

А. И. ЗОТИН

МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ ПЕРИВИТЕЛЛИНОВОГО ПРОСТРАНСТВА У ЯИЦ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 8 II 1954)

В последнее время появился ряд работ, посвященных механизму отделения оболочек и образованию перивителлинового пространства у яиц костистых рыб (1-4). Найдено, что в кортикальном слое зрелых яиц костистых рыб имеются особые структуры (называемые разными авторами различно: капельки, пузырьки, дискообразные пластинки, альвеолы), которые исчезают после оплодотворения или активации яйца. Исчезновение этих структур всегда сопровождается отделением оболочек и образованием перивителлинового пространства.

С другой стороны доказано (1), что в перивителлиновом пространстве после оплодотворения появляется осмотически активное коллоидное вещество, которое насасывает под оболочку воду из окружающей среды. Поэтому исчезновение особых структур из кортикального слоя яиц костистых рыб связывают с появлением в перивителлиновом пространстве коллоидных веществ (1, 4). Таким образом, считается, что образование перивителлинового пространства у яиц костистых рыб происходит благодаря насасыванию воды из окружающей среды коллоидами, которые появляются в перивителлиновом пространстве из кортикального слоя яйца после оплодотворения или активации.

Для лососевых рыб подобная гипотеза была высказана еще Богуцким (5). Однако морфологического подтверждения она не получила, так как у лососевых рыб из-за малой прозрачности оболочек трудно наблю-

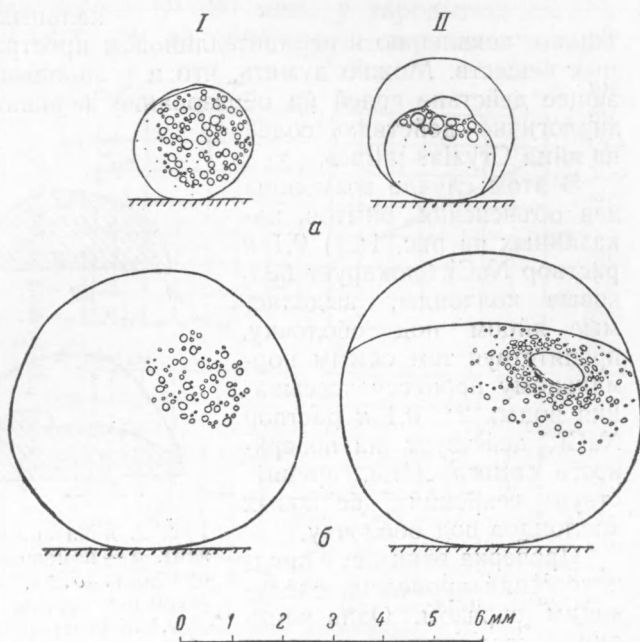


Рис. 1. Влияние 0,1 н раствора NaCl на образование перивителлинового пространства у яиц лосося и сига. I — неоплодотворенные яйца в 0,1 н растворе NaCl, II — в воде, а — яйца сига через 11 часов, б — яйца лосося через 6 часов

дать изменения яиц после оплодотворения или активации. Можно все же показать косвенным путем, что и яйца лососевых рыб секретируют после оплодотворения особые вещества, участвующие в образовании перивителлинового пространства. Ямамото ⁽¹⁾ нашел, что в $M/7,5$ растворе Рингера

Таблица 1

Потребление воды яйцами лосося и сига после помещения их в воду (объем поступившей в яйцо воды в $см^3$)

Время после оплодотв. в мин.	Яйцо сига (оплодотвор.)	Яйца лосося	
		оплодотв.	неоплодотв.
0	0,0002	0,0002	0,0002
3	0,0000	0,0004	—
6	0,0006	0,0000	0,0008
9	0,0013	0,0030	0,0021
16	0,0021	0,0081	0,0079
23	0,0027	0,0110	0,0106
30	0,0033	0,0153	0,0127
60	0,0054	0,0180	0,0161
90	0,0068	0,0192	0,0187
120	0,0073	—	—
150	0,0074	0,0198	—
300	0,0074	0,0186	0,0174

яйца *Oryzias latipes* не образуют перивителлинового пространства и сохраняют в целости кортикальные альвеолы (в речной воде кортикальные альвеолы разрушаются и образуется перивителлиновое пространство). У лососевых рыб соли также действуют тормозяще на отделение оболочек. Как видно из рис. 1, неосеменные яйца озерного лосося (*Salmo salar morpha sebago* Girard) и свирского сига (*Coregonus lavaretus baeri natio swirensis* Pravdin), помещенные из полостной жидкости в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$, минуя воду, не образуют перивителлинового пространства. У зародышей *Oryzias latipes* действие $M/7,5$ раствора Рингера связано с тем, что соли препятствуют разрушению кортикальных альвеол ⁽¹⁾ и, следова-

тельно, появлению в перивителлиновом пространстве осмотически активных веществ. Можно думать, что и у зародышей лососевых рыб тормозящее действие солей на образование перивителлинового пространства аналогично действию солей на яйца *Oryzias latipes*.

В этом случае возможны два объяснения опытов, показанных на рис. 1: 1) $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$ блокирует белковые коллоиды, выделяемые яйцом под оболочку, препятствуя тем самым нормальному процессу всасывания воды; 2) $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$ действует на поверхность самого яйца, препятствуя секреции белковых коллоидов под оболочку.

Проверка этих двух предположений проведена следующим образом. Одна часть яиц лосося оплодотворялась

в воде и через 5—8 минут помещалась в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$, в $0,1 \text{ М}$ раствор глюкозы и в воду. Другая часть осемененных яиц из полостной жидкости переносилась в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$, минуя воду. На рис. 2 показаны зарисованные сбоку контуры верхней части таких яиц, после 16 часов пребывания в $0,1 \text{ н}$ растворе $NaCl$. У яиц, помещенных в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$, минуя воду, процесс отделения оболочек полностью затормозился. У яиц, помещенных в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$ после того, как они побыли некоторое время в воде, образовалось нормальное перивителлиновое пространство. Эти опыты показывают, что $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$ действует не на процесс всасывания воды под оболочку, а на процесс выде-

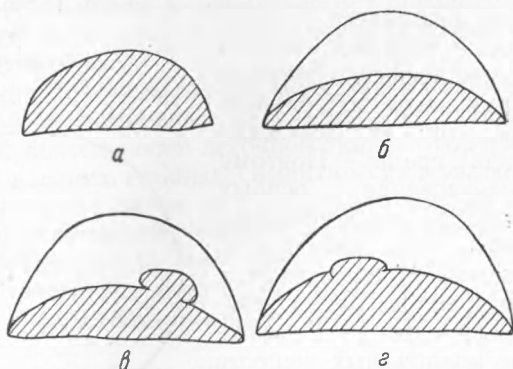


Рис. 2. Яйца лосося (показаны верхние части яиц). а — помещены в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$ минуя воду, б, в, г — оплодотворены в воде, затем перенесены в $0,1 \text{ н}$ раствор $NaCl$ (б) $0,1 \text{ М}$ раствор глюкозы (в) или в воду (г)

ления яйцом веществ, вызывающих образование перивителлинового пространства — если процесс образования перивителлинового пространства начался, то он будет продолжаться и в 0,1 M растворе NaCl. Действие это специфично для растворов NaCl, так как в 0,1 M растворе глюкозы происходит нормальное образование перивителлинового пространства.

Из данных, приводимых на рис. 1 и 2, следует и другое, очень важное положение: для того, чтобы произошло выделение осмотически-активных веществ, необходимо воздействие воды окружающей среды на поверхность яйца.

Образование перивителлинового пространства происходит за счет поступления воды из окружающей среды. Это видно из табл. 1, где приведены данные о поступлении воды в оплодотворенные и неоплодотворенные яйца лосося и оплодотворенные яйца сига. Методика измерения поступления воды в яйца рыб описана раньше (6). В данных опытах измерения проводились для яиц лосося в трубке с 0,37 M сахарозой на расстоянии 60 см, расчеты велись по формуле

$$U_1^{1,369} = \frac{1,3112 - 29,09 \Delta V}{(0,02751 + 0,2388 \Delta V)^{0,4563}}$$

и для яиц сига в трубке с 0,18 M сахарозой на расстоянии 20 см, расчеты велись по формуле

$$U_1^{1,369} = \frac{0,2227 - 16,60 \Delta V}{(0,003086 + 0,2388 \Delta V)^{0,4563}}$$

Как видно из табл. 1, поступление воды в яйцо после оплодотворения продолжается у зародышей лосося 60—90 мин., у зародышей сига — 120 мин. Эта вода идет в основном на образование перивителлиновой жидкости, так как само яйцо воды не поглощает (3). Яйца лосося потребляют намного больше воды, чем яйца сига. Это связано с тем, что яйца лосося крупнее яиц сига (диаметр яиц лосося равен 6,03 мм, яиц сига — 2,91 мм). Относительные же размеры перивителлинового пространства у яиц сига после оплодотворения возрастают гораздо сильнее, чем у яиц лосося.

Прекращение поступления воды в перивителлиновое пространство связано по представлению Хайеса и Армстронга (3) с началом затвердевания оболочек. На рис. 3 сопоставляются кривые скорости потребления воды яйцами лосося и сига после оплодотворения и кривые затвердевания оболочек. (Скорость поступления воды в яйцо вычислена из данных, приводимых в табл. 1, прочность оболочек определялась с помощью прибора Грея (7).) Из рис. 3 видно, что потребление воды, которая идет на образование перивителлинового пространства, прекращается с началом увеличения прочности оболочек. Эти данные подтверждают материалы Хайеса и Арм-

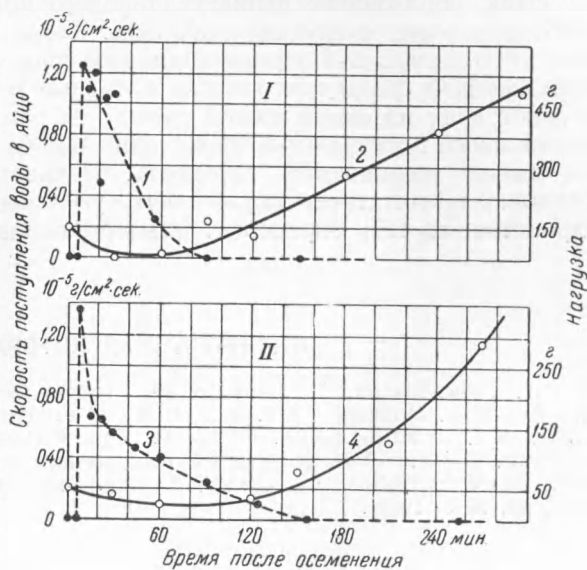


Рис. 3. Сопоставление скорости поступления воды (1, 3) и затвердевания оболочек (2, 4) у яиц лосося (I) и сига (II)

стронга (3). В количестве дополнения к их толкованию процесса можно добавить следующее. Повидимому, ослабление прочности оболочек после осеменения и помещения яиц в воду (см. рис. 3) необходимо для образования перивителлинового пространства. Это соображение основано на трех фактах. 1) Образование перивителлинового пространства происходит в тот промежуток времени, когда оболочки имеют сниженную прочность. 2) Поступление воды в яйцо прекращается, когда прочность оболочек достигает величины, близкой к исходной прочности оболочек не оплодотворенных яиц из полостной жидкости.



Рис. 4. Изменение прочности оболочек яиц лосося в масле (1) и в воде (2) после осеменения

3) У яиц сига, у которых образование перивителлинового пространства продолжается дольше, продолжительней и период сниженной прочности оболочек. Снижение прочности яичевых оболочек происходит благодаря особому действию воды окружающей среды на оболочки. Это видно из рис. 4, где показано затвердевание оболочек яиц лосося в воде и в вазелиновом масле. В вазелиновом масле снижение прочности оболочек, перед резким увеличением, не происходит. Как было показано раньше (8), вода участвует в подготовке затвердевания оболочек. Таким образом, вода окружающей среды оказывает двойственное действие на яичевые оболочки: с одной стороны, она снижает прочность оболочек, с другой — участвует в подготовке процессов, которые ведут к резкому увеличению прочности оболочек.

Итак, образование перивителлинового пространства у яиц лососевых рыб происходит следующим образом. После оплодотворения или активации яйцо выделяет в перивителлиновое пространство под действием воды окружающей среды осмотически активные вещества. Эти вещества насыщают воду из окружающей среды под оболочку. Образование перивителлинового пространства происходит только в тот период, когда оболочки имеют пониженную прочность. Начавшееся увеличение прочности оболочек препятствует дальнейшему увеличению перивителлинового пространства, то есть определяет размеры перивителлинового пространства.

Поступило
2 XI 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ T. Yamamoto Proc. Imp. Acad., Tokyo, 15 (8) (1939). ² Sh. Hamano, Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 2 (3) (1951). ³ F. Hayes, F. Armstrong, Canad. J. Res., Sec. D, 20 (5) (1942). ⁴ С. Г. Крыжановский, Вопросы ихтиологии, 1953, стр. 37—61. ⁵ M. Boguski, Protoplasma, 9 (3) (1930). ⁶ А. И. Зотин, ДАН, 89, № 2 (1953). ⁷ J. Gray, J. Exp. Biol., 9 (3) (1932). ⁸ А. И. Зотин, ДАН, 89, № 3 (1953).