

А. Н. ТРИФОНОВА, Е. Н. БОРИСОВСКАЯ и М. Х. ЗАКИЯН

КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 9 IV 1949)

В эмбриональном развитии костистых рыб периоды морфологической дифференциации (переход к гастрюляции, формирование эмбриона, образование хвостовой почки) характеризуются как пониженным темпом роста, так и особым типом обмена веществ (усилением процессов окисления и ослаблением процессов анаэробного расщепления) (1-5). Последнее обуславливает и высокую реактивность яйцеклеток, находящихся на этих стадиях развития, в силу чего они очень легко повреждаются при действии самых разнообразных альтерирующих агентов (удушье (1, 2), высокая температура (6-8, 10), низкая температура (9), механические воздействия (10), химические агенты (11)). Эти периоды были названы «критическими» (1-3, 11). Для костистых рыб критические периоды определены для целого ряда форм (ерш, окунь (1, 2, 7), лосось (3), форель (11), паляя (11), сиг (8, 10), лещ (9)).

Цель данного исследования — проанализировать дифференциальную чувствительность в развитии осетровых рыб. Объект исследования — икра осетра (*Acipenser Güldenstädti*) и севрюги (*Acipenser stellatus*). С икрой осетра эксперименты проводились в устье Дона, севрюгой — на Кубани.

Икра осетра получалась после стимуляции созревания гипофизарными инъекциями по методу Н. Л. Гербильского; икра севрюги — как после применения этих инъекций, так и при нормальном созревании.

Тщательное сравнение (поставлен 21 эксперимент) чувствительности икры, полученной от гипофизированных самок, с чувствительностью икры, нормально созревшей, не выявило между ними никаких существенных различий (рис. 3). Обычный наш метод определения критических периодов — подсчет икринок, отмерших во время самого воздействия, не мог быть применен вследствие непрозрачности икры осетровых, что делает невозможным констатацию момента отмирания. В связи с этим при работе с икрой осетровых рыб о наличии повреждения или гибели мы судим по тому, продолжается ли после воздействия развитие и если оно продолжается, то у какого процента икринок. В качестве альтерирующего воздействия для икры осетра была взята высокая температура (30°), а для икры севрюги механическое воздействие — тряска икры в аппарате Хата (14) (60—75 об./мин.).

С икрой осетра проведено 4 серии экспериментов. В каждой серии чувствительность определялась не реже, чем раз в сутки, а на многих стадиях два раза в сутки. Всего поставлено 27 экспериментов; длительность каждого из них 5—6 час. В течение этого времени каждые 30 мин. из кристаллизатора с водой, нагретой до 30°, вынималось 15 икринок, которые помещались для дальнейшего развития при нормальной температуре в чашки Петри.

Ежедневный просмотр этих проб дал возможность установить следующее: во-первых, если повреждение приводит к остановке развития в период последействия, то всегда остановка развития происходит на ближайшем периоде дифференцировки.

Так например, если икра повреждалась во время дробления (рис. 1, *a*), то дробление продолжается (хотя оно протекает далеко не нормально), но никогда не начнется гастрюляция (рис. 1, *б*). Если икра повреждается позднее — на стадии гастрюляции (рис. 1, *б — г*), то гастрюляция также продолжается, но формирования эмбриона и закрытия blastopora при этом не произойдет (рис. 1, *д*). Если повредить икру на стадии, когда эмбрион уже сформирован (рис. 1, *е*), то если икра не погибла во время самого воздействия, она не гибнет и в период последействия и доходит до вылупления. Последнее обусловлено тем, что уже пройдены все критические периоды эмбрионального развития. Таким образом,

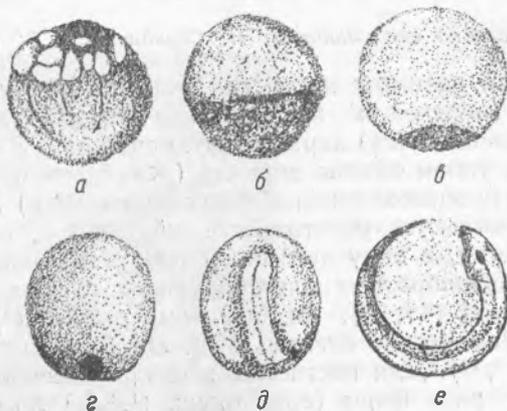


Рис. 1. Развитие яйцеклетки осетра (*Acipenser Güldenstädti*): *a* — дробление; *б, в, г* — гастрюляция; *д* — формирование эмбриона; *е* — рост эмбриона

поврежденная икра осетра может в течение некоторого времени развиваться дальше, но при этом она не сможет пройти ближайший критический период (начало гастрюляции и формирование эмбриона).

Весьма интересно, что при гетерогенной гибридизации весенне-нерестующих костистых рыб гибридные яйцеклетки дружно приступают к дроблению, но в течение первого критического периода (т. е. при начале гастрюляции) наблюдается их массовая гибель⁽¹³⁾.

Среди немногочисленных гибридных икринок, приступивших к гастрюляции, во время второго критического периода (формирование эмбриона) вновь начинается большая смертность. С икрой осетра, кроме того, удалось установить, что для остановки развития на ближайшем критическом периоде не на всех стадиях развития нужно применять повреждающий фактор одинаковой силы (рис. 2). Так, особо чувствительна икра при дроблении. На этой стадии уже после 15-минутного воздействия (рис. 1, *a*) развитие икры останавливается при переходе к гастрюляции. После начала гастрюляции (рис. 1, *б — г*), для того чтобы не наступило формирование эмбриона, воздействие должно быть значительно более длительным (от 3 до 4 час.). Если же закладка эмбриона уже произошла (рис. 1, *д*), а также на дальнейших стадиях роста эмбриона (рис. 1, *е*) только четырех- и пятичасовое воздействие останавливает развитие. Кратковременной высокой чувствительностью обладают эмбрионы и во время вылупления (рис. 2). Для костистых рыб твердо установлено, что это обусловлено действием на эмбриона ферментов, переваривающих оболочку яйцеклетки^(3, 12, 14).

Высокая чувствительность икры осетра до начала гастрюляции проверена нами и наблюдениями за икрой, развивающейся в рыбоводных садках. При сильных ветрах, бросающих садки из стороны в сторону, мы наблюдали 95% гибели икры, находящейся на стадии дробления. Икра, благополучно прошедшая в садках дробление и переход к

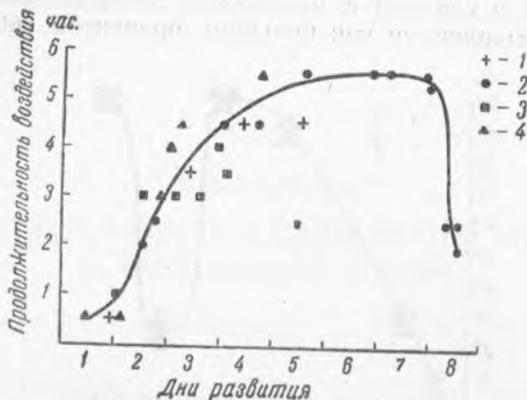


Рис. 2. Изменение стойкости развивающихся яйцеклеток осетра. По оси ординат отложена продолжительность воздействия (температура 30°), вызывающего отмирание икры во время ближайшего критического периода. 1—икра оплодотворена 2 V, 2—9 V, 3—14 V, 4—18 V

гастрюляции, уже никогда в условиях садка в последующем развитии не давала массовой остановки развития.

С икрой севрюги в каждом эксперименте с тряской бралось 50 икринок. Полученные результаты с этой икрой также чрезвычайно четки*. На стадии дробления, если тряска икры продолжалась всего 15 мин., уже погибала почти вся икра, а на стадии гастрюляции часовая тряска совсем не дает отмирания. В течение первого критического периода — начало гастрюляции — эксперименты с икрой севрюги не ставились. Тряска икры во время второго критического периода — формирование эмбриона — выявила вновь резко возросшую чувствительность: часовая тряска теперь вызывает почти полную гибель икры.

Характер кривой (рис. 3), иллюстрирующей изменение чувствительности икры севрюги, полностью соответствует данным, полученным с костистыми рыбами. Весьма интересно, что дифференциальная чувствительность икры осетровых в еще большей степени соответствует таковой икры амфибий.

По данным Т. И. Привольнева (16), чувствительность икры *Rapa temnoragia* к действию высокой температуры (32°) особенно велика в начале дробления — гибель наступает через 10 мин.; на стадии гастрюляции эта икра гибнет уже через 40—50 мин. нахождения при этой температуре; при нейруляции икра вновь весьма чувствительна — гибель наступает через 20—30 мин. На стадии хвостовой почки и наружных жабер эмбрионы вновь весьма стойки (гибель наступает через 60—70 мин.).

Многочисленные работы по дыханию развивающейся икры амфибий не выявили периодов ослабления, сменяющихся затем усилением. Однако гликолитические процессы при нейруляции (критическом периоде по Привольневу) резко ослаблены, а при гастрюляции и на стадии хвостовой

* Эксперименты проводились тов. Борисовской.

вой почки, наоборот, весьма интенсивны (17). Следовательно, и в развитии амфибий имеется соответствие между типом диссимиляционного обмена веществ и дифференциальной чувствительностью.

В развитии осетровых, костистых рыб и амфибий имеются одни и те же критические периоды. Эти периоды приурочены к переломным этапам морфогенеза и связаны с процессами морфологической дифференцировки. Они выявляются как большим процентом гибели икры в эти

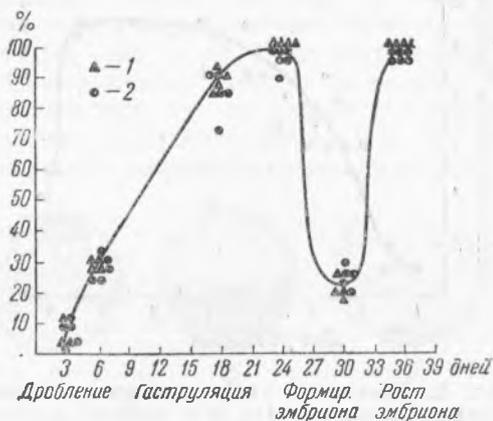


Рис. 3. Изменение стойкости развивающейся яйцеклетки севрюги (*Acipenser stellatus*). По оси ординат — процент икры, продолжающей развитие после тряски икры в аппарате Хата. 1 — развитие в воздухе, 2 — развитие в O₂.

периоды (что говорит о легкой повреждаемости субстрата протоплазмы), так и тем, что ранее поврежденная икра не может осуществить морфогенетические процессы, происходящие во время этих периодов.

Как уже указывалось, в развитии всех весенне-нерестующих костистых рыб, амфибий и осетровых рыб дробление является исключительно чувствительным периодом. Однако в развитии лососевых рыб дробящиеся икринки весьма стойки (17, 18). Причина этого остается для нас неясной.

Ростовский на Дону
государственный университет
им. В. М. Молотова

Поступило
17 VI 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Н. Трифонова, Арх. биол. наук, **37**, 3 (1935). ² А. Н. Трифонова, Биол. журн., **6**, № 2 (1937). ³ А. N. Trifonova, M. F. Vernidoube and N. D. Philippov, Acta Zool., **20** (1939). ⁴ М. Ф. Вернидуб, ДАН, **32**, № 4 (1941). ⁵ А. Н. Трифонова, Я. Ф. Макарская и Л. М. Соловьева, ДАН, **60**, № 3 (1948). ⁶ Т. И. Привольнев, Тр. Петергоф. биол. ин-та, **13—14** (1935). ⁷ Н. Д. Никифоров, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, **15** (1937). ⁸ Т. И. Привольнев, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, **24** (1941). ⁹ Т. И. Привольнев и А. М. Разумовский, там же, **21** (1939). ¹⁰ Н. Д. Никифоров, Влияние температуры и механических воздействий на эмбриональное развитие рыб., изд. ЛГУ, 1939. ¹¹ А. Н. Трифонова, Арх. анат., гист. и эмбр., **22**, № 1 (1939). ¹² К. Nata, J. Imp. Fish. Inst., **23**, № 3, Токуо (1927). ¹³ В. М. Коровина, Гетерогенная гибридизация рыб, Диссертация, ЛГУ, 1934. ¹⁴ F. R. Hayes, Biochem. J., **24** (1930). ¹⁵ Т. И. Привольнев, Зоол. журн., **22**, № 3 (1943). ¹⁶ Т. И. Привольнев, Изменение дыхания в онтогенезе рыб, Диссертация, ВНИИОРХ, 1946. ¹⁷ А. N. Trifonova, V. M. Korovina and A. A. Sliussarev, Acta Zool., **20** (1939). ¹⁸ W. Hein, Allgem. Fisch. Z., **16** (1907). ¹⁹ W. Hein, *ibid.*, **23** (1911).