

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Т. И. ПРИВОЛЬНЕВ

**О ДВУХ ТИПАХ ДЫХАНИЯ ПРИ ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 26 XI 1939)

Специфическое действие цианида на ход окислительных процессов в клетке было установлено Варбургом. Группа CN, соединяясь с железом, выключает последнее из системы передачи кислорода, и дыхание останавливается. Но подобного рода подавление дыхания при действии цианида не всегда является полным.

Диксон и Эллиот<sup>(2)</sup> определяли степень подавления окисления цианидом у различных тканей и дрожжей; для тканей они установили, что неподдавленное, остаточное дыхание колеблется от 10 до 60% по отношению к общему дыханию. Наиболее полное подавление дыхания цианидом было обнаружено у дрожжей, но в некоторых культурах и этих организмов остаточное дыхание достигает 15%.

О влиянии цианида на дыхание при эмбриональном развитии в литературе имеются лишь единичные указания. Так, Завадовский<sup>(3)</sup> указывает, что при действии цианистого калия на развивающиеся яйца аскариды остаточное, невыключенное цианидом дыхание колеблется около 15%.

Рунстром<sup>(7)</sup> отмечает для неоплодотворенных яиц морского ежа остаточное дыхание около 80% и, наконец, Бодин<sup>(1)</sup> и Бодин с сотрудниками<sup>(6)</sup> показали, что при развитии яиц кузнечика (*Melanopus differentialis*) в состоянии диапаузы имеется только невыключаемое цианидом дыхание; перед наступлением и после диапаузы это остаточное дыхание колеблется около 20% от общего дыхания.

Во всех приведенных работах указывается на наличие двух типов дыхания. В одних случаях количественное преобладание остается на стороне подавляемого, в других—на стороне не подавляемого цианидом дыхания. Эти изменения соотношений приведенных двух типов дыхания зависят не от объекта, а от физиологического состояния живой ткани, о чем можно сделать заключение на основании работы Бодина<sup>(1)</sup>. При изменении стадий эмбрионального развития меняется и физиологическое состояние эмбриона.

Выяснить количественное соотношение между двумя вышеуказанными типами дыхания на разных стадиях эмбрионального развития и является целью настоящего исследования.

Объектами настоящего исследования являются развивающаяся икра лягушки (*Rana esculenta*), икра свирской озерной форели (*Salmo trutta lacustris*) и личинки и куколки хирономуса (*Chironomus plumosus*). Дыхание определялось манометрическим методом, разработанным Варбургом. Для подавления дыхания применялся раствор KCN в концентрации  $\frac{1}{1000}$  моля.

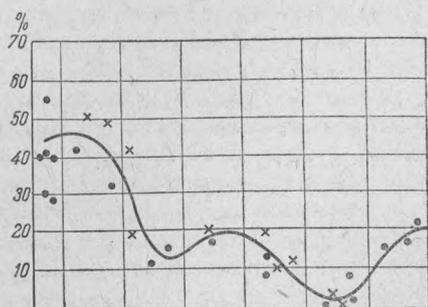
В нескольких экспериментах применялась большая концентрация KCN, а именно  $\frac{1}{500}$  моля, но такое увеличение концентрации не изменяло величины невыключенного дыхания.

Эксперименты с эмбрионами лягушки проводились в течение двух весенних сезонов 1937 и 1938 гг. Результаты, полученные в 1937 г., на фиг. 1 нанесены точками, а результаты 1938 г. на этой же фигуре обозначены крестиками. Применяемая концентрация KCN для указанных объектов не является летальной при воздействии в течение того времени, которое требовалось для проведения опыта. Опыты по определению дыхания в цианиде продолжались обычно 3—4 часа, после чего эмбрионы, перенесенные в обычную воду, продолжали нормальное развитие. В одной из серий с икрой форели определение дыхания в цианиде проводилось на одних и тех же икринках на протяжении эмбрионального развития от закрытия бластопора до вылупления личинок форели из икры. Данные этих экспериментов в табл. 2 и на фиг. 2 обозначены крестиками. Несмотря на то что одни и те же эмбрионы 6—8 раз подвергались действию цианида  $\frac{1}{1000}$  моля в течение нескольких часов, всегда при помещении их в нормальные условия после воздействия развитие их продолжалось нормально, и из этих икринок вылуплялись вполне нормальные личинки. Это указывает на то, что применяемое воздействие или совсем не вызывает повреждения, или же повреждения вполне обратимы и не вызывают заметного влияния на дальнейшее эмбриональное развитие. Исключением являются головастики лягушки на стадии максимального развития наружных жабр: на этой стадии чувствительность к цианиду резко повышается по сравнению со всеми предыдущими стадиями, в этом случае определение дыхания головастиков в цианиде пришлось ограничить  $1\frac{1}{2}$ —2 час. В дальнейшем изложении дыхание, не выключаемое цианистым калием, будет называться остаточным дыханием.

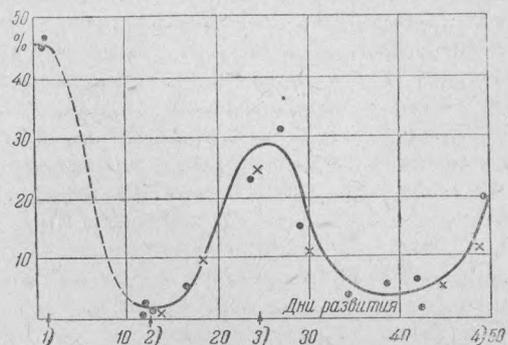
Таблица 1

Дата эксперимента	Стадия развития	% остаточного KCN n/1000	Дата эксперимента	Стадия развития	% остаточного KCN n/1000
4 IV 1937	Неоплодотворенная икра лягушки . . .	41,5	7 IV 1937	Хвостовая почка . . .	9,5
27 IV 1937	То же . . . . .	40,0	19 IV 1937	» . . . . .	13,5
1 VI 1937	» . . . . .	28,6	25 III 1938	» . . . . .	10,1
22 VI 1937	» . . . . .	55,0	28 III 1938	Рост хвостовой почки . . . . .	19,2
21 VI 1937	» . . . . .	40,0	4 IV 1938	Хвостовая почка . . .	13,1
13 IV 1937	» . . . . .	30,3	3 IV 1937	Рост головастика, появление движения . . . . .	0
15 IV 1937	8 бластомер . . . . .	43,8	7 IV 1937	Рост головастика . . .	7,0
22 III 1938	Бластула крупных клеток . . . . .	50,0	4 IV 1937	Рост головастика, появляются наружные жабры . . . . .	2,3
23 III 1938	Бластула мелких клеток . . . . .	48,2	31 III 1938	Появление наружных жабр . . . . .	0
16 IV 1937	Перед началом гастрюляции . . . . .	31,8	2 III 1938	Развитие наружных жабр . . . . .	4,0
26 III 1938	Начало гастрюляции . . . . .	41,9	20 IV 1937	Вылупление . . . . .	18,6
1 IV 1938	Гастрюляция . . . . .	18,6	19 IV 1937	Максимальное развитие наружных жабр . . . . .	16,1
26 IV 1937	Большая желточная пробка . . . . .	11,5	21 IV 1937	Головастики с одной наружной жаброй . . . . .	21,2
25 IV 1937	Маленькая желточная пробка . . . . .	14,4			
17 IV 1937	Нейрула . . . . .	19,3			
2 IV 1938	» . . . . .	21,4			

Процент дыхания, не выключаемого цианистым калием, на разных стадиях эмбрионального развития лягушки приводится в табл. 1 и на фиг. 1. Из табл. 1 и фиг. 1 видно, что максимальное остаточное дыхание, колеблющееся в пределах около 50%, имеется у неоплодотворенной икры и на стадии дробления—морула и бластула. Затем с начала гаструляции процент остаточного дыхания резко снижается и остается на уровне 10—20 до стадии начала роста наружных жабр. В это время головастик



Фиг. 1.



Фиг. 2.

пищи еще не принимает, и заметный интенсивный рост его идет за счет усвоения желтка и поглощения воды. Остаточное дыхание тут минимальное—от 0 до 7%. В дальнейшем, когда уже начинается редукция наружных жабр и головастик активно питается, процент остаточного дыхания вновь несколько возрастает, доходя до 20.

Таблица 2

Дата эксперимента	Стадия развития	% остаточного KCN n/1000	Дата эксперимента	Стадия развития	% остаточного KCN n/1000
13 XI 1938	Неоплодотворенная икра форели . . . . .	45,0	8 I 1939	Глаза пигментированы . . . . .	10,8*
1 XI 1938	То же . . . . .	47,6	26 I 1939	Пигментация глаз . . . . .	14,0
11 XII 1938	Перед закрытием бластопора . . . . .	0	17 I 1939	Глаза пигментированы (устанавливается кровообращение) . . . . .	3,6
13 XII 1938	Закрытие бластопора . . . . .	0	23 I 1939	Подвижной эмбрион (установление кровообращения) . . . . .	7,8*
13 I 1939	Закрытие бластопора . . . . .	0	14 III 1939	Кровообращение установилось . . . . .	2,0
22 XII 1938	Вскоре после закрытия бластопора . . . . .	0 *	22 III 1939	Стадия, близкая к вылуплению . . . . .	5,0
19 I 1939	После закрытия бластопора до пигментации глаз . . . . .	4,3	2 IV 1939	То же . . . . .	6,0
27 XII 1938	Перед пигментацией глаз . . . . .	9,0*	5 II 1939	Перед вылуплением . . . . .	11,5*
23 XII 1938	Начало пигментации глаз . . . . .	23,5	6 IV 1939	Вылупление . . . . .	20,0
3 I 1939	То же . . . . .	25,0*			
25 I 1939	» » . . . . .	32,6			

\* Определения делались у одних и тех же икринок по мере их развития.

При определении остаточного дыхания на разных стадиях развития форели имеется перерыв опытов от оплодотворения до стадии, близкой к закрытию blastopora. Выпали дробление, гаструляция и начало формирования эмбриона. Результаты определения остаточного дыхания у неоплодотворенной икры и затем начиная со стадии, близкой к закрытию blastopora, приводятся в табл. 2 и на фиг. 2. На фиг. 2 показаны стадии развития: стрелка с цифрой 1—обозначает оплодотворение, с цифрой 2—закрытие blastopora, с цифрой 3—начало пигментации глаз, с цифрой 4—вылупление эмбрионов.

Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что неоплодотворенная икра имеет процент остаточного дыхания, близкий к 50. Затем при закрытии blastopora остаточное дыхание почти отсутствует—цианистый калий в концентрации  $1/1000$  моля почти полностью подавляет дыхание. При дальнейшем развитии в стадии, когда начинается пигментация глаз, процент остаточного дыхания резко возрастает, достигая 25—30. После этого подъема величины остаточного дыхания следует падение его, совпадающее с установлением кровообращения и периодом повышенной интенсивности роста эмбриона. И, наконец, в период вылупления личинок из икры остаточное дыхание вновь несколько повышается, доходя до 20% от общего дыхания эмбриона.

При развитии хирономуса определения велись лишь на двух стадиях, а именно, на стадии личинки, близкой к окукливанию, и на стадии куколки. Результаты этих определений приводятся в табл. 3.

Таблица 3  
Остаточное дыхание при развитии хирономуса

У личинок		У куколок	
Дата определения	% от общего дыхания	Дата определения	% от общего дыхания
19 III 1938 . . . . .	15,5	19 III 1938 . . . . .	26,0
20 III 1938 . . . . .	9,2	21 III 1938 . . . . .	34,2
21 III 1938 . . . . .	11,0	22 III 1938 . . . . .	32,2
Среднее . . . . .	11,9	Среднее . . . . .	30,8

При эмбриональном развитии трех исследованных объектов установлено два типа дыхания. Один тип—это дыхание, которое подавляется цианистым калием, и другой—дыхание, не подавляемое цианистым калием. Причем соотношение этих двух типов дыхания непостоянно, меняется по ходу эмбрионального развития. Процент не выключаемого цианистым калием дыхания по отношению к общему, суммарному, дыханию то возрастает, то уменьшается. Большой процент остаточного дыхания имеется на тех стадиях развития, где процессы роста или отсутствуют, или значительно снижены, и наоборот, на стадиях, где процессы роста проходят особенно интенсивно, процент остаточного дыхания приближается к нулю. Так, на стадии неоплодотворенного яйца лягушки и форели, где процессы роста сведены до минимума, имеется максимальный процент остаточного дыхания, затем на стадии начала пигментации глаз эмбриона форели, где установлена депрессия роста (<sup>4</sup>, <sup>5</sup>), наблюдается также высокий процент остаточного дыхания и, наконец, на стадии куколки у хиро-

номуса, где интенсивность роста минимальная, по сравнению с личинкой, имеется значительно более высокий процент не выключаемого цианидом дыхания. С другой стороны, на стадии интенсивного роста головастика, когда происходит рост хвоста, рост наружных жабр, процент остаточного дыхания приближается к нулю; на стадии после закрытия blastopora у эмбриона форели, где интенсивность роста также высокая, процент остаточного дыхания тоже приближается к нулю, и дальше после установления кровообращения при высокой интенсивности роста процент остаточного дыхания очень невелик. И не лишено вероятности, что, пользуясь соотношениями этих двух типов дыхания, возможно будет определять интенсивность роста при эмбриональном развитии у тех организмов, где непосредственные определения (взвешивание) величин прироста неприменимы, в силу того что рост происходит за счет усвоения инертного желтка, находящегося в клетках, как это имеет место при развитии амфибий или осетровых рыб.

Всесоюзный научно-исследовательский институт  
озерного и речного рыбного хозяйства  
Ленинград

Поступило  
19 XI 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Bodine, Journ. Cellul. and Amp. Physiol., 5, № 1 (1934). <sup>2</sup> M. Dixon a. Elliott, Biochem. Journ., 23 (1929). <sup>3</sup> Завадовский, Труды лабор. экспериментальной биологии Московского зоопарка, 1 (1926). <sup>4</sup> Привольнев, ДАН, III, № 9 (1935). <sup>5</sup> Привольнев, Архив анатомии, гистологии, эмбриологии, XVIII, вып. 2 (1938). <sup>6</sup> Robie, Boell, J. H. Bodine, Physiol. Zool., XI, № 1 (1938). <sup>7</sup> Runstrom, Protoplasma, 10 (1930).