



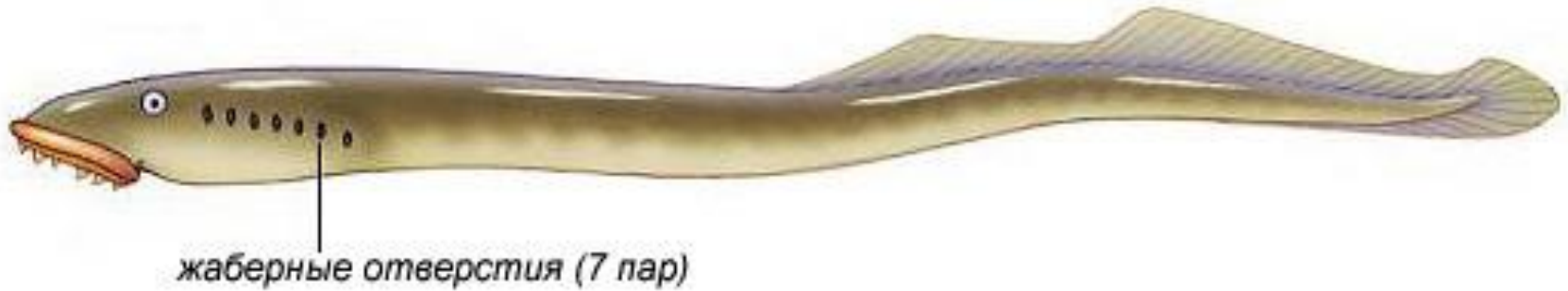
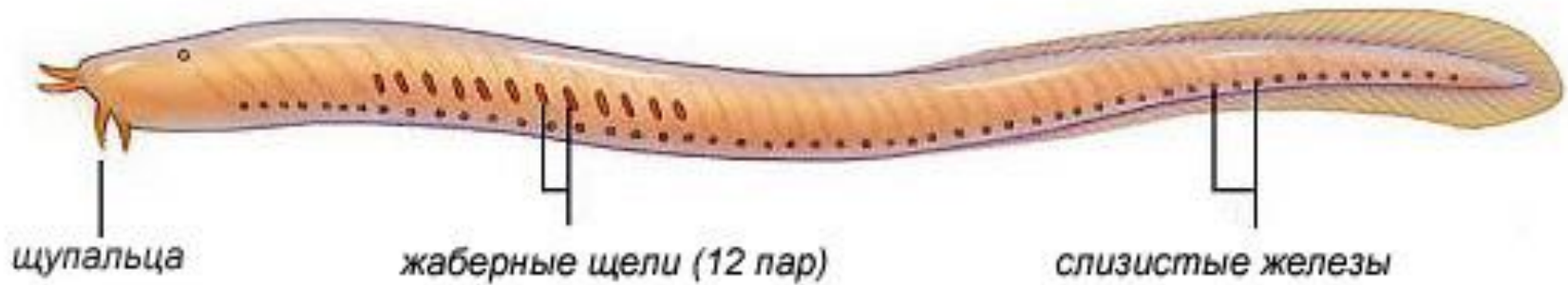
В. Ефремов

РАЗВИТИЕ МИКСИН

Myxinoidea (Hyperotreti)

Бесчелюстные (Agnatha)

А. Миксина



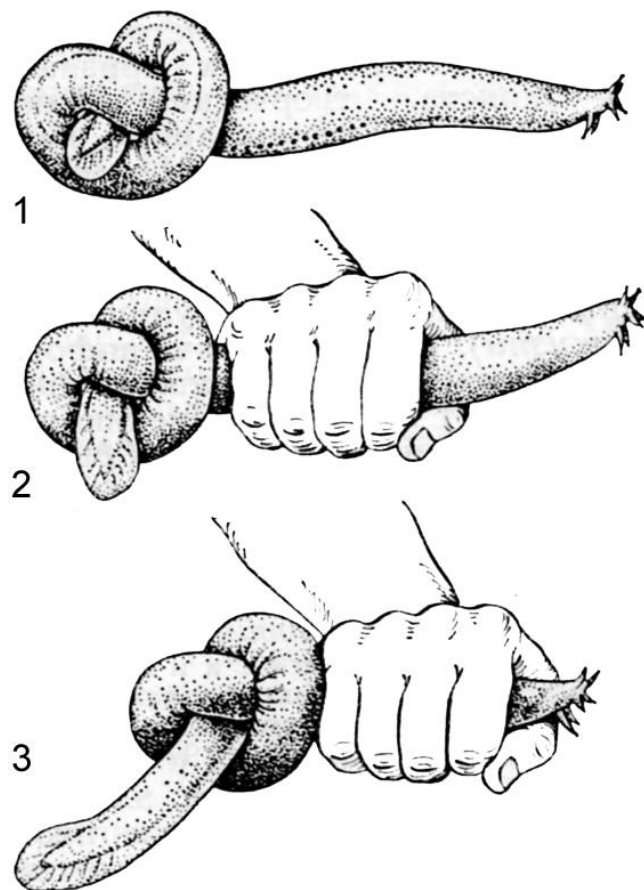
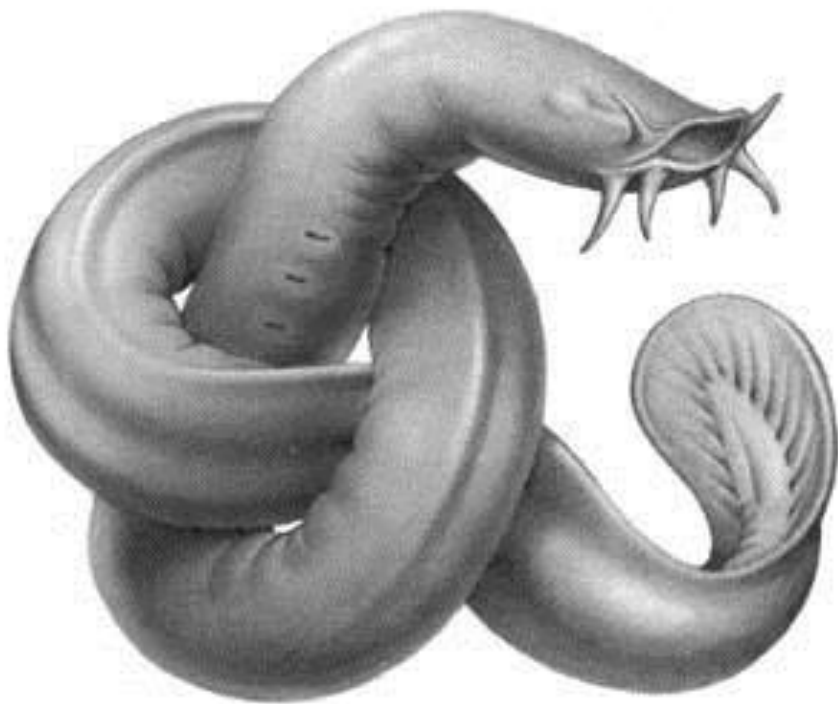
Б. Минога

Ныне живущие бесчелюстные рыбы представлены двумя группами: Миксинами (Hyperotreti) и Миногами (Cephalaspidomorphi). Члены этих обеих групп не имеют челюстей, внутреннего окостенения, чешуи и парных плавников. Обе группы объединены наличием поровых отверстий жабр и угревидной формой тела. Однако во всем прочем эти две группы различны. Миксины имеют несравненно меньше морфологических черт сходства с Челюстноротыми, нежели филогенетически более близкие миноги. Из-за этих отличий миксины и миноги выделены в отдельные классы позвоночных, объединенные в «Agnatha», как парафилетическую группу бесчелюстных рыб.

Характеристические признаки класса Миксин

- Миксины – исключительно морские существа, причем в массе своей, глубоководные (обитающие на глубинах от 6 м до 1200 м), питающиеся аннелидами, моллюсками, ракообразными, но не брезгующие умершими, разлагающимися животными. Это – хищники и падальщики, а не паразитические животные (подобные миногам), как считалось ранее. Размеры их колеблются от 183 мм до 1275 мм (*Eptatretus goliath*)

Для миксин характерно удлиненное, угревидное тело с небольшим протоцеркальным хвостовым плавником. Поражает чрезвычайная гибкость этих животных, способных завязываться узлом. Этим свойством они искусно пользуются при питании и при перемещении в толще каменистого грунта





A

К самым мелким миксинам относятся представители *Muxine reguenoii* (183 мм в длину), (A), наиболее крупные экземпляры (1275 мм) обнаружены среди *Eptatretus goliath* (Б)

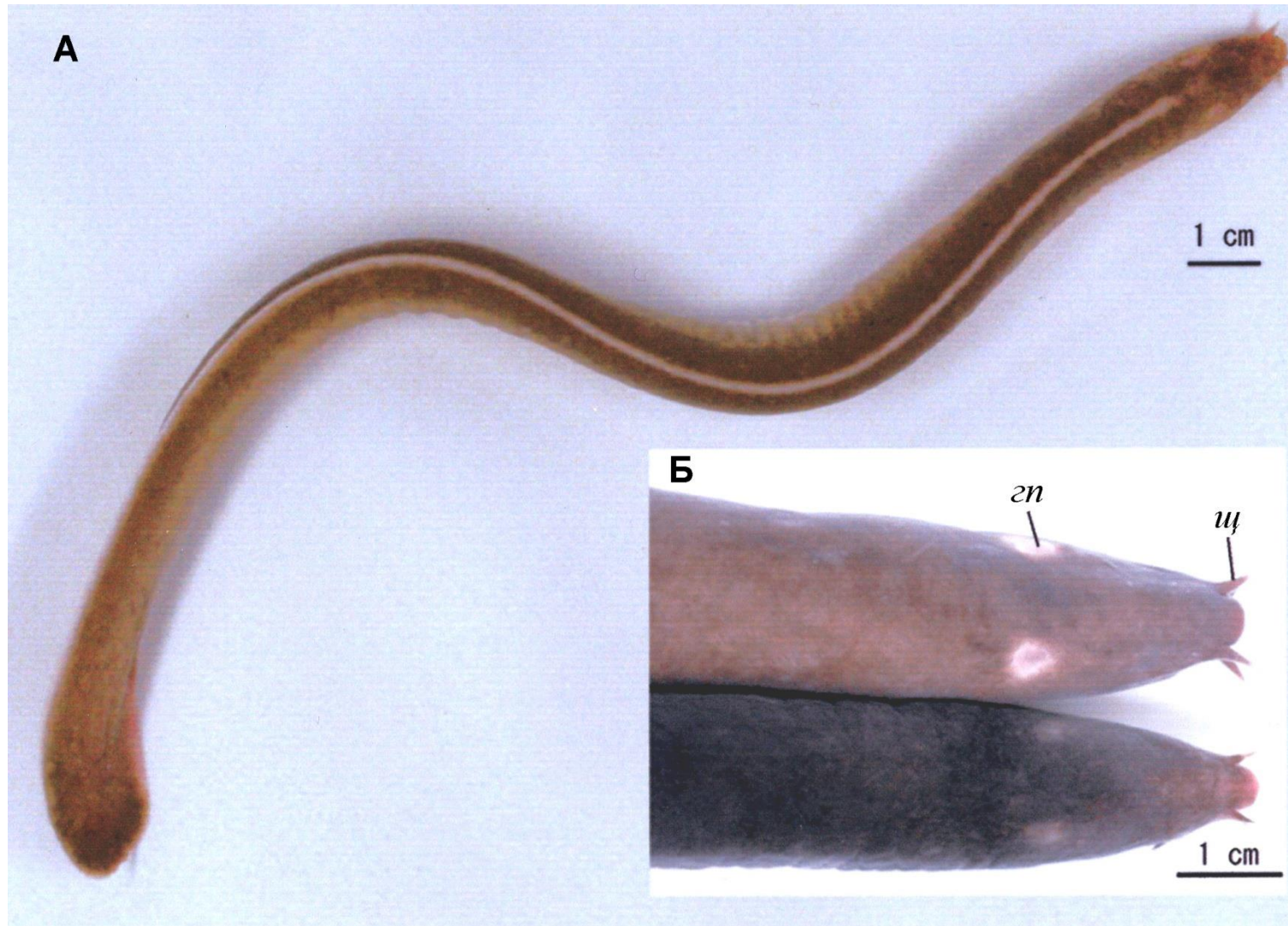
Б

Первое научное описание миксин дал в 1753 году ученик Карла Линнея, шведский естествоиспытатель – Per Kalm

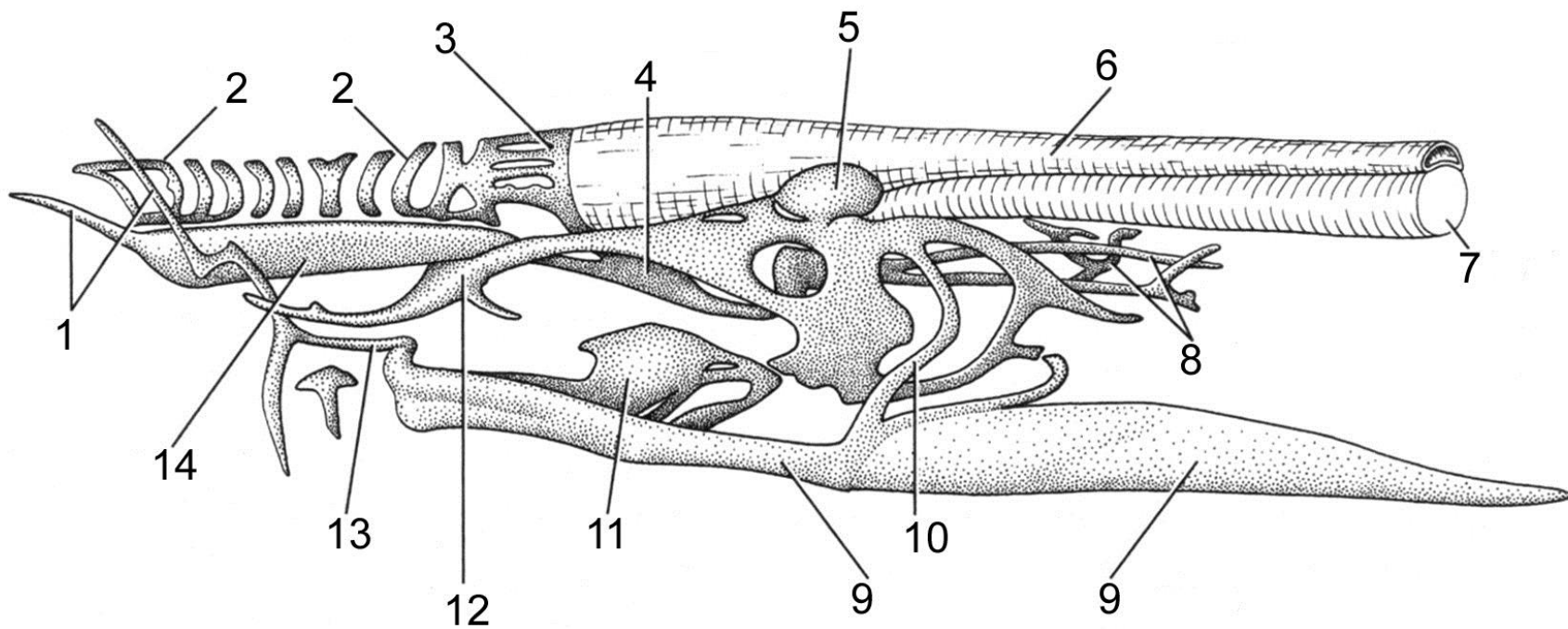


Характеристики	Особенности
Среда обитания	Исключительно морские животные
Размеры	До 1 м (или несколько больше) в длину
Тело	Слабое, дряблое, покрытое обильной слизью
Осевой скелет	Представлен только <i>хордой</i> ; нет никаких признаков позвонков
Кожа	Обильно покрытая слизью
Рот	Конечный (терминальный)
Ротовая полость	Имеет хорошо развитый, мускулистый язык с мелкими зубами
Мозг	Слабо развит , <u>отсутствует мозжечок</u>
Глаза	<u>Дегенеративны, без хрусталика, прикрыты слоем кожи</u>
Сейсмочувствительные органы	Отсутствуют (?)
Характер питания	<u>Плотоядные (типичные падальщики)</u>
Кровеносная система	Сосудисто-лакунарного типа; кроме обычного сердца в её составе имеются также дополнительные венозные сердца
Размножение	Предполагается сезонность
Характер развития	Прямое (без личинки)

Глаза миксины



А. *Eptatretus burgeri* (внешний вид); Б. *Paramyxine okinoseanus* и *P. atami*



Myxine glutinosa. Передний конец тела; хрящевой скелет и хорда (вид сбоку). Элементы скелета развиваются только в головной области.

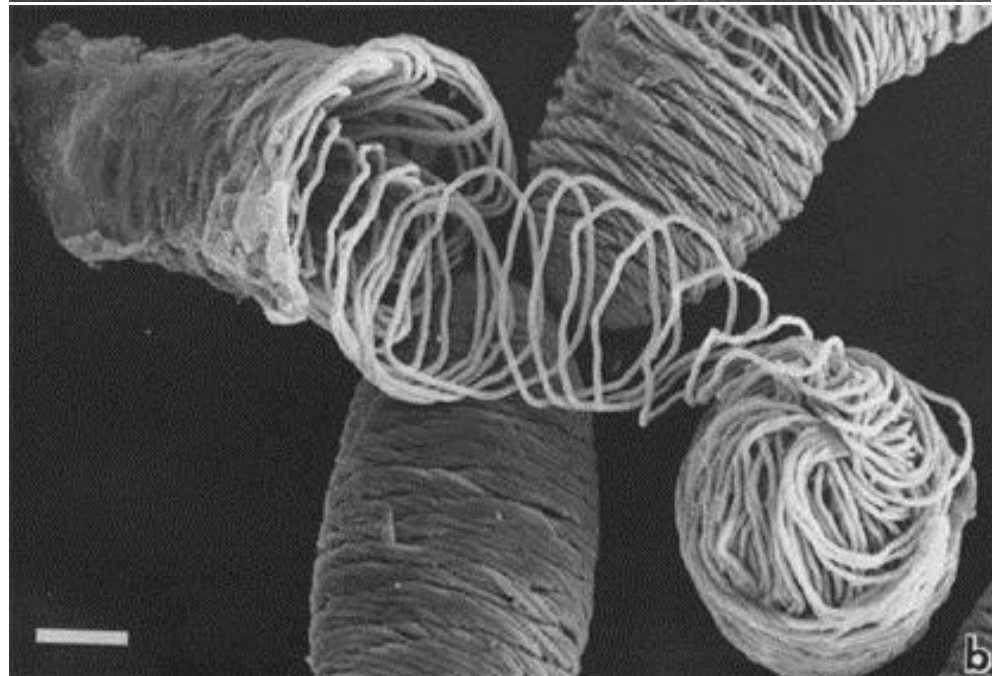
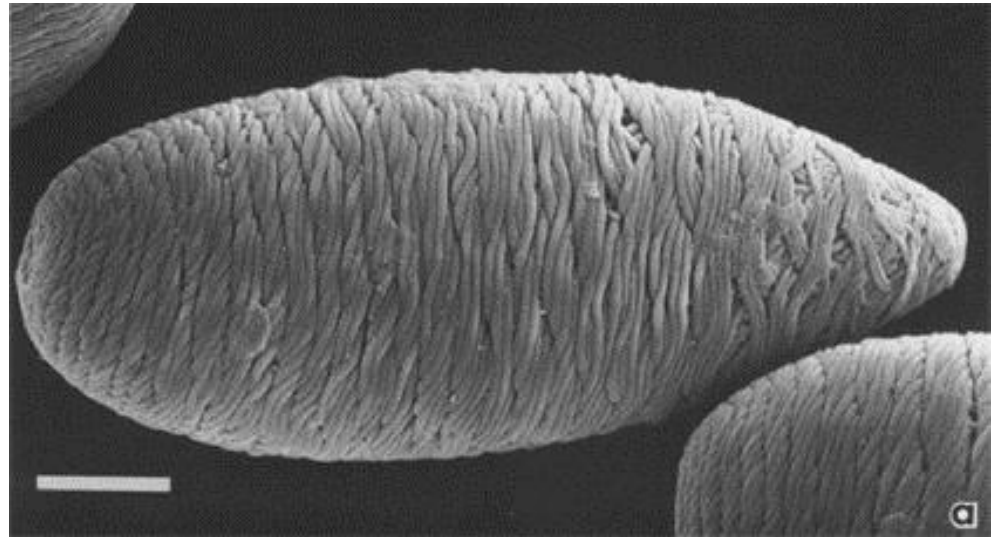
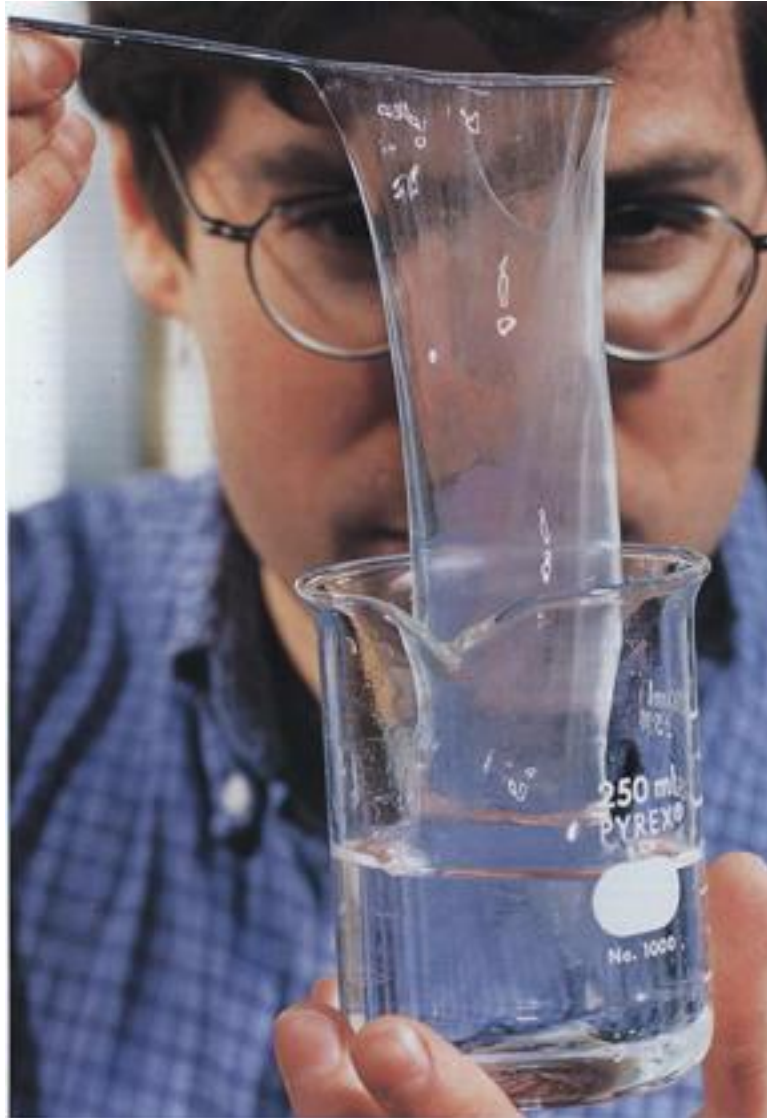
1 – хрящ усиков; 2 – носовой канал; 3 – носовая капсула; 4 – гипофизарный хрящ; 5 – слуховая капсула; 6 – соединительнотканый покров вокруг спинного мозга; 7 – хорда; 8 – хрящ паруса; 9 – базальный хрящ языкового аппарата; 10 – arcus lingualis; 11 – cartilago dentifera; 12 – небный хрящ; 13 – хрящ короны; 14 – носовой хрящ. По Marinelli and Strenger (1956).

Кожа очень прочная гладкая, лишенная чешуи, несет многочисленные **слизистые железы**, вырабатывающие огромное количество слизи, выделяемой через расположенные в ряд наружные отверстия. Слизистые железы представляют композицию двух популяций клеток: мукоидных и нитчатых. Примечательно строение *нитчатых клеток*: под плазматической мембраной все содержимое такой клетки окружено клубком из одной «нити» длиной 62 см и толщиной 1,2 μm . Эта нить выполнена из *промежуточных филаментов*. (промежуточные филаменты – это один из особых элементов цитоскелета клетки). Именно необычные свойства кожи миксин, стали причиной катастрофически возросшей добычи этих животных (в 1993 году уловы миксин составили 3 миллиона экземпляров, а уже в 2000 году они возросли до 12 миллионов).

Пищеварительная система:

Рот с двумя рядами роговых, острых, выворачивающихся зубчиков. В пищеварительном тракте **отсутствует желудок** и спиральный клапан, в кишечнике нет ворсинок.

СЛИЗЬ МИКСИНЫ

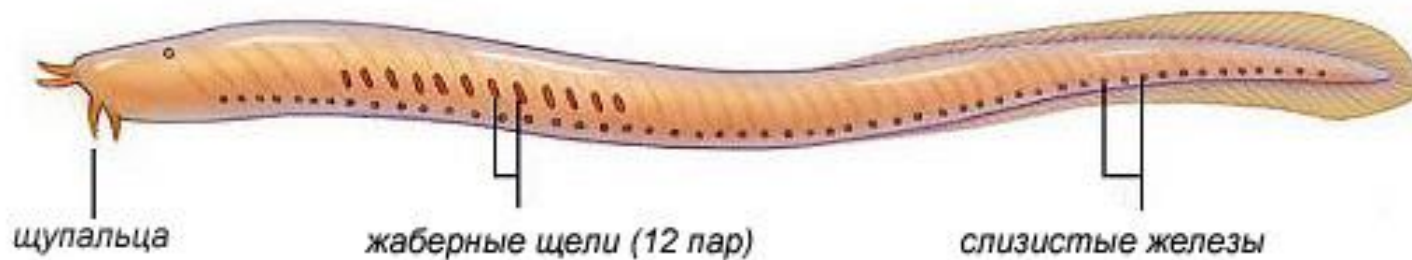


Трапеза миксин



Являются ли Миксины и Миноги синапоморфами Круглоротых ?

А. Миксина



Б. Минога

Среди Черепных миксины уникальны во многих отношениях, и их долгое время рассматривали как пример последовательной дегенерации, вызванной паразитическим образом жизни. Однако способность миксин проникать внутрь тела мертвых рыб, чтобы добраться до печени (их самая лакомая пища!), не делает этих животных эндопаразитами. Напротив, как вы уже слышали, они могут быть активными хищниками и ночами охотиться на некрупных беспозвоночных. В настоящее время единодушно принимается идея о том, что *большинство этих уникальных по своей анатомии и физиологическим свойствам существ действительно являются примитивными и соответствуют признакам общего предка всех Черепных.*

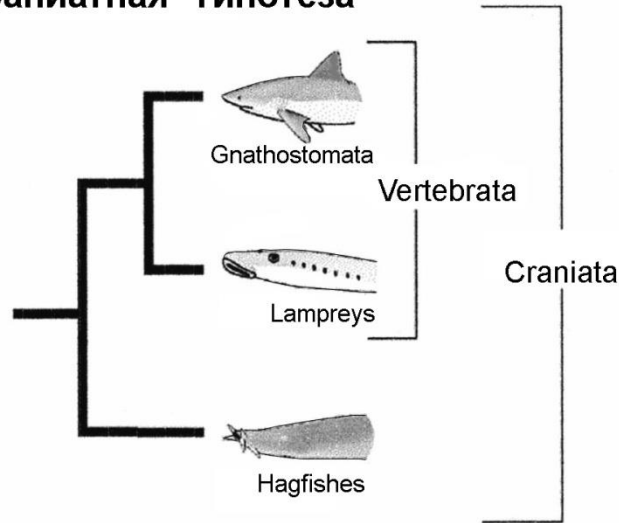


Philippe Janvier

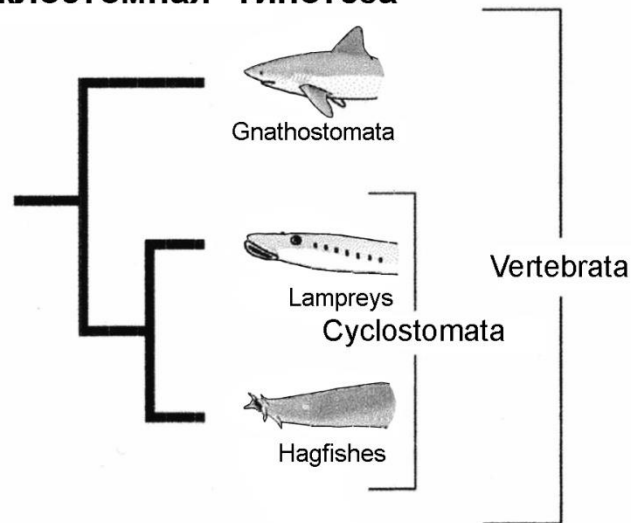
Миксины имеют огромное значение для понимания происхождения и филогении позвоночных. Эта группа оказалась в исключительном положении по двум причинам: (1) их онтогенез изучен совершенно недостаточно и (2) их филогенетическое положение до сих пор неопределенно.

ФИЛОГЕНИЯ МИКСИН

«Краниатная» гипотеза



«Циклостомная» гипотеза



В самом общем виде сложность филогении миксин иллюстрируют альтернативные гипотезы: «краниатная» и «циклостомная», смысл которых отражен на представленных кладограммах



Shigeru Kuratani

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ МИКСИН

Некоторые особенности размножения миксин

- ★ У миксин отсутствуют вторичные половые признаки.
- ★ По-видимому, они являются «возрастными» гермафродитами; их репродуктивная система на определенной стадии жизненного цикла, по существу, представляет собой *овотестис*.
- ★ Не известно, размножаются они в своей жизни однократно или многократно. В брачных скоплениях изученных видов миксин в сезон размножения (середина и конец лета) преобладают самцы (10 : 1).
- ★ До сих пор не ясно, каков тип осеменения у миксин – внутреннее или наружное

Детали брачного поведения не описаны. Немного информации по этому поводу добавили и наблюдения японских биологов за поведением *Empatretus burgeri*, культивируемых в лабораторных условиях.

Миксины отличаются совсем невысокой плодовитостью, самки изученных видов откладывают 12-32 яйца в заранее подготовленные в грунте ямки.

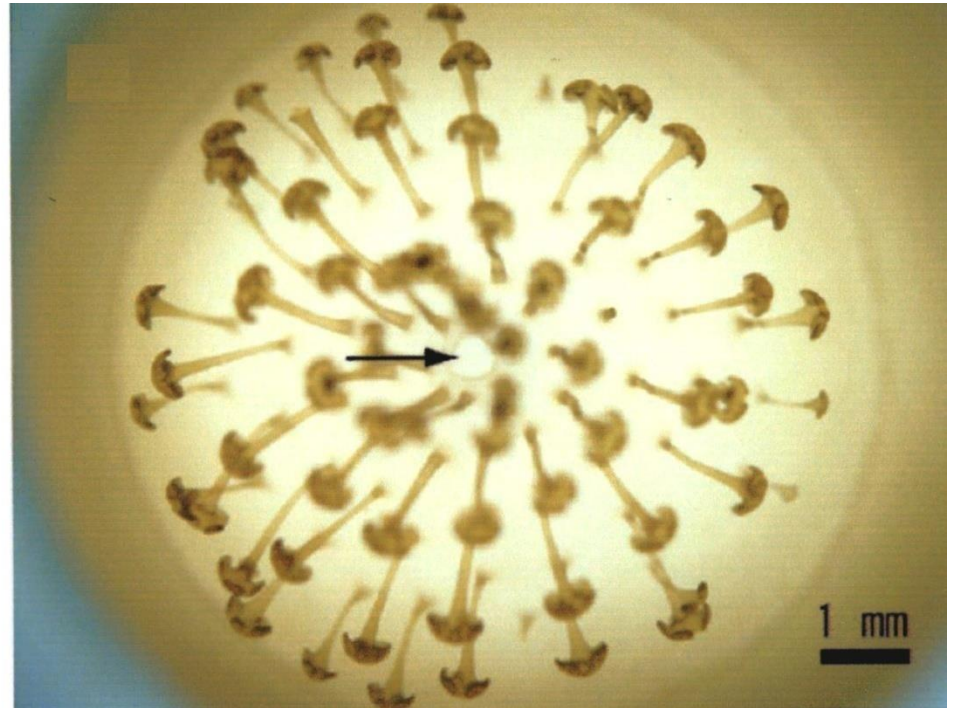
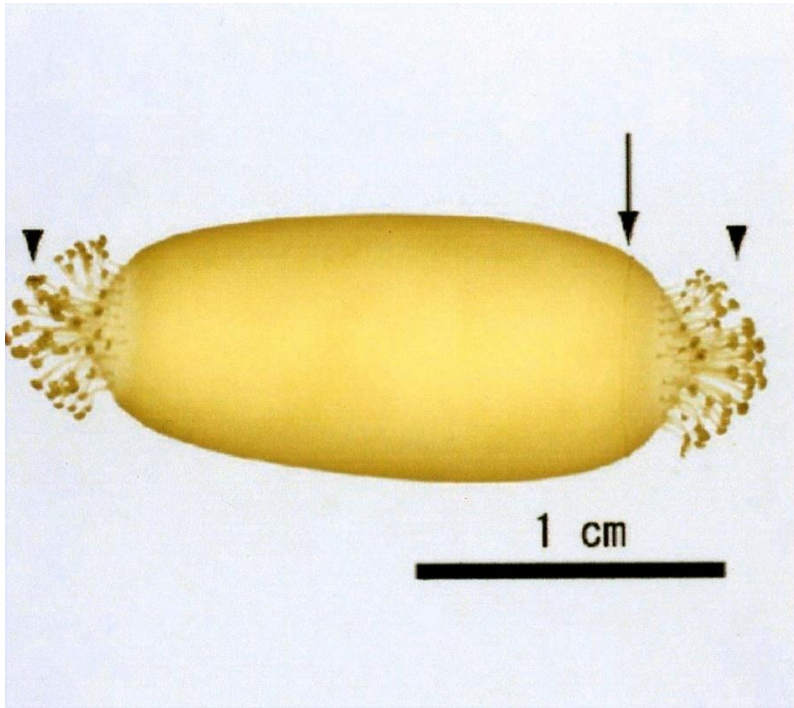
Яйца миксин овальной формы, *крупные* (от 3 до 7 см), *богатые желтком* и в этом смысле миксины среди водных позвоночных уступают только Хрящевым рыбам (акулам и скатам). По-видимому, яйца *телолецитальные*, хотя детали внутреннего строения зрелой яйцеклетки не известны. Снаружи содержимое яйца окружено плотной, непрозрачной оболочкой (хорионом), покрытой слизистыми выделениями самки и вооруженной на одном или у некоторых видов на обоих полюсах пучками тонких щетинок с крючками на конце. Среди этих щетинок на одном из полюсов яйца (предполагается, что этот полюс является *анимальным*) хорион содержит микропилярный канал (*микропиле*), через которое проникает только один сперматозоид.

Кладка *Eptatretus burgeri*

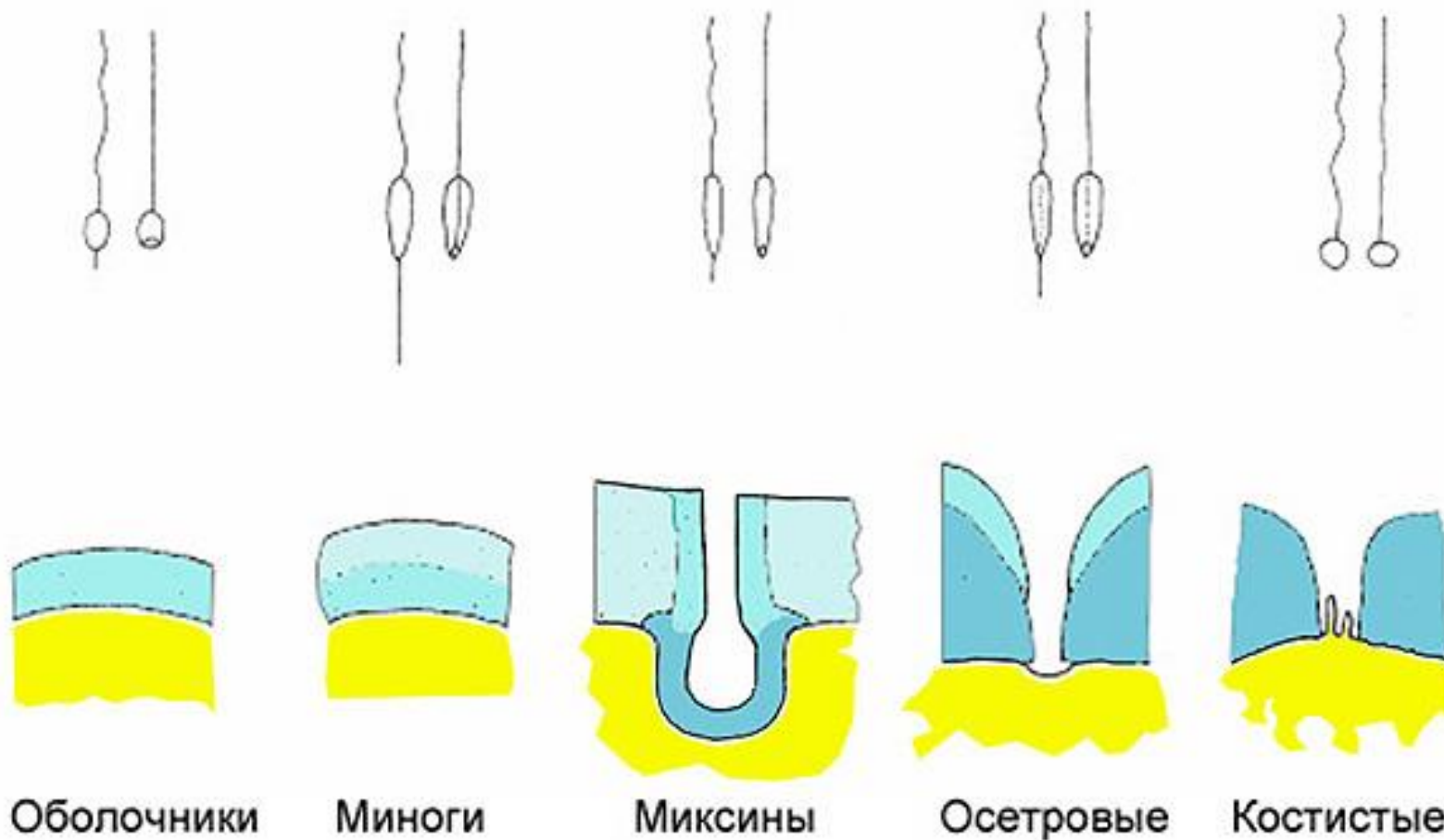


Из Ota and Kuratani (2006)

Яйца *Eptatretus bugeri*



Вариации мест вхождения спермия и микропиле до и после акросомной реакции у некоторых хордовых животных

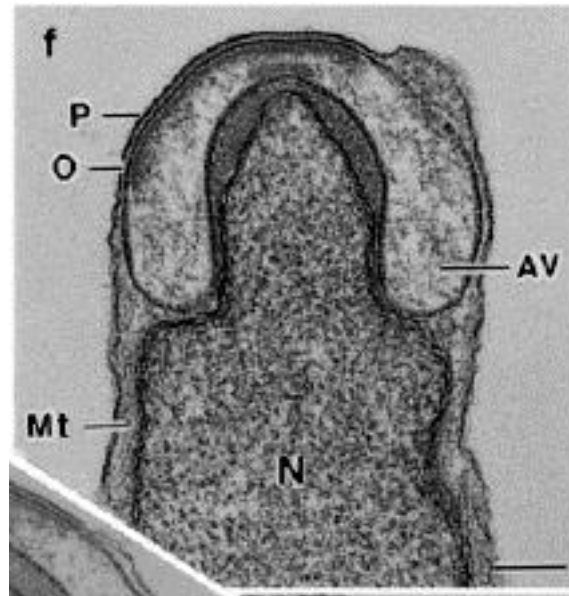
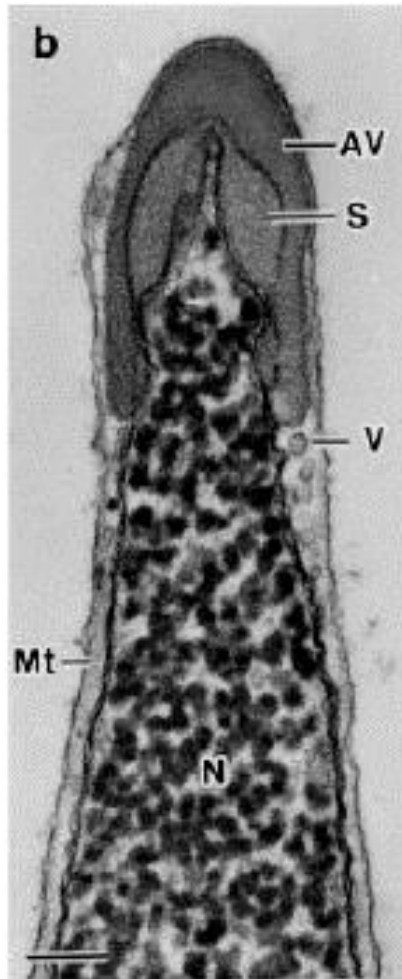


Спермий с узкой вытянутой головкой с акросомой; следовательно, оплодотворение сопровождается *акросомной реакцией*.

Осеменение и оплодотворение. До настоящего времени окончательно не решен вопрос о способе осеменения. В пользу *наружного осеменения* говорит факт отсутствия у самцов каких-либо приспособлений, обеспечивающих доставку спермы в половые пути самки. Нет сведений и об упаковке спермы (например, в виде сперматофоров) с последующим захватыванием «пакетов» клоакой самки, как это происходит при спаривании Urodela. С другой стороны, низкая плодовитость самок и мизерные размеры «зрелых» семенников в теле самцов, не предполагающие большой объем эякулята, делают маловероятным успех оплодотворения при выбросе спермы в воду. Тем не менее, считается, что для миксин характерно *наружное осеменение*. Как уже упоминалось, оплодотворение у миксин моноспермное.

★ **О диминуции хроматина (хромосом).** В 90-е годы прошлого столетия у нескольких видов миксин было описано явление ДХ (Kubota et al., 1997). Было показано, что в ходе дробления у этих животных происходит элиминация от 21 до 55% ДНК в виде целых хромосом или частей хромосом из презумптивных соматических клеток. Элиминировавшая ДНК входит в состав *C-band-positive-хроматина*.

Модифицированный спермий *Eptatretus burgeri*



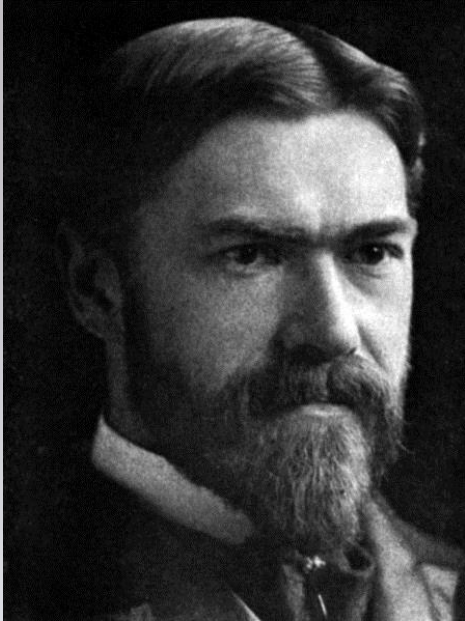
Ранняя стадия
созревания

AV – акросомный пузырек; S – субакросомное пространство; Mt – микротрубочки; N – ядро; O – мембрана акросомного пузырька; P – плазматическая мембрана

Головка зрелого спермия

Общий вид (стереоскан)

из S. Morisava (2005)



Bashford Dean
(1867-1928)

Эмбриональное развитие Миксины

История эмбриологии миксин началась со второй половины XIX столетия, когда филогенетическая важность этой группы животных была уже вполне осознана. Именно в эти годы многие эмбриологи устремились в места предполагаемого обитания этих загадочных существ с целью получения эмбрионального материала. Многим из них подобное исследование представлялось своеобразным «Эльдорадо», имея в виду Калифорнийскую золотую лихорадку 1848-1855 г.г. Однако, все оказалось не так просто, и биология размножения и развития миксин, по-прежнему, и сейчас представляет собой большую загадку. Совсем недавно была аннулирована специальная премия, учрежденная более 100 лет назад Копенгагенской Академией Наук за сведения о развитии этих удивительных существ. В конце концов она осталась не востребовавшей.

В последние годы в связи с появлением новых взглядов на макроэволюцию и филогенетические отношения между основными таксонами мира животных, вызванным применением перспективных молекулярно генетических критериев эволюционного прогресса и гомологии, возродился интерес к некоторым ключевым группам позвоночных и, в первую очередь, к миксинам. Это выразилось в новых попытках преодолеть давно известные трудности изучения эмбрионального развития миксин. С одной из таких попыток, завершившейся пусть весьма скромными результатами (Ota, Kuraku, Kuratani, 2007), современная эволюционная биология и биология развития связывает надежды на дальнейшие более значимые успехи по содержанию, разведению миксин и культивированию эмбрионов в лабораторных условиях.

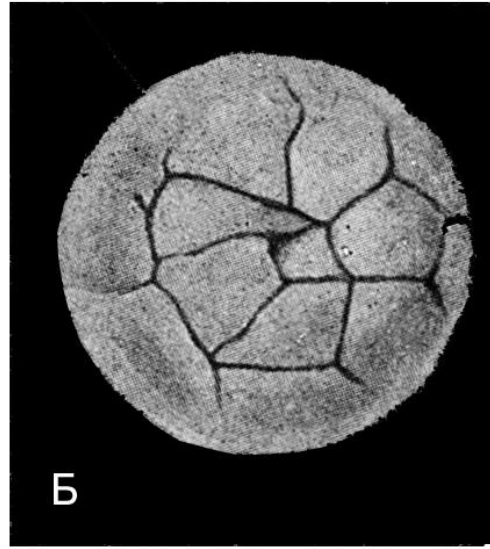
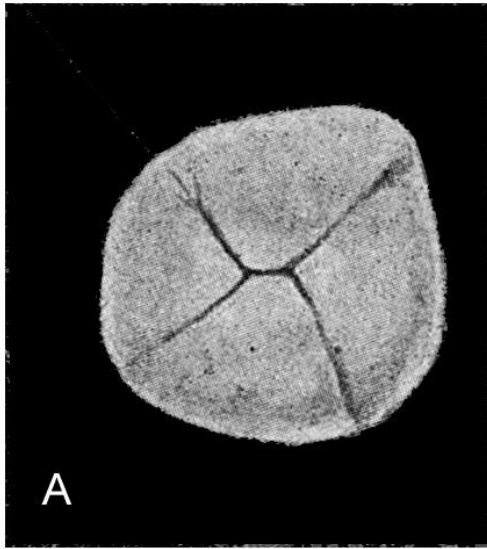
Дробление яйца Миксины меробластическое и дискоидальное. Во время дробления разделяется только расположенная на анимальном полюсе (под микропиле) небольшая в форме диска область свободной от желточных включений цитоплазмы.

Первые 3-4 борозды проходят перпендикулярно поверхности яйца и делят бластодиск на плоские бластомеры, не отделенные от желтка плазматической мембраной. Затем наряду с перпендикулярными бороздами появляются борозды, параллельные поверхности яйца и в совокупности бластомеров появляются клетки, полностью окруженные плазматической мембраной.

Постепенно бластомеры, обращенные к желтку, после каждого экваториального митотического деления беднеют цитоплазмой и утрачивают способность делиться. В конце концов, после очередного деления такой клетки, одна сестринская клетка, обращенная в бластодиск, полностью отделяется от другой сестринской клетки, лежащей в непосредственной близости от желтка, ядро которой вместе с тончайшим слоем цитоплазмы погружается в желток. Так образуется синцитий - *перибласт*, ядра которого продолжают некоторое время делиться.

В конце концов бластодиск разбивается на большое количество рыхло лежащих на поверхности желтка бластомеров, над которыми в виде эпителиального пласта располагается слой более мелких, плотно сомкнутых клеток. Так формируется **дискобластула** миксины. Наружный слой дискобластулы начинает обрастать поверхность яйца (*обдукция*), приобретая форму колпачка, прикрывающего узкий анимальный полюс.

Дробление и бластула *Eptatretus stouti*

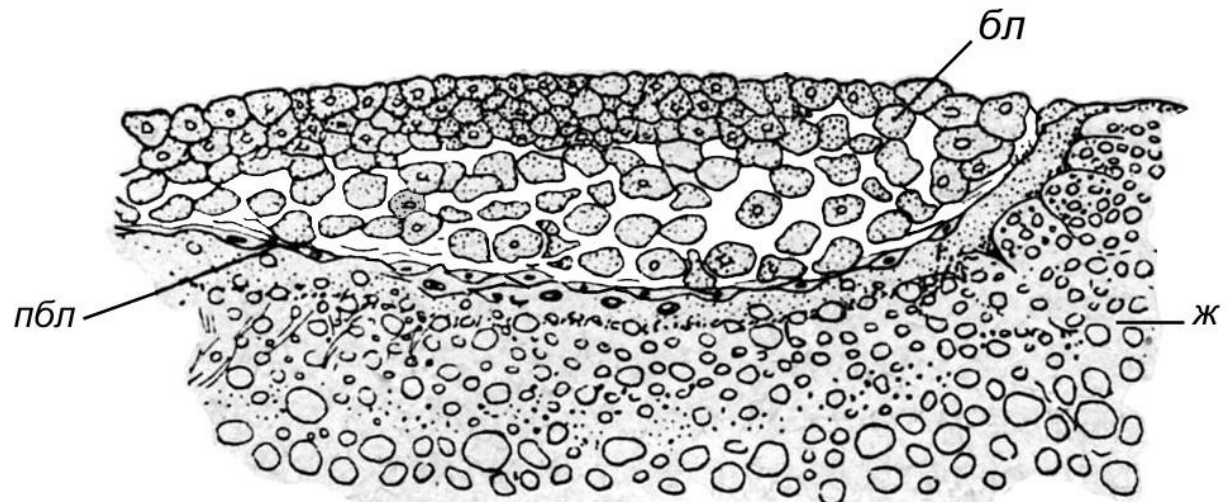


А – бластодиск на стадия 4-х бластомеров; Б – бластодиск на стадии 16 бластомеров (вид с полюса дробления)



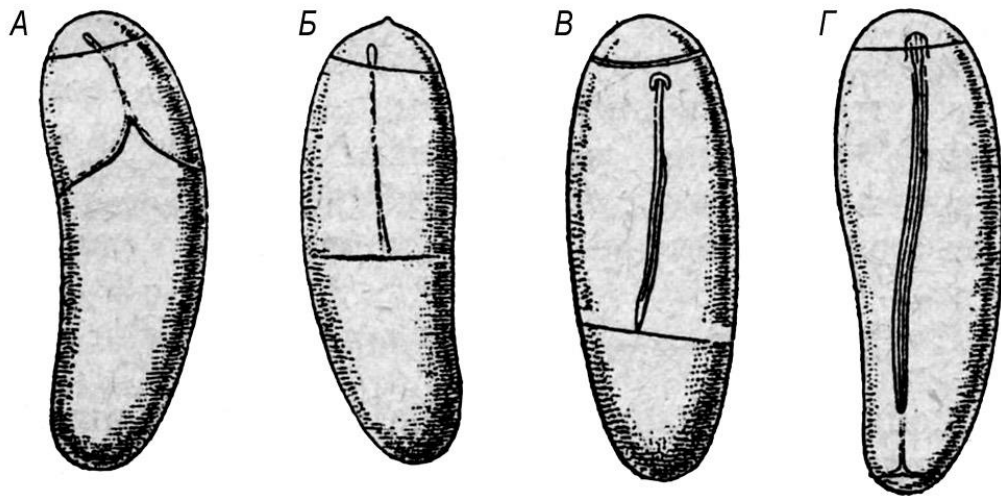
По Dean из Иванов (1937)

«Эпителиальная»
бластула
(сагиттальный или
парасагиттальный
срез)



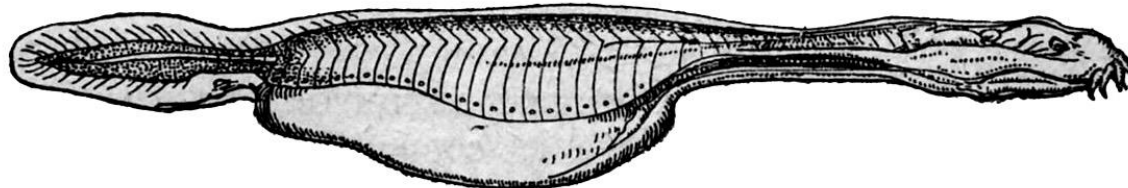
Развитие после завершения дробления. В одной точке на краю нарастающего зародышевого диска появляется бугорок, представляющий зачаток зародыша. При дальнейшем нарастании колпачка вместе с разрастанием зародышевого диска происходит удлинение и выпуклого зачатка зародыша. Таким путем зародыш приобретает вид постепенно удлиняющейся узкой **полоски**. Его окончание на краю диска представляет собой задний конец тела зародыша. К сожалению до сих пор ничего не известно относительно характера гастрюляции и прежде всего способа (способов) интернализации и формирования зародышевых листков.

Немного можно сказать и о начале **нотогенеза** и, в частности, о **нейруляции**. К сожалению, исследование японских эмбриологов 2007 года, выполненное на зародышах Японской миноги *Eptatretus burgeri*, посвящено выяснению способа образования и формы существования системы нейрального гребня у миксин и сравнению их с таковыми у других позвоночных и прежде всего миноги касалось лишь поздних стадий и далеко не всех из них. Поэтому в этой работе использовались довольно поздние стадии развития (филотипическая стадия), на которой в нейральной трубке уже присутствует нейроцель. И ничего нельзя сказать о способе нейруляции, *первичная* или *вторичная*.



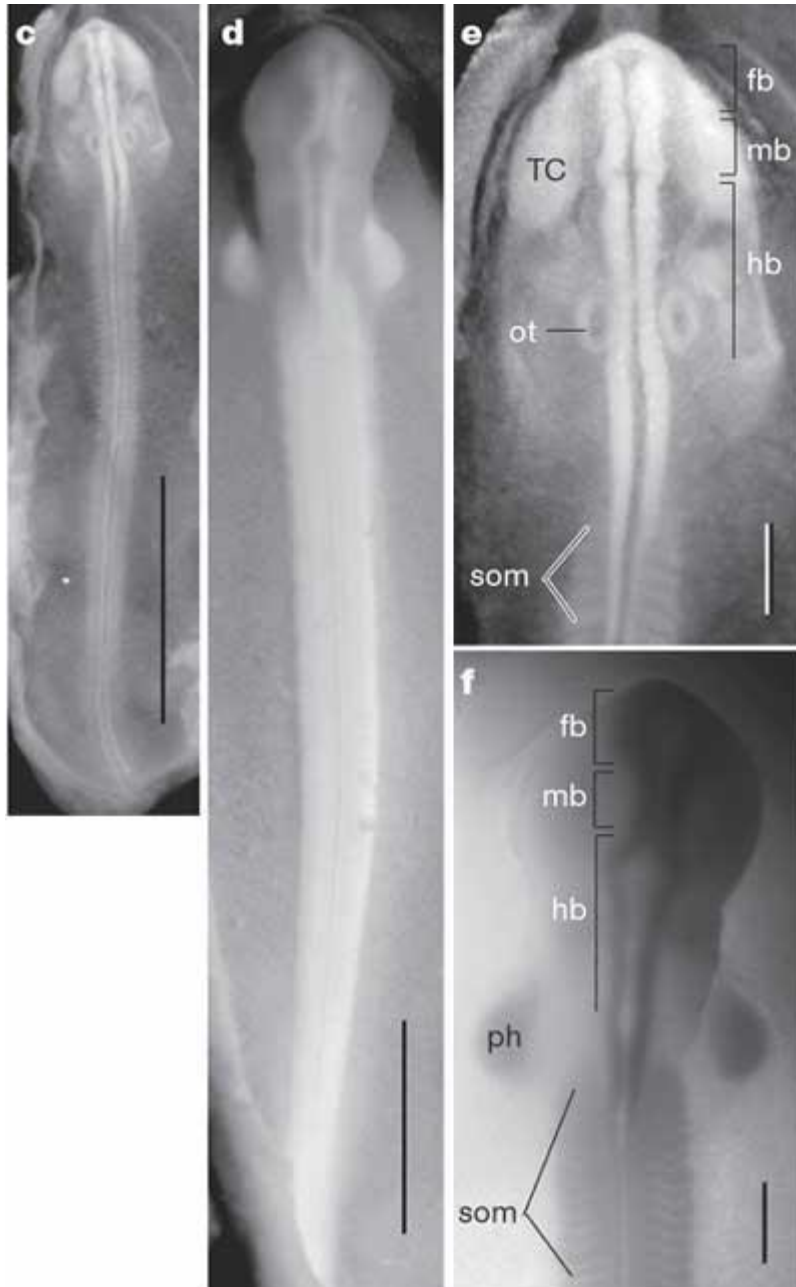
Внешние изменения в зародыше *Eptatretus stoutii* на последовательных стадиях (А-З) обрастания желтка бластодермой. З – извлеченный из яйца зародыш на стадии Ж

З



По Dean из Иванов (1937)

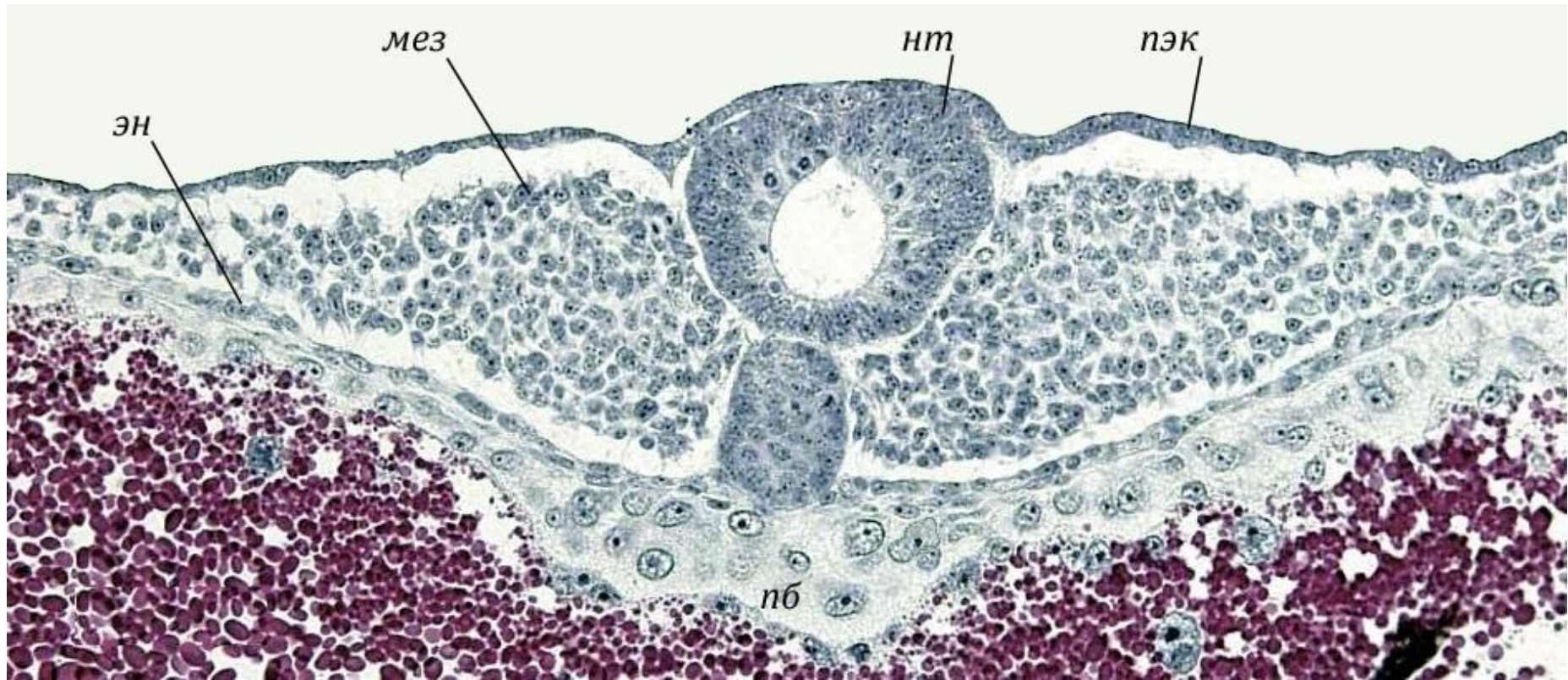
Поздний нотогенез у зародыша *Eptatretus burgeri*



- с. 7,4-мм зародыш, поздняя нейрула;
- д. 14,3-мм зародыш;
- е. Голова 7,4-мм зародыша;
- ф. Голова 14,3-мм зародыша.

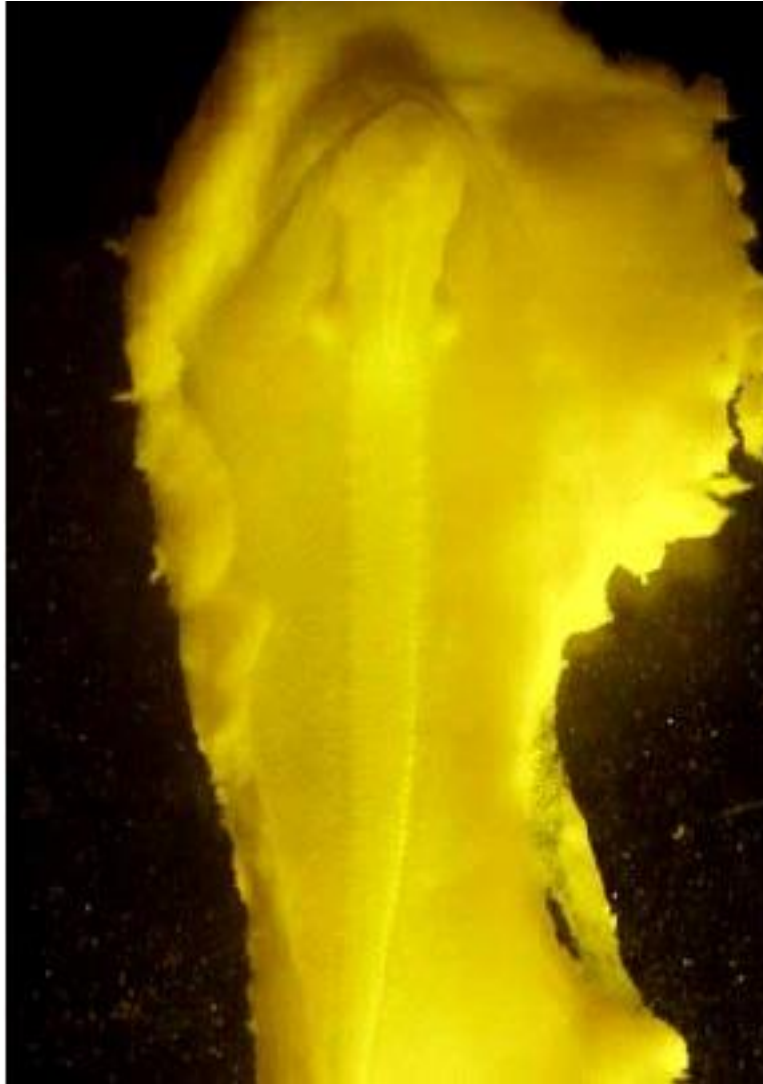
ot – слуховая ямка; ph – глоточная пластинка;
TC – местоположение материала нейрального ганглия тройничного нерва; fb – передний мозговой пузырь; mb – средний мозговой пузырь; hb – задний мозговой пузырь; som – сомиты

Осевой комплекс зачатков у зародыша *Eptatretus burgeri*

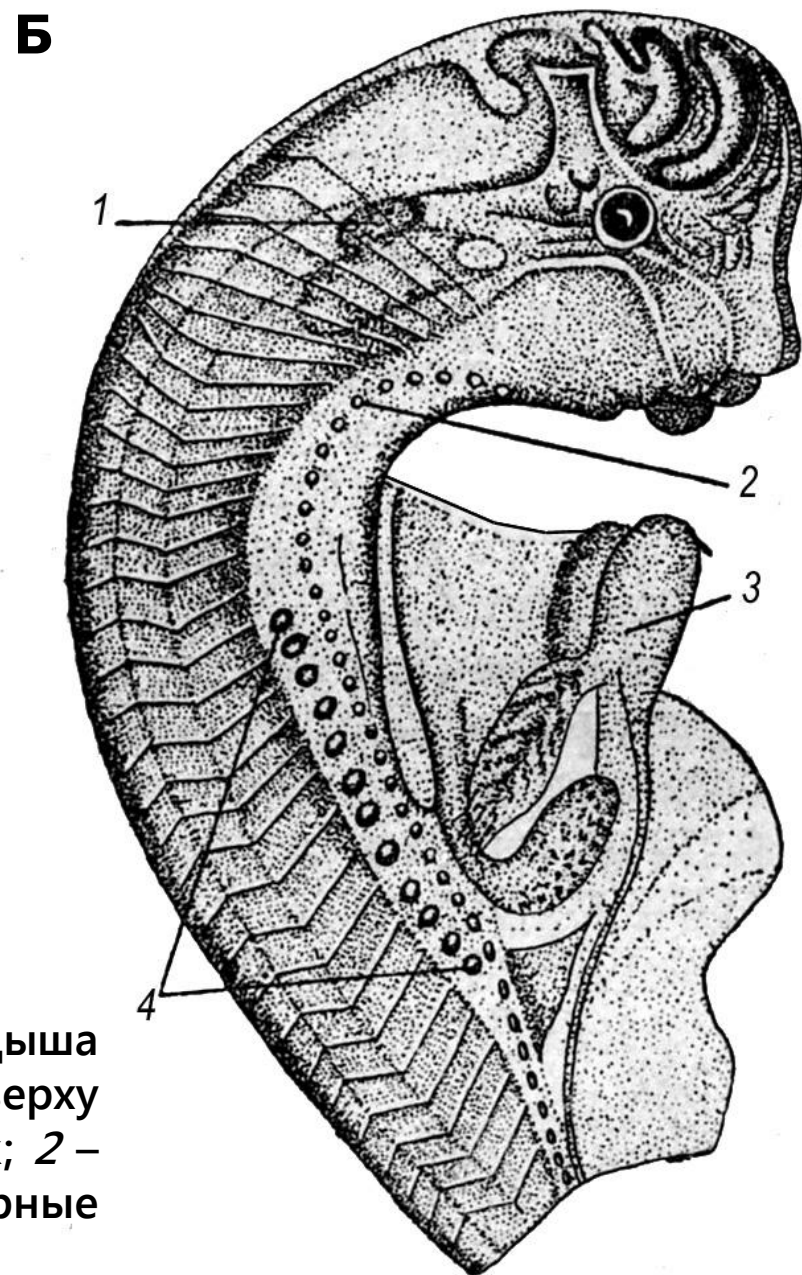
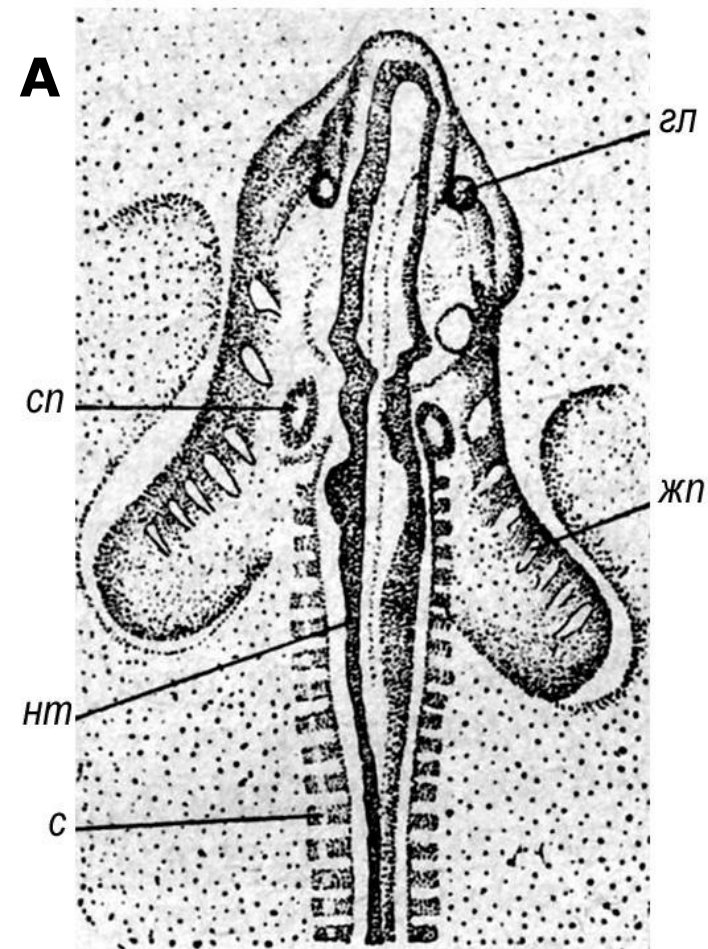


из Ota, Kuraku & Kuratani (2007)

Фарингула *Eptatretus burgeri*

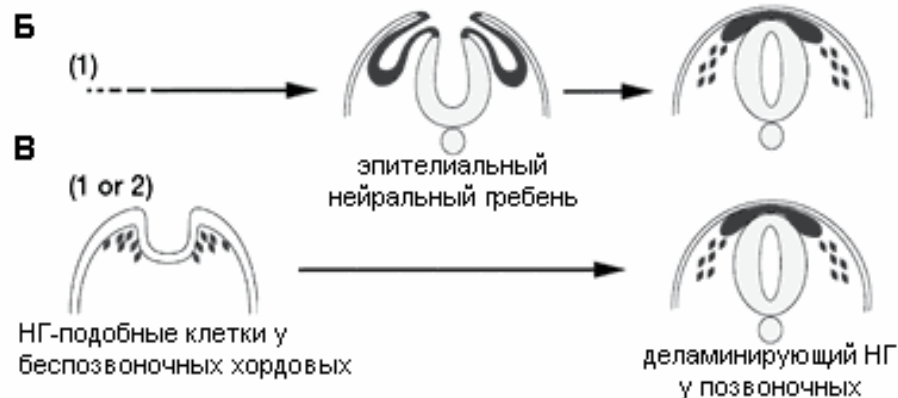
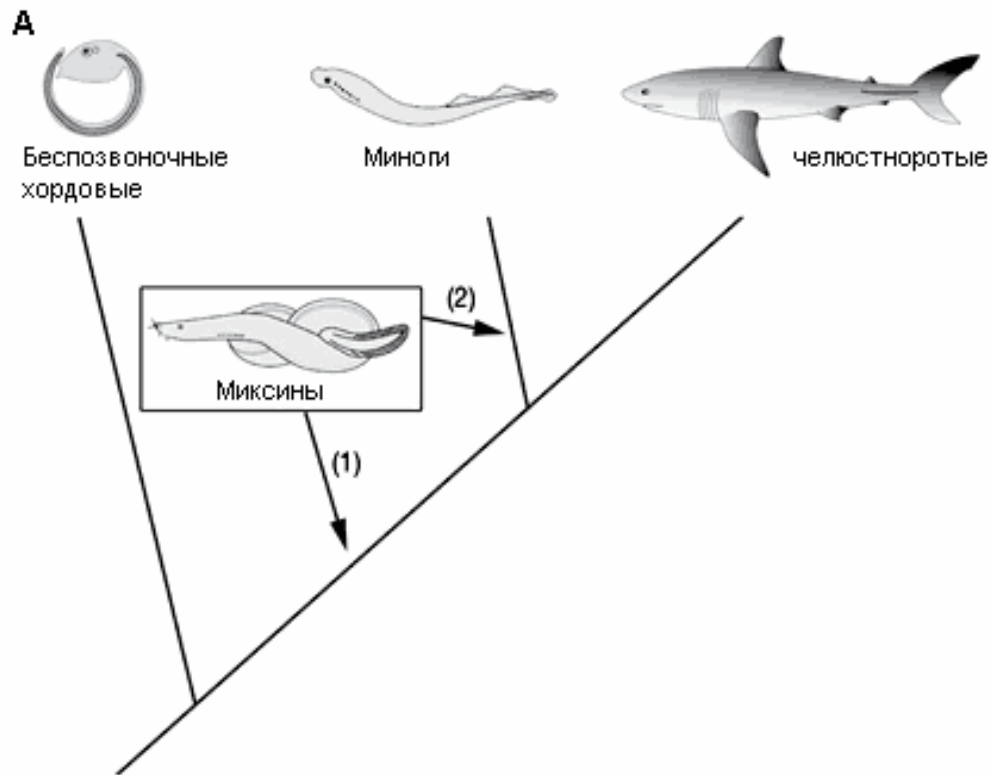


из Ota, Kuraku & Kuratani (2007)



Увеличенный передний конец зародыша *Eptatretus stouti* на стадии 3 (А – вид сверху и Б – вид сбоку). 1 – слуховой пузырек; 2 – слизистые железы; 3 – сердце; 4 – жаберные щели на жаберной пластинке.

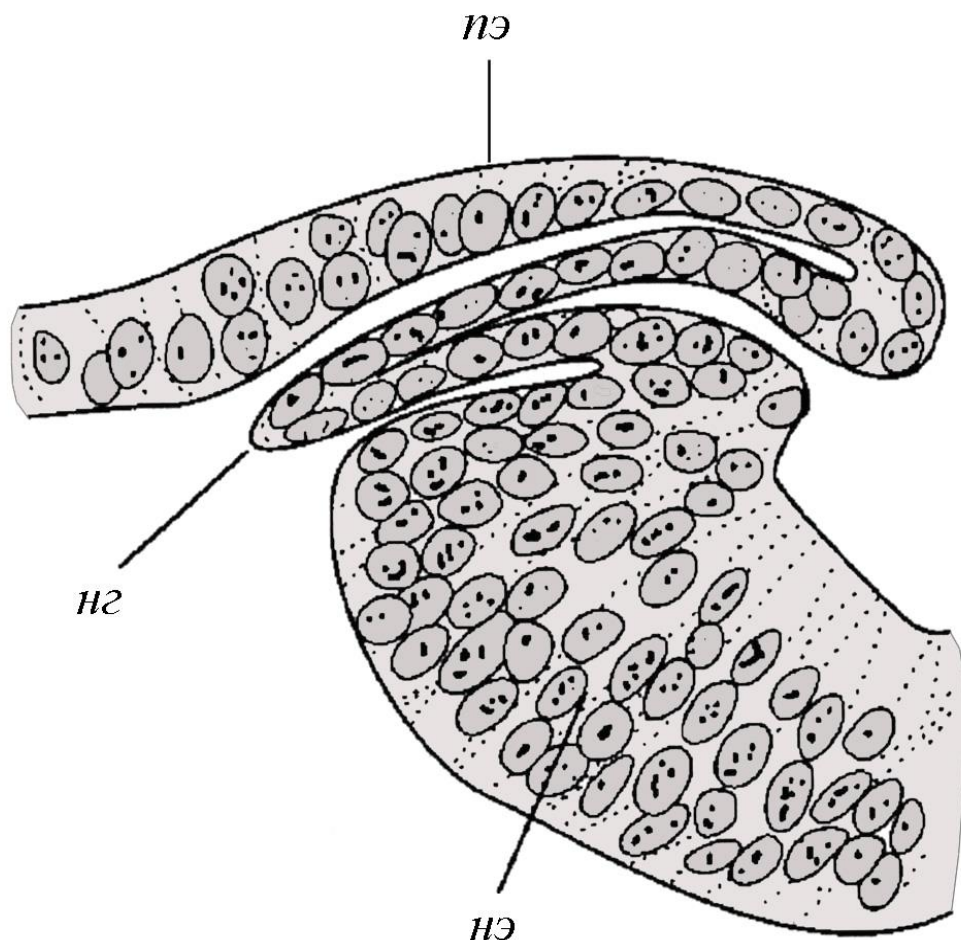
**НЕЙРАЛЬНЫЙ ГРЕБЕНЬ МИКСИН
И
ВОПРОС ПРОИСХОЖДЕНИЯ CRANIATA**



Эволюция Позвоночных и нейральный гребень

А. Миксины могут быть либо сестринской группой для всех прочих позвоночных (1), либо только для миног (2). **Б** и **В** – гипотезы эволюции нейрального гребня (НГ). **Б** – старая гипотеза (1) основана на представлении, что НГ эволюционирует с эпителиального состояния (Conel, 1942). **В** – альтернативная точка зрения предполагает, что НГ у общего предка всех позвоночных представляет собой популяцию деламинирующих (мезенхимных) клеток.

НЕЙРАЛЬНЫЙ ГРЕБЕНЬ: ЭПИТЕЛИЙ или МЕЗЕНХИМА

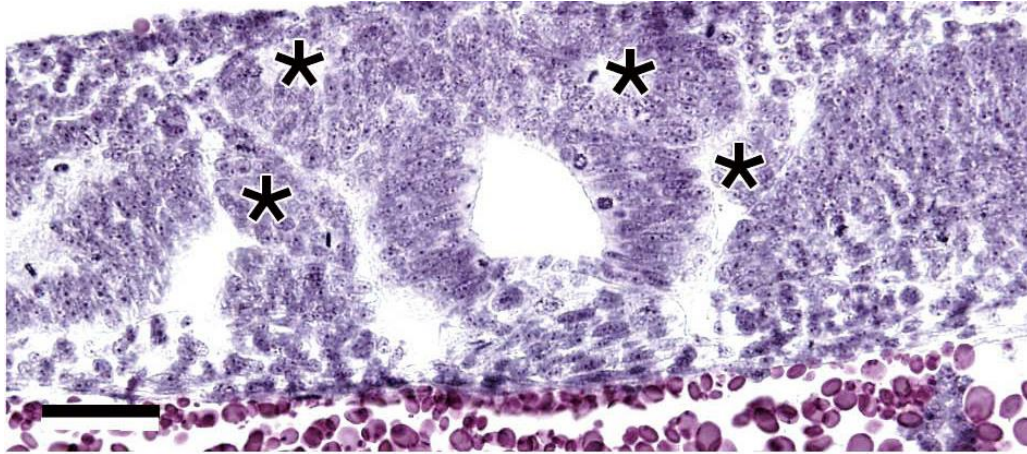


Зародыш *Bdellostoma stoutii* на стадиях нотогенеза (поперчный срез через туловищный отдел). Материал зафиксирован в яичевой капсуле

пэ – покровная эктодерма; *нг* – эпителиальный нейральный гребень; *нэ* – нейроэктодерма нейральной трубки

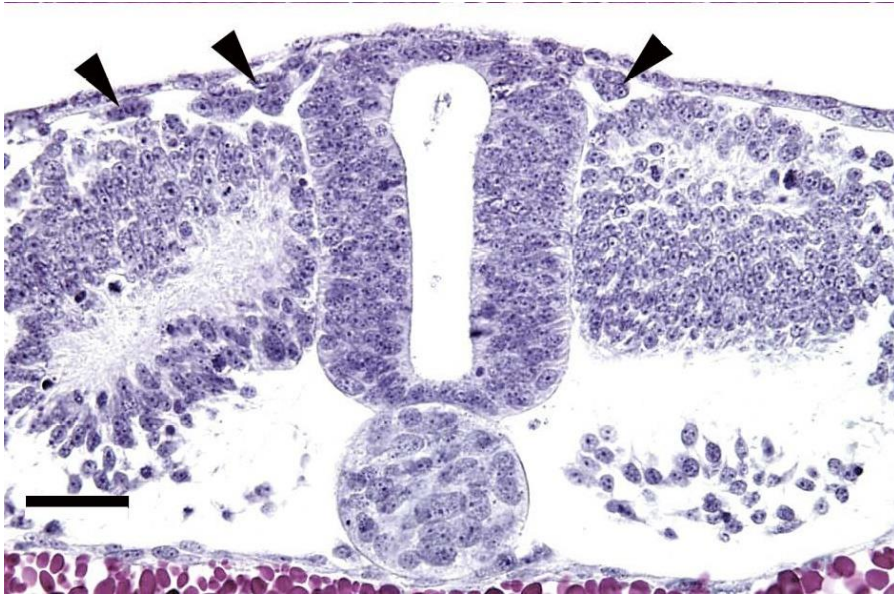
из Conel (1942)

Гипотеза на основе артефакта ?



А

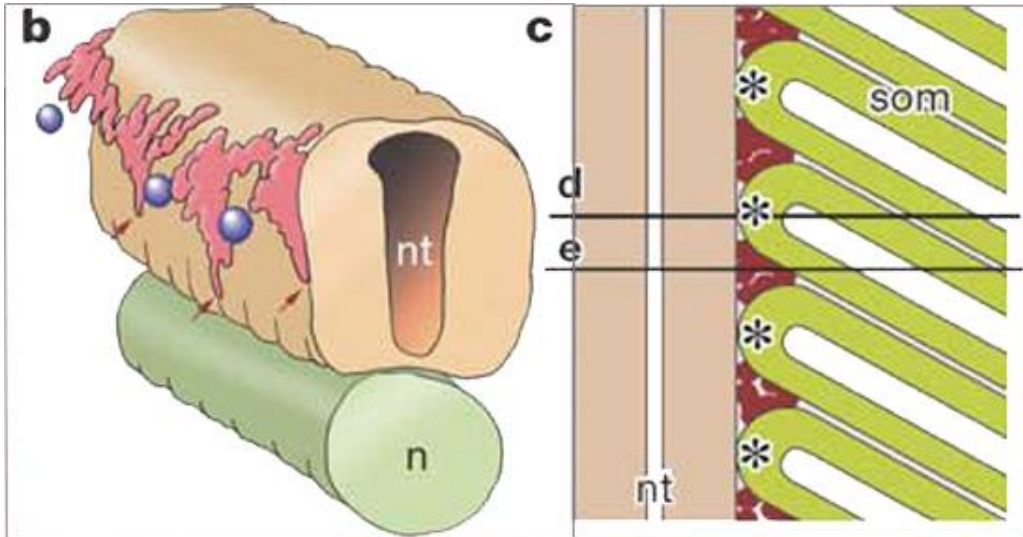
А. Поперечный срез зародыша *Eptatretus burgeri*, зафиксированного в яйцевой капсуле. Звездочками обозначены нейроэпителиальные карманы (складки), располагающиеся в непосредственной близости от нейральной трубки.



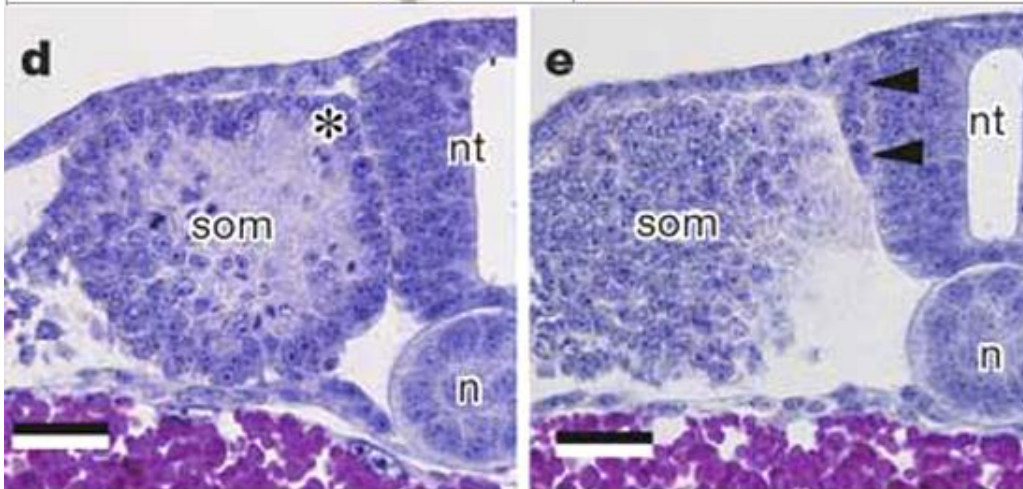
Б

Б. Поперечный срез зародыша *Eptatretus burgeri*, зафиксированного после предварительного удаления яйцевой капсулы (оболочки). Наконечниками стрелок показаны мигрирующие клетки НГ под эктодермой.

Нейральный гребень у миксины образуется, как у всех Позвоночных, путем деламинации из материала, расположенного между НТ и эпидермисом

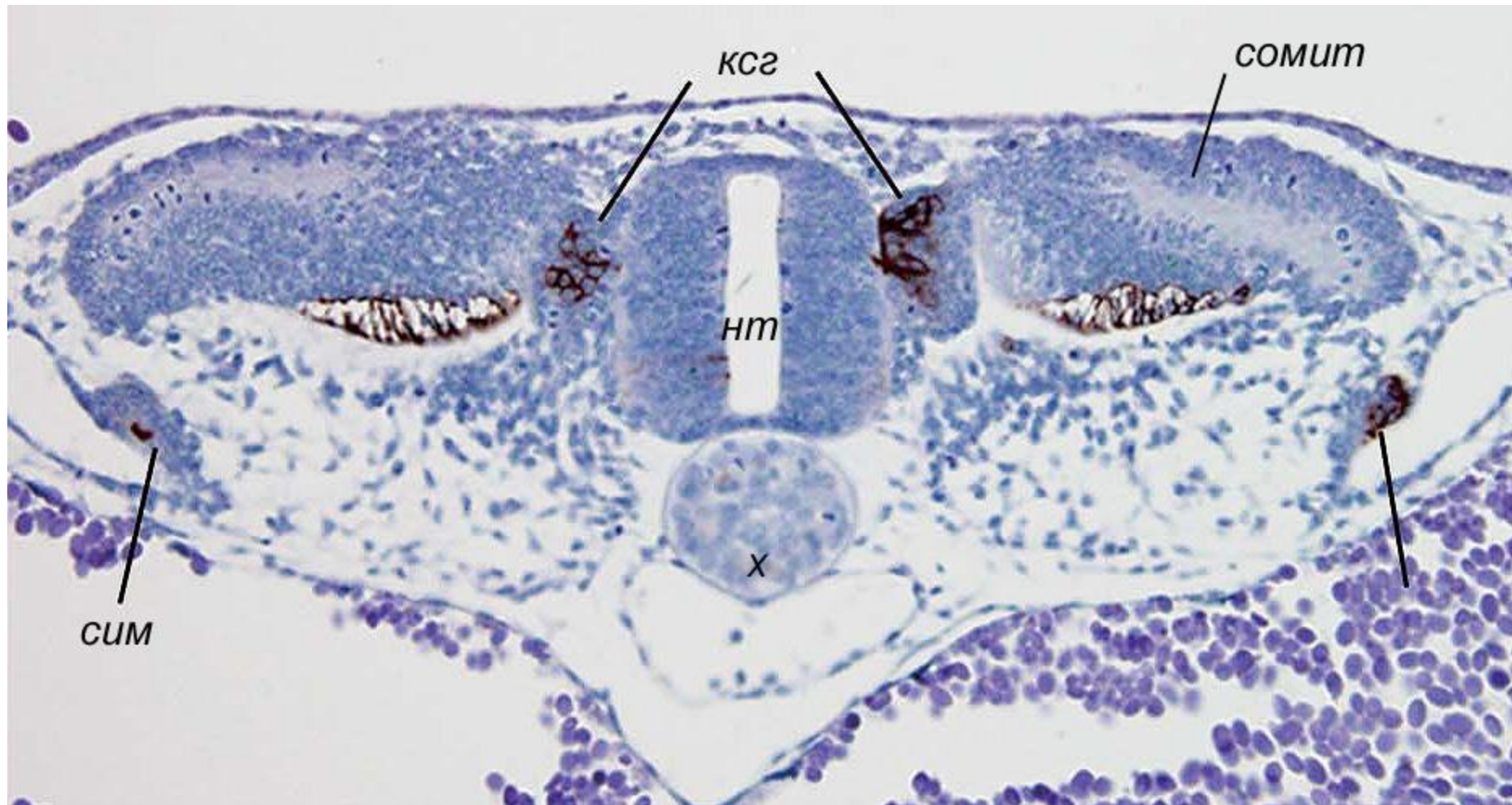


Интерпретация результатов гистологоэмбриологического анализа должна учитывать такие детали, как уровень среза через тело развивающегося зародыша (d, e), так как пути миграций клеток НГ проходят в просветах между сомитами.



из Ota, Kuraku & Kuratani (2007)

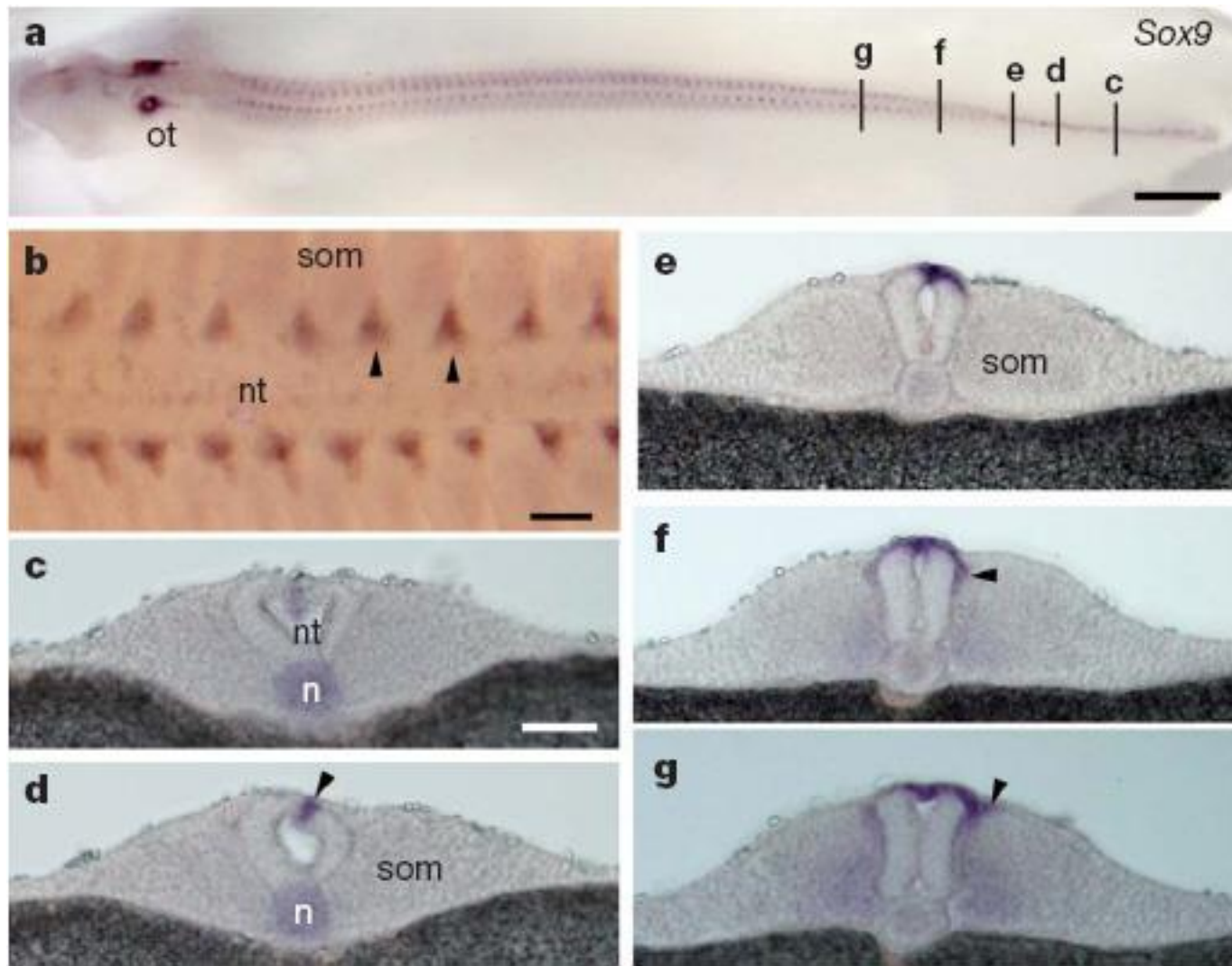
Иммуноцитохимическое окрашивание мигрирующих клеток НГ у фарингулы *E. burgeri*



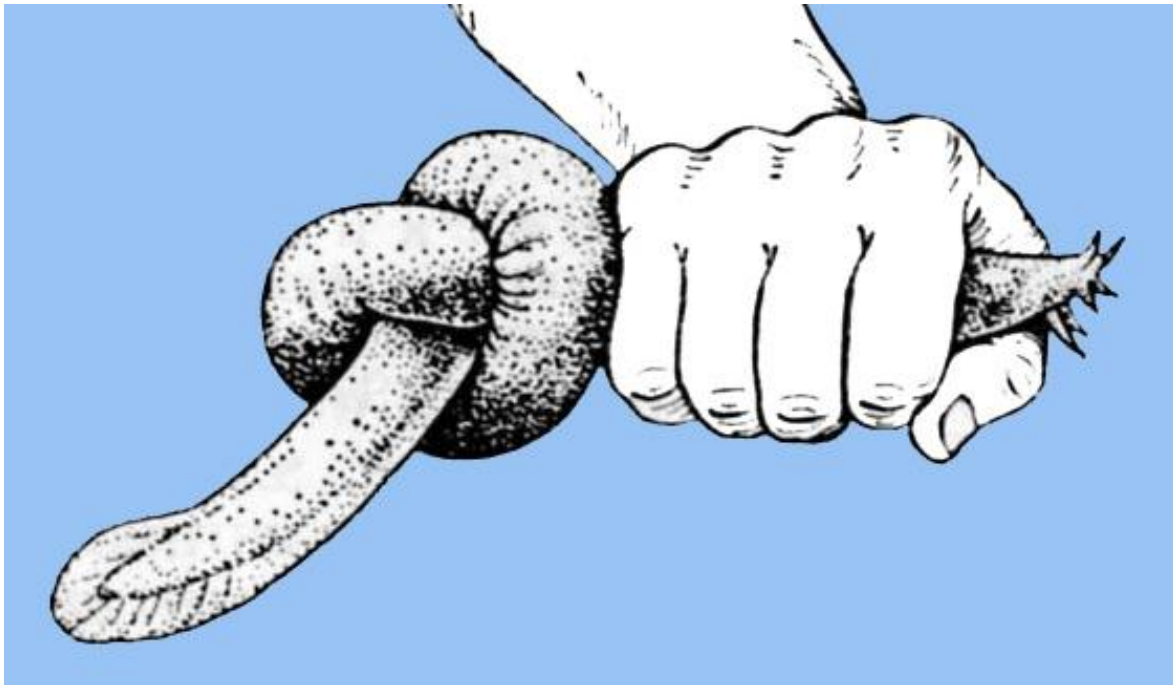
HNK1-антитела, распознающие мигрирующие клетки НГ у некоторых позвоночных.
КСГ – клетки корешков спинальных ганглиев; СИМ – симпатические ганглии

из Ota, Kuraku & Kuratani (2007)

Экспрессия Sox9 в нейральном гребне *E. burgeri*



a – тотальный препарат зародыша после гибридизации на Sox9; **c, d, e, f, g** – срезы на разных уровнях по средней линии тела. Популяции клеток НГ располагаются между сомитами, как у зародышей всех Челюстноротых позвоночных.



КОНЕЦ ПРЕЗЕНТАЦИИ