

CHONDRICHTHYES

лекция

РАЗВИТИЕ CHONDRICHTHYES



Часть I

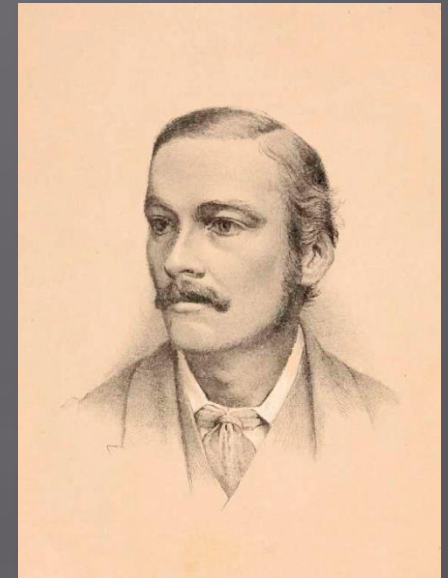
от Аристотеля до Бальфура



Ἀριστοτέλης
(384BC-322BC)



Johannes Müller
(1801-1858)



Francis Balfour
(1851-1882)

немного истории

От Аристотеля до Бальфура и далее...(немного истории). Аристотеля по праву считают основоположником научной эмбриологии; он же оказался первым, кто попытался понять и документировать многие важнейшие особенности репродукции Рыб. Центральную часть исследований Аристотеля составляют наблюдения над Хрящевыми рыбами. Трудно перечислить все достижения его в этой области, но любое из них непременно будет сопровождаться словами: «впервые», «был первым, кто..». Вот лишь очень неполный перечень его изысканий и достигнутых результатов:

- Он открыл живорождение у куньей акулы (*Mustelus*), у морской лисицы (*Alopias*) и электрического ската (*Torpedo*), При этом он установил различия между *овипарией* и *вивипарией*, представив детальное описание желточной плаценты акул.
- Дал довольно точные описания половой системы самок акул, в том числе и *нидаментальной железы*, правда, без указания её функций
- Представил описания яйцевых капсул разных акул и скатов.
- Охарактеризовал (насколько позволяла тогдашняя техника исследования) структуры яйца и поделился своими наблюдениями над эмбриональным развитием .
- Дал описания вылупления детенышей из яйцевых камер в матке живородящих видов.
- Подробно рассмотрел репродуктивную систему самцов.
- Изложил свои заметки о сезоне размножения и путях миграций беременных самок к местам родов.

В период краха классической цивилизации полностью замерло развитие эмбриологии рыб. Ренессанс вновь пробудил интерес к этому разделу эмбриологии. Однако еще длительное время в исследованиях и в интерпретациях получаемых результатов ощущался авторитет Аристотелева гения. К началу 19-го столетия изучение развития ХР находилось на более высокой ступени, чем развитие КР. Весь ход изучения эмбрионального развития хрящевых рыб в 19-ом столетии можно подразделить на **две фазы**. Одна фаза охватывает *период 1800-1860* г. В течение этого времени некоторый прогресс в изучении ХР затрагивал главным образом биологию репродукции, изучение живородящих видов и адаптаций к живорождению и в меньшей степени поздних стадий развития. Вторая фаза включала *период 1860-1911* г. Исследования во время этой фазы были связаны с введением новой эмбриологической и гистологической микротехники.

Johannes Müller одна из центральных фигур в биологии середины девятнадцатого столетия, пионер морской биологии, основоположник сравнительной физиологии, эмбриолог-энциклопедист и воспитатель прославленных студентов, среди которых: Henle, Kölliker, Haeckel, His, Virchow и Du Bois-Reymond. Он всемерно поддерживал экспериментальный подход к проблемам эмбриологии. Классическую работу Мюллера 1842 года можно рассматривать как точку отсчета в исследовании ХР. В этой работе он применил сравнительный подход при изучении яйцекладущих и живородящих видов. Он описал яйцевые капсулы акул, скатов и химер. И что особенно важно, он дал детальные описания плаценты желточного мешка у куньей акулы, *Mustelus canis*, и голубой акулы, *Prionace glauca*. До работы Мюллера последние сведения о желточной плаценте акул приводились Steno's в 1673 г.

Огромное значение не только для дальнейшего прогресса в изучении эмбриологии Пластинчатожаберных, но и для торжества идей эволюционной сравнительной эмбриологии вообще имела монография **Фрэнсиса Бальфура** «*On the development of Elasmobranch Fishes*», увидевшая свет в 1878 году. Эта работа оказала исключительное влияние на отношение к исследованию эмбрионального развития ХР. Она подняла авторитет проблемы на необычайную высоту за счет установления новых стандартов совершенных по точности и всеобъемлющих описаний изучаемых процессов. Эта работа оказалась «высочайшим научным эталоном в истории эмбриологии позвоночных» (Ballard et al., 1993). В ней Бальфур рассмотрел все возможные на тот период аспекты эмбриологии Пластинчатожаберных рыб от раннего дробления до поздних этапов развития, которое он представил в виде серии последовательных стадий для эмбрионов главным образом акул которые наиболее часто служили объектом внимания биологов того времени. Свои описания серийных срезов Бальфур сопровождал многочисленными рисунками. Он описал организацию зрелого яйца и дробящейся зиготы, прокомментировал изменения количества желточных пластинок, положение и судьбу зародышевого пузырька. Не оставил своим вниманием он и процессы дробления и деления ядер, происхождение желточных ядер и асимметрию бластодермы. В его работе дана оценка хода гаструляции и формирования зародышевых листков и представлены общие характеристики эмбрионального развития. По общему признанию специалистов нашего времени вершиной в изучении развития ХР является монография **Scammon'a** (1911), посвященная развитию одного вида, а именно, Колючей акулы, *Squalus acanthias*. Например, Баллард с коллегами (1993) считают

монографию Скаммона, до сих пор не имеющую себе равных по полноте и научной строгости описаний и представленных рисунков восковых реконструкций и серийных срезов.

К концу девятнадцатого столетия описательный аспект развития ХР был уже хорошо представлен не только публикациями в научных журналах, но и в учебниках и учебных пособиях по сравнительной эмбриологии Позвоночных (Ziegler, 1902; Kerr, 1919). Поэтому кажется неожиданным практически полный спад интереса эмбриологов к этой группе в последние 50 – 60 лет. Это тем более странно, если учесть, что Хрящевые рыбы как сестринская группа Костных рыб занимают ключевое филогенетическое положение и являются исключительно важными в эволюционном отношении (Sauka-Spengler et al., 2004). *Джон Вурмс* (Wourms, 1997) считает, что, как раз, те характерные признаки развития ХР, которые предопределили в свое время приоритет в изучении этой группы, т.е. крупные яйца и эмбрионы, живорождение и внутреннее оплодотворение, теперь начали действовать против дальнейшего прогресса в их исследовании. Прежде всего, это связано с затрудненным доступом к зародышам на ранних стадиях развития у живородящих видов и ограниченным получением только что отложенных яиц яйцекладущих видов. Не способствовала прогрессу исследования и низкая скорость развития. На очень крупных меробластических всегда непрозрачных яйцах возможно было регистрировать только внешние изменения в развитии, или выполнять более детальные описания на микроанатомированных эмбрионах.

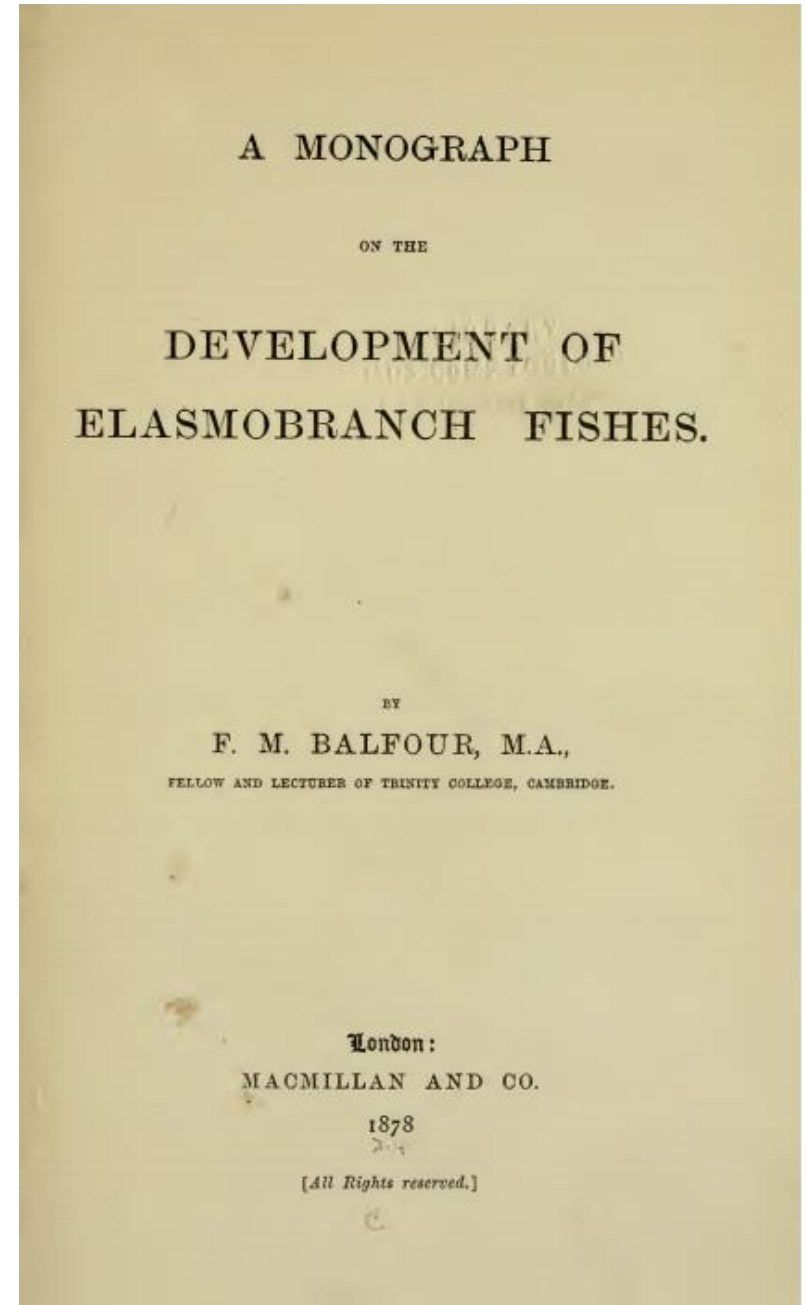
Francis Maitland Balfour



Бальфур (Balfour) Фрэнсис Мейтленд (10.11.1851, Эдинбург, — 19.7.1882), английский зоолог и эмбриолог, член Лондонского королевского общества. С 1876 работал в Кембриджском университете, с 1882 профессор, руководил кафедрой морфологии животных. Бальфур развивал эволюционное направление в эмбриологии; ему принадлежат: исследование развития пластинчатожаберных (акуловых) рыб, очерки из морфологической лаборатории в Кембридже и одно из первых руководств по сравнительной эмбриологии. Его монография 1878 года «*On the development of Elasmobranch Fishes*» оказалась по признанию самых авторитетных биологов того времени, в том числе и Ч. Дарвина, «высочайшим научным эталоном в истории эмбриологии позвоночных». Трагически погиб в Швейцарских Альпах



Francis Maitland Balfour
(1851 – 1882)



Характеристические признаки класса Chondrichthyes

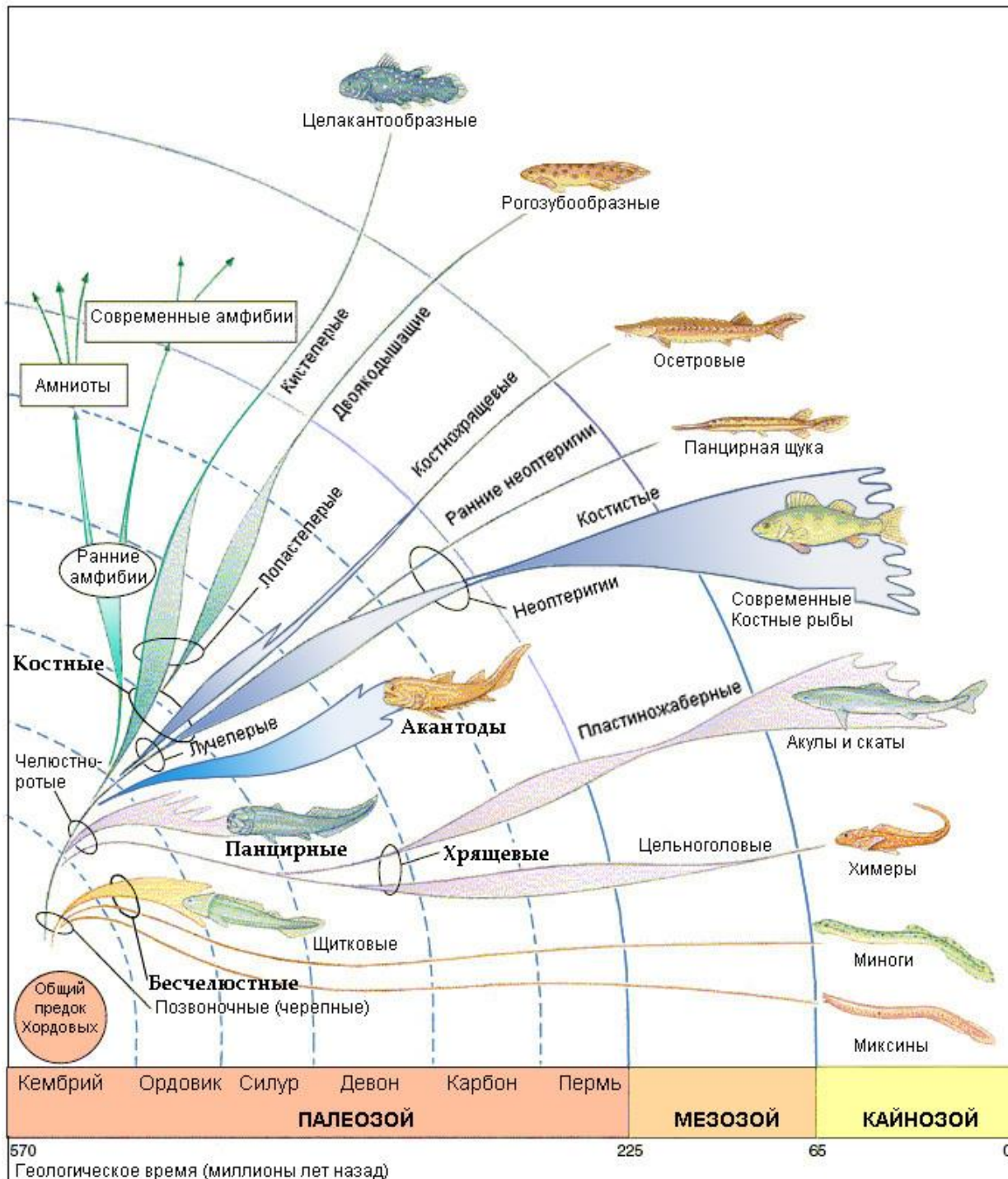
Хрящевые рыбы, класс Chondrichthyes, старейшая из ныне живущих групп Челюстноротых позвоночных. Это большая и очень многообразная группа, содержащая от 900 до 1100 живущих видов акул, скатов и химер. На протяжении всей своей истории, насчитывающей не менее четырехсот (400) миллионов лет, они всегда были одним из главных или главным компонентом морской экосистемы.

ХР появились как рыбы хорошо знакомого акульего облика в позднем силуре, раннем девоне. Относительно скоро, на границе девона и карбона они разделились на две группы, на Субтербранхалиа (Subterbranchialia) и *Пластинчатожаберных* (Elasmobranchii).

Меньший подкласс, Subterbranchialia включает надотряд Holocerphali, носящий более привычное для биолога со стажем название *Цельноголовые*, отражающее особенности строения скелета головы. Цельноголовые представляют собой небольшую группу своеобразных рыб, обитающих на больших глубинах Океана. Эта группа содержит от 31 до 50 видов химер (chimaeras, ratfishes и elephantfishes)★. Эмбриональное развитие Цельноголовых изучено недостаточно.

Преобладающий подкласс, *Пластинчатожаберные* рыбы содержит не только ныне живущих акул, но также *батоидных рыб*, т.е. скатов, электрических скатов и скатов-хвостоколов, которые выделились из акуловых в ранней Юре.

ХР пережили тяжелые времена вымирания во время Пермь-Триасового перехода, но в конце Мелового периода они вновь возродись уже в современном своем многообразии (Carroll, 1986; Compagno, 1988, 1990; Springer & Gold, 1989).



Эволюция Рыб в геологическом времени (в миллионах лет). Расширения линий на схеме обозначают периоды адаптивной радиации и относительное число видов в каждой группе.

Хрящевые рыбы появились в позднем силуре, раннем девоне. Относительно скоро на границе девона и карбона они разделились на две группы, на Цельноголовых (*Holocephalii*) и Пластиножабрных (*Elasmobranchii*). ХР пережили тяжелые времена вымирания во время пермь-триасового перехода, но в конце мелового периода они вновь возродились.

Raja clavata



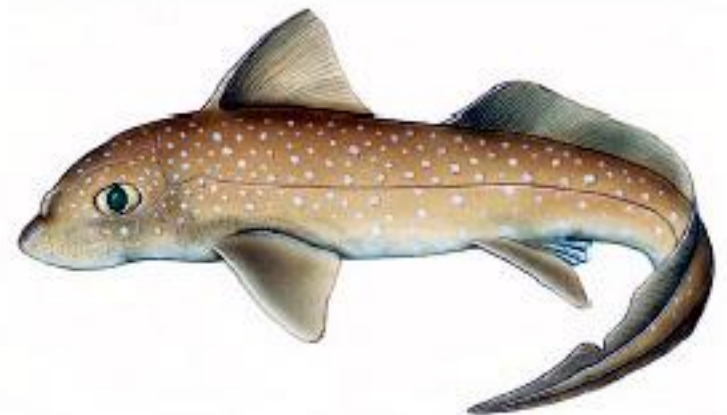
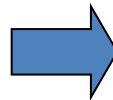
ВАТОМОРФИИ (Скаты)

Рыбы с характерным уплощенным телом ромбовидной или гитарообразной формы. Большинство представителей – придонные всеядные, встречаются склерофаги и хищники. Могут иметь электрические органы. Размеры до 7 м.

SUBTERBRANCHIALIA

Субтербранхиалия

Пятнистая химера, *Hydrolagus collei* (Западное побережье Северной Америки) – одно из самых загадочных существ Тихого океана



Хоботнорылые химеры



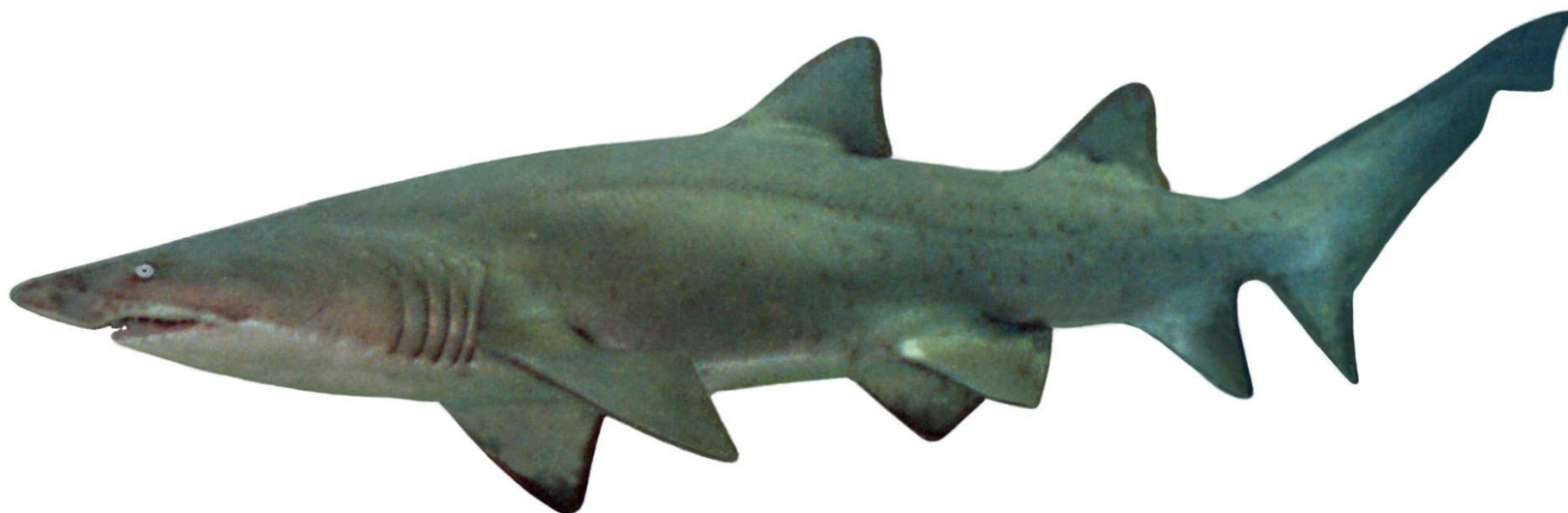
Один из представителей этого рода, *Callorhynchus callorhynchus*, замечателен тем, что передняя часть его рыла вытянута в своеобразный сжатый с боков хобот, конец которого резко отогнут назад. Предполагается, что хобот одновременно служит и локатором, и лопатой для копания в поисках зарывшихся в грунт животных.

Особенности анатомии. Хотя эта группа меньше и менее разнообразна, чем Osteichthyes (Костные рыбы), поразительная комбинация хорошо развитых органов чувств, обуславливающая навигационную функцию, мощных челюстей, объемной плавательной мускулатуры и хищного образа жизни обеспечила им гарантированно надежное место в водном сообществе.

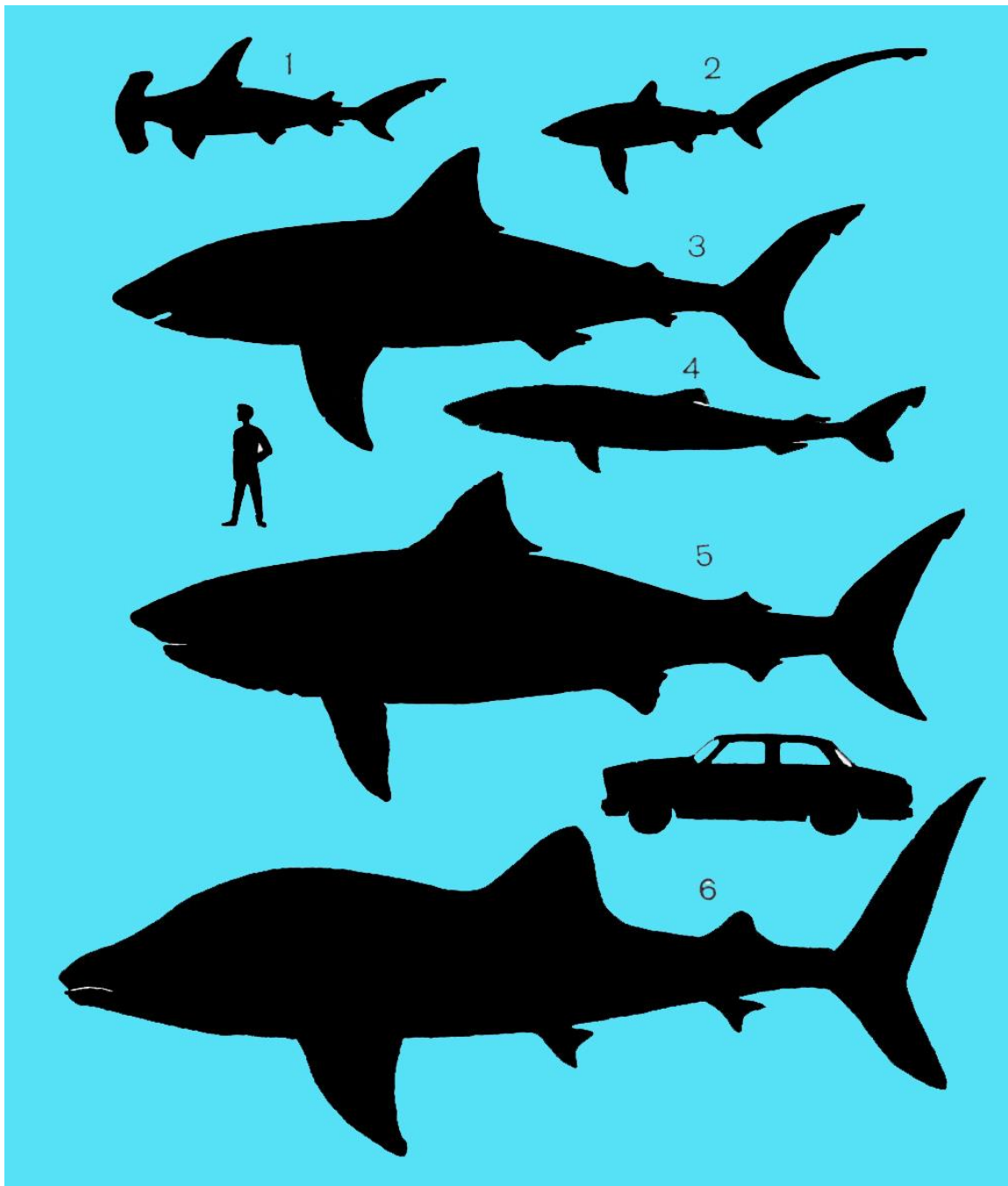
Внешний вид. Как известно, для большинства людей образ акулы ассоциируется с чем то зловещим, подтверждающим их ужасную репутацию, тем не менее, те, кто наблюдал акул в природе или в океанариумах, единодушно относят их к числу наиболее грациозных, стройных, великолепно приспособленных к плаванию обитателей водной стихии (★). Тело большинства акул имеет веретеновидную обтекаемую форму.

Рострум и гетероцеркальный хвостовой плавник. Вперед от вентрально расположенного рта выдается *рострум*; на заднем конце тела позвоночник загибается в верхнюю более длинную долю хвостового плавника. Такой тип хвостового плавника называется *гетероцеркальным*. У акулы помимо хвостового плавника имеется пара *грудных* и пара *крестцовых плавников*, поддерживаемых аппендикулярным скелетом, а также *один или два медиальных спинных плавника* (иногда каждый из них несет по одному шипу). У большинства акул имеется медиальный анальный плавник.

«Акулий» облик



Австралийская песчаная акула (*Carcharias arenarius*)



Акулы одни из самых крупных позвоночных, уступающие по размерам только китам.

Сравнительные размеры акул:

- 1 – акула-молот (до 6 м);
- 2 – акула-лисица (до 6 м);
- 3 – акула-людоед (до 11 м);
- 4 – полярная акула (до 6,5 м);
- 5 – гигантская акула (до 15 м);
- 6 – китовая акула (до 20 м). Рост человека 1,85 м, длина «Волги» - 4,8 м.



За разделкой туши пойманной китовой акулы (*Rhincodon typus*)

Класпер самцов. У самцов медиальная часть крестцового плавника превращена в класпер – специализированный копулятивный орган (на цв. схеме ★).

Вентрально, но впереди от рта располагаются парные *ноздри*, слепо заканчивающиеся внутри.

Латеральные глаза лишены век (но у некоторых акул имеется *мигательная перепонка*), и над каждым из них располагается *спиракль (брызгальце)* – остаток первой жаберной щели. Впереди от грудного плавника с каждой стороны располагаются **пять** (иногда семь) жаберных щелей.

Жесткая, грубая кожа покрыта **плакоидной чешуей**, пластинки которой напоминают зубы, располагающиеся в определенном линейном порядке и снижающие турбулентность движущейся вдоль тела воды при плавании.

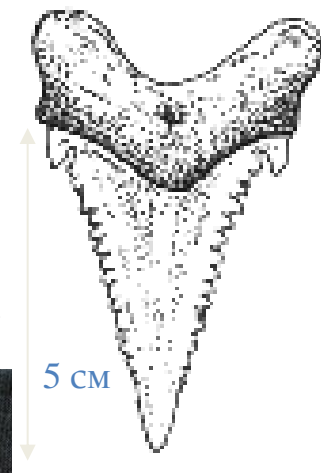
Хрящевой скелет. Одним из главных отличительных свойств представителей этой группы является их *хрящевой скелет*. Хотя кальцификация их скелета может иметь место, кости у них совершенно отсутствуют. *Один из курьезов эволюции, состоит в том, что предки Chondrichthyes имели хорошо развитую костную систему.*

Зубы акулы. Верхняя и нижняя челюсти акул вооружены большим числом острых зубов треугольной формы, загнутых в направлении рта. Фронтальный ряд функционирующих зубов на краях челюстей неоднократно в течение жизни животного замещается рядами развивающихся зубов (★). Пищеварительная система. Ротовая полость открывается в *большую глотку*, стенки которой перфорированы отдельными *жаберными щелями* и двумя *брызгальцами*. Короткий, широкий пищевод ведет в J-образный *желудок*. Печень и поджелудочная железа открываются в короткий, прямой кишечник, содержащий **спиральный клапан**, который замедляет движение пищи и во много раз увеличивает поверхность всасывания .



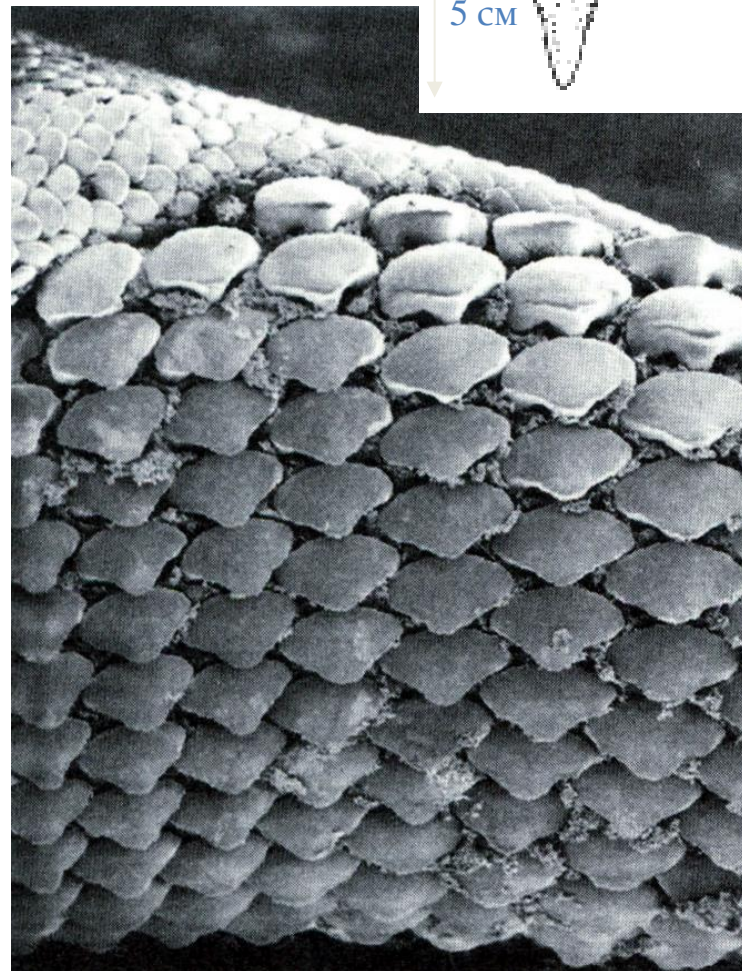
ЗУБЫ АКУЛЫ

Зуб *Carcharodon
carcharias*



Кожа Пластиножаберных рыб покрыта плакоидной чешуёй, представляющей наиболее древнюю разновидность чешуйного покрова. Каждая чешуя – это, по сути, кожный зуб. Челюстные зубы, состоящие из дентина и покрытые эмалью, также являются модификацией плакоидных чешуй.

Зубы на челюстях располагаются прямыми и косыми рядами; в каждом прямом ряду (от края челюсти к её внутренней части) имеются зубы нескольких генераций. Функционирует лишь передний ряд, остальные зубы загнуты внутрь и заменяют передние по мере их изнашивания.



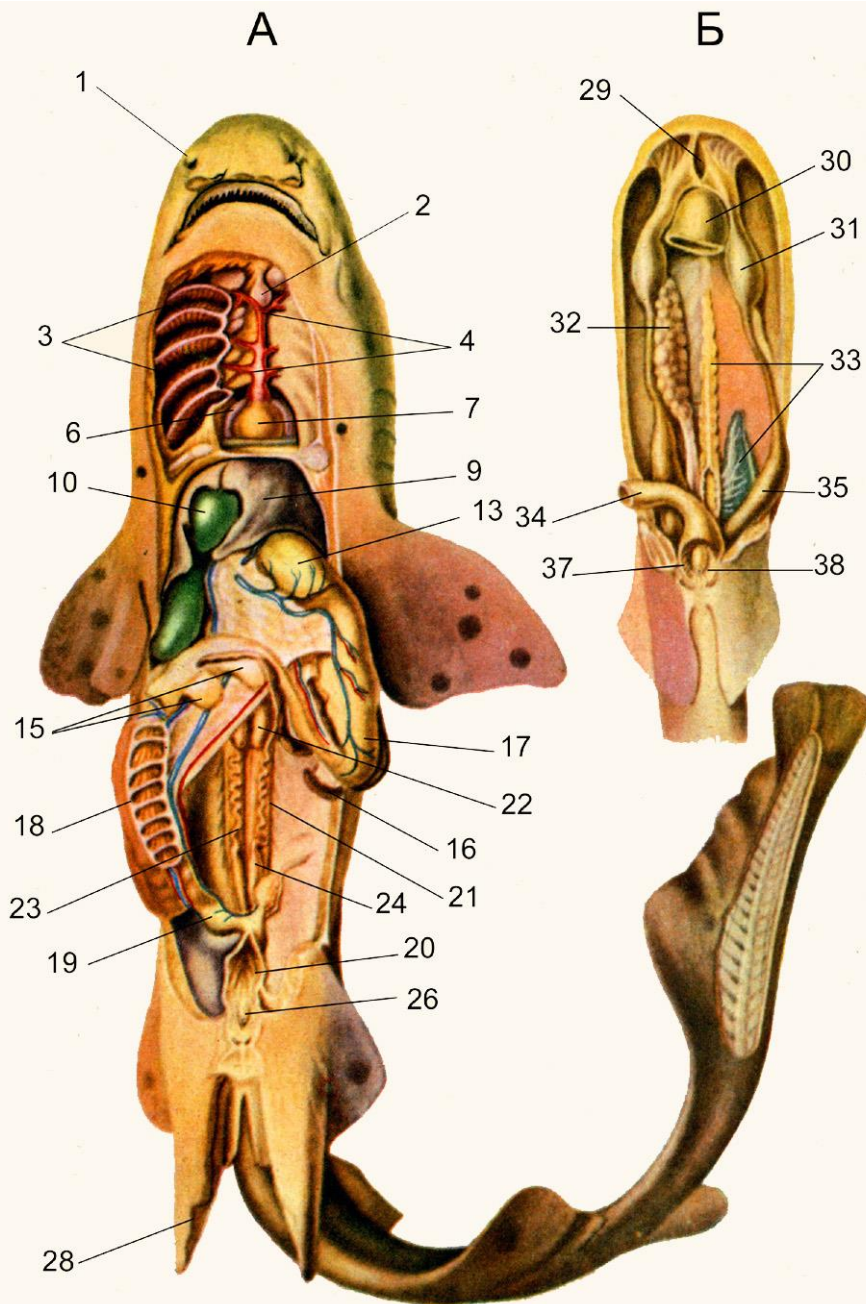


К предыдущему слайду (голова Белой акулы, *Carcharodon carcharias*).

Обратить внимание на расположение характерных «плакоидных» зубов на нижней челюсти и на присутствие многочисленных *ампул Лоренцини* на поверхности роострума и верхней челюсти. Это своеобразная адаптация для обеспечения ориентации и навигации в поисках добычи в морских глубинах

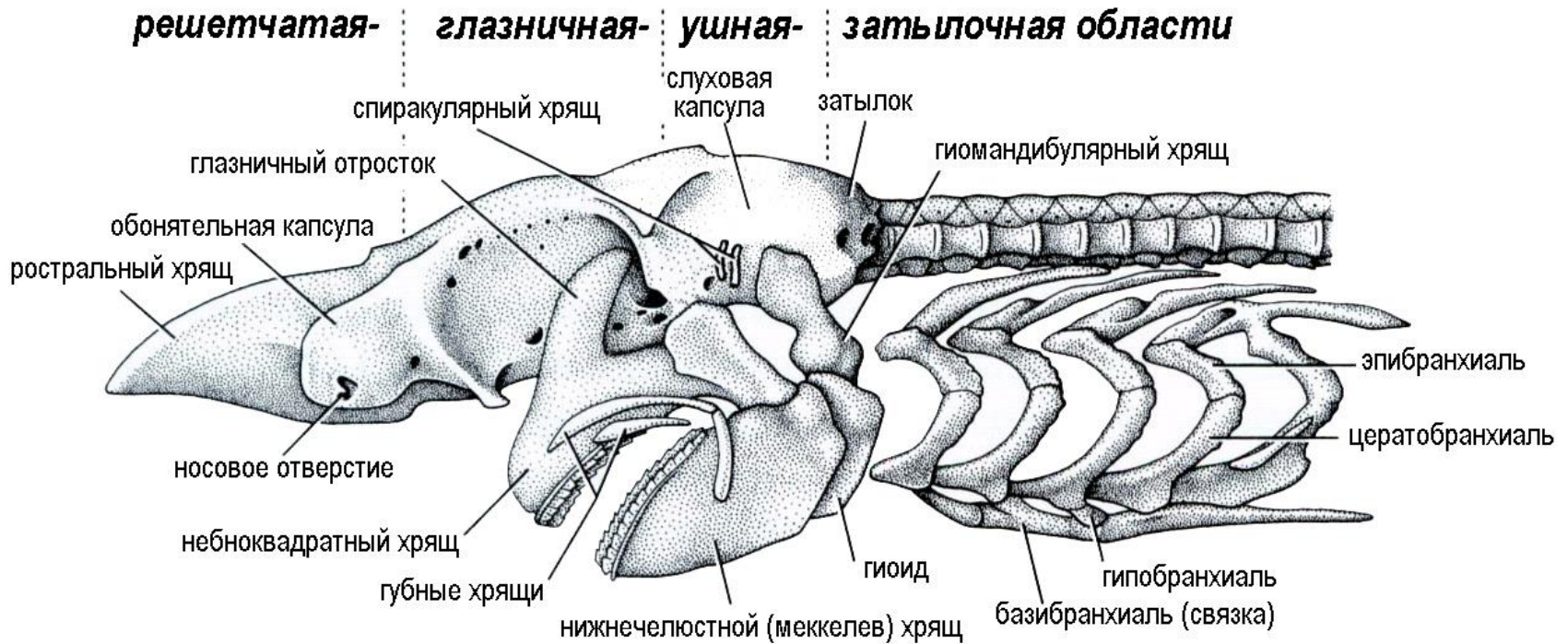
АНАТОМИЯ АКУЛЫ

Вскрытая акула, *Scyliorhinus canicula* (А – самец; Б – самка)



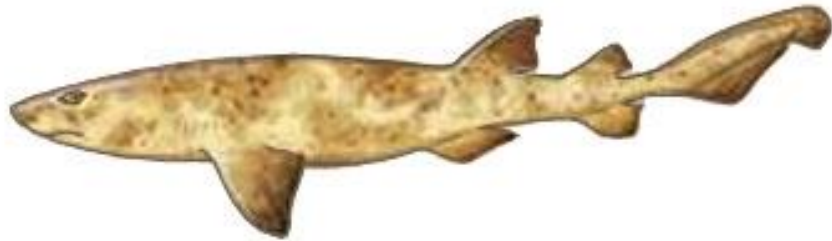
1 – ноздря, 2 – щитовидная железа, 3 – жабры, 4 – приносящие жаб. артерии, 6 – предсердие, 7 – желудочек сердца, 9 – печень, 10 – желчный пузырь, 13 – желудок, 15 – поджелудочная железа, 16 – селезенка, 17 – пилорический отдел желудка, 18 – толстая кишка со спиральным клапаном, 19, 34 – прямая кишка, 20, 37 – вскрытая клоака, 21, 33 – почка, 22 – семенник, 23 – семяпровод, 24 – семенной пузырек, 26 – мочеполовой сосочек, 28 – копулятивный орган (класпер), 29 – воронка яйцевода, 30 – отрезок пищевода, 31 – яйцевод, 32 – яичник, 35 – матка, 38 – мочевого сосочек

Скелет головы катрана, *Squalus acanthias*



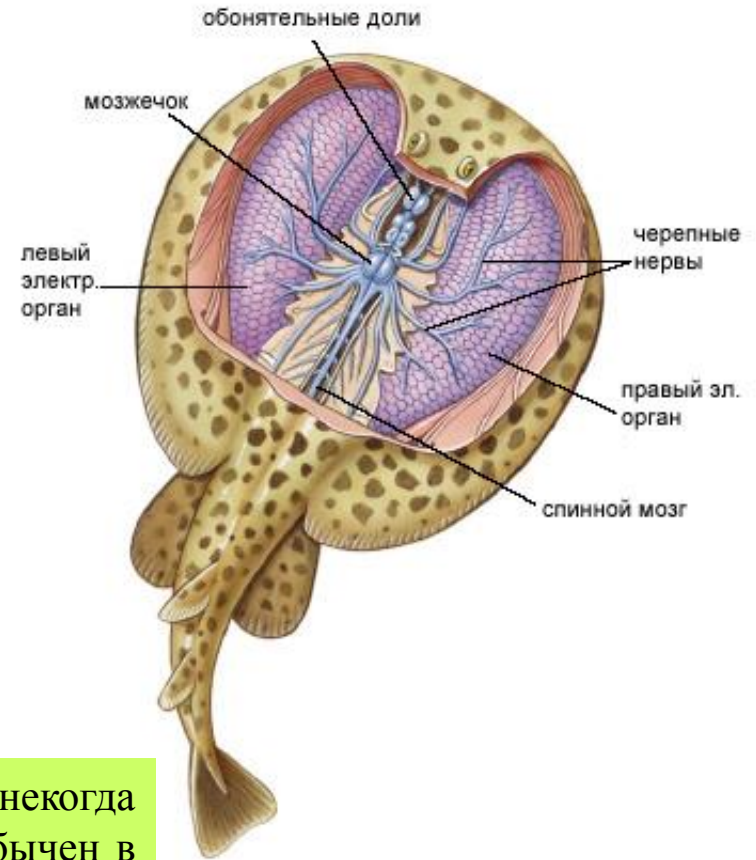
Череп у акулы в отличие от черепа миноги состоит из двух отделов – *осевого черепа* и *висцерального скелета*. Он более полно вмещает в себя головной мозг и органы чувств: зрения, обоняния и слуха, кроме того имеется затылочный отдел, защищающий головной мозг сзади. Висцеральный скелет черепа состоит из ряда парных расчлененных хрящевых дуг и подразделяется на три части: *жаберные дуги*, *подъязычную* и *челюстную дугу*. Каждая жаберная дуга образована четырьмя парными хрящами и одним непарным (*копулой*), замыкающим дуги снизу. У большинства акул копулы сливаются в непарную пластинку.

Elasmobranchii – объекты эмбриологии и биологии развития



Обыкновенная собачья акула, *Scyliorhinus canicula*, обычна у атлантических берегов Европы. Наиболее крупные экземпляры достигают 1 м в длину. Хорошо приживается в условиях аквариумного содержания. Яйцекладущий вид. Самка откладывает от 2 до 20 яиц. Претендент № 1 на статус модельного объекта среди Хрящевых рыб.

Обыкновенный электрический скат, *Torpedo marmorata*, некогда весьма популярный объект у эмбриологов. Довольно обычен в восточной части Атлантики и в Средиземном море, ведет донный образ жизни. Достигает длины 1,8 м и веса до 90 кг. Напряжение при разряде до 1 кв. Размножается путем яйцеживорождения; вынашивание эмбрионов длится около 1 года.



БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ELASMOBRANCHII

*Репродуктивная стратегия,
строение полового аппарата,
гаметы, оплодотворение*

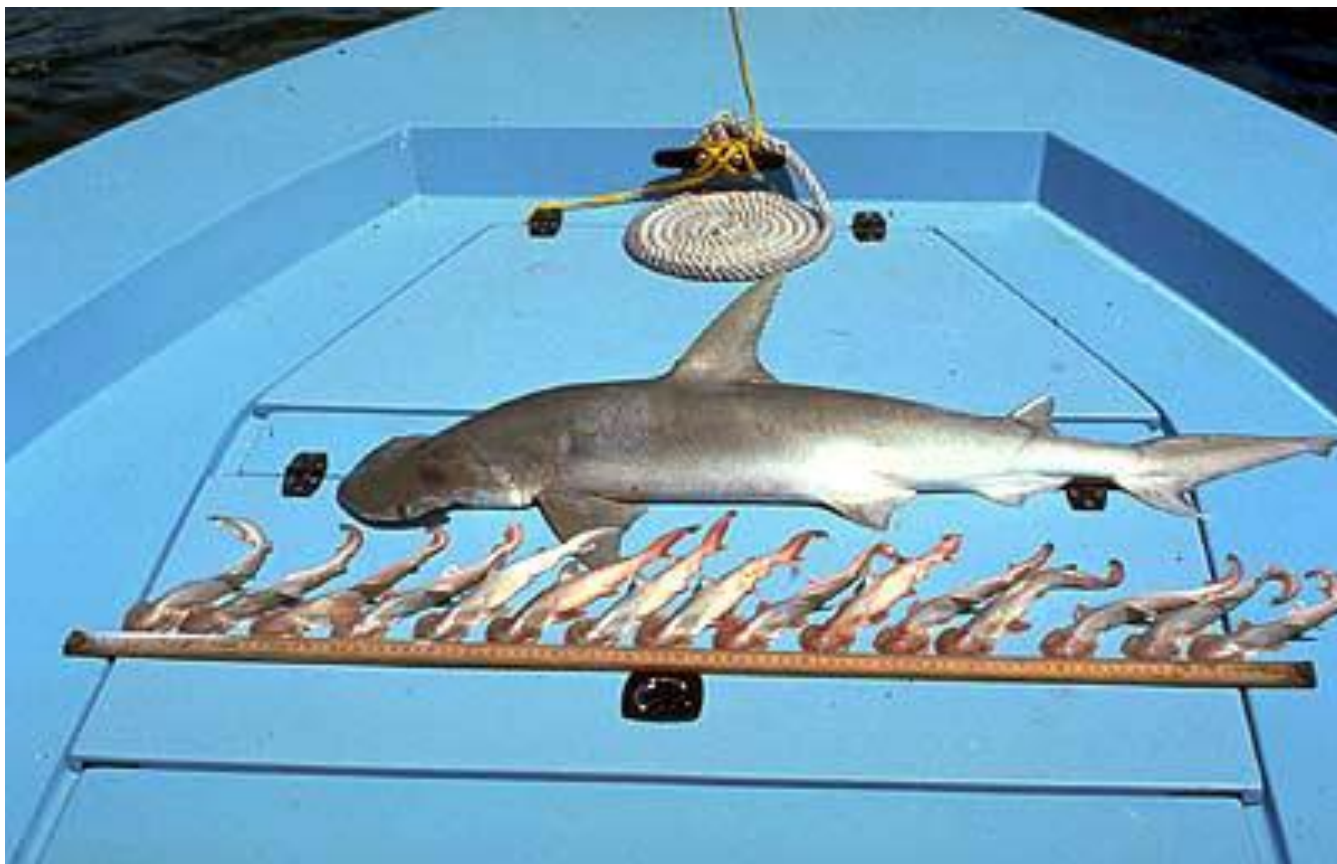
K-стратегия у *Elasmobranchii*

Хрящевым рыбам свойственен второй вариант репродуктивной стратегии, так называемый «*интенсивный вариант*» (стратегия *K*), что предполагает производство относительно небольшого количества крупных яиц, из которых в результате живорождения или яйцерождения появляется немногочисленное потомство, состоящее из очень крупных и вполне конкурентоспособных *неонатов*. Наибольшей эффективности эта стратегия достигает при *vivipарии*, и не удивительно, если учесть, что из 1200 видов ХР приблизительно 60 % являются живородящими. Многим видам хрящевых рыб свойственны самые разные формы гематрофного вынашивания с формированием сложной омфалоплаценты на основе многочисленных комплементарных инвагинаций стенки желточного мешка и эпителия матки.

Размеры новорожденных обычно колеблются от 45 до 60 см. Детеныши песчаной тигровой акулы имеют длину до 1 м и вес до 9 кг. В исключительных случаях неонаты белых акул имеют длину 1,3 м. Такой длины не достигают многие взрослые костные рыбы. Учитывая это обстоятельство, вполне резонно полагать, что для юных акул число возможных врагов и соперников оказывается существенно меньшим, а спектр животных-добычи – расширенным.

Гермафродитизм представляет редчайшее явление среди Пластиножаберных (Atz, 1964).

Самка акулы-молот, *Sphyrna tiburo* с 15 хорошо сформированными детёнышами, извлечёнными из матки



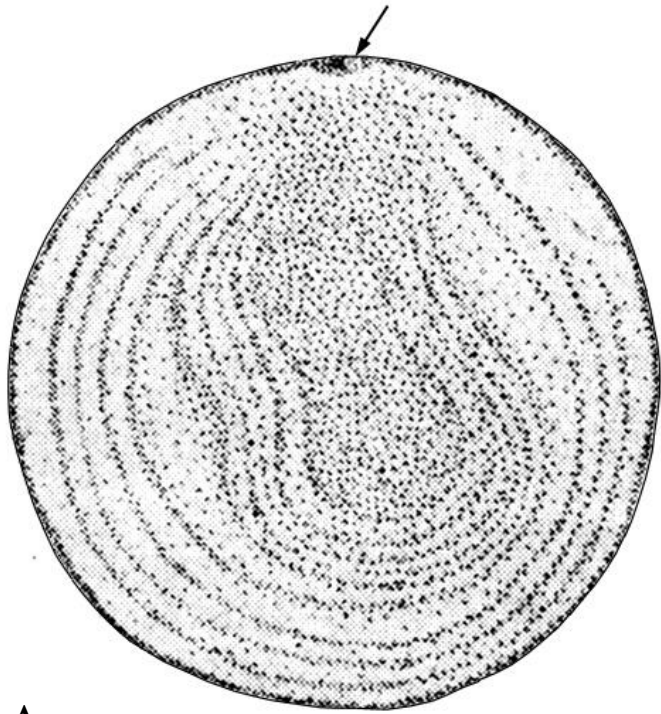
Строение зрелых яиц
Пластинчатожаберных рыб

Зрелое яйцо Chondrichthyes

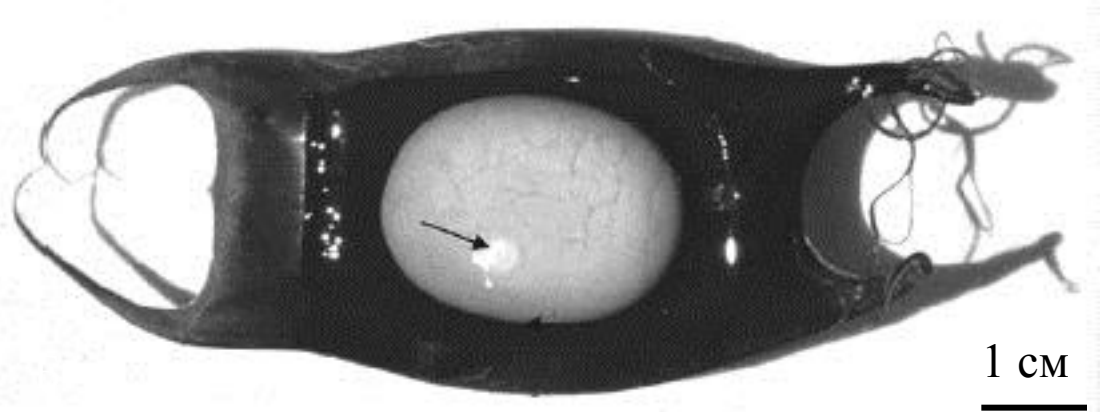
Форма яиц. Характеризуя размеры и форму яиц, необходимо уточнить, имеется ли в виду яйцо, заключенное в яйцевые оболочки, в том числе и в третичную оболочку (капсулу), или речь идет о яйцеклетке, собственно. Форма яйцеклетки. Зрелые овариальные и овулировавшие яйца имеют *форму правильного шара* (Rückert, 1899). Оплодотворенное яйцо, прошедшее через *нидаментальную железу*, оказывается окруженным третичными оболочками и заключенным в капсулу из особого рогоподобного вещества. При этом яйцо несколько вытягивается в направлении длинной оси капсулы и уплощается, принимая форму полости капсулы (Гинзбург, 1968). У некоторых видов капсулы могут содержать несколько яиц (2 и более), в этих случаях яйца деформируются под влиянием оказываемого друг на друга давления, как это имеет место у *Squalus acanthias* (★).

Размеры яиц. У разных видов Пластинчатожаберных размеры яиц сильно варьируют, что в немалой степени определяется условиями развития зародышей. Яйца некоторых акул представляют собой самые крупные из известных животных клеток. Так, у Плащеносой акулы *Chlamydoselachus anguineus* зрелые яйца сферической формы имеют 90-97 мм в диаметре, яйца Гладкого ската, *Raja batis* – 70 мм. Это при том, что взрослые формы вовсе не отличаются гигантскими размерами (длина тела обоих видов не превышает 2,5 м). Надо полагать, что у более крупных представителей Пластинчатожаберных, таких, например, как 15-метровая Гигантская акула можно ожидать еще больших размеров яиц. Подобные размеры являются следствием содержания больших запасов желтка, необходимых для обеспечения развития на протяжении многих месяцев.

Строение яйца Elasmobranchii



A



A. Строение яйца ската, *Torpedo marmorata*, меридиональный разрез (по Rückert, 1899). Б. Яйцо ската, *Raja eglateria* (внешний вид); в капсуле свежееотложенного яйца для визуализации яйцеклетки прорезано окошечко (по Luer et al., 2007). На обоих рисунках стрелки указывают положение бластодиска и его относительные размеры.

Для *яйцеживородящих* видов (которые преобладают среди Акулообразных) характерно большое содержание желтка. Развитие *матротрофии*, сопровождается прогрессивным уменьшением количества желтка в яйце и, соответственно, его размеров. Ярким примером такой корреляции может служить акула *Scoliodon sorrakowah*, имеющая самые мелкие яйца среди Акулообразных; у этой акулы уже на ранних стадиях развития зародыша формируется специализированная плацента.

Строение яйца. Яйцо Chondrichthyes представляет собой крупную желточную сферу, состоящую из желточных гранул и желточных пластинок, встроенных в цитоплазматическую строму; какие-либо жировые включения в яйцах немногих изученных в этом плане видов либо немногочисленны, либо вообще отсутствуют. На поверхности яйца располагается зародышевый диск, более богатый активной цитоплазмой, чем остальная бóльшая часть яйца. Он имеет форму *плосковыпуклой линзы*, плоской стороной обращенной к яйцевой оболочке (как в яйце птиц). Бластодиск занимает небольшую часть поверхности оплодотворенного яйца (его диаметр у разных видов колеблется от 1,0 до 2,0 мм) ★. У Акуловых рыб зародышевый диск выделяется своей **окраской**. Так, у японской Рогатой акулы, *Heterodontus japonicus*, он красный, у других видов он оранжевый или ярко-желтый. Остальная часть яйца окрашена более бледно: у той же Рогатой акулы и Пилохвоста, *Pristiurus melanostomus*, в зеленовато-желтый, у Электрического ската, *Torpedo ocellata* в бледно-желтый и у Плащеносой акулы в розовый цвет (Гинзбург, 1968).

В цитоплазме у поверхности *зародышевого диска* располагается **ядро** на стадии *метафазы II* деления созревания. ЗД Elasmobranchii в отличие от бластодиска Teleostei также содержит желток, но в виде мелких гранул (у Torpedo диаметр этих гранул не превышает 1 – 2 μ в диаметре).

Желточная сфера. Как и в яйцах Птиц в яйцах ХР желточная сфера имеет **слоистое строение**, особенно хорошо различимое в свежих, не фиксированных яйцах (яйца Эл. Ската и Пилохвоста, ★). Широкие и светлые концентрические слои чередуются с более темными слоями; ближе к центру слоистость становится менее отчетливой, а в самом центре расположено ядро более темного желтка, сходное с **латеброй** в яйцах Птиц. Однако если в яйцах Птиц слоистость связана с присутствием желточных включений разного типа (больше липидов – меньше липидов), то здесь она вызвана различиями в размерах и концентрации однотипных желточных пластинок. Темные слои и центральное ядро образованы рыхло расположенными более крупными желточными элементами (Rückert, 1899).

Желточные пластинки и желточные гранулы. Включения, входящие в состав крупнозернистого желтка, имеют сложное строение. Они состоят из блестящего плотного тела прямоугольной или эллиптической формы, окруженного более жидким, слабо преломляющим свет материалом. Рюккет (1899) назвал эти структуры **желточными пластинками**, в отличие от **желточных гранул**, заключенных в бластодиске. У разных видов желточные пластинки различаются по форме и размерам. ЖП построены из особой субстанции, называемой **ихтином** и содержат белок **ихтулин**, **фосфолипиды**, **нейтральные жиры** и **холестерин**. Именно в них заключена бóльшая часть жировых веществ, которыми так богаты яйца Пластинчатожаберных рыб; в яйце *Raja batis* липиды составляют до 17 % сухого веса желточной пластинки.

Оболочки яйца.

Zona radiata. Овулировавшие яйца Пластинчатожаберных рыб одеты тонкой оболочкой, представляющей собой, по-видимому, видоизмененную *zona radiata*. Как показал еще Бальфур на *Scyliorhinus canicula* и *Scyliorhinus stellaris* (Balfour, 1878) первый зачаток этой оболочки появляется в эмбриональном периоде особи в виде нежного гомогенного слоя на поверхности ооцита. Позднее у молодой самки под гомогенным слоем оболочки ооцита образуется второй, обладающий отчетливой радиальной исчерченностью. Поскольку гомогенный слой появляется еще до формирования фолликулярного эпителия, а радиально исчерченный с самого момента своего возникновения бывает отделен от этого эпителия наружным гомогенным слоем, можно думать, что оба эти слоя являются первичными оболочками, т.е. производными желточной мембраны ооцита. Судя по более поздним данным, полученным, правда, на Костистых рыбах, оба названные слоя вместе составляют *zona radiata*.

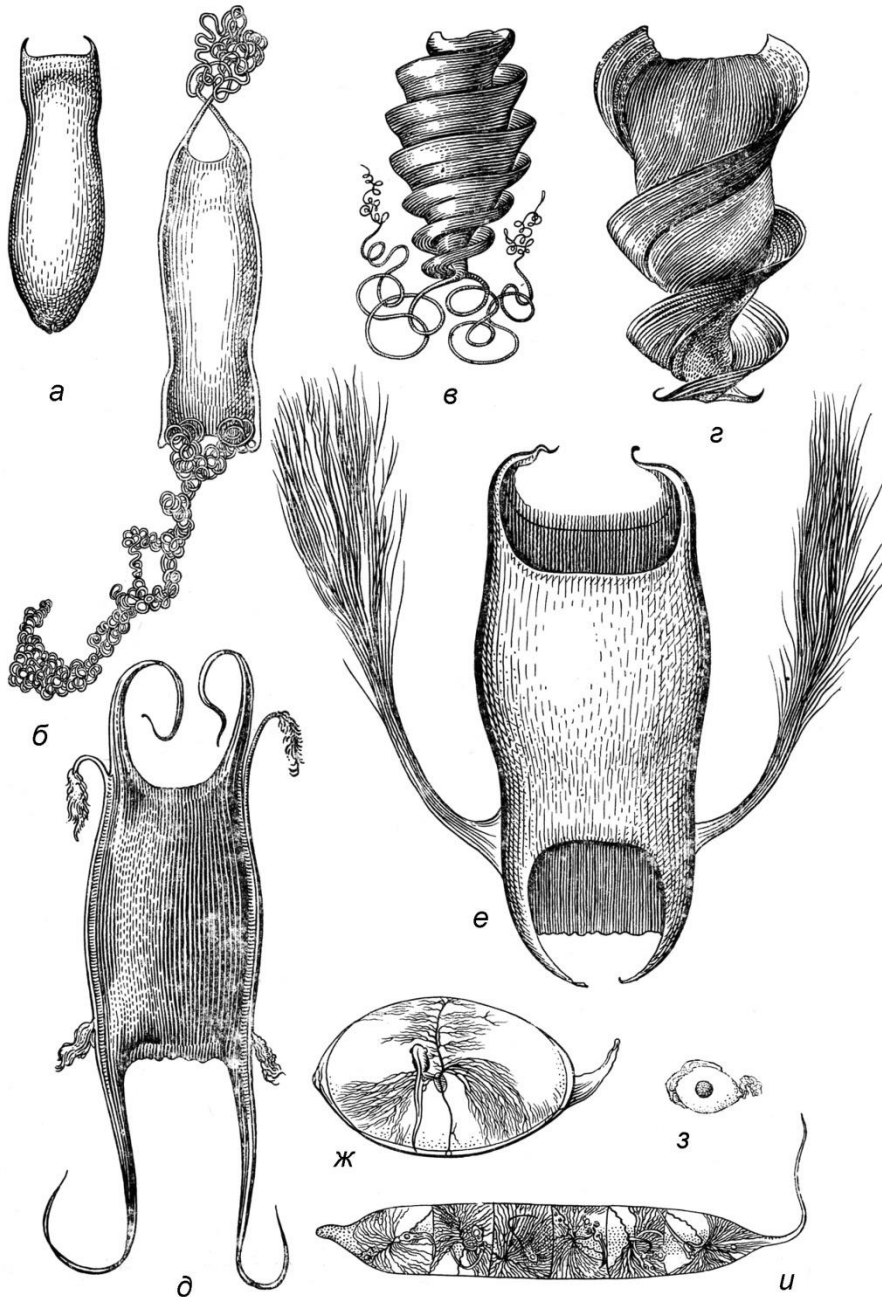
Капсулы яиц
Пластинчатожаберных рыб

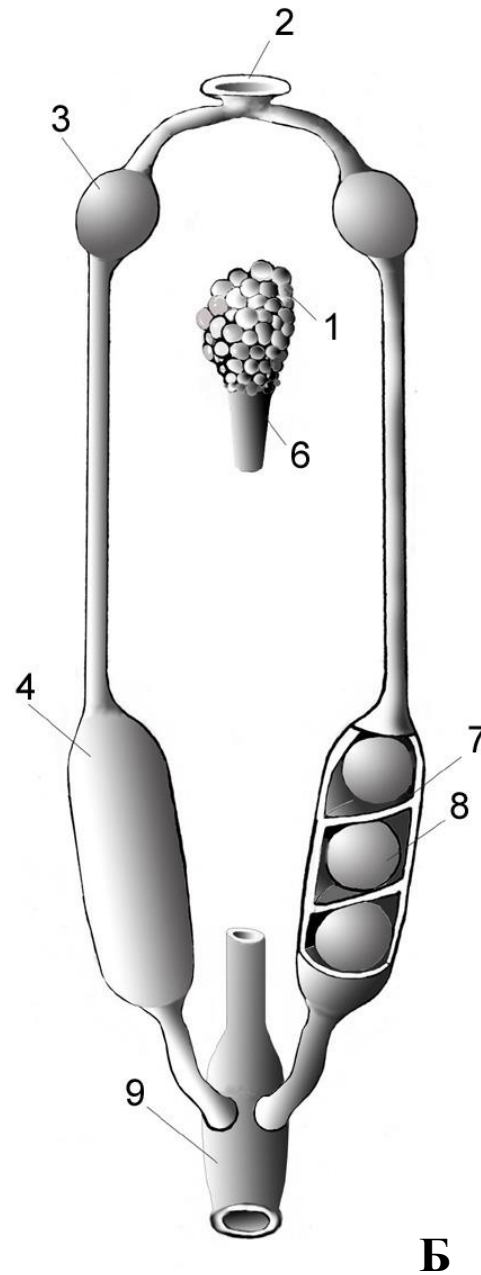
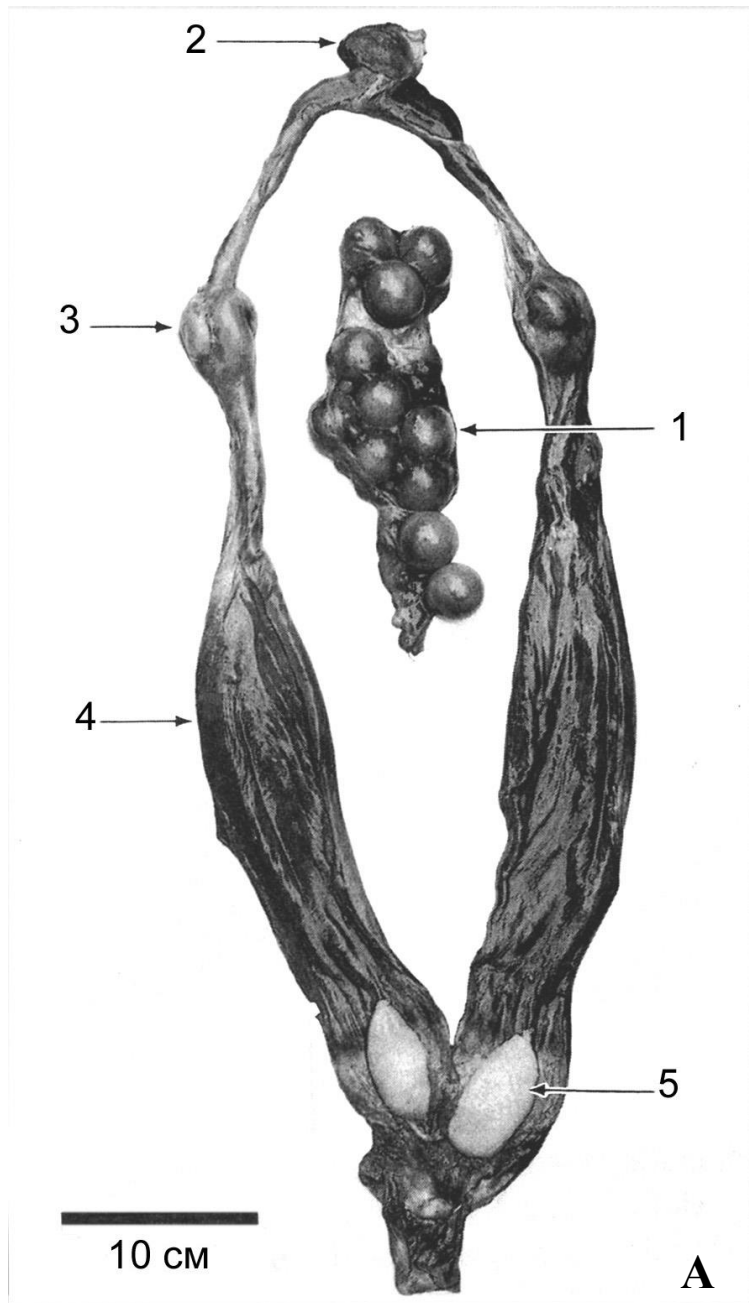
Капсула (третичная оболочка). Оплодотворение и заключение яйца в третичные оболочки, происходит в специализированном краниальном участке яйцевода – **нидаментальной** (скорлуповой) железе. Продукция этой железы многообразна, так в её передней части вырабатывается *белковая субстанция*, в узкой промежуточной области – *слизь* и в задней – *материал капсулы*. Именно в нидаментальной железе яйцо окружается третичными оболочками: *халазовой оболочкой*, *полужидким белковым веществом* и *плотной капсулой*. Яйцевая капсула Пластинчатожаберных и гелеобразная субстанция вокруг яйца соответствуют скорлупе и белковой оболочке яиц Птиц. Секреторная активность НЖ начинается задолго до того, как овулировавшее яйцо достигнет её, так как к этому моменту каудальная половина или даже $\frac{3}{4}$ капсулы бывают уже сформированы. После того, как яйцо, окруженное белковым слоем, попадет в подготовленную часть капсулы, образование её недостающей передней части совершается очень быстро.

Форма и строение капсулы яиц Пластиножаберных рыб. Форма капсул и различные роговидные придатки и нити, предназначены для закрепления яиц в неподвижном состоянии в неровностях грунта, камней или среди прибрежной растительности. Материал новообразованной капсулы белый и мягкий. Капсулы свежеотложенных яиц имеют относительно мягкие стенки, но очень скоро в воде они твердеют и темнеют, приобретая окончательный цвет (оливковый, темно-оливковый или даже коричневый) ★. Многослойная стенка капсулы состоит из особого, как считали раньше, *рогоподобного материала*. Сейчас показано, что основу её составляет уникальный *коллагеновый белок* с периодом в 400Å , имеющий организацию холестеринового (холестерического) жидкого кристалла. Белок капсулы яиц химер представляет собой ортогональную решетку, сплетенную из 550Å псевдотрубочек. Благодаря такому строению, даже при относительно небольшой толщине стенки капсулы (у *Scyliorhinus canicula* – 0,32 мм, у *Raja batis* – 0,75 мм), достигается её очень высокая прочность.

Яйцевые капсулы акулообразных рыб, яйцекладущих (а – е) и живородящих (ж – и)

а – *Pristiurus melanistomus*; б – *Scyliorhinus stellaris*; в – *Heterodontus gelatus*; г – *H. japonicus*; д – *Raja erinacea*; е – *R. balis*; ж – *Chlamydoselachus anguineus*; з – *Scoliodon sorrakowah*; и – *Squalus acanthias* (из Гинзбург, 1968); к – множественная кладка ската *Sympterygia acuta*





Половой тракт самки акулы

(А) *Carcharhinus* sp. (вивипария); (Б) *Rhizoprionodon* sp., (матротрофное живорождение, омфалоплацента, схема).

1 - непарный яичник;
 2 - воронка яйцевода;
 3 - скорлуповая (нидаментальная) железа; 4 - матка яйцевода; 5 - спермозегма; 6 - левый эпигональный орган; 7 - яйцевая камера в матке; 8 - яйцо (зародыш) в камере; 9 - клоака

На противоположных концах стенки капсулы имеются от 2-х до 4-х *дыхательных щелёй*, закупоренных слизистой пробкой, которая постепенно растворяется, обеспечивая свободный обмен полости капсулы с окружающей водной средой и, тем самым, возросшую активность респираторных процессов (★).

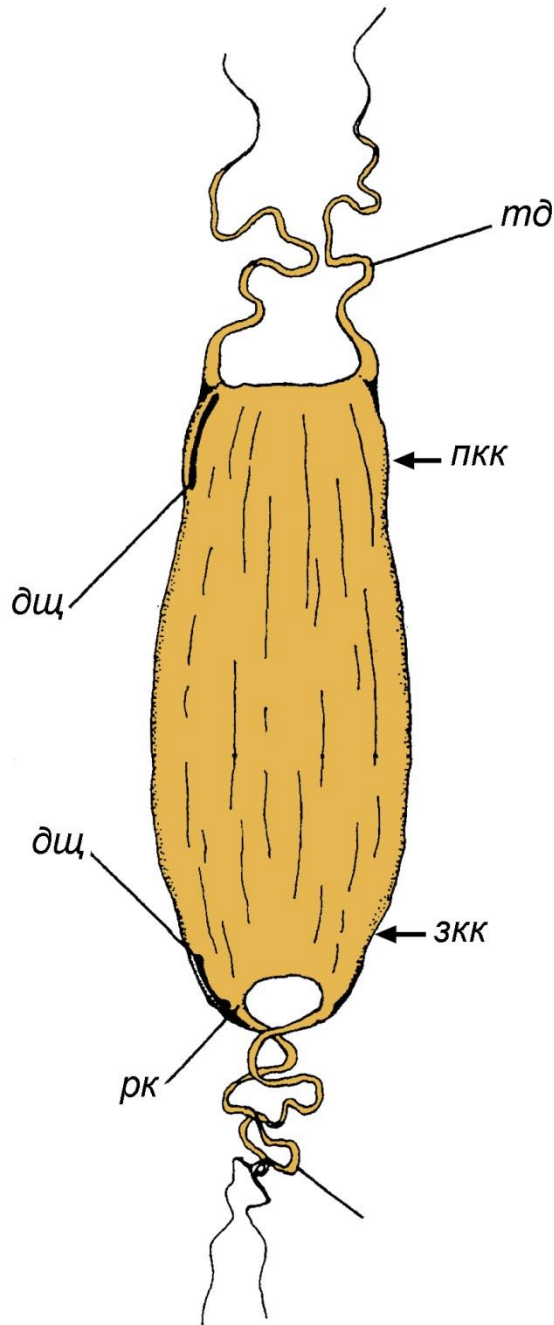
Яйцо или яйца в капсуле занимают не весь объем камеры. Незанятое пространство заполнено желеобразной субстанцией, консистенция которой по мере развития изменяется (разжижается).

Переход к живорождению сопровождается прогрессивной редукцией нидаментальных желез. У некоторых живородящих видов оказываются недоразвитыми или вообще редуцируются как отдельные функциональные зоны нидаментальной железы, так и вся железа полностью. Параллельно с редукцией нидаментальной железы происходит истончение и упрощение строения её стенки. У видов с полной редукцией скорлуповых желез яйцевая капсула отсутствует.

Вывод. *Образование капсулы у Пластинчатожаберных рыб с внутриутробным развитием и её постепенная редукция при переходе от яйцеживорождения к истинному живорождению не оставляет сомнения в том, что первичным способом размножения рыб этой группы была откладка яиц, защищенных прочной капсулой и их развитие вне материнского организма.*

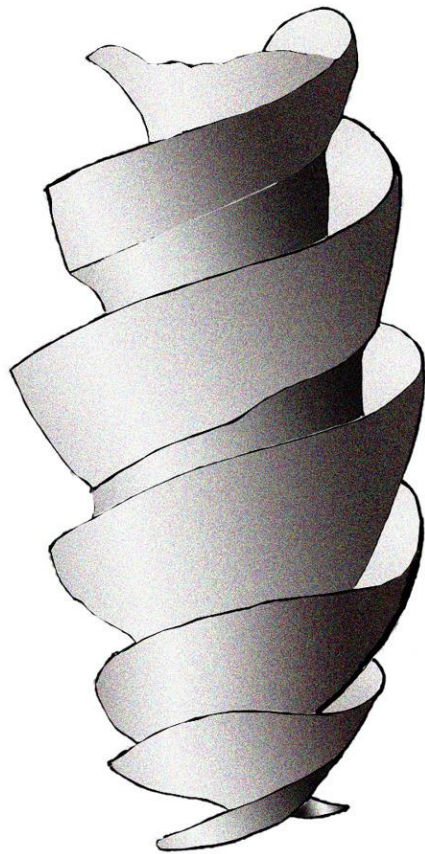
СТРОЕНИЕ ЯЙЦЕВОЙ КАПСУЛЫ SCYLIIORHINIDAE

*Схема яичевой капсулы (основные
элементы и их названия)*

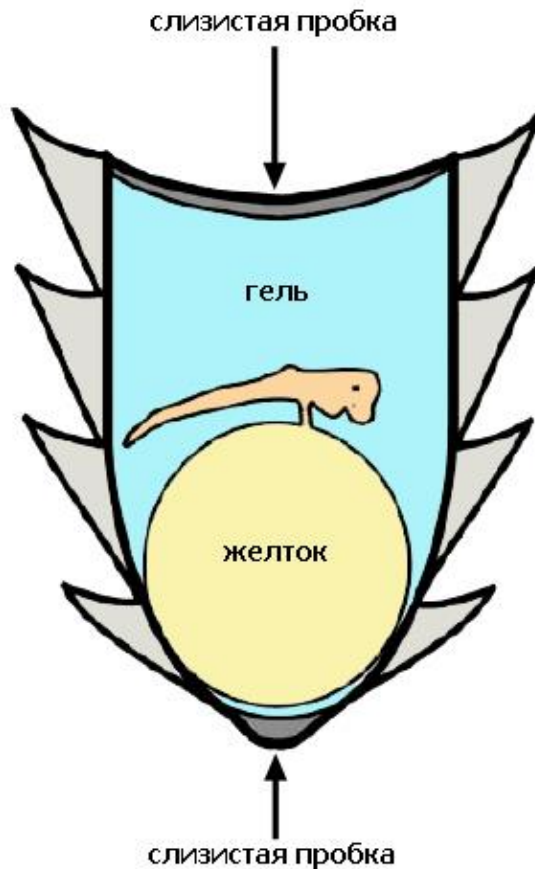


дщ – дыхательная щель (всего их четыре); *зкк* – задний конец капсулы; *пкк* – передний конец капсулы; *рк* – рога капсулы ; *тд* - тендриллы

Строение яйца акулы Порты Джексон,
Heterodontus portusjacksoni



А



Б

(А) Внешний вид капсулы. (Б) Схематическое изображение капсулы и её содержимого на продольном разрезе с соблюдением пропорций и положения геля, желточного мешка и зародыша в камере. Концы капсулы в первые четыре месяца инкубации запечатаны слизистыми пробками. Через 4 месяца пробки рассасываются и капсула становится проницаемой для морской воды.

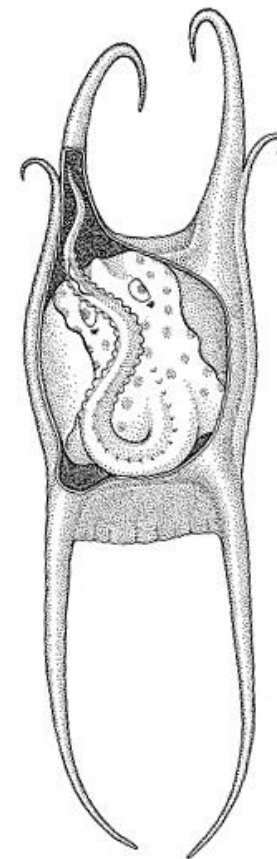
Зародыши акулы и ската в яйцевой капсуле



Яйцо *S. canicula* на грунте

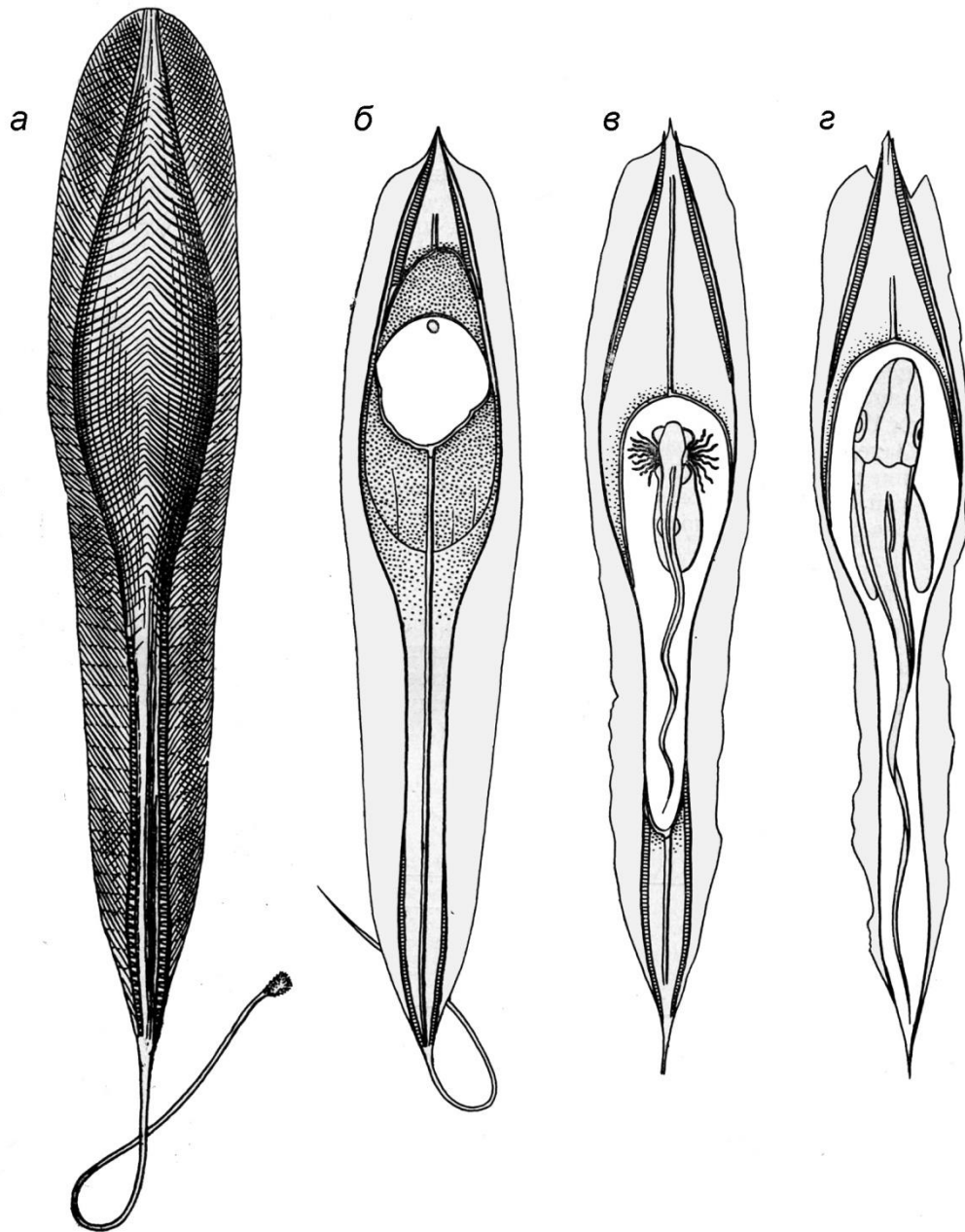


Зародыш *S. canicula* в
яйцевой капсуле



Зародыш *Raja
erinacea* перед
вылуплением

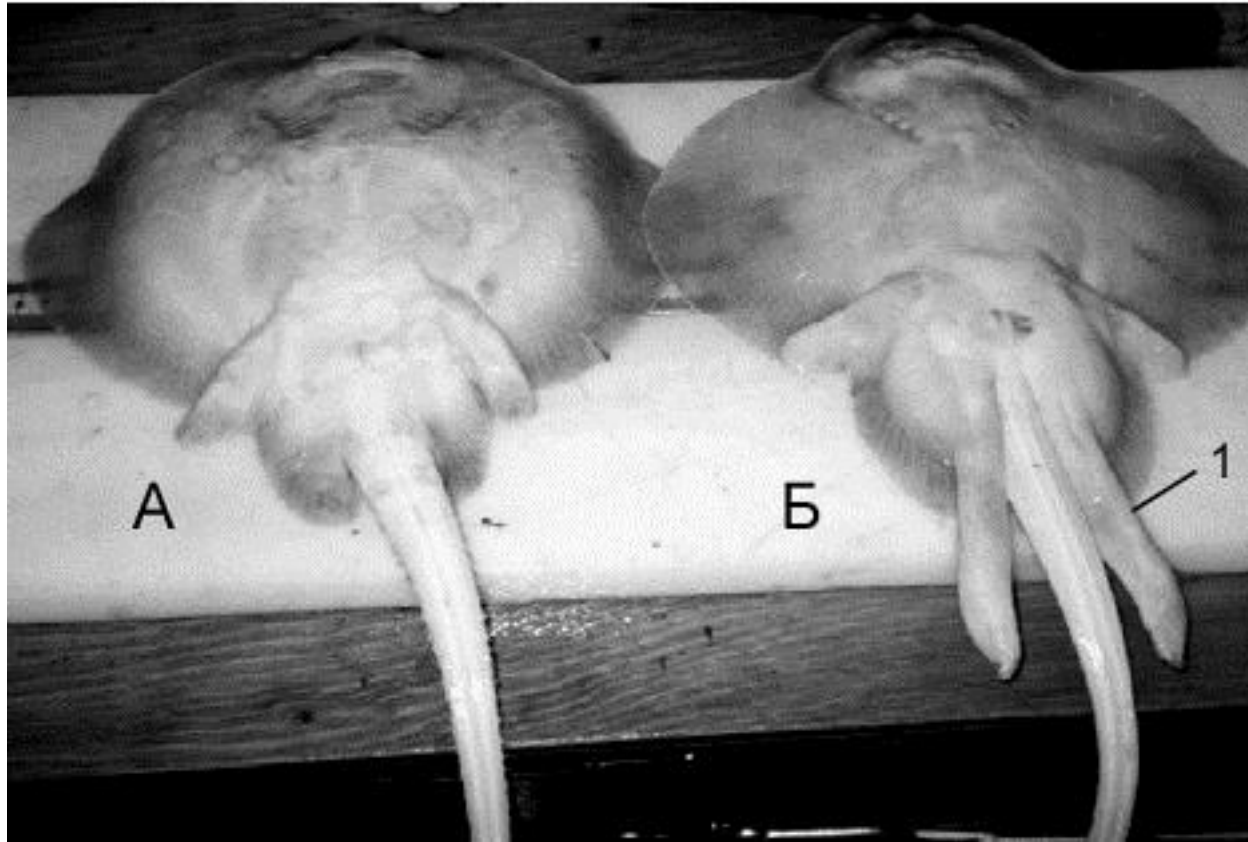
Яйцевая капсула химеры *Hydrolagus colliei*



а – наружный вид; *б* – *г* – капсулы вскрыты, чтобы показать развивающегося зародыша на стадии поздней бластулы (*б*), максимального развития наружных жабр (*в*) и незадолго до вылупления (*г*).

(из Гинзбург (1968) по Dean, 1906)

Одна из репродуктивных специализаций у самцов *Elasmobranchii* – преобразование крестцовых плавников в копулятивные органы (класперы)



Самка (А) и самец (Б) малого ската, *Leucoraja erinacea*, (вид с нижней поверхности тела). 1 – класпер (по Conrath, 2003)

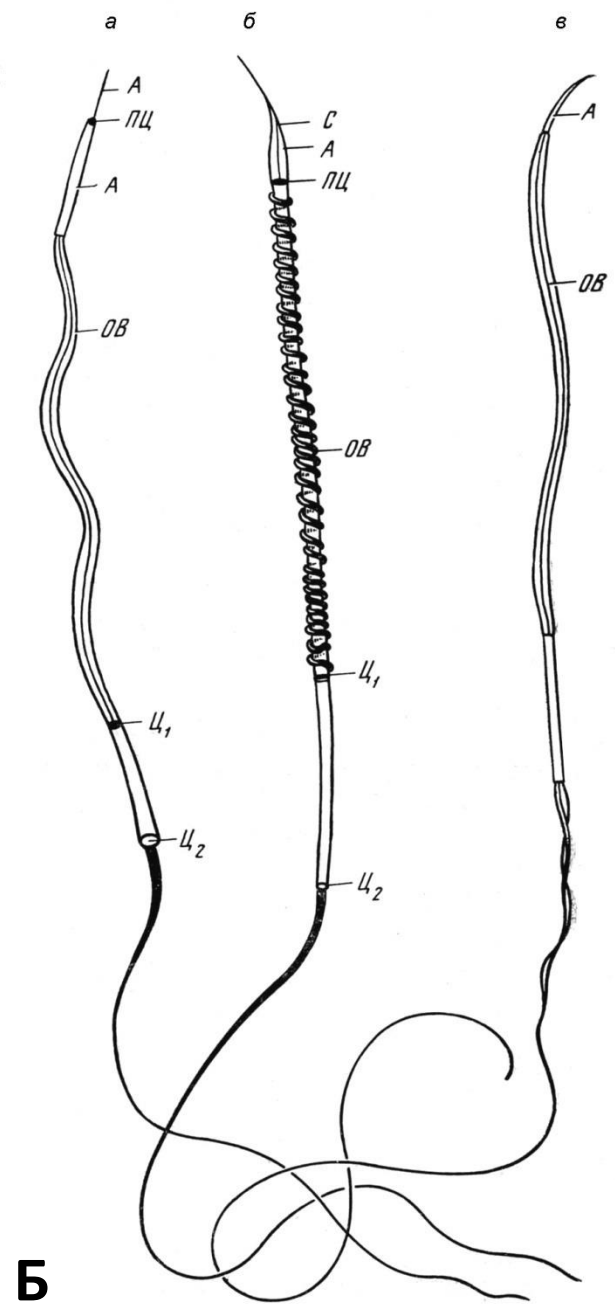
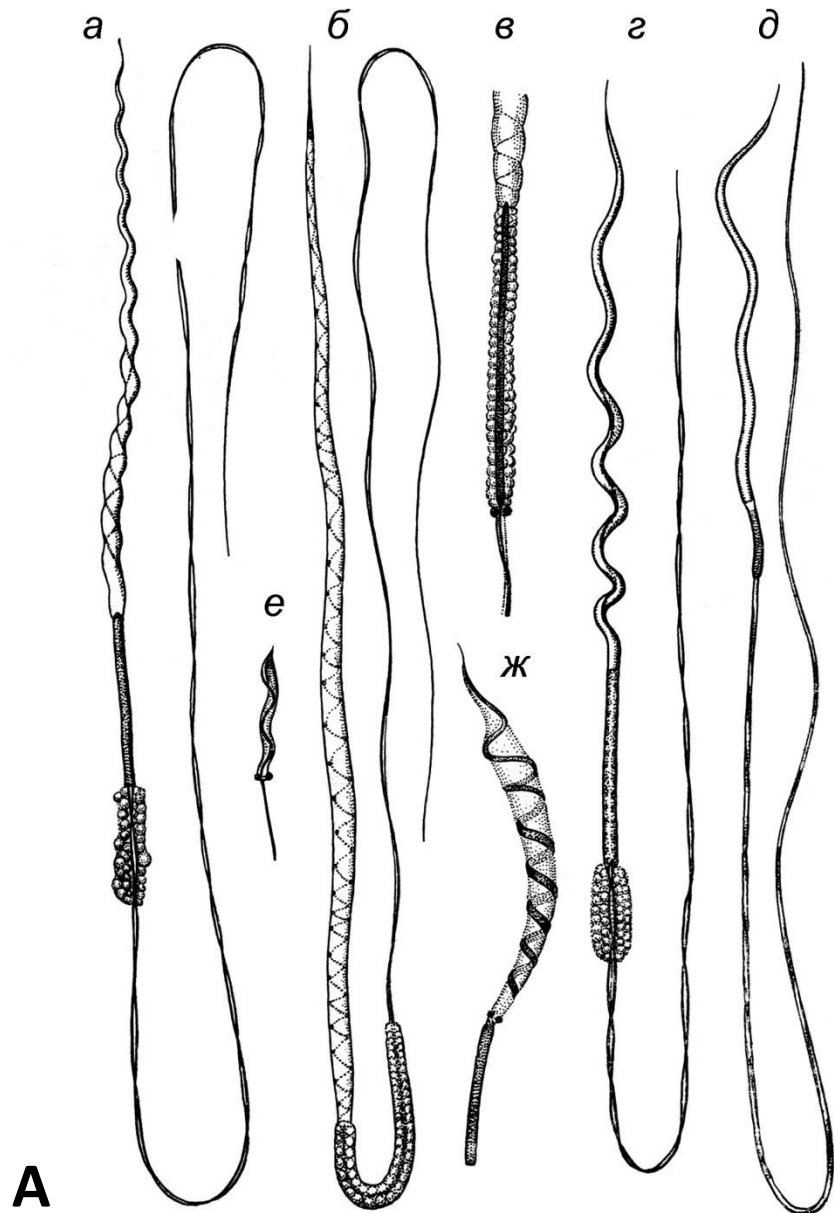
Особенности строения спермиев Пластинчатожаберных Рыб.

Сперматозоиды хрящевых и костных рыб принадлежат к жгутиконосному типу. В сперматозоиде различают три отдела: *головку*, *среднюю часть* и *жгутик* или хвост. У пластинчатожаберных рыб спермии очень крупные; их длина в среднем составляет больше 100 μ , а длина головки – 30-40 μ (что в 10-20 раз превосходит длину головки спермиев большинства Teleostei). Форма головки удлинненно-цилиндрическая или нитевидная со штопорообразными изгибами. Эта спиральная форма головки у разных видов может быть выражена в разной степени (как по числу витков, так и по их диаметру). Такая своеобразная форма головки определяется винтообразно скрученным *опорным волокном* (производным проксимальной центриоли). Сама головка состоит из плотно упакованного хроматина.

Акросома. Спереди головка спермия оканчивается тонкой, в виде колпачка, остроконечной акросомой. Средняя часть спермия имеет цилиндрическую форму. По её центру проходит осевой стержень, переходящий в осевую нить хвоста. Снаружи осевой стержень одет митохондриальным чехлом. Хвост спермия постепенно утончается к концу; обособленного концевого отдела нет.

Средняя часть сперматозоида примыкает к головке сзади. В её образовании принимают участие клеточные органеллы, и прежде всего центриоли и митохондрии. Центриолярный аппарат окружен митохондриями. У многих видов рыб митохондрии, объединяясь, формируют крупные тельца.

СПЕРМИИ CHONDRICHTHYES



СПЕРМИИ АКУЛООБРАЗНЫХ , ХИМЕРОВЫХ РЫБ И ЛАТИМЕРИИ

(пояснения к предыдущему слайду)

(А) а, е – *Squalus acanthias* (колючая акула); б, в – акулы *Spinax niger*; ж, г – шиповатого ската *Raja clavata* и (д) обыкновенной химеры, *Chimaera monstrosa*. е – изолированная средняя часть спермия с интенсивно окрашенным осевым стержнем и кольцевой центриолью; в – средняя часть спермия с осевым стержнем, одетым зернистым митохондриальным чехлом; ж – набухшая головка с отчетливо видимым скелетным волокном (по Retzius, 1909). (Б) детальное строение сформированных спермиев: а – кошачьей акулы, *Scyliorhinus canicula*; б – *Raja clavata* и в – *Latimeria chalumnae*.

А – акросома; ОВ – опорное волокно; ПЦ – передняя центросома; С – стереоциль (ресничка); Ц₁ – проксимальная центриоль; Ц₂ – дистальная центриоль.

Митохондриальный чехол сильно развит в средней части , он представлен округлыми митохондриальными тельцами, обычно расположенными по спирали. Дистальная центриоль имеет форму кольца (см . слайд 45)

Жгутик спермия содержит осевую нить – *аксонему* , окруженную слоем цитоплазмы и одетой снаружи плазматической мембраной. Аксонема состоит из комплекса микротрубочек.

Осеменение и оплодотворение у Chodrichthyes

Копуляция. У мелких акул самцы копулируют, обвиваясь вокруг тела самки. Параллельная позиция партнеров характерна для больших акул. Скаты и rays копулируют, прижимаясь вентральной поверхностью друг к другу, или сближаясь со стороны спины. Укусы (иногда жестокие), которыми обмениваются партнеры во время спаривания, являются механизмом, стимулирующим копуляцию.

Осеменение и оплодотворение внутреннее. Зрелые яйца высвобождаются из яичника в полость тела и, благодаря ресничной активности *остиума* (воронки яйцевода), переносятся в яйцевод. Здесь они оплодотворяются. *Полиспермия для ХР является физиологической нормой.* У зрелых самок живые сперматозоиды были обнаружены только в нидаментальной железе. На гистологических срезах через зону деления яиц, извлеченных из этих желез было видно несколько стадий оплодотворения. На отдельных серийных срезах обнаруживали **от 30 до 50 ядер спермиев**. Они отличались от других ядер меньшим диаметром (6-9 μm) и локализацией исключительно на периферии, в зоне белого желтка, тогда как женский пронуклеус (10-12 μm) лежал в мелко гранулированной зоне на 150 μm под вителлиновой оболочкой вблизи от центра бластодиска. Только два или три ядра спермиев оставались поблизости от женского ядра (Lechenault and Mellinger, 1993).

У видов, откладывающих яйца, какое-либо проявление заботы о потомстве отсутствует.

Продолжительность развития. Самое короткое развитие (2-4 месяца) у rays, несколько длиннее (3-8 месяцев) – у скатов, наконец, самое продолжительное развитие характерно для акул и химер. Предполагается, что у Гигантской акулы (*Cetorhinus maximus*) оно может продолжаться до 3-х лет.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ELASMOBRANCHII



ДРОБЛЕНИЕ У CHONDRICHTHYES

*МЕРОБЛАСТИЧЕСКОЕ (СИНЦИТИАЛЬНОЕ),
ДИСКОИДАЛЬНОЕ*

Меробластическое, синцитиальное дробление и бластула в развитии *Elasmobranchii*.

По мере прохождения через верхние отделы яйцеводов (скорлуповые железы) каждое яйцо окружается желеобразной массой и прочной скорлуповой оболочкой со сложной структурой. Яйцо *Scyliorhinus canicula*, извлеченное из передней области яйцевода, находится на стадиях до начала дробления или раннего дробления, возможно с незавершенной на одном конце скорлупой и без передних тендрил. Яйцо в такой незавершенной скорлупе быстро погибает, если его поместить в морскую воду. Яйцо, извлеченное из средних или конечных участков яйцевода, может находиться на стадиях позднего дробления, до начала клеточных морфогенетических движений.

Способы прижизненного наблюдения. При рассмотрении раннего развития мы будем опираться на данные известных работ прошлого, и также воспользуемся относительно свежими результатами, полученными на развивающихся в контролируемых условиях морских аквариумов яйцах *S. canicula*. При известных чисто технических ухищрениях в этих условиях удастся проводить почти непрерывные наблюдения за развивающимися бластодисками и зародышами через яйцевую оболочку. Зародышевый диск *S. canicula* около 1,8 мм в диаметре имеет слегка зазубренные края и *яркий оранжевый* цвет. Он покоится в мелком углублении в *белёсом желтке*, которое при наблюдении с поверхности выглядит как белое кольцо вокруг диска. Цвет остальной массы желтка в яйцах от разных самок варьирует от светло зеленого до желтоватого. Удельный вес бластодиска (как и у Птиц) несколько меньше удельного веса материала желточной сферы, поэтому *бластодиск всегда всплывает в верхнее положение*, как бы ни была развернута капсула, в которой находится яйцо.

Пreamбула. В вопросе дробления у ХР большие сомнения у современных исследователей вызывали некоторые положения, выдвинутые классиками эмбриологии этой группы Позвоночных и, прежде всего Рюкертом, относительно формирования и состава так называемого «желточного синцития» (перибласта) у ХР (Hamlett et al., 1987; Lechenault and Mellinger, 1993). Согласно Рюкерту (Rückert, 1890) ядра перибласта («мероциты») возникают либо полностью, либо частично из избыточных спермиев, как следствие полиспермии у этих рыб. Это представление вошло в многочисленные учебники, хотя существовали и иные точки зрения. Одно исследование, выполненное в 1993 году Лечено и Меллингером (Lechenault and Mellinger, 1993) наконец-то разрешило, как кажется, классическое противоречие в ранней эмбриологии Пластинчатожаберных.

Синцитиальное дробление у акул медленное, асинхронное и часто неправильное (★). Яйца *S. canicula*, развивающиеся в морской воде в зимнее время при низкой температуре +6-8°C за три дня достигают стадии не более 16 бластомеров, а за неделю не более 100 бластомеров. Отсюда и продолжительный срок развития. При температуре 16° вылупление наступает на 170 – 220 дни.

Митозы, (которые появляются и исчезают синхронно, по крайней мере в ходе трех циклов), опережают дробление, собственно, т.е. разделение цитоплазмы, так что в течение некоторого времени можно наблюдать многочисленные ядра во временно синцитиальном бластодиске. Это хорошо документировано Лечено и Меллингером (1993). В течение некоторого времени гаплоидные ядра избыточных сперматозоидов также делятся, но после перемещения этих ядер в глубину желтка их деления прекращаются. В бластодисках яиц, у которых передние тендриллы скорлуповой капсулы достигают длины в 40-50 см, большая часть ядер спермиевой линии исчезает.

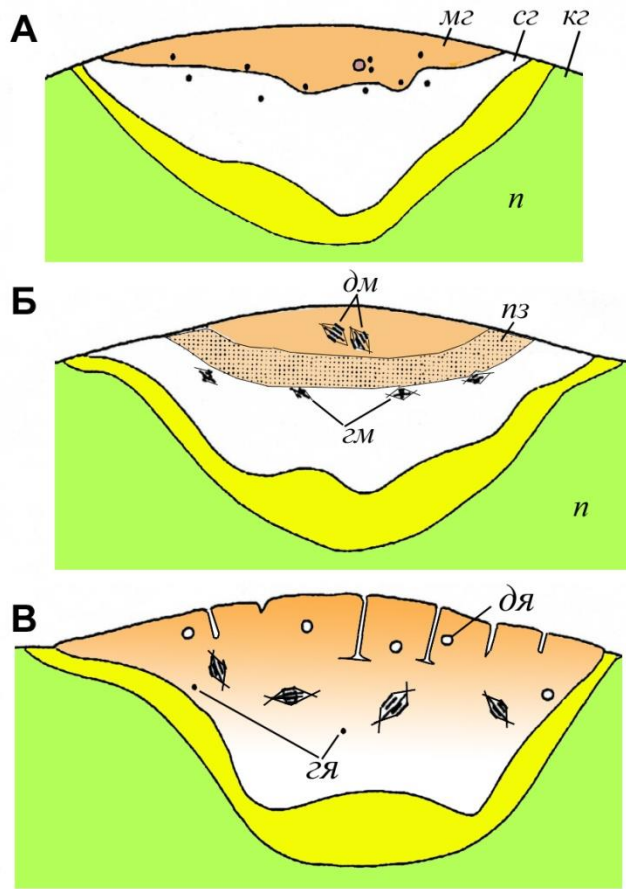
Немногие оставшиеся гаплоидные ядра рассредоточены в областях малого и среднего размера гранул желтка, но они никогда не делятся, в то время как зиготические диплоидные ядра в центре бластодиска продолжают делиться (Lechenault and Mellinger, 1993).

При пятом делении дробления плоскость деления в центральных ядрах проходит параллельно желтку, так что центральные бластомеры отделяют от себя свободный бластомер, а сами остаются соединенными своими основаниями с цитоплазматическим слоем желточной сферы. Плоскости деления маргинальных бластомеров также проходят параллельно желтку и отделяют внутренний свободный бластомер, а сами краевые бластомеры остаются соединенными с поверхностной частью желтка. Синхронность деления ядер вплоть до седьмого деления (128 бластомеров) сохраняется, а уже с восьмого деления дробление бластодиска становится асинхронным.

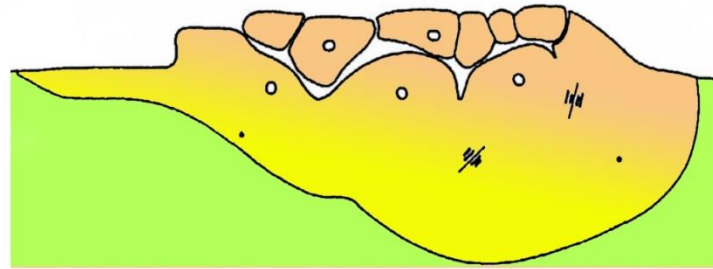
В последующем дроблении делятся как свободные бластомеры, так и соединенные с желтком, причём сначала бластомеры отделяющиеся от периферии, крупнее центральных, так как последние делятся чаще (слайд 62). Затем объем располагающихся на периферии и только что отделившихся свободных бластомеров также уменьшается, так как при каждом новом делении остается всё меньше свободной цитоплазмы вокруг тех ядер, которые связаны с желтком. В конце дробления, когда общее число бластомеров достигает 2000, свободной цитоплазмы около ядер становится так мало, что теперь уже она вместе с ядром остается в составе слоя желточной цитоплазмы (перибласта) и обособление новых свободных бластомеров прекращается. Так у Хрящевых рыб формируется разрозненная совокуп-

ность ядер, разбросанных в поверхностном цитоплазматическом слое желточной сферы (ядра перибласта) – это своеобразный симпласт, который некоторые современные авторы называют желточным синцитиальным слоем. У Пластинчатожаберных рыб к ядрам перибласта примешаны ядра дополнительных сперматозоидов; все эти ядра, носящие общее название мероцитов, в образовании органов тела участия не принимают и исчезают задолго до конца развития (Иванов, 1937).

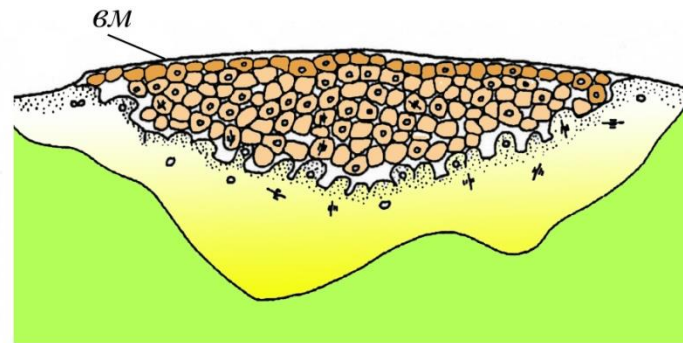
Синцитиальное дробление яйца *Scyliorhinus canicula*



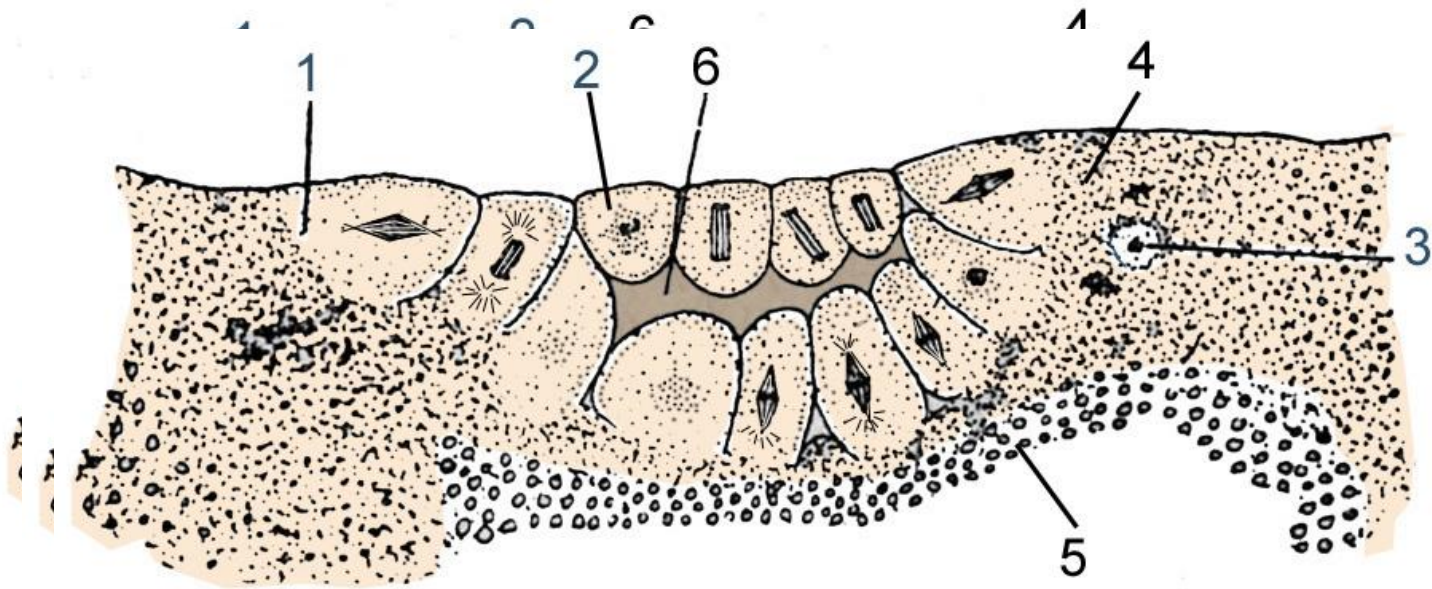
Г Начало образования бластодиска



Д Завершение образования бластодиска

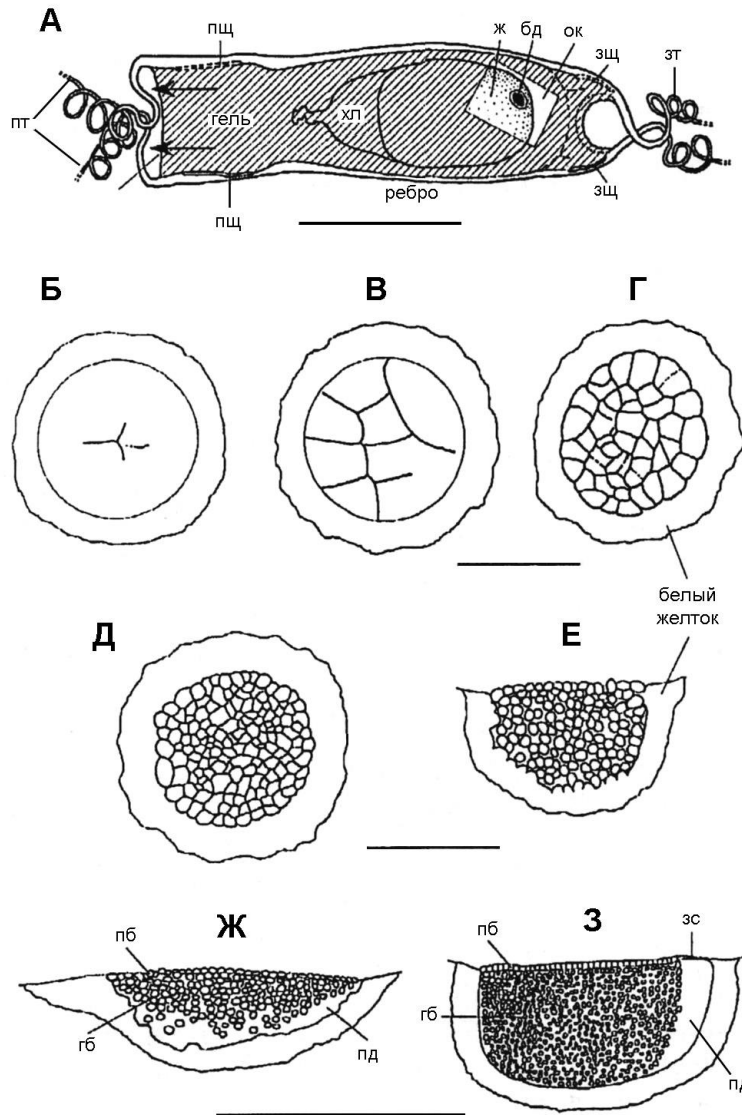


Рисунки срезов пяти стадий раннего дробления яйца, выполненные с помощью рисовального аппарата. Кругом О и большими значками метафаз показаны пронуклеус самки (А) и диплоидные ядра (В – Г); точками (А, В, Г) и маленькими значками метафазы (Б) обозначены гаплоидные ядра, производные ядер избыточных спермиев. А – доказательство полиспермии; Б – синхронность всех митозов (диплоидных и гаплоидных). В – ранняя асинхронность митозов и цитотомия. Из Lechenault & Mellinger (1993) с изменениями.



Стадия 32 бластомера у ската *Torpedo ocellata* (по Рюккерту). 1 - бластомер краевой зоны; 2 - поверхностные бластомеры; 3 - ядра избыточных спермиев; 4 - краевая зона и мелкодисперсный желток в ней; 5 желточные пластинки; 6 - полость дробления.

Внешний вид дробления у ELASMOBRANCHII



Описание ранних стадий развития у *Scyliorhinus canicula*

А – схема яйцевой капсулы; на одной стороне капсулы сделан соскоб пигментированного поверхностного слоя в форме окошечка (ок), через которое виден участок яйца с развивающимся бластодиском (бд). Б – Г – вид сверху на дробящийся бластодиск на стадиях 4, 8 и более blastомеров, соответственно. Д – бластодиск на стадии позднего дробления (вид сверху); Е – парасагиттальный срез через зародыш во время позднего дробления, когда внешние признаки полярности еще не различимы. Ж и З – сагиттальные срезы бластодиска на стадиях blastомерной бластулы в моменты начала и завершения агрегации внутренних (глубинных гб) blastомеров, накопления межклеточной жидкости в подзародышевой полости (пд) и перемещения её к заднему полюсу под «мембранный серп» (зс).

по Ballard et al. (1993)

Выяснилось что, семь первых делений ядер (до стадии 128 бластомеров) дробления проходят синхронно, а с 8-го цикла деления становятся асинхронными.

Появление бластодиска. Увеличение числа бластомеров приводит к образованию **округлого бластодиска** многослойного в центре и более тонкого на периферии.

Бластодиски отделены от желтка неглубокой *полостью дробления* (★слайды). *

Бластодиском принято называть скопление клеток, полностью ограниченных мембранами; структуру симпластического вида называют обычно **зародышевым диском**. Вскоре возникает состояние, когда многочисленные ядра остаются в поверхностном слое желтка, отделенном от подзародышевой полости непрерывной клеточной мембраной. Лечено и Меллингер называют такие ядра «**желточными ядрами**». Их размер и характеристики все еще сходны с таковыми ядер бластодиска, но они теперь не входят в новые бластомеры (★). П.П.Иванов объясняет это постепенным уменьшением в ходе делений количества окружающей ядра «свободной» цитоплазмы до некоего «критически малого объёма», по достижении которого (в конце дробления с общим числом клеток около 2.000) обособление новых свободных бластомеров прекращается. Таким образом, резюмирует Иванов, в яйце Селяхий, так же, как и в яйцах Костистых рыб, обнаруживается кучка многочисленных свободных бластомеров, заполняющих углубление в желтке, дно которого у всей своей поверхности содержит разрозненные ядра погруженные в желточный цитоплазматический

ческий слой, представляющие ядра перибласта. Здесь же находятся и ядра добавочных сперматозоидов; «все эти ядра, носящие общее название мероцитов, в образовании органов участия не принимают и исчезают задолго до конца развития». Следует, однако, заметить, что *ядра добавочных спермиев исчезают много раньше уже на стадии, которая соответствует откладке яйца*.

Полипloidизация ядер (эндорепликация или слияние ?). Впоследствии бластодиск уплощается, а бластомеры в нем продолжают активно делиться. Желточные ядра также непрерывно делятся и часто образуют скопления (*кластеры*) из 2-4 и более таких ядер, в которых они, как считают Лечено и Меллингер (1993) сливаются, формируя «*гигантские ядра*». Этот процесс на последующих стадиях прекращается. Эндоредупликация ДНК как общепризнанный механизм увеличения размеров ядер в последних работах не только не рассматривается как возможный вариант полипloidизации, но даже не упоминается. Правда, нужно сказать, что, например, у КР эндорепликация была показана относительно недавно, уже после опубликования работы Лечено и Меллингер, но этот способ был давно исследован и описан при изучении полипloidизации ядер синцитиотрофобласта у млекопитающих. А собственных прямых доказательств слияния желточных ядер перибласта в виде замедленной киносъемки, например, авторы тоже не приводят.

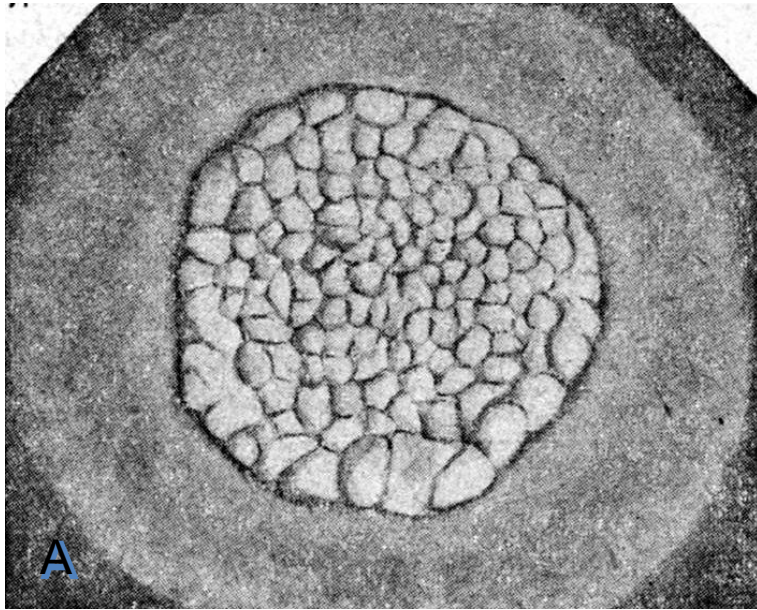
Что считать бластулой в развитии Пластиножаберных. Уже на срезах через только что сформировавшийся бластодиск (★) можно видеть подразделение его на две субпопуляции клеток: поверхностную пластинку из более тесно лежащих клеток и

остальную массу рыхло расположенных клеток с видимыми промежутками между ними (*первичную мезенхиму*, как теперь иногда называют эту совокупность бластомерных клеток).

На более поздних стадиях начинается агрегация этих рыхлых (мезенхимных клеток). Они не формируют эпителиоподобные структуры, но сближаются друг с другом, образуя скопление под поверхностной пластинкой. В результате такой агрегации высвобождается свободное пространство или общая полость, расположенная асимметрично, ближе к будущему заднему концу бластодермы. На тотальных препаратах эта полость хорошо просматривается в виде *серпа* или *полумесяца* и представляет собой *полупрозрачный слой ооплазмы*, содержащий немного желточных включений и рассеянные желточные ядра. Это пространство эмбриологи прошлого рассматривали как *бластоцель*, а стадию с максимальным развитием серпа называли *эпителиальной бластулой* (например, П.П. Иванов, 1937). В современной литературе эту зону считают *подзародышевой полостью* (пространством). Тем не менее, ни у кого не оставляет сомнения, что факт появления каудального серпа является первым морфологическим признаком *билатеральной симметрии зародыша*, продольная ось тела которого будет проходить от заднего конца серпа в направлении вогнутой его середины (★слайд).

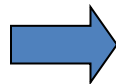
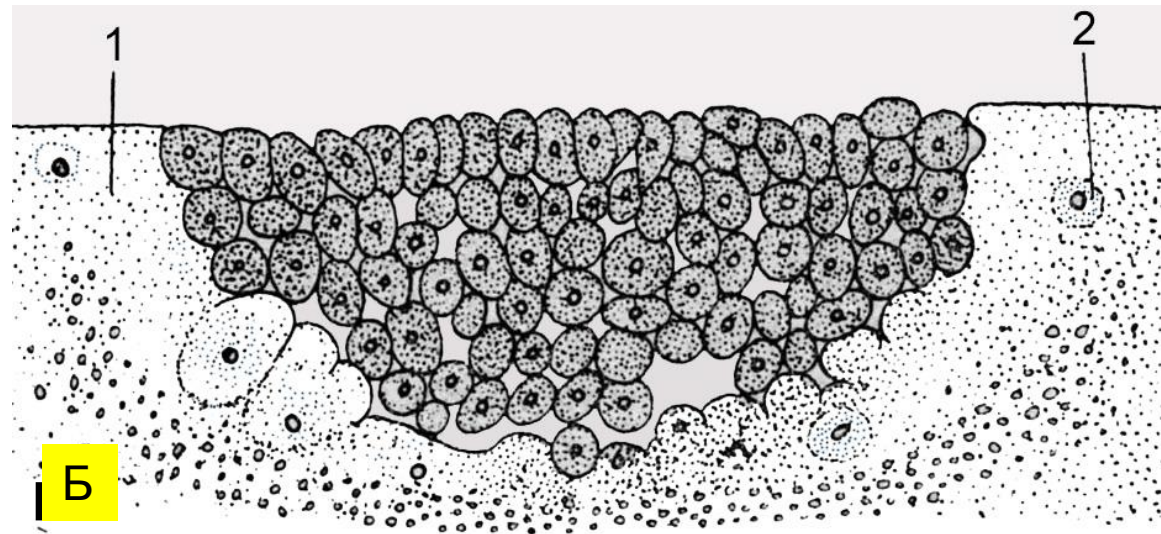
Начало морфогенетических движений клеток бластодиска и редукция каудального серпа (★). Внешним свидетельством начавшегося распространения бластодиска по желточной сфере является сужение каудального серпа в результате, прежде всего, движений поверхностного эпителизованного слоя и клеток первичной мезенхимы, направленных назад. К 7-й стадии каудальный серп исчезает, но бластодиск пока еще не полностью покрывает кольцо белого желтка.

Позднее дробление у разных представителей *Elasmobranchii*



Бластодиск *Scyliorhinus canicula* на стадии около 300 бластомеров вид с поверхности (А). по Rückert (1891)

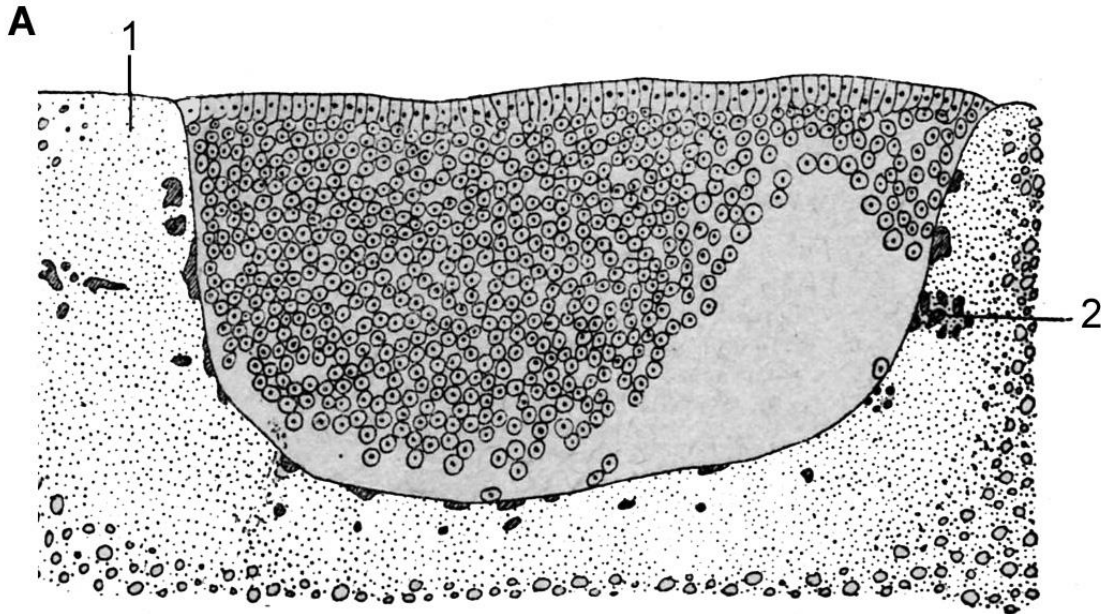
Бластодиск *Torpedo marmorata* на стадии около 2 500 клеток на вертикальном разрезе (Б). по Rückert (1891)
1 – перибласт, 2 – ядра избыточных спермиев



В дальнейшем от поверхности центральной части диска «складываются» клеточные мембраны, и этот процесс дает первые, *закрытые бластомеры*. Каждый бластомер содержит одно ядро. Плоскости первых 4-х делений проходят перпендикулярно поверхности яйца. *Остается не ясным, в каком ритме протекают эти «дробления» (одновременно или почти одновременно, как, скажем, у дрозофилы или существует свой временной режим?)*. При первом делении дробления ядра избыточных спермиев оттесняются к краям бластодиска и далее в желток. Все ядра продолжают активно делиться, и синцитиальная организация зародышевого диска сохраняется. Некоторое количество ядер добавочных спермиев на этой стадии все еще присутствует. Между прочим, яйца с вполне сформированными тендриллами некоторое время остаются в терминальном отделе яйцеводов.

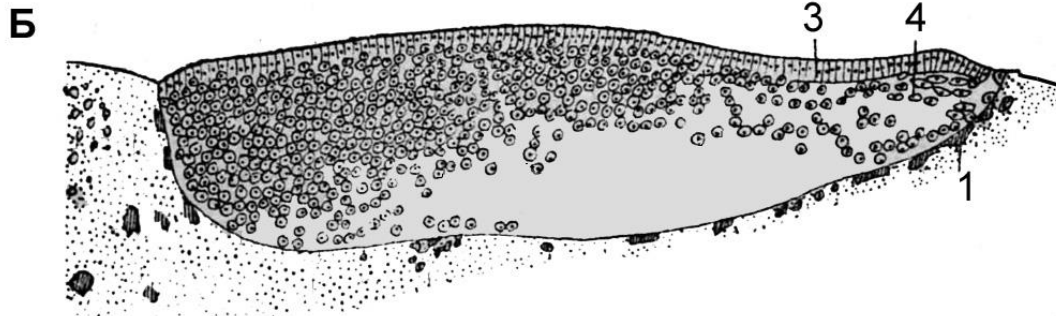
Таким образом, формирование бластодиска совершается при помощи двух разных механизмов: (1) *деления уже окаймленных мембраной поверхностных бластомеров*, при котором их размер уменьшается и (2) *образования новых окаймленных бластомеров на поверхности желтка*. Образование новых бластомеров происходит в результате ориентации нескольких веретен деления в направлении поверхности и складкообразования (складывания) плазматической мембраны вокруг ядер. Продолжают умножаться с помощью нормальных митозов и ядра в базальном синцитии. *В самом глубоком слое были обнаружены отдельные ядра спермиев*. Плоскость пятого деления дробления в ядрах, располагающихся в центре, проходит параллельно желтку, при этом центральные бластомеры отделяют от себя свободные дочерние клетки, а сами остаются соединенными своими основаниями с желтком .

Эпителиальная бластула у черноротой акулы, *Galeus melastomus*



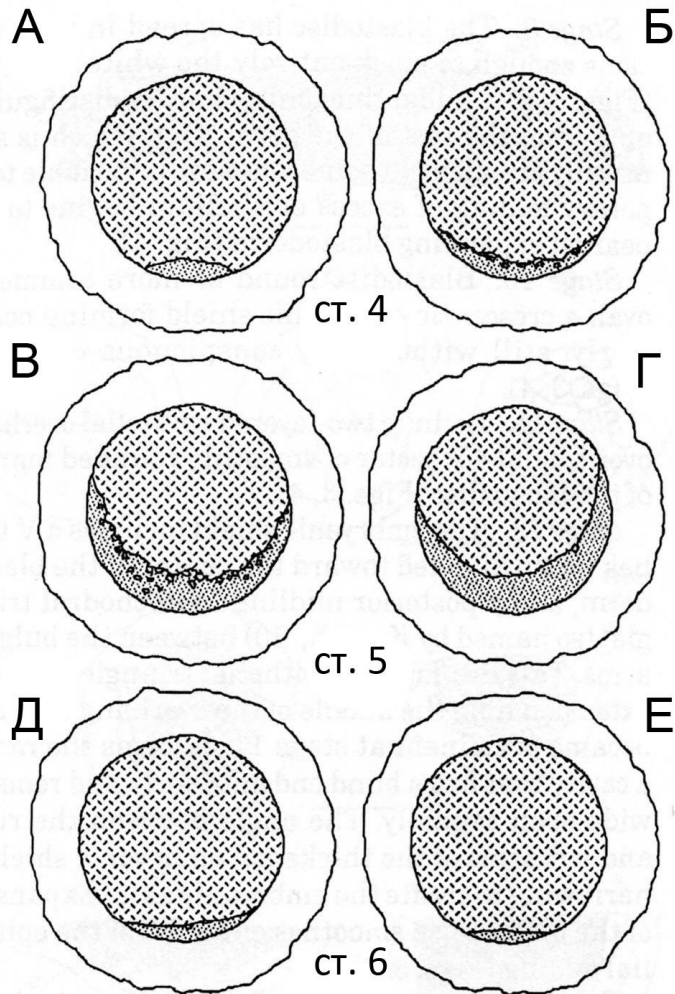
Срезы через бластодиск на стадии поздней бластулы.

А – переход от дробления к бластуле; Б – бластула перед началом гастрюляции



1 – перибласт, 2 – ядра избыточных спермиев, 3 – свободные клетки в полости дробления, 4 – клетки поверхности бластодиска, организованные в эпителиальный слой.

Начало обрастания желтка в развитии Chondrichthyes



Начало обрастания желтка в развитии *Scyliorhinus canicula*

Вид бластодиска сверху, бластодиск окружен белым желтком. А, Б: стадия 4, формируется *задний серп* (полумесяц). В, Г: стадия 5, максимальное развитие серпа и начало распространения первичной мезенхимы. Д, Е: стадия 6, сужение (уменьшение) серпа в результате обдукции поверхностного эпителия и клеток *мезенхимы*.

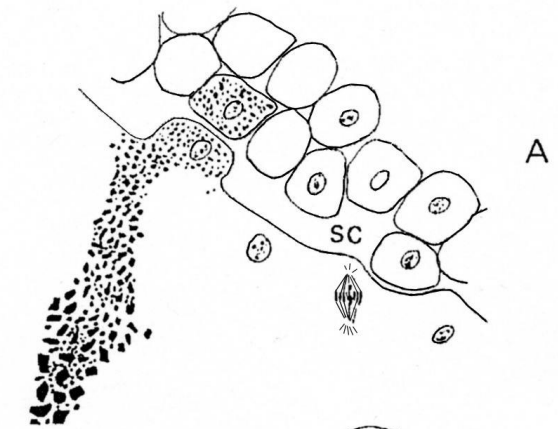
Каудальный серп представляет собой полупрозрачный слой ооплазмы, содержащий небольшое количество желточных включений и т.н. *желточные ядра*. Его появление является первым признаком *билатеральной симметрии* зародыша

Бластула. Итак, очень скоро бластодиск предстаёт в виде сложной структуры, состоящей из двух по-разному организованных совокупностей бластомеров. Поверхностный слой, как вы уже видели, имеет вид пластинки плотно упакованных клеток, тогда как лежащие под ним бластомеры (назовем их *глубинными клетками*) располагаются рыхло с нерегулярными промежутками между ними. (слайд 71). Относительно скоро рыхлое скопление глубинных клеток уплотняется в сплошной массив под наружным слоем в одной части углубления в желтке, в котором происходят упомянутые группировки бластомеров с самого начала и которое несколько увеличивается к концу дробления. В силу общего уплотнения клеток небольшие промежутки между ними исчезают, но в то же время под бластодиском появляется общая полость, наполненная жидкостью. Эту полость некоторые авторы называют бластоцелем (Иванов, 1937), а стадию, на которой происходят упомянутые трансформации, стадией эпителиальной бластулы. Глубинные клетки, лежащие под поверхностным слоем, который теперь принимает вид эпителия, в такой бластуле распределяются неравномерно. В одной области бластоцеля они расположены густой массой, достигающей поверхности перибласта, т.е. дна бластоцеля, в противоположной стороне бластулы клеток становится меньше, лежат они ещё более разрозненно и освобождают пространство в этой области бластоцеля. Таким неравномерным распределением клеток в бластуле намечается билатеральная симметрия зародыша, поскольку сторона бластулы с густой и объемной массой клеток соответствует преднему краю бластодиска, противоположная задняя сторона её состоит из наужного однослойного эпителия, лежащим над полостью бластулы с немногими клетками в ней.

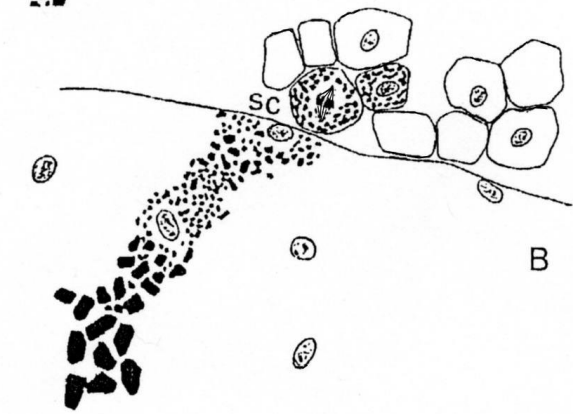
Судьба «желточных» ядер перибласта у *Scyliorhinus canicula* (к предыдущему слайду)

(1) Первые этапы возникновения «желточных» ядер. Рисунок выполнен с помощью рисовального аппарата. (А) Показан градиент размеров гранул желтка (черная растушевка). (В) Полное завершение деления диплоидного ядра по окончании митоза, после которого одна из клеток погружается в базальный слой. (С) Более поздняя стадия; показаны группы из 2-4 диплоидных ядер до их слияния.

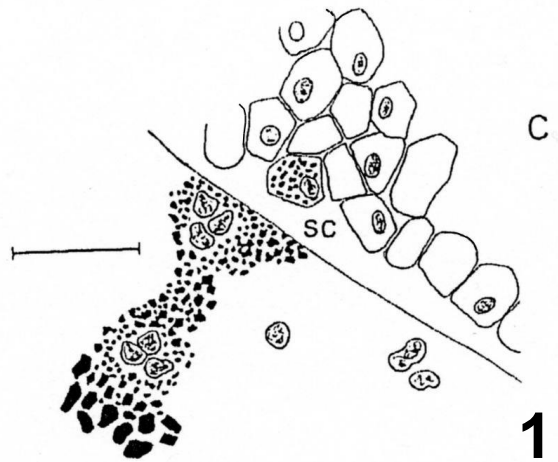
(2) Первая генерация желточных ядер. (А) Стадия, на которой хорошо различимы очень крупные, полиплоидные ядра, появившиеся в результате слияния нескольких диплоидных ядер. Аномальные (трехполюсные) митозы. Бластодиск достигает максимальной толщины (показана только периферия бластодиска). (Б) Эпиболия (обдукция, большая стрелка). Тонкая бластодерма в виде непрерывного слоя, под которым рассеяны редкие глубинные клетки, периферические желточные ядра ($я_{1-4}$) в ходе их миграции поверх желтка во время эпиболии демонстрируют возросшую конденсацию хроматина. По-видимому, они могут делиться амитозом (например, n_3). Глубже располагаются желточные многолопастные ядра, ядра делящиеся митозом, либо ядра с признаками дегенерации.



A

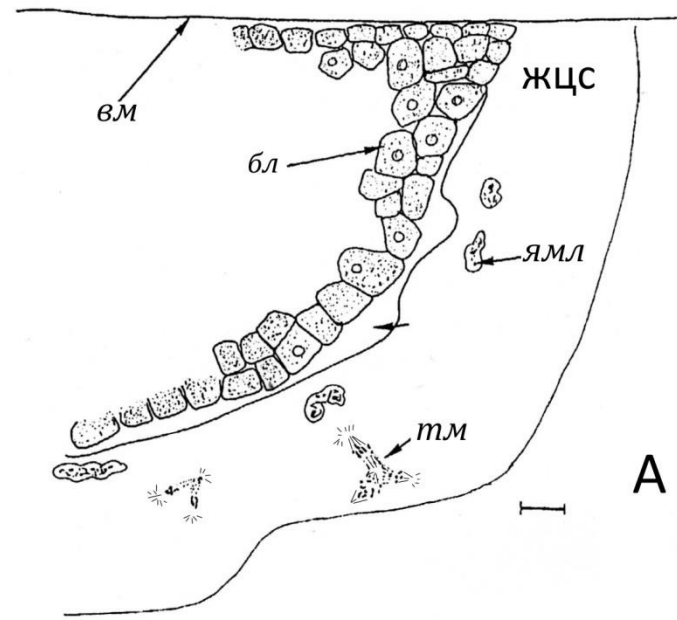


B

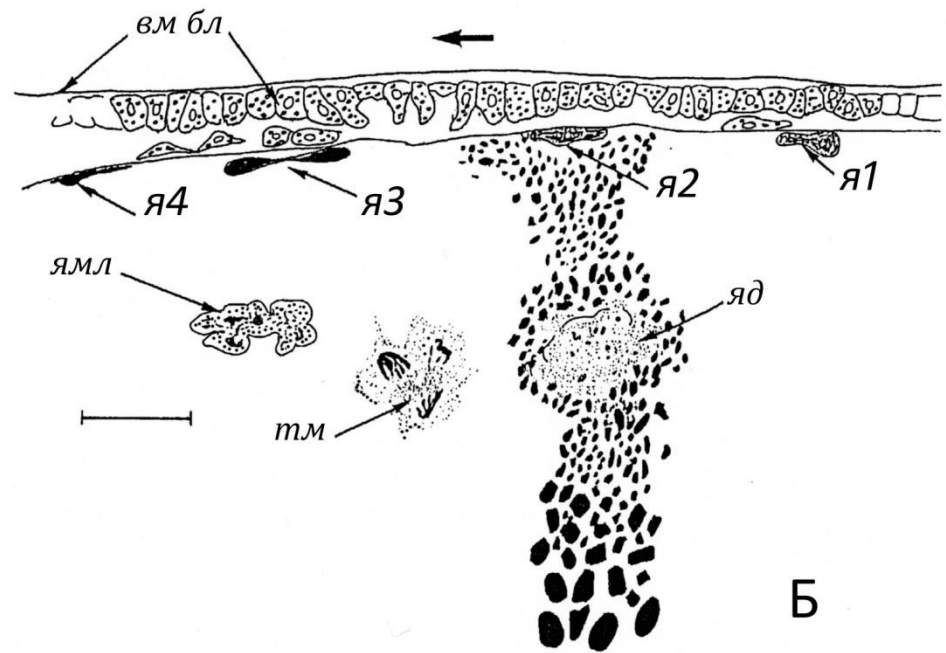


C

1



A



Б

Гастрюляция у ELASMOBRANCHII

ОСНОВНЫЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И КЛЕТОЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

ИНТЕРНАЛИЗАЦИЯ: *ингрессия, деляминация, инволюция;*

ЭКСТЕНЗИЯ: *конвергенция, пролиферация (?)*

С гастрულიей у ХР неожиданно оказалось связанной главная концептуальная сложность, заключающаяся в отсутствии соответствия морфологического выражения процессов гастрულიи и формирования тела зародыша с таковыми у других Позвоночных с меробластическим типом развития, в частности, у Костистых рыб, Пресмыкающихся и Птиц (Вурмс, 1997).

Эпиволия и гастрულიя. Эпиволия или обдукция? На поздних стадиях (А и Б) бластодиск можно подразделить на две части: (1) *зародыш, формирующийся на каудальном краю* и (2) - *остальная бластодерма, представляющая все еще плоскую часть бластодиска*, которая начинает обволакивать желток в процессе так называемой *эпиволии*, напоминающем аналогичный процесс у Костистых рыб.

К вопросу об **использовании термина эпиволия**. На наш взгляд, это использование не корректно, поскольку при этом искажается первоначальный исходный смысл его, как одного из способов гастрულიи (интернализации). Не случайно, например, этот термин не употребляется при описании обрастания желточной сферы в яйцах птиц. У ХР мы также наблюдаем процесс обрастания бластодермой желтка; в основе этого процесса могут лежать разные морфогенетические движения (уплощения клеток, региональная пролиферация, интеркаляции). Региональная экстензия может базироваться на конвергентном удлинении. Недавно А.К. Дондуа было предложено новое название процесса обрастания – обдукция. Оно заимствовано из геологического словаря, где это слово обозначает *надвигание океанической коры на континентальную*.

Процесс обрастания желтка совершается независимо от процесса «гастрულიи». Это наглядно продемонстрировано в экспериментах J. Trinkaus'a, правда на Fundulus. Таким образом, к началу обрастания бластодерма (по крайней мере, её большая часть) соответствует внезародышевой области и представляет собой зачаток будущего желточного мешка и

и желточного стебелька (ЖС), т.е. провизорных структур. При этом, его энтодерма берет свое начало из глубинных (внутренних) клеток бластодиска (*первичной мезенхимы*), в то время как зародышевая (кишечная) энтодерма возникает в ходе гастрюляции под эмбриональным щитком, и поэтому не может быть видна сверху. **Тоже можно сказать и о двух классах клеток мезодермы.**

Субстратом движений обрастания желтка служит тонкий слой цитоплазмы желточной сферы, содержащий мелкие гранулы желтка и располагающийся над глубинным желтком, состоящим из больших желточных пластинок. Меллингер с коллегами назвали этот слой *желточным цитоплазматическим слоем* (YCL, ЖЦС) по аналогии с цитоплазматическим слоем у Костистых рыб; хотя последний и не содержит гранул желтка.

Структура перибласта в ходе обрастания желтка. Со стороны желтка вплотную к клеточной мембране прилегают крупные ядра нескольких типов:

1. преобладают *уплощенные ядра*, содержащие сильно конденсированный хроматин; их внешние контуры наводят на мысль об амитозах;
2. другие, *многолопастные ядра*, иногда делящиеся с помощью мультиполярных митозов.
3. На этом уровне встречаются и *дегенерирующие ядра* с нарушенной ядерной оболочкой или вообще без оболочки и с рассеянными скоплениями гранул хроматина.

Уже во время обдукции в зародыше, который поднимается над желтком, начинаются

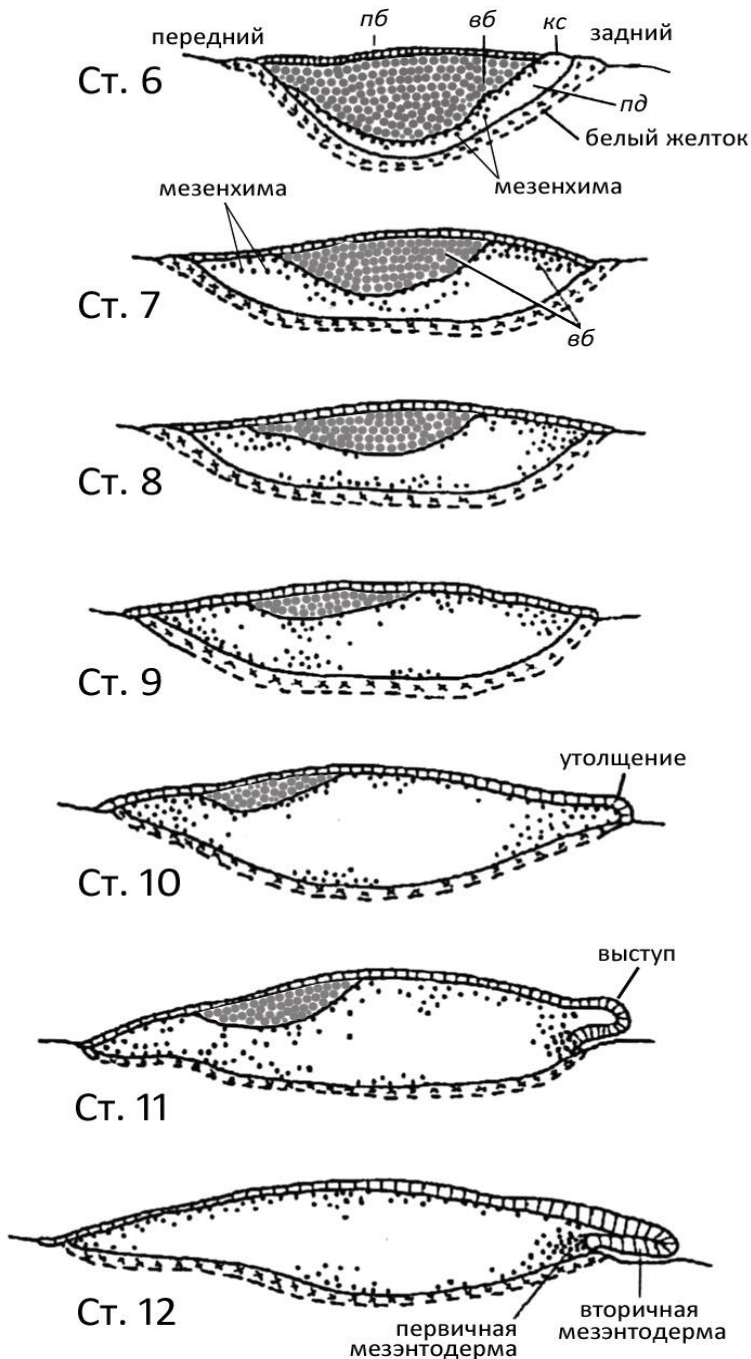
Scyliorhinus canicula. От бластулы к гастрале

Схематическое изображение серии продольных срезов зародышей на стадиях от сужения каудального серпа до начала гастрюляционных движений в бластодерме зародыша акулы.

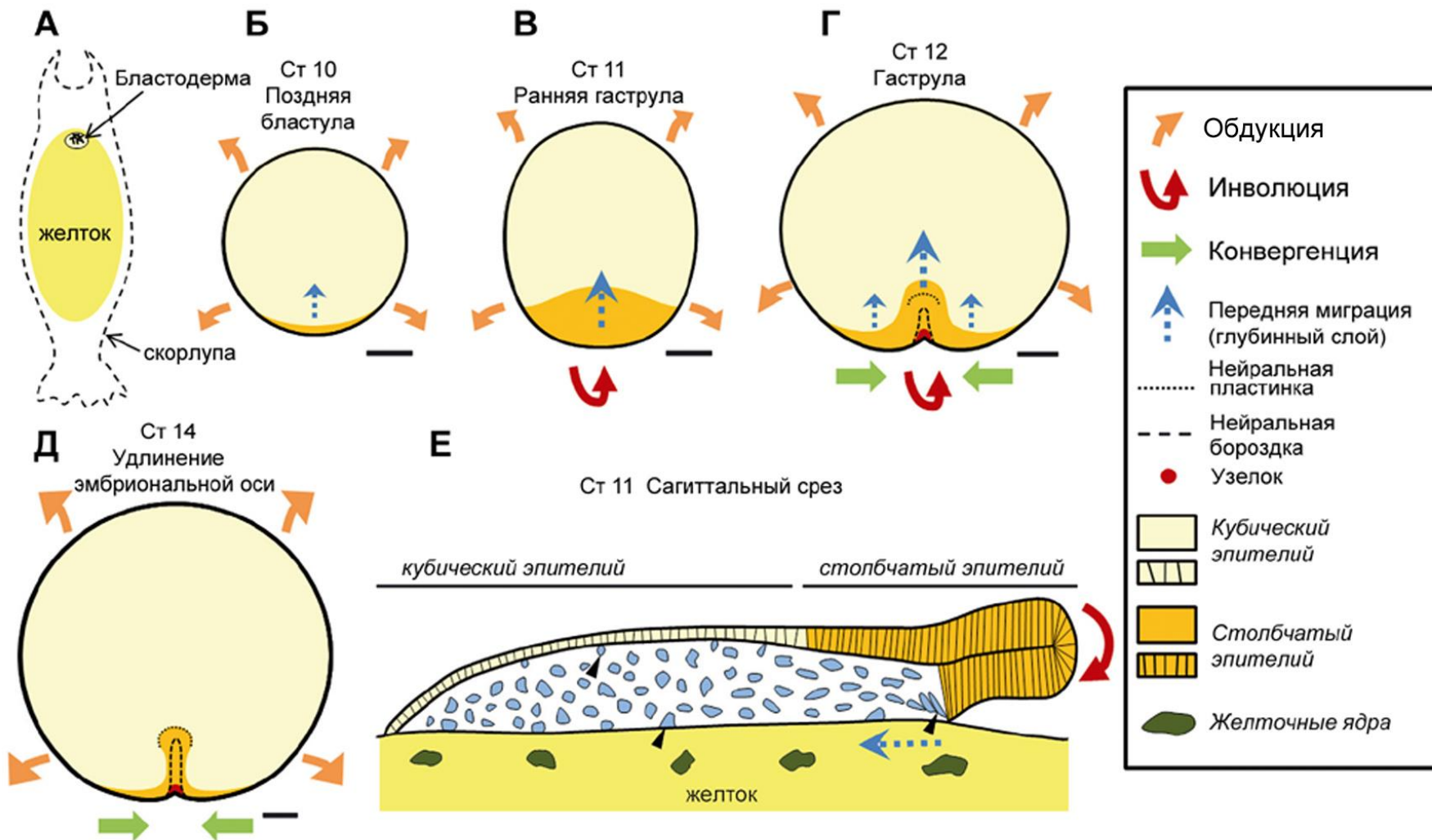
Обозначения: *пб* – поверхностные бластомеры, организованные в эпителиальный слой; *вб* – глубокие (внутренние) бластомеры; *кс* – каудальный серп; *пд* – полость дробления.

Все представленные срезы – сагиттальные, за исключением парасагиттального среза зародыша на стадии 12.

по Ballard et al. (1993) с изменениями



Главные морфогенетические движения у ранних зародышей *Scyliorhinus canicula*

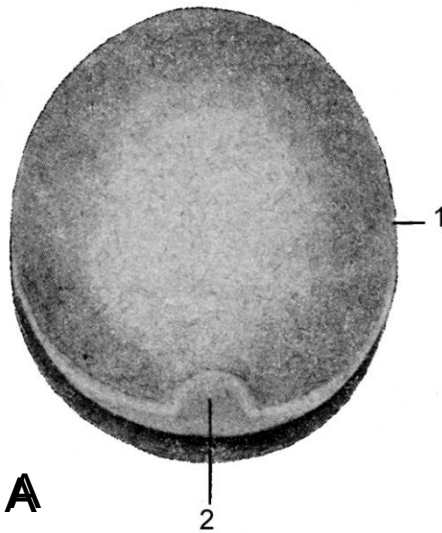


процессы органогенеза . Пищеварительный тракт первое время остается широко распахнутым в направлении желтка Он возникает из архентерона, который теперь замкнут (); авторы наблюдали *свободный от желтка слой цитоплазмы* (YFC, СЖС), который выстилает пищеварительную полость. Он выступает в качестве барьера между двумя структурами. Нарушение целостности этого слоя, по-видимому, инициирует поступления желтка прямо в кишку.

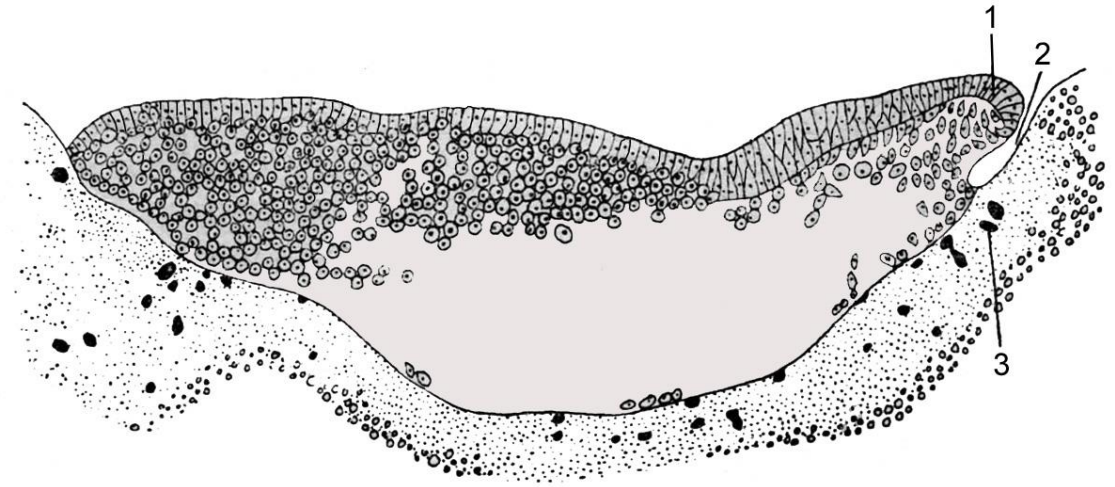
ГАСТРУЛЯЦИЯ, собственно. Внешним признаком начала гастрюляции у Селяхий, хорошо различимым на тотальных препаратах, может служить *серповидное приподнимание или утолщение заднего края бластодиска* (пока еще без заметного выступа), получившее название ***эмбрионального щитка***. В системе стадирования, разработанной для *S. canicula* (Ballard et al., 1993), этот момент обозначен как **стадия 10**.

Следующие заметные преобразования бластодиска (теперь его можно с полным правом называть ***бластодермой***) происходят на стадии 11. Утолщенный задний край бластодермы теперь начинает заметно выдаваться каудально как двухслойный эпителий, нависая над массой желтка (см. ★слайды). Величину этого козырька можно оценить лишь на сагиттальных срезах или на разрезах. Эта стадия рассматривается предшествующими эмбриологами как начало «гастрюляции», однако до сих пор нет единого мнения относительно морфогенетических движений, которые совершаются в это время у зародышей других представителей Пластинчатожаберных рыб. Оба слоя нависающего козырька – ***эпителии***. Нижний слой часто называют **«вторичным гипобластом»** в противоположность неэпителиальным (мезенхимным) глубинным клеткам подзародышевой полости, обозначаемым как **«первичный гипобласт»**.

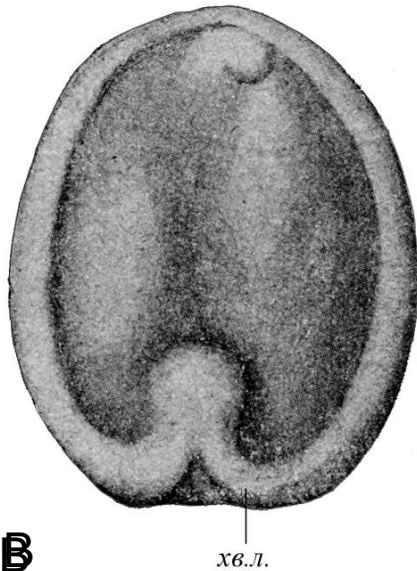
Начало гаструляции у Elasmobranchii



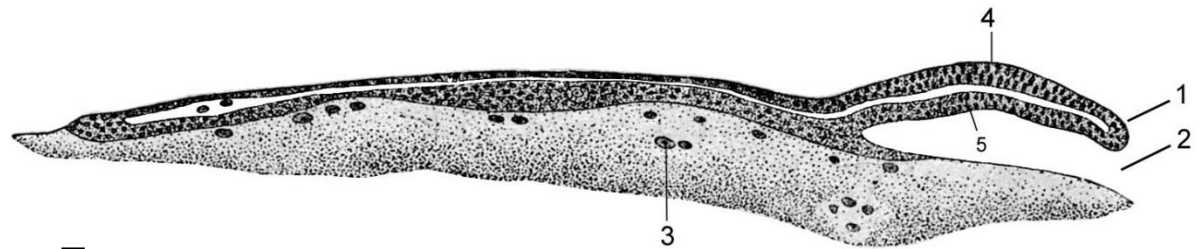
A



Б



В



Г

Внешний вид бластодиска *T. marmorata* на начальных стадиях гаструляции (А и В); сагиттальные разрезы зародышей *G. melastomus* (Б) и *T. marmorata* (Г) на стадии начала гаструляции (Б) и более поздней стадии (Г). 1 – губа бластопора. 2 – гастральное впячивание, 3 – ядра перибласта, 4 – нейральная пластинка, 5 – хордальная пластинка, хв.л. – хвостовые лопасти

по Rückert (1891) и Ziegler (1892)

Swaen (1887) полагал, что нижний эпителий происходит путем подворачивания (инволюции) верхнего слоя (называемого *эпибластом*) и впереди дополняется клетками первичного гипобласта, которые при этом сплавиваются в эпителий.

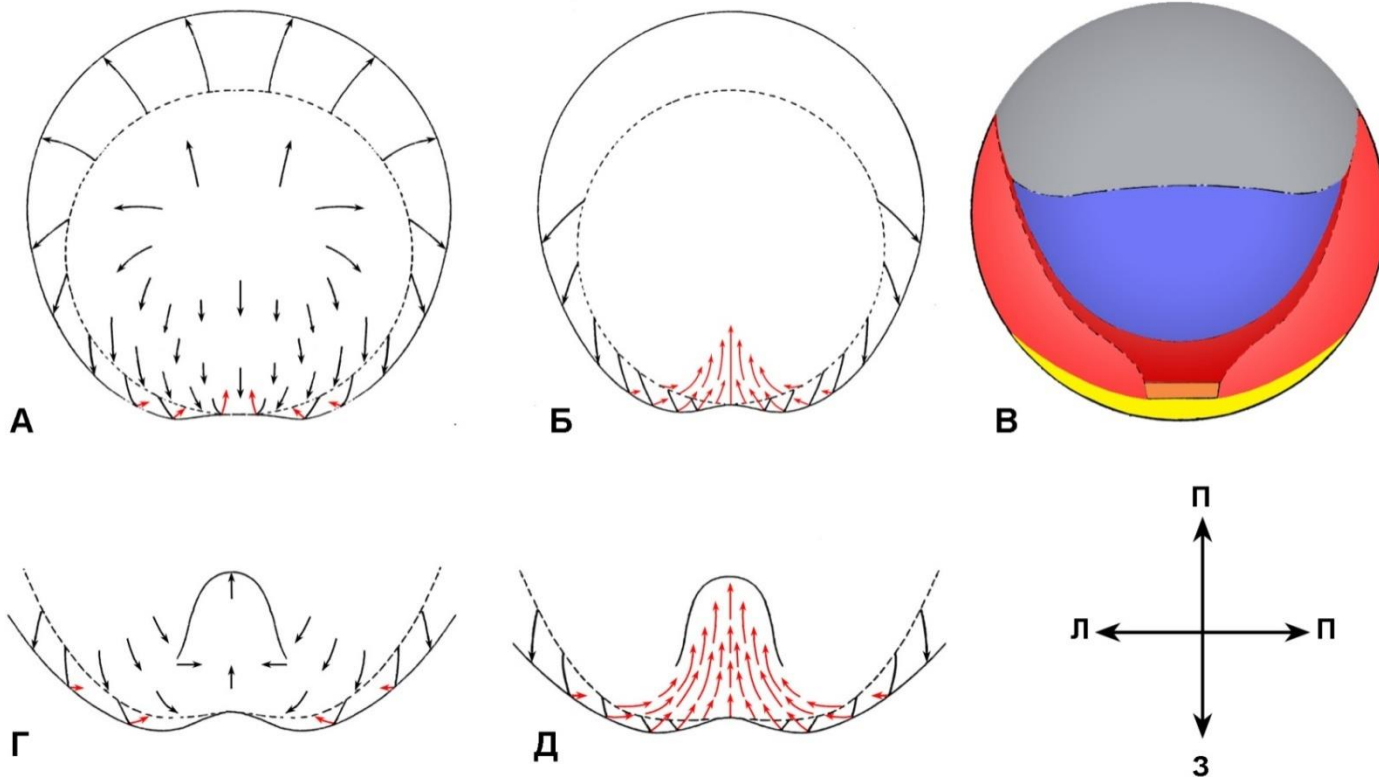
Rückert (1887), однако, иначе интерпретировал подобные картины серий срезов. Он считал, что вторичный гипобласт возникает исключительно в результате переселения (emigration) и трансформации клеток первичного гипобласта.

Desaive (1932) считал, что линия, от которой начинается двухслойный «козырек» клеток не изменяет своего положения и выступает как *стационарный центр роста*, направляющий движение гипобласта в двух направлениях: в переднем, где будет развиваться голова, и в заднем, где будет формироваться туловище. Другие исследователи имели различающиеся в деталях точки зрения на происхождение гипобласта, но *всех их объединяло мало обоснованное представление об уникальности процесса гастрюляции Пластинчатожаберных рыб среди других позвоночных*. И только два исследователя свои заключения выводили из данных, полученных с помощью относительно надежных способов прижизненного маркирования клеток с последующим прослеживанием их участия в морфогенетических движениях: это были **Vandebroek** (1936) и **Kopsch** (1950). Однако в тех пунктах, в которых данные этих авторов можно сравнивать, они оказались противоречивыми.

Но вернемся к иллюстрациям процесса. Руководствуясь результатами некоторых немногих, правда, исследований 90-х годов прошлого столетия и первого десятилетия - нынешнего, а также на основании аналогий с процессами гастрюляции у Костистых рыб, Круглоротых и Земноводных можно заключить, что на сагиттальных срезах через бластодерму Селяхий утолщение (козырек) является короткой складкой, образовавшей -

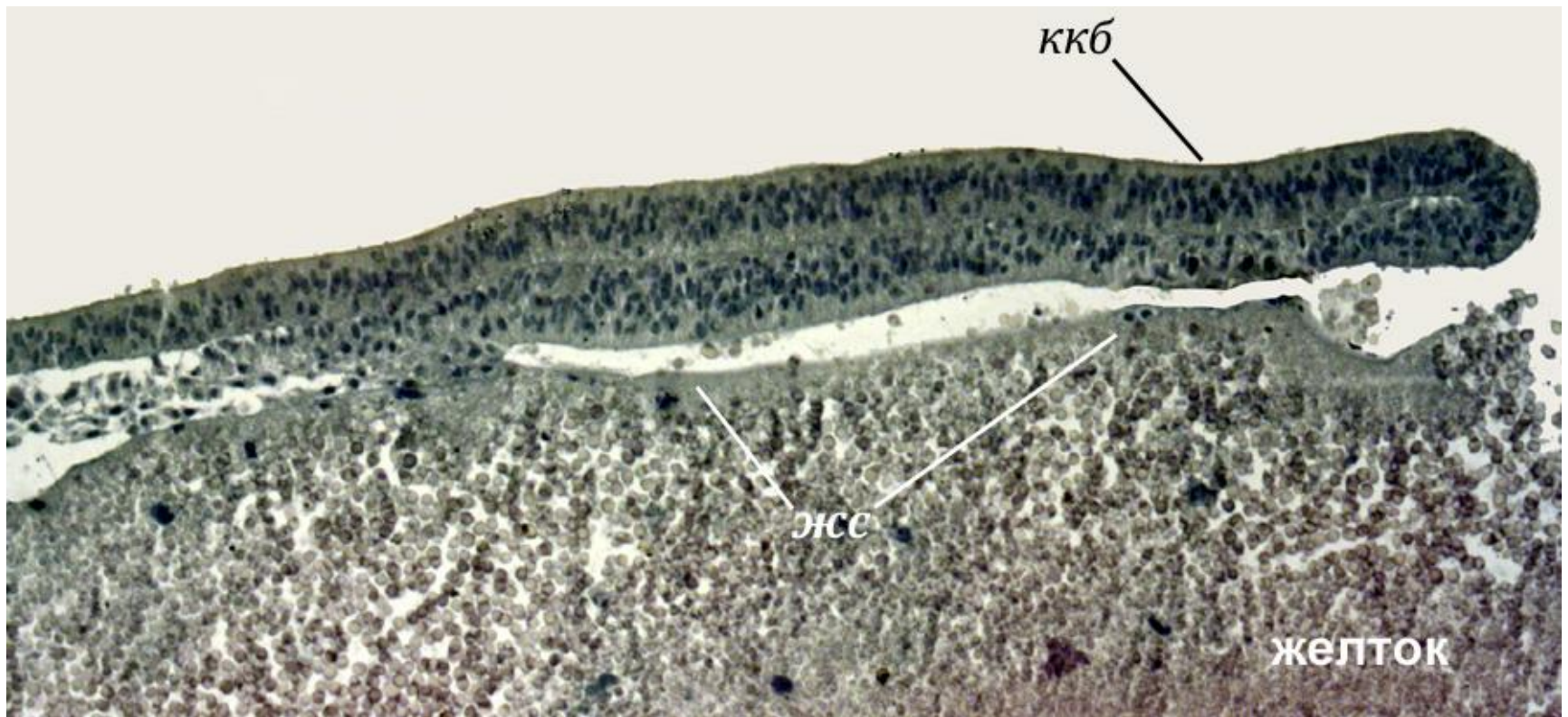
ся в результате подворачивания (*инволюции*) края бластодиска. Причем, полость подворачивания сверху ограничена сложившимися эпителиальными слоями клеток, а снизу – желтком или, правильнее *желточным синцитием* (перибластом). Это хорошо показано Рюккертом на срезах *Galeus melastomus* (★слайд). **Далее на стадии 12 эмбриональный щиток** в форме перевернутой латинской буквы **V**, вершина которого направлена в центр бластодермы, а задняя средняя линия [**«хордальный треугольник»** по Копшу (1950)] располагается между **выпуклыми лопастями**. Этот двухслойный эпителиальный треугольник вытягивается (extension) из середины *«навеса»*, который начинает выступать от контура бластодермы на стадии 11. Он образует крышу (свод) **полости, которая слепо заканчивается впереди и остается широко открытой сзади**. Угол между правой и левой лопастями утолщенного эмбрионального щитка сужается, формируя *ось зародыша*. Распространение бластодермы сглаживает (расправляет) большинство эпителиальных складок. *Полость под двухслойным «kozyрьком»* была названа Бальфуром (1878) *пищеварительным каналом*. Другие авторы называли её *гастроцелем, архентероном, гастральной полостью* или даже *пищеварительной кишкой* (digestive intestine). Её дно – это *просто тонкий слой цитоплазмы желточного синцития (перибласта) на поверхности желточной сферы*. И по этой причине эта полость не может называться каналом, архентероном, первичной кишкой и т.п. **Не менее сложен вопрос о бластопоре**. Казалось бы, процесс интернализации налицо. Если интернализация имеет место, то есть и бластопор. **Но этот бластопор закрытый**. И в этом Пластиножаберные весьма напоминают Амниот, т.к. их закрытый бластопор похож, например, на первичную полосу птиц. Очевидно, что у этого бластопора **есть и губа, но только дорсальная**.

Морфогенетические движения и карты презумптивных зачатков у *Scyliorhinus canicula* (по Vandebroek, 1936)



А-Б и Г-Д - движения в поверхностном слое (эпибласте, черные стрелки) и в нижнем слое (гипобласте и мезодерме, красные стрелки) на последовательных стадиях развития. А и Г – между стадиями 11 и 12; Б и Д – между стадиями 12 и 13. В – карта презумптивных зачатков: синим показана нейроэктодерма, серым - покровная эктодерма, красным - мезодерма сомитов, бордовым – хорда, оранжево-красным – материал прехордальной пластинки и желтым – энтодерма (по Vandebroek, 1936)

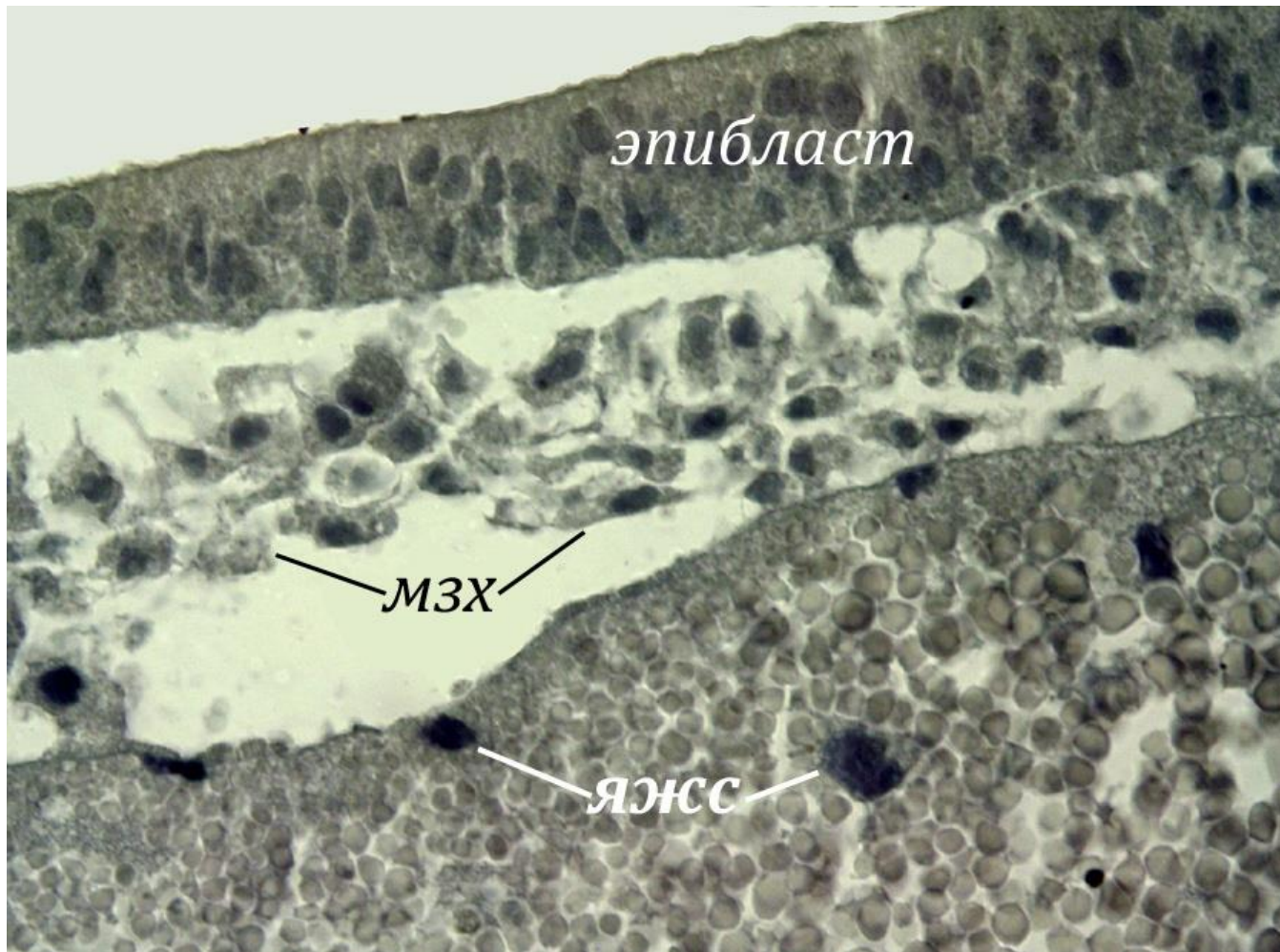
Гастрюляция у черноротой акулы, *Galeus melastomus*



Окрашенный гематоксилином сагиттальный срез задней части бластодермы. Два разных способа образования зародышевых и внезародышевых тканей. Экстензия.

Оригинал.

Гастрюляция у черноротой акулы, *Galeus melastomus*



Увеличенное изображение зоны ингрессии вторичной мезенхимы (МЗХ);
яжс – ядра желточного синцития. Оригинал

Гастрюляция у черноротой акулы, *Galeus melastomus*

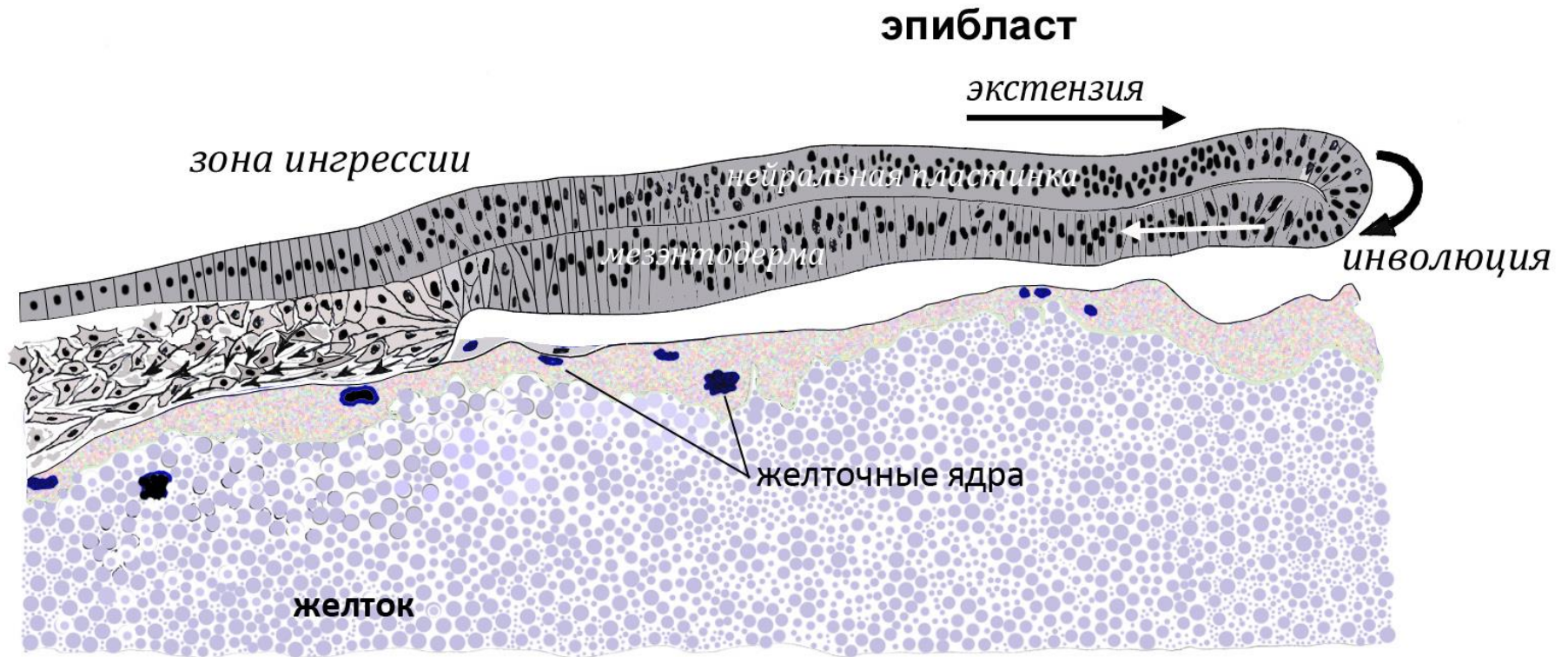


Схема продольного разреза через область дорсальной губы бластопора и переднезадних клеточных движений

(оригинал рис. В.Е.)

До сих пор остается открытым вопрос, какие морфогенетические движения лежат в основе процесса формирования крыши этой полости. Если вновь обратиться к тотальным препаратам, то не трудно предположить, что **две лопасти эмбрионального щитка сходятся, формируя ось зародыша**, в передней области которого пока ещё не видны боковые утолщения, указывающие на развитие головы. Позади лопасти сужены более остро, так как они ведут к общему зародышевому кольцу. В противоположность утверждениям **Бальфура (1878)** и **Вандебрука (1936)** передний конец эмбриональной оси не оттесняется вперед, к центру бластодермы. На самом деле, удлинение оси вызвано ростом в заднем направлении и объединением правой и левой лопастей эмбрионального щитка. Т.е. **каудально направленная экстензия** здесь обеспечивается движениями **конвергенции**.

Удлинение переднего конца оси не происходит вплоть до органогенеза. Во время стадии 13 длина щитка колеблется от 1,1 до 1,5 mm, составляя в среднем 1,3 mm.

На основании работ Вандебрука (1936) с витальным окрашиванием зародышей и работ последнего десятилетия по изучению топографии экспрессии генов - морфогенетических маркеров были уточнены некоторые важные характеристики гастрюляции. Гастроула на поперечных срезах. Какими потенциями обладает верхний слой (эпибласт). В начале гастрюляции здесь сосредоточены клетки **мезэнтодермы**, а по медиане **хордоэнтодермы**. После образования двухслойного «каудального козырька» в эпибласте сзади сохраняется хордоэнтодерма, в гипобласте спереди – экстраэмбриональная мезэнтодерма и ближе к перегибу - хордомезодерма (см. например ★ слайд 87). Какой материал располагается в гипобласте? Это **мезэнтодерма**, но ближе к Э/Э переходу это будет материал будущей **внезародышевой мезэнтодермы**

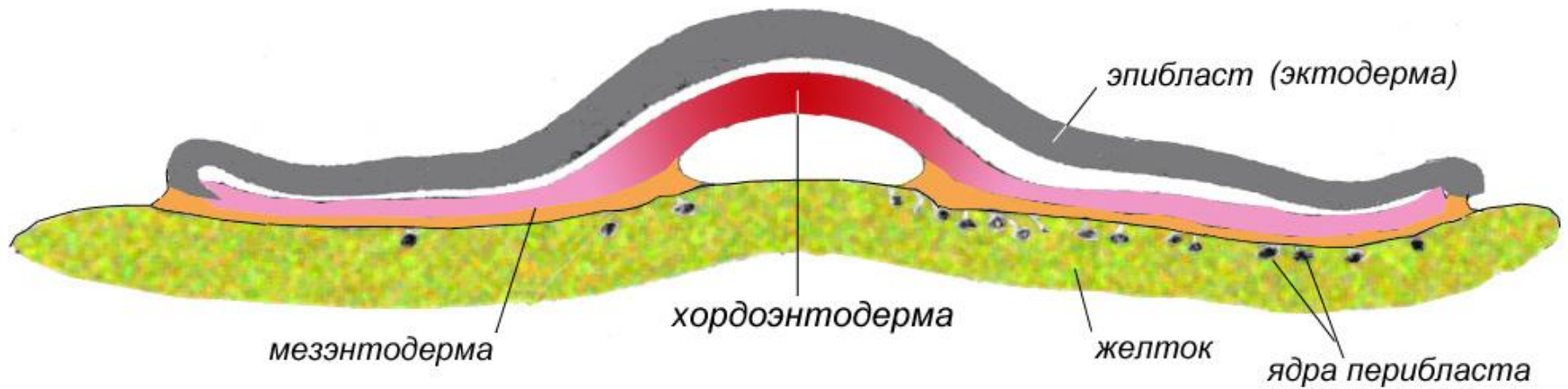
а по середине гипобласта – **эмбриональной мезэнтодермы** (хордоэнтодермы, в частности).

Выбор своей судьбы, например, внезародышевая/зародышевая у акул по-видимому, задается скорее их территориальной аллокацией в связи с дифференцированным поведением, отражающимся, в частности, в способе их интернализации (ингрессия или инволюция/деляминация), чем по причине их более ранней молекулярной спецификации.

Экстраэмбриональная и эмбриональная судьбы зачатков в развитии. Нет никаких доказательств различий (сегрегации) между возникающей экстраэмбриональной мезодермой и эмбриональными латеральными кровеносными островками, которые неразрывно соседствуют друг с другом на краю бластодермы и к началу гастрюляции экспрессируют одни и те же молекулы маркеров. *Таким образом, в развитии Акул экстраэмбриональная мезодерма идентична латеральной мезодерме.* Более **важные изменения на этой стадии происходят внутри**, будучи невидимыми в живом зародыше. В это время оформляются 2 или 3 **пары сомитов**, происходит **обособление хордального тяжа** от несколько утончившейся эпителиальной крыши («вторичного гипобласта»), нависающей над полостью (см. ★слайд).

Ранняя гаструла Пластиножаберных рыб

(схема поперечного разреза)



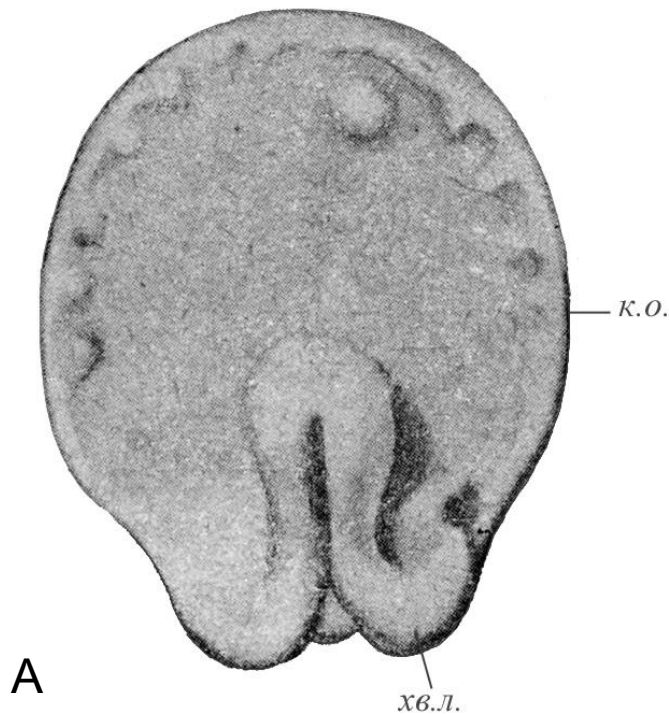
Из Гурвич (1909) по Ziegler (1892) с изменениями

Возникновение мезодермы. Во время гаструляции возникает и третий промежуточный слой – мезодерма. Он образуется по всему краю бластодермы, который подворачивается под эктодерму. Из этой подворачивающейся каёмки выселяются клетки, образующие рыхлый слой в краевых частях бластоцеля (★). Но особенно интенсивно образование мезодермальных клеток происходит от заднего края бластодиска, где они входят в бластоцель с боков бластопора и здесь образуют два продольные скопления, прижатые с боков к средней части гастрального впячивания, лежащей под материалом нейральных валиков и впоследствии обособливающейся в виде хорды (★). Накапливаясь в результате миграции новых клеток через бластоцель, клетки мезодермы в непосредственной близости от хорды объединяются в сомиты остальные постепенно распространяются в бластоцеле в стороны к краям бластодиска, образуя справа и слева от хорды рыхлые мезодермальные слои.

Руководствуясь особенностями группирования мезодермальных клеток около гастрального впячивания, Копш и Гертвиг пришли к заключению, что мезодерма возникает энтероцельным путём из краёв гастрального впячивания.

Губа бластопора. Следовательно, и у Селяхий имеется настоящий бластопор, но только с одной верхней губой, ведущий в полость гастроцеля и служащей местом интернализации всех зачатков, являясь одновременно организатором. Весь остальной край бластодермы есть край обрастания желточной сферы, образующий лишь краевую мезенхиму.

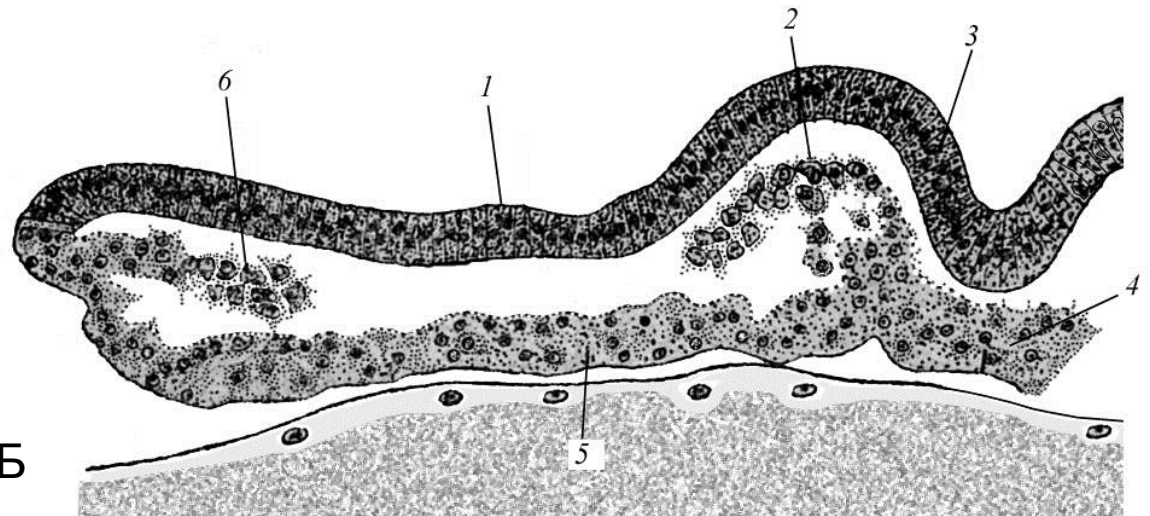
Нейруляция у Пластинчатожаберных рыб



А – внешний вид бластодиска *T. marmorata* на стадии появления нейральной бороздки

к.о. – край обрастания желтка, хв.л. – хвостовые лопасти.
по Ziegler and Ziegler (1892)

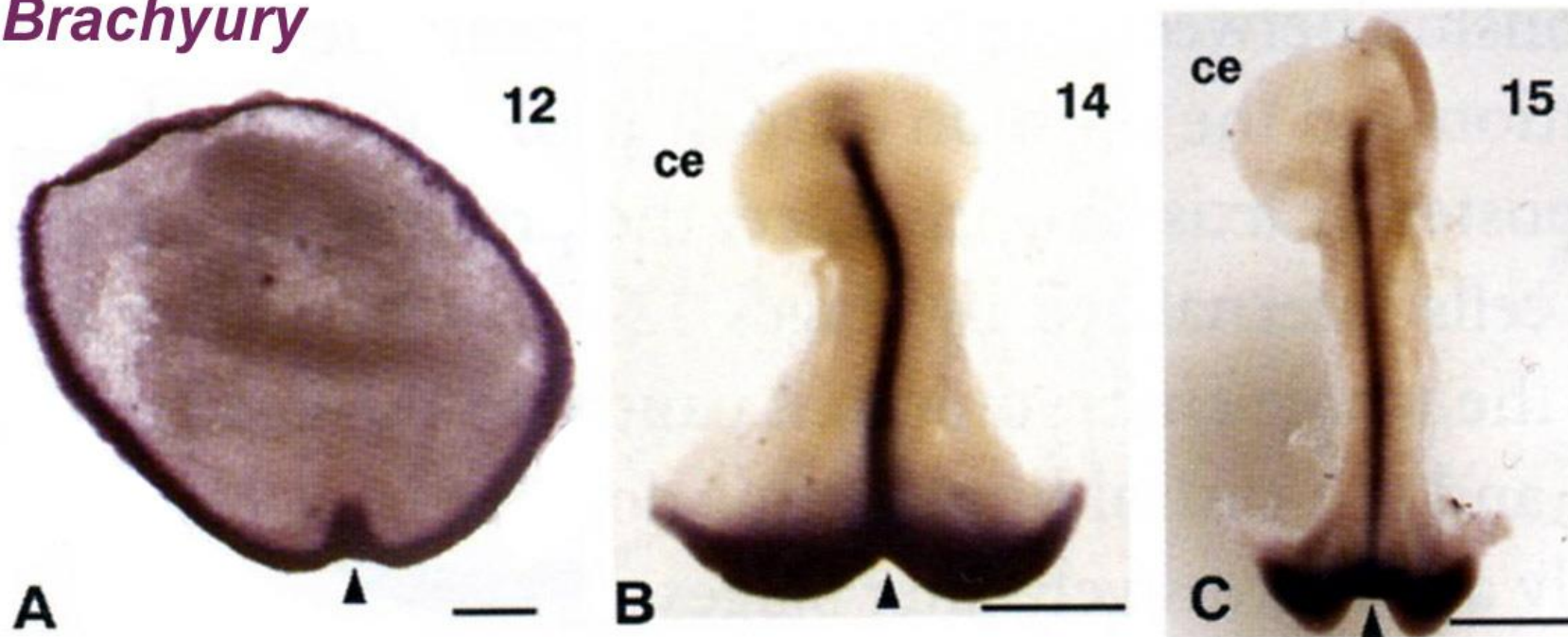
Б – поперечный разрез зародыша *G. melastomus*.
1- эктодерма, 2 – мезодерма, 3 – нейральная пластинка, 4 – хордальная пластинка, 5 – кишечная энтодерма, 6 – краевая мезенхима



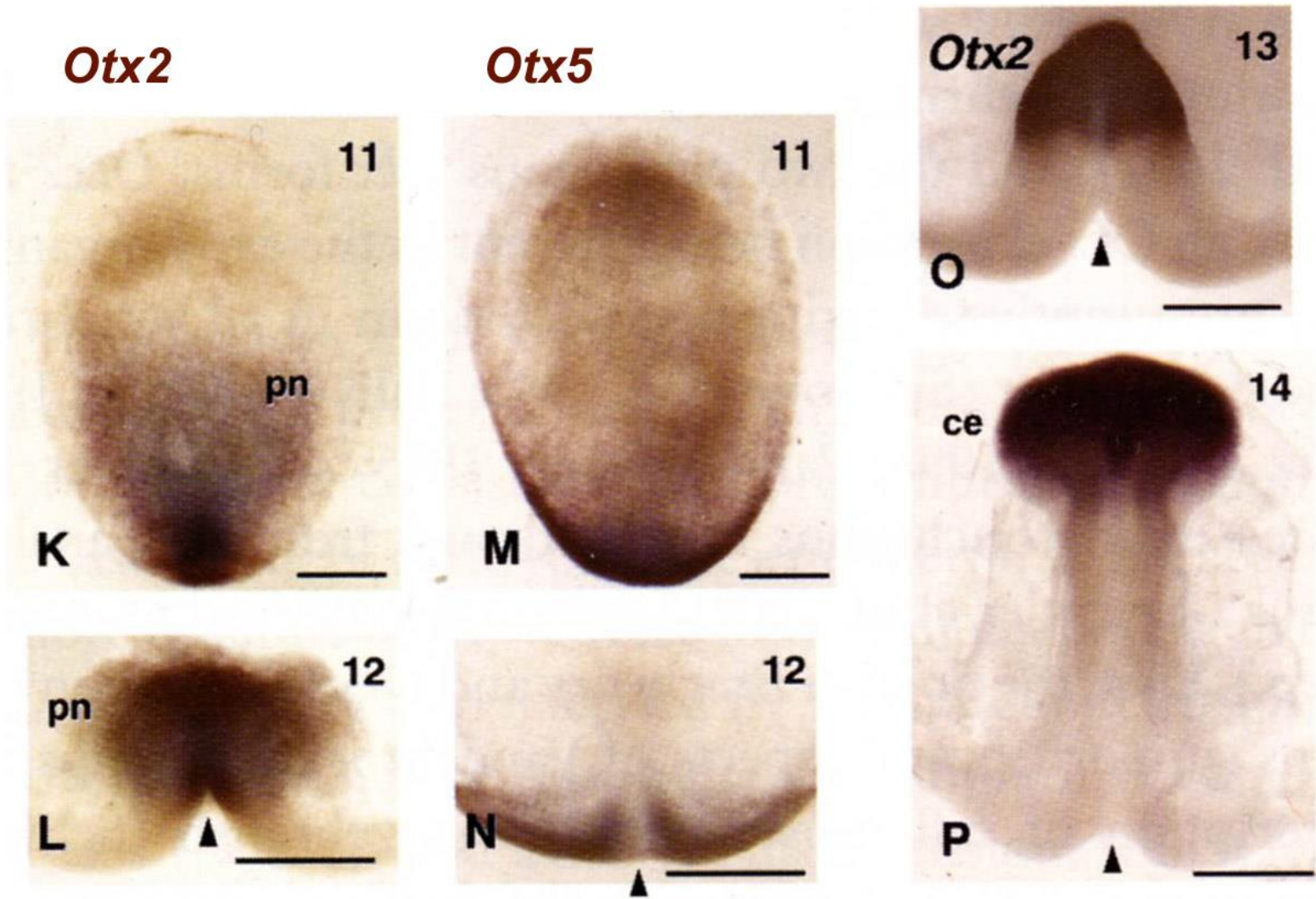
по Rabl (1892) из Иванова (1937)

Молекулярные характеристики гаструляции у *Scyliorhinus canicula*

Brachyury

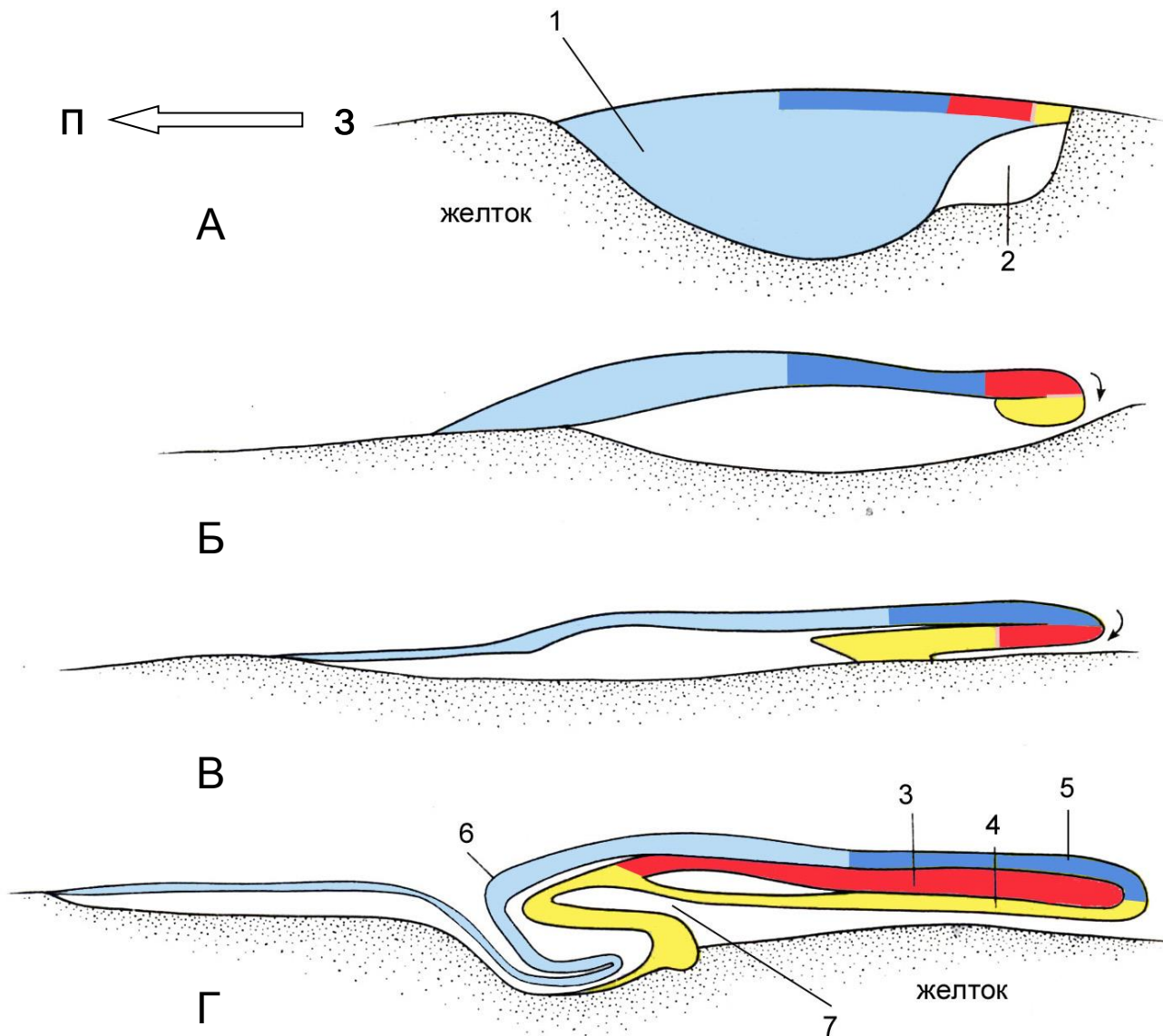


Результаты *Brachyury*-гибридизации на тотальных препаратах зародышей на последовательных стадиях гаструляции (12, 14 и 15). *Brachyury* – маркер образующейся мезодермы – первоначально транскрибируется по всему кольцу бластодермы (ст. 12), а затем локализуется в заднем секторе кольцевой зоны гаструлы и в зачатке хорды, где и сохраняется в продолжении всей гаструляции, концентрируясь в участке формирования хвостовой почки (по Sauka-Spengler et al., 2003).



Результаты гибридизации *Otx2* и *Otx5* на последовательных стадиях гастрюляции (11 - 14). *Otx*-экспрессия начинается в раннем организаторе и в клетках презумптивной нейроэктодермы. Транскрипция этого гена происходит в передних участках нейроэктодермы, и это полностью подтверждает ростокаудальное направление экстензии, постулированное Вандебруком (1936)

Гастрюляция и образования передней кишки по Vandebroek (1936)



Пояснение к предыдущему слайду «Продольные срезы последовательных стадий гастрюляции»

А – бластула; Б – инволюция эпителизованного слоя клеток (эпибласта) на заднем краю диска, соответствующем бластопору; В – продолжение инволюции, внутрь зародыша увлекаются новые порции поверхностного материала (мезэнтодермы); Г – мезодерма отделилась от энтодермы; образовалась полость кишки, открытая со стороны желтка и накрытая сверху энтодермой.

1 – бластодиск, 2 – «бластоцель», сейчас носит название подзародышевой полости, 3 – хордамезодерма, 4 – энтодерма, 5 – задняя нейроэктодерма, 6 - передняя нейроэктодерма, 7 – полость кишки

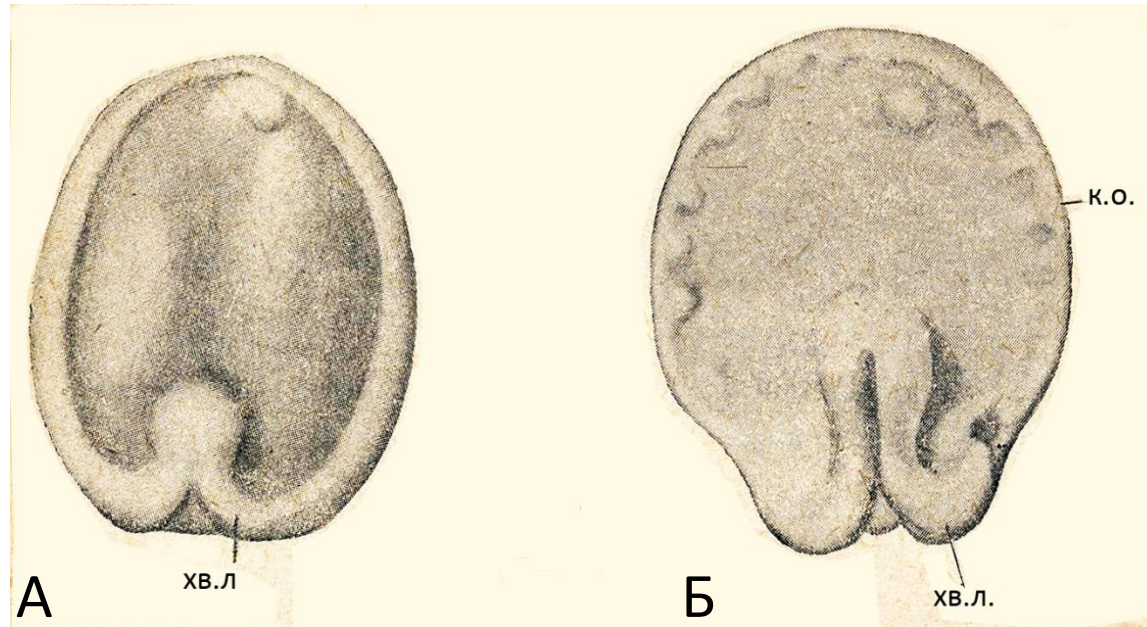
Хордальная пластинка, спаянная с суббластоцельной энтодермой ещё во время гастрюляционных движений, вступает с ней и с мезодермой в контакт, необходимый для начала формирования зародыша и присущ другим Chordata. Действие этого организующего контакта на ближайшую к хордальной пластинке порцию энтодермы вызывает подъем последней над поверхностью желтка и утрату связи с ним (★). При этом энтодерма разделяется на две части: осевую или кишечную энтодерму, не активную у зародыша, но участвующую в дальнейших собственных морфогенетических преобразованиях, ведущих к образованию кишечника, и на боковую или желточную энтодерму, сохраняющую связь с перибластом и желтком. Следовательно, желточная энтодерма является лишь чисто провизорным образованием, совместно с перибластом участвующим в переработке желтка. Со средних стадий она становится единственной тканью, участвующей в переработке желтка.

НОТОГЕНЕЗ
у
ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫХ
РЫБ

В ходе последующего развития происходит удлинение бластодермы. Оно совершается за счет врастания края под бластодерму, но главным образом вследствие нарастания этого края на поверхность желтка (как у миноги). При этом гастральная полость углубляется, а снаружи, соответственно, удлиняется зачаток нейральных валиков, принимающий вид выпуклого, удлиненного эллипсоида, разделенного продольной бороздкой; на заднем краю бластодермы эти два валика расходятся в стороны в виде двух лопастей с так называемой краевой зарубкой между ними (слайд ★).

Под эллиптическом зачатком нервной системы находится *полость гастрального впячивания*, ограниченная сверху эпителиальным (или в данном случае, внутренним) слоем, а снизу желтком с перибластом. Внутренний слой объединяется с суббластопоральной энтодермой, которая простирается от него в стороны, плотно прилегая к перибласту (слайд ★). При этом гастральная полость углубляется, а снаружи, соответственно, удлиняется зачаток нейральных валиков, принимающий вид выпуклого, удлиненного эллипсоида, разделённого продольной бороздкой; на заднем краю бластодиска эти два валика расходятся в стороны в виде двух лопастей с так называемой краевой зарубкой между ними. (слайды ★★). Внутренний пласт, приподнятый над желтком, представляет собой хордальную пластинку и возникает, следовательно из той медиальной порции бластодермы, которая подворачивается под продолжение полосы наружного слоя, т.е. слоя будущей нейральной системы.

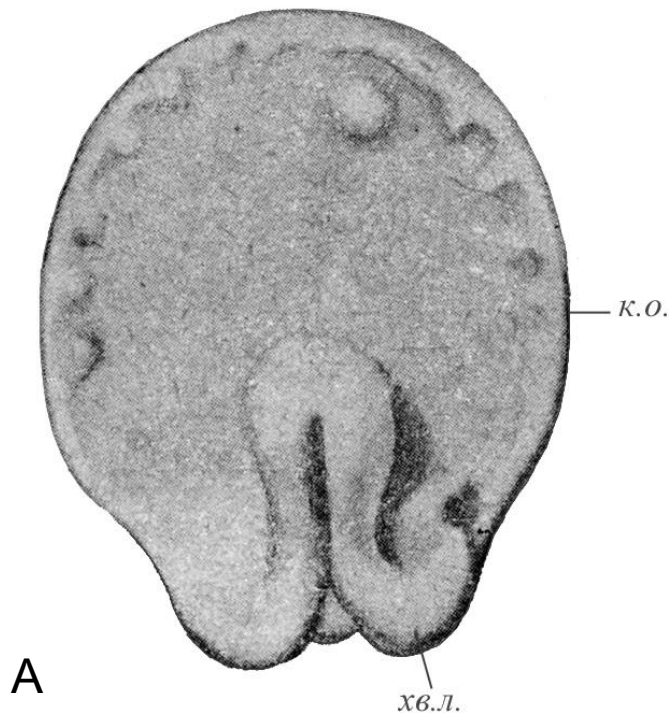
Начало нейруляции у *Torpedo* (скат)



Внешний вид бластодиска *Torpedo mormorata* на стадиях гаструлции (А) и появления нейральной бороздки (Б). Обозначения : к.о. – край обрастания; хв.л. – хвостовые лопасти.

По Циглеру из Иванова (1937)

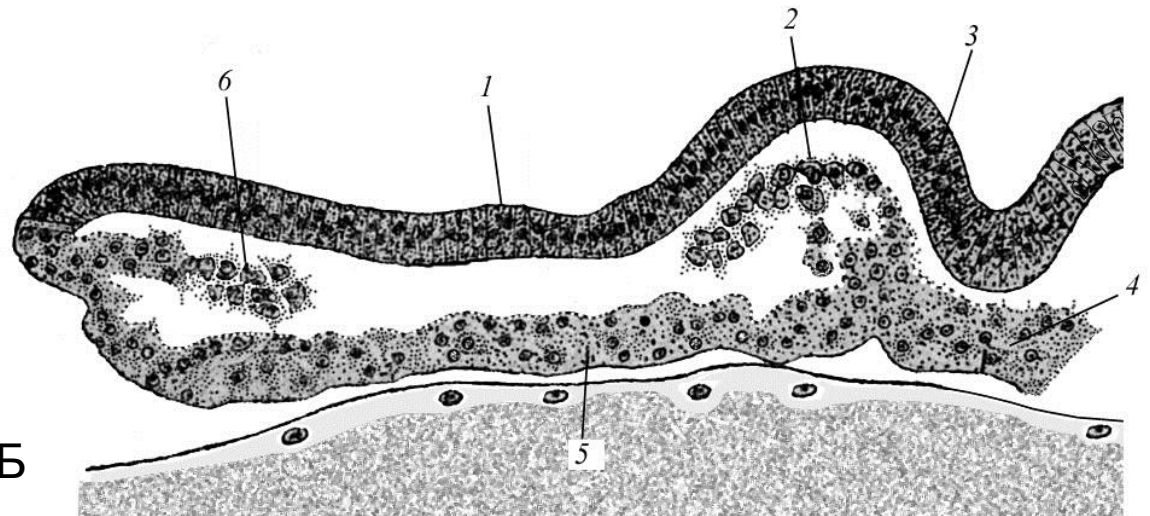
Нейруляция у Пластинчатожаберных рыб



А – внешний вид бластодиска *T. marmorata* на стадии появления нейральной бороздки

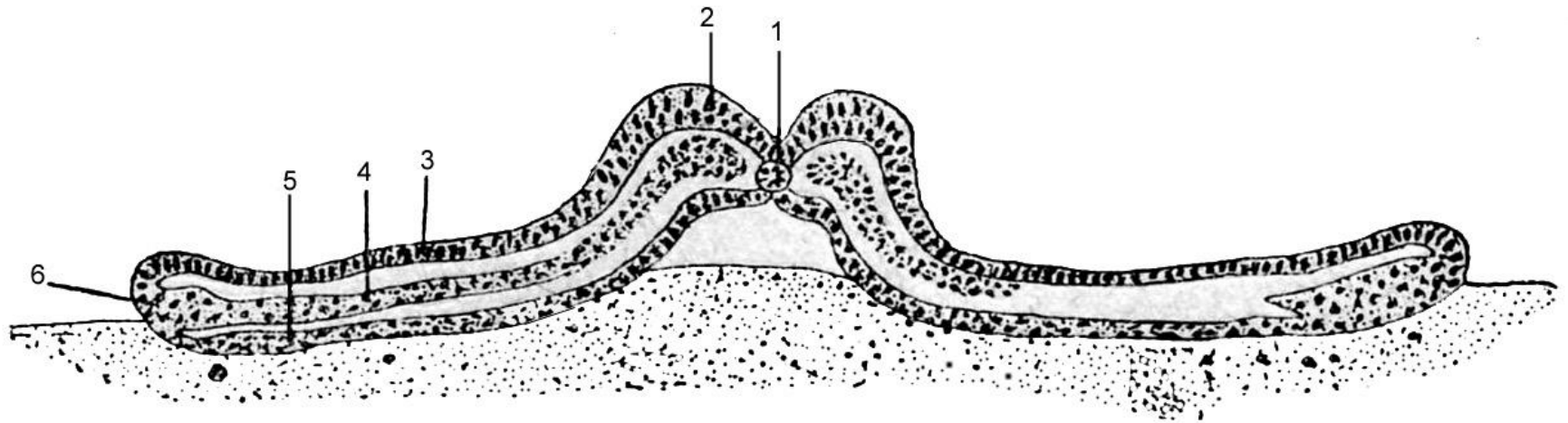
к.о. – край обрастания желтка, хв.л. – хвостовые лопасти.
по Ziegler and Ziegler (1892)

Б – поперечный разрез зародыша *G. melastomus*.
1- эктодерма, 2 – мезодерма, 3 – нейральная пластинка, 4 – хордальная пластинка, 5 – кишечная энтодерма, 6 – краевая мезенхима



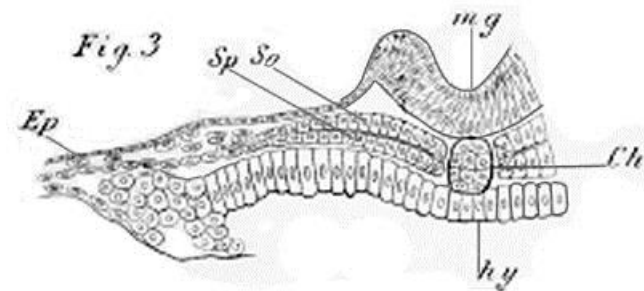
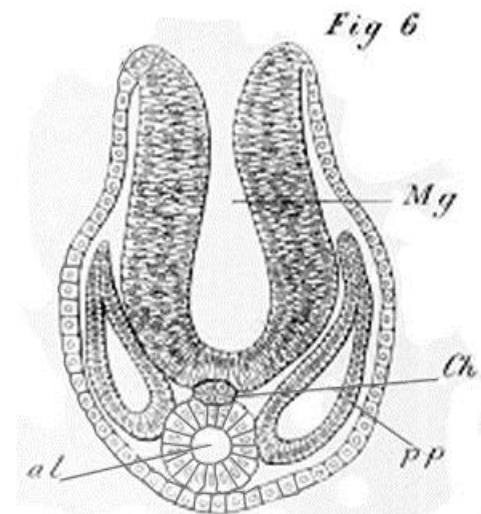
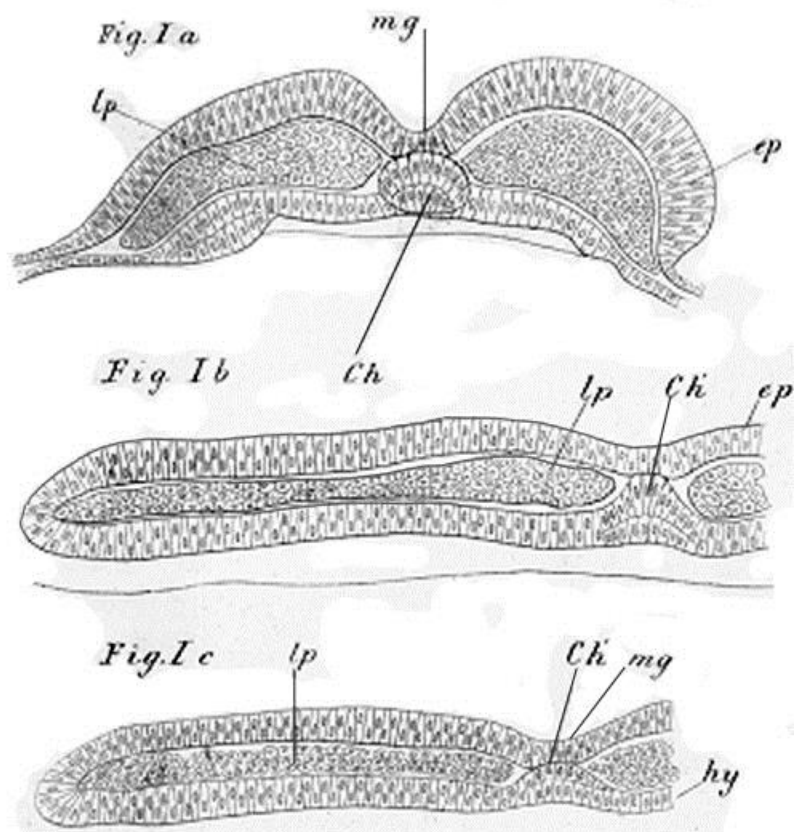
по Rabl (1892) из Иванова (1937)

Формирование слоя мезодермы в развитии Пластиножаберных рыб



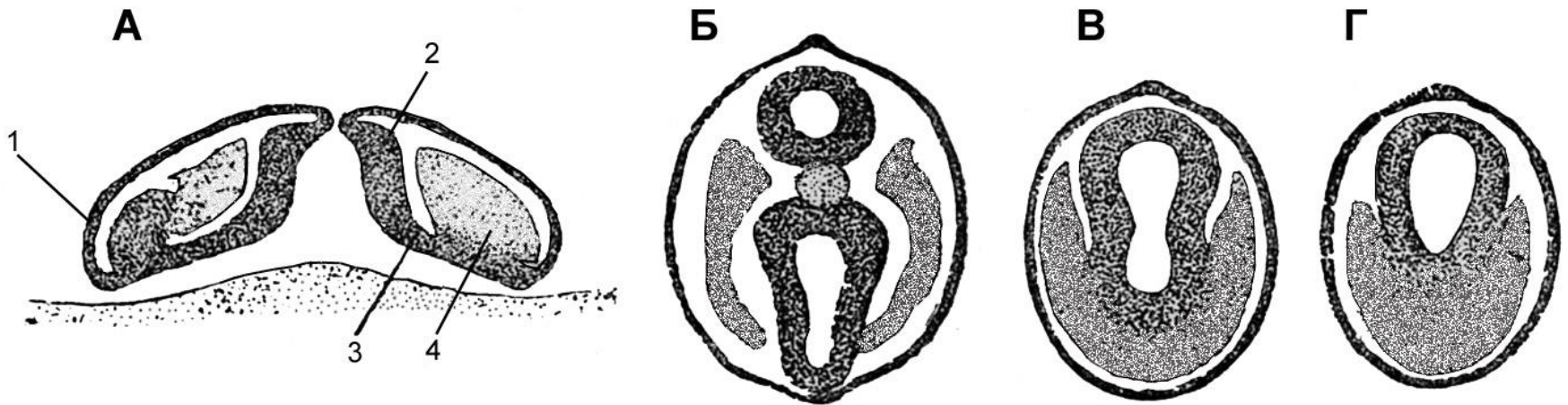
Поперечный разрез через среднюю часть тела зародыша *Torpedo* на стадии образования сплошного мезодермального слоя.

1 – хорда; 2 – нейральная пластинка; 3 – эктодерма; 4 – мезодерма; 5 – кишечная энтодерма.



Нейруляция у *Galeus melastomus*. Рис 1: три среза на разных уровнях тела одного зародыша (спереди назад). Рис. 6: поперечный срез через головной отдел эмбриона. На схеме представлено схождение нейральных складок к медиальной линии с образованием нейрального желобка (*Mg*). Рис. 3. Поперечный срез через заднюю часть зародыша на той же стадии. Обратите внимание на совершившееся разделение слоя мезодермы на соматоплевру (*So*) и спланхноплевру (*Sp*). В этой области морфогенез кишечной энтодермы еще не завершился, она представляет собой плоский слой клеток

Бинарная структура осевого комплекса зачатков в каудальном отделе тела зародыша *Elasmobranchii*



Поперечные разрезы через область хвостовых лопастей и хвостовую почку зародыша *Torpedo sp.* А – разрез через хвостовые лопасти; Б – срез через зону смыкания половин хвостовых лопастей; В и Г – срезы через каудальную область оси зародыша. В – на уровне нервно-кишечного канала; Г – на уровне заднего конца хорды.

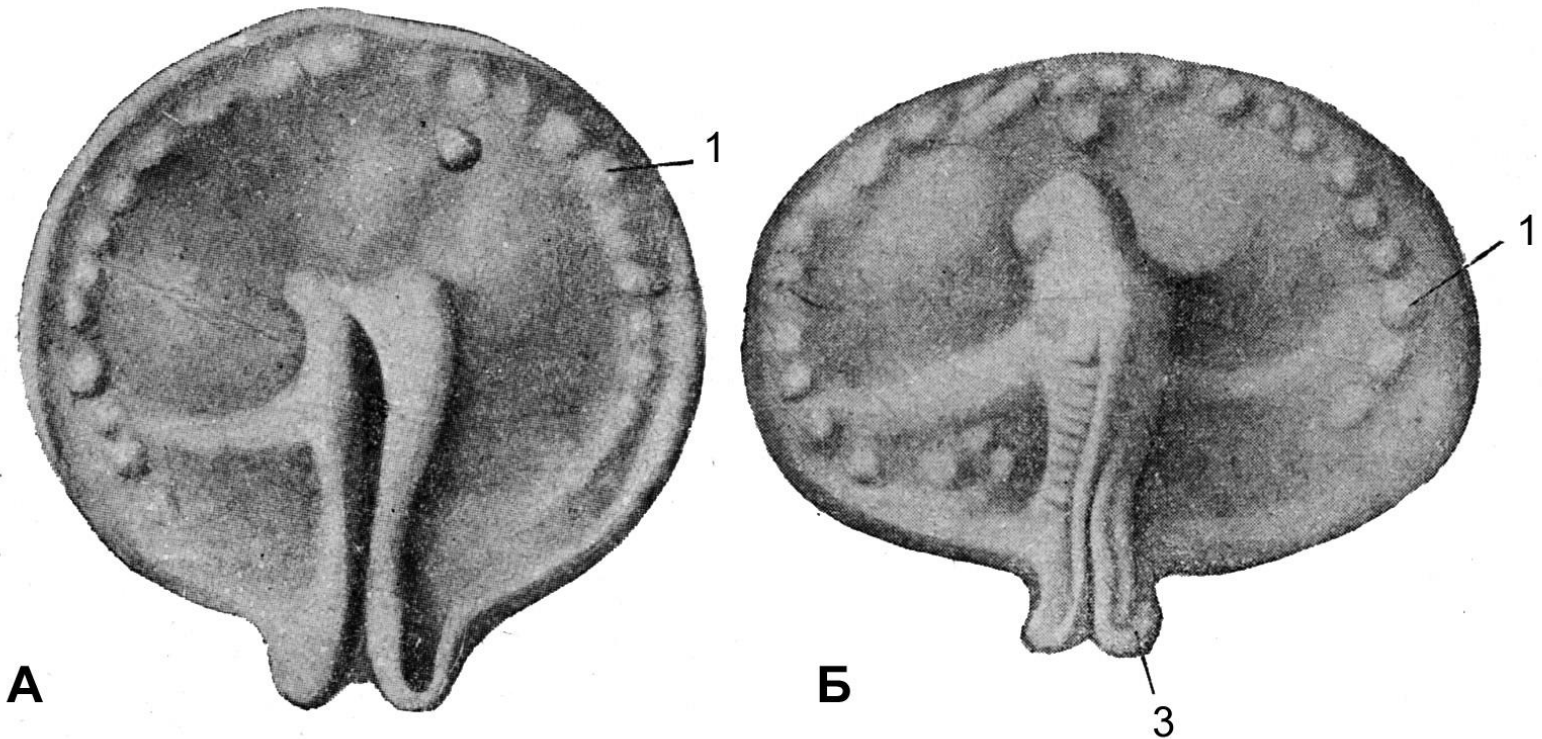
1 – эктодерма, 2 – зачаток НС, 3 – энтодерма, 4 – мезодерма

Губа бластопора с началом образования нейральных валиков становится двулопастной, так как участки губы по сторонам краевой зарубки вытягиваются за краевую линию бластодиска (слайд ★). Верхняя сторона хвостовых лопастей образована продолжением нейральной пластинки, а их боковые части – энтодермой; нижняя же сторона лопастей являющаяся продолжением подворачивающего слоя верхней губы бластопора, состоит также из этого мигрирующего снаружи материала мезодермы, хорды и кишечной энтодермы, причем, материал хорды располагается по внутреннему краю нижней стороны каждой лопасти (слайд ★).

Возвышение нейральных валиков. По мере роста бластодермы эллиптический зачаток нейральных валиков вытягивается в длину в задней своей половине. Одновременно ранее оформившиеся передние части валиков значительно поднимаются в виде двух высоких складок, на передних концах косовертикальных, очень широких и выступающих вперед; в задней половине валики выпячены кверху менее резко и сближены между собой (слайд ★).

Смыкание хвостовых лопастей. Вырастающая вперед и нависающая над поверхностью бластодиска часть широких передних лопастей нейральных валиков является зачатком переднего и среднего мозговых пузырей. С каждым продвижением бластопора назад хвостовые лопасти его дорсальной губы сближаются и смыкаются верхней своей стороной в два параллельных продолжения нейральных валиков (слайд 105,Б). При этом часть верхней стороны, утолщенная и занимающая ближнее положение к зарубке, разделяющей хвостовые лопасти, загибается под углом вниз, так что хвостовая лопасть становится округленно-треугольной (слайд 106 А).

Завершение нейруляции и подъем зародыша над желтком



А. Подъем нейральных валиков над бластодермой зародыша *Torpedo*. Б. Зародыш *Torpedo* на стадии смыкания нейральных валиков в переднем конце тела.

1. Скопление краевой мезенхимы под эктодермой (зачатки кровяных островков);
3. Хвостовые лопасти.

По Ziegler (1902) из Иванов (1937)

В нижней стенке лопасти происходит разделение на кишечную энтодерму и лежащую в полости каждой хвостовой лопасти мезодермальную массу. Ближайшая к внутреннему краю лопасти полоска нижнего листка состоит из материала будущей хорды. Когда лопасти смыкаются своими передними участками и соединяются друг с другом своими внутренними и нижними заостренными краями, находящиеся в них половинки нейральной пластинки соединяются в желобок нейральных валиков. Прилегающий к этому нижнему внутреннему краю материал хордомезодермы обеих лопастей соединяется сначала в пластинку хорды, которая со временем преобразуется в цилиндрический тяж, отделяющийся от кишечной энтодермы, но сохраняющий ещё некоторое время связь с нижней поверхностью нейрального желобка или нейральной трубки. Таким образом, клеточный материал хвостовых лопастей впереди переходит в цилиндрическое продолжение тела зародыша (★).

Кровяные островки. Передний и боковые края бластодиска при разрастании надвигаются на желточную сферу, покрывая её эктодермой, желточной энтодермой и производными краевой мезодермы с округлыми бугорками, выступающими над поверхностью бластодиска и вызываемыми скоплениями под эктодермой кровяных островков первичной мезенхимы (слайд 101). При дальнейшем разрастании бластодиска кровяные островки объединятся в неправильную сеть мезенхимных скоплений, дифференцирующихся затем в кровеносные сосуды. При этом край обрастания продолжает пролиферировать и генерирует новую мезенхиму. Таким образом, спереди и по сторонам от зародыша образуется поле желточных кровеносных сосудов, расширяющихся по мере разрастания бластодермы.

Неравномерное развитие зачатка нервной системы. Сблизившиеся симметричные нервные валики скоро срастаются друг с другом, причем срастание начинается с переднего конца спинномозговой части нейрального зачатка. Но в области головного мозга срастание запаздывает, в задней же части зачатка объединение и срастание нейральных валиков происходит позднее, в связи с более поздним возникновением зачатка, собственно. На переднем конце замкнутая нейральная трубка развивается сравнительно быстро, (хотя и остается на долго открытой наружу (нейропор), так что ещё до закрытия нейропора в ней намечаются три мозговых пузыря. Передний участок зачатка головного мозга в развитии всё дальше протягивается вперед, но благодаря возникшему искривлению в области среднего мозга на брюшную сторону, головной конец тела теперь уже погибает и растет вниз по направлению к бластодиску. В результате всех этих трансформаций голова отчетливо обособляется от бластодиска.

Подъём зародыша над желтком. Обособлению головы способствует и то обстоятельство, что практически все части тела вскоре после своего образования из хвостовых лопастей начинают вытягиваться в высоту (слайд 104). Особенно энергично растет в верх эктодерма с нею вместе вытягивается вверх и медиальный свод кишечной энтодермы (с самого начала своего появления не прилегавший к желтку), сильно суживаясь в нижней своей части также вытягиваются в вверх и спланхнотомы мезодермы. При этом пропорции зачатков остаются в дорсальной области неизменными, вытягиваются вверх только нижние части тела, благодаря чему вальковатая и расширенная дорсальная часть его приподнимается над бластодермой и остается соединенная с нею более узким и плоским продольным гребнем.

Подъём зародыша Torpedo над желтком

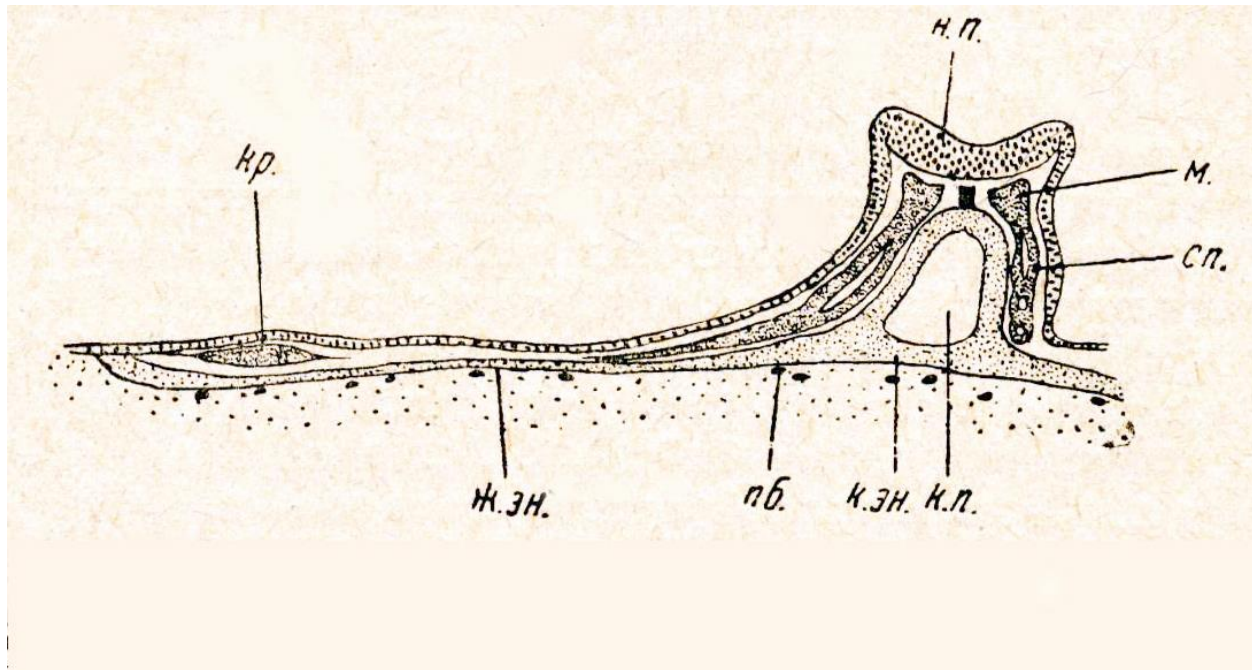
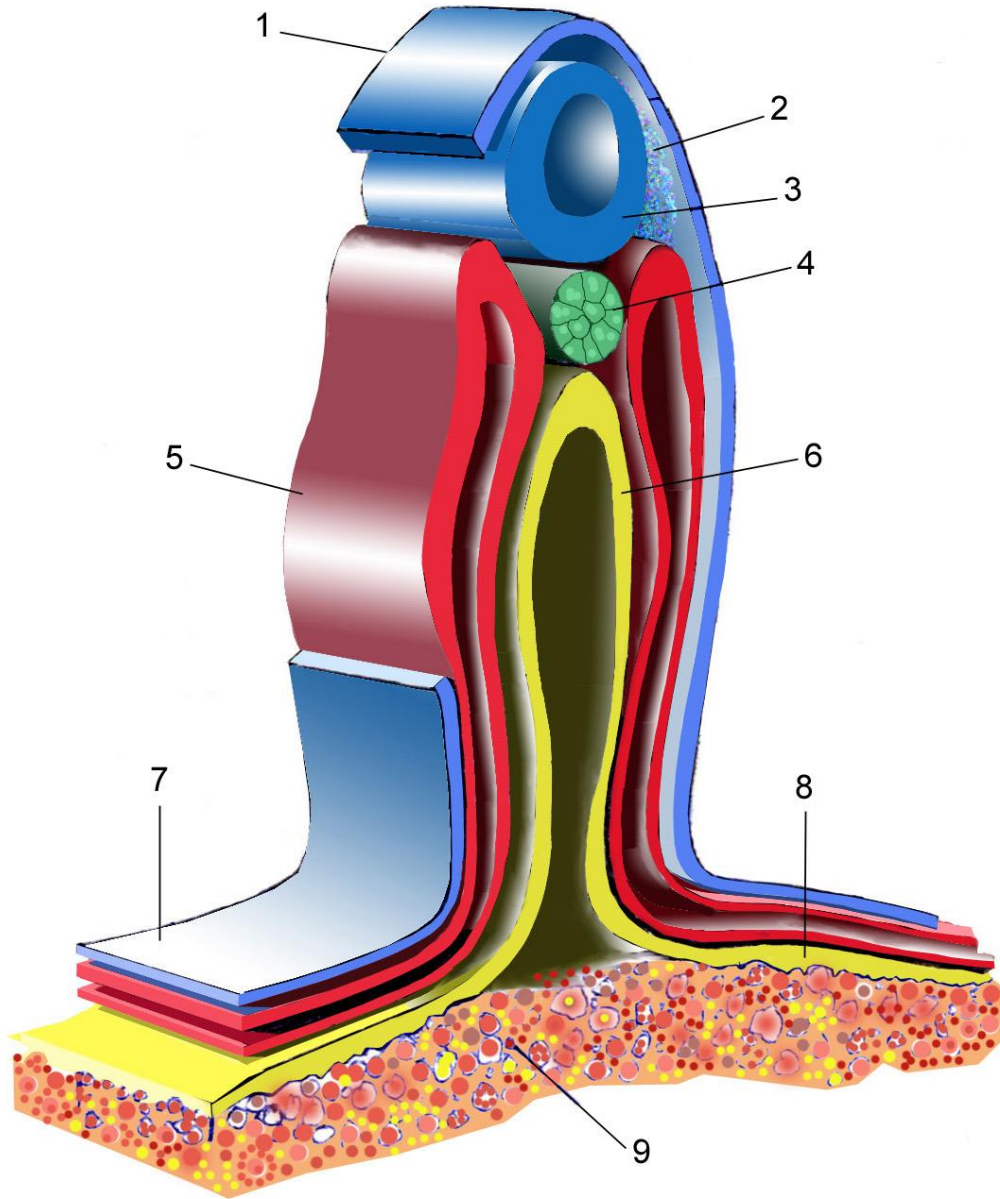


Схема поперечного среза через тело зародыша Torpedo во время подъёма зародыша над желтком при образовании пупочной ножки.

ж. эн. – желточная энтодерма; *к. эн.* – кишечная энтодерма; *к.п.* – кишечная полость; *к.р.* – кровяные островки; *м.* – миотом; *н.п.* – нейральная пластинка; *п.б.* – перибласт; *сп.* – спланхнотом.

Осевой комплекс зачатков у зародышей Elasmobranchii,

(Схема фрагмента тела
зародыша на стадиях подъема
над желтком)

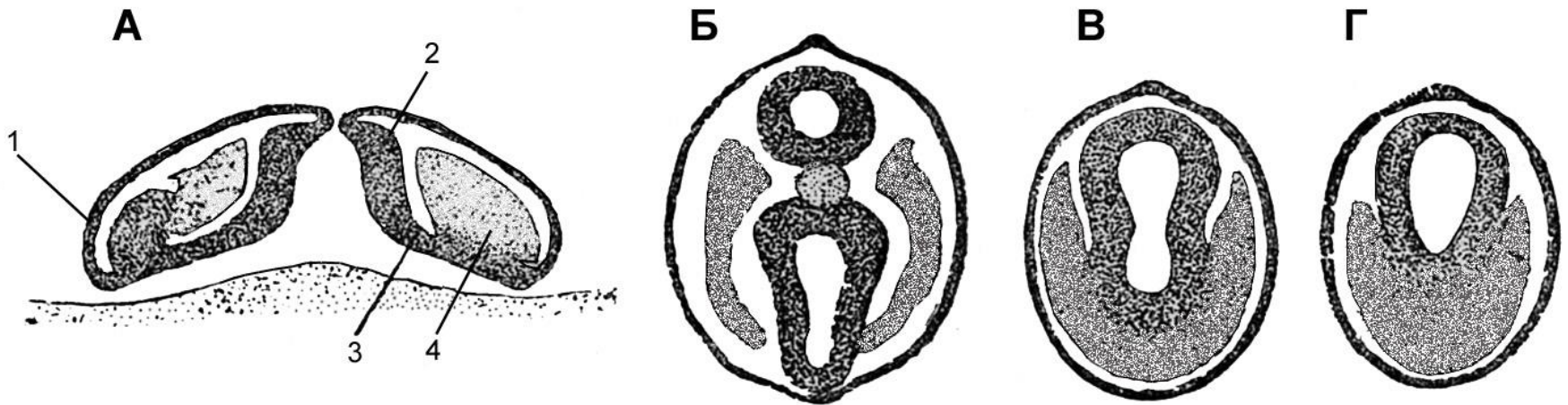


1- покровная эктодерма, 2 –
мигрирующие клетки
нейрального гребня, 3 –
нейральная трубка, 4 –
хорда, 5
– соматический листок
мезодермы боковой пластинки,
6 – кишечная энтодерма, 7 –
вnezародышевая эктодерма
стенки желточного мешка, 8 –
вnezародышевая энтодерма, 9 –
желток (желточные пластинки)

Хвостовая почка. На заднем конце хвостовые лопасти некоторое время продолжают нарастать. По достижении зародышем определенной длины эти лопасти переходят из горизонтального в почти вертикальное положение, так что их нижние поверхности оказываются повернутыми друг к другу. В то же время на повернутой теперь кверху части боковых поверхностей приподнимаются нейральные валики и теперь каждая лопасть в поперечном сечении приобретает очертания округленного треугольника, повернутого своей вершиной (имеющей на цельной лопасти вид продольного валика) к такому же валику другой лопасти (слайд 114).

Затем оба валика этих лопастей срастаются друг с другом; верхние края лопастей загибаются друг к другу и также срастаются, образуя верхнюю стенку нейральной трубки и эктодерму на её поверхности, а нижние края лопастей сближаются и замыкают в виде трубки нижнюю полость, представляющую собой задний конец кишечной трубки, также снаружи покрытый эктодермой (★Б, В, Г). В среднем в этих трех срастающихся участках срастание не доходит до самого заднего конца, и между кишечником и полостью нейральной трубки (нейроцелем) здесь остается сообщение, т.е. нервно-кишечный канал (★114 В). Так происходит замыкание бластопора и превращение его в нервно-кишечный канал. Теперь вместо хвостовых лопастей на заднем конце зародыша, который здесь уже значительно поднят над поверхностью яйца, появляется небольшой отросток, представляющий собой хвостовую почку. В полости этой хвостовой почки в области нервно-кишечного канала находится скопление недифференцированных клеток, имеющее вид плотной клеточной массы; из неё дифференцируются и вырастают хвостовые продолжения, в основном, хорды и мезодермы, в то время как нейральная трубка и хвостовая кишка дифференцируются и растут в составе стенок самого нервно-кишечного канала. Прежде чем все зачатки, о которых идет речь, кроме кишки обрета-

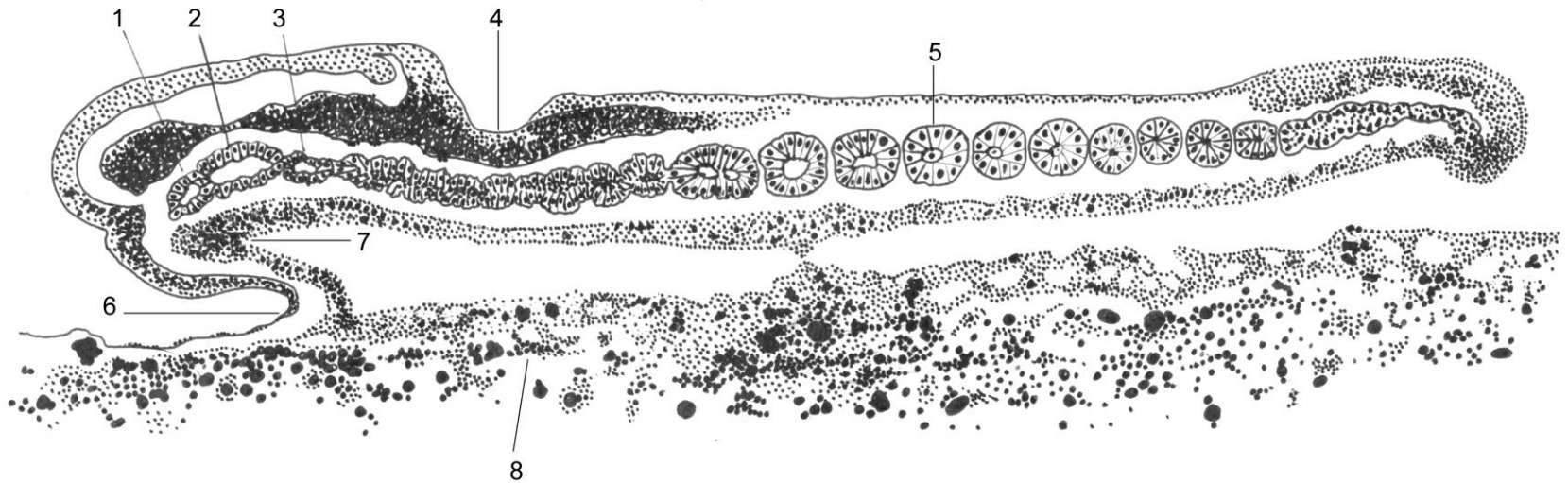
Бинарная структура осевого комплекса зачатков в каудальном отделе тела зародыша *Elasmobranchii*



Поперечные разрезы через область хвостовых лопастей и хвостовую почку зародыша *Torpedo sp.* А – разрез через хвостовые лопасти; Б – срез через зону смыкания половин хвостовых лопастей; В – на уровне нервно-кишечного канала; Г – на уровне заднего конца хорды.

1 – эктодерма, 2 – зачаток НС, 3 – энтодерма, 4 - мезодерма

Сегментация мезодермы и образование передней кишки у обыкновенной колючей акулы, *Squalus acanthias*



Парасагиттальный срез через тело зародыша *Squalus acanthias* в начале образования головной складки и передней кишки.

1, 2, и 3 предчелюстная, челюстная и гиоидная мезодерма головы; 4, слуховая ямка; 5, ряд сомитов; 6, головная складка; 7, передняя кишка; 8, желток.

ют свою дифференциальную идентичность, они отделяются и друг от друга и от эктодермы. Кишка же не отделяется от эктодермы, и это место соответствует положению будущего ануса.

С момента достижения дефинитивного видового числа сегментов (миотомов), пролиферация и дифференциация новых миотомов и зачатков других органов тела заканчиваются, а нервно-кишечный канал закрывается и на этом прекращается сообщение нейральной трубки с хвостовой кишкой, после чего последняя дегенерирует на участке между анусом и задним концом нейральной трубки. Дальше продолжается только рост и дифференцировка уже образовавшихся органов – головы, туловища и хвоста. При этом зародыш сильно поднимается над яйцом, будучи соединенным в области туловища с бластодиском высоким гребнем и продолжает обособляться от поверхности яйца путем образования выемки в заднем краю этого гребня. Внутри гребня протягиваются сильно суженные стенки кишечной энтодермы, соединяющие зародышевую часть её с внезародышевой, лежащей на желтке. По сторонам её проходят также сильно вытянутые нижние части спланхнотомов. С появлением задней выемки в соединительном гребне, всё дальше впереди прерываются эти суженные соединения эктодермы, энтодермы и мезодермы зародыша с желтком, в результате от гребня остается только довольно узкий *стебелёк*, отходящий от тела позади сердца и соединяющий зародыш с бластодиском до конца развития (★).

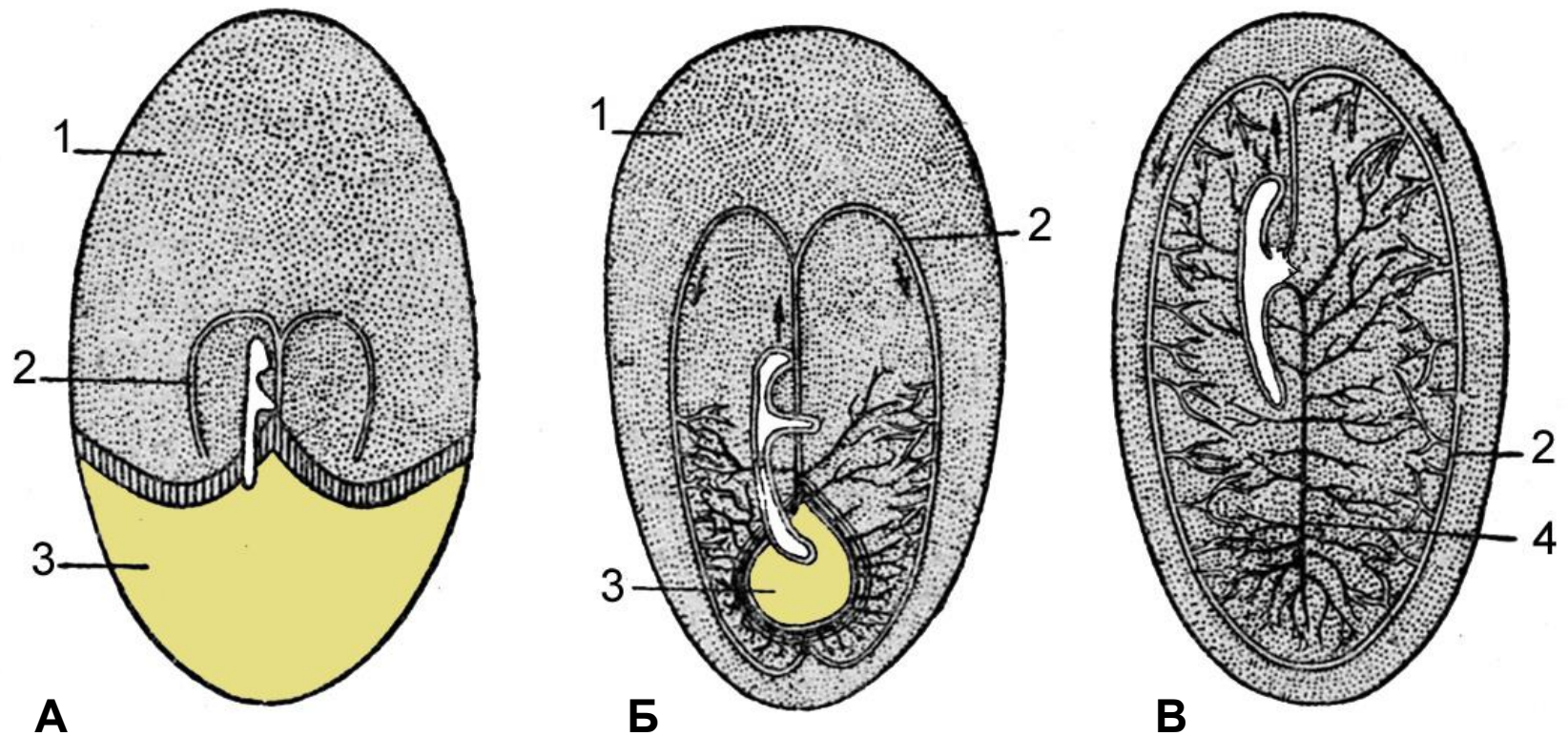
Завершение обрастания желтка. Как видно, с момента своего закрытия бластопор отделяется от края бластодиска вместе с задним концом зародыша и хвостовой почкой и весь край бластодиска становится теперь фронтом обрастания желтка. Сам зародыш в это время остается очень маленьким по сравнению с массой оставшегося желтка (592). У Селяхий вследствие огромной массы желтка процесс его обрастания сильно отстает

по времени от конца гастрюляции у зародыша. Но если эта особенность развития Селяхий зависит исключительно от количества желтка, то другая специфика – поднимание тела зародыша над поверхностью яйца – и связанное с этим образование пупочного стебелька, зависит от каких-то иных, может быть, чисто морфологических особенностей развития Селяхий. Питание зародышей Селяхий обусловлено деятельностью клеток желточной энтодермы, и переработанные в питательную жидкость продукты желтка переходят в желточную кровеносную систему, по которой доставляются во все органы зародыша. Отсюда следует, что для питания зародыша желтком, важно лишь то кровяное русло, которое соединяет кровеносную систему зародыша с сосудами желточного мешка, т.е. выносящие и приносящие кровь в желточный мешок, эти сосуды проходят здесь внутри пуповинного стебелька.

Дальнейшее развитие и рост зародыша Селяхий сопровождаются продолжающимся обрастанием желтка эктодермой, мезенхимой кровеносных сосудов и желточной энтодермой. При этом главную роль в этом процессе продолжает играть бывшие передний и боковые края бластодермы; задний же край нарастает по-прежнему медленнее. Поэтому к концу обрастания желтка уменьшенная в диаметре *желточная пробка* оказывается лежащей поблизости от места прикрепления пуповинного стебелька и здесь же происходит и её зарастание бластодермой.

Много раньше, вместе с замыканием бластопора, прекращается, и миграция краевой мезенхимы из края обрастания, и на всем её протяжении образуется камбиальный краевой пояс мезенхимы, по длине которого возникает краевой желточный сосуд, перемещающийся по поверхности желтка вместе с краем бластодермы. К концу обрастания этот сосуд окружает кольцом желточную пробку (см. слайд 118, Б).

Обрастание желтка бластодермой в развитии Пластинчатожаберных

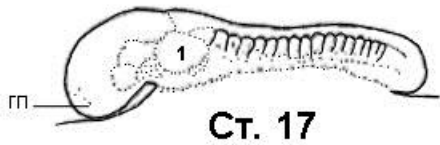


Три последовательные стадии обрастания желтка бластодермой у *Galeus melastomus*.

1 – бластодерма, 2 – желточная артерия, 3 – желток, 4 – желточная вена

После завершения обрастания желточный мешок очень велик и намного превышает объем зародыша (слайды). Но так как происходит непрерывная диссимиляция и потребление желтка, то зародыш растет, а желточный мешок постоянно уменьшается в размерах, и у сформировавшегося неоната имеет вид узкого колбовидного придатка с расширенной нижней частью. Постепенно и он уменьшается и в конце концов совсем исчезает.

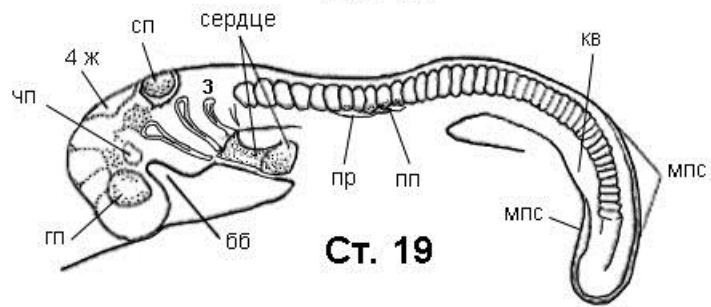
Образование пупочного стебелька и преобразование его в пупочный канатик



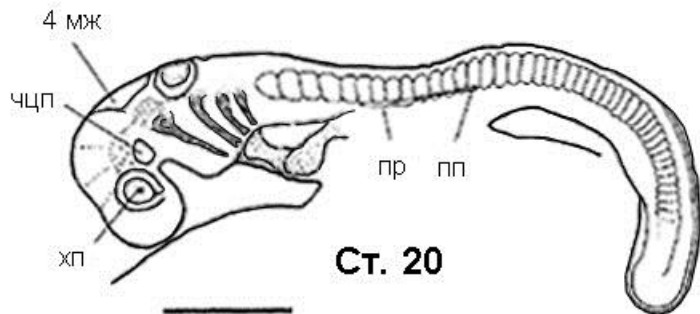
Ст. 17



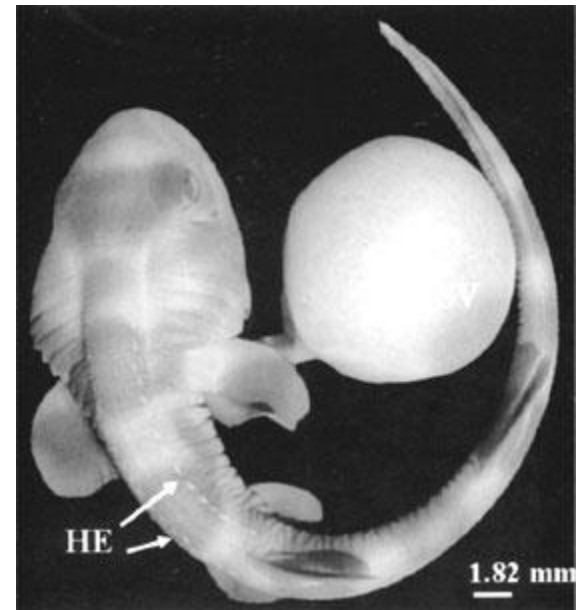
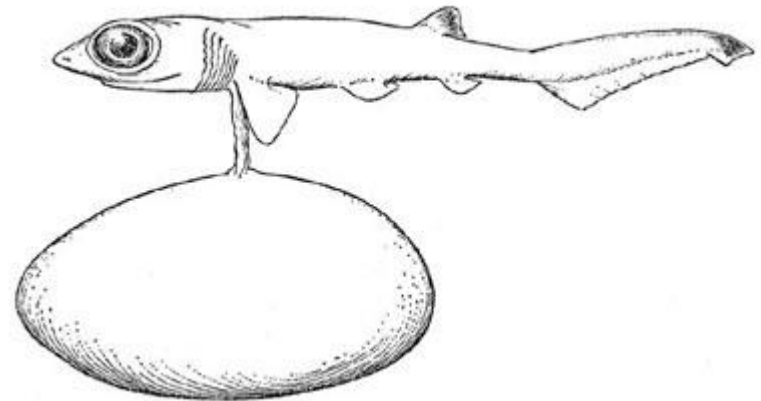
Ст. 18



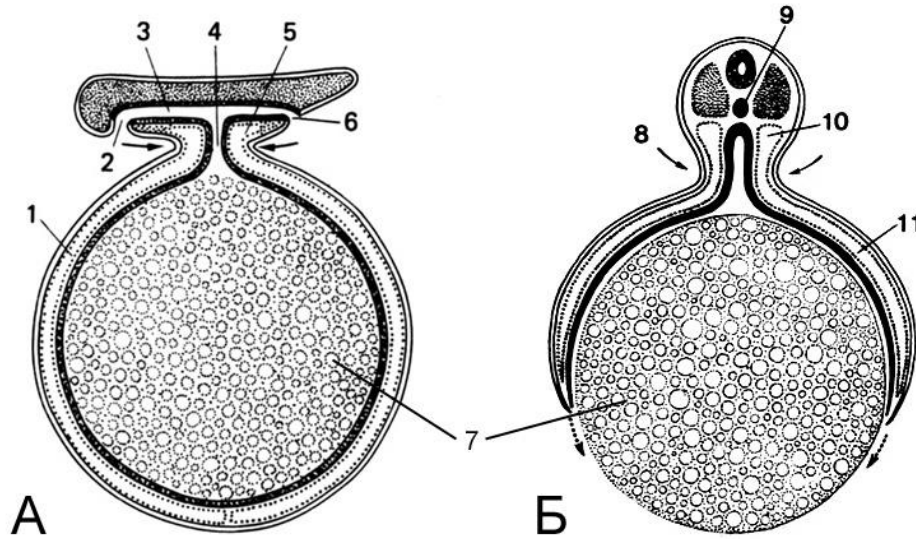
Ст. 19



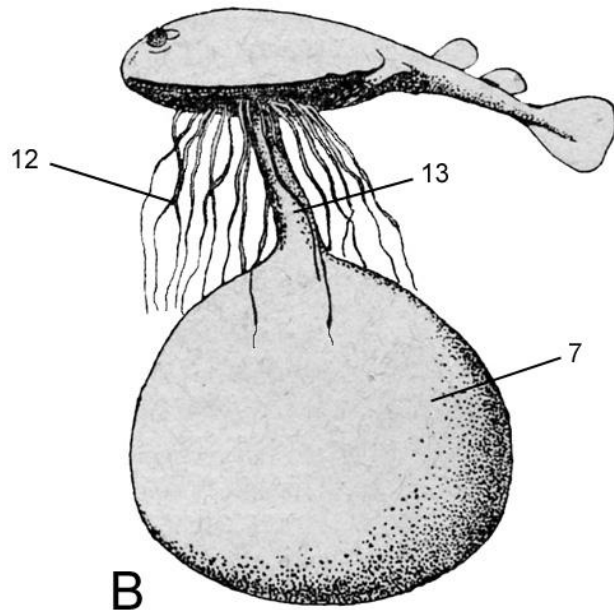
Ст. 20



Желточный мешок в развитии Elasmobranchii



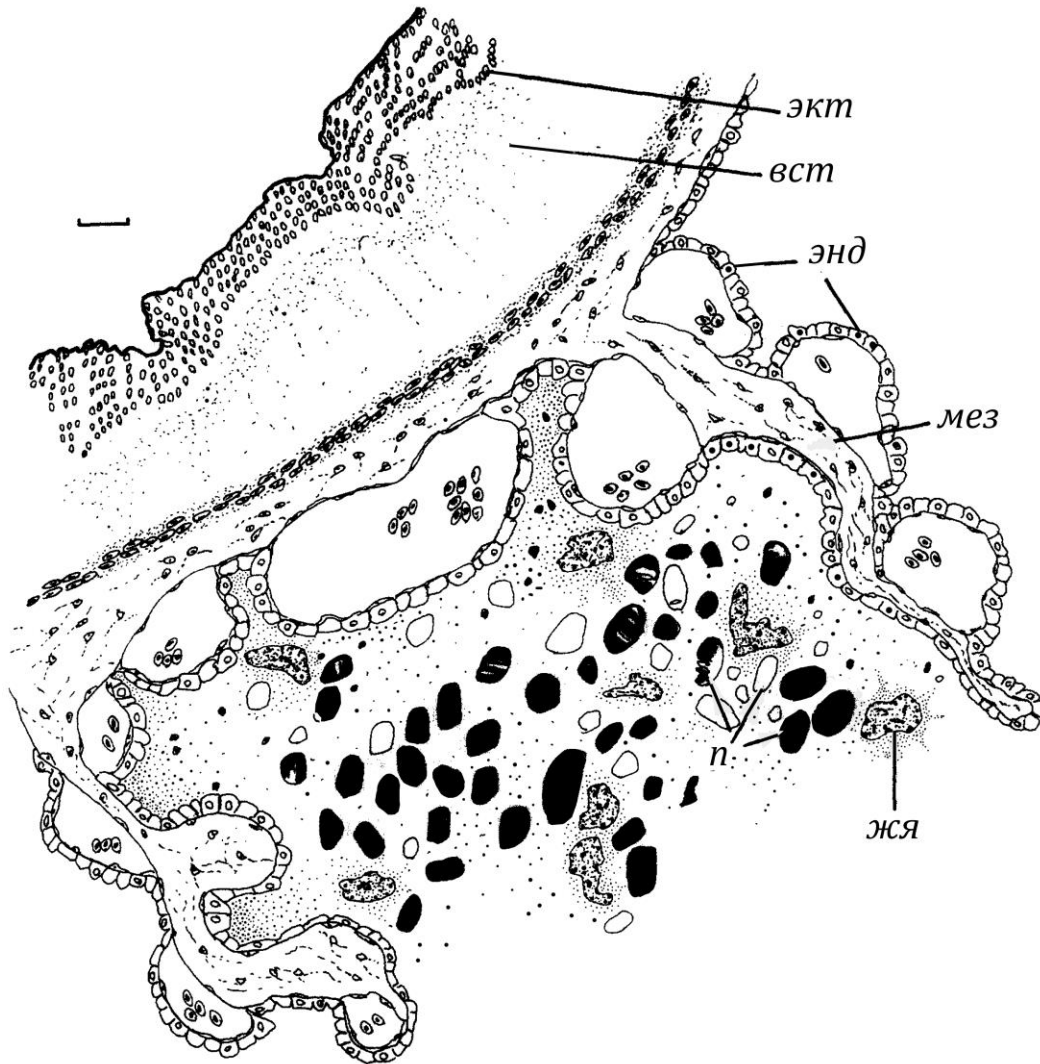
Схемы разрезов через эмбрион: А – продольный разрез на стадии завершения обрастания; Б – поперечный разрез в момент подъема тела зародыша и начала обособления его от формирующегося желточного мешка; В – зародыш *Torpedo marmorata* с желточным мешком и нитями наружных жабр.



1 и 11 – экзоцелом, 2 – рот, 3 – кишка, 4 – желточный проток, 5 и 10 – эмбриональный целом, 6 – анальное отверстие, 7 – желток в желточном мешке, 8 – боковые складки, 9 – хорда, 12 – нити наружных жабр, 13 – желточный стебелек

(А и Б) по Хадорн и Венер (1989); (В) из Иванов (1937) по Hertwig (1874)

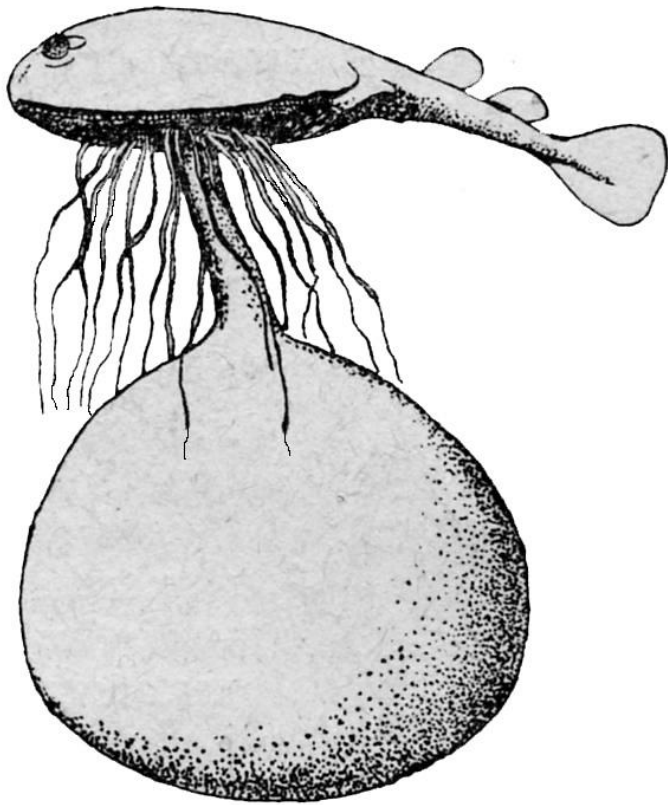
Стенка желточного мешка у эмбриона *Scyliorhynchus canicula*



Схематическое изображение среза через «активную» зону желточного мешка ближе к концу развития (редукции ЖМ)

Аббревиатуры: *вст* – волокнистый соединительнотканый слой; *жя* – желточное ядро; *мез* – мезенхима, врастающая в сосудистую складку энтодермы; *п* – желточные пластинки; *экт* – эктобласт (внезародышевая эктодерма); *энд* – внезародышевая энтодерма

Наружные нитчатые жабры у Пластинчатожаберных рыб



• У зародышей всех Пластиножаберных рыб первоначально появляются выросты наружных жабр, которые облегчают дыхание в раннем развитии. Наружные жабры – временные (переходные) структуры; они исчезают по мере появления дефинитивных жаберных пластинок, выполняющих респираторную функцию у плода и у взрослого организма. На рисунке изображен эмбрион ската с желточным мешком и наружными жабрами

Окончание презентации

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ