

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н.И. Вавилова»

ГИСТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ

краткий курс лекций

для студентов I курса

Направление подготовки

35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура

Профиль подготовки

Аквакультура

Саратов 2016

УДК 619:611.018:597.2/5
ББК 18:28.66:28.693.32
З 63

Рецензенты:

Зам. начальника Управления ветеринарии
при Правительстве Саратовской области
И.Г. Козлов

Доцент кафедры кормления, зоогигиены
и аквакультуры ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ»,
кандидат биологических наук
В.В. Кияшко

Гистология и эмбриология рыб: краткий курс лекций для студентов I
курса направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура»
3 63 / Сост.: И.В. Зирук, В.В. Салаутин // ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ». –
Саратов, 2014. – 98 с.

Краткий курс лекций по дисциплине «Гистология и эмбриология рыб»
составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен
для студентов направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и
аквакультура». Краткий курс лекций содержит теоретический материал по
основным вопросам эмбриологии, цитологии, общей и частной гистологии.
Рассмотрены вопросы некоторых видовых особенностей строения рыб.

Курс направлен на формирование у студентов знаний об основных
закономерностях гистологического строения органов и систем у рыб.

УДК 619:611.018:597.2/5

ББК 18:28.66:28.693.32

© Зирук И.В., Салаутин В.В., 2016

© ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ», 20146

Введение

Многообразие условий обитания в водной среде обуславливает значительные межвидовые различия в строении различных органов и тканях, их поведенческих реакций, способов размножения и развития.

Для рыб и амфибий свойственны достаточно высокий уровень морфофункциональной организации тела, близкое филогенетическое родство и наличие стадий личиночного метаморфоза, протекающих чаще в водной среде, что обуславливает сходство в строении их яйцеклеток и течении основных этапов зародышевого развития.

В связи с промежуточным положением класса земноводных между чистыми обитателями водной среды и представителями животных, ведущих наземный образ жизни, наиболее целесообразно остановить внимание на главных особенностях эмбриогенеза.

Краткий курс лекций по дисциплине «Гистология и эмбриология рыб» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для студентов направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура». Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам гистологии и эмбриологии рыб. Направлен на формирование у студентов навыков и способностей использовать основные законы естественнонаучных дисциплин и математический аппарат в профессиональной деятельности, применяя методы теоретического и экспериментального исследования, необходимых для принятия решений в сфере их последующей профессиональной деятельности.

Лекция 1

ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ. СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК МИТОЗОМ И МЕЙОЗОМ.

1.1. Предмет гистология. Методы гистологических исследований. Клеточная теория.

Гистология – это наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей материи. Ткани изучают в живом и неживом состоянии. Изучение гистологических объектов, их тончайшей структуры проводят при помощи микроскопов, которые увеличивают невидимые простым глазом детали строения в несколько сотен тысяч раз.

Курс гистологии условно разделен на следующие разделы:

1. Цитология - наука о клетке.
2. Эмбриология - наука о развитии, от зарождения до полного формирования организма.
3. Общая гистология - наука об общих закономерностях, присущих тканям.
4. Частная гистология – наука о строении, развитии органов и систем.

Главной задачей гистологии как предмета является получение знаний о микроскопическом и ультрамикроскопическом строении клеток, тканей органов и систем здорового организма, в неразрывной связи с их развитием и выполняемыми функциями.

Основными методами гистологических исследований являются микроскопирование и специальные (немикроскопические) методы (гистохимия, цитофотометрия, автордиография и др.).

Объектами исследования могут быть живые или мертвые (фиксированные) клетки и ткани.

Для изучения клеток и тканей под микроскопом изготавливают гистологические препараты.

Современные методы исследования в гистологии.

Основными методами исследования гистологических объектов являются световая и электронная микроскопия, которые широко используются в клинической и экспериментальной практике.

Светооптические микроскопы.

Основная оптическая часть микроскопа состоит из объектива и окуляра. Объектив является наиболее ответственной оптической системой, дающей увеличенное изображение предмета. Окуляр — оптическая система, которая служит в качестве лупы при визуальном наблюдении увеличенного изображения предмета, даваемого объективом. Окуляр обычно увеличивает изображение в 5—25 раз.

Так же важнейшими характеристиками микроскопа являются разрешающая способность и увеличение. Разрешающая способность — минимальное расстояние между двумя точками объекта, которые видны раздельно. Увеличение микроскопа— величина, показывающая, во сколько раз линейные размеры изображения, формируемого оптической системой микроскопа, больше линейных размеров объекта. Увеличение микроскопа зависит от увеличений объектива и окуляра и численно равно произведению этих увеличений. Современные оптические микроскопы имеют предел полезного увеличения до 1500 раз.

Электронная микроскопия. Электронные микроскопы обладают высокой разрешающей способностью. Другими словами, в электронном микроскопе теоретически возможно повышение разрешающей способности и соответственно

увеличение изображения в 150000 раз больше по сравнению со световым микроскопом. Наиболее часто в морфологических исследованиях используются просвечивающие электронные микроскопы, позволяющие получить плоскостное изображение изучаемого объекта. В последние годы активно применяются растровые (сканирующие) электронные микроскопы, способные создавать трехмерные изображения, т. е. получать пространственное изображение структур.

Методы количественного исследования микроструктур в гистологических и цитологических препаратах. Количественная оценка микроструктур является необходимым условием получения объективных данных об их состоянии в норме, при экспериментальных воздействиях и в патологии. Основными количественными показателями микроструктур являются морфометрические (число структур и их геометрические параметры) и денситометрические, отражающие концентрацию (оптическую плотность) химических веществ в микроструктурах. Для выявления этих параметров применяют морфометрические и спектрофотометрические методы, а также автоматизированные системы обработки изображений.

Изучение организма на тканевом и клеточном уровнях требует приготовления гистологических препаратов и их рассмотрения под микроскопом. Цель приготовления гистологического препарата заключается в том, чтобы путем обработки привести исследуемый материал в удобное для изучения под микроскопом состояние, сделать его прозрачным и контрастным.

Часто изучение материала в свежем виде является наиболее целесообразным (например, наблюдение за работой ресничек мерцательного эпителия). Для приготовления препарата берется чистое предметное стекло. На его середину помещается капля воды или физиологического раствора, в которую погружают кусочки ткани, подлежащей рассмотрению, и под контролем микроскопа расправляют их препаративными иглами.

Чтобы сделать препарат контрастнее и получить возможность хорошо различать отдельные его детали, объект подвергают окрашиванию. При этом пользуются тем, что разные структуры тканей и клеток по-разному реагируют на тот или иной краситель.

Изготовление постоянных препаратов требует довольно большой затраты труда и времени, такие препараты можно использовать в течение многих лет. Препараты готовят из небольших целых объектов (тотальные препараты) или срезов; При всех условиях объект или срез должен быть тонким и прозрачным, иначе невозможно его изучение под микроскопом.

Изготовление препарата состоит из нескольких этапов.

Извлечение органа.

Фиксация. Фиксатор выполняет следующую роль:

а) уплотняет ткань, а структуры объекта переводит в нерастворимое состояние, сохраняя их прижизненную форму;

б) увеличивает различие в преломлении света деталями объекта, благодаря чему выявляются те структуры, которые преломляют свет одинаково с окружающей их средой и поэтому при рассматривании в микроскоп невидимы.

Фиксатор должен легко и быстро пропитывать объект. Применяются простые и сложные фиксаторы. К простым фиксаторам относятся: формалин (40%- ный раствор формальдегида), этиловый спирт (от 40 до 100%), метиловый спирт, спирт в смеси с эфиром и т. д. Сложные фиксаторы готовятся по особым рецептам, познакомиться с которыми можно в гистологических справочниках.

Промывание объекта. Некоторые фиксаторы закрепляют структуру объекта, но мешают другим процедурам приготовления препаратов или образуют осадки, поэтому должны быть удалены из материала. Промывание обычно проводят в дистиллированной воде или в фосфатных буферах с определенными значениями рН.

Обезвоживание и уплотнение. После промывания из объекта должна быть удалена вода, которая будет в дальнейшем искажать структуру клетки. Для этого используют спирт, который поглощает воду.

Заливка объекта. В большинстве случаев зафиксированный и обезвоженный объект все же остается мягким и нежным. Из такого материала сделать тонкие срезы невозможно. Поэтому его необходимо пропитать затвердевающими веществами. Такими веществами являются целлоидин и парафин. В гидробиологии часто используется глицерин-желатиновая заливка.

Изготовление срезов. Из залитого целлоидином или парафином объекта необходимо приготовить тонкие срезы. Обычно срезы делаются с помощью специальных приборов — микротомов. В гистологической технике чаще всего употребляются микротомы, которые делятся на санные, или салазочные, и замораживающие.

Окрашивание срезов. Как отмечалось выше, при приготовлении гистологических препаратов большое значение имеет их окрашивание.

Поскольку разные структуры тканей и клеток окрашиваются разными красителями, в гистологической технике употребляются как основные, так и кислые красители. Гистологических красителей много, и выбираются они соответственно объекту и способам фиксирования.

Заключение срезов в бальзам или глицерин-желатин. На обезвоженный, окрашенный и просветленный срез наносят одну-две капли бальзама (канадский, пихтовый, кедровый), ребром покровного стекла осторожно касаются бальзама и, когда капля растечется по ребру, опускают его на объект. Парафиновые срезы обычно заключают в глицерин-желатин. После этого на покровное стекло помещают небольшой грузик. Препарат просушивается и на него наклеивается этикетка с названием объекта и с указанием красок, которыми он окрашен.

Срезы для электронной микроскопии используются однократно. При этом интересующие участки препарата фотографируются.

Из тканей жидкой консистенции (кровь, костный мозг и др.) изготавливают препарат в виде мазка на предметном стекле, который так же фиксируют, окрашивают, а затем изучают.

Из ломких паренхиматозных органов (печень, почка и др.) могут быть изготовлены препараты в виде отпечатка органа: после разлома или разрыва органа к месту разлома прикладывается предметное стекло, на которое приклеиваются некоторые свободные клетки. Затем препарат фиксируется, окрашивается и изучается.

Из некоторых органов (брыжейка, мягкая мозговая оболочка) или из рыхлой волокнистой соединительной ткани изготавливаются пленочные препараты путем растягивания или раздавливания между двумя стеклами, так же с последующей фиксацией, окраской и заливкой в смолы.

Цитология - это наука о клетке. Цитология изучает клетки животных и растений, а так же ядерно-цитоплазматические комплексы и бактерии.

Клетка – это наименьшая элементарная живая система, состоящая из цитоплазмы, ядра, оболочки и являющаяся основой развития, строения и жизнедеятельности животных и растительных организмов.

Основные положения клеточной теории:

1. Клетка является наименьшей единицей живого. Все живые существа животные и растения состоят из клеток.
2. Клетки различных тканей различных организмов разнообразны по форме, но схожи по своему химическому составу и имеют общий принцип строения.
3. Каждая клетка образуется в результате деления другой клетки.
4. Клетки являются частью целого организма. Они специализированны.

1.2. Учение о клетке. Общий принцип строения животной клетки.

Форма клеток животных чрезвычайно разнообразна, определяется той функцией, которую выполняет клетка. Клетки бывают овальные, округлые, кубические, дисковидные, плоские, веретеновидные, звездчатые и т.д. Величина клеток так же различна.

Клетка состоит из ядра, цитоплазмы и оболочки.

Ядро - часть клетки, являющееся хранилищем наследственной информации. Количество ядер, их форма, величина зависят от вида клетки и её функционального состояния.

Форма ядер зависит от формы клеток. Встречаются бобовидные, сегментированные, палочковидные, лопастные ядра. Ядра в клетках могут располагаться в центре клетки или эксцентрично.

Размеры ядер зависят от функционального состояния клетки. В функционально активных клетках ядро имеет крупные размеры и наоборот.

Структурными компонентами ядра являются: кариолема, кариоплазма, хроматин и ядрышки.

Кариолема – оболочка ядра, которая отделяет его от цитоплазмы и регулирует обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Кариолема состоит из двух мембран - внешней и внутренней, разделенных перинуклеарным пространством. В кариолеме имеются поры. В области пор внешняя и внутренняя ядерные мембраны переходят друг в друга, а перинуклеарное пространство оказывается замкнутым.

Кариоплазма (ядерный сок) – внутреннее содержимое ядра, состоит из воды, белков, аминокислот, нуклеотидов, сахаров. При участии кариоплазмы осуществляется обмен веществ в ядре и взаимодействие ядра и цитоплазмы.

Хроматин располагается в кариоплазме и состоит из ДНК в комплексе с белками. Различают два вида хроматина: 1) эухроматин - рыхлый, или деконденсированный хроматин, который слабо окрашивается; 2) гетерохроматин – компактный, или конденсированный хроматин, который хорошо окрашивается. Чем больше эухроматина, тем интенсивнее синтетические процессы в ядре и цитоплазме, и наоборот, преобладание гетерохроматина указывает на снижение синтетических процессов, на состояние метаболического покоя.

При подготовке клетки к делению в ядре происходит спирализация хроматина в хромосомы. После деления в ядрах дочерних клеток происходит деспирализация хроматиновых фибрилл и хромосомы снова преобразуются в хроматин. Следовательно, хроматин и хромосомы представляют собой различные фазы одного и того же вещества.

Ядрышко - самая плотная, интенсивно окрашивающаяся структура ядра - является производным хроматина. Функция: образование р- РНК и рибосом.

Цитолемма - это элементарная биологическая мембрана клетки, выполняющая следующие функции: разграничительную, защитную, транспортную, рецепторную, антигенную, формирование межклеточных контактов.

Цитолемма состоит из трех частей: гликокаликс (располагается снаружи), плазмолемма, подмембранный слой опорно-сократительных структур.

Гликокаликс состоит из гликопротеидов, гликолипидов и выполняет следующие функции: рецепторную; образование межклеточных контактов и взаимодействий клеток; участие в транспорте веществ.

Плазмолемма состоит из двух слоев липидов и белков.

Каждый слой билипидной мембраны образован молекулами липидов, имеющих гидрофильные и гидрофобные части. Гидрофильные головки билипидного слоя соприкасаются с внешней и внутренней средой, а гидрофобные хвостики обращены и связаны друг с другом. Такое строение мембраны препятствует проникновению в клетку воды и растворенных в ней веществ, а также крупных молекул и частиц. В бимолекулярный слой липидов вмонтированы белковые молекулы: интегральные (пронизывают всю толщу липидов), полуинтегральные (между молекулами липидов наружного или внутреннего слоя) и периферические (на внутренней и наружной поверхности бимолекулярного слоя липидов).

Подмембранный слой образован микрофиламентами (сократительные структуры), и микротрубочками (опорный аппарат). Функции подмембранного слоя: поддержание формы клетки; создание ее упругости; изменение клеточной поверхности, за счет чего клетка участвует в эндо- и экзоцитозе, фагоцитозе, движении, секреции.

Цитоплазма – это сложная многокомпонентная система клетки, в которой происходят основные метаболические процессы. В цитоплазме различают гиалоплазму, органеллы и включения.

Гиалоплазма – жидкая внутренняя среда клетки, состоящая из воды и растворенных в ней низкомолекулярных веществ и высокомолекулярных, рассредоточенных в виде мицеллия и нитей. В состав гиалоплазмы входят вода, белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды, неорганические вещества. Гиалоплазма способна менять свое агрегатное состояние от жидкого до более плотного (гель).

Гиалоплазма содержит ферменты, молекулы АТФ, транспортные РНК, через нее осуществляется транспорт ионов, аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, сахаров и других веществ. В ней происходит накопление запасных питательных веществ.

Органеллы – это обязательные и постоянные структурные компоненты клеток, имеющие определенную структуру и выполняющие жизненно важные функции. По функциональному признаку все органеллы делятся на две группы: общего (содержатся во всех клетках) и специального (только в клетках, которые выполняют специальные функции) значения.

По структурному признаку выделяют следующие типы органелл: мембранные и немембранные.

К мембранным органеллам относятся митохондрии, эндоплазматическая сеть (ЭПС), пластинчатый комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы.

Митохондрии - это округлые, палочковидные образования, состоящие из наружной и внутренней мембран, между которыми имеется щель. Внутренняя мембрана неровная, образует много складок (кrist). Внутренняя среда митохондрии называется матриксом. Функции:

- обеспечение клетки энергией в виде АТФ;
- участие в биосинтезе стероидных гормонов;

депонирование кальция;
участие в синтезе нуклеиновых кислот.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) – это система мелких каналов, вакуолей, мешочков, образующих в клетке непрерывную сеть. Различают гранулярную и агранулярную ЭПС.

Гранулярная (шероховатая) ЭПС на наружной поверхности мембран содержит прикрепленные рибосомы. Функции:

синтез белка на экспорт;
накопление и модификация синтезированного белка;
транспорт синтезированных продуктов в цистерны пластинчатого комплекса;
синтез интегральных белков цитолеммы.

Агранулярная (гладкая) ЭПС представляет собой сеть канальцев, не содержащих рибосомы. Функции:

биосинтез жиров и углеводов;
образование пероксисом;
биосинтез стероидных гормонов;
дезинтоксикация экзо- и эндогенных ядов, гормонов, лекарств за счет их окисления с помощью ряда специальных ферментов;
депонирование ионов кальция (в мышечных волокнах и миоцитах).

Оба вида ЭПС могут взаимно переходить друг в друга и быть функционально связаны между собой.

Пластинчатый комплекс Гольджи под электронным микроскопом представляет собой стопку уплощенных цистерн и трубочек, по периферии которых локализируются мелкие пузырьки. В пузырьках происходит накопление молекул липидов и образование сложных липопротеидов, которые транспортируются за пределы клетки. Функции:

накопление, созревание и конденсация продуктов биосинтеза белка;
выведение из клетки синтезированных продуктов;
образование первичных лизосом;
синтез полисахаридов;
образование липопротеидов;
формирование клеточных мембран;

образование акросомы сперматозоида – структуры, содержащей ферменты и находящейся на переднем конце сперматозоидов. Ферменты разрушают оболочки яйцеклетки при оплодотворении.

Лизосомы - мембранные пузырьки, содержащие гидролитические ферменты. Функции:

внутриклеточное пищеварение;
участие в фагоцитозе;
участие в аутолизе – саморазрушении клетки после ее гибели.

Пероксисомы - микротельца цитоплазмы сходные с лизосомами, разрушают перекись водорода, образующуюся при окислении аминокислот.

К немембранным органеллам относятся: рибосома, клеточный центр, микрофиламенты.

Рибосома - это немембранная органелла, состоящая из большой и малой субъединиц. Каждая субъединица состоит из РНК и белка. Рибосомы служат для биосинтеза белка из аминокислот. Белок может продуцироваться для нужд самой клетки или быть фиксированным и выделяться из клетки.

Клеточный центр (центросома) – главный центр организации микротрубочек и регулятор хода клеточного цикла. В интерфазной клетке клеточный центр состоит из двух центриолей образующих диплосому. В диплосоме дочерние центриоли лежат под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит из расположенных по окружности 9 триплетов микротрубочек. Значение центриолей: являются центром организации микротрубочек веретена деления; образование ресничек и жгутиков; обеспечение внутриклеточного передвижения органелл.

Микрофиламенты - нити, состоящие из сократительных белков: актина, миозина, тропомиозина. Располагаются непосредственно под плазмолеммой, пучками или слоями. Они могут выполнять функции цитоскелета и участвовать в обеспечении движения. Микрофиламенты обеспечивают не только подвижность клеток, но, и большинство внутриклеточных движений, таких как ток цитоплазмы, движение вакуолей, митохондрий, деление клетки.

Реснички и жгутики – это специальные органеллы движения, встречающиеся в некоторых клетках различных органов.

Реснички представляют собой тонкий цилиндрический вырост цитоплазмы. Внутри выроста расположена осевая нить. Свободные клетки, имеющие реснички и жгутики, обладают способностью двигаться, а неподвижные клетки движением ресничек могут перемещать жидкость.

Включения – необязательные и непостоянные компоненты клетки, которые возникают и исчезают в зависимости от метаболического состояния клеток. Различают следующие виды включений: трофические, секреторные, экскреторные и пигментные.

К трофическим включениям относятся капельки жира, гликоген.

Секреторные включения - обычно округлые образования различных размеров, содержащие биологически активные вещества, образующиеся в клетках в процессе жизнедеятельности.

Экскреторные включения – обычно это продукты метаболизма, подлежащие удалению из клетки.

Пигментные включения могут быть экзогенные (каротин, пылевые частицы, красители) и эндогенные (гемоглобин, гемосидерин, билирубин, меланин, липофусцин). Наличие их в цитоплазме может изменять цвет ткани, органа временно или постоянно.

1.3. Регенерация

Регенерация (от лат. — возрождение, возобновление) в биологии, восстановление организмом утраченных или поврежденных органов и тканей, а также восстановление целого организма из его части. Регенерация наблюдается в естественных условиях, а также может быть вызвана экспериментально. Регенерация у животных и человека — образование новых структур взамен удаленных либо погибших в результате повреждения или утраченных в процессе нормальной жизнедеятельности; вторичное развитие, вызванное утратой развившегося ранее органа.

Термин «регенерация» предложен в 1712 г. французским ученым Р. Реомюром, изучавшим регенерацию ног речного рака. Различают два вида регенерации — физиологическую и репаративную. Физиологическая регенерация — непрерывное обновление структур на клеточном (смена клеток крови, эпидермиса и др.) и внутриклеточном (обновление клеточных органелл) уровнях, которым обеспечивается функционирование органов и тканей. Репаративная регенерация — процесс

ликвидации структурных повреждений после действия патогенных факторов. Оба вида регенерации не являются обособленными, не зависимыми друг от друга. Так, репаративная регенерация разворачивается на базе физиологической, т. е. на основе тех же механизмов, и отличается лишь большей интенсивностью проявлений.

Процесс регенерации разворачивается на разных уровнях организации — системном, органном, тканевом, клеточном, внутриклеточном. Осуществляется он путем прямого и непрямого деления клеток, обновления внутриклеточных органелл и их размножения. Об источниках регенерации имеются две точки зрения. Согласно одной из них (теория резервных клеток) происходит пролиферация камбиальных, незрелых клеточных элементов (так называемых стволовых клеток и клеток-предшественников), которые, интенсивно размножаясь и дифференцируясь, восполняют убыль высокодифференцированных клеток данного органа, обеспечивающих его специфическую функцию. Другая точка зрения допускает, что источником регенерации могут быть высокодифференцированные клетки, которые в условиях патологического процесса и могут перестраиваться и одновременно приобретать способность к митотическому делению с последующей пролиферацией и дифференцировкой.

Характер клеточной популяции поврежденной структуры определяет возможность ее регенерации. Репаративная регенерация возможна, если структура состоит из клеток обновляющейся популяции. Репаративная регенерация наступит также при наличии в ткани стволовых клеток и условий, разрешающих их дифференцировку. Например, при повреждении скелетной мышцы ткань восстанавливается за счет дифференцировки стволовых клеток (клетки-сателлиты) в миообласты, сливающиеся в мышечные трубочки с последующим образованием мышечных волокон. Ткань, утратившая стволовые клетки, не имеет шансов к восстановлению. По этой причине не происходит репаративной регенерации миокарда после гибели кардиомиоцитов вследствие инфаркта или нейронов при травме. В последнем случае, если нарушена целостность части клетки, возможно восстановление структуры нейрона и его связей с клеточными партнерами за счет интенсификации внутриклеточных процессов (синтез белка и внутриклеточный транспорт веществ), т. е. регенерации на клеточном уровне.

1.4. Клеточный цикл. Деление клеток митозом и мейозом.

Клеточный цикл делящихся клеток - это время существования их от начала деления до следующего деления. Такой клеточный цикл подразделяется на два основных периода: митоз и интерфазу.

В свою очередь митоз (непрямое деление клеток) подразделяется на 4 фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Профаза характеризуется морфологическими изменениями ядра и цитоплазмы. В ядре поэтапно происходит: конденсация хроматина, образование двух хроматид, исчезновение ядрышка, распад кариолеммы. В цитоплазме происходит редупликация (удвоение) центриолей, их расхождение к противоположным полюсам клетки, формирование веретена деления, редукция гранулярной ЭПС.

В метафазе происходит образование материнской звезды, все хромосомы располагаются в экваторе клетки. Сестринские хроматиды отходят друг от друга, разделяясь щелью.

В анафазе сестринские хроматиды из которых состоят хромосомы, отделяются друг от друга и в области центромеры начинают расходиться к полюсам клетки.

Сестринские хроматиды, разошедшие к полюсам клетки формируют дочерние звезды. Анафаза обычно длится несколько минут.

Телофаза характеризуется исчезновением трубочек веретена деления. Вокруг каждой группы дочерних хроматид образуется новая ядерная оболочка. Конденсированный хроматин деспирализуется, разрыхляется, появляются ядрышки. В центре клетки по периметру, образуется сократимое кольцо, образуется борозда деления, которая углубляясь, разделяет материнскую клетку на две дочерние самостоятельные клетки. Этот процесс называется цитотомией.

Интерфаза - стадия жизненного цикла клетки между двумя последовательными митотическими делениями. Обычно различают гетеросинтетическую интерфазу, когда клетка растёт, дифференцируется, осуществляет свойственные ей функции, и автосинтетическую интерфазу, в течение которой происходит подготовка клетки к следующему делению. В зависимости от интенсивности синтеза дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) автосинтетическую интерфазу, в свою очередь, делят на 3 периода: G1 - предсинтетический, S - синтетический и G2 - постсинтетический. В G1-периоде осуществляются накопление необходимых для деления клетки энергетических ресурсов, синтез рибонуклеиновой кислоты (РНК), идёт подготовка к удвоению молекул (репликации) ДНК; за счёт синтезированного в этот период белка увеличивается масса клетки и образуется ряд ферментов, необходимых для синтеза ДНК в следующем периоде интерфазы. В S-периоде происходит синтез ДНК, т. е. осуществляется репликация её молекул. В G2-периоде синтез ДНК закончен, усиливается синтез РНК и белков, идущих на построение митотического аппарата.

Амитоз (прямое деление клетки) проходит путём простой перетяжки ядра и цитоплазмы без влияния хромосом и образования веретена деления. Амитоз может быть: реактивным - ответная реакция на влияние факторов; патологическим - в условиях патологии; регенераторным - при регенерации поперечнополосатой мышечной ткани; дегенеративным - в стареющих клетках.

Есть три основных вида тканевых клеток, различающихся по клеточному циклу.

Стволовые клетки. Эти клетки способны к постоянному делению митозом. За счёт них поддерживается тканевой гомеостаз. Жизненный цикл таких клеток будет составлять время от одного деления до второго, т.е. совпадает с митотическим циклом. Эти клетки обладают неограниченной способностью к делению и дифференцировке. Примером являются клетки красного костного мозга.

Дифференцированные постмитотически необратимые клетки. Такие клетки делятся митозом только в эмбриональном периоде, а затем после достижения популяцией необходимого объёма полностью теряют способность к делению. Примером таких клеток являются нейроны, сердечные мышечные клетки.

Дифференцированные постмитотически обратимые клетки. Такие клетки (например, клетки печени) характеризуются тем, что могут выходить из митотического цикла и переходить в состояние покоя, во время которого они выполняют многочисленные функции в течение многих лет, не вступая в S- период. Однако при определенных обстоятельствах (при поражении или удалении части печени) они вступают в нормальный клеточный цикл, т.е. в S- период, синтезируют ДНК, а затем митотически делятся. Такие клетки являются резервом ткани.

Мейоз - это способ деления клеток, в результате которого происходит уменьшение (редукция) числа хромосом в два раза и одна диплоидная клетка (содержащая два набора хромосом) после двух быстро следующих друг за другом делений даёт начало 4 гаплоидным (содержащим по одному набору хромосом). Восстановление диплоидного

числа хромосом происходит в результате оплодотворения. Мейоз — обязательное звено полового процесса и условие формирования половых клеток.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите понятие клетки.
2. Назовите основные компоненты клетки
3. Какие виды гистологических препаратов вы знаете
4. Каковы основные этапы приготовления гистологических срезов
5. Для чего необходима фиксация тканей и органов? Какие бывают фиксаторы?
6. С какой целью применяют окрашивание препаратов? Какие красители вы знаете?
7. Что такое регенерация? На каких уровнях она может происходить?
8. Какие виды регенерации вы знаете?
9. Какие стадии жизненного цикла клеток вы знаете?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. «Медицина». 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: «Сотис». 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
7. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 2 ПОНЯТИЕ О ТКАНЯХ. ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ.

2.1. Понятие о тканях. Эпителиальная ткань.

Основы учения о тканях и их классификация.

Раздел гистологии, изучающий развитие, строение и функции тканей животного организма, называется **общей гистологией**.

Определение понятия «ткань». Еще задолго до изобретения микроскопа анатомы обнаружили в организме человека и животных однородные части, в разных соотношениях входящие в состав органов и определяющие их строение. Первоначально эти части различали по чисто внешним признакам, выделяя мягкие, жидкие, волокнистые, клетчатые части.

Одно из первых научных определений ткани было дано А. Келликером (1852): «Ткань — это комплекс элементарных составных частей, объединенных в одно морфологическое и физиологическое целое». В понятие «части» он включал клетки, синцитии, симпласты. Позже определение ткани дал русский гистолог А. А. Заварзин (1938): «Ткань есть филогенетически обусловленная система гистологических элементов, объединенных общей функцией, структурой и часто — происхождением».

В последнее время интенсивно изучается так называемый дифферонный принцип организации тканей. Поэтому существует ряд современных определений ткани, основанных на представлениях о дифферонах.

Клеточный дифферон — это совокупность клеточных форм, составляющих ту или иную линию дифференцировки от стволовой до терминально дифференцированной клетки. Начальной клеткой клеточного дифферона является стволовая клетка. Следующую стадию гистологического ряда образуют полустволовые (коммитированные) клетки, которые в отличие от стволовых клеток могут дифференцироваться только в каком-то одном направлении. Третьей и самой многочисленной частью дифферона являются дифференцированные, функционально активные клетки. Наконец, четвертым компонентом являются старые, функционально неактивные клетки и постклеточные структуры

Современные определения ткани в большинстве своем учитывают дифферонный принцип организации тканей. Одно из таких определений сделано А. А. Клишовым (1981): «Ткани представляют собой мозаичную морфофункциональную систему взаимодействующих клеточных дифферонов, различающихся по генезу, направлению и уровню дифференцировки клеток». Различают монодифферонные (состоят из одного дифферона) и полидифферонные ткани.

К монодифферонным тканям относятся, например, сердечная мышечная ткань (содержит один дифферон кардиомиоцитов), гладкая мышечная ткань (имеется только дифферон гладких миоцитов).

К полидифферонным тканям относится рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, которая содержит диффероны фибробластов, макрофагов, тканевых базофилов, плазмоцитов, жировых клеток и др.

В полидифферонных тканях выделяют:

основной дифферон (в рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани это дифферон фибробластов);

второстепенные диффероны.

Ткань – это исторически сложившаяся система клеток и неклеточных структур, объединенная общностью строения и функции. Структурными компонентами тканей являются: межклеточное вещество и клетки, состоящее из волокон и аморфного вещества.

Тканевые элементы

Каждая ткань состоит из составных частей, или элементов, которые называются тканевыми элементами. По современным представлениям, существуют три основных вида тканевых элементов:

- клетки,
- межклеточное (промежуточное) вещество,
- симпласты.

Основным тканевым элементом является *клетка*. За счет деятельности клеток образуются остальные виды тканевых элементов.

Межклеточное вещество — это тканевый элемент, который синтезируется и секретируется особыми синтезирующими клетками и находится и между клетками в составе ткани. Межклеточное вещество состоит из основного (аморфного) вещества и волокон.

Основное вещество — это ткани, выполняющий метаболическую, гомеостатическую, трофическую, регуляторную роль. Состоит из воды, белков, углеводов, липидов, минеральных веществ. Может быть в состоянии золь (более жидкого геля (студнеобразное), а в костной ткани — в минерализованном, твердом состоянии. Волокна выполняют опорную, формообразующую функции, функцию эластичности. Они делятся на коллагеновые, эластические, ретикулярные.

Симпласт — это участок протоплазмы, ограниченный плазмолеммой и содержащий большое количество ядер. Симпласты образуются путем слияния клеток в отличие от многоядерных клеток, которые возникают в ходе многократных делений клеток.

Синцитий. Под синцитием понимают совокупность клеток отростчатой формы, соединенных друг с другом цитоплазматическими мостиками. Различают «ложные» и «истинные» синцитии. В «ложных» синцитиях между отростками контактирующих клеток имеются перерывы, представленные двумя клеточными цитолеммами и типичными контактами между ними (ретикулярная ткань, эпителий тимуса и пульпы эмалевого органа развивающегося зуба). Единственным примером «истинного» синцития являются развивающиеся мужские половые клетки. Синцитий и симпласт иногда называют надклеточными структурами.

Постклеточные структуры. Это такие производные клеток, которые в результате терминальной дифференцировки утратили многие важнейшие признаки клеток: способность к репродукции, обмену веществ и энергии и др. Данное обстоятельство связано с потерей клеточного ядра и редукцией цитоплазматических органелл. Одновременно постклеточные структуры получили свойства, которые позволяют им в течение ограниченного времени выполнять некоторые узкоспецифические функции. К постклеточным структурам относятся эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки эпидермиса, волос, ногтей.

2.2. Классификация тканей

Первые классификации тканей, основанные на микроскопическом изучении строения и развития, были предложены в середине XIX века (А. Келликер, Ф. Лейдиг).

Согласно этим классификациям различали 4 типа тканей: эпителиальные; соединительные ткани с кровью; нервная; мышечные ткани. Первую классификацию тканей предложил Биша. Принятая в настоящее время классификация тканей принадлежит фон Лейдигу:

- эпителиальная ткань;
- ткани внутренней среды (кровь, соединительные ткани);
- мышечные ткани (скелетная, сердечная, гладкая).
- нервная ткань.

Советский гистолог А.А. Заварзин положил в основу классификации тканей эволюционный принцип, основанный на фундаментальных функциях многоклеточных организмов, возникающих в процессе их развития. Он разделил все ткани на следующие типы:

1. Ткани общего назначения:
 - Пограничные ткани.
 - Ткани внутренней среды.
2. Специализированные ткани:
 - Ткани мышечной системы.
 - Ткани нервной системы.

Другим советским гистологом Н. Г. Хлопиным была предложена генетическая классификация тканей, т. е. классификация, в основу которой положены источники развития тканей. Эта классификация выглядит так:

1. Эпителий:
 - Эпидермальный тип.
 - Энтеродермальный тип.
 - Целонефродермальный тип.
 - Эпендимоглиальный тип.
 - Ангиодермальный тип.
2. Соединительная ткань и кровь:
 - Соединительная ткань и лейкоциты.
 - Эритроциты.
 - Хорда и хордальный хрящ.
 - Мезенхима.
3. Мышечная ткань:
 - Миокард.
 - Мезенхимальная гладкая мышечная ткань.
 - Соматическая миотомная мышечная ткань.
 - Мионейральная ткань.
 - Миоэпидермальная ткань.
4. Нервная ткань:
 - 4.1. Нейроны, нейроглия.

2.3. Эпителиальные ткани. Общая характеристика эпителиальных тканей.

Эпителиальные ткани - это совокупность дифференцированных клеток, тесно расположенных в виде пласта на базальной мембране, на границе с внешней или внутренней средой, а также образующих большинство желёз организма.

Признаки эпителиальной ткани:

1. Клетки располагаются пластами.

2. Имеется базальная мембрана, выполняющая механическую, трофическую и барьерную (избирательный транспорт веществ) функции.
3. Клетки тесно связаны друг с другом.
4. Клетки обладают полярностью (апикальная и базальная части).
5. Отсутствуют кровеносные сосуды. Питание эпителиоцитов осуществляется диффузно через базальную мембрану со стороны подлежащей соединительной ткани.
6. Отсутствует межклеточное вещество.
7. Высокая способность к регенерации. Восстановление эпителия происходит вследствие митотического деления и дифференцировки стволовых клеток.

2.4. Гистоморфология поверхностных и железистых эпителиев.

Различают две группы эпителиальных тканей: поверхностные эпителии (покровные и выстилающие) и железистые эпителии.

Поверхностные эпителии - покрывают органы снаружи и выстилают изнутри, отделяют организм и его органы от окружающей их среды и участвуют в обмене веществ между ними, осуществляя функции поглощения веществ и выделения продуктов обмена. Покровный эпителий выполняет защитную функцию, предохраняя подлежащие ткани организма от различных внешних воздействий - химических, механических, инфекционных и других. Эпителий, покрывающий внутренние органы, создает условия для их подвижности, например для движения сердца при его сокращении, движения легких при вдохе и выдохе.

Среди поверхностных эпителиев, различают две основные группы: однослойные и многослойные. В однослойных эпителиях все клетки связаны с базальной мембраной, а в многослойных с ней непосредственно связан лишь один нижний слой клеток.

Однослойный эпителий может быть двух типов: однорядным и многорядным. У однорядного эпителия все клетки имеют одинаковую форму - плоскую, кубическую или призматическую, а их ядра лежат на одном уровне, т.е. в один ряд. Однослойный эпителий, имеющий клетки различной формы и высоты, ядра которых лежат на разных уровнях, т.е. в несколько рядов, носит название многорядного.

Многослойный эпителий бывает многослойным плоским ороговевающим, многослойным плоским неороговевающим и переходным.

Железистый эпителий образует секреторные отделы и выводные протоки экзокринных желез, осуществляет секреторную функцию, т.е. синтезирует и выделяет специфические продукты - секреты, которые используются в процессах, протекающих в организме.

Эпителии развиваются из всех трех зародышевых листков.

Поверхностный эпителий.

Однослойные однорядные эпителии. По форме клеток они могут быть плоскими, кубическими, призматическими.

Однослойный плоский эпителий представлен в организме мезотелием и эндотелием.

Мезотелий покрывает серозные оболочки. Клетки мезотелия плоские, имеют полигональную форму и неровные края. На свободной поверхности клетки имеют микроворсинки. Через мезотелий происходят выделение и всасывание серозной жидкости. Благодаря его гладкой поверхности легко осуществляется скольжение внутренних органов. Мезотелий препятствует образованию спаек между органами брюшной или грудной полостей, развитие которых возможно при нарушении его целостности.

Эндотелий изнутри выстилает кровеносные и лимфатические сосуды, а также камеры сердца. Он представляет собой пласт плоских клеток - эндотелиоцитов, лежащих в один слой на базальной мембране. Эндотелий, располагаясь в сосудах на границе с лимфой или кровью, участвует в обмене веществ и газов между ними и другими тканями. При его повреждении возможны изменение кровотока в сосудах и образование в их просвете сгустков крови - тромбов.

Однослойный кубический эпителий выстилает часть почечных канальцев. Эпителий почечных канальцев выполняет функцию обратного всасывания ряда веществ из первичной мочи в кровь.

Однослойный призматический эпителий характерен для среднего отдела пищеварительной системы. Он выстилает внутреннюю поверхность желудка, тонкой и толстой кишки, желчного пузыря, ряда протоков печени и поджелудочной железы.

В желудке в однослойном призматическом эпителии все клетки являются железистыми, продуцирующими слизь, которая защищает стенку желудка от грубого влияния комков пищи и переваривающего действия желудочного сока. В тонкой кишке эпителий однослойный призматический каемчатый, активно участвующий в пищеварении. Он состоит из каемчатых эпителиоцитов, среди которых располагаются железистые бокаловидные клетки. Каемка эпителиоцитов образована многочисленными микроворсинками.

Однослойные многорядные эпителии выстилают воздухоносные пути (носовую полость, трахею, бронхи) и маточные трубы. Состоит из реснитчатых, бокаловидных и базальных клеток.

Реснитчатые (или мерцательные) клетки высокие, призматической формы на апикальной поверхности есть реснички, которые с помощью сгибаемых движений (т.н. «мерцаний») очищают вдыхаемый воздух от частиц пыли, выталкивая их в направлении носоглотки. Бокаловидные клетки секретируют на поверхность эпителия слизь. Базальные клетки низкие, лежат на базальной мембране, относятся к камбиальным клеткам, которые делятся и дифференцируются в реснитчатые и бокаловидные клетки, участвуя, таким образом, в регенерации эпителия.

Многослойный плоский неороговевающий эпителий покрывает снаружи роговицу глаза, выстилает слизистую оболочку ротовой полости и пищевода. В нем различают три слоя: базальный, шиповатый и плоский (поверхностный).

Базальный слой состоит из эпителиоцитов призматической формы, располагающихся на базальной мембране. Среди них имеются стволовые клетки, способные к митотическому делению.

Шиповатый слой состоит из клеток неправильной многоугольной формы. Верхние слои эпителия образованы плоскими клетками. Заканчивая свой жизненный цикл, последние отмирают и отпадают (слущиваются) с поверхности эпителия.

Многослойный плоский ороговевающий эпителий покрывает поверхность кожи, образуя ее эпидермис. Он состоит из пяти слоев:

1. Базальный.
2. Шиповатый.
3. Зернистый.
4. Блестящий.
5. Роговой.

Базальный слой состоит из кератиноцитов, меланоцитов, клеток Лангерганса и лимфоцитов. Кератиноциты имеют цилиндрическую форму, способны к делению. Меланоциты (пигментные клетки) образуют пигмент меланин, обладающий

способностью задерживать ультрафиолетовые лучи. Меланин не дает проникать УФ-лучам в глубь эпидермиса, где они могут вызвать повреждение генетического аппарата интенсивно делящихся клеток базального слоя. Клетки Лангерганса выполняют функции макрофагов эпидермиса. Они способны мигрировать из эпидермиса в дерму и в регионарные лимфатические узлы. Они воспринимают антигены в эпидермисе и «представляют» их внутриэпидермальным лимфоцитам и лимфоцитам регионарных лимфатических узлов, запуская, таким образом, иммунологические реакции. Т-лимфоциты проникают в базальный и шиповатый слои эпидермиса из дермы, выполняют защитную функцию.

Шиповатый слой состоит из кератиноцитов и клеток Лангерганса. Кератиноциты, образующие 5-10 слоев, имеют разнообразную форму. Они соединяются между собой с помощью многочисленных десмосом, имеющих вид шипов.

Зернистый слой состоит из двух-трех рядов веретеновидных клеток. В их цитоплазме много зерен кератогеалина. Образование кератогеалина (серосодержащего белка) является началом синтеза рогового вещества кератина. Клетки зернистого слоя еще живые, но делиться не могут. Они постепенно утрачивают органеллы и ядро. В цитоплазме присутствуют липиды и гидролитические ферменты. Липиды выделяются в межклеточные пространства и препятствуют диффузии воды через кожу и потерю жидкости тела.

Блестящий слой состоит из 3-4 рядов плоских омертвевших клеток. Ядра в них разрушены. Зерна кератогеалина сливаются и подвергаются химическим превращениям, образуется элеидин преломляющий свет, поэтому слой называют блестящим.

Роговой слой - наружный и самый мощный. Состоит из множества рядов ороговевших плоских клеток, содержащих кератин и пузырьки воздуха, способствующие сохранению тепла. Кератин устойчив к воздействию кислот и щелочей.

Переходный эпителий выстилает слизистую оболочку мочевыводящих органов - лоханок почек, мочеточников, мочевого пузыря, стенки которых подвержены значительному растяжению при заполнении мочой. В эпителии различают три слоя клеток:

1. Базальный - образован мелкими округлыми клетками.
2. Промежуточный - клетки полигональной формы.
3. Поверхностный - состоит из очень крупных клеток, имеющих куполообразную или уплощенную форму в зависимости от состояния стенки органа. При растяжении стенки вследствие заполнения органа мочой эпителий становится более тонким и его поверхностные клетки уплощаются. Во время сокращения стенки органа толщина эпителиального пласта резко возрастает.

Железистые эпителий состоит из железистых, или секреторных, клеток. Они осуществляют синтез и выделение специфических продуктов. Форма клеток весьма разнообразна и меняется в зависимости от фазы секреции. В цитоплазме клеток вырабатывающих секреты белкового характера, хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть. В клетках, синтезирующих небелковые секреты, выражена агранулярная эндоплазматическая сеть. Многочисленные митохондрии накапливаются в местах наибольшей активности клеток, т.е. там, где образуется секрет.

Для образования секрета из крови и лимфы в железистые клетки со стороны базальной поверхности поступают различные неорганические соединения, вода и низкомолекулярные органические вещества: аминокислоты, моносахариды, жирные

кислоты. Из этих продуктов в эндоплазматической сети синтезируются секреты. Они перемещаются в зону аппарата Гольджи, где постепенно накапливаются, подвергаются химической перестройке и оформляются в виде гранул, которые выделяются из клеток.

Механизм выделения секрета в различных железах неодинаковый, в связи с чем различают три типа секреции: мерокриновый, апокриновый и голокриновый.

При мерокриновом типе секреции при выведении секрета железистые клетки полностью сохраняют свою структуру (клетки слюнных и поджелудочных желез). При апокриновом типе секреции происходит частичное разрушение железистых клеток (клетки молочной железы). Голокриновый тип секреции характеризуется полным разрушением железистых клеток (клетки сальных желез).

Восстановление структуры железистых клеток происходит либо путем внутриклеточной регенерации (при меро- и апокриновой секреции), либо с помощью клеточной регенерации, т.е. деления клеток (при голокриновой секреции).

Железистая эпителиальная ткань формирует железы - органы, состоящие из секреторных клеток, вырабатывающих и выделяющих специфические вещества различной химической природы. Железы подразделяются на две группы:

- **железы внутренней секреции, или эндокринные.**
- **железы внешней секреции, или экзокринные.**

И те и другие железы могут быть одноклеточными и многоклеточными.

Эндокринные железы вырабатывают гормоны, поступающие непосредственно в кровь или лимфу. Поэтому они состоят только из железистых клеток и не имеют выводных протоков.

Экзокринные железы вырабатывают секреты, выделяющиеся во внешнюю среду, т.е. на поверхность кожи или в полости органов. Экзокринные железы состоят из двух частей: секреторных, или концевых, отделов и выводных протоков. По строению концевых отделов различают железы: разветвленные и неразветвленные, а также трубчатые, альвеолярные или смешанные (трубчато-альвеолярные).

По количеству выводных протоков различают железы: простые и сложные. Простые железы имеют неветвящийся выводной проток, сложные железы - ветвящийся.

В выводной проток железы открываются – в неразветвленных железах по одному, а в разветвленных железах по нескольку концевых отделов.

Химический состав секрета может быть различным, в связи с этим экзокринные железы подразделяются на несколько типов: белковые (или серозные), слизистые, белково-слизистые (или смешанные), сальные, солевые (например: потовые и слезные).

2.5. Строение кожного покрова

В кожном покрове рыб различают два слоя: наружный слой эпителиальных клеток, или эпидермис, и внутренний слой из соединительно тканых клеток – собственно кожа, дерма, кориум, кутис.

Функции эпителиальных тканей:

транспорт газов, аминокислот, глюкозы и других молекул на поверхность эпителиальных пластов;

выработка слизи;

барьерная функция — разграничение сред;

защита организма от повреждающего действия физических и химических факторов внешней среды.

Кожа подстилается рыхлой соединительнотканной прослойкой (подкожная соединительная ткань, подкожная клетчатка). У многих рыб в подкожной клетчатке откладывается жир.

Эпидермис защищает организм от проникновения в него веществ извне. Он состоит из многослойного эпителия, форма клеток и количество слоев которого варьируют у разных рыб. Самый наружный слой эпителиальных клеток ороговевает, но в отличие от наземных позвоночных у рыб он не отмирает, сохраняя связь с живыми клетками. В течение жизни рыбы интенсивность ороговения эпидермиса не остается неизменной, наибольшей степени оно достигает у некоторых рыб перед нерестом: появляется так называемая жемчужная сыпь – масса мелких белых бугорков, придающих коже шероховатость. После нереста она исчезает.

Кожа рыб состоит из двух слоев: наружного, или эпидермиса, и нижнего, или соединительнотканного, — дермы. Между ними выделяют базальную мембрану. У большинства высших рыб эпидермальный слой тонкий и мягкий. Он пронизан чувствительными нервными окончаниями, но не содержит кровеносных сосудов. В дерме просматриваются как нервные элементы, так и капиллярная сеть.

Жаберная крышка рыб покрыта ороговевшими частицами, где располагаются продолговатые тельца.

Эпидермис кожи рыб представлен многослойным эпителием, состоящим из 2—15 рядов клеток. Клетки верхнего слоя имеют плоскую форму, часть этих клеток ороговеает и отторгается. Нижний (ростковый) слой представлен одним рядом цилиндрических клеток, которые, в свою очередь, происходят от призматических клеток базальной мембраны. В эпидермисе могут быть заложены слизистые клетки трех типов. Секреты слизистых клеток отличаются по своему химическому составу и имеют различное предназначение.

Дерма (кутис) состоит из трех слоев: тонкого верхнего (соединительнотканного), толстого среднего сетчатого слоя коллагеновых и эластических волокон и тонкого базального из высоких призматических клеток, дающих начало двум верхним слоям. У активных пелагических рыб дерма хорошо развита. Толщина ее в участках тела, обеспечивающих интенсивное движение (например, на хвостовом стебле акулы), сильно увеличена. Средний слой дермы у активных пловцов может быть представлен несколькими рядами прочных коллагеновых волокон, которые между собой связываются еще и поперечными волокнами. У медленно-плавающих литоральных и донных рыб дерма рыхлая или вообще слабо развита.

Под дермой находится рыхлый слой соединительной ткани с жировыми включениями (подкожная клетчатка). У быстроплавающих рыб на участках тела, обеспечивающих плавание (например, хвостовом стебле), подкожная клетчатка отсутствует. В этих местах к дерме прикрепляются мышечные волокна. У других рыб (чаще всего медлительных) подкожная клетчатка хорошо развита и включает много жира (например, у зубатки).

Кожа рыб отличается от кожи других позвоночных большим количеством слизи.

Слизь образуется в специализированных железистых клетках, лежащих в эпидермисе. Это клетки трех форм: бокаловидные, колбовидные и зернистые. Присутствие всех форм определяет наибольшее количество слизи, при наличии одного вида клеток слизи выделяется значительно меньше.

Интенсивность выделения слизи у разных рыб различна. Как правило, рыбы с хорошо развитым чешуйчатым покровом выделяют слизи меньше (лососевые, окуневые).

Рыбы, лишенные чешуи или чешуя которых редуцирована (круглоротые, некоторые сомы, линь, вьюн), выделяют слизи очень много. С бактерицидными свойствами слизи линя связывают повышенную устойчивость его к заражению паразитами, тогда как другие представители семейства карповых такой устойчивостью не обладают.

Роль слизи в жизненных отправлениях рыб очень велика: она уменьшает трение тела о воду (механическая защита), предотвращает попадание в организм паразитов и бактерий (бактерицидная защита), ускоряет свертывание крови в случаях ранений, способствует выведению веществ из организма, регулирует проникновение воды и солей (осмотическая регуляция), осаждаёт муть и выделяет специфический видовой запах.

По некоторым данным, слизь некоторых рыб ядовита. Слизь миног вызывает у хищников нарушение пищеварения.

Также в одноклеточных железах кожи образуются феромоны – летучие (пахучие) вещества, выделяемые в окружающую среду и воздействующие на рецепторы других рыб. Они специфичны для разных видов, даже близкородственных; в некоторых случаях определена их внутривидовая дифференцировка (возрастная, половая).

У многих рыб, в том числе и у карповых, образуется так называемое вещество страха (ихтиоптерин), которое выделяется в воду из тела пораненной особи и воспринимается ее сородичами как сигнал, извещающий об опасности.

Светящиеся органы морских глубоководных рыб и ядовитые железы некоторых рыб, помещающиеся у основания шипов и плавниковых лучей (морской дракон), также являются железистыми образованиями эпидермиса.

В нижних слоях эпидермиса в пограничных с ними слоях кориума залегают пигментные клетки – хроматофоры. Хроматофоры – звездчатые клетки, со множеством отростков, включающие зернышки пигмента.

Форма пигментных клеток постоянна и у близких видов сходна.

Состояние пигментных клеток меняется в зависимости от внешних и внутренних факторов: температуры и газового режима водоема, возраста, пола, состояния организма (голод, размножение и т. п.), эмоций (возбуждение, страх) и т. д.

Все настоящие рыбы обладают чешуей, но степень развития её у разных рыб различна. Некоторые рыбы (например, сомы, скаты) в процессе эволюции утратили чешую, так что отсутствие ее у них является вторичным явлением.

Размер чешуек сильно варьирует – от микроскопических у угрей до нескольких сантиметров у индийского усача. Также разнообразна форма чешуек.

Различают три формы чешуи: плакоидная, ганоидная и костная.

Плакоидная – наиболее древняя, сохранилась у хрящевых рыб (акулы, скаты). Состоит из пластинки, на которой возвышается шипик. Старые чешуйки сбрасываются, на их месте возникают новые.

Ганоидная – преимущественно у ископаемых рыб. Чешуйки имеют ромбическую форму, тесно сочленяются одна с другой, так что тело оказывается заключенным в панцирь. Чешуйки со временем не меняются. Названием своим чешуя обязана ганоину (дентинообразному веществу), толстым слоем лежащему на костной пластинке. Среди современных рыб ее имеют панцирные щуки и многоперы. Кроме того, она имеется у осетровых в виде пластинок на верхней лопасти хвостового плавника и жучек, разбросанных по телу (модификация нескольких слившихся ганоидных чешуек). Постепенно видоизменяясь, чешуя теряла ганоин. У современных костистых рыб ганоина уже нет, чешуйки состоят из **костных пластинок** (костная чешуя). Эти

чешуйки могут быть: циклоидными – округлыми, с гладкими краями (карповые) и ктеноидными – с зазубренным задним краем (окуневые).

В разрезе на каждой чешуйке различаются **наружный покрывочный слой** (преимущественно неорганического состава) и **нижний базальный** (имеющий характер кости). На верху покрывочного слоя концентрическими слоями располагаются ребрышки – склериты.

Кожа рыб быстро регенерирует. Через кожу происходит, с одной стороны, частичное выделение конечных продуктов обмена веществ, а с другой – поглощение некоторых веществ из внешней среды. Большую роль играет кожа как рецепторная поверхность: в ней располагаются термо-, баро-, хемо- и другие рецепторы. В толще кориума образуются покровные кости черепа и пояса грудных плавников.

Плавники — это выдающиеся части тела, которые больше, чем что-либо другое, характерны для "настоящей" рыбы. Они состоят из складок кожи, натянутых на сеть плавниковых лучей, которые могут быть мягкими и ветвистыми (мягкие лучи) или жесткими (спинные шипы). Эти лучи своим основанием крепятся к мышцам тела и при необходимости складывают или разворачивают. Спинной, анальный и хвостовой плавники не имеют пары, однако грудные и брюшные плавники парные и соответствуют передним и задним конечностям позвоночных. В отличие от млекопитающих, эпидермис - внешнее покрытие тела — почти полностью состоит из живой ткани.

2.6. Кожные покровы. Кожный, железистый и осморегулирующий эпителии.

Кожа рыб выполняет ряд важных функций. Располагаясь на границе внешней и внутренней среды организма, она выступает фактором неспецифического иммунитета, защищая рыбу от внешних воздействий. Кожа рыб, отделяя организм рыбы от окружающей ее жидкой среды с растворенными в ней химическими веществами, одновременно является эффективным гомеостатирующим механизмом.

Кожная слизь характеризуется высокой бактерицидной активностью. Благодаря большому содержанию тканевой тромбокиназы и кининов (фактор свертывания крови) в кожной слизи обеспечивается высокая скорость свертывания крови при травмировании рыбы.

Кожа многих морских рыб снабжена железами — клетками, вырабатывающими яды. Секретом этих желез покрыты колючки плавников и шипы на жаберных крышках.

Пигментные клетки кожи придают рыбе определенную окраску, "что важно для ее маскировки. Наиболее распространена серебристая окраска рыб, которую обеспечивает пигмент гуанин.

В коже рыб находится много нервных окончаний. Поэтому ее можно рассматривать как орган рецепции (механической, термической, химической, электрической). Для многих рыб кожа является органом газообмена (кожное дыхание). Слизистый покров кожи защищает некоторых рыб от высыхания на воздухе (угри, сомы), обеспечивая поглощение кислорода из воздуха.

У рыб кожа выполняет также опорную функцию. На внутренней стороне кожи рыб закрепляются мышечные волокна скелетной мускулатуры, составляющие миомеры.

Органы боковой линии, присущие рыбам, личинкам земноводных и водным амфибиям, составляют высокоразвитую систему органов чувств, абсолютно несвойственную наземным позвоночным. Рецепторами являются скопления сенсорных клеток, именуемые невромастами. Они могут встречаться в коже и поодиночке.

У большинства рыб органы боковой линии заключены в замкнутых каналах, открывающихся наружу через определенные интервалы.

Чувствительные элементы системы боковой линии, невромасты, образованы скоплениями клеток, часто во многом напоминающими вкусовые луковицы. Клетки невромастов удлинённые, и каждая несет вырост, похожий на волосок. «Волоски» обычно полностью покрыты сверху массой студенистого материала, секретлируемого клетками невромастов; это так называемая купула, которая свободно колыхается окружающей водой.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение понятию «ткань».
2. Что такое клеточный дифферон?
3. Какие тканевые элементы вы знаете?
4. Какие классификации тканей вы знаете?
5. Какую различают железистую эпителиальную ткань?
6. Назовите основные функции кожного покрова рыб.
7. В чем основная функция пигментных клеток кожи рыб?
8. Назовите функции эпителиальных тканей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. «Медицина». 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: «Сотис». 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.

Лекция 3

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

3.1. Ткани внутренней среды. Разновидности тканей внутренней среды.

Ткани внутренней среды — соединительные ткани.

1. Общие свойства:

- в норме не имеют контакта с внешней средой;
- отсутствие полярности (клеток);
- развитое межклеточное вещество;
- имеются подвижные клетки;
- общий источник развития в онтогенезе — мезенхима.

2. Основные общие функции:

- механическая;
- трофическая;
- защитная;
- гомеостатическая;
- транспортная (кровь).

Соединительная ткань — главная опора организма животного. Она составляет скелет, соединяет между собой различные ткани и органы, окружает некоторые органы, защищая их от повреждения. Соединительная ткань состоит из клеток различных типов, располагающихся обычно далеко друг от друга; их потребности в кислороде и питательных веществах, как правило, невелики.

Рыхлая соединительная ткань состоит из клеток, разбросанных в межклеточном веществе, и переплетенных неупорядоченных волокон. Волнистые пучки волокон состоят из коллагена, а прямые — из эластина; их совокупность обеспечивает прочность и упругость соединительной ткани. По прозрачному полужидкому матриксу, содержащему эти волокна, разбросаны клетки различных типов:

овальные тучные клетки окружают кровеносные сосуды; они вырабатывают матрикс, а также продуцируют гепарин (противодействие свертыванию крови) и гистамин (расширение сосудов, сокращение мышц, стимуляция секреции желудочного сока);

фибропласты — клетки, продуцирующие волокна;

макрофаги (гистоциты) — амебоидные клетки, поглощающие болезнетворные организмы;

плазматические клетки — еще один компонент иммунной системы;

хроматофоры — сильно разветвленные клетки, содержащие меланин; имеются в глазах и коже;

жировые клетки;

мезенхимные клетки — недифференцированные клетки соединительной ткани, способные при необходимости превращаться в клетки одного из перечисленных выше типов.

Фибропласты и макрофаги в случае повреждения способны мигрировать к поврежденным участкам тканей. Рыхлая соединительная ткань связывает все органы тела, соединяет кожу с лежащими под ней структурами, покрывает кровеносные сосуды и нервы на входе и выходе из органов.

Межклеточное вещество рыхлой соединительной ткани составляет значительную её часть. Представлено оно коллагеновыми и эластическими волокнами и основным (аморфным) веществом.

Аморфное вещество - продукт синтеза клеток соединительной ткани (преимущественно фибробластов) и поступлением веществ из крови, прозрачная, слегка желтоватая, способная менять свою консистенцию, что существенно отражается на его свойствах.

В его состав входят гликозаминогликаны (полисахариды), протеогликианы, гликопротеиды, вода и неорганические соли. Важнейшим химическим высокополимерным веществом в этом комплексе является несультатированная разновидность гликозаминогликанов - гиалуриновая кислота.

Коллагеновые волокна состоят из фибрилл, образованных молекулами белка тропоколлагена. Последние являются своеобразными мономерами. Образование фибрилл - результат характерной группировки мономеров в продольном и поперечном направлении.

В зависимости от аминокислотного состава и формы объединения цепей в тройную спираль различают четыре основных типа коллагена, имеющих различную локализацию в организме.

Выделяют два способа образования коллагеновых волокон: внутриклеточный и внеклеточный синтез.

Эластические волокна - это гомогенные нити, формирующие сеть. Не объединяются в пучки, обладают малой прочностью. Различают более прозрачную аморфную центральную часть, состоящую из белка эластина, и периферическую, состоящую из микрофибрилл гликопротеидной природы, имеющих форму трубочек. Эластические волокна образуются, благодаря синтетической и секреторной функции фибробластов. Считается, что вначале в непосредственной близости от фибробластов образуется каркас из микрофибрилл, а затем усиливается образование аморфной части из предшественника эластина - проэластина.

Плотная соединительная ткань состоит из волокон, а не из клеток. Она содержится в сухожилиях, связках, роговице глаза, надкостнице и других органах. Она состоит из собранных в параллельные пучки прочных и гибких коллагеновых волокон. Желтая соединительная ткань находится в связках, стенках артерий, легких. Она образована беспорядочным переплетением желтых эластических волокон.

Жировая ткань содержит, в основном, жировые клетки. Жировая клетка состоит из центральной жировой капли, а ядро и цитоплазма оттеснены к мембране. Этот тип ткани предохраняет лежащие под ней органы от ударов и переохлаждения.

Скелетные ткани представлены хрящем и костью. **Хрящ** — прочная ткань, состоящая из клеток (хондробластов), погруженных в упругое вещество — хондрин. Снаружи он покрыт более плотной надхрящницей, в которой формируются новые клетки хряща. Хрящ покрывает суставные поверхности костей, содержится в ухе и глотке, в суставных сумках и межпозвоночных дисках.

Из кости построен скелет позвоночных животных. Она состоит из клеток, погруженных в твердое вещество, состоящее на 30% из органики (в основном, коллаген) и на 70% из гидроксиапатита. В ней содержатся также натрий, магний, калий, хлор и другие вещества. Такое сочетание материалов сильно повышает устойчивость костной ткани на растяжение и изгиб. Костные клетки (остеобласты) находятся внутри особых лакун, связанных между собою кровеносными сосудами.

Костная ткань делится на три вида. Губчатая костная ткань состоит из тонких костных элементов, называемых трабекулами; пространство между ними заполнено желтым (жировые клетки) или красным (эритроциты) костным мозгом. На срезе плотной костной ткани можно увидеть многочисленные цилиндры, образованные концентрическими костными пластинками. В центре каждого такого цилиндра имеется гаверсов канал, через который проходят артерия и вена, лимфатический сосуд и нервные волокна. Мембранная костная ткань не имеет хрящевых зачатков, а образуется непосредственно в кожном слое. Губчатая кость характерна, в основном, для зародышей, а мембранные кости имеются в черепе, нижней челюсти и плечевом поясе.

Костная ткань содержит четыре различных вида клеток: остеогенные клетки, остеобласты, остеоциты и остеокласты.

Остеогенные клетки – клетки ранней стадии дифференцировки в процессе остеогенеза. Локализуются эти клетки на поверхности костной ткани: в надкостнице, эндоосте, в гаверсовых каналах. Размножаясь, они пополняют запас остеобластов.

Остеобласты - клетки, продуцирующие органические элементы межклеточного вещества костной ткани: коллаген, гликозаминогликаны, белки и др.

Остеоциты лежат в особых полостях межклеточного вещества - лакунах, соединенных между собой многочисленными костными канальцами.

Остеокласты - крупные, многоядерные клетки. Они находятся на поверхности костной ткани в местах ее резорбции.

Межклеточное вещество состоит из коллагеновых волокон и аморфного вещества: гликопротеидов, гликозаминогликанов, белков и неорганических соединений. 97% всего кальция организма сосредоточено в костной ткани.

В остеогенном слое трубчатой кости каналы остеона, содержащие кровеносные сосуды, нервы. Остеоны отграничены друг от друга цементной линией основного вещества они являются структурной единицей костной ткани

Скелет рыбы состоит из черепа, позвоночника и других костей, обеспечивающих прочность тела и плавников. Череп соединяет черепную коробку с соответствующими частями челюстей и жабр. Спинной хребет придает стабильность лучам непарных плавников. Парные плавники имеют свои собственные кости, гибко соединенные с костями плечевого пояса.

Миелоидная ткань (костный мозг) вырабатывает кровяные тельца — эритроциты и гранулоциты. Лимфоидная ткань производит лимфоциты.

3.2. Кровь

Кровь состоит из жидкой части — плазмы и взвешенных в ней форменных элементов (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты). В эритроцитах содержится гемоглобин. Оставшаяся после свертывания крови жидкая часть называется сывороткой. Плазма крови состоит на 80% из воды, 18% белков и 2% остальных растворенных веществ. Около половины этих веществ — соли, остальная часть органические вещества с молекулярным весом меньше, чем у белков. Концентрация каждого компонента крови регулируется организмом рыбы и поддерживается в нормальном состоянии на определенном уровне. Диапазоны нормального содержания того или иного компонента могут быть определены путем обследования большого количества клинически здоровых рыб. Они имеют огромное значение при диагностике заболеваний.

Количество крови у рыб относительно меньше, чем у всех остальных позвоночных животных (1,1 – 7,3% от массы тела, в том числе у карпа 2,0–4,7%, сома – до 5, щуки – 2, кеты – 1,6, тогда как у млекопитающих – 6,8% в среднем). Это связано с горизонтальным положением тела (нет необходимости проталкивать кровь вверх) и меньшими энергетическими тратами в связи с жизнью в водной среде. Вода является гипогравитационной средой, т. е. сила земного притяжения здесь почти не сказывается.

Клетки крови занимают от одной трети до половины объема крови рыб. Большая часть из них — эритроциты, которые выполняют дыхательную (перенос кислорода и углекислого газа), транспортную, защитную и др. функции. Общий объем эритроцитов относительно всей массы крови составляет у хрящевых рыб 20-25%, у костистых рыб 19—38%.

Эритроциты рыб — правильной эллипсообразной формы, в отличие от млекопитающих и человека имеют расположенное в центре ядро. На окрашенных мазках ядро выглядит в виде плотной структуры красно-фиолетового цвета. Широкий слой цитоплазмы имеет оксифильную окраску. Эритроциты содержат гемоглобин и зависят от темпа роста, условий обитания, сезона года и физиологического состояния организма. Поперечный диаметр эритроцитов, например, для осетровых — 9,84-14,0 мкм, продольный — 10,16-16,75 мкм. У костистых рыб продольный диаметр равен 9,90—18,3 мкм, поперечный — 5,2—11,0 мкм. Измеряя диаметры эритроцитов, можно определить интенсивность эритропоэза у рыб, наличие в крови кровепаразитов, разрушение эритроцитов при инфекциях и токсикозах.

Количество эритроцитов у рыб колеблется в широких пределах, прежде всего в зависимости от подвижности рыб: у карпа – 0,84–1,89 млн. /мм³ крови, щуки – 2,08, пелагиды – 4,12 млн. /мм³. Количество лейкоцитов составляет у карпа 20–80, у ерша – 178 тыс. /мм³. Клетки крови рыб отличаются большим разнообразием, чем у какой-либо другой группы позвоночных. У большинства видов рыб в крови имеются и зернистые (нейтрофилы, эозинофилы) и незернистые (лимфоциты, моноциты) формы лейкоцитов. Среди лейкоцитов преобладают лимфоциты, на долю которых приходится 80–95%, моноциты составляют 0,5–11%; среди зернистых форм преобладают нейтрофилы – 13–31%; эозинофилы встречаются редко (у карповых, амурских растительноядных, некоторых окуневых).

Кровь окрашена гемоглобином в красный цвет, но есть рыбы и с бесцветной кровью. Так, у представителей семейства Chaenichthyidae (из подотряда нототениевых), обитающих в антарктических морях в условиях низкой температуры (<2°C), в воде, богатой кислородом, эритроцитов и гемоглобина в крови нет. Дыхание у них происходит через кожу, в которой очень много капилляров (протяженность капилляров на 1 мм² поверхности тела достигает 45 мм). Кроме того, у них ускорена циркуляция крови в жабрах.

Количество гемоглобина в организме рыб значительно меньше, чем у наземных позвоночных: на 1 кг массы тела у них приходится 0,5–4 г, тогда как у млекопитающих этот показатель возрастает до 5–25 г. У быстро передвигающихся рыб обеспеченность гемоглобином выше, чем у малоподвижных (у проходного осетра 4 г/кг, у налима 0,5 г/кг). Количество гемоглобина в крови рыб колеблется в зависимости от сезона (у карпа повышается зимой и понижается летом), гидрохимического режима водоема (в воде с кислым значением рН, равным 5,2, количество гемоглобина в крови возрастает), условий питания (карпы, выращенные на естественной пище и дополнительных

кормах, имеют разную обеспеченность гемоглобином). Ускорение темпа роста рыб коррелирует с повышенной обеспеченностью их организма гемоглобином.

Способность гемоглобина крови извлекать кислород из воды у разных рыб неодинакова. У быстро плавающих рыб – макрели, трески, форели – гемоглобина в крови много, и они очень требовательны к содержанию кислорода в окружающей воде. У многих морских придонных рыб, а также угря, карпа, карасей и некоторых других, наоборот, гемоглобина в крови мало, но он может связывать кислород из среды даже с незначительным количеством кислорода.

Например, судаку для насыщения крови кислородом (при 16°C) необходимо содержание в воде 2,1–2,3 O₂ мг/л; при наличии в воде 0,56–0,6 O₂ мг/л кровь начинает его отдавать, дыхание оказывается невозможным и рыба гибнет. Лещу при этой же температуре для полного насыщения гемоглобина крови кислородом достаточно присутствия в литре воды 1,0–1,06 мг кислорода.

Чувствительность рыб к изменениям температуры воды также связана со свойствами гемоглобина: при повышении температуры воды потребность организма в кислороде увеличивается, но способность гемоглобина связывать его падает.

Угнетает способность гемоглобина связывать кислород и углекислота: для того чтобы насыщенность кислородом крови угря достигла 50% при содержании в воде 1% CO₂, необходимо давление кислорода в 666,6 Па, а в отсутствие CO₂ для этого достаточно давления кислорода почти вдвое меньшего – 266,6– 399,9 Па.

Соотношение разных форм лейкоцитов в крови карпа зависит от возраста и условий выращивания.

Общее количество лейкоцитов в крови рыб сильно изменяется в течение года, у карпа оно повышается летом и понижается зимой при голодании в связи со снижением интенсивности обмена.

Количество лейкоцитов у рыб зависит от возраста и пола, у карпа, например, — 20—80 тыс. в 1 мм³, у красноперки оно достигает 120 тыс. в 1 мм³, у ерша — 178 тыс. в 1 мм³. Основная функция лейкоцитов — защитная, т. е. они представляют собой составную часть иммунной системы рыб. Поэтому при инфекционных заболеваниях количество лейкоцитов увеличивается, что является показателем усиления защитной реакции организма. Увеличение количества лейкоцитов называется лейкоцитозом, а уменьшение — лейкопенией. Лейкоциты костных рыб разделяются на клетки, содержащие специфическую зернистость — гранулоциты, в цитоплазме которых обязательно наличие зернышек, или гранул, и незернистые — агранулоциты в цитоплазме которых зерна отсутствуют. К зернистым лейкоцитам относят нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, псевдобазофилы и псевдоэозинофилы. К незернистым — лимфоциты и моноциты. При рассмотрении мазков крови, окрашенных специальными основными и кислыми красками все перечисленные формы лейкоцитов различаются по строению ядра и цитоплазмы у разных видов рыб. При этом ядро имеет красно-фиолетовый цвет, а цитоплазма — голубой, розовый или розовато-фиолетовый. Розовато-фиолетовый цвет свидетельствует о поглощении и той и другой краски.

Группы крови у рыб впервые были определены на байкальском омуле и хариусе в 30-х годах. К настоящему времени установлено, что групповая антигенная дифференцировка эритроцитов широко распространена; выявлено 14 систем групп крови, включающих более 40 эритроцитарных антигенов. При помощи иммуносерологических методов изучается изменчивость на разных уровнях; выявлены различия между видами и подвидами и даже между внутривидовыми группировками у

лососевых (при изучении родства форелей), осетровых (при сравнении локальных стад) и других рыб.

Лимфоциты — округлые нередко амебоидной формы с занимающим большую часть объема клетки крупным красно-фиолетовым ядром. Цитоплазма резко базофильная, бесструктурная, расположенная в виде ободка вокруг ядра, имеет небольшие выросты по периферии клетки.

Тромбоциты представляют собой мелкие клетки эллипсоидной, овальной, амебоидной, округлой формы с плотным красно-фиолетовым ядром и грязно-розовой цитоплазмой, принимают участие в механизме свертывания крови. Как правило, время свертывания крови обратно пропорционально количеству тромбоцитов. Предполагают, что тромбоциты участвуют также в дыхании.

Клетки крови у разных видов рыб имеют свои морфологические особенности.

Соотношение разных форм лейкоцитов, выраженное в процентах, называется лейкоцитарной формулой (лейкограмма). У здоровых рыб лейкоцитарная формула очень динамична, но более или менее постоянна. В норме у различных видов рыб она разная и изменяется в зависимости от физиологического состояния рыбы, характера питания, активности движения, солености воды, возраста и пола, но во всех случаях в крови рыбы преобладают лимфоциты. При заболеваниях процентное соотношение отдельных форм лейкоцитов изменяется. Например, при аэромонозе карпа значительно увеличивается содержание нейтрофилов, при черно-пятнистом заболевании отмечается увеличение количества моноцитов.

При голодании содержание основных компонентов крови также снижается. Так, скорость оседания эритроцитов (СОЭ) у карпа резко увеличивается после голодания в течение 7 недель при температуре 16—22 °С. При этом плазма крови теряет много белка, что приводит к уменьшению ее удельного веса и вязкости. Затем было обнаружено снижение гемоглобина с 11 до 7%. Голодание приводит к уменьшению молодых клеток крови и резкому снижению интенсивности процессов кроветворения.

3.3. Лимфоидная ткань

Иоффи и Куртис (1970) объединили лимфоидную и кроветворную системы в единый лимфомиелоидный комплекс. Комплекс представляет собой систему органов и тканей, паренхима которых содержит клетки мезенхимального происхождения. В него входит красный костный мозг, тимус, селезенка, лимфатические узлы, лимфоидная ткань кишечника и соединительная ткань. Функциональные клетки лимфоидной системы представлены лимфоцитами, макрофагами и в некоторых тканях эпителиальными клетками. Все эти клетки функционируют в составе либо обособленных органов, либо диффузных образований.

Лимфоидные органы относят либо к первичным (центральным), и либо ко вторичным органам. Первичные лимфоидные органы — это красный костный мозг и тимус.

Функциональное назначение комплекса — обеспечение кроветворения и формирование клеток иммунной системы. Среди органов и тканей комплекса имеются истинно лимфоидные образования, в которых происходит только лимфопоэз (тимус, лимфатические узлы, лимфоидная ткань кишечника) и «смешанные» образования, где представлены как лимфо-, так и миелопоэз (костный мозг, селезенка).

Первичные лимфоидные органы служат основным местом развития лимфоцитов. Здесь лимфоциты дифференцируются из стволовых лимфоидных клеток,

размножаются и созревают в функциональные клетки. В первичных органах формируется репертуар специфичностей лимфоцитарных антител распознающих рецепторов, и лимфоциты приобретают таким образом способность распознавать любые антигены, с которыми организм может столкнуться в течение жизни. После чего уже в периферических лимфоидных органах или образованиях распознают только чужеродные антигены.

Из первичных органов лимфоциты мигрируют для выполнения своих функций по кровеносному руслу в периферическую лимфоидную ткань — лимфатические узлы, селезенку и лимфоидную ткань слизистых оболочек (пейеровы бляшки, миндалины). Это движение лимфоцитов от центральных органов иммунной системы на периферию является главным миграционным путем. Кроме того, имеется путь рециркуляции. Лимфатические сосуды, дренирующие тело, собирают внеклеточную жидкость — лимфу — вместе с рассеянными по телу лимфоцитами и переносят ее в лимфатические узлы. После некоторого времени пребывания в лимфатических узлах лимфоциты собираются в выносящих эфферентных лимфатических сосудах. Из них лимфоциты попадают в основной лимфатический сосуд — грудной проток, откуда вновь возвращаются в кровоток.

Таким образом, лимфоциты относятся к той категории клеток, которые широко распространены в организме. Различные типы организации лимфоцитов обеспечивают наиболее эффективное проявление лимфоидной системы при встрече с чужеродным антигеном.

Иммунный ответ на антигены, поступающие в организм через слизистые оболочки, начинается с премирования лимфоцитов, главным образом в пейеровых бляшках.

Разные лимфоидные органы защищают различные системы организма: селезенка отвечает на антигены, циркулирующие в крови; лимфоузлы реагируют на антигены, поступающие по лимфатическим сосудам; лимфоидная ткань слизистых оболочек защищает слизистые оболочки.

Лимфоциты в большинстве не оседлые, а циркулирующие клетки; они постоянно мигрируют из кровотока в лимфоидные органы и вновь поступают в кровоток.

In vivo сложные клеточные взаимодействия, составляющие основу иммунной реакции, происходят в периферических, или вторичных, лимфоидных органах, к которым относятся лимфатические узлы, селезенка и скопления диффузной лимфоидной ткани в слизистых оболочках дыхательных, пищеварительных и мочеполовых путей.

Вторичные лимфоидные ткани заселены клетками ретикулярного происхождения, а также макрофагами и лимфоцитами, предшественниками которых служат стволовые клетки костного мозга. Стволовые клетки дифференцируются в иммунокомпетентные Т- и В-лимфоциты. При этом Т-лимфоциты дифференцируются в иммунокомпетентные клетки в тимусе, а В-лимфоциты в костном мозге. В дальнейшем лимфоциты заселяют лимфоидные ткани, где и происходит иммунный ответ. Лимфатические узлы отфильтровывают чужеродные материалы, попавшие в ткани организма, и при необходимости реагируют на них.

Селезенка осуществляет контроль за цитологическим составом крови, а лимфоидная ткань, диффузно распределенная в слизистых покровах организма, представляет собой самый первый барьер на пути инфекции, защитное действие которого основано на секреции иммуноглобулинов.

Взаимодействие между вторичными лимфоидными органами и остальными тканями организма осуществляется с помощью ретикулирующих лимфоцитов, которые

переходят из крови в лимфатические узлы, селезенку и другие ткани и обратно в кровь по основным лимфатическим путям.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие основные клетки лимфоидной ткани вы знаете?
2. Дайте общую характеристику лимфоидной ткани.
3. По каким признакам делятся ткани внутренней среды?
4. Какие основные функции у соединительных тканей?
5. Какие основные свойства соединительной ткани вы знаете?
6. Какие разновидности тканей внутренней среды вы знаете?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
7. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 4

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЫШЕЧНОЙ И НЕРВНОЙ ТКАНЕЙ. НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ОРГАНЫ ЧУВСТВ.

4.1. Гистоморфология мышечной и нервной тканей.

Мышечными тканями называют ткани, различные по строению и происхождению, но сходные по способности к выраженным сокращениям. Они обеспечивают перемещения в пространстве всего организма в целом или его частей (пример — скелетная мускулатура) и движение органов внутри организма (пример — сердце, язык, кишечник).

Свойством изменения формы обладают клетки многих тканей, но в мышечных тканях эта способность становится главной функцией.

Общая характеристика и классификация

Основные морфологические признаки элементов мышечных тканей — удлиненная форма, наличие продольно расположенных - миофибрилл и миофиламентов — специальных органелл, обеспечивающих сократимость, расположение митохондрий рядом с сократительными элементами, наличие включений гликогена, липидов и миоглобина.

Специальные сократительные органеллы — миофиламенты обеспечивают сокращение, которое возникает при взаимодействии в них двух основных фибриллярных белков — актина и миозина при обязательном участии ионов кальция. Митохондрии обеспечивают эти процессы энергией. Запас источников энергии образуют гликоген и липиды. Миоглобин — это белок, обеспечивающий связывание кислорода и создание его запаса на момент сокращения мышцы, когда сдавливаются кровеносные сосуды (и поступление кислорода при этом резко падает).

В основу классификации мышечных тканей положены два принципа — морфофункциональный и гистогенетический. В соответствии с морфофункциональным принципом, в зависимости от структуры органелл сокращения, мышечные ткани подразделяют на две подгруппы: исчерченные мышечные ткани и гладкие мышечные ткани.

Поперечнополосатые (исчерченные) мышечные ткани. В цитоплазме их элементов миозиновые филаменты постоянно полимеризованы, образуют с актиновыми нитями постоянно существующие миофибриллы. Последние организованы в характерные комплексы — саркомеры. В соседних миофибриллах структурные субъединицы саркомеров расположены на одинаковом уровне и создают поперечную исчерченность. Исчерченные мышечные ткани сокращаются быстрее, чем гладкие.

Гладкие (неисчерченные) мышечные ткани. Эти ткани характеризуются тем, что вне сокращения миозиновые филаменты деполимеризованы. В присутствии ионов кальция они полимеризуются и вступают во взаимодействие с филаментами актина. Образующиеся при этом миофибриллы не имеют поперечной исчерченности: при специальных окрасках они представлены равномерно окрашенными по всей длине нитями.

В соответствии с гистогенетическим принципом в зависимости от источников развития (т. е. эмбриональных зачатков) **мышечные ткани подразделяются на 5 типов:**

- мезенхимные (из десмального зачатка в составе мезенхимы);
- эпидермальные (из кожной эктодермы);
- нейральные (из нервной трубки);

целомические (из миоэпикардальной пластинки);
соматические (миотомные).

Первые три типа относятся к подгруппе гладких мышечных тканей, четвертый и пятый — к подгруппе поперечнополосатых. Поперечнополосатые мышечные ткани

Имеется две основные разновидности поперечнополосатых (исчерченных) тканей — скелетная мышечная ткань и сердечная мышечная ткань.

Скелетная мышечная ткань

Источником развития элементов скелетной (соматической) поперечнополосатой мышечной ткани являются клетки миотомов — миобласты. Одни из них дифференцируются на месте и участвуют в образовании так называемых аутохтонных мышц. Другие клетки мигрируют из миотомов в мезенхиму. Они уже детерминированы, хотя внешне не отличаются от других клеток мезенхимы. Их дифференцировка продолжается в местах закладки других мышц тела.

В ходе дифференцировки возникают две клеточные линии. Клетки одной из линий сливаются, образуя удлинённые симпласты — мышечные трубочки (миотубы). В них происходит дифференцировка специальных органелл — миофибрилл. В это время в миотубах отмечается хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть. Миофибриллы сначала располагаются под плазмолеммой, а затем заполняют большую часть миотубы. Ядра, напротив, из центральных отделов смещаются к периферии. Клеточные центры и микротрубочки при этом полностью исчезают. Гранулярная эндоплазматическая сеть редуцируется в значительной степени. Такие дефинитивные структуры называют миосимпластами.

Клетки другой линии остаются самостоятельными и дифференцируются в миосателлитоциты (или миосателлиты). Эти клетки располагаются на поверхности миосимпластов.

По соотношению миофибрилл, митохондрий и миоглобина различают белые, красные и промежуточные волокна. По функциональным особенностям мышечные волокна подразделяют на быстрые, медленные и промежуточные. Наиболее заметно мышечные волокна различаются особенностями молекулярной организации миозина. Среди различных его изоформ существуют две основных — «быстрая» и «медленная». При I постановке гистохимических реакций их различают по АТФазной активности. С этими свойствами коррелирует и активность дыхательных ферментов. Обычно в быстрых волокнах преобладают гликолитические процессы, они более богаты гликогеном, в них меньше миоглобина, поэтому их называют также белыми. В медленных волокнах, напротив, выше активность окислительных ферментов, они богаче миоглобином, выглядят более красными.

Регенерация скелетной мышечной ткани

Ядра миосимпластов делиться не могут, так как у них отсутствуют клеточные центры. Камбиальными элементами служат миосателлитоциты. Пока организм растёт, они делятся, а дочерние клетки встраиваются концы симпластов. По окончании роста размножение миосателлитов затухает. После повреждения мышечного волокна на некотором протяжении от места травмы оно разрушается и его фрагменты фагоцитируются макрофагами.

Сердечная мышечная ткань

Источники развития сердечной поперечнополосатой мышечной ткани — симметричные участки висцерального листка спланхнотома в шейной части зародыша — так называемые миоэпикардальные пластинки.

Из них дифференцируются также клетки мезотелия эпикарда. В ходе гистогенеза возникает 3 вида кардиомиоцитов:

рабочие, или типичные, или же сократительные, кардиомиоциты;
атипичные кардиомиоциты (пейсмекерные, проводящие и переходные кардиомиоциты);

секреторные кардиомиоциты.

Рабочие (сократительные) кардиомиоциты образуют свои цепочки. Укорачиваясь, они обеспечивают силу сокращения всей сердечной мышцы. Рабочие кардиомиоциты способны передавать управляющие сигналы друг другу. Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты способны автоматически в определенном ритме сменять состояние сокращения на состояние расслабления. Они воспринимают управляющие сигналы от нервных волокон, в ответ на что изменяют ритм сократительной деятельности. Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты передают управляющие сигналы переходным кардиомиоцитам, а последние — проводящим. Проводящие кардиомиоциты образуют цепочки клеток, соединенных своими концами. Первая клетка в цепочке воспринимает управляющие сигналы от синусных кардиомиоцитов и передает их далее — другим проводящим кардиомиоцитам. Клетки, замыкающие цепочку, передают сигнал через переходные кардиомиоциты рабочим.

Секреторные кардиомиоциты выполняют особую функцию. Они вырабатывают гормон — натрийуретический фактор, участвующий в процессах регуляции мочеобразования и в некоторых других процессах.

Возможности регенерации сердечной мышечной ткани. При длительной усиленной работе (например, в условиях постоянно повышенного артериального давления крови) происходит рабочая гипертрофия кардиомиоцитов. Стволовых клеток или клеток-предшественников в сердечной мышечной ткани не обнаружено, поэтому погибающие кардиомиоциты (в частности, при инфаркте миокарда) не восстанавливаются, а замещаются элементами соединительной ткани.

Гладкие мышечные ткани

По происхождению различают три группы гладких (или неисчерченных) мышечных тканей — мезенхимные, эпидермальные и нейральные.

Мышечная ткань мезенхимного происхождения

Стволовые клетки и клетки-предшественники гладкой мышечной ткани, будучи уже детерминированными, мигрируют к местам закладки органов. Дифференцируясь, они синтезируют компоненты матрикса и коллаген базальной мембраны, а также эластин. У дефинитивных клеток (миоцитов) синтетическая способность снижена, но не исчезает полностью.

Структурно-функциональной единицей гладкой, или неисчерченной, мышечной ткани является гладкомышечная клетка, или гладкий миоцит — это веретеновидная клетка длиной 20-500 мкм, шириной 5-8 мкм. Ядро клетки палочковидное, находится в ее центральной части.

Когда миоцит сокращается, его ядро изгибается и даже закручивается. Органеллы общего значения, среди которых много митохондрий, сосредоточены в цитоплазме около полюсов ядра. Аппарат Гольджи и гранулярная эндоплазматическая сеть развиты слабо, что свидетельствует о малой активности синтетических функций. Рибосомы в большинстве своем расположены свободно.

Гладкая мышечная ткань эпидермального происхождения

Миоэпителиальные клетки развиваются из эпидермального зачатка. Они встречаются в потовых, молочных, слюнных и слезных железах и имеют общих

предшественников с железистыми секреторными клетками. Миоэпителиальные клетки непосредственно прилежат к собственно миоэпителиальным и имеют общую с ними базальную мембрану. При регенерации те и другие клетки восстанавливаются из общих малодифференцированных предшественников. Большинство миоэпителиальных клеток имеют звездчатую форму. Эти клетки нередко называют корзинчатыми: их отростки охватывают концевые отделы и мелкие протоки желез. В теле клетки располагаются ядро и органеллы общего значения, в отростках — сократительный аппарат, организованный, как и в клетках мышечной ткани мезенхимного типа.

Гладкая мышечная ткань нейрального происхождения.

Миоциты этой ткани развиваются из клеток нейрального зачатка в составе внутренней стенки глазного бокала. Тела этих клеток располагаются в эпителии задней поверхности радужки. Каждая из них имеет отросток, который направляется в толщу радужки и ложится параллельно ее поверхности. В отростке находится сократительный аппарат, организованный так же, как и во всех гладких миоцитах. В зависимости от направления отростков (перпендикулярно или параллельно краю зрачка) миоциты образуют две мышцы — суживающую и расширяющую зрачок.

4.2. Нервная ткань

Нервная ткань — это система взаимосвязанных нервных клеток и нейроглии, обеспечивающих специфические функции восприятия раздражений, возбуждения, выработки импульса и его передачи. Она является основой строения органов нервной системы, обеспечивающих регуляцию всех тканей и органов, их интеграцию в организме и связь с окружающей средой.

В нервной ткани выделяют два типа клеток — нервные и глиальные. Нервные клетки (нейроны, или нейроны) — основные структурные компоненты нервной ткани, выполняющие специфическую функцию. Нейроглия обеспечивает существование и функционирование нервных клеток, осуществляя опорную, трофическую, разграничительную, секреторную и защитную функции.

Клеточный состав нервной ткани

Нейроны, или нейроны, — специализированные клетки нервной системы, ответственные за получение, обработку и передачу сигнала на другие нейроны, мышечные или секреторные клетки. Нейрон является морфологически и функционально самостоятельной единицей, но с помощью своих отростков осуществляет синаптический контакт с другими нейронами, образуя рефлекторные дуги — звенья цепи, из которой построена нервная система. В зависимости от функции в рефлекторной дуге различают три типа нейронов:

- афферентные;
- ассоциативные;
- эфферентные.

Афферентные (или рецепторные, чувствительные) нейроны воспринимают импульс, эфферентные (или двигательные) передают его на ткани рабочих органов, побуждая их к действию, а ассоциативные (или вставочные) осуществляют связь между нейронами.

Подавляющее большинство нейронов (99,9%) — ассоциативные.

Нейроны отличаются большим разнообразием форм и размеров. Например, диаметр тел клеток-зерен коры мозжечка 4-6 мкм, а гигантских пирамидных нейронов двигательной зоны коры большого мозга — 130-150 мкм. Нейроны состоят из тела (или

перикариона) и отростков: одного аксона и различного числа ветвящихся дендритов. По количеству отростков различают три типа нейронов:

- униполярные;
- биполярные;
- мультиполярные.

Дендриты представляют собой истинные выпячивания тела клетки. Они содержат те же органеллы, что и тело клетки: глыбки хроматофильной субстанции (т. Е. гранулярной эндоплазматической сети и полисом), митохондрии, большое количество нейротубул (или микротрубочек) нейрофиламентов. За счет дендритов рецепторная поверхность нейрона увеличивается в 1000 и более раз.

Аксон — это отросток, по которому импульс передается от тела клетки. Он содержит митохондрии, нейротубулы и нейрофиламенты, а также гладкую эндоплазматическую сеть.

Нейроглия

Нейроны — это высокоспециализированные клетки, существующие и функционирующие в строго определенной среде. Такую среду им обеспечивает нейроглия. Нейроглия выполняет следующие функции: опорную, трофическую, разграничительную, поддержание постоянства среды вокруг нейронов, защитную, секреторную. Различают глию центральной и периферической нервной системы.

Клетки глии центральной нервной системы делятся на макроглию и микроглию.

Нервные окончания

Нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами — нервными окончаниями. Различают **три группы нервных окончаний**:

- межнейрональные синапсы, осуществляющие связь нейронов между собой;
- эффекторные окончания (эффекторы), передающие нервный импульс на ткани рабочего органа (на мышечные или железистые клетки);
- рецепторные (или афферентные, или же чувствительные) окончания.

Одноклеточные животные не имеют нейронов, так как их тело состоит из одной клетки. Однако туфелька, тело которой покрыто многочисленными ресничками, перемещается. Это осуществляется системой тончайших нитей, так называемых нейромоторных волокон, которые тянутся от переднего конца тела ко всем ресничкам. Их (одноклеточных животных) реакции на внешние воздействия носят название таксисов (хемотаксис, фототаксис, термотаксис и др.). У некоторых одноклеточных, как например у эвглены, появляются уже органоиды для восприятия раздражений из внешней среды (стигма, или глазок, у жглены, хламидомонады и др.). Низкоорганизованные многоклеточные животные — губки — тоже не имеют нервной системы. Впервые в эволюции специализированные нервные клетки появляются у гидры и других кишечнополостных. Нервные клетки кишечнополостных не отделены друг от друга синапсами и не объединены в нервную систему, а либо представляют собой отдельные разветвленные клетки, либо образуют нервную сеть, состоящую из клеток, соединенных между собой ветвистыми отростками. Импульс, возникший в одной части тела, может распространяться по всем направлениям во все остальные части организма. Нервные клетки гидры не дифференцированы на чувствительные, вставочные и двигательные нейроны, а просто одни ветви нервной сети направляются к рецепторным клеткам, а другие — к сократимым. Однако у медуз и актиний отмечается тенденция к группировке нейронов в нервные цепочки. Нейроны, как правило, соединены синапсами, наблюдается дифференцировка нервных клеток на сенсорные,

ганглиозные и двигательные нейроны. В дальнейшем эволюционном ряду нейроны, синапсы и нервно-мышечные соединения мало изменились.

У различных беспозвоночных нейроны и синапсы устроены в основном так же, как и у человека. Эволюционное развитие нервной системы выражалось в увеличении числа нервных клеток (нейронов), дифференциации формы нейронов и их функциональной специализации, в усложнении межнейронных связей, в группировке нейронов с образованием узлов и, наконец, в централизации нервной ткани. Среди беспозвоночных наиболее развита нервная система у членистоногих (насекомых, пауков, крабов, омаров) и у головоногих моллюсков (у кальмаров и осьминогов наблюдается цефализация, т. е. развитие головной капсулы, в которой сконцентрированы нейроны, управляющие поведением организма). У этих животных, кроме головного мозга, развивается нервный тяж, аналогичный спинному мозгу позвоночных. У кольчатых червей и у примитивных представителей членистоногих имеется по паре ганглиев в каждом сегменте тела, а у более высокоорганизованных ганглии сливаются в общий ганглий. Особенно высокого развития у членистоногих достигают органы чувств — сложные глаза, органы химического чувства, механорецепторы, органы слуха и др. Головной мозг и ганглии включают огромное число вставочных нейронов, выполняющих интегративные функции. Существует даже подсистема, аналогичная вегетативной нервной системе позвоночных, иннервирующая сердце, пищеварительный тракт и главные эндокринные органы.

В связи с выходом на сушу и разнообразием форм поведения у позвоночных животных продолжается усложнение нервной подсистемы. У позвоночных нервный тяж расположен на спинной стороне тела и имеет центральную полость, тогда как у беспозвоночных нервная цепочка расположена на брюшной стороне, под пищеварительным трактом и не имеет полости внутри. У рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих нервная трубка заключена в позвоночный столб, а из переднего отдела нервной трубки образуются отделы головного мозга, заключенные в черепную коробку. Начиная с амфибий, формируется кора головного мозга, наибольшего развития достигая у млекопитающих, особенно у человека. Основной план развития и строения нервной системы у всех позвоночных сходен, различия же касаются, главным образом, развития отдельных частей головного мозга и размеров последнего по отношению к размерам спинного мозга, формирования тесной связи между гипоталамусом и гипофизом.

4.3. Нервная система и органы чувств

Нервная система рыб представлена центральной нервной системой и связанной с ней периферической и вегетативной (симпатической) нервной системой. Центральная нервная система состоит из головного и спинного мозга. К периферической нервной системе относятся нервы, отходящие от головного и спинного мозга к органам. Вегетативная нервная система в основе имеет многочисленные ганглии и нервы, иннервирующие, мышцы внутренних органов и кровеносных сосудов сердца. Нервная система рыб по сравнению с нервной системой высших позвоночных характеризуется рядом примитивных черт.

Центральная нервная система имеет вид нервной трубки, тянущейся вдоль туловища; часть ее, лежащая над позвоночником и защищенная верхними дугами позвонков, образует спинной мозг, а расширенная передняя часть, окруженная

хрящевым или костным черепом, составляет головной мозг. Трубка имеет внутри полость (невроцель), представленную в головном мозгу желудочками мозга. В толще мозга различают серое вещество, слагающееся из тел нервных клеток и коротких отростков (дендритов), и белое вещество, образованное длинными отростками нервных клеток нейритами или аксонами.

Общая масса мозга у рыб мала: она составляет в среднем у современных хрящевых рыб 0,06 – 0,44%, у костных – 0,02 – 0,94% от массы тела, в том числе у налима 1/700 массы тела, щуки 1/3000, акулы – 1/37000, в то время как у летающих птиц и млекопитающих 0,2 – 8,0 и 6,3 – 3,0%.

В строении головного мозга сохраняются примитивные черты: отделы мозга располагаются линейно. В нем выделяют передний мозг, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый, переходящий в спинной мозг. Полости переднего, промежуточного и продолговатого мозга называются желудочками: полость среднего мозга – силвиевым водопроводом (она соединяет полости промежуточного и продолговатого мозга, т. Е. третий и четвертый желудочки).

Передний мозг благодаря продольной борозде имеет вид двух полушарий. К ним прилегают обонятельные луковицы (первичный обонятельный центр) или непосредственно (у большинства видов), или через обонятельный тракт (карповые, сомовые, тресковые).

В крыше переднего мозга нет нервных клеток. Серое вещество в виде полосатых тел сосредоточено главным образом в основании и обонятельных долях, выстилает полость желудочков и составляет главную массу переднего мозга. Волокна обонятельного нерва связывают луковицу с клетками обонятельной капсулы.

Передний мозг является центром обработки информации, поступающей от органов обоняния. Благодаря своей связи с промежуточным и средним мозгом он участвует в регуляции движения и поведения. В частности, передний мозг принимает участие в формировании способности к таким актам, как икрометание, охрана икры, образование стаи и т. Д.

В промежуточном мозге развиты зрительные бугры. От них отходят зрительные нервы, образующие хиазму (перекрест, т. Е. часть волокон правого нерва переходит в левый нерв и наоборот). На нижней стороне промежуточного мозга (гипоталамус) имеется воронка, к которой прилегает гипофиз; в верхней части промежуточного мозга развивается эпифиз. Гипофиз и эпифиз являются железами внутренней секреции.

Промежуточный мозг выполняет многочисленные функции. Он воспринимает раздражения от сетчатки глаза, участвует в координации движений, в переработке информации от других органов чувств. Гипофиз и эпифиз осуществляют гормональную регуляцию обменных процессов. Средний мозг наибольший по объёму. Он имеет вид двух полушарий (зрительные доли). Зрительные доли являются первичными зрительными центрами, воспринимающими возбуждение. Из этих долей берут начало волокна зрительного нерва. В среднем мозгу обрабатываются сигналы, идущие от органов зрения и равновесия; здесь помещаются центры связи с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом.

Мозжечок расположен в задней части мозга и может иметь форму или маленького бугорка, прилегающего сзади к среднему мозгу, или большого мешковидно-вытянутого образования, примыкающего сверху к продолговатому мозгу. Особенно большого развития достигает мозжечок у сомов, а у мормируса относительная его величина является наибольшей среди остальных позвоночных. В мозжечке рыб, как и высших позвоночных, имеются клетки Пуркинье. Мозжечок является центром всех моторных

иннервации при плавании, схватывании пищи. Он обеспечивает координацию движений, поддержание равновесия, мышечную деятельность, связан с рецепторами органов боковой линии.

Пятый отдел головного мозга, продолговатый мозг, без резкой границы переходит в спинной мозг. Полость продолговатого мозга – четвертый желудочек – продолжается в полость спинного мозга – невроцель. Значительная масса продолговатого мозга состоит из белого вещества.

От продолговатого мозга отходит большая часть (шесть из десяти) черепно-мозговых нервов. Он является центром регуляции деятельности спинного мозга и вегетативной нервной системы. В нем располагаются наиболее важные жизненные центры, регулирующие деятельность дыхательной, скелетно-мышечной, кровеносной, пищеварительной, выделительной систем, органов слуха и равновесия, вкуса, боковой линии, электрических органов у имеющих их рыб и т. Д. Поэтому при разрушении продолговатого мозга, например при перерезке туловища позади головы, наступает быстрая смерть рыбы. Через приходящие в продолговатый мозг спинномозговые волокна осуществляется связь продолговатого и спинного мозга.

Передний мозг (и обонятельные доли) относительно сильнее развит у хрящевых рыб (акулы и скаты) и слабее – у костистых. У малоподвижных, например донных, рыб мозжечок мал, но сильнее развиты передний и продолговатый отделы мозга в соответствии с большой ролью обоняния и осязания в их жизни (камбалы). У хорошо плавающих рыб (пелагических, питающихся планктоном, или хищничающих), наоборот, гораздо большее развитие получают средний мозг (зрительные доли) и мозжечок (в связи с необходимостью быстрой координации движения). Рыбы, обитающие в мутной воде, имеют маленькие зрительные доли, небольшой мозжечок. Слабо развиты зрительные доли у глубоководных и слепых рыб.

Спинной мозг является продолжением продолговатого мозга. Он имеет форму округлого тяжа и лежит в канале, образованном верхними дугами позвонков. В спинном мозге серое вещество расположено внутри, а белое – снаружи. От спинного мозга метамерно, соответственно каждому позвонку, отходят спинномозговые нервы, иннервирующие поверхность тела, туловищные мышцы, а благодаря соединению спинномозговых нервов с ганглиями симпатической нервной системы – и внутренние органы.

У костистых рыб ганглии вегетативной нервной системы соединяются двумя продольными нервными стволами. Соединительные ветви ганглиев связывают вегетативную нервную систему с центральной. Взаимосвязи центральной и вегетативной нервной систем создают возможность некоторой взаимозаменяемости нервных центров.

Вегетативная нервная система действует в определённой степени автономно, независимо от центральной нервной системы и определяет произвольную, автоматическую деятельность внутренних органов даже в том случае, если ее связь с центральной нервной системой нарушена.

Реакцию организма рыбы на внешние и внутренние раздражения определяет рефлекс. У рыб можно выработать условный рефлекс на свет, форму, запах, вкус, звук. По сравнению с высшими позвоночными у рыб условные рефлексы образуются медленнее, а гаснут быстрее. Тем не менее и аквариумные, и прудовые рыбы вскоре после начала регулярного кормления скапливаются в определённое время у кормушек. Привыкают они и к звукам во время кормления (постукивание по стенкам аквариума,

звон колокольчика, свист, удары) и какое-то время подплывают на эти раздражители и при отсутствии пищи.

Органы зрения рыб устроены в основном так же, как у других позвоночных. Сходен с остальными позвоночными у них и механизм восприятия зрительных ощущений: свет проходит в глаз через прозрачную роговицу, далее зрачок – отверстие в радужной оболочке – пропускает его на хрусталик, а хрусталик передает фокусирует свет на внутреннюю стенку глаза сетчатку, где и происходит его непосредственное восприятие. Сетчатка состоит из светочувствительных (фоторецепторные), нервных, а также опорных клеток.

Светочувствительные клетки располагаются со стороны пигментной оболочки. В их отростках, имеющих форму палочек и колбочек, имеется светочувствительный пигмент. Количество этих фоторецепторных клеток очень велико – на 1 мм² сетчатки у карпа их насчитывается 50 тыс. (у кальмара –162 тыс. , паука–16 тыс. , человека – 400 тыс., совы – 680 тыс.). Посредством сложной системы контактов конечных разветвлений чувствующих клеток и дендритов нервных клеток световые раздражения поступают в зрительный нерв.

Колбочки при ярком свете воспринимают детали предметов и цвет. Палочки воспринимают слабый свет, но детального изображения создать не могут.

Положение и взаимодействие клеток пигментной оболочки, палочек и колбочек меняются в зависимости от освещенности. На свету пигментные клетки расширяются и прикрывают находящиеся около них палочки; колбочки подтягиваются к ядрам клеток и таким образом передвигаются к свету. В темноте к ядрам подтягиваются палочки (и оказываются ближе к поверхности); колбочки приближаются к пигментному слою, а сократившиеся в темноте пигментные клетки прикрывают их.

Количество рецепторов разного рода зависит от образа жизни рыб. У дневных рыб в сетчатке преобладают колбочки, у сумеречных и ночных – палочки: у налима палочек в 14 раз больше, чем у щуки. У глубоководных рыб, живущих в темноте глубин, колбочек нет, а палочки становятся больше и количество их резко увеличивается – до 25 млн/мм² сетчатки; вероятность улавливания даже слабого света возрастает. Большая часть рыб различает цвета, что подтверждается возможностью выработки у них условных рефлексов на определённый цвет – синий, зеленый, красный, жёлтый, голубой.

Некоторые отступления от общей схемы строения глаза рыбы связаны с особенностями жизни в воде. Глаз рыбы эллипсоидный. В числе других он имеет серебристую оболочку (между сосудистой и белковой), богатую кристалликами гуанина, которая придает глазу зеленовато-золотистый блеск.

Роговица почти плоская (а не выпуклая), хрусталик шаровидный (а не двояковыпуклый) – это расширяет поле зрения. Отверстие в радужной оболочке – зрачок – может изменять диаметр только в небольших пределах. Век у рыб, как правило, нет. Лишь акулы имеют мигательную перепонку, закрывающую глаз как занавеска, и некоторые сельди и кефали – жировое веко – прозрачную пленку, закрывающую часть глаза.

Расположение глаз по бокам головы (у большинства видов) является причиной того, что рыбы обладают в основном монокулярным зрением, а способность к бинокулярному зрению весьма ограничена. Шаровидность хрусталика и перемещение его вперед к роговице обеспечивает широту поля зрения: свет в глаз попадает со всех сторон. Угол зрения по вертикали составляет 150°, по горизонтали– 168–170°. Но вместе с тем шаровидность хрусталика обуславливает близорукость рыб. Дальность их

зрения ограничена и колеблется в связи с мутностью воды от нескольких сантиметров до нескольких десятков метров.

Видение на дальние расстояния становится возможным благодаря тому, что хрусталик может быть оттянут специальной мышцей–серповидным отростком, идущим от сосудистой оболочки дна глазного бокала.

При помощи зрения рыбы ориентируются и относительно предметов, находящихся на земле. Улучшение зрения в темноте достигается наличием отражательного слоя (тапетум) – кристалликов гуанина, подстилаемых пигментом. Этот слой не пропускает свет к лежащим позади сетчатки тканям, а отражает его и возвращает вторично на сетчатку. Так увеличивается возможность рецепторов использовать свет, попавший в глаз.

В связи с условиями обитания глаза рыб могут сильно видоизменяться. У пещерных или абиссальных (глубоководных) форм глаза могут редуцироваться и даже исчезать. Некоторые же глубоководные рыбы, наоборот, имеют огромные глаза, позволяющие улавливать совсем слабые следы света, или телескопические глаза, собирающие линзы которых рыба может поставить параллельно и обрести бинокулярное зрение. Глаза некоторых угрей и личинок ряда тропических рыб вынесены вперед на длинных выростах (стебельчатые глаза).

Роль зрения как источника информации из внешнего мира для большинства рыб очень велика: при ориентации во время движения, при отыскивании и захвате пищи, при сохранении стаи, в нерестовый период (восприятие оборонительных и агрессивных поз и движений самцами-соперниками, а между особями разных полов – брачного наряда и нерестового «церемониала»), в отношениях жертва –хищник и т. Д.

Известно, что рыбы разных видов неодинаково реагируют на свет разной интенсивности и разной длины волны, т. Е. разного цвета. Так, яркий искусственный свет привлекает одних рыб (каспийская килька, сайра, ставрида, скумбрия и др.) и отпугивает других (кефаль, минога, угорь и т. Д.). Так же избирательно относятся разные виды к разным цветам и разным источникам света – надводным и подводным. Все это положено в основу организации промышленного лова рыбы на электросвет (так ловят кильку, сайру и других рыб).

4.4. Орган слуха и равновесия рыб

Он расположен в задней части черепной коробки и представлен лабиринтом; ушных отверстий, ушной раковины и улитки нет, т. е. орган слуха представлен внутренним ухом. Наибольшей сложности достигает он у настоящих рыб: большой перепончатый лабиринт помещается в хрящевой или костной камере под прикрытием ушных костей. В нем различают верхнюю часть – овальный мешочек (ушко, *utricle*) и нижнюю – круглый мешочек (*sacculus*). От верхней части во взаимно перпендикулярных направлениях отходят три полукружных канала, каждый из которых на одном конце расширен в ампулу. Овальный мешочек с полукружными каналами составляет орган равновесия (вестибулярный аппарат). Боковое расширение нижней части круглого мешочка (*lagna*), являющееся зачатком улитки, не получает у рыб дальнейшего развития. От круглого мешочка отходит внутренний лимфатический (эндолимфатический) канал, который у акул и скатов через специальное отверстие в черепе выходит наружу, а у остальных рыб слепо заканчивается у кожи головы.

Эпителий, выстилающий отделы лабиринта, имеет чувствующие клетки с волосками, отходящими во внутреннюю полость. Основания их оплетены

разветвлениями слухового нерва. Полость лабиринта заполнена эндолимфой, в ней находятся 'слуховые' камешки, состоящие из углекислой извести (отолиты), по три с каждой стороны головы: в овальном и круглом мешочке и лагене. На отолитах, как и на чешуе, образуются концентрические слои, поэтому отолиты, и особенно наибольший, часто используют для определения возраста рыб, а иногда и для систематических определений, так как их размеры и контуры неодинаковы у различных видов.

С лабиринтом связано чувство равновесия: при передвижении рыбы давление эндолимфы в полукружных каналах, а также со стороны отолита изменяется и возникшее раздражение улавливается нервными окончаниями. При экспериментальном разрушении верхней части лабиринта с полукружными каналами рыба теряет способность удерживать равновесие и лежит на боку, спине или брюхе. Разрушение нижней части лабиринта не ведет к утрате равновесия.

С нижней частью лабиринта связано восприятие звуков: при удалении нижней части лабиринта с круглым мешочком и лагеной рыбы не в состоянии различать звуковые тона (при попытках выработать условный рефлекс). В то же время рыбы без овального мешочка и полукружных каналов, т.е. без верхней части лабиринта, дрессировке поддаются. Таким образом, было показано, что рецепторами звука являются именно круглый мешочек и лагена.

Рыбы воспринимают как механические, так и звуковые колебания: частотой от 5 до 25 Гц – органами боковой линии, от 16 до 13 000 Гц – лабиринтом. Некоторые виды рыб улавливают колебания, находящиеся на границе инфразвуковых волн и боковой линией, и лабиринтом.

Острота слуха у рыб ниже, чем у высших позвоночных, и у разных видов неодинакова: язь воспринимает колебания, длина волны которых составляет 25–5524 Гц, серебряный карась – 25–3840, угорь – 36–650 Гц, причем низкие звуки улавливаются ими лучше.

Рыбы улавливают и те звуки, источник которых находится не в воде, а в атмосфере, несмотря на то, что такой звук на 99,9% отражается поверхностью воды и, следовательно, в воду проникает только 0,1 % образующихся звуковых волн. В восприятии звука у карповых, сомовых рыб большую роль играет плавательный пузырь, соединенный с лабиринтом и служащий резонатором.

О том, что рыбы реагируют на звуки, известно давно. Шум или звук может как пугать, так и привлекать рыбу, всякий шум, созданный в воде, раздражает рыбу. Объясняется это тем, что звуки, возникающие в воде, рыбы способны слышать на значительном расстоянии.

Рыбы могут и сами издавать звуки. Звукоиздающие органы у рыб различны: плавательный пузырь (горбыли, губаны и др.), лучи грудных плавников в комбинации с костями плечевого пояса (сомы), челюстные и глоточные зубы (окуневые и карповые) и др. Сила и частота звуков, издаваемых рыбами одного вида, зависит от пола, возраста, пищевой активности, здоровья, причиняемой боли и т. д.

Звучание и восприятие звуков имеет большое значение в жизнедеятельности рыб: оно помогает особям разного пола найти друг друга, сохранить стаю, сообщить сородичам о присутствии пищи, охранять территорию, гнездо и потомство от врагов, является стимулятором созревания во время брачных игр, т. е. служит важным средством общения.

Реакция разных рыб на посторонние звуки различна.

Главными механорецепторами рыб являются **органы слуха**, которые функционируют как органы слуха и равновесия, а также органы боковой линии.

Внутреннее ухо пластинчатожаберных (акул и скатов) и костистых рыб состоит из трех полукруглых каналов, расположенных в трех взаимно-перпендикулярных плоскостях, и трех камер, каждая из которых вмещает отолиты. Некоторые виды рыб (например, серебряный карась и разные виды сомов) имеют комплекс косточек, которые называются Вебберов аппарат и соединяют ухо с плавательным пузырем. Благодаря этой адаптации внешние вибрации усиливаются плавательным пузырем, как резонатором.

Ощущение электрического поля — электрорецепция — присуще многим видам рыб — не только тем, которые могут сами генерировать электрические разряды.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие виды мышечной ткани вы знаете?
2. Перечислите основные свойства мышечной ткани?
3. Назовите отличия поперечнополосатой и гладкой мышечных тканей?
4. В чем заключаются особенности сердечной мышечной ткани?
5. Какие типы нервной ткани вы знаете?
6. По каким признакам разделяются нервные клетки?
7. Опишите строение нервной клетки.
8. Какие виды синапсов вы знаете? В чем их отличия?
9. Что такое нейроглия? Какие виды нейроглии есть в организме?
10. Какие отделы относятся к головному мозгу рыб?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четчин Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.

Лекция 5 ЭМБРИОЛОГИЯ

5.1. Эмбриология. Строение половых клеток самцов и самок, их генез.

Половые клетки у рыб формируются в гонадах — половых железах. В соответствии с современными представлениями у рыб зачаток первичных половых клеток — гоноцитов обособляется в конце гастрюляции. Их источником служит первичная энтомеродерма, а временным прибежищем перед началом миграции в гонаду — перибласт. Возможно, что в гонадах взрослых рыб присутствуют первичные половые клетки.

Процесс развития женских половых клеток называется оогенезом. Гоноциты вселяются в зачаток женской гонады, и все дальнейшее развитие женских половых клеток происходит в ней. Структура оогенеза в принципе одинакова у всех животных. Попав в яичник, гоноциты становятся оогониями.

Оогоний — это незрелая половая клетка, способная к митозу. Оогонии осуществляют первый период оогенеза — период размножения. В этот период оогонии делятся митотическим путем. Количество делений видоспецифично. У рыб и амфибий периодичность митотических делений оогониев связана с сезонным размножением и повторяется в течение всей жизни.

Следующий период оогенеза — **период роста**. Половые клетки в этом периоде называются ооцитами первого порядка. Они теряют способность к митотическому делению и вступают в профазу I мейоза. В этот период осуществляется рост половых клеток.

Выделяют стадию малого и стадию большого роста. Главным процессом периода большого роста является процесс образования желтка (вителлогенез, вителлус — желток).

В период малого роста (превителлогенез, цитоплазматический рост) объемы ядра и цитоплазмы увеличиваются пропорционально и незначительно. При этом ядерно-цитоплазматические отношения не нарушаются. В период большого роста (вителлогенез) в высшей степени интенсифицируются синтез и поступление включений в цитоплазму, приводящие к накоплению желтка. Ядерно-цитоплазматическое отношение уменьшается. Часто яйцеклетка в этот период сильно увеличивается и ее размер возрастает в десятки (человек), сотни тысяч раз (лягушки, дрозофилы) и более (акуловые рыбы и птицы).

Различают следующие **типы питания яйцевых клеток**:

Фагоцитарный тип — встречается у половых клеток животных, не имеющих половых желез (губки, кишечнополостные). При фагоцитарном способе вителлогенеза ооциты, перемещаясь по межклеточному пространству, способны фагоцитировать соматические клетки организма.

Солитарный тип — встречается у колониальных гидроидных полипов, иглокожих, червей, бескрылых насекомых, ланцетника. При солитарном способе питания ооцит получает ингредиенты из целомической жидкости и из половой железы. Желточные белки синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме, а формирование желточных гранул происходит в аппарате Гольджи.

Алиментарный тип — осуществляется с помощью вспомогательных клеток; подразделяется на нутриментарный и фолликулярный.

Нутриментарный способ питания встречается у червей и членистоногих. У них ооцит в яичнике окружен трофоцитами (клетка-микормилками), с которыми он связан

цитоплазматическими мостиками. Ооцитом становится та клетка, которая контактирует с большим числом сестринских клеток (клеток-кормилок). Фолликулярный способ питания встречается у большинства животных. Вспомогательными клетками при этом способе питания служат гоматические клетки в составе яичника. В оогенез вступает фолликул, т. е. ооцит вместе со вспомогательными фолликулярными клетками. Основная масса желтка образуется за счет поступления веществ извне и овоциты с экзогенным синтезом желтка растут с большой скоростью. В поверхностной зоне ооцита появляется множество пиноцитарных пузырьков, содержащих вителлогенин — предшественник желточных белков, поступаемых из крови.

Вителлогенины у разных животных синтезируются в разных соматических тканях и в процессе эволюции постепенно концентрируются и строго определенном органе. У позвоночных вителлогенин вырабатывается печенью самок. Вителлогенин синтезируется клетками печени и находится под гормональным контролем.

Для начала процесса развития зародыша с момента оплодотворения яйца в самом яйце производится некоторая подготовка к этому событию. Ядро яйца должно быть приведено в соответствующее состояние для того, чтобы соединиться с ядром сперматозоида; при этом часть хромосомного материала удаляется из яйца, переходя в маленькие полярные тельца (процесс этот обычно не завершается к моменту оплодотворения, а временно приостанавливается). Далее цитоплазматическое содержимое яйцеклетки приобретает перед оплодотворением довольно высокий уровень организованности; к этому времени характер ее будущей симметрии, по-видимому, уже в значительной степени определен, хотя дальнейшие события могут ее модифицировать. Количество содержащегося в яйце желтка сильно варьируется; оно служит основным фактором, определяющим размеры яйца и тип дробления. У некоторых животных, в частности у ланцетника и у человека, яйца содержат мало желтка. Такие яйца можно назвать олиголецитальными. Яйца другого типа несколько крупнее и содержат умеренное количество желтка; их называют мезолецитальными. К типичным мезолецитальным яйцам относятся яйца лягушки; к ним принадлежат также яйца хвостатых амфибий, двоякодышащих, низших лучеперых рыб и миног.

Мезолецитальные яйца так широко распространены среди примитивных водных форм, что они, по-видимому, были характерны для предковых позвоночных. У акул и скатов, с одной стороны, и у рептилий и птиц — с другой, яйца крупные; их называют полилецитальными, потому что большую часть клетки занимает желток, а цитоплазма, которой относительно мало, сконцентрирована на одном полюсе.

Яйца также классифицируются на основе распределения в них желтка. В некоторых яйцах, главным образом олиголецитальных, желток распределен по клетке довольно равномерно; такие яйца называют изолецитальными. В мезо- и полилецитальных яйцах желток в большинстве случаев сосредоточен в одной половине яйца; у яиц, плавающих в воде, — в нижней половине. Такие яйца называют телолецитальными. У современных костистых рыб яйца также очень богаты желтком, но размеры их варьируют.

Концентрация желтка в одном полушарии ясно свидетельствует о наличии в яйце определенной организации, или полярности: на верхнем его конце находится анимальный полюс, а на нижнем — вегетативный; верхняя половина яйца заполнена относительно прозрачной цитоплазмой, а нижняя переполнена желтком.

Яйца рыб, как и яйца позвоночных, чрезвычайно разнообразны по величине, представляют собой, как правило, сферические клетки, содержащие помимо ядра и некоторого количества прозрачной цитоплазмы желток, служащий пищей

развивающемуся зародышу. Икринки у рыб обычно шаровидные, хотя есть и другие формы. Строение икринок является характерным признаком не только для рода, семейства, но и более крупных категорий.

Икринки рыб различаются не только формой, но и размером, цветом, наличием или отсутствием жировых капель, строением оболочки. Величина икринок, как и другие морфологические признаки, является стабильным признаком вида. Крупные рыбы откладывают икру большего диаметра, чем мелкие, но амплитуда колебаний размера икринок остается постоянной для вида даже в разных водоемах, хотя средние значения их могут смещаться в ту или иную сторону.

Размеры икринок зависят от содержания в них питательного вещества — желтка и значительно колеблются (в мм): тюлька — 0,8-1,05, сазан — 1,4-1,5, белый амур — 2,0-2,5, русский осетр — 3,0-3,5, семга — 5,0-6,0, кета — 6,5-9,1, полярная акула — 80 (без капсулы), китовая акула — 670 (в длину с капсулой).

Среди многочисленных костистых рыб наиболее мелкие икринки характерны для камбалы-лиманды, самые крупные — для лососевых, особенно для кеты. Большой объем желтка в икринках лососевых, в отличие от других рыб, обеспечивает более длительный период развития, появление более крупных личинок, способных на первом этапе активного питания потреблять более крупные кормовые организмы. Самые крупные яйца наблюдаются у хрящевых рыб. Развитие эмбрионов у некоторых из них (катран) длится почти 2 года.

Окраска икринок специфична для каждого вида. У ряпушки они желтые, у лососей оранжевые, у щуки темно-серые, у сазана зеленоватые, у терпугов изумрудно-зеленые, голубые, розовые и фиолетовые. Желтоватые и красноватые тона обусловлены наличием дыхательных пигментов — каротиноидов. Икра, развивающаяся в менее благоприятных кислородных условиях, обычно окрашена интенсивнее. Из лососевых у нерки наиболее яркая малиново-красная икра, развивающаяся в воде, относительно бедной кислородом. Пелагические икринки, развивающиеся при достаточном содержании кислорода, пигментированы слабо.

Икринки многих рыб содержат одну или несколько жировых капель, которые наряду с другими способами, например обводнением, обеспечивают плавучесть икринок. Икринки снаружи покрыты оболочками, которые могут быть первичными, вторичными и третичными.

Первичная — желточная, или лучистая, оболочка, образованная самим яйцом, пронизана многочисленными порами, по которым в яйцо поступают питательные вещества во время его развития в яичнике. Эта оболочка достаточно прочная, причем у осетровых двухслойная.

Над первичной оболочкой у большинства рыб развивается вторичная оболочка, студенистая, липкая, с разнообразными выростами для прикрепления яиц к субстрату.

На анимальном полюсе обеих оболочек расположен особый канал — микропиле, по которому сперматозоид проникает в яйцо. У костистых имеется один канал, у осетровых их может быть несколько. Существуют также третичные оболочки — белковая и роговая. Роговая оболочка развивается у хрящевых рыб и миксин, белковая — только у хрящевых. Роговая оболочка хрящевых рыб значительно больше самого яйца, не соответствует ему по форме, сплюснута и слегка сжимает яйцо. Часто от нее отходят роговые нити, с помощью которых яйцо прикрепляется к водным растениям. У яйцеживородящих и живородящих видов роговая оболочка очень тонкая, исчезающая вскоре после начала развития.

Партеногенез. Развитие яйцеклетки возможно и без участия сперматозоида и в таком случае оно называется партеногенезом (от греч. «партенос» — девственница, «генез» — возникновение).

Известны случаи, когда организмы нормально развиваются из отложенных неоплодотворенных яиц.

Когда говорят о партеногенезе, то имеют в виду развитие на основе женского пронуклеуса. Однако в некоторых случаях возможно развитие на базе мужского пронуклеуса, и тогда говорят об андрогенезе, противопоставляя ему гиногенез. Гиногенез — это форма однополого развития, при которой сперматозоид активирует яйцеклетку, побуждая ее к развитию, но его ядро (мужской пронуклеус) не сливается с женским и в развитии не участвует. Естественный гиногенез известен у одного вида карася, икра которого осеменяется спермой другого вида, активирует икру, но ядро сперматозоида не участвует в образовании зиготы. Андрогенез — явление гораздо более редкое, и когда он происходит (естественный или искусственный), развитие идет без женского пронуклеуса на базе мужского ядра и мужского пронуклеуса.

Половые клетки самцов — сперматозоиды в противоположность ооцитам — мелкие, многочисленные и подвижные. Каждая группа сперматозоидов — производное одной инициальной клетки и развивается в виде клона синцитиально связанных клеток, а по численности и некоторым особенностям строения дает группу отдельных подвижных клеток. Само развитие сперматозоидов у разных животных схоже. Сперматогенез всегда тесно связан со вспомогательными обслуживающими клетками соматического происхождения. Взаиморасположение половых и соматических обслуживающих клеток в достаточной мере специфично характеризует сперматогенез и представляет наибольший интерес. Развитие сперматозоида правильнее рассматривать не как «биографию» отдельной половой клетки самца, а как историю жизни клона.

Мужские половые клетки никогда не развиваются в одиночку, а растут в виде клонов синцитиально связанных клеток, где все клетки оказывают друг на друга влияние.

У большинства животных в процессе сперматогенеза принимают участие вспомогательные соматические клетки фолликулярного эпителия («опорные», «питающие»).

Половые клетки и связанные с ними вспомогательные клетки на ранней стадии развития отделяются от клеток сомы слоем пограничных клеток, выполняющих барьерную функцию. Внутри самой гонады происходит дальнейшее структурное обособление в виде цист или канальцев, где вспомогательными фолликулярными клетками создается специфическая среда сперматогенеза.

Первичные половые клетки, в том числе мужские, у многих животных могут быть идентифицированы задолго до образования гонады и часто вообще на очень ранних стадиях развития. Половые клетки появляются на ранних этапах развития у эмбрионов в генитальных складках, которые тянутся вдоль полости тела. У молоди лососей (горбуша, кета, нерка, сима, кижуч и атлантический лосось) первичные половые клетки обнаруживаются на стадии формирования первично-почечных протоков. У зародыша атлантического лосося первичные половые клетки были выявлены в возрасте 26 сут. У мальков рыб уже можно найти половые железы в виде волосовидных тяжей.

Отличительной особенностью процесса развития сперматозоидов – сперматогенеза – является многократное уменьшение клеток. Каждый исходный сперматогоний делится несколько раз, в результате чего возникает скопление сперматогониев под

одной оболочкой, называемое цистой (стадия размножения). Образовавшийся при последнем делении сперматогоний несколько увеличивается, в его ядре происходят мейотические преобразования и сперматогоний превращается в сперматоцит I порядка (стадия роста). Затем наступают два последовательных деления (стадия созревания): сперматоцит I порядка делится на два сперматоцита II порядка, вследствие деления которых образуются две сперматиды. В следующей – завершающей – стадии формирования сперматиды превращаются в сперматозоиды. Таким образом, из каждого сперматоцита образуются четыре сперматиды с половинным (гаплоидным) набором хромосом. Оболочка цисты лопается, и сперматозоиды наполняют семенной каналец. Через семяпроводы созревшие сперматозоиды выходят из семенника, а затем по протоку – наружу.

Сперматозоид вносит в яйцо ядерный материал, играющий важную роль в наследственности и в преобразованиях на более поздних стадиях развития, но не оказывающий существенного влияния на ранние стадии. Яйцо содержит все необходимое для полного развития взрослой особи. Зрелое яйцо готово к развитию; оно лишь ожидает соответствующего стимула, чтобы приступить к дроблению на клеточные единицы, что составляет первый шаг, необходимый для развития тканей и органов сложного взрослого организма. Во многих случаях этот процесс может быть запущен физическими или химическими стимулами. Однако в нормальных условиях начало процесса развития стимулируется проникновением в яйцо сперматозоида.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие вы знаете половые клетки рыб? Опишите их. В процессе чего образуются половые клетки?
2. Какие существуют типы питания яйцевых клеток?
3. Какие виды икры бывают у рыб? Классификация по размеру, форме, величине.
4. Опишите строение яйцеклетки рыб. Строение оболочек. Что такое микропиле?
5. Что такое партеногенез?
6. Как называются мужские половые клетки? Каких форм и видов они бывают?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.

2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения /Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
- 6.Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
- 7.Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 6
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. ДРОБЛЕНИЕ. ГАСТРУЛЯЦИЯ.
6.1. Оплодотворение. Дробление.

Оплодотворение — это вызываемое сперматозоидом побуждение яйца к развитию с одновременной передачей яйцеклетке наследственно го материала отца. В процессе оплодотворения сперматозоид сливается с яйцом, при этом гаплоидное ядро сперматозоида объединяется с завершившим деление созревания гаплоидным ядром зрелого яйца, образуя диплоидное ядро зиготы. Зигота — зародыш будущего организма, состоящего из одной клетки, в которой неповторимым образом комбинируются генетические свойства родителей.

Сложные анатомические, физиологические и этологические особенности родительских организмов одного вида, создающие возможность объединения их половых клеток и затрудняющие межвидовые скрещивания, рассматриваются специальной дисциплиной — биологии ей размножения. Не касаясь этих особенностей, отметим, что в любом случае оплодотворению предшествует осеменение. Осеменение может быть наружным, если половые продукты выводятся во внешнюю, как правило, водную среду, или внутренним, если сперматозоиды вводятся в половые пути самки. Взаимодействия мужских и женских гамет во время осеменения называют дистантными.

Продолжительность жизни сперматозоидов и яйцеклеток как при наружном, так и при внутреннем осеменении относительно невелика. Яйцеклетки многих беспозвоночных, а также рыб и амфибий должны быть оплодотворены сразу же после овуляции. К моменту встречи с яйцеклетками сперматозоиды должны сохранять не только активное движение, но и свою оплодотворяющую способность — способность к вхождению в яйцеклетку. Как правило, оплодотворяющую способность сперматозоиды теряют гораздо раньше, чем способность к движению. Оплодотворяющая способность сперматозоидов морского ежа — 30 ч, а жизнеспособность — около двух суток. Оплодотворяющая способность сперматозоидов зависит от многих факторов, к которым можно отнести концентрацию спермы, рН среды, температуру, концентрацию диоксида углерода. Неразбавленная сперма летучих мышей сохраняет оплодотворяющую способность в половых путях самки до несколько месяцев. В щелочной среде сперматозоиды более активны, но, быстро растрачивая энергию, раньше погибают. В подкисленной среде их активность меньше, а продолжительность жизни больше.

В семенниках млекопитающих зрелые сперматозоиды неподвижны, в эпидермисе у них происходит замена некоторых белков и углеводов в мембране. В половых путях самки сперматозоиды подвергаются реакции капацитации, вследствие которой — приобретение этими клетками подвижности и оплодотворяющей способности. Условия, требующиеся для капацитации, зависят от вида. Одна из гипотез относительно природы капацитации состоит в том, что изменяется структура липидов клеточной мембраны спермия: соотношение холестерина: фосфолипиды по мере капацитации снижается, а молекулы альбумина, имеющиеся в половых путях самки, способны отнимать холестерин у спермия. Только такие сперматозоиды способны пройти между фолликулярными клетками лучистого венца, преодолеть блестящую оболочку и, взаимодействуя с желточной оболочкой яйца, проникнуть внутрь яйцеклетки.

Сам процесс оплодотворения начинается с контакта сперматозоида и яйцеклетки. Он включает реакции активации сперматозоида и яйцеклетки и процессы слияния гамет, т. е. плазмогамии и кариогамии.

6.2. Гастрюляция. Внутритрубное развитие.

Первый этап. Образование перивителлинового пространства и бластодиска. У неоплодотворенной икринки оболочка плотно прилегает к желтку. Через несколько минут после оплодотворения и помещения икры в воду между желтком и оболочкой появляется просвет. Проникающая вода в икринку вызывает отставание оболочки от желтка и образование перивителлинового пространства. Процесс набухания оболочки при температуре 19 °С длится не более часа. По окончании набухания диаметр икринки становится в среднем на одну треть больше. Одновременно с набуханием образуется зародышевый диск, иначе бластодиск. В течение первого часа после оплодотворения, когда наступает резкое оводнение икринок, относительное содержание сухих веществ снижается с 30—32 до 10-12% и примерно в таком количестве остается до вылупления личинок. Содержание гликогена (углевода животного организма) — основного источника энергии в период образования бластодиска — уменьшается в 2 раза, а величина адезинтрифосфорной кислоты (АТФ), занимающей центральное место в энергетическом обмене живой материи, снижается почти в 3 раза. Таким образом, активация икринок, вызванная оплодотворением, приводит к глубоким изменениям обмена веществ.

Второй этап. Дробление бластодиска от двух бластомеров до бластулы. На этом этапе увеличивается число клеток и уменьшаются их размеры. Икринка проходит ряд стадий развития. Так, в возрасте 3 часов наступает стадия дробления, появляется первая борозда, делящая бластодиск на две клетки — бластомера. Следующая борозда дробления, делящая два бластомера пополам, проходит перпендикулярно через середину первой борозды дробления, наступает стадия образования четырех бластомеров. За этим следует образование восьми бластомеров и т. д. Через 6 часов от момента оплодотворения икринка переходит в стадию крупноклеточной морулы.

Далее клетки бластодиска все больше дробятся. Между бластодиском и желтком образуется небольшая полость, или бластоцель, и икринка вступает в стадию бластулы, представляющей собой клеточную шапочку — бластодерму, расположенную на анимальном полюсе желтка. В целом процесс дробления сопровождается значительными внутренними энергетическими затратами. За этот период показатель АТФ снижается почти в 2 раза. Икра рыб в течение эмбрионального развития проходит ряд критических периодов, когда наблюдается повышенная чувствительность ее к изменению внешних условий среды. В критические периоды происходит значительная перестройка обмена. У весенне-нерестующих рыб первым таким критическим периодом можно считать период от оплодотворения икры до образования морулы крупных клеток. Особенно высокая чувствительность икры проявляется в начале дробления. После прохождения критического периода отмирание икры наблюдается не сразу, а спустя некоторое время, чаще перед наступлением следующей стадии развития. В момент критических периодов необходимо особенно стремиться к созданию оптимальных условий для развития икры, т.е. поддержанию в инкубационных аппаратах постоянного и повышенного расхода воды, недопущения резких (более 2 °С) температурных перепадов. В практической работе стадии 4-8

бластомеров можно использовать для оценки качества икры по типичности дробления. Появление избыточного числа бластоллеров (чаще всего разного размера) свидетельствует о низких рыболодных качествах икры. В это же время нужно производить определение процента оплодотворения икры.

Третий этап. Обрастание желтка бластодермой, гастрюляция и формирование зародыша. Гастрюляция начинается с обрастания желтка многослойной бластодермой. В возрасте 8-9 часов половина желтка оказывается охваченной бластодермой. Появляется зародышевый валик, который на стадии замыкания желточной пробки виден весьма отчетливо. У тела зародыша становится заметным расширенный головной отдел. Желточная пробка замыкается. Гастрюляция завершается полным обрастанием бластодермой всего желтка. Процесс гастрюляции — процесс, все более усложняющейся дифференциации клеток и тканей, является наиболее слабым по приспособляемости к воздействию факторов среды. В период гастрюляции происходит существенная структурная перестройка. И как конечный ее результат — образование трех зародышевых листков: эктодермы, мезодермы и энтодермы. Благодаря таким образованиям гастрюляция обеспечивает дальнейшее развитие зародыша. Обмен веществ во время гастрюляции приобретает значительные особенности. В этот период создаются основы органогенеза. Вступление икры в стадию ранней гастрюлы и замыкания желточной пробки является наиболее серьезным критическим периодом развития. Если рассмотреть, например, некоторые наиболее важные показатели обмена, то оказывается, что после гастрюляции фосфор АТФ сравнительно с началом дробления и величина небелкового азота снижается, а количество общего белка увеличивается. Гастрюляция представляет собой критическую стадию в развитии, которая всегда сопровождается повышенной гибелью икры. Поэтому учет отхода икры наиболее целесообразно проводить после прохождения этой стадии, а не раньше.

Четвертый этап. Дифференциация головного и туловищного отделов зародыша. Наблюдается утолщение головной и хвостовой частей зародыша. Через 17-20 часов от оплодотворения икры тело зародыша подковкой охватывает около 3/5 окружности желтка. Начинается сегментация тела. В туловище образуются первые 2-3 сомита. В возрасте 22-24 часов формируются глазные пузыри при продолжающейся сегментации тела. Через 24—28 часов за глазными пузырями в области продолговатого мозга появляются слуховые плакоды. Количество сомитов достигает 9-11. Глазные бокалы (зачатки глаз) приобретают щелевидные углубления.

Пятый этап. Обособление хвостового отдела и начало движения зародыша. В результате обособления хвостового отдела и роста в длину зачатка кишечной трубки желток приобретает грушевидную форму. В глазах отчетливо виден хрусталик (возраст 35-45 часов). Количество сомитов продолжает увеличиваться (более 20). Тело зародыша совершает слабые движения. В возрасте немногим более двух суток наблюдается сегментация хвостового отдела. Сегментация тела почти закончилась. В глазах появляется черный пигмент. Различаются отделы головного мозга. В слуховых капсулах образуются отолиты. При обособлении хвостового отдела и пигментации глаз наступают определенные изменения в обмене веществ; показатель АТФ вновь возрастает до исходной величины, но содержание белка и небелкового азота остается прежним, как при гастрюляции.

Шестой этап. Появление форменных элементов в крови. У зародыша в возрасте 2,5 суток появляются форменные элементы в крови. Число сомитов в туловище — 24, в хвостовом отделе — 16. Глаза пигментированы. Сформировалась кожная жаберная крышка. Голова пригнута к желтку. На рыле перед глазами появились обонятельные

ямки. Снизу головы образовалась ротовая воронка. Позади глаз появились четыре жаберные плакоды. На уровне первого миотома располагается грудной плавничок. Зародыш активно вращается в оболочке.

Седьмой этап. Вылупление зародыша из оболочки. Через трое суток инкубации икры при температуре 19-22 °С начинается вылупление личинок. Выклюнувшиеся личинки имеют относительно слабо пигментированные глаза. Пигментация тела также слабая. Она в виде двойной цепочки располагается вдоль хорды. Наиболее пигментирована лобно-теменная часть головы. Личинка окаймлена сплошной плавниковой каймой. Голова выпрямилась и отделилась от хвоста. Грудные плавники малы. Рот закрыт и находится в нижнем положении. Жаберная щель покрывает только первую жаберную дугу. Желточный мешок большой.

Кишечник спавшийся. Длина личинки от 4 до 5 мм (в зависимости от диаметра икры и продолжительности ее инкубации). Если гликоген являлся основным источником энергии в период зародышевого развития, то в ранней постэмбриональный период главным в эндогенном питании является жир. Его запасы у личинок в 2 раза выше (2,0-2,5%), чем гликогена (0,7—1,2%). Меняются и другие показатели обмена. Показатели обмена веществ личинок приближаются к величинам обмена взрослых рыб.

Смертность зародышей незадолго до вылупления из оболочек и во время этого процесса, как отмечают некоторые авторы, не связана с морфогенезом и обменом веществ, но икра характеризуется повышенной чувствительностью.

Вылупившийся зародыш, или так называемая предличинка, первое время ведет пассивный образ жизни. Она питается за счет питательных веществ, содержащихся в желточном мешке, представляющем собой временный орган. Желточный мешок является также провизорным органом дыхания предличинки. По мере роста предличинки желточный мешок постепенно уменьшается. Незадолго до окончательной его резорбции заканчивается эмбриональный и начинается личиночный период развития. Предличинки становятся личинками, которые переходят на смешанное питание. На этом этапе развития личинка использует питательные вещества, содержащиеся в желточном мешке, и потребляет корм из внешней среды.

Желточный мешок у личинки вскоре полностью рассасывается, и она окончательно переходит на внешнее питание. Личинка растет, развивается и через некоторое время превращается в малька, который по своему внешнему виду ничем не отличается от взрослой рыбы.

Длительность личиночного периода развития, как и эмбрионального, у разных видов рыб неодинакова — от нескольких суток до месяца. У каждого вида рыб она увеличивается или уменьшается в зависимости от температуры воды и других абиотических и биотических факторов среды.

6.3. Методы микроскопирования икры

Зная этапы развития рыб, можно изучить пути и функциональные механизмы преобразования популяций проходных, полупроходных и пресноводных рыб в современных условиях комплексного использования водных ресурсов на основе выявления максимальных возможностей приспособляемости этих рыб к происходящим изменениям в среде их обитания.

Метод бокового микроскопирования с применением вертикальной камеры для прижизненного исследования эмбрионов рыб. До недавнего времени эмбриологические исследования рыб велись преимущественно на фиксированном материале и при

помощи микросрезов. Изучалось микроскопическое строение и процессы формирования зародыша. Однако фиксация сильно искажает внешнее морфологическое строение зародыша, а внутренняя структура ввиду свертывания и помутнения белка делается невидимой. Это касается в особенности кровеносной системы, наблюдать же за поведением зародыша становится невозможным.

При исследовании икры лососевидных рыб возникают следующие трудности — икра сига и лососей крупная (2—6 мм) и содержит много дыхательного каротиноидного пигмента, который окрашивает икру в зависимости от ее величины и условий развития от бледно-желтого до ярко-оранжевого цвета. Интенсивнее всего окрашены жировые капли, которые, подстилая на анимальном полюсе развивающийся зародыш, выполняют гидростатическую функцию. Вследствие этого зародыш постоянно находится в верхнем положении внутри яичевой оболочки, т. е. в наиболее обширной части перивителлинового пространства. При рассмотрении икры в проходящем свете с анимального полюса свет, идущий от конденсатора микроскопа, в значительной степени поглощается в толще окрашенной икринки. Ввиду прозрачности клеток зародыша, расположенного над интенсивно окрашенными жировыми каплями, наблюдать и фотографировать его строение очень трудно. При изучении пелагической икры камбал и других морских рыб исследователи сталкиваются с обратной полярностью икры: гидростатические свойства икринок таковы, что анимальный полюс располагается в нижней части яйца. При обычном микроскопировании живой икры, ориентированной анимальным полюсом вниз, наблюдатель вынужден просматривать всю толщу икринки, икра же морских рыб часто содержит крупные жировые капли либо желток ее состоит из малопрозрачных глыбок или гранул. Все это затрудняет эффективное применение метода обычного микроскопирования.

Описанная методика позволяет наблюдать за развитием икры, очень точно определять стадии развития, особенно ранние, не фиксируя зародыш. Вертикальная камера удобна при массовом просмотре икры и детальном ее изучении, для получения четких и хороших-контрастных фотографий, для проведения всевозможных прижизненных опытов. Форма, размеры и объем камеры могут быть самыми разнообразными в зависимости от характера объекта исследования. Вертикальной камерой можно пользоваться для изучения развития рыб на крупных исследовательских судах во время рейса, так как подвижность икры в камере ограничена. Возможность просматривать сразу массовый материал позволит рыбоведам вести наблюдения за развитием икры на рыбоводных водах, устанавливать процент ее оплодотворенности, определять стадии развития (что очень важно при перевозках икры).

Методика бокового микроскопирования с применением вертикальной камеры дает очень четкое и конкретное изображение с большой глубиной резкости, что позволяет фотографировать живую икру, а наличие достаточно большого объема воды в камере обеспечивает наблюдение за жизненными процессами в икре довольно длительное время.

Изучение закономерностей роста и метаболизма развивающихся зародышей рыб имеет важное значение как для понимания становления механизмов адаптации к меняющимся условиям среды, включая формирование внутривидовой разнокачественности особей и популяций, так и для совершенствования методов искусственного воспроизводства рыб путем создания биотехнических режимов, обеспечивающих максимально эффективное использование потенциальных возможностей вида. Согласно сложившимся к середине прошлого века представлениям

наблюдается «зеркальный» характер (Новиков, 2000) взаимосвязи процессов роста организма и утилизации желтка, высокая степень сопряженности процессов роста и морфологического развития. Однако проведенные экспериментальные работы на эмбрионах и личинках рыб, представляющих различные систематические и экологические группы (треска, пинагор, радужная форель, семга, белорыбица и др.), показали, что особенности действия температуры на процессы трансформации вещества и энергии в раннем онтогенезе рыб имеют более сложный характер, результатом чего являются, например, более крупные размеры эмбрионов на стадии вылупления и личинок на стадии перехода на смешанное питание при развитии при более низких значениях температуры (естественно, не выходящих за пределы зоны оптимальных значений).

Вопросы для самоконтроля

1. Продолжительность стадий зрелости. Коэффициент и индекс зрелости. Что характеризуют эти параметры?
2. Что такое оплодотворение?
3. Как происходит оплодотворение?
4. Какие методы исследования развития икры рыб вы знаете?
5. Какие этапы зародышевого развития существуют у рыб?
6. Что такое гастрюляция? Когда она происходит?
7. Какова функция и строение желточного мешка?
8. Опишите суть метода бокового микроскопирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. «Медицина». 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: «Сотис». 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четчина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.

Лекция 7
ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ РЫБ. РАЗМНОЖЕНИЕ.
ИКРОМЕТАНИЕ. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ИКРЫ. СТРОЕНИЕ ПОЛОВОЙ
СИСТЕМЫ САМЦОВ И САМОК.

7.1. Преднерестовый период жизни рыб

Нерестовое поведение рыб можно разделить на три группы: 1 — мечущих и оплодотворяющих икру, а затем не уделяющих ей никакого внимания; 2 — проявляющих хотя бы минимальную заботу о своем потомстве (увлажняют икру, прячут и закапывают икру); 3 — рыбы, которые в период инкубирования не расстаются с икрой. Это происходит по-разному: отнерестившиеся самки плавают с оплодотворенными икринками, прикрепленными к брюшку; икринки находятся во рту одного из родителей до тех пор, пока не выклюнутся личинки и не начнут свободно плавать; оплодотворение и инкубирование икры происходят в теле самок, которые рожают личинок, с момента появления на свет способных к самостоятельному существованию.

Брачные игры — поведение рыб перед или во время нереста, когда, главным образом, самцы взаимно раздражают друг друга, плавают с расправленными плавниками, демонстрируя перед самкой красоту и окраску своего тела. Для большинства рыб характерно оплодотворение и развитие икры вне материнского организма. Причем рыбы выбирают для откладки икры место, в котором обеспечиваются необходимые условия для ее защиты и развития. Одни рыбы откладывают икру среди водных растений (фитофилы), другие на камнях (литофилы) или на песке (псаммофилы). Есть рыбы, предпочитающие для икры ил (педофилы), есть — строящие гнезда из пузырьков воздуха (афрофилы) или из растений. А рыбы горчаки, например, приспособились откладывать икру и мантийную полость моллюсков перловиц, беззубок (остракофилы). Рыбы некоторых видов, предпочитающие нерест на течении, имеют икру, развитие которой происходит в толще воды (пелагофилы). Снижение защищенности икры возмещается большим количеством икринок. Рыбы, заботящиеся о своем потомстве, нерестящиеся на течении или разбрасывающие икру среди растений, наиболее плодовиты; откладывающие икру на камнях, в гнездах, укрытиях и охраняющие ее — менее плодовиты. Самой низкой плодовитостью отличаются рыбы, вынашивающие икру во рту или в выводковой камере на теле (так это делает рыба-игла), а также живородящие.

О готовности рыбок к нересту свидетельствует появление брачной окраски, а также характер поведения. Скалярии и многие другие цихлиды отделяются от общей группы парами и, выбрав определенный участок, начинают тщательно очищать плоскость листа; геофагусы и попугайчики начинают перетаскивать ртом песчинки и камешки; самцы барбусов вступают между собой в короткие стычки; самцы золотых рыбок преследуют половозрелую самочку, придерживаясь около ее яйцекладки.

В природных условиях нерест стимулируется теми или иными факторами, которые запускают сложный механизм, регулирующий созревание половых продуктов рыб и сам процесс нереста, ускоряя его или задерживая. Сильный ток воды (увеличение количества кислорода в воде) иногда заметно активизирует многих рыбок, провоцирует брачные игры. Изменение (незадолго до нереста) режима кормления, переход (недели на две до нереста) на обильное питание, преимущественно живым кормом. Свет служит мощным фактором, стимулирующим нерест, вызывающим у рыб гипофизарно-

мозговые реакции, оказывающие влияние на ил поведение. В природе нерест нередко совпадает с увеличением продолжительности светового дня (соответственно повышением температуры и бурным развитием кормовых культур). Для одних рыб необходимо снижение освещенности, для других (например, золотых рыбок) свет для стимуляции просто необходим.

Появление партнера также способствует активизации половой деятельности. Окончательное созревание половых продуктов ускоряется в присутствии партнера. Так, самцов лабиринтовых рыб (петушков) высаживают в подготовленное нерестилище несколько раньше самок, а когда подсаживают и ее, петушок начинает брачные игры и строительства гнезда. Однако нерест бойцовых рыб не обязательно произойдет на другой день. Крапчатые сомики довольно долго продолжают гон за самкой. Некоторых рыб (например, скалярий) вообще не следует разлучать, они образуют довольно устойчивые пары. Единственными, кому во время нереста самец не нужен, являются самки живородящих рыб, в организма которых половые продукты самца сохраняются несколько месяцев.

Начало икрометания зависит от многих факторов — готовности половых продуктов к вымету, температуры и солености воды, наличии подходящего субстрата, а также особой другого пола. Каждому виду в период размножения свойственны оптимальные и предельные температуры воды, называемые пороговыми. При отрицательной температуре размножаются сайка, наваги, арктические и антарктические рыбы. Там минимальная температура воды, при которой возможен нерест, у наваг 2,3 °С, трески 3,6 °С, атлантической сельди 4,5 °С, сазана 13 °С. Наиболее интенсивный нерест у многих карповых рыб наблюдается при температуре 18—20 °С и выше. Оптимальная температура размножения белого амура 26-30 °С.

У самок воблы, идущих на нерест и задержанных при подходе к нерестилищам различного рода ирригационными сооружениями, резорбция половых клеток начинается только при прогреве воды до пороговых температур, при которых происходит нерест этого вида (около 12°С) Нерест судака начинается при достижении определенной температур воды в протоках (около 8 °С), уровень режим для начала нереста судя ка имеет второстепенное значение.

Для сазана наряду с пороговой температурой икрометания (*порогам* 18 °С), важное значение имеет уровень режим водоема, так как размножение происходит только на мелководных, хорошо прогреваема участках водоема, имеющих растительный субстрат для откладывания икры. При отсутствии необходимых нерестилищ у самок сазана происходит массовая резорбция развивающейся порции икры. Начало нереста немца, так же как и других видов рыб, связано с определенным диапазоном температуры воды, но он может откладывать икру и в более глубоких местах и не обязательно на растительный субстрат.

Особенно важны данные о комплексе экологических факторов, влияющих на процесс размножения, таких как температура, продолжительность вегетативного периода, при которой осуществляются процессы развития половых клеток, овуляции и оплодотворения икры, эмбриональный период развития и т. д.

Наибольший интерес представляют исследования, включающие определение нормы реакции видов. Их необходимо проводить не по схеме особь — вид, а по схеме особь — популяция — вид, так как при этом концентрируются условия существования особей в разнотипных популяций и может быть наиболее полно выяснен диапазон действий различных факторов среды на отдельные этапы и периоды онтогенеза, а также пределы толерантности, степень стено- и эврибионтности того или иного вида.

В результате многочисленных исследований всего периода размножения, по характеру развития половых продуктов, формирования и функционирования половых желез, изменения морфофизиологических показателей (зрелости и упитанности) с учетом необходимых экологических условий для их прохождения можно разделить весь период размножения на несколько этапов.

Первый этап — ядерно-плазменное преобразование. Этот этап у всех неполовозрелых видов рыб самый длительный — от I до 7-8 лет в зависимости от вида рыб и температурных условий их питания. В гонадах протекает интенсивный процесс оогенеза; половые клетки на всех фазах протоплазматического (малого) роста; яичники находятся в I и II стадиях зрелости; продолжительность этого этапа зависит от экологических условий существования особей и прежде всего от температурных, под влиянием которых он сокращается или удлиняется.

Второй этап — трофоплазматического (большого) роста — состоящий из двух подпериодов: раннего и позднего вителлогенеза; идет бурное накопление питательных веществ в ооцитах; продолжительность несколько месяцев (от 2 до 8); яичники в III и IV стадиях зрелости; половые клетки представлены от оогонии до ооцитов фазы накопленного желтка; Инн нормального прохождения данного этапа требуется в основном условия для интенсивного нагула (питания).

Третий этап — предовуляционный — когда ооциты готовы к овуляции. В ооцитах протекают структурные изменения: перемещение ядра, изменение протоплазмы и т. д. Яичник переходит в V стадию. Здесь явные признаки, характерные для рыб с разными типами икротетания, — единовременный, порционный и переходный. Необходимо присутствие всех экологических факторов — температуры, субстрата и т. д.; при отсутствии хотя бы одного из них овуляция не происходит, а зрелые икринки подвергаются резорбции.

Четвертый — после нерестовый. Яичники освобождены от зрелой икры — на гистологическом срезе видны оставшиеся фолликулярные оболочки, единичные зрелые ооциты и комплекс половых клеток младшей генерации. Этап не длительный — от нескольких часов до нескольких недель или месяцев, в зависимости от вида рыб и особенности их нереста. Яичники переходят в VI—II стадии в зависимости от типа икротетания рыб.

Пятый этап — характерен для рыб, завершивших нерест, и посленерестовых резорбционных процессов. Он длится не более 1-2 месяца в зависимости от вида рыб и температурных условий. Яичники находятся во II (у единовременно нерестующихся и некоторых порционно нерестующих рыб) или III (у порционнонерестующихся видов рыб) стадиях зрелости. Рыба в течение этого периода интенсивно нагуливается, идет накопление резервных веществ (жира в мышцах, внутренностях и гонадах). Показатель упитанности и жирности рыб достигают максимальных величин, а зрелость — минимальной.

Знание условий прохождения половых циклов, сроки и условия перехода половых клеток из одной фазы в другую, переход гонад из одной стадии в другую необходимы для решения ряда практических задач: зная время начала и конец интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах (продолжительность трофоплазматического роста ооцитов), можно получить зрелую икру в разное время, что особенно необходимо при искусственном рыбозаведении; учитывая особенности развития половых клеток, функционирования половых желез (синхронность или асинхронность развития ооцитов, единовременность или порционного икротетания) можно получить несколько потомства от различного количества выметанных порций

икры; изучив картину посленерестовых резорбционных процессов, можно судить о времени и о количестве выметанных порций икры; зная состояние овоцитов, охваченных резорбцией, можно установить причину, вызвавшую этот процесс, и точно указать последствия (останутся ли самки яловыми; будут ли готовы к очередному половому сезону).

7.2. Размножение рыб. Икрометание.

Воспроизводству животных, в том числе рыб, в связи с задачами их разведения и влиянием на различные звенья репродуктивного процесса разнообразных факторов среды всегда уделялось большое внимание. В настоящее время накоплен значительный фактический материал об особенностях гаметогенеза у большинства видов рыб, о времени наступления половой зрелости и продолжительности жизни особей в различных водоемах. Постоянно пополняются сведения о типе и характере нереста, об экологии размножения пресноводных и морских видов рыб.

Определенные сложности возникают при необходимости оценки степени толерантности к действиям различных факторов — естественных и антропогенных не только на все этапы и периоды онтогенеза рыб, но даже на гаметогенез, половую цикличность и нерест рыб.

При изучении процесса эмбриогенеза возникает сложная взаимосвязь процесса нереста с комплексом экологических факторов, определяющих условия размножения видов рыб, например у воблы, судака, сазана и леща.

Помимо накопления сведений о времени созревания половых продуктов и протекания эмбрионального развития в природе у особей разных популяций одного вида, сведения об эмбриогенезе могут быть получены в условиях экспериментального содержания рыб. Однако в условиях экспериментов не всегда удается получить результаты по воспроизводству гидробионтов. Для успешных экспериментальных исследований необходимо использование уже имеющихся сведений о режиме развития особей того или иного вида в разнообразных природных водоемах.

Все виды рыб можно разделить на поли- и моноциклических. Моноциклические рыбы гибнут вскоре после первого нереста, а полициклические нерестятся с возраста наступления половой зрелости и до конца жизни. Также можно выделить средне- и длиннорыбных рыб, данное деление осуществляется на основании растянутости полового созревания одного поколения во времени.

Половая зрелость у рыб (время первого нереста) наступает в разном возрасте: рано (2-3 года) — это короткоцикловые виды, в среднем возрасте (4—7 лет) — среднесозревающие виды и в позднем возрасте (8—15 лет) — это длиннорыбные виды рыб. Скорость полового созревания различна у особей в разнотипных популяциях даже у одного и того же вида.

Для уточнения времени размножения рыб, выяснения продолжительности нерестового периода, определения количества выметываемых порций икры, сравнения возраста самок, пришедших впервые на нерест (пополнение) и нерестящихся повторно (остаток), и ритма размножения особей различных экологических групп и разнотипных популяций помогает анализ резорбционных процессов в яичниках рыб.

Эколого-морфологические исследования резорбционных процессов яичников рыб показали, что резорбция может протекать как естественный физиологический процесс в разные периоды жизни самок или как патологический процесс, связанный с неблагоприятными условиями существования производителей.

Как естественный физиологический процесс протекает:

резорбция части ооцитов протоплазматического роста при становлении той или иной индивидуальной плодовитости самок;

резорбция отдельных невыметанных ооцитов в различных фазах трофоплазматического роста (так называемая «остаточная» икра) — переход половых желез в исходное состояние перед началом нового полового цикла (у видов рыб с единовременным нерестом) или развитием и выметыванием очередной порции икры у видов рыб с порционным нерестом;

резорбция опустевших фолликулов после процесса овуляции — переход половых желез в исходное состояние перед началом нового полового цикла и выметыванием очередной порции икры у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным нерестом.

Массовая резорбция ооцитов в конечных фазах трофоплазматического роста свидетельствует о неблагоприятных условиях воспроизводства (перегорожены пути к нерестилищам, отсутствие нерестового субстрата и т. п.). Скорость резорбционных процессов меняется в связи с изменением температурного режима водоемов.

Необходимо учитывать, что резорбционные процессы в разной мере оказывают влияние на ход развития половых клеток у видов рыб с синхронным ростом ооцитов и единовременным нерестом и у видов рыб с асинхронным ростом ооцитов и порционным икрометанием. У рыб с единовременным нерестом замедление процессов резорбции приводит к длительным нарушениям полового цикла, у других процессы резорбции и развития половых клеток могут протекать одновременно.

Единовременное и порционное икрометание. При единовременном икрометании вся икра созревает одновременно. У рыб с порционным икрометанием икра созревает и выметывается порциями в течение длительного времени. Например, у колюшки процесс икрометания измеряется несколькими секундами, у воблы и окуня — несколькими часами, у сазана и леща — несколькими сутками. Треска, выметывающая за нерестовый сезон 3-4 порции икры, проводит на нерестилище 1,5-2,0 мес, султанка — 3 мес. Порциями мечут икру хамса, укляя, каспийские сельди, тюлька, шпроты, красноперка, линь, густера, шемая, сом и др.

Нередко у одного и того же вида в одном водоеме наблюдается единовременное, а в другом порционное икрометание. Для аральского леща, например, характерно порционное икрометание, в то время как в северных водоемах он выметывает икру единовременно. Порционное икрометание является адаптацией вида к воздействию неблагоприятных факторов среды и способствует увеличению плодовитости, большей вероятности выживания икры и личинок, лучшему питанию молоди благодаря равномерному использованию кормовой базы.

В связи с изменением условий существования производителей, например с изменением температурного режима в водоемах, может существенно меняться время интенсивного накопления питательных веществ в ооцитах и, таким образом, у некоторых видов рыб один тип развития половых клеток в течение года переходит в другой. В водоемах средних широт у судака, леща, линя отмечен первый тип сезонного хода развития половых клеток, в водоемах юга у этих же видов рыб отмечен в развитии половых клеток второй тип гаметогенеза. У некоторых видов рыб (плотва, сазан и некоторые другие) не наблюдалось изменений в сезонном ходе развития половых клеток в водоемах разных широт.

Тип выметывания половых клеток у самцов всегда порционный. Среди пресноводных видов рыб намечены четыре функциональных типа семенников по способу образования семенной жидкости:

только в семяпроводе, что характерно для рыб с растянутым нерестом — ерш, сазан, шемая, лещ, голавль и др.;

помимо семяпровода в семенных канальцах за счет апокриновой или голокриновой секреции клеток фолликулярного эпителия — окунь, налим, волжская сельдь;

в семенных канальцах и семяпроводе за счет секреции липидов без разрушения клеток эпителия — щука, лососевые, осетровые;

помимо семяпровода в семенных канальцах за счет эксудативных процессов — судак.

Основные типы гаметогенеза в течение ежегодно повторяющегося полового цикла могут быть представлены в следующем виде:

интенсивное накопление питательных веществ завершается к зиме (особи зимуют со зрелыми половыми клетками);

интенсивное накопление питательных веществ протекает незадолго до весенне-летнего размножения особей (самки зимуют с незрелыми половыми клетками);

интенсивное накопление питательных веществ протекает в течение короткого времени незадолго до осеннего размножения особей (самки зимуют с яичниками в посленерестовой стадии зрелости гонад).

7.3. Методы исследования развития икры рыб

Исследование развития икры рыб проводят многими способами, такими как исследование эмбриологии личинки на фиксированном материале (залитым в какую-либо среду), прижизненное исследование развитие икры (наблюдение под микроскопом изменений внешнего вида личинки и зародышевых структур, внутри оболочки) и т. д.

Зная закономерности влияния факторов среды, в частности температуры, на характер роста, эффективность использования запасных веществ желтка и динамику энергетических затрат в процессе развития рыб, на ранних этапах онтогенеза появляется возможность определения оптимальных значений факторов среды и регуляции развития, т. е. управления развитием и ростом. Это необходимо с целью получения особей не только в заранее планируемые сроки, но и с заданными морфофункциональными параметрами. Полученные значения позволяют достаточно четко определить наиболее оптимальные значения температур для этого вида.

Одним из видов исследования развития молодежи рыб является **эколого-морфологическое направление**.

В этом аспекте были исследованы на последовательных стадиях развития форма тела, форма и функция плавников, пищеварительная и центральная нервная системы, ротовой и глоточный аппараты, органы зрения и органы боковой линии. При исследовании экологии рыб особое внимание обращали на места обитания, поведение и характер питания. Некоторые экологические особенности устанавливали на основании строения рыбы на данном этапе развития. Например, об отношении зародыша к кислороду судили по строению кровеносной системы и характеру его движения.

Исследование строения рыб на последовательных стадиях развития позволило установить ряд закономерностей. Было установлено, что переход с одного этапа

развития на другой происходит скачкообразно и что размеры рыб на каждом этапе, хотя и варьируют в определенном диапазоне, постоянны для каждого вида.

Размеры молоди на каждом этапе могут варьироваться сильнее или слабее в зависимости от окружающих условий. При неблагоприятных условиях размах вариаций увеличивается и размер молоди на более позднем этапе развития может оказаться меньше размера ее на более раннем этапе. В одновозрастной популяции часть молоди, отставшая в развитии, переходит на следующий этап позже своих сверстников. Таким образом, в популяции возникает разнокачественность (разноэтапность), одновозрастная популяция оказывается состоящей из рыб, находящихся на разных этапах, т. е. в различных отношениях с окружающей средой, что позволяет виду полнее использовать все возможности водоема и тем самым увеличить его численность.

Характеристика нерестилищ. Нерестилища обнаруживаются путем непосредственного наблюдения за рыбами в процессе самого нереста или по наличию кладок икры и только что вылупившейся молоди данного вида. При их описании надо указывать, кроме места нереста (река, прибрежная ее часть, русло, поймы и т. д.), его глубину, характер грунта, наличие или отсутствие течения, его скорость и направление, прозрачность воды, ее температуру, содержание кислорода и рН, а также степень загрязнения отходами промышленности, детергентами и т. д. — фактор, который в настоящее время нельзя не учитывать.

Скорость течения определяется с помощью вертушек Жестовского и Бурцева, а также измерителя потока типа «Балт». Если их нет — с помощью поплавка, изготовленного из любого плавучего материала. Определение скорости течения необходимо повторить 2-3 раза и затем вычислить ее среднюю величину. Направление течения определяют по направлению движения плавущих предметов.

Количество растворенного в воде кислорода определяется по Винклеру два раза в сутки — один-два раза в неделю; рН следует определять одновременно с определением кислорода. Методики определения кислорода и величины рН можно найти в любом учебнике по гидрохимии, в частности в руководствах. Прозрачность воды определяется по диску Секки. Измерять температуру воды как на нерестилищах, так и при инкубации икры в лабораторных условиях необходимо не менее трех раз в сутки — в 6-7, 13—14, 18—19 часов. Для систематического наблюдения за изменениями температуры воды на нерестилищах рекомендуется использовать обычный метеорологический термограф с недельным заводом, заключенный в водонепроницаемый корпус.

Оплодотворение и развитие икры. Икру для изучения ее развития получают, собирая на нерестилищах, отсаживая производителей для естественного нереста или путем искусственного осеменения. Искусственное осеменение может быть произведено мокрым или сухим способом. При мокром способе к отцеженной в сосуд икре приливают воду, а затем молоки. При сухом способе к отцеженной в сосуд икре приливают молоки, тщательно их перемешивают перышком или насухо вытертым хвостом рыбы, а затем добавляют воду. Через 2—3 мин жидкость сливают и икру заливают свежей водой. Выбор того или иного способа осеменения зависит от видовых особенностей половых продуктов и условий, в которых производится осеменение. Например, для рыб с донной или клейкой икрой хорошие результаты дает сухой способ осеменения, а для рыб с пелагической икрой он менее пригоден, так как при осеменении этим способом повреждаются нежные оболочки их икры.

Для искусственного осеменения берут живых или недавно умерших рыб с текучими или с вытекающими при легком надавливании на брюхо половыми продуктами. При оплодотворении икры одной самки рекомендуется брать молоки от двух самцов для

гарантии качества спермы. Перед осеменением тело производителей вытирают, чтобы удалить слизь и грязь. Выпускать икру и молоки следует так, чтобы они стекали в сосуд по хвосту рыбы. Если икра клейкая, ее несколько раз промывают свежей водой, если пелагическая, то всплывшие икринки переносят сеточкой в высокие сосуды со свежей водой. Клейкую икру при размешивании размазывают в один слой по дну кристаллизаторов, чашек Петри или других аналогичных сосудов. Слипшуюся в комки икру удаляют. Инкубацию икры следует проводить при температуре, близкой к естественной, не допуская нагревания и освещения прямым солнечным светом.

Правила фиксации и хранения материала. Выловленную молодь фиксируют на месте 5%-ным формалином. Количество фиксирующей жидкости должно быть больше объема молоди минимум в 4 раза. Банка для фиксации должна быть достаточно большой, чтобы молодь рыб свободно располагалась в фиксирующей жидкости. Через 12 часов 5%-ный формалин заменяется на 4%-ный, в котором молодь будет храниться в дальнейшем. Предварительно из проб выбирается грязь и растительность. На ранних этапах развития молодь лучше фиксировать формалином с поваренной солью (7 г соли на 1 л формалина). При такой фиксации хорошо сохраняется форма личинок. Предличинок или личинок помещают в маленькие пробирки, которые плотно затыкают ватной пробкой (предварительно вложив в них этикетку) и складывают пробкой вниз в большую банку с 4%-ным формалином. Для гистологической обработки материал фиксируется 10%-ным формалином.

Этикетирование. При сборе материала очень важно правильно его этикетировать. Сразу после фиксации в пробу кладется этикетка, написанная на кальке или плотной белой бумаге простым карандашом. Писать этикетки шариковой ручкой нельзя, так как паста для ручки быстро обесцвечивается. Этикетки, написанные заранее и высушенные, рекомендуется предварительно окунуть в спирт и только после того как они просохнут помещать в банку или пробирку с фиксированным материалом. В этикетке указывается: дата, место и время лова, температура воды, орудие лова.

Общие правила исследования развития молоди. Для детального исследования развития молоди, главным образом зародышевого периода, лучше всего получать материал путем искусственного осеменения, так как датированный материал в естественных условиях получить, как правило, невозможно.

Исследование развития следует проводить параллельно на фиксированном и живом материале, отмечая все изменения в строении и поведении, а также время до их наступления, прошедшее с момента осеменения, а после вылупления из оболочки также с момента вылупления.

При характеристике икры следует отмечать: ее форму, клейкость, цвет, прозрачность, диаметр ее в оболочке и без оболочки, величину перивителлинового пространства. При нахождении икры в природе — глубину, на которой была отложена икра, субстрат и характер ее расположения на субстрате, заиленность, стадию развития зародыша, которая определяется под микроскопом. Если оболочка икры непрозрачная, ее необходимо снять с помощью глазных пинцетов или препаровальных игл. Икру следует измерять как до, так и после фиксации.

Для характеристики строения молоди на различных этапах развития объекты подробно описываются и зарисовываются. Зарисовывать молодь можно как фиксированную в формалине, так и живую, обездвигивая ее слабым водным раствором уретана (примерно 0,5%), хлорэтоном, трикаинметансульфонатом или гидрохлорид-2-метил-4-винилокси-нолином. Желательно наряду с рисунком использовать макрофотографию, особенно для живого материала.

Окраска молоди. Для выявления на фиксированном материале некоторых особенностей строения молоди, в частности: границ миотомов, сгущений мезенхимы в плавниковой складке, закладок лучей и чешуи, формы и размера рта и т. д., применяется окраска водным раствором метиленовой сини. Для подкрашивания объекты опускают на несколько секунд в некрепкий раствор метиленовой сини, затем их переносят в чистую воду. Также можно поверхность тела личинок подкрашивать кисточкой, смоченной в растворе метиленовой сини. Концентрацию раствора и время окрашивания устанавливают опытным путем, так как для разных видов и для личинок разных возрастов они различны. Как правило, личинки на более поздних этапах развития окрашиваются дольше, чем на ранних. Объекты необходимо рассматривать под микроскопом сразу же после окрашивания, так как они быстро раскрашиваются, становятся равномерно голубыми и детали строения снова исчезают.

Для выявления окостенений осевого скелета, скелета плавников, челюстного аппарата и т. д. употребляют красный ализарин, который окрашивает костную ткань в красный цвет. В насыщенный в 96%-ном спирте раствор красного ализарина прибавляют по каплям ледяную уксусную кислоту до слабого запаха уксуса и изменения цвета раствора. На 1 часть этого раствора берут 9 частей 70%-ного спирта. Окрашиваемые объекты помещают на 24 часа в полученный раствор, затем их переносят в 96%-ный спирт до прекращения отдачи краски. Хранят в 75%-ном спирте или в 4%-ном формалине. Перед окрашиванием личинок, фиксированных формалином, не отмывают, крупные экземпляры споласкивают водой.

Анализ периодов развития молоди. На основании особенностей строения и поведения молоди рыб в их развитии до наступления половой зрелости выделены зародышевый, личиночный и мальковый периоды, каждый из которых состоит из ряда этапов.

Зародышевый период длится с момента оплодотворения до начала внешнего питания. Последние зародышевые этапы могут проходить, например, у карповых и окуневых, вне оболочки. Наблюдение за эмбриональным развитием, особенно на ранних этапах, нужно проводить на живом материале, при этом следует отмечать начало набухания икры, образование перивителлинового пространства, дробление, образование бластулы, обрастания бластодермой желточного мешка, начало сегментации тела, закладки органов (глаз, слуховых пузырьков и отолитов в них, хвостовой почки и т.д.), начало кровообращения и сердцебиения, его частоту, появление эритроцитов, возникновение протоплазматической моторики и движения зародыша, развитие желез вылупления и приклеивания, их расположение, стадию, на которой зародыш вылупился, и соискание длины только что вылупившейся молоди. Частоту ударов сердца и число движений зародыш подсчитывают с секундомером в течение 1 мин. Подсчет повторяют не меньше трех раз и берут среднюю.

Личиночный период длится от начала внешнего питания до исчезновения личиночных признаков и начала развития чешуйного покрова, после чего молодь переходит на мальковый период, который длится до наступления половой зрелости. У некоторых видов бычков личиночный период развития фактически отсутствует, соответствующие этому периоду этапы проходят у них в оболочке икринки.

При описании развития молоди после вылупления на последних зародышевых и личиночных этапах развития следует отмечать: размеры молоди на каждом этапе развития, особенно при переходе с этапа на этап и длину тела, на некоторых этапах развития размеры личинок рыб могут служить одним из признаков для их определения); наличие или отсутствие органов приклеивания, их расположение; форму

желточного мешка (грушевидная, сигарообразная, яйцевидная); наличие жировых капель, их количество (одна большая или много мелких); цвет желтка и жировых капель; количество туловищных и хвостовых миотомов; форму и ширину плавниковой складки; величину и расположение грудных плавников; расположение и величину закладки непарных плавников (в спинном, хвостовом и анальном отделах плавниковой складки сгущения мезенхимы внешне имеют вид уплотненных участков ткани); развитие лучей в непарных и парных плавниках; количество лучей в спинном и анальном плавниках; закладку и развитие брюшных плавников; наполнение плавательного пузыря воздухом; пигментацию глаз и тела (количество, расположение и форма пигментных клеток используются как признак при определении личинок); форму, размер и положение рта; развитие челюстных зубов; для карповых — развитие жерновка и глоточных зубов, их число, расположение и форма; величину жаберной крышки (закрывает или нет жаберные дужки); появление жаберных лепестков и жаберных тычинок; образование перегородок в обонятельных ямках; начало развития желудка и петель кишечника; начало закладки чешуи.

После перехода на мальковый период развития у молоди следует отмечать форму плавников, их расположение, число лучей в непарных плавниках, развитие чешуи, развитие клапана в обонятельных ямках, замыкание канала боковой линии, развитие желудка и петель кишечника, строение челюстных и глоточных зубов; число, величину и форму жаберных тычинок; форму, размер и положение рта.

Для понимания морфоэкологических особенностей отдельных видов рыб на зародышевых и ранних личиночных этапах большое значение имеет строение кровеносной системы, так как на этих этапах она несет функцию органа дыхания и в связи с этим имеет специфические морфологические особенности. Изучать строение кровеносной системы можно только на живом материале. При исследовании следует отмечать, кроме начала сердцебиения, строение и развитие сосудистой системы желточного мешка, сеть кровеносных сосудов в плавниковой складке, особенно в дорсальном и анальном ее отделах, развитие туловищных сегментальных сосудов, жаберных сосудов, псевдобранхии и т. д.

Длина молоди и пропорции ее тела. Измерять можно живой или фиксированный в формалине материал. Необходимо указывать, измерялась живая или фиксированная молодь, так как при фиксации формалином размер молоди уменьшается, причем на ранних этапах он уменьшается сильнее, чем на более поздних. Измерять фиксированную молодь следует не раньше, чем через сутки после фиксации, так как уменьшение ее размера происходит в течение первых суток. Молодь длиной до 18 мм измеряется при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм; свыше 18 мм — кронциркулем под биноклем; более крупная молодь (свыше 30 мм) — штангенциркулем.

Чтобы проследить изменения пропорций тела в течение развития и установить границы этапов, на которых происходят эти изменения, подбирается по длине последовательный ряд молоди: до 10 мм длиной — с интервалом 0,1-0,2 мм, от 10 до 20 мм длины — с интервалом 0,25-0,5 мм, от 20 до 30 мм длины — с интервалом 0,5—1,0 мм. При небольшой вариабельности пропорций тела на каждом этапе развития и четко видимых изменениях пропорций тела при переходе с этапа на этап можно ограничиться измерением одного экземпляра каждого размера. При значительной вариабельности следует брать по 5-10 экз. каждого размера в зависимости от количества материала и размаха вариабельности.

Длительность этапов развития в лабораторных условиях устанавливается прямым наблюдением. В естественных условиях вычисляется по времени, прошедшему от появления в уловах первых экземпляров молоди на данном этапе до появления их на последующем и до появления-1 массового количества молоди на данном и последующем этапах. Для этого необходимы ежедневные ловы молоди, желательны на одних и тех же местах. Длительность периодов развития устанавливается аналогично длительности этапов.

В естественных условиях устанавливается также время, в течение которого в водоеме встречается молодь на каждом этапе развития, и разнокачественность одновременно встречающейся в водоеме молоди — разноэтапность и разноразмерность.

Скорость роста. Для установления скорости роста молоди и колебаний ее размеров на каждом этапе необходимо промерять, если в пробе меньше 50 экз., — всю пробу, если больше — 50 экз. При разведении в искусственных условиях, поскольку материал обычно бывает более однородным, для измерения при ежедневной фиксации можно брать 10-20 экз. в зависимости от количества материала и его однородности. Для установления весового роста молодь взвешивается на весах. На ранних личиночных этапах взвешивается одновременно по 10—20 экз. одного размера, а затем вычисляется средний вес для данного размера.

Поведение молоди. При наблюдении за молодой следует отмечать: поведение ее после вылупления (подвешивается к растениям, лежит на дне, прячется под камни, делает «свечи» и т. д.), места ее обитания и поведение на различных этапах развития, — реакцию на свет, течение, тактильные раздражения, колебания воды, стук по стенке сосуда. Для проходных и полупроходных рыб — начало ската, размеры молоди, этап, на котором она скатывается, поведение во время ската, образование стай.

Исследования питания молоди. Для определения питания личинок рыб их вскрывают под микроскопом с помощью препаровальных игл, выделяют кишечный тракт, который также вскрывают. Пищевые организмы определяют, по возможности, до вида, подсчитывают число экземпляров каждого вида и с помощью окуляр-микрометра измеряют их размер. Измерение пищевых организмов необходимо для определения предельного размера пищи, которую способна захватывать личинка того или иного этапа развития. Кроме того, размер пищевых организмов необходим для того, чтобы рассчитать вес пищевого комка.

Для установления характера питания рекомендуется вскрыть не менее 20—25 личинок каждого этапа. У небольших личинок пищевые организмы подсчитывают во всем пищевом комке, с ростом личинок можно анализировать 1/2 или 1/4 его часть. Для облегчения определения остатков организмов в пище и установления избирательной способности молоди раз в пятидневку на местах ее лова берутся пробы планктона. В пробу планктона прибавляют на глаз 40%-ный формалин.

При анализе питания молоди следует отмечать начало активного питания, кормовые объекты на всех этапах развития, их видовой и количественный состав, абсолютный и относительный размер, индексы потребления.

7.4. Строение половой системы самцов

Развитие мочеполовой системы в эволюции рыб привело к обособлению половых протоков от выделительных.

У круглоротых специальных половых протоков нет. Из разрывающейся половой железы половые продукты выпадают в полость тела, из нее – через половые поры – в мочеполовой синус, а затем через мочеполовое отверстие выводятся наружу.

У хрящевых рыб половая система связана с выделительной. У самцов вольфов канал служит семяпроводом и через мочеполовой сосочек также открывается в клоаку.

У костистых рыб вольфовы каналы служат мочеточниками, мюллеровы каналы у большинства видов редуцируются, половые продукты выводятся наружу через самостоятельные половые протоки, открывающиеся в мочеполовое или половое отверстие.

Половые железы, гонады – семенники у самцов и яичники или ястыки у самок – лентовидные или мешковидные образования, висящие на складках брюшины – брыжейке – в полости тела, над кишечником, под плавательным пузырем. Строение гонад, сходное в основе, у разных групп рыб имеет некоторые особенности. У круглоротых половая железа непарная, у настоящих рыб гонады большей частью парные. Вариации в форме гонад у различных видов главным образом выражаются в частичном или полном слиянии парных желез в одну непарную (самки трески, окуня, бельдюги, самцы песчанки) или в ясно выраженной асимметрии развития: часто гонады бывают разные по объёму и массе (мойва, серебряный карась и др.), вплоть до полного исчезновения одной из них. У акул, скатов, химер имеются придаточные половые железы (передняя часть почки, становящаяся лейдиговым органом); выделения железы примешиваются к сперме.

У некоторых рыб конец семяпровода расширен и образует семенной пузырек (не гомологичен органам того же названия у высших позвоночных).

Известно о железистой функции семенного пузырька у некоторых представителей костистых рыб. От внутренних стенок семенника отходят внутрь семенные каналы, сходящиеся к выводному протоку. По расположению канальцев семенники костистых рыб разделяют на две группы: циприноидные, или ацинозные, – у карповых, сельдевых, лососевых, сомовых, щуковых, осетровых, тресковых и др.; перкоидные, или радиальные, – у окуневых, колюшковых и др.

В семенниках циприноидного типа семенные канальцы извиляются в различных плоскостях и без определённой системы. Вследствие этого на поперечных гистологических срезах видны их отдельные участки неправильной формы (так называемые ампулы). Выводной проток помещается в верхней части семенника. Края семенника округлы.

В семенниках перкоидного типа семенные канальцы тянутся от стенок семенника радиально. Они прямые, выводной проток расположен в центре семенника. Семенник на поперечном срезе имеет треугольную форму.

По стенкам канальцев (ампул) лежат крупные клетки – исходные семенные клетки, первичные сперматогонии, будущие сперматозоиды.

Характерными особенностями развития семенников является сильная неравномерность (асинхронность) развития органа в целом. Особенно сильно эта неравномерность проявляется у впервые созревающих рыб, но вполне отчетливо выражена и у нерестующих повторно половозрелых особей. В результате практически все самцы нерестуют порционно и в течение длительного периода от них можно получать сперму.

Процесс созревания половых клеток у разных рыб проходит, в общем, по одной схеме. По мере развития половых клеток внутри яичников и семенников меняются и внешний вид, и размеры гонад. Это побудило составить так называемую шкалу

зрелости гонад, пользуясь которой можно было бы по внешним признакам гонад определить степень зрелости половых продуктов, что очень важно в научных и промысловых исследованиях. Чаще других используют универсальную 6-балльную шкалу, в основе которой лежат общие признаки для разных видов рыб.

У подавляющего большинства рыб осеменение наружное. У хрящевых рыб, которым свойственны внутреннее осеменение и живорождение, имеются соответствующие изменения в строении полового аппарата. Развитие зародышей у них происходит в заднем отделе яйцеводов, получивших название матки. Из костистых рыб живорождение свойственно гамбузии, морскому окуню, многим аквариумным рыбкам. У них молодь развивается в яичнике.

Шкала зрелости гонад самцов

- ювенильная: половые железы развиты очень слабо, имеют вид тоненьких ниточек. Невооруженным глазом пол различить нельзя, (в ткани семенника разбросаны половые клетки – сперматогонии; по форме и размерам они сходны с овогониями ювенильных самок)

1. Семенники представлены тонкими беловатыми или чуть розоватыми тяжами. Кровеносные сосуды на их поверхности не видны (Наряду со сперматогониями обнаруживаются сперматоциты I порядка)

2. Семенники на всем протяжении уплощены, в концевом отделе сужены, плотные, упругие, беловатого или розоватого цвета от множества мелких кровеносных сосудов. На поперечном разрезе семенник выглядит остроугольным, края его не сплываются; молоки не выделяются (Микроскопическая картина очень пестрая. В семенниках, например, циприноидного типа наряду с ампулами, заполненными сперматоцитами I и II порядков и сперматидами, встречаются ампулы, содержащие сперматозоиды. Имеются и сперматогонии – на периферии.)

3. Семенники большие, молочно- белого цвета, менее упруги. При надавливании на брюшко выделяются небольшие капли молока. При разрезе семенников края сплываются от выделяющейся спермы. (Резко увеличено количество ампул со сформированными сперматозоидами. Другие ампулы содержат сперматиды, т. е. продолжается асинхронность в развитии клеток, подготавливаемых к нересту)

4. Нерестовое состояние; сперма обильно выделяется при самом слабом поглаживании брюшка или даже без прикосновения Семенники наибольшего размера, они эластичны, молочно-белые или чуть кремового оттенка (Ампулы семенников в периферической и в центральной частях заполнены сперматозоидами, лежащими на периферии как бы волнами)

5. Выбой, состояние после нереста. Семенники, освобожденные от спермы, малы, мягки, розоватые с буроватым оттенком, на разрезе резко угловаты (Стенки семенных канальцев спавшиеся, утолщенные. Просветы канальцев узкие, в них встречаются отдельные невыметанные сперматозоиды. В пристенных участках лежат сперматогонии)

7.5. Строение половой системы самок

У самок большинства видов яйца выводятся из яичников по мюллеровым каналам, выполняющим роль яйцеводов и открывающимся в клоаку; вольфов канал является мочеточником.

У самок (большинства видов) зрелые яйца выводятся из яичника наружу через короткий проток, образованный оболочкой яичника. У самцов канальцы семенника

соединяются с семяпроводом (не связанным с почкой), который открывается наружу мочеполовым или половым отверстием

С внутренней стороны стенок яичника в щелевидную полость его отходят поперечные яйце несущие пластинки, на которых развиваются половые клетки. Основу пластинок составляют соединительнотканые тяжи с многочисленными ответвлениями. Вдоль тяжей проходят сильно разветвленные кровеносные сосуды. Зрелые половые клетки выпадают с яйценесущих пластинок в полость яичника, которая может быть расположена в центре его (например, окуневые) или сбоку (например, карповые).

Яичник непосредственно сливается с яйцеводом, выводящим яйца наружу. У некоторых форм (лососевые, корюшковые, угревые) яичники не замкнуты и зрелые яйца выпадают в полость тела, а уже из неё через специальные протоки выводятся из организма. Семенники большинства рыб – парные мешковидные образования. Зрелые половые клетки по выводным протокам – семяпроводам – выводятся во внешнюю среду через специальное половое отверстие (у самцов лососей, сельдей, щуки и некоторых других) или через мочеполовое отверстие, расположенное позади ануса (у самцов большинства костистых рыб).

Овогонии – будущие икринки – образуются в результате деления зачатковых клеток зародышевого эпителия, это округлые, очень мелкие, не видимые простым глазом клетки. После овогонииальных делений овогония превращается в овоцит. В дальнейшем в ходе овогенеза – развития яйцевых клеток – различают три периода: период синаптенного пути, период роста (малого – протоплазматического и большого – трофоплазматического) и период созревания.

У акул и скатов, которым свойственно внутреннее оплодотворение, оплодотворенное яйцо, продвигаясь по половым путям, окружается ещё одной – третичной – оболочкой. Рогоподобное вещество этой оболочки образует твердую капсулу, надежно защищающую зародыш во внешней среде.

В процессе развития овоцитов наряду с другими изменениями происходит колоссальное увеличение его размеров: так, по сравнению с овогониями, образованными при последнем овогонииальном делении, объём зрелого овоцита возрастает у окуня в 1 049 440, у воibly – в 1 271 400 раз.

У одной самки овоциты (а после овуляции – икринки) неодинаковы по величине: самые крупные могут превосходить самые мелкие в 1,5–2 раза. Это зависит от их расположения на яйценосной пластинке: овоциты, лежащие вблизи кровеносных сосудов, лучше снабжаются питательными веществами и достигают больших размеров.

Шкала зрелости гонад самок:

1. Ювенильная неполовозрелая (juvenis) Половые железы в виде прозрачных тонких нитей. Невооруженным глазом пол различить нельзя (Половые клетки – овогонии – обнаруживаются среди клеток герминативного эпителия)

2. Яичники представлены стекловидными тяжами; мягкие, розовато-желтоватого оттенка. Сквозь оболочку яичника видны невооруженным глазом или под лупой очень мелкие прозрачные овоциты. Яичник кажется зернистым. По стенкам тянутся крупные кровеносные сосуды. Яйценесущие пластинки при разрезе стенок яичника отделимы друг от друга, видно их расположение (Многочисленны овоциты периода малого (протоплазматического) роста, старшая генерация которых находится в фазе однослойного фолликула. Они округлой или многоугольной формы, плотно прилегают друг к другу. Имеются половые клетки предыдущих фаз развития)

У неполовозрелых рыб эта стадия следует за I; в яичниках половозрелых самок II стадия наступает после того, как исчезают признаки прошедшего нереста, т. е. после VI стадии

3. Яичники округлой формы, жёлтовато-оранжевого цвета, занимают около 1/3–1/2 длины полости тела. Они наполнены мелкими непрозрачными желтоватыми или беловатыми икринками, хорошо видимыми невооруженным глазом. При разрезе яичника икринки держатся комками; яйцenesущие пластинки ещё видны. По стенкам яичника проходят крупные ветвящиеся кровеносные сосуды (Овоциты лежат более густо вследствие увеличения их размеров. Они находятся в начале периода большого (трофоплазматического) роста: основная масса овоцитов проходит фазы ва куолизации цитоплазмы и начала желткообразования. Имеются младшие генерации. У уже нерестовавших самок могут встретиться резорбирующиеся невыметанные икринки)

4. Яичники сильно увеличены в объёме и занимают больше половины – иногда до 2/3 полости тела. Они светло-оранжевого цвета, туго набиты непрозрачными икринками. Стенки яичника прозрачны. При разрезе их выпадают отдельные икринки. Яйцenesущие пластинки неразличимы. Макроскопически легко заметить переход овоцитов старшей генерации в следующую фазу: в яичнике, близком к зрелости, среди желтых мутных овоцитов появляются одиночные более крупные и прозрачные икринки. Количество таких икринок увеличивается. (Овоциты старшей генерации находятся в конце периода трофоплазматического роста, т. е. в фазе наполнения желтком. Имеются овоциты младших генераций. Иногда встречаются остатки дегенерирующих зрелых икринок)

5. Яичники достигают максимальных размеров, они наполнены икринками, вытекающими при слабом поглаживании брюшка (а после гипофизарных инъекций – и без какого-либо надавливания). Овулировавшие икринки прозрачны, шаровидны (Овоциты старшей генерации достигли дефинитивных размеров. Глыбки желтка сливаются (у большинства видов). Ядро неразлично. Овоциты выходят из фолликулов. Присутствуют овоциты младших генераций)

6. Выбор, яичник после нереста. Стенки яичника спадаются, становятся дряблыми, непрозрачными, складчатыми, красновато-синеватого цвета. Опустошенный яичник сильно уменьшается в объёме (Опустевшие фолликулы, дегенерирующие оставшиеся невыметанными зрелые икринки, овоциты молодых генерации)

Через некоторое время воспаление проходит, яичник постепенно светлеет, становится светло-розовым и переходит в стадию II.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие существуют общие правила исследования развития молоди рыб?
2. Какие периоды развития молоди рыб вы знаете?
3. Опишите основные правила фиксации и хранения материала.
4. Какие существуют общие правила исследования развития молоди рыб?
5. Какую роль играет окраска молоди рыб для исследования этапов развития?
6. Какие периоды развития молоди рыб вы знаете? Чем они отличаются?
7. Опишите основные характеристики каждого периода.
8. Охарактеризуйте длительность этапов развития молоди рыб. Какие основные характеристики используются для деления на этапы?
9. Какими способами можно исследовать и оценить питание молоди рыб?
10. Строение семенников.
11. Шкала зрелости гонад.

12. Строение яичников.
13. Стадии зрелости гонад самок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. «Медицина». 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: «Сотис». 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
7. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 8 ГИСТОМОРФОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ И ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМ.

8.1. Общая характеристика пищеварительной системы рыб

При описании пищеварительного тракта рыб иногда пользуются терминологией, принятой для высших позвоночных, без учета особенностей его, специфичных для этой группы животных. При этом часто имеет место несоответствие в названии некоторых отделов. Терминологические ошибки случаются также вследствие того, что не учитываются особенности эмбриогенеза различных отделов пищеварительной системы. В связи с этим для уточнения соответствия названия отдельных частей пищеварительной системы их строению и особенностям эмбриогенеза необходимо дать краткую характеристику их, не претендуя на полноту освещения этих вопросов.

Основная часть пищеварительного тракта — желудок и кишка — развиваются из энтодермальной средней кишки. Рот и область анального отверстия образуются путем впячивания эктодермы. В отношении происхождения производных головного отдела или передней кишки — глотки и пищевода, выстланных многослойным эпителием, единой концепции нет. Широкое признание находит гипотеза, что выстилка этой части пищеварительного тракта рыб берет начало от особого зачатка — прехордальной пластинки.

Сформировавшейся пищеварительный тракт рыб состоит из ротоглоточной полосы (поскольку граница между ртом и глоткой у многих видов недостаточно четко выражена), короткого пищевода, желудка, если он у данного вида имеется, и кишки.

В противоположность млекопитающим, зубы у рыбы расположены не только на челюстях, но и на верхнем небе рта. Зубы обычно длинные и острые, похожие на шило, поскольку их назначение — только удержать добычу, пока она не будет проглочена. Это форма адаптации к дыханию жабрами, поскольку рыба может задохнуться, если ей придется жевать свою пищу. У некоторых видов зубы растут и на языке. Растительоядные рыбы имеют широкие, плоские зубы в глотке, предназначенные для измельчения пищи.

Форма желудка у разных видов различна. В основном можно выделить следующие типы: веретенообразный, сифонообразный, U-образный, мешковидный, с хорошо развитым фундальным отделом и мускульный желудок, встречающийся в основном у рыб-микрофагов, имеющих сильно развитую мускулатуру пилорического отдела. Желудок рыб принято подразделять на кардиальный, фундальный и пилорический отделы, однако часто это деление условно, поскольку у подавляющего большинства видов рыб в желудке имеются лишь фундальные железы, образованные главными клетками. Кардиальные и пилорические железы отмечены лишь у некоторых лососевых; примитивные пилорические железы имеются у растительноядных цихлид. У ряда видов желудок отсутствует, причем даже в пределах одного рода встречаются как виды, имеющие желудок, так и безжелудочные, весь процесс пищеварения у которых осуществляется в кишке. Границей между желудком (или пищеводом) у безжелудочных рыб и кишкой можно считать место впадения желчного протока, хотя анатомическая и гистологическая границы их часто не совпадают и последний впадает несколько ниже начала кишки. Этот ориентир важен при исследовании кишечника рыб, имеющих узкий пилорический отдел желудка, не отличающийся по диаметру от кишки. Известны случаи, когда сифонообразный желудок или узкий пилорический

отдел его описывали как кишку и, напротив, как желудок описывали расширенный передний отдел кишки у безжелудочных рыб. Иногда на границе желудка и кишки имеется складка — пилорический клапан. Точная граница между пищеводом или желудком и кишкой может быть установлена при гистологическом исследовании.

Кишка рыб делится на передний, средний и задний отделы. Употребление для данного случая названий «передняя», «средняя» и «задняя» кишка неудачно, поскольку эти названия характеризуют совсем иные отделы кишечника в эмбриогенезе. Передним отделом кишки считается прямой отрезок от места впадения желчного протока до вершины первой петли (место поворота кишки). У безжелудочных рыб он более или менее расширен и служит морфологическим аналогом желудка. У ряда рыб начало переднего отдела кишки представляет кишечную ампулу, от которой отходят пилорические придатки, имеющие то же гистологическое строение, что и кишка.

Задним отделом кишки принято считать отрезок от вершины последней петли до анального отверстия. Иногда он веретенообразно расширен, образуя преанальную ампулу. В последней у ряда сельдеобразных и лососеобразных рыб располагается спиральная складка. Спиральный клапан у хрящевых и ганоидных рыб отличается от последней у костистых рыб сильным развитием лимфоидной ткани.

Деление кишки рыб, как это иногда встречается в литературе, на двенадцатиперстную, тонкую, толстую и т. д. нецелесообразно, так как у рыб в гистологическом строении отсутствуют особенности, отличающие эти отделы у высших позвоночных. Тонкое строение кишки рыб при световом микроскопировании на всем ее протяжении кажется одинаковым, а различия в строении стенки кишки — имеющими лишь количественный характер.

Застенные железы пищеварительного тракта рыб представлены компактной печенью и преимущественно диффузной поджелудочной железой. Дольки последней располагаются вдоль кровеносных сосудов, прилежащих к кишечнику на всем его протяжении, и также включены в печень. У некоторых рыб, например у желтощека, имеется обособленная железа. Иногда при диффузной железе долька, расположенная у начала кишки, отличается более крупными размерами.

8.2. Гистоморфология пищеварительной системы

В пищеварительном тракте настоящих рыб различают ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, кишечник (тонкая, толстая, прямая кишка, заканчивающаяся анусом). У акул, скатов и некоторых их рыб перед анусом имеется клоака — расширение, куда изливается прямая кишка и протоки мочевой и половой систем.

В строении различных отделов имеется ряд особенностей. В ротовой полости рыб, как и других водных животных, нет слюнных желез. У высших позвоночных после смачивания пищи слюной в полости рта начинается ее частичная химическая обработка, у рыб ротовая полость служит или для отфильтровывания, отжатия пищи от воды (мирные), или для захватывания и удерживания добычи (хищники); железистые клетки ротовой полости и глотки выделяют слизь, которая не имеет пищеварительных ферментов, а способствует лишь проглатыванию пищи.

Язык мощный, выдвижной имеют только круглоротые, у костистых рыб он не обладает собственной мускулатурой.

В строении ротовой полости отражается приспособленность к определенному виду пищи.

Рот и ротовая полость обычно снабжены зубами. У хищников они располагаются как на челюстях, так и на других костях полости рта, иногда даже на языке; они острые, часто крючкообразные, наклонены внутрь к глотке и служат для схватывания и удержания жертвы.

Зубы рыб прирастают к костям или соединяются с ними подвижно. По мере снашивания они заменяются новыми. Наличием эмалевого колпачка и слоев дентина они напоминают зубы высших позвоночных.

У мирных рыб (многие сельдевые, карповые и др.) на челюстях нет зубов.

Тесно связаны со способом получения и видом пищи строение и подвижность челюстного и жаберного аппаратов. Жаберные щели, открываясь в глотку, связывают жаберную полость с пищеварительным трактом. Механизм питания координирован с дыхательным механизмом. Вода, всасываемая в рот при вдохе, несет и мелкие планктонные организмы, которые при выталкивании воды из жаберной полости (выдох) задерживаются в ней жаберными тычинками. Наиболее тонки, длинные и многочисленны они у рыб, питающихся планктоном (планктонофагов), так что образуют фильтрующий аппарат (сельди, некоторые сиги); некоторые рыбы имеют для этой цели эпителиальные папиллы на жаберных дужках; у толстолобика, использующего фитопланктон, они даже срастаются в сеточку. Отцеженный таким образом комочек пищи направляется в пищевод.

Хищные рыбы не нуждаются в отфильтровывании пищи, тычинки у них редкие, низкие, грубые, острые или крючковатые; они участвуют в удержании жертвы. У некоторых на жаберных дужках вместо тычинок имеются зубы. Но и у этих рыб захват и заглатывание добычи соотносится с интенсивностью и ритмом дыхания.

У некоторых бентосоядных рыб на задней жаберной дуге имеются глоточные зубы.

Широкие, массивные, они служат для перетирания пищи. Наиболее сильно глоточные зубы развиты у карповых, камбаловых и некоторых других рыб. У карповых глоточные зубы разнообразны по строению. Кроме глоточных зубов в перетирании пищи у них участвует жерновик. Форма, количество и расположение глоточных зубов имеет систематическое значение.

Следующий за глоткой пищевод, обычно короткий, широкий и прямой, с сильными мускулистыми стенками, проводит пищу в желудок. У открытопузырных рыб в пищевод открывается проток плавательного пузыря.

Желудок чаще мешковидно расширен; наибольшей величины он достигает у хищников, что связано с размерами добычи. Однако не все рыбы имеют желудок. К безжелудочным относятся карповые, многие бычки и некоторые другие.

В слизистой желудка имеются железистые клетки, специфические для этого отдела пищеварительного тракта, вырабатывающие соляную кислоту и пепсин, расщепляющий белок в кислой среде. Здесь у хищных рыб переваривается основная часть пищи.

В начальную часть **кишечника** (тонкую кишку) впадают желчный проток и проток поджелудочной железы. По ним в кишечник попадают желчь и ферменты поджелудочной железы, под действием которых происходят расщепление белков до аминокислот, жиров – до глицерина и жирных кислот и расщепление полисахаридов до сахаров, главным образом глюкозы.

В кишечнике, в условиях щелочной реакции, переваривание заканчивается. Особенно интенсивно оно происходит в переднем участке, имеющем больше пищеварительных соков. Здесь присутствует ряд ферментов, расщепляющих белки,

жиры и углеводы. Важное значение имеет пристеночное пищеварение, которое, в частности, регулирует гидролиз крахмала.

В кишечнике происходит всасывание питательных веществ, наиболее интенсивно – в заднем участке. Этому способствует складчатое строение его стенок, наличие в них ворсинкообразных выростов, пронизанных капиллярами и лимфатическими сосудами.

У низших рыб (акулы, скаты, осетровые, двоякодышащие) в расширенном участке кишечника – толстой кишке – имеется спиральный клапан (образующий витки выроста стенки). Назначение его – увеличение внутренней (всасывающей) поверхности кишечника.

У многих видов в начальной части кишечника помещаются слепые отростки – пилорические придатки, число которых сильно варьирует от 3 у окуня до 400 у лососей. Карповые, сомовые, щуки и ряд других рыб пилорических придатков не имеют. Пилорические придатки играют большую роль в пищеварении. Так, у радужной форели их общая длина более чем в 6 раз превышает длину кишечника, а их внутренняя поверхность в 3,2 раза превышает всасывающую поверхность переднего (тонкого) отдела кишечника. Гистологическое строение пилорических придатков одинаково со строением переднего отдела кишечника. Таким образом, при помощи пилорических придатков всасывающая поверхность кишечника увеличивается в несколько раз. В них происходит активный гидролиз белковых соединений; предполагают, что в пилорических придатках секретируются некоторые пищеварительные ферменты. У рыб, не имеющих желудка, кишечный тракт представляет собой большей частью недифференцированную трубку, суживающуюся к концу. У некоторых рыб, в частности у карпа, передняя часть кишечника расширена и напоминает по форме желудок. Однако это лишь внешняя аналогия – здесь нет характерных для желудка желез, вырабатывающих пепсин.

У безжелудочных рыб переваривание пищи происходит в кишечнике, здесь же происходит всасывание питательных веществ.

Строение, форма и длина пищеварительного тракта разнообразны в связи с характером пищи (объектами питания, их усвояемостью), особенностями переваривания. Наблюдается определённая зависимость длины пищеварительного тракта от рода пищи. Так, относительная длина кишечника (отношение длины кишечника к длине тела) составляет у растительноядных пинагора и толстолобика 6–15, у всеядных карася и карпа 2-3, у хищных щуки, судака, окуня –1,2. Относительную длину кишечника рекомендуют использовать наряду с другими селекционными признаками в племенной работе с карпом.

8.3. Застенные пищеварительные железы

Печень крупная пищеварительная железа, по размерам уступающая у взрослых рыб только гонадам. Ее масса составляет у акул 14-25%, у костистых 1-8% массы тела. Это сложная трубчато-сетчатая железа, по происхождению связанная с кишечником (у зародышей является его слепым выростом).

У большинства рыб, кроме некоторых лососевых, печень имеет многолопастную форму: в ней различают две, три, четыре, а у карповых даже семь лопастей.

В печеночной паренхиме тянутся печеночные артерии вены и желчные сосуды, собирающие желчь, вырабатываемую печеночными клетками.

Желчные протоки проводят желчь в желчный пузырь (только у единичных видов его нет). Желчь благодаря щелочной реакции нейтрализует кислую реакцию

желудочного сока. Она эмульгирует жиры, активирует липазу – фермент поджелудочной железы.

Из пищеварительного тракта вся кровь медленно протекает через печень. В печеночных клетках кроме образования желчи происходит обезвреживание попавших с пищей чужеродных белков и ядов; откладывается гликоген, а у акул и тресковых (треска, налим и др.) – жир и витамины. Пройдя через печень, кровь по печеночной вене направляется к сердцу.

Объём печеночных клеток меняется под влиянием интенсивности синтеза и расхода углеводов, которые обусловлены, в свою очередь температурой окружающей среды, подвижностью, половой зрелостью рыб, интенсивностью питания и качеством пищи. Поэтому цвет и плотность ткани и общая масса печени сильно колеблются в зависимости от биологических особенностей рыбы и сезона года. При обильном полноценном питании печень приобретает красно-коричневый цвет с глянцевым отливом и некоторую упругость, масса ее увеличивается; у голодающих рыб она становится дряблой тусклой, мутной, жёлто-зелёной, ее объём и масса сильно уменьшаются. У прудовых карповых рыб к осени печень достигает максимальных размеров и массы и становится самой тяжелой из всех органов в полости тела; к весне, после длительного зимнего голодания, масса ее резко снижается. Сокращение объёма печеночных клеток после нереста установлено у радужной форели.

Барьерная функция печени (очищение крови от вредных веществ путем образования безвредных соединений из поступающих ядов с находящимися в ней кислотами) обуславливает ее важнейшую роль не только в пищеварении, но и в кровообращении.

Поджелудочная железа – сложная альвеолярная железа, также производная кишечника, является компактным органом только у акул и немногих других рыб. У большинства рыб она визуально не обнаруживается, так как диффузно внедрена в ткань печени (большей частью), и поэтому ее можно различить только на гистологических препаратах. В таком случае обе железы носят общее название *hepatopancreas*.

У карповых рыб (лινь, серебряный карась, сазан) поджелудочная железа представлена скоплением специализированных групп клеток, которые локализуются в печени, брыжейке и жировой ткани кишечника, а также в селезенке.

В поджелудочной железе вырабатываются пищеварительные ферменты, действующие на белки, жиры и углеводы (трипсин, эрепсин, энтерокиназа, липаза, амилаза, мальтаза), которые выводятся в кишечник.

У костистых рыб (впервые среди позвоночных) встречаются в паренхиме поджелудочной железы островки Лангерганса, в которых многочисленны клетки, синтезирующие инсулин, выделяемый прямо в кровь и регулирующий углеводный обмен.

Таким образом, поджелудочная железа является железой внешней и внутренней секреции.

Из мешкообразного впячивания спинной части начала кишечника образуется у рыб плавательный пузырь – орган, свойственный только рыбам.

8.4. Гистоморфология дыхательной системы

Эволюция рыб привела к появлению жаберного аппарата, увеличению дыхательной поверхности жабр, а отклонение от основной линии развития – к выработке приспособлений для использования кислорода воздуха. Большинство рыб дышит

растворенным в воде кислородом, но есть виды, приспособившиеся частично и к воздушному дыханию (двоякодышащие, прыгун, змееголов и др.).

Основные органы дыхания. Основным органом извлечения кислорода из воды являются жабры.

Жабры выполняют те же функции, что и легкие у наземных животных, снабжая тело кислородом и избавляя его от двуокиси углерода. У многих обитающих в морской воде рыб жабры также являются органом секреции, освобождаящим рыбу от избытка соли. Однако большая часть этой секреции выходит с мочой через почки, которые также контролируют баланс воды и, частично, баланс соли.

Форма жабр разнообразна в зависимости от видовой принадлежности и подвижности: это или мешочки со складочками (у рыбообразных), или пластинки, лепестки, пучки слизи, имеющие богатую сеть капилляров. Все эти приспособления направлены на создание наибольшей поверхности при наименьшем объеме.

У костистых рыб жаберный аппарат состоит из пяти жаберных дуг, располагающихся в жаберной полости и прикрытых жаберной крышкой. Четыре дуги на внешней выпуклой стороне имеют по два ряда жаберных лепестков, поддерживаемых опорными хрящами.

Жабры состоят из тонкокожих, насыщенных кровью волокон на упругих дугах. Обратная сторона этих дуг, обращенная к полости рта, покрыта так называемыми жаберными тычинками — фильтрующим механизмом для сбора мельчайших частичек пищи. Эти тычинки чрезвычайно развиты, у видов, питающихся в основном планктоном, например у сельди, сига, некоторых гольцов и других фильтрующих свою пищу рыб.

Жаберные лепестки покрыты тонкими складками — лепесточками. В них и происходит газообмен. К основанию жаберных лепестков подходит приносящая жаберная артерия, ее капилляры пронизывают лепесточки; из них окисленная (артериальная) кровь по выносящей жаберной артерии попадает в корень аорты. Число лепесточков варьирует; на 1 мм жаберного лепестка их приходится: у щуки — 15, камбалы — 28, окуня — 36. В результате полезная дыхательная поверхность жабр очень велика.

Более активные рыбы имеют относительно большую поверхность жабр; у окуня она почти в 2,5 раза больше, чем у камбалы.

Общая схема механизма дыхания у высших рыб представляется в следующем виде. При вдохе рот открывается, жаберные дуги отходят в стороны, жаберные крышки наружным давлением плотно прижимаются к голове и закрывают жаберные щели. Вследствие уменьшения давления вода всасывается в жаберную полость, омывая жаберные лепестки. При выдохе рот закрывается, жаберные дуги и жаберные крышки сближаются, давление в жаберной полости увеличивается, жаберные щели открываются и вода выжимается через них наружу. При плавании рыбы ток воды может создаваться за счет движения с открытым ртом.

В капиллярах жаберных лепесточков из воды поглощается кислород (он связывается гемоглобином крови) и выделяются двуокись углерода, аммиак, мочевины. Большую роль играют жабры и в водно-солевом обмене, регулируя поглощение или выделение воды и солей. Замечательны приспособления для дыхания у рыб в эмбриональный период развития — у зародышей и личинок, когда жаберный аппарат ещё не сформирован, а кровеносная система уже функционирует. В это время органами дыхания служат: а) поверхность тела и система кровеносных сосудов Кювьеровы

протоки, вены спинного и хвостового плавников, подкишечная вена, сеть капилляров на желточном мешке, голове, плавниковой кайме и жаберной крышке; б) наружные жабры. Это временные, специфические личиночные образования, исчезающие после образования дефинитивных органов дыхания. Чем хуже условия дыхания эмбрионов и личинок, тем сильнее развивается кровеносная система или наружные жабры. Поэтому у рыб, близких в систематическом отношении, но различающихся экологией нереста, степень развития личиночных органов дыхания различна.

Дополнительные органы дыхания. К дополнительным приспособлениям, помогающим переносить неблагоприятные кислородные условия, относятся водное кожное дыхание, т. е. использование растворенного в воде кислорода при помощи кожи, и воздушное дыхание – использование воздуха при помощи плавательного пузыря, кишечника или через специальные добавочные органы.

Дыхание через кожу тела – одна из характерных особенностей водных животных. И хотя у рыб чешуя затрудняет дыхание поверхностью тела, у многих видов роль так называемого кожного дыхания велика, особенно в неблагоприятных условиях. По **интенсивности кожного дыхания** пресноводных рыб делят на три группы:

1. Рыбы, приспособившиеся жить в условиях сильного дефицита кислорода. Это рыбы, населяющие хорошо прогреваемые, с повышенным содержанием органических веществ водоемы, в которых часто наблюдается недостаток кислорода. У этих рыб доля кожного дыхания в общем дыхании достигает 17–22%, у отдельных особей – 42–80%. Это карп, карась, сом, угорь, вьюн. При этом рыбы, у которых кожа имеет наибольшее значение в дыхании, лишены чешуи или она мелкая и не образует сплошного покрова. Например, у вьюна 63% кислорода поглощается кожей, 37% – жабрами; при выключении жабр через кожу потребляется до 85% кислорода, а остальная часть поступает через кишечник.

2. Рыбы, испытывающие меньший недостаток кислорода и попадающие в неблагоприятные условия реже. К ним относятся обитающие у дна, но в проточной воде, осетровые – стерлядь, осетр, севрюга. Интенсивность кожного дыхания у них составляет 9–12% от общего.

3. Рыбы, не попадающие в условия значительного дефицита кислорода, живущие в проточных или непроточных, но чистых, богатых кислородом водах. Интенсивность кожного дыхания не превышает 3,3–9% от общего. Это сиги, корюшка, окунь, ёрш.

Через кожу происходит также выделение углекислоты; так, у вьюна этим путем выделяется до 92% общего количества.

При извлечении кислорода из воздуха во влажной атмосфере участвует не только поверхность тела, но и жабры. Важное значение при этом имеет температура.

Наибольшей выживаемостью во влажной среде отличаются карась (11 сут.), линь (7 сут.), сазан (2 сут.), в то же время лещ, краснопёрка, уклея могут жить без воды всего несколько часов (при низкой температуре).

Вьюн и угорь могут в течение нескольких дней жить вне воды при условии сохранения влажности кожи и жабр; это позволяет угрю переползать даже из одного водоема в другой.

При перевозке живой рыбы без воды кожное дыхание почти целиком обеспечивает потребность организма в кислороде.

У некоторых рыб, живущих в неблагоприятных условиях, выработались приспособления для дыхания кислородом воздуха. К ним прежде всего относится способ, специфичный для рыб, не свойственный другим позвоночным, – дыхание при помощи кишечника. В стенках кишечника образуются скопления капилляров. Воздух,

заглатываемый ртом, проходит через кишечник, и в этих местах кровь поглощает кислород и выделяет двуокись углерода, при этом из воздуха поглощается до 50% кислорода. Такой вид дыхания свойствен вьюновым, некоторым сомовым и карповым рыбам; значение его у разных рыб неодинаково. Например, у вьюна в условиях большого недостатка кислорода именно этот способ дыхания становится почти равным жаберному.

При заморах рыбы заглатывают ртом воздух; воздух аэрирует находящуюся в ротовой полости воду, которая проходит затем через жабры.

Другим способом использования атмосферного воздуха служит образование специальных добавочных органов, например лабиринтового у лабиринтовых рыб, наджаберного у змееголова и др.

Лабиринтовые рыбы имеют лабиринт – расширенный карманообразный участок жаберной полости, складчатые стенки которого пронизаны густой сетью капилляров, в которых происходит газообмен. Таким способом рыбы дышат кислородом атмосферы и могут находиться вне воды в течение нескольких дней.

У змееголова выпячивание глотки образует наджаберную полость, слизистая оболочка ее стенок снабжена густой сетью капилляров. Благодаря наличию наджаберного органа он дышит воздухом и может находиться на мелководье при 30°C. Для нормальной жизнедеятельности змееголову, как и ползуну, нужен и растворенный в воде кислород, и атмосферный. Однако во время зимовки в прудах, покрытых льдом (зимовалах), он атмосферным воздухом не пользуется, а дышит только жабрами и кожей.

Для использования кислорода воздуха служит рыбам и плавательный пузырь. Наибольшего развития как орган дыхания плавательный пузырь достигает у двоякодышащих рыб. Их ячеистый плавательный пузырь функционирует как легкое. При этом возникает 'легочный круг' кровообращения.

Состав газов в плавательном пузыре определяется как содержанием их в водоеме, так и состоянием рыбы.

Подвижные и хищные рыбы имеют большой запас кислорода в плавательном пузыре, который расходуется организмом при бросках за добычей, когда поступление кислорода через органы дыхания оказывается недостаточным. В неблагоприятных кислородных условиях воздух плавательного пузыря у многих рыб используется для дыхания (в разной степени у разных видов).

Карп и сазан, которые не имеют каких-либо специальных приспособлений для использования атмосферного воздуха, при нахождении вне воды частично поглощают кислород из плавательного пузыря.

Осваивая различные водоемы, рыбы приспособились к жизни при разных газовых режимах. Наиболее требовательны к содержанию кислорода в воде лососевые, которым для нормальной жизнедеятельности нужна концентрация кислорода 4,4–7,0 мг/л; хариус, голавль, налим хорошо себя чувствуют при содержании в литре воды не менее 3,1 O₂ мг/л, карповым обычно достаточно 1,9–2,5 мг/л. Каждому виду свойствен свой кислородный порог, т. е. минимальная концентрация кислорода, при которой рыба гибнет. Форель начинает задыхаться при содержании кислорода 1,9 мг/л, судак и лещ погибают при 1,2 мг/л, плотва и красноперка – при 0,25–0,3 мг/л; для выращенных на естественной пище карпов-сеголетков кислородный порог отмечен при 0,07–0,25 мг/л, а для двухлетков – 0,01 – 0,03 мг/л.

Интенсивность дыхания определяется помимо видовой специфичности рядом биотических и абиотических факторов. Внутри одного вида она изменяется в

зависимости от размера, возраста, подвижности, активности питания, пола, степени зрелости гонад, физико-химических факторов среды. По мере роста рыб активность окислительных, процессов в тканях уменьшается; созревание гонад, наоборот, вызывает увеличение потребления кислорода. Расход кислорода в организме самцов выше, чем у самок.

На ритм дыхания, кроме концентрации в воде кислорода, влияют содержание CO_2 , рН, температура. Как и резкий недостаток кислорода, на рыб губительно действует чрезмерное перенасыщение им воды.

Инкубация икры в перенасыщенной кислородом воде приводит к сильному увеличению отхода и количества уродов.

Для нормального дыхания рыб очень важно содержание в воде CO_2 . При увеличении содержания свободной двуокиси углерода дыхание рыб становится невозможным, так как уменьшается способность гемоглобина крови связывать кислород, насыщение крови кислородом резко снижается и рыба задыхается. При высоком содержании CO_2 в атмосфере (1–5%) CO_2 крови не может диффундировать наружу, а кровь не может принимать кислород даже из насыщенной кислородом воды.

Вопросы для самоподготовки

1. Опишите общий план строения пищеварительной системы рыб. В чем его особенности по сравнению с другими позвоночными?
2. Для чего необходимо изучение пищеварительной системы рыб на разных этапах онтогенеза?
3. Какие параметры изучают на зародышевой и ранней личиночной стадии развития молоди рыб в пищеварительной системе?
4. Какие методы используют для изучения пищеварительной системы на поздних стадиях развития молоди рыб?
5. Строение жаберных лепестков.
6. Типы классификации рыб по дыханию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.

2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
7. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 9 ГИСТОМОРФОЛОГИЯ ОРГАНОВ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ВЫДЕЛЕНИЯ.

9.1. Органы кроветворения

Костного мозга, являющегося основным органом образования форменных элементов крови у высших позвоночных, и лимфатических желез (узлов) у рыб нет.

Кроветворение у рыб по сравнению с высшими позвоночными отличается рядом особенностей:

1. Образование клеток крови происходит во многих органах. Очагами кроветворения у рыб являются: жаберный аппарат (эндотелий сосудов и ретикулярный синцитий, сосредоточенный у основания жаберных лепестков), кишечник (слизистая), сердце (эпителиальный слой и эндотелий сосудов), почки (ретикулярный синцитий между канальцами), селезёнка, сосудистая кровь, лимфоидный орган (скопления кроветворной ткани – ретикулярного синцития – под крышей черепа). На отпечатках этих органов видны кровяные клетки разных стадий развития.

2. У костистых рыб наиболее активно гемопоэз происходит в лимфоидных органах, почке и селезенке, причем главным органом кроветворения являются почки (передняя часть). В почках и селезенке происходит как образование эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, так и распад эритроцитов.

3. Наличие в периферической крови рыб и зрелых и молодых эритроцитов является нормальным и не служит патологическим показателем в отличие от крови взрослых млекопитающих.

4. В эритроцитах, как и у других водных животных, в отличие от млекопитающих имеется ядро.

Селезёнка рыб располагается в передней части полости тела, между петлями кишечника, но независимо от него. Это плотное компактное тёмно-красное образование различной формы (шарообразной, лентовидной), но чаще вытянутой. Селезёнка быстро меняет объём под влиянием внешних условий и состояния рыбы. У карпа она увеличивается зимой, когда в связи с пониженным обменом веществ ток крови замедляется и она скапливается в селезенке, печени и почках, которые служат депо крови, тоже наблюдается при острых заболеваниях. При недостатке кислорода, перевозке и сортировке рыбы, облове прудов запасы крови из селезенки поступают в кровяное русло. Изменение размеров селезенки в связи с периодами усиленной активности установлено на ручьевой и радужной форелях и других рыбах.

Одним из важнейших факторов внутренней среды является осмотическое давление крови, так как от него зависит в значительной степени взаимодействие крови и клеток тела, водный обмен в организме и т. д.

Лимфатическая система рыб не имеет желез. Она представлена рядом парных и непарных лимфатических стволов, в которые лимфа собирается из органов и по ним же выводится в конечные участки вен, в частности в Кювьеровы протоки.

9.2. Органы мочевыделения

В отличие от высших позвоночных, имеющих компактную тазовую почку (метанефрос), рыбы обладают более примитивной туловищной почкой (мезонефрос), а их зародыши – предпочкой (пронефрос). У некоторых видов (бычок, атерина,

белдюга, кефаль) предпочта в том или ином виде выполняет выделительную функцию и у взрослых особей; у большинства же взрослых рыб функционирующей почкой становится мезонефрос.

Почки – парные, вытянутые вдоль полости тела темно-красные образования, плотно прилегающие к позвоночнику, над плавательным пузырем. В почке выделяют передний отдел (головная почка), средний и задний. Артериальная кровь поступает в почки по почечным артериям, венозная по воротным венам почек.

Морфофизиологическим элементом почки является извитой почечный мочевой каналец, один конец которого расширяется в мальпигиево тельце, а другой отходит к мочеточнику. Железистые клетки стенок секретируют продукты азотистого распада (мочевину), которые попадают в просвет канальцев. Здесь же, в стенках канальцев, происходит обратное всасывание воды, сахаров, витаминов из фильтрата мальпигиевых телец.

Мальпигиево тельце – клубочек артериальных капилляров, охватываемый расширенными стенками канальца, – образует боуменову капсулу. У примитивных форм (акулы, скаты, осетровые) перед капсулой от канальца отходит мерцательная воронка. Мальпигиев клубочек служит аппаратом фильтрации жидких продуктов обмена. В фильтрат попадают как продукты обмена, так и важные для организма вещества. Стенки почечных канальцев пронизаны капиллярами воротных вен и сосудов из боуменовых капсул.

Очищенная кровь возвращается в сосудистую систему почек (почечную вену), а отфильтрованные из крови продукты обмена и мочевина выводятся через каналец в мочеточник. Мочеточники изливаются в мочевой пузырь (мочевой синус), а затем моча выводится наружу; у самцов большинства костистых рыб через мочеполовое отверстие позади ануса, а у самок костистых и самцов лососевых, сельдей, щуки некоторых других – через анальное отверстие. У акул и скатов мочеточник открывается в клоаку.

В процессах выделения и водно-солевого обмена кроме почек принимают участие кожа, жаберный эпителий, пищеварительная система (см. ниже).

Жизненная среда рыб – морские и пресные воды – всегда имеет большее или меньшее количество солей, поэтому осморегуляция является важнейшим условием жизнедеятельности рыб.

Осмотическое давление водных животных создается давлением их полостных жидкостей, давлением крови и соков тела. Определяющая роль в этом процессе принадлежит водно-солевому обмену.

Каждая клетка тела имеет оболочку: она полупроницаема, т. е. по-разному проницаема для воды и солей (пропускает воду и солеизбирательно). Водно-солевым обменом клеток определяется в первую очередь осмотическим давлением крови и клеток.

По уровню осмотического давления внутренней среды по отношению к окружающей воде рыбы образуют несколько групп:

у миксин полостные жидкости изотоничны окружающей среде;

у акул и скатов концентрация солей в жидкостях тела и осмотическое давление немного выше, чем в морской воде, или почти равно ему (достигается за счет разницы солевого состава крови и морской воды и за счет мочевины);

у костистых рыб – и морских и пресноводных (как и у более высокоорганизованных позвоночных) – осмотическое давление внутри тела не равно осмотическому давлению окружающей воды. У пресноводных рыб оно выше, у морских рыб (как и у других позвоночных) ниже, чем в окружающей среде.

Если в организме поддерживается определённый уровень осмотического давления жидкостей тела, то условия жизнедеятельности клеток становятся более стабильными и организм меньше зависит от колебаний внешней среды. Настоящие рыбы обладают этим свойством – сохранять относительное постоянство осмотического давления крови и лимфы, т. е. внутренней среды; поэтому они относятся к гомеосмотическим организмам.

Но у разных групп рыб эта независимость осмотического давления выражается и достигается по-разному,

У морских костистых рыб общее количество солей в крови значительно ниже, чем в морской воде, давление внутренней среды меньше давления внешней, т. е. их кровь гипотонична по отношению к морской воде. Ниже приведены величины депрессии крови рыб (по Строганову, 1962):

У пресноводных рыб количество солей в крови выше, чем в пресной воде. Давление внутренней среды больше давления внешней, их кровь гипертонична.

Поддержание солевого состава крови и давления ее на нужном уровне обуславливается деятельностью почек, особых клеток стенок почечных канальцев (выделение мочевины), жаберных лепестков (диффузия аммиака, выделение хлоридов), кожных покровов, кишечника, печени.

У морских и пресноводных рыб осморегуляция совершается разными способами (специфическая деятельность почек, различная проницаемость покровов для мочевины, солей и воды, различная деятельность жабр в морской и пресной воде).

У пресноводных рыб (с гипертонической кровью), находящихся в гипотонической среде, разница осмотического давления внутри и вне организма приводит к тому, что вода извне непрерывно поступает внутрь организма – через жабры, кожу и ротовую полость.

Во избежание чрезмерного обводнения, для сохранения водно-солевого состава и уровня осмотического давления возникает необходимость вывода из организма лишней воды и одновременного удержания солей. В связи с этим у пресноводных рыб мощное развитие получают почки. Количество мальпигиевых клубочков и почечных канальцев у них велико; мочи они выделяют гораздо больше, чем близкие морские виды. Данные о количестве мочи, выделяемой рыбами в сутки, представлены ниже (по Строганову, 1962):

Утрата солей с мочой, экскрементами и через кожу восполняется у пресноводных рыб за счет получения их с пищей благодаря специализированной деятельности жабр (жабры поглощают из пресной воды ионы Na и Cl) и поглощением солей в почечных канальцах.

Морские костистые рыбы (с гипотонической кровью), находящиеся в гипертонической среде, постоянно теряют воду – через кожу, жабры, с мочой, экскрементами. Предотвращение обезвоживания организма и сохранение осмотического давления на нужном уровне (т. е. ниже, чем в морской воде) достигаются тем, что они пьют морскую воду, которая всасывается через стенки желудка и кишечника, а избыток солей выделяется кишечником и жабрами.

Угорь и морской бычок-подкаменщик в морской воде ежедневно пьют 50–200 см³ воды на 1 кг массы тела. В условиях опыта при прекращении подачи воды через рот (закрытый пробкой) рыба теряла 12%–14% массы и на 3–4-й день погибала.

Морские рыбы выделяют очень мало мочи: в почках у них немного мальпигиевых клубочков, у некоторых их нет совсем и есть только почечные канальцы. У них уменьшена проницаемость кожи для солей, жабры выделяют наружу ионы Na и Cl.

Железистые клетки стенок канальцев увеличивают выделение мочевины и других продуктов азотистого обмена.

Таким образом, у непроходных рыб – только морских или только пресноводных – действует какой-нибудь один, специфический для них способ осморегуляции.

Эвригалинные организмы (т. е. выдерживающие значительное колебание солености), в частности проходные рыбы, проводят часть жизни в море, а часть – в пресной воде. При переходе из одной среды в другую, например во время нерестовых миграций, они переносят большие колебания солености. Это возможно благодаря тому, что проходные рыбы могут переходить с одного способа осморегуляции на другой. В морской воде у них действует такая же система осморегуляции, как у морских рыб, в пресной – как у пресноводных, так что их кровь в морской воде гипотонична, а в пресной – гипертонична.

Их почки, кожа и жабры могут функционировать двояко: почки имеют почечные клубочки с почечными канальцами, как у пресноводных рыб, и только почечные канальцы, как у морских. Жабры снабжены специализированными клетками (так называемые клетки Кейс-Вильмера), способными поглощать и выделять Cl и Na (тогда как у морских или пресноводных рыб они действуют только в одном направлении). Изменяется и количество таких клеток. При переходе из пресной воды в море в жабрах японского угря возрастает количество клеток, выделяющих хлориды. У речной миноги при подъеме из моря в реки количество мочи, выделяемой в течение суток, увеличивается до 45% по сравнению с массой тела.

У некоторых проходных рыб большую роль в регуляции осмотического давления играет слизь, выделяемая кожей.

Передний отдел почки – головная почка – выполняет не выделительную, а кроветворную функцию: в него не заходит воротная вена почек, а в составляющей ее лимфоидной ткани образуются красные и белые кровяные клетки и разрушаются отжившие эритроциты.

Как и селезенка, почки чутко отражают состояние рыбы, уменьшаясь в объеме при недостатке кислорода в воде и увеличиваясь при замедлении обмена (у карпа – во время зимовки, когда ослабляется деятельность кровеносной системы), в случае острых заболеваний и т. д.

Очень своеобразна дополнительная функция почек у колюшки, строящей для нереста гнездо из кусочков растений: перед нерестом почки увеличиваются, в стенках почечных канальцев вырабатывается большое количество слизи, которая в воде быстро затвердевает и скрепляет гнездо.

Вопросы для самоподготовки

1. Строение органов кроветворения.
2. Что такое эвригалинные организмы?
3. Строение почек у рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.

2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031

3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0

4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.

2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.

3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.

4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.

5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.

6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.

7. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.

8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 10
ГИСТОМОРФОЛОГИЯ СЕРДЕЧНО – СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ
10.1. Гистоморфология сердечнососудистой системы

Главным отличием кровеносной системы рыб от других позвоночных является наличие одного круга кровообращения и двухкамерного сердца, наполненного венозной кровью (за исключением двоякодышащих и кистеперых).

Сердце состоит из одного желудочка и одного предсердия и помещается в околосоердечной сумке, сразу за головой, позади последних жаберных дуг, т. е. по сравнению с другими позвоночными сдвинуто вперед. Перед предсердием имеется венозная пазуха, или венозный синус, со спадающими стенками; через эту пазуху кровь поступает в предсердие, а из него – в желудочек.

Расширенный начальный участок брюшной аорты у низших рыб (акулы, скаты, осетровые, двоякодышащие) образует сокращающийся артериальный конус, а у высших рыб – луковицу аорты, стенки которой сокращаться не могут. Обратному току крови препятствуют клапаны.

Схема кровообращения в самом общем виде представлена следующим образом. Венозная кровь, заполняющая сердце, при сокращениях сильного мускульного желудочка через артериальную луковицу по брюшной аорте направляется вперед и поднимается в жабры по приносящим жаберным артериям. У костистых рыб их четыре с каждой стороны головы – по числу жаберных дуг. В жаберных лепестках кровь проходит через капилляры и, окисленная, обогащенная кислородом, направляется по выносящим сосудам (их также четыре пары) в корни спинной аорты, которые затем сливаются в спинную аорту, идущую вдоль тела назад, под позвоночником. Соединение корней аорты спереди образует характерный для костистых рыб головной круг. Вперед от корней аорты ответвляются сонные артерии.

От спинной аорты идут артерии к внутренним органам и мускулатуре. В хвостовом отделе аорта переходит в хвостовую артерию. Во всех органах и тканях артерии распадаются на капилляры. Собирающие венозную кровь венозные капилляры впадают в вены, несущие кровь к сердцу. Хвостовая вена, начинающаяся в хвостовом отделе, войдя в полость тела, разделяется на воротные вены почек. В почках разветвления воротных вен образуют воротную систему, а выйдя из них, сливаются в парные задние кардинальные вены. В результате слияния вен задних кардинальных с передними кардинальными (яремными), собирающими кровь из головы, и подключичными, приносящими кровь из грудных плавников, образуется два Кювьерова протока, по которым кровь попадает в венозный синус. Кровь из пищеварительного тракта (желудка, кишечника) и селезенки, идущая по нескольким венам, собирается в воротную вену печени, разветвления которой в печени образуют воротную систему. Собирающая кровь из печени печеночная вена впадает прямо в венозный синус. В спинной аорте радужной форели обнаружена эластичная связка, выполняющая роль нагнетающего насоса, который автоматически увеличивает циркуляцию крови во время плавания, особенно в мускулатуре тела. Производительность этого 'дополнительного сердца' зависит от частоты движений хвостового плавника.

У двоякодышащих рыб появляется неполная перегородка предсердия. Это сопровождается и возникновением 'лёгочного' круга кровообращения, проходящего через плавательный пузырь, превращенный в легкое.

Сердце рыб относительно очень мало и слабо, гораздо меньше и слабее, чем у наземных позвоночных. Масса его обычно не превышает 0,33–2,5%, в среднем 1 % массы тела, тогда как у млекопитающих оно достигает 4,6%, а у птиц даже 10–16%.

Вопросы для самоподготовки

1. Строение сердечнососудистой системы
2. Какие органы относятся к сердечнососудистой системе?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт-Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.
2. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт-Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031
3. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0
4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.
2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения / Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
6. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
7. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

Лекция 11 ГИСТОМОРФОЛОГИЯ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

11.1. Общий принцип строения эндокринных желез

Эндокринная система — система желез, вырабатывающих гормоны, и выделяющих их непосредственно в кровь. Эти железы, называемые эндокринными или железами внутренней секреции, не имеют выводных протоков.

Функции эндокринной системы:

участвует в гуморальной регуляции функций организма и координирует деятельность всех органов и систем;

обеспечивает сохранение гомеостаза организма.

принимает участие в процессах образования, использования и сохранения энергии.

Эндокринные железы выделяют гормоны, регулирующие клеточную активность других органов. Восприимчивые к гормонам клетки снабжены специальными рецепторами, которые реагируют даже на очень низкие концентрации гормонов

Железы, входящие в состав эндокринной системы: гипоталамус, гипофиз, эпифиз, половые железы, щитовидная и паращитовидные железы, надпочечники, островковые клетки поджелудочной железы и секреторные клетки, выстилающие кишечный тракт.

11.2. Центральные железы эндокринной системы

Гипоталамус - часть головного мозга, входит в состав промежуточного мозга, образует стенки и дно 3-го желудочка. От гипоталамуса на тонкой ножке свисает - гипофиз.

Гипоталамус принадлежит к ЦНС, и объединяет нервную и эндокринную систему. Контролирует все железы внутренней секреции через гипофиз. В сером веществе гипоталамуса находятся нейроны и нейросекреторные клетки, организованные в ядра. В клетках гипоталамуса образуются гормоны (окситоцин и вазопрессин), а также различные биологически активные вещества, поступающие по сосудам и нервным волокнам в гипофиз и регулирующие выделение его гормонов. Гипоталамус снабжен богатой сетью сосудов и рецепторов, улавливающих тончайшие сдвиги температуры, содержания сахара, солей, воды, гормонов и др. во внутренней среде организма.

Гипофиз - расположен в турецком седле у основания мозга, состоит из двух частей, различных по происхождению, строению и функции: аденогипофиза и нейрогипофиза. Гипофиз покрыт капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани, от которой отходят очень тонкие прослойки соединительной ткани.

В аденогипофизе различают переднюю, промежуточную доли и туберальную часть.

Передняя доля аденогипофиза образована тяжами эпителиальных клеток формирующими густую сеть. Промежутки между клеточными тяжами заполнены рыхлой волокнистой соединительной тканью и синусоидными капиллярами, оплетающими тяжи.

Клетки, располагающиеся по периферии тяжей, содержат в своей цитоплазме секреторные гранулы, которые хорошо воспринимают красители. Это хромофильные эндокриноциты. Другие клетки, занимающие середину трабекулы, имеют нечеткие границы, и их цитоплазма окрашивается слабо - это хромофобные эндокриноциты.

Хромофильные эндокриноциты подразделяются на ацидофильные и базофильные соответственно окрашиванию их секреторных гранул.

Ацидофильные эндокриноциты представлены двумя типами клеток:

1. Соматотропы - вырабатывают соматотропный гормон (СТГ), или гормон роста.

2. Лактотропы - вырабатывают лактотропный гормон (ЛТГ), или пролактин, который стимулирует развитие молочных желез и лактацию.

Базофильные клетки аденогипофиза представлены тремя типами клеток:

1. Гонадотропы - вырабатывают два гонадотропных гормона:

фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) - стимулирует рост фолликулов яичника и сперматогенез;

лютеинизирующий гормон (ЛГ) - способствует секреции женских и мужских половых гормонов и формированию желтого тела.

2. Тиротропы - вырабатывают тиреотропный гормон (ТТГ), стимулирующий активность щитовидной железы.

3. Кортикотропы - вырабатывают аденокортикотропный гормон (АКТГ), который стимулирует активность коры надпочечников.

Большинство клеток аденогипофиза - хромофобные. В отличие от хромофильных клеток, хромофобные слабо воспринимают красители и не содержат отчетливых секреторных гранул, к ним относятся:

хромофильные клетки - после выведения гранул секрета;

малодифференцированные камбиальные элементы;

Средняя (промежуточная) доля аденогипофиза представлена узкой полоской эпителия. Эндокриноциты промежуточной доли способны вырабатывать меланоцитостимулирующий гормон (МСГ), а также липотропный гормон (ЛПГ), усиливающий метаболизм липидов.

В нейрогипофизе различают заднюю долю, стебель и воронку.

Задняя доля гипофиза, или нейрогипофиз, содержит:

отростки нейросекреторных клеток гипоталамуса, по которым транспортируются из гипоталамуса в гипофиз гормоны вазопрессин и окситоцин;

многочисленные фенестрированные капилляры;

питуициты – отростчатые нейроглиальные клетки, выполняющие опорную и трофическую функции.

Задняя доля гипофиза содержит два гормона, причем оба вырабатываются в гипоталамусе, а оттуда поступают в гипофиз. Один из них, окситоцин вызывает сильные сокращения матки, как при родах. Этот гормон иногда применяют в акушерстве для стимуляции затянувшихся родов. Окситоцин вызывает сокращения мышечных стенок желчного пузыря, кишечника, мочеточников и мочевого пузыря. Второй гормон, вазопрессин, при введении в организм вызывает повышение кровяного давления вследствие сужения сосудов и уменьшение выведения мочи

Эпифиз или шишковидное тело - участвует в регуляции процессов, протекающих в организме циклически, деятельность эпифиза связывают с функцией поддержания биоритма (смена сна и бодрствования). Эпифиз участвует в смене направленности синтеза гормонов — днем идет выработка серотонина, ночью — выработка меланина.

Снаружи эпифиз окружен тонкой соединительнотканной капсулой, от которой отходят разветвляющиеся перегородки внутрь железы разделяющие ее паренхиму на дольки. В паренхиме различают клетки двух типов - секретообразующие и поддерживающие глиальные клетки. Секретообразующие - располагаются в центральной части долек, имеют длинные отростки, которые переплетаются с отростками глиальных клеток. Отростки направляются к фенестрированным капиллярам и контактируют с ними.

Глиальные клетки преобладают на периферии долек. Их отростки направляются к междольковым соединительнотканым перегородкам. Эти клетки выполняют, в основном, опорную функцию.

Мелатонин - гормон выделяется преимущественно ночью, т.к. его выделение угнетается импульсами, поступающими из сетчатки глаза. Мелатонин синтезируется из серотонина, он угнетает секрецию гонадотропинов передней доли гипофиза.

С возрастом начинается инволюция эпифиза. Некоторое количество пинеалоцитов претерпевает атрофию, а строма разрастается, и в ней увеличивается отложение фосфатных и карбонатных солей в виде слоистых шариков - т.н. мозговой песок.

11.3. Периферические эндокринные железы (щитовидная, околощитовидная железы, надпочечники)

Щитовидная железа располагается на шее спереди от трахеи, позади щитовидного хряща. Она состоит из двух долей, соединенных перешейком. Выделяет гормоны (тироксин, трийодтиронин, кальцитонин) стимулирующие обмен веществ практически во всех клетках и регулирующие практически каждый процесс в организме - дыхание, прием пищи, сон, движение, а также процессы во внутренних органах - от сердцебиения до работы репродуктивной системы. Гормоны ЩЖ принимают участие в регуляции водно-солевого баланса, в образовании некоторых витаминов (витамина А в печени).

Кальцитонин участвует в регуляции уровня кальция в организме, который является основным материалом для построения костей, а также необходимым веществом для проведения импульса в нервной и мышечной ткани.

Функция ЩЖ находится под контролем гипоталамо-гипофизарной системы. В гипоталамусе синтезируется вещество, регулирующее деятельность ЩЖ - тиротропин-рилизинг гормон (ТРГ). Этот гормон, попадая в гипофиз, приводит к продукции им тиреотропного гормона (ТТГ), который стимулирует деятельность ЩЖ.

Щитовидная железа снаружи покрыта соединительнотканной капсулой от которой отходят перегородки делящие орган на дольки. В перегородках располагаются сосуды и нервы. Дольки состоят из фолликулов (замкнутых шаровидные образований с полостью внутри). Стенка фолликулов образована одним слоем эпителиальных клеток - тироцитов, среди которых встречаются одиночные К-клетки.

В полости фолликулов находится коллоид - секреторный продукт тироцитов, представляющий собой вязкую жидкость. Основная масса фолликулов образована тироцитами кубической формы. Когда потребности организма в тироидном гормоне возрастают и функциональная активность щитовидной железы усиливается, тироциты фолликулов принимают призматическую форму, коллоид при этом становится более жидким и пронизывается многочисленными вакуолями. Ослабление функциональной активности (гипофункция) щитовидной железы проявляется, наоборот, уплотнением коллоида, его застоём внутри фолликулов, диаметр и объём которых значительно увеличиваются; высота тироцитов уменьшается, они принимают уплощенную форму.

Фолликулы разделяются тонкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани с многочисленными кровеносными и лимфатическими капиллярами, оплетающими фолликулы, а также тучными клетками и лимфоцитами.

Второй вид эндокриноцитов щитовидной железы - парафолликулярные клетки, или К-клетки. Их главная функция - выработка тиреокальцитонина, снижающего уровень кальция в крови.

Парафолликулярные клетки локализуются в стенке фолликулов, залегая между основаниями соседних тироцитов, но не достигают своей верхушкой просвета фолликула. Кроме того, парафолликулярные клетки располагаются также в межфолликулярных прослойках соединительной ткани. По размерам парафолликулярные клетки крупнее тироцитов, имеют округлую, иногда угловатую форму. Парафолликулярные клетки осуществляют синтез кальцитонина, а также участвуют в образовании нейроаминов (норадреналина и серотонина)

Околощитовидные железы расположены на задней поверхности щитовидной железы и отделены от нее капсулой. Они вырабатывают паратгормон, который повышает уровень кальция в крови, уменьшает выведение кальция почками, а также усиливает синтез метаболита витамина D, который, в свою очередь, повышает всасывание кальция в кишечнике.

Каждая околощитовидная железа окружена тонкой соединительнотканной капсулой. Под капсулой располагаются эпителиальные тяжи клеток – паратироцитов синтезирующих гормон. Тяжи разделены тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани с многочисленными капиллярами.

На секреторную активность околощитовидных желез не оказывают влияния гипофизарные гормоны. Околощитовидная железа быстро реагирует на малейшие колебания уровня кальция в крови. Ее деятельность усиливается при гипокальциемии и ослабляется при гиперкальциемии. Паратироциты обладают рецепторами, способными непосредственно воспринимать прямые влияния ионов кальция на них.

Надпочечники состоят из коркового и мозгового вещества.

Снаружи надпочечники покрыты соединительнотканной капсулой, в которой различаются два слоя - наружный (плотный) и внутренний (более рыхлый). От капсулы в корковое вещество отходят тонкие трабекулы, несущие сосуды и нервы.

Корковое вещество надпочечников занимает большую часть железы и выделяет кортикостероиды - группу гормонов, влияющих на различные виды обмена, иммунную систему, течение воспалительных процессов. Функция коры надпочечников контролируется адренкортикотропным гормоном гипофиза (АКТГ), а также гормонами почек.

В мозговом веществе продуцируются адреналин и норадреналин, которые влияют на быстроту сердечных сокращений, сокращение гладких мышц и метаболизм углеводов и липидов.

Корковые эндокриноциты образуют эпителиальные тяжи. Промежутки между эпителиальными тяжами заполнены рыхлой соединительной тканью, по которой проходят кровеносные капилляры и нервные волокна, оплетающие тяжи.

Под соединительнотканной капсулой имеется тонкая прослойка мелких эпителиальных клеток, размножением которых обеспечивается регенерация коры.

В коре надпочечника имеются три основные зоны: клубочковая, пучковая и сетчатая. В них синтезируются и выделяются различные группы кортикостероидов - соответственно: минералокортикоиды, глюкокортикоиды и половые стероиды. Исходным веществом для синтеза всех этих гормонов служит холестерин, извлекаемый клетками из крови. Стероидные гормоны не запасаются в клетках, а образуются и выделяются непрерывно.

Клубочковая зона образована мелкими эндокриноцитами, которые формируют "клубочки". В клубочковой зоне вырабатываются минералокортикоиды.

Основная функция минералокортикоидов - поддержание гомеостаза электролитов в организме. Минералокортикоиды влияют на реабсорбцию и экскрецию ионов натрия и

калия в почечных канальцах. Кроме того, минералокортикоиды усиливают воспалительные процессы.

Между клубочковой и пучковой зонами располагается узкая прослойка мелких клеток. Она называется промежуточной. Предполагается, что размножение клеток данной прослойки обеспечивает пополнение и регенерацию пучковой и сетчатой зон.

Пучковая зона занимает среднюю часть эпителиальных тяжей и наиболее выражена. Тяжи клеток разделены синусоидными капиллярами. Кортиковые эндокриноциты этой зоны крупные, кубической или призматической формы.

В пучковой зоне вырабатываются глюкокортикоидные гормоны: кортикостерон, кортизон и гидрокортизон (кортизол). Они влияют на метаболизм углеводов, белков и липидов и усиливают процессы фосфорилирования.

Сетчатая зона коры надпочечников. В ней эпителиальные тяжи разветвляются, формируя рыхлую сеть.

В сетчатой зоне вырабатываются половые стероидные гормоны, имеющие андрогенное действие.

Мозговое вещество отделено от коркового вещества тонкой прерывистой прослойкой соединительной ткани. В мозговом веществе синтезируются и выделяются гормоны "острого" стресса - адреналин и норадреналин.

Эта часть надпочечников образована скоплением сравнительно крупных клеток округлой формы, между которыми находятся особые кровеносные сосуды - синусоиды. Среди клеток мозгового вещества различают светлые - секретирующие адреналин, и темные - секретирующие норадреналин. В мозговом веществе находятся мультиполярные нейроны автономной нервной системы, а также поддерживающие отростчатые клетки глиальной природы.

Вопросы для самоконтроля

1. Строение гипофиза.
2. Строение щитовидной железы.
3. Строение надпочечника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1.Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт- Петербург. - 2011. - 142 с. ISBN: 978-5-903090-56-3.

2.Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // Санкт- Петербург- Москва- Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031

3.Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия", Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5-7695-1770-0

4. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС, 2007. 262 с.

Дополнительная

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.

2. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
3. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения /Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четкина Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
- 6.Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
- 7.Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И.В. // Саратов. 2011, 32 с.
8. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология / Ю.И. Афанасьев [и др.] // М. "Медицина". 2001 г, 671 с.
2. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология / В.Л. Быков // - СПб.: "Сотис". 2000 г, 520 с.
3. Александровская, О.В. Цитология, гистология, эмбриология / О.В. Александровская [и др.] // - М. 1987 г, 448 с.
4. Гистология и эмбриология рыб: учебно - методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 1 курса очной и заочной форм обучения /Салаутин В.В., Зирук И.В., Лукьяненко А.В., Четчикова Е.О. / Саратов. 2013. 103 с.
5. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова // - Проспект науки. Санкт- Петербург - 2011. - 142 с. ISBN: 9785903090563.
6. Козлов, Н.А. Общая гистология / Н.А. Козлов // - Санкт- Петербург – Москва - Краснодар. «Лань». - 2004 г, 224 с. ISBN: 9785912230031.
7. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталова // Издательство: "Академия". Москва. 2005. 304 с. ISBN: 5769517700.
8. Курс лекций по цитологии, гистологии, эмбриологии для студентов 1 и 2 курсов очной формы обучения / Салаутин В. В., Акчурин С.В., Акчурина И. В., Зирук И. В. // Саратов. 2010, 140 с.
9. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д.А. Павлов // М.: ГЕОС. 2007. 262 с.
10. Цитология, гистология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов 2 курса очной формы обучения по специальности: Ветеринария / Салаутин В.В., Зирук И.В. // Саратов. 2009 г. 89 с.
11. Цитология, эмбриология: Методическое пособие к лабораторным и самостоятельным занятиям для студентов / Салаутин В.В., Акчурин С.В., Акчурина И.В., Зирук И. В. // Саратов. 2011, 32 с.
11. Яглов, В.В. [и др.] Практикум по цитологии, гистологии, эмбриологии / В.В. Яглов [и др.] // Издательство «Колос». 2004 г. ISBN: 9785953207874.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Лекция 1. Введение в цитологию. Строение клетки. Деление клеток митозом и мейозом	4
1.1. Предмет гистология. Методы гистологических исследований. Клеточная теория...	4
1.2. Учение о клетке. Общий принцип строения животной клетки.....	7
1.3. Регенерация.....	10
1.4. Клеточный цикл. Деление клеток митозом и мейозом.....	11
Вопросы для самоконтроля.....	13
Список литературы.....	13
Лекция 2. Понятие о тканях. Эпителиальная ткань	14
2.1. Понятие о тканях. Эпителиальная ткань.....	14
2.2. Классификация тканей.....	15
2.3. Эпителиальные ткани. Общая характеристика эпителиальных тканей.....	16
2.4. Гистоморфология поверхностных и железистых эпителиев.....	17
2.5. Строение кожного покрова.....	20
2.6. Кожные покровы. Кожный, железистый и осморегулирующий эпителии.....	23
Вопросы для самоконтроля.....	24
Список литературы.....	24
Лекция 3. Морфофункциональные особенности соединительных тканей	25
3.1. Ткани внутренней среды. Разновидности тканей внутренней среды.....	25
3.2. Кровь.....	27
3.3. Лимфоидная ткань.....	30
Вопросы для самоконтроля.....	32
Список литературы.....	32
Лекция 4. Морфофункциональные особенности мышечной и нервной тканей	33
4.1. Гистоморфология мышечной и нервной тканей.....	33
4.2. Нервная ткань.....	36
4.3. Нервная система и органы чувств.....	38
4.4. Орган слуха и равновесия рыб.....	42
Вопросы для самоконтроля.....	44
Список литературы.....	44
Лекция 5. Эмбриология	45
5.1. Эмбриология. Строение половых клеток самцов и самок, их генез.....	45
Вопросы для самоконтроля.....	49
Список литературы.....	49
Лекция 6. Оплодотворение. Дробление. Гастрюляция	51
6.1. Оплодотворение. Дробление.....	51
6.2. Гастрюляция. Внутритробное развитие.....	52
6.3. Методы микроскопирования икры.....	54
Вопросы для самоконтроля.....	56
Список литературы.....	56
Лекция 7. Преднерестовый период жизни рыб. Размножение. Икротетание. Методы исследования икры. Строение половой системы самцов и самок	57
7.1. Преднерестовый период жизни рыб.....	57
7.2. Размножение рыб. Икротетание.....	60

7.3. Методы исследования развития икры рыб.....	62
7.4. Строение половой системы самцов.....	67
7.5. Строение половой системы самок.....	69
Вопросы для самоконтроля.....	71
Список литературы.....	72
Лекция 8. Гистоморфология пищеварительной и дыхательной систем.....	73
8.1. Общая характеристика пищеварительной системы рыб.....	73
8.2. Гистоморфология пищеварительной системы.....	74
8.3. Застенные пищеварительные железы.....	76
8.4. Гистоморфология дыхательной системы.....	77
Вопросы для самоподготовки.....	81
Список литературы.....	81
Лекция 9. Гистоморфология органов кроветворения и выделения.....	83
9.1. Органы кроветворения.....	83
9.2. Органы мочевыделения.....	83
Вопросы для самоподготовки.....	86
Список литературы.....	86
Лекция 10. Гистоморфология сердечно-сосудистой системы.....	88
10.1. Гистоморфология сердечнососудистой системы.....	88
Вопросы для самоподготовки.....	89
Список литературы.....	89
Лекция 11. Гистоморфология желез внутренней секреции.....	90
11.1. Общий принцип строения эндокринных желез.....	90
11.2. Центральные железы эндокринной системы.....	90
11.3. Периферические эндокринные железы (щитовидная, околощитовидная железы, надпочечники).....	92
Вопросы для самоподготовки.....	94
Список литературы.....	94
Библиографический список.....	96