

ЭМБРИОЛОГИЯ

Г. КОРОТКОВА и И. ШИФФЕР

МОРФОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ DINOPHILUS TAENIATUS

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 24 XI 1949)

Род Dinophilidae, который в настоящее время относится к олигомерным аннелидам, включает небольшое число видов (9—10). Еще Шимкевич⁽¹⁰⁾ указывал, что род динофилид можно разбить на две группы, отличающиеся друг от друга наличием или отсутствием диморфизма взрослых форм и яиц.

Группа, обладающая диморфизмом, названная впоследствии Ширепом^(7, 8) Leicodinophilidae, включает следующие виды: *D. gyrociliatus*, *D. apatris*, *D. conclini*, *D. metameroides*, *D. rugmaeus*. У этих видов самки почти в 3 раза больше самцов; последние обнаруживают признаки дегенерации (не имеют глаз, кишечника) и вскоре после копуляции погибают. Кроме диморфизма взрослых форм, эта группа обнаруживает диморфизм яиц: самки откладывают два вида яиц, отличающиеся не только размерами, формой, цветом, но и количеством желтка. Установлено, что из крупных яиц развиваются самки, из мелких — самцы⁽⁵⁻¹⁰⁾. Следовательно, эта группа животных обладает прогамным определением пола.

Ко второй группе динофилид, названной Ширепом Erythrodinophilidae, относятся виды: *D. taeniatus*, *D. vorticoides*, *D. gardineri*, *D. gigas*. Самцы и самки этих видов не обнаруживают диморфизма; также не удается по внешнему виду различить мужские и женские яйца.

Наибольшее количество исследований как морфологических, так и экспериментальных было предпринято по изучению видов группы Leicodinophilidae^(3, 5-9). Эмбриональное развитие динофилид в настоящее время изучено очень плохо. Имеется лишь единственная статья Нельсона⁽⁵⁾, в которой описывается дробление *D. apatris* с применением буквенно-цифровой номенклатуры для обозначения бластомеров. Развитие представителей Erythrodinophilidae до настоящего времени остается недостаточно изученным. Необходимость изучения эмбрионального развития *D. taeniatus* диктуется, во-первых, тем обстоятельством, что развитие этого вида до сих пор не изучалось. Во-вторых, никем из исследователей не был специально затронут вопрос о происхождении мезодермы динофилид, что весьма важно с точки зрения теории ларвальных сегментов П. П. Иванова и пролило бы некоторый свет на систематическое положение Dinophilidae, которое до сих пор точно не установлено. Все это и послужило основанием к тому, что летом 1947 г. на Грядинской биологической станции (Белое море) была начата работа по изучению биологии и морфологии развития *D. taeniatus**.

* Пользуемся случаем принести благодарность директору станции проф. С. В. Герду за предоставление возможности работать на станции.

В настоящем исследовании будут затронуты данные, касающиеся только морфологии развития.

D. taeniatus встречается в огромных количествах в прибрежных районах Белого моря в зарослях zostеры. На zostеру в период размножения (июль — август) самки откладывают свои кладки, в которых и происходит все развитие. Яйца этого вида, в отличие от *Leicodinophilidae*, вполне однородны по размерам, относительно мелки (от 80 до 100 μ) и содержат значительное количество желтка. Развитие *D. taeniatus* изучалось как на живом, так и на фиксированном материале. Для наблюдения над развитием живого яйца последнее помещалось в капле морской воды в углубление предметного стекла и рассматривалось под микроскопом. При этом нередко удавалось проследить развитие одного и того же яйца вплоть до вылупления молодого червя. Поздние стадии дробления, гастрюляция и формирование зародыша изучались почти исключительно на срезах. Комбинирование метода прижизненного наблюдения с методом изучения тотальных препаратов и срезов

фиксированного и окрашенного материала дало возможность представить довольно полную картину всего дробления яиц *D. taeniatus*.

Самки *D. taeniatus* имеют парный яичник, состоящий из двух камер с каждой стороны. Вполне созревшие, готовые к оплодотворению овоциты поступают в центральную полость яичника, расположенную между его камерами. Эта полость служит семязприемником, ибо при копуляции самец вводит сюда сперму. Сразу же после оплодотворения яйца из центральной полости выводятся наружу и откладываются самкой в прозрачную стекловидную капсулку. Через 6—7 час. после этого начинается дробление. Направительные тельца выделяются после проникновения в яйцо сперматозоида и располагаются первоначально на анимальном полюсе яйца. Однако ориентировать по ним яйцо в дальнейшем невозможно, ибо почти всегда уже в самом начале дробления наблюдается смещение или даже погружение редукционных телец внутрь blastомеров.

На фиксированных и окрашенных яйцах хорошо видно строение ядра, которое состоит из 10—12 кариомеров (рис. 1, а). На протяжении всего дробления, а также на стадии гастрюлы ядра всех клеток сохраняют такое строение (рис. 2), характерное для всех динофилит. Первая борозда дробления проходит от анимального полюса до вегетативного, разделяя яйцо на 2 сильно различающихся по размерам blastомера (рис. 1, б). Большой blastомер был обозначен *CD*, меньший *AB*.

Второе деление происходит не одновременно в обеих клетках. Первым делится blastомер *CD*. Однако стадия трех клеток очень непродолжительна, и через 2—3 мин. после деления *CD* делится *AB*. В результате образуются 4 blastомера, из которых самым крупным, значительно превосходящим своими размерами все остальные, является blastомер *D*. Несколько меньше blastомер *C* и примерно равны по величине мелкие *A* и *B* (рис. 1, в). Через 1—1,5 часа после образования

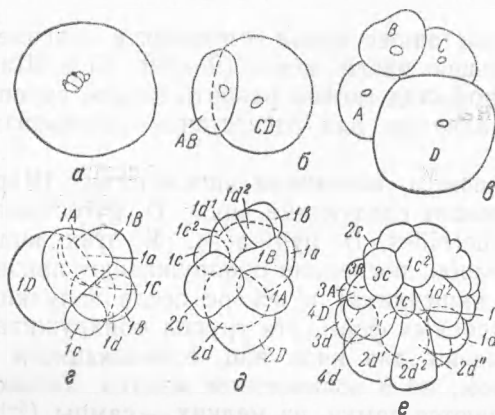


Рис. 1. а — оплодотворенное яйцо; б — 2 blastомера; в — 4 blastомера (вид с анимального полюса); г — 8 blastомеров; д — 12 blastомеров (выделение 2); е — 25—26 blastомеров (вид с вегетативного полюса). Ок. $\times 3$, об. $\times 6$

4 бластомеров начинается выделение первого квартета микромеров путем декситропного деления. Уже на этой стадии обнаруживается асинхронность, характерная для всего дробления яиц *D. taeniatum*. Бластомер *D* делится всегда раньше остальных клеток, затем делится *C* и еще несколько позже и почти одновременно *A* и *B*. Весь квартет микромеров 8-клеточной стадии располагается на анимальном полюсе яйца, макромеры — на вегетативном (рис. 1, *г*). Следующее, леотропное деление начинается с выделения клетки *2d* (рис. 1, *д*) — первичного соматобласта, который у *Dinophilus* играет основную роль в образовании эктодермы взрослого червя. На 24—25-клеточной стадии выделяется вторичный соматобласт *4d* (рис. 1, *е*), дающий впоследствии мезодерму динофилюс. С образованием бластомера *4d* (после соответственного разделения клеток во всех квадрантах) дробление яйца собственно заканчивается и начинается процесс гаструляции.

Необходимо отметить, что в процессе дробления в яйцах *D. taeniatum* всегда образуется довольно значительная полость дробления. Эта полость, которая у *D. apatris*, по данным Нельсона, возникает лишь на стадии 29 клеток, у *D. taeniatum* отчетливо выражена уже на стадии 14—16 клеток и к концу дробления (36—40 бластомеров) достигает наибольших размеров (рис. 2, *а*). Однако, достигнув своей наибольшей величины, полость дробления очень быстро исчезает благодаря погружению внутрь клеток вентральной стороны зародыша.

В это же время происходит активное деление клеток группы *2d(X)*, что приводит к появлению на поверхности зародыша шапочки эктодермальных клеток. Митотическая активность этих клеток не прекращается и позже, благодаря чему эктодермальные клетки как бы двигаются по поверхности зародыша по направлению к его вентральной стороне, что приводит к полному образованию зародыша эктодермой и закрытию гастропора (рис. 2, *б* и *в*). Бластомер *4d (M)* делится в это

время на две равные клетки, которые сначала находятся на заднем конце зародыша (рис. 2, *в*), а позже отходят друг от друга, смещаются вперед и располагаются между эктодермой и энтодермой червя (рис. 2, *г*). На этом гаструляция заканчивается, и все последующее развитие можно отнести скорее к процессам органогенеза.

Энтодермальные клетки делятся и группируются в центре зародыша, где затем образуется полость будущего кишечника (рис. 2, *г*, *1*). Стомодеем и проктодеем появляются как впячивание эктодермы вентральной стороны зародыша и затем перед самым вылуплением червя сливаются с кишечной трубкой. Мезодермальные клетки усиленно делятся и дают группу мелких клеток, беспорядочно лежащих между эктодермой и стенкой кишки.

Такое хаотическое расположение мезодермальных элементов характерно не только для формирующегося зародыша, но и для молодого только что вылупившегося червя, а также для вполне взрослого динофилюса. Во всех случаях не удается различить сегментации мезодер-

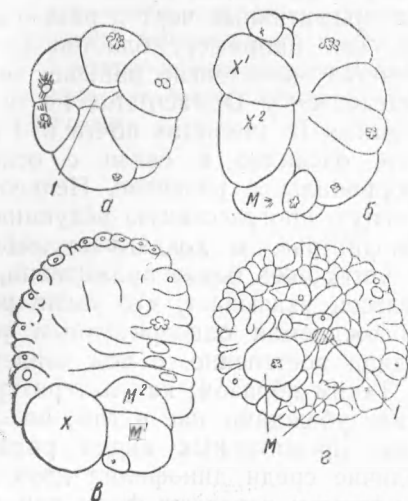


Рис. 2. *а* — срез яйца на стадии 22—24 клеток (*1* — полость дробления); *б* — начало гаструляции; *в* — гаструляция (продольный срез); *г* — начало формирования кишечника (поперечный срез), *1* — просвет кишечника. Ок. $\times 5$, об. (имм.) $\times 100$

мы. Настоящим исследованием, кроме того, установлено, что никакого различия между мезодермальными клетками переднего и заднего конца червя нет не только в происхождении, но и в характере расположения клеточных элементов. Это дает возможность подтвердить правильность предположения П. П. Иванова о том, что динофилюс является формой, состоящей только из ларвальных сегментов, имеет только ларвальную мезодерму, которая включает две половые полости. Вылупившийся из яйца червь отличается от взрослого лишь размером, слабым развитием половых желез и меньшим числом ресничных шнуров (6, в отличие от взрослого, у которого их 12). Следовательно, развитие у динофилид, в отличие от других кольчатых червей, прямое.

Отсутствие постларвальной мезодермы, прямое развитие и некоторые другие признаки ставят род *Dinophilidae* несколько особняком среди прочих аннелид. При сравнительном анализе развития *D. taeniatus* (*Erythrodinophilidae*) и *D. apatris* (*Leicodinophilidae*), изученного Нельсоном⁽⁶⁾, оказалось, что хотя в общем как дробление, так и гастрюляция у обоих видов происходят очень сходно, однако удается подметить ряд примитивных черт в развитии *D. taeniatus* по сравнению с *D. apatris*. Так например, бластоцель в дробящихся яйцах *D. taeniatus* появляется значительно раньше, чем у *D. apatris*; также и бластомер 4d выделяется у *D. taeniatus* на более ранней стадии. Кроме того, срок развития *D. taeniatus* почти в 3 раза меньше, чем у *D. apatris*, у которого, очевидно в связи с осложнением организации, удлиняется и эмбриональное развитие. Нельсон⁽⁶⁾ приводит диаграмму, иллюстрирующую прогрессивную редукцию женских половых желез внутри рода *Dinophilidae*, и доказывает, что строение яичника у *D. taeniatus* и *D. vorticoides* более примитивно, чем у видов *D. apatris* и *D. conclini*. Нельсон указывает, что такая редукция женских половых желез, сопровождаемая одновременным усложнением строения гонады, происходила постепенно, о чем свидетельствует строение яичника *D. gigas*.

Таким образом, как литературные данные, так и настоящее исследование убеждают нас в том, что *D. taeniatus* является одним из наиболее примитивных видов рода динофилид. Уже указывалось выше наличие среди динофилид двух групп, из которых одна обладает диморфизмом взрослых форм яиц, а у другой этот диморфизм полностью отсутствует. Однако нам удалось показать в другом исследовании, что, несмотря на отсутствие морфологических различий яиц, у *D. taeniatus* существует ярко выраженный физиологический диморфизм, что было выявлено методом дифференциальной чувствительности. Поэтому можно предположить, что диморфные яйца *D. apatris* в эволюции возникли из однородных яиц *D. taeniatus*, а вся группа *Erythrodinophilidae* является более примитивной, чем *Leicodinophilidae*.

Поступило
15 XI 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. П. Иванов, Журн. общ. биол., 5, № 2 (1944). ² П. П. Иванов, Зоол. вестн., 1, в. 2 (1916). ³ E. Korschelt, Zs. f. wiss. Zool., 37 (1882). ⁴ W. Kükenthal u. T. Krumbach, Handb. d. Zool., 2, 1934. ⁵ Nelson, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 56 (1905). ⁶ Nelson, ibid., 59 (1907). ⁷ G. Shearer, Journ. Marine biol. assoc., 9, № 2 (1911). ⁸ G. Shearer, Quart. Journ. Micr. Sci., 57 (1912). ⁹ А. Таусон, Изв. Биол. ин-та Пермск. ун-та, 6, в. 7 (1929). ¹⁰ Шимкевич, Zs. wiss. Zool., 59 (1895).