

УДК 576.895.121 : 591.3

**ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ
TAENIA PISIFORMIS И T. HYDATIGENA
(CESTOIDEA, CYCLOPHYLLIDEA)**

Л. Н. Романенко, С. О. Мовсесян

Дано описание последовательных этапов созревания яйцевой клетки, раннего дробления и гастрюляции *T. pisiformis* и *T. hydatigena*, характеризующего общий тип дробления циклофиллидных цестод.

Ранний эмбриогенез у циклофиллидных цестод достаточно хорошо описан (Ogren, 1956, 1957; Rybicka, 1961, 1964a, 1965, 1966a; Douglas, 1963; Swiderski, 1966/1967, 1968, 1975; Базитов, 1975; Базитов, Ляпкало, 1977, и др.). Однако ряд вопросов требуют уточнения. Так, неясны происхождение и развитие герминативных клеток, поведение мужского ядра в период формирования зиготы; недостаточно полно дано описание последовательных этапов раннего дробления; мало сведений о характере гастрюляции и других процессов созревающей онкосферы. Применение данных эмбриологии для построения филогенетических отношений между различными подотрядами циклофиллид требуют глубоких исследований во всех группах отряда. В настоящей работе дается описание эмбрионального развития цестод *Taenia pisiformis* и *T. hydatigena*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Цестоды собраны от экспериментально и спонтанно зараженных собак в период 1981—1982 гг. Работа проведена в институте зоологии АН АрмССР и ВИГИС. Зрелых цестод предварительно инкубировали в растворе колхицина и обрабатывали в гипотоническом растворе цитрата натрия по методике, описанной ранее (Романенко, 1977). Отдельные фрагменты стробилы фиксировали в смеси спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1), в жидкости Ценкера, Буэна с последующей окраской срезов по Фельгену, гематоксилинэозином и метиловым зеленым и пиронином. Суспензию изолированных эмбрионов приготавливали из живых или предварительно зафиксированных и окрашенных проглоттид в капле глицерина или 50 %-ной уксусной кислоты. Так же приготавливали суховоздушные препараты по методике, рекомендованной Романенко (1977). Рисунки изготовлены с помощью аппарата РА-6, микрофотографии выполнены при увеличении $\times 539$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В связи с тем что эмбриональное развитие двух исследованных видов цестод протекает сходно, мы приведем единое описание эмбриогенеза.

В незрелых проглоттидах яичники лишены собственных оболочек, но в зрелых, содержащих яйца, они окружены соединительнотканными тяжами. Оого-

нии размером 5 мкм содержат интенсивно окрашенное ядро и небольшой слой цитоплазмы. В метафазе у них различали мелкие до 0.5 мкм хромосомы в количестве 18 — у *T. pisiformis* и 20 — у *T. hydatigena*. Период малого роста ооцита сопровождается увеличением цитоплазмы, в ядре слабо различали нити хроматина. Процесс вителлогенеза сопровождается синтезом единственной овальной гранулы желтка в цитоплазме ооцита, которая интенсивно окрашивалась гематоксилином и световым зеленым. Максимальный размер ооцита в этот период достигает 15×12.5 мкм. Созревание ооцитов в яичнике включает период покоя ядра в стадии диплономы, все же последующие стадии наблюдают в ооцитах, находящихся в полости молодой матки, где они соединяются с 1 или 2 желточными клетками и окружены тонкой прозрачной оболочкой — яйцевой капсулой (рис. 1, 1—8; 2, 1—4; см. вкл.).

Спермии проникают в цитоплазму ооцитов до наступления диплотены, чаще в период диакинеза или анафазы I, когда четко различаются биваленты. Спермии без видимых изменений обнаружены до конца телофазы I, но в период выделения 1-го редукционного тела они принимают сферическую форму. Ядро ооцита I приступает ко второму делению, образуя в метафазе мелкие X-образные или палочковидные биваленты, значительно отличающиеся по размеру на стадии диплономы. В ранней анафазе II хромосомы сгруппированы в мелкие зернистые массы. Вслед за этим происходит выделение 3-го полярного тела. Иногда наблюдается перемещение мужского пронуклеуса к центру клетки, где располагаются зернистые хроматиновые массы. В момент сближения двух пронуклеусов ядро 3-го полярного тела располагается рядом с ними и позднее перемещается к анимальному полюсу, где находится 1-е полярное тело, по форме напоминающее гантели.

Оплодотворенное яйцо обладает явными чертами полярности. На анимальном полюсе его заметны 1—2 желточные клетки и полярные тела, на вегетативном — крупная желточная гранула. Ядро во время первого деления зиготы заметно смещается к анимальному полюсу. Полярные тела сохраняются у края клетки в виде двух небольших хроматиновых глыбок.

Первое деление зиготы равно и два образующихся макромера *A* и *B* диаметром 5 мкм имеют одинаковые желточные гранулы (рис. 1, 9—14). Второе деление дробления синхронное или асинхронное, вначале с явным смещением веретена деления по часовой стрелке. В конце второго деления отделяются 2 макромера *1A* и *1B* и 2 микромера первого дуета *1a* и *1b* (рис. 2, 6—7).

Третье деление дробления вначале приводит к образованию макромера *2B* и микромера *2b*, который размещается под микромером *1b*, а самый крупный из них микромер *1b* около микромера *2b*. Их расположение осуществляется также по часовой стрелке. Дальнейшее деление начинается с макромера *1A*, от которого отделяется микромер *2a* и новый макромер *2A*. Третье деление дробления заканчивается образованием второго дуета микромеров *2b* и *2a* (рис. 3, 1—6). Первые три микромера располагаются последовательно *1a*, *1b*, *2b* и заметно отличаются от позднее отделившегося микромера *2a*, находящегося позади микромера *2b*.

Четвертое деление дробления начинается с макромера *2A*, в метафазе которого видны сильно окрашивающиеся хромосомы. В конце дробления отделяется макромер *3A* и микромер *3a*. На этой стадии зародыш состоит из 7 клеток — blastomerov *3A*, *2B*, *1a*, *1b*, *2b*, *2a* и *3a*, в расположении которых наблюдается некоторая упорядоченность. В конце четвертого деления дробления в результате дробления макромера *2B* выделяется новый макромер *3B* и микромер *3b*. В этот момент микромер *2a* уже достигает размера первых трех микромеров.

В начале пятого деления дробления макромер *3A* после деления дает новый макромер *C* и макромер *4A*. Все три макромера одинакового размера располагаются на вегетативном полюсе и каждый имеет желточную гранулу. Одно-

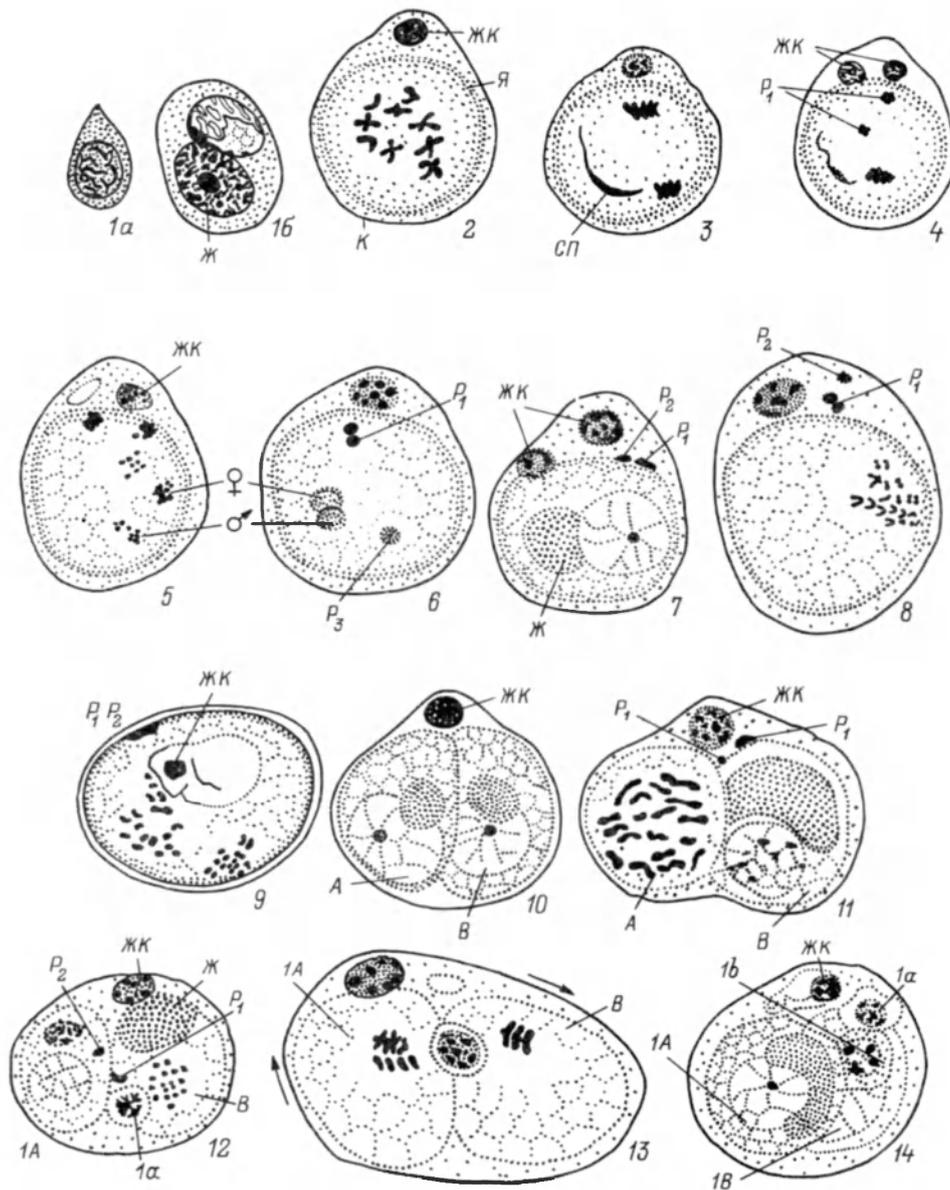


Рис. 1. Эмбриональное развитие *T. pisiformis* (ув. $\times 539$).

1 — ооцит в период малого (1а) и большого (1б) роста; 2 — ооцит 1, диплонема; 3, 4 — телофаза I, присутствие спермия и выделение 1-го полярного тела; 5 — анафаза, появление хроматиновых глыбок в мужском пронуклеусе; 6 — образование синкариона зиготы, выделение полярных тел; 7 — зигота, интерфаза, синтез желточных гранул; 8 — зигота, метафаза I; 9 — зигота, анафаза; 10 — первое деление дробления, образование 2 макромеров; 11 — асинхронное деление макромеров; 12 — образование 3 бластомеров; 13 — асинхронное деление макромеров; 14 — второе деление дробления, образование макромеров 1А, 1В и микромеров 1а и 1б, Ж — желток; ЖК — желточная клетка; Я — ядро; К — капсула; СП — спермий; P₁, P₂ — полярные тельца; А, В — макромеры; 1а и 1б — микромеры.

временно микромер 3б проявляет признаки пикноза, а микромер 3а очень быстро приступает к делению, не достигнув размеров предшествующих микромеров. Пятое деление дробления затем продолжается делением макромера 3В и завершается отделением макромера 4В и микромера 4б. В дальнейшем делятся только микромеры.

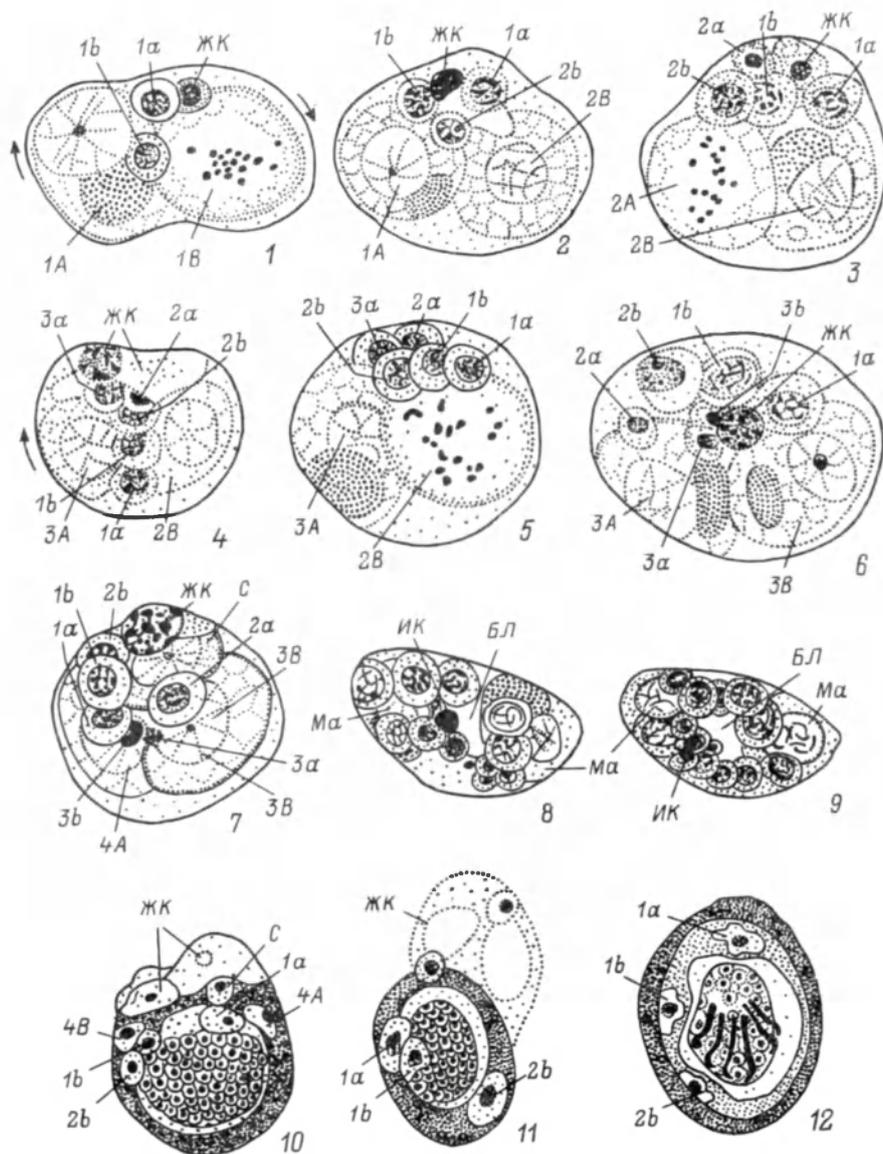


Рис. 3. Дробление и стадии преонкосферы *T. pisiformis* (ув. $\times 539$).

Стадии: 1 — 4 blastomeres; 2 — 5 blastomeres; 3 — 6 blastomeres; 4, 5 — 7 blastomeres; 6 — 8 blastomeres; 7 — 9 blastomeres, выделение макромера С; 8, 9 — формирование бластулы, иммиграция клеток в бластоцель; 10—12 — преонкосфера, миграция макромеров и формирование оболочек онкосферы; *Ma* — макромер, *ИК* — иммиграционные клетки; *БЛ* — бластоцель. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Период дробления у обоих видов цестод завершается образованием бластулы, полость которой на поперечном срезе имела размеры 17.0—20.0 мкм. По мере увеличения количества blastomeres полость суживается за счет нарастания blastomeres на одном из ее полюсов, что трактуется нами как начало гаструляции. В формировании бластулы принимают участие все микромеры (рис. 3, 7—12). Процесс гаструляции сопровождается перемещением макромеров 4A, 4B и С, а также микромеров 1a, 1b и 2b на поверхность шарообразной массы микромеров.

В стадии преонкосферы зародыш приступает к формированию оболочек. Первоначально при формировании наружной оболочки три макромера, объединяясь своей цитоплазмой, образуют рыхлый и толстый слой вокруг массы микромеров. Снаружи к макромерам присоединяется желточная клетка с большим количеством жировых включений (рис. 3, 12). По мере уплотнения и уменьшения наружной оболочки границы ядер исчезают и оболочка приобретает вид сплошного слоя. Вторая группа blastomerov аналогичным образом образует внутреннюю оболочку или эмбриофор. Внутренняя часть зародыша сформирована исключительно микромерами, которые имеют плотно окрашенные ядра и небольшой слой цитоплазмы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оогенез у *T. pisiformis* и *T. hydatigena* протекает по обычной схеме, описанной у других видов циклофиллид. Митотически делящиеся оогонии переходят в период малого роста ооцита I, характеризующегося увеличением массы цитоплазмы. Премейотические изменения хромосом сопровождаются периодом покоя ядра в профазе I на стадии диплономы и в начальном отделе матки ядра ооцитов переходят к последующим стадиям деления, как это отмечено у *Hydatigera taeniaeformis* и *Taeniarrhynchus saginatus*, *Baerietta diana* и *Dilepis undula* (Ogren, 1962; Douglas, 1963; Базитов, 1972). В основном отличия в оогенезе различных представителей цестод касаются образования желтка. У исследованных нами видов подобно *T. saginatus*, *H. taeniaeformis* и *Paricteroaenia porosa* (Janicki, 1907; Вона, 1957; Павлова, 1963) он сконцентрирован в цитоплазме ооцита в виде одной округлой глобулы, что соответствует конгломератному типу (по Огрену). У других видов, как *Hymenolepis nana*, *Moniezia expansa* и *Microsomacanthus paramicrosoma*, он сосредоточен в виде мелких гранул по всей цитоплазме ооцита (Rybicka, 1964c; Базитов, 1972; Базитов, Ляпкало, 1977). В некоторых группах, как *Diorchis* и *Dipylidium*, он находится в диспергированном состоянии. Определенной зависимости между типом ооцита и ранним дроблением зародыша не отмечено. Это явление привлекает многих исследователей и требует дальнейшего изучения у большего числа видов из различных подотрядов циклофиллид.

Наружная капсула, как видно из полученных данных, сохраняется на всех стадиях дробления эмбриона. Она как чехол окружает развивающийся зародыш, предохраняя его от механического и химического воздействия (Swiderski, 1968). Зрелая яйцевая клетка у исследованных нами видов имеет явные признаки полярности и симметрии в отличие от *H. nana*, *T. saginatus* и *M. paramicrosoma* (Базитов, Ляпкало, 1977). Полярные тела сохраняются на всем протяжении периода дробления. Присутствие спермия в цитоплазме ооцита отмечено рядом авторов. Однако достоверно не установлено его участие в образовании синкариона зиготы. Некоторые авторы полагали, что развитие цестод осуществляется партеногенетически по типу гиногенеза, как у *M. expansa* и *D. caninum*, путем слияния женского ядра и полярного тела (Логачев, 1961; Логачев и др., 1970; Логачев, Соколова, 1970, 1973, 1975). Большинство исследователей склонны считать, что истинное оплодотворение у цестод имеет место, поскольку мейоз протекает обычно и заканчивается образованием 2 или 3 полярных тел (Rybicka, 1964a; Базитов, 1975, и др.). Разноречивость этих данных можно объяснить тем, что преждевременное проникновение спермия в ооцит до начала второго деления приводит к ускорению мейоза и женское ядро очень короткое время находится в гаплоидном состоянии. Это явление широко встречается в животном царстве (Иванов, 1937) и отмечено у цестод (Rybicka, 1964a, 1965). В нашем материале слияние двух пронуклеусов происходило сразу же после отделения 3-го полярного тела, и потому этот процесс обнаруживается реже, чем все последующие.

В случае партеногенетического развития, как это отмечено у *Raillietina urogalli* (Логачев, 1953), вполне закономерно наличие аномального сперматогенеза. Основным способом развития цестод является все же половое размножение, обеспечивающее обмен наследственной информацией особей ряда поколений. В противном случае возникает вопрос о биологической целесообразности столь хорошо развитой системы семенников (до 600 только в одной проглоттиде, как у тений) (Абуладзе, 1964).

Дробление у *T. pisiformis* и *T. hydatigena*, как у всех видов растений, носит следы спирального дуэтного дробления, широко распространенного у примитивных турбеллярий отряда Acoela и Macrostomatida (Иванова-Казас, 1975). Однако у цестод от истинного спирального дробления сохранились только два макромера, от которых синхронно или асинхронно парами-дуэтами отделяются микромеры, расположение которых не имеет такой строгой упорядоченности, как у типичных спиралей. Ранняя детерминация макромеров приводит к их перемещению на поверхность зародыша, образуя наружную оболочку. Образование макромера С и его участие в формировании наружной оболочки отмечено для других видов *Taenia* (Beneden, 1881; Saint-Remy, 1901; Janicki, 1907), у видов рода *Baerietta* (Douglas, 1963) и *Dipyllidium* (Rybicka, 1964a). В других группах родов, как *Moniezia* (Moniez, 1881; Rybicka, 1964b), *Anoplocephala* (Saint-Remy, 1901), *Diorchis* (Spätlich, 1925) и *Paricterotaenia* (Bona, 1957), в формировании наружной оболочки участвуют только два макромера. У видов *Mesocetoides*, *Distoichometra* и *Oochoristica* только один макромер (Ogren, 1957, 1959; Douglas, 1963). Данные Огрена по *Oochoristica*, у которой он не обнаружил макромеров, участвующих в образовании наружной оболочки, позднее были опровергнуты в работах Дугласа и Рыбички.

Таким образом, в указанных группах цестод оболочки онкосферы могут формироваться из разного количества клеток, что отражает разный период эмбрионального развития. У цестод в отличие от типичных спиралей цитотипический период заканчивается 5—10-м делением дробления. Такой ускоренный эмбриогенез приводит к быстрому развитию паразитической личинки и служит приспособительным механизмом для всех паразитических форм (Иванов, 1937).

Гастрюляция у исследованных нами цестод так же, как это описано у *T. saginatus*, *H. nana* и *M. paramicrosoma* (Базитов, 1972; Базитов, Ляпкало, 1977), осуществляется по типу униполярной иммиграции. Этот тип гастрюляции широко встречается у бескишечных турбеллярий и рассматривается как более примитивный (Иванова-Казас, 1975). Характерной особенностью гастрюляции у цестод является также миграция макромеров на поверхность зародыша. У турбеллярий она, наоборот, представлена погружением макромеров внутрь зародыша. Но в некоторых случаях, как на это указывает Базитов, гастрюляция у цестод имеет сходство с турбелляриями, у которых макро- и микромеры образуют «желточную мантию» вокруг зародыша.

Ранняя детерминация макромеров обеспечивает зародыш питательными веществами и энергией. Присутствие в наружной оболочке разнообразных, сложных по морфологии и функции органоидов подтверждает важную роль макромеров в развитии эмбриона. Трофическую функцию у личиночных и ленточных форм, как показывают данные электронной микроскопии, обеспечивают покровные ткани.

Л и т е р а т у р а

- Абуладзе К. И. Основы цестодологии. Тениаты — ленточные гельминты животных и человека и вызываемые ими заболевания. М., Наука, 1964. 525 с.
- Базитов А. А. Зародышевые листки в развитии цестод. — В кн.: Проблемы паразитологии. Ч. 1. Киев, 1972, с. 63—65.
- Базитов А. А. Характеристика дробления яиц циклофилидей. — В кн.: Проблемы паразитологии. Матер. 8-й конф. паразитологов Украины. Ч. 1. Киев, Наукова Думка, 1975, с. 52—53.

- Базитов А. А., Ляпкало Э. В. Дробление и гастрюляция у *Microsomacanthus paramicrosoma* (Cyclophyllidea, Cestoda). — *Паразитология*, 1977, т. 11, вып. 2, с. 104—112.
- Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.—Л., Биомедгиз, 1937. 809 с.
- Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск, Наука, 1975. 372 с.
- Логачев Е. Д. Морфология и развитие яйцевых клеток и значение желточных ядер у цестоды *Raillietina urogalli*. — *ДАН СССР*, 1953, т. 88, вып. 1, с. 181—184.
- Логачев Е. Д. Морфология эмбрионального развития *Moniezia expansa* (Rud. 1810). — В кн.: *Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии*. Вып. 3, Алма-Ата, 1961, с. 317—321.
- Логачев Е. Д., Бовт В. Д., Богданов В. Р., Решетникова А. В. К вопросу о строении и развитии раннего эмбриона цестод-цепней. — В кн.: *Вопросы биологии*. Матер. научн. конф. биол. кафедр Кемеров. педагог. и мед. ин-тов. Кемерово, 1970, с. 8—10.
- Логачев Е. Д., Соколова Л. А. Эволюционно-генетические аспекты апомиксиса у ленточных гельминтов. — В кн.: *Второй съезд Всес. о-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова*. Вып. 1. Общая и молекулярная генетика. Вып. 1. М., 1970, с. 19—20.
- Логачев Е. Д., Соколова Л. А. О периодизации эмбриогенеза цестод циклофиллид. — В кн.: *Вопросы морфологии и физиологии*. Вып. 1. Кемерово, 1973, с. 79—81.
- Логачев Е. Д., Соколова Л. А. Некоторые вопросы раннего эмбрионального развития цестод в связи с проблемой их филогении. — В кн.: *Вопросы биологии* (Тр. НИИ биологии и биофизики, вып. 5, Томск, 1975, с. 145—152).
- Павлова Л. И. Сравнительное морфологическое и цитохимическое исследование гаметогенеза, оплодотворение и формирование яйца ленточных червей (*Diphyllobothrium latum* и *Taeniarghynchus saginatus*). — В кн.: *Матер. науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтол.* М., 1963, с. 34—36.
- Павлова Л. И. Морфологическая и цитохимическая характеристика эмбрионального развития *Taeniarghynchus saginatus* (Göeze, 1782). — В кн.: *Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. К 85-летию акад. К. И. Скрябина*. М., 1963, с. 277—281.
- Романенко Л. Н. Методика выявления хромосом трематод и нематод. — *Бюл. ВИГИС*, 1977, вып. 19, с. 75—78.
- Veneden P. J. Recherches sur le developement embryonnaire de quelques tenias. — *Arch. d. Biolog.*, 1881, vol. 2, p. 183—210.
- Bona F. V. La formazione dei guisci embrionali e la morfologia dell'unteroin *Paricterotaenia porosa* (Rud., 1810) quali elemetidi guidizio per la validita gen. *Paricterotaenia Fuhrmann*, 1932. — *Riv. di Parasitol.*, 1957, vol. 18, p. 155—184.
- Douglas L. T. The development of organ systems in Nematotaeniid cestodes III. Gametogenesis and embryonic development in *Baerietta diana* and *Distoichometra kozloffii*. — *J. Parasitol.*, 1963, vol. 49, p. 530—558.
- Janicik G. Über die Embrionalentwicklung von *Taenia serrata* Göeze. — *Zeitschr. wiss. Zool.*, 1907, vol. 87, p. 685—724.
- Moniez R. L. Memoires sur les cestodes. Premiere partie. — *Trav. Inst. Zool.*, Lille, 1881, vol. 3, N 2, p. 238.
- Ogren R. B. Development and morphology of the oncosphere *Mesocestoides corti*, a tapeworm of mamals. — *J. Parasitol.*, 1956, vol. 42, N 4, p. 417—428.
- Ogren R. E. Morphology and development of oncospheres of the cestode *Oochoristica symmetrica* Baylis, 1927. — *J. Parasitol.*, 1959, vol. 45, N 5, p. 505—520.
- Ogren R. E. Embryonic development of the tapeworm *Oochoristica symmetrica* (Cyclophyllidea; Linstowiidae). — *Proc. of Science*, 1957, vol. 31, p. 147—160.
- Ogren R. E. Embryonic development of a Dilipidid tapeworm. — *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1962, vol. 81, p. 65—72.
- Rybicka K. Morphological and cytochemical studies on the development of the Cestodes *Diorchis ransomi* Schultz, 1940. — *Acta Parasitol. Polon.*, 1961, vol. 9, p. 268—273.
- Rybicka K. Gametogenesis and embryonic development in *Dipylidium caninum*. — *Exp. parasitol.*, 1964a, vol. 15, p. 293—313.
- Rybicka K. Embryonic development of *Moniezia expansa* (Rud., 1810) (Cyclophyllidea, Anoplocephalidae). — *Acta Parasitol. Polon.*, 1964b, vol. 12, p. 327—338.
- Rybicka K. Attempt of uniform approach to the embryology of Cyclophyllidean cestodes. — *Acta Parasitol. Polon.*, 1964c, vol. 12, p. 327—338.
- Rybicka K. The emryonic envelopes in Cyclophyllidean cestodes. — *Acta Parasitol. Polon.*, 1965, vol. 13, p. 25—34.
- Rybicka K. Embryogenesis in Cestodes. — *Adv. in Parasitol.*, 1966a, vol. 4, p. 107—186.
- Rybicka K. Embryogenesis in *Hymenolepis diminuta*. Morphogenesis. — *Exp. Parasitol.*, 1966a, vol. 19, p. 366—379.
- Saint-Remy G. Le developement embryonnaire dans le genere *Anoplocephala*. Contribution a l'etude de developement des Cestodes. — *Arch. de Parasitol. Paris.*, 1900, vol. 3, p. 292—315.
- Saint-Remy G. Sur embryologie du *Taenia serrata* C. r. hebt. Séans. Acad. Sci. Paris., 1901, vol. 132, p. 43—45.
- Spätlich W. Die Furchung und Embryonalhüllenbildung des Eies Von *Diorchis*. — *Zool. Jahrb.*, 1925, vol. 47, p. 101—102.

- S w i d e r s k i Z. Embryonic development of the *Drepanidothenia lanceolata* (Bloch., 1812) (Cyclophyllidae). — Acta, Parasitol. Polon. 1966/1967, vol. 14, p. 409—418.
- S w i d e r s k i Z. Electron microscopy of embryonic envelope formation by the cestode *Cathenotaenia pusilla*. — Exp. Parasitol., 1968, vol. 19, p. 103—113.
- S w i d e r s k i Z. Electron microscopy and histochemical studies on the oncospheres of *Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870) Baer, 1956 (Cyclophyllidea, Davaineidae). — Proceed. 50th Jubilee Meet. Amer. Soc. Parasitol., November 10—14, New Orleans Louisiana, 1975, p. 495—499.

Всесоюзный институт гельминтологии
им. К. И. Скрябина, Москва;
Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

Поступила 24.06.1986

EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE CESTODES *TAENIA PISIFORMIS* AND *T. HYDATIGENA*
(CESTOIDEA, CYCLOPHYLLIDEA)

L. N. Romanenko, S. O. Movsessian

S U M M A R Y

A description of the consecutive stages of ripening of ovary cells of early fission and gastrulation of *T. pisiformis* and *T. hydatigena*, peculiar to the common type of fission of Cyclophyllidea is given. The fission has signs of double spiral fission which takes place in primitive Turbellaria. The primitiveness of early embryogenesis is reflected in early determination of macromeres, in the absence of strict regulation in the location of blastomeres, in the formation of blastula and unipolar gastrulation with the absence of morphological differentiation of ectoderm and mesenchyme.

Вклейка к ст. Л. Н. Романенко и др.

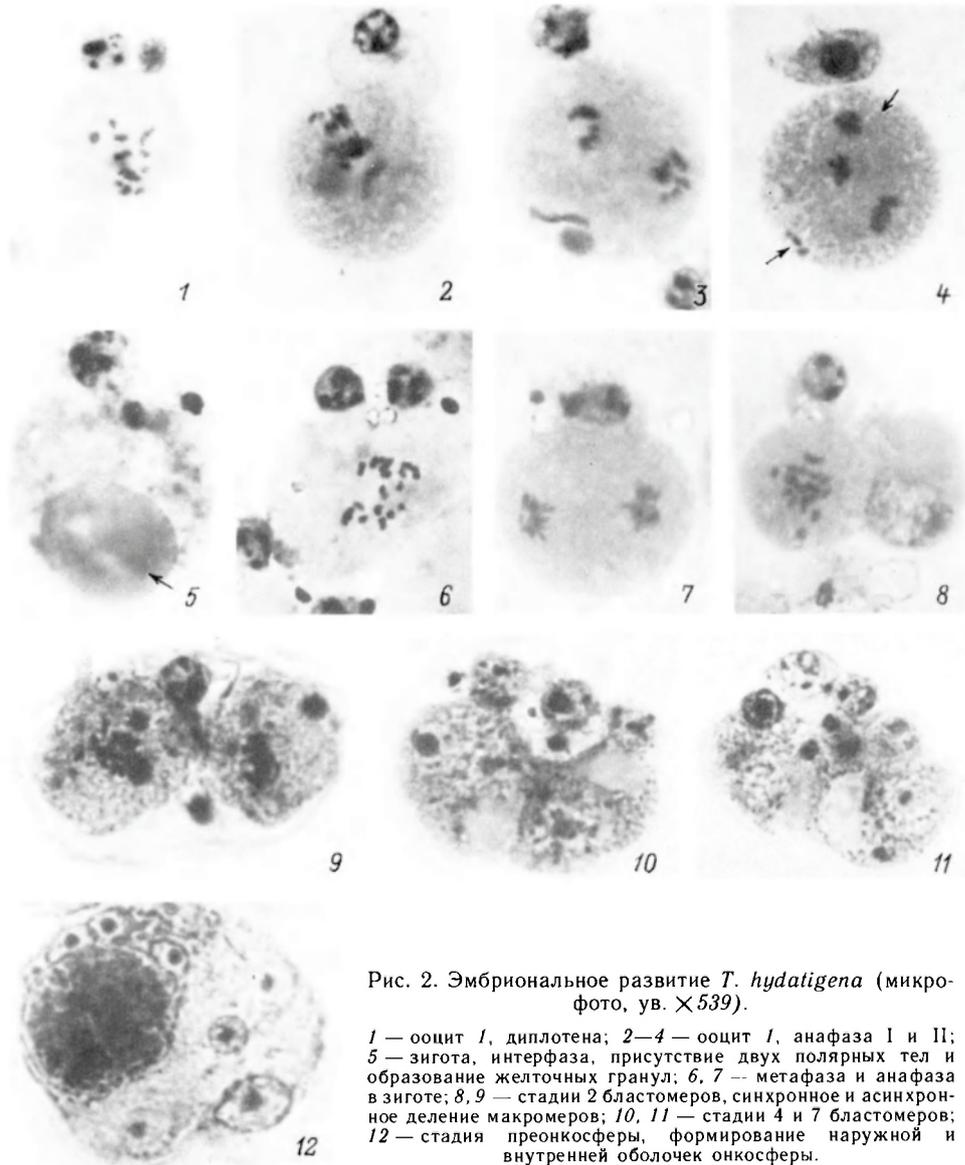


Рис. 2. Эмбриональное развитие *T. hydatigena* (микрофото, ув. $\times 539$).

1 — ооцит I, диплотена; 2—4 — ооцит I, анафаза I и II; 5 — зигота, интерфаза, присутствие двух полярных тел и образование желточных гранул; 6, 7 — метафаза и анафаза в зиготе; 8, 9 — стадии 2 бластомеров, синхронное и асинхронное деление макромеров; 10, 11 — стадии 4 и 7 бластомеров; 12 — стадия преонкосферы, формирование наружной и внутренней оболочек онкосферы.