

# Эмбриональное развитие осетровых

(на примере русского осетра)

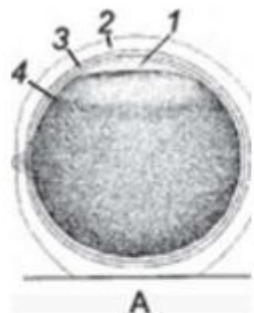
17.05.1

7

# Эмбриональное развитие осетра

В эмбриональном развитии осетровых рыб выделяют пять последовательных этапов, включающих 35 стадий.

1-й этап — оплодотворение (1-3-я стадии) (рис. 1-2). Следствием осеменения является набухание оболочек, совпадающее со значительным увеличением прочности. Через несколько минут наблюдается поворот яйца: вегетативное полушарие переходит вниз, а анимальное вверх. Затем между анимальной областью и оболочками создаётся перивителлиновое пространство.



5

**Рис. 1 . Стадия 2 — яйцо осетра после поворота и выделения гидрофильного коллоида**

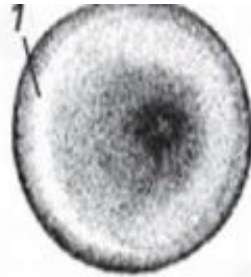
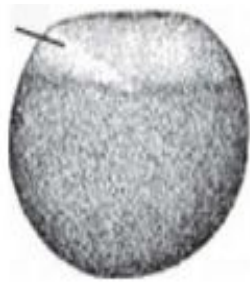
А — вид с боку, Б — вид со стороны анимального полюса;

1 — перивителлиновое пространство; 2 — студенистая оболочка;

3 — внутренняя желточная оболочка; 4 — наружная желточная оболочка;

5 — микропиллярные каналы

Рисунок анимальной области яйца (светлое полярное пятно в центре и тёмные пигментные кольца вокруг него) изменяется: пигмент постепенно стягивается к центру (анимальной области), образуя здесь тёмное скопление, светлое полярное пятно исчезает или сильно уменьшается в размере.



^ 1

А Б

Рис 2. Стадия 3 — яйцо осетра на стадии светлого серпа

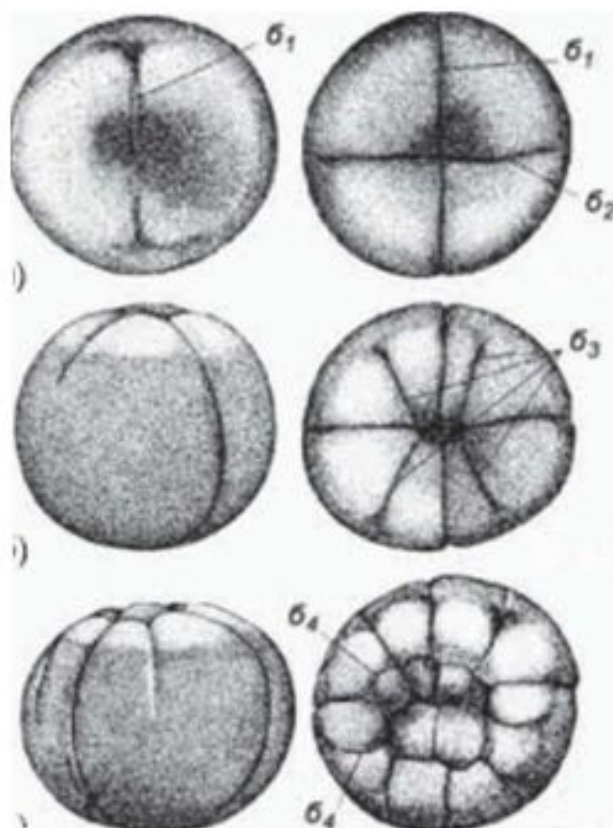
А — вид сбоку, Б — вид сверху, 1 — светлый серп

Некоторое время спустя после оплодотворения на краю анимальной области появляется очень светлая белая полоска протяжённостью около половины окружности. Полоска эта постепенно расширяется и превращается в светлый серп. Сторона яйца со светлым серпом становится затем спинной стороной эмбриона.

II-й этап — дробление (4-12-я стадии). В отличие от костистых, у которых дробится только бластодиск, у осетровых делится всё яйцо. Наступление первого деления обнаруживается по появлению в области анимального полюса небольшой светлой полоски, посередине которой проходит одна тонкая тёмная линия — первая борозда дробления. Яйцо делится вначале на две части (два бластомера). Потом каждая из них снова делится надвое (4 бластомера) и т.д. (рис. 3).

17.05.1

7



Стадия 4 (ан) Стадия 5 (ан)

^ Рис. 32. Стадии 4-7:

первого, второго,  
третьего и четвёртого  
делений

Стадия 5 (об) Стадия 6 (ан) 61, 62, 63, 64 –

борозды первого,

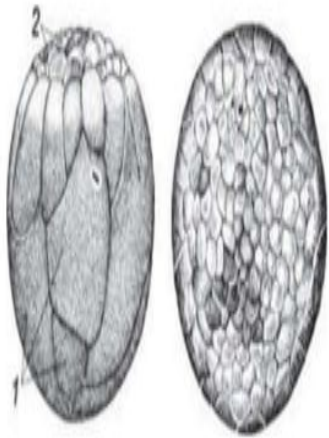
второго, третьего

и четвёртого делений

дроблений соответственно

Стадия 7 (об) Стадия 7 (ан)

Стадии 6-10 — это стадии соответственно третьего, четвёртого, пятого, седьмого делений и позднего дробления (рис. 4). Дробление у осетровых переходное от полного радиального к частичному дискоидальному. Первые три плоскости дробления — меридианальные. Деления в вегетативной части идут, но сильно запаздывают, и это ведёт к резкому отличию анимального полюса, состоящего из мелких клеток, от вегетативного полюса — крупноклеточного. Это следствие неравномерного распределения в яйце запасных веществ.



^ Рис. 4. Стадия 10 — стадия позднего дробления

1 — крупные бластомеры вегетативной области, 2 — мелкие бластомеры анимальной области

Постепенно в центре эмбриона между бластомерами накапливается жидкость, раздвигающая их, возникает полость и эмбрион приобретает строение полого шарика — бластулы.

Стадия 11 — стадия ранней бластулы (рис. 5). Постепенно полость бластулы (полость дробления) увеличивается, а крыша её утончается. На стадии ранней бластулы клетки анимальной области ещё довольно велики и их можно различить при небольшом увеличении. Несколько позже, на стадии поздней бластулы, они настолько мелки, что увидеть их можно только под микроскопом. Между мелкими анимальными и относительно крупными вегетативными бластомерами имеется зона бластомеров промежуточного размера, носящая название краевой зоны. Именно с неё начинаются изменения, приводящие к переходу эмбриона на новый этап развития.



^ Стадия 12 — стадия поздней бластулы (рис 5).

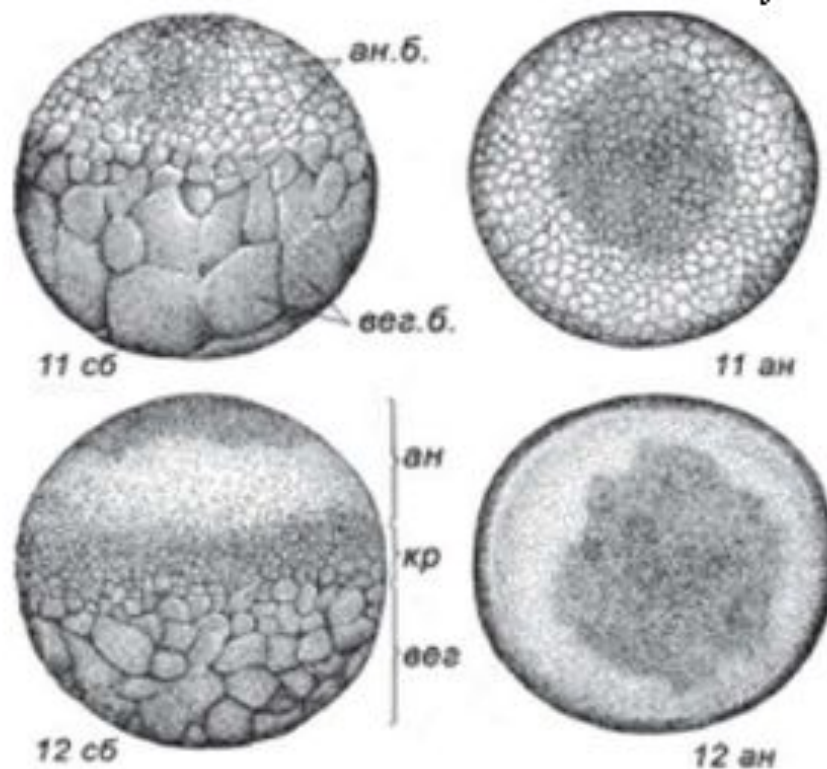


Рис. 5. Стадии ранней (ст. 11) и поздней (ст. 12) бластулы

ан. — вид со стороны анимального

полюса; сб. — вид сбоку;

ан. — мелкоклеточная анимальная  
область; ан б. — бластомеры

анимальной области;

вег. — вегетативная область;

вег.б. — бластомеры вегетативной  
области; кр. — краевая зона

III-й этап — гастрюляция (13–18-я стадии). Материал краевой зоны вворачивается внутрь, а светлая анимальная область разрастается и покрывает снаружи тёмные вегетативные клетки. Эти процессы называются гастрюляцией, а зародыш в описываемый период — гастрюлой.

Гастрюляция у осетровых того же типа, что и у костистых, но начинается несколько позже, при обрастании (эпиболии) более  $1/2$  яйца. Изменения начинаются с того, что на будущей спинной стороне эмбриона, приблизительно на уровне экватора, появляется более тёмная полоска.

Стадия 13 — стадия начала гастрюляции (рис. 6). На месте этой полоски клетки уходят внутрь и образуется узкая щель, носящая название первичного рта или бластопора. Сначала щель бластопора короткая.

Стадия 14 — стадия ранней гастрюлы. Мало-помалу она распространяется в стороны и охватывает всё большую часть окружности эмбриона, пока, наконец, не замкнётся в кольцо, окружая тёмные клетки нижней его части.

Стадия 15 — стадия средней гастрюлы. Размеры желточной пробки постепенно уменьшаются, пока она вся не обрастает светлыми клетками.

Стадия 16 и 17 — стадии большой и маленькой желточной пробки (рис. 6).

Когда желточная пробка замыкается, происходит закрытие бластопора. Этот момент можно считать концом гастрюляции. С этого момента начинается основное формирование эмбриона.

^ Стадия 18 — стадия щелевидного бластопора (рис. 6).

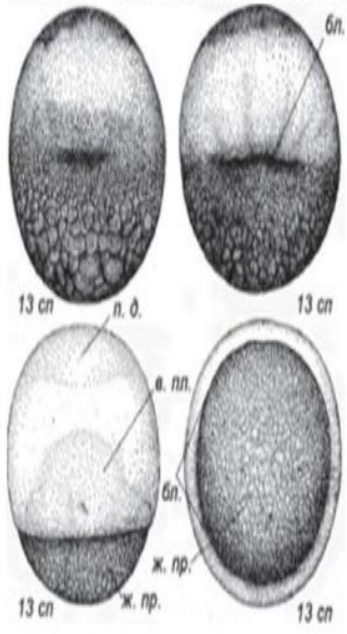
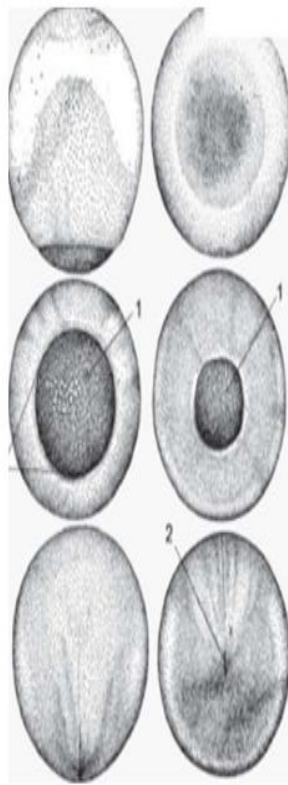


Рис. 35. Начало гаструляции (ст. 13), ранняя гаструла (ст. 14), средняя гаструла (ст. 15) вег — вид со стороны вегетативного полюса, сп — вид со спинной стороны, бл. — бластопор, в. пл. — ввернувшийся клеточный пласт, просвечивающий на спинной стороне, ж. пр. — желточная пробка, п. д. — полость дробления

*IV-й этап — развитие эмбриона от конца гаструляции до начала пульсации сердца (19-28-я стадии).* После окончания гаструляции у эмбриона постепенно формируются зачатки основных систем органов: нервной, пищеварительной, кровеносной, а также мускулатуры и хорды. Эмбрион на этом этапе развития по-прежнему неподвижен, питается за счёт желтка и дышит всей поверхностью тела. Образование нервной трубки и зачатков выделительной системы. Вскоре после закрытия бластопора на спинной стороне эмбриона, светлом слое гаструлы образуется утолщённая пластинка.



Стадия 16 (сп) Стадия 16 (ан)

Стадия 16 (вег) Стадия 17 (вег)

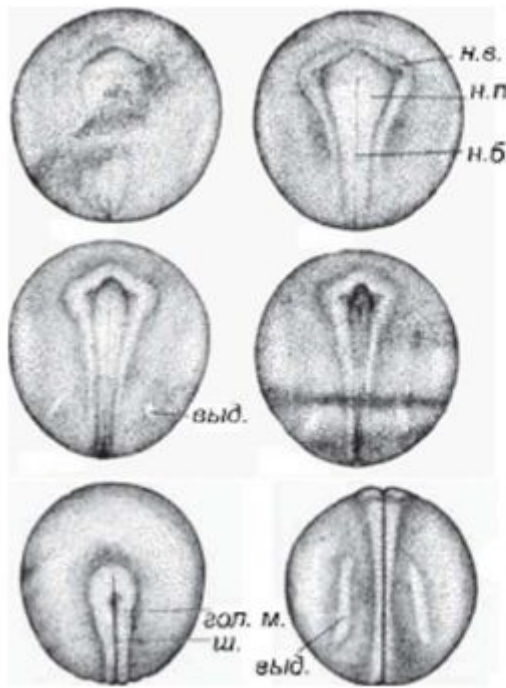
Стадия 18 (сп) Стадия 18 (вег)

^ Рис. 6. Стадии 16-18 — стадии большой, маленькой желточной пробки

и щелевидного бластопора

1 — желточная пробка, 2 — бластопор

Стадия 19 — стадия ранней нейрулы (рис. 7).



Стадия 19 (сп) Стадия 20 (сп)

Стадия 21 Стадия 22

Стадия 23 Стадия 23

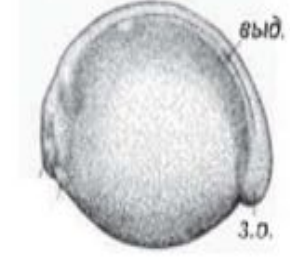
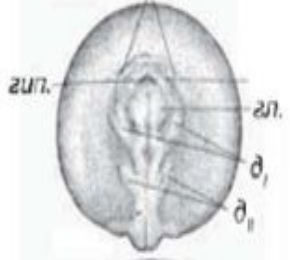
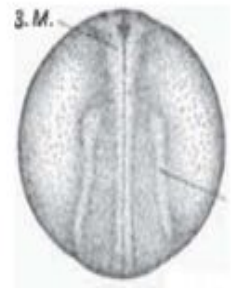
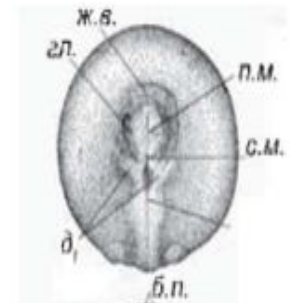
ис. 39 Последовательные стадии нейруляции ранняя нейрула (стадия 19), широкой нервной пластинки (20), начала сближения нервных валиков (21), поздней нейрулы (22), замкнувшейся нервной трубки (23)

сп. — вид со спинной стороны;  
 выд. — зачаток выделительной системы;

н.б. — нервная бороздка; н.в. — нервный валик; н.п. — нервная пластинка

В её центре проходит продольный желобок, а по краям приподнимаются в виде подковы невысокие нервные валики. Из нервной пластинки затем возникает нервная система. Более широкая передняя часть пластинки представляет собой зачаток головного мозга, а остальная более узкая часть — будущий спинной мозг. Постепенно срединная часть нервной пластинки углубляется, а края, окаймлённые валиками, сближаются. Наконец, правый и левый валики смыкаются, и из нервной пластинки образуется нервная трубка. Преобразование эмбриона в этот период развития называется нейруляцией, а сам эмбрион — нейрулой.

- Стадия 20 — стадия широкой нервной пластинки (рис 9).
- Стадия 21 – стадия начала сближения нервных валиков (рис. 8).
- Стадия 22 – стадия поздней нейрулы (рис. 8). Когда края нервной пластинки начинают сближаться, по бокам от неё становятся различимы неширокие светлые полосы, которые постепенно удлиняются. Это зачатки выделительной системы эмбриона.
- Стадия 23 — стадия замкнувшейся нервной трубки (рис. 7)
- Стадия 24 — стадия появления глазных выростов и утолщения переднего конца зачатка выделительной системы (рис. 9)
- Стадия 25 — стадия сближения боковых пластинок и образования утолщения в области зачатка хвоста (рис. 9). Этот выступ постепенно удлиняется. В начале он имеет палочковидную форму, а потом начинает уплощаться с боков. На верхней и нижней его сторонах образуется кожная складочка — зачаток плавниковой оторочки. Хвостовой зачаток на этих стадиях загнут вниз. Голова начинает обособляться только к концу периода.



Стадия 24 (гол) Стадия 24 (сп)

Стадия 25 (гол) Стадия 25 (сп)

Стадия 25 (сб) Стадия 25 (хв)

^ Рис. 9. Стадия 24 – стадия появления глазных выростов и утолщения переднего конца зачатка выделительной системы и стадия

25 – стадия сближения боковых пластинок и образования утолщения в области зачатка хвоста гол. – вид со стороны головного отдела; сб. – вид сбоку, сп. – вид со спинной стороны;



Стадия 26 — стадия слияния боковых пластинок и начала обособления хвостового отдела эмбриона. После образования нервной трубки продолжается расчленение среднего эмбрионального листка. Число сомитов (сегментов) непрерывно увеличивается и сегментация распространяется от переднотуловищного отдела назад к хвосту. В месте срастания боковых пластинок образуется коротенькая трубочка — зачаток сердца.

Стадия 27 — стадия короткой сердечной трубки. Затем сердечная трубка удлиняется и образует небольшой изгиб.

Стадия 28 — стадия прямой удлинённой сердечной трубки. С пульсации сердца начинается и кровообращение.

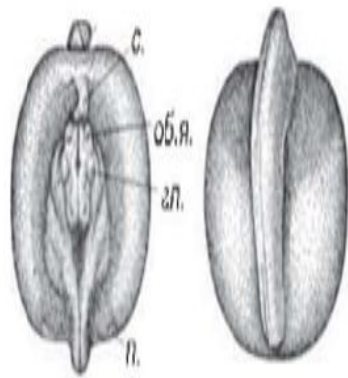
1-й этап — развитие эмбрионов от начала пульсации сердца до вылупления (29-35-я стадии). В период от начала кровообращения и до вылупления значительно изменяется внешняя форма эмбриона, голова обособляется и немного увеличивается, хвост сильно вырастает в длину, распрямляется. Только брюшной отдел (желточный мешок) изменяется мало; благодаря большому количеству желтка в клетках стенки кишки он сохраняет крупные размеры. Очень заметны изменения в хвостовом отделе. По мере удлинения хвост, будучи прижат оболочками к желточному мешку, загибается на брюшную сторону, при этом конец его постепенно достигает сердца, головы и заходит за голову.

Продолжается развитие нервной, мышечной и других систем эмбриона. Параллельно возрастает его подвижность. Двигаясь внутри оболочек, эмбрион перемещает находящуюся там жидкость, что улучшает условия дыхания. Движения эмбриона в период вылупления содействуют его выходу из оболочек.

Стадия 29 — стадия образования изгиба сердечной трубки (рис. 10).

Стадия 30 — конец хвоста приближается к сердцу.

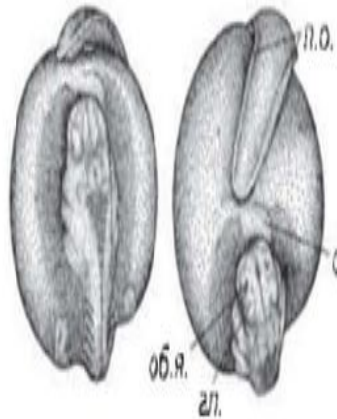
Стадия 31 — конец хвоста достигает сердца (рис. 10)



Стадия 29 (гол) Стадия 29 (хв)

Стадия 31 (гол) Стадия 31 (бр)

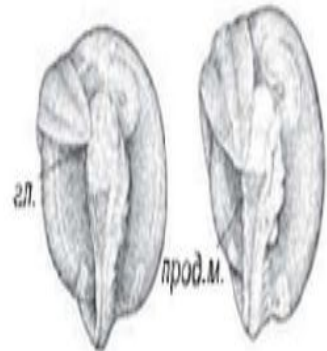
Стадия 33 (гол) Стадия 34 (гол)



^ Рис. 10. Стадии образования изгиба сердечной трубки (29), стадия на которой конец

хвоста достигает сердца (31), немного заходит за голову (33) и достигает

начала продолговатого мозга (34)



бр. — вид с брюшной стороны, гол. — вид со стороны головы, хв. — вид со стороны хвоста, гл. — глаз, с. — сердце, об.я. — обонятельная ямка, п. — петля, образуемая собирающим и выводным почечными каналами, прод. м. — продолговатый мозг, п.о. — плавниковая оторочка

^ Стадия 32 — конец хвоста достигает головы.

Стадия 33 — конец хвоста немного заходит за голову (рис. 10)

Стадия 34 — конец хвоста достигает начала продолговатого мозга (рис. 10).

Стадия 35 — стадия начала вылупления единичных предличинок (рис. 11)



^ Рис. 11 Стадия 35 — начало вылупления единичных предличинок

Таблица 2

Хронология эмбрионального развития русского осетра  
(по Л.С. Гинзбург, Т.А. Детлаф, О.П. Шмальгаузен, 1981)

# Выделительная система

Выделительная система у рыб представлена парными, вытянутыми вдоль полости тела, плотно прилегающими к позвоночнику почками. Аппаратом фильтрации жидких продуктов обмена служит мальпигиево тельце — клубочек артериальных капилляров. Очищенная кровь возвращается в сосудистую систему почек, а отфильтрованные из крови продукты обмена и мочевины выводятся в мочеточник. В процессе выделения и водно-солевого обмена кроме почек участвуют кожа, жаберный эпителий, пищеварительная система.

# Размножение рыб. Экологические группировки рыб по способу размножения

Литофилы — размножаются на каменистых и гравийных грунтах, обычно в реках на течении (лососевые, осетровые и др.). Фитофилы — размножаются среди растений, откладывая икру на вегетирующие или отмершие растения (сазан, карп, лещ, щука). Псаммофилы — откладывают икру на песок, иногда прикрепляя ее к корешкам растений (пелядь, ряпушка). Пелагофилы — выметывают икру в толщу воды. Икра и свободные эмбрионы развиваются в плавучем состоянии (амуры, толстолобики и др.). Остракофилы — откладывают икру внутрь мантийной полости моллюсков и иногда под панцири крабов (горчаки).

# Эмбриональное развитие КОСТИСТЫХ

(на примере судака)

17.05.1

7



# Эмбриональное развитие

**I этап** - оводнение икринки и появление бластодиска:

1 стадия. Диаметр неоводненной икринки после оплодотворения 1,2-1,3мм. Яйцевая оболочка прилегает к поверхности яйца.

2 стадия. После оплодотворения прошло 10 мин. После соединения гамет начинается активация яйца, что заметно по выделению содержимого кортикальных альвеол (гранул) и образованию перевителлинового пространства. Цитоплазма стягивается на анимальный полюс.

17.05.17 3 стадия. Прошло 40 мин. Образовался бластодиск. Полное оводнения

# Эмбриональное развитие

**II этап** -дробление бластодиска до бластулы:

4 стадия. Прошел 1 час. Первая борозда дробления проходит через центр бластодиска в меридиональном направлении и делит бластодиск на два (появляются два бластомера).

5 стадия. 1 час 20 мин. Появляется вторая борозда деления, располагающаяся перпендикулярно первой, анимальный полюс разделен на 4 бластомера.

6 и 7 стадия. 1 час 40 мин. 8 бластомеров.

17.05.17  
8 стадия. 2 часа 30 мин. Образовалась

# Эмбриональное развитие

**III этап** - образование зародышевых пластов:

11 стадия. 7 часов 10 мин. обрастание бластодермы по поверхности желточного мешка. Образование зачатка тела.

12 стадия. Удлинение и утолщение зачатка зародыша.

13 стадия. 12 часов 10 мин. Замыкание желточной пробки - бластопора. Тело валикообразное, соединение анимального и вегетативного полюсов.

**IV этап** - дифференциация зародышевых пластов на зачатки основных органов

14 стадия. 15 часов. Есть глазные пузырьки, закладка хорды, сегментация мезодермы.

17-18 стадия. Заложена закладка мозговых пузырей.

15 и 16 стадия. 21 час. Появились глазные

# Эмбриональное развитие

**V этап** -- обособление хвоста от желточного мешка, начало активного движения

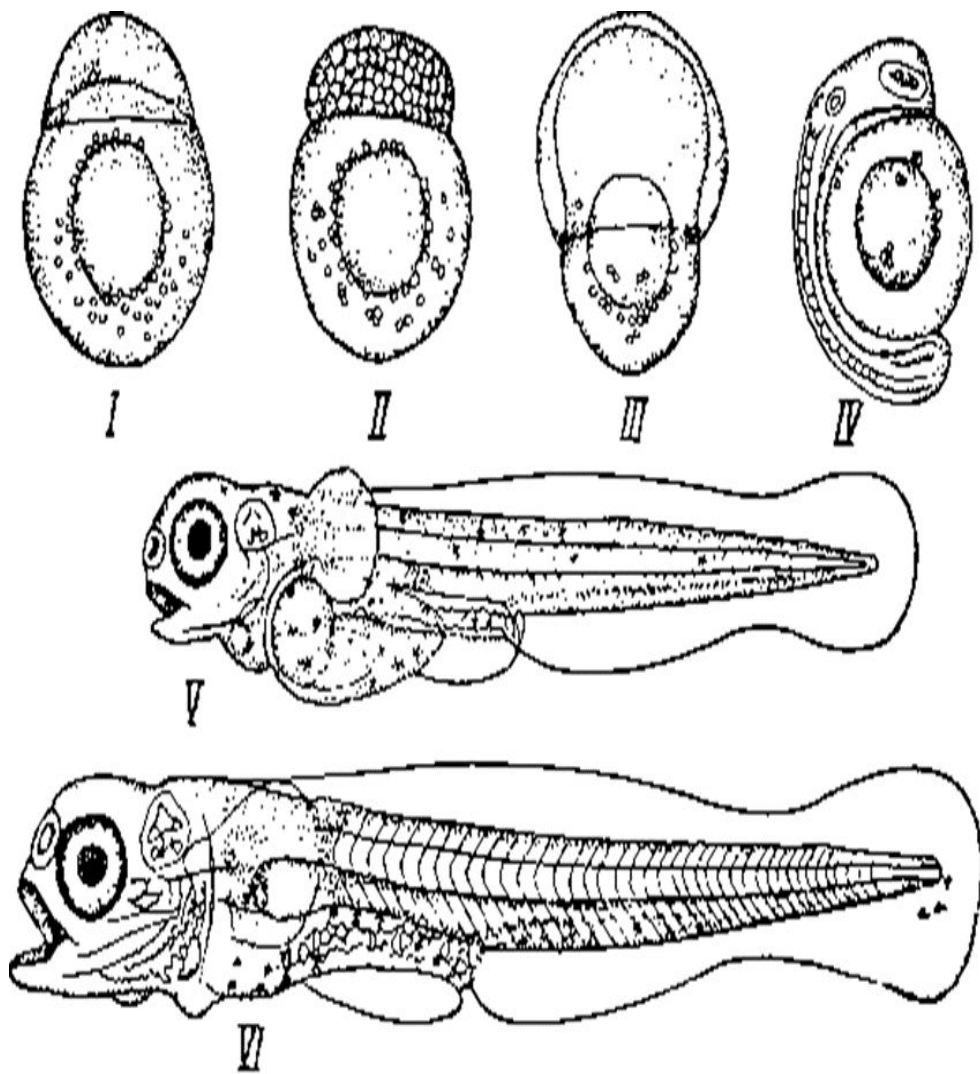
17 и 18 стадия. 29 часов. Выправление тела зародыша. Энергичные движения в чередовании с поворотами. Появление желез вылупления.

**VI этап** - выклев зародыша.

19 стадия. Выклев личинок, длина 5 -- 5,2. Тело не пигментировано, в теле 29-31 сегмент, в хвосте 12 - 14. В глазах пигментное пятнышко. Образовались слуховые отолиты. Заметна пульсация сердца и форменные элементы крови. Предличинки подвижны и делают свечки.

**VII этап** - образование эмбриональной сосудистой системы и начало кровообращения.

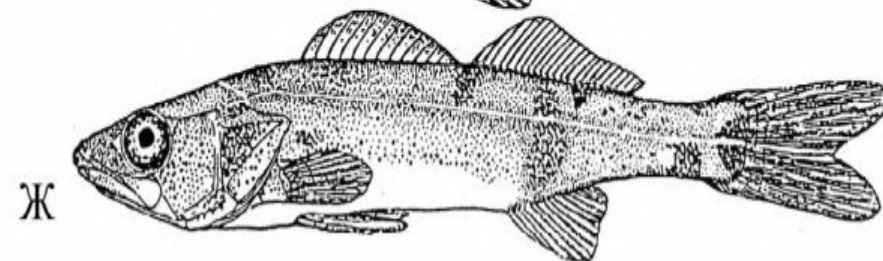
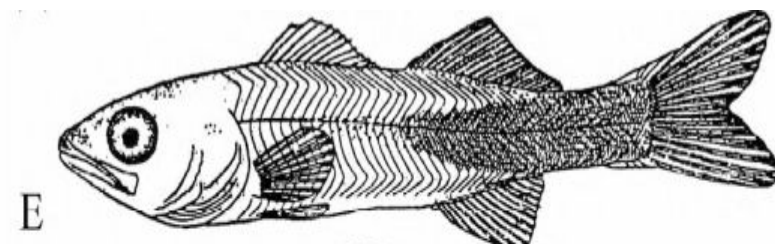
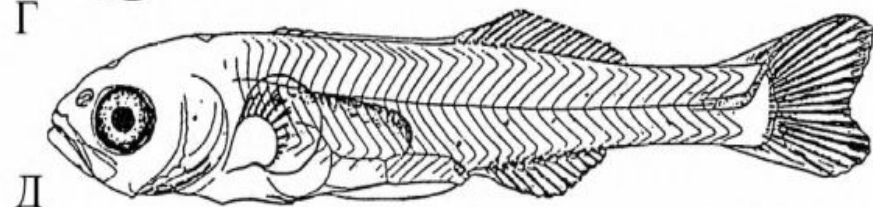
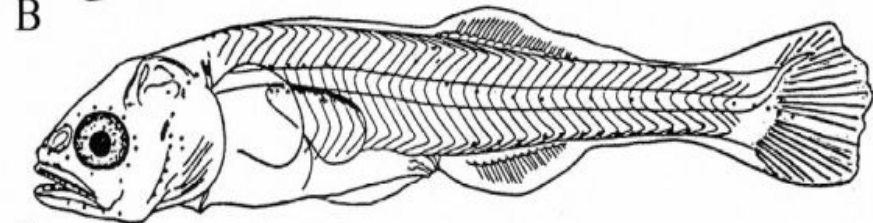
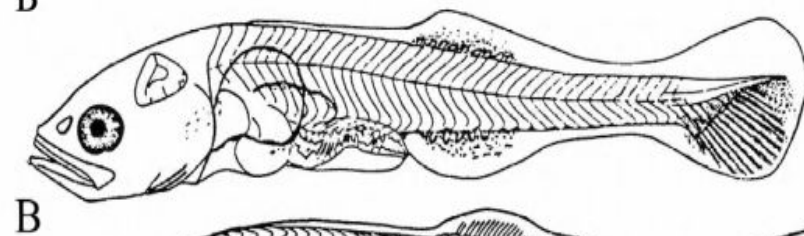
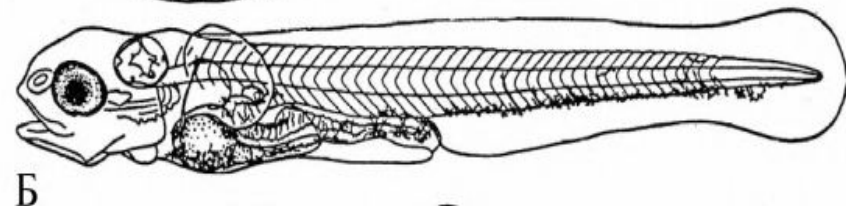
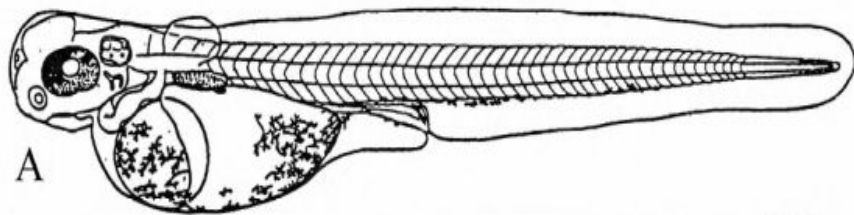
20 стадия. 51 час. Длина 6,5 мм, в сосудах кровяные элементы. Дышат хвостовой веной в области анальной складки и кювьеровыми протоками на передней части желточного мешка.



17.05.17

Развитие икры

# Эмбриональное развитие судака



Д  
17.05.17

# Созревание половых продуктов

## самок и самцов судака

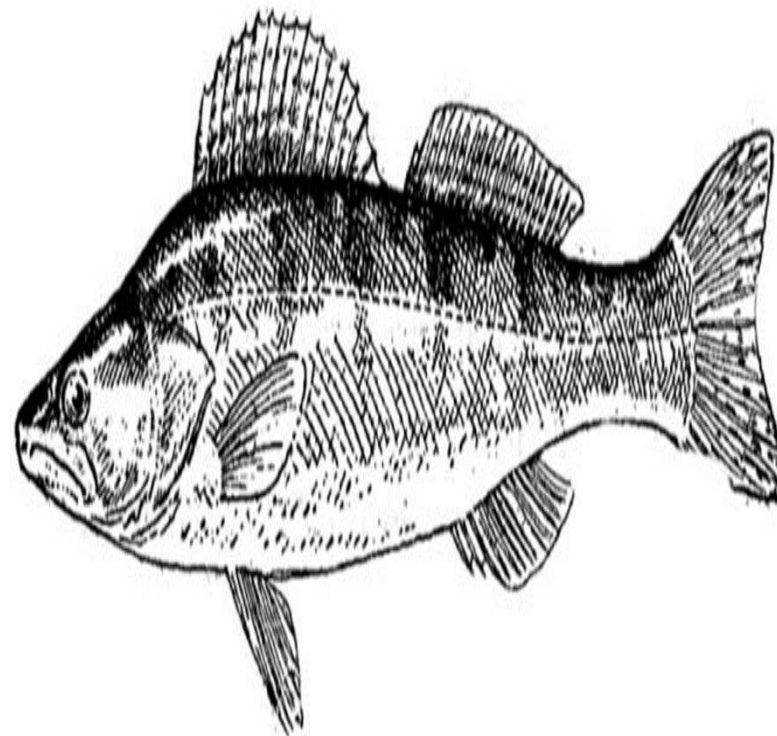
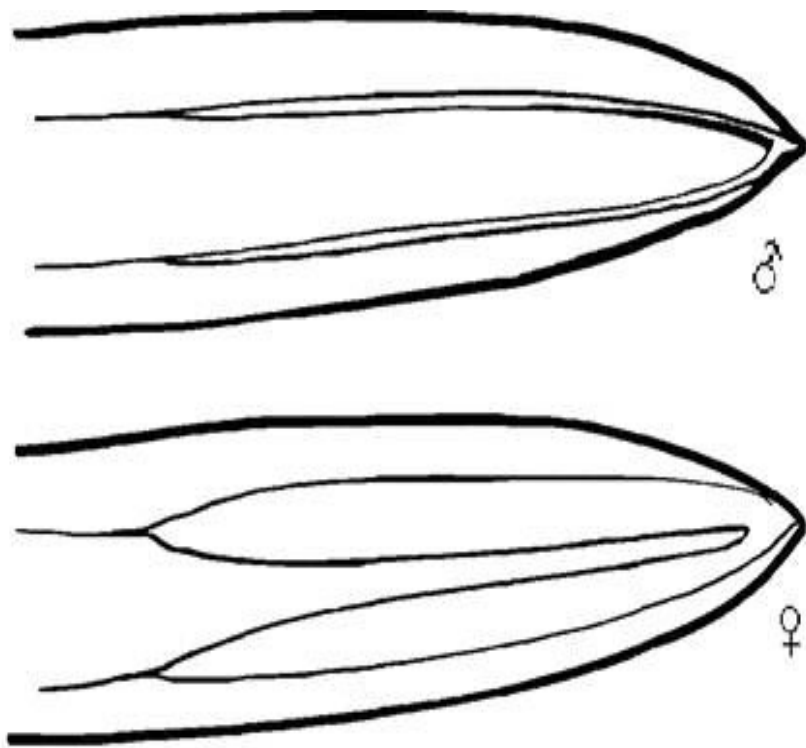
Семенники судака по своему строению относятся к перкоидному типу. В процессе сперматогенеза различают IV периода: I - размножения, II - роста, III - созревания и IV - формирования спермиев или спермиогенез. В период размножения происходят митотические деления сперматогониев, благодаря чему число их значительно возрастает. Различают первичные сперматогонии и сперматогонии более поздних порядков, произошедших в результате деления первичных сперматогониев. Во втором периоде происходит деление сперматогониев более поздних порядков с образованием сперматоцитов первого порядка вступающих в профазу мейоза. В третьем периоде происходят два деления мейоза. Первое из

В период сперматогенеза из каждой сперматиды формируется один сперматозоид. Вначале происходит поляризация сперматид вследствие изменения положения клеточных органелл. Центриоли перемещаются к ядру, обозначая его заднюю часть. Передняя центриоль, расположенная у основания ядра или даже несколько втянутая в специальное углубление ядра, называется проксимальной. Вторая центриоль, расположенная под прямым углом к первой, называется дистальной, или базальным тельцем. Из нее вырастают фибриллы осевого комплекса жгута. Митохондрии концентрируются вокруг основания жгута



Яичники судака по типу строения относятся к закрытому типу с центральной полостью. Овогонии - будущие икринки образуются в результате деления зачатковых клеток зародышевого эпителия. Они округлые, мелкие, не видимые простым глазом.

После овогониальных делений овогонии превращаются в овоцит. В дальнейшем в ходе овогенеза - развития яйцевых клеток различают три периода: синаптенного пути, роста (малого -- протоплазматического и большого - трофоплазматического) и созревания. Каждый из этих периодов подразделяется на ряд фаз. Период синаптенного пути характеризуется преобразованием ядра клетки (овоцита).



Половые железы

судака  
17.05.17

В ювенильной фазе овоциты еще небольшие, чаще всего округлой формы с тонкой, бесструктурной, так называемой первичной (вырабатываемой самой яйцеклеткой) оболочкой, к которой прилегают отдельные фолликулярные клетки, а снаружи - клетки соединительной ткани. Яйцо овоцита имеет хорошо заметную тонкую оболочку, оно округлое и большое и лежит в центре. По периферии ядра располагаются многочисленные ядрышки, в большинстве прилегающие к оболочке. В фазе однослойного фолликула собственная оболочка становится толще, над ней формируется фолликулярная оболочка, с

На протяжении формирования яйцеклетки наряду с преобразованиями ядра в ней образуются и накапливаются питательные вещества (белки и липиды), концентрирующиеся в желтке и чисто липидных включениях, которые затем, в период развития эмбриона, используются для его пластических и энергетических нужд.

17.05.17

Этот процесс начинается в период

Период большого роста состоит из нескольких фаз. В фазе вакуолизации цитоплазмы овоциты, увеличенные по сравнению с предыдущей фазой, имеют несколько угловатую форму вследствие давления соседних клеток. Их оболочки (собственная, фолликулярная, соединительнотканная) стали четче выраженными. На периферии овоцита образуются мелкие единичные вакуоли, которые, увеличиваясь в количестве, создают более или менее густой слой. Это будущие кортикальные альвеолы, или гранулы. Содержимое вакуолей составляют углеводы (полисахариды), которые после оплодотворения яйца способствуют всасыванию под оболочку воды и

Следующая фаза - наполнение овоцита желтком - характеризуется сильным увеличением объема желтка, частицы которого приобретают вместо шаровидной многогранную и глыбообразную формы. Вакуоли отжимаются к поверхности овоцита.

Из-за преобладания в это время количественных изменений без существенных морфологических сдвигов некоторые исследователи считают нецелесообразным выделять эту фазу как самостоятельную.

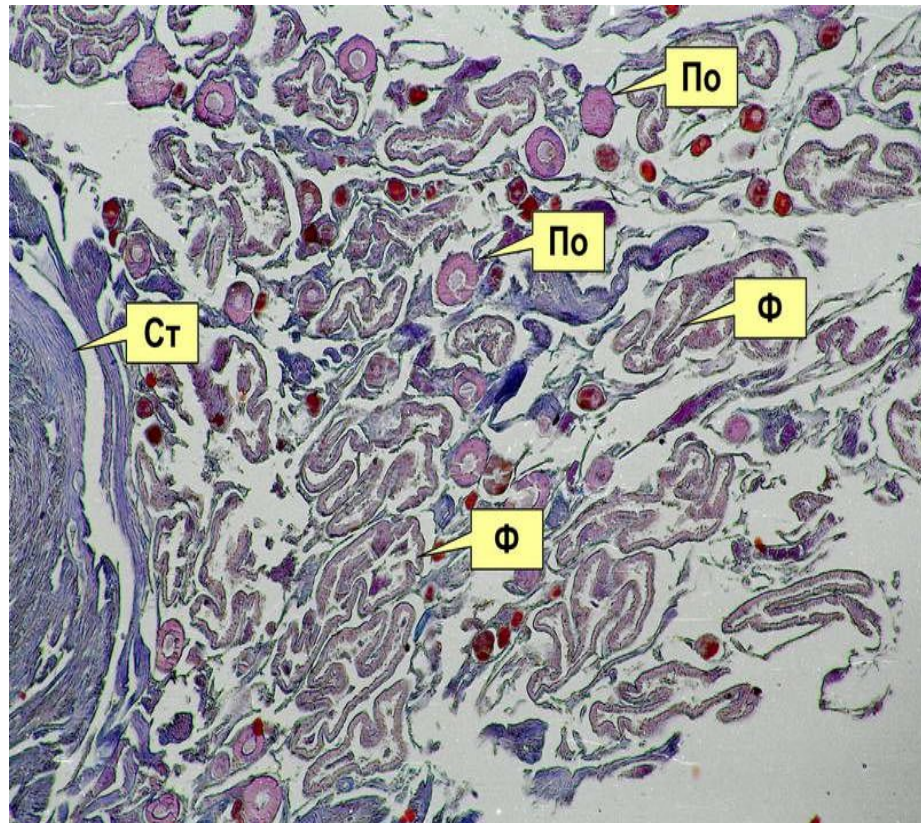
К концу фазы сводит, достигает дефинитивных размеров. Заметны изменения желтка и ядра: ядро начинает смещаться к симметричному полюсу ово

Одно за другим следуют два деления созревания. В результате образуются ядро зрелого овоцита с гаплоидным числом хромосом и три редукционных тельца, которые не участвуют в дальнейшем развитии, отделяются от яйца и дегенерируют. После второго деления созревания митотическое развитие ядра доходит до метафазы и в этом состоянии остается до оплодотворения.

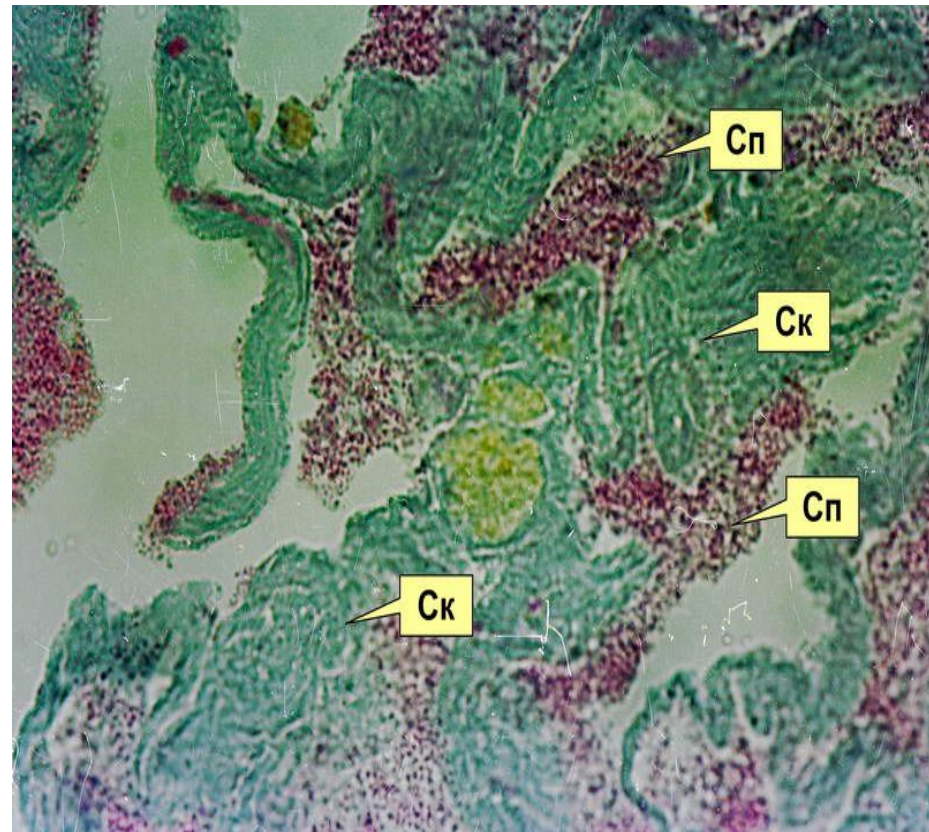
17.05.17

Дальнейшее развитие (формирование





Судак. Яичники VI – II стадии (посленерестовое состояние). На препарате видны протоплазматические ооциты, лопнувшие фолликулы и фрагмент соединительнотканного тяжа



Судак. Семенник IV стадии. В ампулах видны сперматозоиды.