

Лекция шестая.

Суставчатоногие, мягкотелые и оболочниковые.—Их кровеносная система.—Фагоциты этих беспозвоночных.—Селезенка моллюсков.—Воспалительная реакция.—Нормальный диapedез у асцидий.—Введение бактерий в тело асцидий и ракообразных.—Инфекционная болезнь у *Talitrus*.—Болезни дафний.—Внедрение бактерий в тело насекомых.—Эпидемии у насекомых.

Многие беспозвоночные имеют кровяные тельца в форме бесцветных клеток, циркулирующих в жидкости. Эта жидкость приводится в движение сердцем, которым они всегда снабжены. У всех суставчатоногих, моллюсков и также у оболочниковых общая полость тела соединена с сосудистой полостью. У низших представителей этих типов мы находим единственный орган кровеносной системы—сердце. (Мы оставляем в стороне некоторые группы, не имеющие даже следов сосудистой системы, как многие *Copepoda*, *Ostracoda* и др.) Это сердце имеет форму мешка или трубки, открытой на концах для выхода крови и снабженной боковыми отверстиями, через которые жидкость проникает в сердце. К этому центральному органу присоединяется прежде всего одна или несколько главных артерий, открывающихся в систему полостей, где циркулирует кровь до входа в сердце. У более развитых беспозвоночных, особенно у мягкотелых, присоединяется еще венозная система, и иногда очень развитая, как, например, у головоногих. Но всегда без исключения, даже в случае образования многочисленных сосудистых разветвлений, между артериальной и венозной системой находится сеть лакун,—остаток общей полости,—наполненных кровью.

Кровяные тельца представляют собой бесцветные клетки (за редкими исключениями) с одним, редко двумя ядрами и с протоплазмой, способной к амебовидным движениям. У многих беспозвоночных эти кровяные тела состоят из одного только рода подвижных клеток с незначительной зернистостью. У других же,

как, напр., у многих насекомых и моллюсков, есть два рода лейкоцитов: зернистые, с большим количеством крупных зерен, и гиалиновые с немногими зернами или совсем без них. Нас особенно интересует последняя категория лейкоцитов.

Лейкоциты суставчатоногих, мягкотелых и оболочниковых представляются вообще амебовидными фагоцитами: они отличаются от белых кровяных шариков позвоночных присутствием одного круглого или овального, не лопастного ядра. У интересующих нас беспозвоночных совсем нет многоядерных лейкоцитов точно так же, как нет у них вполне замкнутой сосудистой капиллярной системы. Лейкоциты трех вышеозначенных типов беспозвоночных обнаруживают ясные фагоцитарные свойства. В 1862 году, именно у одного из представителей этих беспозвоночных, было сделано в первый раз открытие свойства лейкоцитов захватывать посторонние тела. Впрыскивая индиго в моллюска *Thethys*, Геккель¹⁾ наблюдал, что зерна этой краски находились внутри кровяных телец. Опыты с некоторыми другими родами животных доказали, что этот факт имеет общее значение, что и было подтверждено впоследствии несколькими наблюдателями. Вследствие этого удивительно, что Грисбах²⁾ высказал недавно сомнение по поводу фагоцитоза белых кровяных шариков безголовых моллюсков. Грисбаху не удалось констатировать захватывание лейкоцитами впрыснутого порошка, и поэтому он думает, что при нормальных условиях фагоцитоза у безголовых моллюсков не происходит. Весьма вероятно, что неудовлетворительные результаты у этого автора получились вследствие слишком сильного разбавления порошка водой, что должно было вызвать разбухание лейкоцитов. Производя более тщательно опыты, можно легко доказать, что лейкоциты моллюсков, как и многих других животных, жадно захватывают твердые тела, с которыми они приходят в соприкосновение. Особенно удобно производить эти опыты с прозрачными моллюсками, как *Phylliroë*, которую в живом состоянии можно наблюдать под микроскопом.

У некоторых гастеропод существует, кроме елых кровяных шариков, еще одна особая форма фагоцитов, составляющих у этих беспозвоночных род селезенки. Это важное открытие было недавно сделано Ковалевским³⁾. Он доказал, что твердые тела, впрыснутые в кровь *Pleurobranchia* и некоторых других родов (*Philine*,

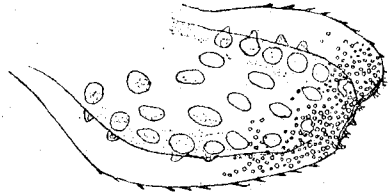
1) Die Radiolarien. 1862, стр. 104.

2) Archiv für microsk. Anatomie, т. XXXVII, стр. 86.

3) Отчет Общества естествоиспытателей Новороссийского края, т. XV, 1890.

(Casteropteron, Doris), скопляются в особом органе, открытом Лакказом-Дютье и описанном им под именем „неопределенной железы“. Клетки этой селезенки захватывают и переваривают большое количество посторонних тел (кровяные шарики, желточные зерна, молочные тельца), как это было вполне установлено Ковалевским.

Фагоциты, столь распространенные у вышеназванных беспозвоночных, реагируют против всяких повреждений, искусственных или случайных. Очень часто можно встретить прозрачных ракообразных, например, дафний или бранхируса, у которых стенки тела имеют бурые пятна, происходящие от укушения других особей. Под этими царапинами находят обыкновенно скопление лейкоцитов, остающихся в поврежденном месте до полного заживления раны¹⁾. Производя у подобных животных осторожно слабое повреждение, можно видеть под микроскопом, как лейкоциты направляются к поврежденному месту, где и фиксируются. Очень удобным объектом для такого рода опытов могут служить хвостовые придатки *Argulus*; искусственное повреждение вызывает у них быстрое скопление лейкоцитов (фиг. 38).



Фиг. 38. Хвостовой придаток *Argulus* в состоянии воспаления.

Довольно объемистые посторонние тела (например, всякого рода занозы) могут быть введены в личинок разных жуков (майский жук, *Oryctes* и др.), моллюсков, как, например, *Thethys* или *Phylliroë* и асцидий²⁾. Во всех этих случаях большое количество лейкоцитов собирается вокруг постороннего тела, захватывая введенные маленькие зерна (например, кармин, которым была натерта заноза).

Итак, постоянно происходит фагоцитная реакция, проявляющаяся то в форме инфильтрации лейкоцитов вокруг постороннего тела, то в образовании капсулы, состоящей из массы лейкоцитов. Эта экссудативная и воспалительная реакция, часто сопровождающаяся образованием гигантских клеток, не имеет никакого отно-

¹⁾ Очень быстрое возрождение эпидермиса у суставчатоподобных способствует быстрому заживлению их ран.

²⁾ См. *Arbeiten des zool. Inst. zu Wien*, 1883, т. V, стр. 153.

нения к диапедезу по той простой причине, что членистоногие и моллюски имеют не вполне замкнутую сосудистую систему, но соединенную с общей полостью тела.

Есть только один пример диапедеза у беспозвоночных, и этот случай так интересен, что заслуживает особого внимания. Асцидии покрыты очень толстой оболочкой, расположенной вне эпидермиса. Эта оболочка состоит из целлюлозного вещества и включает большое количество амебовидных клеток, снабженных подвижными придатками. Так как этот слой со своими клетками находится вне эпидермиса, то смотрелъ на него, как на кожное выделение, заключающее клетки эктодермического происхождения. Последние исследования Ковалевского¹⁾ доказали, что эта теория не имеет никакого основания, и что в действительности клетки оболочки асцидий—не что иное, как лейкоциты, прошедшие сквозь эпидермис животного. Эти клетки мезодермического происхождения—очень деятельные фагоциты, способные захватывать всякого рода твердые тела и в том числе атрофирующиеся органы. Введение заноз в оболочку асцидий вызывает скопление этих фагоцитов, производящих таким образом род инфильтрации оболочки.

Мы видели здесь пример того, что диапедез через эпидермис совершается вполне нормальным образом и совершенно независимо от воспаления. Это последнее происходит с помощью тех же фагоцитов, собирающихся вокруг посторонних тел.

Любарш²⁾ подтвердил, что подвижные клетки оболочки асцидии собираются массами вокруг посторонних тел, введенных через укол. Он был менее счастлив в своих опытах с сибиреязвенными бактериями, привитыми в организм различных асцидий.

Только часть бактерий, введенных в оболочку, была захвачена; другие же, оставаясь вне фагоцитов, представляли явные признаки перерождения. Любарш не исследовал прямого влияния жидких частей оболочки на бактерий, вследствие чего его опыты, к тому же немногочисленные, не позволяют сделать никакого решительного заключения. Объясняя их себе, не надо забывать, что они были произведены в марте, когда низкая температура могла

1) Отчет Общества петербургских естествоиспытателей, ноябрь 1890.

2) Untersuchungen über die Ursachen der angeborenen und erworbenen Immunität. Berlin, 1891, стр. 75.

иметь вредное влияние на лейкоцитов. Кроме того, оболочка асцидий должна вообще представлять мало благоприятную среду для развития бактерий и для произведения ими токсинов¹⁾.

Любарш²⁾ сделал также несколько аналогичных опытов с „морскими ракообразными“ и не получил лучших результатов. Эти опыты были описаны так поверхностно, что критика их невозможна. А между тем существует много фактов, доказывающих самым очевидным образом фагоцитные свойства лейкоцитов различных ракообразных.

Герману и Каню³⁾ удалось ввести паразитного гриба (близкого к *Oidium*) в полость тела *Talitrus* и производить почти всегда смертельную болезнь этих ракообразных. Развитие паразита вызывает со стороны организма реакцию, которая проявляется ясно выраженным фагоцитозом лейкоцитов. „На 7-й день, — говорят вышеназванные авторы, — кровь, до тех пор прозрачная, становится мутной. Муть увеличивается в продолжение 8-го и 9-го дня по мере размножения паразитов. В продолжение этого периода замечается особенно деятельный фагоцитоз: при рассматривании с сильным увеличением крови, фиксированной осмиевой кислотой и покрашенной пикрокармином, видны микроорганизмы, заключенные в различном количестве (от 1—20 и более) в кровяных шариках. Они претерпевают внутри протоплазмы последовательные фазы внутриклеточного пищеварения; они становятся там более бледными, теряют блеск и увеличиваются в объеме вследствие, главным образом, разбухания их оболочки. Наконец, место, занимаемое ими, обозначается только бесцветной вакуолей, сохраняющей в продолжение некоторого времени продолговатую форму паразита“. Фагоцитные функции, помимо кровяных шариков, исполняются так же периартериальными клетками, которые однакоже не в состоянии переваривать грибов. Последние таким образом побеждают и убивают *Talitrus*.

На представителях того же рода амфиподов паразитируют светящиеся бактерии, что было открыто Жюаром и Биллье⁴⁾.

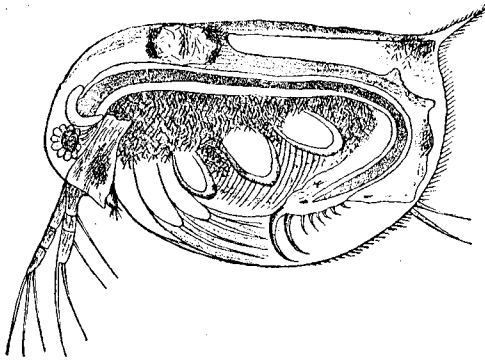
1) Я должен здесь напомнить, что у сложных асцидий, как *Bothryllus*, фагоциты оболочки очень часто бывают наполнены различными бактериями. Это бывает у только что пойманных в море животных.

2) Untersuchungen über die Ursachen der angeborenen und erworbenen Immunität. Berlin, 1891, стр. 77.

3) Comptes rendus de la Société de Biologie. 1891, стр. 646.

4) Comptes rendus de la Soc. de Biologie. 1889, стр. 593.

Многие из ракообразных подвержены различным заразным болезням, изучение которых представляет большой интерес с патологической точки зрения вообще и ввиду разрешения задачи воспаления в частности.



Фиг. 39. Дафния, наводненная моноспорами.

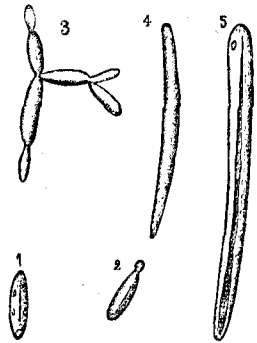
Особенно удобны для подобного изучения дафнии по прозрачности и по малым размерам их тела, а также вследствие их частых и разнообразных болезней. У них встречаются болезни, производимые бактериями, спорозоями и сапролегниями. Но самая интересная инфекционная болезнь произойдет од-

ним грибом, размножающимся почкованием (род дрожжей, описанных под именем *Monospora bicuspidata*¹⁾). Этот гриб нападает на *Daphnia magna* и находится в изобилии в Париже (бассейн рептилий в Jardin des plantes) и его окрестностях.

Среди многочисленных индивидуумов этих ракообразных встречаются экземплярчики с беловатым молочным оттенком. Под микроскопом их общая полость представляется наполненной почти сплошь маленькими телами в форме тонких иголок (фиг. 39), прикрепленных к стенкам сердца или плавающих в полости. Более внимательное изучение тотчас показывает, что это — очень тонкие споры, лежащие внутри оболочки (фиг. 40, 5).

Рядом с вполне образовавшимися спорами заметны удлиненные клетки и овальные конидии, размножающиеся, подобно дрожжам, почкованием (фиг. 40, 1—4).

Дафния, наводненная массой этих грибов, всегда в конце концов погибает, при чем ее труп бывает пере-

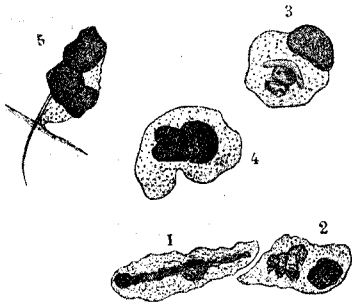


Фиг. 40. Различные стадии моноспоры.

1—молодая конидия; 2, 3—почкующиеся конидии; 4—удлиненная конидия; 5—спора.

¹⁾ Virchow, Archiv, XCXVI, p. 177.

полнен зрелыми спорами. Другие дафнии, питаясь различного рода остатками, находящимися в глубине вод, проглатывают игловидные споры и таким образом заражаются через пищеварительные органы. Во внутренностях дафнии спора освобождается от своей оболочки, прокалывает их и проникает отчасти или вполне в общую полость



Фиг. 41. Споры моноспоры окруженные лейкоцитами дафнии.

тела ракообразного. Но, едва попав наружу кишечной стенки, спора подвергается нападению со стороны лейкоцитов, принесенных кровяным потоком. Эти клетки укрепляются на споре, обволакивают ее (часто сливаясь в плазмодии) и подвергают



Фиг. 42. Удлиненная концидия моноспоры, окруженная двумя лейкоцитами.

ее целому ряду замечательных превращений. Спора, захваченная лейкоцитами, теряет прежде всего правильность своих контуров, становится угловатой и превращается в конце концов в кучу буроватых зерен (фиг. 41, 1—4), в которых нельзя было бы отличить перерожденную спору, если бы не знать их происхождения. Доказательством того, что это перерождение происходит действительно под влиянием фагоцитов, могут служить споры, половина которых уже окружена лейкоцитами, тогда как другая половина или еще находится в кишечной стенке, или выходит наружу из кожи животного. В подобных случаях превращению подвергается только часть, окруженная фагоцитами, другая же, вне фагоцитного влияния, остается вполне неизменной (фиг. 42).

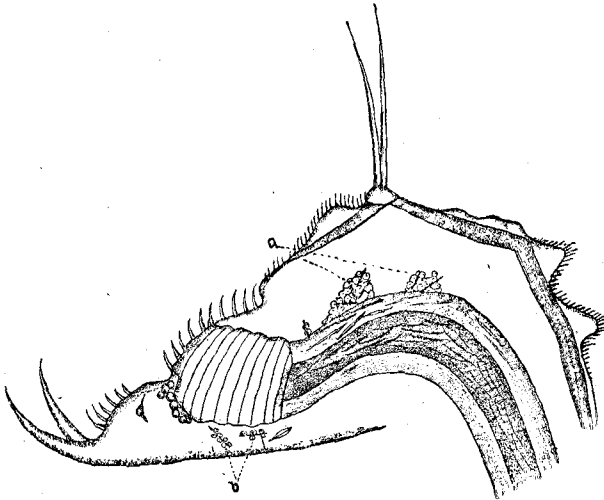
Когда большое количество спор проникает сразу в общую полость тела дафнии, то образуется скопление лейкоцитов, напоминающее клеточную инфильтрацию или экссудат (фиг. 43, а). Мы видим здесь вполне тождественное явление с тем, которое происходит вследствие описанных повреждений.

Фагоцитная деятельность лейкоцитов, так резко выраженная и которую так легко изучать на прозрачных дафниях, разрушает споры патогенного микроба, мешает развитию паразита, защищая таким образом зараженный организм.

Мне случалось не раз выделять зараженных дафний и сохранять их вполне здоровыми, благодаря разрушению спор фагоци-

тами. Если, наоборот, число проглоченных спор постоянно увеличивается или если по какой-нибудь другой причине фагоцитная защита становится недостаточной, споры начинают прорастать, образуя почкующиеся конидии. Хотя эти вегетативные стадии тоже преследуются лейкоцитами, однако дафния становится неизбежно добычей паразитов и погибает по прошествии нескольких дней. Это происходит от того, что конидии размножаются слишком быстро и выделяют какое-то ядовитое вещество, растворяющее лейкоцитов. В конце болезни в полости тела дафний циркулируют только конидии, фагоциты же вполне исчезли.

Совершенно неоспоримо, что вся история этой болезни дафний



Фиг. 43. Задняя часть дафнии.

a—споры моноспоры, окруженные скоплением лейкоцитов.

сводится к борьбе двух элементов: клеток паразита и фагоцитов.

Несмотря на поразительную деятельность первых, дафнии, защищаемые своими фагоцитами, одерживают в большинстве случаев победу. Вот почему в бассейне или в аквариуме, где часто свирепствует болезнь моноспорога, количество дафний остается все-таки громадным. Несмотря на ежедневное умирание многих особей, большинство дафний хорошо противостоит этой болезни и пополняет таким образом число умерших.

Гораздо большие размеры принимают болезни, причиненные паразитами, в случаях отсутствия фагоцитов. Примером могут служить сапролегнии. Споры этих грибов прорастают на наружной поверхности дафний или других ракообразных (напр., бронхипуса)

и пускают нити своего мицелия в тело этих животных. Часто эти нити пользуются маленькими трещинами и отверстиями, произведенными различными причинами (раны или маленькие каналцы, проделанные спорами monospora). Проникнув в полость тела ракообразных, сапролегния продолжает свое развитие в этой среде, наполненной кровью, не встречая в этом никаких препятствий. Лейкоциты проявляют полную индифферентность по отношению к развивающемуся мицелию.

Этот последний в конце концов их растворяет, и ведет за собою верную смерть зараженного животного. При эпидемии сапролегний в аквариуме погибают все находящиеся в нем дафнии и брахипусы ¹⁾.

Многие другие болезни дафний, как, например, причиняемые *Pasteuria ramosa*²⁾ или *Spirobacillus Cienkowski*³⁾, а также болезни, производимые спорозоями (пегрина и друг.), встречают очень слабое сопротивление со стороны фагоцитов, что естественно ведет к смерти животного.

Слабая фагоцитная защита, поражающая нас у ракообразных, вероятно, находится в зависимости от толщины кутикулярных стенок, одевающих не только наружную поверхность этих животных, но также и их пищеварительный канал. Эта хитинная кутикула очень тверда и не пропускает большинства микробов. Мы видим, что многие маленькие ракообразные, снабженные очень твердой оболочкой, как некоторые *Copepoda*, могут совершенно обходиться без фагоцитов и вовсе не имеют кровяных шариков.

Насекомые вполне сходны с ракообразными в отношении воспаления и сопротивляемости разным микробам. Всевозможные повреждения возбуждают и у них скопление фагоцитов, в чем можно легко убедиться, прижигая концы хвостовых придатков у личинок эфемерид и других.

Бальбиани ⁴⁾ сделал очень интересное исследование о бактериях, введенных в тело различных насекомых и пауков. Он нашел, что многие сапрофитные бактерии патогенны и даже смертельны для многих суставчатоногих. Насекомые, богатые лейкоцитами, как некоторые прямокрылые, особенно сверчки, отлично

¹⁾ Брахипусы и *Artemia* подвержены болезни, производимой monospora. Патологические явления в подобных случаях должны быть еще изучены.

²⁾ *Annales de l'Inst. Pasteur.* 1888, стр. 165.

³⁾ *Ibid.* 1889, стр. 265.

⁴⁾ *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, т. СIII, стр. 952.

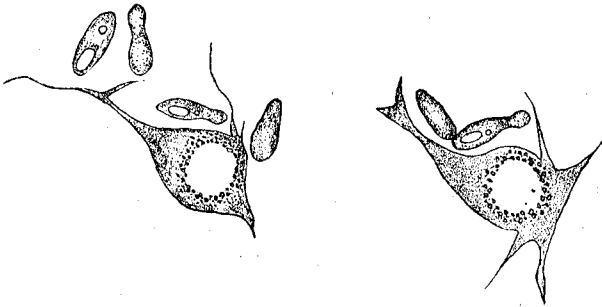
сопротивляются вхождению бацилл. Другие же отряды насекомых, отличающиеся бедностью крови и лейкоцитов (чешуйчатокрылые, двукрылые и перепончатокрылые), очень подвержены инфекции сапрофитов. „Соппротивление насекомых первой категории должно быть приписано действию на бацилл двух элементов организма: с одной стороны, кровяные шарики захватывают с помощью псевдоподий плавающих в крови бацилл; внутри кровяных шариков бациллы быстро разрушаются. С другой стороны, на бацилл действуют элементы перикардиальной ткани, состоящие из больших многоядерных клеток. Эти последние окружают сердце или спинной сосуд в виде пластинок или более или менее развитых клеточных шнуров, смотря по типу животного. Перикардиальная ткань имеет способность удерживать бацилл, гонимых кровью, и захватывать их внутрь составляющих ее клеток, где они и разрушаются, как в кровяных тельцах“ (стр. 953).

Насекомые очень редко бывают подвержены эпидемиям бактериального происхождения, хотя они и чувствительны к инфекциям, производимым очень распространенными и с виду совсем безвредными бактериями. Причина заключается, вероятно, в том, что бактерии не могут проникнуть сквозь твердые кутикулярные стенки, одевающие кожу, кишечный канал и трахеи насекомых. Кроме *flacherie*—болезни шелковичного червя, открытой Пастером и поражающей кишечный канал, существуют у личинок насекомых и некоторые другие болезни, причиняемые бактериями. Так, личинка *Anisoplia austriaca*, в южной России, заражается бациллой, очень напоминающей по своей удлиненной форме бациллу сибирской язвы. При начале заболевания зараженные личинки ничем не отличаются от нормальных и только после полного заражения крови они проявляют признаки болезни, за которыми скоро следует смерть.

Гораздо чаще встречаются болезни, вызываемые грибами или спорозоями, т.-е. паразитами, лучше бактерий приспособленными к проникновению через хитиновые выделения насекомых. Сила прорастания грибов дает им средство проникать через кутикулярные стенки; спорозои же имеют подвижную амебовидную стадию, допускающую их в наиболее защищенные места.

Конидии грибов при размножении в крови насекомых встречаются иногда некоторое сопротивление со стороны фагоцитов. Это можно заключить из наблюдения Де-Бари над конидиями *Sordiceps militaris*, захваченного лейкоцитами гусениц. Но в

большинстве случаев нити мицелия и конидии развиваются беспрепятственно в крови. Это особенно приложимо к *Isaria destructor*, заражающей *Cleonus punctiventris* в состоянии личинки, куколки или жука. Зеленая овальная спора паразита прорастает на поверхности организма, выпуская маленькую нить. Эта последняя с трудом протыкает кутикулу, которая буреет вокруг укола, сделанного паразитом. Преодолевши препятствие, нить проникает в общую полость, омываемую кровью, и беспрепятственно размножается там. Лейкоциты приближаются иногда к нити или к конидиям, оторванным от этой последней, но не захватывают паразитов (фиг. 44, 45). Таким образом, паразиты заражают все животное и превращают его в твердую массу, столь

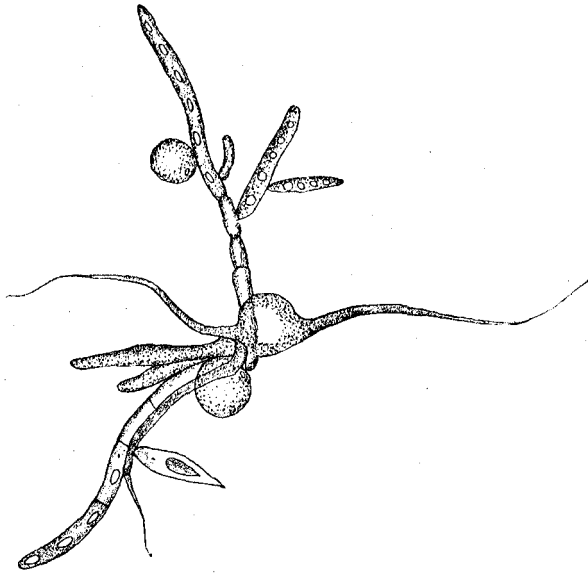


Фиг. 44. Лейкоцит *Cleonus*'а, взятый в двух различных фазах своего движения. Рядом—непоглощенные конидии *Isaria*.

характерную для трупов насекомых, умерших от различного рода „мюскардин“. Эти эпидемии производят часто громадные опустошения среди насекомых. Припомним потери, причиненные когда-то мюскардиной шелковичного червя. Эпидемия, производимая *Isaria destructor*, захватывает некоторые виды жуков, а именно *Cleonus punctiventris*. Часто больше половины этих насекомых, столь вредных для свекловицы, погибает от этих паразитов. Владетели свекловичных плантаций юго-западной России по смертности, причиняемой среди *Cleonus* „зеленой мюскардиной“, делают расчет о количестве семян, нужных для посева. Они пришли к убеждению, что без естественной помощи *Isaria destructor* разведение свекловицы в вышеназванной местности было бы невозможно.

Болезни насекомых, причиняемые спорозоями, особенно пеприна шелковичного червя, еще не были изучены с точки зрения

сравнительной патологии воспаления. Знают ¹⁾, что болезнь эта производится микроспоридией и что ее амебовидное состояние позволяет ей проникнуть во внутренность различных клеток, как напр., в молодые яйцевые клетки; но не исследовали еще вопроса о том, вступает ли паразит в борьбу с фагоцитами. У дафний, точно так же подверженных нападению микроспоридий, сопротивление лейкоцитов очень слабо и проявляется только по отношению к спорам. Амебовидная стадия развивается в самом близ-



Фиг. 45. Свободные конидии *Isaria* в самом близком соседстве с лейкоцитами *Cleonus*.

ком соседстве с лейкоцитами, и эти последние не принимают никакого участия в ходе развития болезни. Микроспоридии, свободно развивающиеся в общей полости тела дафнии, переполняют в конце концов все животное, совсем не разрушая лейкоцитов. Последние циркулируют в крови и временно укрепляются на поверхности паразита, как на каком-нибудь совершенно безвредном теле.

Резюмируя эту главу о явлениях реакции беспозвоночных, снабженных амебовидными и фагоцитными кровяными шариками,

¹⁾ См. особенно Бальбиани, *Leçons sur les sporozoaires*. 1884, стр. 150 и след.

мы должны будем заключить, что все они имеют способность производить скопление фагоцитов вокруг поврежденного места. Воспалительная реакция происходит вследствие всякого рода повреждений (прижигание, введение заноз, укусы и т. д.). Она проявляется также в различных инфекциях, как, напр., у дафний, зараженных *Tryppanosoma*. В случаях распространенного воспалительного фагоцитоза лейкоциты разносятся кровяным потоком и, благодаря своей чувствительности, фиксируются в месте повреждения. Полостное кровообращение облегчает приток лейкоцитов и делает бесполезным специальное приспособление для прохода этих клеток, как мы это видели у позвоночных.

Но часто лейкоциты имеют отрицательную чувствительность, что очень благоприятствует доступу разного рода паразитов. В подобных случаях главным образом хитиновые выделения, покрывающие животное, защищают его от вторжения паразитов. Мы встречаем у членистоногих средство защиты, подобное виденному нами у нематод и у растений, но только представители этого типа беспозвоночных очень редко лишены фагоцитов; в большинстве случаев членистоногие представляют уже более или менее развитую систему фагоцитарной защиты.