

В. Ефремов

# Живорождение у Teleostei

*фолликулярная*

*и*

*овариальная плацента*

## ЖИВОРОЖДЕНИЕ У КОСТИСТЫХ РЫБ.

(Адаптации для интрафолликулярного и интраовариального вынашивания)

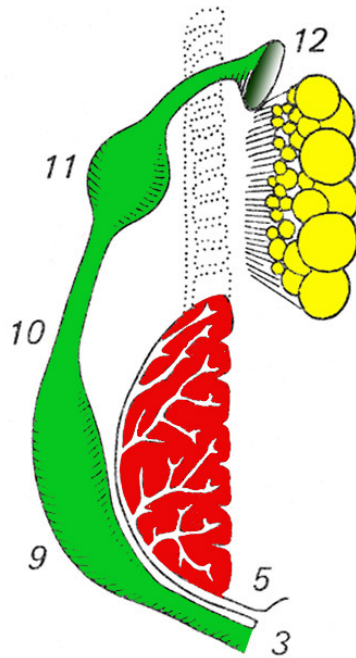
У Костистых рыб (Teleostei) в отличие от Пластинчатожаберных живорождение значительно менее распространенный модус репродукции. Viviparja имеет место у представителей 5 отрядов в 13 семействах (см. таблицу 1). Наиболее широко живорождение представлено в отряде Карпозубообразных (Cyprinodontiformes). Зародыши живородящих Костистых рыб в силу анатомических особенностей репродуктивной системы развиваются либо в просвете яичника (*интраовариальная беременность*), или в полости фолликула (*интрафолликулярная беременность*). Как и при живорождении у Акул, у Костистых рыб для осуществления внутриутробного развития существенные морфологические и физиологические модификации претерпевает как организм самки, так и зародыш. Но в тоже время специальные приспособления появляются и у самцов. Поскольку живорождение самим фактом своего существования предполагает внутреннее оплодотворение, следовательно, у самцов должно развиться средство доставки сперматозоидов в половые органы самки, т.е. особый совокупительный аппарат. Как правило, он возникает на основе анального плавника, некоторые лучи которого, видоизменяясь, приобретают форму желобка или трубки (*гоноподий*), через который сперма вводится в половую систему самки.

Интраовариальная беременность является более распространённой формой вынашивания среди живородящих Костистых рыб и характеризуется специализацией внутреннего эпителия яичника, обеспечивающей установление и сохранение благоприятной среды для зародыша. В этом случае зародыши покидают фолликулы на самых ранних стадиях развития и весь оставшийся эмбриональный период проходят в полости яичника. Следовательно, в этом случае, овуляция в привычном понимании этого слова отсутствует.

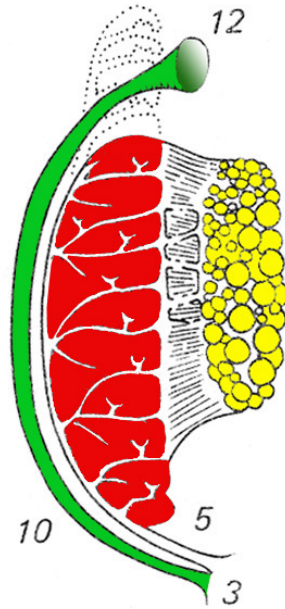
# Распространение разных форм живорождения у Teleostei

Отряд	Семейство	Место вынашивания		Яйцеживорождение	Живорождение
		Яичник	Фолликул		
CYPRINODONTIFORMES (КАРПОЗУБООБРАЗНЫЕ)	Anablepidae (Четрёхглазковые)	+?	+		+
	Poeciliidae (Пецилиевые)		+		+
	Goodeidae (Гудеевые)	+			+
	Jenynsiidae (Дженинсиевые)	+			+
	Amblyopsidae (Слепоглазковые)	+		+(?)	+(?)
BELONIFORMES (САРГАНООБРАЗНЫЕ)	Hemirhamphidae (Полурыловые)	+			+
GADIFORMES (ТРЕСКООБРАЗНЫЕ)	Brotulidae (Бротулевые)	+			+
PERCIFORMES (ОКУНЕОБРАЗНЫЕ)	Embiotocidae (Живородковые)	+			+
	Clinidae (Клиновые или Чешуйчатые собачки)		+		+
	Labriosomidae		+		
	Zoarcidae (Бельдюговые)	+			+
SCORPAENIFORMES (СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ)	Scorpaenidae (Скорпеновые)	+			+
	Comphoridae (Голомянковые)	+		+	

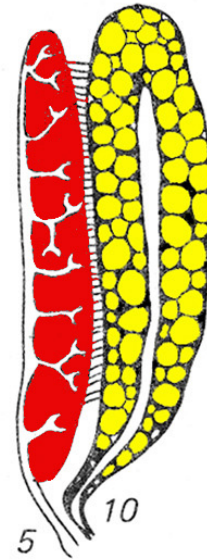
# Характерные типы мочеполовой системы самок рыб



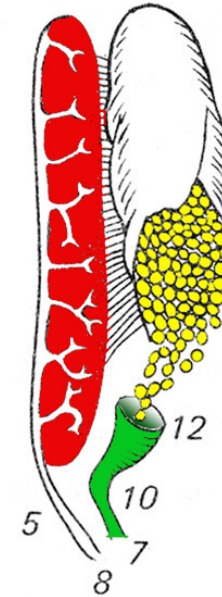
А. Акула



Б. Осетр  
(Acipenser)



В. Костистая  
рыба



Г. Костистая рыба  
(Лосось)

*Опистhoneфрос* (задняя почка современных позвоночных) показан красным цветом; *яичник* – желтым цветом; *яйцевод* (мюллеров канал) – зеленым цветом. 3 – клоака; 5 – архинефрический канал (вольфов канал) в качестве протока почки; 7 – половое отверстие, 8 – выделительное отверстие у Teleostei; 9 – «матка»; 10 – яйцевод; 11 – скорлуповая железа; 12 – открытая воронка яйцевода.

**Клеточные основы  
внутрифолликулярного  
вынашивания**

Фолликулярная стенка у Костистых рыб играет важную и всё ещё не вполне понятную роль в регуляции оогенеза и транспортировке метаболитов и компонентов желтка в развивающийся ооцит (Guraya, '86; Wallace and Selman, '90). Однако в некоторых группах живородящих костистых рыб фолликул является также местом эмбрионального развития, и у этих рыб фолликулярная стенка выполняет дополнительную функцию – обеспечение средств существования развивающихся зародышей. Эволюция внутрифолликулярной беременности связана с решением сразу нескольких функциональных проблем. Первая проблема касается проникновения сперматозоида через стенку фолликула для оплодотворения зрелой яйцеклетки. Вторая проблема связана с тем, что анатомическое место вынашивания эмбрионов должно обеспечивать благоприятные для развития зародыша условия окружения и защиты эмбриона от материнской иммунной системы (Hogart, '68, '72a,b, '76). Третья проблема состоит в том, что должен возникнуть и осуществляться с высочайшей надёжностью метаболический обмен между зародышем и материнским организмом. И, наконец, четвёртая проблема относится к видам, у которых питание зародышей матротрофное, у них питательные вещества должны поступать в зародыш непосредственно через фолликулярный эпителий. Хотя уже сами обозначенные требования предполагают наличие функциональных и структурных специализаций в стенке яичника, тем не менее, работ, в которых внимание было бы сконцентрировано на идентификации таких специализаций,

очень немного.

Внутрифолликулярная беременность обнаружена в четырёх семействах: Poesilliidae, Anablepidae, Clinidae и Labriosomidae, у представителей которых стенка фолликула является той материнской тканью, через которую осуществляются взаимоотношения мать-зародыш (Wourms, 1981; Wourms et al., 1988).

***Адаптации при внутрифолликулярной беременности (материнский организм).***

Мы начнём знакомство с многочисленными и сложными адаптациями к живорождению у Костистых рыб с рассмотрения уникальной формы его - *внутрифолликулярной беременности*. У рыб с внутрифолликулярной беременностью питание эмбриона варьирует от строгой *лецитотрофности* до исключительной *матротрофности* (Wourms et al, 1988). У видов с *лецитотрофным питанием* зародышей запасённого в яйце желтка достаточно для полного удовлетворения потребностей в питательных субстанциях на протяжении всего развития. Поскольку в этом случае через стенку фолликула питательные вещества не поступают совсем или поступают в незначительном количестве, то *сухой вес* (вес нетто) эмбрионов уменьшается. У *матротрофных видов* зародыши утилизируют экзогенные питательные вещества и при этом *увеличивают свой вес* в ходе развития (*и иногда значительно*).

Перенос питательных веществ от матери к зародышу при внутрифолликулярной беременности, как можно думать, происходит через структурный комплекс, образованный плотным прилеганием стенки фолликула к абсорбирующей поверхности эмбриона (Turner, 1938, 1940 a,b; Scrimshaw, 1944, 1945; Wourms, 1981; Wourms et al., 1988). Эта ткань

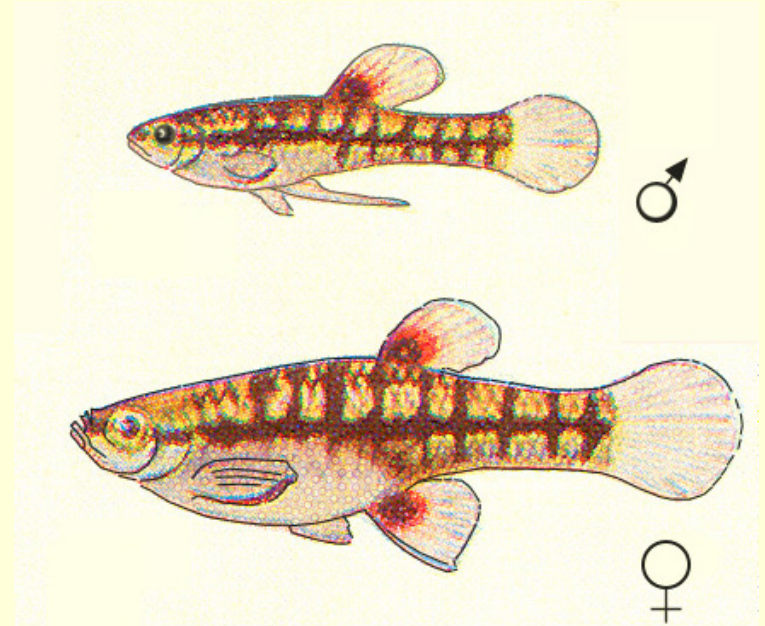


ассоциируется с понятием *фолликулярная плацента* (Knight et al., 1985; Wourms et al., 1988). В каждой из четырёх таксономических групп были описаны морфологические специализации фолликулярной стенки и поверхности эмбриона, которые можно рассматривать как адаптации для переноса питательных субстанций от материнского организма к эмбриону. Среди этих специализаций в первую очередь следует отметить микроворсинки в клетках на поверхности эмбриона (Grove and Wourms, 1991), модификации сосудистой сети поверхности зародыша (Knight et al., 1985); фолликулярных ворсинок (Turner, 1938, 1940 a,b) и фолликулярных складок (Knight et al., 1985).

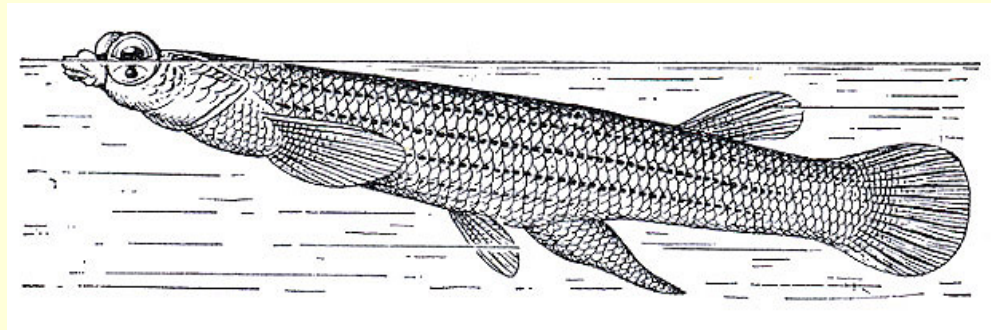
# Виды с внутрифолликулярной беременностью



Гуппи, *Poecilia reticulata*

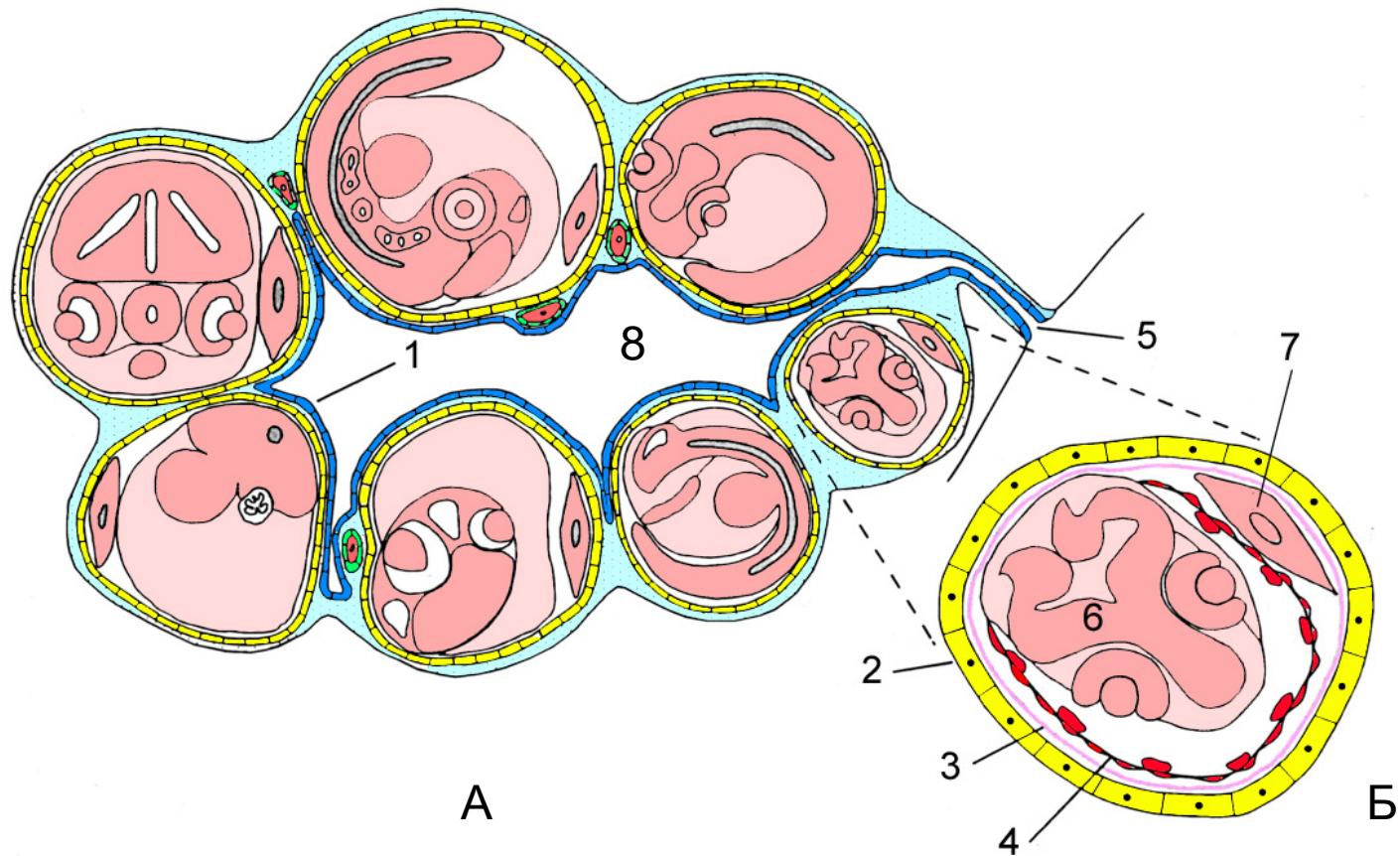


Гетерандрия, *Heterandria formosa*



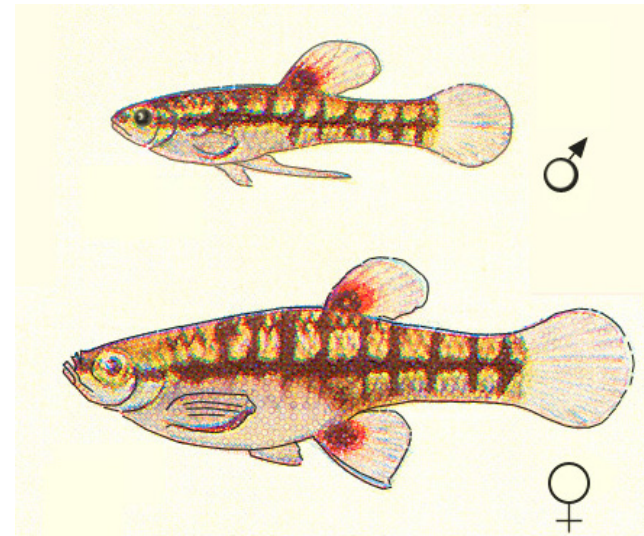
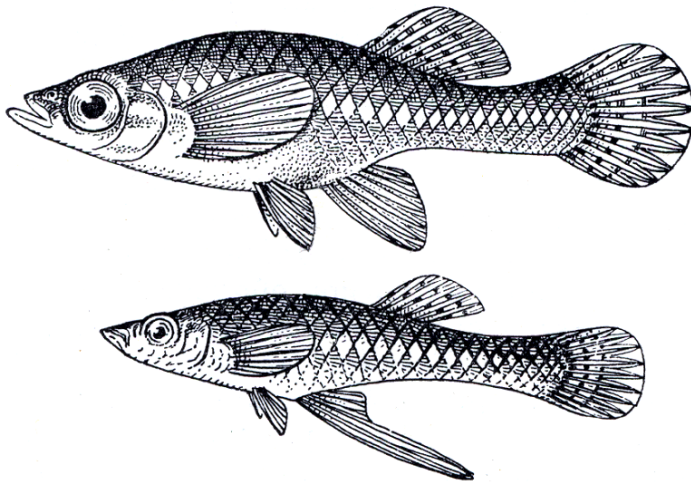
Четырехглазка, *Anableps tetraphtalmus*

## Схема среза через яичник *H. formosa*



**А** – схема среза яичника; **Б** – схема среза одного фолликула. 1 – внутренний эпителий яичника; 2 – фолликулярный эпителий; 3 – яйцевая оболочка; 4 – абсорбирующая поверхность эмбриона; 5 – половое отверстие; 6 – головной мозг зародыша; 7 – хвост зародыша; 8 – полость (просвет) яичника

# Матротрофное питание при внутрифолликулярном вынашивании



Лецитотрофное питание у *Gambusia affinis* (слева) и выраженная матротрофность у *Heterandria formosa* (справа) при внутрифолликулярном вынашивании у обоих видов. Видоизмененный анальный плавник у самцов преобразован в копулятивный аппарат (*гоноподий*)

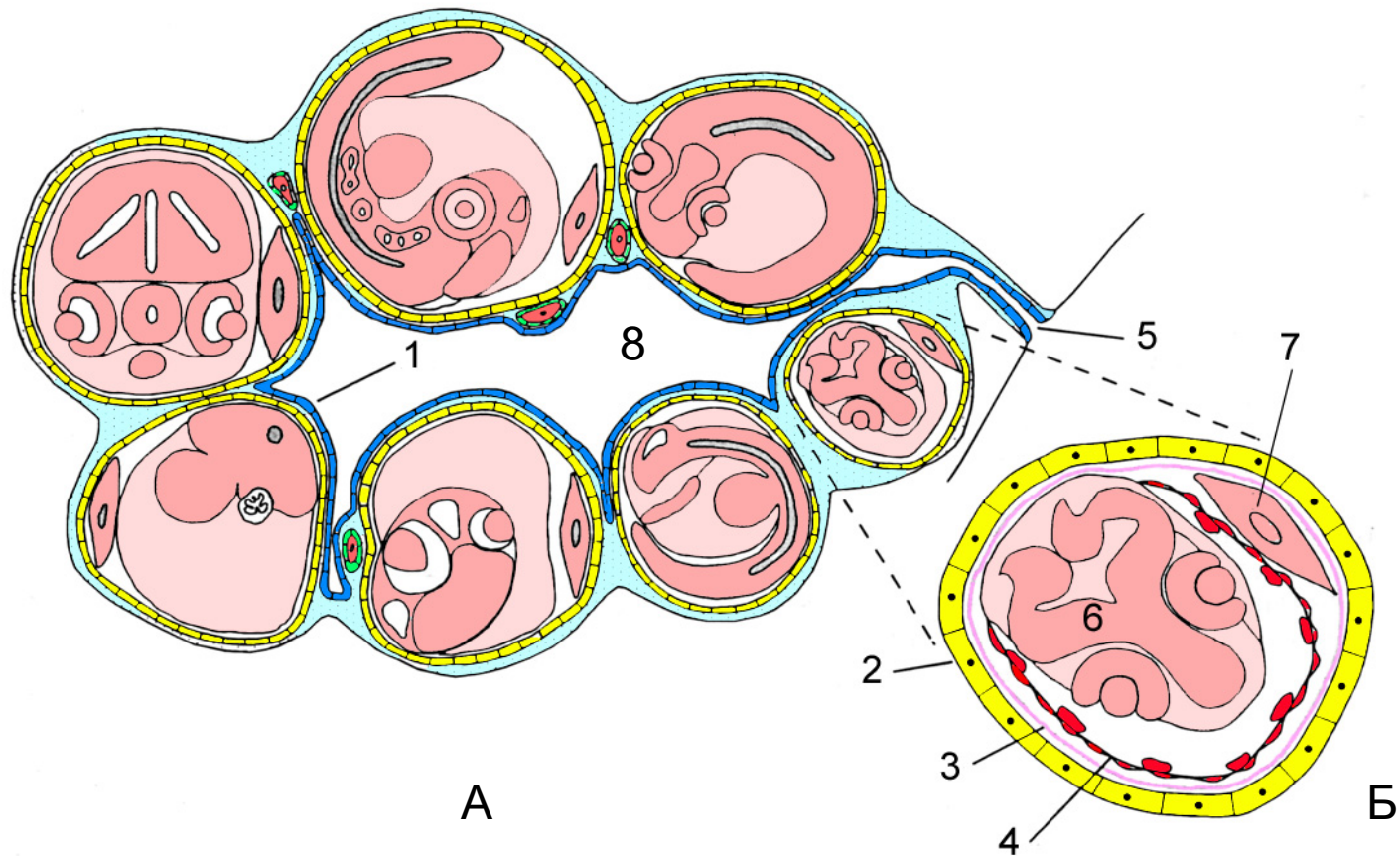
Хотя относительно давно было высказано предположение, что у матротрофных Пецилид перенос питания от матери к зародышу осуществляется через фолликулярную плаценту, природа эмбрионального и материнского компонента плаценты ещё очень мало изучена. Сильно васкуляризованные поверхности разросшихся перикардимального и желточного мешков зародыша рассматриваются как места доставки питания, но структурных и экспериментальных доказательств этого явно недостаточно. Turner (1940) описал фолликулярные ворсинки, которые состоят из соединительнотканной сердцевины - производной теки (of a theka) - покрытой фолликулярным эпителием, у двух видов Пецилид рода *Poeciliopsis*. Однако ультраструктурные и экспериментальные доказательства транспорта питательных веществ через фолликулярную стенку у этих видов и некоторых других матротрофных Пецилид отсутствуют. Гуппи (*Poecilia reticulata*) является единственным видом, у которого фолликулярный эпителий был обстоятельно исследован с помощью трансмиссионной электронной микроскопии и для которого было показано, что питание эмбриона строго лецитотрофное (Thibault and Schultz, 1978). В конце прошлого века внимание исследователей живорождения привлекла гетерандрия (*Heterandria formosa*) – матротрофная пецилида, эндемик юго-восточных штатов Америки. Гетерандрия – одна из самых мелких известных рыб и самая мелкая среди Карпозубообразных:

Мальки у этого вида рождаются уже сформированными и вполне самостоятельными. В первые моменты после рождения они опускаются на дно, но тотчас поднимаются к поверхности воды, где заполняют плавательный пузырь воздухом. Мальки сразу же приступают к активному питанию (пищей им служат мелкие беспозвоночные) и быстро обучаются избегать опасных для них взрослых рыб.

**Яичник** *H. formosa* – единый полый орган, занимающий у зрелых самок большую часть тела. Он состоит из наружного простого эпителия, стромальной соединительной ткани и внутреннего простого эпителия, который выстилает внутренний просвет. Просвет сообщается с наружной средой коротким каналом, открывающимся позади ануса. Развивающиеся овариальные фолликулы и фолликулы, содержащие эмбрионы, заключены в *строму яичника*. Карманы просвета разрастаются между фолликулами с растущими ооцитами и фолликулами с зародышами.

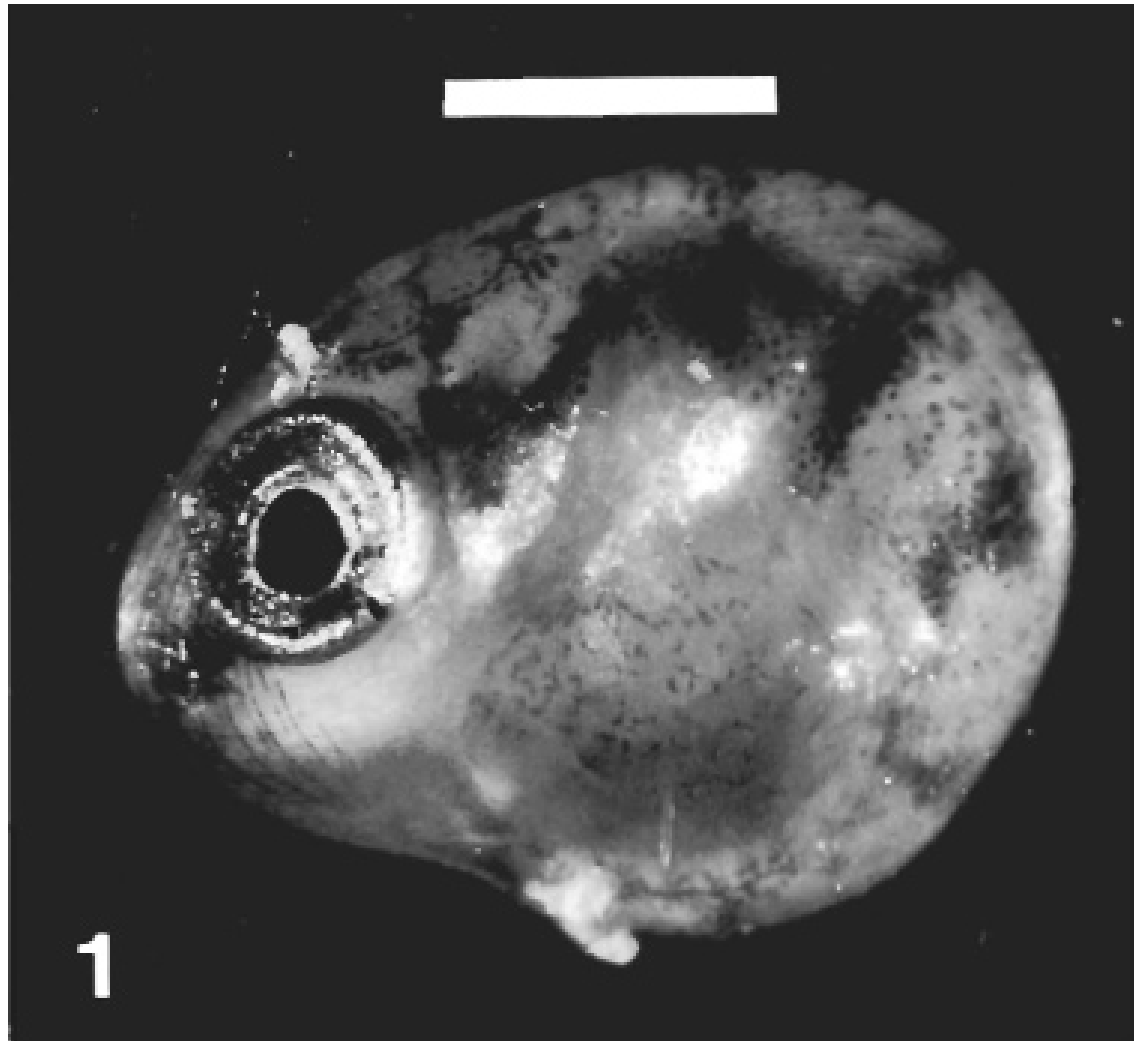
Яичник снабжается кровью из мощного срединного дорсального сосуда *arteria ovarica*, который, разветвляясь вдоль яичника и оплетает каждый фолликул густой сетью мельчайших кровеносных сосудов. Показано, что кровоснабжение фолликулов значительно усиливается после оплодотворения в результате развития обширной сети капилляров в основании фолликулярного эпителия. У зародыша, в свою очередь, на поверхности желточного мешка, а затем и на всей поверхности тела также развивается густая сосудистая сеть. По мере развития количество сосудов увеличивается по всей поверхности желточного мешка за счёт ветвления кювьеровых протоков, подкишечной и печёночной вен. Рано, сразу после закрытия бластопора начинается и кровообращение. Продольный срез яичника беременной *Heterandria. formosa* показан на слайде (15), где можно видеть зародыши на пяти стадиях развития.

## Схема среза через яичник *H. formosa*



**А** – схема среза яичника; **Б** – схема среза одного фолликула. 1 – внутренний эпителий яичника; 2 – фолликулярный эпителий; 3 – яйцевая оболочка; 4 – абсорбирующая поверхность эмбриона; 5 – половое отверстие; 6 – головной мозг зародыша; 7 – хвост зародыша; 8 – полость (просвет) яичника

# Предличинка *Heterandria formosa* в фолликуле



Из Schindler and Hamlet (1983)



Вителлогенный фолликул  
*Heterandria formosa*

Перенос питательных веществ от матери к зародышу при внутрифолликулярной беременности, как свидетельствуют многочисленные и разноплановые исследования, осуществляется через специализированный *структурный комплекс*, образованный в результате плотного прилегания стенки фолликула к абсорбирующей поверхности эмбриона (Turner, 1938, 1940 a,b; Wourms et al., 1988). Параллельно с развитием эмбриона изменяются и составляющие этого комплекса и их функции, но на всех изученных стадиях он продолжает выполнять главную свою задачу, обеспечивая адекватные условия развития организма. Этот комплекс сейчас часто ассоциируют с понятием *фолликулярная плацента* (Knight et al., 1985; Wourms et al., 1988). Причем, подробно анализируя в развитии взаимосвязь всех элементов фолликулярного комплекса, исследователи в последних работах всё больше внимания уделяют фолликулярным клеткам наружной поверхности комплекса. Обычно рассматривают три этапа развития этого специализированного комплекса. Первый этап характеризует вителогенный фолликул, т.е. фолликул в период желткообразования, как правило, до момента оплодотворения. На втором этапе рассматриваются изменения фолликула после оплодотворения и в последующем развитии зародыша. Третий этап посвящён рассмотрению фолликулярного комплекса в состоянии зрелой фолликулярной плаценты.

### Вителлогенный фолликул

Фолликулярные клетки, окружающие вителлогенный ооцит у *Heterandria formosa*, очень похожи по своей морфологии на клетки фолликулов у других Костистых рыб. Клетки имеют *кубическую форму*, их апикальная поверхность тесно связана с микроворсинками ооцита. Между соседними ФК нет контактных комплексов. Как и у других Костистых рыб (Guraya, '86; Wallace and Selman, '90) желточные белки и другие метаболиты, предназначенные для ооцита, пересекают фолликулярный слой по внутриклеточному пути. Фолликулярные клетки *Heterandria formosa* на этой стадии оогенеза могут также абсорбировать и перерабатывать экзогенные белки. Многочисленные окаймлённые ямки и пузырьки, присутствующие в этих клетках, и наличие больших неправильной формы пузырьков и пузырьков, содержащих мультивезикулярные и *миелиновые структуры*, свидетельствуют о том, что клетки обладают хорошо развитым эндосомально/лизосомальным компартментом (Shellens et al., '77). *Тубулярные вытягивания* на многих пузырьках неправильной формы могут быть либо областями слияния между тубулярными и сферическими эндосомами, либо зонами, где сегрегируются (отделяются) рецепторы для возвращения к поверхности. ФК некоторых Teleostei могут принимать участие в синтезе компонентов яцевой оболочки (Anderson, '67; Wourms, '76; Stehr and Hawkes, '83). В этих клетках редки ШЭР, гладкий эндоплазматический ретикулум (ГЭР) и комплекс Гольджи, а поэтому участие пузырьков этого типа в процессе экзоцитоза не очевидно.

# Фолликул после оплодотворения

Ранние стадии развития эмбрионов

# Фолликул живородящей рыбы после оплодотворения

После оплодотворения фолликулярные клетки претерпевают бросающиеся в глаза изменения своей морфологии и приобретают некоторые ультраструктурные особенности, которые объясняют их роль во внутрифолликулярной беременности и переносе питательных веществ из материнского организма в развивающийся зародыш. ФК вокруг очень ранних зародышей (приблизительно на стадиях 5-7) обладают хорошо развитыми специализациями в виде *межклеточных контактов* и более распространенной системой внутриклеточных органелл, чем обнаруженные на стадиях оогенеза. Однако у этих клеток отсутствуют апикальные и базальные специализации, которые характеризуют ФК на поздних стадиях беременности. Начиная со *стадии ранней хвостовой почки*, ФК демонстрируют свойства, характерные для *типичного абсорбирующего и транспортирующего эпителия*. Поскольку зародыши на данной стадии обладают специализациями для абсорбции питательных веществ на своей поверхности (Grove and Wourms, '91), авто-

ры заключили, что измененная структура фолликулярных клеток является комплементарной специализацией, обеспечивающей материнско-зародышевый перенос питания. *Наличие комплексов контактов между фолликулярными клетками* у фолликулов после оплодотворения резко контрастирует с их полным отсутствием у вителлогенных фолликулов и свидетельствует о том, что в отличие от клеток последних фолликулярные клетки, окружающие развивающихся зародышей, образуют барьер для свободного движения больших молекул и ионов. Становление такого барьера эффективно изолирует зародыш от материнского организма и позволяет ему развиваться в специализированном для этого окружении, защищённом от нежелательных воздействий. Можно предположить, что фолликулярные клетки регулируют эту среду с помощью избирательного транспорта молекул между внутри- и внефолликулярными компартментами. Возникновение барьера между фолликулярными клетками может иметь значение для иммунологической защиты зародыша.

У *Heterandria formosa*, чьи эмбрионы развиваются за счёт экзогенного питания, *яйцевая оболочка может стать проницаемой для макромолекул и поэтому утратить функцию барьера по отношению к иммунной системе самки*. В этих условиях именно плотный фолликулярный эпителий может выступать в качестве препятствия иммунологическому отторжению зародышей.

Даже если морфология фолликулярных клеток на ранних стадиях эмбрионального развития (стадии 5-7) представляет собой лишь переходное (промежуточное) состояние в развитии материнского компонента фолликулярной плаценты, ультраструктура этих клеток свидетельствует, что функционально они высоко активны. Очевидно, что эмбрионы на этих стадиях развития не обладают адекватной поверхностной специализацией для ассимиляции экзогенных питательных веществ, и здесь на первое место выходят питательные резервы желтка, соотносящиеся с размерами зародышей (Grove and Wourms, '91). Маловероятно, чтобы доставка питания от материнского организма к зародышу на ранних стадиях беременности являлась бы функцией фолликулярных клеток. Складчатость базальной плазматической мембраны способствует особенному увеличению площади базальной поверхности фолликулярного эпителия и, по-видимому, усилению поступления и транспорта молекул низкого молекулярного веса как аминокислоты, моносахара и жирные кислоты, через фолликулярный

эпителий в фолликулярную жидкость. *Наличие многочисленных окаймлённых и гладких ямок* вдоль базальной поверхности фолликулярных клеток также свидетельствует об **эндоцитозе внефолликулярных макромолекул**.

Начиная со стадий 10-11 эмбрионального развития, фолликулярная плацента становится полностью дифференцированной, а ультраструктура ФК показывает, что фолликулярный эпителий в это время специализирован для транспортировки питания из материнского организма в зародыш. Некоторые морфологические особенности, которыми характеризуются ФК, являются типичными для транспортирующего эпителия. Среди них многочисленные, короткие, апикальные микроворсинки и апикальные выступы, многочисленные митохондрии и обширная складчатость базальной плазматической мембраны. Кроме выполнения своей транспортной функции, фолликулярные клетки дифференцированной фолликулярной плаценты способны к абсорбции компонентов фолликулярной жидкости. Эта способность может реализовываться, по-видимому, разными способами.

Наконец, большие апикальные инвагинации вместе с электронно-светлыми пузырьками, локализованные в апикальной цитоплазме, представляют **фагоцитарную форму поступлений из фолликулярной жидкости**. Электронно-светлое содержимое таких пузырьков, которые нельзя считать типичными секреторными пузырьками, позволяет полагать, что они наполнены жидкостью. Более того, наличие цистерн эндоплазматического ретикулума, связанных с инвагинациями апикальной поверхности, и многие из апикальных электронно-светлых пузырьков, предполагает, что эти пузырьки происходят из апикальных поверхностных инвагинаций.



Яйцевая оболочка. Строение оболочки ранних вителлогенных ооцитов *Heterandria formosa* подобно таковым у других Пецилиевых рыб. Она относительно тонкая, простого строения и характеризуется многочисленными порами, следами проникновения в них через оболочку микроворсинок ооцита. На ранних этапах беременности яйцевая оболочка относительно толстая и имеет плотный матрикс, однако в ходе беременности постепенно истончается, а её матрикс превращается в свободный гранулярный материал.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. На примере развития специализированных участков фолликулярной оболочки и развивающихся эмбрионов *H. formosa* теперь показано, что и поверхность эмбриона и фолликулярный эпителий модифицируются для облегчения материнско-зародышевого переноса питательных субстанций, утилизируемых во время продолжительной фазы эмбрионального роста. Ранее Грув и Вурмс представили экспериментальные доказательства этого переноса веществ (Grove and Wourms, '83; Grove, '85; Wourms et al., '88).

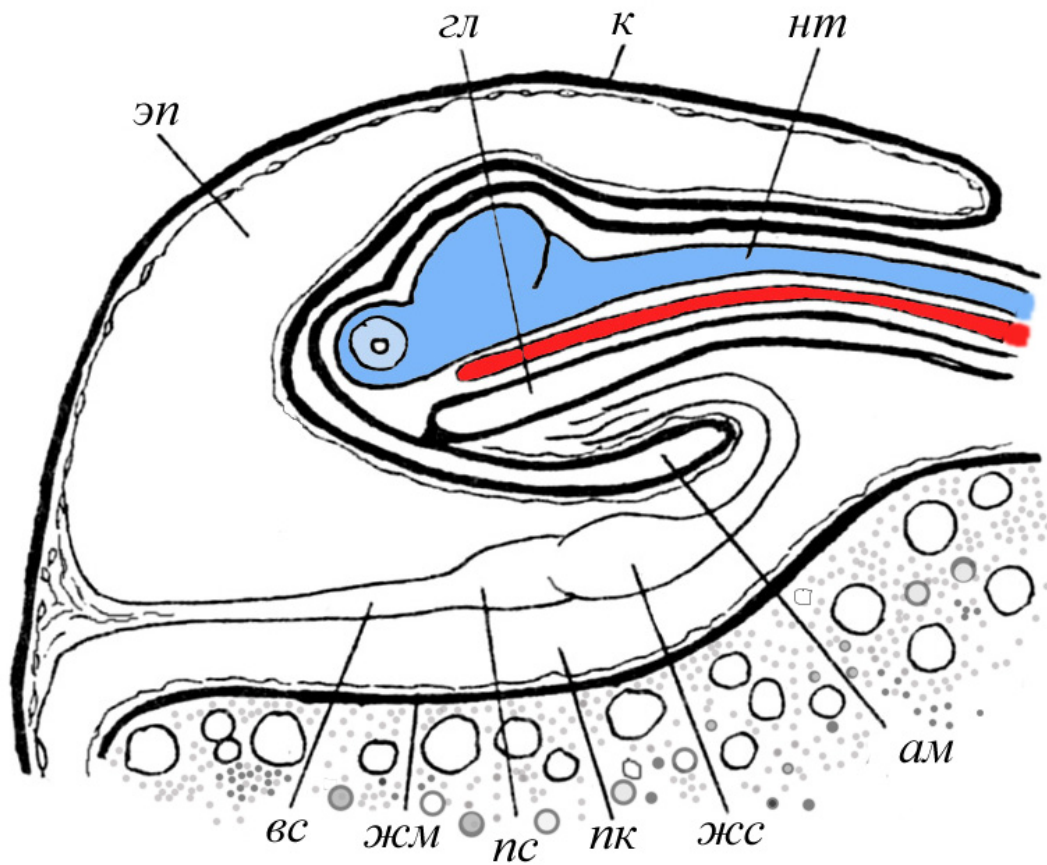
### ***Развивающийся зародыш.***

У Костистых рыб, как и у других Позвоночных с меробластическим эмбриогенезом, первым отделом, в котором развиваются элементы кровеносной системы является желточный мешок. Именно в нём развиваются первые кровеносные сосуды и очаги первичного кроветворения. Не удивительно поэтому, что у Живородящих форм Костистых рыб этот орган первым вступает в тесную функциональную связь с тканями материнского организма.

*Желточная эндодерма* представляет собой относительно толстый *симпласт*. Его толщина, например, у личинок Сельди в три раза превышает другие слои.

При этом его сосудистая сеть частично редуцируется. При фолликулярном живорождении у Костистых рыб, как уже упоминалось, стенка фолликула сильно растягивается и васкуляризуется, а в полости скапливается «питательная» жидкость, в которой плавает эмбрион. Для всасывания этой жидкости у зародышей некоторых рыб развиваются особые пластинчатые выросты стенки желточного мешка. У живородящих Пецилиевых, особенно у форм с активным матротрофным питанием, очень скоро один желточный мешок оказывается не в состоянии обеспечить достаточное питание из кровеносной системы стенки фолликула, и в дополнение к нему образуются всевозможные придатки в самых неожиданных местах системы зародыша. Особенно интересен т.н. «капюшон», который формируется на базе чрезвычайно разросшегося перикардального мешка. Здесь наружная стенка перикарда выпячивается вместе с эпидермальной стенкой тела далеко за головной отдел эмбриона и образует складку, которая, заворачиваясь на голову, разрастается и накрывает переднюю треть тела зародыша (★). Наружный листок этой складки, содержащий густую сеть кровеносных сосудов, прижимается изнутри к стенке фолликула. Капюшон у Платипецилии (*Platypocilus maculatus*) начинает развиваться довольно рано и достигает максимальных размеров на стадии закладки жаберных щелей. Сердце в это время имеет форму прямой трубки.

# Перикардиальный мешок – составная часть плаценты

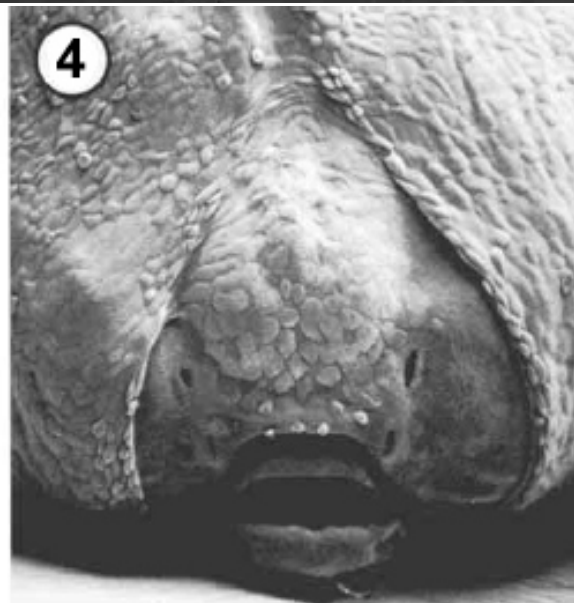
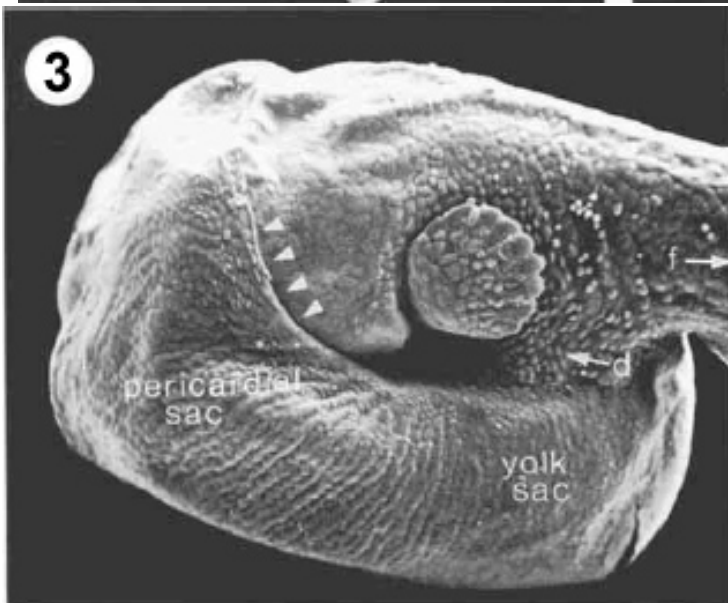
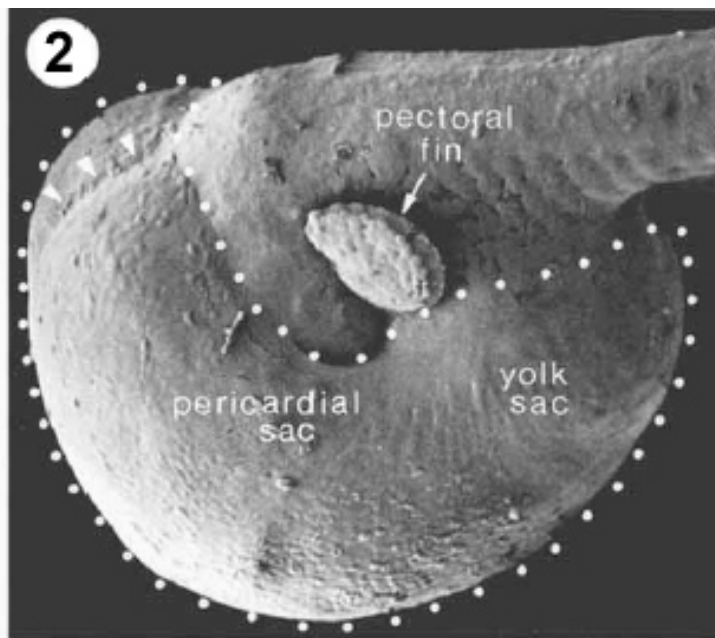
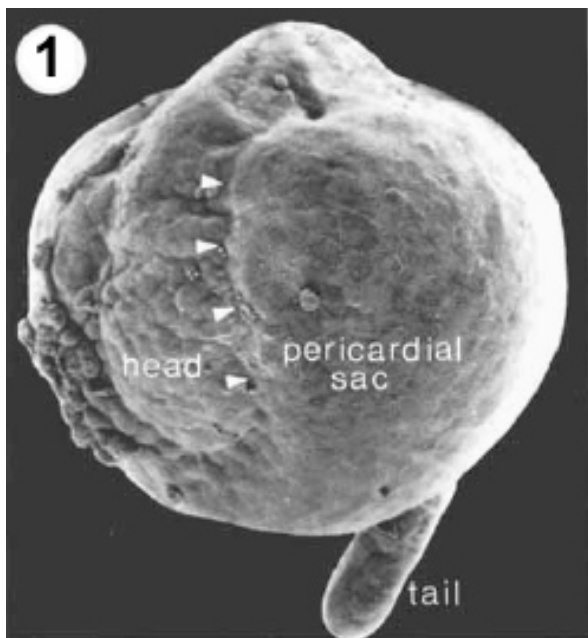


Передний конец зародыша  
Платипецилии (*Platyroecilus  
maculatus*)

ам – «амниотическая полость»; вс  
– венозный синус; гл – глоточный  
отдел кишки; жс – желудочек  
сердца; жм – желточный мешок; к  
– «капюшон»; нт – нервная трубка;  
лк – перикардиальная полость; пс  
– предсердие; эпк – экстра-  
эмбриональный перикард.

Красным цветом обозначена хорда

*Heterandria formosa*. Перикардальный мешок в ходе развития



Когда начинается регулярное кровообращение, кровь из *кювьеровых протоков* в теле зародыша попадает в воротную систему желточного мешка и в сосуды, разветвляющиеся на поверхности перикарда, а затем собирается в *венозный синус* и входит спереди в сердце. Как полагают Таволга и Раф (Tavolga and Rugh, 1947), через сосуды перикардального мешка зародыш получает от матери дополнительное питание и кислород. Однако яйца Платипецилии довольно велики (около 1,5 мм в диаметре), поэтому плацентарное питание сочетается с лецитотрофным. На первый взгляд может показаться странным, что такой сугубо внутренний орган, как околосоудная сумка, оказался вовлечённым в образование плаценты, воспринимающей питательные вещества из внешней по отношению к зародышу среды. Однако такое использование перикарда уже было подготовлено тем, что у яйцекладущих Teleostei из близкого семейства Карпозубых (Cyprinodontidae) (например, у *Fundulus*) наружная стенка сердца тоже очень сильно вздута и тоже выдвинута вперед от головы, и обильно снабжена сосудами разного калибра; по-видимому, у этих рыб он выполняет дыхательную функцию. У Пецилиевых этот орган приобрёл новую функцию и получил дальнейшее развитие. К концу беременности капюшон, иногда к этому времени преобразованный в «ошейник», резорбируется, а ко времени родов и вовсе исчезает. У *H. formosa* после резорбции ошейника дыхательную функцию берёт на себя разросшийся мочевой пузырь. Вообще же, по свидетельству Грува

и Вурмса (Grove and Wourms, 1994) у зародышей этой рыбки вся поверхность тела может формировать структуры, обеспечивающие необходимый трофический контакт со стенкой васкуляризованного фолликула.

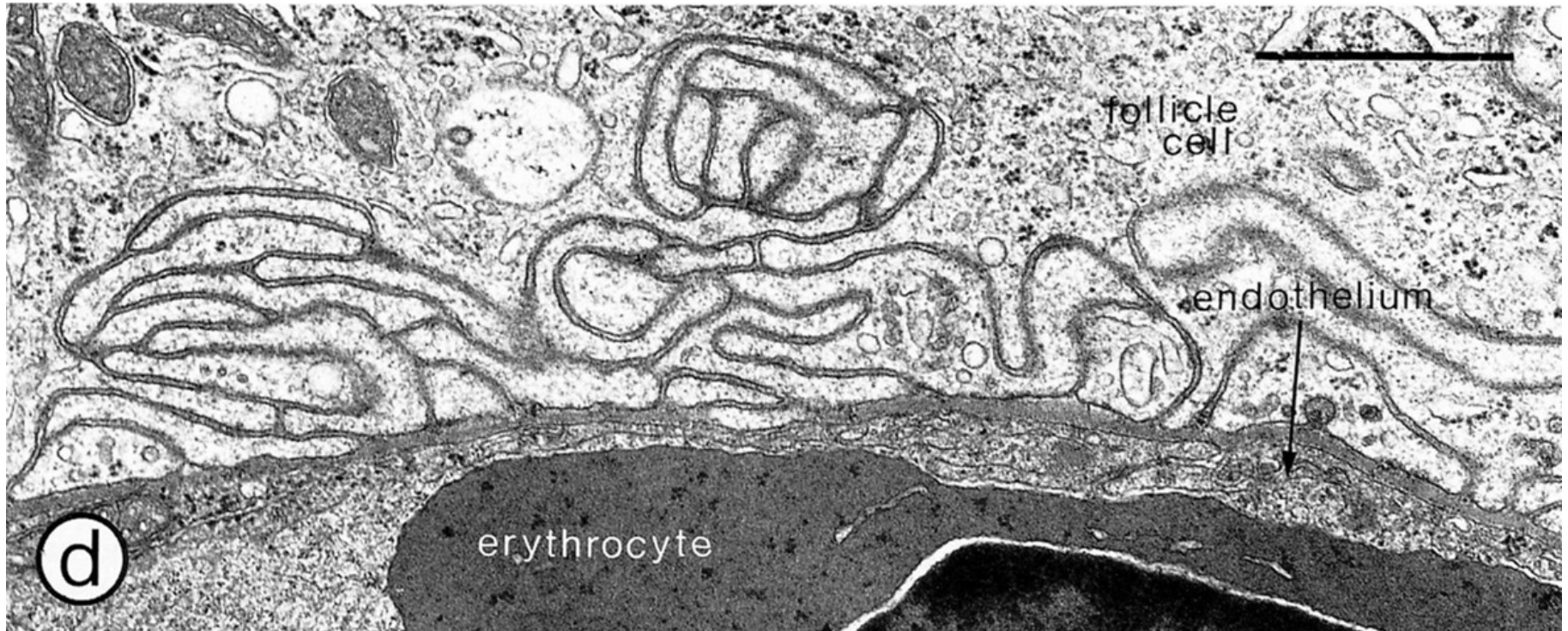
Относительно недавно Грув и Вурмс описали ультраструктурное строение поверхности эмбрионов *Heterandria formosa* (Grove and Wourms, 1991). В этом исследовании (первом в данной серии) изучали ультраструктуру и функцию пецилидной фолликулярной плаценты. Было показано, что очень рано эмбрионы данного вида оказываются окруженными покровной тканью с типичными признаками абсорбирующего эпителия (клетки с микроворсинками и другими характерными для такого рода эпителиев особенностями). Распределение этих клеток зависит от возраста эмбриона. На поздних стадиях развития абсорбирующие клетки сосредоточены на поверхности желточного и перикардального мешков. Эти наблюдения согласуются с ранними гипотезами, согласно которым эмбрионы пецилид абсорбируют питательные субстанции через эти поверхности. Было показано также, что на ранних стадиях развития *H. formosa* вся поверхность зародыша составляет эмбриональный компонент фолликулярной плаценты.

# Зрелая фолликулярная плацента

Средние и поздние стадии  
эмбриогенеза



## Трансцитоз в фолликулярных клетках плаценты

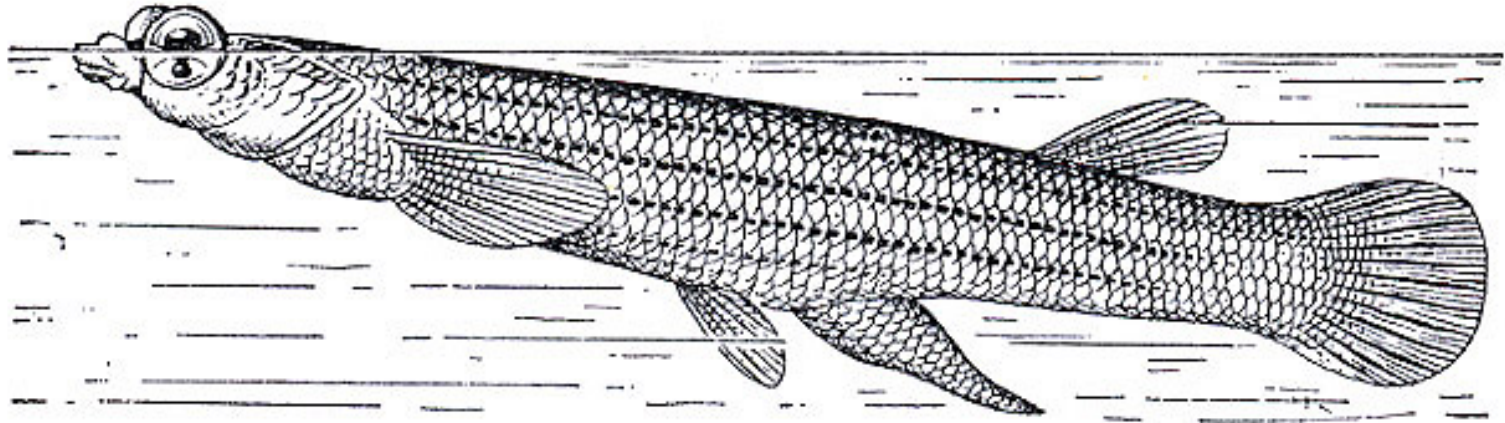


Выраженная складчатость базальной поверхности фолликулярных клеток, непосредственно контактирующих с кровеносными капиллярами

**Трансцитоз** — (лат. *trans* — сквозь, через и греч. *cytos* — клетка) — процесс, который характерен для некоторых типов клеток, объединяющий признаки экзоцитоза и эндоцитоза. Явление, обычное на границах двух разных сред или двух разных состояний клетки, когда происходит перемещение компонентов разной среды. При этом на одной поверхности клетки формируется эндоцитозный пузырек, который переносится к противоположному концу клетки и становится экзоцитозным пузырьком, выделяет свое содержимое во внеклеточное пространство (напр. сосуды). Процессы трансцитоза протекают активно в цитоплазме плоских клеток, выстилающих сосуды (эндотелиоцитах), особенно в капиллярах. В этих клетках пузырьки, сливаясь, способны образовывать временные транселлюлярные каналы, через которые могут транспортироваться водорастворимые молекулы.

Ход образования эндоцитозных пузырьков опосредуется особыми фузогенными (от лат. *fusio* — слияние) мембранными белками, которые концентрируются в местах инвагинации плазмалеммы. Эти же белки при экзоцитозе способствуют слиянию мембраны пузырька с плазмалеммой. Заметную роль в процессах экзоцитоза и эндоцитоза играют элементы цитоскелета, как например, микрофиламенты и микротрубочки.

# Роль яичевой оболочки при живорождении у Teleostei



Полагают, что яичевые оболочки у Пецилиевых могут выполнять важную функцию в иммунологической защите зародыша, предотвращая его отторжение. У видов, у которых яичевая оболочка отсутствует, как, например, у Четырёхглазки, (*Anableps*) на рисунке, эту роль берёт на себя плотный фолликулярный эпителий.

# Адаптации при внутрифолликулярном вынашивании

Развивающийся зародыш

Начиная со стадий 10-11 эмбрионального развития, фолликулярная плацента становится полностью дифференцированной, а ультраструктура ФК показывает, что фолликулярный эпителий в это время специализирован для транспортировки питания из материнского организма в зародыш. Некоторые морфологические особенности, которыми характеризуются ФК, являются типичными для транспортирующего эпителия. Среди них многочисленные, короткие, апикальные микроворсинки и апикальные выступы, многочисленные митохондрии и обширная складчатость базальной плазматической мембраны (Porter and Bonneville,'68; Berridge and Oschman,'72; Cioffi,'84; Fawcett,'810). Складчатость базальной плазматической мембраны способствует особенно увеличению площади базальной поверхности фолликулярного эпителия и, по-видимому, усилению поступления и транспорта молекул низкого молекулярного веса, таких как аминокислоты, моносахара и жирные кислоты, через фолликулярный эпителий в фолликулярную жидкость. *Наличие многочисленных окаймлённых и гладких ямок* вдоль базальной поверхности фолликулярных клеток также свидетельствует о **эндоцитозе внефолликулярных макромолекул** фолликулярными клетками (Morales and Hermo,'83; Goldstein et al.,'85; Hopkins,'86).

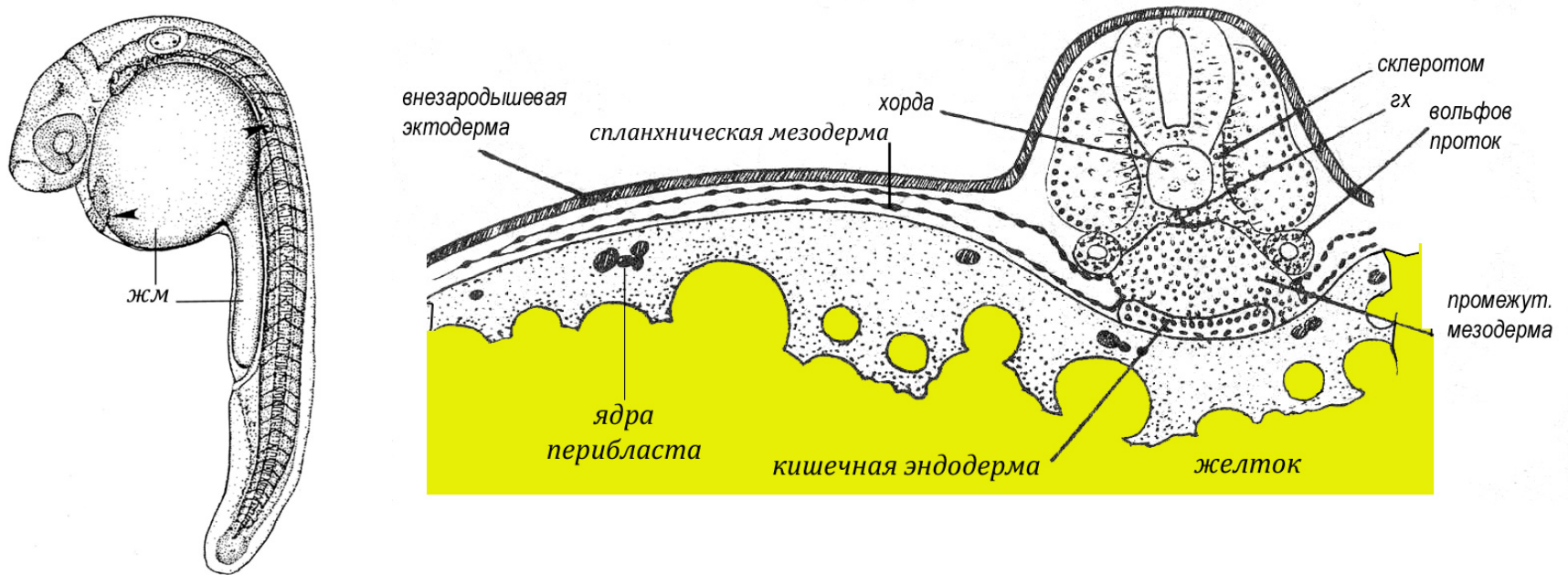
Итак, сегодня я намереваюсь продолжить и завершить тему «Живорождение у костистых рыб». Четыре главных компонента принимают непосредственное участие в организации и функционировании фолликулярной плаценты. Но поскольку все питание после расходования желтка в развивающихся зародышах становится в основном гемотрофным и поступает через кровеносные сосуды, то особое внимание я предполагаю уделить становлению и функционированию элементам гемотрофной плаценты, т.е. кровеносной системе зародыша.

У Костистых рыб, как и у других Позвоночных с меробластическим эмбриогенезом, первым отделом, в котором развиваются элементы кровеносной системы является желточный мешок. Именно в нём развиваются первые кровеносные сосуды и очаги первичного кроветворения. Гистологическое строение желточного мешка описано у личинок беломорской Егорьевской сельди (Кауфман, 1990) и у личинок Бельдюги (живородящий вид).

## Провизорные и зародышевые структуры, вовлекаемые в состав внутрифолликулярной плаценты

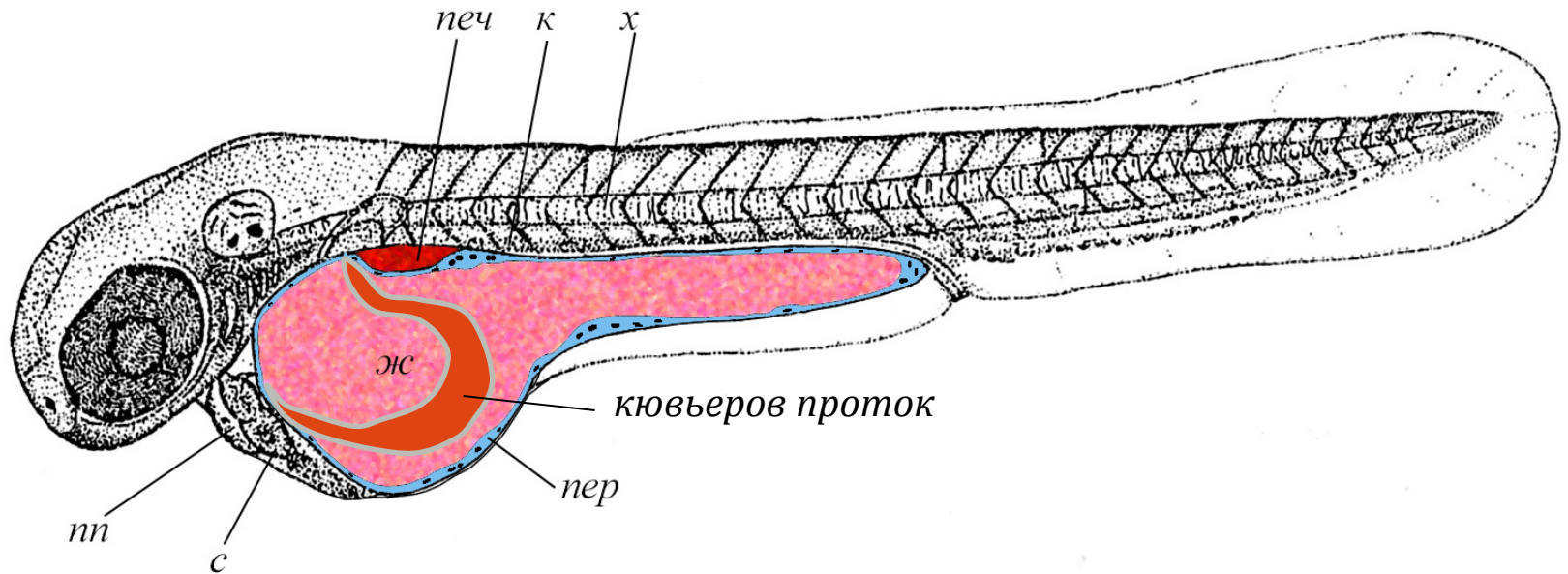
- вся поверхность зародыша (на ранних стадиях)
- желточный мешок со специальными пластинчатыми выростами и развивающейся системой первичного кроветворения и кровотока
- «капюшон» перикардального мешка;
- разросшийся мочевой пузырь (на поздних стадиях);

# Желточный мешок костистой неживородящей рыбы до формирования сердца



На левом рисунке показан зародыш *Danio rerio* 25 часов после оплодотворения; на правом рисунке – зародыш *Salmo salar*. Обратите внимание, что в отличие от зародышей Хрящевых рыб у Костистых рыб эндодерма не входит в состав стенки желточного мешка.

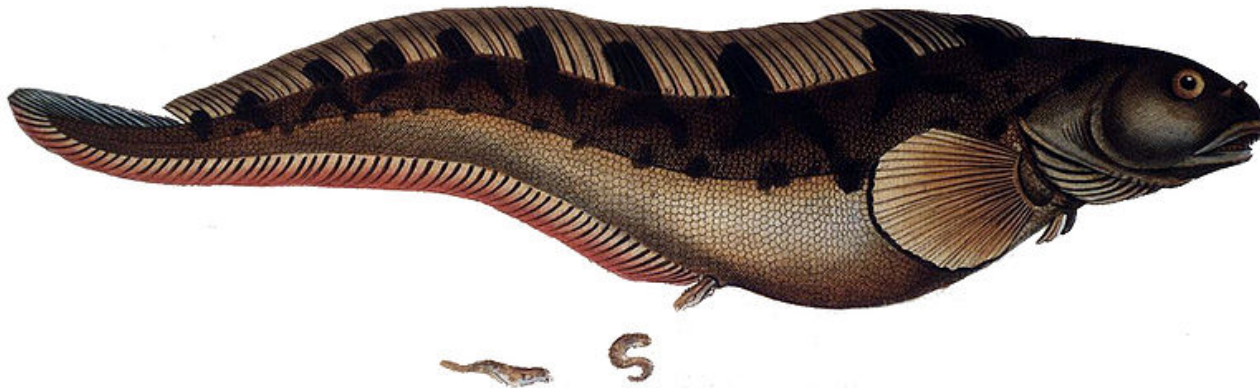
# Желточный мешок у Костистой рыбы после формирования сердца



Общий вид желточного мешка у яйцеродящей костистой рыбы (*Danio rerio*) к моменту вылупления. Обозначения: ж – желток; к – кишечник; пер – желточный синцитий (перибласт); печ – печень; пп – полость перикарда; с – сердце. Параллельно с формированием сердца в стенке желточного мешка очень быстро развивается мощная сеть кровеносных сосудов, в которой несомненно выделяются два провизорных крупных кювьеровых протока, берущих начало из кардинальных вен, охватывающих переднюю часть желточного мешка и впадающих в предсердие. Кювьеровы протоки и хвостовая вена выполняют функцию эмбриональных органов дыхания.



Желточная эндодерма представляет собой относительно толстый симпласт. Его толщина, например, у личинок Сельди в три раза превышает толщину кожного эпителия. Её внутренний, примыкающий к желтку слой не имеет чётких границ, однако у зародыша Бельдюги он более плотный и представляет собой подобие кутикулы. Ядра этого слоя у обоих исследованных видов имеют различную форму и различные размеры – от круглых и удлинённых до лопастных или вытянутых в виде длинных тяжей (Бельдюга).



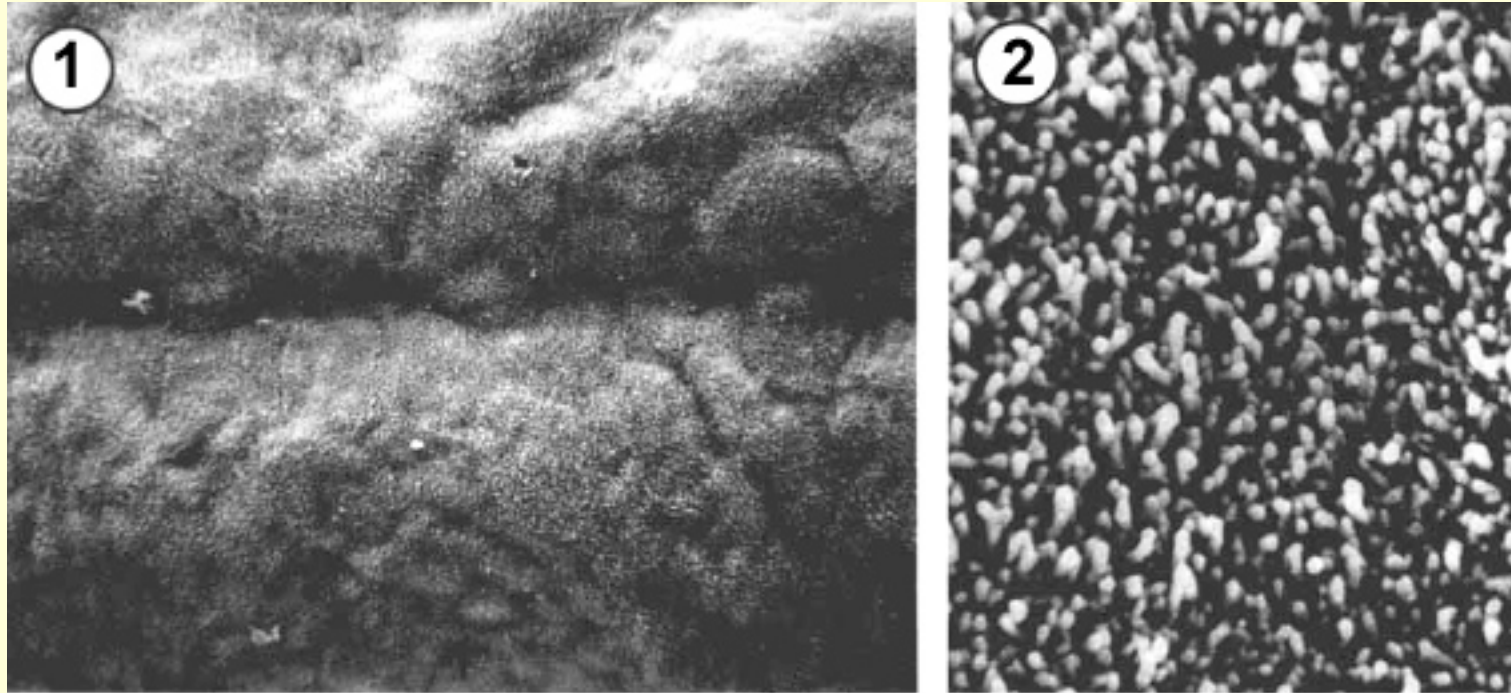
Европейская бельдюга (*Soarces viviparous*)

Между двумя описанными слоями располагается мезенхима на разных этапах дифференциации. У Бельдюги промежуточный слой желточного мешка содержит *гладкие мышечные клетки, молодую соединительную ткань* с клетками фибробластического ряда, свободные блуждающие элементы, промежуточное вещество и густую сеть кровеносных сосудов с циркулирующей в них кровью. Эти сосуды тесно примыкают к желточной эндодерме и вместе с нею осуществляют трофическую функцию. В желточном мешке Беломорской сельди кровеносные сосуды отсутствуют, что обусловлено пелагическим образом жизни личинок в условиях активной аэрации (Кауфман,1990).

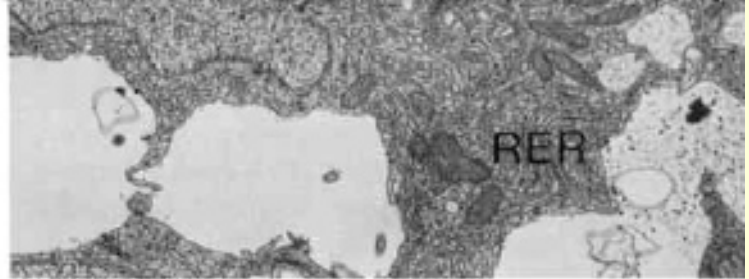
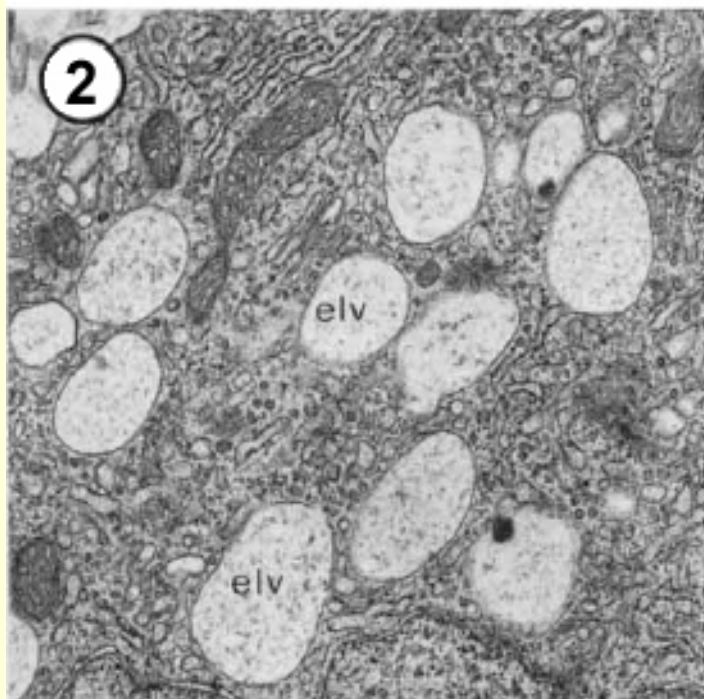
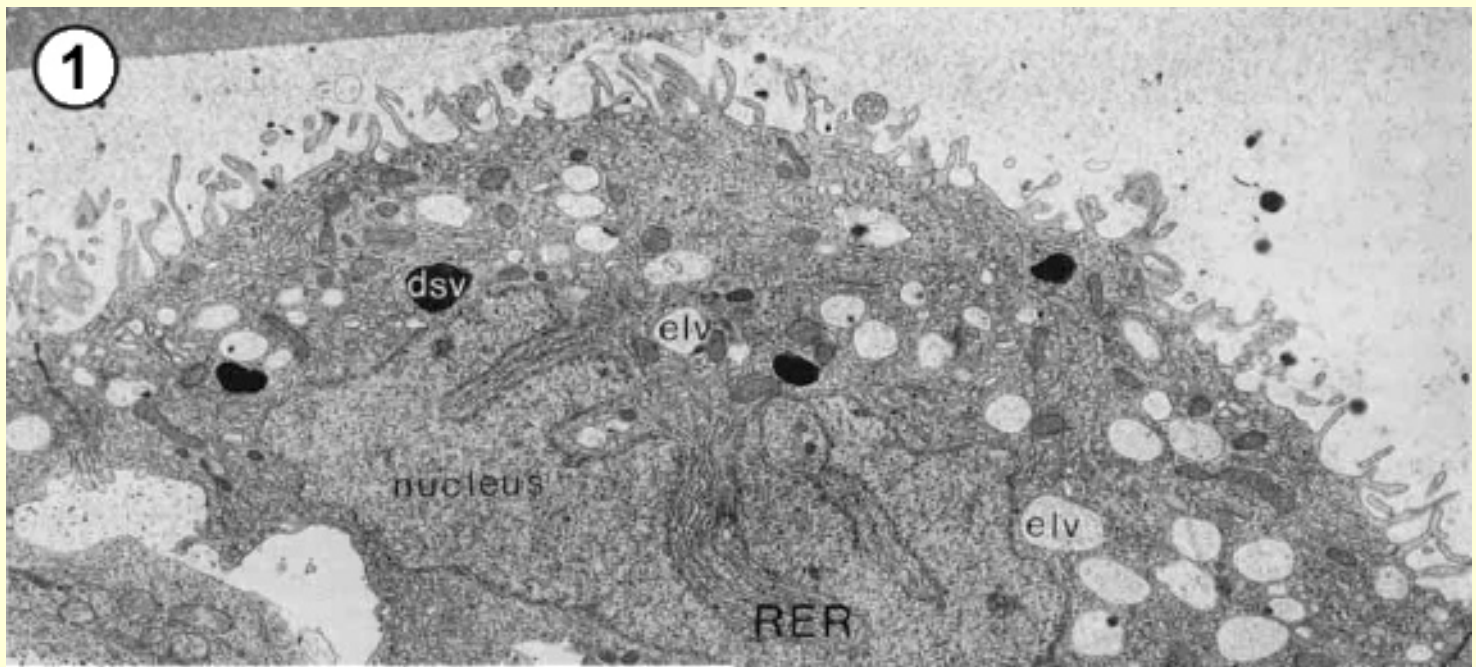
По мере расходования желтка и развития жабр ЖМ втягивается в тело зародыша: желточная эндодерма становится частью стенки кишки, а наружный эктодермальный эпителий встраивается в состав кожных покровов, при этом его сосудистая сеть частично редуцируется.

При фолликулярном живорождении у Костистых рыб, как уже упоминалось, стенка фолликула сильно растягивается и васкуляризуется, а в полости скапливается «питательная» жидкость, в которой плавает эмбрион. Для всасывания этой жидкости у зародышей некоторых рыб развиваются особые пластинчатые выросты стенки желточного мешка. У живородящих Печилиевых, особенно у форм с активной матротрофией, очень скоро желточный мешок оказывается не в состоянии обеспечить достаточное питание из кровеносной системы стенки фолликула. Поэтому в дополнение к нему образуются всевозможные придатки в самых неожиданных местах системы зародыша. Особенно интересен т.н. «капюшон», который формируется на основе чрезвычайно разросшегося перикардального мешка. Мы уже познакомились с его образованием и функционированием у *Platyroecilus maculatus*.

## Абсорбирующая поверхность эпителия тела на средних стадиях зародышей *H. formosa*



(1) – абсорбирующая поверхность хвоста зародышей средних стадий; (2) – большое увеличение СЭМ поверхности перикардального мешка. И в первом и во втором случаях хорошо видно обилие микроворсинок на поверхности эпителиев.

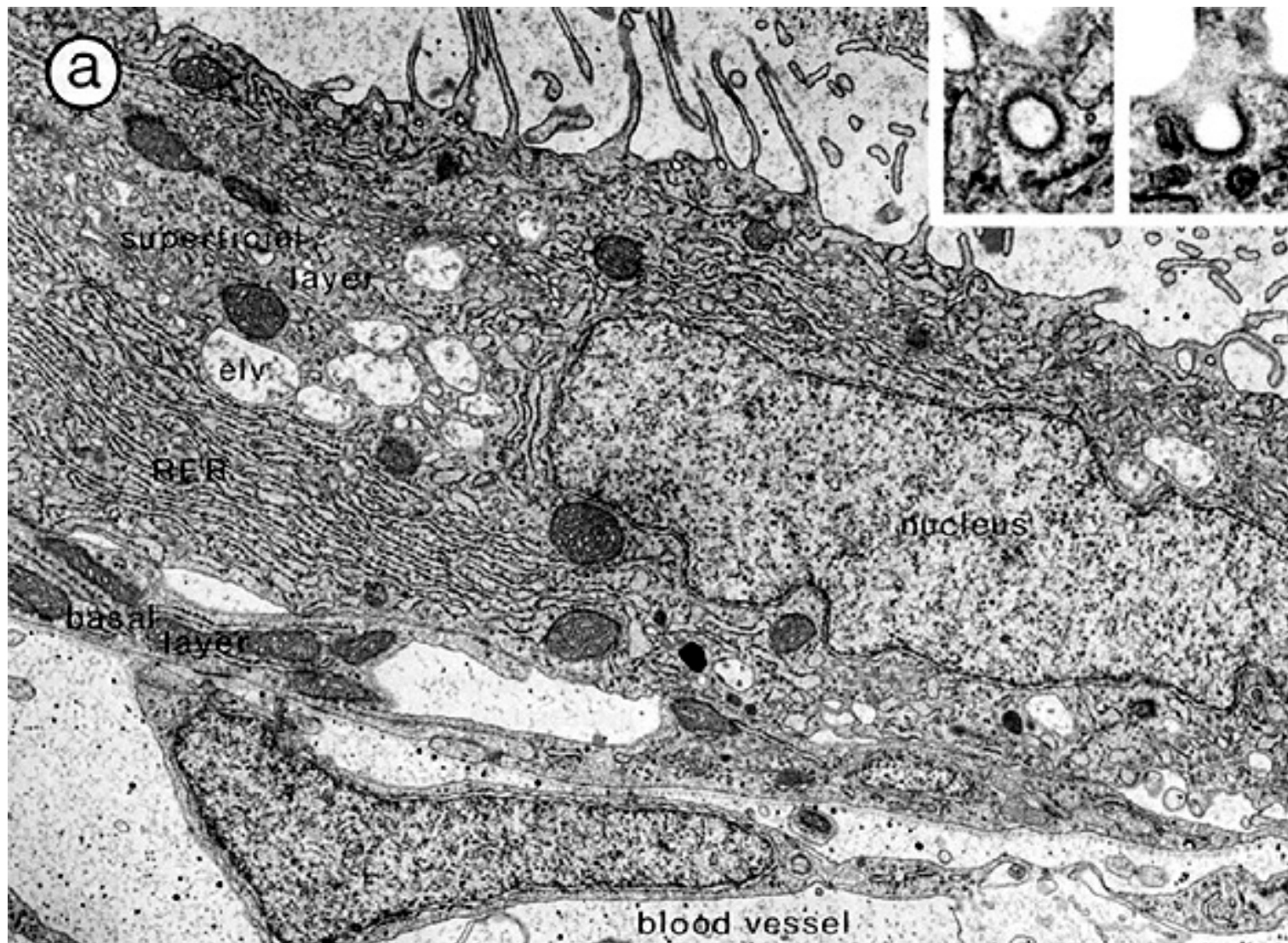


Пояснения к предыдущему слайду:

(1) Электронномикроскопическое фото поверхности зародыша на ранних стадиях развития (8-9). Эпителий состоит из двух слоев. Клетки наружного слоя несут на апикальной поверхности микроворсинки и многочисленные электроносветлые (elv) и электроноплотные пузырьки (dsv), а также связанные с ядерной мембраной цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума (RER)

Фрагменты эпителиальной клетки при большем увеличении, показывающие скопление электроносветлых пузырьков (evl) (2) и локализацию шероховатого ретикулума (RER) (3)

# Двухслойный поверхностный эпителий перикардального мешка на средних стадиях беременности

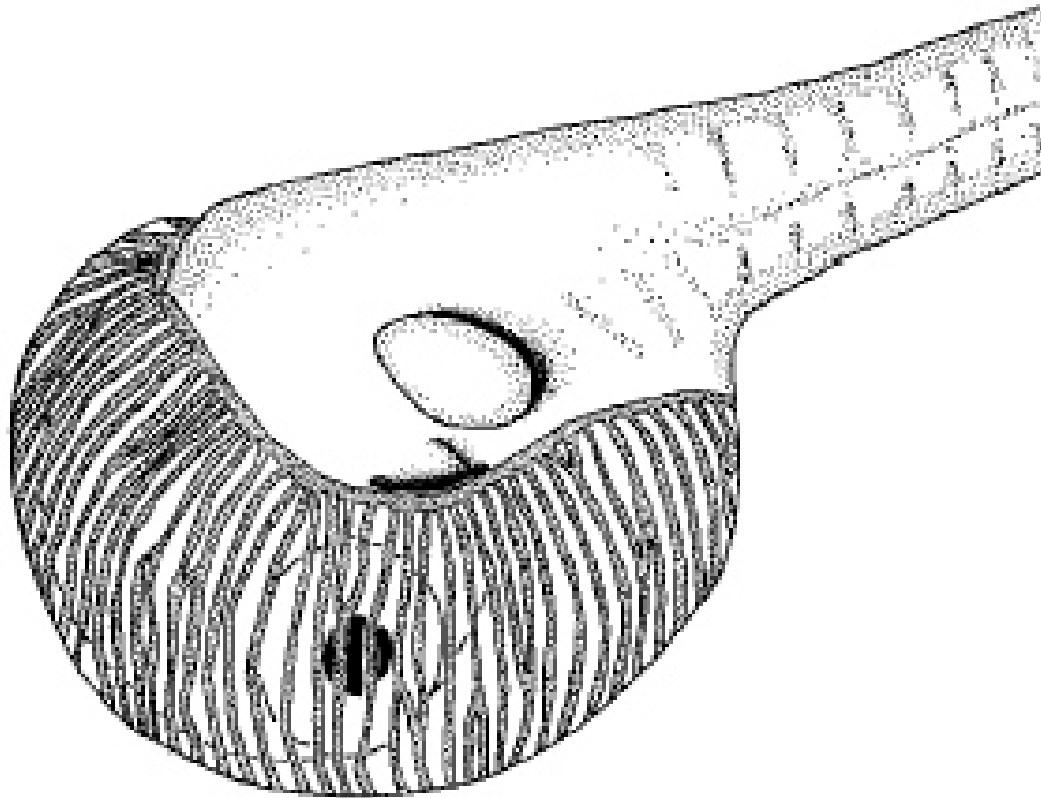


*Пояснения к предыдущему слайду*

*Heterandria formosa*. **a**: электронная микрофотография двухслойного поверхностного эпителия, покрывающего перикардальный мешок эмбриона на «средних» стадиях. Кроющие клетки обладают апикальными микроворсинками, многочисленными электронносветлыми пузырьками (evl) и обширным шероховатым эндоплазматическим ретикулюмом (RER). RER в базальной цитоплазме имеет вид стопки параллельных цистерн. Клетки базального слоя тоньше клеток кроющего слоя и имеют заметно меньше органелл. Эндотелий сосудов воротного сплетения тесно примыкает к поверхностному эпителию.

Вставки: Окаймленные пузырьки и окаймленные ямки на апикальной поверхности кроющих клеток.

## Экстенсивность кровообращения в адсорбирующих системах фолликулярной плаценты *H. formosa*



На рисунке изображено воротное сосудистое сплетение зародышей средних стадий, берущее начало из сети желточного кровообращения и подстилающее эпителии перикардального и желточного мешков. Его граница перемещается в направлении разрастания перикардального мешка.

по Grove and Wourms (1991)



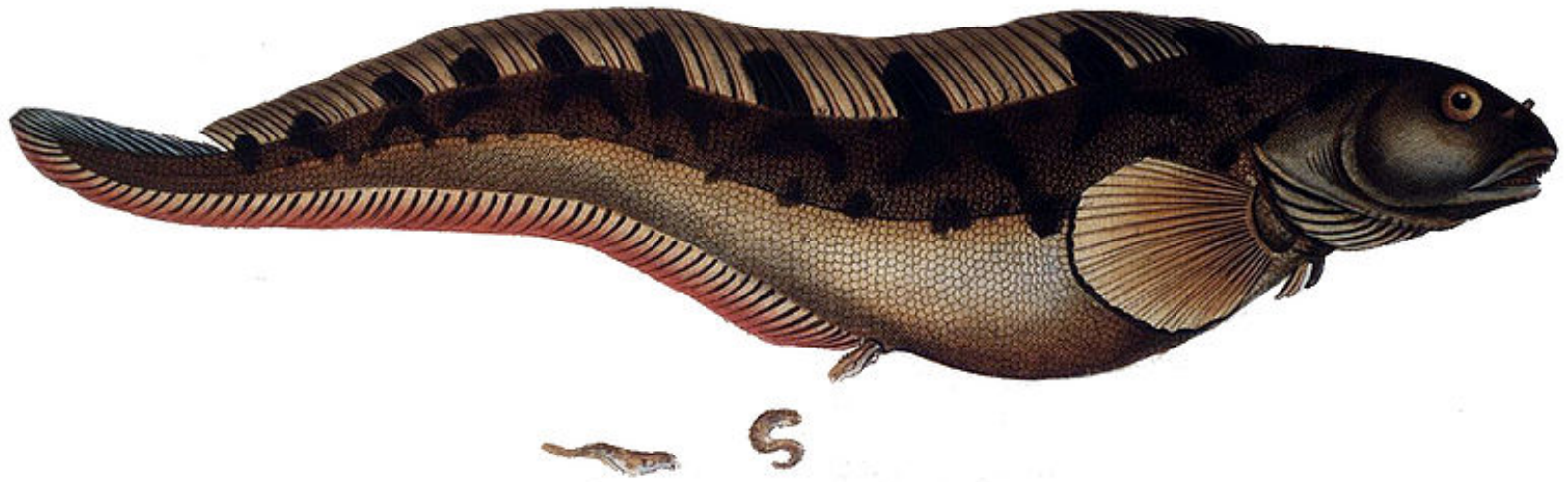
У представителей семейства Anablepidae на поверхности *брюшного мешка* (belly sac) в ходе беременности появляются небольшие выросты с проходящими в них кровеносными сосудами (*сосудистые луковицы* - vascular bulbs). Одновременно на внутренней стенке фолликула образуются *длинные ворсинки*, пронизанные кровеносными сосудами самки. Эти ворсинки прилегают к сосудистым луковицам брюшного мешка, увеличивая, таким образом, поверхность и усиливая эффективность трофического и респираторного контакта между эмбрионом и материнским организмом.

Относительно недавно Грув и Вурмс описали ультраструктурное строение поверхности эмбрионов *Heterandria formosa* (Grove and Wourms, 1991). В этом исследовании (первом в данной серии) изучали ультраструктуру и функцию *пецилидной фолликулярной плаценты*. Было показано, что очень рано эмбрионы данного вида оказываются окруженными покровной тканью с типичными признаками *абсорбирующего эпителия* (клетки с микроворсинками и другими характерными для

такого рода эпителиев особенностями). Распределение этих клеток зависит от возраста эмбриона. На поздних стадиях развития абсорбирующие клетки сосредоточены на поверхности желточного и перикардального мешков. Эти наблюдения согласуются с ранними гипотезами, согласно которым эмбрионы пецилид абсорбируют питательные субстанции через эти поверхности. Было показано также, что на ранних стадиях развития *H. formosa* вся поверхность зародыша составляет эмбриональный компонент фолликулярной плаценты.

Адаптации  
при  
интраовариальной беременности

# Интраовариальное вынашивание



- Интересным примером интраовариального живорождения может служить развитие Европейской бельдюги (*Zoarces viviparous*)

Эта рыба распространена от Ла-Манша на западе до Мурмана и Белого моря на востоке. Многочисленна у берегов Балтийского и Северного морей. Европейская бельдюга – прибрежная рыба, не избегающая опреснённой воды, иногда заходящая в устья небольших рек. Очень живуча, продолжительное время может находиться вне воды. Бельдюга – живородящая рыба, рождающая от 10 до 405 мальков. В эмбриональном развитии Бельдюги различают два периода: собственно эмбриональное развитие внутри икринки, во время которого за 3-4 недели зародыш достигает длины 14 мм, и развитие после выклева в полости яичника, при котором питание личинки обеспечивается специальными выростами яичника матери.

Оставшиеся после овуляции в яичнике пустые фолликулы не дегенерируют, как у икромечущих рыб, а превращаются в сосочки с сохранившейся в их стенках сосудистой сетью. Желточный мешок энергично растущих зародышей не резорбируется, а, напротив, даже увеличивается в размерах. В качестве органа дыхания, и, по-видимому, питания служит сосудистая система желточного мешка, усваивающая кислород и питательные субстанции из овариальной жидкости материнского организма, поступающие сюда через сосочки остатков бывших фолликулов. В связи с поглощением зародышами овариальной жидкости у него развивается задняя кишка, где осуществляются процессы всасывания. Эмбриональная дыхательная система Бельдюги развита слабее, чем у живородящих Пецилиевых рыб. Полагают, что это связано с обитанием беременных самок в более аэрированной среде, вследствие чего их овари-

альная жидкость более насыщена кислородом, чем фолликулярная жидкость Пециллид, развивающихся в условиях постоянного дефицита кислорода (Кауфман, 1990).. личинки заканчивают свое формирование в полости яичника, и к моменту вымета когда они достигают длины 37-40 мм, желточный мешок у них полностью рассасывается. Поэтому появившиеся на свет бельдюжата сразу приступают к активному питанию

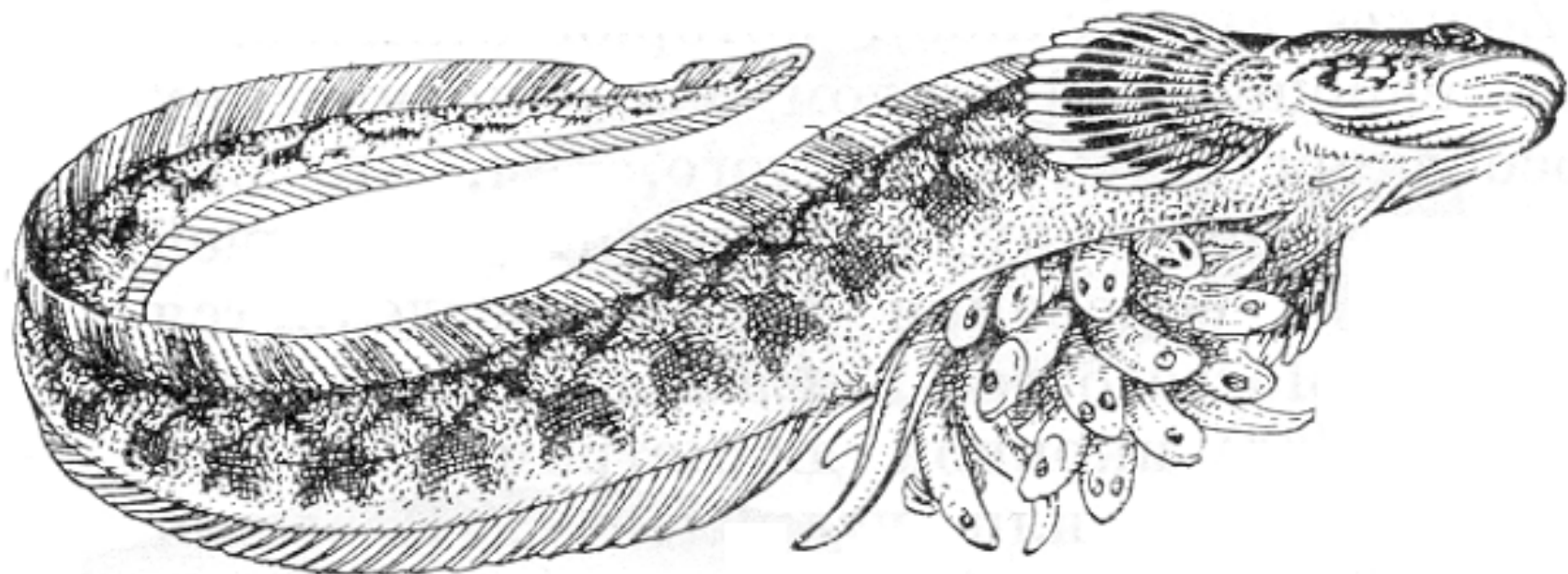
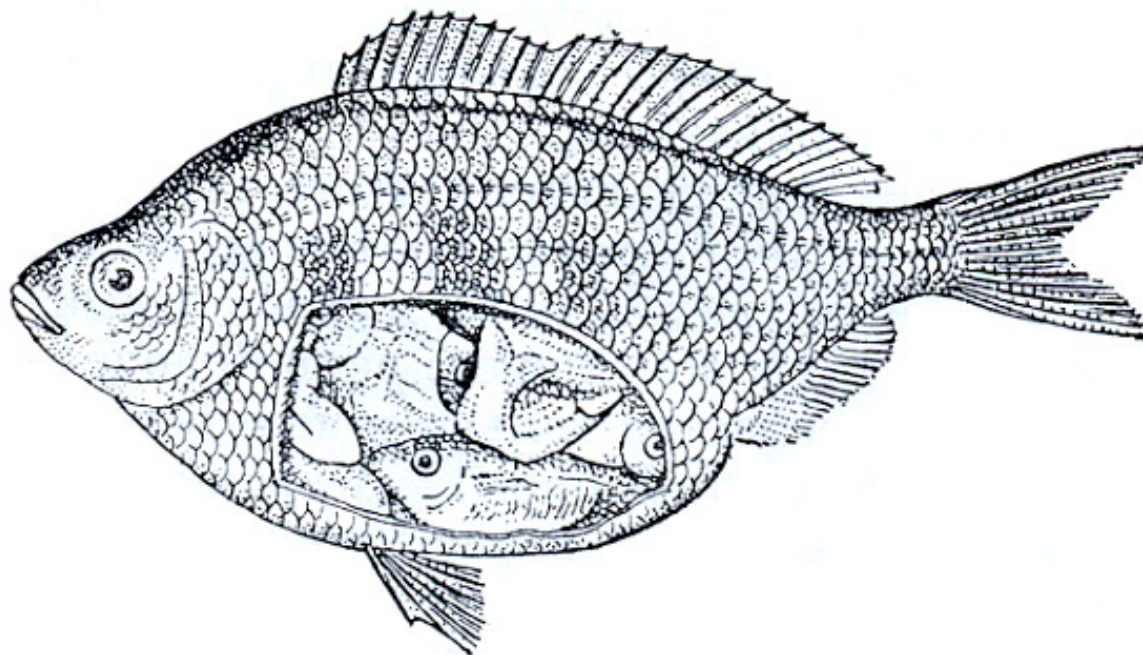


Рис. 5 Европейская бельдюга (*Zoarces viviparus*) с молодью (незадолго перед ее выметом, брюхо вскрыто).

Эмбрионы Эмбиотоковых, яйца которых содержат мало желточного питательного материала кормятся и дышат также за счет омывающей овариальной жидкости, как и личинки Бельдюги.



Живородка, *Cymatogaster aggregatus*  
(Embiotocidae)

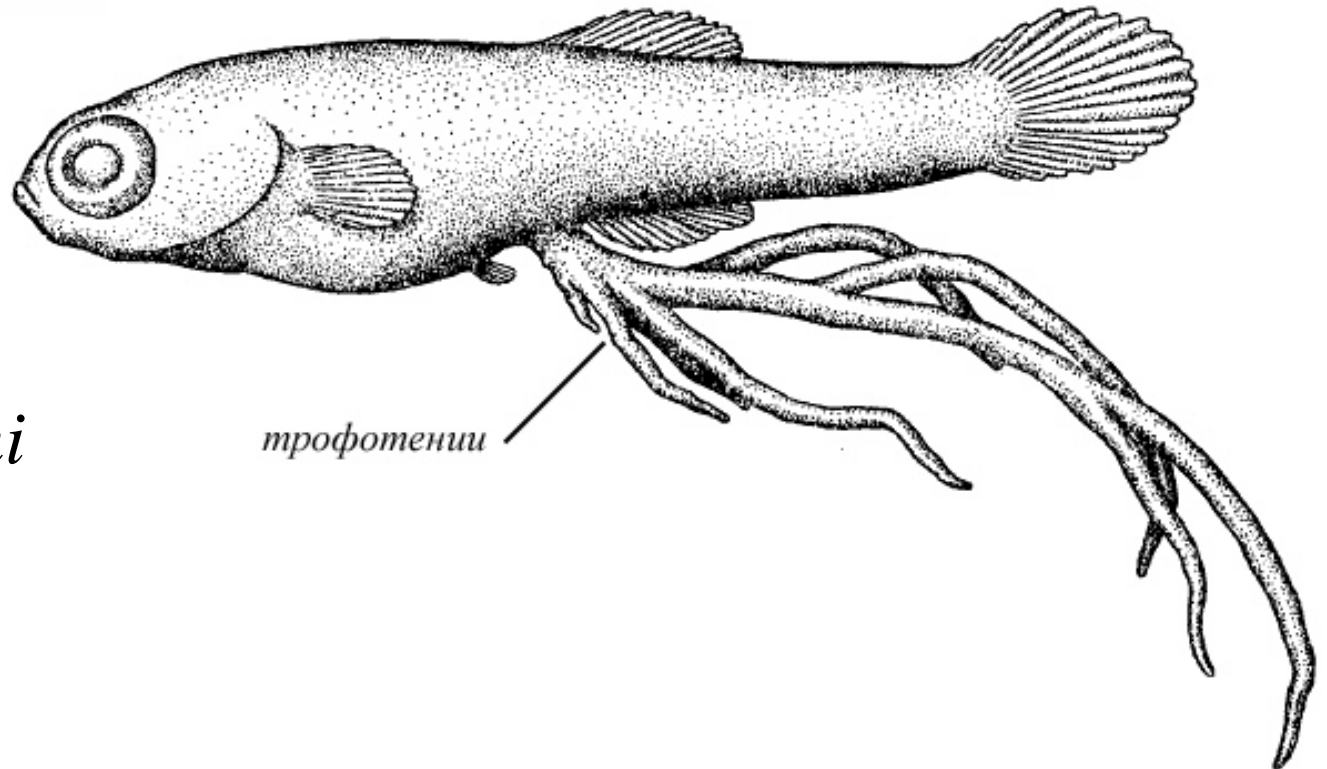
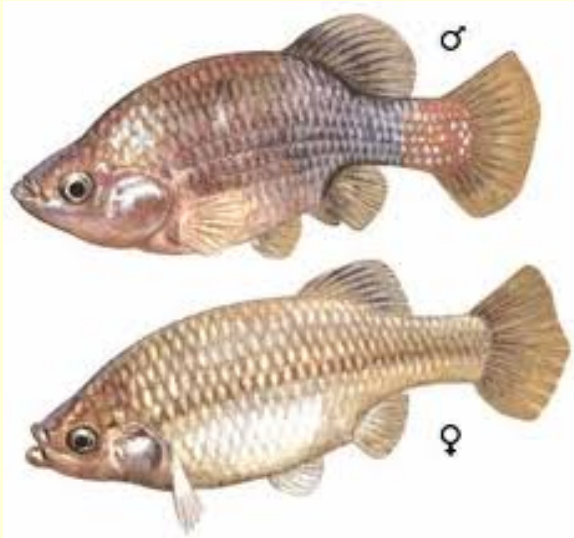


У эмбрионов рыб семейства Goodeidae органом-посредником служит васкуляризованная поверхность желточного мешка. У некоторых видов в этом качестве выступает значительно увеличенная поверхность перикардальной полости и непарной плавниковой складки с обильной сетью кровеносных сосудов разного калибра. Во многих случаях после рассасывания желточного мешка основные обменные функции переходят к специализированным выростам анальной области (трофотениям). Эти отростки участвуют в поглощении питательных веществ из овариальной жидкости. К концу беременности развиваются жабры, которые вырастают из оперкулярного отверстия наружу и омываются овариальной жидкостью. Но наиболее тесный контакт между кровеносными системами материнского организма и эмбриона развивается в тех случаях, когда из стенки яичника вырастают разной длины отростки, прорастающие через брызгальце или жаберную крышку в глотку зародыша, формируя при этом по сути дела настоящую плаценту (★).

Трофотении (trophotaeniae) при интраовулярной беременности в сем. Гудеевых (Goodeidae)

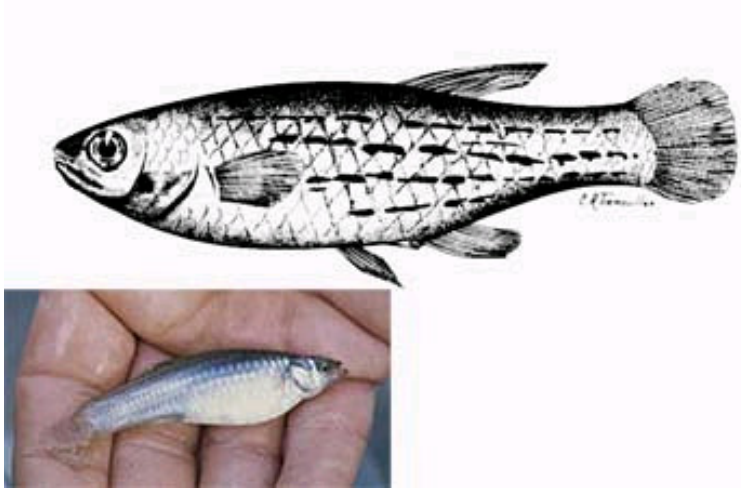
взрослые особи

малек в полости яичника

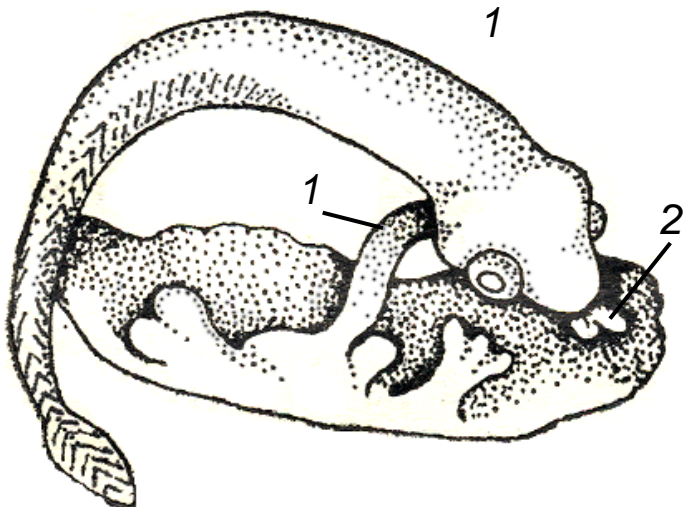


*Xenotoca eiseni*

# Живорождение у Дженинсии, *Jenynsia lineata*



Развивающиеся в полости яичника зародыши Дженсиевых в отличие от зародышей Пецилиевых лишены яйцевых оболочек, располагаются свободно и снабжаются питательными веществами с помощью длинных выростов тканей яичника. Т.о., здесь развивается своеобразная структура более отвечающая названию плацента. На нижнем рисунке показаны ткани яичника, врастающие через брызгальце в глотку (1) и через ротовое отверстие выходящие наружу (2). Обратите внимание на полную резорбцию к этому моменту желточного мешка.



КОНЕЦ ПРЕЗЕНТАЦИИ

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ