

ЦИТОГЕНЕТИКА

С. Л. ФРОЛОВА

**ОСОБЕННОСТИ СОЗРЕВАНИЯ НЕОПЛОДОТВОРЕННЫХ ЯИЦ  
ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА, АКТИВИРОВАННЫХ ВЫСОКОЙ  
ТЕМПЕРАТУРОЙ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 13 III 1940)

Б. Л. Астауров вызывал партеногенетическое развитие неоплодотворенных яиц тутового шелкопряда разработанным им методом термоактивации. В некоторых клонах, особенно склонных к партеногенезу, этим методом побуждается к развитию до 98% неоплодотворенной грены. Из этих яиц развиваются только самки, между тем как при других активациях и при спонтанном партеногенезе вылупляются особи обоих полов, но с преобладанием самцов. Астауров предполагал, что развитие при термоактивации только самок, повторяющих генотип своей матери, можно объяснить выпадением редукционного деления, но окончательно выяснить этот вопрос удалось только цитологическим исследованием первых этапов развития этих яиц.

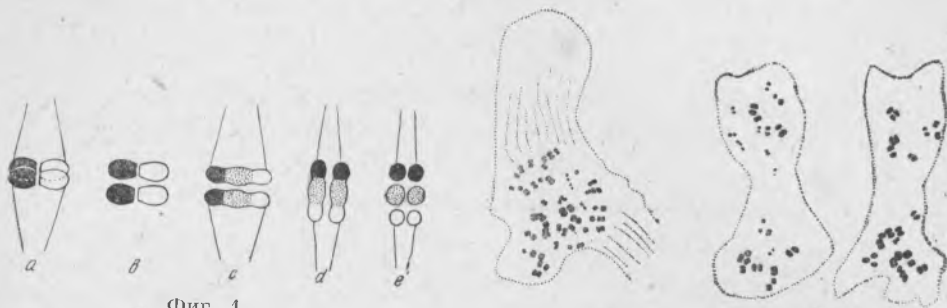
В работе по цитологии искусственного партеногенеза у тутового шелкопряда (Фролова), где изучалось развитие яиц, активированных Н. К. Кольцовым 10%-ным иодом в иодистом калие и другими химикалиями, а также в других немногочисленных цитологических работах по спонтанному и естественному партеногенезу описывается нормальное деление созревания яиц с выделением двух направительных телец. Дробление этих партеногенетических яиц начинается с гаплоидным числом хромосом, между тем как для нормального развития зародыша необходимо диплоидное число. Удвоение числа хромосом происходит обычно путем образования двуядерных blastomerov с последующим слиянием ядер, часто уже на стадии нескольких blastomerov; поэтому лишь в очень небольшом проценте яиц развиваются нормальные, способные к вылуплению личинки.

Самая существенная особенность в развитии яиц при разработанном Астауровым методе термоактивации состоит в том, что после окончания деления созревания пронуклеус сохраняет диплоидное число хромосом, поэтому для нормального развития этих яиц устраняется необходимость последующего удвоения хромосом. Сохранение пронуклеусом диплоидного набора хромосом обусловлено выпадением редукционного деления, как это и предполагал Астауров; происходит только одно деление созревания, которое соответствует эквационному делению и, следовательно, выделяется только одно направительное тельце, соответствующее второму.

Первое деление созревания у бабочек может осуществиться только после длительной подготовки, которая продолжается с момента откладки

яйца до образования элиминационной пластинки. Все изменения, которые претерпевают за это время тетрады, изображены на схеме (фиг. 1). В только что отложенном яйце как эквационная, так и редукционная щели тетрады лежат в плоскости экватора. Затем тетрады повертываются на  $90^\circ$  и эквационная щель становится параллельно оси веретена. На месте конъюгации двух хромосом, т. е. на месте редукционной щели, образуется элиминационная пластинка; затем пары сестринских хроматид начинают отходить к полюсам, элиминационная пластинка остается на месте и позднее дегенерирует.

Опыты по термоактивации производились Астауровым на грене, извлеченной из зрелых бабочек, но были проверены и на отложенной грене; цитологически изучалась и та и другая. Термоактивация нарушает вышеописанный нормальный ход деления созревания, вызывая вытягивания



Фиг. 1.

Фиг. 2.

Фиг. 3.

Фиг. 1. Изменение в структуре и положении тетрады после откладки яйца до стадии анафазы при нормальном делении и созревании: *a*—Положение тетрады в веретене сейчас же после откладки яйца; обе щели, как эквационная, так и редукционная, лежат в плоскости экватора. *b*—Вид на ту же тетраду с полюса. *c*—Поворот тетрады на  $90^\circ$ ; эквационная щель направлена параллельно оси веретена, редукционная—в плоскости экватора. *d*—Подготовка к образованию элиминационной пластинки: каждая половина тетрады разделена на три части. Стадии «с» в действительности не существует, так как разделение тетрады на три части начинается во время ее поворота на  $90^\circ$ . *e*—Образование из средней части тетрады элиминационной пластинки.

Фиг. 2. Анафаза деления созревания в яйце через 2 часа 30 мин. после активации. Тетрады разошлись по эквационной щели, диады начинают отходить к противоположным полюсам. Пунктиром обозначены контуры веретена. Увеличение 1150.

Фиг. 3. Анафаза первого дробления в яйце через 4 часа после активации на двух срезах. Контуры веретена обозначены пунктиром. Увеличение 1150.

веретена, что, видимо, препятствует повороту тетрад на  $90^\circ$  и образованию элиминационной пластинки, без чего редукционное деление осуществиться не может. Эквационная щель тетрады остается в плоскости экватора перпендикулярно оси веретена, и по ней происходит расщепление тетрады; отходящие к полюсам диады образованы двумя гомологичными хроматидами, разделенными редукционной щелью (фиг. 2). Расщепление тетрад по эквационной щели и отхождение диад к полюсам происходят неодновременно; часть тетрад задерживается по середине веретена и в направительное тельце хромосомы отходят раньше, чем в пронуклеус. Единственное направительное тельце остается на поверхности яйца и делится, как это обычно имеет место у бабочек. Диплоидный пронуклеус отходит вглубь яйца в то место против микропиле, где в оплодотворенном яйце он встречается со спермием.

Подобный тип деления созревания был установлен с полной очевидностью на 324 яйцах. Не обнаружено никакого различия в созревании отложенной и извлеченной грены. Таким образом термоактивация вызывает совершенно необычный для бабочек тип деления созревания, наблюдаемый впервые.

Диплоидность пронуклеуса и единственного направительного тельца была установлена при непосредственном подсчете хромосом на шести профазах первого дробления и в стольких же делениях выделившегося направительного тельца, а также путем измерения «покоящихся» ядер дробления. Гаплоидных ядер при дроблении ни разу не наблюдалось.

Несмотря на диплоидное число хромосом в ядрах дробящихся яиц, хромосомы их имеют совершенно несвойственный для соматических ядер характер мейотических диад, а именно: вместо 56 палочковидных хромосом, не обнаруживающих парного расположения, наблюдается 28 диад. Это обнаружено на всех стадиях деления ядер—профазах, метафазах, анафазах (фиг. 3). Такое же парное расположение укороченных хромосом наблюдается в профазах ядер зародыша, видимо, оно сохраняется и во всех клетках гусениц. Постоянное парное расположение хромосом, столь необычное для бабочек, можно объяснить как длительное сохранение конъюгации хромосом вследствие выпадения редукционного деления. Этим же, конечно, объясняется и мейотический характер хромосом—явление, наблюдаемое впервые в соматических клетках у животных.

Сохранение соматическими хромосомами характера мейотических диад я считаю одним из доказательств того, что первое деление созревания у тутового шелкопряда является редукционным. Вряд ли такое тесное соединение могло бы так долго сохраняться между сестринскими, а не гомологичными хроматидами.

Второе доказательство: только при выпадении редукционного деления могут сохраниться в яйце все материнские хромосомы; последнее ясно из генетических данных Астаурова, так как партеногенетические самки в его опытах по термоактивации повторяют генотип своей матери.

Институт экспериментальной биологии ]  
Москва

Поступило  
14 III 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Б. Л. Астауров, ДАН, II, № 7 (1936). <sup>2</sup> Bataillon et Thou-Su, Arch. d'anatomie microscopique, 29, f. 3 (1933). <sup>3</sup> Кавагучи, Journ. of Sericult. Science, 5, № 1 (1934). <sup>4</sup> N. K. Koltzoff, Biol. Zbl., 52, H. 11--12 (1932). <sup>5</sup> H. Sato, Journ. of Scient. Agric. Soc., № 284 (1926); H. Sato, Biol. Zbl., 51, H. 7 (1931). <sup>6</sup> С. Л. Фролова, Биол. журн., IV, № 2 (1935).