

ЭМБРИОЛОГИЯ

А. Н. ТРИФОНОВА, Я. Ф. МАКАРСКАЯ и Л. М. СОЛОВЬЕВА

**К ВОПРОСУ О ХАРАКТЕРЕ ДЫХАНИЯ ЭМБРИОНА
КОСТИСТЫХ РЫБ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 26 II 1948)

Чередование периодов усиленного и ослабленного дыхания развивающегося эмбриона рыб было впервые описано в 1896 г. Батальеном ⁽¹⁾ для карповых рыб. А. Н. Трифонова ⁽²⁻³⁾, работая с икрой окуня и ерша, подтвердила данные Батальена, касающиеся общего характера изменений интенсивности дыхания развивающегося эмбриона рыб, определив стадии развития, соответствующие усилению и ослаблению дыхания, и поставив в связь изменения обмена с типом протекающих в зародыше морфогенетических процессов.

Годом позже из той же лаборатории вышла работа Т. И. Привольнева ⁽⁴⁾, не установившего сколько-нибудь резких усилений и ослаблений в дыхании развивающегося эмбриона лосося. Т. И. Привольнев указывает, что это разногласие может быть обусловлено чрезмерно редкими измерениями дыхания в его экспериментах.

В 1939 г. А. Н. Трифонова, М. Ф. Вернидуб и Н. Д. Филиппов ⁽⁵⁾ при ежедневных измерениях определяли дыхание развивающегося эмбриона той же рыбы и установили усиление дыхания непосредственно перед началом гастрюляции, резкое падение дыхания во время самой гастрюляции и новое усиление дыхания на стадии закладки эмбриона (стадия краевого утолщения).

М. Ф. Вернидуб ⁽⁶⁾ опубликована в 1941 г. кривая дыхания эмбриона палии, весьма близкая к кривой дыхания лосося.

Четкое подтверждение усиления дыхания перед началом гастрюляции и при закладке эмбриона в дальнейшем получено в работе Т. И. Привольнева ⁽⁷⁾ с сигом (ежедневное измерение дыхания).

Однако в литературе продолжают появляться указания на равномерное усиление дыхания при развитии яйцеклеток рыб ⁽⁸⁾. Это и побудило нас еще раз опубликовать некоторые из накопившихся у нас материалов по дыханию развивающихся яйцеклеток костистых рыб.

С икрой форели проделаны нами две серии определений дыхания. Дыхание измерялось в спирометрах Варбурга; икра находилась во влажной атмосфере, и в связи с этим тряска спирометров не производилась. В камеру спирометра помещалось 5 икринок. Дыхание измерялось дважды в сутки, каждое измерение длилось 6—7 час. и проводилось одновременно в 3—4 спирометрах. Записи показаний спирометров производились каждые 30 мин. Каждая точка кривой — среднее показаний одного спирометра (первые 2—3 записи дыхания не учитывались). Если в спирометре погибла хотя бы одна икринка, показания этого спирометра отбрасывались. После каждого измерения икра фиксировалась и приготавливались препараты.

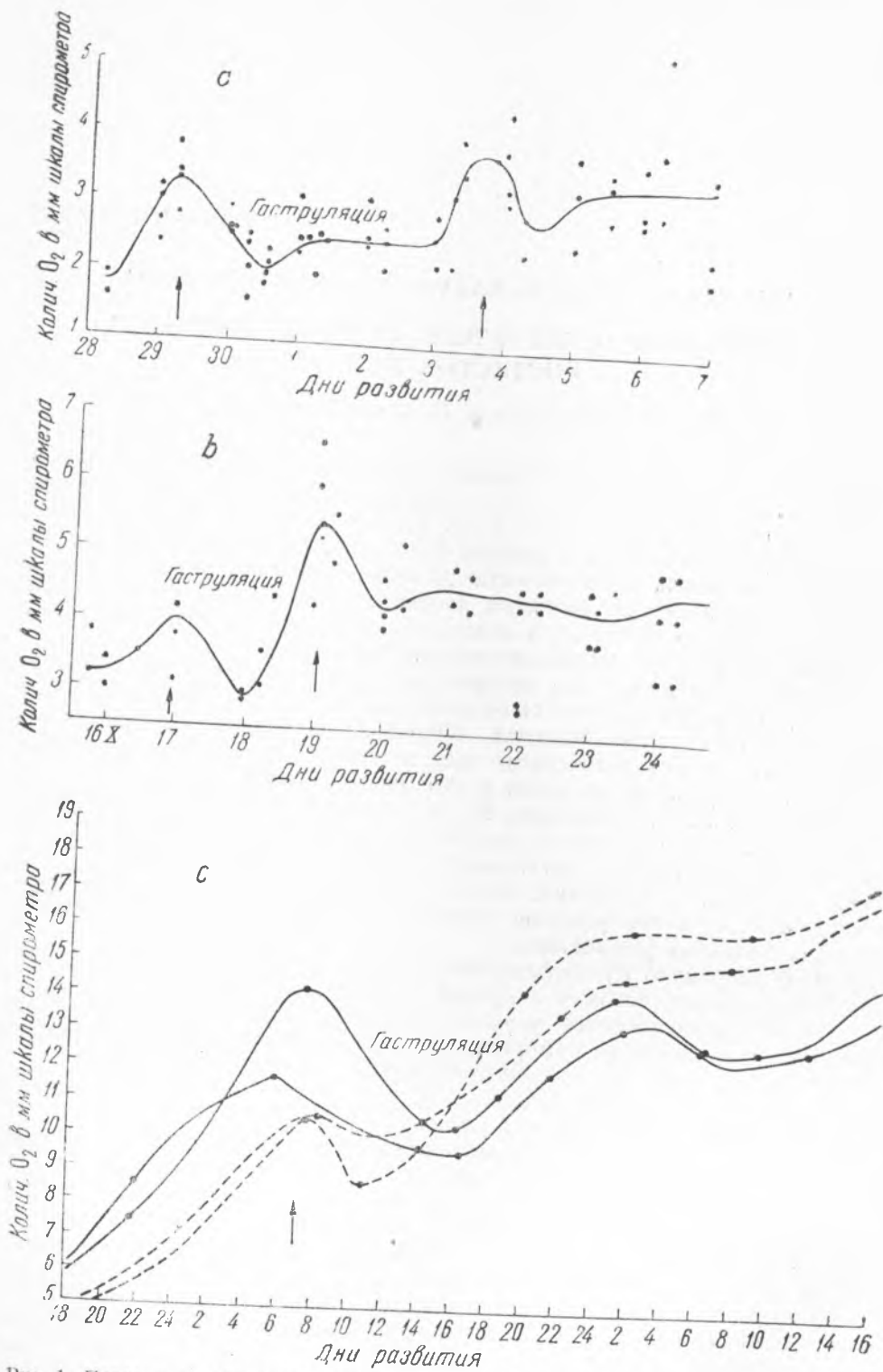


Рис. 1. Поглощение кислорода развивающимися яйцеклетками: форели (кривые *a* и *b*) и вьюна (кривая *c*). Пунктирная линия — поглощение кислорода яйцеклетками, находящимися в атмосфере чистого кислорода

Результаты экспериментов приведены на графиках (рис. 1, кривые *a* и *b*). Из них видно, что интенсивность дыхания на определенных стадиях то резко повышается, то снова падает. Просмотр препаратов показал, что всегда подъем дыхания приходится на одни и те же стадии развития, а именно: на стадию, предшествующую гастрюляции, и на стадию краевого утолщения. На графиках подъем дыхания на этих стадиях отмечен стрелками (более поздние стадии исследованы не были). Гастрюляция же, наоборот, протекает при пониженном потреблении кислорода, что особенно хорошо видно на кривой *a*, где благодаря тому, что развитие проходило при низкой температуре, стадия гастрюляции затянулась.

Яйцеклетки всех осенне-нерестующих рыб, в силу медленности развития, представляют весьма удобный объект для определения изменений обмена при развитии.

Если развитие проходит чрезмерно бурно, например весь период до закладки эмбриона длится несколько часов, то, естественно, нельзя и ожидать возможности уловить применяемой методикой изменение дыхания при прохождении стадии, длящейся всего 1—2 часа. Бесспорно, именно этим и обусловлено отсутствие падения дыхания по данным Т. И. Привольнева во время гастрюляции при развитии уклей, густеры и карася⁽⁹⁾. Кривые изменения дыхания этих трех форм весьма напоминают кривую изменения дыхания при развитии фундулус⁽¹⁰⁾.

Для подтверждения закономерного изменения дыхания у эмбрионов рыб, развивающихся по тому же типу, что окунь и ерш⁽³⁾ (весенне-нерестующие формы), мы излагаем наши данные по дыханию икры вьюна (рис. 1, кривая *c*).

Вьюны содержались в аквариумах, икра получалась от гипофизирированных самок, оплодотворенных спермой также гипофизирированных самцов (по методу Иеринг — Гербильского).

В камеру спирометра помещалось 100 икринок; измерение дыхания производилось круглосуточно, с перерывом только на время перезарядки спирометров.

В двух спирометрах дыхание измерялось в воздухе, в двух других — в атмосфере чистого кислорода (точки на кривой соответствуют среднему из показаний двух спирометров). Измерение дыхания начато на стадии двух бластомер.

Весьма низкое в начале развития дыхание непрерывно возрастает в течение всего дробления, особенно резко при начале гастрюляции (рис. 1, *c*).

К тому времени, когда гастрюляция становится уже хорошо выраженной (обрастание желтка бластодиском приближается к половине), дыхание отчетливо вновь уменьшается и остается сниженным в течение всей гастрюляции (которая длится 10—15 час.). При приближении закрытия бластопора (формирование эмбриона) дыхание вновь возрастает.

После закрытия бластопора (рост хвостовой почки) заметно опять некоторое падение дыхания, которое было бы, конечно, более резким при пересчете на сухой вес (в это время эмбрион интенсивно растет).

Усиление дыхания в конце 3-х суток связано с установлением кровообращения. Усиление в это время дыхания наблюдала впервые Хайман, затем Т. И. Привольнев⁽⁹⁾.

Дыхание в атмосфере кислорода заметно усилено со стадии закрытия бластопора, но это различие становится особенно резким после выработки кровообращения.

То же наблюдал ранее с развитием карповых Т. И. Привольнев. Усиление дыхания при установлении кровообращения не стоит в связи с характером протекающих в это время морфогенетических процес-

сов, а обусловлено улучшением транспорта кислорода к клеткам, испытывающим в нем дефицит. В связи с этим естественно, что лишь с того времени, когда дыхание клеток уже настолько возросло, что диффундирующий к ним из воздуха кислород перестает удовлетворять их потребность, в атмосфере кислорода дыхание начинает возрастать.

Изложенный в этой работе опытный материал, равно как опубликованные нами ранее данные, с достаточной убедительностью говорят об усилении дыхания на определенных этапах развития (периоды дифференцировки) и снижении дыхания на других этапах развития (периоды роста).

Из изложенного ясен и возможный источник ошибок: 1) недостаточная частота измерений, 2) чрезмерная быстрота развития у форм с мелкой и развивающейся при высокой температуре икрой, 3) наличие в спирометре хотя бы одной отмирающей икринки (последнее обуславливает искусственное повышение дыхания), 4) неточное определение стадий.

Ленинградский государственный
стоматологический институт

Поступило
24 II 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Bataillon, Arch. Zool. Exp. Gen., ser. 3, 5 (1897). ² А. Н. Трифонова, Арх. биол. наук, 37, 3 (1935). ³ А. Н. Трифонова, Биол. журн., 6, 2 (1937). ⁴ Т. И. Привольнев, Арх. анат., гист. и эмбр., 18, 2 (1938). ⁵ А. Н. Трифонова, М. F. Vernidoube et N. D. Philippof, Acta Zool., 20 (1939). ⁶ М. Ф. Вернидуб, ДАН, 32, № 4 (1941). ⁷ Т. И. Привольнев, Изв. Всес. ин-та озерн. и рыбн. хоз., 24 (1941). ⁸ J. Needham, Biochemistry of Morphogenesis 1942. ⁹ Т. И. Привольнев, Изв. Всес. ин-та озерн. и рыбн. хоз., 21 (1939). ¹⁰ Т. И. Привольнев, там же, 23 (1940).