

- ного господарства Беларусі. Сб. науч. тр. - Вып. 17. - Минск, 2001. - С. 65-73.
7. Катасонов В.Я. Методы комплексной оценки при селекции рыб /В.Я. Катасонов, А.В. Поддубная //Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры.- М. 2002- воп. 78.- С. 141-146.
 8. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий - Мн.: Вышэйшая школа, 1973. - С. 24 - 53.
 9. Слуцкий Е.С. Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект). //Изв. Гос НИОРХ. - 1978. - т. 134 - С. 3 - 132.

УДК 591.339:597.5

ДЕЯКІ СТРУКТУРНІ ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ЗАРОДКІВ КОСТИСТИХ РИБ

Хохлов С.М. – доцент, к.вет.н.,

*Найдіч О.В. – доцент, к.вет.н., Одеський державний
екологічний університет*

Постановка проблеми. Гастроуляція у костистих риб, на відміну від такої в інших представників анамній, не пов'язана з інвагінацією клітинних шарів. Характерним морфогенетичним процесом раннього розвитку Teleostei (костисті риби) є епіболія – обростання клітинним матеріалом частини яйця, що не дробиться, яка завершується утворенням жовткового міхура. Роль її в закладці як осьових структур над тулубною складкою, так і у формуванні черевної стінки зародка далеко не зрозуміла.

Стан вивчення проблеми. Різна виразність і гетерохронія гастроуляції й епіболії в ікринках різних розмірів деяких видів риб розглядається як свідчення відносної незалежності вказаних процесів. Цю точку зору підтверджують дані про роз'єднаність епіболії й гастроуляції в аридофільних риб з річним життєвим циклом: після завершення обростання внутрішні клітини рівномірно розподіляються в просторі між перидермою і пери бластом, і тільки через кілька днів або після

діапаузи відбувається їх ре агрегація. Надалі розвиток іде по шляху, який типовий для зародків Teleostei.

Згідно з багаторічними дослідженнями Дж. Тринкауса і співавторів провідна роль у процесі епіболії належить перибласту – надзвичайно своєрідній провізорній структурі, що поширюється по поверхні жовткової частини яйця й буквально тягнучої слідом за собою шар покривних клітин зародка. Незважаючи на деякі успіхи в розумінні ролі перибласта в розвитку, уявлення про походження й перетворення цієї структури залишаються фрагментарними. Осмислюючи досить розрізнені факти, ми спробували проаналізувати інформацію про перибласт в онтогенезі костистих риб (аналіз та виклад літературних даних).

Синцитіальний цитоплазматичний шар був відкритий у 1854 р М. Лербулье. Прийнято вважати, що перибласт виконує трофічну функцію. Однак у дослідженнях, що з'явилися в останні роки, показана його роль і в детермінації положення тіла майбутнього зародка щодо полюсів яйця.

Результати досліджень. Ранній ембріональний розвиток костистих риб складається з двох типів морфогенетичних рухів: епіболії й конвергенції. Як згадувалося вище, епіболія поверхневого шару визначається обростанням перибластом недробленої жовткової частини яйця, яка розтягує шар щільно з'єднаних одна з одною сплосчених клітин, які не розмножуються кількісно. Концентрування внутрішніх клітин зародка у вигляді зародкового кільця і щитка направляється впливами (контактним орієнтуванням або контактним інгібуванням), що виходять від внутрішньої поверхні клітин перидерми й зовнішньої поверхні перибласта, причому клітини конвергентно зміщуються до середньої лінії тіла майбутнього зародка, повторюючи конвергентний рух цитоплазми перибласта. Природа впливів, що виходять від перидерми й перибласта, залишається невідомою, але найбільш імовірними місцями їхньої дії можна вважати зовнішні клітинні мембрани. З наданих матеріалів цілком логічно витікає висновок про надзвичайну важливість, якщо не провідну роль, перибласта в процесах раннього ембріогенезу.

Для раннього дроблення яєць костистих риб характерні незавершені цитокінези. Так названі 2-, 4-, 8- і 16-клітинні заро-

дки є синцитіальними структурами, які містять кілька ядер, цитоплазматичні території яких маркіровані інвагінаціями незавершених борозен дроблення (рис. 1,а). Перші випадки завершення цитотомії і, відповідно, поява перших автономних одноядерних клітин спостерігаються в окремих зародках після 5-го, а в більшості зародків різних видів риб – після 6-го поділу дроблення. Ці розподіли знаменують вичленовування двох принципово різних частин зародка: клітинної бластодерми та частини зиготи, яка не дробилася – жовткового синцитію або, за визначенням ряду авторів – жовткової клітини. Можливо, поляризованість і структурна гетерогенність жовткової клітини визначили появу спеціальних назв її частин: жовткова вакуоль, жовтковий цитоплазматичний шар, перибласт, що на певному етапі розвитку поділяється на внутрішній і зовнішній (рис. 1,д).

Більшу частину жовткової клітини займає маса жовтка, яку називають жовтковою вакуолею. Обов'язковим її компонентом повинна бути мембрана, що відокремлює її внутрішній вміст від навколишньої цитоплазми. Безперервна погранична мембрана між суцільним жовтком і жовтковим цитоплазматичним шаром описана у зародків *Fundulus heteroclitus* (ікретаючі коропозубоподібні). Можливо, у яйцях із гранулярним або глобулярним жовтком потрібно припускати наявність безліч жовткових вакуолей, відповідно до числа гранул або глобул, кожна з яких обмежена власною мембраною.

Тонкий цитоплазматичний шар, який покриває зовні недроблену частину яйця, запропоновано називати жовтковим цитоплазматичним шаром. Напевно, дефінітивний стан жовткового цитоплазматичного шару встановлюється після реакції запліднення й полярної сегрегації цитоплазми. Товщина шару (1,5 – 2 мкм) залишається постійною протягом усього часу його існування, хоча, природно, скорочується його площа в процесі епіболії. Жовтковий цитоплазматичний шар позбавлений ядер, у його товщі знайдені мітохондрії, комплекс Гольджі, обмежені мембраною пухирці та різні гранули й краплі. Під зовнішньою мембраною описаний шар електронно-щільного матеріалу, який сформований мікрофіламентами.

Відзначено підвищену активність цитоплазматичного шару бластул *Brachydanio rerio* (данію рерію родина коропо-

вих), що виражається у виникненні на його поверхні зіркоподібних комплексів – локальних дисковидних потовщень, покритих системою розвинених ворсинок, від яких у вигляді променів тягнуться довгі складки, що з'єднуються з аналогічними дисками або з краями зовнішнього жовткового синцитію. Потрібно відзначити, що у зародків *Fundulus heteroclitus*, які можна вважати найбільш ретельно дослідженими, не описано яких-небудь зіркоподібних структур або рельєфу цитоплазматичного шару.

Виникнення базального (внутрішнього) перибласта в більшості робіт або замовчують, або пояснюють, опираючись на встановлені згодом невірні уяви.

Як згадувалося вище, у синцитіальному зародку борозни перших меридіальних розподілів поширюються вглиб полярної цитоплазми яйця, але не досягають шару жовтка – тонкий шар цитоплазми відокремлює їхні вершини від маси жовтка. У багатоклітинному зародку клітинна бластодерма лежить на апікальній частині жовткової клітини, що зберігає синцитіальну структуру. Саме ця частина жовткової клітини, утворена цитоплазматичними острівцями, що містять по одному ядру, з'єднаних один з одним безліччю містків (рис. 1,б), є перибластом або базальним (внутрішнім) синцитієм. Очевидно, ці терміни не можна вважати синонімами визначень «жовткової синцитій» і «жовткова клітина». У ряді робіт згадується, що відділення клітин у бластодерму від базального або внутрішнього перибласта, аналогічне такому при проходженні перших розподілів, триває аж до початку обростання.

Внутрішній перибласт бластули *Brachydanio* регію являє собою суцільний гладенький шар з невисокими округлими випинаннями. Здається, що від окремих випинань радіально відходять короткі складки стовщеної цитоплазми. Суцільний цитоплазматичний шар базального перибласта середньої бластули *Fundulus heteroclitus* утворює нерегулярні відростки різноманітної форми. На початку епіболії на поверхні базального перибласта формуються анастомозуючі одна з одною і з масою суцільної цитоплазми довгі (3 – 5 мкм) мікроворсинки. Останні, по мірі обростання й витончення цитоплазматичного шару перибласта, змінюються на короткі (0,4 – 0,8 мкм), також анастомозуючі одна з одною мікроворсинки.

а. синцитіальний 8-клітинний зародок; б. поділ зародка на клітинну частину – бластодерму (заштрихована) і жовткову клітину.

Два варіанти топологічних відносин перибласта й бластодерми:

в. периферичні області перибласта (крайові бластомери) окантовують бластодерму; г. периферичні області перибласта лежать під бластодермою; д. перетворення синцитію в симпласт; е. формування синцитіальної корони.

Частини жовткової клітини:

1. жовткова вакуоль;
2. жовтковий цитоплазматичний шар;
3. ядромістима апікальна область жовткової клітини – перибласт;
4. крайові бластомери;
5. ядромістимі цитоплазматичні острівці синцитіальної корони;
6. базальний перибласт;
7. крайовий перибласт.

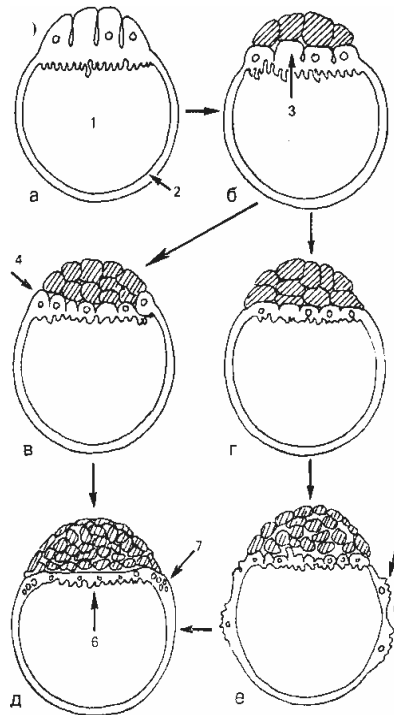


Рисунок 1. Схема виникнення й перетворення жовткового синцитію зародків костистих риб

Про виникнення зовнішнього (крайового) перибласта за допомогою злиття крайових бластомерів згадується в багатьох роботах, виконаних на різних об'єктах. У результаті цього процесу в жовткову клітину привносяться ядра й цитоплазма крайових клітин. Ця точка зору відображає характерну оману, що існує багато років і виникла в результаті не зовсім точних уявлень про топологічні взаємини між жовтковим синцитієм і клітинною бластодермою. Самий периферичний ряд одноядерних

цитоплазматичних острівців, названих в силу їхнього положення крайовими бластомерами, у дійсності не відноситься до клітинної бластодерми. Крайові бластомери зв'язані один з одним та з базальним перибластом і з жовтковим цитоплазматичним шаром, тобто є частинами жовткової клітини, що обмежують клітинну бластодерму (рис. 1,в). Так само, як базальні області жовткового синцитію, крайові бластомери відокремлюють клітини в бластодерму до стадії ранньої бластули.

У бластулах чукучана формується структура, названа синцитіальною короною. Процес її утворення починається з експансії цитоплазматичних острівців базального перибласта за межі бластодерми. Цитоплазматичні острівці містять ядра і досить динамічні: їхнє число збільшується, вони зливаються, формують мережу відростків, що з'єднують їх один з одним та орієнтовані в напрямі до вегетативного полюса яйця. Перед епіболією відростки коротшають, а цитоплазматичні острівці зливаються в суцільний шар зовні від краю бластодерми, утворюючи зовнішній перибласт. Формування синцитіальної корони, але в менш вираженій формі, характерно для зародків райдувжної форелі.

Феномен синцитіальної корони здається дуже цікавим і, можливо, має принципове значення. Факт його існування у зародків деяких риб означає, що експансія «симпластичного» перибласта в процесі епіболії не первинна і її випереджає експансія синцитіального перибласта. Як пояснення й узгодження двох способів утворення зовнішнього перибласта, можна припустити наступне. У зародках, у яких крайові бластомери обмежують (у вигляді канту), по периферії, клітинну бластодерму (рис. 1,в), процес формування зовнішнього перибласта вичерпується їхнім злиттям. У тому випадку, коли периферичний ряд цитоплазматичних острівців перибласта (гомологічним периферичним бластомерам в 1-у випадку) лежить під краєм бластодерми (рис. 1,г), ядромістимі острівці перибласта спочатку виселяються за межі бластодерми в жовтковий цитоплазматичний шар (рис. 1,е), а потім «окантовують» клітинну бластодерму по її периферії й зливаються, завершуючи утворення зовнішнього перибласта (рис. 1,д). Не виключено, що у зародків всіх видів костистих риб форму-

ванню зовнішнього перибласта передує виселення ядроутримуючих цитоплазматичних острівців з перибласта в жовтковий цитоплазматичний шар, але на цей процес або не звертали належної уваги, або він у деяких видів недостатньо виражений і швидкоплинний. Наприклад, поверхнева активність жовткового цитоплазматичного шару *Brachydanio regis* може виявитися проявом синцитіальної корони.

У зв'язку з питанням про утворення зовнішнього перибласта потрібно відзначити існування досить широкого шару без'ядерної цитоплазми, яка обмежує жовткову частину яйця від дробленого бластодиска у райдужної форелі та вугра, також названого перибластом. Краї бластодиска покривають цей перибласт на стадії сплющеної бластули. Приблизно в цей же час формується синцитіальна корона. Із порівняння цих відомостей виходить, що перибласт, який з'являється до дроблення й займає периферичне положення відносно цитоплазми, принаймні у зародків форелі не відповідає ядроутримуючому перибласту, що виникає трохи пізніше. Причину виникнення такого первинного перибласта бачать у триваючій біполярній диференціації яйця. У більшості зародків костистих риб зовнішній перибласт досягає найбільшої довжини на стадіях середньопізніх бластул. У період гастрюляції він утворений найбільш товстим шаром цитоплазми й найбільш багатий ядрами, які утворюють характерні концентричні ряди. Кортикальний шар цитоплазми зовнішнього перибласта збагачений мікрофіламентами, які, імовірно, беруть участь у формуванні мікрорельєфу його зовнішньої поверхні в процесі епіболії.

Після вилуплення у період активної резорбції жовтка жовтковий синцитій піддається значним змінам. Жовтковий синцитій форелі розподіляють на зону вітеллолізиса й цитоплазматичну зону. Перша зона містить велику кількість жовткових пластинок, які вирізують із основної маси жовтка. Відділення жовткових пластинок є 1-ю стадією вітеллолізиса, а їхня деградація – 2-ю. Передбачається, що продукти вітеллолізиса піддаються подальшій переробці в цитоплазматичній зоні. У міру резорбції жовтка жовтковий синцитій потовщує від 20 до 120 мкм. На завершальному етапі деградації

жовтковий синцитій являє собою товстостінний мішок, утворений гомогенною цитоплазмою з рідкими жовтковими гранулами. Ядра скупчуються на його периферії й піддаються пікнозу.

Процес епіболії пояснюють силами натягу, що виникають по краю зовнішнього жовткового шару й передаються через щільні з'єднання на крайові клітини покривного шару. На існування цих сил вказують реакції перибласта й перидерми при локальному порушенні їхньої цілісності та результати відділення бластодерми від жовткової частини яйця. Виникнення сил пов'язують із розвиненими мікрофіламентами, виявленими у великій кількості в крайовому перибласті та крайових клітинах покривного шару бластодерми.

Висновки. Підсумовуючи викладений матеріал, слід зазначити:

1) при 1 – 4-у розподілі дроблення зародків кісткових риб мітотичні поділи ядер супроводжуються незавершеними меридіонально спрямованими борознами та починається формування багатоядерного синцитіального зародка;

2) при 5 – 6-у розподілі дроблення відбувається формування багатоклітинного зародка; борозни розподілу відокремлюють бластодерму від жовткового синцитію;

3) для ранньої бластули – морули характерно множення числа зв'язаних цитоплазматичними містками ядроутримуючих зон цитоплазми за допомогою борозен розподілу, які відокремлюють одноядерні клітини до складу бластодерми;

4) бластула характеризується утворенням та редукцією синцитіальної корони, синцитій перетворюється в симпласт, припиняється мітотичний розподіл ядер в симпласті;

5) при гастрюляції відбувається поширення перибласту по поверхні жовткового синцитію, що супроводжується зміною мікрорельєфу як зовнішньої, так і базальної його частин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Авни А. А., Соин С. Г. Приспособительные особенности эмбриогенеза нотобранха *Nothobranchius guentheri* в связи с обитанием в тропических, временно пересыхающих водо-

- емах // Вопросы ихтиологии. Из-во Моск. гос. ун-та, 1974. - Т. 14. - С. 846 - 858.
2. Булычев А.Г. Сегрегационная функция клетки и ее молекулярные механизмы // Цитология, 1986. - Т. 28. - С. 387 - 402.
 3. Доронин Ю.К. Динамика клеточного состава во время раннего развития вьюна, *Misgurnus fossilis* L // Вестн. Мос. ун-та, 1985. - Вып. 3. - С. 25 - 33
 4. Игнатъева Г. М. Радужная форель *Salmo gairdneri* Richardson // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. - С. 278 - 307
 5. Игнатъева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: Наука, 1987. - 175 с.
 6. Ballard W. W. Normal embryonic stages for salmonid fishes, based on *Salmo gairdneri* Richardson and *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). // J. Exp. Zool., 1983. - V. 184. - P. 7 - 25.
 7. Betchaku T. A. Trincaus J. P. Programmed endocytosis during epiboly of *Fundulus heteroclitus* // Amer. Zool., 1996. - V. 26. - N 1. - P. 193 - 199.
 8. Bretscher A. Surface uptake by fibroblasts and its consequences. Cold Spring Harbor Symp // Quant. Biol, 1992. - V. 46. - Pt. 2. - P. 707 - 712.
 9. Gamo H. Further report on nutrient transmission through periblast in the medaka, *Oryzias latipes* // Bull. Jap. Soc. Sci Fish, 1961. - V. 27. - P. 893 - 896.
 10. Kageyama T. Cellular basis of epiboly of the enveloping layer in the embryo of the medaka, *Oryzias latipes*. II. Evidence for cell rearrangement // J. Exp. Zool, 1992. - V. 219. - P. 241 - 256.
 11. Kimmel Ch. B., Spray D. C. a. Bennett M. V. L. Developmental uncoupling between blastoderm and yolk cell in the embryo of the teleost *Fundulus* // Develop. Biol., 1994. - V. 102. - P. 483 - 438.
 12. Long W. L. Cell movements in teleost fish development // Biosci., 1994. - V. 34. - N 2. - P. 84 - 88.
 13. Trincaus J. P. Mechanism of *Fundulus* epiboly a current view // Amer. Zool., 1994. - V. 24. - P. 673 - 684.
 14. Yamamoto K. Periblast in the egg of the eel, *Anguilla japonica* // Jap. J. Ichtyol., 2002. - V. 28. - P. 423 - 430.