

Л. Я. БЛЯХЕР

**ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ В РАННЕМ  
ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ МИДИИ**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 7 VI 1951)

Внутриклеточные изменения в ранний период развития пластинчатожаберных моллюсков, изучение эмбриологии которых было начато К. М. Бэром (2), выяснены еще далеко не достаточно. При спиральном неравномерном дроблении, характерном для них, особенно интересны сопровождающие это дробление внутриклеточные движения. Одним из отличий спирального дробления от радиального являются те внутриклеточные процессы, которые разыгрываются на самых ранних этапах развития. При радиальном дроблении оси митозов, приводящих к отделению первого квартета бластомеров, параллельны плоскости, проходящей через анимально-вегетативную ось зародыша, а при спиральном — они наклонены к этой плоскости под углом в  $45^\circ$ . В последнем случае, даже в начале первого дробления, веретено митоза лежит под некоторым углом к экваториальной плоскости яйца. У брюхоногих моллюсков, в частности у *Hyanassa*, топографические отношения при дроблении типичных левозавитых форм с самого начала являются зеркальным отображением топографии дробления изредка встречающихся правозавитых особей, т. е. все деления, которые у первых протекают декстрогипно, у последних леотропны, и наоборот. У тех видов легочных моллюсков, которые имеют правозавитую раковину (например, *Limnaea*), веретена митозов в бластомерах *AB* и *CD* наклонены в одну сторону, а у видов с левозавитой раковиной (например, *Physa*) — в другую. В свете сказанного делается понятным интерес к внутриклеточным процессам в раннем эмбриональном развитии, особенно к процессам, связанным с неравномерным дроблением. Раннее эмбриональное развитие многих моллюсков характеризуется интенсивными внутриклеточными движениями, которые, видимо, связаны с явлением неравномерности дробления, иногда уже со стадии двух бластомеров, а также с периодическим образованием и исчезновением безъядерной антиполярной лопасти. Неодинаковая величина первых двух бластомеров присуща всем пластинчатожаберным, а наличие антиполярной лопасти характерно для тех из них, которые принадлежат к двум отрядам *Taxodontia* и *Anisomyaria* (*Modiolaria*, *Mytilus*, *Ostrea*, *Nucula*). Замечательное явление периодического возникновения и исчезновения безъядерной антиполярной лопасти описано, кроме пластинчатожаберных моллюсков, и у некоторых брюхоногих, относящихся к одному и тому же подотряду *Stenoglossa* (отряд *Monotocardia*), где его впервые описал Н. В. Бобрецкий (1) для *Nassa mutabilis*, а позднее ряд авторов и для других видов (*Hymanassa*, *Urosalpinx*, *Fulgur*). То же явление в очень отчетливой форме выражено у лопатоногих моллюсков (*Dentalium*), а также у некоторых полихет (*Myzostoma*, *Chaetopterus*, *Sabellaria*). Движения цитоплазмы, а также и появление и исчезновение антиполярной лопасти, характерны для неравномерного дробления.

Излагаемые ниже наблюдения, проведенные на Мурманской биологической станции, имели целью изучить упомянутые выше явления в развивающемся яйце мидии (*Mytilus edulis* L.). Три массовых порции яиц были соединены в морской воде с суспензией подвижных спермиев, после чего материал просматривался и фиксировался через различные сроки. В I порции яиц просмотр и фиксация производились через 1½, 2, 2¼ часа после осеменения и затем еще 10 раз с 15-мин. интервалами. Во II порции яйца были зафиксированы только через ½ часа и 1 час после осеменения. В III порции первая фиксация была произведена через 15 мин. после осеменения, а затем еще 14 раз с 15-мин. интервалами. Для фиксации использовалась жидкость Буэна, затем проводка через 35° спирт в 70° спирт с углекислым литием и в чистый 70° спирт. Заливка — в парафин в капле разбавленного куриного белка. Срезы толщиной в 7 μ окрашивались железным гематоксилином Эрлиха и гемалауном.

Хронология ранних стадий развития мидии при температуре 10—12° такова. Через 15 мин. после осеменения отделяется первое полярное тельце, через 1 час начинает отделяться второе. Через 1 ч. 45 м. видна фигура митоза I дробления, а еще через 15 мин. — начало образования первой борозды. Через 2 ч. 30 м. — стадия двух бластомеров, через 3 ч. 30 м. — стадия четырех, а через 4 ч. 45 м. — стадия восьми бластомеров. В течение первого часа после осеменения в анимальной области яйца происходят интенсивные кинетические процессы, за это время ядро яйца успевает проделать оба деления созревания. В то же время мужской пронуклеус, оставаясь в интеркинетическом состоянии, лишь перемещается из первоначального положения вблизи вегетативного полюса в экваториальную область яйца, двигаясь по периферии ооплазмы. Через 15 мин. после конца II деления созревания женский пронуклеус приобретает пузырьковидную форму, оставаясь весьма бедным хроматином. Незадолго до этого и мужской пронуклеус, увеличившись в объеме в 20—30 раз, приобретает тот же вид и строение, что и женский. За счет движения последнего к экваториальной плоскости пронуклеусы сближаются до соприкосновения, причем соприкасающиеся поверхности их становятся плоскими. Положение плоскости соприкосновения пронуклеусов варьирует, обнаруживая следующую закономерность.

Угол между плоскостью соприкосновения пронуклеусов и полярной осью яйца	90°	60°	45°	30°	0°
Частота встречаемости в % . . . . .	20	30	37	11	2

Так как пронуклеусы сближаются по линии, пересекающей ось яйца примерно под углом в 45°, то их наиболее вероятное положение после соприкосновения должно соответствовать этой предшествующей соприкосновению ориентировке, что и наблюдается в действительности. Однако такое положение встречается немногим более, чем в 1/3 случаев. Прочие случаи распределяются между различными отклонениями от этого положения, но не по статистическому закону. Согласно последнему, на втором месте и с равной частотой должны быть положения 60 и 30°, а на последнем месте, тоже с равной частотой — положения 90 и 0°. На самом деле пронуклеусы ясно обнаруживают тенденцию к повороту в положения 60 и 90°. Повидимому, к этому приводят закономерные направленные движения ооплазмы. После соприкосновения пронуклеусы не сливаются и теряют оболочку только вслед за появлением в них свободных хромосом. Поэтому еще в метафазе I дробления мужская и женская экваториальные пластинки лежат отдельно, будучи связаны с самостоятельными пучками нитей веретена. Метафазе непосредственно предшествует фаза метакинеза с асимметричным положением хромосом, у которых большая часть концов обращена примерно под углом в 45° к вегетативному полушарию яйца, именно к той его

области, где вскоре образуется первая антиполярная лопасть. Последняя, повидимому, образуется за счет движений ооплазмы, перемещающейся вокруг ядра от того места, куда обращены места перегиба хромосом. Далее митотическая фигура начинает поворачиваться и устанавливается в плоскости, параллельной полярной оси яйца, причем места перегиба хромосом обращены к centrosome, более близкой к поверхности яйца, иначе говоря — в сторону будущего меньшего бластомера (AB). Показатель асимметрии всей митотической фигуры ( $100 \frac{a}{b} \%$ ,

где  $a$  расстояние от поверхности яйца более близкой к ней centrosome, а  $b$  более удаленной centrosome) в метафазе равен 70—80%; в анафазе асимметрия выражена несколько больше. В начале анафазы, примерно через 2 ч. после осеменения, начинается выпячиваться первая антиполярная лопасть, отчетливо связанная с начавшим обособляться бластомером CD.

К концу I дробления антиполярная лопасть втягивается в бластомер CD, за счет чего возникает различие объемов первых двух бластомеров; отношение экваториальных диаметров бластомеров AB и CD равно 3:4. Образование первой антиполярной лопасти в той области яйца, куда обращены концы хромосом в асимметричной фазе митоза I дробления, заставляет предполагать наличие связи между этими явлениями. Через 2 ч. 45 м. после осеменения в бластомерах AB и CD — профазы митозов II дробления. В ранней профазе структурные компоненты ядра одного бластомера расположены зеркально по отношению к компонентам другого: места перегибов формирующихся хромосом обращены в разные стороны, т. е. направлены к латеральным участкам бластомеров. После растворения ядерной оболочки митотические фигуры в обоих бластомерах начинают поворачиваться так, что места перегиба хромосом все более обращаются к анимальной области двухклеточного зародыша; в заднем бластомере (CD), как правило, этот поворот начинается раньше. В конечной стадии поворота концы хромосом в бластомере AB обращены в сторону будущего бластомера B, а в бластомере CD в сторону будущего бластомера D. В анафазе митоза второго дробления в бластомере CD видно образование второй антиполярной лопасти, в том участке этого бластомера, куда в асимметричной фазе митоза во время косо стояния митотической фигуры были направлены концы хромосом и куда, как и при образовании первой антиполярной лопасти, можно думать, направляются потоки ооплазмы. Вторая антиполярная лопасть связана с бластомером D и вскоре втягивается в него, обуславливая более крупные размеры этого бластомера.

Рис. 1. (полусхема). а — метакинез I дробления; б — телофаза II дробления; в — метакинез II дробления; г — телофазы II дробления. В а и в — прерывистые стрелки показывают предполагаемые пути движения ооплазмы для образования первой и второй антиполярных лопастей ( $La_1$  и  $La_2$ )

Институт экспериментальной биологии  
Академии медицинских наук СССР

Поступило  
7 VI 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Н. В. Бобрецкий, Arch. mikr. Anat., 13, 95 (1877). <sup>2</sup> К. М. Бэр, Arch. Anat. Physiol., 7 (1890).