

А. И. ЗОТИН

**ОСОБЕННОСТИ СЕКРЕЦИИ ФЕРМЕНТА ВЫЛУПЛЕНИЯ
У ЗАРОДЫШЕЙ ОСЕТРОВЫХ И ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**

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

Показано, что вылупление зародышей костистых (^{1,2,4,5}) и осетровых (⁶) рыб происходит при помощи особого фермента, растворяющего яйцевые оболочки. Появление фермента в перивителлиновой жидкости связано с деятельностью одноклеточных желез вылупления, расположенных большей частью в покровах головы и передней части желточного мешка, а иногда и в других частях тела зародыша (^{1,3,7,8}). У зародышей осетровых рыб железы вылупления расположены в нижней части головы (^{6,9}). У зародышей озерной форели (*Salmo trutta morpha lacustris* Linné) перед вылуплением одноклеточные железы вылупления располагаются на жаберной крышке, на нижней и верхней челюстях, в области вентрикарда сердца, заходят на грудные плавники и на переднюю часть желточного мешка (см. рис. 3). У зародышей свирского сига (*Coregonus lavaretus baeri natio swirensis* Pravdin) и лосося (*Salmo salar morpha sebago* Girard) расположение железистых клеток несколько иное: у зародышей сига, в отличие от зародышей форели, железы отсутствуют на верхней челюсти, на грудных плавниках и в передней части желточного мешка; у зародышей лосося, в отличие от зародышей форели, железы отсутствуют в передней части поверхности желточного мешка.

Выделение фермента в перивителлиновое пространство происходит на стадии, близкой к вылуплению зародышей из оболочек. С этого момента начинается быстрое снижение прочности яйцевых оболочек (^{4,6}). На основании имеющихся в литературе данных о снижении прочности оболочек перед вылуплением зародышей осетровых (⁶) и лососевых (⁴) рыб нельзя судить о характере снижения прочности оболочек каждого индивидуального яйца. Дело в том, что при статистическом способе учета изменения прочности (что имело место в обеих работах) средняя прочность оболочек может снижаться по двум причинам: 1) вследствие постепенного снижения прочности оболочек каждого измеряемого яйца, или 2) вследствие резкого снижения прочности оболочек одних яиц в то время, как прочность оболочек остальных яиц остается прежней. В последнем случае средняя величина прочности оболочек характеризует, по существу, процент яиц со сниженной прочностью.

На рис. 1 показана прочность оболочек яиц севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas.) на четырех стадиях развития перед вылуплением. Мы видим, что происходит постепенное снижение прочности оболочек всех яиц, а не только снижение средней прочности 10 оболочек. Иначе обстоит дело у зародышей лососевых рыб. На рис. 2 показаны три стадии снижения прочности оболочек одной и той же партии яиц лосося перед вылуплением. Можно видеть, что в этом случае постепенное снижение средней прочности оболочек перед вылуплением зародышей связано с тем, что статистически увеличивается процент яиц с резко ослабленными оболочками: одни яйца продолжают сохранять ту же прочность оболочек, что и на предшествующих стадиях, другие резко снизили прочность оболочек.

Такой характер снижения прочности оболочек зародышей лососевых рыб на стадии вылупления показывает, что снижение прочности оболочек каждого отдельного яйца происходит не постепенно, а скачком от максимального значения к нулевому. Наоборот, у зародышей осетровых рыб снижение прочности оболочек на стадии вылупления происходит постепенно у каждого отдельного зародыша.

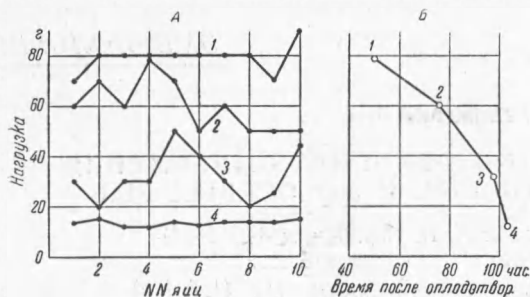


Рис. 1. Четыре стадии снижения прочности оболочек яиц севрюги перед вылуплением. А — прочность оболочек каждого яйца (измерена прочность оболочек 10 яиц на каждой стадии); Б — среднее значение прочности оболочек тех же яиц

ет также следующее: у зародышей осетровых рыб железы и после вылупления некоторое время сохраняют активность (5), у зародышей лососевых рыб железы полностью исчезают в момент вылупления (см. рис. 3). Наконец, имеются и прямые опыты, показывающие, что зародыши лососевых рыб выделяют сразу весь фермент, а зародыши осетровых рыб выделяют его постепенно, отдельными порциями.

Раньше (6) были приведены данные по накоплению фермента в железах и в перивителлиновом пространстве зародышей осетровых рыб. Следует подчеркнуть, что исследовались железы и перивителлиновая жидкость одних и тех же зародышей на каждой стадии развития. Из данных, приводимых в этой работе (6), можно видеть, что у зародышей осетра в перивителлиновое пространство переходит не весь фермент на стадии вылупления, а только часть, другая часть его остается в железах вылупления.

Для зародышей лососевых рыб доказательство было получено следующим путем. На стадии вылупления зародыш лосося помещался в воду в лунку, сделанную на дне парафиновой ванночки. В лунке зародыш освобождался от яйцевой оболочки, затем помещался в воду и переносился в соседнюю лунку, где у него отделялась голова вместе с перикардальной областью, а тело выбрасывалось. Таким образом, в одной лунке находилась оболочка и содержимое перивителлинового пространства, в другой — голова с железами вылупления. Головы в лунках растирались пинцетом с тем, чтобы большее количество фермента перешло в раствор. После получения растворов фермента в лунки закладывались яйца более ранних стадий развития. Прочность оболочек таких яиц была измерена через 24 часа. Все опыты сведены в табл. 1.

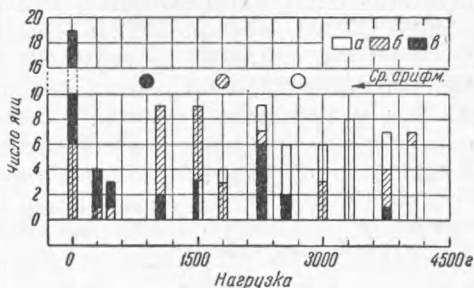


Рис. 2. Снижение прочности оболочек яиц лосося перед вылуплением. а — прочность оболочек до начала вылупления; б — прочность оболочек перед вылуплением единичных зародышей; в — прочность оболочек на стадии вылупления

Из 32 опытов в 15 случаях активны оказались только головы, в 7 случаях активна была только перивителлиновая жидкость, в 8 случаях (опыты №№ 3, 7, 11, 17, 25, 29, 31, 32) не были активны ни головы, ни перивителлиновая жидкость, и лишь в 2 случаях (№№ 12, 13) были активны и головы, и перивителлиновая жидкость. Это означает, что только в двух случаях из 32 удалось поймать стадию перехода фермента из желез в перивителлиновую жидкость. В остальных случаях фермент или оставался только в голове или полностью переходил в перивителлиновую жидкость. 7 случаев, когда не было обнаружено никакой активности, объясняются, повидимому, тем, что фермент успевал выйти из ослабленных оболочек в окружающую воду до опыта, поэтому в лунках его не оказалось.

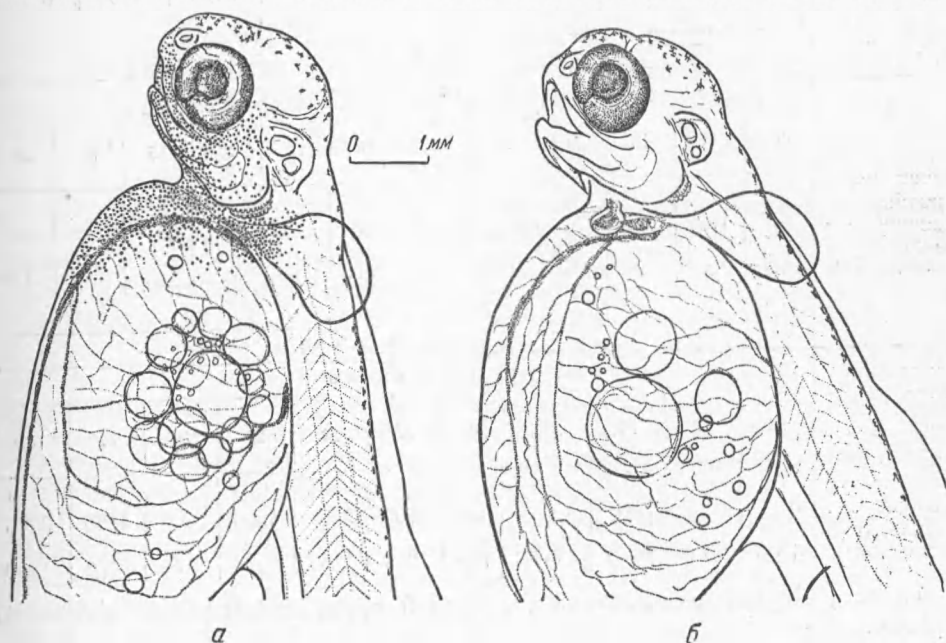


Рис. 3. Железы вылупления у зародышей форели. *а* — зародыш был вынут из оболочки перед вылуплением; *б* — зародыш самостоятельно вылупился из оболочки (рисунки сделаны через 24 часа после вылупления зародыша *б*)

Итак, все описанные выше опыты приводят нас к убеждению, что процесс секреции фермента зародышами осетровых рыб на стадии вылупления отличается от секреции зародышей лососевых рыб. Зародыши лососевых рыб выделяют фермент быстро и полностью. Зародыши осетровых рыб выделяют фермент отдельными порциями.

Как уже говорилось, у зародышей лососевых рыб (см. рис. 3) железы вылупления полностью исчезают во время выхода зародышей из оболочек. Экспериментальный анализ показывает, что исчезновение желез происходит только в том случае, если зародыш находился в оболочках. Опыт был поставлен следующим образом. Часть зародышей форели незадолго до вылупления вынималась из оболочек до того, как произошло исчезновение желез. Часть зародышей оставалась в оболочках. Если для секреции фермента необходимо присутствие оболочек, то железы вылупления должны исчезнуть только у зародышей, находящихся в оболочках. Как видно из рис. 3, железы исчезли только у тех зародышей, которые находились в оболочках. У зародышей, освобожденных из оболочек, железы вылупления полностью сохранились, хотя прошло около суток с того момента, когда произошло вылупление контрольных зародышей, находившихся в оболочках. Проследивание дальнейшей судьбы этих желез

Прочность оболочек (в г)

		Через 41 час											
		№№ опытов											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Головы . . Перивителл. жидкость	0	140	1400	300	4400	3700	4400	700	3900				
	3700	1700	2500	2200	300	0	3700	4400	0				
		Через 70 час.											
		№№ опытов											
		10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Головы . . Перивителл. жидкость	300	1000	300	70	0	0	700	1500	0	0	0	0	
	3000	3000	700	700	3000	2500	3000	3000	3000	2200	3700	4007	
		Через 30 час.											
		№№ опытов											
		22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
Головы . . Перивителл. жидкость	0	0	300	4400	4400	4700	3000	4000	2500	4700	3700		
	4700	3000	2200	4400	700	600	300	3000	140	3700	17000		

показало, что они исчезают лишь через 5 суток пребывания зародышей в воде.

Таким образом, выделение фермента происходит только у тех зародышей, которые находились в яйцевых оболочках. Зародыш, дойдя до определенной стадии развития, отвечает на присутствие яйцевой оболочки тем, что выбрасывает фермент в перивителлиновое пространство.

Для того чтобы выяснить, куда девается фермент вылупления у зародышей, которые его не выделили в перивителлиновое пространство, был проделан следующий опыт. В 5 см³ воды было помещено 50 зародышей лосося, вынутых из оболочек перед вылуплением. Железы вылупления начали исчезать у этих зародышей на 3-е сутки. Зародыши были вынуты из воды и туда помещены яйца с прочными оболочками. Если фермент с исчезновением желез переходит в раствор, то прочность яиц, помещенных в раствор, должна уменьшиться. Измерение прочности этих яиц показало, что фермента в растворе нет. Повидимому, у зародышей, вынутых из оболочек до вылупления, железы рассасываются и исчезают. При этом фермент не переходит в окружающую воду.

Поступило
2 XI 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ P. Wintrebert, C. R. Soc. Biol., 72, 724 (1912). ² I. Bourdin, *ibid.*, 95, 1142 (1926). ³ I. Bourdin, *ibid.*, 95, 1183 (1926). ⁴ F. Hayes, J. Exp. Zool., 85 (3) (1942). ⁵ Т. И. Привольнев, Зоол. журн., 22, в. 3 (1943). ⁶ А. И. Зотин, ДАН, 92, № 3 (1953). ⁷ С. Г. Крыжановский, Тр. Инст. морф. животн., в. 1 (1949). ⁸ С. Г. Крыжановский, А. И. Смирнов, С. Г. Соин, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., 2 (1951). ⁹ Н. И. Драгомиров, Тр. Инст. морф. животн., в. 10 (1953).