Доклады Академии наук СССР
1955. Том 104, № 3

ЭМБРИОЛОГИЯ

О. М. ИВАНОВА-КАЗАС

О ЗАВИСИМОСТИ ФОРМ ДРОБЛЕНИЯ ОТ СОДЕРЖАНИЯ ЖЕЛТКА В ЯЙЦЕ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 25 IV 1955)

Обычно различают дробление полное и неполное, равномерное и неравномерное, синхронное и асинхронное. По расположению бластомеров можно различить правильные формы дробления (спиральное, радиальное, билатеральное) и неправильное (анархическое) дробление. Само собой разумеется, что такие признаки, как синхронность дробления, правильность в расположении бластомеров, раннее или более позднее появление в них дифференциации, зависят от свойств самой протоплазмы яйца, от его предварительной структуры и т. д. Наоборот, полноту дробления и его равномерность обычно ставят в зависимость от количества и распределения желтка, который, как полагают, механически препятствует делению плазмы. Поэтому, когда в яйце оказываются значительные количества желтка, дробление становится неполным: поверхностным (при равномерном распределении желтка) или дискоидальным (при концентрации желтка на вегетативном полюсе). Эта зависимость установлена уже давно и подтверждается многими наблюдениями.

Однако имеются факты, которые не укладываются в указанную схему. Мною изучено развитие трех паразитических перепончатокрылых (Prestwichia aquatica, Caraphractus reductus и Aphidius fabarum), яйца которых совершенно лишены желтка. Тем не менее дробление первых двух из названных форм — типичное поверхностное от начала до конца ([4]) а у Aphidius fabarum — сперва неполное (т. е. деления ядер не сопровождаются делением плазмы), а потом яйцо распадается сразу на несколько клеток, после чего дробление становится тотальным ([5]). Но так как в яйцах этих трех насекомых нет желтка, значит, в данном случае не желток является непосредственной причиной, определяющей неполный характер дробления. Повидимому, и здесь решающую роль играют наследственные свойства плазмы яйца.

Как известно, для всего класса насекомых характерны довольно крупные, богатые желтком яйца, дробящиеся по поверхностному типу. У наездников в связи с их паразитическим образом жизни происходит постепенное уменьшение размеров яиц и обеднение их желтком ([1-3]). В табл. 1 приведены цифры, характеризующие размеры яиц, и указан тип дробления для ряда перепончатокрылых. Так как размеры яиц в основном зависят от содержания в них желтка, то для сравнения яиц разных видов мы и будем пользоваться этим показателем. Во 2-й графе указаны источники, из которых взяты приведенные в таблице цифры; средние размеры яиц, данные в скобках, вычислены мною.

Из табл. 1 видно, что у некоторых паразитических перепончатокрылых дробление уже становится настоящим тотальным (Aphelopus theliae, Macrocentrus gifuensis, Copidosoma gelechiae). Таким образом, исчезновение желтка в конце концов приводит к переходу от поверхностного дробления к тотальному, но переход этот совершается с значительным опозда-

нием. Очевидно, поверхностный тип дробления насекомых, возникший в связи с накоплением в яйцах желтка, закреплен наследственно, и этот «наследственный механизм» дробления продолжает действовать некоторое время и после исчезновения желтка, бывшего его первопричиной.

Такой же рудиментарный характер могут иметь и некоторые более поздние процессы развития. Так, дробление у насекомых обычно завершается стадией перибластулы: на поверхности яйца образуется непрерывный эпителиальный слой (бластодерма), а центральную часть яйца занимает масса желтка. Из бластодермы в желток выселяются так называемые желточные клетки, функция которых состоит в переработке желтка. У Caraphractus и Prestwichia в результате дробления образуется типичная перибластула, только место желтка занимает небольшой участок нераздробившейся плазмы. Позднее в эту центральную плазму выселяются отдельные клетки из бластодермы, которые вскоре дегенерируют. Эти клетки можно толковать только как «рудимент» желточных клеток других насекомых. У Preswichia количество центральной плазмы незначительно и дегенерирующих клеток немного. И то и другое постепенно рассасывается, оставаясь на месте. У Caraphractus центральная плазма с дегенерирующими клетками имеет больший объем; она частично рассасывается, а частично выталкивается из тела зародыша. Это последнее обстоятельство показывает, что дегенерирующий материал не имеет особенной питательной ценности и ни в коей мере не является функциональной заменой отсутствующего желтка.

Таблица 1

Вид	Источник	Размеры яиц	Колич. желтка	Тип дробления
Chalicodoma muraria	(7)	3,5—4× ×0,75—1 мм (3,75× ×0,875 мм)	Много	Поверхностный
Camponotus herculeanus	(14)	1,4× ×0,5 мм	»	То же
Mestocharis militaris	(2)	415×95 μ	Мало	»
Caraphractus reductus	(3)	213×93 μ	Желтка нет	»
Prestwichia aquatica	(4)	154×65 μ	То же	»
Apelopus theliae	(10)	145×60 μ	»	Тотальный
Macrocentrus gifuensis	(12)	0,08—0,12× ×0,028—0,056 мм (100×42 μ)	»	»
Aphidius fabarum	(5)	86×36 μ	»	Переходный от неполного к полному
Copidosoma gelechiae	(11)	40—50× ×30—35 μ (45×33 μ)	»	Тотальный

Подобное же выселение клеток из бластодермы, их последующая дегенерация и выталкивание из тела зародыша вместе с центральной плазмой известны для Trichogramma evanescens (8), Oophthora semblidis (13) и некоторых других наездников, яйца которых уже не содержат желтка.

В противоположном направлении совершается эволюция яйца у низших наземных позвоночных. Здесь наблюдается тенденция к увеличению размеров яиц и накоплению в них желтка (6). При этом перемены в характере дробления тоже отстают от изменений в организации яйца. Яйцо травяной лягушки Rana temporaria, имеющее 2—3 мм в диаметре, по объему в 24 000 раз превышает яйцо Prestwichia и в то же время сохраняет, хотя и неравномерное, но типичное тотальное дробление. Переходный тип дробления, приближающийся к дискоидальному, наблюдается у Salamandra maculosa, яйца которой имеют диаметр 3,8—5 мм (9). Борозды дробления, начинающиеся на анимальном полюсе, достигают вегетативного полюса с таким опозданием, что здесь оказывается неразделенная масса желтка с лежащими в ней ядрами. Однако это состояние вре-

менное, позднее яйцо разделяется полностью. У Gymnophiona яйца достигают еще более крупных размеров (у Ichthyophis glutinosa 6 × 9 мм), и дробление становится дискоидальным. Самые крупные яйца и прочно установившееся дискоидальное дробление характеризуют рептилий и птиц.

Совершенно очевидно, что переход от полного дробления к неполному явился здесь следствием увеличения запасов желтка в яйцах, но переход этот совершается лишь при достижении яйцом гигантских размеров 6 × × 9 мм. Таким образом, унаследованный от предков характер дробления и в этом случае преодолевается новыми условиями развития не сразу. Отсюда следует, что хотя желток и оказывает большое влияние на процесс дробления, как это обычно и принимается, но влияние это нельзя понимать как чисто механическое воздействие. Характер дробления яйца определяется прежде всего наследственными свойствами его плазмы, которые могут изменяться в зависимости от различных внешних и внутренних причин, в том числе и от количества и распределения желтка.

Поступило
7 IV 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] О. М. Иванова-Казас, Усп. совр. биол., 25, № 1 (1948). [2] О. М. Иванова-Казас, ДАН, 96, № 6 (1954). [3] О. М. Иванова-Казас, Тр. Всес. энтом. общ., 44 (1954). [4] О. М. Иванова-Казас, Тр. Лен. общ. естеств., 72, 4 (1954). [5] О. М. Иванова-Казас, ДАН, 98, № 1 (1954). [6] А. М. Сергеев, Эволюция эмбриональных приспособлений у рептилий, 1947. [7] J. Carrière, O. Bürger, Nova Acta Abh. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf., 69, 2 (1897). [8] I. B. Gatenby, Quart. Micr. Sci., 62, 2 (1917). [9] H. Grönroos, Anat. Hefte, 1 Abt., 18 (1895). [10] S. J. Kornhauser, J. Morph., 32, 3 (1919). [11] R. W. Leiby, J. Morph., 37 (1922). [12] H. L. Parker, Un. St. Dept. Agr. Techn. Bull., 230 (1931). [13] F. Silvestri. Boll. Lab. Scuola Agric. Portici, 3 (1909). [14] M. S. Tanbuary, Bull. Illinois St. Lab. Nat. Hist., 9 (1913).