

В. Л. ВАГИН

О ДРОБЛЕНИИ У *ASCOTHORACIDA* И СВЯЗИ ЕГО С ИСХОДНЫМ
ТИПОМ ДРОБЛЕНИЯ У *ARTHROPODA*

(Представлено академиком Л. А. Орбели 8 VIII 1946)

В основу нашего исследования положено изучение дробления у *Ascothorax ophioctenis* Djak. и некоторых видов *Dendrogasteridae*. Кроме того, на основании сравнительного анализа развития других ракообразных, были установлены переходы от одних способов дробления к другим и различные пути усложнения этого процесса.

Удалось также обнаружить и некоторые замаскированные черты развития, уходящие далеко за пределы типа. Последнее очень важно для установления генетических связей между *Crustacea* и их аннелидоподобными предками. Исходный тип дробления ракообразных оказался характерным и для других групп членистоногих, приобретая, таким образом, не только морфологическое, но и филогенетическое значение.

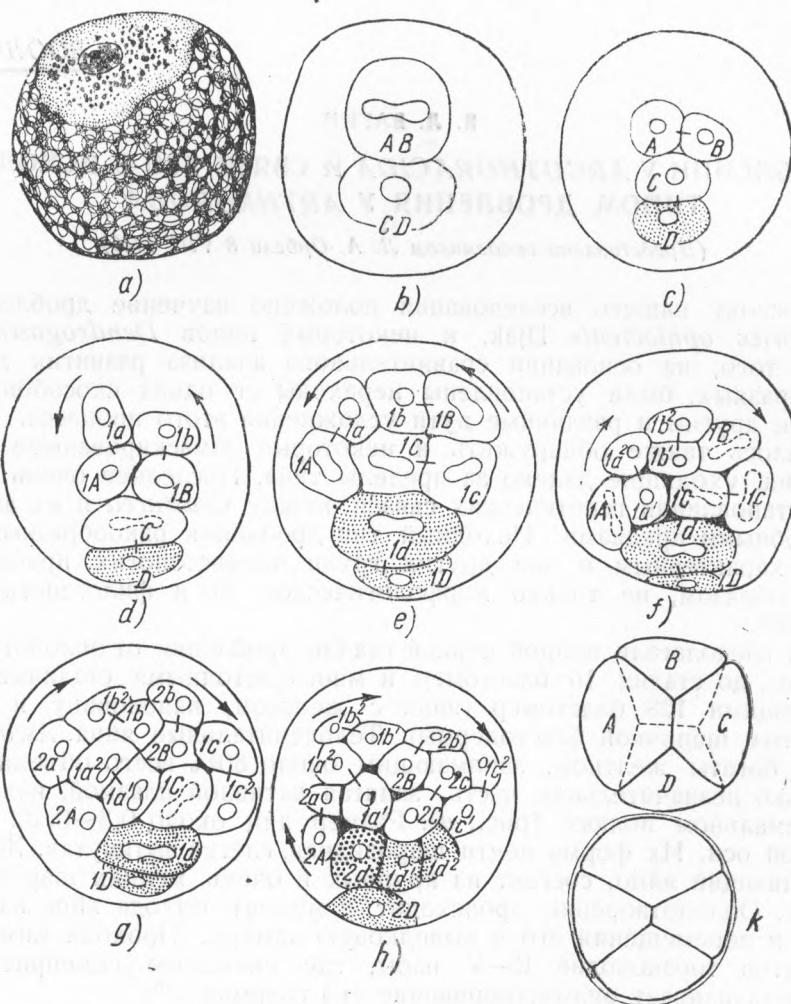
Мы располагали полной серией стадий дробления от оплодотворенных яиц до стадии 16 бластомер и многоклеточными стадиями, превышающими 128 бластомер (яйца с желтком, наполовину и более покрытым шапочкой бластодермы). Телolecитальные яйца *Ascothorax* очень богаты желтком, занимающим около 80% всего объема яйца, и только незначительная часть, занятая активной плазмой, находится на анимальном полюсе (рис., *a*). Размер яиц около 0,3—0,32 мм по длинной оси. Их форма почти шаровидная, слегка вытянутая. Желток, наполняющий яйцо, состоит из крупных и очень мелких шаровидных гранул. Оплодотворение происходит в момент выхода яйца из яйцеводов и перемещения его в выводковую камеру. Проходя мимо коксоподитов торакоподий II—V пары, где находятся семеприемники, яйцо выдавливает оплодотворяющие его спермии⁽¹⁰⁾.

Дробление полное, неравномерное. Первая борозда делит яйцо на микромеру АВ и макромеру CD, содержащую, кроме активной плазмы, весь желток (рис., *b*). Второе деление проходит не вполне синхронно. Сначала делится АВ, а затем CD, так что яйцо проходит сначала стадию трех (А, В, CD), а затем четырех бластомер (рис., *c*). Отделение первого квартета (III деление) происходит в определенной последовательности: сначала делится А (на 1А и 1а), затем В (1В, 1b) и С (1С, 1с). Последней делится D бластомера на макромеру 1D и микромеру 1d*. Отделение первого квартета сопровождается смещением бластомер влево (рис., *d*, *e*).

Отделение второго квартета (IV борозда) проходит, как и раньше, в определенной последовательности, начинаясь в А и заканчиваясь в квадранте D отделением 1V микромеры 2d (рис., *f*, *g*, *h*). При этом

* При обозначении бластомер мы применяем номенклатуру, принятую для спирального дробления, с соответствующими обозначениями бластомер и квартетов.

происходит смещение бластомер вправо, в результате которого на вершине анимального полюса соприкасаются квадранты А и С, а В и D остаются разобщенными. Такое расположение бластомер характерно не только для ракообразных, но и для форм со спиральным дроблением (Кольчецы, Моллюски и др.). Таким образом, в развитии *Ascothorax* мы, одновременно с чертами, свойственными *Entomostraca*, находим общие моменты со спиральным дроблением, как-то: 1) лео-



тропное и декситропное смещение бластомер при отделении I и II кварталов; 2) характерное соприкосновение квадрантов А и С и разобщение В и D на анимальном полюсе; 3) возникновение первичной мезодермы из энтomezобласта (2 d) и 4) эпиболическая гастрюляция.

Сравнивая развитие *Ascothoracida* с развитием родственной им группы усоногих, мы находим между ними много общего. По развитию *Cirripedia* есть три больших исследования с применением метода cell-lineage (1, 2, 6). Яйца трех исследованных родов отличаются разным содержанием желтка и степенью неравномерности дробления, но тип дробления один и тот же. В наиболее богатых желтком яйцах *Scalpellum* дробление и гастрюляция идут так же, как у *Ascothoracida*. Сходство настолько велико, что даже расположение бластомер на ранних стадиях совпадает.

Delsman (2) и Krüger (6) описали у *Cirripedia* два «зеркальных» типа развития, лео-и декситропное. У *Ascothoracida* этого пока об-

наружено не было. У *Lepas* и *Balanus* яйца относительно бедны желтком. Дробление идет более равномерно. Деления на ранних стадиях более синхронны. Остается только квадрант D. Образуется бластоцель, которой у *Scalpellum* и *Ascothorax* нет. Бластопор замыкается на стадии 32—62 бластомер. Желточные клетки полностью погружаются под бластодерму. Характерное расположение квадрантов наступает раньше: у *Lepas* на стадии 4, а у *Balanus* — 8 бластомер. Первичная мезодерма возникает из 2d. Кроме того, клетки эктобласта дают вторичную мезодерму из 2b^{1.1}, 2b^{1.2}, 2b^{2.1}, 2b^{2.2} (b^{7 5-8}) и аналогичных элементов квадрантов А и С (2a^{1.1}, 2a^{1.2}, 2a^{2.1}, 2a^{2.2}, 2c^{1.1}, 2c^{1.2}, 2c^{2.1}, 2c^{2.2}). Вторичная мезодерма ложится в виде кольца вокруг бластопора. Участие всех четырех квадрантов в образовании мезодермы — важный признак, сближающий дробление *Crustacea* со спиральным типом. Другая близкая к *Ascothoracida* группа — *Copepoda* — имеет в своем составе формы со сходным дроблением и, в частности, у *Lernaea*, прекрасно исследованной Педашенко (8). У *Cyclops* (5) — полное равномерное дробление, с обособлением квадрантов на стадии 4, с характерными полярными спайками между А и С на анимальном полюсе и между В и D на вегетативном. Эти полярные спайки встречаются у всех ракообразных с полным и равномерным дроблением (*Leander*, *Euphausia*, *Pseudocalnus*, *Peltogaster* (рис., k) и др. Мы считаем такое расположение бластомер наиболее примитивным и исходным для остальных типов развития. Основываясь на этом, можно составить морфологические ряды форм, с переходом от полного равномерного дробления к поверхностному (*Cyclops*, *Cypris*, *Leptodora*). Усложнение происходит оттого, что в центре яйца образуется либо неделяющаяся желточная масса, либо желточный синцитий. В обоих случаях клетки своими внутренними концами доходят до желточного скопления. Следующие этапы — образование желточных пирамид и поверхностной бластодермы.

В другом направлении изменялся исходный тип при перегрузке желтком квадранта D: ряд *Lepas*, *Balanus*, *Ascothorax* (*Scalpellum*), *Mysis* (с дискоидальным дроблением (?)). При этом яйца становятся телолецитальными. Характерное расположение квадрантов запаздывает по мере увеличения количества желтка. При рассмотрении примитивных форм дробления у других *Arthropoda* поражает сходство с исходным типом дробления *Crustacea*. Во всех трех известных случаях голобластического дробления *Arthropoda* мы встречаем характерное расположение бластомер с образованием полярных спаек. Это наблюдается в разных подтипах. Так, у *Pantopoda* (1-й тип развития), согласно Догелю (3), у *Pycnogonum* (рис. 1, i) дробление полное и равномерное. На стадии 4 образуются полярные спайки между А и С на анимальном и В и D на вегетативном полюсах. На стадии 8 у *Pycnogonum* бластомеры одного квартета располагаются в промежутках между бластомерами другого, как при спиральном дроблении. Затем зародыш проходит обязательную стадию в 12, а потом в 16 бластомер, когда бластомеры располагаются в виде креста на полюсах зародыша — еще одно сходство со спиральным дроблением. У *Myriapoda*, *Diplopoda* — *Polydesmus* (7) дробление голобластическое с характерным расположением бластомер. То же мы видим и у *Symphyla* — *Hanseniella*, но желтка там больше (9). Среди насекомых таким дроблением обладают *Isotoma* из *Collembola* и *Stylops* из *Strepsiptera*. У последнего уже есть тенденция к переходу к поверхностному дроблению — имеется центральная желточная масса. Безусловного внимания заслуживает факт вторичного появления (или сохранения ?) примитивных форм дробления у паразитических представителей *Stylops*, *Peltogaster* и др. Все разобранные нами случаи говорят о том, что мы имеем дело с примитивными формами дробления, по своему характеру напоминаю-

щими исходный тип дробления у *Crustacea*. Среди *Pantopoda*, *Myriapoda*, *Insecta* можно построить такие же морфологические ряды усложнений и переходов дробления к поверхностному.

Удивительное сходство планов строения различных членистоногих является прекрасным примером параллелизма морфологических структур, идущего, как показали наши исследования, вплоть до начальных стадий дроблений, тоже обнаруживших большие сходства. Генетическая связь между членистоногими и их аннелидоподобными предками заставляет нас искать происхождение исходного типа дробления *Arthropoda* среди форм со спиральным дроблением — с одной стороны, а с другой, — черты спирального дробления у членистоногих, но не одной какой-нибудь формы, а из возможно более широко привлеченного материала, так как атавистические черты в развитии в разных случаях могут проявляться в разной степени и форме. Давность возникновения всех групп *Arthropoda* наложила свой отпечаток на тип развития и скрыла от нас многие анцестральные черты. Рассмотренный нами материал по дроблению *Crustacea* и других *Arthropoda* приводит к заключению, что установленный для членистоногих исходный тип дробления произошел от спирального.

Ленинградский государственный
университет

Поступило
8 VIII 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Bigelow, Bull. Mus. Harvard. Coll., **40** (1909). ² Delsman, Tiedschr. Norder. Dierkund. Ver. ser. 2, **17** (1917). ³ В. А. Догель, Материалы по истории развития *Pantopoda*, СПб., 1913. ⁴ Ю. А. Филиппченко, Развитие изотомы (*Isotoma cynerea*), СПб., 1912. ⁵ Fux, Zooll. Jahrbüch., **33**, Н. I, Anatomie (1914). ⁶ P. Krüger, Arch. Micr. Anat., **96**, Н. 3 (1922). ⁷ А. Лигнау, Тр. Петерб. об-ва естествоисп., **25** (1895). ⁸ Д. Д. Педашенко, Тр. Петерб. об-ва естествоисп., **26**. ⁹ Tiegss, Quart. J. Micr. Sci., **82**, I (1940). ¹⁰ В. Л. Вагин, Диссертация, Лен. гос. ун-т, 1938.