

А. И. ЗОТИН

**ЗНАЧЕНИЕ ВНУТРЕННЕЙ ЖЕЛТОЧНОЙ ОБОЛОЧКИ,
КАК МЕХАНИЧЕСКОЙ ОПОРЫ, ДЛЯ НОРМАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ
ОСЕТРОВЫХ РЫБ**

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

Как известно ⁽¹⁾, система яйцевых оболочек у осетровых рыб представлена двумя желточными и поверхностной студенистой оболочками. Студенистая оболочка и внешняя желточная оболочка отделены от внутренней желточной оболочки: их легко снять с яйца остроконечным пинцетом на любой стадии развития. Внутренняя желточная оболочка на ранних стадиях развития плотно прилежит к поверхности яйца. Даже на стадии гаструлы трудно удалить ее, не повреждая зародыша.

В данной работе был применен новый метод удаления внутренней желточной оболочки. Вылупление зародышей осетровых рыб происходит с помощью особого фермента, который появляется в перивителлиновой жидкости на стадии вылупления и, растворяя яйцевые оболочки, способствует выходу зародыша из оболочек ⁽²⁾. Фермент вылупления зародышей осетровых рыб, так же как и костистых рыб ^(3, 4), с одинаковым успехом растворяет оболочки зародышей, находящихся на любой стадии развития. Следовательно, яйцевые оболочки можно удалять с помощью фермента вылупления с зародыша любой стадии развития.

В качестве раствора фермента можно пользоваться отфильтрованной водой, в которой проходило вылупление. Чтобы создать достаточную концентрацию фермента в растворе, необходимо помещать большое количество зародышей на стадии вылупления в небольшой объем воды. В это время у большинства зародышей фермент вылупления уже выделен железистыми клетками в перивителлиновое пространство. Поэтому можно не ждать пока зародыши сами вылупятся из оболочек и ускорить переход фермента из перивителлинового пространства в воду, освобождая часть зародышей из оболочек операционным путем.

Для заготовки фермента можно использовать зародышей и на более ранних стадиях развития. Для этого перед началом вылупления производится удаление голов большого числа зародышей. Головы растираются в ступке и высушиваются при комнатной температуре. Полученный порошок обладает большой ферментативной активностью, так как в него включено содержимое желез вылупления, расположенных на нижней поверхности головы. Для работы порошок разбавляется водой.

Под действием фермента от прочной и эластичной оболочки остается лишь тонкая, паутинообразная пленка. Оболочка полностью или частично (в зависимости от продолжительности действия и концентрации фермента) теряет свои механические свойства. Таким образом, этот метод можно применять для выяснения роли механических свойств желточной оболочки в нормальном развитии.

Работа проводилась на яйцах севрюги (*Acipenser stellatus* Pall.) и черноморско-азовского осетра (*Acipenser güldenstädti colchicus*

V. Marti) в низовьях Дона весной 1952 г. Икра осеменялась в лаборатории сухим способом и инкубировалась в кристаллизаторах с отфильтрованной речной водой. Студенистая и внешняя желточная оболочки были удалены операционным путем. Внутренняя желточная оболочка растворялась при помощи фермента вылупления.

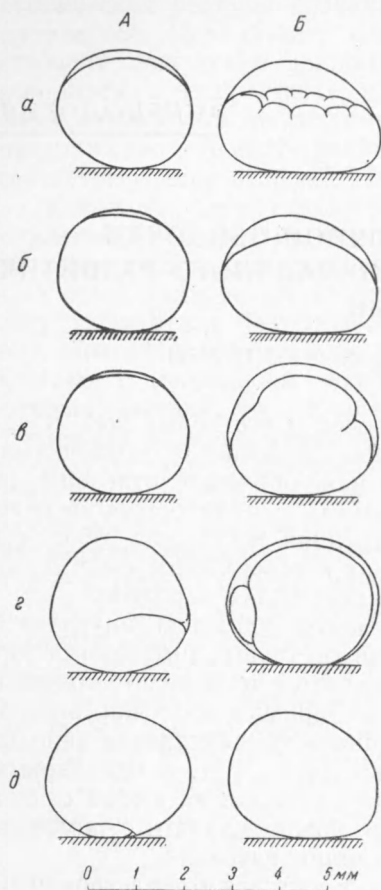


Рис. 1. Изменение формы зародышей севрюги, внутренняя желточная оболочка которых ослаблена ферментом вылупления. А — до опыта, Б — после 4 часов воздействия фермента вылупления. а — перед 1-м делением, б — дробление (32—64 blastomeres), в — средняя бластула, г — начало аструляции, д — перед замыканием бластопора

На рис. 1 изображены яйца севрюги, у которых внутренняя желточная оболочка потеряла свою механическую прочность в результате 4-часового действия фермента вылупления. Наблюдения за яйцами проводились в особых камерах из органического стекла, которые позволяют производить зарисовку зародышей в боковом положении. Как видно из рис. 1, на первых стадиях развития зародыш не способен самостоятельно сохранять шарообразную форму: у яиц с ослабленной оболочкой зародыш под действием силы тяжести принимает форму лепешки. Способность к самостоятельному сохранению формы появляется у зародышей севрюги только начиная со стадии средней гастролы (рис. 1). До этой стадии поддержание шарообразной формы яйца обеспечивается целиком внутренней желточной оболочкой.

Зародыши с обработанной ферментом вылупления внутренней желточной оболочкой в большинстве случаев развиваются неправильно: у них атипично происходят процессы гастрюляции и нейруляции.

Для амфибии (⁵, ⁶) показано, что зародыши, лишенные оболочек на стадии ранней бластулы и помещенные в 0,35% раствор Рингера, дают большой процент экзогастрол. Это же установлено и для осетровых рыб (⁷). Зародыши севрюги, лишенные яйцевых оболочек на стадии крупноклеточной бластулы и помещенные в раствор Гольцфретера, дают большой процент экзогастрюляции разной степени. Зародыши, лишенные оболочек и помещенные на тех же стадиях в воду, развиваются нормально и не экзогастрюлируют (⁷). Последнее не согласуется с материалами,

полученными в данной работе. У большинства зародышей растворение внутренней желточной оболочки на любой стадии от оплодотворения до средней гастролы вызывает нарушение нормального течения инвагинации, независимо от того, помещены ли зародыши с ослабленными оболочками в речную воду или в раствор Гольцфретера. На рис. 2 показана частичная экзогастрюляция у зародышей севрюги, обработанных ферментом вылупления на стадии бластулы и помещенных в отфильтрованную речную воду. На рис. 2 видно, что экзогастрюляцию можно вызвать простым ослаблением оболочек, независимо от того, помещаются ли зародыши севрюги в гипертонический раствор солей или в речную воду. Так как эти данные не согласуются с результатами, полученными другими авторами (⁷), то пока можно только в предварительной форме выска-

зять предположение относительно роли внутренней желточной оболочки в процессе гастрюляции зародышей осетровых рыб. Можно думать, что вворачиванию зародышевого материала при гастрюляции помогает наличие упругой опоры в виде внутренней желточной оболочки. Ослабление этой опоры ферментом вылупления вызывает частичное выворачивание инвагинирующего материала наружу (экзогастрюляция).

У яиц с ослабленной ферментом вылупления внутренней желточной оболочкой нарушается и нормальное течение процесса нейруляции. У нормально развивающихся зародышей в конце периода гастрюляции происходит поворот зародыша, и нервная пластинка закладывается в верхней части. Как говорилось выше, зародыши с ослабленной внутренней желточной оболочкой имеют форму лепешки. Эта форма сохраняется и в дальнейшем развитии. Естественно, что таким лепешкообразным зародышам трудно повернуться внутри оболочек. Поэтому у яиц с оболочками, ослабленными на ранних стадиях развития, нервная пластинка закладывается не сверху, а снизу (рис. 3). Такие зародыши впоследствии все же поворачиваются и нервная пластинка переходит в верхнюю часть. Тем не менее, в наблю-

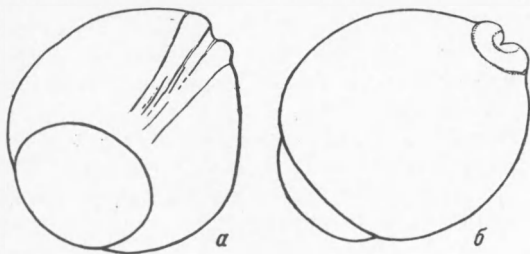


Рис. 3. Положение нервной пластинки у зародышей осетра, оболочки которых ослаблены ферментом вылупления на стадии дробления. *а* — вид снизу, *б* — вид сверху

зародышей. Поверхностные структуры самого зародыша начинают играть заметную роль в сохранении формы зародыша со стадии средней гастрюлы. С этого момента формоопределяющее значение внутренней желточной оболочки падает. Однако за ней остается защитно-механическая функция, так как механическая прочность поверхностных структур самого зародыша ничтожна по сравнению с прочностью яичевых оболочек.

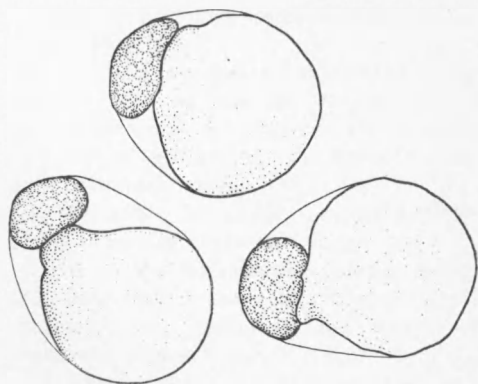


Рис. 2. Частичная экзогастрюляция зародышей севрюги, у которых на стадии средней бластулы внутренняя желточная оболочка была ослаблена ферментом вылупления

давшихся случаях такие зародыши развивались неправильно и погибли (возможно за счет инфекции).

Таким образом, для нормального течения процессов гастрюляции и нейруляции зародышей осетровых рыб необходимо наличие целой, не ослабленной внутренней желточной оболочки.

На ранних стадиях развития внутренняя желточная оболочка обеспечивает сохранение шарообразной формы

Поступило
2 XI 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. А. Детлаф, А. С. Гинзбург, ДАН, 72, № 2 (1950). ² А. И. Зотин, ДАН, 92, № 3 (1953). ³ Т. И. Привольнев, Зоол. журн., 22, № 3 (1943). ⁴ F. Hayes, J. Exp. Zool., 89, 3 (1942). ⁵ J. Holtfreter, Arch. Entw.-mech., 129, 669 (1933). ⁶ J. Holtfreter, Biol. Zbl., 53, 404 (1933). ⁷ Т. А. Детлаф, ДАН, 52, 6 (1946).