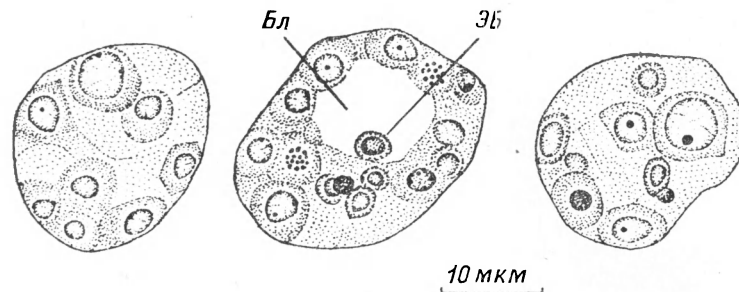


Рис. 3. Три последовательных среза зародыша в период интенсивного размножения клеток, заполняющих бластоцель.

Обозначения такие же, как на рис. 2. Спирт-формалин, железный гематоксилин. Об. 90×Ок. 10, РА-4.

значительной в онтогенезе цестод. Однако морфологически границы между эктодермой и мезенхимой не были выражены.

В отличие от карликового цепня (Базитов, 1974) на протяжении всего периода закладки мезенхимы не наблюдалось обособления наружной оболочки, формируемой макромерами. Таким образом, гастрюляция и формирование провизорных органов у исследованного вида были отчетливо разделены во времени. Обособление наружной и внутренней оболочек клеточной природы, формирование крючьев и их мускулатуры вместе с мускулатурой тела личинки, дифференцировка пенетрационных желез — все эти процессы, являющиеся выражением органогенеза, составляют содержание следующего этапа развития, названного Рибидкой (1964b, 1966a) стадией преонкосферы. Зафиксированные нами экземпляры червей не содержали члеников с преонкосферами и тем более со зрелыми онкосферами.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По выражению П. П. Иванова (1937), для паразитических организмов характерна установка на раннее формирование личинки, что имеет очевидный приспособительный характер. Тенденция к раннему формированию личинки явственно проявляется у цестод. Так, у исследованного нами вида, как и у карликового цепня (Базитов, 1974), дробление заканчивается быстро — пятым делением микромеров и приводит к формированию целобластулы, состоящей из 26 ± 3 клеток. Распространенные критерии конца дробления, справедливые для спирального и радиального дробления, в данном случае не приемлемы. Такими критериями служат прекращение синхронных делений бластомеров и установление ядерно-плазменных отношений в них, типичных для дефинитивных тканей животного (Богомолов, 1960).

Как известно из литературных данных и видно из изложенного, деление бластомеров у цестод с самого начала асинхронное, а ядерно-плазменному отношению яйца и бластомеров свойственно чрезвычайно низкое напряжение. Вероятно, наиболее общим критерием конца дробления является начало функционирования генома, одним из морфологических признаков которого служит появление в клетках бластулы гетерохроматиновых районов хромосом, легко выявляемых на окрашенных препаратах.

Дробление у ленточных червей несет явные следы дуэтного спирального дробления, присущего таким низшим турбелляриям, как *Acoela* и *Macrostomida*. Впервые дуэтный характер дробления у цестод установила Иванова-Казас (1959) на основании анализа классической работы Яницкого (Janicki, 1907). По ее мнению, наличие двух макромеров и трех неполных дуэтов микромеров и образование наружной эмбриональной оболочки из макромеров, в которых заключен весь желток, должны рассматриваться как примитивные особенности развития. Отсутствие спирального расположения blastomeres, асинхронность дробления, превращение личиночной эктодермы во вторую эмбриональную оболочку защитного характера она предлагает считать вторичными изменениями.

Основываясь на собственных данных по развитию *M. paramicrosoma*, мы можем дополнить характеристику дробления цестод. Как примитивная черта развития может рассматриваться также закономерное чередование направления смещения первых дуэтов микромеров, столь характерное для спирального дробления. Но в движении blastomeres отсутствует строгая детерминированность в том смысле, что второе деление яйца может осуществляться как дексиотропно, так и леотропно.

Установление сходства в дроблении цестод и низших турбеллярий (из группы *Archoophora*) представляет большой интерес не только для понимания эволюции спирального дробления, но и происхождения паразитических плоских червей. К сожалению, в гельминтологической литературе терминология, используемая для характеристики дробления, сильно затушевывает общность процессов развития. Так, после Шпетлиха (Spätlich, 1925) стало традиционным выделение трех типов blastomeres, различающихся по величине: макро-, мезо- и микромеров. Из описания развития *M. paramicrosoma* видно, что правильно различать только макро- и микромеры. Но величина микромеров есть функция времени. Тотчас после своего возникновения микромеры имеют крайне небольшие размеры, однако по мере подготовки к очередному делению их линейные размеры возрастают приблизительно в два раза, что связано, конечно, с репликацией ДНК, удвоением хромосом, а также увеличением массы цитоплазмы. Аналогичное поведение микромеров было показано также при дроблении яйца *Taeniarynchus saginatus* (Базитов, 1972в). Таким образом, по существующей классификации один и тот же микромер в зависимости от того, на какой стадии митотического цикла он наблюдается, обозначается неоднозначно, либо как микромер, либо как мезомер.

Не имеется также достаточных оснований для выделения у членистых цестод двух типов дробления, как это предлагает Рибцкая (1966а). У циклофилидных цестод из семейств *Anoplocephalidae* и *Hymenolepididae* первые два blastomeres несколько различаются по величине, поэтому Рибцкая склонна считать меньший blastoмер микромером или мезомером. Но на последующих этапах дробления, исключая конечные, основной дуэт макромеров, как и во всех остальных случаях, ясно выделяется среди микромеров. Отсюда следует, что схема дробления у всех членистых цестод одинакова, но у ряда групп имеются особенности, сводящиеся к тому, что первые два макромера могут быть неравными по величине, содержанию желтка и некоторым другим признакам.

Особый интерес представляет вопрос о зародышевых листках у плоских червей вообще, и у ленточных в частности. В эмбриональном развитии исследованного вида, как и у карликового цепня (Базитов, 1972а, б, 1974), выявлены процессы, которые в определенной мере сравнимы с гастрულიей других многоклеточных. С момента достижения эмбрионом 26 ± 3 -клеточной стадии и до периода органогенеза морфологически наиболее значимыми являются следующие три события: образование первичной полости тела, иммиграция в эту полость двух blastomeres и, наконец, локальное размножение эктодермальных клеток, что рассматривается нами как закладка эктомезенхимы. В ходе размножения клеток иммигрировавшие blastomeres дегенерируют, эктодерма и мезенхима морфологически не обособляются друг от друга.

Хотя эктодерма и мезенхима в явном виде не формируются, тем не менее теория зародышевых листков представляет собой удобный способ описания эмбрионального развития цестод (Базитов, 1974). Но такое описание, будучи в определенной степени формальным, не удовлетворительно с точки зрения филогенетика. Размышляя о путях преодоления возникающих здесь трудностей, нельзя не обратиться к онтогенезу турбеллярий и гипотезам происхождения *Metazoa*. У турбеллярий, как подчеркивают Иванова-Казас (1959), А. В. Иванов и Мамкаев (1973), нет вполне обособленных всех трех зародышевых листков. Так, у низших турбеллярий имеется наружный листок и внутренняя, гомологичная энто- и мезодерме остальных трехслойных животных. Это может быть следствием того, что зародышевые листки, как и любая другая морфологическая структура, есть продукт эволюции и что внутренний и средний зародышевые пласты характеризуют более поздние этапы эволюции многоклеточных.

К аналогичным выводам приводит анализ предполагаемых стадий филогенеза *Metazoa*, предпринятый в последнее время А. В. Ивановым (1968). Развивая теорию фагоцителлы И. И. Мечникова, он считает, что потомками фагоцителлы являются *Acoela* с их аморфным фагоцитобластом, что «эволюционная ветвь турбеллярий и остальных *Bilateria* отделилась от общего ствола первобытных *Metazoa* очень рано, еще до обособления линии первичных *Coelenterata*» (Иванов и Мамкаев, 1973, стр. 203).

Изложенные выше идеи являются определяющими при оценке процесса гастрюляции у цестод. Как их специфическую особенность следует отметить миграцию нагруженных желтком макромеров на поверхность эмбриона, тогда как у низших турбеллярий макромеры вместе с микромерами определенных дуэтов погружаются внутрь эмбриона и принимают участие в формировании энтомезодермы. В этом отношении исключение составляет *Macrostomum appendiculatum*, у которого четыре макромера при квартетном варианте дробления и два макромера вместе с двумя микромерами третьего дуэта при дуэтном типе дробления образуют вокруг зародыша эмбриональную оболочку — «желточную мантию», которая служит только для питания (Seilern-Aspang, 1957). Этот пример показывает нам возможность изменения преспективного значения макромеров в развитии, причем предпосылкой к такому преобразованию могла быть низкая интегрированность зародыша процестод в период дробления.

Преимущества пограничного положения макромеров, специализирующихся на снабжении эмбриона энергией и пластическим материалом, очевидны. Если бы макромеры, содержащие скудное количество желтка, в период гастрюляции погружались внутрь эмбриона, как это обычно наблюдается у плоских червей, то необходимо было бы иметь два источника энергии: энтомезодерму и наружную оболочку, предназначенную для всасывания органических веществ из полости матки, которая должна была бы формироваться из микромеров. На самом деле у цестод наружная желточная оболочка, формируемая из макромеров, совмещает в себе обе функции, связанные с использованием желтка и экзогенного трофического материала. Но функция всасывания органических веществ покровными клетками стала неотъемлемой чертой цестод не только в период органогенеза, но и в течение всего онтогенеза. В связи с этим необходимость формирования пищеварительной трубки отпала.

Надо думать, что редукция пищеварительной системы у цестод связана не только с изменением преспективного значения макромеров, но и дегенерацией иммигрировавших микромеров. Само по себе явление иммиграции двух микромеров в первичную полость тела не представляет ничего загадочного, если иметь в виду, что во время гастрюляции у разных представителей *Archoophora* наблюдается погружение различного числа микромеров, образующих вместе с макромерами энтомезодерму. Исходя из этого, следует считать, что два микромера, которые выселяются в полость бластулы и затем дегенерируют, гомологичны не энтодермальным бластомерам, а энтомезодермальным клеткам других плоских червей.

ВЫВОДЫ

1. Яйца *Microsomacanthus paramicrosoma* не имеют морфологических признаков полярности и симметрии.
2. Развитие яиц несет ясные следы дуэтного спирального дробления; конечным этапом дробления является целобластула, состоящая из 26 ± 3 клеток.
3. Гастрюляция выражается в выселении в полость тела двух микромеров, которые постепенно дегенерируют. Последние гомологичны энто-мезодермальным микромерам других плоских червей.
4. Блостоцель исчезает в результате локального размножения эктодермальных клеток, что рассматривается как закладка эктомезенхимы. Эктодерма и мезенхима морфологически не обособены друг от друга.

Л и т е р а т у р а

- Б а з и т о в А. А. 1972а. О некоторых особенностях эмбриогенеза цестод. В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Изд. «Наука», Сиб. отд., Новосибирск : 39—40.
- Б а з и т о в А. А. 1972б. Зародышевые листки в развитии цестод. В кн.: Пробл. паразитологии, ч. 1, Киев : 63—65.
- Б а з и т о в А. А. 1972в. Дробление у *Taeniarhynchus saginatus* (Goeze, 1782). Тез. 10-й научн. конф. Владивостокского мединститута; Владивосток : 76—77.
- Б а з и т о в А. А. 1973. Общие черты формирования яйцеклеток у циклофиллидных цестод. В кн.: Материалы научных конференций ВОГ, 25. М.: 24—34.
- Б а з и т о в А. А. 1974. Теория зародышевых листков и эмбриональное развитие цестод. Арх. анат., гист. и эмбриол., 6 : 80—85.
- Б о г о м о л о в С. И. 1960. История развития *Convoluta* в связи с морфологией ресничных червей. Уч. зап. Казанск. унив., 120, 6 : 155—208.
- И в а н о в П. П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз. М.—Л. : 1—809.
- И в а н о в А. В. 1968. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Изд. «Наука», Л. : 1—287.
- И в а н о в А. В. и М а м к а е в Ю. В. 1973. Ресничные черви, их происхождение и эволюция. Изд. «Наука», Л. : 1—221.
- И в а н о в а - К а з а с О. М. 1959. К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2 : 56—67.
- К и к н а д з е И. И. 1972. Функциональная организация хромосом. Изд. «Наука», Новосибирск : 1—212.
- В е н е д е н Е. v a n. 1881. Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Arch. d. Biolog., 2 : 183—210.
- D o u g l a s L. T. 1963. The development of organ systems in Nematotaeniid Cestodes. III. Gametogenesis and Embryonic Development in *Baerietta diana* and *Distoichometra kozloffii*. J. Parasit., 49 : 530—558.
- J a n i c k i C. 1907. Über die Embrionalentwicklung von *Taenia serrata* Goeze. Zeitschr. wiss. Zool., 87 : 685—724.
- L e u c k a r t R. 1856. Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Cysticercusleber. Giessen, Bl. III : 1—162.
- O g r e n R. E. 1956. Development and morphology of the oncosphere of *Mesocestoides corti*, a tapeworm of mammals. J. Parasit., 43 : 414—426.
- O g r e n R. E. 1957. Morphology and development of oncospheres of the Cestode *Oochoristica symmetrica* Baylis, 1927. J. Parasit., 43 : 505—520.
- R y b i c k a K. 1964a. Embryonic development of *Moniezia expansa* (Rud., 1810) (Cyclophyllidae, Anoplocephalidae). Acta parasit. pol., 12 : 313—326.
- R y b i c k a K. 1964b. Attempt of general approach to the embryology of cyclophyllidean cestodes. Acta parasit. pol., 12 : 327—338.
- R y b i c k a K. 1966a. Embryogenesis in Cestodes. Advances in Parasitology. 4, Acad. Press, New York : 107—186.
- R y b i c k a K. 1966b. Embryogenesis in *Hymenolepis diminuta*. I. Morphogenesis. Expl. Parasit., 19 : 366—379.
- S a i n t - R e m y G. 1901a. Contribution à l'étude du développement des cestodes. I. Le développement embryonnaire de *Taenia serrata* Goeze. Arch. Parasit., 4 : 143—156.
- S a i n t - R e m y G. 1901b. Sur embryologie du *Taenia serrata*. C. r. hebt. Séans. Acad. Sci., Paris, 132 : 43—45.
- S c h a u i n s l a n d H. 1886. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen *Triaenophorus nodulosus*. Z. Naturwiss., 19 : 520—578.
- S e i l e r n - A s p a n g F. 1957. Die Entwicklung von *Macrostomum appendiculatum* (Fabricius). Zool. Jahrb. Abt. Anat., 76 : 311—330.
- S p ä t l i c h W. 1925. Die Furchung und Embryonalhüllenbildung des Eies von *Diorchis inflata* Rud. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 47 : 101—112.

- S w i d e r s k i Z. 1968. Electronmicroscopy of embryonic envelope formation by the cestode *Catenotaenia pusilla*. *Expl. Parasit.*, 23 : 104—113.
- V e n a r d C. E. 1938. Morphology, bionomics and taxonomy of the cestode *Dipylidium caninum*. *Ann. New York Acad. Sci.*, 37 : 273—328.
-

FISSION AND GASTRULATION IN MICROSOMACANTHUS
PARAMICROSOMA (CYCLOPHYLLIDEA, CESTODA)

A. A. Bazitov, A. V. Lapkalo

S U M M A R Y

On the basis of hystological studies a description of fission and gastrulation in *Microsomacanthus paramicrosoma* (Gasowska, 1931) is given. Eggs lacking morphological characters of polarity and symmetry display features of duet and spiral fission characteristic of lower groups of Turbellaria. Serial sections (5 mcm thick) have shown that the fission ends in the formation of coeloblastula consisting of 26+3 cells. Gastrulation is expressed in immigration into blastocoel of two micromeres which later degenerate. These micromeres are homologous to entomesodermal micromeres of other *Platodes*. Blastocoel disappears as a result of local reproduction of ectodermal cells that is regarded as an anlage of ectomesenchyma. Ectoderm and mesenchyma are not morphologically separated from each other.
