

Г. СТРЕЛИН

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД РАЗВИТИЕМ
МОЛЛЮСКОВ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ГРАДИЕНТАХ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 9 VII 1939)

В пользу представления о физиологических градиентах как о донервных связях организмов говорит ряд исследований Чайльда (Child, С. М., 1929), выяснявшего соотношения доминирования и субординации между частями организмов. Локализация нервной системы в организме позвоночных и беспозвоночных и распространение явления физиологических градиентов в животном царстве косвенно также подтверждает представление о значении градиентов, как элементарных интегрирующих организм систем.

Исходя из этого представления о градиентах, можно было ожидать, что, в противоположность животным с регуляционным типом развития, у которых рядом авторов было установлено наличие осевых градиентов на ранних стадиях эмбрионального развития, у животных с мозаичным развитием, до сих пор мало изученным в отношении градиентов (Чайльд, 1929), удастся обнаружить физиологическую мозаичность.

С одной стороны это может быть связано с приобретением определенной специфичности различными зачатками, детерминированными уже на ранних стадиях развития, и с другой стороны, с относительной независимостью развития этих зачатков. Можно было предположить, таким образом, что при мозаичном развитии осевые градиенты не будут обнаруживаться.

В этом плане мною было проведено исследование над развитием моллюсков, принадлежащих к классам *Amphineura* (*Chiton marginatus* Pennat), *Lamellibranchia* (*Loripes lacteus* L., *Syndesmia ovata* Phil., *Teredo navalis* L., *Ostrea taurica* Krum., *Anodonta anatina* L., (и *Castropoda* (*Cerithium ponticum* Mil., *Nassa reticulata* L., *Limnaea stagnalis* L., *Physa fontinalis* L., *Planorbis corneus* L.), тремя методами, применявшимися и в работах Чайльда.

Физиологическая неоднородность зародышей выявлялась, во-первых, в дифференциальном разрушении различных частей под влиянием повреждающих факторов (бриллиант-резиль-блау, этиловый спирт, KCN и некоторые другие); во-вторых, в дифференциальном подавлении развития частей зародышей в опытах с относительно слабыми или кратковременными воздействиями повреждающих агентов; в третьих, было проведено исследование дифференциальной способности различных частей зародышей редуцировать окислительно-восстановительные индикаторы при витальной

окраске, в условиях удушья. Опыты проводились с зародышами на различных стадиях развития, начиная со стадии оплодотворенной яйцевой клетки.

В результате опытов, проведенных с агентами, относительно быстро приводящими к разрушению клеток и тканей зародыша, выяснилось, что одни части зародышей быстрее подвергаются разрушению, чем другие, причем в некоторых случаях (*Anodonta*) различие в чувствительности частей зародышей настолько велико, что при удалении действующего агента разрушенной оказывается лишь определенная часть зародыша, остальная же часть остается живой и продолжает развитие.

Этим методом удалось установить, что у всех моллюсков, эмбриональное развитие которых приводит к образованию трохофорной личинки (*Chiton*, *Loripes*, *Syndesmia*, *Teredo*, *Ostrea*, *Cerithium*), относительно высокой чувствительностью на этой стадии развития обладает претрохальная область личинки, распадающаяся первой; посттрохальная часть распадается лишь позже. То же распределение более и менее чувствительных областей обнаруживается уже в яйцевых клетках этих форм. В пределах каждой зоны как более чувствительной, так и менее чувствительной обнаруживается уже в яйцевых клетках этих форм. В пределах каждой зоны как более чувствительной, так и менее чувствительной обнаружить последовательность в разрушении, связанной с главной осью зародыша, не удастся. Анимальная часть зародыша выступает, таким образом, как отдельный зачаток, отличающийся относительно высоким уровнем чувствительности. Посттрохальная область также представляется однородной в отношении чувствительности.

У форм с редуцированной трохофорой (*Anodonta*, *Limnaea*, *Physa*, *Planorbis*, *Nassa*) анимальная часть яйца, так же как и зародышей на более поздних стадиях развития, не обнаруживает повышенной чувствительности.

У всех исследованных форм в течение развития, таким образом, не обнаруживается анимально-вегетативных, осевых градиентов чувствительности.

С специфичной дифференцировкой отдельных зачатков можно связать также наблюдающуюся у всех исследованных форм особенно высокую устойчивость к влиянию повреждающих агентов клеток прототроха, несущих мерцательные реснички. У *Limnaea* удается показать, что относительно устойчивыми оказываются уже трохообласты, начиная с момента их выделения, т. е. на стадии 16 бластомер.

Вегетативная область яйцевой клетки и макромеры в начале дробления обнаруживают относительно высокую чувствительность у всех изучавшихся *Gastropoda* (*Nassa*, *Cerithium*, *Limnaea*, *Physa*, *Planorbis*) и только у *Nassa* эта чувствительность вегетативного полюса выражена в том, что полярная лопасть разрушается ранее других частей зародыша, на более поздних стадиях развития при дроблении макромеры квадранта *D* оказываются чувствительней макромеров других квадрантов. Высокая чувствительность, обнаруженная у *Gastropoda*, связана, повидимому, с особой дифференцировкой энтодермального зачатка.

У *Anodonta*, у которой исследовалась дифференциальная чувствительность, и у ооцитов на этой стадии развития половой клетки обнаруживается преобладающая чувствительность вегетативного полюса. Позже, при дроблении, особенно элективной и высокой чувствительностью обладают бластомер *D* и еще позже 2 *d*, являющийся зачатком раковинной железы и мерцательного поля.

При известных условиях дифференциально поврежденные личинки продолжают, как было упомянуто выше, развитие, причем в яйцевой оболочке на более поздних стадиях развития обнаруживаются дефектные

глохидии, лишенные раковины и мерцательного поля; одновременно с этим в яйцевой оболочке находится полуразрушенная, мертвая клетка—бластомер 2 *d*, изолировавшийся при повреждении в начале дробления.

Методом дифференциального подавления развития при слабых и кратковременных воздействиях повреждающих агентов удается в некоторых случаях показать ту же физиологическую мозаичность зародышей. Зародыши *Chiton* в неоптимальных условиях (вода Каспийского моря) превращаются в уродливые трохофорные личинки, у которых претрохальная область оказывается сильно недоразвитой и глаза поэтому относительно сближенными. У *Nassa* под влиянием 2.5—5% алкоголя при кратковременном воздействии в яйцевой клетке подавляется образование полярной лопасти, в связи с чем получающиеся при дроблении макромеры *D* не отличаются, как при нормальном развитии, более крупными размерами. В начальных стадиях дробления у *Nassa* избирательно подавляется сегментация более чувствительной вегетативной области, в связи с чем дробление происходит атипично и напоминает дискондальное.

Слабые воздействия избирательно подавляют деление относительно более чувствительного бластомера 2 *d* у *Anodonta*.

Результаты этих опытов вполне согласуются с теми, которые были получены в опытах с ядами в быстро разрушающих клетки и ткани концентрациях.

Опыты с редукцией окислительно-восстановительных индикаторов, как и опыты, в которых изучалась дифференциальная чувствительность зародышей, показали, что при развитии моллюсков не удается обнаружить осевых физиологических градиентов. В различных частях витально окрашенных зародышей краска редуцируется с различной скоростью, причем способность быстро редуцировать краску (бриллиант-крезил-блау и янус-грюн) далеко не всегда совпадает с высокой чувствительностью данной части зародыша. Таким образом, между уровнем чувствительности к влиянию ядов и скоростью редукции однозначной зависимости не наблюдается. Это обстоятельство, противоречащее общему представлению Чайльда, находит, повидимому, объяснение в специфической дифференцировке отдельных зачатков у мозаичных яиц, однако можно дать и другое объяснение наблюдающимся фактам (Стрелин, 1938).

В общем, распределение областей, быстро и относительно медленно редуцирующих краски, у различных форм моллюсков представляет пеструю картину. Положительным моментом в результатах исследований с редукцией индикаторов является мозаичность в скорости редукции красок, наблюдающаяся почти у всех изучавшихся форм уже на ранних стадиях развития.

Анимальная область яйца и трохофоры только у *Chiton* обладает способностью относительно быстро редуцировать краски, однако и в этом случае градиент редукции, как постепенное падение способности редуцировать краску по оси зародыша, отсутствует. У *Loripes*, *Ostrea* и *Cerithium* вегетативная область обладает способностью быстрее редуцировать краску, чем анимальная в начале развития, подобно тому, как это было описано Рисом и Герш (E. Ries u. M., Gersch, 1936), у *Aplysia*, у *Nassa* макромеры квадранта *D*, так же как и бластомеры *D* и 2 *d* у *Anodonta*, обладающие высокой избирательной чувствительностью к влиянию ядов, медленнее других частей редуцируют индикаторы. На стадиях дробления у *Limnaea* и *Planorbis* вовсе не обнаруживается дифференциальности в редукции краски.

Совокупность всех данных, полученных тремя различными методами исследования, позволяет установить отчетливое различие между животными с регуляционным и мозаичным типами развития. При мозаичном

развитии на стадиях эмбриогенеза не обнаруживается осевых градиентов. Напротив, в физиологическом отношении зародыши представляют собой в определенном смысле мозаику, объясняющуюся ранней детерминацией и специфической дифференцировкой различных эмбриональных зачатков.

Отсутствие осевых градиентов при развитии мозаичных яиц косвенно подтверждает значение градиентов, как интегрирующих организм систем.

Кафедра гистологии и эмбриологии Военно-медицинской
академии РККА им. С. М. Кирова

Поступило
14 VII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ E. Ries u. M. Gersch, Publ. staz. Zool. Napoli, v. 15 (1936). ² Стрелин, Арх. Анат., Гистол. и Эмбриол., XIX (1938). ³ C. M. Child, Journ. Morph., v. 30 (1917). ⁴ C. M. Child, Arch. f. Entw. mech. Roux, Bd. 117 (1929).