

РАННИЕ СТАДИИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СВОБОДНОЖИВУЩЕЙ МОРСКОЙ НЕМАТОДЫ *ANOPLOSTOMA VIVIPARA*

В. В. МАЛАХОВ, В. Г. ЧЕРДАНЦЕВ

Кафедра зоологии беспозвоночных и кафедра эмбриологии

Эмбриональное развитие нематод изучалось в основном на представителях специализированного подкласса Secernentea. Поэтому до сих пор эмбриональное развитие нематод не позволяло сделать выводы об их связях с другими классами круглых червей, а также о связях Nematelminthes с другими группами животного мира.

В настоящей работе излагаются результаты наблюдений над эмбриональным развитием свободноживущей морской нематоды, представительницы наиболее примитивного отряда Euplida — *Anoplostoma vivipara* (определение Ю. М. Фролова).

A. vivipara — живородящая нематода, населяющая средние горизонты песчаной литорали, размножающаяся в течение всего летнего сезона. Половозрелые самки *A. vivipara*, содержащие в матке яйца на разных стадиях развития, выбирались из песка и препарировались в капле воды. Для последования отбирались яйца, находящиеся на ранних стадиях развития. Они переносились в висячую каплю, где и производилось наблюдение. В таком виде яйца оставались живыми и развивались в течение 24—36 час. Все промежуточные стадии развития, найденные при наблюдениях изолированных яиц в висячей капле, были встречены и у самок, собранных в природе.

Гистологическое изучение яиц производилось на давленных препаратах. Яйца фиксировались смесью абсолютного спирта и ледяной уксусной кислоты и окрашивались гематоксилином Эрлиха.

Половая система *A. vivipara* имеет вид двух изогнутых трубок, открывающихся общим влагалищем. Каждая поло-

вая трубка дифференцирована по длине на яичник, семяприемник и матку. Из яичника наиболее зрелые овоциты переходят в семяприемник, где они оплодотворяются. Спермии *A. vivipara* имеют вид округлых телец диаметром 6—7 мк с

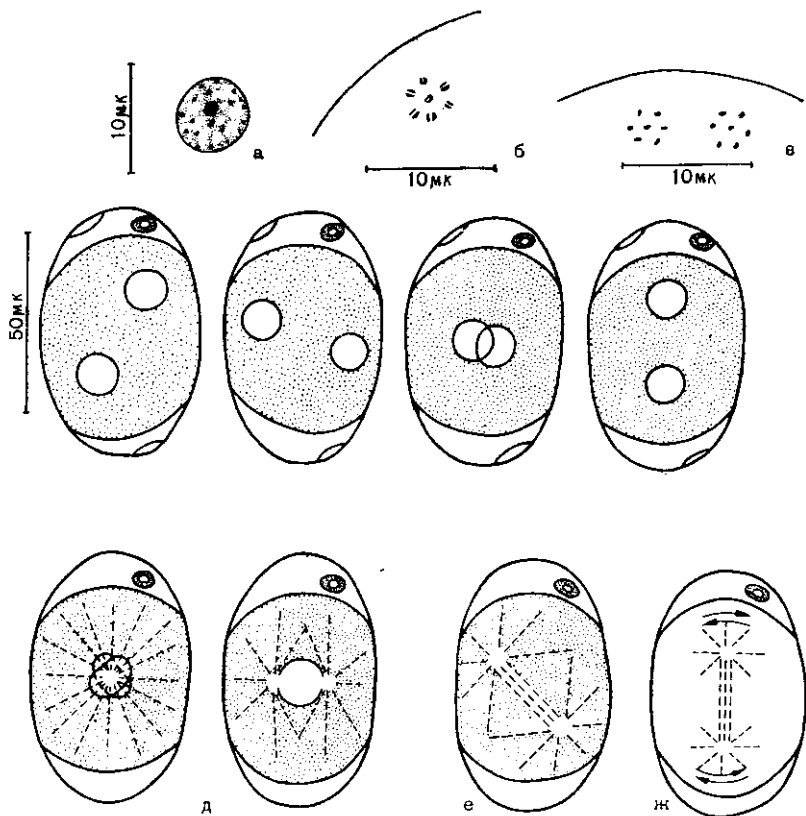


Рис. 1. Мейоз, оплодотворение и первое деление дробления *A. vivipara*: а — спермий; б — метафаза; в — анафаза первого деления созревания; г — несколько последовательных моментов из «танца» ядер, зарисованных через 2 мин.; д — слияние пронуклеусов; е — поворот веретена в первом дроблении; ж — колебания веретена в первом дроблении

плотным ядром и рассеянными в плазме мелкими гранулами (рис. 1, а). Оплодотворенные яйца покрываются оболочкой, цитоплазма отступает от оболочки, образуя перивителлиновое пространство. Дальнейшее развитие яиц происходит в матке. В оплодотворенном яйце мужской пронуклеус лежит вблизи вегетативного полюса, обращенного в сторону семяприемника. Женский пронуклеус в оплодотворенном яйце находится ближе к анимальному полюсу и претерпевает деления созре-

вания. В первом делении видны семь пар мелких (0,5—1 мк) хромосом (рис. 1, б, в). Хроматин мужского пронуклеуса представляет собой плотную массу и различить в ней отдельные хромосомы не удается. Вблизи анимального полюса выделяется одно полярное тельце. Выделения второго полярного тельца заметить не удалось.

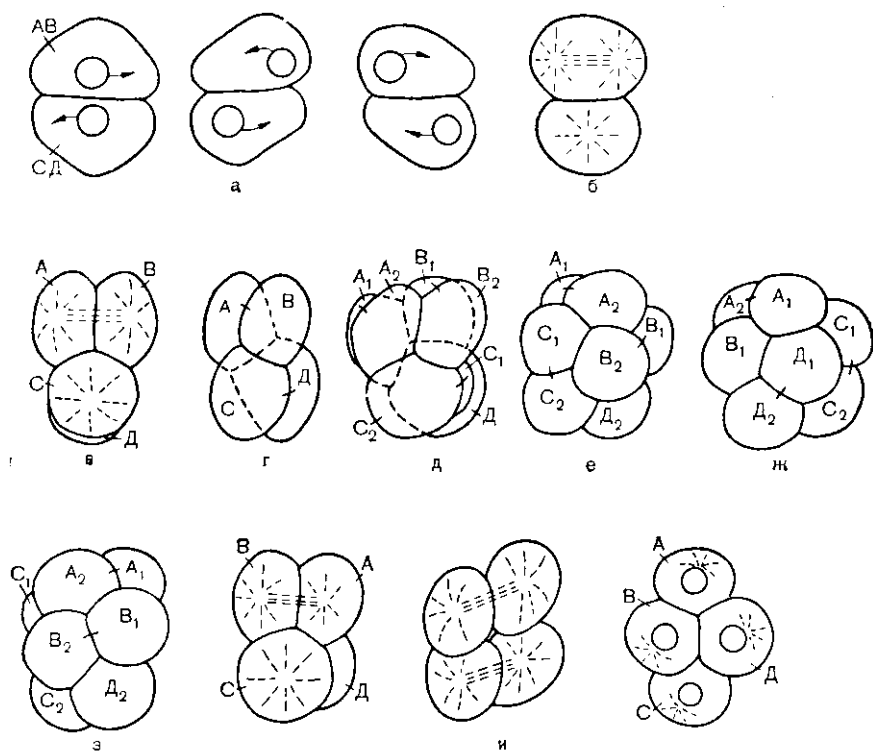


Рис. 2. Дробление *A. vivipara*:

а — движение ядер перед вторым дроблением; б — второе дробление; в — расположение blastомеров сразу же после второго дробления; г — окончательное расположение 4 blastомеров; д — переход к стадии 8 blastомеров; е — 8 blastомеров со спинной стороны; ж — 8 blastомеров с брюшной стороны; з — 8 blastомеров справа; и — переход к стадии 4 blastомеров при втором способе дробления

После окончания мейоза пронуклеусы в течение длительного времени (около 2 час) совершают круговые движения в цитоплазме яйца. Во время такого «танца» ядер они то приближаются друг к другу, то вновь расходятся (рис. 1, з). Наконец, пронуклеусы соприкасаются, оболочки их растворяются, и они сливаются (рис. 1, д). Вокруг пронуклеусов формируется веретено деления, которое первоначально лежит

поперек анимально-вегетативной оси яйца, а затем поворачивается и становится вдоль оси (рис. 1, ж). Затем образуется борозда дробления, и яйцо делится на два blastomeres: анимальный *AB* и вегетативный *CD*. Дальнейшие деления следуют с промежутком в три часа. Перед вторым делением ядра blastomeres приходят в движение, которое сопровождается заметным изменением формы blastomeres (рис. 2, а). Второе деление протекает двумя различными способами. У 90% яиц веретена второго деления располагаются перпендикулярно друг другу и анимально-вегетативной оси яйца. В результате образуются 4 blastomeres: анимальная пара *A, B* и вегетативная пара *C, D*. Центры blastomeres расположены в вершинах тетраэдра (рис. 2, б, в). Дальнейшие перемещения blastomeres не нарушают их тетраэдрического расположения. У 10% яиц образовавшийся после деления тетраэдр в результате перемещений blastomeres превращается в ромбическую фигуру (рис. 2, и). При этом blastomeres *A, B* занимают переднедорзальное, а *C, D* — заднеventральное положение. К сожалению, не удалось проследить развитие таких яиц, и все дальнейшее описание относится к яйцам, дробящимся по первому типу. Третье деление начинается с деления blastomeres *A* и *B*, затем делится blastomere *C*. Веретена делений в этих blastomeres первоначально лежат в плоскостях, перпендикулярных анимально-вегетативной оси яйца (рис. 2, д). Деление blastomera *D* вызывает бурные перемещения всех blastomeres. Следствием этих перемещений оказывается следующее расположение blastomeres: потомки анимальных blastomeres *A₁, A₂* и *B₁, B₂* занимают переднедорзальное, а потомки вегетативных *C₁, C₂* и *D₁, D₂* — заднеventральное положение (рис. 2, е, ж, з).

В дальнейшем blastomere *D*, занимающий ventральное положение, отстает в темпах деления от остальных, поэтому на стадии 15 blastomeres он оказывается несколько погруженным в blastocell (рис. 3, б). На стадии 31 blastomera (рис. 3, г) blastopor уже хорошо выражен, а blastomeres *D₁₁D₁₂* погружены в blastocell. Генеалогия blastomeres в последующих делениях не прослеживалась. В дальнейшем blastopor вытягивается в сагиттальной плоскости и принимает отчетливую щелевидную форму (рис. 3, д, е). Позднее в середине его края срастаются, и от blastopora остаются два отверстия. Переднее из них становится ртом, а заднее превращается в анус (рис. 3, и, ж). Последующее развитие сопровождается изменением формы зародыша, и подробно оно не прослеживалось.

Овогенез нематод достаточно подробно изучен для паразитических и сапробионтных видов. Общей для нематод закономерностью является то, что мейоз протекает в оплодотворенном яйце. Подобное течение мейоза характерно для

A. vivipara и близкой к ней *Pontonema vulgare*. Видимо, вышеуказанная закономерность справедлива и для самых примитивных нематод.

Хромосомный набор. К настоящему времени известен для трех видов морских нематод:

Spirina parasitifera — $2n=14$ (Cobb, 1928),

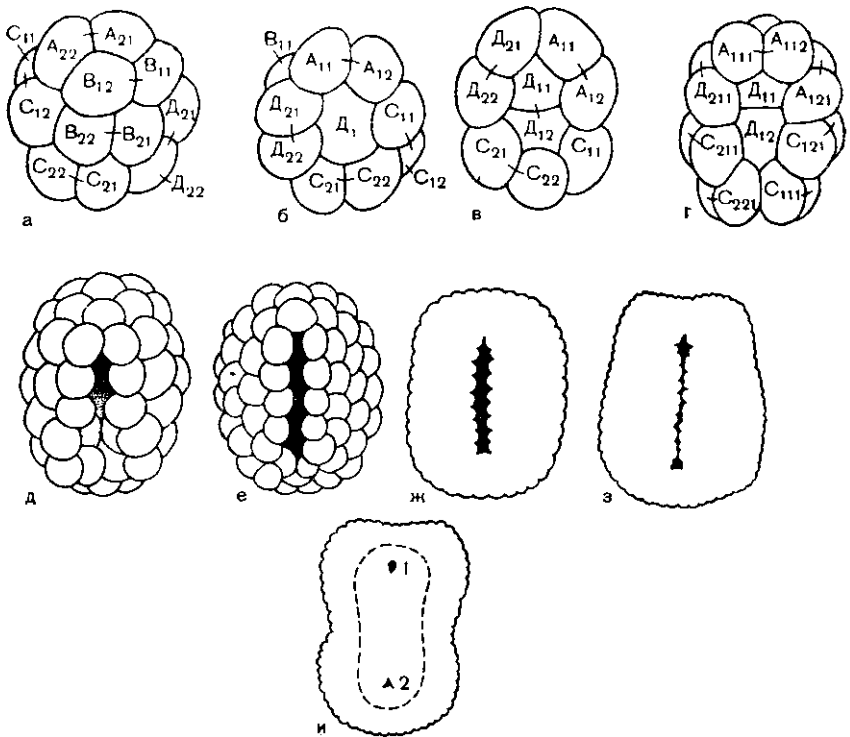


Рис. 3. Гастрюляция у *A. vivipara*:

a — 16 бластомеров со спинной стороны; *б* — 15 бластомеров с брюшной стороны; *в* — 16 бластомеров с брюшной стороны; *г* — 32 бластомера с брюшной стороны; *д, е, ж* — последовательные стадии формирования щелевидного бластопора; *з* — замыкание щелевидного бластопора; *и* — образование рта (1) и ануса (2)

Leptosomatum acephalatum — $2n=12$ (Timm, 1953).

Pontonema vulgare — $2n=32$ (Малахов, устное сообщение). Данная работа позволяет дополнить этот список еще одним видом:

Anoplostoma vivipara — $2n=14$.

«Танец» ядер. Многие авторы отмечают сильную кортикальную активность, токи плазмы и подвижность пронуклеу-

сов в оплодотворенном яйце нематод (Пальчикова-Остроумова, 1926; Бадолходжаев, 1970, Nigon, Guerrier, Monin, 1960; Clark, 1967). Кортикальная активность яйца у *A. vivipara* невелика и выражается лишь в легком изменении общей формы яйца. Зато перемещения пронуклеусов отличаются правильностью траекторий и необыкновенно большой продолжительностью (около 2 час). Смысл таких сложных движений пронуклеусов остается невыясненным.

Дробление. Как видно из рисунка (2, а) во втором делении ядра поначалу располагаются зеркально-симметрично относительно плоскости первого деления. Такое расположение, по-видимому, достаточно неустойчиво, и вскоре они расходятся в противоположные стороны и принимаются циркулировать под кортикальным слоем своих blastomeres. «Хождение» ядер под кортикальным слоем сопровождается характерными изменениями формы blastomeres: именно тот участок поверхности blastomera, к которому приближено в данный момент ядро, растягивается и кривизна его падает, тогда как противоположный, наиболее отдаленный от ядра участок стягивается и кривизна его возрастает. Следовательно, можно говорить о чем-то вроде «волн поверхностного натяжения», распространяющихся по поверхности сестринских blastomeres в противоположных направлениях.

В результате второго деления образуется фигура тетраэдра, но тут же сестринские пары blastomeres (т. е. анимальная и вегетативная пары) поворачиваются друг относительно друга. В результате фигура тетраэдра переходит в «спиральную» фигуру, в которой несестринские пары blastomeres образуют «кроссинг», т. е. борозды, по которым контактируют несестринские blastomeres. Как считает один из авторов этой статьи (В. Г. Черданцев), симметрия этой фигуры задается следующим набором порождающих элементов: главная ось, перпендикулярная анимально-вегетативной оси, и две проходящие через нее взаимно перпендикулярные плоскости, а после третьего деления — иным расположением тех же самых элементов симметрии: здесь главная ось уже совпадает с анимально-вегетативной, по ней пересекаются две взаимно перпендикулярные плоскости, одна из которых гомологична сагиттальной плоскости тела взрослого животного. Отметим, что становление основных элементов дефинитивной симметрии осуществляется в процессе дробления и что окончательная ситуация (на стадии 8 blastomeres) совпадает с тем, что описано для дробления некоторых гастротрих (Sacks, 1955).

Начиная со стадии 8 blastomeres веретена дочерних blastomeres располагаются перпендикулярно тому положению, которое занимало каждое, формируя свой материнский blastomer, т. е. в соответствии с известными правилами Герт-

вига-Сакса. Симметрия фигуры, установившаяся на стадии 8 бластомеров, при этом не изменяется.

Гастрюляция. Процесс гастрюляции протекает путем эписпирации. Бластопоп образуется на брюшной стороне. Однако бластомер D_1 — зачаток кишечника — по происхождению является вегетативным. Перемещение бластомера D_1 с вегетативного полюса на брюшную сторону зародыша происходит либо на стадии 8 бластомеров, либо на стадии 4 бластомеров. В результате уже на стадиях дробления создается расположение зачатков, характерное для более поздних стадий развития. Один из авторов данной работы (В. В. Малахов) усматривает в процессе перемещения бластомера — зачатка кишечника — аналог процесса перемещения бластопопа с вегетативного полюса на брюшную сторону зародыша, имеющего место в эмбриогенезе низших *Scolecida*.

Интересно, что если у низших *Scolecida* этот процесс связан с изменением радиальной симметрии зародыша на билатеральную, то у нематод перемещение бластомера — зачатка кишечника — с вегетативного полюса на брюшную сторону протекает одновременно с перестройкой симметрии дробящегося яйца с радиальной (стадия тетраэдра) на билатеральную (стадия 8 бластомеров при первом способе дробления либо стадия ромба при втором способе дробления). Такую сильную эмбрионизацию развития у нематод по сравнению с другими *Scolecida* можно объяснить чрезвычайно ранней установкой развития на билатерально-симметричную взрослую стадию. В дроблении *A. vivipara* можно увидеть прообраз билатерального дробления специализированных нематод. Достаточно только допустить, что радиально-симметричные стадии развития выпали, и остались либо следы перемещения бластомеров в фигуру ромба (Т-образное дробление *Ascaris*), либо конфигурация ромба возникает сразу (*Rhabditida* и др.). Что касается щелевидности бластопопа, то эта черта не является среди *Scolecida* принадлежностью одних только нематод. Сходно протекает гастрюляция и у гастротрих (Sacks, 1955). Видимо, внутри *Nemathelminthes* можно выделить ствол *Nematoda*, *Gastrotricha*, у которых рот и анальное отверстие связаны по происхождению с бластопором. Но поскольку щелевидный бластопоп образуется на брюшной стороне и этому предшествует процесс, аналогичный перемещению бластопопа у других *Scolecida*, изменения осей в развитии не происходит: анимально-вегетативная ось яйца становится главной осью тела животного — нет оснований отделять *Nematoda* от других *Scolecida*.

Авторы приносят благодарность директору Беломорской биостанции МГУ Н. А. Перцову, сделавшему все возможное для обеспечения их совместной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бадолходжаев И. Изучение движения цитоплазмы в зиготе и бластомерах нематод методом микрокиносъемки. «Цитология», 1970, т. 12, № 1.
- Clark S. A. The development and life history of the false root-knot nematode *Nacobbus serendipiticus*. «Nematologica», 1967, v. 13.
- Cobb N. A. Nemic spermatogenesis with suggested discussion of simple organisms. «J. Wash. Acad. Sci.», 1928, v. 13, No. 2.
- Nigon V., Guerrier P., Monin H. L'architecture polaire de l'oeuf et les mouvements des constituants cellulaires au cours des premières étapes du développements chez quelques nematodes. «Bull. Biol. France et Belgique», 1960, t. 94, n° 2.
- Sacks M. Observation on the embriology of an Gastrotricha *Lepidodermella squamata*. «J. morfology», 1955, v. 96, No. 3.
- Timm R. W. Observations on the morphology and histological anatomy of a marine nematode *Leptosomatium acephalatum*, Chtwood 1936. «Amer. Midland. Naturalist.», 1953, v. 49, No. 1.

БИОЛОГИЯ БЕЛОГО МОРЯ

(Труды Беломорской
биологической станции МГУ)

Том 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1974