

Т. А. ДЕТЛАФ и А. С. ГИНЗБУРГ

## РАННЯЯ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АКТИВАЦИЯ КАК ПРИЧИНА НЕОПЛОДОТВОРЯЕМОСТИ ЯИЦ СЕВРЮГИ

(Представлено академиком Л. С. Бергом 20 XII 1950)

По распространенному представлению, яйца некоторых рыб, в силу тех или иных причин оставшиеся неоплодотворенными, позднее могут вступить на путь партеногенетического развития.

Мы наблюдали, что в икре севрюги, полученной на местах естественного нереста, как правило, все яйца, оставшиеся неоплодотворенными, партеногенетически дробятся<sup>(1)</sup>. Если приведенное выше представление справедливо для всех случаев партеногенеза, то партеногенетическое развитие всех оставшихся неоплодотворенными яиц должно свидетельствовать о необычайно высокой способности икры исследованных самок к партеногенезу, и мы вправе были ожидать, что в неосеменной части икры этих самок, помещенной в воду, также все 100% яиц перейдут к партеногенетическому дроблению. Однако в действительности этого не происходило; в неосеменной икре дробилось лишь относительно небольшое количество яиц, тогда как остальные постепенно дегенерировали, не вступая на путь партеногенеза. Данные по партеногенезу в осеменной и неосеменной порциях икры одной и той же самки будут подробно рассмотрены отдельно. Здесь же необходимо только указать, что процент партеногенеза в обеих порциях икры часто оказывается очень близким. Это обстоятельство, наряду с другими, приводимыми ниже, натолкнуло нас на мысль о том, что партеногенез не всегда является простым следствием несостоявшегося оплодотворения, но, напротив, может быть причиной, препятствующей оплодотворению.

Ниже приводятся наблюдения и опыты, которые показывают, что сдвиг в сторону партеногенеза может происходить очень рано, когда икра еще находится в теле самки, и что эти начальные изменения препятствуют оплодотворению. Именно эти начальные изменения, происходящие еще до момента осеменения, и обуславливают отмеченную выше близость процента партеногенеза в осеменной и неосеменной порциях икры.

Ранее<sup>(2)</sup> нами был описан случай дробления яиц севрюги еще в яичнике. В 1950 г. на рыбозаводном пункте Рогожкино (в устье Дона) у трех самок при взятии икры были обнаружены отдельные дробящиеся яйца. Все эти случаи показывают, что яйца севрюги могут быть активированы и даже проработать партеногенетическое дробление еще в теле самки. Удастся обнаружить и более ранние признаки партеногенетической активации, предшествующие дроблению.

В икре любой самки севрюги, взятой из полостной жидкости и фиксированной 4% формалином, имеются две различающиеся между собой группы яиц. Яйца, относящиеся к одной из них, в некоторых кладках имеют характерную грушевидную форму, являющуюся следствием того, что цитоплазма анимального полюса образует выпуклость, плотно прилегающую своей вершиной к яйцевым оболочкам в области микропиллярных отверстий (см. рис. 1, а). В других кладках яйца первой груп-

пы не имеют грушевидной формы, однако всегда имеется плотное прилегание выпуклой анимальной части яйца к оболочкам (см. рис. 1, б).

На срезах, окрашенных по азановому методу Гейденгайна, по бокам от выпуклой вершины яйца нередко можно видеть две узеньких голубых полоски: щелевидное пространство между поверхностью яйца и оболочкой заполнено веществом, окрашивающимся в интенсивно голубой цвет. В области анимального полюса, где цитоплазма прилегает к оболочкам, слой этого вещества очень тонок или же мы его совсем не обнаруживаем. В цитоплазме анимальной части яйца имеются небольшие

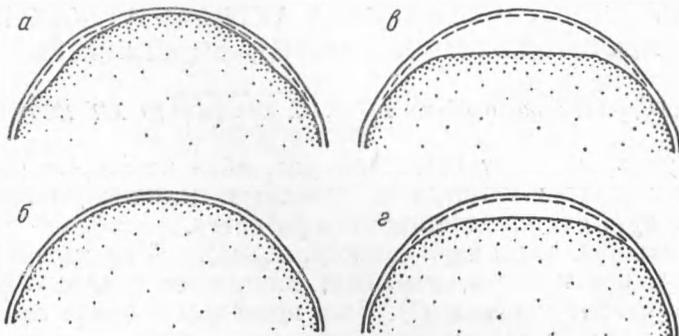


Рис. 1. Внешний вид анимальной части яиц, взятых из полости тела самки и фиксированных 4% формалином. Пунктиром показан внутренний контур яйцевых оболочек, невидимый при тотальном наблюдении. а, б — яйца, способные к оплодотворению; в, г — яйца с признаками партеногенетической активации

участки, окрашивающиеся в такой же голубой цвет. Ближе к поверхности яйца такие голубые островки меньше по величине и встречаются реже, чем в более глубоких частях яйца, где они лежат близко друг к другу и часто анастомозируют между собой.

Во многих кладках в яйцах этой группы голубое вещество содержится только в цитоплазме анимальной части, тогда как вне яйца, под оболочкой, его совсем нет.

Яйца, относящиеся ко второй группе, имеют уплощенную анимальную часть, и между поверхностью яйца и оболочкой в этой области заметно значительное пространство (см. рис. 1, в); на срезах можно видеть, что оно заполнено не вполне гомогенной голубой массой. Голубые островки в цитоплазме больше по величине, чем у яиц первой группы; они сливаются между собой, так что цитоплазма оказывается пронизанной голубой сетью. Образующееся в анимальной части яйца вещество выделяется под оболочки — кортикальный слой прорезан массой голубых «ручейков», открывающихся на поверхности; в голубой массе секрета, выделенного из яйца, мы находим мелкие пигментные гранулы, отторгнутые от кортикального слоя, что свидетельствует о бурном течении процесса секреции.

Уплотнение анимальной области у яиц второй группы бывает выражено в разной степени четко (см. рис. 1, г), что нередко затрудняет количественный учет яиц обеих групп. Точно так же и картина секреторной деятельности яиц на разрезах несколько варьирует, повидимому, вследствие того, что в разных случаях фиксируются различные стадии этого процесса. В тех случаях, когда количество секрета под оболочкой особенно велико, в цитоплазме его остается совсем мало.

Для понимания описанных морфологических различий важно, что яйца первой группы после оплодотворения приобретают признаки яиц второй группы: анимальная часть у них уплощается; как можно видеть на препаратах яиц, фиксированных формалином через 10 мин. после прибавления спермы, синего секрета в цитоплазме больше, чем до опло-

дотворения, и он выделяется под оболочку, а через 40 мин. количество секрета в яйце уменьшается.

Если сравнить строение яиц обоих типов, то создается впечатление, что яйца первого типа подготовлены к оплодотворению, тогда как яйца второго типа уже перешли к следующему этапу и по ряду признаков сходны с яйцами, уже активированными оплодотворением.

На икре 14 самок, фиксированной из полостной жидкости, был произведен подсчет числа яиц, имеющих четко выраженное уплощение анимальной области. Оказалось, что процент яиц с четкими признаками активации несколько ниже процента партеногенеза в осемененной икре

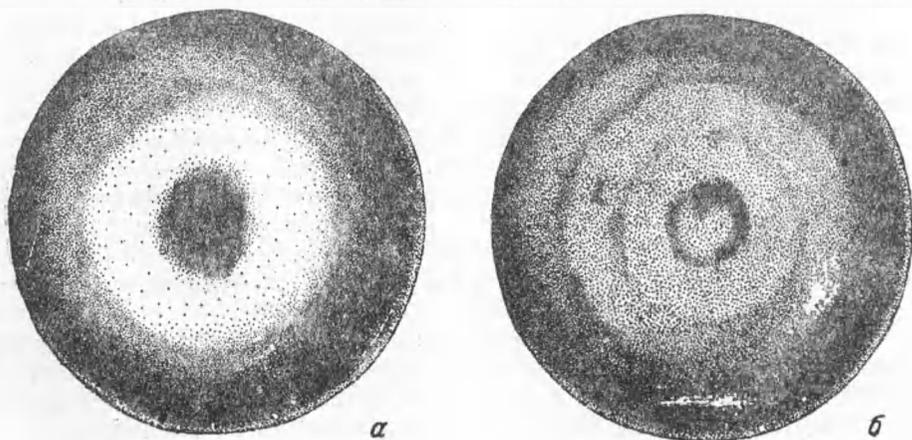


Рис. 2. Пигментация анимальной области яйца, вид сверху. *a* — активированное яйцо с контрастной пигментацией; *б* — яйцо, способное к оплодотворению

тех же самок, причем в ряде случаев эти величины очень близки (в 5 партиях икры разница не превышала 3%). В отдельных случаях разница оказалась значительной, возможно, вследствие того, что мы не улавливаем слабо выраженных признаков активации, или вследствие дополнительной активации икры еще до осеменения.

Близость процента яиц второго типа с процентом партеногенеза на последующих стадиях является подтверждением тому, что морфологические особенности этих яиц следует рассматривать как выражение их ранней активации.

К сожалению, выделить в икре, взятой из полости тела самки, описанные два типа яиц в живом состоянии и проследить их дальнейшую судьбу не удастся, так как в полостной жидкости оболочки всегда плотно прилегают к поверхности яйца. Такой же вид имеют яйца, фиксированные сулемовыми фиксаторами и хранящиеся в спирту.

При перенесении живой икры из полостной жидкости в воду у части яиц уплощается анимальная область, отделяются оболочки и появляется клейкость; в дальнейшем эти яйца партеногенетически дробятся. Один из перечисленных ранних признаков активации — уплощение анимальной области яйца — выявляется, как мы видели, и при перенесении икры из полостной жидкости в формалин.

Можно думать, что клейкость оболочек, иногда обнаруживаемая яйцами еще в полостной жидкости и ведущая к склеиванию икры в комки, также является результатом их ранней активации.

Очень существенно, что часть активированных яиц все же удается отличить от нормальных еще в полостной жидкости и в живом состоянии. Некоторые яйца имеют характерную контрастную пигментацию анимального полюса: интенсивно пигментированное пятно в центре и очень светлое, почти белое кольцо вокруг него (рис. 2, *a*; *б* —

нормальный рисунок анимального полюса). На разрезах (после фиксации в формалине и окраски азановым методом) эти яйца обнаруживают четкие признаки активации: большое количество секрета выделено из яйца под оболочку, в некоторых случаях намечается борозда дробления.

Наблюдение показало, что обычно такие яйца после попадания в воду очень быстро отделяют оболочки и затем дробятся партеногенетически. Таким образом, явление ранней активации яиц еще в теле самки не вызывает сомнений. Ниже приводятся данные (полученные в 1950 г. на рыбоводном пункте Рогожкино), которые свидетельствуют о неспособности таких активированных яиц к оплодотворению.

У нескольких самок было взято небольшое количество икры, которая была помещена в чашку Коха, куда затем добавлялась сперма и вода. За икрой велось непрерывное наблюдение под биноклем. В ряде случаев отделение оболочек происходило не одновременно, несколько яиц заметно обгоняли остальные. Такие яйца были обрисованы на обратной стороне чашки восковым карандашом. Оказалось, что это — неоплодотворившиеся яйца, которые позднее партеногенетически дробились. Таким образом, яйца, проявляющие признаки активации раньше оплодотворенных яиц, в момент осеменения оказались неспособными к оплодотворению. Создается впечатление, что препятствием для оплодотворения был их ранний сдвиг в сторону партеногенеза.

Для решения вопроса о способности активированных яиц к оплодотворению был проделан прямой опыт: среди яиц, взятых из полостной жидкости, выделялись яйца с резко контрастным рисунком анимального полюса и, для контроля, несколько яиц с нормальной пигментацией. И те и другие помещались в воду и к ним добавлялась сперма. Вскоре все яйца отделяли оболочки, однако оплодотворенными оказывались только контрольные яйца, а все яйца с контрастной пигментацией дробились партеногенетически.

Все изложенное свидетельствует о том, что в икре севриги, которая берется для искусственного осеменения, имеется некоторый процент яиц, которые уже активированы и неспособны к оплодотворению. Процент таких яиц различен у разных самок и может достигнуть значительной величины. Как показали наблюдения 1950 г., кроме этой категории зачаточного партеногенеза, у севриги существует еще другая, к которой относятся яйца, активировавшиеся позднее, после попадания икры в воду. Эти яйца могут быть оплодотворены; в неосеменной порции икры или в осеменной порции при низком качестве спермы они вступают на путь партеногенетического развития спустя более или менее длительный промежуток времени.

Нас интересует сейчас первая категория партеногенеза, так как именно активация икры еще в полости тела самки является препятствием для ее оплодотворения. Активация, наступающая позднее, после попадания яиц в воду, может помешать оплодотворению только в случае задержки осеменения.

В связи с изложенным встает задача выяснения причин ранней активации икры. Имеются некоторые данные, которые заставляют обратить внимание с этой точки зрения на перезревание икры (вследствие задержки икры в полости тела самки или передозировки гонадотропного агента), а также на механическое повреждение при отделении яиц от ястыков и отмывке. Вопрос этот требует специального изучения.

Институт морфологии животных  
им. А. Н. Северцова  
Академии наук СССР

Поступило  
10 XI 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург, ДАН, 76, 6 (1951). <sup>2</sup> Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург, ДАН, 72, 429 (1950).