

ЭМБРИОЛОГИЯ

Б. Л. АСТАУРОВ

ЗАЧАТОЧНЫЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ У ОСЕТРОВЫХ РЫБ
(*ACIPENSER STELLATUS, AC. GÜLDENSTÄDTI, HUSO HUSO*)

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 22 II 1951)

У многих животных, размножающихся в норме только обоярным путем, неоплодотворенные яйца обнаруживают способность к ограниченному развитию (так называемый abortивный или зачаточный партеногенез). У рыб зачаточный партеногенез наблюдался многими исследователями. Известные мне сообщения касаются различных представителей костистых рыб (лососевые, сельдевые, карповые, окуневые, щука). Кроме стоящего особняком случая получения партеногенетических зародышей, описанного А. Трифоновой для ерша (¹), зачаточный партеногенез костистых рыб ограничивается самыми первыми шагами развития и более или менее близко напоминает картину, описанную С. Соиным (²) для волжского пузанка (*Caspialosa volgensis*). Сходную картину, например, обнаруживает зачаточный партеногенез у щуки и леща, который удалось наблюдать автору.

Что касается осетровых рыб, то хотя их развитие, в связи с задачами искусственного осетроводства, стало предметом самого пристального внимания, нам никогда не приходилось читать или слышать упоминаний о наличии у них зачаточного партеногенеза, пока в 1949 г. не привелось наблюдать его воочию, притом в очень отчетливой форме.

Изложенные ниже наблюдения сделаны на икре севрюги, осетра и белуги на рыбоводных пунктах Кадушкино (нерестилища севрюги в среднем течении Кубани, 1949 г.) и Рогожкино (дельта Дона, севрюга, осетр, белуга, 1950 г.). Неоплодотворенная икра бралась вместе с полостной жидкостью в момент извлечения из созревшей самки непосредственно перед производственным осеменением. Часть взятых яиц помещалась в речную воду без оплодотворения, часть осеменялась. На кубанских нерестилищах икра севрюги бралась как от текучих самок, пойманных в природе, так и от самок, созревших при содействии гипофизарной инъекции. В устье Дона икра севрюги, осетра и белуги вся получалась с помощью гипофизарной инъекции. Зачаточный партеногенез наблюдался у севрюги на икре 55 (22 естественно текучих и 33 гипофизированных), у осетра на икре 9 и у белуги на икре 2 самок.

Картина нормального и партеногенетического развития икры севрюги иллюстрируется рис. 1. Попав в воду, неоплодотворенные яйца севрюги лежат на боку (рис. 1, а), их оболочка плотна и так тесно прилегает к содержимому, что неразличима.

Развитие оплодотворенных яиц. В случае оплодотворения оболочка начинает немедленно отслаиваться и набухать при 22°, что близко к оптимуму, обнаруживая двуконтурность уже через 3 мин. после прибавки спермы. В области микропиле образуется вмятина,

и в этом месте содержимое отступает от оболочки (рис. 1, б). В то время как вмятина постепенно выравнивается и анимальный полюс становится уплощенным, просвет между оболочкой и содержимым распространяется в вегетативную область и создает узкое перивителлиновое пространство. В то же время оболочка утолщается, обнаруживая как бы ячеистую структуру, и приобретает клейкость. Одновременно яйцо медленно поворачивается внутри оболочки и через 15–20 мин. ориентируется анимальным полюсом вверх (рис. 1, в). Пигмент образует

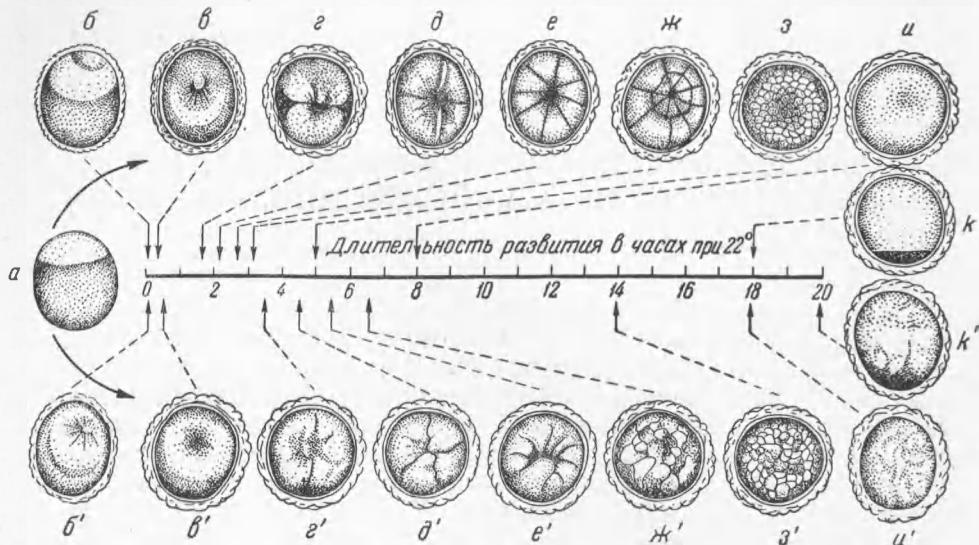


Рис. 1

в районе микропиле резкое, напоминающее кратер черное пятнышко. До возникновения первой борозды (при + 22° через 1 час 40 мин.) внешность яйца меняется мало, только центральное скопление пигмента концентрически расплывается по овальному анимальному полю, оставляя светлой лишь область, похожую на белый серп и топографически соответствующую серому полулунию амфибий. Дробление (у осетровых голобластическое, неравномерное) передается рис. 1, г – з. Обычно оно идет вначале схематически правильно и четко; деления наступают чрезвычайно синхронно и через одинаковые промежутки времени; при 22° примерно каждые 30 мин. все оплодотворенные яйца сразу приступают к делению. Через 4,5 часа наступает стадия морулы (128–256 клеток), причем клеточное строение еще хорошо видно. Через 8–9 час. клеточная структура анимального полушария даже при значительных увеличениях трудно различима (бластула), а через 12 час. мы наблюдаем начало гаструляции с наползанием светлого анимального материала на темный вегетативный, так что под конец гаструляции (16–20 час.) из-под белой губы бластопора видна черная крупноклеточная желточная пробка (рис. 1, к). Более поздние стадии нам не интересны.

Неоплодотворенные яйца, если они не приступают к описанному дальше зачаточному партеногенезу, не отслаивают типичной оболочки, не приклеиваются и не поворачиваются. Оболочка их начинает набухать крайне медленно, сильнее на вегетативном полюсе, без отслоения и без возникновения ячеистой структуры. Постепенно оболочка, особенно если по соседству лежат оплодотворенные икринки, превращается в бесформенный студень.

Зачаточный партеногенез. В то время как некоторая часть яиц в пробах неоплодотворенной икры не испытывает существенных

изменений, другая часть ведет себя подобно оплодотворенным: они также отслаивают типично набухающую, правильно структурированную оболочку, обнаруживают центральное скопление пигмента, приклеиваются и поворачиваются (рис. 1, б', в'). Нам не приходилось, однако, наблюдать у них образования типичной вмятины на анистомальном полюсе, что, видимо, происходит в ответ на проникновение спермиев; однако иногда можно заметить некоторую уплощенность анистомального полюса. Передвижение пигмента после образования темного «кратера» менее отчетливо и обычно не сопровождается появлением ясного белого серпа. Дробление этих яиц может вообще не наступить, но если оно наступает (что бывает чаще), то носит довольно хаотический характер, сильно запаздывает сравнительно с нормой и идет примерно вдвое медленнее (рис. 1, г'—з'). Борозды дробления у них менее отчетливы и правильны, чем у оплодотворенных, контуры клеток округлы, а не многоугольны, распределение материала по бластомерам неравномерное. Неодинаковые по размеру бластомеры делятся не одновременно, и потому вместо геометрической прогрессии нарастания числа клеток 2, 4, 8 и т. д. при зачаточном партеногенезе наблюдаются любые возможные числа: 2, 3, 4, 5 и т. д. Стадия, далее которой партеногенетическое дробление никогда не идет (рис. 1, з'), приблизительно соответствует моруле и достигается обычно через 12—16 час. Вскоре границы клеток становятся расплывчатыми, яйцо начинает походить на мраморный шарик (рис. 1, и'). Еще позже теряются всякие намеки на предшествующую клеточную структуру, и у икринок, приклеившихся к субстрату, разноокрашенные материалы распределяются по удельному весу: наверху, у анистомального полюса, наблюдается плохо различимое скопление светлых жировых капелек и вакуолей, далее идет светлый материал, захватывающий примерно верхние $\frac{3}{4}$ яйца, и, наконец, вегетативный полюс занят сильно пигментированным материалом. Это часто придает яйцу сильное, хотя чисто внешнее сходство со стадией гаструлы (рис. 1, к'). В то время как партеногенетически развивающиеся икринки разбухают, мутнеют и гибнут, приобретая зачастую внешнее сходство с гаструлой, их оплодотворенные ровесники уже содержат ясно различимого зародыша на стадии нейрулы. Поэтому, если зачаточный партеногенез наблюдается среди яиц, оставшихся неоплодотворенными, в икре, подвергшейся осеменению,—а это в той или иной (иногда очень сильной) степени, как правило, имеет место—то, даже очень искушенному и вооруженному хорошей оптикой глазу кажется, что в хорошо оплодотворенной икре наблюдается более или менее значительный отход вследствие гибели зародышей в период гаструляции. Это же обстоятельство ясно показано Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург (^{3,4}) количественным анализом отходов в икре двух самок севрюги.

Зачаточный партеногенез севрюги обнаруживает сильную изменчивость. Она касается: 1) частоты возникновения партеногенеза, 2) интенсивности его выражения и 3) времени вступления яиц на путь развития. Эти различия особенно заметны между икрой разных самок (см. табл. 1). Здесь нет возможности коснуться вопроса о причинах возникновения и вариации зачаточного партеногенеза.

Относительно зачаточного партеногенеза у осетра и белуги можно добавить немногое. Он несомненно существует и, повидимому, очень похож по своим проявлениям на партеногенез севрюги. В нашем материале партеногенетическое дробление как у осетра, так и у белуги было выражено слабо, но надо помнить об его ограниченности.

Зачаточный партеногенез у рыб представляет не только общий интерес; умение его распознавать важно для практики рыбоводства. По свидетельству С. Г. Крыжановского, отсутствие ясных представлений о существовании зачаточного партеногенеза и неумение его распознавать служит в практике рыбоводства частым источником недо-

Таблица 1

Рыбы	Происх. материала	Естественно созревшие (текущ.) или инъицир. самки	Частота партеногенеза в %					сего
			0	<10	10—40	40—90	>90	
Севрюга	Кубань	Текущие	5	6	7	2	2	22
		Инъицир.	2	5	2	1	1	11
	Дон	Всего	7	11	9	3	3	33
		Инъицир.	4	6	5	6	1	22
		Весь материал	Текущие	5	6	7	2	22
		Инъицир.	6	11	7	7	2	33
		Всего	11	17	14	9	4	55
Осетр	Дон	Инъицир.	1	6	1	2	—	9
Белуга	Дон	Инъицир.	—	2	—	—	—	2

разумений и ошибочных заключений. Так, при искусственном разведении лососевых рыб с их очень медленным эмбриогенезом это приводит к тому, что неоплодотворенная икра подвергается длительной инкубации, а ее гибель вызывает поиски причины не там, где ее следует искать. В осетроводстве даже очень опытные практики не считаются с возможностью зачаточного развития неоплодотворенных яиц. Между тем, наблюдая образчики искусственно оплодотворенной икры, легко видеть, что они содержат в том или ином, нередко огромном проценте неоплодотворенные яйца с признаками зачаточного партеногенеза. Отмирая в процессе инкубации, именно они первыми становятся субстратом развития сапролегний. Оценка качества инкубуемой икры по проценту отхода производится в практике осетроводства относительно поздно (подвижный зародыш), когда икринки, развивавшиеся партеногенетически, уже погибли при посмертных картинах, часто имитирующих гибель на стадии гаструляции. Поздняя оценка неизбежно создает впечатление, что основной источник отхода заключается в гибели оплодотворенных яиц в ходе развития. Для того чтобы составить правильное представление об истинных причинах отхода, необходимо иметь возможность точно учесть долю неоплодотворенных яиц среди общей массы погибших. Можно рекомендовать поэтому ввести в практику осетроводства, помимо взятия этих поздних проб, еще и взятие проб в самом начале дробления, когда партеногенетическое дробление еще не началось. Практически это означает необходимость взятия просчетной пробы непосредственно после отмычки икры, перед ее раскладкой в аппараты. Проба должна быть зафиксирована для просчета, когда в ней появляются икринки в стадии 4—8 бластомер. Для разных видов осетровых и в зависимости от температуры воды эта стадия будет достигнута через 2—6 час. после оплодотворения. Все икринки, которые не обнаруживают дробления, в то время как некоторая часть достигла стадии 4—16 бластомер, являются неоплодотворенными. Анализ таких проб позволит составить более правильное представление об источниках отхода и даст возможность некоторых прогнозов: выявит неблагополучные партии, требующие особых забот, и предотвратит непроизводительную загрузку аппаратуры и затрату труда на инкубацию партий заведомо негодных.

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

Поступило
20 I 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. Tifonowa, Zool. Anz., 96, No. 7/8, 193 (1931). ² С. Г. Соин, ДАН, 30, № 3 (1941). ³ Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург, Тр. Ин-та морфол. жив., в. 5 (1951). ⁴ Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург, ДАН, 77, № 3 (1951).