

# ЖИВОРОЖДЕНИЕ у ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫХ РЫБ

Класс Хрящевые рыбы  
(Chondrichthyes)

Подкласс Пластинчатожаберные  
(Elasmobranchii)

## Тема IV. АДАПТАЦИИ К ЖИВОРОЖДЕНИЮ НА ОСНОВЕ ЖЕЛТОЧНОГО МЕШКА

### п/тема I: **Омфалоплацента у Селяхий.**

Введение.

Начнём знакомство с адаптациями к живорождению при внутриутробном вынашивании с рассмотрения организации плацентации в тех случаях, когда материнским элементом плаценты служит стенка яйцевода, а со стороны эмбриона таким посредником выступает выстилка желточного мешка (**омфалоплевры**). Область тесного контакта между названными тканями, выполняющую трофическую, респираторную и другие функции и обеспечивающую таким образом, оптимальные условия для развития эмбриона, очень часто называют **омфалоплацентой**. Омфалоплацента описана у представителей разных систематических групп животных, у Акуловых, Рептилий, из Млекопитающих – у Сумчатых. Формируется она и у высших Млекопитающих (Eutheria). Правда, там такая плацентация имеет проходящий характер, и желточная плацента функционирует лишь на ранних этапах развития и затем уступает место так называемой хориоаллантоисной плаценте.

Хрящевые рыбы – “загадочные и немного мистические существа”. И хотя они возникли раньше других Челюстноротых, но клише «примитивные» как в смысле их организации, так и в отношении их физиологии и поведения, почти всегда не корректно. Вот **некоторые особенности организации** Хрящевых рыб:

только *хрящевой скелет* (костной ткани нет). Правда, существует мнение,

костный скелет у них вторично редуцирован кожа покрыта «зубами» - *плакоидными чешуями*, которые неоднократно в течение жизни индивидуума обновляются чрезвычайно развиты, например, у Акуловых *обонятельные доли* переднего мозга, а поэтому у них сильно развито ольфакторное восприятие; они типичные *макросоматики* акулы либо откладывают очень крупные, обильно снабжённые желтком (*телолецитальные*) яйца, заключённые в роговую оболочку, либо являются живородящими. И в том, и в другом случае им свойственно *внутреннее оплодотворение*, для чего у самцов брюшные (тазовые) плавники преобразованы в парные совокупительные органы – *птеригоподии* (пальцевидные придатки). Селяхии демонстрируют все три модуса развития, т.е. *яйцерождение, яйцеживорождение и истинное живорождение*.

Около 515 видов (55%) всех Хрящевых рыб рожают живых детенышей. За исключением скатов, развитие которых происходит во внешней среде, другие четыре порядка скатообразных рыб, т.е. *колючие (stingrays) скаты, гитарообразные рыбы, электрические скаты и пилоносые рыбы* (около 270 видов) являются живородящими, как и 70 % акул (245-270 видов)

# **БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ELASMOBRANCHII**

**репродуктивная стратегия  
строение полового аппарата  
гонады, оплодотворение**

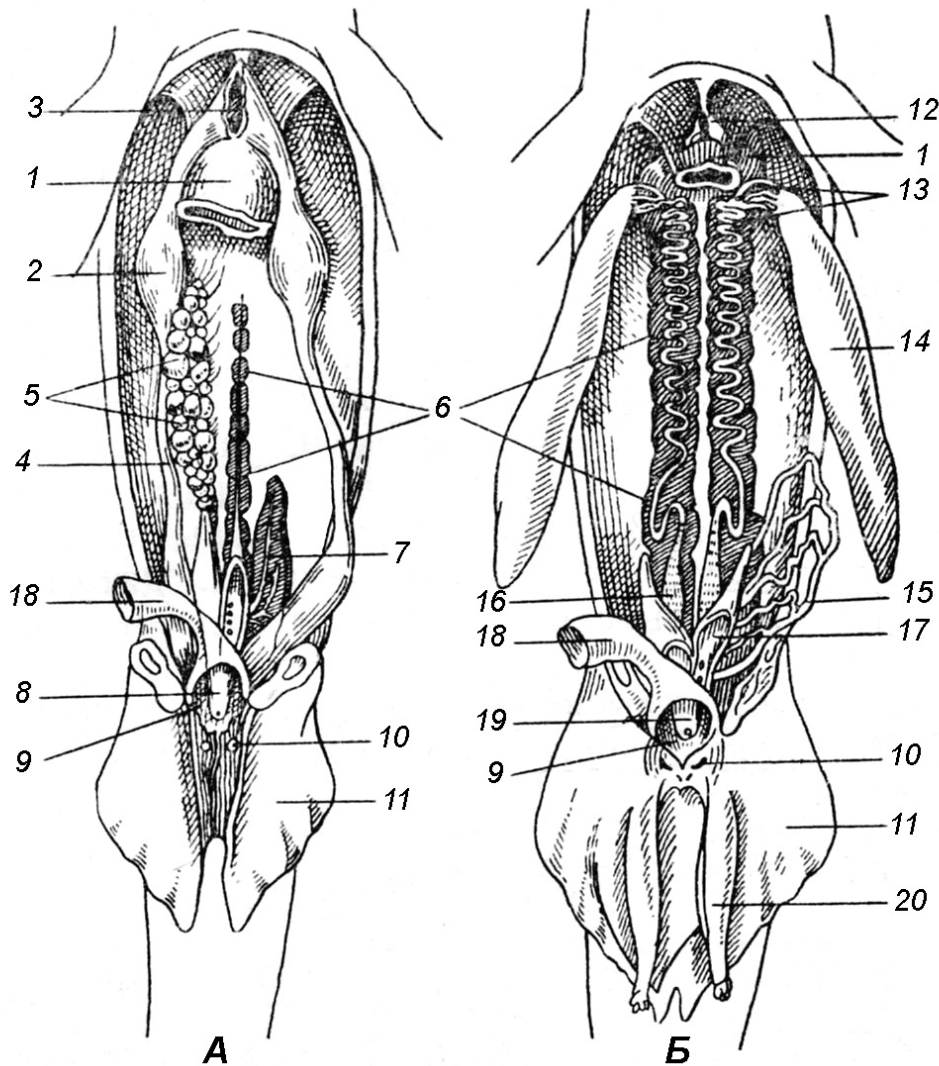
# К-стратегия у Elasmobranchii

Репродуктивная цель у Chondrichthyes, для представителей которых среда обитания характеризуется выраженным постоянством условий, и успех вида зависит, главным образом, от фактора конкуренции между взрослыми индивидуумами, достигается с помощью стратегии К. Суть стратегии К в данном случае заключается в сосредоточении энергетических (и всех прочих) ресурсов в нескольких (немногих, но конкурентоспособных) потомках.

В зависимости от доступных резервов желтка, дополнительного питания, получаемого со стороны материнского организма, и, конечно, от положения в матке, размеры новорожденных, если не считать экстремальных значений, обычно колеблются от 45 до 60 см. Новорожденные песчаной тигровой акулы имеют длину до 1 м и вес до 9 кг. В исключительных случаях неонаты, например, белых акул имеют длину 1,3 м. Такой длины не достигают многие взрослые костные рыбы. Учитывая эти обстоятельства, можно предположить, что для юных акул число возможных врагов и соперников оказывается существенно меньшим, а спектр животных-добычи – расширенным.

Гермафродитизм, т.е. наличие в одном организме развитых тканей яичника и семенников, представляет редчайшее явление среди Пластиножаберных (Atz, 1964).

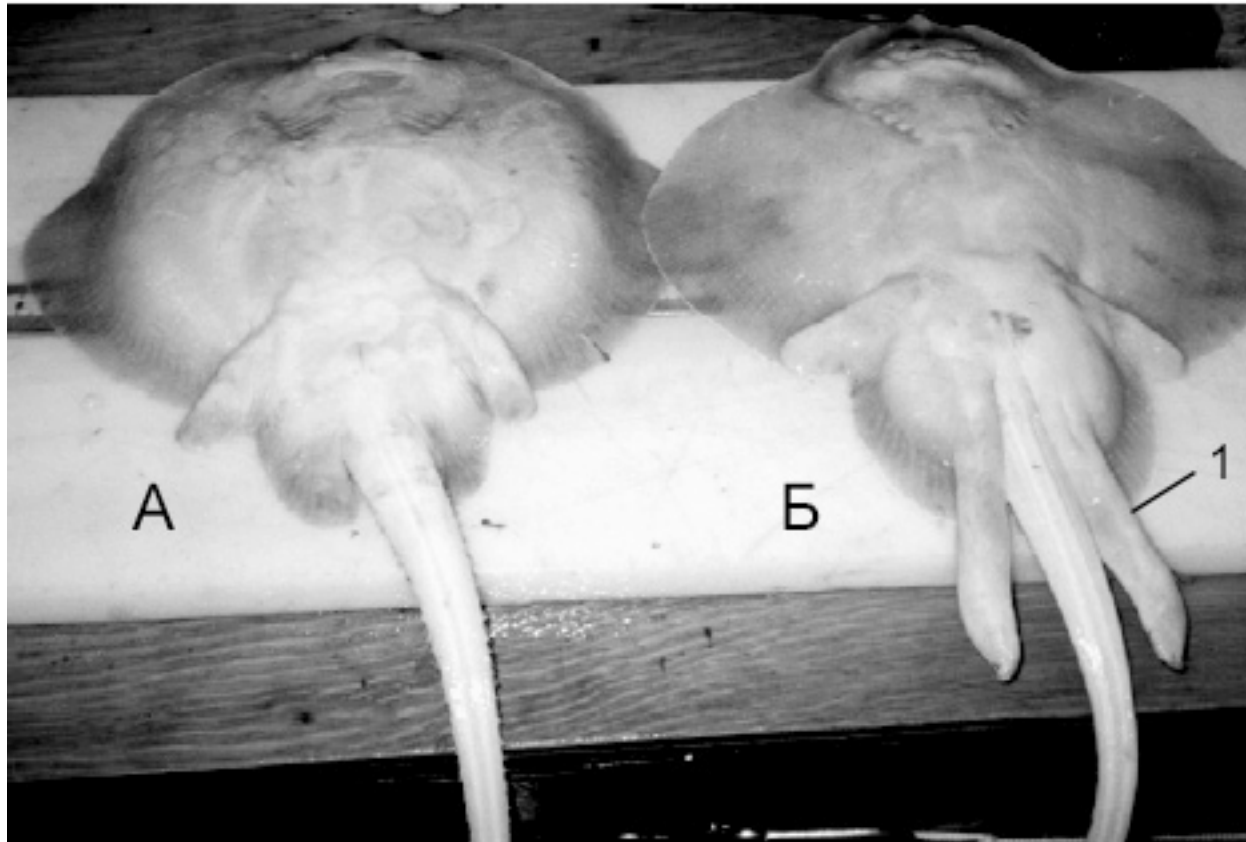
# Мочеполовая система собачьей акулы, *Scyliorhinus canicula*



А – самка; Б – самец: 1 – пище-  
вод, 2 – скорлуповая железа, 3  
– воронка яйцеводов, 4 – пра-  
вый яйцевод, 5 – яичник, 6 –  
почка, 7 – задний экскреторный  
отдел почки, 8 – мочевой сосо-  
чек, 9 – клоака, 10 – левая  
брюшная пора, 11 – брюшной  
плавник, 12 – остатки яйцево-  
дов у самца, 13 – левый прида-  
ток семенника и семяпровод,  
14 – левый семенник, 15 – ле-  
вый мочеточник, 16 – правый  
семенной пузырек, 17 – левый  
семяприемник, 18 – прямая  
кишка, 19 – мочеполовой сосо-  
чек, 20 – класпер.

(Из Абрикосов и др., 1961).

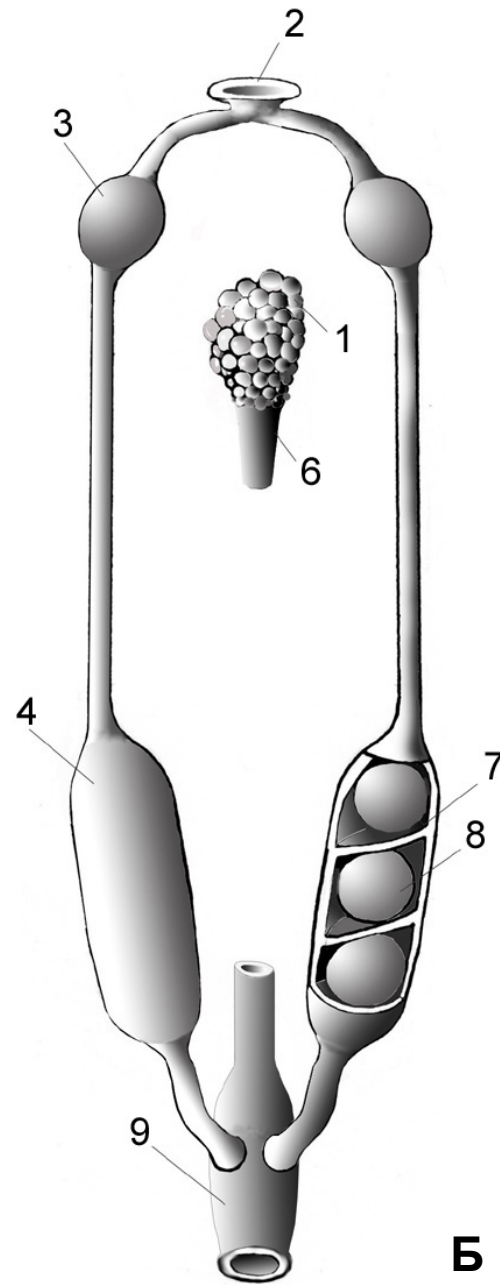
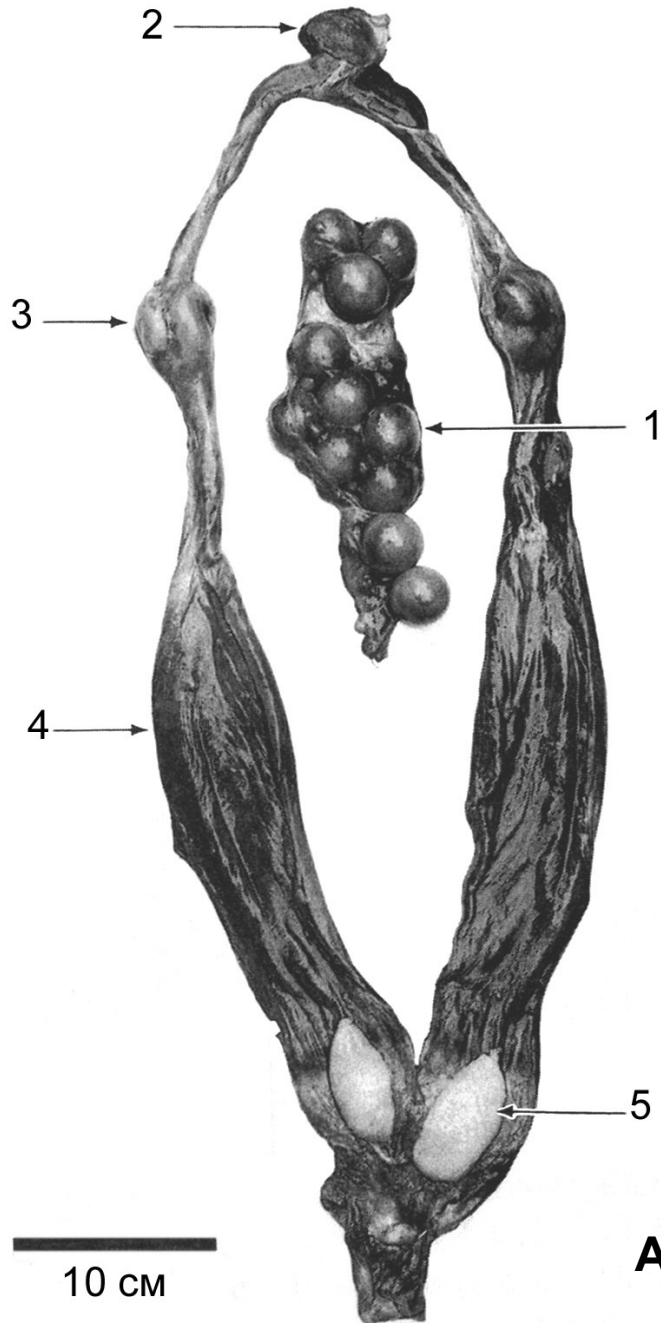
Одна из репродуктивных специализаций у самцов *Elastobranchii* – преобразование крестцовых плавников в копулятивные органы (класперы)



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

## Половой тракт самки акулы

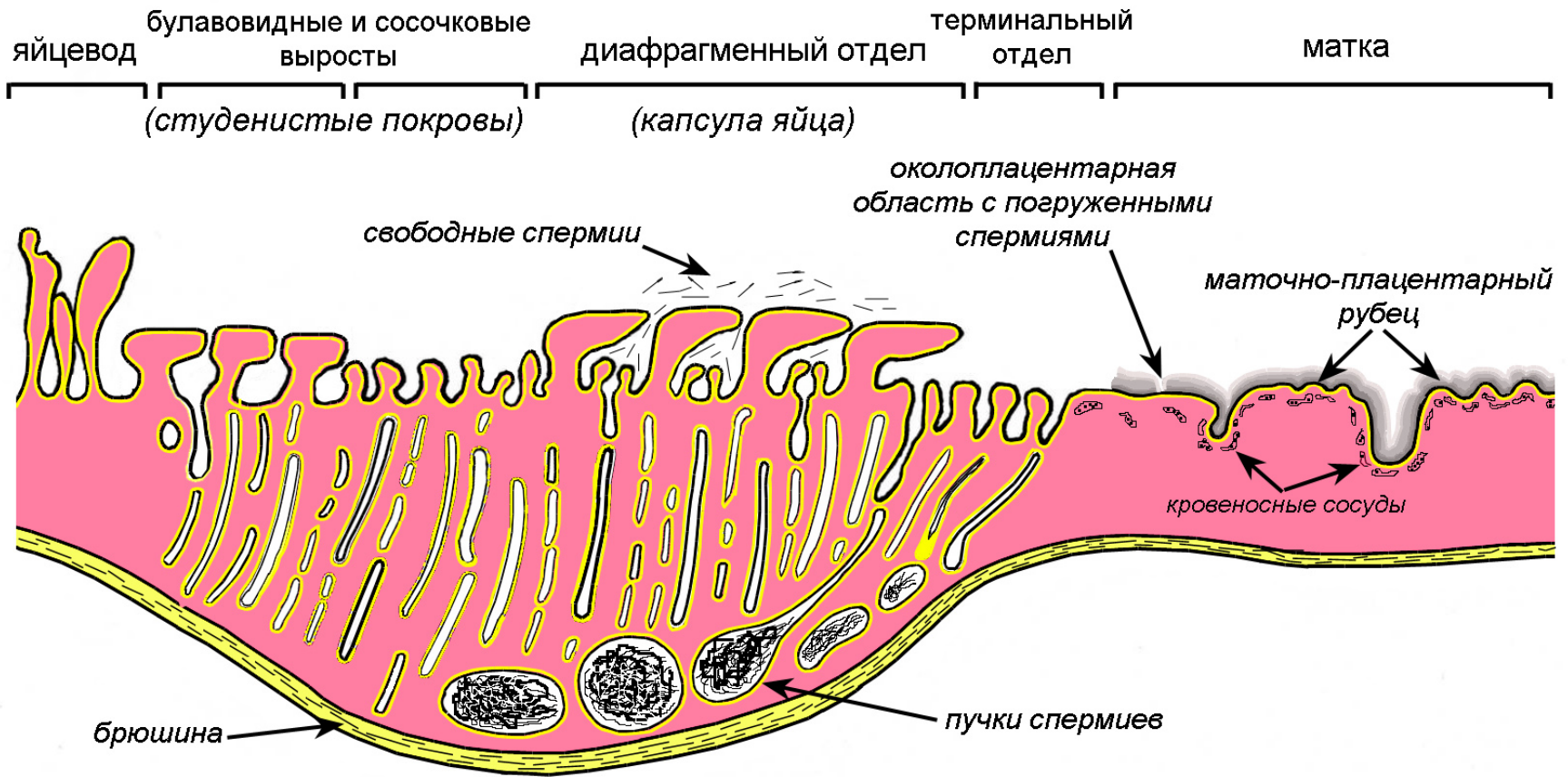
(А) *Carcharhinus* sp. (яйцеживорождение); (Б) *Rhizoprionodon* sp., (матротрофное живорождение, плацента желточного мешка, схема).

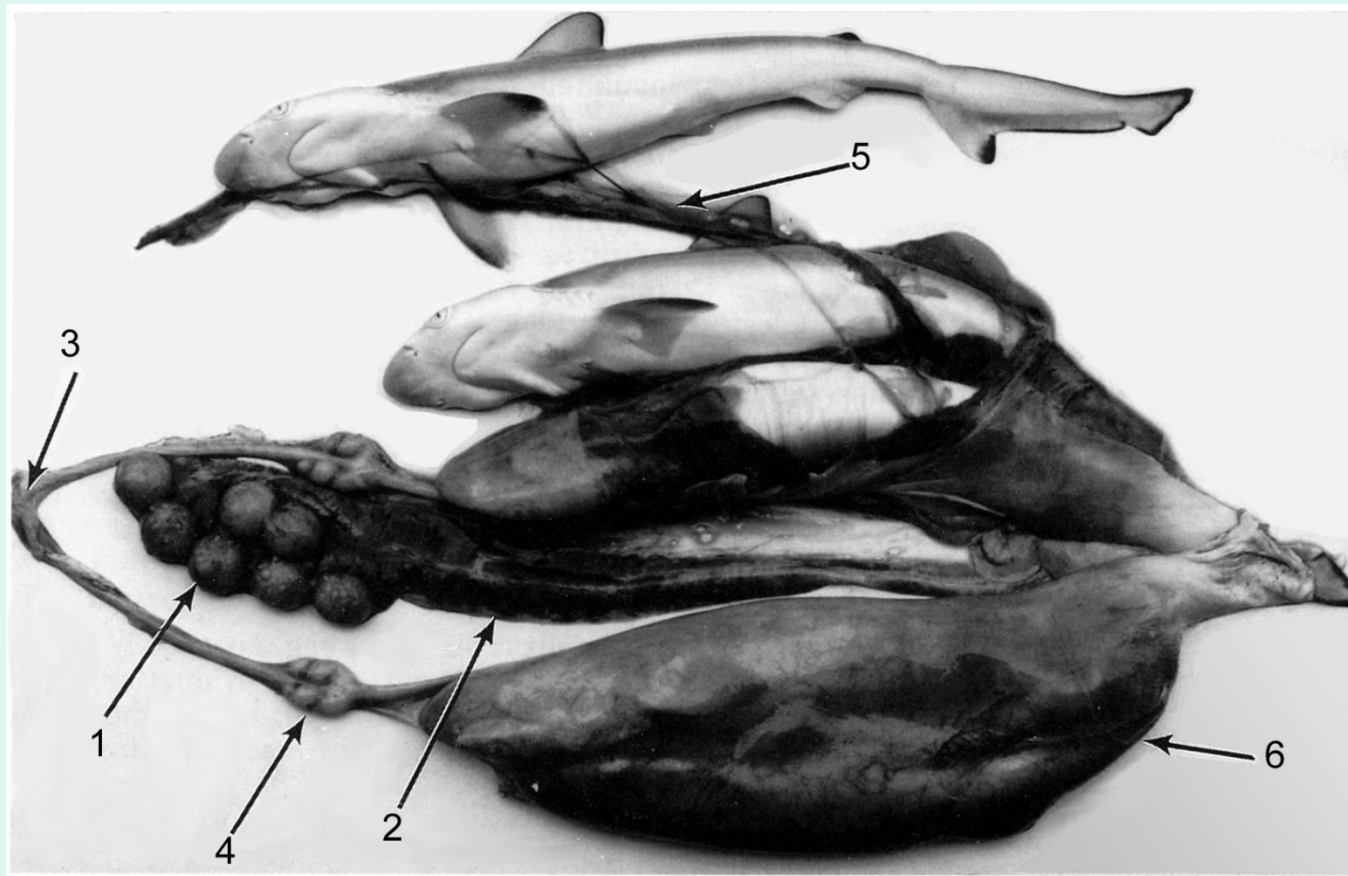


1 – непарный яичник; 2 – воронка яйцевода; 3 – скорлуповая железа; 4 – матка яйцевода; 5 – спермозегма; 6 – левый эпигональный орган; 7 – яйцевая камера в матке; 8 – яйцо (зародыш) в камере; 9 – клоака



# Строение и функции скорлуповой железы живородящей акулы





Половой тракт самки атлантической узконосой акулы, *Rhizoprionodon terraenovae*, на поздних сроках беременности.

1 – яичник с восемью зрелыми яйцами; 2 – левый эпигональный орган; 3 – воронка, в которую открываются правый и левый яйцеводы, каждый из которых несет скорлуповую (нидаментальную) железу (4); 6 – неповрежденная матка, рядом с которой на фото показана симметричная матка стенка которой вскрыта, чтобы показать вполне развитых детенышей, каждый из которых связан с желточной плацентой с помощью пупочного канатика (5).

(По Castro and Wourms, 1993).

# АПЛАЦЕНТАРНОЕ ЖИВОРОЖДЕНИЕ

В случае **аплацентарного живорождения** эмбрионы развиваются, сохраняясь в утробе самки, но при этом плацентарная связь между развивающимся зародышем и материнским организмом не возникает.

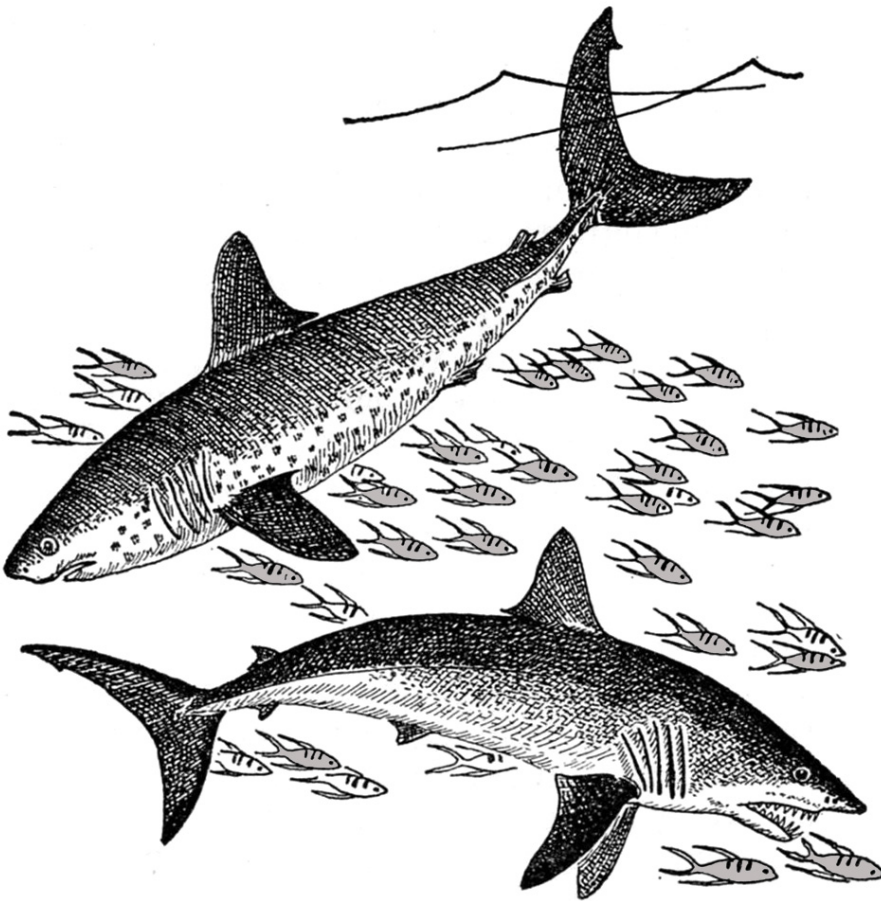
При таком способе размножения выделяют три вариации:

- *лецитотрофную вивипарию*, при которой развитие зародыша происходит исключительно за счет резервов желтка в яйце;
- *матротрофную* (от лат. *māter* = мать, материнский и гр. *trophé* = питаться) *вивипарию* – вариант, в котором на заключительных этапах развития зародыш получает дополнительное питание, поглощая либо желток других яиц (овофагия) или поедая сибсов (адельфофагия); и, наконец,
- *трофодермическую вивипарию* (трофодермию), когда получение материнских питательных веществ (гистотрофа) осуществляется через кожный или кишечный эпителий.

# Матротрофная вивипария:

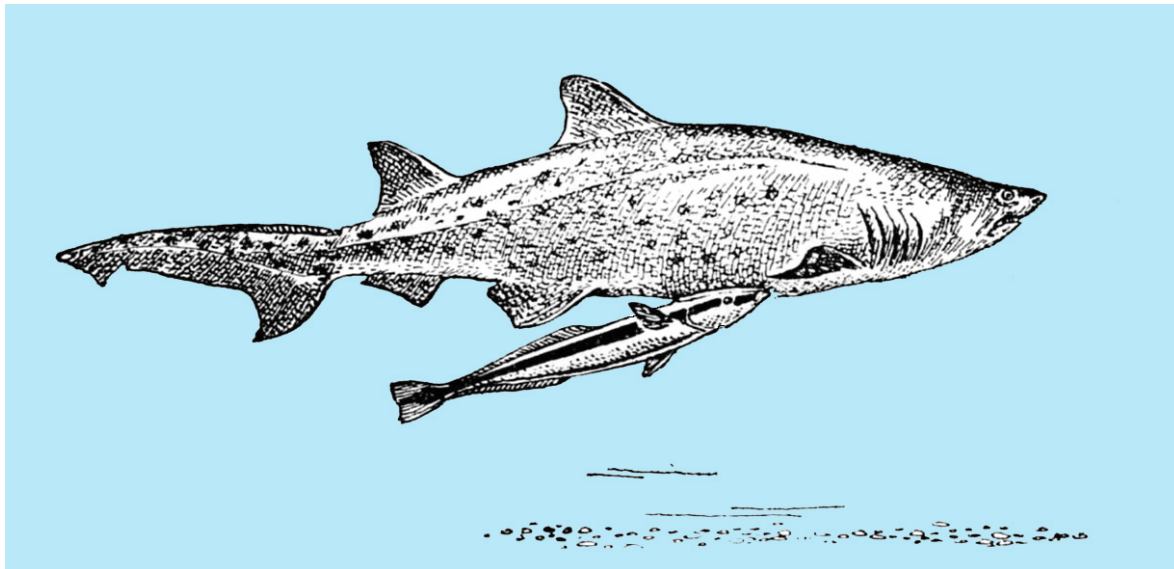
- а) Оофагия.** Об оофагии (от гр. *oón* = яйцо и гр. *phagéin* = есть, пожирать) принято говорить в случаях, когда развивающийся в утробе матери организм, покинув яйцевую капсулу, питается дополнительными яйцами, которые в результате непрерывной овуляции поступают в яйцеводы самки. Оофагия присуща всем акулам отряда Сельдевых, *Lamniformes*.
- б) Адельфофагия** (от гр. *adelphós* = брат и гр. *phagéin* = есть, пожирать) . У эмбрионов сельдевых акул после использования желтка преждевременно развиваются аппарат челюстей, зубы и рецепторная система боковой линии, что позволяет им перейти на питание добавочными внутриматочными яйцами и сиблингами или **внутриматочный каннибализм**. В этих случаях в матке сохраняется всего один плод ненормально больших размеров (1,2 м длиной). Такой способ дополнительного питания, по-видимому, обеспечивает развитие в матке очень крупных эмбрионов, одновременно подготавливая их к хищному образу жизни.
- в) Трофодермия.** У самок некоторых пластинчатожаберных рыб в период беременности развиваются особые секреторные ворсинки матки, вырабатывающие питательную субстанцию (*гистотроф*), которая поддерживает развитие и рост зародыша после истощения его собственных запасов желтка

## Оофагия у *Lamna nasus*



- Эта акула питается стайными рыбами и достигает длины 3,6 м. Яйца, обнаруженные в проксимальных участках яйцеводов, имеют внушительные размеры (до 20 см в диаметре).
- Развившиеся в «матке» из таких яиц акулята активно пожирают находящиеся рядом неоплодотворённые яйца. Самка приноит в летнее время 3-5 детёнышей длиной около 70 см.

# Адельфофагия у *Carcharias taurus*



Поистине «чудовищную» форму питания потомства - пренатальный каннибализм - демонстрирует песчаная акула. Подобное не известно ни в одной группе Животного Царства. По завершении этих трагических событий на свет появляются два детёныша (по одному из каждой матки), имеющие необычайно большие размеры (до 1 метра в длину или около половины длины тела матери).

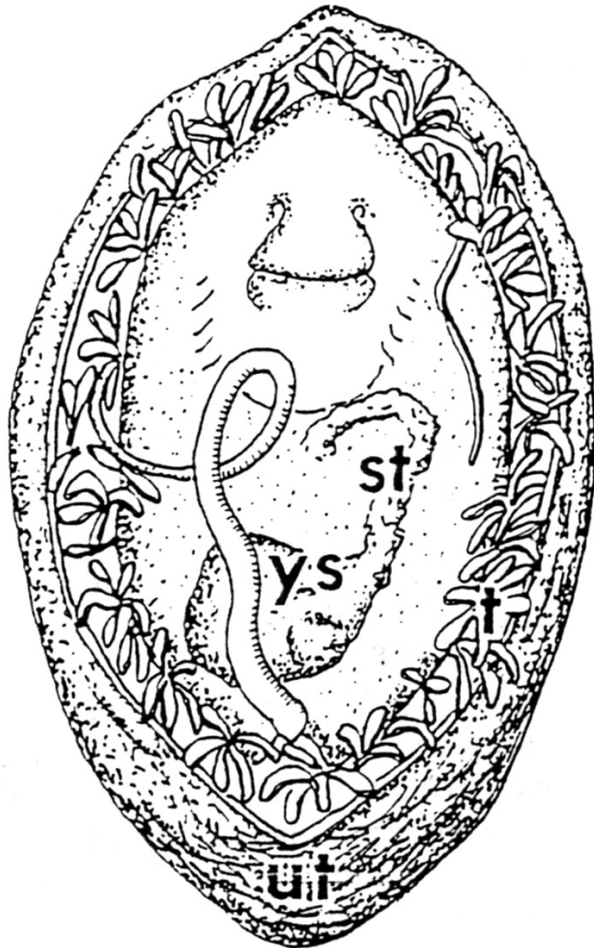


## Гистотроф («маточное молоко») – продукт дополнительного питания



- У Американского бычьего ската, *Rhinoptera bonasus*, питание желтком яйца обеспечивает рост диска до 215 мм в ширину; окончательный рост до 405 мм достигается за счет всасывания и абсорбции гистотрофа

# Яйцеживорождение у скатов-хвостоколов. (trophonemata)



В ответ на гормональную стимуляцию в матке (ut) хвостокола развиваются пучки особых выростов – *трофонематы* или *трофонемы* [от гр. trophé = питаться и гр. néma = нить, вырост] (t), густо оплетающие зародыш; их клетки секретируют в полость матки гистотроф, который воспринимается, прежде всего, поверхностью наружных жабр. Кроме того, трохонематы участвуют в дыхании эмбриона, особенно в конце беременности.



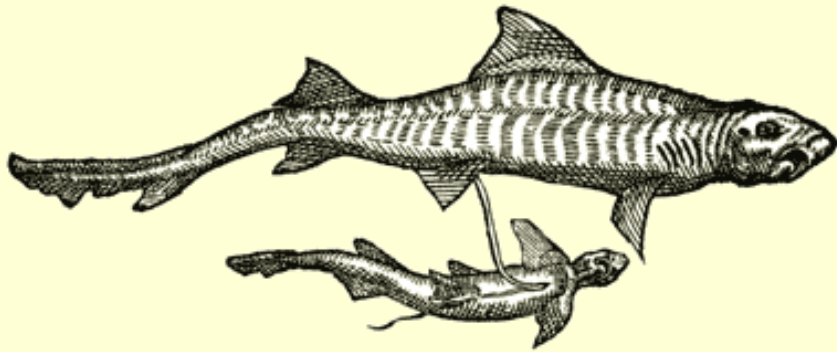
# Гемотрофное живорождение у пластинчатожаберных

Развитие с *омфалоплацентой* характерно, по меньшей мере, для 70 из 250 видов живородящих акул (около 28%)

(Hamlett, 1997)

# Кунья акула, *Mustelus canis* (сем. Triakidae)

De Galeo læui.

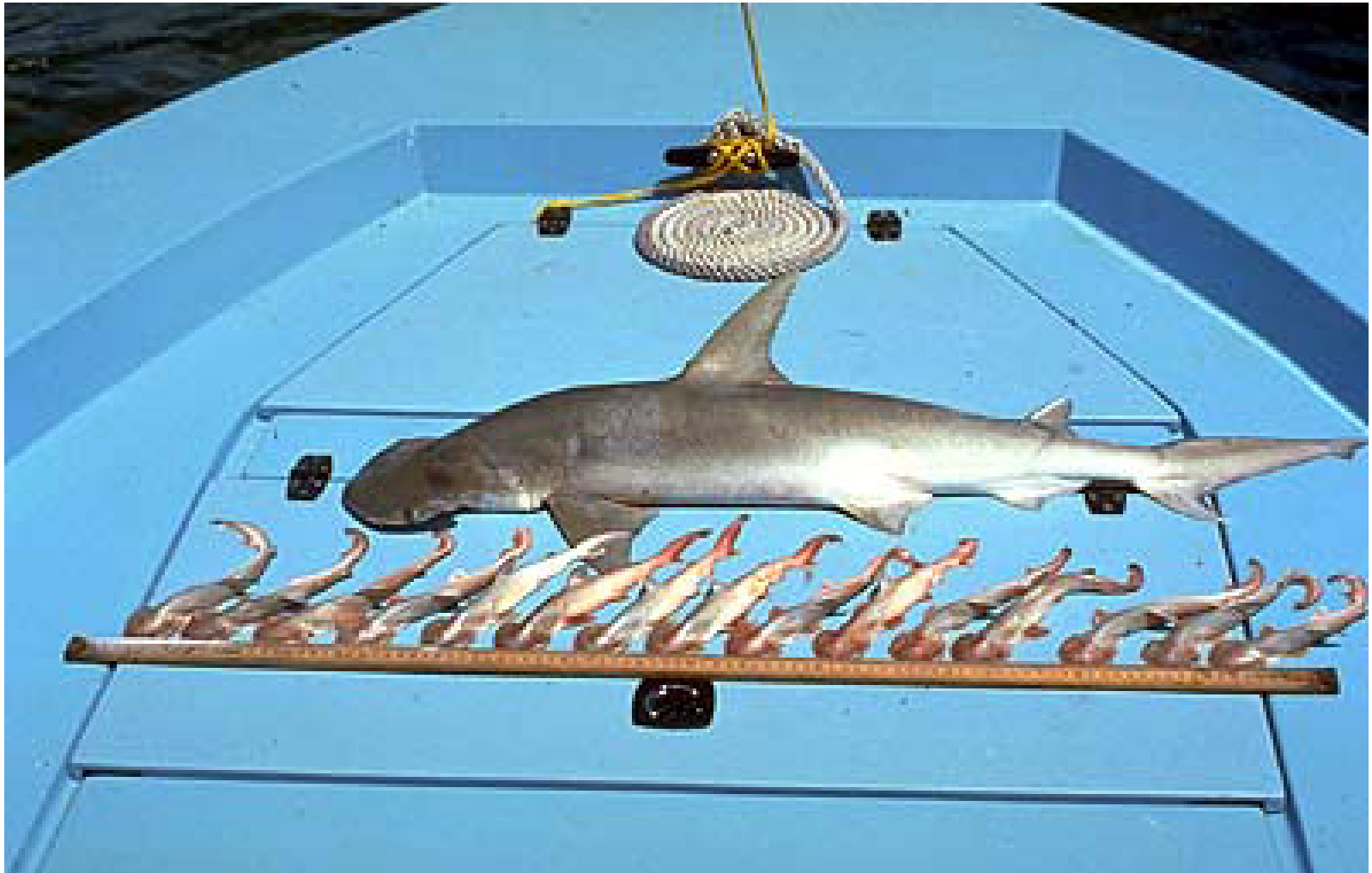


САРУТ III.

Аристотель был первым, кто описал материнское участие в питании эмбрионов у акулы. Он исследовал желточную плаценту у *Mustelus canis* и подразделил всех акул на живородящих и яйцекладущих.

В своих изображениях самки акулы и связанного с нею с помощью пупочного канатика детёныша французский естествовед Г. Rondelet (1507-1556) очевидно основывался на описаниях, заимствованных у Аристотеля

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



## Атлантическая остроносая акула, *Rhizoprionodon terraenovae* (сем. Carcharhinidae, Серые акулы)



Эта маленькая Кархаринида (ср. длина 95 см, средний вес – 3,6 кг), круглогодично обитающая вдоль юго-восточного побережья США. *Rhizoprionodon terraenovae* – живородящая акула; её эмбрионы развиваются в *эпителио-желточной плаценте*. Для размножения самки входят в прибрежное мелководье в позднем мае или раннем июне. Овулируют от 4 до 7 яиц; спаривание происходит вскоре после родов. Тонкая оболочка покрывает яйца, имеющие к этому моменту 350 мм в длину и 150 мм в ширину, т.е. гораздо больших размеров, нежели величина готового к вылуплению организма.

*Американская кунья акула, Mustelus canis*  
(сем. Triakidae)



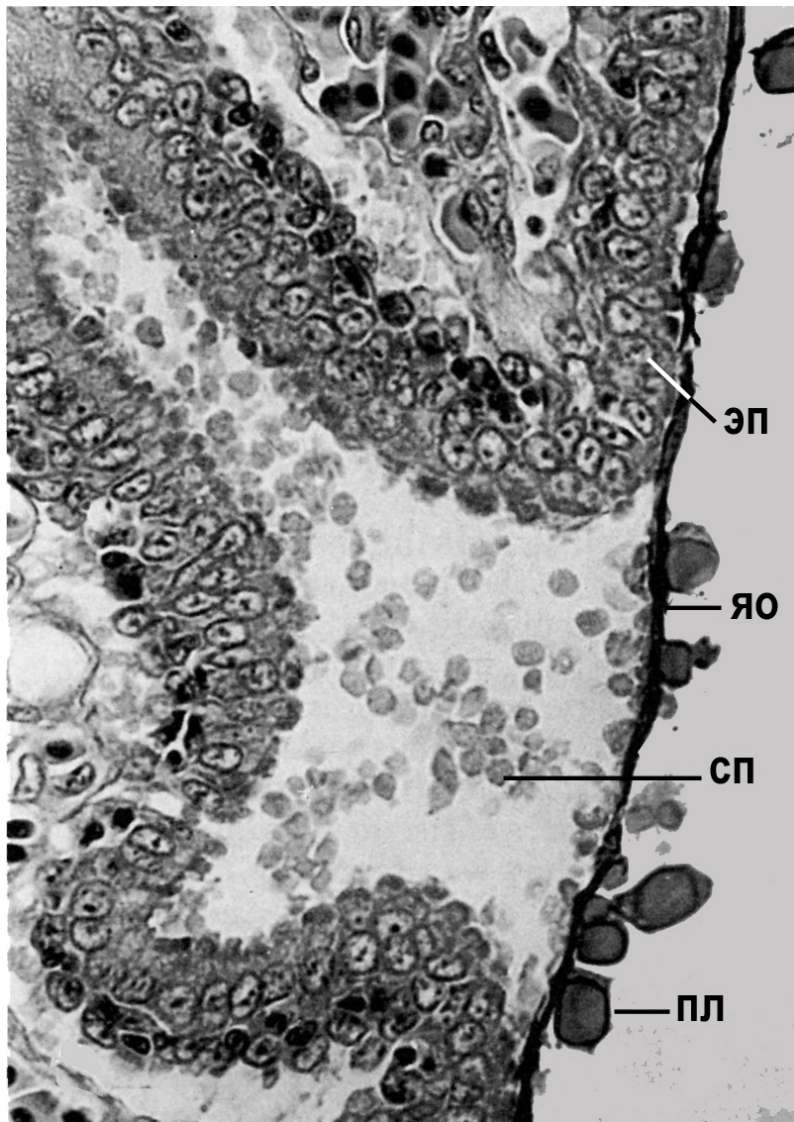
Обычный представитель атлантической прибрежной фауны США, по своей численности уступает только катрану. Достигает 1,5 м в длину. Типичны сезонные миграции вдоль восточного побережья с юга на север и обратно. Питается крупными морскими ракообразными. Принадлежит к числу плацентарных видов и приносит до 10 неонатов.

# Тупорылая или Бычья акула, *Carcharhinus leucas* (сем. Carcharhinidae, Серые акулы)



Представители этого вида, достигающие 3,6 м и более в длину, населяют прибрежные районы тропической области. Тупорылая акула несомненно опасна для людей, оказавшихся в воде.

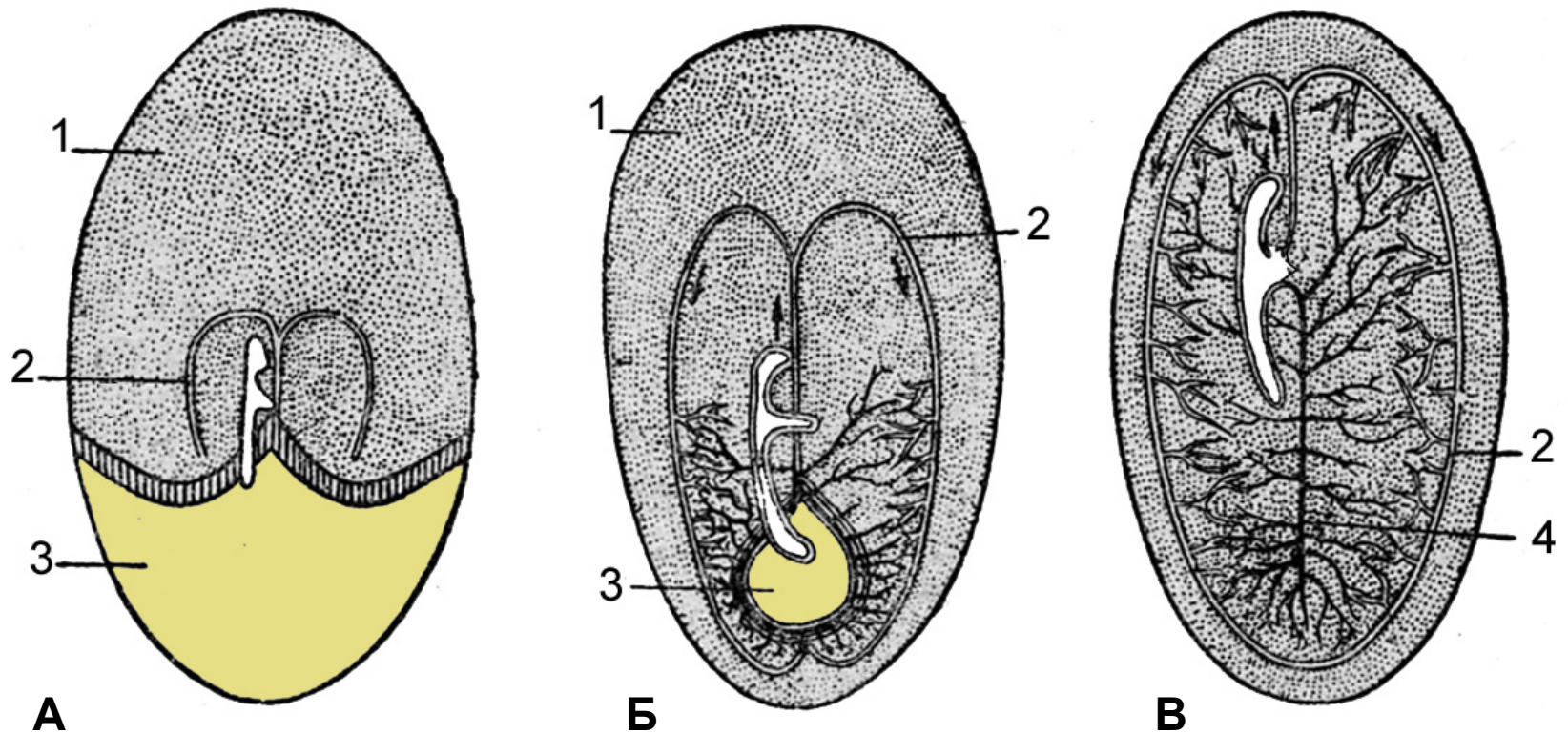
## Секреция стенки матки акулы, *Rhizoprionodon terraenovae* в начале беременности



Поверхность, обращенная в просвет матки (при большем увеличении). Видна неглубокая ямка в эпителии, заполненная частицами секрета (сп). Обратите внимание на то, что яйцевая оболочка (яо) повсеместно вплотную прилегает к эпителию матки (эп), за исключением области ямки.

(пл) желточные пластинки

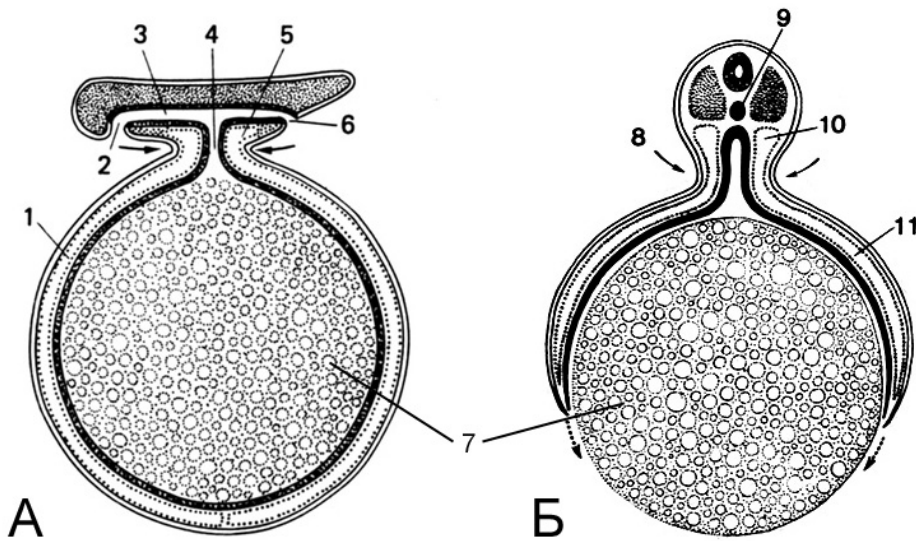
# Обрастание желтка бластодермой в развитии *Elasmobranchii*



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

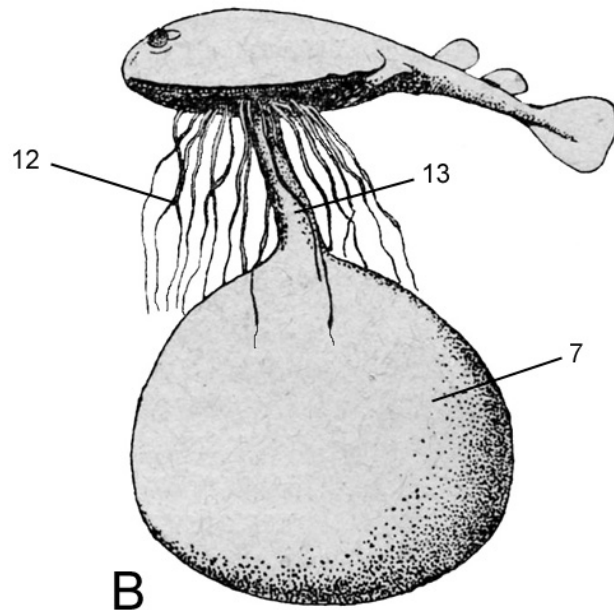
1 – бластодерма, 2 – желточная артерия, 3 – желток, 4 – желточная вена





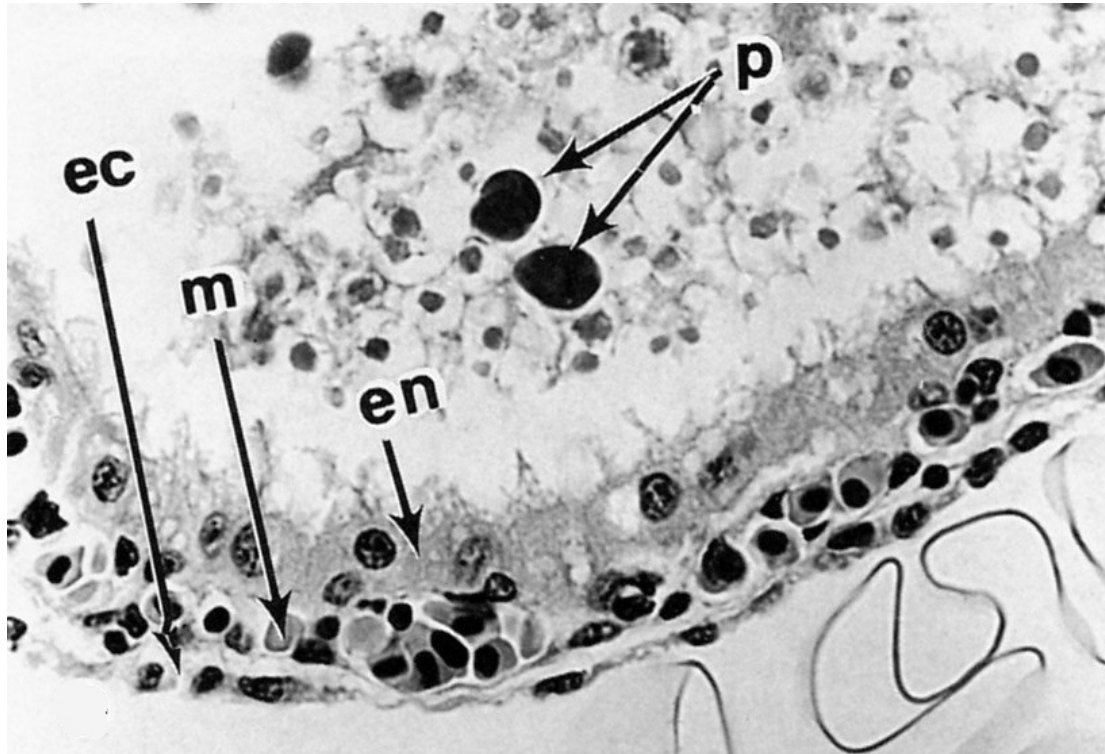
## Желточный мешок в развитии *Elasmobranchii*

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.



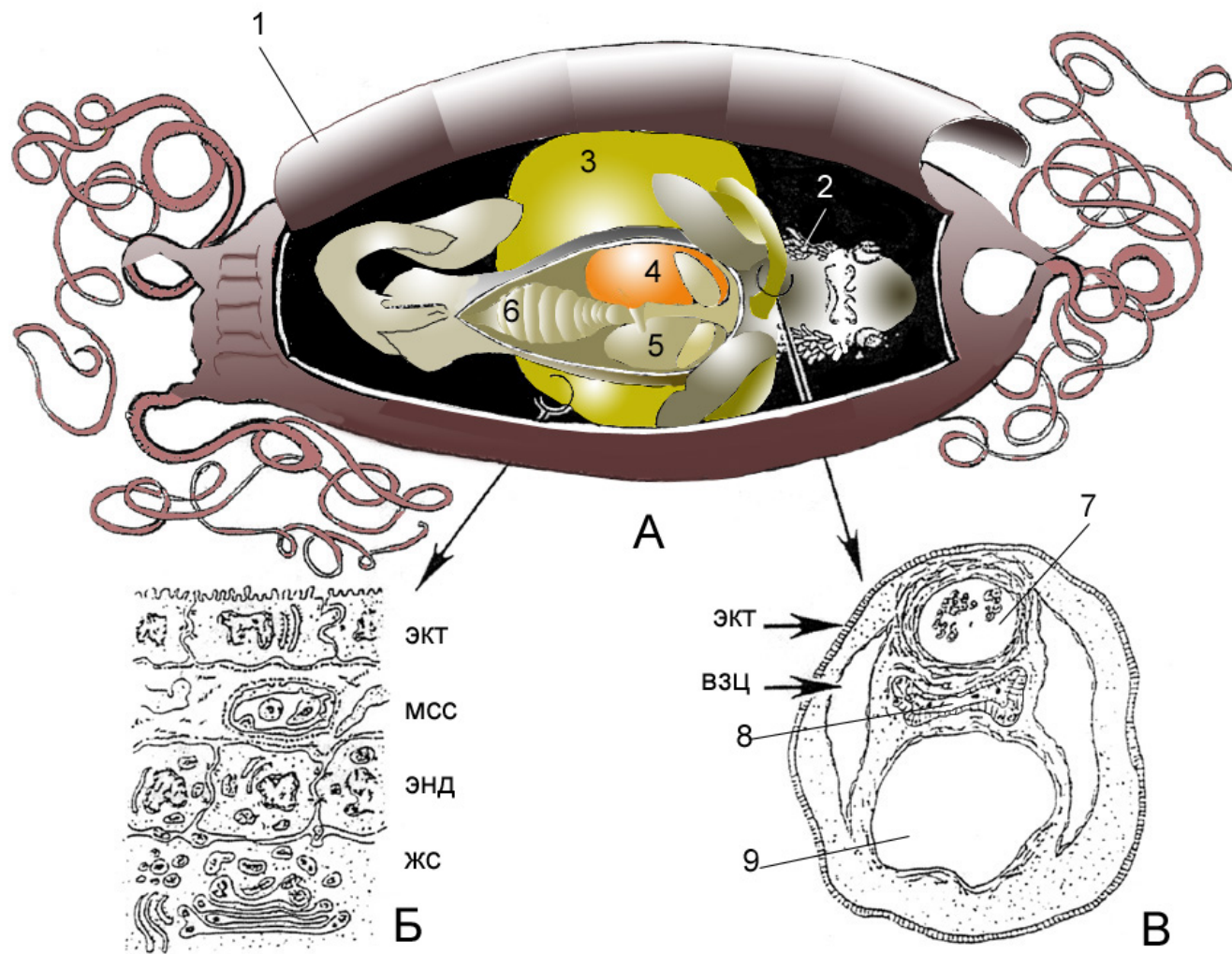
1 и 11 – экзоцелом, 2 – рот, 3 – кишка, 4 – желточный проток, 5 и 10 – эмбриональный целом, 6 – анальное отверстие, 7 – желток в желточном мешке, 8 – боковые складки, 9 – хорда, 12 – нити наружных жабр, 13 – желточный стебелек

## Синцитиально-эндодермальный комплекс желточного мешка



Стенка желточного мешка эмбриона *Rhizoprionodon terraenovae* до момента имплантации состоит из четырех элементов: эктодермального плоского эпителия (ec), примыкающего к нему соматического листка мезодермы, висцерального листка мезодермы с многочисленными мелкими капиллярами (m) и собственно выстилки желточного мешка - слоя очень крупных кубической формы энтодермальных клеток (en).

# Оvipария у *Scyliorhinus retifer*



## Пояснения к предыдущему слайду

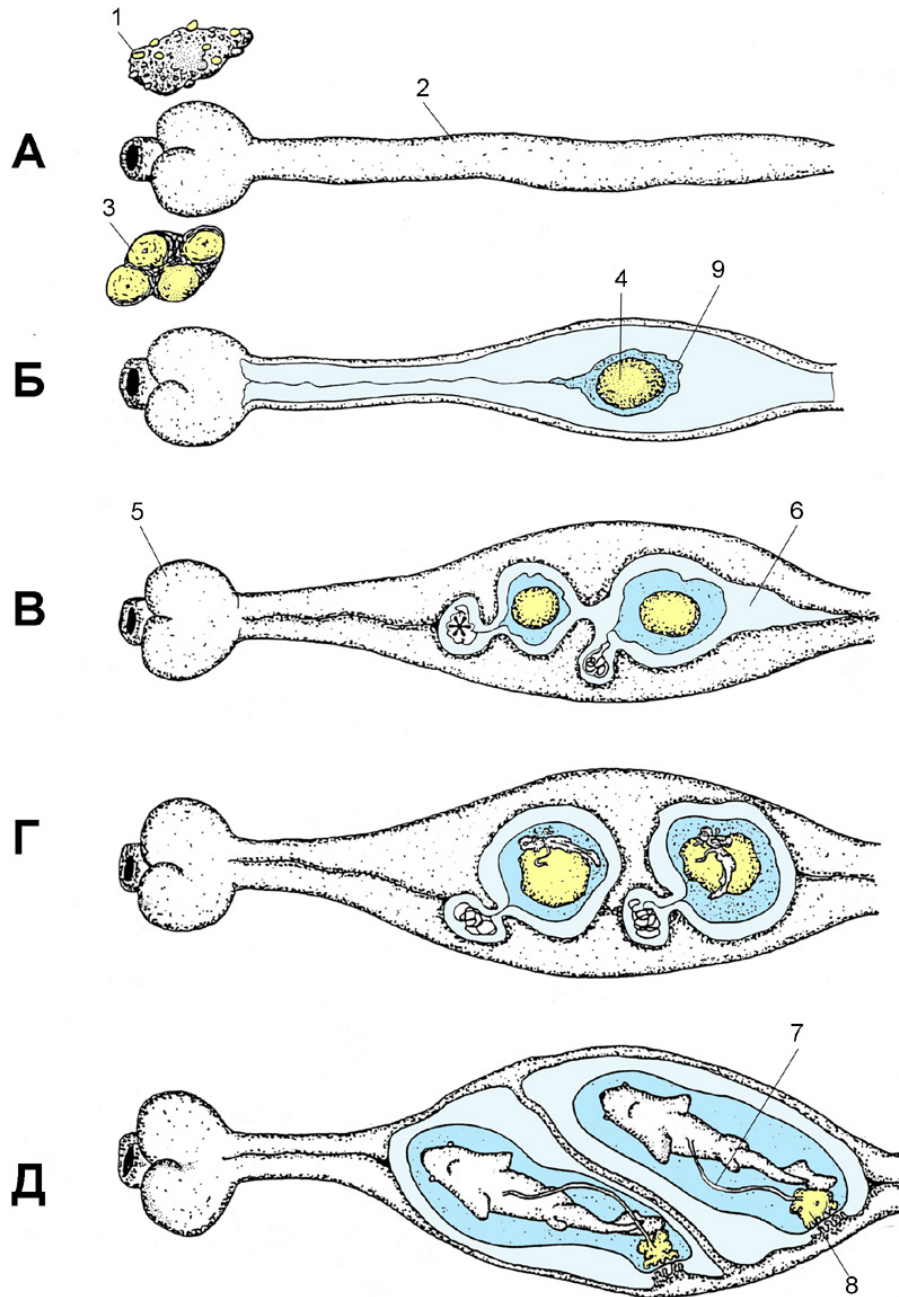
**А:** У зародышей яйцeroждающей акулы желток содержится во «внешнем желточном мешке» (3) и постепенно переносится во «внутренний желточный мешок» (4), желудок (5) и спиральный отдел желудка (6), где он переваривается и абсорбируется. Филаменты наружных жабр (2) обеспечивают дыхательный процесс до появления жаберных пластинок.

**Б:** Композиция стенки желточного мешка включает эктодермальный эпителий (экт), капилляры, производные слоя мезодермы (мсс), энтодерму (энд) и желточный синцитий (жс).

**В:** Желточный стебелёк, покрытый эктодермальным эпителием (экт), внутри содержит внезародышевый целом (взц), желточную артерию (7), желточную вену (9) и желточно-кишечный проток (8)

# I фаза развития

- Оплодотворенные яйца вначале свободно располагаются в полости матки, но вскоре они изолируются в специальных зародышевых камерах после деления просвета матки эпителиальными перегородками
- Зародыши получают питательные вещества из желтка, аккумулированного в желточном мешке;
- Газообмен, по-видимому, осуществляется также через желточный мешок и наружные покровы эмбриона.
- Для предупреждения возможной гипоксии в конце этой фазы развиваются *наружные отростки жабр*;



## Последовательные макроизменения в матке в ходе беременности

**А:** половой тракт незрелой самки. 1 – яичник с растущими ооцитами, 2 – маленький яйцевод, 3 – яичник со зрелыми яйце-клетками.

**Б:** перемещение зрелой оплодотворённой яйцеклетки (4) из нидаментальной железы (5) в матку. (9) яйцевая оболочка.

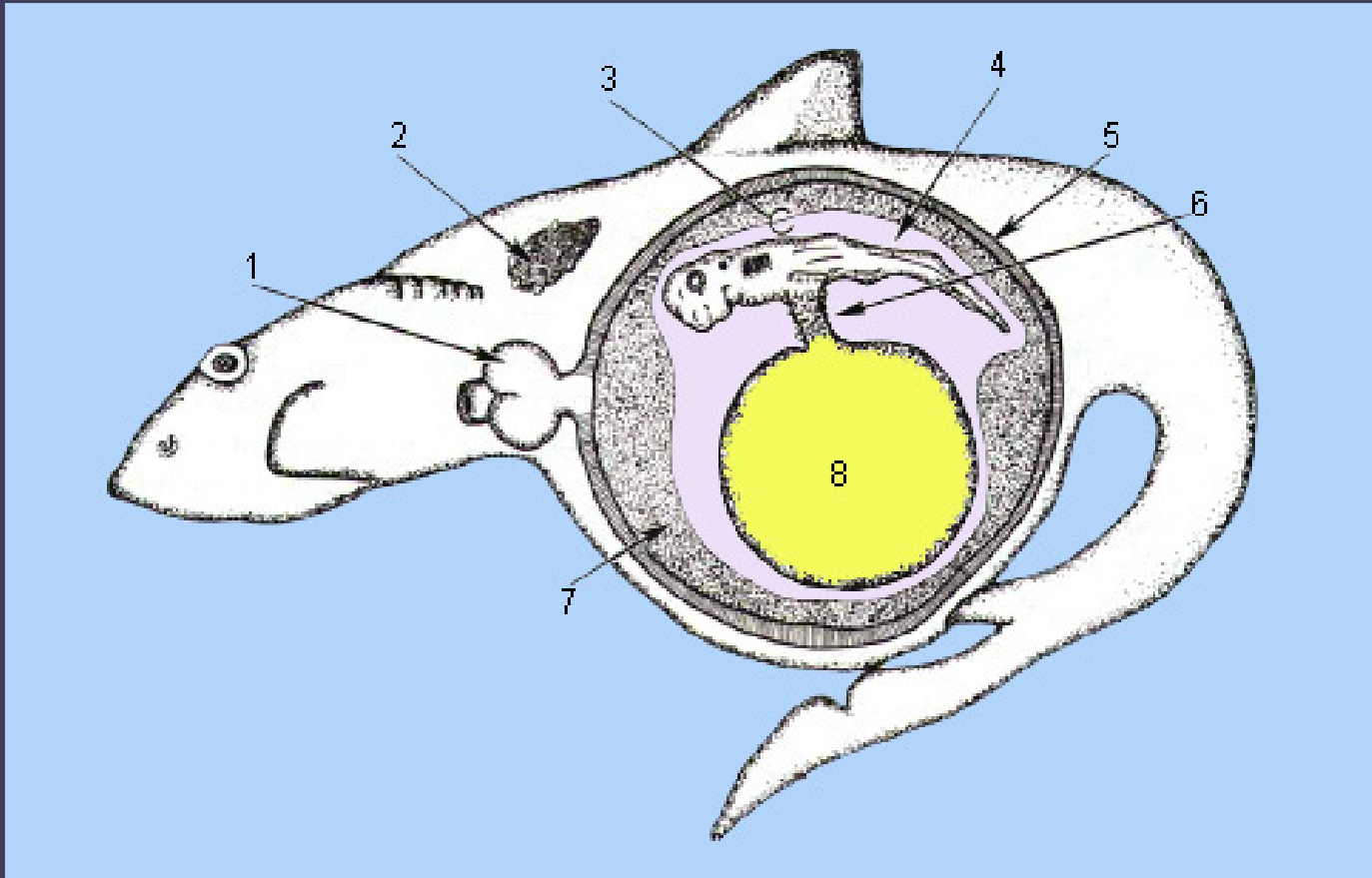
**В:** утолщение стенки матки и образование яйцевых (выводковых) камер. Звёздочкой обозначено депо свободной яйцевой оболочки

**Г:** сформированные выводковые камеры с зародышами на поверхности желточного мешка (желтого цвета)

**Д:** плод связан со сформированной плацентой (8) с помощью пупочного канатика (7)

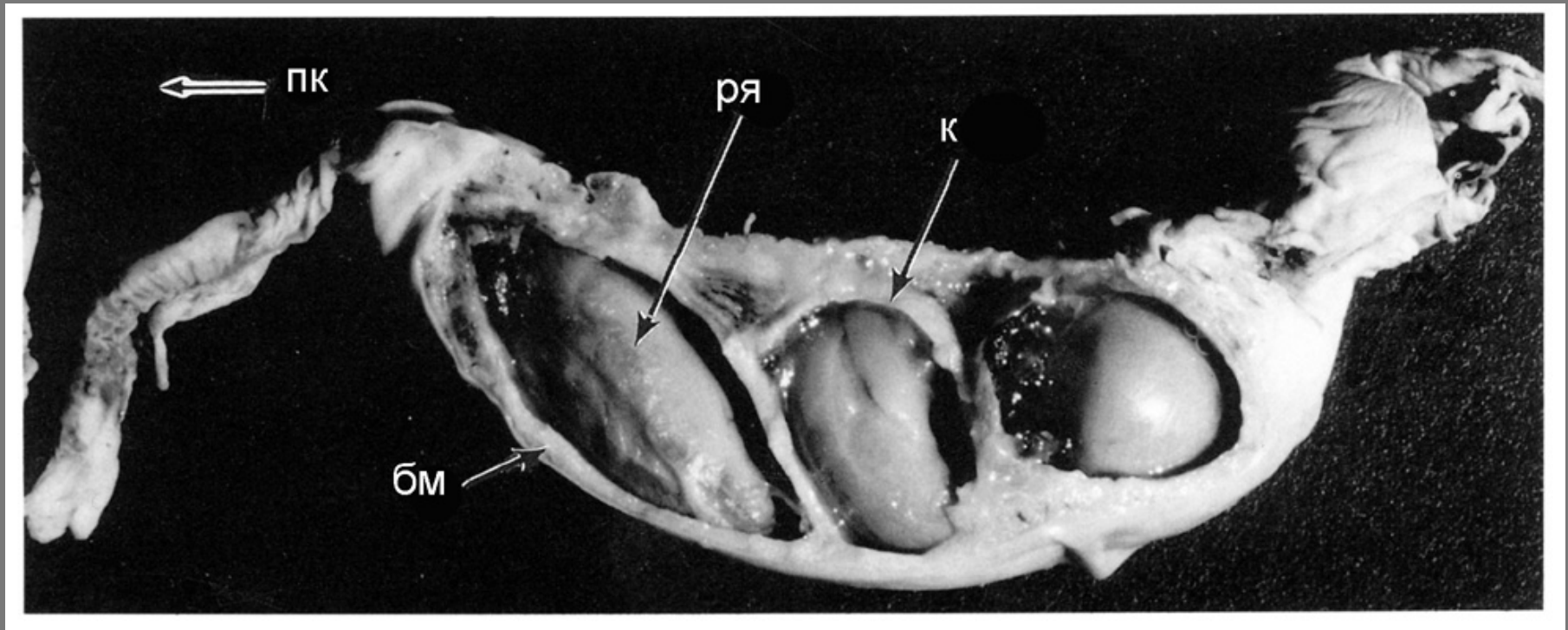
- 
-

# Ранний зародыш плацентарных акул в матке



- На схеме: 1 – скорлуповая железа; 2 – яичник; 3 – яйцевая оболочка; 4 – околоплодная камера; 5 – матка; 6 – желточный стебелёк; 7 – маточная камера; 8 – желточный мешок

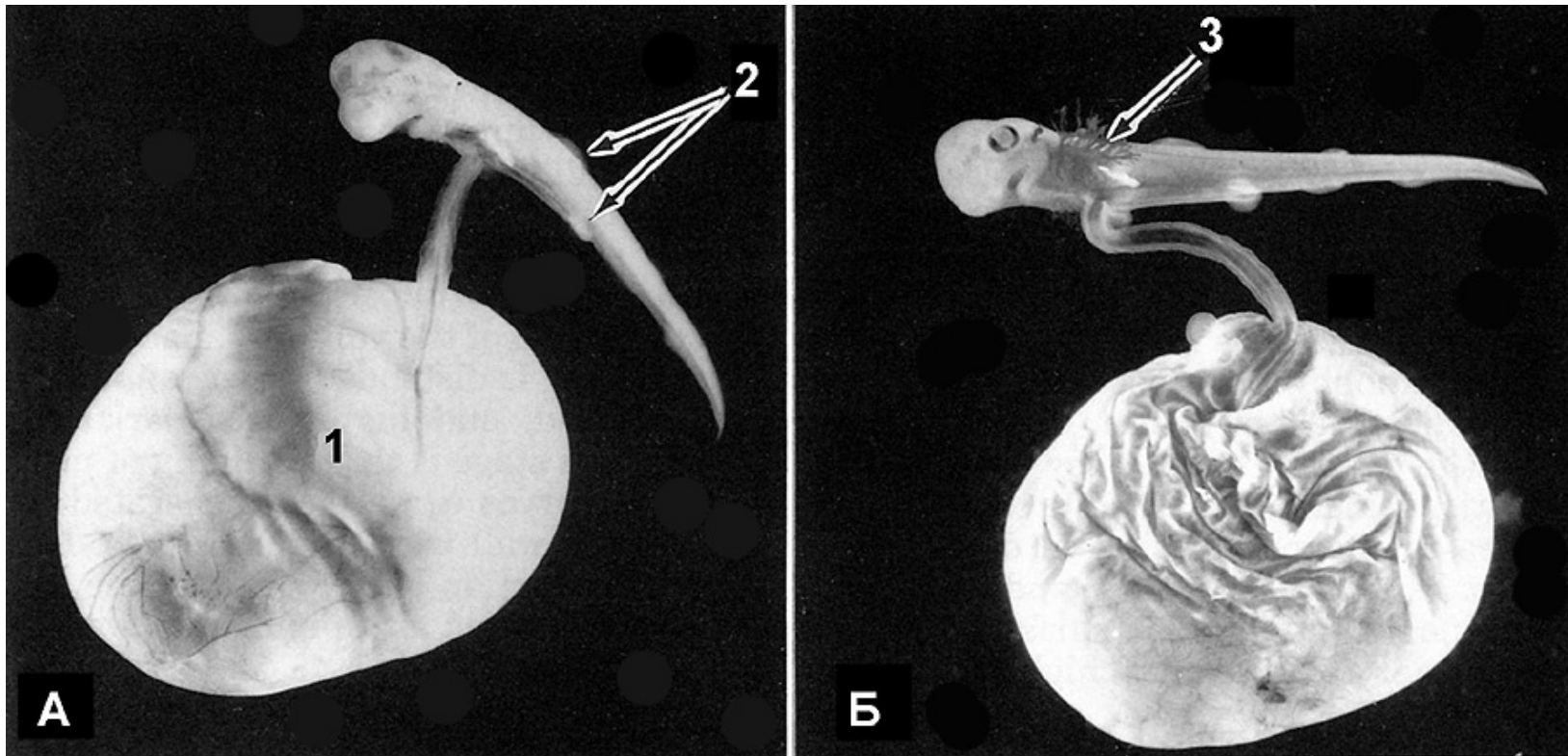
# Беременная матка *Rhizoprionodon terraenovae*



- *Обозначения:* бм – стенка матки, к – выводковые камеры, ря – развивающиеся яйца, пк – передний конец матки обращён влево

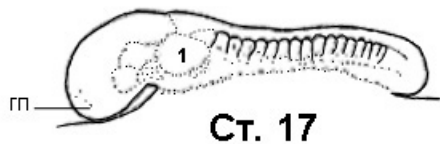


# Желточный мешок в развитии живородящей узконосой акулы, *Rhizoprionodon terraenovae*



Атлантическая остроносая акула, *Rhizoprionodon terraenovae* в течение первых 8 недель развивается за счет желтка, аккумулированного в яйце. Когда зародыши достигают до 40-55 мм в длину, начинается формирование эпителио-желточной плаценты в области наиболее тесного контакта желточного мешка со стенкой матки. Имплантация завершается в возрасте 8-10 недель, когда эмбрионы достигают 70-85 мм длины. Беременность длится 11-12 месяцев. Новорожденные имеют длину 29-32 см. На фото показаны зародыши с желточным мешком: А – на стадии 25 мм и Б – на стадии 40 мм. 1 – желточный мешок, 2 – зачатки плавников, 3 – филаменты наружных жабр

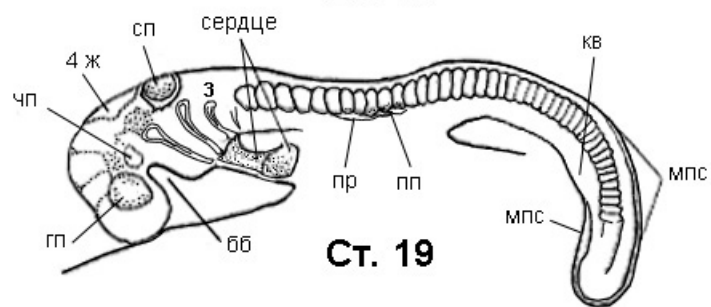
# Образование пупочного стебелька и преобразование его в пупочный канатик



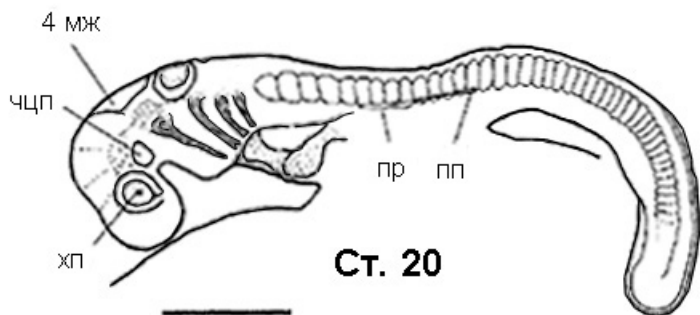
Ст. 17



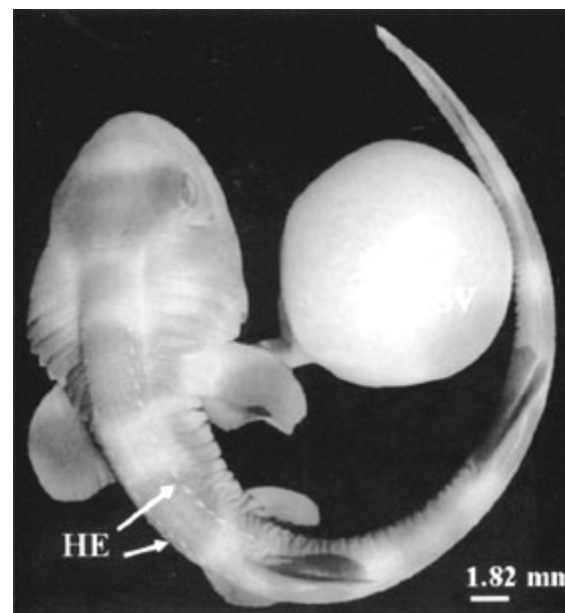
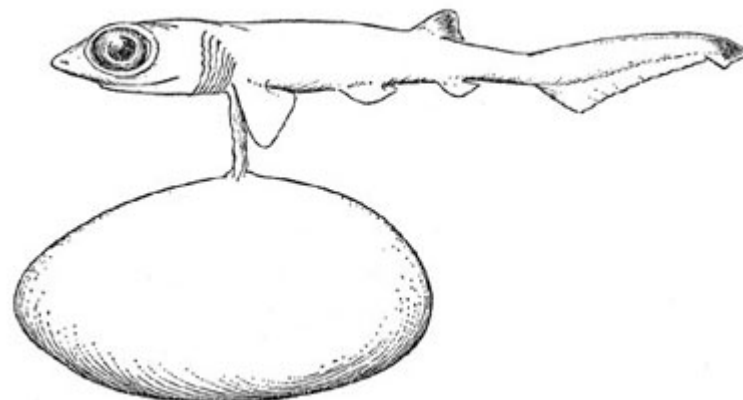
Ст. 18



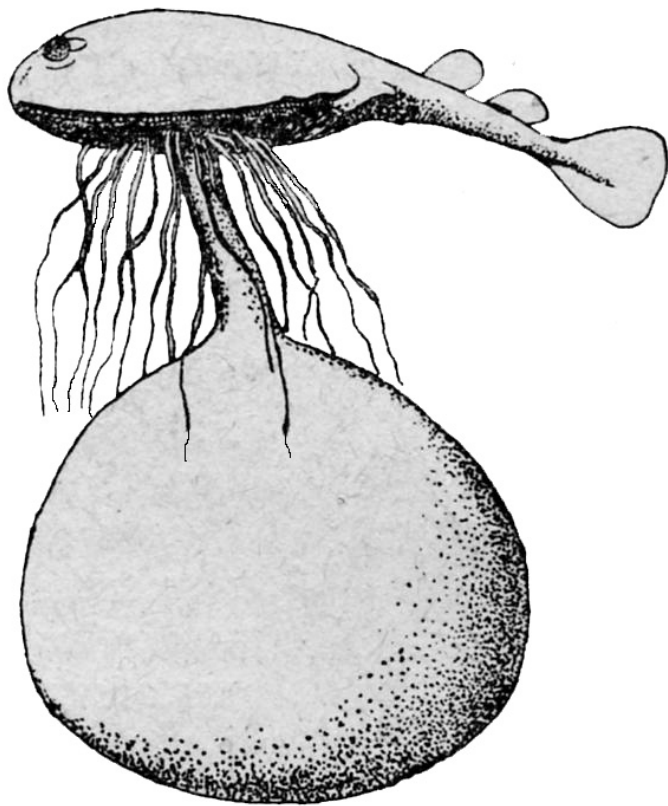
Ст. 19



Ст. 20



# Наружные нитчатые жабры у Пластиножаберных рыб

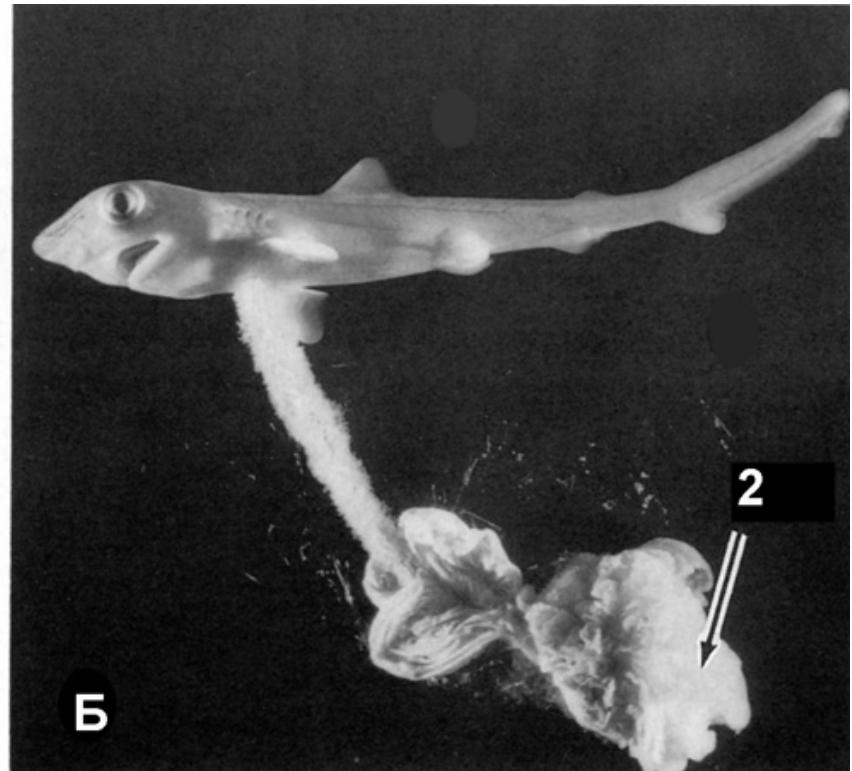
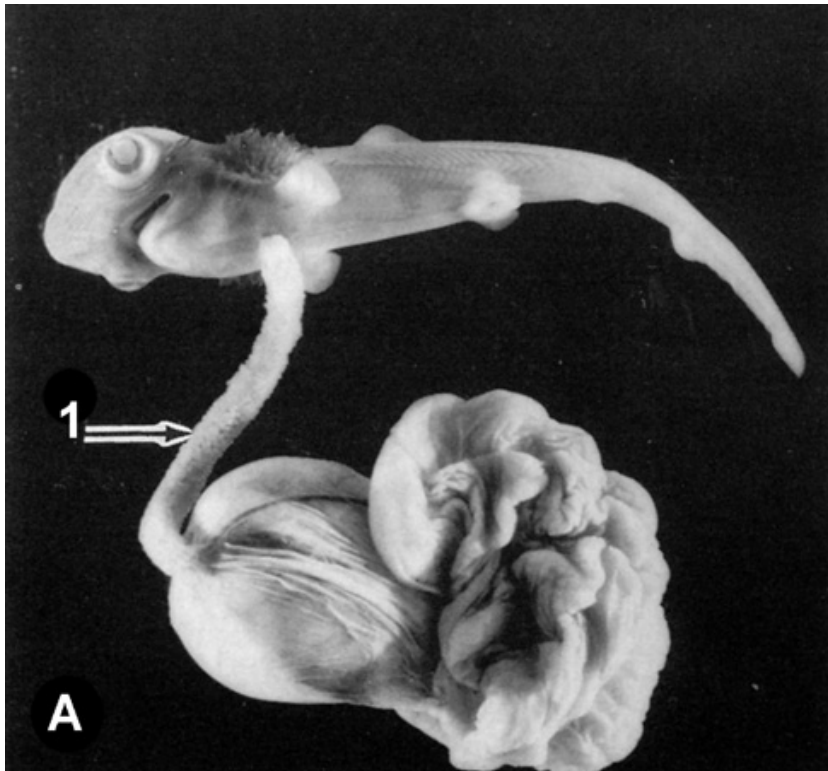


У зародышей всех Пластинчатожаберных рыб первоначально появляются выросты наружных жабр, которые облегчают дыхание в раннем развитии. Наружные жабры – временные (переходные) структуры; они исчезают по мере появления дефинитивных жаберных пластинок, выполняющих респираторную функцию у плода и у взрослого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

## II фаза развития

- Во второй фазе развитие всё ещё в основе своей *лецитотрофное*, но возросшая метаболическая активность эмбриона начинает превышать респираторные возможности покровов тела и желточного мешка;
- Для предупреждения возможной гипоксии развиваются *наружные отростки жабр*;
- В специализированных участках стенки матки *начинается формирование плаценты*.
- Вторая фаза завершается *имплантацией эмбрионов*, которая начинается незадолго до истощения запасов желтка, когда зародыш достигает 80 мм в длину.

# «Имплантация» и образование плаценты

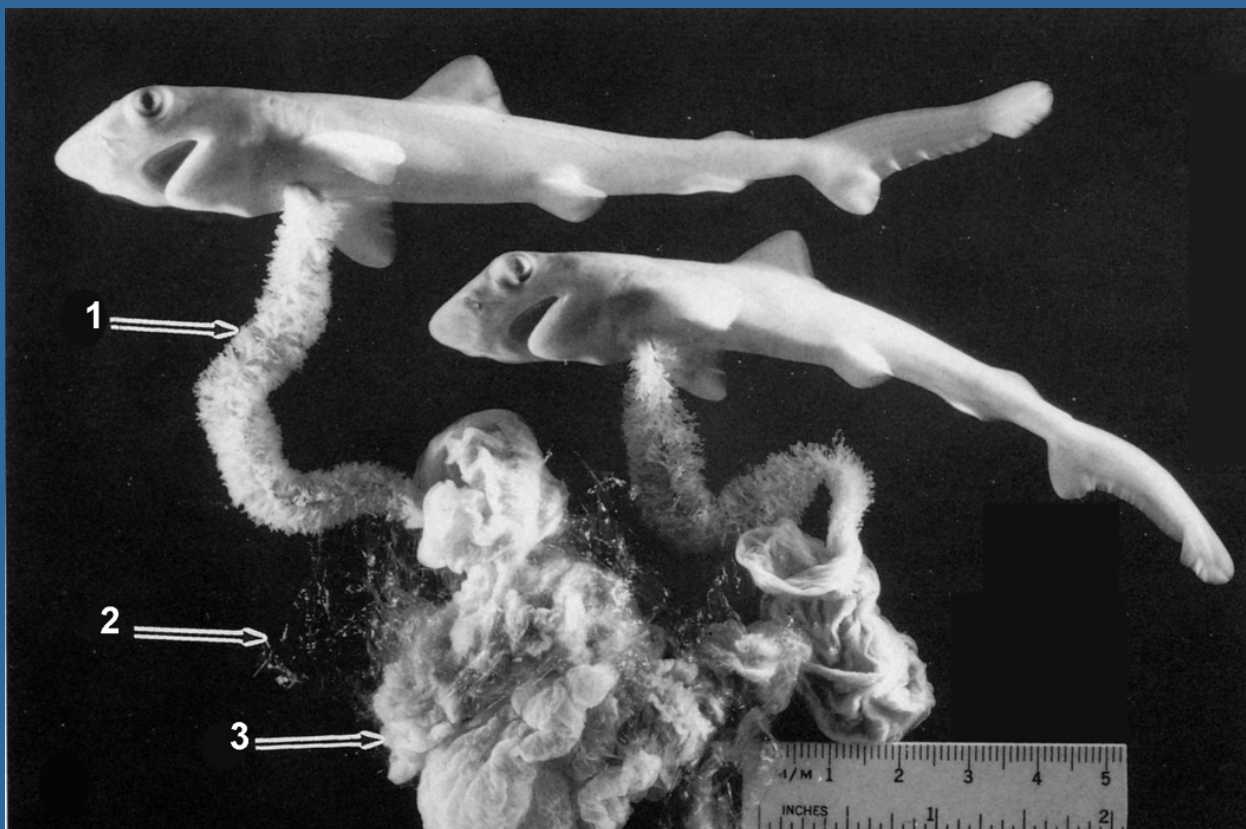


- А: 55-мм эмбрион. На пупочном канатике появляются придатки в виде мелких knobочек (1), наружные жабры ещё хорошо видны.
- Б: 115-мм плод с хорошо развитыми глазами; образовалась плацента, разъединить плодный и материнский компоненты которой практически невозможно. (2) – стенка матки. Резко выделяется роstrум. Наружные жабры уже не видны.

# III фаза развития

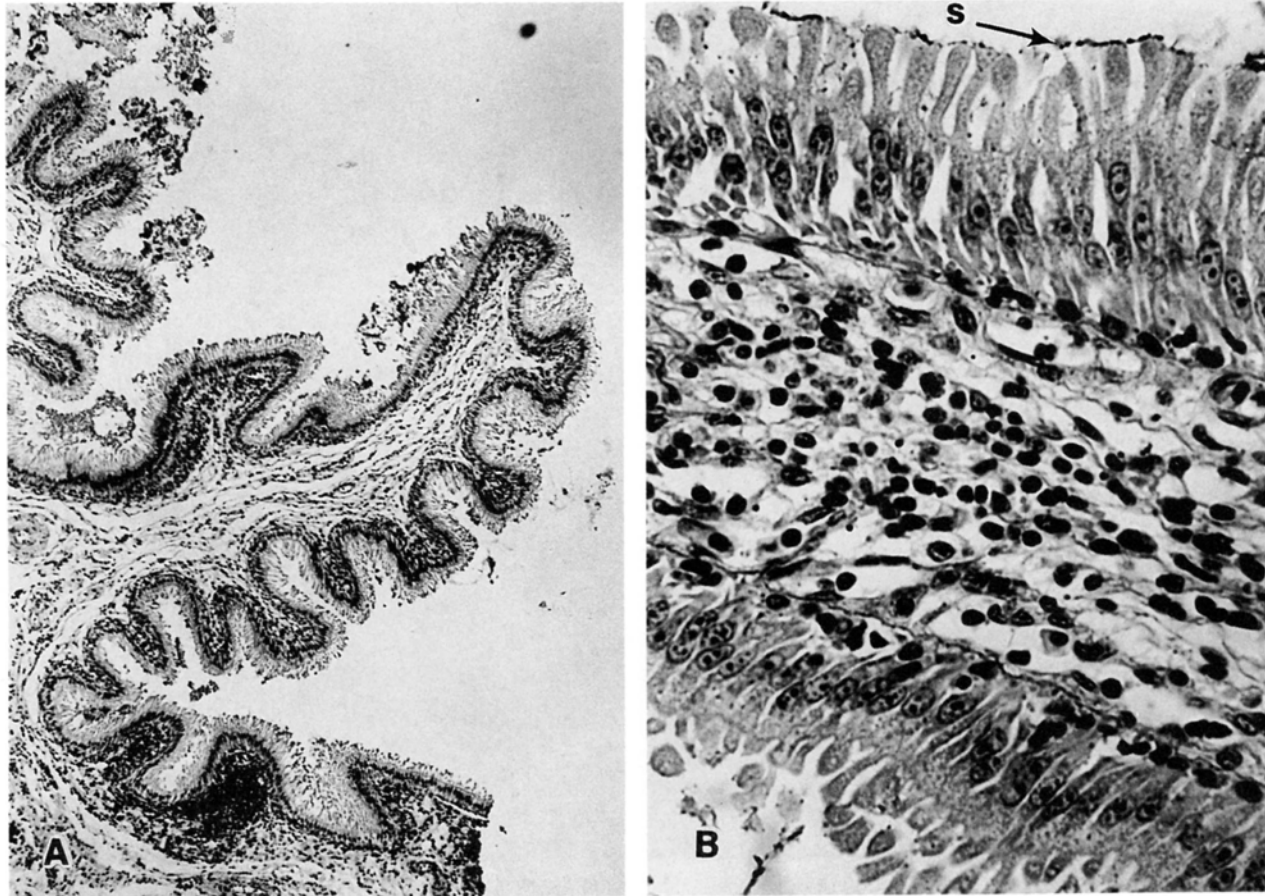
- Во время третьей фазы происходит смена способов питания зародыша с лецитотрофного на матротрофное, при котором питательные вещества в зародыш начинают поступать через *омфалоплаценту*. Газообмен в это время совершается через плаценту и специальные *придатки пупочного канатика*.
- Ближе к концу беременности важное значение приобретает ещё и гистотрофное питание детёнышей.
- Гистотроф активно секретируется внеплацентарными отделами матки.

# 130 мм плод с хорошо развитым пупочным канатиком



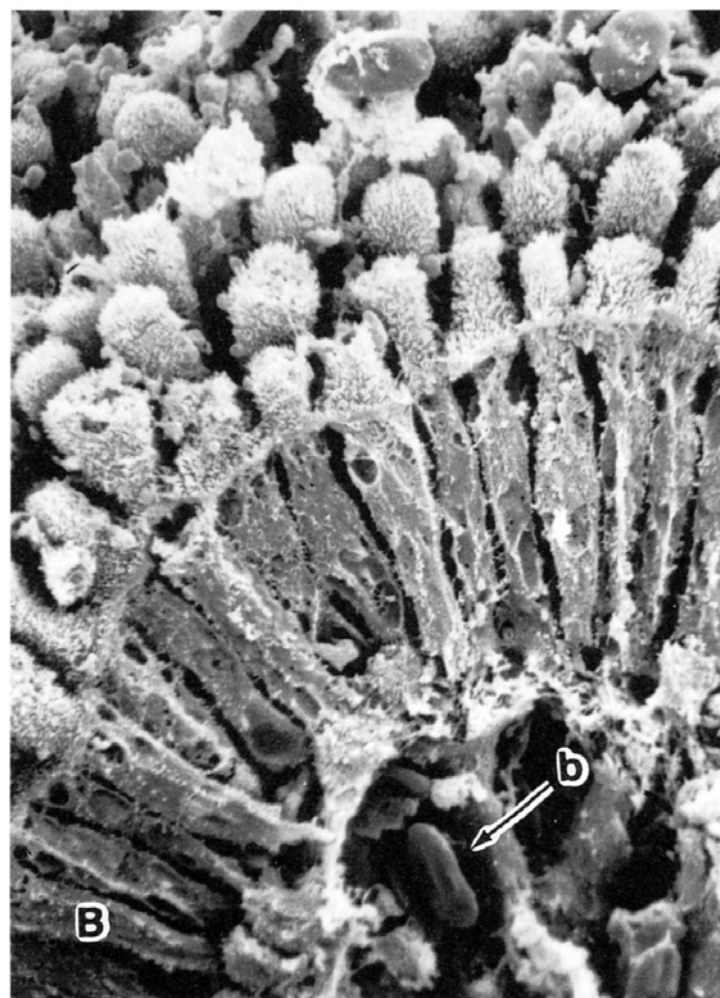
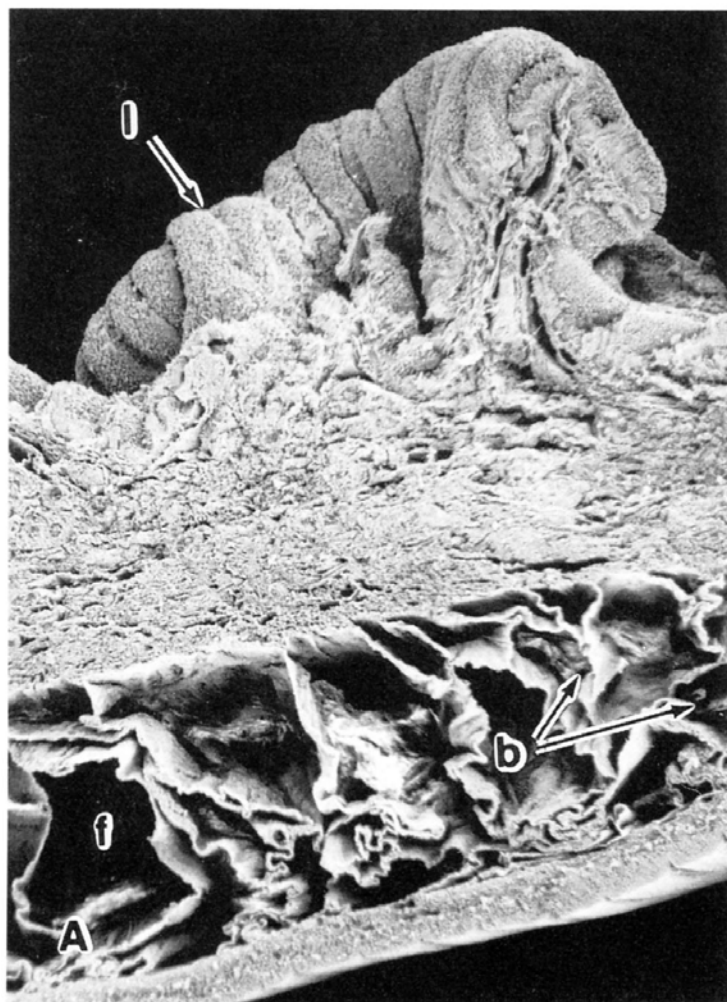
- 1 – пупочный канатик с нитчатыми придатками; 2 – яйцевая оболочка, тесно связанная с желточным мешком [плацентой, (3)]

## Матка со 130 мм эмбрионами



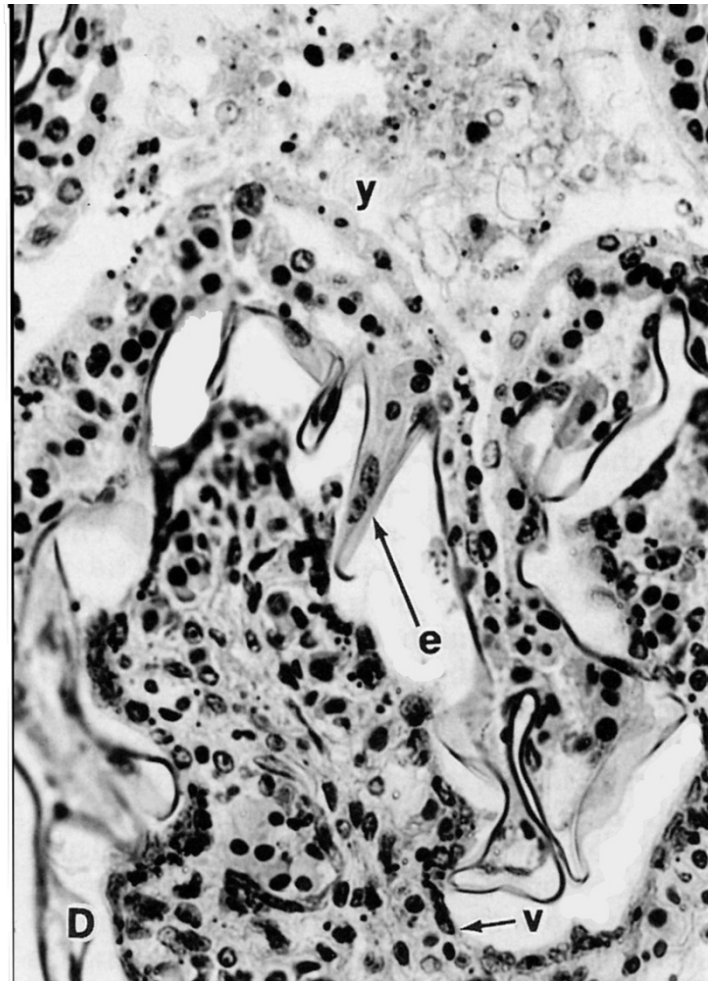
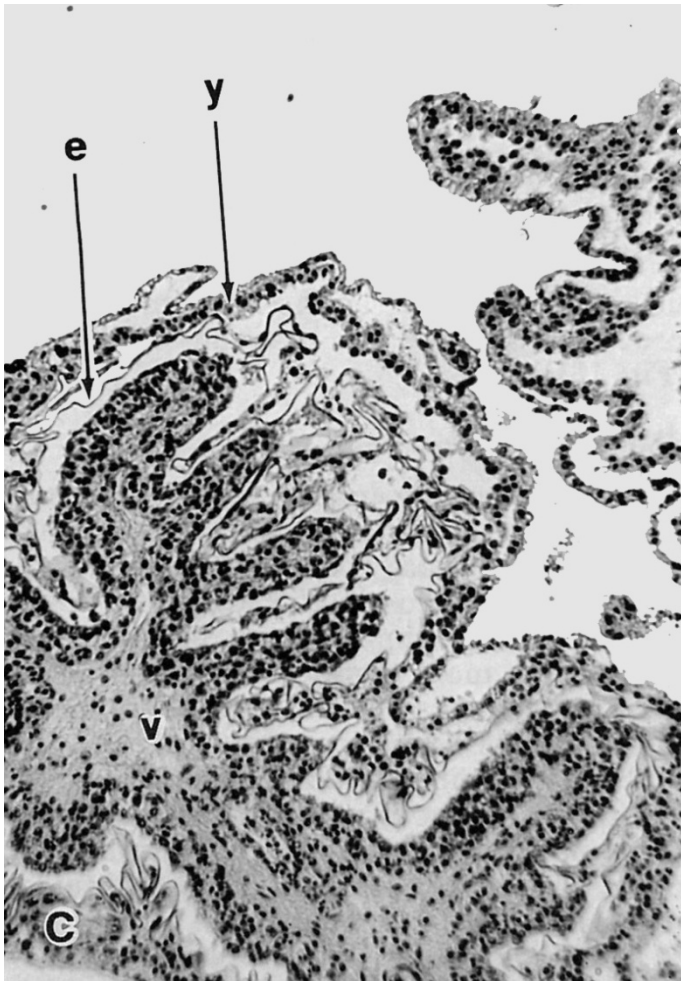
А – малое увеличение ворсинок стенки матки за пределами зоны имплантации; В – продольный срез через одну из таких ворсинок (s – секретируемый продукт)





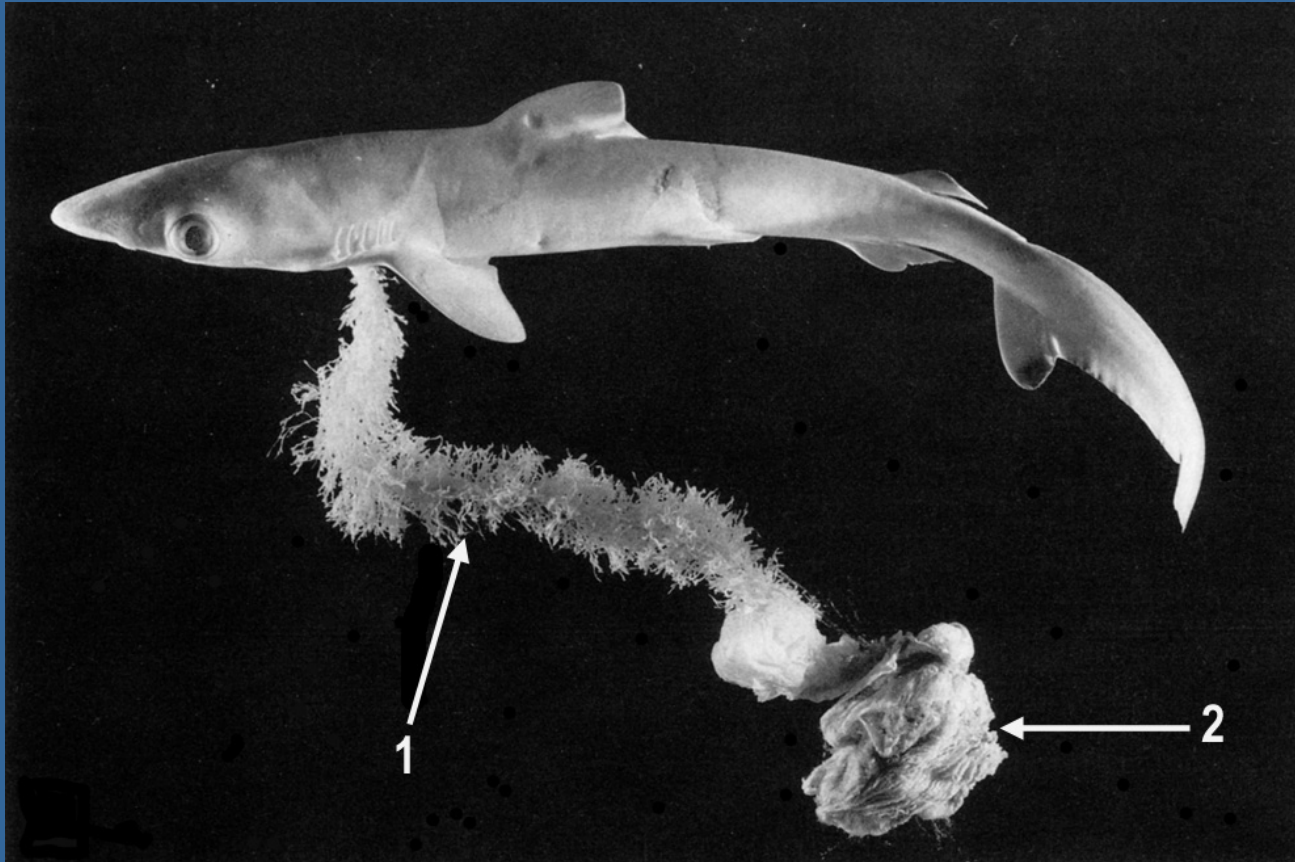
А – стереоскан стенки матки, обращённой в просвет (l), видны большие лакуны (f), заполненные жидкостью, и многочисленные кровеносные сосуды (b). В – большее увеличение. Хорошо видны различия между апикальной и медио-базальной областями эпителиальных клеток.

## Интердигитации плацентарных ворсинок и складок стенки желточного мешка

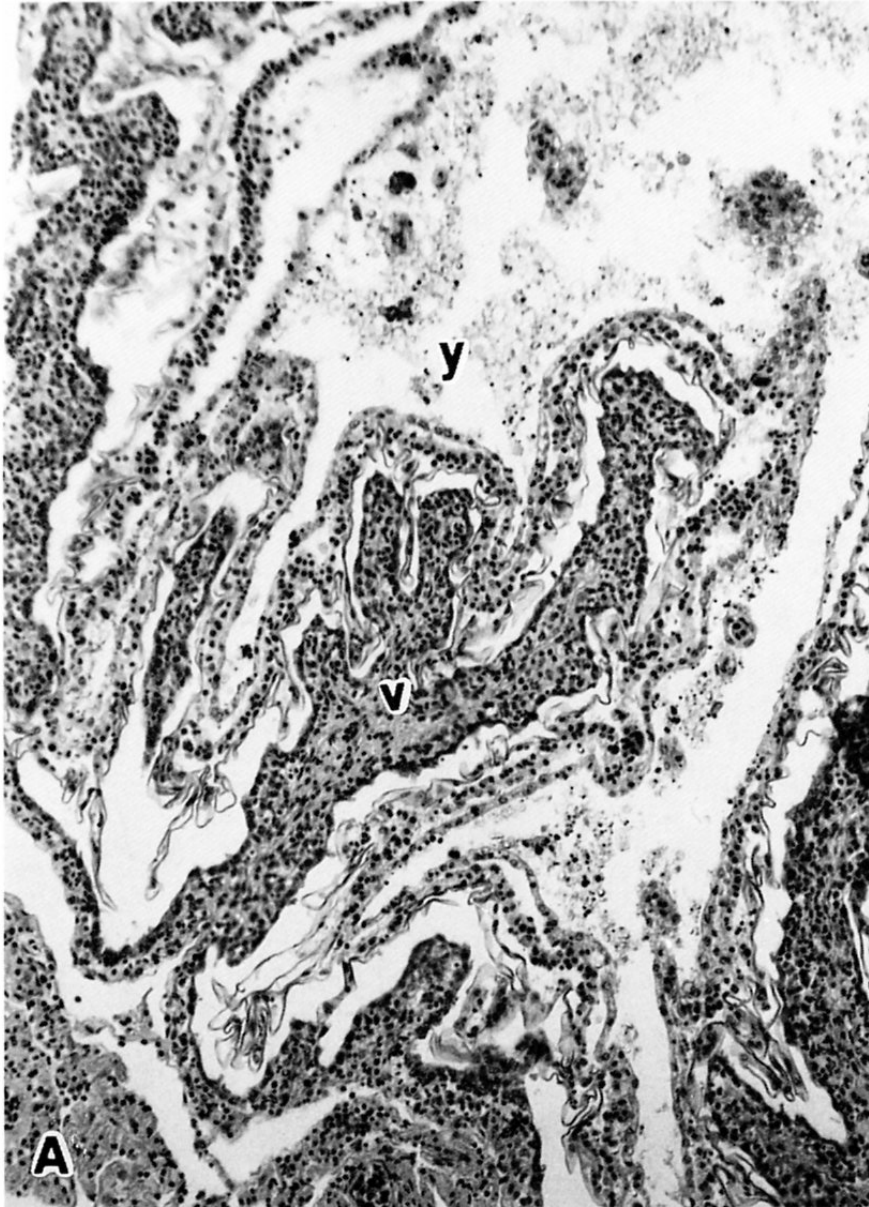


Развитие *Rhizoprionodon terraenovae* в середине беременности (длина тела плода 180 мм). Плацентарные ворсинки (v) и комплементарные складки желточного мешка (y). Яйцевая оболочка (e) тесно прилегает к стенке желточного мешка.

## 250 мм плод *R. terraenovae* с плацентой



- 250-миллиметровый плод на средних сроках беременности, приобретший ювенильную окраску. Придатки (1) на поверхности пупочного канатика достигают максимального развития; желточный мешок сильно редуцирован и в своей дистальной части представляет эмбриональную область плаценты (2).



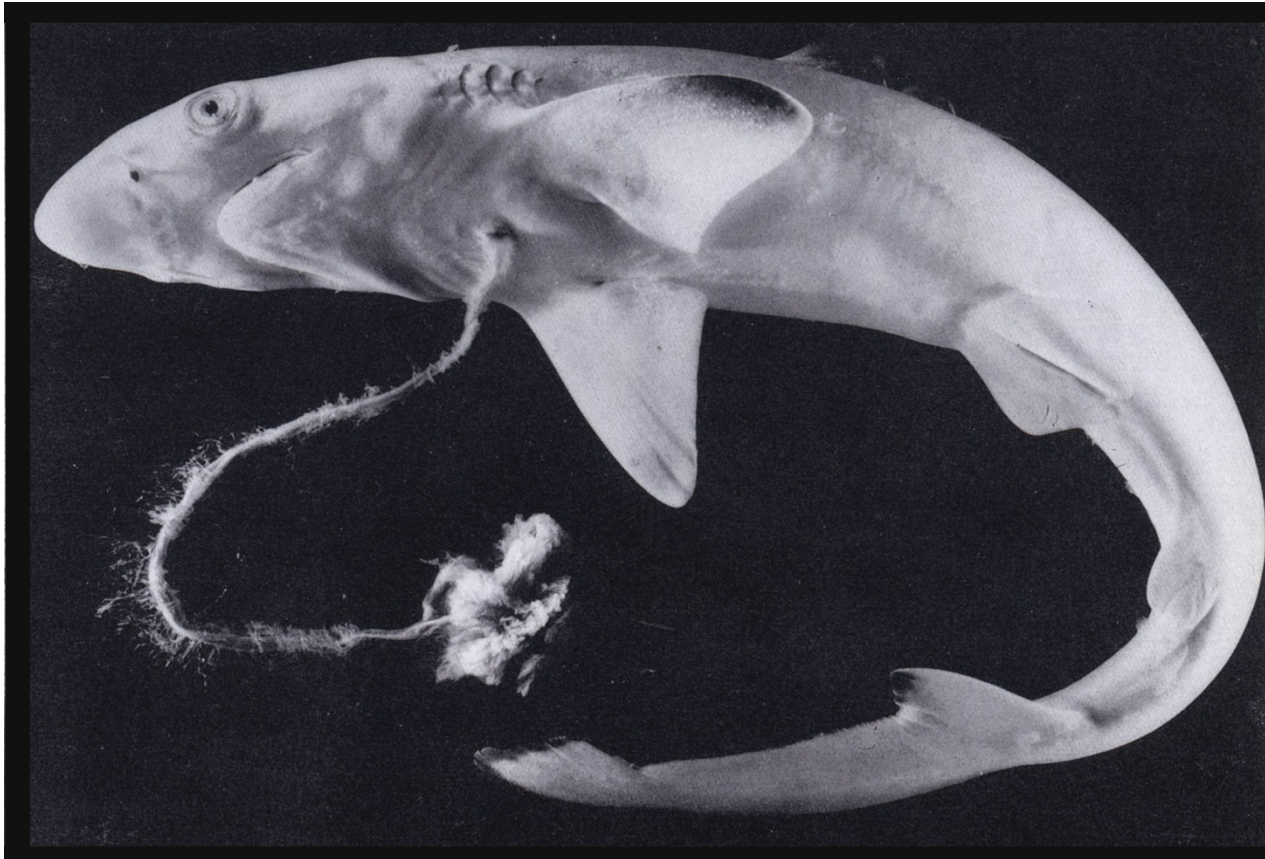
## *Rhizoprionodon terraenovae*.

Самка в середине беременности с **250**-миллиметровыми зародышами.

Гистотроф коричневого цвета может быть получен в объеме 5-10 мл из каждой камеры матки. Плацентарные ворсинки (v) развивают тонкие и длинные *дендровидные отростки*. Интердигитация материнского и эмбрионального компонентов (y) плаценты усиливается. И теперь разобщить их, не нарушив целостность и не вызвав кровопотери, не удастся.

из Castro and Wourms (1993)

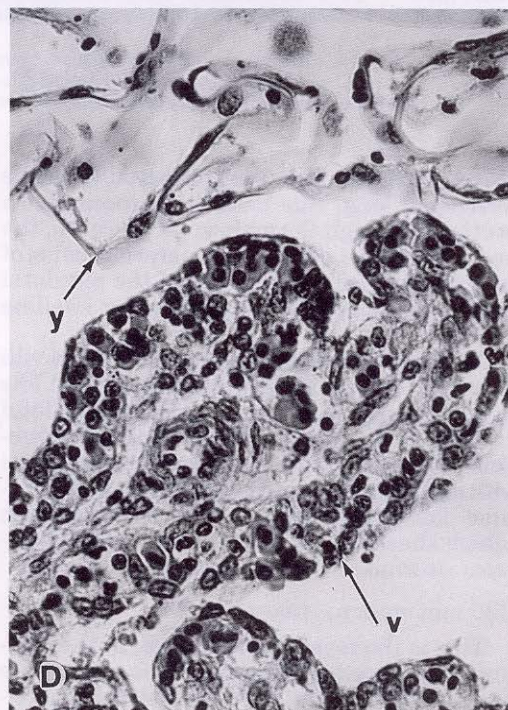
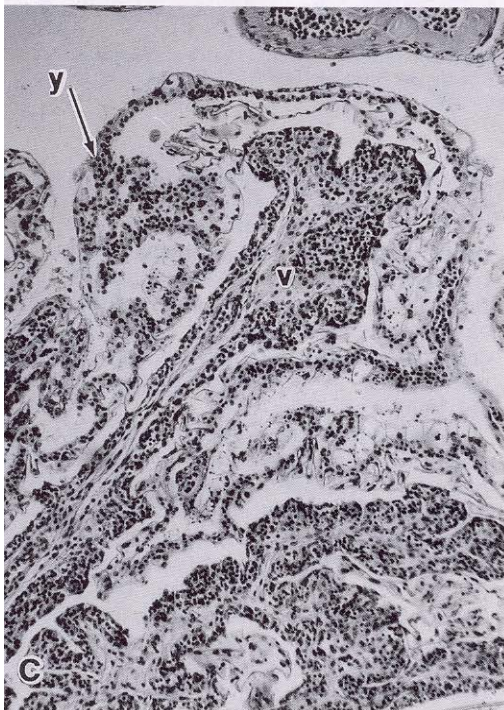
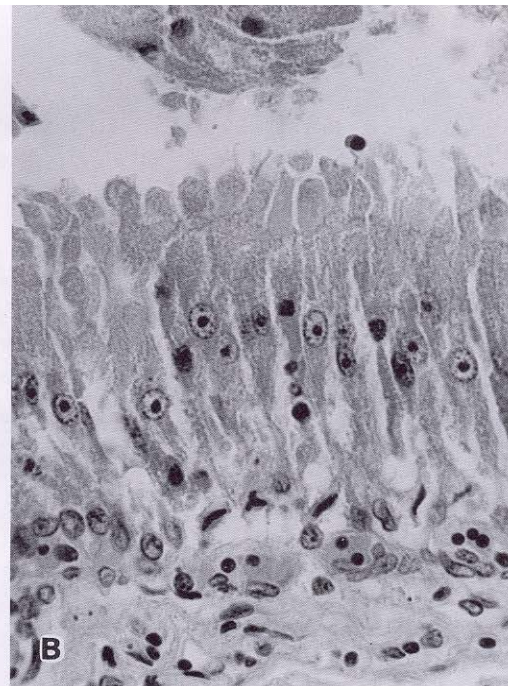
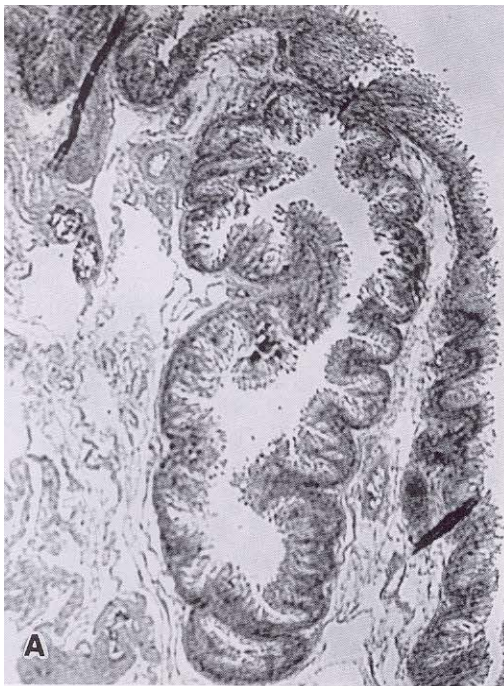
## Заключительная стадия беременности у *Rhizoprionodon terraenovae*



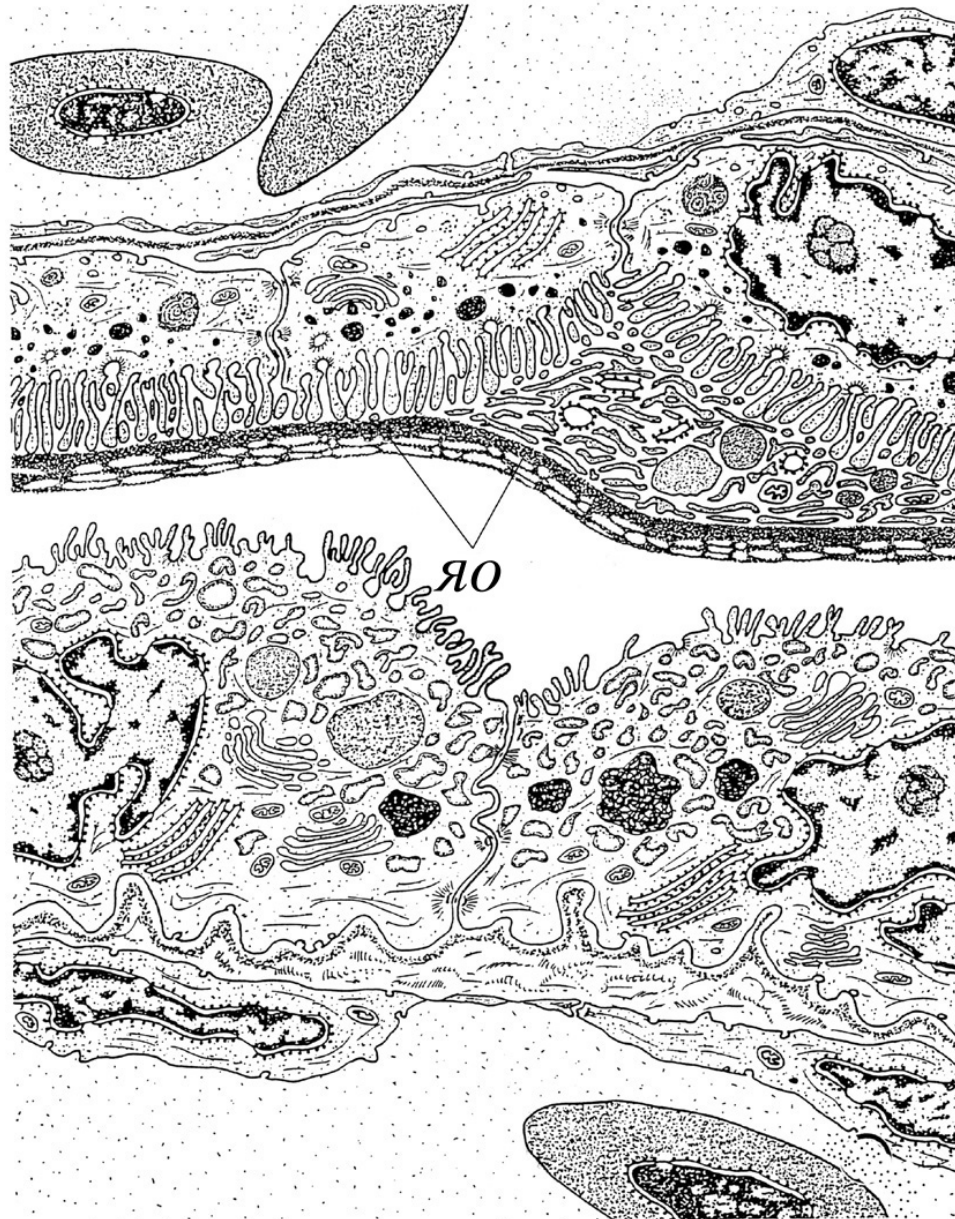
Пренатальная форма, длина тела 320-340 мм, вес 130-140 г. Пигментированный детеныш имеет еще несколько придатков на пупочном канатике

## *Rhizoprionodon terraenovae*.

Самка с 320 мм детенышами. **A:** Малое увеличение поверхности стенки матки, обращенной в просвет, в стороне от места имплантации. **B:** Цилиндрические клетки эпителия ворсинок из этой области матки обнаруживают отчетливую полярность между округлой апикальной частью и медиально-базальной областью. **C:** Детали плаценты. Разросшаяся плацентарная ворсинка (v), заключенная в чехол из стенки желточного мешка (y). **D:** Эпителий плацентарной ворсинки при большем увеличении. Яйцевая оболочка отделяет ворсинку от желточного мешка.



из Castro and Wourms (1993)



## Фрагмент терминального участка плаценты черноносой акулы (электронограмма)

Верхняя часть рисунка представляет плацентарный элемент желточного мешка плода, находящийся в тесном контакте с очень тонкой яичевой оболочкой (яо). Клетки плацентарного эпителия несут тесно расположенные на поверхности микроворсинки. Подстилает их эндотелий с частыми отверстиями.

Клетки эпителия матки (нижняя часть рисунка) содержат многочисленные цистерны шероховатого ЭПР и окаймленные и неокаймленные пузырьки. К этому слою также примыкает сильно перфорированный эндотелий.

по Hamlett et al. (1993)



## Зрелая эпителио-желточная плацента (омфалоплацента)

Плацента включает чешуйчатый эпителий матки. В котором видны базальные пиноцитозные пузырьки (большие кружки), липидные включения (lp) и секреторные пузырьки, выбрасывающие свое содержимое в просвет матки (звездочки). Располагающиеся внизу капилляры (bv1) непрерывны. Яйцевая оболочка (ee) разделяет плодную и материнскую части плаценты. Электронноплотные пузырьки маточного происхождения (стрелки) эндоцитируются дистальным слоем плодной части плаценты (pl). В эпителии обычны базальные пиноцитозные пузырьки. Подлежащие капилляры (bv2) перфорированы (мелкие кружки). b – базальная мембрана.



# Завершение презентации

Благодарю за внимание