

А. С. ГИНЗБУРГ

ВОЗНИКНОВЕНИЕ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ В ЯЙЦАХ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 23 II 1953)

В настоящей работе изучалось возникновение билатеральной симметрии зародыша осетровых и зависимость между плоскостью симметрии и положением первых борозд дробления (по последнему вопросу в литературе имеются разные точки зрения ⁽¹⁻³⁾).

Яйцо осетровых рыб, по своему строению и характеру дробления, имеет много общего с яйцом амфибий. Для последних показано ⁽⁴⁾, что яйцо приобретает билатерально симметричное строение еще до начала дробления, в результате направленного смещения поверхностного слоя цитоплазмы. Это смещение у видов, имеющих интенсивно пигментированные яйца, сопровождается появлением на одной стороне яйца ниже экватора так называемого серого серпа (в яйцах разных кладок выраженного в разной степени четко). Плоскость, в которой происходит сдвиг, проходящая через центр серого серпа, становится плоскостью билатеральной симметрии зародыша. Направление смещения у амфибий в естественных условиях определяется местом проникновения сперматозоида (входящего в яйцо обычно несколько выше экватора); в опыте оно, кроме того, может быть определено направлением поворота яйца, происходящего вскоре после оплодотворения под действием силы тяжести, наклоном оси яйца или его сдавливанием.

При развитии яиц осетровых рыб (севрюги и осетра) также еще до начала дробления, в результате направленного смещения пигментированного поверхностного слоя цитоплазмы, образуется светлый серп ⁽⁵⁾. В отличие от серого серпа амфибий, светлый серп яиц осетровых располагается выше экватора. Это различие, повидимому, объясняется относительно большим запасом желтка в яйце осетровых — нижняя граница серпа в обоих случаях совпадает с границей вегетативной области, богатой желтком и четко отличающейся по своей пигментации. Серп в разных кладках икры бывает выражен в разной степени и в ряде случаев совсем неразличим.

На стадии появления светлого серпа яйцо осетровых приобретает морфологически выраженное билатерально-симметричное строение. Наблюдения над развивающимися яйцами с зарисовкой их на последовательных стадиях и опыты перетяжки яиц с четко выраженным светлым серпом показывают, что спинная губа blastopora, как и у амфибий, закладывается в клеточном материале, произошедшем из области светлого серпа (его центральной части) и что, следовательно, плоскость, проходящая через центр серпа и оба полюса яйца, является плоскостью билатеральной симметрии зародыша.

Каковы условия возникновения билатерально-симметричной структуры яйца осетровых? Предшествуют ли ей какие-либо подготовительные процессы, подобно тому, как это имеет место у амфибий?

У осетровых, в отличие от амфибий, сперматозоид может проникнуть в яйцо только через микропиллярные отверстия, располагающиеся над анимальным полюсом, и потому его проникновение не нарушает радиальной симметрии яйца.

Изучение первых изменений развивающихся яиц привлекает с этой точки зрения внимание к другому явлению — именно, к повороту яиц, происходящему вскоре после оплодотворения. Яйца осетровых обычно имеют несколько удлинненную форму и при попадании в воду ложатся, как правило, на бок, так что анимально-вегетативная ось располагается параллельно дну сосуда (рис. 1 I). После оплодотворения оболочки яиц приобретают клейкость, вслед за чем яйца начинают поворачиваться внутри оболочек, ориентируясь анимальным полюсом вверх (рис. 1 II). Поворот происходит в вертикальной плоскости, проходящей через анимально-вегетативную ось яйца, причем анимальный полюс описывает дугу около 90° .

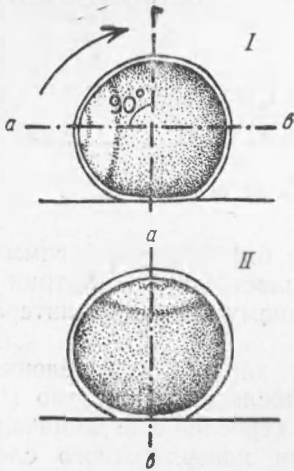


Рис. 1. Вид яйца севрюги сбоку. I — до осеменения и в первые минуты после осеменения, II — после того как оно повернулось анимальным полюсом вверх, *a — в* — анимально-вегетативная ось. Стрелкой показано направление поворота

Чтобы выяснить роль этого поворота в возникновении билатерально-симметричной структуры яйца был проделан ряд опытов, в которых яйца совершали поворот в заданном направлении, а затем устанавливалось отношение плоскости симметрии развивающихся зародышей к направлению поворота. Для этого производились зарисовки яиц до начала поворота (и иногда в процессе поворота), на стадиях первого деления, ранней гастролы и замкнувшейся нервной трубки (см. рис. 2). По окончании нейруляции иногда наблюдалось небольшое смещение зародыша внутри оболочек; поэтому для большей точности результаты всех опытов учитывались по положению плоскости

симметрии на стадии первого деления (при наличии четкого светлого серпа) и ранней гастролы.

I. Неоплодотворенные яйца севрюги или осетра укладывались в ряд на предметном стекле, помещенном в чашку Петри с водой, таким образом, чтобы все они были обращены анимальным полюсом в одну сторону (рис. 2 а) — к более удаленному от наблюдателя длинному ребру стекла; затем прибавлялась сперма. В других случаях в опыт брались яйца непосредственно после осеменения и размещались таким же образом. Через 4—10 мин. после осеменения яйца приклеивались к стеклу и затем постепенно поворачивались анимальным полюсом вверх; поворот обычно заканчивался через 15—20 мин. после осеменения. Направление поворота задано первоначальным положением яиц: он происходил в плоскости, проходящей через анимально-вегетативную ось яйца (и перпендикулярной поверхности предметного стекла), в направлении на наблюдателя.

В результате (см. табл. 1) светлый серп и, соответственно, спинная губа blastopora закономерно (у 52 яиц из 55) появлялись на стороне яйца, обращенной к наблюдателю (рис. 2 б и в), причем угол между плоскостью поворота и плоскостью симметрии у значительного большинства яиц был меньше 45° . В некоторых кладках действие поворота сказывалось особенно четко; так, в опытах с яйцами севрюги из 2 кладок (24 яйца) угол между плоскостью поворота и плоскостью симметрии во всех случаях не превышал 45° и у 96% яиц — 30° .

В нескольких случаях после того, как яйца повернулись на 90° , мы постепенно поворачивали стекло с приклеившимися к нему яйцами таким

образом, чтобы заставить их сделать дополнительный поворот в 360° в том же направлении (т. е. в общей сложности поворот в 450°). В результате (см. табл. 1), в 23 случаях из 24 спинная губа бластопора заложилась на стороне яйца, обращенной к наблюдателю, причем угол между плоскостью поворота и плоскостью симметрии еще чаще, чем при естественном повороте, был меньше 45° .

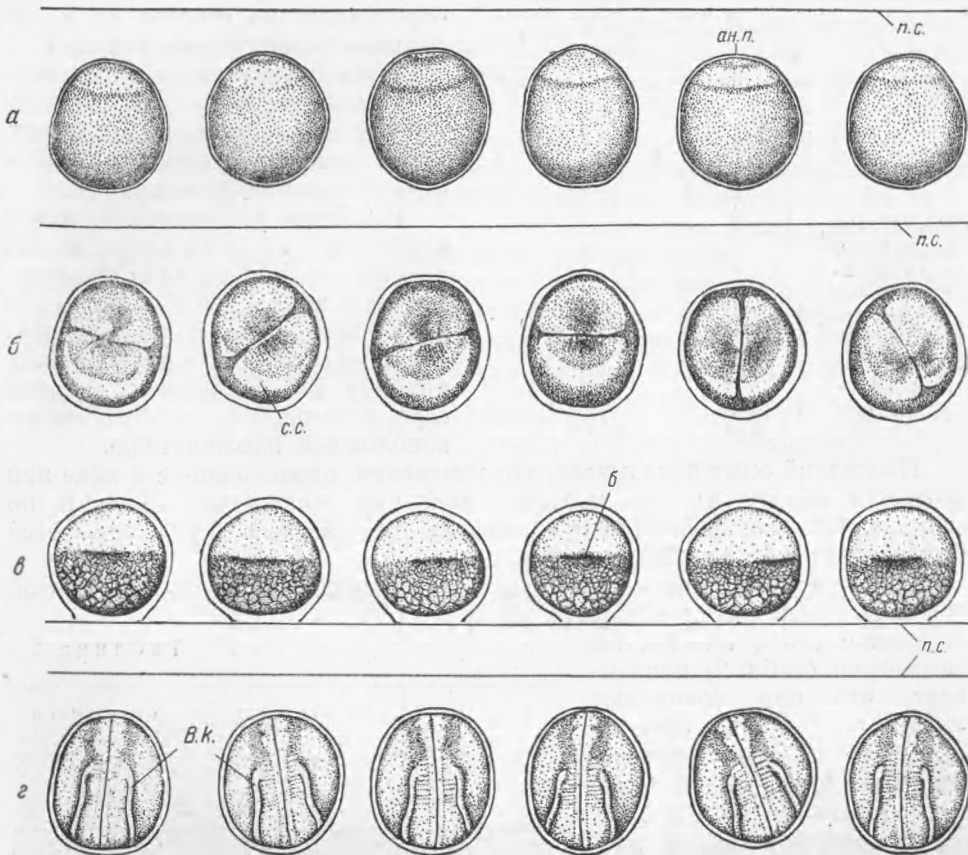


Рис. 2. Последовательные стадии развития яиц севрюги, уложенных в ряд на бок, анимальным полюсом от наблюдателя. *а* — в первые минуты после осеменения, *б* — на стадии первого деления, *в* — ранней гастролы, *г* — замкнувшейся нервной трубки. *а, б, г* — вид сверху, *в* — сбоку. *ан. п.* анимальный полюс, *б* — спинная губа бластопора, *В. к.* — Вольфовы каналы, *п. с.* — край предметного стекла, *с. с.* — светлый серп

Описанные опыты показывают, что возникновение билатеральной симметрии в яйце осетровых связано с его поворотом после оплодотворения (причем сторона яйца, первоначально обращенная вверх, становится спинной стороной зародыша). Это подтверждается результатами опыта II, в котором поворот был исключен.

II. Оплодотворенные яйца размещались как в опыте I. После того, как оболочки яиц приобретали клейкость, мы помещали между ними неосемененные яйца таким образом, чтобы анимальный полюс был обращен вверх; клейкие оболочки оплодотворенных яиц удерживали неоплодотворенные яйца в таком положении. После этого производилось осеменение. У яиц, еще до осеменения ориентированных анимальным полюсом вверх и потому позднее не продельвавших поворота, светлый серп оказался обращенным в разные стороны.

III. Яйца ориентировались как в опыте I. После того как они приклеивались к предметному стеклу, мы в продолжение 20—30 мин. непре-

равно медленно вращали стекло в разных направлениях, после чего помещали его обратно в чашку Петри. Пока производилось вращение, яйца сохраняли первоначальное положение (не успевали изменить его под действием силы тяжести) и поворачивались анимальным полюсом

Таблица 1

Опыт	Число яиц		Угол между заданной плоскостью поворота и плоскостью симметрии в °					
			0—45		45—90		90—180	
	число	%	число	%	число	%		
Яйца помещены в ориентированном положении, поворот на 90°	55	43	78,2	9	16,4	3	5,4	
Направленный поворот на 450°	24	22	91,6	1	4,2	1	4,2	

вверх лишь после того, как вращение прекращалось. В результате во всех случаях светлый серп образовался на стороне яйца, обращенной к наблюдателю, т. е. в соответствии с этим поворотом.

Таким образом, действие поворота сказывается и в случаях, когда он происходит на 20—30 мин. позднее, чем в норме.

IV. Яйца размещались, как в опыте I, но после того как поворот закончился, мы ставили предметное стекло на ребро так, чтобы яйца совершили второй поворот в направлении, противоположном первому. Во всех случаях светлый серп появился на стороне, противоположной наблюдателю.

Последний опыт показывает, что изменения, происходящие в яйце при повороте, обратимы: если заставить яйцо совершить второй поворот, по направлению противоположный первому, то светлый серп образуется в соответствии с последним поворотом.

Во всех проделанных опытах зарисовывалось положение первой борозды дробления. Сопоставление его с плоскостью симметрии (табл. 2) показывает, что они совпадают

Таблица 2

Вид	Число яиц	Угол между плоскостью симметрии и первой бороздой в °							
		0	0—15	15—30	30—45	45—60	60—75	75—90	90
Сеuryга	73	7	7	5	15	10	13	11	5
Осетр	54	7	5	5	5	12	9	4	7
Всего	127	14	12	10	20	22	22	15	12
% . . .	100	11,0	9,5					11,8	9,4
		20,5		7,9	15,8	17,3	17,3	21,2	

лишь в редких случаях (11,0%) и, как правило, образуют угол разной величины. Процент случаев, в которых первая борозда располагается относительно плоскости симметрии под углом, близким к 90° (т. е. в которых с этой плоскостью более или менее точно совпадает вторая борозда, перпендикулярная первой), также в среднем невелик. Эти данные согласуются с результатами опытов перетяжки яиц сеuryги⁽¹⁾ и показывают, что направление первых борозд дробления не имеет строго определенного отношения к плоскости симметрии. При этом следует отметить, что в отдельных партиях икры яйца, у которых вторая борозда располагается под меньшим углом к плоскости симметрии или совпадает с ней, встречались значительно чаще чем в среднем.

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

Поступило
24 XII 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Т. А. Детлаф, ДАН, 53 № 1, 89 (1946). ² М. Ф. Вернидуб, ДАН, 83, № 6, 941 (1952). ³ И. А. Садов, Е. М. Коханская, ДАН, 83, № 6, 937 (1952). ⁴ P. Ansel, P. Vintemberger, Bull. biol. Fr. Belg., Suppl. 31 (1948). ⁵ Т. А. Детлаф, А. С. Гинзбург, Тр. ИМЖ АН СССР, № 5, 184 (1951).