

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. И. ЗОТИН

**Физиология
ВОДНОГО ОБМЕНА
У ЗАРОДЫШЕЙ РЫБ
И КРУГЛОРОТЫХ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ИНСТИТУТ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

А. И. З О Т И Н

ФИЗИОЛОГИЯ
ВОДНОГО ОБМЕНА
У ЗАРОДЫШЕЙ РЫБ
И КРУГЛОРОТЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1961

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Т. А. ДЕТЛАФ

ПРЕДИСЛОВИЕ

В течение эмбрионального развития рыб только два вещества поступают из окружающей среды в зародыши: кислород и вода. Естественен поэтому интерес к роли этих веществ в развитии рыб. Однако, если значение кислорода и дыхания в зародышевом развитии изучены достаточно хорошо, то о роли воды в развитии мало что известно. Обычно отмечают значение воды как среды для различных химических реакций, протекающих в зародышах. Это общее положение не исчерпывает, конечно, всего значения воды в биохимии развития зародышей, но конкретных данных о путях и механизме вовлечения воды в биохимические реакции у зародышей рыб пока не получено.

Исходя из этого, очевидно, что проблема водного обмена зародышей рыб в настоящее время может быть изложена только как физиологическая проблема. Конечно, в книге, посвященной водному обмену, невозможно полностью обойтись без попыток понять способы и механизм вовлечения воды в биохимические реакции, особенно в процессе обновления воды у зародышей, однако при современном уровне знаний еще преждевременно делать какие-либо обобщения или просто обзоры вопросов, связанных с биохимией водного обмена зародышей рыб. Одной из целей этой книги является стремление в какой-то мере подготовить физиологическую базу для постановки исследований по биохимии водного обмена у зародышей рыб.

Физиология водного обмена зародышей рыб имеет и свои собственные проблемы и цели, последовательно изложенные в книге, которые сводятся к изучению физиологических механизмов процессов: 1) поступления, перераспределения и выведения воды из зародышей, 2) изменения зародышей в осмотически необычных условиях среды (изучение осмотических свойств яиц и зародышей) и 3) обновления воды в зародышах. Каждый из этих разделов имеет свои большие и малые вопросы, иногда тесно связанные с более общими проблемами морфо-

генеза, физиологии и биохимии развития (с теориями активации, проницаемости, клеточной секреции и др.).

Распределение материалов по главам и, так сказать, весомость каждой отдельной главы определялись, к сожалению, не значимостью того или иного вопроса для физиологии водного обмена зародышей рыб, а степенью изученности и обилием литературы по данному вопросу. Это особенно относится к первым главам, где излагаются обширные экспериментальные материалы по механизму поступления в яйца воды, идущей на образование перивителлиновой жидкости и набухание оболочек. Такое положение дел является вполне естественным, так как более простые явления, такие как образование перивителлинового пространства или набухание оболочек, значительно проще исследовать и понять. Вместе с тем, эти исследования, проведенные усилиями многих ученых с необычайной полнотой, дают нам яркий пример того, с какими трудностями происходит познание самых элементарных биологических явлений и насколько тесно оказываются связанными эти явления со многими другими значительно более сложными биологическими процессами.

В настоящее время невозможно рассматривать физиологические или биохимические процессы, происходящие в зародышах рыб, не учитывая экологических особенностей развития зародышей. Это в полной мере относится и к физиологии водного обмена зародышей рыб, что нашло свое отражение во многих главах книги. Глава V целиком посвящена этим вопросам.

Изучение водного обмена зародышей рыб, по-видимому, будет иметь большое значение для некоторых вопросов искусственного разведения рыб. В частности, оказалось, что скорость поступления воды в зародыши рыб зависит от условий развития зародышей и поэтому, наряду с дыханием, может служить физиологическим критерием хороших условий инкубации икры. Некоторые другие возможные применения данных, полученных при изучении водного обмена зародышей рыб, в практике указаны в заключении.

Изложение материалов в книге ограничено данными, полученными при работе с яйцами костистых рыб, осетровых и миног. Материалы о водном обмене зародышей акулловых рыб не были включены в книгу, так как по характеру физиологии развития и строению яиц они резко отличаются от зародышей других рыб. Рассмотрение этих данных могло бы увести в сторону от основных проблем, рассматриваемых в книге, и значительно увеличить ее объем, так как понимание физиологии водного обмена зародышей акулловых рыб невозможно без привлечения многочисленных материалов, полученных при

изучении зародышей рептилий и птиц. Наоборот, изложение физиологии водного обмена зародышей рыб и миног оказалось невозможным без привлечения данных, полученных на зародышах амфибий и иглокожих. Хотя я старался как можно меньше пользоваться этими материалами, все же в большинстве глав они занимают достаточно большое место.

Наконец, хотелось бы отметить еще одну особенность книги, которая связана, с одной стороны, с желанием облегчить чтение книги для тех, кто далек от проблем, разбираемых в ней, с другой стороны,— с желанием несколько оживить изложение. Эта особенность книги сводится к тому, что обсуждение почти каждой проблемы заканчивается обобщением механизма процесса в виде схем, степень обоснованности которых и достоверность различны. Если эти схемы вызовут интерес у читателей, я буду считать, что книга достигла своей цели. Хотелось бы также, чтобы справочные материалы, помещенные в книгу, были полезны для читателей, интересующихся физиологией, биохимией и экологией развития рыб.

Написание книги, затрагивающей различные проблемы зародышевого развития рыб, связано с большими трудностями собирания и обобщения обширной литературы. Надеюсь, что литература до 1960 г. использована с достаточной полнотой. При работе по сбору литературы я пользовался многими библиографическими изданиями, такими, как «Реферативный журнал биология», «Реферативный журнал биохимия», «Летопись журнальных статей», «Biological Abstracts», «Zoological Record», библиографическими обзорами В. А. Невского в журнале «Рыбное хозяйство», В. В. Алпатова в журнале «Успехи современной биологии», книгами и статьями Н. С. Романова (1955, 1959), И. И. Николаева (1955) и С. Н. Шехонина (1959). Не все работы, которые известны мне по этим библиографическим изданиям и по обычным источникам сбора литературы, удалось найти и использовать, однако многие труднодоступные работы, особенно японских авторов, все же были получены. В этом мне большую помощь оказал доктор Т. С. Ямамото (Yamamoto, T. S.), который не только прислал оттиски своих работ, но и помог мне установить контакт и получить оттиски работ других японских авторов, так много сделавших для понимания механизма активации и образования перивителлинового пространства у яиц рыб и миног. Приношу глубокую благодарность доктору Т. С. Ямамото и всем другим авторам, приславшим мне оттиски своих работ.

Я должен также отметить большое значение советов, замечаний и помощи моих друзей и товарищей по работе Т. А. Детлаф, А. С. Гинзбург, Г. М. Игнатьевой, А. В. Попова,

С. Э. Голссовской, Р. В. Пагнаевой, Л. А. Филатовой и Л. В. Шкапской, которым я выражаю свою искреннюю благодарность и признательность. При подготовке рукописи к печати особенно большую помощь оказала Р. В. Пагнаева.

Я благодарен члену-корр. АН СССР Б. Л. Астаурову, доктору биологических наук Г. В. Лопашову и проф. В. А. Дорфману за те ценные замечания и поправки, которые они сделали при обсуждении данной работы и чтении рукописи, а также А. Ф. Маркову, А. В. Попову, П. А. Самсоненко и И. П. Гречановскому за предоставление рабочего места и материалов при многолетней работе с зародышами лососевых и осетровых рыб на Свирском рыбоводном заводе и на Рогожкинском осетровом рыбоводном заводе.

Глава I

НАБУХАНИЕ ЯЙЦЕВЫХ ОБОЛОЧЕК И ОБРАЗОВАНИЕ ПЕРИВИТЕЛЛИНОВОГО ПРОСТРАНСТВА

При оплодотворении или активации яиц рыб яйцевые оболочки, до этого плотно прилегающие к поверхности яйца, отделяются от нее и образуется перивителлиновое пространство, наполненное жидкостью. Сами оболочки при этом претерпевают целый ряд изменений: появляется клейкость, происходит их набухание, изменяется структура, резко увеличивается прочность. У разных видов рыб эти процессы идут различно в зависимости от строения яиц и яйцевых оболочек и экологии развития зародышей.

Уже простые морфологические наблюдения над образованием перивителлинового пространства и набуханием оболочек наталкивали на мысль, что эти процессы играют существенную роль в потреблении воды яйцами рыб из окружающей среды сразу после оплодотворения или активации. Однако только довольно многочисленные экспериментальные исследования точно показали, что то и другое происходит за счет поступления воды, главным образом из окружающей среды.

Следовательно, размеры перивителлинового пространства и студенистой оболочки определяют объем поступающей в яйцо воды, а скорость их образования определяет скорость потребления воды яйцами в первое время после оплодотворения. У яиц разных видов рыб скорость образования перивителлинового пространства и изменение оболочек, так же как и их размеры, сильно варьируют и этим, очевидно определяются специфические особенности характера потребления воды яйцами на самых первых стадиях развития.

Осетровые. Как показали многочисленные исследования овоцитов (Ольшванг, 1936; Молчанова, 1941; Вотинков, 1947; Детлаф и Гинзбург, 1950, 1954; Иванова, 1953; Гинзбург и Детлаф, 1955; Иванов, 1956; Садов, 1956, 1958) и зре-

лых неоплодотворенных яиц (Заленский, 1878; Пельцами, 1883; Ершов, 1936; Астауров, 1951; Детлаф и Гинзбург, 1951а, 1954; Зарянова, 1954, 1956) осетровых рыб, система яйцевых оболочек у них представлена внутренней и внешней желточными и наружной студенистой оболочками (соответственно зона *radiata interna*, з. г. *externa* и сотовый или студенистый слой овоцитов). После оплодотворения внутренняя желточная оболочка отходит от поверхности яйца и образуется перивителлиновое пространство. Внешняя желточная и тесно с ней связанная студенистая оболочка (капсульная оболочка) отделяются от внутренней желточной оболочка. Происходит значительное разбухание студенистой оболочка и общее увеличение объема яйца (Ершов, 1936; Астауров, 1951; Детлаф и Гинзбург, 1951б, 1954; Гинзбург и Детлаф, 1955; Зотин, 1953д, 1955а; Зарянова, 1954, 1956).

Оболочки неоплодотворенных яиц донской севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) имеют толщину 70 μ , донского осетра (*A. güldenstädti colchicus* V. Marti) — 110—150 μ (Детлаф и Гинзбург, 1954). Толщина оболочек не одинакова в разных частях яйца: в области анимального полюса оболочки тоньше. В первые 6—8 мин. после оплодотворения толщина оболочек не изменяется заметным образом, а затем она начинает быстро увеличиваться (рис. 1). Через 15 мин. после осеменения при 16,8° толщина оболочек удваивается, а к началу первого деления — утраивается. У севрюги она в это время достигает 180—200, у осетра — 360—400 μ (Детлаф и Гинзбург, 1954). На основании этих данных можно оценить величину набухания оболочек севрюги и осетра после оплодотворения. Принимая, что объем зрелых неоплодотворенных яиц севрюги в среднем равен 10,2 и объем яиц осетра 17,6 мм³ (расчет из данных Детлаф и Гинзбург, 1954), мы можем видеть, что объем оболочек увеличивается после оплодотворения у яиц севрюги на 2,7—3,3 и у яиц осетра на 7,9—12,3 мм³.

Неоплодотворенные яйца волжского осетра имеют размеры в среднем 3,05×3,35 мм и севрюги 2,57×2,87 мм (Зарянова, 1954). Через 3 часа после оплодотворения размеры яиц осетра достигают в среднем 3,42×3,70 мм, а размеры яиц севрюги (через 50 мин) 2,94×3,25 мм. Рассчитывая из этих данных (по формуле объема эллипсоида вращения) увеличение объема яиц волжского осетра и севрюги после оплодотворения, мы получим, что объем оболочек яиц волжского осетра увеличивается приблизительно на 6,4 и яиц севрюги на 4,7 мм³. Эти цифры близки данным, полученным из материалов Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург.

Для доказательства того, что набухание оболочек яиц осетровых рыб связано с поступлением воды из окружающей

среды, мною были поставлены специальные опыты. Поступление воды в яйца изучалось методом, в основу которого положено измерение плотности яиц (Зотин, 1953а, д, 1955а, б).

Метод основан на измерении плотности яиц по скорости их падения. Подобный же метод был применен Ягль (Yagle, 1930) для изучения проницаемости оболочек яиц *Fundulus heteroclitus*. Однако автор не обратила достаточного внимания на разработку математической стороны метода, поэтому полученные ею результаты подверглись справедливой критике (Brooks а. Вгоoks, 1941), а метод не получил распространения, несмотря на удобство и простоту. Трудности определения плотности яиц по скорости падения сводятся к трудностям математического описания падения яиц, так как формула Стокса, которую применяла Ягль (1930), в этом случае не применима. Исходя из некоторых эмпирических зависимостей, известных из гидродинамики, между коэффициентом сопротивления движущемуся шару и числом Рейнольдса, были получены формулы, при помощи которых можно пересчитывать изменение скорости падения яйца на объем поступившей в него воды. В окончательном виде основная формула имеет следующий вид (вывод см. Зотин, 1953а):

$$U^{1,37} = \frac{52,8 [V_0 (\sigma - \rho) - \Delta V (\rho - 1)]}{\rho^{0,37} \eta^{0,63} (r_0^3 + 0,238 \Delta V)^{0,45}}, \quad (1)$$

где U — скорость падения яйца ($см \cdot сек^{-1}$);
 V_0 — начальный объем яйца (радиуса r_0) ($см^3$);
 ΔV — объем поступившей или вышедшей из яйца воды ($см^3$);
 σ — плотность яйца с радиусом r_0 ($г \cdot см^{-3}$);
 ρ — плотность среды ($г \cdot см^{-3}$);
 η — вязкость среды ($г \cdot см^{-1} \cdot сек^{-1}$).

В формулу (1) входят две неизвестные величины: скорость падения яйца (определяется из опыта) и количество поступившей в яйцо воды. ρ и η находятся по таблицам или экспериментально; чтобы найти r_0 , достаточно измерить диаметр яйца на одной из стадий развития; σ определяется из формулы (см. Зотин, 1953, а)

$$\sigma = \rho + 0,0732 \frac{\rho^{0,37} \eta^{0,63} d_0^{1,37} U_0^{1,37}}{V_0}, \quad (2)$$

где d и U_0 — соответственно диаметр и скорость падения яиц с начальным объемом V_0 и радиусом r_0 .

Непосредственно из формулы (1) ΔV вычислить нельзя, так как ΔV входит в знаменатель в составе многочлена, поэтому для нахождения ΔV необходимо сначала составить график зависимости ΔV от U и затем находить ΔV графически.

Можно преобразовать формулу (1) так, чтобы вычислять ΔV , не прибегая к графическому способу (Зотин, 1955б). Однако опыт показывает, что удобнее пользоваться графическим способом нахождения ΔV , основываясь на формуле (1).

Для измерения скорости падения яиц применялся прибор, показанный на рис. 2. Определялось время падения яйца между двумя метками, нанесенными на расстоянии 20 или 60 см друг от друга (первое — для яиц осетровых рыб, вьюна, судака и сига, второе — для яиц лосося и форели). Диаметр трубки должен не менее чем в три-четыре раза превышать диаметр яйца, иначе на скорость падения будут оказывать заметное влияние стенки трубки. В качестве жидкостей применялись дистиллированная вода; 0,18; 0,27 и 0,37 м растворы сахарозы. Измерительная трубка соединяется

с чашкой посредством двух зажимов, поочередное открывание которых позволяет переводить яйцо из измерительной трубки в чашку, не выливая раствора из трубки. Такое устройство прибора позволяет применять его для решения двух задач: 1) измеряя скорость падения яиц на разных стадиях развития, можно по формуле (1) определить количество воды, поступающей в яйца. 2) измеряя через известные промежутки времени скорость падения яиц, помещенных в раствор сахарозы, можно изучать кинетику выхода воды из яиц в гипертонической среде (см. гл. 6). В последнем случае яйца переводятся из измерительной трубки в чашку, где оставляются до нового измерения скорости падения. Так как в трубке и в чашке находится один и тот же раствор, то яйца оказываются под непрерывным действием гипертонического раствора. При изучении выхода воды из яиц в гипертонических растворах применяется формула (1).

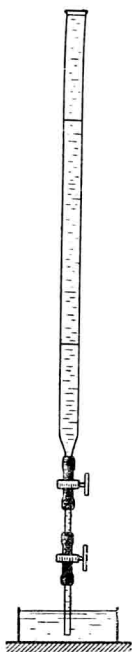


Рис. 2. Прибор для определения плотности яиц по скорости их падения

На рис. 3 приведены данные о потреблении воды яйцами севрюги, полученные при помощи описанного метода. В течение первых 6—8 мин. после оплодотворения вода в яйца не поступает (рис. 3). Затем начинается быстрое поступление воды в яйца. К началу дробления содержание воды в яйцах достигает максимального значения для данного периода развития. В среднем за первые 2—3 часа после оплодотворения в яйцо севрюги поступает 2,5, а в яйцо осетра 9,5 мм³ воды. Эти цифры близки величинам увеличения объема оболочек яиц севрюги и осетра, вычисленных из данных Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург (1954) (соответственно 2,7—3,3 и 7,9—11,3 мм³).

Сходные данные были получены для яиц белуги (*Husa husa* L) (Зотин, 1955а) и осетра (*Acipenser güldenstädti colchicus* V. Marti). На рис. 4, Б показано изменение толщины оболочек яиц осетра после оплодотворения при 19,0°. Сразу после осеменения и помещения яиц осетра в воду различить трехслойное строение оболочки при наблюдении в отраженном свете не удается. Через 8—10 мин. впервые становятся заметными контуры внутренней желточной оболочки. Примерно с этого момента начинает увеличиваться толщина оболочек, в основном (рис. 4, Б) вследствие утолщения наружной студенистой оболочки. Для более точного учета увеличения толщины оболочек было проведено измерение

объема оболочек яиц из той же партии икры и в те же сроки. С этой целью путем зарисовок наружных и внутренних контуров яйцевых оболочек определялся объем яйца во всех оболочках и объем яйца без оболочек. Затем вычислялся объем оболочек: от объема яйца во всех оболочках отнимался объем яйца без оболочек. На рис. 4, А показано изменение

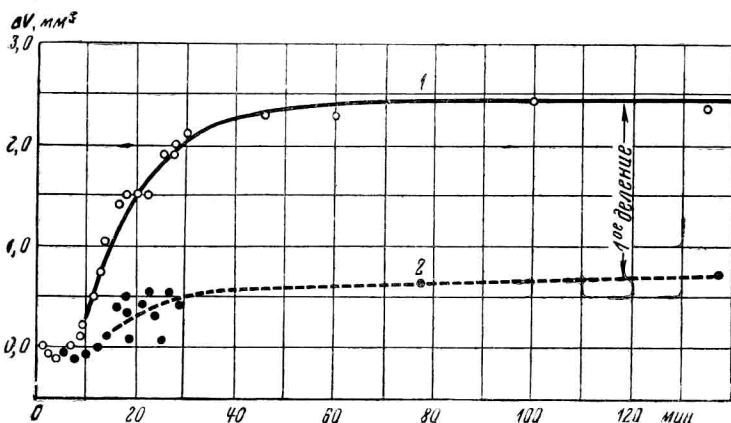


Рис. 3. Поступление воды в яйца севрюги после оплодотворения во всех оболочках (1) и в яйца, лишенные капсульной оболочки (2) при 20° С

объема оболочек яиц осетра, измеренных описанным способом. Для сопоставления на этом же рисунке приведена кривая поступления воды в яйца. Кривая увеличения объема оболочек совпадает с кривой поступления воды в яйца из окружающей среды. Объем оболочек у яиц осетра увеличивается на 9,8 мм³, за это же время в яйцо поступает около 9,4 мм³ воды. Таким образом, увеличение объема оболочек севрюги, осетра и белуги совпадает с объемом воды, поступившей в яйцо после оплодотворения, т. е. происходит благодаря оводнению оболочек.

Связь между поступлением воды в яйца осетровых рыб после оплодотворения с набуханием яйцевых оболочек можно показать и более прямым путем. На рис. 3 приводились кривые поступления воды в яйца севрюги во всех оболочках и в яйца, у которых удалены капсульные оболочки. Как видно из рис. 3, 2 яйца, лишенные капсульных оболочек, потребляют в несколько раз меньше воды, чем яйца, имеющие все оболочки. Это показывает, что вода, поступающая в яйца севрюги в первое время после оплодотворения, идет главным образом на увеличение объема студенистой оболочки.

У яиц разных видов осетровых рыб при набухании студенистых оболочек после оплодотворения в яйцо поступает разное количество воды из окружающей среды, но это не значит, что у них в разной степени происходит оводнение оболочек.

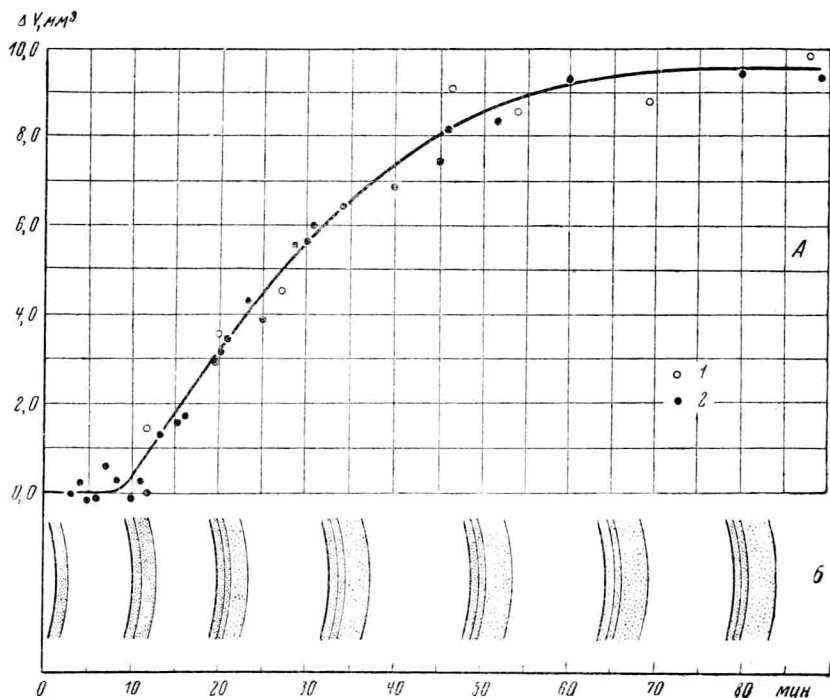


Рис. 4. А — количество воды, поступающей в яйца осетра (1), и изменение объема оболочек (2) после оплодотворения; Б — изменение толщины оболочек у этих же яиц

Расчет показывает, что на единицу объема оболочек неоплодотворенных яиц из окружающей среды поступает для набухания у яиц севрюги 1,83—2,24 единиц воды, у яиц осетра 1,75—3,32 и у яиц белуги — 1,32, т. е. оводнение оболочек у всех трех видов приблизительно одинаково.

До сих пор мы рассматривали поступление воды в яйца осетровых рыб как результат набухания и увеличения объема студенистых оболочек. Однако не вся вода, поступающая в яйца после оплодотворения, идет на набухание оболочек — часть ее проходит через оболочки и участвует в образовании перивителлинового пространства.

Наблюдения за живыми яйцами севрюги и осетра, помещенными в вертикальную камеру, позволяющую рассматри-

вать яйцо сбоку, показали, что через некоторое время после оплодотворения в верхней части между анимальным полюсом яйца и оболочками образуется перивителлиновое пространство (Детлаф и Гинзбург, 1954). В самые первые минуты после оплодотворения его обнаружить не удается (рис. 1). Затем между анимальной областью яйца и оболочками становится заметной узкая щель. По мере ее расширения происходит уплощение анимальной области и возникает пространство, заполненное мутноватой, слабо опалесцирующей жидкостью, которая при фиксации икры формалином коагулирует и превращается в довольно плотный студень (Детлаф и Гинзбург, 1954; Гинзбург и Детлаф, 1955). Состав перивителлиновой жидкости оказался довольно сложным (Детлаф, 1957б). Этот вопрос будет подробнее рассмотрен в дальнейшем (стр. 55); в данный же момент нас интересует другое: в какой мере образование перивителлиновой жидкости связано с потреблением воды яйцами из окружающей среды? На рис. 3 видно, что яйца севрюги, лишенные капсульной оболочки, потребляют воду из окружающей среды, особенно интенсивно в период с 10 до 30 мин после оплодотворения. Как показывают наблюдения А. С. Гинзбург и Т. А. Детлаф (1955) и Детлаф (1958в), примерно в это же время образуется перивителлиновое пространство. На рис. 1 этого не видно, так как наблюдение начала образования перивителлинового пространства затруднительно при наличии всех оболочек. Если же фотографировать яйца, лишенные капсульной оболочки (фото рис. 1 сделано с яиц во всех оболочках), то можно заметить, что образование перивителлинового пространства начинается через 12—15 мин после оплодотворения и почти заканчивается через 30—35 мин (рис. 5). Эти цифры сопоставимы с данными о потреблении воды яйцами, лишенными капсульной оболочки.

Как видно на рис. 3, без капсульной оболочки яйца севрюги потребляют после оплодотворения в первые 2—3 часа около $0,7 \text{ мм}^3$ воды. Согласно наблюдениям Е. Б. Заряновой (1954), размеры перивителлинового пространства у яиц севрюги составляют 1,19—4,30% диаметра яиц. Из этих данных можно примерно вычислить величину объема перивителлинового пространства у севрюги: оно равно $0,5\text{—}1,9 \text{ мм}^3$. Следовательно, объем перивителлиновой жидкости приблизительно соответствует объему воды, поступившей в яйцо севрюги, без капсульной оболочки.

Были проведены и прямые опыты, показывающие, что для образования перивителлиновой жидкости необходимо поступление воды в яйцо из окружающей среды. У яиц осетра через 1, 2, 5, 10, 15, 25 и 40 мин после осеменения и помещения в

воду снимали капсульную оболочку. Затем их обсушивали на фильтровальной бумаге и помещали в безводную среду (вазелиновое масло). Перивителлиновое пространство образовалось только у яиц, пробывших в воде, до помещения в масло.

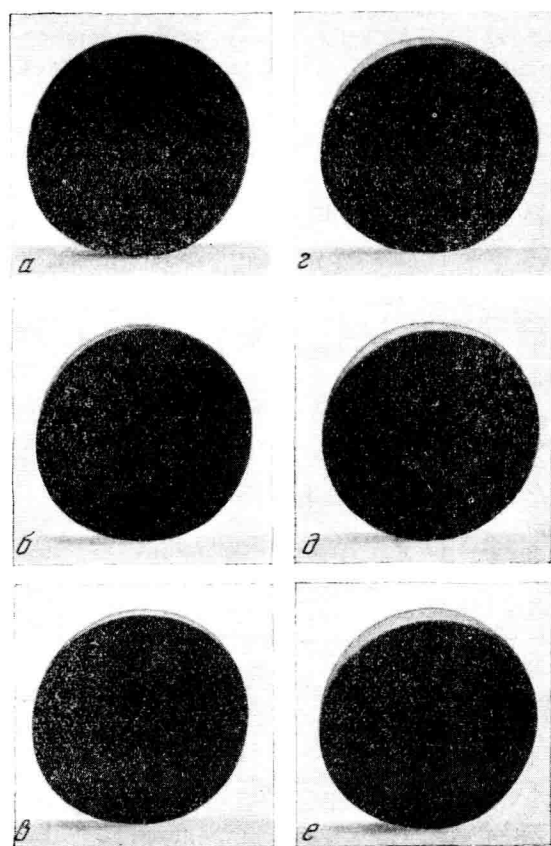


Рис. 5. Фотографии образования перивителлинового пространства у яиц севрюги (вид сбоку), лишенных капсульной оболочки ($t = 22,4^{\circ}$):

a — 10 мин после оплодотворения; *б* — 14 мин; *в* — 16 мин; *г* — 20 мин;
д — 24 мин; *е* — 40 мин

не менее 15 мин, т. е. у таких яиц, в которые уже начала поступать вода из окружающей среды. У осемененных яиц, лишенных воды, сразу после оплодотворения перивителлинового

пространства не образовывалось, хотя они нормально дробились и даже гастрულიровали, находясь в вазелиновом масле.

Миноги. Зрелые неоплодотворенные яйца миног имеют эллипсоидную форму со слабой вдавленностью на анимальном полюсе. Желточная оболочка, плотно прилегающая к поверхности яйца, состоит из двух слоев (Calberla, 1878; Herfort, 1893, 1901; Okkelberg, 1914; Schartau u. Montalenti, 1941; T. Yamamoto, 1944c; T. S. Yamamoto, 1956; Hardisty, 1957). В анимальной области снаружи от оболочки расположена студенистая масса или «хлопья», а в вегетативной — слой, который становится клейким после добавления воды (Herfort, 1901; Okkelberg, 1914; Schartau u. Montalenti, 1941; T. S. Yamamoto, 1956). Клейкий слой и студенистая масса становятся особенно заметны при погружении яиц в разведенную тушь (Schartau u. Montalenti, 1941). По мнению этих авторов и Т. С. Ямамото (1956), в студенистую массу происходит внедрение сперматозоидов после осеменения, и она содержит вещества, ускоряющие и направляющие движения сперматозоидов.

Наблюдения над образованием перивителлинового пространства и изменением оболочек после оплодотворения проведены на яйцах *Lampetra planeri* (Calberla, 1878; T. Yamamoto, 1944c; Hardisty, 1957), *L. wilderi* (Okkelberg, 1914), *L. fluviatilis* (Schartau u. Montalenti, 1941; Генина, 1957; Генина и Эрик, 1958), *L. japonica* (T. S. Yamamoto, 1956) и *L. reissneri* (Kusa a. Ootake, 1959). Отделение оболочек у яиц миног начинается на анимальном полюсе в области микропиле, а затем волнообразно распространяется по поверхности яйца, заканчиваясь на вегетативном полюсе (рис. 6). По мере отделения оболочек между ними и кортикальным слоем яйца образуются нити, которые затем разрушаются (Calberla, 1878; Okkelberg, 1914, и др.). Возникает большое перивителлиновое пространство, которое у яиц *L. planeri* достигает 30% от объема яйца (Hardisty, 1957), а у яиц *L. fluviatilis* — 20—25% (Генина и Эрик, 1958). Одновременно с образованием перивителлинового пространства внешний слой желточной оболочки и клейкий слой начинают набухать, граница между ними становится малозаметной. Студенистая масса исчезает ко времени первого деления (T. S. Yamamoto, 1956).

У неоплодотворенных яиц, активированных уколом, действием температуры, постоянным током или различными химическими веществами, изменение оболочек и образование перивителлинового пространства происходит таким же образом, как у оплодотворенных яиц (T. Yamamoto, 1944c, 1945). У яиц, активированных уколом стеклянной иглы, отделение оболочек и образование перивителлинового пространства

начинается не на анимальном полюсе, а в месте укола (Т. Yamamoto, 1944с).

Согласно наблюдениям Оккельберга (1914), после оплодотворения яиц *L. wilderi* (Gage) одновременно с увеличением объема перивителлинового пространства происходит

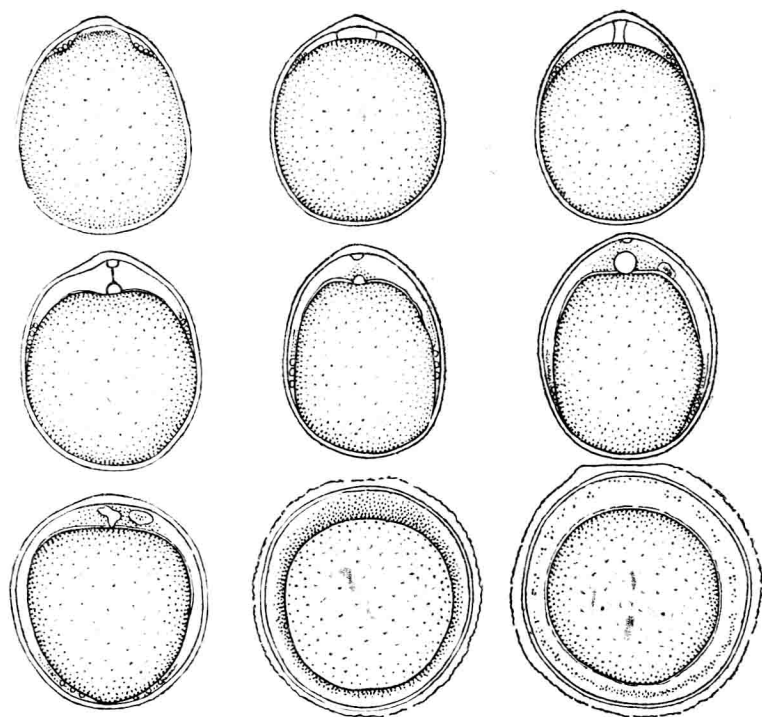


Рис. 6. Последовательные стадии образования перивителлинового пространства и набухания оболочек у яиц миноги *Lampetra reissneri* (Kusa a., Ootake, 1959)

довольно значительное сокращение объема собственно яйца: объем яйца уменьшается с 0,6017 до 0,5205 мл³, т. е. на 13,45%. Небольшое уменьшение объема яйца *L. planeri* после оплодотворения можно видеть и на кривых, приводимых в работе Хардисти (1957). Эти наблюдения показывают, что образование перивителлинового пространства у яиц миноги может происходить не только за счет поступления воды в яйца из окружающей среды, но и благодаря сокращению объема самого зародыша.