

Г. А. ШМИДТ

ТИП РАЗВИТИЯ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПЕРИОДИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА ЖИВОТНЫХ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 18 VI 1951)

Тип развития выражает характерную для данного вида форму единства отношений развивающегося организма и специфических для него условий существования. Это общее положение может быть доказано многочисленными фактами, показывающими, что тип развития изменяется в результате изменения среды.

Существует немало примеров, когда весьма различные типы развития присущи близко родственным видам, относящимся к тому же самому роду. Изучая на соответствующем данной цели материале экологические отношения таких видов, мы находим в них конкретные различия в отношениях между средой и организмами того и другого видов.

Автор имел возможность рассмотреть этот вопрос для двух видов литоральных немертин, живущих в Белом и Баренцовом море. Оказалось, что два несомненно тесно родственных вида *Lineus desori* и *L. tuberculatus* обладают резкими различиями типа развития, особенно на ранних стадиях до формирования молодой немертины. В то время как у *L. desori* тип развития должен быть определен как неличиночный, со всеми характерными для этого типа признаками (крупные яйца, богатые желтком, развитие протекает внутри яйцевых оболочек, за счет запасов яйцевого желтка — до формирования молодой формы), у *L. tuberculatus* имеется инкапсулированный личиночный тип развития с характерными для этого типа общими особенностями и со специфическими для данного вида высокоразвитой группы немертин признаками (яйца значительно мельче, чем у *L. desori*, развитие протекает внутри яйцевой капсулы — не только за счет запасов яйцевого желтка, но и путем дополнительного питания). Оказалось, что хотя оба вида и живут на литорали, но по существу условия их существования различны. Немертины *L. desori* распространены в сублиторали и в нижних горизонтах литорали, близких к урезу воды, в то время как немертины *L. tuberculatus* распространены лишь на литорали и притом в ее средних и верхних горизонтах, почти не спускаясь к урезу воды. Естественно, что указанные различия в месте, занимаемом на литорали, связаны и с различием таких условий существования, как свет, пища, температура.

В данном случае имеется счастливая возможность наблюдать два современных вида, родственно и преемственно тесно связанных, что позволяет рассматривать вопрос об изменении типа развития в связи с общей проблемой видообразования, для которой на растительных объектах в последнее время, в дополнение к работам И. В. Мичурина (2),

много новых данных сообщил Т. Д. Лысенко (1). В настоящем сообщении мы не можем для названных объектов рассмотреть эту кардинальную проблему, но воспользуемся случаем, чтобы указать, что и в ряде других случаев, где родственные отношения видов, обладающих резкими различиями типа развития, менее ясны, мы можем говорить о типе развития как форме единства отношений развивающегося организма и специфических для него условий существования и об изменении типа развития в результате изменения среды, изменения условий существования.

Разумеется, совершенно необязательно, чтобы превращение одного вида в другой сопровождалось такими крупными качественными изменениями, приводящими к возникновению нового, резко отличного типа развития. Наоборот, в большинстве случаев речь идет о сравнительно небольших качественных изменениях. У тех же немертин рода *Lineus* в громадном большинстве видов имеется тип развития, который относится к большой группе свободного личиночного развития и к той его подгруппе, которая может быть определена как пилидийный тип.

Во всем громадном классе птиц речь идет о своеобразном, присущем высшим *Sauropsida* и, в частности, птицам, типе неличиночного развития. Однако для каждого отряда, а вероятно, также семейства и более мелких групп, можно установить различия, специфические для данного вида. Этот вопрос о частных специфических особенностях типа развития яснее для высших млекопитающих, с их разнообразием типов плаценты и различных особенностей в развитии и морфо-физиологии трофобласта, желточного мешка, аллантоиса и хориона. Однако и там, где, казалось бы, речь идет об одном и том же типе развития, например у полорогих жвачных, как овца и корова, изучая детально приспособления к снабжению зародыша и плода пищей и кислородом, можно найти целый ряд специфических различий.

Сравнение и сопоставление периодизации развития у родственных, но обладающих резко отличным типом развития животных позволяет установить, что основу периодизации надо видеть в специфических признаках данного типа развития. Это можно показать на различных объектах. Здесь мы воспользуемся сопоставлением неличиночного типа развития птиц и несвободного личиночного типа живорождения млекопитающих. Для первого характерны следующие основные признаки: а) громадные яйца, очень богатые желтком; б) очень рано возникающее сосудистое поле желточного мешка, которое в течение первых суток инкубации снабжает зародыш кислородом и пищей, а позднее, после окончательного формирования аллантоиса, только пищей; в) сравнительно позднее формирование аллантоиса; г) серозная оболочка имеет значение перепонки, через которую диффундирует воздух; д) белковая оболочка имеет, в основном, тройное значение: 1) защита зародыша от соприкосновения со скорлупой; 2) снабжение развивающегося организма водой; 3) дополнительный источник питания (по наблюдениям М. Н. Рагозиной, загустевшая белковая масса переходит, с помощью особых приспособлений, в полость амниона и заглатывается развивающимся цыпленком в течение 13—18 суток); е) известковая скорлупа не только представляет механическую опору для всего образования, включающего и зародыш и его вспомогательные приспособления, но представляет одновременно депо извести, которая расходуется в период формирования костного скелета.

Для второго типа развития характерны следующие признаки: а) мелкие яйца, бедные желтком; б) появление уже на очень ранних стадиях развития трофобласта — особого пласта клеток, снабжающего зародыш кислородом и пищей, и до закладки сердца и кровеносных сосудов и после формирования этих органов; трофобласт частью гомологичен серозной оболочке (цитотрофобласт), превращающейся в хорион, частью представляет особый зародышевый орган; в) очень ранняя закладка

аллантоиса и его быстрое формирование; г) сосудистое поле желточного мешка, как правило, у большинства плацентарных млекопитающих формируется на ранних стадиях, но существует короткий срок, подвергаясь редукции. Имеются также два крайних случая: 1) сосудистое поле желточного мешка длительно существует, и возникает желточная плацента (например, у кролика) и 2) сосудистое поле желточного мешка редуцировано и имеет ничтожное значение в обмене веществ зародыша (приматы и человек).

Для первого типа развития основное значение имеет обособление зародышевой части, имеющей на ранних стадиях вид почти лишенного желтка зародышевого диска, от громадной массы желтка, находящейся в яйцевой плазме. Эта особенность в существенной степени определяет и характер приспособлений к питанию и дыханию развивающегося организма в неличиночном типе развития птиц, и особенности их периодизации (см. также (4)).

Для второго типа развития характерна резкая редукция размеров яйца и вызванная этим необходимость в появлении особого зародышевого органа — трофобласта, с помощью которого зародыш дышит и питается, пока не начнет, обычно на короткий срок, функционировать желточный мешок, а затем алланта-хорион, имеющий весьма различную структуру в различных типах плаценты.

Соответственно особенностям первого типа развития у птиц, точнее говоря, у домашней курицы, следует различать семь стадий развития, характеризующихся определенными способами и источниками питания и дыхания развивающегося организма. Эти стадии следующие. Первая соответствует яйцеводному развитию и означает внутриклеточное питание зародыша — за счет желтка, находившегося в зародышевом диске; дыхание факультативно анаэробное. Вторая соответствует первым 30 час. инкубации; она характеризуется питанием бластодермы за счет желтка, проникающего особыми путями (3) в клетки нижней поверхности энтодермального слоя. Третья стадия соответствует следующим 114 час. инкубации — она длится около 5 суток и характеризуется питанием и дыханием зародыша с помощью сосудистого поля желточного мешка. К концу третьей стадии появляется новый эмбриональный орган — аллантоис, начало функционирования которого означает начало перехода к четвертой стадии, длящейся 5 суток (7—12); в ней аллантоис постепенно отстраняет сосудистое поле желточного мешка от функции дыхания, которая к концу четвертой стадии целиком переходит к аллантоису, а сосудистое поле желточного мешка служит лишь для снабжения зародыша пищей. В пятой стадии аллантоис сохраняет значение органа дыхания и участвует также в хранении продуктов выделения; белковая масса переходит в полость амниона и заглатывается развивающимся цыпленком; начинает функционировать кишечник (13—18-е сутки). В шестой стадии (17—19) аллантоис сохраняет функции дыхания и хранения продуктов выделения, в него поступают также непереваренные остатки пищи из кишечника; развивающийся цыпленок питается желтком и белковыми веществами, поступившими в кишечник (18—19-е сутки). В седьмой стадии наступают изменения, подготовительные к вылуплению: желточный мешок втягивается в тело цыпленка, сосуды аллантоиса закручиваются и цыпленок начинает дышать атмосферным воздухом, набирая его в легкие.

В качестве примера млекопитающих, с их несвободным личиночным типом развития, можно взять кролика и парнокопытных жвачных, именно крупный рогатый скот (5). Не останавливаясь на некоторых частностях, отмечу лишь общие этим резко отличным млекопитающим особенностями, позволяющие утверждать, что и в этом случае характер периодизации и, в частности, особенности стадий развития приспособлений к питанию и дыханию определяются типом развития.

В указанном смысле важно отметить (⁴, ⁵), что внутриутробное развитие млекопитающих позволяет различить шесть стадий развития приспособлений к питанию и дыханию зародыша и плода. Первая характеризуется внутриклеточным питанием за счет яичевого желтка и факультативно анаэробным дыханием — она длится у кролика около 3 суток. Вторая состоит в питании и дыхании зародыша через посредство трофобласта (у кролика она длится трое суток, 4—7-е сутки развития). В третьей стадии снабжение зародыша пищей и кислородом осуществляется через посредство трофобласта и желточного мешка (она длится также трое суток 8—10-е сутки). В четвертой стадии обмен веществ зародыша осуществляется при посредстве желточной (у кролика) и ранней аллантаидной плаценты (у крупного рогатого скота роль желточного мешка очень невелика); длительность ее у кролика — 11—12-е сутки. В пятой стадии аллантаидная плацента приобретает более сложное строение — она становится дольчатой у кролика и снабженной ранними котиледонами у жвачных (у кролика она длится шесть суток, 13—18-е сутки). В шестой стадии доставка плоду пищи и кислорода осуществляется посредством сложной аллантаидной плаценты (у кролика 18—30-е сутки).

Приведенный материал и высказанные соображения позволяют сделать следующие общие выводы.

1. Основу явлений периодизации у животных представляет присущий данной группе видов или данному виду тип развития.

2. Тип развития во всех случаях выражает характерную для данной группы видов или для данного вида форму единства среды и развивающегося организма.

3. На примере близко родственных и преемственно связанных видов немертин *Lineus desorgi* и *L. gibber* было показано, что резкое изменение условий существования может повести к резкому изменению даже общего характера типа развития.

4. Резко отличная периодизация развития птиц и млекопитающих определяется резкими различиями их типов развития — личиночного в первом случае и несвободного личиночного типа живорождения во втором.

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

Поступило
5 V 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Д. Лысенко, *Агробиология*, 1948, стр. 3—90; *Агробиология*, № 6, 15 (1950). ² И. В. Мичурин, *Собр. соч.*, 1, 1948, стр. 111—665. ³ С. А. Усов, *Дневник зоологич. отдел. ОЛЕА и Э.*, нов. сер., 3, № 2, 1 (1915). ⁴ Г. А. Шмидт, *Усп. совр. биол.*, № 2 (1951). ⁵ Г. А. Шмидт, *ДАН*, 80, № 1 (1951).