

ЛИТЕРАТУРА

- Антонюк А. А. Сравнительно-морфологические исследования позвоночника некоторых ластоногих.— Изв. ТИПРО, 1970, 70, с. 87—95.
- Барабаш-Никифоров И. И., Мараков С. В., Николаев А. М. Калан. Морская выдра. 1968.— Л.: Наука.— 147 с.
- Виноградов Б. С. Тушканчики. Млекопитающие.— М.: Изд-во АН СССР, 1937.— 197 с.— (Фауна СССР, т. 3).
- Пилипчук О. Я. Функциональный анализ длины поясничного и крестцового отделов позвоночника некоторых млекопитающих.— Докл. АН УССР, Сер. Б., 1975, № 4, с. 940—942.
- Пилипчук О. Я. Морфология и биомеханика скелета пояснично-крестцового отдела позвоночника некоторых млекопитающих: Автореф. дис... канд. биол. наук.— Киев: 1976.— 30 с.
- Соколов И. И. Происхождение, положение в системе и основные направления эволюции в семействе кунных.— Бюл. МОИП, 1968, 73, № 6, с. 5—17.
- Соколов А. С., Соколов И. И. Некоторые особенности органов движения речной выдры и калана в связи с образом жизни.— Бюл. МОИП, 1970, 75, № 5, с. 5—17.
- Ханжин А. Ф. Мерограммы костной основы.— Тр. Кирг. с.-х. ин-та, 1953, с. 53—63.
- Bissallon A., Pierard J., Laviviere N. Le segment cervical des carnivores (Mammalia. Carnivora) adaptes i la vie aquatique.— Can. J. Zool., 1976, 54, N 4, p. 431—436.
- Hatt R. T. The vertebral column of ricochetal Rodents.— Bull. of the Amer. Mus. Nat. Hist., 1932, 58, art. 6.
- Heran J. Adaptive Merkmale an dem Skelett der Margeratige (Mustelidae).— Sborn. Narodn. Musea Praze, 1962, 28, N 5, s. 31—54.
- Hildebrand M. How animals run.— Scient. Amer., 1960, 202, N5, p. 147—158.
- Hildebrand M. Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods.— Folia biotheoret., 1966, 13, N 6, p. 9—22.
- Howell A. B. Aquatic Mammals. Baltimore, 1930.— 154 p.
- Ondrias L. Comparative osteological investigations of the front limbs European mustelidae.— Aktiv. zool., Ser. 2, 1961, 13, N 15, p. 34—45.
- Romer A. Vertebrate paleontology. Chicago, 1946.— 634 p.
- Smith J., Savage R. Some locomotory adaptation in mammals.— J. Linnean Soc. (London) (Zool.), 1954, 42, N 268, p. 603—622.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
22.IX 1977 г.

УДК 576.895.121:611—013.12

А. А. Базитов, Э. В. Ляпкало, С. С. Юхименко

СПЕРМАТОГЕНЕЗ У *AMPHILINA JAPONICA* (GOTO ET ISHII, 1936) (AMPHILINIDEA)

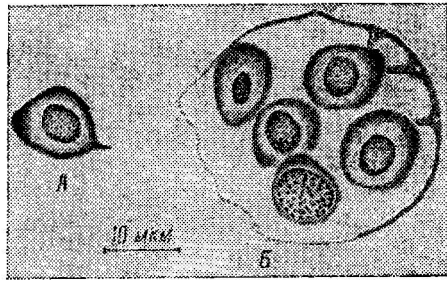
Сперматогенез амфилинид в отличие от сегментированных цестод почти неизвестен. Самые общие сведения по сперматогенезу у *Amphilina joliascea* (Rud., 1819) имеются в работе Заленского (Salensky, 1874).

Сперматогенез у *Amphilina japonica* мы изучали у червей разного возраста из полости тела калуги (*Huso dauricus*) и амурского осетра (*Acipenser schrenki*). Размеры исследованных червей указаны ниже. Материал, собранный в июле 1975 г., фиксировали в спирт-формоле и жидкости Буэна. После заливки червей или их фрагментов в парафин, серийные срезы толщиной 7; 10; 15 и 20 мкм окрашивали гематоксилин-эозином, азур-эозином по Лилли и по Фельгену реактивом Шиффа. В последнем случае препараты докрашивали иногда прочным зеленым.

Закладка семенников наблюдается у особей длиной 7—8 мм. В паренхиме, в средней части тела, рядом с закладывающейся трубчатой маткой имеются единичные первичные сперматогонии, а также неболь-

Рис. 1. Начало закладки семенников у *Amphipila japonica* (спирт-формол, азур-эозин по Лилли; об. 90, ок. 10, РА-4):

А — первичный сперматогоний; Б — юный семенник, представленный скоплением сперматогониев.



шие скопления дочерних сперматогониев, окруженных соединительнотканной оболочкой (рис. 1). Число первичных сперматогониев исчисляется десятками на последовательных срезах одной особи. Это крупные клетки диаметром $12,5-14,4 \times 9,0-12,6$ мкм, овальной или неправильной формы, нередко с коротким базофильным отростком. Ядра их ($5,4 \times 4,5$ мкм) интенсивно и гомогенно окрашиваются базофильными красителями. После окраски по Лилли вокруг ядер обнаруживается светлое перинуклеарное пространство, тогда как для периферической зоны цитоплазмы характерна высокая базофилия.

Дочерние сперматогонии в формирующихся семенниках сохраняют в основном те же характеристики, что и первичные сперматогонии. Но в отличие от последних, у них несколько ослабляется интенсивность базофилии цитоплазмы и исчезают отростки клеток. Однако сперматогонии могут быть соединены с оболочкой формирующегося семенника при помощи тяжей, идущих от оболочки к клеткам (рис. 1, Б). Эти тяжи окрашиваются эозином в слабозеленый цвет и содержат вакуоли.

В одном случае в юном семеннике была замечена начальная стадия профазы в сперматогонии. Как видно из рис. 1, Б, ядро делящегося сперматогония значительно больше ($7,2 \times 6,8$ мкм) ядер неделящихся клеток, а цитоплазма его, будучи равномерно окрашенной, не имеет светлого перинуклеарного пространства. Генетическая связь между крупными базофильными клетками, разбросанными в паренхиме в средней части тела, и сперматогониями, лежащими в юных семенниковых пузырьках, не вызывает сомнений, поскольку у амфилинид соматические клетки паренхимы мелкие и однородные.

Семенники сильно разрастаются по мере роста червя.

Длина тела, мм	7,0—8,0	32,0	50,0—60,0	80,0
Диаметр се- менников, мкм	$34,2-36,6 \times$ $\times 30,6-34,0$	$116,0-124,5 \times$ $\times 99,5-108,0$	$180,0-188,0 \times$ $\times 170,2-175,0$	$373,0-498,0 \times$ $\times 252,2-240,0$

Стадия роста червя, когда впервые появляются сперматозониды в семенниках, точно нами не установлена. Первое их появление, вероятно, приурочивается к моменту, когда неполовозрелые особи достигают в длину $2,0 \pm 0,5$ см, поскольку у особей длиной 3,2 см семенники зрелые.

В каждом зрелом семеннике можно наблюдать все стадии сперматогенеза. По периферии семенника, под его оболочкой, лежат сперматогонии (рис. 2, А). Следует сказать, что оболочка сформированных семенников как морфологически обособленная структура отсутствует, роль ее выполняют тонкие паренхимные волокна, образующие более плотное скопление вокруг семенников. У половозрелых экземпляров размеры сперматогониев ($8,0-9,0 \times 5,4-7,2$ мкм) несколько меньше размеров описанных выше первичных сперматогониев, образующих

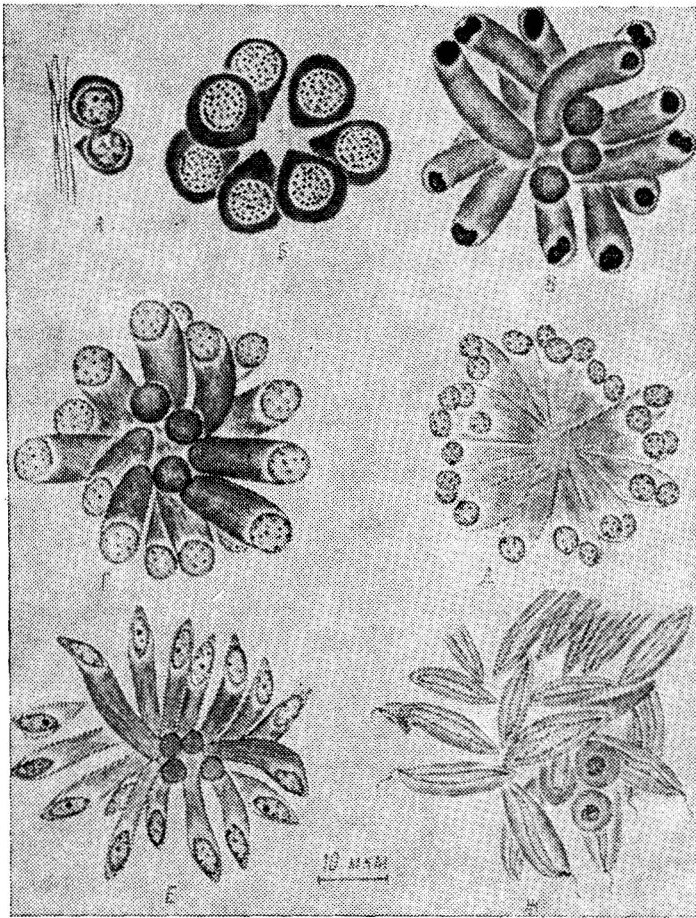


Рис. 2. Отдельные стадии сперматогенеза у *A. japonica* (спиртформол, азур-эозин по Лилли (А, Б, В), гематоксилин-эозин (Г—Ж); об. 90, ок. 10; РА-4):

А — сперматогонии, прилежащие к оболочке семенника; Б — цитофор, состоящий из первичных сперматоцитов, находящихся в профазе мейоза; В — телофаза 1-го редукционного деления; Г — интерфазные ядра вторичных сперматоцитов; Д — сперматиды; Е — начало спермиогенеза; Ж — средние этапы спермиогенеза.

закладку семенников. На окрашенных гематоксилин-эозином препаратах создается впечатление, что они как бы врастают в окружающую паренхиму, поскольку границы клеток на стороне, обращенной к паренхиме, иногда нечетливы. Базофильная цитоплазма сперматогониев окрашивается азур-эозином в сине-фиолетовые тона, в их ядрах размером $5,0 \times 4,5$ мкм видны единичные синие гранулы хроматина и реже бледно-розовое ядрышко. В одном случае в сперматогонии обнаружили раннюю стадию профазы митоза. Надо при этом заметить, что чрезвычайно редко удается наблюдать на гистологических препаратах делящиеся сперматогонии у плоских червей и у других беспозвоночных животных.

Сперматогонии, приступая к росту, несколько смещаются в сторону центра семенника и превращаются таким образом в первичные сперматоциты. 16 первичных сперматоцитов образуют сферическое (на срезе — розетковидное) скопление, называемое цитофором. Первичные сперма-

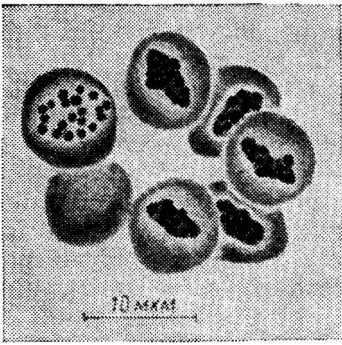


Рис. 3. Первичные сперматоциты в метафазе 1-го редукционного деления (жидкость Буэна, азур-эозин по Лилли; об. 90, ок. 15; РА-4).

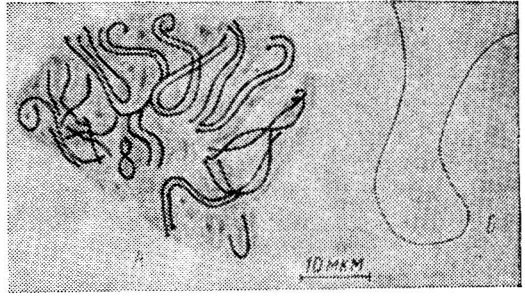


Рис. 4. Конечные этапы спермиогенеза (А) и головка сперматозоида (Б) (жидкость Буэна, реакция Фельгена; об. 90, ок. 10; РА-4).

тоциты в составе цитофора не сливаются друг с другом и не образуют, следовательно, синцитиальную структуру (рис. 2, Б). Размеры первичных сперматоцитов ($10,5—11,0 \times 9,0—10,0$ мкм) и их ядер ($6,3 \times 6,3$ мкм) значительно превышают таковые сперматогониев.

Первичные сперматоциты в составе цитофоров всегда обнаруживают признаки первого деления мейоза, причем деление клеток в цитофоре происходит синхронно. Наиболее часто наблюдаемой стадией является начало профазы мейоза, когда имеет место спирализация хромосом (рис. 2, Б). В метафазе редукционного деления в отдельных клетках удалось сосчитать число бивалентов. Как видно из рис. 3, в метафазной пластинке первого редукционного деления содержится 20 бивалентов, окрашенных азур-эозином по Лилли в синий цвет. Биваленты, будучи в состоянии максимальной спирализации, округлые, диаметр крупных из них составляет около 2,0 мкм. Любопытно, что после окраски азур-эозином хромосомы окрашиваются в разные цвета и оттенки в зависимости от стадии сперматогенеза. Так, спирализующиеся профазные хромосомы в первичных сперматоцитах темно-зеленые, телофазные ядра изумрудно-зеленые, головки сперматозоидов фиолетовые. В ходе первого деления мейоза цитоплазма первичных сперматоцитов в значительной степени теряет базофилию, гематоксилин-эозином она окрашивается в розовый цвет, азур-эозином — в фиолетовые тона.

В стадии метафазы, которая довольно часто встречалась на препаратах, иногда видно ахроматиновое веретено. Его нити чрезвычайно тонкие, так что каждая в отдельности не различима в световом микроскопе, но в своей совокупности они образуют ромбовидную фигуру, более темно окрашенную гематоксилин-эозином, чем окружающая зона цитоплазмы. Ахроматиновое веретено ориентированы либо перпендикулярно по отношению к радиусам цитофора, либо под некоторым углом. Такая ориентация веретен позволяет оставаться ядрам всех возникающих клеток на поверхности цитофора.

В телофазе 1-го деления мейоза происходит резкое вытягивание цитоплазмы в радиальном, преимущественно в центробежном направлении, так что формирующиеся дочерние клетки становятся цилиндрическими, содержащими на дистальном конце ядра (рис. 2, В). Такое поведение сперматоцитов, естественно, приводит к увеличению размеров цитофора. Если тотчас после формирования диаметр цитофора составляет $29,0 \times 27,0$ мкм, то, начиная с телофазы редукционного деления,—

38,0×36,0 мкм в среднем. Плотные телофазные ядра клеток интенсивно окрашиваются базофильными красителями и в ряде случаев показывают картину перетяжек, что является, вероятно, артефактом. В стадии телофазы, как и в стадии профазы, цитоплазма клеток остается оксифильной и гомогенной.

Интерфаза между двумя делениями мейоза короткая, о чем можно судить по отсутствию на препаратах интерфазных ядер сперматоцитов 2-го порядка. И только в одном случае удалось обнаружить цитофор с 31 вторичным интерфазным сперматоцитом (рис. 2, Г). Для последних характерно хорошо очерченные границы на всех их протяжении, ядра их грубо структурированы, без ядрышек, размером 5,4×5,4 мкм, цитоплазма оксифильная. В метафазе гранулярные хромосомы заметно мельче, чем таковые в первичных сперматоцитах. Анафаза второго эквационного деления мейоза не обнаружена.

Второе деление созревания заканчивается формированием сперматид. На удачных серийных срезах цитофоров насчитывается 64 сперматиды. Тотчас после окончания деления границы клеток в центре цитофора не видны (рис. 2, Д), но позже, в период спермиогенеза, они хорошо различимы (рис. 2, Е, Ж). Ядра сперматид структурированы, содержат либо гранулы хроматина, либо области сгущения его, преимущественно под ядерной мембраной, в некоторых из ядер после окраски азур-эозином выявляется бледно-розовое ядрышко. Цитоплазма сперматид окрашивается неоднородно: проксимальная часть клеток, обращенная к центру цитофора, продолжает окрашиваться эозином, дистальная часть, прилежащая к ядру, — гематоксилином и азуром. Таким образом, появление базофилии накануне спермиогенеза ясно указывает на дифференциальную активность генов в ядрах сперматид. Дерепрессия генов накануне спермиогенеза станет понятной, если учесть, что на этой стадии имеет место формирование специальной органеллы — хвостика сперматозоида, что предполагает синтез специфических белков.

Морфологически начало спермиогенеза выражается в изменении формы ядер сперматид, которые становятся овальными, и появлении на дистальном полюсе клеток конусовидного выпячивания цитоплазмы (рис. 2, Е), окрашивающегося в сероватые тона гематоксилин-эозином. Вытягивание ядер тотчас приводит к изменению формы клеток, которые из цилиндрических становятся веретеновидными (рис. 2, Ж). При этом теряется строго упорядоченное радиальное расположение клеток. Ядра удлиняются в центростремительном направлении и здесь имеет место формирование проксимального конца головки сперматозоида. На противоположном, дистальном полюсе клеток возникает жгутик, который берет начало от ясно различимой центриоли, окрашивающейся гематоксилин-эозином, как и ядро, в синий цвет (рис. 2, Ж). В этот период вновь исчезает базофилия цитоплазмы, что свидетельствует о репрессии ранее функционировавших генов в ядрах сперматид.

На конечных этапах спермиогенеза цитоплазма окрашивается бледно, границы клеток исчезают, нитевидные ядра часто лежат парами, образуя неправильные фигуры, реже они сворачиваются в клубок (рис. 4, А). Проксимальные и дистальные концы нитевидных ядер оканчиваются утолщениями, окрашивающимися специфически в сиреневый цвет реактивом Шиффа. Хвостики сперматозоидов, будучи очень тонкими, отчетливо не выявляются, за исключением основания.

Головка сперматозоида тонкая и чрезвычайно длинная, в пределах 70—80 мкм длиной (рис. 4, Б). В отличие от головки, хвостик имеет меньшую протяженность, приблизительная длина его 50—58 мкм.

SUMMARY

The paper deals with spermatogenesis morphology in *Amphilina japonica* on the histological and histochemical preparations. Anlarge of testides occurs due to large primary spermatogonia in individuals 0.7-0.8 cm. long. Cytophores have no syncytial structure, spermatocytes in the process of meiosis two divisions retain clearly distinct cell boundaries. In the metaphase of the meiosis first division 20 small bivalents ($2n=40$) are found in the primary spermatocytes. The diagram of spermatogenesis in the mentioned species coincides with that in the strobilized cestodes, i.e. the number of cells in the cytophores, or spermatophores, increases in the sequence 16, 32, 64.

ЛИТЕРАТУРА

Salensky W. Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der *Amphilina* G. Wagen (*Monostomum foliaceum* Rud.).— *Zeitschr. für wissensch. Zool.*, 1874, 24, S. 291—342.

Владивостокский мединститут,
Амурское отделение ТИПРО

Поступила в редакцию
12.V 1977 г.