

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«КАЛИНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ»

**С. А. Судник, В. А. Шутов**

## **ГИСТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ**

Утверждено редакционно-издательским советом ФГБОУ ВО «КГТУ»  
в качестве учебно-методического пособия по лабораторным работам  
для студентов бакалавриата по направлению подготовки  
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура

Калининград  
Издательство ФГБОУ ВО «КГТУ»  
2023

УДК 591.8:597.2/.5: 576.3/.7:611.018:611.013

Рецензент

кандидат биологический наук, директор института рыболовства  
и аквакультуры О.А. Новожилов

**Судник, С. А.**

Гистология и эмбриология рыб: учеб.-методич. пособие по лабораторным работам для студ. бакалавриата по напр. подгот. 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура / **С. А. Судник, В. А. Шутов.** – Калининград: ФГБОУ ВО «КГТУ», 2023. – 179 с.

Учебно-методическое пособие является руководством по проведению цикла лабораторных работ по основам гистологии и эмбриологии рыб студентами, обучающимися по направлению подготовки 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура. Лабораторные работы предназначены для закрепления теоретического материала и приобретения умений идентификации клеток и тканей органов рыб, развитию навыков микроскопирования, научного рисования.

Рис. – 118, список лит. – 58 наименований

Утверждено редакционно-издательским советом ФГБОУ ВО «КГТУ» в качестве учебно-методического пособия по лабораторным работам для студентов бакалавриата по направлению подготовки 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура

Учебно-методическое пособие рекомендовано к изданию методической комиссией института рыболовства и аквакультуры ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» 10 апреля 2023 г., протокол № 12

УДК 591.8 : 597.2/.5 : 576.3/.7 : 611.018 : 611.013

© Федеральное государственное  
бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Калининградский государственный  
технический университет»  
© Судник С.А., Шутов В.А., 2023 г.

## Содержание

ОБЩИЕ УКАЗАНИЯ.....	4
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1. Методы гистологических исследований.....	6
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 2. Строение клетки животных.....	12
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3. Гаметогенез рыб, стадии зрелости яичников.....	23
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4. Стадии развития эмбрионов костистых и осетровых рыб.....	35
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 5. Эпителиальные ткани. Железы.....	43
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 6. Типы и разновидности соединительных тканей.....	53
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 7. Гладкая и поперечнополосатая мышечная ткань.....	66
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 8. Нервная ткань. Нервная система.....	77
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 9. Кровь и кроветворные органы.....	91
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 10. Сердечно-сосудистая система.....	102
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 11. Отделы пищеварительной системы, железы.....	114
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 12. Жабры, газовый пузырь. Система экскреции и осморегуляции.....	124
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 13. Эндокринная система.....	136
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 14. Глаз, система хеморецепции.....	150
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 15. Строение акустико-латеральной системы. Электрорецепторные и электрические органы рыб.....	162
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	174

## ОБЩИЕ УКАЗАНИЯ

Гистология – раздел биологии о развитии, структурной организации и функциях клеток, тканей и органов многоклеточных организмов. Предметом изучения гистологии служат функциональные комплексы клеток (ткани), их взаимодействие друг с другом, с межклеточной и внешней средой. Эмбриология – наука, изучающая развитие зародыша; в более широком смысле эмбриология трактуется как синоним биологии развития. Эмбриология занимается процессами развития живых организмов: гаметогенезом, оплодотворением и образованием зиготы, дроблением зиготы, процессами дифференцировки тканей, процессами закладки и развития органов (органогенезом), морфогенезом, регенерацией.

Данное учебно-методическое пособие по дисциплине «Гистология и эмбриология рыб» предназначено для студентов бакалавриата по направлению 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура.

Цель освоения дисциплины – формирование знаний о нормальном гистологическом строении тканей и органов рыб, их функционировании, об эмбриональном развитии рыб.

По результатам освоения дисциплины обучающийся должен:

**знать** морфологическое строение клеток, тканей, органов, систем органов и их классификацию, а также этапы эмбрионального развития рыб в норме;

**уметь** идентифицировать гистологические структуры биологических объектов на гистологических препаратах и микрофотографиях;

**владеть** методами исследования и идентификации, классификации клеточных и тканевых структур на микрофотографиях гистологических препаратов и гистологических препаратах, принципами соподчиненности компонентов, образующих клеточные и тканевые структуры, современными представлениями о строении живых организмов на клеточном, тканевом и органном уровнях организации.

Приобретенные знания помогут будущим специалистам ихтиологам, физиологам, рыбоведам, экологам при исследовании процессов размножения, влияния различных факторов внешней среды, а также при разработке биотехнологии разведения различных видов рыб, в пополнении рыбных запасов естественных водоемов.

Лабораторные занятия по «Гистологии и эмбриологии рыб» посвящены получению умений по идентификации тканей органов рыб, развитию навыков микроскопирования, научного рисования. Студенты изучают классические и современные методы гистологических исследований, особенности строения клетки животных, основные данные о гаметогенезе рыб, созревании гонад рыб, эмбриогенезе костистых и осетровых рыб, строении и функциях тканей разных

типов (эпителиальных, соединительных, мышечных, нервной) и систем органов (пищеварительной, дыхательной, экскреторной, секреторной, сердечно-сосудистой, органов кроветворения, органов чувств). Лабораторное занятие – это небольшое исследование, результат которого – новые знания о конкретных тканях и органах рыб. Методы изучения учебных препаратов, обычно представленных гистологическими срезами, окрашенными специальными красителями, долгое время ограничивались рассмотрением их под микроскопом. Развитие компьютерных технологий дало возможность использования в учебном процессе цифровых микрофотографий гистологических препаратов высокого качества. Они в настоящее время используются при преподавании гистологии в ведущих медицинских и биологических вузах мира. В связи с возможностью их копирования студенты могут на своих личных компьютерах формировать архивы цифровых учебных и контрольных препаратов и использовать их не только на занятиях, но и при подготовке к ним, а также для успешного (в том числе самостоятельного) изучения других биологических дисциплин и проведения исследовательской работы. На лабораторных занятиях студенты получают практические навыки работы, как с гистологическими препаратами, так и с цифровыми микрофотографиями срезов тканей, а после их изучения, выполняют необходимые рисунки.

Создание рисунка позволяет документировать собственные наблюдения и возвращаться к ним для повторения материала. Каждый студент должен иметь на лабораторном занятии альбом формата А4 или листы бумаги формата А4 для зарисовок и записей. Требования к выполнению и оформлению рисунка: располагается на одной стороне листа бумаги (вторая сторона остается чистой для замечаний и возможной корректировки). Рисунок стоит ориентировать на листе бумаги согласно оригинальному изображению объекта изучения (микрофотографии объекта или участка постоянного гистологического препарата). При рисовании объекта необходимо правильно передать детали его строения, соблюдая пропорции и соотношение пропорций с деталями строения оригинала. Размер рисунка зависит от его сложности: он не должен быть слишком мелким, детали рисунка должны легко различаться, но и очень крупным рисунок делать не стоит. Подписи деталей рисунка выносятся с помощью четко указывающей на деталь линии (без стрелки), и выполняются или словами или цифрами вокруг рисунка или под ним (цифры должны поясняться в подрисовочной подписи).

Контроль текущей успеваемости осуществляется опросом студентов в начале каждого еженедельного занятия и еженедельной проверкой альбомов студентов.

Методические указания к каждой лабораторной работе определяют цель и задачи работы, включают характеристику используемых материалов и оборудования, задания и описание последовательности выполнения необходимых операций, краткий теоретический обзор темы, поясняют форму отчетности по работе. Кроме этого, они содержат рисунки строения структур клеток, тканей, органов рыб, схемы этапов гаметогенеза и эмбриогенеза, рекомендуемые для выполнения в альбоме, вопросы для самопроверки по каждой изучаемой теме и список рекомендованной литературы.

В процессе освоения дисциплины в ходе работы с данным учебным пособием студентами осваиваются такие компетенции, как способность к участию в проведении экспериментальных исследований в профессиональной деятельности, к проведению лабораторных анализов образцов тела рыб и других гидробионтов. Учебное пособие может служить также справочным материалом для студентов при самостоятельной работе, при заочной форме обучения.

### **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1. Методы гистологических исследований**

**Цель работы:** изучить объекты и методы цитологических, гистологических и эмбриологических исследований.

#### **Задание по работе:**

1. Изучить объекты и методы цитологических, гистологических и эмбриологических исследований;
2. Ознакомиться с методами изготовления постоянных гистологических препаратов для исследований строения клеток, тканей организмов с помощью светового микроскопа: фиксацией проб, подготовкой к изготовлению срезов, устройством микротомы и процедурой изготовления срезов, окрашиванием и типами гистологических красителей, заключительными этапами изготовления препарата;
3. Ознакомиться с приборами и устройствами для реализации всех этапов изготовления гистологических препаратов;
4. Изучить при микроскопии постоянные препараты тканей животных, окрашенные, в зависимости от целей исследования, разными красителями;
5. Выполнить необходимые рисунки.

#### **Материалы и оборудование**

Постоянные окрашенные микропрепараты тканей многоклеточных животных; наглядные материалы компьютерной презентации по изучаемой теме; моно- и бинокулярные микроскопы; ноутбук, проектор, монитор.

#### **Методические указания по выполнению работы**

В ходе лабораторной работы студентам необходимо:

1. Пользуясь презентационными и другими наглядными материалами, изучить виды гистологических препаратов, способы фиксации образцов тканей, типы фиксаторов в зависимости от целей исследования, методы изготовления срезов, типы микротомов и принципы работы с ними;

2. Познакомиться с методами окрашивания срезов тканей различных органов, с выбором красителей в зависимости от целей исследования;

3. Усвоить особенности гистологических, гистохимических, иммуногистохимических методов при разноцелевых гистологических исследованиях.

4. Изучить методы исследования эмбрионов рыб;

5. На гистологических препаратах различных тканей животных рассмотреть их строение на малом и большом увеличении микроскопа, обращая внимание на тип использованного для каждого препарата красителя;

6. Выполнить необходимые для отчетности рисунки: последовательность этапов изготовления постоянных гистологических препаратов для исследований с помощью светового микроскопа (рис. 1); последовательность операций микротомии (рис. 2);

7. Посетить экскурсию в лабораторию гистологии кафедры водных биоресурсов и аквакультуры, где сотрудником будет продемонстрировано оборудование, участвующее в создании постоянного гистологического препарата, с объяснением всех этапов процесса.

Преподаватель контролирует ход работы с микроскопом, проверяет настроенные картины изображения ткани и качество выполненных рисунков.

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Методы изготовления постоянных гистологических препаратов для исследований с помощью световых микроскопов включают ряд этапов (рис. 1): забор материала, его фиксацию для гистологических целей, подготовку материала к изготовлению срезов (промывка, дегидратация, просветление, заливка в парафиновые, или другие, блоки), изготовление срезов (микротомирование), депарафинизация, подготовку к окраске, выбор подходящего типа гистологического красителя, окрашивание срезов, изготовление гистологического препарата.

- **Забор материала;**
- **Фиксация материала для гистологических целей;**
- **Подготовка материала к изготовлению срезов (помывка от фиксатора; дегидратация; подготовка к заливке; заливка в блоки);**
  - **Изготовление срезов (микротомирование);**
  - **Депарафинизация;**
- **Выбор подходящего типа гистологического красителя**
- **Окрашивание срезов, промывка от излишков красителя;**
- **Изготовление гистологического препарата (вручную или автоматически).**

Рисунок 1. Последовательность этапов изготовления постоянных гистологических препаратов для исследований с помощью светового микроскопа

Объекты гистологических исследований – живые и фиксированные клетки и ткани, и их изображения, полученные в световых и электронных микроскопах. Выделяют ряд видов гистологических препаратов: *мазок* (выполняется для тканей жидкой консистенции (кровь, костный мозг, спинномозговая жидкость и др.) путем помещения петлей в маленькую каплю воды небольшое количество материала, аккуратного размешивания его в воде до получения суспензии, которую петлей равномерно размазывают тонким слоем на площади 1–2 см<sup>2</sup>; *отпечаток* (для ломких паренхиматозных органов: селезенка, тимус, печень) изготавливают, производя разлом органа, к месту разлома прикладывают предметное стекло, на которое приклеиваются свободные клетки; *пленочный препарат* (выполняется, например, из соединительной ткани, брюшины, плевры, мягкой мозговой оболочки путем растягивания или раздавливания между двумя стеклами; *тотальный препарат* (изучают достаточно прозрачные объекты небольшого размера целиком: половые клетки, зародыши ранних стадий развития); *тонкий срез* ткани или органа (используется чаще всего, может долго храниться и многократно использоваться для изучения тканей, клеток и субклеточных структур); *срез для электронной микроскопии* – исследуют ультраструктуру клеток и других элементов ткани вплоть до атомно-молекулярного уровня.

При **фиксации** материала (от лат. *fixatio* — закрепление) фрагмент ткани обрабатывают с помощью жидкости-фиксатора. Принцип действия фиксаторов основан на быстрой гибели клеток и коагуляции белка (предотвращается распад клеток и разрушение структуры ткани под действием собственных ферментов клеток и процессов гниения, сохраняется прижизненная структура для изучения ткани). Выбор фиксатора зависит от целей исследования. Наиболее

распространены формалиновые фиксаторы: 10%-й нейтральный буферный раствор формалина – или в чистом виде, и в составе смесей с другими веществами, например, с уксусной кислотой; у них есть недостаток – излишнее уплотнение тканей. В спиртовых фиксаторах чистый этиловый спирт используют редко, так как он может вызывать сморщивание материала; используют смеси этилового спирта с другими веществами (формалином, хлороформом, уксусной кислотой). Для специальных целей используют фиксаторы на основе пикриновой кислоты, сулемы, осмиевой кислоты.

Далее материал для исследований (фрагмент ткани) промывают от фиксатора, затем проводят его дегидратацию (обезвоживание), проводят специальную подготовку к изготовлению блоков для микромирования (заливке кусочка материала специальными затвердевающими средами), изготавливают блоки. В качестве затвердевающих сред ранее использовали целлоидин и целлоидин-парафин, затем парафин. Теперь в современных лабораториях предпочитают специализированные среды, содержащие в своем составе высококачественный парафин, натуральные воски и синтетические полимерные добавки. Их применение обеспечивает получение однородных блоков, а затем и качественных микротомных срезов.

**Микромирование** (изготовление тонких срезов тканей, залитых в различные затвердевающие среды, а также замороженных и нефиксированных) производится на специальном приборе – микротоме; толщина срезов для световой микроскопии, должна быть не более 4-5 мкм, для электронной микроскопии – не более 50-60 нм. По принципу действия различают санные, ротационные, замораживающие микротомы, криотомы.

*Санные* микротомы характеризуются горизонтальным движением ножа и вертикальным подъемом блокодержателя; их используют для резки объектов, залитых в затвердевающие среды; основные части микротома располагаются на специальных салазках, отсюда происходит его название. *Ротационные* микротомы предназначены для резки парафиновых и прочих блоков; с их помощью можно получать серийные срезы. *Замораживающие* микротомы используют для резки не залитых, но фиксированных объектов, материала, залитого в желатин и водорастворимые пластмассы; по своей конструкции они относятся к микротомам санного типа, но с некоторыми особенностями; их замораживающий столик снабжен приспособлением для подачи углекислоты или охлаждается термоэлектрически с помощью полупроводниковых элементов. *Криостат* – специализированная холодильная камера (диапазон температуры: от -5 до -25 — -65 °С) с установленным в ней микротомом; управление процессами производится вручную, или вынесено за пределы камеры.

Последовательность операций при микротомировании (классическая схема) показана на рисунке 2; схема будет отличаться, если вместо парафина использованы другие заливочные среды.

- Охладить блок (оставить в морозилке до утра)
- Настроить микротом, подогреть воду в ванне.
- Если нужно, срезать лишний парафин с боков и лицевой части блока скальпелем.
- Включить режим грубой резки и срезать лишний материал до необходимой глубины (обычно достаточно 10-15 движений при 30 мкм).
- Резать 5-6 тонких срезов, до полировки поверхности блока. Выбросить эти срезы.
- Резать срезы необходимой толщины. Для обычных диагностических целей и иммуногистохимии достаточно толщины 3-4 мкм.
- Расправить срезы на поверхности воды и выловить их на стекло. Стекло со срезами извлекать почти вертикально.
- Промокнуть торец стекла фильтровальной бумагой.
- Подписать стекло и сушить вертикально при 60°C 20-30 мин.

Рисунок 2. Последовательность операций микротомии (классическая схема при заливке объекта в парафин)

Предметные стекла перед приклеиванием на них среза должны быть специально обработаны: их моют и обезжиривают (не нужно делать для готовых к использованию упакованных заводских предметных стёкол). При приклеивании срезов на предметное стекло, смазанное специальным клейким составом (готовым промышленным желатиновым адгезивом, другими адгезивными жидкостями для обработки предметных стекол), помещают срез, аккуратно расправляя его при легком подогреве на нагревательном столике. Далее перед любым окрашиванием проводят депарафинизацию среза ткани – удаление парафина (срезы последовательно проводят через три порции О-ксилола и спирты нисходящей крепости (от 100° до 70°), затем ненадолго помещают в дистиллированную воду).

**Окрашивание** срезов позволяет выявить структуру ткани за счет неодинакового химического сродства различных элементов ткани к гистологическим красителям. Выделяют базовые группы красителей, выбор которых определяется целью исследования: *основные красители* – красящие соли оснований (гематоксилин, метиловый синий, азуры и др.), связываясь с кислотными группами внутри клеток и в межклеточном веществе, вызывают их окрашивание; структуры, воспринимающие основные красители, называются базофильными; *кислые красители* – кислоты и их соли (эозин, эритрозин, пикрофуксин и пр.), связываясь с основными соединениями внутри и вне клетки,

вызывают их окрашивание в цвета красителя; структуры, воспринимающие кислые красители, называются оксифильные (ацидофильные, эозинофильные); *нейтральные красители* (например, судан III, нильский синий) содержат как основные, так и кислые красящие компоненты, избирательно окрашивающие компоненты цитоплазмы. Окрашивание может выполняться вручную или автоматически; при гистохимических и иммуногистохимических исследованиях применяют методы специального окрашивания изучаемых объектов.

*Гистохимические* методы исследования применяют для изучения химических свойств тканей, выявляют особенности обмена веществ в тканевых структурах. Большинство методов могут дифференцировать тканевые (клеточные) химические компоненты, основываясь на их различном сродстве к красящим веществам и взаимодействии красителей или химических реагентов со специфическими группировками белков, полисахаридов, жиров, ферментов и т. д. Методы применяются для определения различных тканевых (клеточных) химических компонентов, например, белков, витаминов, гормонов, пигментов и др. Результаты гистохимического исследования могут оцениваться качественно и количественно. Методы находят широкое применение в эмбриологии и гистологии, цитологии, патологической анатомии, экспериментальной и клинической патологии для решения как теоретических, так и практических задач.

При *иммуногистохимических* исследованиях подбираются специальные красители (флуорохромы, ферменты, пр.), которые можно присоединить к специфическим иммуноглобулинам (антителам) и, наблюдая связывание этого комплекса в клетке, идентифицировать клеточные структуры. Использование иммунологических маркеров способствует расширению знаний о биологии клетки, повышению точности диагнозов болезней.

Изучение гистологических препаратов проводится с использованием микроскопа. Различают следующие *виды микроскопии*, которые выбираются в зависимости от целей исследования: оптическая (световая), электронная, сканирующая зондовая, флуоресцентная, рентгеновская микроскопия.

***Методы исследования эмбрионов рыб.*** В целом, эмбриология изучает следующие процессы развития живых организмов: гаметогенез, оплодотворение, дробление зиготы, процессы дифференцировки тканей, процессы закладки и развития органов (органогенез), морфогенез. В эмбриологии рыб, в связи с большим разнообразием их биологии и уровней организации, рассматривается развитие зародышей представителей разных систематических и экологических групп. Эмбриональный период онтогенеза рыб начинается с момента оплодотворения (образования зиготы) и продолжается у яйцекладущих и яйцеживородящих видов до выхода зародыша (предличинки у костистых рыб) из яйцевых оболочек в окружающей среде или теле матери,

или у настоящих живородящих видов (например, отряда серые акулы), – до отрождения детеныша материнским организмом.

В методологии эмбриологии рыб сначала преобладали методы исследования на уровне анатомических структур, чему способствовала прозрачность развивающихся яиц многих рыб, затем стали широко использоваться гистологические методы с использованием светового микроскопа (тканевый и клеточный уровни исследования), а в дальнейшем – электронно-микроскопические, гистохимические, молекулярно-генетические, иммуногистохимические методы, которые обычно применяются в гистологии. В настоящее время термин «эмбриология» всё чаще заменяется на более широкий – биология развития. Это не умаляет значимости методов классической эмбриологии, которые остаются прочным фундаментом новейших эмбриологических исследований.

### **Вопросы для самопроверки**

1. Перечислите этапы изготовления гистологических препаратов.
2. Опишите возможные виды гистологических препаратов.
3. Расскажите про фиксацию биологического материала при гистологических исследованиях.
4. Что такое микротомирование? Какова толщина гистологического препарата для световой и электронной микроскопии?
5. Расскажите про виды микротомов и принципы работы с ними.
6. Опишите последовательность процессов при микротомии.
7. В чем состоит подготовка предметных стекол при изготовлении гистологических препаратов?
8. Расскажите про окрашивание срезов, базовые группы красителей.
9. Опишите суть гистохимических методов исследования, их применение.
10. Опишите иммуногистохимические методы исследования, их применение.
11. Перечислите виды микроскопии в зависимости от целей исследования.
12. Опишите методы исследования эмбрионов рыб.

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 2. Строение клетки животных**

**Цель работы:** изучить внутреннее строение клетки животных.

**Задание по работе:**

1. Сформировать понятия об основных процессах жизнедеятельности, протекающих в клетке животного организма;

2. Изучить изображения отдельных структур клетки животного организма и зарисовать их в виде схематических копий с обозначениями элементов;

3. Ознакомиться с функциями органелл животной клетки;

4. Изучить фазы митоза, научиться отличать определённые фазы по микрофотографиям митоза;

5. Выполнить необходимые рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации (микрофотографии и схемы клеточных структур); постоянные микропрепараты (общая морфология клеток печени аксолотля; кожица лука; митоз в корешке лука); моно- и бинокулярные микроскопы; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. Пользуясь презентационными материалами (микрофотографии, схемы строения), рисунками 3–9, обучающиеся изучают ультратонкое строение базовых (есть в любом типе клеток) клеточных структур: ядро с ядрышком, плазматическая мембрана, рибосома, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосома, митохондрия, центриоли, микрофибриллы и микрофиламенты. Знакомятся с функциями изучаемых клеточных структур;

2. Изучают (сначала на малом, потом на большом увеличении микроскопа) общую морфологию клетки на примере растительной клетки кожицы лука и на примере животной клетки печени аксолотля – рассматривают клеточную мембрану, цитоплазму, ядро клеток;

3. Пользуясь микропрепаратом и наглядным пособием, изучают фазы клеточного (митотического) цикла в клетках кончика корня лука: находят клетки в состоянии интерфазы и фазах митоза – профазе, метафазе, анафазе, телофазе. На малом увеличении микроскопа хорошо различимы клетки с ядром в цитоплазме, клеточная мембрана. На большом увеличении становятся различимы хромосомы и можно определить фазу митотического цикла клеток корешка лука: в профазе видно, что кариолема (ядерная мембрана) исчезает, укороченные, утолщенные хромосомы свободно располагаются в цитоплазме; метафазу определяют по выстраиванию хромосом в экваториальной плоскости клетки; анафазу – по расхождению дочерних хромосом к полюсам клетки; в телофазе удлиненные, более тонкие хромосомы наблюдаются у полюсов клетки, вокруг них начинает формироваться новая кариолема;

4. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: ядро клетки (рис. 4); плазматическая мембрана (рис. 5); эндоплазматический ретикулум (рис. 6); рибосома (рис. 7); аппарат Гольджи (рис. 8); митохондрия (рис. 9).

## Теоретический материал, необходимый для выполнения работы

Цитология – учение о строении клетки; в современное время вместо термина «цитология» часто используется более широкое определение – «биология клетки», включающее, в том числе, молекулярную генетику, молекулярную химию.

Клетка – ограниченная активной мембраной, упорядоченная, структурированная система биополимеров (белков, нуклеиновых кислот) и их макромолекулярных комплексов, участвующих в единой совокупности метаболических и энергетических процессов, осуществляющих поддержание и воспроизведение всей системы в целом.

*Основные процессы в клетке.* Клетка питается, дышит, реагирует на воздействие внешней среды, обменивается веществами с окружающей средой, растет, развивается, размножается (делится), т.е. живет. В клетках непрерывно идут процессы синтеза и распада веществ. Важнейший многостадийный процесс в клетках организмов – **биосинтез белка**. Он включает этапы *транскрипции* и *трансляции*, обеспечивающих синтез полипептидной цепи из аминокислот, происходящий на рибосомах с участием молекул мРНК и тРНК и этапы *модификации* полипептидной цепи. *Транскрипция* – первый этап биосинтеза белка: в ядре клетки путём синтеза матричной/информационной РНК (м-РНК) с ДНК считывается информация о структуре (аминокислотной последовательности) белков, которая определяется последовательностью нуклеотидов в гене – участке ДНК, кодирующем именно этот белок. Созданная м-РНК покидает ядро и направляется в рибосомы.

*Основные компоненты животной клетки (рис. 3).*

**Ядро** (nucleus) – система генетической детерминации и регуляции белкового синтеза в клетке (рис. 3, 4). Ядро эукариотических клеток имеет ядерную мембрану (кариолемму), отделяющую его от цитоплазмы, хроматин, ядрышко/ядрышки и кариоплазму (нуклеоплазму или ядерный сок). Кариолемма состоит из двух (наружной и внутренней) липопротеидных мембран, имеющих ядерные поры и разделенных перинуклеарным пространством, внутренняя мембрана изнутри покрыта ядерной ламиной из белковых филаментов, поддерживающей форму мембраны, наружная ядерная мембрана непосредственно переходит в мембрану эндоплазматического ретикулума. Хроматин – основной компонент ядра, состоит из комплекса ДНК с гистоновыми белками; при световой микроскопии представляет собой глыбки неправильной формы; хроматин – хранитель и передатчик генетической информации, осуществляет репликацию (самоудвоение, копирование) и репарацию ДНК (способность исправлять химические повреждения и разрывы в молекулах ДНК, повреждённых при нормальном биосинтезе ДНК в клетке или в результате воздействия физических или химических реагентов).

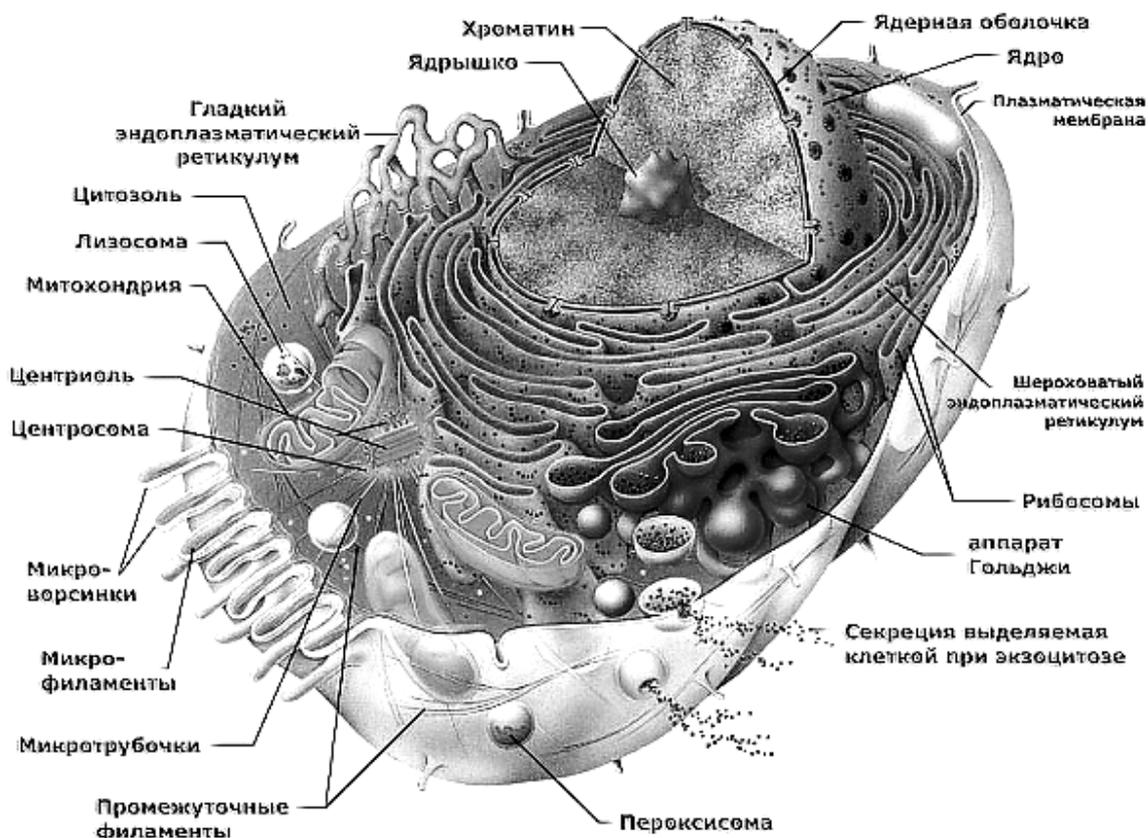


Рисунок 3. Схема строения животной клетки [Строение клетки, 2022]

*Ядрышко* – немембранная внутриядерная структура (комплекс белков и рибонуклеопротеидов вокруг участков ДНК, которые содержат гены рРНК – ядрышковых организаторов); функция ядрышка – образование рибосомных субъединиц. **Функции ядра** клетки: хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления; регуляция жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных белков; место образования субъединиц рибосом.

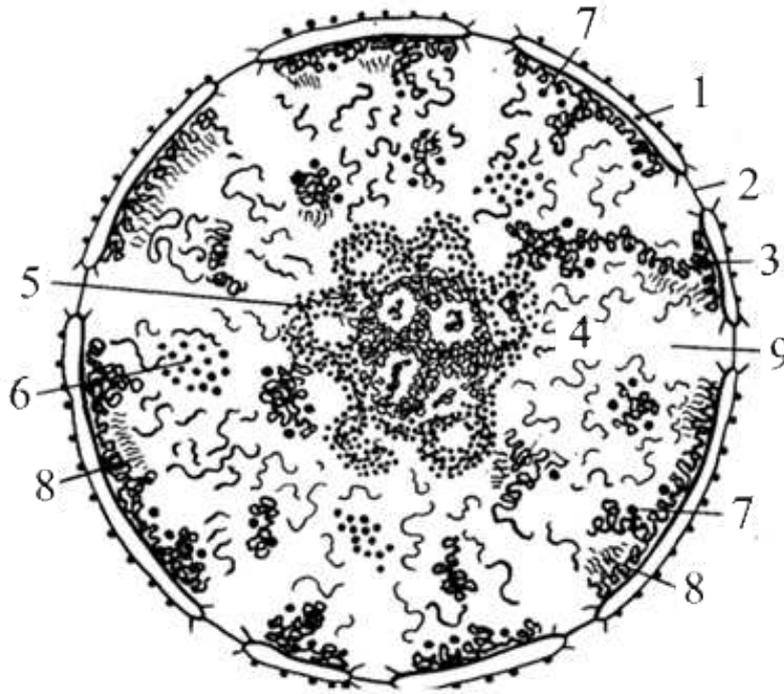


Рисунок 4. Схема строения клеточного ядра: 1 – ядерная оболочка (две мембраны, внутренняя и внешняя и перинуклеарное пространство); 2 – ядерная пора; 3 – конденсированный хроматин; 4 – диффузный хроматин; 5 – ядрышко (гранулярный и фибриллярный компоненты, в центральных светлых зонах находится рДНК); 6 – интерхроматиновые гранулы; 7 – перихроматиновые гранулы; 8 – перихроматиновые фибриллы; 9 – кариоплазма, ядерный сок [Ченцов, 1984]

**Плазматическая мембрана (плазмалемма)** – мембрана толщиной 7-10 нм, ограничивающая цитоплазму клетки от внешней среды, формируется в эндоплазматическом ретикулуме в виде пузырьков, модифицируется в аппарате Гольджи и встраивается в имеющуюся мембрану. Представляет собой двойной слой (бислой) из молекул фосфо- и гликолипидов, холестерина; гидрофильная часть (фосфо- и глико-) обращены наружу, а гидрофобная часть (липиды) обращены внутрь (рис. 5). Холестерол уменьшает текучесть липидного бислоя, увеличивает упругость и механическую прочность мембраны. Также в мембрану включены белки (интегральные, пронизывающие мембрану, могут выполнять функцию ионных каналов, различных транспортеров и рецепторов; полуинтегральные, погруженные одним концом в липидный слой; поверхностные, расположенные на внешней или прилегающие к внутренней мембране) и молекулы других веществ, например, олигосахаридов и пр. **Функции** плазмалеммы: механическая (обеспечивает автономность клетки, её структур, соединение с другими клетками в тканях через межклеточное вещество); барьерная, транспортная (обеспечивают отделение клетки и

клеточных компартментов от окружающей среды и снабжение их необходимыми веществами); матричная (обеспечивает определённое расположение и ориентацию мембранных белков, их оптимальное взаимодействие); поддержание разности потенциалов на мембране и участие в генерации и проведения биопотенциалов (электрического импульса); рецепторная (содержит рецепторные белки, передающие полученные извне сигналы внутрь клетки); ферментативная (мембранные белки бывают ферментами); маркировка клетки (содержит молекулы, чаще гликопротеины, действующие как маркеры, позволяющие опознать клетку).

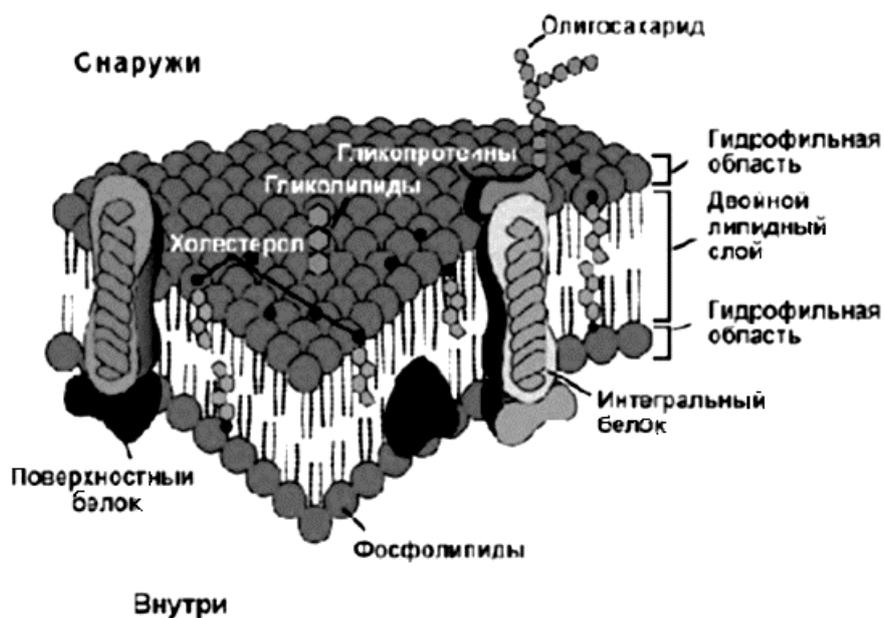


Рисунок 5. Схема строения плазмалеммы [Строение клеточных мембран, 2022]

Транспорт через мембрану обеспечивает доставку питательных веществ, удаление конечных продуктов обмена, секрецию различных веществ, создание ионных градиентов, поддержание в клетке оптимального рН и концентрации ионов, которые нужны для работы клеточных ферментов. Вода и некоторые ионы проходят через мембрану пассивно (путем облегченной диффузии, за счёт градиента концентраций веществ, с помощью специальных каналов и белков-переносчиков); аминокислоты, глюкоза, ионы  $K^+$ ,  $Na^+$  и некоторые др. переносятся активно (против градиентов концентрации с затратой энергии АТФ через специальные белки-переносчики (транспортёры) и белки-каналы или путём эндоцитоза).

Плазмалемма практически непроницаема для высокомолекулярных соединений, но способна переносить их в клетку в процессах эндоцитоза; и, наоборот, из клетки вещества выводятся в процессе экзоцитоза; эти процессы в совокупности обуславливают постоянное обновление плазмалеммы в живой

клетке. При *эндоцитозе* определенный участок плазмалеммы захватывает, обволакивает внеклеточный материал, заключает его в мембранную вакуоль (эндосому), которая сливается в цитоплазме с первичной лизосомой и происходит переваривание захваченного материала; эндоцитоз формально разделяют на фагоцитоз (поглощение клеткой крупных частиц) и пиноцитоз (поглощение растворов).

**Эндоплазматический ретикулум** – это продолжение кариолеммы, представляет собой разветвлённую систему мембранных уплощённых полостей, пузырьков и канальцев (рис. 6); отвечает за накопление продуктов синтеза, активный транспорт ряда элементов (белков, липидов и стероидов), осуществляет коммуникацию между содержимым пузырьков ретикулума, внешней средой и ядром клетки, участвует в создании новой кариолеммы (например, после митоза). Различают *два вида* ретикулума с их **функциями**: *гладкий* (регулирует процессы метаболизма, особенно в углеводном обмене; его ферменты участвуют в синтезе липидов, фосфолипидов, жирных кислот и стероидов; способствует нейтрализации ядов, запасанию кальция) и *шероховатый (гранулярный)* (в рибосомах на его мембранах происходит синтез белков, которые затем поступают внутрь цистерн ретикулума (для хранения) и в цитоплазму (выполняют транспортную функцию)).

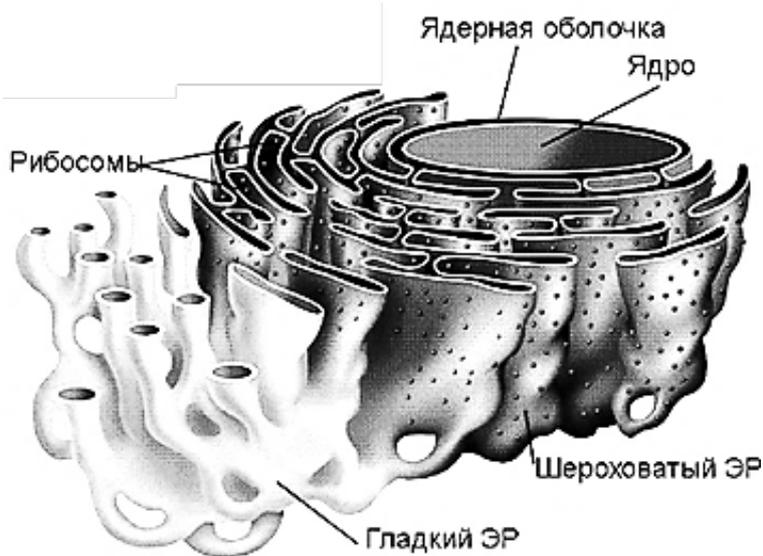


Рисунок 6. Схема строения эндоплазматического ретикулума  
[Эндоплазматический ретикулум, 2014]

**Рибосомы** – немембранные органеллы, включают две единицы (большую и малую) (рис. 7), состоящие из рибосомной РНК (рРНК) и рибосомальных белков; **функция**: это – матрица для синтеза белка. В цитоплазме на рибосомах рРНК осуществляет *трансляцию* (считывание информации с мРНК, и при помощи молекул транспортной РНК (т-РНК) осуществляется транспорт

определенных аминокислот к месту синтеза белков, между аминокислотами образуются пептидные связи.

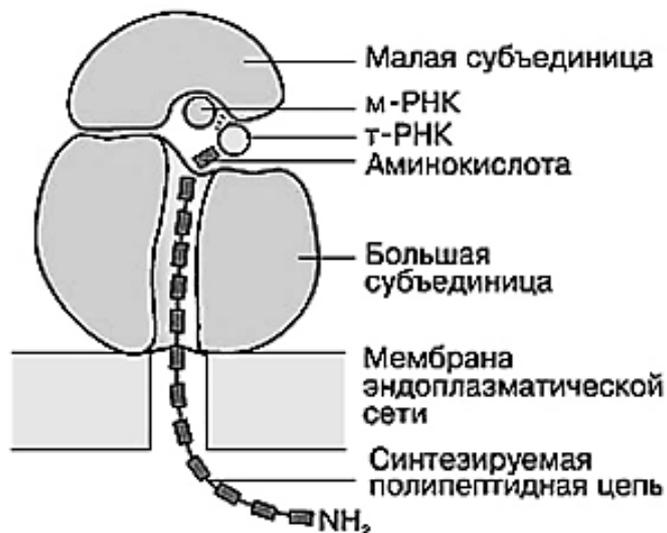


Рисунок 7. Схема строения рибосомы [Рибосомы ..., 2021]

**Аппарат Гольджи** – мембранная структура клетки в виде комплексов стопок цистерн; выделяют отделы: цис-отдел (комплекс цистерн, происходящих из везикул, идущих от ретикулума), медиальный отдел и транс-отдел (конечная цистернальная структура, из которой белки упаковываются в секреторные везикулы (для лизосом, клеточной поверхности и пр.) (рис. 8). **Функции** – выведение веществ, синтезированных в эндоплазматическом ретикулуме; разделение белков на потоки (для лизосом; для поверхности клетки и внеклеточного матрикса; для функционирования за пределами клетки); формирование слизистых секретов и пр.

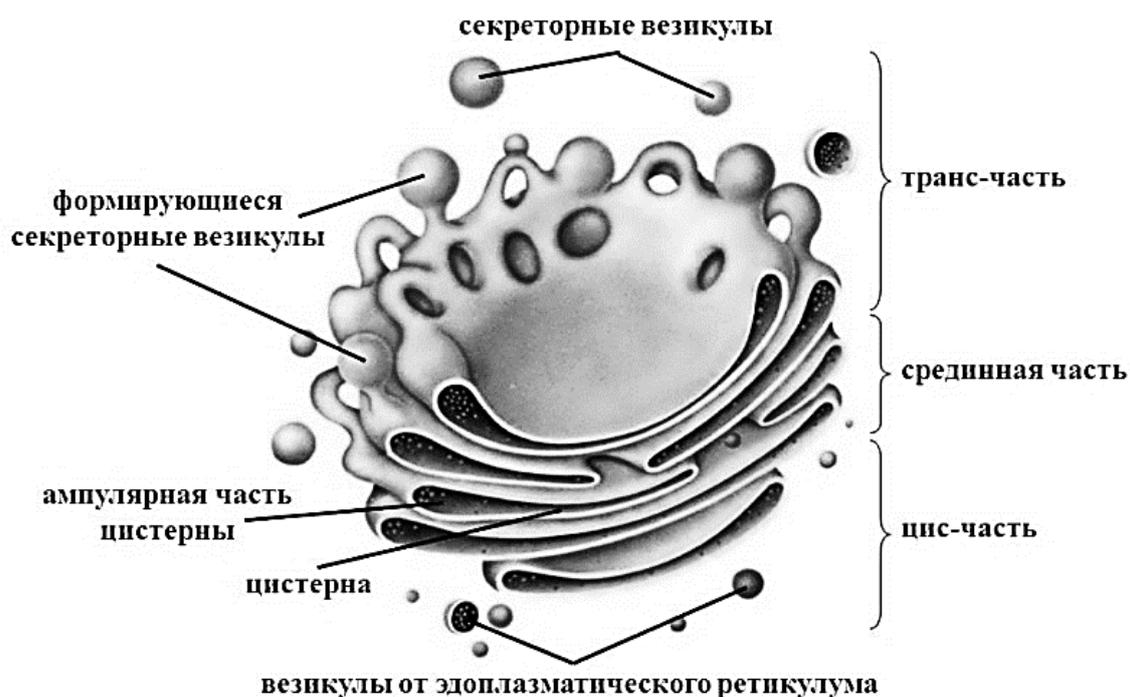


Рисунок 8. Схема строения аппарата Гольджи [Аппарат Гольджи, 2022]

**Лизосома** – мембранная органелла диаметром 0,2-2,0 мкм; образуются в аппарате Гольджи, содержат около 40 типов ферментов (преобладает кислая фосфатаза), способны менять форму. **Функции:** переваривание захваченных клеткой при эндоцитозе веществ или частиц (бактерий, других клеток), переваривание белков и других веществ, произведенных внутри самой клетки, аутофагия – уничтожение ненужных клетке структур, аутолиз – уничтожение клетки.

**Митохондрии** найдены в клетках аэробных организмов; это энергетические станции (дыхательные центры) – в присутствии кислорода производят АТФ из глюкозы; считается, что они произошли в результате эндосимбиоза аэробной бактерии и клетки; это достаточно автономные структуры (есть собственная ДНК, ферменты, свои рибосомы), обладают подвижностью, способны к бинарному делению (досталось от бактерий). Они ограничены двумя мембранами, разделенными межмембранным пространством (внутренняя мембрана образует кристы, на которых осуществляется производство АТФ), содержат матрикс с ДНК, ферментами, рибосомами, гранулами (рис. 9).



Рисунок 9. Схема строения митохондрии [Об отличиях ..., 2022]

**Пероксисома** – мембранная органелла, содержащая большое количество ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции; образование новых пероксисом происходит их делением или из эндоплазматического ретикулума. **Функции:** окисление жирных кислот, фотодыхание, разрушение токсичных соединений, синтез желчных кислот, холестерина, а также эфирсодержащих липидов, построение миелиновой оболочки нервных волокон и т.д.; в них обычно присутствуют ферменты, использующие кислород для отщепления атомов водорода от некоторых органических субстратов с образованием перекиси водорода.

**Центриоли** в клетке обычно парные, окружены зоной более светлой цитоплазмы, от которой радиально отходят тонкие фибриллы (центросфера); совокупность центриолей и центросферы называют клеточным центром. Каждая центриоль построена из 27 цилиндрических элементов (тубулиновых микротрубочек), сгруппированных в 9 триплетов, эти триплеты расположены по окружности, образуя полый цилиндр. Модифицированные центриоли также находятся у основания жгутиков и ресничек у простейших. **Функции:** участвуют в ориентации веретена деления клетки согласно полюсам, к которым будет происходить деление.

**Центросома** – область клетки со специфическим материалом, инициирующим развитие микротрубочек. Центросомы содержат центриоли, участвуют при делении клетки в организации полюсов деления.

**Микрофибриллы** (микротрубочки) собраны из двух типов белков ( $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулинов, объединенных в пары – гетеродимеры), скрученных в трубочку; у трубочки 2 конца: «минус»-конец стабилизирован связью с центросомой; на «плюс»-конце происходит рост (полимеризация) или укорачивание (разборка;

деполимеризация) микротрубочки. **Функции:** формируют скелет клетки; обеспечивают изменение формы клетки; по ним, как по рельсам, специальные белки переносят «грузы»; их совокупность – транспортная система клетки.

**Микрофиламенты** (микронити) – белковая нить в виде спирали из полимерного белка F-актина, состоящего из мономеров G-актина; он легко перестраивается, строится, разрушается (есть «минус»- и «плюс»-концы).

**Функции:** участвуют в формировании скелета клетки, изменении ее формы.

*Клеточный цикл, деление клетки, митоз.* Митоз (от греч. *mitos* – нить) – основной способ деления ядер клеток, обеспечивает равномерную передачу наследственной информации (ДНК хромосом) материнской клетки двум дочерним клеткам, благодаря ему образуются практически все клетки многоклеточного организма. Митотический (клеточный) цикл состоит из подготовительной стадии (интерфазы) и собственно деления (митоза). В митозе выделяют четыре фазы (профаза, метафаза, анафаза и телофаза).

*Интерфаза* – процесс подготовки клетки к делению, имеет три периода: пресинтетический (или G1), синтетический (или S) и постсинтетический (или G2). Во время пресинтетического периода (период до удвоения хромосом, G1 от англ. *Gap* – интервал) клетка интенсивно растёт, в ней синтезируются РНК, различные белки, увеличивается число рибосом, митохондрий. В синтетическом периоде (период удвоения хромосом, S) происходит удвоение хромосом, в основе которого лежит процесс репликации ДНК, в результате каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид. В постсинтетическом периоде (период после удвоения хромосом, G2) клетка готовится к делению, синтезируются белки, из которых будет сформировано веретено деления, запасается энергия в виде АТФ.

*Митоз.* В профазе в результате спирализации хромосомы уплотняются, укорачиваются, формируется веретено деления, кариолема исчезает, хромосомы свободно располагаются в цитоплазме, к центромерам присоединяются нити веретена деления. Хромосомы начинают передвигаться к экватору клетки. В метафазе хромосомы выстраиваются в плоскости экватора, образуя так называемую метафазную пластинку. В анафазе делятся центромеры всех хромосом – хроматиды превращаются в две обособленные, самостоятельные дочерние хромосомы; дочерние хромосомы начинают расходиться к полюсам клетки. В телофазе хромосомы концентрируются на полюсах клетки и деспирализуются, веретено деления разрушается, вокруг хромосом формируется кариолема ядер дочерних клеток, цитоплазма клетки делится (цитокinesis). Митоз обеспечивает постоянство числа хромосом во всех соматических клетках организма.

### **Вопросы для самопроверки**

1. Дайте определение терминам «цитология» и «клетка».
2. Опишите строение и функции ядра клетки.
3. Опишите строение и функции плазматической мембраны.
4. Расскажите про транспорт разных веществ через плазмалемму.
5. Опишите строение и функции эндоплазматического ретикулума.
6. Расскажите про биосинтез белков.
7. Опишите строение и функции рибосом.
8. Опишите строение и функции аппарата Гольджи.
9. Опишите строение и функции лизосом.
10. Опишите строение и функции митохондрий.
11. Опишите строение и функции пероксисом.
12. Опишите строение и функции центриоли.
13. Опишите строение и функции микрофибрилл.
14. Опишите строение и функции микрофиламентов.
15. Расскажите про клеточный цикл и митоз.

### **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3. Гаметогенез рыб, стадии зрелости яичников**

**Цель работы:** изучить этапы оогенеза и сперматогенеза рыб, понять принципы выделения стадий зрелости гонад рыб, фаз развития ооцитов.

#### **Задание по работе:**

1. Изучить микрофотографии яичников костистых рыб;
2. Установить характерные признаки ооцитов на разных фазах развития в яичниках костистых рыб;
3. Определить связь между различными фазами развития ооцитов на изображении микрофотографий и стадиями зрелости яичника по шестибалльной шкале;
4. Аналогичные задачи решить для постоянных микропрепаратов яичников костистых рыб в различных стадиях зрелости при использовании микроскопа;
5. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

#### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации (микрофотографии гонад костистых рыб: скумбрии *Scomber colias*, яичники в стадиях зрелости III, IV; макруруса *Macrourus sp.*, яичник в стадии зрелости IV; данио *Danio rerio*, яичники в стадиях зрелости IV, V; судак *Sander lucioperca*, яичник в стадии зрелости VI-II; змееголова *Parachanna obscura*, яичники в стадиях зрелости III, V; окуня *Perca fluviatilis*, яичник в стадии зрелости V; данио *Danio rerio* и сазан

*Cyprinus carpio*, семенники в стадии зрелости IV; ктенопома Анзорга *Stenopoma ansorgei*, семенники в стадии зрелости IV, V; пинагора *Cyclopterus lumpus* и гуппи *Poecilia reticulata*, семенники в стадии зрелости V); микропрепараты гонад костистых рыб (яичники в стадиях зрелости со II по VI, семенники в стадиях зрелости с III по V скумбрии *Scomber colias* и пятнистого тунца *Euthynnus alletteratus*); моно- и бинокулярные микроскопы; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. Пользуясь презентационными материалами со схемами гаметогенеза, рисунком 10, обучающиеся разбираются с процессами, происходящими в трех периодах сперматогенеза (размножения, созревания и формирования зрелых гамет); в оогенезе изучают особенности образования ооцитов I и II порядков, формирования зрелого ооцита.

2. По презентационным материалам со схемой оогенеза у костистых рыб, рисунку 11 определяют суть трех фаз роста и развития ооцитов периода протоплазматического роста (фаза 1 – премейотических преобразований; фазы 2 и 3 – этапы роста и развития ядра и цитоплазмы), заканчивающегося образованием фолликулярной оболочки вокруг ооцитов фазы 3 (рис. 12). Учатся различать три фазы роста, развития и созревания ооцитов периода трофоплазматического роста (фаза 1 – фаза вакуолизации ооплазмы; фаза 2 – фаза изменения ядра; фаза 3 – фаза зрелого ооцита);

3. Используя материалы презентации, изучают схемы, демонстрирующие состав ооцитов разных фаз развития протоплазматического и трофоплазматического периодов роста в яичниках рыб на разных стадиях зрелости (стадии с I по V). При этом необходимо научиться понимать разницу в оогенезе рыб с единовременным и порционным нерестом;

4. Пользуясь наглядными материалами, изучают внутреннее строение зрелой яйцеклетки и различия в строении ее оболочек у ряда видов рыб (чехонь, судак, окунь, плотва, осетр) с различными особенностями размножения; для окуня оно также показано на рисунке 13;

5. Пользуясь микрофотографиями яичников костистых рыб и схемами их строения на разных стадиях зрелости, определяют состав женских половых клеток в яичниках на разных стадиях зрелости. Гонады могут включать оогонии, протоплазматические и трофоплазматические ооциты разных фаз развития. Изучают строение этих клеток в яичниках на разных стадиях зрелости: стадии III (начало трофоплазматического роста) у скумбрии *S. Colias* и змееголова *P. Obscura*; в стадии IV (середина трофоплазматического роста) у скумбрии *S. Colias*, макруруса *Macrourus sp.* И данио *D. Rerio* (Рис. 14); в стадии V (зрелые яичники) у данио *D. Rerio*, окуня *P. Fluviatilis* и змееголова *P. Obscura*; в стадии VI-II (посленерестовая рыба) у судака *S. Lucioperca*. Обращают внимание на различия в строении созревающих, зрелых и посленерестовых яичников у

единовременно (окунь, судак, хариус) и порционно нерестящихся (скумбрия, данио, макрурус, змееголов) рыб;

6. На микропрепаратах яичников разных стадий зрелости (с II по VI) скумбрии *S. Colias* и пятнистого тунца *E. Alletteratus* изучают клеточный состав: в яичниках на стадии II находят оогонии, ооциты разных фаз развития протоплазматического роста. У этих порционно нерестящихся рыб в созревающих и зрелых яичниках (стадии с III по V), кроме оогоний и протоплазматических ооцитов, можно увидеть трофоплазматические ооциты разных фаз развития (на стадии III – в фазе 1; на стадии IV – в фазе 1 и 2; на стадии V – всех трех фаз); в яичниках на стадии VI-II (у посленерестовых самок) находят протоплазматические ооциты разных фаз развития и вителлогенные ооциты в фазе 1 и 2, а, кроме того, отмечают пустые фолликулы и резорбирующиеся ооциты).

7. Пользуясь рисунком 15, определяют разницу в строении семенников рыб циприноидного и перкоидного типа;

8. На микрофотографиях семенников костистых рыб, используя уже изученные схемы их строения на разных стадиях зрелости, определяют состав развивающихся мужских половых клеток (может включать сперматогонии, сперматоциты I и II порядков, сперматиды и сперматозоиды) в семенниках разных стадий зрелости. Оценивают клеточный состав в семенниках на стадии IV у данио *D. Rerio*, сазана *C. Carpio* и ктенопомы Анзорга *C. Ansoergei* (наиболее развитые клетки здесь будут – сперматиды); в стадии V у ктенопомы Анзорга, пинагора *C. Lumpus* и гуппи *P. Reticulata* (наиболее развитые клетки – сперматозоиды);

9. На микропрепаратах изучают клеточный состав семенников на стадиях зрелости с III по V у скумбрии *S. Colias* и пятнистого тунца *E. Alletteratus*: в гонадах на стадии III находят сперматогонии, сперматоциты I и II порядков; на стадии IV – сперматогонии, сперматоциты I и II порядков и сперматиды; на стадии V – сперматогонии, сперматоциты I и II порядков, сперматиды и сперматозоиды;

10. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: схема оогенеза у костистых рыб (рис. 11); строение ооцита хариуса 1-ой фазы трофоплазматического роста (микрофотография препарата) (рис. 12); схема разреза через зрелое неоплодотворенное яйцо окуня (рис. 13); схема строения яичника данио, стадия зрелости IV (рис. 14); схемы строения семенников рыб (рис. 15).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Изучая *гаметогенез* рыб, исследуют период от возникновения первичных половых (зародышевых) клеток, их миграции в направлении места закладки гонад, размножения с образованием половых клеток гониев, размножения

последних, роста, развития и созревания половых клеток до момента слияния гамет (*оплодотворения*): женской (*яйцеклетки*) и мужской (*сперматозоида* или *спермия*).

**Гаметы** отличаются от соматических клеток: гаметы живы в пределах одного поколения, передают наследственную информацию из поколения в поколение, ограниченное время могут существовать самостоятельно от родительского организма, имеют одинарный набор хромосом и нарушенные ядерно-плазменные отношения: у женских гамет цитоплазмы намного больше, чем у соматических клеток (для обеспечения развития зародыша); у мужских гамет цитоплазмы очень мало.

Развитие яйцеклетки называют *оогенез*, развитие сперматозоида – *сперматогенез*. Первичные половые клетки, вставшие на путь сперматогенеза – это сперматогонии, оогенеза – оогонии (рис. 10).

**Строение яичника, оогенез.** У большинства костистых рыб яичник – полый орган, в который выдвигаются многочисленные продольные яйценозные складки, выстланные герминативным эпителием, в них развиваются половые клетки. Оогонии размножаются, в части из них начинаются премейотические преобразования (профаза первого деления мейоза) и они вступают в период протоплазматического роста (превителлогенеза), становясь ооцитами 1 порядка (набор хромосом  $2n$ ) (рис. 10). После премейотических преобразований (профазы мейоза) мейотические процессы в протоплазматических ооцитах блокируются (см. ниже).

В целом, мейоз при формировании женских гамет состоит из двух резко несимметричных делений: после первого деления образуются ооцит 2 порядка ( $2n$ ) и одно полярное тельце ( $2n$ ; может разделиться на две оотиды); после второго деления (ооцита 2 порядка) – зрелый ооцит ( $1n$ ) и одно полярное тельце ( $1n$ ) (рис. 10). То есть вся цитоплазма с желтком, необходимым для развития зародыша, оказывается в итоге переданной одной женской гамете.

В общем, в превителлогенезе различают три фазы роста и развития ооцитов (в первой фазе происходят премейотические преобразования; в остальных двух наблюдается активный рост ядра и ооплазмы). К концу протоплазматического роста размер ооцитов может превышать таковой оогоний примерно в 25 раз, но желток в этот период роста не накапливается – питательные вещества синтезируются силами самого ооцита; в крупном ядре ооцитов хромосомы имеют вид «ламповых щеток», что связывают с высоким уровнем обменных процессов в ооцитах, многочисленные ядрышки в ядре чаще локализованы вдоль кариолеммы.

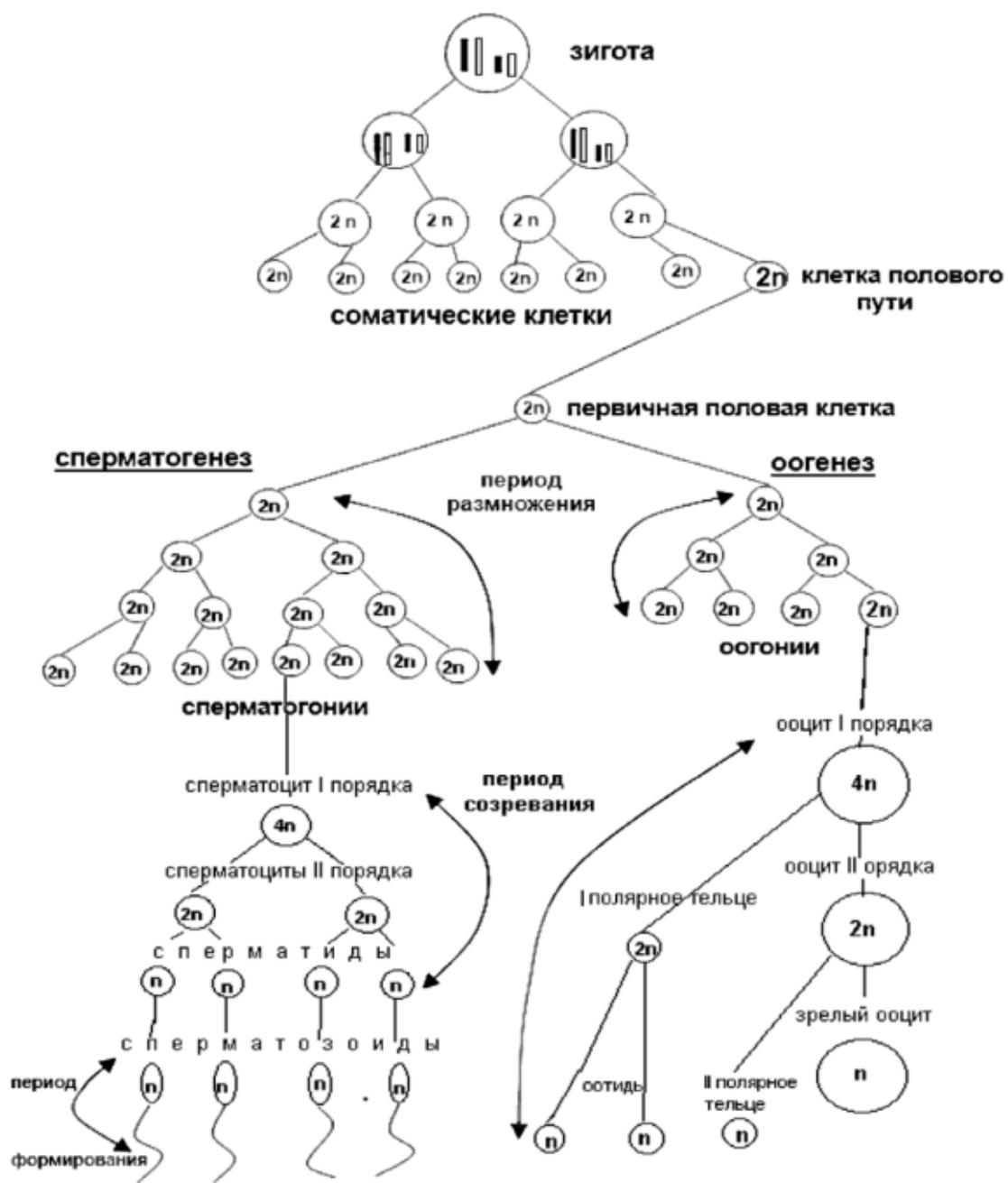


Рисунок 10. Схема гаметогенеза (сперматогенеза и оогенеза) [Кузнецов, 1972]

К концу превителлогенеза ооциты оказываются окруженными одним слоем фолликулярных клеток, вступают в период трофоплазматического роста (вителлогенеза – в цитоплазме откладывается желток) и называются вителлогенными ооцитами (рис. 11).

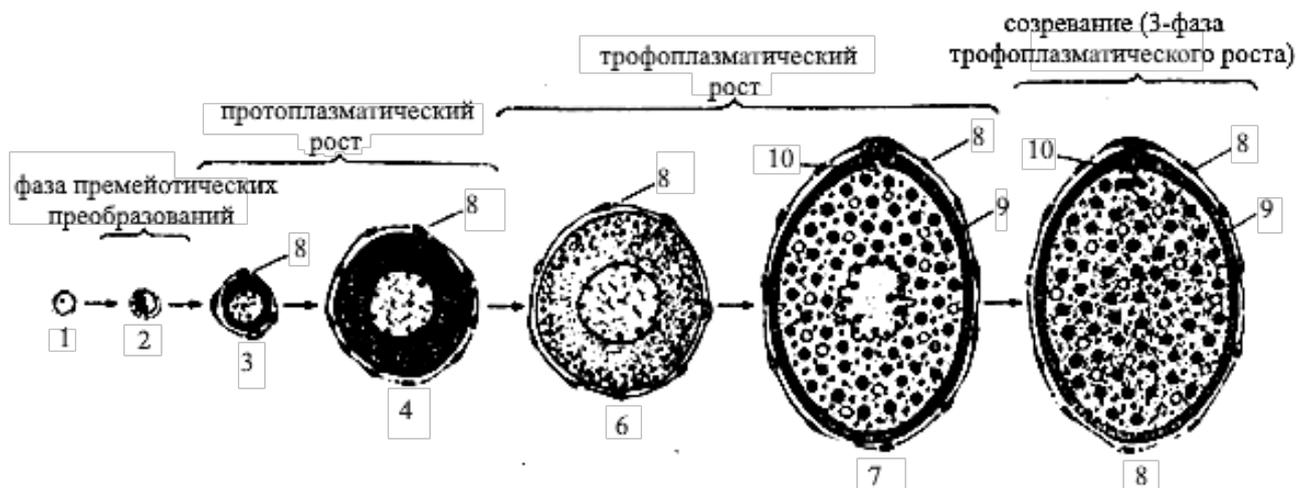


Рисунок 11. Схема оогенеза костистых рыб: 1 – оогонии;  
 2 – ооцит 1 порядка в фазе премеитических преобразований  
 (фаза 1 протоплазматического роста (ПР)); 3 – ооцит 1 порядка (фаза 2 ПР);  
 4 – ооцит 1 порядка в конце ПР (фаза 3 – оформленного фолликула); 5 – ооцит  
 1 порядка в начале трофоплазматического роста (ТР) (фаза 1 ТР); 6 – ооцит  
 1 порядка в середине трофоплазматического роста (фаза 2 ТР); 7 – миграция  
 ядра в зрелом ооците (фаза 3 ТР) к его анимальному полюсу при подготовке  
 к мейотическим делениям; 8 – фолликулярная клетка; 9 – zona radiata;  
 10 – микропиле [Кузнецов, 1972]

В вителлогенезе также выделяют три фазы: фаза 1 – вакуолизации ооплазмы (в ней вакуоли, гранулы, глыбки – признаки накопления желтка: рис. 12); фаза изменения ядра (ядрышки исчезают, ядро теряет кариолемму, окрашенное ядро имеет нечеткие границы, вид лакуны); фаза созревания, или фаза зрелого ооцита (ооцит имеет максимальные размеры, наблюдается миграция ядра к анимальному полюсу в район микропиле – происходит подготовка к продолжению мейоза).

Микропиле – отверстие в оболочке яиц для попадания спермия (рис. 11): у костистых рыб оно одно – для одного спермия; у осетровых рыб их несколько – попадает несколько спермиев, но копулирует с ядром ядро одного.

В ядре зрелой яйцеклетки продолжается мейоз: в результате первого деления остается тот же один ооцит и образуется еще одно направительное тельце; второе деление мейоза останавливается в метафазе, и в этом состоянии яйцо считается физиологически зрелым и выметывается; второе деление завершится после проникновения спермия.

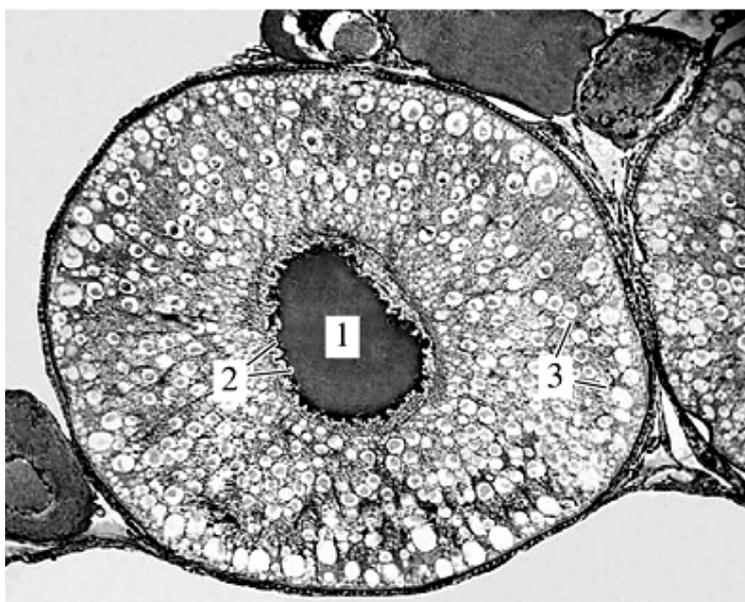


Рисунок 12. Строение ооцита хариуса 1 фазы трофоплазматического роста (микрофотография препарата): 1 – ядро; 2 – ядрышки по периферии ядра; 3 – вакуоли с желтком [Зайцева с соавт., 2008]

Существует классификация зрелых яйцеклеток рыб по количеству и характеру распределения в них желтка (желток – комплексное соединение из различных белков, липидов). Выделяют три типа яйцеклеток по соотношению свободной от желтка цитоплазмы относительно количества желтка: полиплазматические (цитоплазмы много); мезоплазматические (среднее количество цитоплазмы); олигоплазматические (мало цитоплазмы). И три типа – по соотношению количества желтка к свободной от желтка цитоплазме: олиголецитальные (мало желтка: ланцетник, плацентарные млекопитающие); мезолецитальные (среднее количество желтка: амфибии, осетровые рыбы); полилецитальные (желтка много: у большинства костистых рыб, рептилий, птиц, яйцекладущих млекопитающих; тогда верхнюю часть яйца с ядром (верхний полюс) называют анимальная часть, а нижнюю часть, с желтком – вегетативная часть яйца).

Выделяют три разновидности оболочки яйцеклеток/яиц: первичная (оолемма) (например, у ряда видов рыб с донной икрой она складчатая и расправляется в зонтоподобную структуру, способствующую ее всплыванию со дна); вторичная (образуется фолликулярными («питающими») клетками вокруг яйцеклетки); третичная (образуется после овуляции яиц из секретов стенок яйцеводов; встречается у яйцекладущих форм акул).

**Строение зрелого яйца костистой рыбы** (на примере окуня) (рис. 13). Ооплазма заполнена желтком, включающим жировую каплю. В поверхностном слое ооплазмы кроме мелких желточных включений видны множественные

кортикальные альвеолы, заполненные полисахаридами и белками (размерами до 5-40 мкм), – они развиваются из пузырьков комплекса Гольджи. При активации яйца сперматозоидом альвеолы выделяют своё содержимое под его оболочку, участвуя в образовании перивителлинового пространства, играют важную роль в защите яйца от проникновения в него сверхчисленных сперматозоидов (сперматозоиды агглютинируют при контакте с перивителлиновой жидкостью). Оолемма имеет выросты, в ней за счет множества микропор наблюдается поперечная (радиальная) исчерченность (эту зону называют «зона радиата»), в эти поры с одной стороны входят микроворсинки ооцита, с другой заходят отростки фолликулярных клеток, передающее в ооцит желток. Сверху яйца располагается студенистая оболочка, которая при его откладке у одних видов способствует приклеиванию яйца к субстрату; у других рыб, при кладке яиц в виде ленты, слизь оболочки набухает, яйца скрепляются как «кнопка».

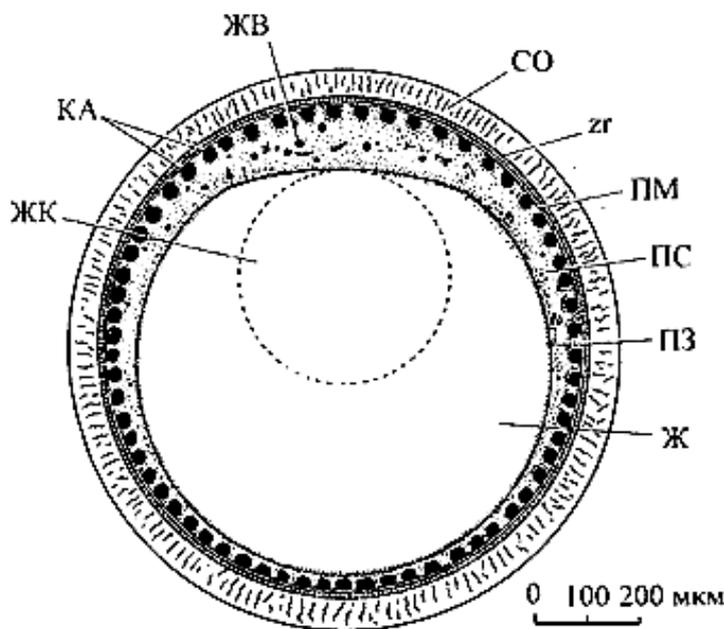


Рисунок 13. Схема разреза через зрелое неоплодотворенное яйцо окуня: Ж – желток; ЖВ – желточные включения в поверхностном слое цитоплазмы; ЖК – жировая капля; КА – кортикальные альвеолы; ПЗ – переходная зона на границе цитоплазма–желток; ПМ – плазматическая мембрана; ПС – поверхностный слой цитоплазмы; СО – студенистая оболочка; zr – zona radiata [Кузнецов, 1972]

*Строение яйцевых оболочек рыб* связано с экологией их нереста: самые простые – у пелагофильных рыб (откладывают икру в толщу воды; например, чехонь; есть только зона радиата); сложнее – у рыб с приклеивающейся к разным субстратам икре (добавляется студенистая (например, у судака, окуня: рис. 13) или ворсинчатая (у плотвы) оболочка), очень сложные оболочки у яиц осетровых

рыб: есть две зоны радиата и студенисто-ворсинчатая оболочка – они защищают икринки от механических повреждений и приклеивают их.

**Яйца** (икринки) рыб чаще имеют шарообразную *форму*, реже – овальную, грушевидную и др., что зависит от экологии нереста рыбы. Размеры яиц варьируются: от 0,3 мм до 2,6 см (у костистых рыб) до 12-14 см (у хрящевых рыб: плащеносная акула). Величина *плодовитости* рыб зависит от размера откладываемых яиц: бóльшая плодовитость наблюдается у видов с мелкими яйцами (содержат малое количество желтка, эмбриогенез проходит достаточно быстро), например, рыба-луна откладывает до 300 млн. мелких яиц; небольшая/малая плодовитость отмечена при крупных яйцах (много желтка обеспечивает долгий эмбриогенез), например, ряд акул.

Для оценки степени готовности рыб к размножению используют *шестибалльную шкалу стадий зрелости гонад* (стадии с I по VI-II), которая кроме макроскопических признаков (относительных размеров гонад, их структуры и цвета) анализирует их микроскопическое строение – состав и взаимное расположение половых клеток разных фаз и периодов развития.

**Гистологическая характеристика стадий зрелости яичников полициклических рыб** (нерестятся более одного раза в жизни). *Стадия I* – пол рыбы визуально не определим, в гонаде есть оогонии, ооциты первых двух фаз протоплазматического роста. *Стадия II* – к предыдущему описанию добавляются ооциты с только что оформленным фолликулом, но еще без признаков вителлогенеза. Стадии I и II описывают яичники во время превителлогенеза ооцитов; со стадии III начинается описание созревающих гонад. *Стадия III* характеризует начало созревания яичников (содержат оогонии, ооциты разных фаз протоплазматического роста и ооциты фазы 1 трофоплазматического роста). Далее состав яичников будет отличаться у рыб с **единовременным нерестом** (имеют *синхронный вителлогенез* – одновременно созревают все вителлогенные ооциты, и все откладываются во время нереста) и **порционным нерестом** (их *асинхронный тип вителлогенеза* обеспечивают откладку икру порциями).

**Единовременно нерестящиеся рыбы.** *Стадия IV* – середина созревания яичников (тоже, что на стадии III, но из вителлогенных ооцитов – только ооциты фазы 2). *Стадия V* – у преднерестовых самок, состав яичников тот же, что на стадии III, но из вителлогенных ооцитов – только ооциты фазы 3 – зрелого ооцита). *Стадия VI-II* характеризует посленерестовых самок, строение гонад которых схоже с таковым у рыб с яичниками на стадии зрелости II, но присутствует также много пустых фолликулов, встречаются резорбирующиеся, чаще вителлогенные, ооциты.

**Порционно нерестящиеся рыбы.** *Стадия IV* – середина созревания яичников (тоже, что на стадии III, но из вителлогенных ооцитов – кроме ооцитов

фазы 1 есть ооциты фазы 2: рис. 14). *Стадия V* – у преднерестовых самок, состав яичников тот же, что на стадии III, но есть вителлогенные ооциты всех трех фаз, в том числе зрелого ооцита). *Стадия VI-II* (у посленерестовых особей) – состав яичников тот же, что на стадии III, присутствует также пустые фолликулы от выметанных зрелых ооцитов, встречаются резорбирующиеся ооциты, но, главное, есть вителлогенные ооциты фаз 1 и 2.

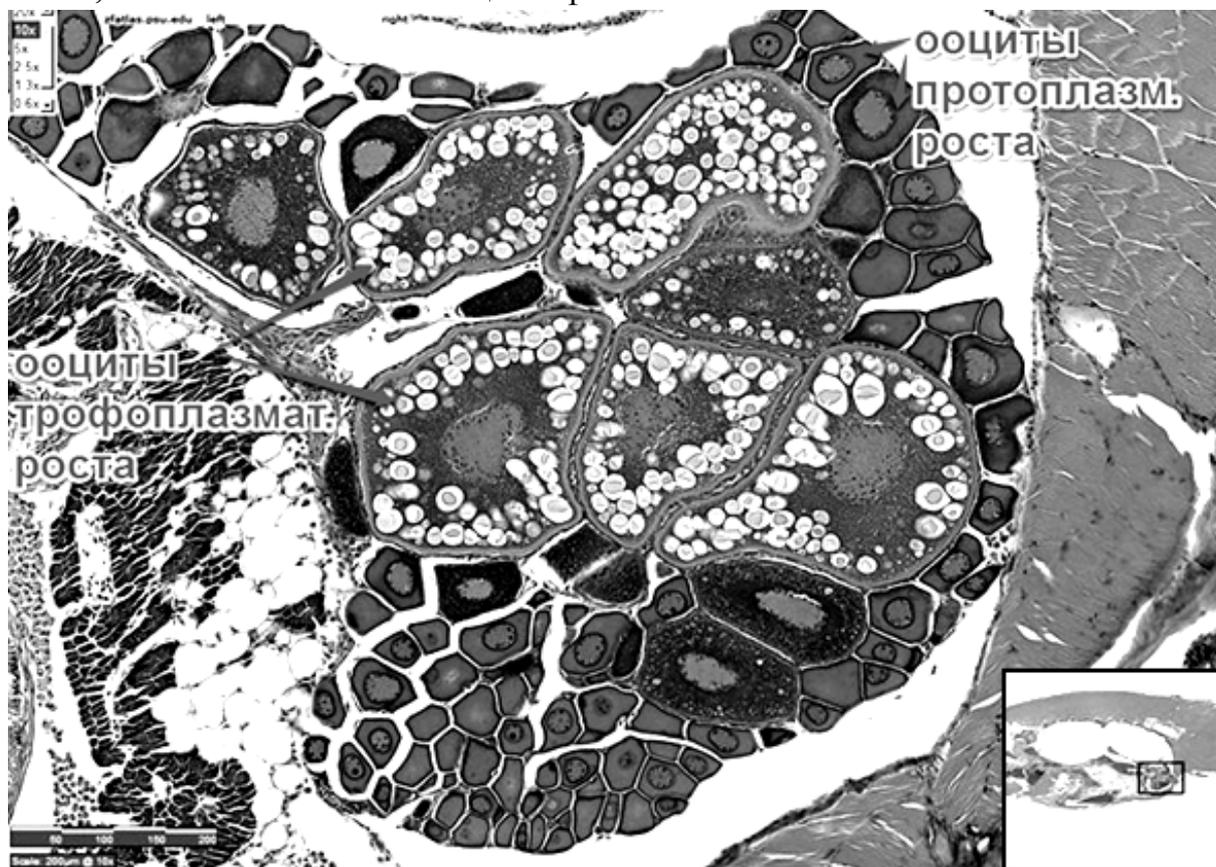


Рисунок 14. Схема строения яичника данию, IV стадия зрелости (микрофотография препарата): ооциты протоплазматического роста имеют гомогенную ооплазму; ооциты 1 фазы трофоплазматического роста более крупные, с вакуолями в цитоплазме; ооциты 2 фазы трофоплазматического роста самые крупные с гранулами желтка в цитоплазме [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

**Строение семенника, сперматогенез.** Семенник представляет собой комплекс более или менее извитых трубочек, семенных канальцев, в которых происходит развитие мужских половых клеток – *сперматогенез*. Семенники подвешены к верхней стенке полости тела на особой непарной складке (мезорхии). У рыб выделяют два типа семенников: *перкоидные*, описанные впервые у окуневых рыб, и *циприноидные*, впервые охарактеризованные у карповых рыб. В основу этой классификации положены форма и расположение семенных канальцев семенников. Семенники *циприноидного (ацинозного) типа*

(рис. 15, а) на поперечном срезе имеют округлую, овальную или треугольную форму; характерны для многих видов рыб. Желоба здесь нет, и мезорхий лежит поверх семенника, под мезорхнем тянется семявыносящий проток. Семенные каналцы до открытия в проток очень сильно извиваются и ветвятся, образуя чрезвычайно сложную систему образований самого разнообразного вида и размеров; на срезах каналцы выглядят как замкнутые полости (пузырьки или ацинусы). Семенники *перкоидного (радиального) типа* (рис. 15, б) на поперечном разрезе имеют форму треугольника с закругленными углами; встречаются реже циприноидных. По дорсальной стороне каждого семенника проходит глубокий желоб, ко дну которого прикрепляется мезорхий, сразу под ним расположен семявыносящий проток семенника, тянущийся по всей его длине; семенные каналцы (ампулы) подходят к протоку радиально; желоб, погруженный глубоко в семенник, дает ощущение, что выводной проток проходит в его центре.

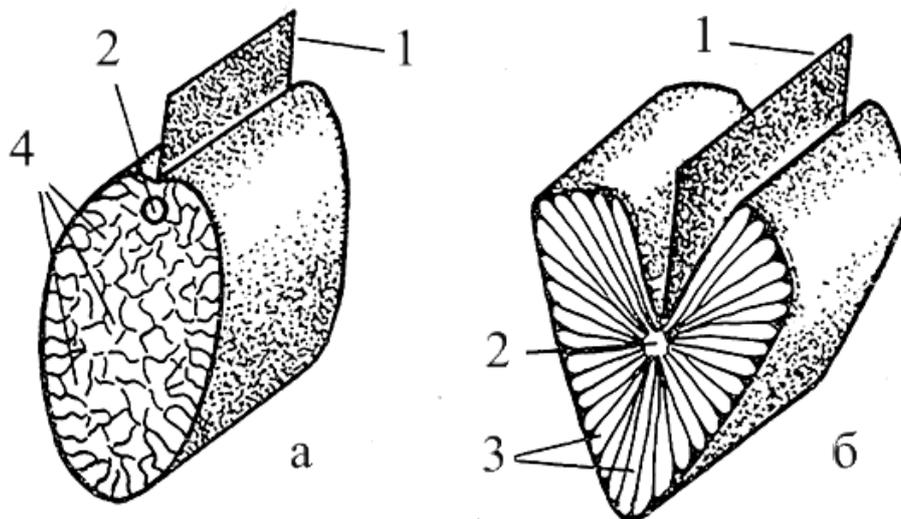


Рисунок 15. Схемы строения семенников рыб разного типа: а – семенник циприноидного (ацинозного или гроздевидного) типа; б – семенник перкоидного (радиального) типа; 1 – мезорхий; 2 – семявыносящий (выводной) проток; 3 – семенные каналцы; 4 – ампулы [Кузнецов, 1972]

В *сперматогенезе* после множественных делений сперматогониев ( $2n$ ), последние, называясь теперь сперматидоцитами 1 порядка, вступают в первое деление мейоза – в премейотические преобразования и период роста. После роста мейоз продолжается, в результате чего после первого его деления образуются равноценные сперматоциты 2 порядка ( $2n$ ), а после второго деления – равноценные сперматиды ( $1n$ ), из которых, развивая «хвостик»-двигатель, формируются сперматозоиды (имеют очень мелкие размеры, их запас питательных веществ (энергетические ресурсы) сильно ограничен – хватает только на продвижение к яйцу и копуляции с ним).

### ***Гистологическая характеристика стадий зрелости семенников рыб.***

В клеточном составе семенников на ранних стадиях развития (*стадии I, II*) наблюдаются только сперматогонии и сперматоциты 1 порядка. В составе гонад на *стадии зрелости III* к ним добавляются сперматоциты 2 порядка. Состав семенников в *стадии зрелости IV* отличаются присутствием еще сперматид, а в гонадах на *стадии зрелости V* наиболее развитыми половыми клетками оказываются спермии.

#### **Вопросы для самопроверки**

1. Опишите типы яйцеклеток по количеству в них желтка.
2. Назовите отличия гамет от соматических клеток.
3. Что такое сперматогонии, оогонии
4. Перечислите по порядку, начиная с зиготы, процессы, происходящие при сперматогенезе.
5. Перечислите по порядку, начиная с зиготы, процессы, происходящие при оогенезе.
6. Опишите типы и фазы роста яйцеклеток в оогенезе костистых рыб.
7. Опишите клеточный состав в яичнике во II стадии зрелости у костистых рыб.
8. Опишите клеточный состав в яичнике во III стадии зрелости у костистых рыб.
9. Опишите клеточный состав в яичнике в IV стадии зрелости у костистых рыб с единовременным нерестом.
10. Опишите клеточный состав в яичнике в V стадии зрелости у костистых рыб с единовременным нерестом.
11. Опишите клеточный состав в яичнике во VI-II стадии зрелости у костистых рыб с единовременным нерестом.
12. Опишите клеточный состав в яичнике в IV стадии зрелости у костистых рыб с порционным нерестом.
13. Опишите клеточный состав в яичнике в V стадии зрелости у костистых рыб с порционным нерестом.
14. Опишите клеточный состав в яичнике во VI-II стадии зрелости у костистых рыб с порционным нерестом.
15. Опишите строение зрелой яйцеклетки рыб (на примере окуня).
16. Опишите строение семенников рыб циприноидного и перкоидного типа.
17. Опишите клеточный состав семенника рыбы в IV стадии зрелости.

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4. Стадии развития эмбрионов костистых и осетровых рыб**

**Цель работы:** изучить особенности эмбриогенеза костистых и осетровых рыб.

### **Задание по работе:**

1. Получить представление о первичных половых клетках у рыб;
2. Ознакомиться с ранними этапами эмбрионального развития рыб с различными типами яйцеклеток;
3. Изучить особенности гистогенеза и органогенеза в эмбриональном развитии костистых рыб и осетра;
4. Выполнить необходимые рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации по эмбриогенезу костистых (на примере медаки, данио) и осетровых (осетра) рыб, в том числе схемы и микрофотографии этапов развития их эмбрионов; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. Пользуясь презентационными наглядными материалами, обучающиеся знакомятся с современными представлениями о первичных половых клетках (ППК) у рыб: времени их дифференцировки, местах образования в эмбрионе, механизмах миграции к местам закладки гонад;
2. С помощью презентационных материалов разбирают теорию по всем этапам эмбриогенеза рыб (дробление, гастрюляция, нейруляция, особенности гистогенеза и органогенеза) с мезолецитальными (осетр) и телолецитальными (костистые рыбы) яйцеклетками;
3. Рассматривают микрофотографии и изображения эмбрионов костистых рыб (медаки, данио) на стадиях дробления и гастрюляции (рис. 16-18);
4. Изучают микрофотографии и изображения эмбрионов костистых рыб на стадиях нейруляции, органогенеза (рис. 19);
5. Пользуясь схемами эмбриогенеза осетра, разбирают строение его яйца, стадии дробления, фазы гастрюляции осетра (рис. 20);
6. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: микрофотографии стадий дробления яйца медаки (2-64 бластомера) (рис. 16); стадия гастрюляции яйца данио: эпиболия (рис. 17); срез яйца костистой рыбы в начале гастрюляции (рис. 18); срез яйца костистой рыбы на стадии нейрулы (рис. 19); стадия желточной пробки в развитии яйца осетра (рис. 20).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

**Первичные половые клетки (ППК) у рыб** обнаружены на стадиях закладки тела зародышей и обрастания желтка бластодермой еще до начала

органогенеза (на стадии гаструлы): в задней части зародыша, среди клеток гипобласта (в энтодерме); иногда их находили в эктодерме, но далее клетки мигрировали в нижележащие слои – мезодерму и энтодерму.

От соматических ППК отличаются большей величиной (диаметр 8-30 мкм). ППК имеют четкую кариолемму, плазмалемму, сдвинутое в сторону цитоплазмы ядерно-цитоплазматическое отношение; форма клеток округлая, часто с выступами псевдоподий; в цитоплазме ППК между митохондриями есть электронно-плотный материал ядерного происхождения (перинуклеарное тельце или интермитохондриальный цемент), предполагают, что оно предохраняет ядра ППК от вступления их на путь дифференциации соматических клеток, позволяет клеткам сохранить тотипотентность (способность к развитию целого организма).

Перед миграцией ППК к местам закладки гонад наблюдают, что полиморфноядерные ППК, локализованные у кровеносных сосудов, преобразуются в трехядерные клетки, затем в трехядерные синцитии, которые фрагментируются на ППК, и образуются синцитиальные комплексы из нескольких ППК, мигрирующие в половой зачаток (это можно видеть на этапе вылупления эмбриона).

Обнаружение у рыб ППК во время их обособления от соматических клеток обычными методами световой микроскопии представляет значительные трудности: в них отсутствуют вещества, легко распознаваемые гистохимическими методами, то есть маркеры ППК. Их локализацию, пути миграций определяют с помощью методов флуоресцентного окрашивания.

**Эмбриогенез рыб.** После оплодотворения яйца в нем начинается целый ряд процессов: слияние гаплоидных ядер гамет, активация зиготы к делению (**дроблению**), в результате чего формируется **бластула** (однослойный зародыш). *Характер дробления* определяется сложным комплексом факторов, в том числе генетическими и клеточными механизмами, которые контролируют и интегрируют многие процессы; *тип дробления* зависит от строения яйца (от распределения желтка и его количества, положения митотического веретена в бластомерах относительно анимально-вегетативной оси яйца и пр.).

**Типы дробления яиц.** Выделяют **полное** дробление (при этом оно бывает **равномерным** (или **голобластическим**: образуются бластомеры примерно одинаковых размеров) и **неравномерным** (или **меробластическим**: образующиеся бластомеры разных размеров)), **неполное** дробление (например, дискоидальное) (рис. 16) и **поверхностное** (**абластическое** – характерно для центролецитальных яиц насекомых).

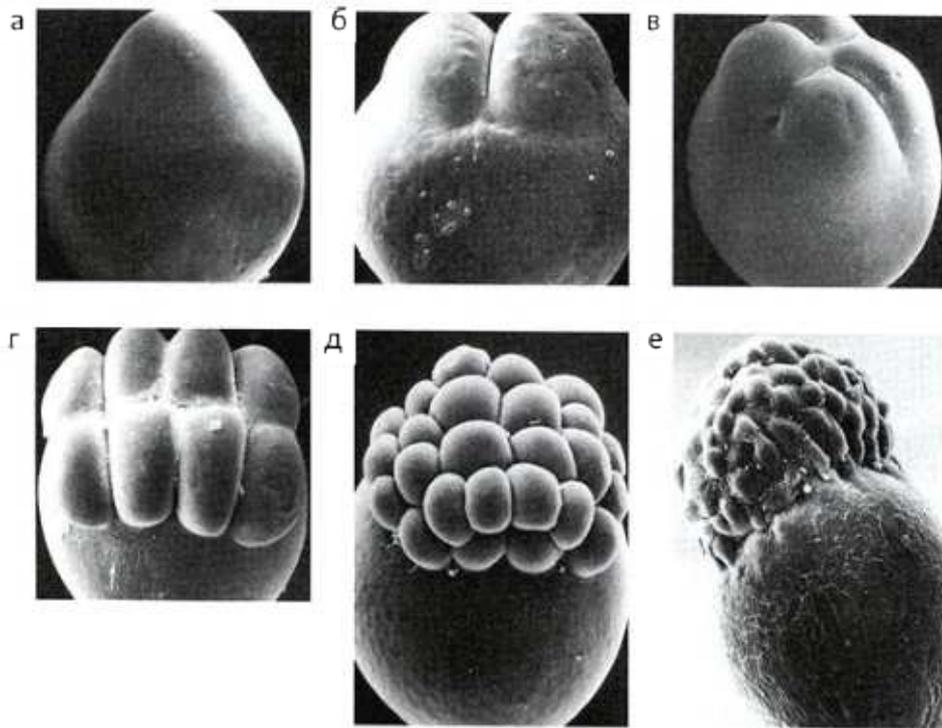


Рисунок 16. Стадия дробления яйца медаки (*Fundulus*): 2–64 бластомера (а – яйцо; б – 2; в – 4; г – 8; д – 32; е – 64 бластомера) (микрофотографии) [Gilbert, 2000]

При **полном** дроблении яйцо делится на бластомеры целиком; при **неполном** делится только часть яйца, другая часть, обычно с высокой концентрацией желтка, не делится; при **поверхностном** дроблении яйцо не делится, происходит только деление ядер. **Равномерное** дробление характерно для яиц со сравнительно малым количеством желтка (олиго- и мезолецитальных; например, осетровые рыбы, амфибии), а также для умеренно телолецитальных яиц; **неравномерное** дробление – для телолецитальных яиц, с большим количеством желтка в вегетативной области.

По **характеру расположения бластомеров** в развивающемся зародыше различают ряд **типов дробления яиц**: **радиальное** (например, у голотурий, лягушек), **спиральное** (у моллюсков), **билатеральное** (у аскарид), **двусимметричное** (у гребневиков); **дискоидальное** (у головоногих моллюсков, рептилий, птиц, у многих рыб: дробится только небольшая часть яйца, образуется как бы диск на его анимальном полюсе (рис. 16)), **поверхностное** (например, у жуков водолюбов) и т.д. Итогом дробления может быть образование **целобластулы**; **стерробластулы**; **дискобластулы** или **перибластулы**.

У **осетровых рыб** яйца **мезоцитальные**; дробление **полное неравномерное** (борозды на анимальном полюсе закладываются быстрее, у вегетативного полюса клетки крупнее; дробление у осетровых еще называют

*переходным* – от радиального к частичному дискоидальному), в результате которого формируется многослойная *амфибластула*.

У *костистых рыб* яйца *телолецитальные*: почти вся цитоплазма сосредоточена на периферии яйца. После оплодотворения цитоплазма стягивается в анимальную область, где расположено ядро – образуется бластодиск; вегетативная часть яйца занята желтком. *Дробление* яйца *неполное* (дискоидальное), при котором борозды дробления затрагивают только бластодиск; в результате дробления образуется *дискобластула*, где сформированы клетки внешнего слоя (кроющий слой) и внутренние клетки, сохраняющие связь с желтком.

Далее начинаются процессы *гастроляции*, приводящие к образованию зародыша в стадии *гастроулы*, имеющего в итоге три зародышевых листка: наружного – *эктодермы*, среднего – *мезодермы* и внутреннего – *энтодермы*.

Различают ряд **способов** *гастроляции*: *эпиболия*; *инвагинация*; *иммиграция* клеток; *деламинация* клеток. *Эпиболия* или обрастание – мелкие клетки бластодермы зародыша от анимальной части обрастают относительно крупные, богатые желтком клетки вегетативного полюса, они оказываются внутри, образуя внутренний листок (энтодерму) (рис. 17). У костистых рыб обрастание желтка в эмбриональном развитии связано с меробластическим типом дробления и необходимостью утилизировать запасы питательных веществ, сосредоточенные в недробящейся части зародыша. *Инвагинация* или впячивание – часть наружного пласта клеток стенки однослойного зародыша вворачивается внутрь и распространяется по внутренней поверхности и образует внутренний листок (энтодерму). *Имиграция* клеток – выселение клеток внутрь зародыша и размещение их под поверхностным слоем; может быть униполярной (выселение из одного места) и мультиполярной (из разных мест). *Деламинация* клеток – разделение клеток вдоль поверхности тела зародыша – его однослойная стенка превращается в двухслойную.

У *костистых рыб* смешанный тип *гастроляции* (рис. 18): в ходе ее эпиболия продолжается параллельно процессам инвагинации, иммиграции и деламинации. Начало *гастроляции* знаменуется образованием по периферии бластодиска краевого валика. Благодаря неравномерности обрастания передний край бластодиска, огибая желток, приближается к заднему концу зародыша, где некоторое время остается незакрытым небольшое округлое пространство – *желточная пробка*, которая вскоре замыкается, и передний край бластодиска соединяется с задним концом зародыша.

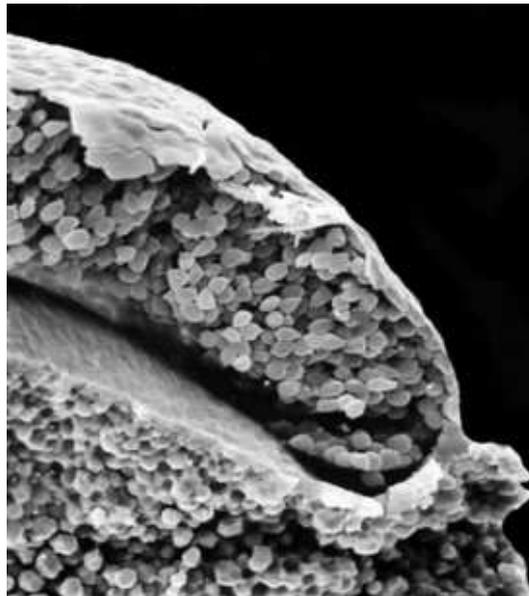


Рисунок 17. Срез яйца костистой рыбы в начале гастрюляции (микрофотография, сканирующая электронная микроскопия): справа внизу – подворачивание внутреннего зародышевого листка, из которого формируется хорда и мезодерма; верхний слой клеток образует центральную нервную систему и эктодерму; наружный слой плоских клеток перидермы в образовании тела зародыша не участвует; внизу – желточный мешок [Langeland, Kimmel, 1997]

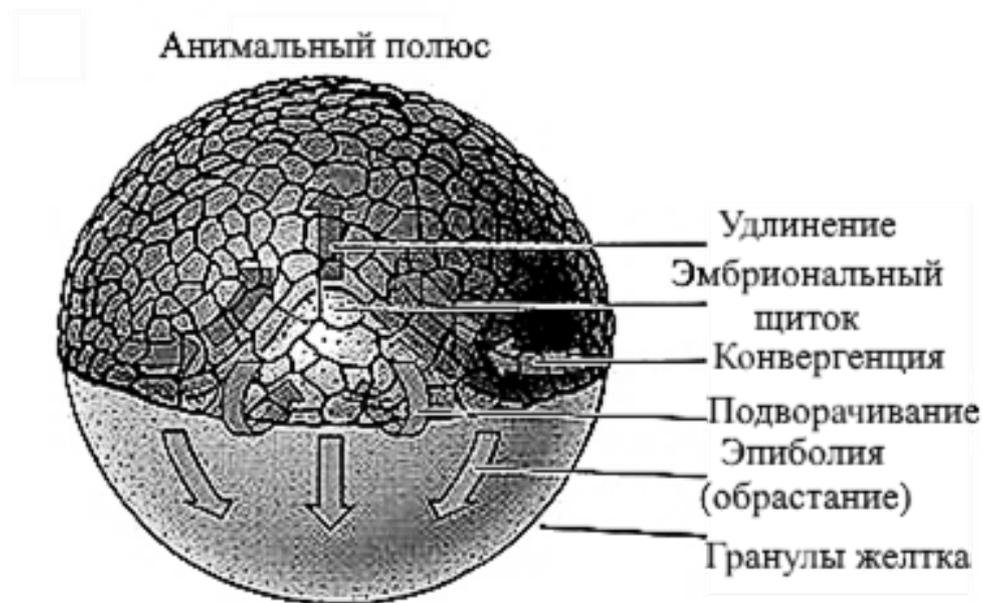


Рисунок 18. Процессы гастрюляции яйца данио [Gilbert, 2000]

В результате гастрюляции зародыш становится сначала двуслойным (образуются 2 зародышевых листка – *эпибласт* (наружный слой, эктодерма) и *гипобласт* (внутренний слой, энтодерма)), потом – трехслойным (*мезодерма*

формируется в виде рыхлого пласта клеток между эпибластом и гипобластом). В процессе гаструляции гипобласт в экваториальной области образует *зародышевый щиток*, обнаруживающий свойства организатора процессов.

В целом, гаструляция осуществляется благодаря перемещениям клеток и их продолжающейся дифференцировке: клетки приобретают всё большие биохимические и морфологические различия друг от друга, а возможности их дальнейшего развития всё сужаются (например, клетки энтодермы далее могут превращаться только в эпителиальные клетки желудочно-кишечного тракта и пищеварительных желёз); дифференцировка происходит на всех этапах эмбриогенеза (с зиготы), продолжается во взрослом организме.

Третьим этапом эмбриогенеза выделяют *нейруляцию* – формирование осевых структур зародыша из материала трёх зародышевых листков. В результате нейруляции образуется *нейрула* (название объясняется тем, что сначала у зародыша закладывается нервная система). Из *эктодермы* образуются покровные ткани и нервная система; из *мезодермы* формируются в основном мышцы, органы кровеносной, выделительной и половой систем, скелет, выстилка вторичной полости тела; производные *энтодермы* выполняют в основном функции питания и дыхания.

В строении *нейрулы костистых рыб* можно отметить (рис. 19), что поверхность зародыша выстлана *перидермой* (органы не образует); *эктодерма* сверху по центру зародыша формирует зачаток центральной нервной системы – нервную трубку (сначала она формируется размножением клеток эктодермы как сплошной клеточный тяж без полости, невроцель образуется позже). Под нервной трубкой по центру зародыша из *мезодермы* образуется хорда, по бокам от нее – мускульные сомиты (сегментация распространяется от переднотуловищного отдела назад к хвостовому отделу); энтодерма позже над *желточным мешком* (особый орган зародыша рыб, обеспечивающий переработку и транспортировку питательных веществ желтка) формирует пищеварительную трубку. Формирование мускулатуры, хвостовой почки (обособленного от желтка заднего отдела зародыша) отмечается на стадии 2-14 туловищных сомитов. Дифференцировка осевых органов, головы, обособление хвостового отдела от желточного мешка – на стадии 15-20 сомитов. Далее в головном отделе образуются зачатки ноздрей, глаз и внутреннего уха, в нижней части тела – зачатки жабр; в нижней части желточного мешка – сердце и желточные кровеносные сосуды (кровообращение начинается с пульсации сердца). На туловище, окаймленном сплошной плавниковой складкой, видны зачатки грудных плавников, сомиты мускулатуры и хорда, внизу туловища – анальное отверстие. Эмбрион питается за счет желтка, дышит поверхностью тела (двигаясь внутри оболочек он перемещает находящуюся там жидкость, улучшая

условия дыхания). В результате *гистогенеза* и *органогенеза* происходит формирование всех органов эмбриона до готовности его к вылуплению.

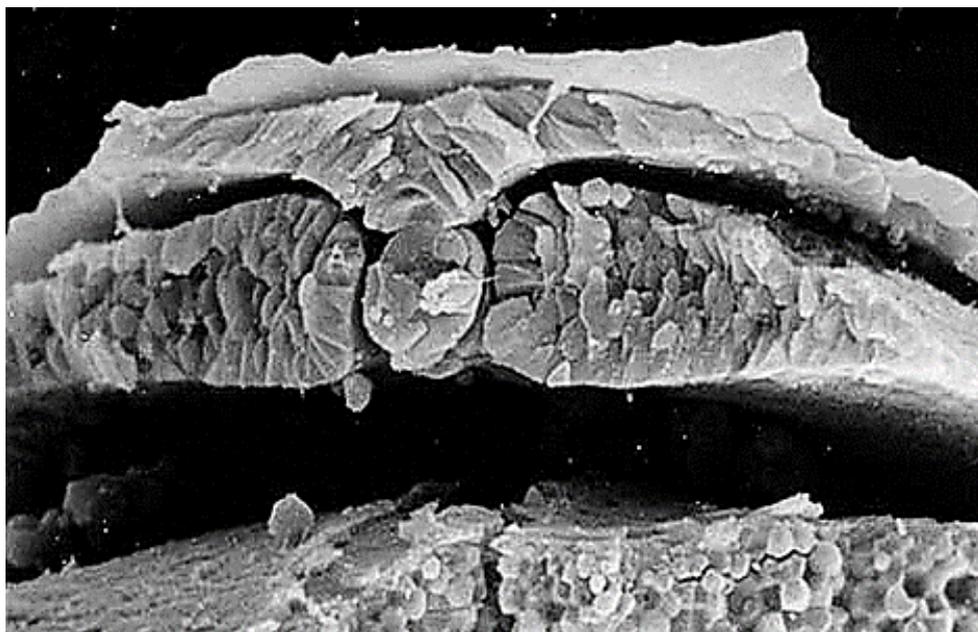


Рисунок 19. Срез яйца костистой рыбы на стадии нейрулы (поперечный срез; микрофотография, сканирующая электронная микроскопия): верх: перидерма, эктодерма (по центру – зачаток ЦНС); средний слой: мезодерма (сомиты); между ними по центру – хорда; нижний слой: энтодерма, под ней – желточный мешок [Langeland, Kimmel, 1997]

У *осетровых рыб* в *гастрюляции* среди прочих процессов доминирует эпиболия (инвагинация начинается при обрастании желтком более  $\frac{1}{2}$  яйца; в начале гастрюляции образуется бластопор (узкая щель) (рис. 20); замыкание желточной пробки и закрытие бластопора считают концом гастрюляции. Далее у эмбриона формируются зачатки основных систем органов (начинается нейруляция, органогенез).

У эмбриона *осетровых рыб* на *стадии вылупления* форма желточного мешка яйцевидная, в жаберной области обозначились складочки двух первых жаберных карманов; на нижней поверхности головы заметно ротовое углубление; жаберных щелей и ротового отверстия еще нет; позади почек едва заметны зачатки грудных плавников.

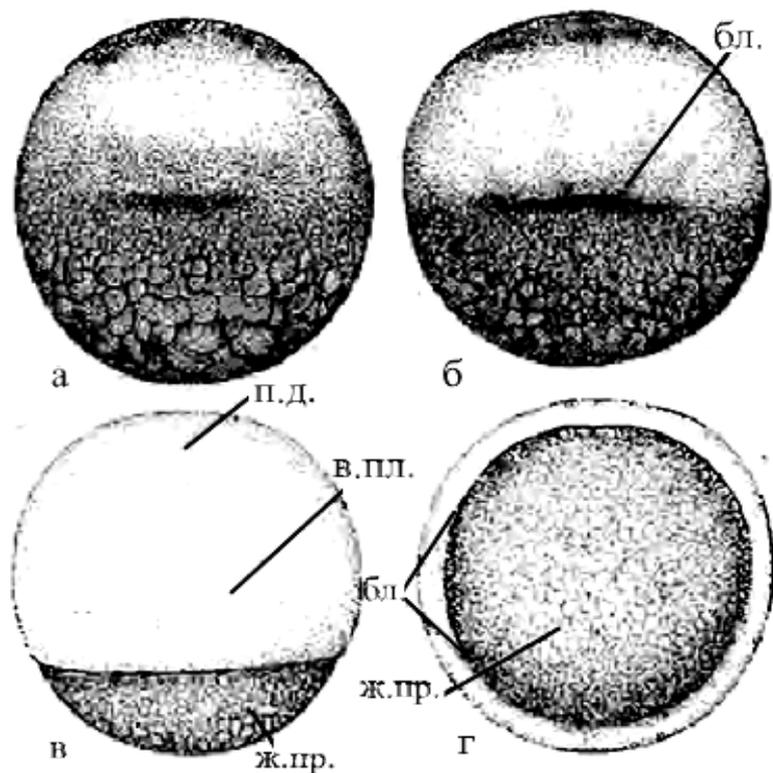


Рисунок 20. Стадия гастрюляции в развитии яйца осетра: а – начало гастрюляции; б – ранняя гастрюла; в, г – средняя гастрюла (в – вид со спинной стороны; г – вид со стороны вегетативного полюса). бл. – blastopore; в.пл. – ввернувшийся клеточный пласт, просвечивающий на спинной стороне; ж.пр. – желточная пробка; п.д. – полость дробления, просвечивающая через наружный клеточный слой [Детлаф с соавт., 1981]

*Железы вылупления* развиваются из скоплений железистых клеток на передней части желточного мешка; секрет желёз содержит гидролитические ферменты, разрыхляющие оболочку икринки и способствующие её разрыву при движениях личинки рыбы.

#### **Вопросы для самопроверки**

1. Опишите время и место дифференцировки первичных половых клеток у рыб.
2. Укажите отличия первичных половых клеток от соматических клеток.
3. Охарактеризуйте строение первичных половых клеток рыб.
4. Опишите деление и миграцию первичных половых клеток к окончательному месту локализации у рыб.
5. Какие известны методы исследования первичных половых клеток рыб?
6. От чего зависит тип дробления яйца? Что образуется в результате дробления?

7. Охарактеризуйте типы дробления яиц, с примерами животных.
8. Какие выделяют типы дробления по характеру расположения бластомеров в эмбрионе?
9. Опишите отличия в дроблении яиц костистых и осетровых рыб.
10. Какова цель гаструляции? Опишите процессы, происходящие в этот период.
11. Что такое эпиболия?
12. Что такое инвагинация?
13. Что такое иммиграция клеток?
14. Что такое деламинация клеток?
15. Опишите отличия в гаструляции у костистых и осетровых рыб.
16. Что такое эпибласт и гипобласт?
17. Что такое нейруляция, каков ее итог? Опишите производные трех зародышевых листков.
18. Охарактеризуйте строение нейрулы костистой рыбы, этапы формирования основных структур вплоть до эмбриона, готового к вылуплению.
19. Опишите строение эмбриона осетровых рыб на стадии вылупления. Что такое железы вылупления?
20. В чем отличия развития центральной нервной системы рыб от остальных позвоночных животных?

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 5. Эпителиальные ткани. Железы**

**Цель работы:** изучить разнообразие, особенности строения и функций разнотипных эпителиальных тканей и желез у рыб.

### **Задание по работе:**

1. Изучить гистологическую классификацию эпителиев, их отличительные морфологические признаки;
2. Получить представление о происхождении, строении, разнообразии и функциях эпителиальных тканей, об особенностях строения кожи рыб;
3. Ознакомиться с классификацией желез, со строением желез внешней и внутренней секреции, с примерами, строением и функциями желез разного типа у рыб;
4. Изучить и зарисовать микрофотографии и схемы строения различных типов эпителиальной ткани рыб и различных типов их желёз;
5. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения и микрофотографии различных типов эпителиальной ткани рыб, их экзокринных и эндокринных желёз; ноутбук, проектор, монитор.

## Методические указания по выполнению работы

1. Пользуясь наглядными материалами компьютерной презентации и рисунком 21, обучающиеся знакомятся с гистологической классификацией эпителиев, отличительными морфологическими признаками эпителиев разного типа;

2. Изучают микрофотографии однослойных и многослойных эпителиев рыб: плотно лежащие клетки *однослойного* эпителия видны на поперечных (в виде круга) и продольных (в виде дуг) срезах через канальцы почки рыбы данио (рис. 22): стенка канальцев состоит из одного слоя призматических клеток эпителия, в них хорошо различимы округлые ядра; клетки между канальцами – клетки крови в кровеносных сосудах, самые тёмные клетки в паренхиме почек – кроветворные клетки; *однослойный* цилиндрический каёмчатый эпителий ворсинок кишечника данио (рис. 23) отличается наличием на апикальной поверхности клеток каемки из микроворсинок, через которые происходит эндоцитоз питательных веществ из кишечника, покрывающий микроворсинки сверху молекулярный слой гликокаликса улучшает эффективность переноса веществ; слизистые клетки, входящие в состав эпителия выделяют защитную слизь, под эпителием различимы элементы опорной соединительной ткани; в *многослойном* эпителии кожи данио (рис. 24) в верхнем (апикальном) слое различимы плоские клетки эпидермиса, под ними – пласты плотно лежащих клеток следующих слоев с уплощенными ядрами, клетки базального слоя; видны одноклеточные железы *железистой* части эпителия, вырабатывающие многофункциональную слизь, различимы *железистые* клетки «испуга», выделяющие при повреждении кожи (например, при нападении хищника) вещества, помогающие после их оценки вовремя спастись другим рыбам;

3. Пользуясь схемами строения экзокринной и эндокринной желёз (рис. 25), определяют их главные отличительные морфологические черты, особенности функционирования;

4. Закрепляют знания о строении желез и их функциях, изучая по микрофотографии (рис. 26) строение поджелудочной железы, сочетающей как экзокринную, так и эндокринную секрецию: железа имеет дольчатое строение – состоит из ацинусов, где снаружи лежат пирамидальные *экзокринные* ацинарные клетки с округлыми или уплощенными ядрами, секретирующие разнокачественные пищеварительные ферменты, выводимые в проток ацинуса и далее; внутри ацинусов – скопление *эндокринных* гормонсекретирующих клеток, формирующих малые или более крупные островки (лангерганса; у костистых рыб могут быть объединены в более крупные тела броммана); клетки вырабатывают гормоны инсулин и глюкагон, регулирующие уровень глюкозы в крови;

5. При изучении микрофотографии *эндокринной* щитовидной железы рыб (рис. 27) отмечают ее расположение (около жабр, вдоль брюшной аорты), ее диффузное строение из рассеянных в васкуляризованной ткани железы многочисленных фолликулов; обращают внимание, что тонкая стенка фолликулов состоит из одного слоя гормонсекретирующих клеток – плоских, при отсутствии в них синтеза и разбухших – вследствие активного синтеза гормонов; в результате этой внутренней секреции внутри фолликулов накапливается гормонсодержащий, визуально различимый на окрашенном препарате коллоид;

6. Выполняют необходимые для отчётности рисунки: классификация и схемы типов эпителиальных тканей (рис. 21); однослойный эпителий канальцев почки данио (рис. 22); однослойный цилиндрический каёмчатый эпителий кишечника данио (рис. 23); многослойный плоский эпителий (эпидермис), железистый эпителий кожи данио (рис. 24); схемы строения экзокринной и эндокринной желёз (рис. 25); экзокринная и эндокринная части поджелудочной железы (рис. 26); фолликулы щитовидной железы (рис. 27).

#### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Эпителиальные ткани произошли от эктодермы. Выделяют ряд типов и разновидностей эпителиальных тканей: однослойный (бывает однорядным (его виды: плоский, кубический, призматический); многорядный (призматический)); многослойный (бывает ороговевающим, неороговевающим, переходным); железистый; ресничный (рис. 21).

У рыб однослойный эпителий в канальцах почек представлен однорядным призматическим эпителием (рис. 22); в трахеи – многорядным ресничным призматическим эпителием; в кишечнике – ресничным призматическим и железистым эпителием (рис. 23); в органах обоняния – ресничным рецепторным эпителием и т.д.; многослойный эпителий – плоским эпителием кожи, электрорецепторным эпидермисом, железистым эпителием эпидермиса, кубическим и цилиндрическим эпителием глотки и пр.

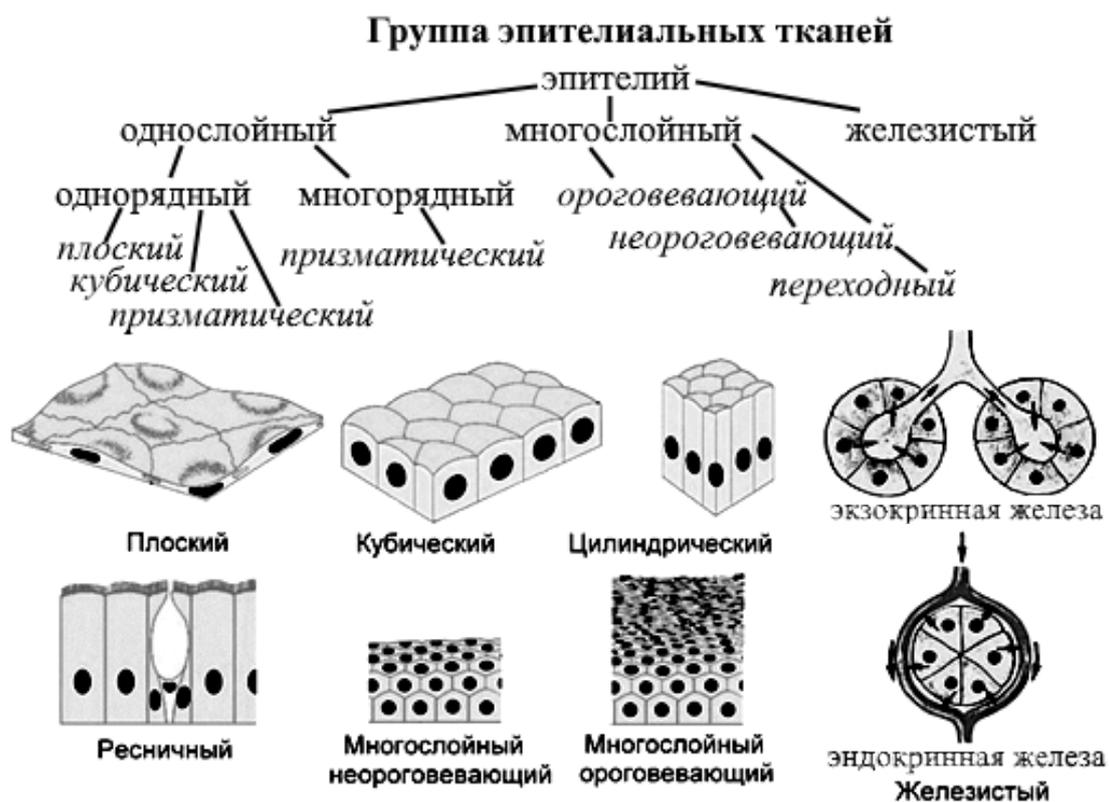


Рисунок 21. Классификация и схемы типов эпителиальных тканей [Характеристика ..., 2019]

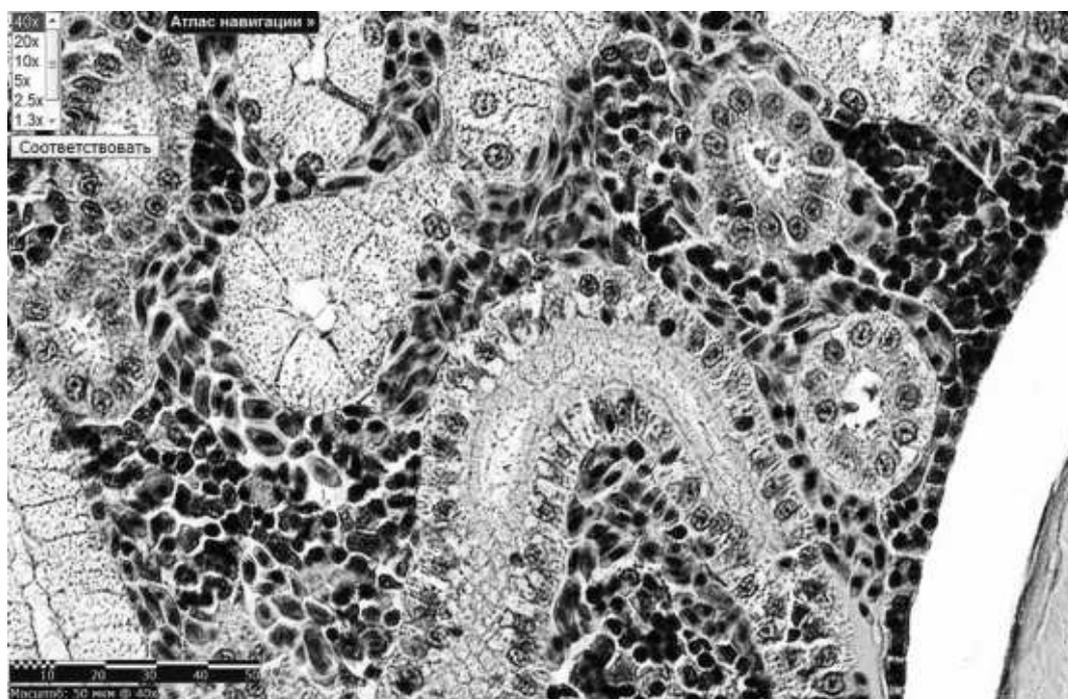


Рисунок 22. Однослойный призматический эпителий канальцев почки данио (виден на поперечных (в виде круга) и продольных (в виде дуг) срезах) (микрофотография) [A lifespan atlas ..., 2007-2013]



Рисунок 23. Однослойный цилиндрический каёмчатый эпителий кишечника данио (микрофотография): ворсинки кишечника покрыты микроворсинками, увеличивающими поверхность всасывания веществ; различимы светлые округлые слизистые клетки; под эпителием – соединительная ткань [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

Эпителиальные ткани имеют чисто клеточное строение (содержат очень мало межклеточного вещества), слой клеток благодаря межклеточным контактам выглядит непрерывным; клетки образуют пласты; питание и дыхание клеток происходит путём диффузии из соединительной ткани через подстилающую эпителий базальную мембрану, а затем через межклеточное вещество (своих кровеносных сосудов в эпителии нет); клетки имеют полярную дифференцировку: их апикальная часть обращена наружу, базальная часть лежит на базальной мембране (волоконистой структуре из эластических волокон). Эпителиальные ткани выполняют ряд функций: покровную, защиту соединительной ткани, секреторную (для чего имеют отдельные клетки или железы), избирательное всасывание (эпителии кишечника, почек), диализ (пропуск воды и ионов, задержка макромолекул).

Кожа включает наружный эпидермис и лежащие под ним дерму и гиподерму; функции кожи: поддерживает физиологический баланс между наружной (внешние условия) и внутренней (тело) средами; это первый защитный барьер против болезнетворных агентов и механических повреждений.

У рыб эпидермис представлен неороговевающим многослойным плоским эпителием (рис. 24), толщиной от 3 до примерно 25 клеток; покрыт слизью, выделяемой слизистыми одноклеточными железами; в эпителии способны к

делению не только клетки базального слоя, но и других слоёв, что очень важно для заживления ран.

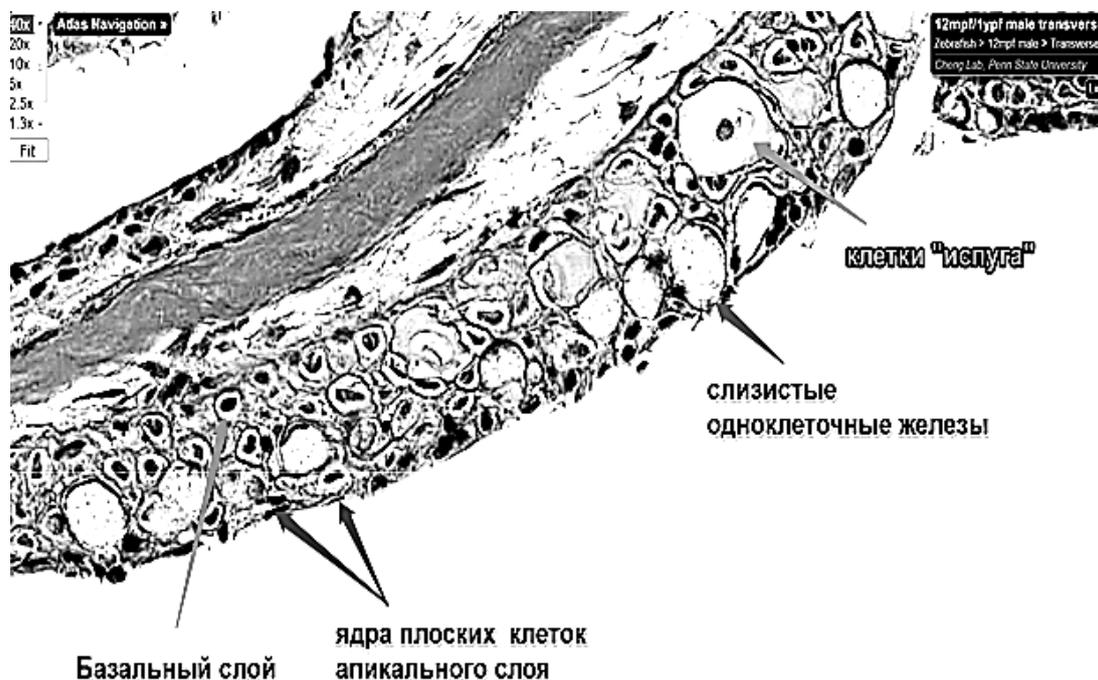


Рисунок 24. Многослойный плоский эпителий (эпидермис), железистый эпителий кожи данио (микрофотография) [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

Эпидермис рыб включает: плоские клетки многослойного эпителия; в большом количестве имеются содержащие волокна мальпигиевы клетки; его слизистые клетки выделяют секреты (например, гликопротеиды (слизи)), формирующие слизистый защитный слой, с рядом функций (уменьшение сопротивления движению рыбы в воде; помощь в ускольжении от хищника; некоторая изоляция от бактерий; защита от инфекции: секреты содержат иммуноглобулины, лейкоциты и макрофаги); включает чувствительные клетки и разнофункциональные железистые клетки (например, «тревожные» клетки «испуга» (у низших костистых, например, карповые рыбы, сомы): при ранении кожи из них выделяются вещества (пептиды), воспринимаемые обонянием других особей рыб и вызывающие их спасительное бегство; мальки рыб цихлид на голове имеют пару желёз из слизистых призматических клеток, выделяемая ими слизь при затвердевании прикрепляет мальков к субстрату в течение нескольких дней). слабоэлектрические рыбы (например, мормириды) способны генерировать слабые электрические разряды – потому для обеспечения хорошей изоляции от отраженных сигналов их эпителий усложненный, трехслойный.

**Дерма** рыб содержит два слоя: лежащий в основании *губчатый* (рыхлый) слой (его толщина варьирует, содержит коллагеновые, ретикулиновые волокна, нервы, капилляры, фибробласты, пигментные клетки); развитый сильнее

*компактный* слой (содержит плотно сжатые пучки коллагеновые волокна, тянущиеся вдоль поверхности кожи; в дерме рыб может быть только этот слой).

**Гиподерма** рыб – лежащая под дермой рыхлая жировая ткань, более васкуляризована (пронизана сосудами); это место развития воспалительных процессов; ряд авторов считают ее частью дермы.

В дерме у рыб на различных уровнях лежат *пигментные клетки (хроматофоры)*, определяющие цвет их кожи: рыбы могут быть ярко и блестяще окрашены, или – однородно и неярко; окраска связана с образом жизни, с её функциональным значением, она выполняет адаптивные функции (маскировки, агрессии, важна в поисковых моделях поведения).

**Цвет окраски кожи** – это комбинированный эффект разных видов хроматофоров: меланофоров (придают черный цвет; наиболее распространены; имеют нейроэктодермальное происхождение), ксантофоров (желтый цвет), эритрофоров (красный цвет) иридофоров (синий цвет).

Большинство рыб покрыты защищающей тело **чешуей**, хотя у некоторых она редуцируется. Пластинки чешуи образуются в чешуйных карманах в дерме; снаружи чешуи выдвигаются с перекрытием друг друга.

У рыб встречается несколько типов чешуи: *плакоидная* чешуя (у акул, скатов) имеет шип и дермальную костную базальную пластинку; состоит из дентина, покрытого слоем эмали; содержит внутри полость пульпы); *ганоидная* чешуя (у многопёров, каймановых щук; у осетровых рыб она превращена в так называемые жучки (костные пластинки с зубцом)) чаще ромбовидной формы, с толстым наружным ганоидным слоем (из вещества подобного эмали); *космоидная* чешуя (у двоякодышащих, кистепёрых рыб) состоит из четырех слоёв; *эласмоидная* чешуя (у костистых рыб) состоит из эпидермиса, наружной бесклеточной костной части, внутреннего слоя из параллельных коллагеновых волокон, включенных в белковый межклеточный матрикс (в результате этого кость, не теряя прочности, остается гибкой), выделяют два ее вида: *ктеноидная* чешуя (с мелкими шипиками по заднему краю); *циклоидная* чешуя (круглой или овальной формы; без шипиков).

**Железы** – органы, выполняющие функцию секреции (синтеза и выделения клетками в процессе экзоцитоза определенных химических биологически активных веществ (секретов)). Железы делят на две большие *группы*: *экзокринные* – железы внешней секреции; *эндокринные* – железы внутренней секреции.

Паренхима (основная ткань) *экзокринной железы* состоит из двух отделов: конечного (секреторного) отдела и выводного протока, по которому секреты железы выделяются в полость определенного органа или на поверхность тела (рис. 25). К пищеварительным железам, имеющим экзокринную функцию, относятся слюнные, желудочные, кишечные, поджелудочная железа и печень.

опорная соединительная ткань с волокнами коллагена и клетками фиброцитами

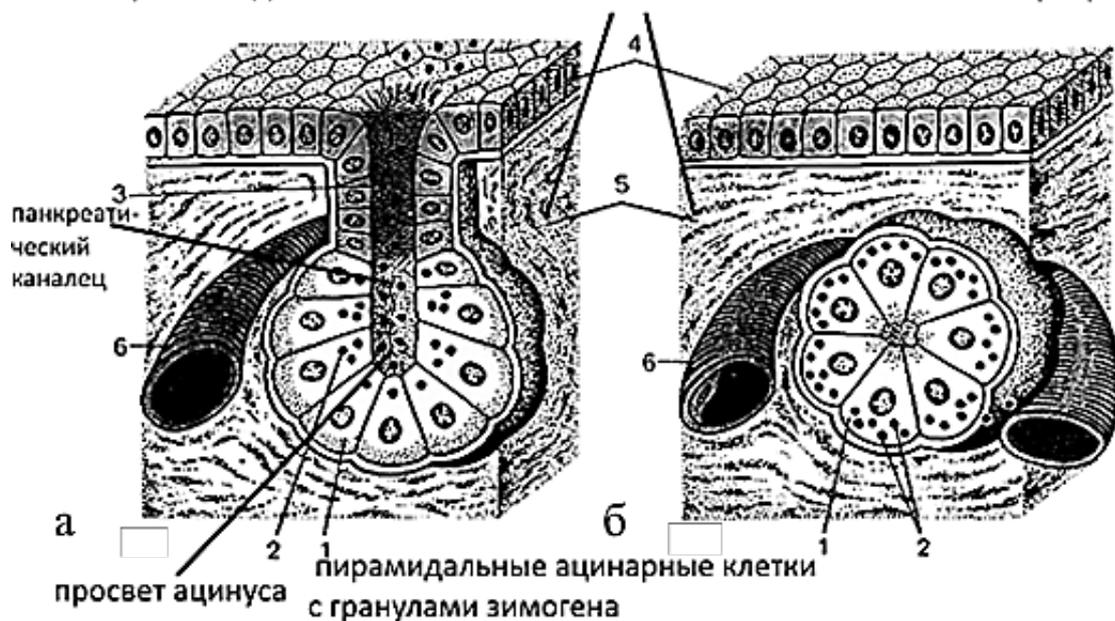


Рисунок 25. Схемы строения экзокринной (а) и эндокринной (б) желёз:

1 – концевой отдел; 2 – секреторные гранулы; 3 – выводной проток экзокринной железы; 4 – покровный эпителий; 5 – соединительная ткань; 6 – кровеносный сосуд [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

**Эндокринные железы** не имеют выводных протоков, их продукты – *гормоны* (высоко активные биологические вещества, выполняющие регуляторную функцию) – выделяются непосредственно в кровь или лимфу (рис. 25). Эндокринная ткань состоит из скопления *гормонсекретирующих* клеток.

**Поджелудочная железа** – пример железы смешанной секреции, выполняющего экзокринные так и эндокринные функции (рис. 26). У рыб она может быть распределена в виде *диффузных масс* в жире и брыжейке (у многих костистых рыб); может иметь вид *отдельного органа* (у хрящевых рыб), состоящего из долек (*ацинусов* – единиц экзокринной части поджелудочной железы). *Ацинус* составлен из пирамидальных секреторных ацинарных клеток с округлыми или уплощенными ядрами; клетки вырабатывают гранулы зимогена – неактивного предшественника пищеварительного фермента, выводимого в выводящий проток ацинуса; между ацинусами имеется тонкая прослойка из опорной соединительной ткани с коллагеновыми волокнами, клетками фиброцитами. Ферменты железы (около десяти разновидностей), по панкреатическим каналцам железы попадают в главный поджелудочный проток, открывающийся в желчный проток или в переднюю часть кишечника для расщепления белков, углеводов и жиров.



Рисунок 26. Экзокринная и эндокринная части поджелудочной железы (микрофотография) [A lifespan atlas ..., 2007–2013]

Вырабатываемый *поджелудочной железой* гормон *инсулин* понижает уровень глюкозы, а гормон *глюкагон* повышает ее уровень. У рыб возможны варианты расположения эндокринной ткани в поджелудочной железе: при диффузном ее строении отмечены малые островки гормонсекретирующих клеток, рассеянные вдоль тяжей экзокринной ткани; в развитой железе эндокринные клетки составляют более крупные островки Лангерганса, иногда образующие одну-две гороховидные железы (тела Брокмана).

**Щитовидная железа** – важнейшая *эндокринная* железа, локализованная у рыб в жаберной области вдоль брюшной аорты; не компактна, состоит из многочисленных рассеянных фолликулов (черно-белый вариант – на рис. 27); фолликул имеет стенку из однослойного эпителия, после секреции содержит внутри коллоид с гормонами; клетки эпителия фолликула секретируют два йодсодержащих гормона: тироксин (Т4) и три-йодтиронин (Т3), выполняющих важные роли в поддержании общего тканевого метаболизма.



Рисунок 27. Фолликулы щитовидной железы (микрофотография)  
 [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

### Вопросы для самопроверки

1. Назовите типы эпителиальных тканей и разновидности каждого из них.
2. Укажите основные признаки эпителиальной ткани.
3. Охарактеризуйте функции эпителиальной ткани.
4. Назовите слои кожи. Каковы характерные черты эпителия рыб?
5. Расскажите про клеточный состав эпидермиса рыб.
6. Опишите строение дермы и гиподермы рыб.
7. Дайте примеры локализации однослойного эпителия у рыб, опишите их особенности.
8. Дайте примеры локализации многослойного эпителия у рыб, опишите их особенности.
9. Чем определяется цвет кожи рыб, каково значение ее окраски? Какие у рыб известны виды хроматофоров?
10. Опишите происхождение и процесс образования чешуи рыб.
11. Охарактеризуйте типы чешуи рыб, ее строение, примеры рыб для каждого типа.
12. Дайте определение железам, какова их классификация?
13. Каково строение и функции экзокринных желез? Дайте примеры таких желез у рыб.
14. Каково строение и функции эндокринных желез? Дайте примеры таких желез у рыб.
15. Опишите строение и функции поджелудочной железы рыб.
16. Опишите строение и функции щитовидной железы рыб.

## ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 6. Типы и разновидности соединительных тканей

**Цель работы:** изучить разнообразие, особенности строения и функций разнотипных соединительных тканей рыб.

### **Задание по работе:**

1. Изучить морфологические признаки, гистологическую классификацию соединительных тканей;
2. Получить представление о происхождении, строении, разнообразии и функциях разнотипных соединительных тканей рыб;
3. Изучить микрофотографии различных типов соединительной ткани рыб: собственно соединительных, хрящевых, костных тканей и ното хорда;
4. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения и цифровые микрофотографии различных типов соединительной ткани рыб (собственно соединительных тканей, хрящевых, костных тканей и ното хорда); ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают гистологическую классификацию соединительных тканей, отличительные морфологические признаки соединительной ткани разного типа, происхождение соединительной ткани, строение мезенхимы (рис. 28) и ее функции;

2. По цифровой микрофотографии (черно-белый вариант фото – на рис. 29) определяют строение жировой ткани в составе рыхлой соединительной ткани, поддерживающей многослойный эпителий: отличают клетки адипоциты – они крупные, не окрашенные, а на самом деле заполненные жиром, с ядром непосредственно под плазмалеммой; в рыхлой соединительной ткани различимы темные ядра клеток фиброцитов и фибробластов и коллагеновые волокна (на фотографии зеленого цвета); находят на фото слева и сверху слои темно окрашенных клеток многослойного эпителия;

3. Пользуясь цифровой микрофотографией (черно-белый вариант – на рис. 30, 31), изучают рыхлую и плотную неоформленную соединительную ткань в стенке кишечника рыбы *poecilia reticulata*: отмечают присутствие в обеих разновидностях ткани фиброцитов и фибробластов (хорошо видны ядра клеток), лежащих в межклеточном мактриксе ткани (не окрашен при этом типе препарирования, так как растворился в процессе обработки материала), содержащем коллагеновые волокна (на фото окрашены в зеленый цвет); при этом в зоне рыхлой ткани (в центре фото) клетки и волокна редкие, а в зоне

плотной ткани (в левой части изображения) видны множество плотно лежащих клеток и волокон;

4. Особенности строения плотной оформленной соединительной ткани изучают по цифровой микрофотографии связок в скелете основания грудного плавника рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 32): над поперечным срезом через хрящ (по центру слева, овальный, голубого цвета на фото) различимы три фрагмента кости (цвета охра на фото), соединенные связками из плотных пучков параллельных коллагеновых волокон.

5. Изучая цифровую микрофотографию поперечного среза через нотохорд лучеперой рыбы *gnathonemus petersii*, отмечают (черно-белый вариант фото – на рис. 33), что остатки хорды из сильно раздутых, плотно спрессованных друг с другом клеток, находятся внутри позвонка (различно его тело с костными отростками);

6. Строение костных кожных лучей плавников рыб изучают, пользуясь цифровой микрофотографией поперечного среза через спинной плавник рыбы *gnathonemus petersii* (черно-белый вариант фото – на рис. 34): отмечают, что каждый лепидотрихий состоит из двух костных структур – семитрихий (тёмно окрашены; противостоят друг другу, окружая нервы, потому имеют на поперечном срезе полулунную форму); семитрихии связаны между собой волокнами плотной фиброзной соединительной ткани, вокруг семитрихий – рыхлая соединительная ткань с кровеносными сосудами);

7. Строение клеточной кости рыб изучают, пользуясь цифровой микрофотографией среза через костную ткань рыбы *garra congoensis* (черно-белый вариант фото – на рис. 35), нужно увидеть, что множество клеток остецитов костной ткани (светлые на фото, лежат в развитом окрашенном минерализованном матриксе) имеют узкие цитоплазматические отростки, заходящие в соединяющие ооциты каналы (темные);

8. Особенности строения бесклеточной кости рыб изучают на цифровой микрофотографии кости цихлиды *astatotilapia burtoni* (черно-белый вариант фото – на рис. 36): поперечный срез через кость (треугольной формы, все выросты тонкие) отличается сплошной плотной окраской, так как в бесклеточной кости доминирует очень развитый минерализованный матрикс, кровеносные сосуды кость не содержит;

9. Изучая строение губчатой кости рыб по цифровой микрофотографии кости рыбы *gnathonemus petersii* (черно-белый вариант фото – на рис. 37), находят более темно окрашенные костные спикулы, соединяющиеся между собой и образующие губчатую структуру кости;

10. Особенности строения гиалинового хряща рыб изучают по цифровой микрофотографии у рыбы *garra congoensis* (черно-белый вариант фото – на рис. 38): отмечают, присутствие среди гомогенного межклеточного матрикса

соединительной ткани (синий цвет на фото) «клеточных гнёзд» хондроцитов (клетки сжаты из-за фиксации материала в своих лакунах), в цитоплазме хондроцитов различимы ядра;

11. На цифровой микрофотографии усиков сома *corydoras paleatus* исследуют черты строения другой разновидности хряща рыб – гиалиново-клеточного (черно-белый вариант фото – на рис. 39): он состоит из плотно упакованных в группы клеток хондроцитов, «клеточных гнёзд» которых на единицу вещества больше, чем в гиалиновом хряще, группы лежат плотнее друг к другу в меньшем количестве межклеточного матрикса (отмечается в малом количестве и внутри групп хондроцитов);

12. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: рыхлая и плотная неоформленная соединительная ткань стенки кишечника *p. Reticulata* (рис. 30); плотная оформленная соединительная ткань связки (скелет основания грудного плавника) (рис. 32); лепидотрихии спинного плавника *g. Petersii* (рис. 34); клеточная кость *g. Congoensis* (рис. 35); бесклеточная кость цихлиды *a. Burtoni* (рис. 36); губчатая кость *g. Petersii* (рис. 37); гиалиновый хрящ *g. Congoensis* (рис. 38); гиалиново-клеточный хрящ усиков сома *s. Paleatus* (рис. 39).

### Теоретический материал, необходимый для выполнения работы

**Соединительная ткань** – это комплекс производных мезенхимы (эмбриональная соединительная ткань, производное мезодермы – среднего зародышевого листка) (рис. 28), состоит из многочисленных рыхло лежащих разно функциональных *клеток* и *межклеточного вещества*. *Межклеточное вещество* состоит из волокон (тонких, хорошо растяжимых эластических волокон и более толстых мало растяжимых коллагеновых волокон из высокомолекулярных белков) и аморфного вещества; аморфное вещество – достаточно однородная, гелеобразная субстанция, продукт определённых клеток; его основные функции: трофическая; обеспечение диффузии веществ из капилляров к клеткам и обратно; связь компонентов и опора тела; участие в защите организма от инфекций; участие в регенерации тканей при их нарушении.

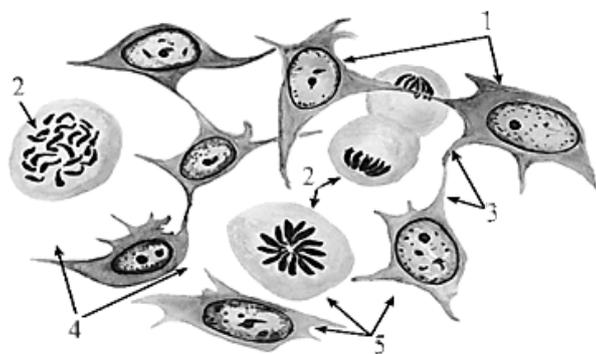


Рисунок 28. Мезенхима зародыша: 1 – клетки в интерфазе; 2 – митотически делящиеся клетки; 3 – отростки клеток; 4 – обширные межклеточные промежутки; 5 – клетки [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

Выделяют ряд видов соединительной ткани с функциями **трофической** и **защитной**: кровь, лимфа, эндотелий, ретикулярная ткань и **рыхлая** неоформленная (волоконистая) соединительная ткань (заполняет промежутки между тканями и органами). И ряд видов соединительной ткани с функцией **соединения** и **опоры**: **плотная** (неоформленная и оформленная) соединительная ткань (образует сухожилия и связки); **опорные** ткани (формируют аппарат движения) – хрящ, кость и нотохорд (хорда).

**Собственно соединительная ткань** включает следующие *клетки*: фибробласты, фиброциты, макрофаги, тучные клетки, адвентициальные клетки, плазматические клетки, перициты, жировые клетки (адипоциты), а также лейкоциты, мигрирующие из крови; иногда встречаются пигментные клетки. *Фибробласты* – подвижные клетки, синтезируют межклеточное вещество: белки (коллагены, эластины), протеогликаны, гликопротеины; *фиброциты* – конечные формы развития фибробластов: веретенообразные клетки с отростками, имеющие немного органелл, синтез коллагена и других веществ в них низкий; *фиброкlastы* – клетки макрофаги, принимают участие в «рассасывании» межклеточного вещества, для чего имеют лизосомы с гидролитическими ферментами, расщепляющими коллагеновые волокна, после чего осуществляют фагоцитоз и внутриклеточное переваривание коллагена. *Адипоциты* – главный тип клеток жировой ткани (рис. 29); это, как правило, крупные клетки с ядром на крайней периферии, цитоплазма которых заполнена жиром; располагаются в группах или поодиночке; встречаются и в поддерживающих тканях.

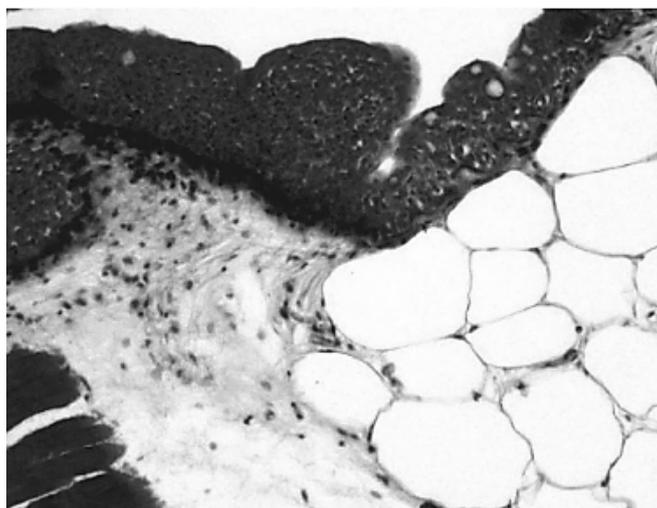


Рисунок 29. Жировая ткань в рыхлой соединительной ткани: крупные, заполненные жиром адипоциты с ядром на крайней периферии (справа) не окрашены (липиды при проводке растворились); рыхлая соединительная ткань (левее адипоцитов) с фиброцитами (видны их темные ядра), фибробластами, коллагеновыми волокнами поддерживает многослойный эпителий (слои темных клеток слева и сверху) [Гентен с соавт., 2016]

У **рыб** опорная соединительная ткань, например, стенки кишечника, содержит коллагеновые волокна, фиброциты, фибробласты, поддерживает многослойный эпителий стенки кишечника (рис. 30, 31).

В *плотной* оформленной соединительной ткани связок скелета (например, у основания грудного плавника) (рис. 32) хорошо различимы пучки параллельных коллагеновых волокон; фрагменты кости благодаря связкам сохраняют правильную анатомическую позицию.



Рисунок 30. Рыхлая (в центре) и плотная (в левой части изображения) соединительная ткань стенки кишечника *Poecilia reticulata*: между коллагеновыми волокнами (продолговатые) межклеточный матрикс (не окрашен, так как растворился в процессе обработки материала); в плотной соединительной ткани видны темные ядра фиброцитов и фибробластов (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

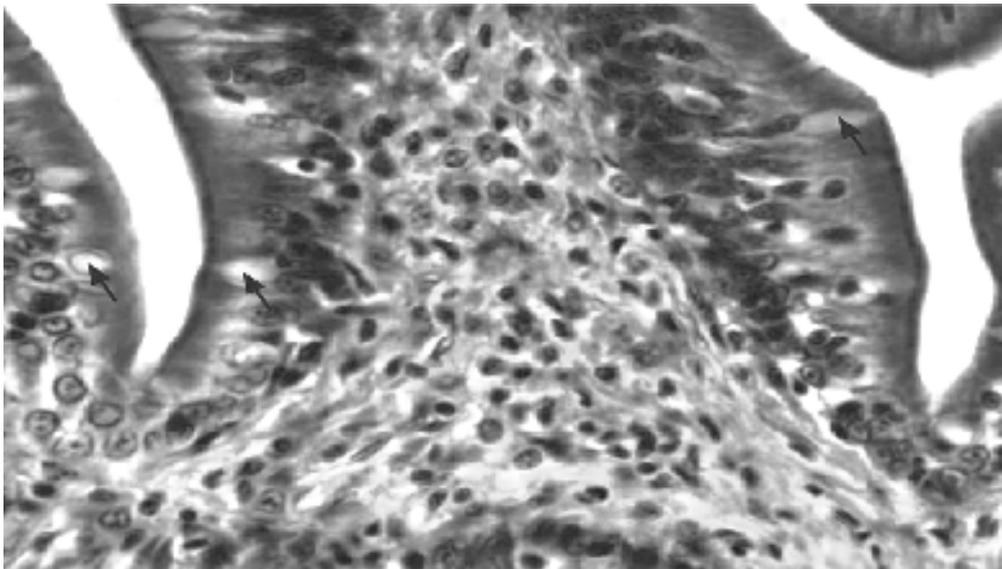


Рисунок 31. Опорная соединительная ткань стенки кишечника *Poecilia reticulata*: многочисленные коллагеновые волокна ткани (в форме треугольника, по центру) лежат между фиброцитами и фибробластами (различимы их темные ядра); ткань поддерживает эпителиальную выстилку кишечника (выстилка его светлые полости справа и слева; видны многочисленные плотно лежащие призматические клетки эпителия среди отдельных секретирующих слизь клеток (стрелки) [Гентен с соавт., 2016]

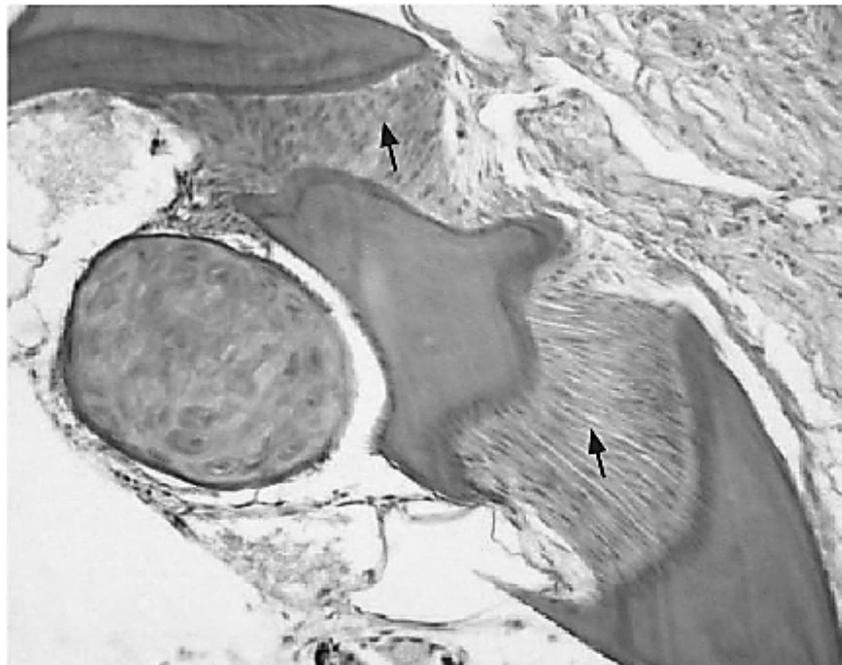


Рисунок 32. Плотная оформленная соединительная ткань связки (скелет основания грудного плавника): виден фрагмент хряща (по центру слева, овальный); над ним три фрагмента кости (тёмно-серые) сохраняют правильную анатомическую позицию благодаря связкам (стрелки) из плотных пучков параллельных коллагеновых волокон (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

**Скелетные ткани: кость, хрящ, нотохорд.** В целом, *скелет костистых рыб* состоит из: *череп*, позвоночного столба (*позвоночника*), *парных плавников* и их *поясов*, *непарных плавников*, *кожных костей*.

Амфицельные *позвонки позвоночника костистых рыб* метамерны, соединяются между собой через *остаток хорды* (округлую студенистую подушку, которая окружена эластичной соединительнотканной оболочкой) и с помощью эластичных связок; *позвонки* состоят из тела позвонка; их верхние отростки, образующие нейральную дугу, защищают спинной мозг; в туловищном отделе к их нижним поперечным отросткам причленяются ребра (окружают и поддерживают брюшную полость, грудины нет), в хвостовом отделе их нижние отростки, сформировавшие вентральную (гемальную) дугу, окружают хвостовую артерию и вену.

**Хорда (нотохорд)** есть у хрящевых рыб и, в некоторой степени, у костнохрящевых (осетровых) и двоякодышащих рыб (у них хорда проходит сквозь позвонки). У них нотохорд непрерывен, его ткань состоит из сильно раздутых клеток, плотно прилегающих друг к другу; стенки клеток толстые, цитоплазма заполнена гомогенным полужидким содержимым. Нотохорд лучеперых рыб (рис. 33) состоит из наиболее примитивного типа опорной ткани; имеет мезодермальное происхождение. Окружён тонкой наружной эластической и толстой внутренней фиброзной (волокнуистой) оболочками. Его оболочка (перихондральная трубка) по мере развития рыбы может заполняться костью, превращаясь в твёрдый, но эластичный стержень. У взрослых костистых рыб остатки хорды сохраняются в полостях между амфицельными (двояковогнутыми) позвонками, в узком канальце в средней части тела позвонка, состоящего из костной ткани и имеющего на продольном срезе форму песочных часов.

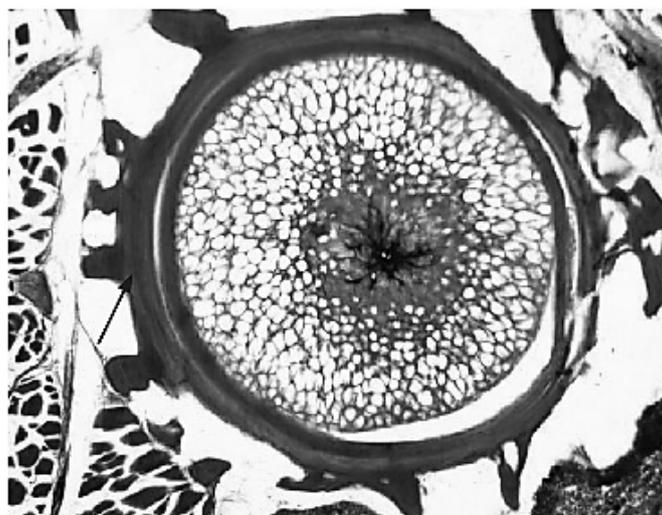


Рисунок 33. Нотохорд *Gnathonemus petersii* (поперечный срез): нотохорд (в центре) содержит сильно раздутые клетки, плотно спрессованные друг с другом, окружён телом позвонка (темная стрелка) с несколькими костными отростками [Гентен с соавт., 2016]

В скелете черепа костистых рыб выделяют *мозговой череп* (его кости объединены с элементами других отделов черепа), скелет глотки (*висцеральный череп*; образован костями трех дуг: челюстной, подъязычной и жаберной; каждая жаберная дуга расчленена на 4 парных элемента) и *кожный скелет*, образованный накладными костями. **Плавники** имеют костные лучи внутреннего скелета (*радиалии*) и костные кожные лучи (*лепидотрихии*: развиваются из чешуй; каждый образуется двумя костными элементами – семитрихиями (вогнутые, противостоят друг другу, окружая нервные волокна, рыхлую соединительную ткань и кровеносные сосуды; связаны друг с другом плотной фиброзной соединительной тканью) (рис. 34); *лепидотрихии* могут быть мягкими или, наоборот, твёрдыми и тогда, часто, колючими); у хрящевых рыб лучи плавников роговые, они тоньше, не сегментированы.



Рисунок 34. Лепидотрихии спинного плавника *Gnathonemus petersii* (поперечный разрез): каждый образуется двумя семитрихиями (*тёмного цвета*, указаны *стрелками*) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

Передний, или **плечевой, пояс** конечностей у рыб служит для причленения *грудных плавников* (у **костистых рыб** первичный пояс окостеневаает и более или менее редуцируется; во вторичном поясе, кости клейтрумы и ключицы сливаются); задний, или **тазовый, пояс** конечностей, служащий для причленения *брюшных плавников*, у **костистых рыб** представлен парными костными пластинками, погруженными в толщу туловищной мускулатуры, с осевым скелетом не связан.

**Костная ткань** (отсутствует у хрящевых рыб) – жесткая кальцинированная ткань ограниченной эластичности, кровеносные сосуды не содержит; состоит из *клеток* и межклеточного *матрикса*. *Клетки остеоциты* – зрелые многоотростчатые клетки (через канальцы в отростках в клетки поступают питательные вещества), лежат в «лакунах» в бесклеточном минеральном *матриксе* (из гидроксиапатита, аморфного фосфата кальция; также в состав матрикса входят коллагеновые волокна, полипептиды, протеогликаны, липиды, около 10 % воды), лакуны объединены сетью канальцев; *остеобласты* – молодые клетки, лежащие в матриксе между волокнами, производят «костный матрикс», превращаются затем в остеоциты; *остеокласты* – большие многоядерные клетки, обладают свойствами фагоцитов (например, при болезнях, в процессе перестройки кости при ее восстановлении разрушают кость – растворяют костный матрикс ферментами лизосом; остеоциты при этом освобождаются из лакун и фагоцитируются).

У рыб отмечают ряд **типов формирования кости** (оссификации): *внутримембранная* – прямо из мезенхимы; *эндохондральная* – внутрехрящевая; *парахондральная* – в соединительной ткани вблизи хряща; *перихондральная* – прямо в надхрящнице (перихондрии).

У рыб развиты следующие **виды костной ткани**: *клеточная* кость (у низших костистых рыб; имеет типичное строение костной ткани) (рис. 35) и *бесклеточная* кость (у высших костистых рыб, например, окунеобразных, ее нет); у рыб других групп (сельдевых, лососевых, карповых и пр.) *бесклеточная* кость присутствует в малых количествах; состоит из минерализованного матрикса (рис. 36), кровеносные сосуды не содержит, тонкая и рыхлая. *Губчатые* кости рыб (например, кости черепа и жаберных дуг) (рис. 37), в отличие от многих других позвоночных, не содержат кровеносные ткани.

**Хрящевая ткань** твердая, прочная, но не хрупкая, а упругая; главные и постоянные ее клетки (*хондроциты*) изолированы в межклеточном *матриксе*. *Хондроциты* – крупные клетки овальной формы с неровной поверхностью, содержат много гликогена и липидов. Хондроциты расположены чаще группами в особых полостях межклеточного вещества (лакунах), синтезируют и обновляют *матрикс*, состоящий из воды (на примерно 70-80 %), коллагеновых и эластических волокон, минеральных (4-7 %) и органических веществ (10-15 %: гликозаминогликанов, протеогликанов, гликопротеинов и др.). Кровеносные сосуды и нервы в хряще отсутствуют (питается диффузно, прежде всего, от кровеносных сосудов надхрящницы).

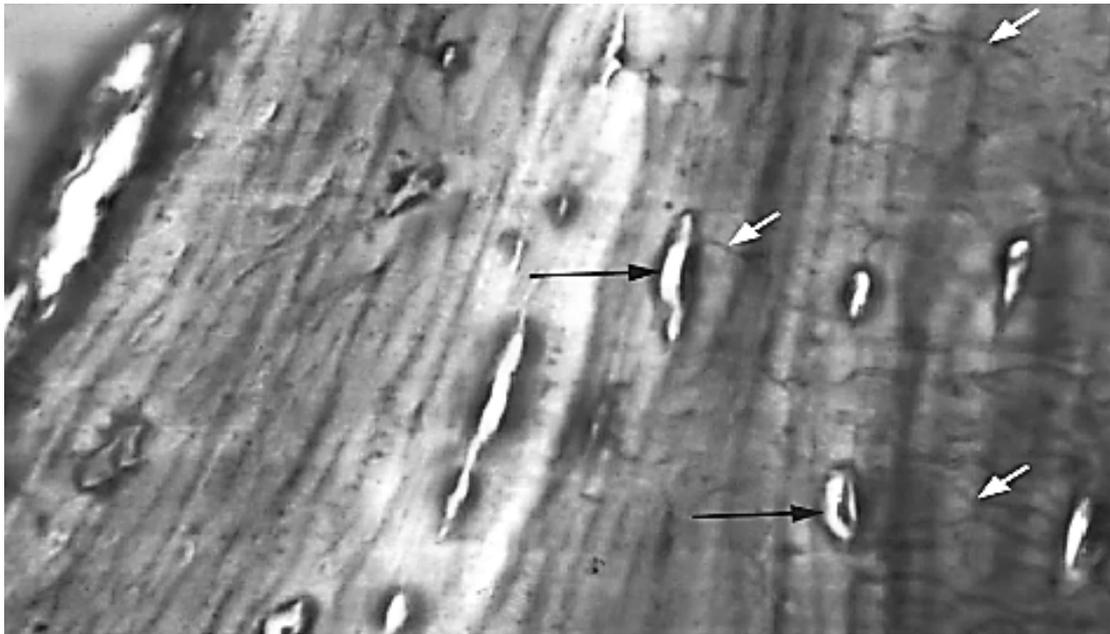


Рисунок 35. Клеточная кость *Garra congoensis*: видны множество клеток остеоцитов (*чёрные стрелки*) с цитоплазматическими отростками, заходящими в мелкие каналцы (*белые стрелки*), соединяющие остеоциты; много минерализованного межклеточного матрикса (*серым*) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

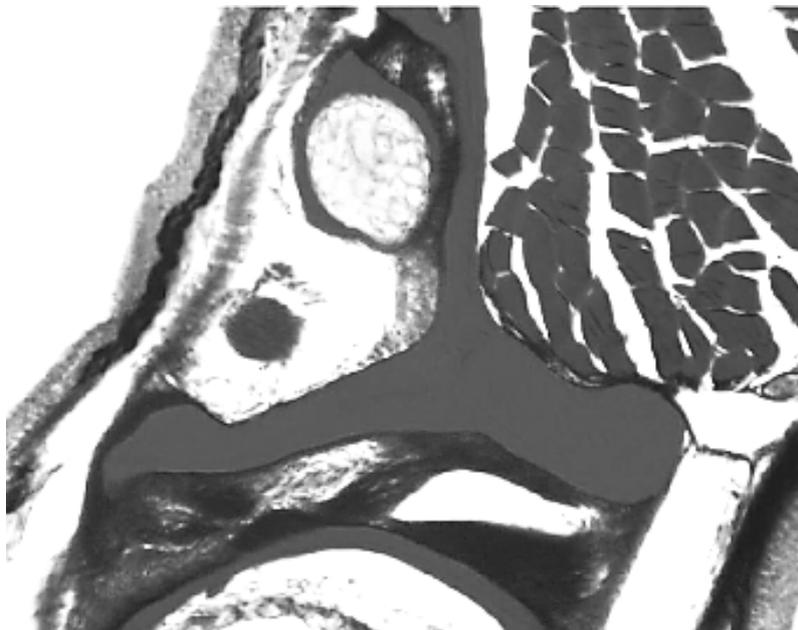


Рисунок 36. Бесклеточная кость цихлиды *Astatotilapia burtoni* (*по центру, треугольной формы, сплошного серого цвета*) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

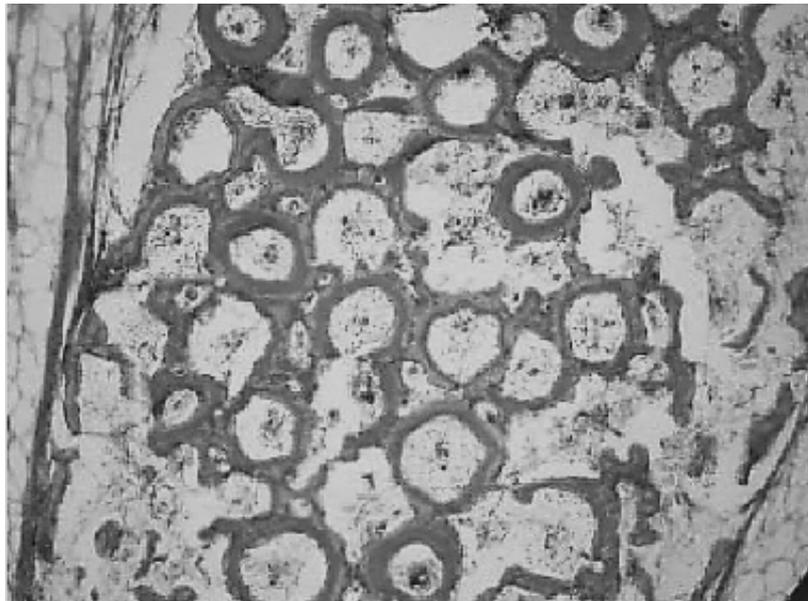


Рисунок 37. Губчатая кость *Gnathonemus petersii*: спиккулы кости соединяются между собой (*серый цвет*), образуя губчатую структуру (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

Сверху хрящ покрыт *перихондрием* (*надхрящницей*); это слой **фиброзной (волокнуистой) ткани** (вид соединительной ткани, состоящей из коллагеновых и упругих волокон, обладающей значительной прочностью на растяжение) с клетками *хондробластами* (молодые клетки, развиваются из *хондрогенных* клеток, но и способные к размножению, образуют межклеточный матрикс хряща, выделяя компоненты межклеточного вещества, "замуровывают" себя в нём и превращаются в новые хондроциты). В хрящевой ткани, особенно в надхрящнице, могут встречаться *хондрокласты* (довольно крупные, или многоядерные или с полиплоидным ядром, клетки со многими в цитоплазме лизосомами и митохондриями, выполняют функции макрофагов – отвечают за разрушение поврежденных или старых изношенных участков хряща; в норме отсутствуют).

**У рыб** выделяют три основных типа и специализированные типы хряща. *Основные типы*: **гиалиновый хрящ** (содержит коллагеновые волокна, не различимые без специальной обработки); **эластический хрящ** (включает эластические волокна, менее подвержен дегенерации); **волокнуистый хрящ** (очень прочный, так как вынужден испытывать значительные механические нагрузки – имеет густую сеть из коллагеновых волокон, не имеет надхрящницы). В **гиалиновом хряще** *хондроциты* сжаты в лакунах среди межклеточного **матрикса** соединительной ткани и упакованы в «клеточные гнёзда» из примерно четырех клеток (такие группы образуются в результате особенностей деления *хондробластов* – предшественников хондроцитов); в **матриксе** коллагеновые волокна образуют непрерывную массу, без концентраций в пучки (рис. 38).

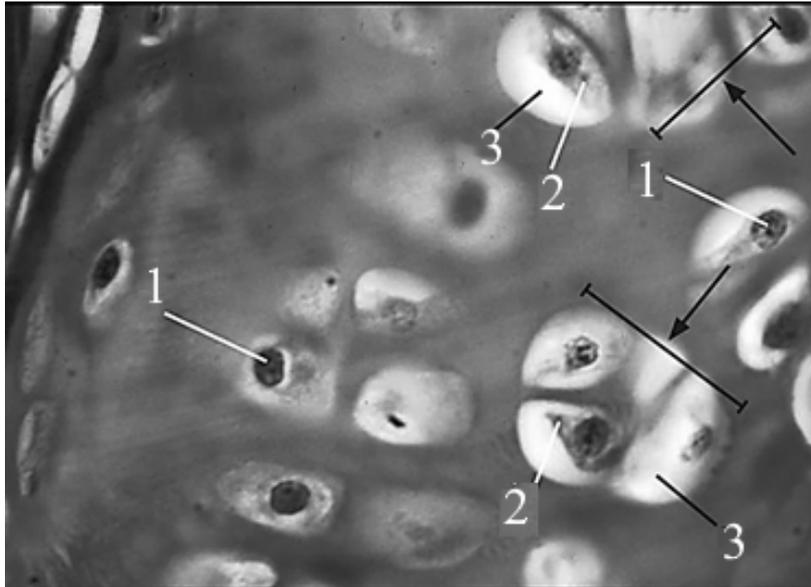


Рисунок 38. Гиалиновый хрящ *Garra congoensis*: группы хондроцитов (стрелки) в лакунах (сжаты из-за фиксации материала) среди гомогенного матрикса межклеточного вещества соединительной ткани (серый цвет): 1 – ядра; 2 – цитоплазма; 3 – лакуны (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

Специализированных хрящей у рыб достаточно много. Например, **гиалиново-клеточный** хрящ (рис. 39) – бессосудистая ткань, состоящая из плотно упакованных в группы хондроцитов с обильной цитоплазмой, и малочисленного основного вещества матрикса (заполняет лакуны между клетками, встречается внутри групп хондроцитов); хрящ отмечен, например, в усиках сомов.

Бывает хрящевидное **покрытие костей жаберной крышки**, состоящее из плотно лежащих клеток в матриксе, содержащем рассеянные волокна; эта, примитивная форма хряща, встречается, например, у сомов, некоторых нототениевых рыб. Скелет акул, химер и скатов полностью хрящевой; хрящи состоят из хондроцитов в матриксе, окружены волокнистым перихондриумом; их **кальцинированный мозаичный хрящ** очень необычен – составлен из слоя мелких блоков кальцинированного хряща (минерализован кристаллами кальций-фосфат-гидроксиапатита).

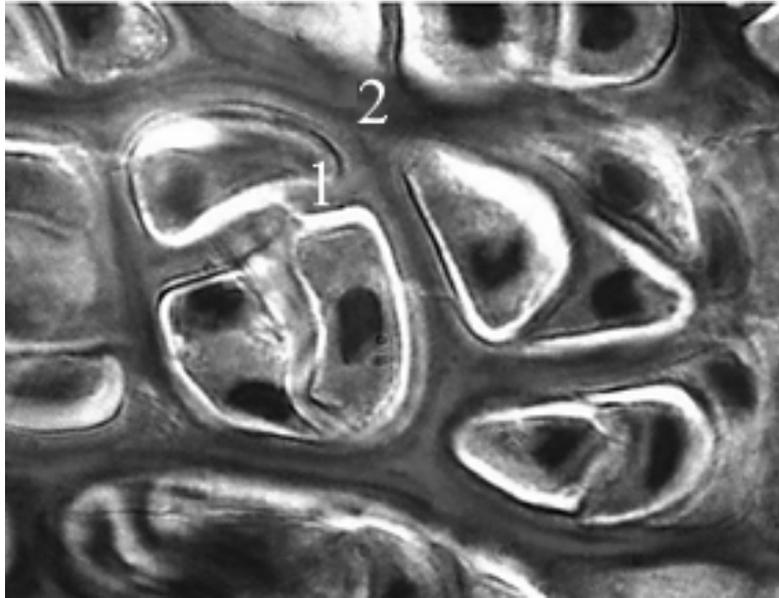


Рисунок 39. Гиалиново-клеточный хрящ усиков сома *Corydoras paleatus*:  
 1 – группы плотно упакованных хондроцитов; 2 – межклеточный матрикс  
 внутри групп хондроцитов и вокруг клеток (микрофотография)  
 [Гентен с соавт., 2016]

**Скелетные ткани**, в целом, выполняют механические и обменные *функции*: участвуют в создании опорно-двигательного аппарата, защищают внутренние органы от повреждений, участвуют в обмене минеральных веществ (кальция и фосфатов), хрящевые ткани играют формообразующую роль в процессе эмбриогенеза и последующего развития (на месте многих костей вначале образуется хрящ).

#### Вопросы для самопроверки

1. Дайте определение мезенхиме.
2. Дайте определение соединительной ткани.
3. Опишите строение межклеточного вещества, его функции.
4. Перечислите виды соединительной ткани с разными функциями.
5. Опишите общий план строения соединительной ткани, строение и функции основных ее клеток.
6. Дайте примеры локализации опорной, рыхлой и плотной соединительной ткани у рыб.
7. Опишите строение и функции плотной соединительной ткани на примере строения связки.
8. Опишите состав скелета, строение позвоночника костистых рыб.
9. Охарактеризуйте функции скелетных тканей.

10. Опишите скелет черепа, поясов и конечностей у костистых рыб.
11. Как устроена костная ткань?
12. Опишите типы оссификации у рыб.
13. Опишите строение трех типов костных тканей у рыб.
14. Опишите строение хрящевой ткани.
15. Расскажите про надхрящницу.
16. Опишите три основных типа хрящей у рыб.
17. В чем особенности строения специализированных хрящей у рыб?
18. Опишите строение ното хорда. У каких рыб он есть?

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 7. Гладкая и поперечнополосатая мышечная ткань**

**Цель работы:** изучить разнообразие, особенности строения и функций разнотипных мышечных тканей рыб.

### **Задание по работе:**

1. Изучить морфологические признаки, гистологическую классификацию мышечных тканей;
2. Изучить микрофотографии различных типов мышечных тканей рыб и изображения схем их строения и механизмов работы;
3. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения и цифровые микрофотографии различных типов мышечной ткани рыб (поперечно полосатой скелетной, жаберной, сердечной мышечной ткани, звуковых мышечных волокон, гладкой мускулатуры); ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают гистологическую классификацию мышечных тканей, отличительные морфологические признаки мышечной ткани разного типа;
2. Изучая цифровую микрофотографию скелетных мышечных волокон (рабдомиоцитов) *danio rerio* (черно-белый вариант фото – на рис. 40), отмечают, что скелетная мышечная ткань выглядит как многоядерный синцитий, состоящий из длинных многогранных нитевидных клеток (рабдомиоцитов) с периферически расположенными овальными ядрами и параллельно лежащими поперечно исчерченными миофибриллами. Пространство между

рабдомиоцитами заполнено рыхлой соединительной тканью, содержащей капилляры (ткань видна вверху и внизу рисунка). Видна поперечная исчерченность (полосатость) миофибрилл, состоящих из повторяющихся единиц – саркомеров (каждый включает два светлых полудиска *i*) и один тёмный (диск *a*) полосы между двумя *z*-линиями) (телофрагмами);

3. На схеме строения структурно-функциональной единицы миофибриллы клеток поперечнополосатой мышечной ткани – саркомера (рис. 41), находят диск *a*, составленный из толстых белковых миозиновых микрофиламентов и диск *i*, состоящий прежде всего из тонких белковых микрофиламентов актина; отмечают, что граница между ними проходит посередине диска *i* (линия *z* или телофрагма);

4. Изучая цифровую микрофотографию строения жаберных мышечных волокон *danio rerio* (черно-белый вариант фото – на рис. 42), отмечают хорошо различимую поперечную полосатость цитоплазмы этих миоцитов;

5. На цифровых микрофотографиях (черно-белый вариант фото – на рис. 43) рассматривают строение красных, более тонких на поперечных срезах, мышц и белых более толстых в поперечнике мышечных волокон; обращают внимание на особенности их локализации в теле рыб;

6. На цифровой микрофотографии (черно-белый вариант фото – на рис. 44) рассматривают продольный срез через звуковые волокна плавательного пузыря *sarapus acus*, запоминают особенности их строения и функционирования;

7. Изучая цифровую микрофотографию продольного среза через стенку желудочка (миокард) *cyprinus carpio* (черно-белый вариант фото – на рис. 45), обращают внимание на особенности строения составляющих сердечную мышцу клеток – кардиомиоцитов: лежат в ткани параллельно друг другу, имеют 1–2 центрально расположенных ядра, поперечную исчерченность миофибрилл цитоплазмы, контактируют друг с другом, образуя эффект ветвления; отмечают на соединении кардиомиоцитов в местах контактов через вставочные диски (рис. 46); разбираются с особенностями регенерации миокарда рыб;

8. На схемах (рис. 47) изучают особенности строения и сокращения лейомиоцита гладкой мышечной ткани: находят в цитоплазме веретеновидных ограниченных сарколеммой клеток центрально расположенное ядро, митохондрии и тонкие сократимые миофиламенты из белков актина и миозина, которые последовательно сокращаются относительно друг друга, обеспечивая сократимость лейомиоцита в целом;

9. Пользуясь цифровой микрофотографией мышечной оболочки пищеварительного тракта речного окуня, *perca fluviatilis* (черно-белый вариант фото – на рис. 48), изучают гладкую мускулатуру стенки кишечника, в которой мышечные волокна лежат двумя взаимно перпендикулярными слоями: наружным продольным слоем и внутренним кольцевым;

10. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: скелетные поперечнополосатые мышечные волокна *danio rerio* (рис. 40); схема строения саркомера (рис. 41); кардиомиоциты желудочка *cyprinus carpio* (рис. 45); клеточные контакты (вставочные диски) между кардиомиоцитами (рис. 46); механизм сокращения гладкого миоцита (рис. 47); мышечная оболочка пищеварительного тракта *perca fluviatilis* (рис. 48).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

**Мышечные ткани** – разные по происхождению, но сходные по способности к выраженным сокращениям ткани состоят из вытянутых клеток (*миоцитов*, развиваются из клеток-предшественников – *миобластов*), принимающих раздражение от нервной системы и отвечающих на него сокращением. Выделяют следующие **виды мышечной ткани**: *поперечнополосатую скелетную, поперечнополосатую сердечную и гладкую*. **Клетки** скелетной (рабдомиоциты) и сердечной (кардиомиоциты) мускулатуры имеют поперечную исчерченность, в отличие от клеток (лейомиоцитов) гладкой мускулатуры. Скелетные мышечные волокна соединяются с костями скелета, также рабдомиоциты входят в состав стенки глотки, верхней части пищевода, языка; кардиомиоциты образуют стенки сердца (миокард); из лейомиоцитов состоит мускулатура стенок большей части пищеварительного тракта, артерий и вен, мочевыводящих путей, протоков различных желёз, есть в других органах.

**Рабдомиоциты** – длинные многоядерные нитевидные клетки, ограниченные сарколеммой, в саркоплазме которых продольно расположены *поперечно исчерченные миофибриллы*, обеспечивающие сократимость клеток, развиты митохондрии, саркоплазматический (гладкий эндоплазматический) ретикулум, имеются включения гликогена, липидов, миоглобина. Ткань из рабдомиоцитов (рис. 40) выглядит как многоядерный синцитий; между ними располагается рыхлая соединительная ткань (*эндомизий*) с кровеносными капиллярами.

*Поперечная исчерченность миофибрилл* обусловлена строением их тонких белковых волоконцев (**миофиламентов**): различают толстые (более темные, из белка миозина) и тонкие волокна (более светлые, в основном из белка актина, а также тропомиозина, тропонина и др.) (рис. 41). В миофибрилле *миофиламенты* двух типов чередуются, формируя разнокачественные, темные и светлые, полосы (*диски*), отсюда – поперечная исчерченность миофибрилл. Толстые миофиламенты располагаются в зоне широкого *диска А*, тонкие – в зоне узкого *диска I*; в совокупности образуя так называемый **саркомер**.

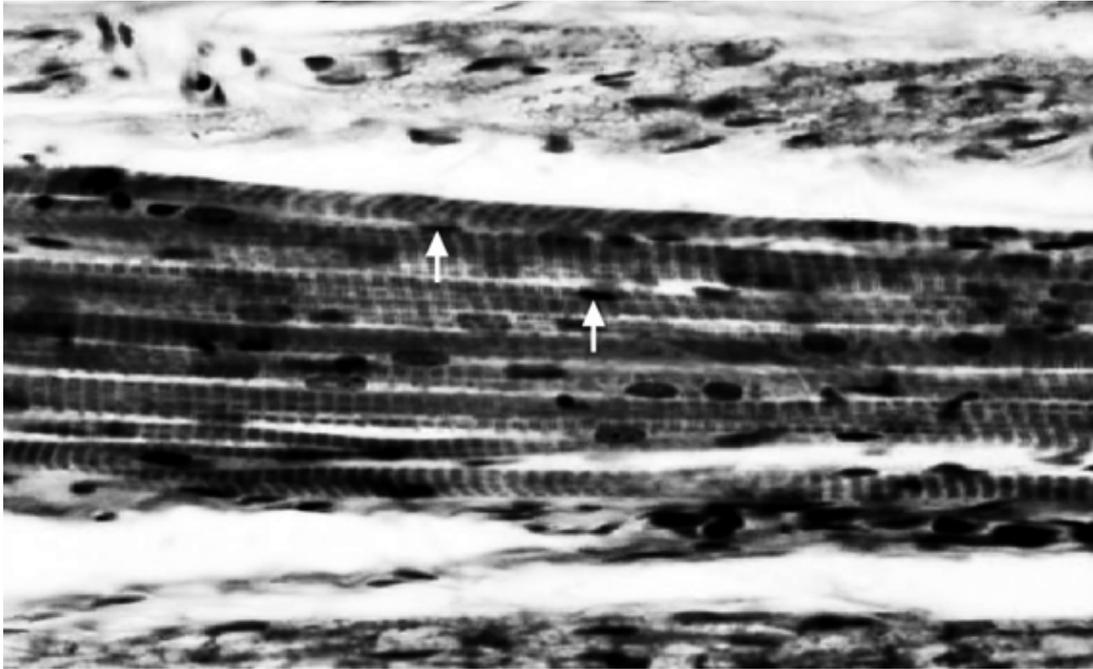


Рисунок 40. Строение скелетных мышечных волокон (рабдомиоцитов) *Danio rerio*: в клетках-волокнах длинные нитевидные поперечно исчерченные миофибриллы, овальные ядра на периферии клеток; между рабдомиоцитами (на фото сверху и снизу) – рыхлая соединительная ткань с кровеносными капиллярами (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

*Саркомер* – структурно-функциональная единица миофибриллы, включает один тёмный диск А (анизотропный или обладающий двойным лучепреломлением) и два светлых полудиска I (изотропных или обладающих свойством простого лучепреломления); граница между саркомерами имеет вид тонкой поперечной перегородки (*телофрагмы* или линии Z) и находится в зоне диска I); главная **функция саркомера** – превращение химической энергии в мышечное сокращение. Согласно теории скольжения Хаксли (1957 г.), мышечное сокращение происходит за счёт вхождения нитей актина между нитями миозина.

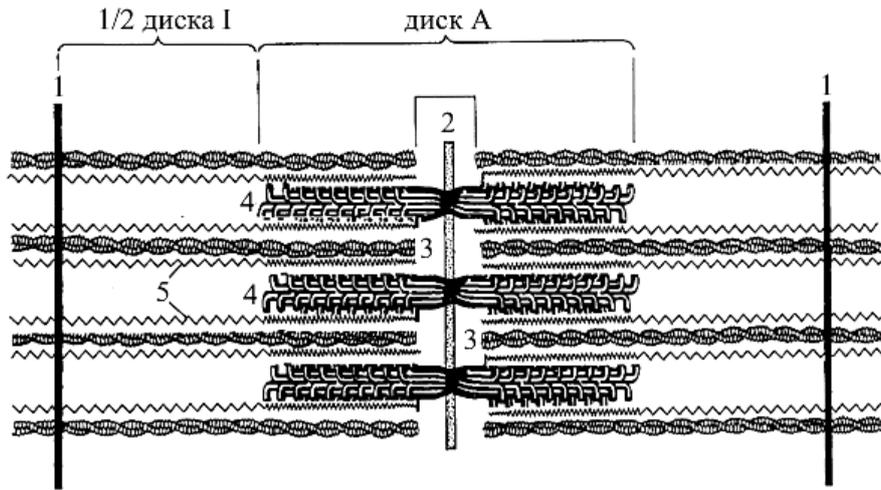


Рисунок 41. Схема строения саркомера: диск А (анизотропный диск – из толстых филаментов миозина); диск I (изотропный диск; из тонких филаментов): 1 – линия Z; 2 – линия M; 3 – филамента актина; 4 – филаменты миозина; 5 – фириллярный титин [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

Поперечная полосатость рабдомиоцитов хорошо различима и в жабрах рыб (рис. 42).

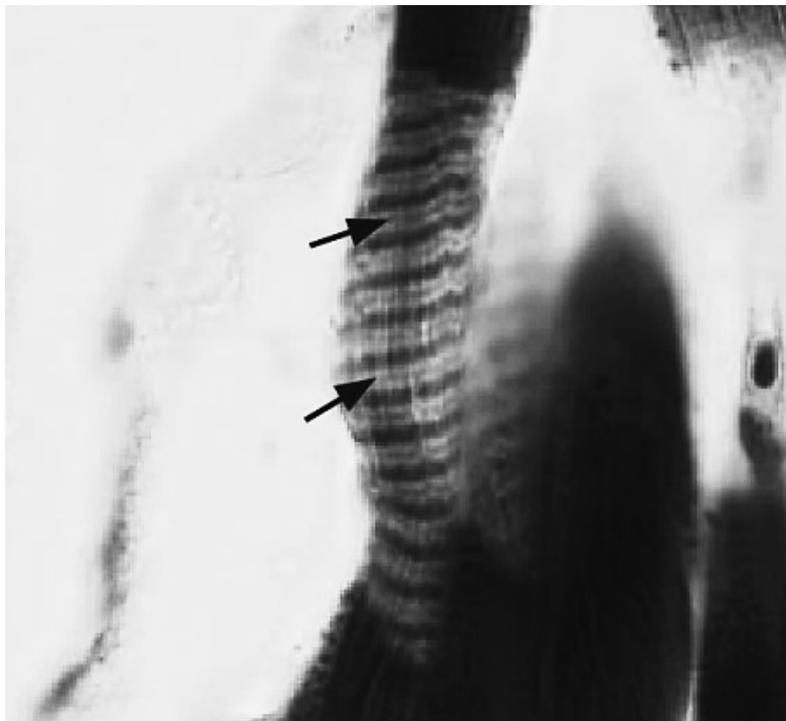


Рисунок 42. Жаберные мышечные волокна *Danio rerio* (продольный срез): в жаберных рабдомиоцитах хорошо видна поперечная полосатость их цитоплазмы: в центре светлых I-дисков видны тонкие Z-полоски (телофрагмы; указаны стрелками) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

В скелетной мускулатуре выделяют *белую* и *красную* мускулатуру (Рис. 43). Волокна *белой* мускулатуры анаэробные, быстро сокращающиеся составляют у рыб основную часть мышечной массы, формируют глубокие скелетные мышцы в миомерах (пучках мышц из параллельных волокон вдоль длинной оси тела). Это – более толстые в поперечнике мышцы; слабо васкуляризованы, а значит хуже питаемы, содержат меньше миоглобина, разделены и связаны перед каждым позвонком тонкой соединительной тканью миосепт. Эти мышцы успешны в коротких быстрых бросках при плавании, но они быстро утомляются.

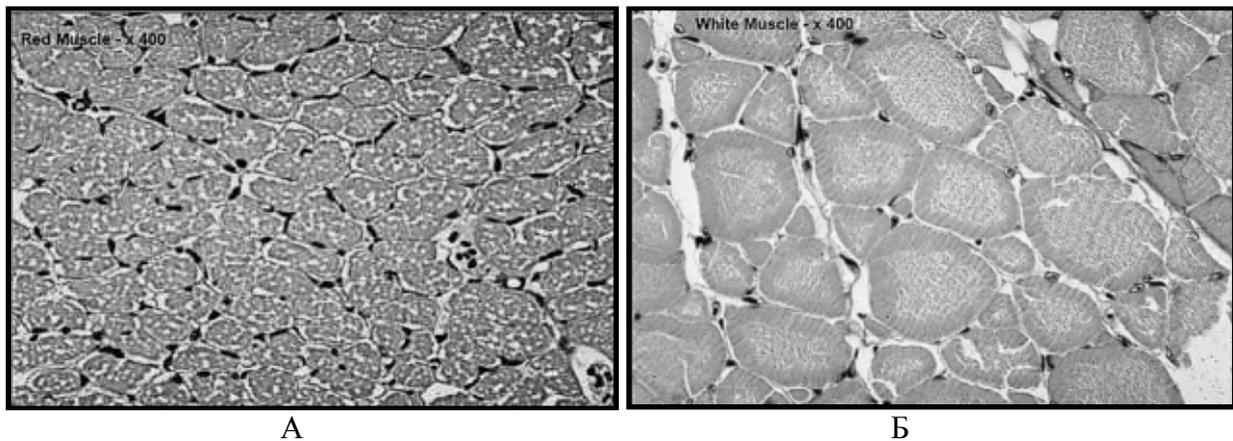


Рисунок 43. Красные и белые мышцы (осевые; поперечный срез):

А – красные мышечные волокна (поверхностные, более тонкие в поперечнике мышцы); б – белые мышечные волокна (глубокие, более толстые в поперечнике мышцы) (микрофотография) [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

**Красные** мышцы находятся поверх белых скелетных мышц, они более тонкие в поперечнике. Это аэробные, медленно сокращающиеся волокна (на одну, более узкую их клетку приходится больше митохондрий, липидов); они сильно васкуляризованы, а значит лучше питаемы, содержат больше миоглобина. Эти мышцы развиты в и под плавниками, активно используемыми для локомоции: у окуня – под грудными плавниками; у морского конька – под спинным плавником; у лососёвых рыб – в хвосте.

У рыб отличают так называемые *звуковые волокна* – мышцы в плавательном пузыре, которые у ряда видов принимают участие при производстве звуков; их спирально организованные волокна толще, чем красные, но тоньше чем белые волокна (рис. 44).



Рисунок 44. Звуковые мышечные волокна плавательного (газового) пузыря *Carapus acus* (продольный срез): вытянутые переплетённые миофибриллы звуковых волокон (справа) на периферии мышечного волокна газового пузыря (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

**Кардиомиоциты** сердечной мускулатуры – параллельно расположенные клетки–волокна с поперечной исчерченностью периферической цитоплазмы; кардиомиоциты разветвлены, образуют между собой соединения и анастомозы (впячивания цитолеммы одной клетки в цитолемму другой) (рис. 45); в местах контактов клеток есть соединительные комплексы – *вставочные диски*) (рис. 46), формируя синцитий сердечной мышцы. *Кардиомиоциты* имеют одно или два центральных ядра. Клетки окружает тонкий слой эндомизия (рыхлой соединительной ткани), богатый капиллярами, нервами. У рыб из-за существенных колебаний температуры воды (среды их обитания) развилась отличная *сердечная пластичность* – способность поддерживать максимум производительности сердца. Специальных проводящих путей (волокон Пуркинье) в сердце рыб нет; есть редкие сердечные пейсмекерные клетки (*водители ритма сокращений*); особым свойством сердечной ткани является автоматизм – способность ритмично сокращаться и расслабляться под влиянием торможения блуждающим нервом и температуры.

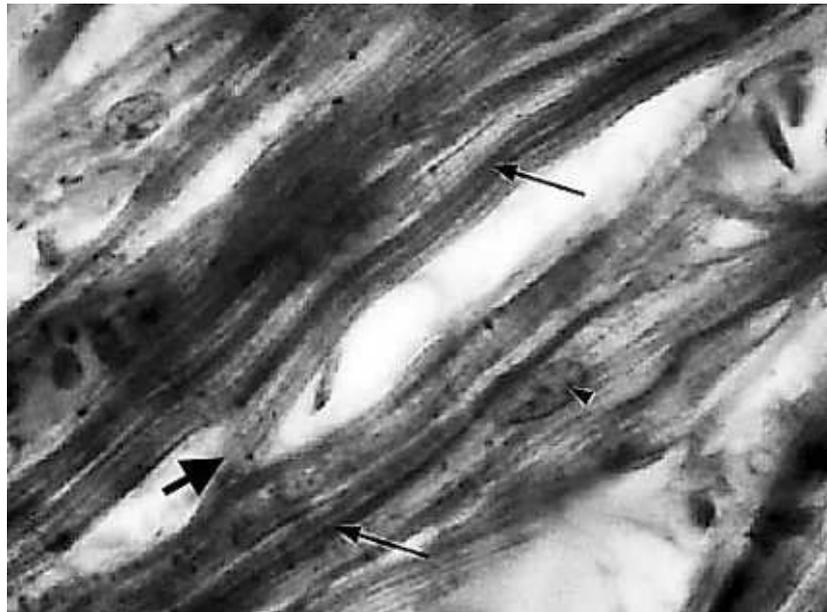


Рисунок 45. Строение кардиомиоцитов желудочка сердца *Cyprinus carpio* (продольный срез): ветвящиеся поперечно-исчерченные мышечные волокна (кардиомиоциты) (толстая стрелка); параллельные миофибриллы кардиомиоцитов (тонкие стрелки); ядра – в центре клеток (наконечник стрелки) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

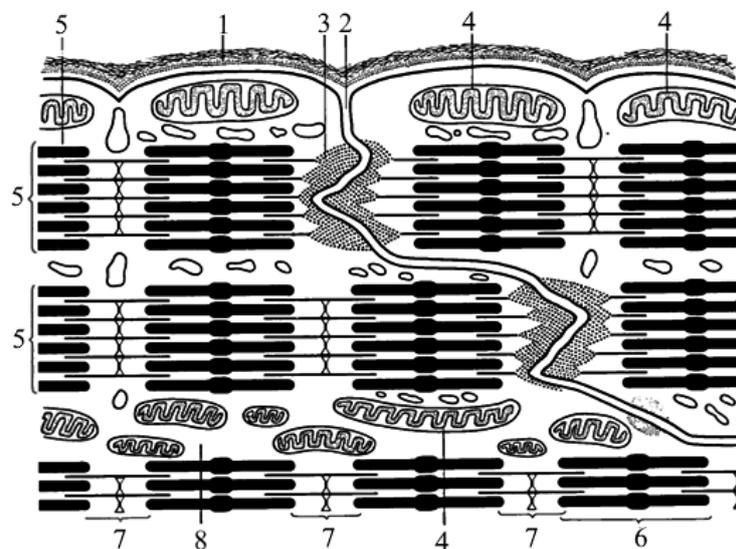


Рисунок 46. Клеточные контакты (вставочные диски) между кардиомиоцитами: 1 – оболочки мышечного волокна; 2 – вставочный диск; 3 – окончание миофибрилл на цитолемме; 4 – митохондрии; 5 – миопротофибриллы; 6 – диск А (анизотропный диск – из миофибрилл с толстыми миофиламентами); 7 – диск I (изотропный диск; с тонкими миофиламентами); 8 – саркоплазма [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

Кардиомиоциты сердца взрослых рыб, в отличие от млекопитающих, остаются одноядерными и способными к делению, что позволяет их сердцу *регенерировать*. Например, сердце аквариумной рыбки *Danio rerio* способно к самовосстановлению на протяжении всей жизни – регенерации состоит из двух этапов: восстановление утраченного миокарда и неоваскуляризация (разрастание сосудов) этой зоны. Заживление происходило не за счет стволовых клеток, а за счет разрастания самих кардиомиоцитов: они выходили из стадии покоя и снова вступали в клеточный цикл, начиная делиться. Также в процессе восстановления принимали участие клетки *эпикарда* (внешней оболочки сердца), *эндокарда* (внутренней оболочки) и эндотелиальные клетки сосудов: они давали сигналы близлежащим кардиомиоцитам, а те с помощью диффузии химических веществ через межклеточное вещество передавали их клеткам-мишеням, заставляя кардиомиоциты заново наращивать мышечную ткань.

*Лейомиоциты* (клетки гладкой мускулатуры) имеют веретеновидную форму, ограничены сарколеммой; в цитоплазме без поперечной исчерченности ядро центрально расположено, много митохондрий и тонких сократимых миофиламентов из белков актина и миозина (рис. 47). Ткань сформирована из слоев обычно плотно расположенных клеток, окруженных базальной мембраной и сетью ретикулярных волокон; также лейомиоциты могут лежать в тканях отдельно. При сокращении лейомиоцитов также происходит взаимное скольжение нитей актина и миозина относительно друг друга – сокращение актино-миозинового комплекса (рис. 47). Процесс сокращения и расслабления гладких мышц медленный, не подчиняется волевому контролю – ткань обладает автоматией.

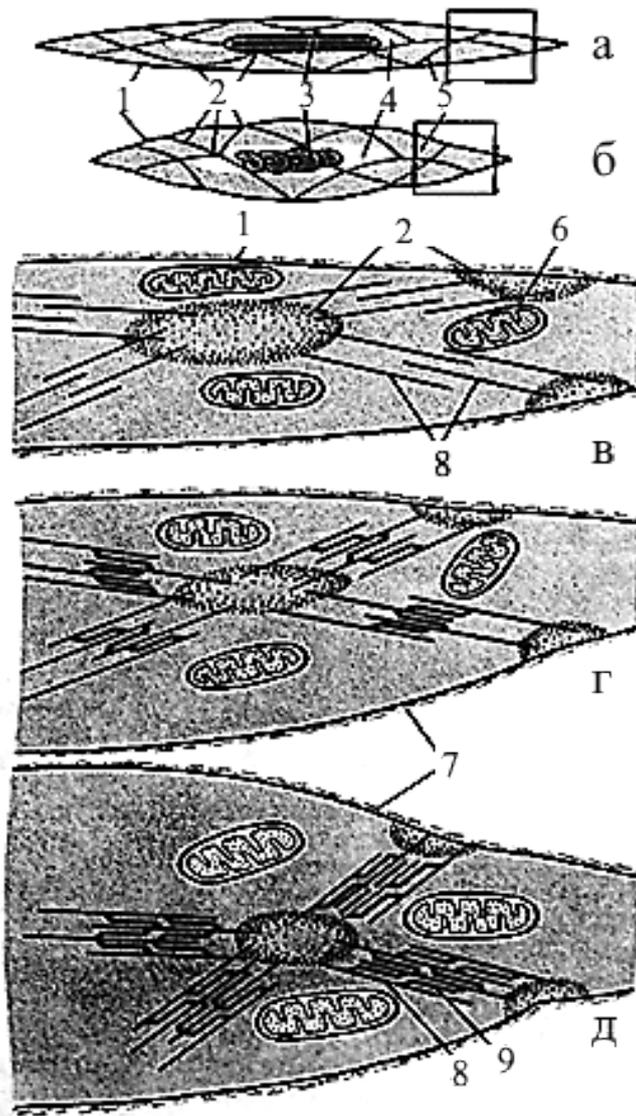


Рисунок 47. Схемы строения и сокращения лейомиоцита:

а – расслабленный миоцит; б – сокращённый миоцит; в – расслабление: видны только молекулы актина, миозин деполимеризован; г – начало сокращения: полимеризация миозина и соединение с актином; д – сокращение актино-миозинового комплекса. 1 – сарколемма; 2 – плотные тельца; 3 – ядро; 4 – эндоплазма; 5 – актиновые филаменты; 6 – митохондрии; 7 – эндомизий; 8 – миозиновые филаменты [A lifespan atlas ..., 2007-2013]

В стенках органов желудочно-кишечного тракта рыб *лейомиоциты* расположены слоями: клетки внешнего *продольного* слоя расположены перпендикулярно клеткам соседнего слоя (внутреннего *кольцевого*) (рис. 48), что позволяет создавать волны сокращения вдоль пищеварительной трубки (перистальтику), продвигая содержимое вперёд.

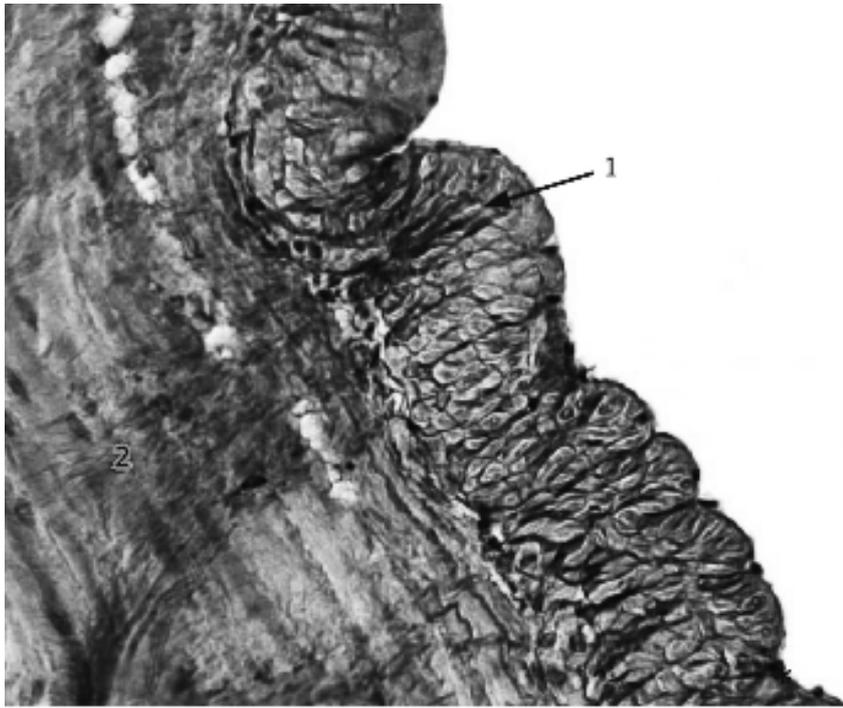


Рисунок 48. Мышечная оболочка пищеварительного тракта *Perca fluviatilis*: 1 – наружный продольный мышечный слой; 2 – внутренний кольцевой мышечный слой (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

### Вопросы для самопроверки

1. Дайте определение мышечным тканям.
2. Охарактеризуйте типы мускулатуры, их локализацию, название их клеток.
3. Опишите строение рабдомиоцитов.
4. Что такое саркомер, каково его строение и функции, чем обеспечивается мышечное сокращение?
5. Опишите белую мускулатуру, ее расположение, строение, функции у рыб.
6. Опишите красную мускулатуру, ее расположение, строение, функции у рыб.
7. Опишите жаберную мускулатуру рыб, строение звуковых волокон.
8. Опишите строение кардиомиоцитов.
9. Какова сердечная пластичность у рыб?
10. Опишите регуляцию сердечных сокращений у рыб.
11. Опишите строение и особенности сокращения лейомиоцитов.
12. Каково строение гладкой мускулатуры желудочно-кишечного тракта?
13. Что такое перистальтика?

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 8. Нервная ткань. Нервная система**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функций нервной ткани рыб, строение органов их нервной системы.

### **Задание по работе:**

1. Определить морфологические признаки нервной ткани, строение нервной системы рыб (головного и спинного мозга, периферической нервной системы);
2. Изучить микрофотографии и схемы строения нервной клетки (нейрона), нервных волокон, спинального ганглия и отделов центральной нервной системы;
3. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения и цифровые микрофотографии различных элементов нервной ткани, периферической нервной системы (нервной клетки (нейрона), нервных волокон и ганглиев), отделов центральной нервной системы рыб; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают состав нервной системы, отличительные признаки нервной ткани;
2. На схеме строения структурно-функциональной единицы нервной ткани – нейрона (рис. 49), находят его неправильной формы тело (сому) и отростки: одиночный более толстый, длинный, разветвленный на конце миелинизированный аксон, и разветвленные немиелинизированные дендриты. В соме отмечают проводящую импульсы плазматическую мембрану, ядро с ядрышком, хорошо развитый эндоплазматический ретикулум, митохондрии, развитые микротрубочки, аппарат Гольджи. Рассматривают пример синапса (здесь – место контакта между нейроном и рецепторами клетки), в котором нервный импульс передается с помощью веществ нейромедиаторов;
3. Изучая цифровую микрофотографию строения головного мозга костистой рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 50), находят пять его отделов: полушария и обонятельные доли переднего мозга, промежуточный мозг, прикрытый сверху передним и средним мозгом (включает эпифиз, таламус и гипоталамус), средний мозг с вентральной покрывкой, зрительными долями и отходящим зрительным нервом, заслонку и тело мозжечка, продолговатый мозг, продолжающийся в спинной мозг; на рисунке также различимы третий и четвертый желудочки головного мозга;

4. На цифровой микрофотографии поперечного среза через мозг *barbus caudovittatus* (черно-белый вариант фото – на рис. 51) рассматривают расположение в промежуточном мозге гипоталамуса и воронки, гипофиз (эндокринную железу), примыкающий посредством ножки вентрально к гипоталамусу, зрительные доли и вентральную покрывку среднего мозга, часть мозжечка – заслонку, находят вентральный проток, соединяющий iii и iv желудочки мозга – сильвиев водопровод;

5. Изучая цифровую микрофотографию заслонки мозжечка слабоэлектрической рыбы *gnathonemus petersii* (черно-белый вариант фото – на рис. 52), рассматривают особенности строения трех слоев ее коры: в наружном (молекулярном) слое – нейропиль с большим количеством параллельно ориентированных дендритов клеток пуркинье, дендритов двигательных нейронов и мелких нейронов; крупные клетки пуркинье и тела двигательных нейронов в промежуточном (ганглионарном) слое; мелкие нейроны, гранулярные клетки, многочисленные клетки гольджи (вставочные тормозные нейроны) зернистого слоя;

6. На цифровой микрофотографии парасагиттального среза головного мозга слабоэлектрической рыбы *gnathonemus petersii* (из мормирид) (черно-белый вариант фото – на рис. 53) отмечают гигантских размеров мозжечок: гипертрофированные боковые доли его заслонки покрывают мозг сверху и по бокам, задние доли заслонки содержат множество извилин, передняя доля, изогнутая дорсально, несет многие складки на поверхности; находят развитую электросенсорную долю продолговатого мозга;

7. Рассматривая цифровую микрофотографию поперечного среза продолговатого мозга *danio rerio* (черно-белый вариант фото – на рис. 54), изучают строение маутнеровой системы рыб: в белом веществе мозга находят огромные парные тела маутнеровских нейронов, аксоны которых идут в спинной мозг; между ними различим центральный канал со спинномозговой жидкостью, выстланный эпендимными клетками;

8. На цифровой микрофотографии поперечного среза спинного мозга *barbus caudovittatus* (черно-белый вариант фото – на рис. 55) находят его внутри нейрального канала позвонка в окружении примитивной мозговой оболочки, рассматривают его серое вещество со спинными отростками, лежащими вплотную друг к другу; в белом веществе отмечают гигантские аксоны маутнеровских нейронов;

9. На схемах строения мягкотного и безмякотного нервных волокон (рис. 56) рассматривают их вид при световой микроскопии и ультраструктуру: в обоих волокнах находят осевой цилиндр (аксон), отмечают, что в миелиновом волокне аксон обернут слоем, накрученной вокруг него цитолеммы шванновских клеток (нейролеммоцитов, в них находят ядро), и по ходу волокна

имеются сужения – узловые перехваты (перехваты Ранвье), соответствующие границе смежных нейролеммоцитов. В безмиелиновом волокне аксон окружён цитоплазмой нейролеммоцита. Насечки миелина (участки его расслоения), возможно, помогают предотвращать разрыв нервного волокна при его растяжении во время сокращения мышц;

10. Изучая цифровую микрофотографию спинального ганглия *anguilla anguilla* (черно-белый вариант фото – на рис. 57), отмечают, что ганглий заключён в капсулу из плотной соединительной ткани; на его периферии находят группы плотно лежащих тел крупных чувствительных нейронов, между ними – мелкие ядра уплощенных вспомогательных клеток-сателлитов; в центральной части различимы продольные и поперечные срезы через мякотные (миелиновые) аксоны, между ними лежит тонкий слой эндоневрия с кровеносными сосудами;

11. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: схема строения нейрона (рис. 49); строение головного мозга костистой рыбы (рис. 50); строение мозга *barbus caudovittatus* (рис. 51); строение спинного мозга *barbus caudovittatus* (рис. 55); схема строения мякотного и безмякотного нервных волокон (рис. 56); строение спинального ганглия *anguilla anguilla* (рис. 57).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Нервная система (НС) – структурный и функциональный механизм регулирования реакции животного на внутренние и внешние условия среды. Чтобы она могла функционировать – она должна быть широко распространена по всему телу. Две главные части НС: 1. Центральная нервная система (ЦНС; состоит из головного и спинного мозга); 2. Периферическая нервная система (ПНС; включает все черепно-мозговые и спинномозговые нервы с их корешками, спинномозговыми ганглиями, периферические ганглии, нервные сплетения, нервы и рецепторные образования).

Головной и спинной мозг состоят из клеток (нейронов) и нейроглии.

**Нейрон** – структурно-функциональная единица нервной системы, обеспечивает ее работу, принимая и анализируя поступающую информацию и формируя обобщенный ответ, который в виде импульсов передается другой клетке по отросткам. Нейрон состоит из тела неправильной формы (сомы) и отростков (рис. 49). Один отросток (аксон) более толстый и длинный, разветвленный на конце, другие (обычно их несколько), дендриты, – разветвленные подобно кроне дерева короткие отростки. Тело имеет специализированную плазматическую мембрану, проводящую импульсы, содержит ядро с ядрышком (ядрышками), много вещества Ниссля (гранулярного эндоплазматического ретикулума), развитый гладкий эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, много митохондрий, лизосом, развитые микротрубочки, пигментные вещества).

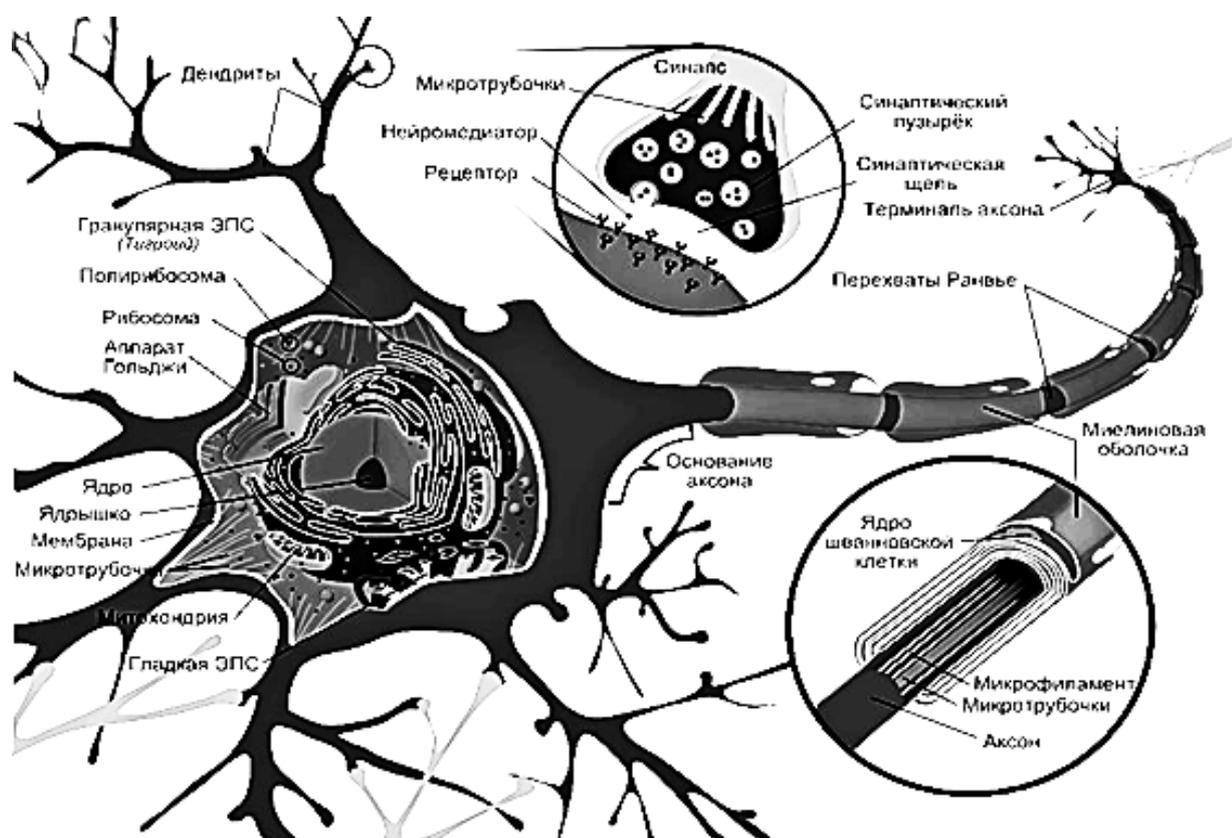


Рисунок 49. Схема строения нейрона [Нейрон, 2021]

Сома нейрона и дендриты не имеют миелиновой оболочки, поэтому в массе мозга они имеют серый цвет и образуют *серое вещество*. Аксоны, покрытые миелиновой оболочкой, образуют *белое вещество* мозга – это скопления волокон проводящих путей.

**Нейроглия** – совокупность вспомогательных клеток нервной ткани. В целом, глиальные клетки составляют специфическое микроокружение для нейронов, обеспечивая условия для генерации и передачи нервных импульсов, а также осуществляя часть метаболических процессов самого нейрона. Нейроглия включает: клетки астроциты (небольшие, с многочисленными ветвящимися отростками), ткань олигодендроглию (из олигодендроцитов – крупных полигональных клеток с несколькими отростками; могут окружать тела нейронов, обобщать нервные волокна), ткань эпендимную глию (ее эпендимоциты выстилают полость желудочков головного мозга, спинномозговой канал, участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера).

Головной мозг рыб имеет примитивное строение (незначительных размеров в целом, слабо развит передний отдел). Образуется как расширение головного конца спинного мозга; сходен у рыб; различия наблюдаются в развитии отдельных отделов. Можно выделить пять областей головного мозга (рис. 50): передний мозг (*telencephalon*), промежуточный мозг (*diencephalon*),

средний мозг (*mesencephalon*), мозжечок (*metencephalon*), продолговатый мозг (*myelencephalon*), сужающийся в спинной мозг (со спинномозговым каналом внутри, являющимся продолжением желудочков головного мозга).

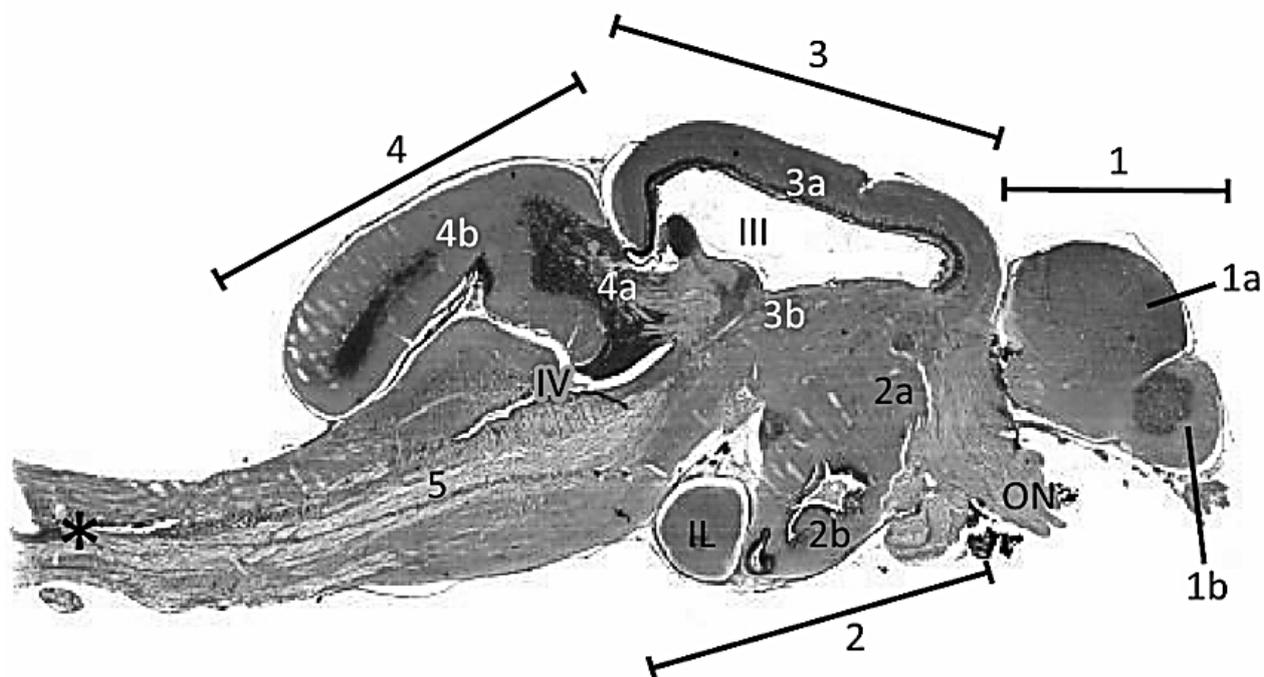


Рисунок 50. Строение головного мозга костистой рыбы: пять главных отделов: 1a – два полушария переднего мозга (*cerebrum*); 1b – две обонятельных доли; 2 – промежуточный мозг: эпителиамус (дорсально), таламус (2a) и 2b – гипоталамус; 3 – средний мозг: зрительные доли (3a), вентральная покрывка (*tegmentum* – 3b); 4 – задний мозг: мозжечок (из заслонки (4a) и тела (4b)); 5 – продолговатый мозг: из ромбовидного мозга, продолжается в спинной мозг; III, IV – 3-й и 4-й желудочек; ON – волокна зрительного нерва; IL – нижняя доля [Гентен с соавт., 2016]

**Передний мозг** мал, спереди включает две обонятельные доли (рис. 50). У хрящевых рыб развит лучше, в его полушариях есть желудочки и у ряда видов акул формируется настоящий корковый слой с дифференцированными формами нейронов, сходными с таковыми в неокортексе (новой коре головного мозга) млекопитающих и птиц. Среди огромного количества видов и групп лучеперых рыб встречается разный уровень дифференцировки полушарий: от наиболее просто устроенного полушария у многоперых и осетровых рыб, до более сложной структуры полушарий у ряда высших костистых рыб. Крыша переднего мозга костистых рыб тонкая; неокортекса нет. Основную массу переднего мозга образует дно, где нервные клетки образуют два скопления – полосатые тела. По существу, их передний мозг – обонятельный центр.

**Промежуточный мозг** рыб сверху прикрыт передним и средним (рис. 51). Он включает *эпителиамус, таламус и гипоталамус*. Эпителиамус (*epithalamus*)

расположен дорсально, от него отходит вырост – эпифиз (шишковидная железа, теменной светочувствительный орган), также эпиталамус включает поводки (*habenula*); функции эпиталамуса связаны с координацией жизненных циклов организма, эндокринной и обонятельной системами. Таламус (*thalamus*, передает информацию в передний мозг, контролирует моторные функциональные системы). Гипоталамус (*hypothalamus*, расположен вентрально; это – главная часть промежуточного мозга, состоящая из «воронки» и двух нижних долей; к «воронке» через ножку прилегает гипофиз (питуитарная железа; железа эндокринной системы. Гипоталамус вовлечен в регуляцию работы эндокринной, вегетативной систем и контроль над обменными реакциями в организме. В промежуточном мозге есть крупный центр, связанный с сетчаткой и крышей среднего мозга, осуществляющий координацию зрительных рефлексов. Вентральнее у костистых рыб находится так называемый задний бугорок, нейроны которого получают информацию от зрительной и соматосенсорной систем, а также механосенсорные, электросенсорные и вкусовые импульсы от органов боковой линии. Под гипофизом лежит «сосудистый мешок» – ткань, включающая волокнисто-сосудистое сплетение с большим количеством капилляров; производит спинномозговую жидкость. В целом промежуточный мозг оправдывает свое название, это – крупный переключательный и интегрирующий центр головного мозга, связывающий нижележащие отделы нервной системы с конечным мозгом.

**Средний мозг** – важнейший координирующий центр головного мозга рыб, у лучеперых рыб достигающий максимального развития в процентном отношении ко всему головному мозгу. В структурах среднего мозга сосредоточены центры, связанные со зрительной системой, органами боковой линии, рядом черепно-мозговых нервов и пр. Удаление или частичное повреждение структур среднего мозга приводит к резкому ухудшению координации животных и целого комплекса рефлекторных реакций (преследования добычи, агрессивности, исследовательского поведения, оборонительных и пищедобывательных рефлексов). Состоит из двух *оптических (зрительных) долей* и нижней части (*tegmentum*), имеющей довольно большие размеры (рис. 50, 51). Средний мозг покрыт многослойной «крышей» (*tectum opticum*; из пяти-шести клеточных и волокнистых слоев), где оканчивается подавляющее большинство чувствительных нервов из других отделов головного мозга. В двух зрительных долях находятся окончания аксонов ганглиозных клеток сетчатки; степень развития долей отражает развитость зрения. На вершине *tegmentum* находится развитый *torus semicircularis* – цель заднего мозга в составе акустико-латеральной системы (сюда передается информация от органов слуха и механосенсорной системы боковой линии) (см. ниже в тексте). Максимально *torus semicircularis* развит у электрических рыб. В составе нижней

части среднего мозга различают вентральную покрывку (содержит тысячи нейронов, ответственных за разные функции организма: за управление движениями, регуляцию активности сенсорных систем).



Рисунок 51. Строение мозга *Barbus caudovittatus* (поперечный срез):

1 – гипоталамус и воронка (infundibulum); 2 – гипофиз (питуитарная железа, эндокринный орган) примыкает посредством ножки (*стрелка*) к гипоталамусу; 3 – зрительные доли среднего мозга; 4 – заслонка мозжечка; 5 – покрывка среднего мозга; 6 – Сильвиев водопровод (вентральный проток, соединяющий III и IV желудочки мозга) [Гентен с соавт., 2016]

**Мозжечок** выполняет функции сенсомоторной координации. У рыб хорошо развит, состоит из трех отделов: тела, боковых долей «преддверия» и заслонки мозжечка (рис. 50, 51). Наибольшее развитие заслонка получает у костистых рыб, обладающих элетрорецепцией (например, у Mormiridae). Кора мозжечка и ядра мозжечка у рыб слабо дифференцированы. Кора мозжечка включает три слоя (рис. 52): наружный молекулярный (из параллельных волокон – дендритов клеток Пуркинье, дендритов двигательных нейронов и мелких нейронов); промежуточный ганглионарный (из клеток Пуркинье и тел двигательных нейронов); внутренний зернистый (из мелких нейронов и зернистых клеток). К мозжечку подходят чувствительные нервы от центров

акустико-латеральной системы, спинного и среднего мозга, слуховых центров промежуточного мозга и др.

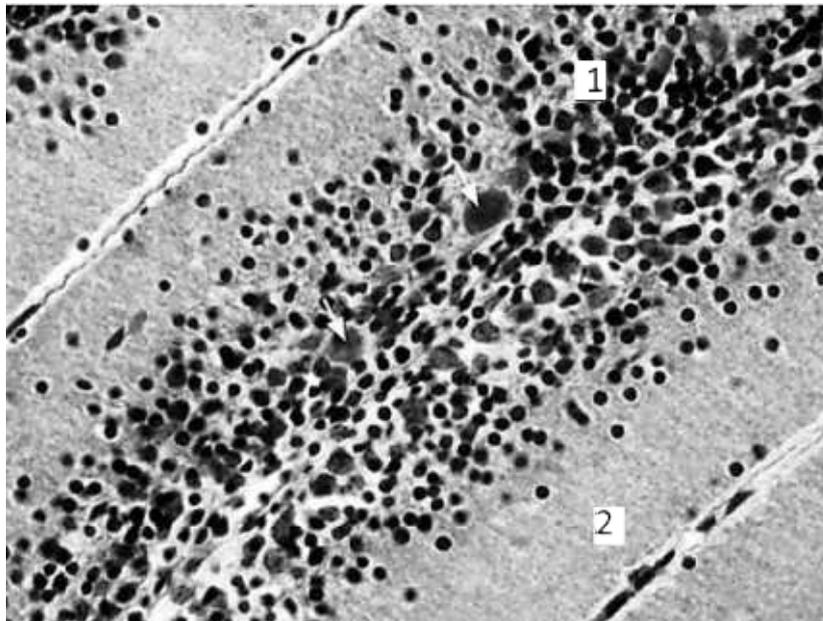


Рисунок 52. Строение заслонки мозжечка *Gnathonemus petersii*:  
1 – зернистого слоя (из мелких, гранулярных клеток и многочисленных клеток Гольджи – вставочные тормозные нейроны); 2 – молекулярного слоя (со слоем нейропиля, содержащего огромное количество ориентированных дендритов); промежуточный (ганглионарный) слой содержит клетки Пуркинье (крупные нервные клетки коры мозжечка) (*стрелки*) и многочисленные мелкие клетки [Гентен с соавт., 2016]

У мормирид (слабоэлектрические рыбы) мозжечок имеет гигантские размеры (рис. 53), соединен с входами электрорецепторов; в нем очень развита заслонка мозжечка со многими извилинами.

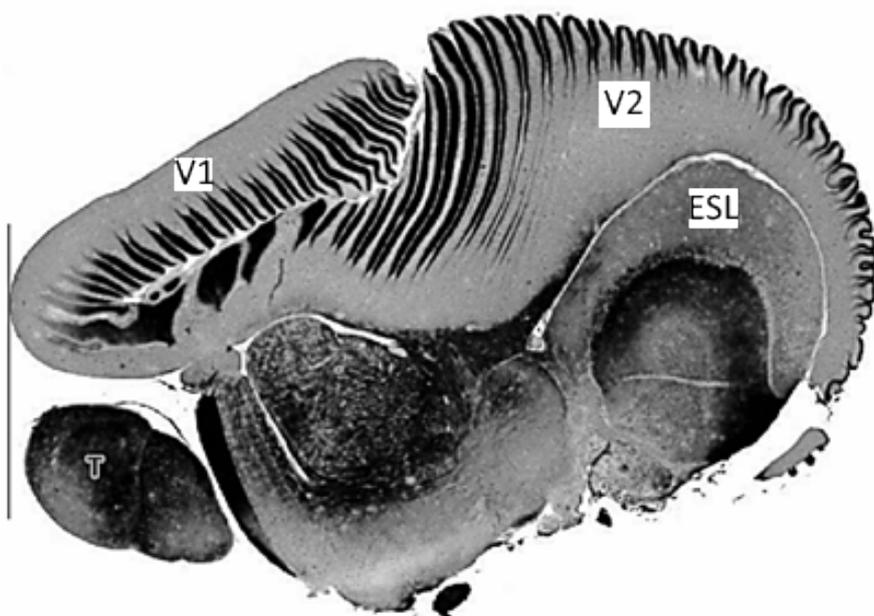


Рисунок 53. Головной мозг *Gnathonemus petersii* (мормириды) (парасагиттальный срез): гипертрофированные боковые доли заслонки мозжечка покрывают мозг (дорсально и латерально; структура названа *mormyrocerebellum*); задняя доля заслонки (V2) на поверхности несет много извилин; передняя доля (V1) (складка V2) имеет много складок внутри. ESL обозначает электросенсорную долю; аксоны окрашены серебром в чёрный [Гентен с соавт., 2016]

**Продолговатый мозг** составляет большую часть заднего мозга, продолжается в спинной мозг (рис. 50), разделяется продольными бороздами на ряд колонн, формирующие дорсальную (из двух сенсорных зон) и вентральную (также из двух двигательных зон) области. Включает ядра черепно-мозговых нервов V–X. В дорсолатеральной части продолговатого мозга (одной сенсорной зоне) находится *акустико-латеральная область*. Это – зона представительства органов боковой линии и лабиринта (органа равновесия и слуха), они служат для анализа перемещения животного в водной среде и электрорецепции. Специализированные органы боковой линии (электрорецепторы разного вида) предназначены для восприятия колебаний электрического поля (как собственного, так и окружающих особей). У рыб, способных генерировать электрические сигналы (электрических рыб), эта область имеет сложное строение (нейроны крупные, организованы в пять слоев, выделяется несколько типов нейронов). Во второй сенсорной зоне есть хорошо развитая система хеморецепции качества пищи, состава воды (оценивают информацию от вкусовых рецепторов на поверхности тела, в ротовой полости) и хемотаксиса (определение направления движения). Они имеют сложный нейронный состав и слоистую (до 15 слоев) структуру. В одной из моторных зон начинается хорошо

развитая у рыб Маутнерова система: состоит из двух крупных тел Маутнеровских нейронов (рис. 54), аксоны которых идут в спинной мозг, образуют синапсы с его моторными нейронами (контролируют их работу); это – самые крупные волокна в белом веществе. Эти клетки получают информацию от нервных волокон VIII нерва, центров боковой линии, мозжечка и тектума среднего мозга. Возбуждение Маутнеровских клеток вызывает быстрые и сильные движения хвостового плавника (например, при испуге). Мотонейроны клеток второй моторной зоны обеспечивают брахиомоторные рефлекторные реакции (дыхательные, моторику челюстей, мышцы электрических органов и др.).

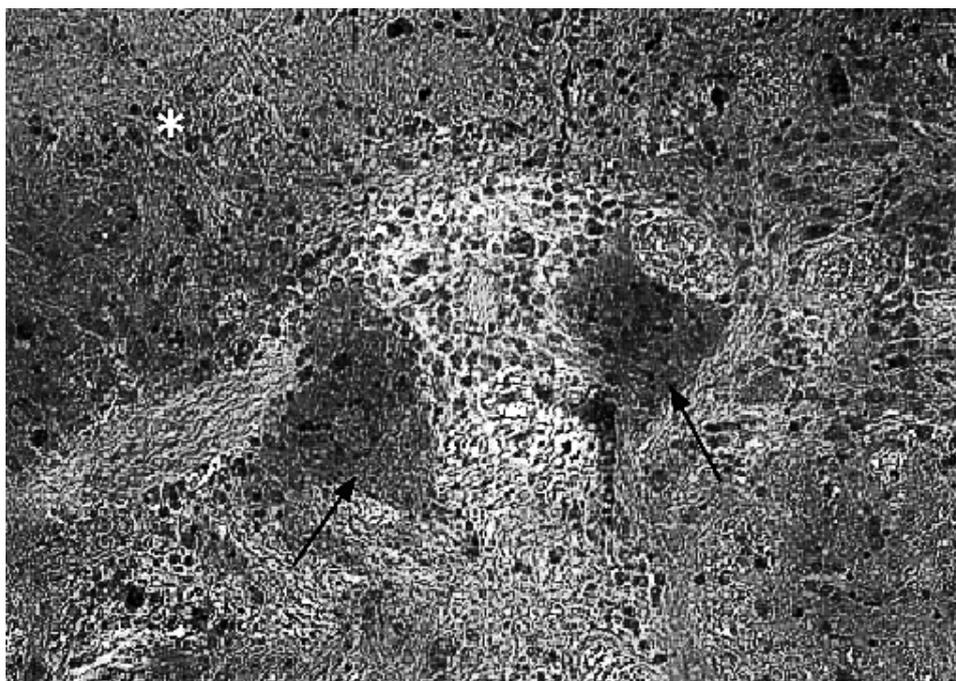


Рисунок 54. Строение продолговатого мозга *Danio rerio* (поперечный срез) – стрелки указывают на огромные парные тела Маутнеровских нейронов; между ними – центральный канал со спинномозговой жидкостью (овал), выстланный эпендимными клетками [Гентен с соавт., 2016]

**Спинной мозг** (*medulla spinalis*) рыб располагается в позвоночном (нейральном) канале, имеет сегментарное строение и гистологически разделяется на белое и серое вещество (рис. 55). Серое вещество (скопление тел нейронов) имеет 2 спинных (дорсальных) отроста, лежащих вплотную друг к другу и 2 вентральных отроста, направленных в стороны; то есть, на поперечном срезе спинной мозг имеет форму треугольника. Белое вещество (скопление отростков тел нейронов) включает гигантские аксоны Маутнеровых нейронов). Спинной мозг покрыт просто устроенной мозговой оболочкой. У рыб в спинном мозге есть особые Маутнеровские нейроны, связанные напрямую с

мотонейронами спинного мозга и контролирующие движения туловища, плавников и хвоста.

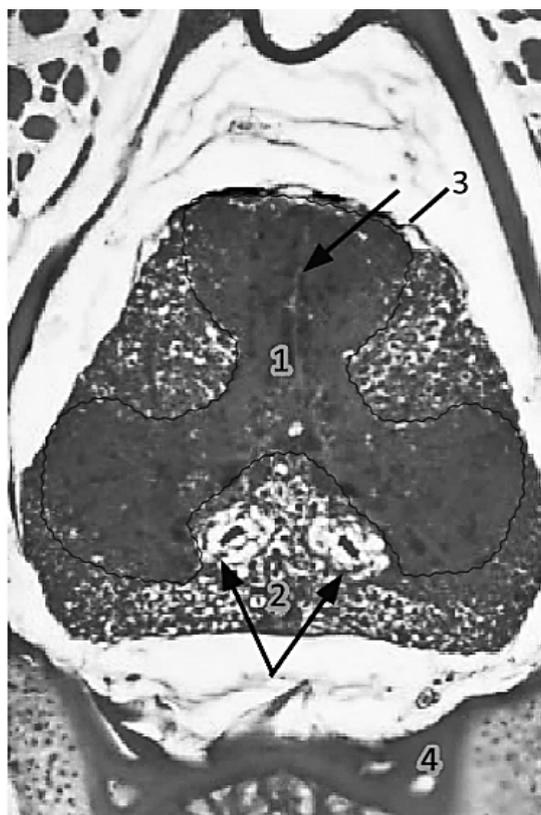


Рисунок 55. Строение спинного мозга *Barbus caudovittatus* (поперечный срез): 1 – серое вещество (очерчено кривой линией; спинные отростки лежат вплотную друг к другу (стрелка)); 2 – гигантские аксоны Маутнеровских нейронов в белом веществе (разветвлённая стрелка); 3 – примитивная мозговая оболочка; 4 – позвонок [Гентен с соавт., 2016]

На уровне каждого сегмента спинного мозга с обеих его сторон симметрично от серого вещества отходят пара спинномозговых корешков: дорсальный (чувствительный) и вентральный (двигательный), сливающихся в *смешанный спинной нерв*. Нервы выходят между позвонками из позвоночного канала через межпозвонковые отверстия. На дорсальном (чувствительном) корешке находятся *спинномозговые ганглии*. Двигательных нейронов (мотонейронов) в спинном мозге рыб (как хрящевых, так и костных) немного. Проводящие пути спинного мозга рыб сосредоточены в белом веществе, разделяясь на три канатика: задний, средний и передний. Функционально среди них выделяют те, которые формируют межсегментальные связи в спинном мозге, и те, которые обеспечивают связь спинного мозга с вышележащими отделами головного мозга

**Периферическая нервная система** состоит из ганглиев и нервов, пронизывающих тело организма. Нервы – группы волокон. В голове рыб есть 10 пар нервов (*черепно-мозговые*), высокоспециализированных в иннервации. Остальные нервы (*периферические*) – *смешанные* (содержат и чувствительные, и двигательные волокна). По ним сенсорные импульсы попадают в спинной и головной мозг по чувствительным (*афферентным*) волокнам; двигательные импульсы от центральной нервной системы идут по двигательным (*эфферентным*) волокнам на периферию воздействовать на мышцы, покров и пр.

Для передачи нервного импульса между двумя клетками служит синапс – место контакта между двумя нейронами или между нейроном и получающей сигнал эффекторной клеткой. Передача импульсов осуществляется химическим путём с помощью веществ медиаторов или электрическим путём, посредством прохождения ионов из одной клетки в другую.

Крупные **периферические нервы** состоят из цилиндрических пучков нервных волокон (волокно поддерживается изнутри очень тонкой тканью – *эндоневрием* (из рыхлой соединительной ткани); пучок покрыт *периневрием* (из плотной соединительной ткани); между собой пучки скрепляются *эпиневрием* (из рыхлой соединительной ткани). Нерв снабжается кровью от внутripучковых и межпучковых кровеносных сосудов.

В периферических нервах каждый **аксон** (осевой цилиндр) может быть: *миелиновым* и *безмиелиновым* (рис. 56). *Миелиновый* аксон (еще говорят – *мякотное* нервное волокно) обернут миелиновой оболочкой из многослойной мембраны Шванновских клеток (нейролеммоцитов); вокруг волокна – эндоневрий с коллагеновыми фибриллами. *Безмиелиновый* аксон (*безмякотный*) окружён цитоплазмой Шванновской клетки. Определенный тип нервного волокна формируется в зависимости от функциональной нагрузки. *Миелиновый* тип нервов характерен для соматической нервной системы, иннервирующей скелетную мускулатуру, обладающую высокой степенью функциональной нагрузки. *Безмиелиновый* тип характерен для вегетативной нервной системы, иннервирующей внутренние органы.

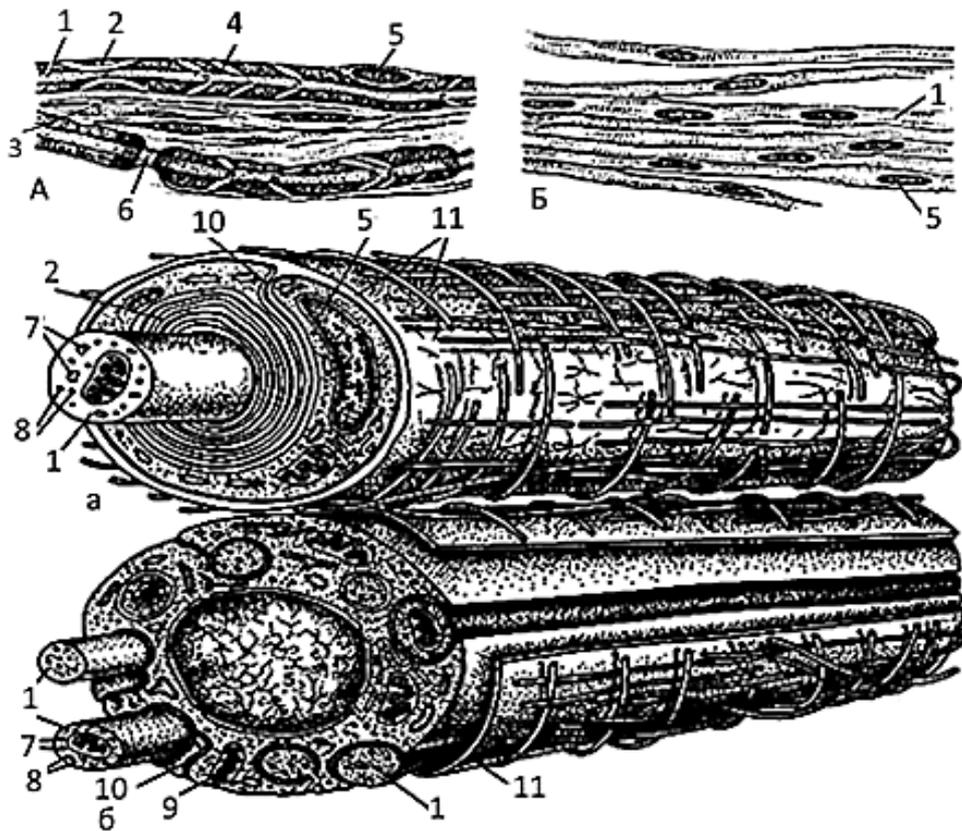


Рисунок 56. Схема строения мякотного и безмякотного нервных волокон: А – световая микроскопия; Б – ультраструктура. А, а – миелиновое волокно; Б, б – безмиелиновое волокно. 1 – осевые цилиндры; 2 – миелиновый слой; 3 – соединительная ткань; 4 – насечка миелина; 5 – ядро нейролеммоцита; 6 – узловой перехват; 7 – микротрубочки; 8 – нейрофиламенты; 9 – митохондрии; 10 – мезаксон леммоцита; 11 – базальная мембрана [Функции ..., 2022]

**Ганглий** заключён в капсулу из плотной соединительной ткани. Различают спинальные и вегетативные ганглии. *Спинальные (спинномозговые) ганглии* (рис. 57) относятся к чувствительным нервным узлам. Такие ганглии на периферии содержат группы тел чувствительных (афферентных) нейронов соматической и вегетативной нервной системы, а их центральная часть занята отростками этих нейронов (мякотными (миелиновыми) аксонами), между ними наблюдаются тонкие прослойки эндоневрия с кровеносными сосудами. Кроме того, у рыб найдены *вегетативные (парасимпатические) ганглии* (Ауэрбахово сплетение) в мышцах стенки кишечника.

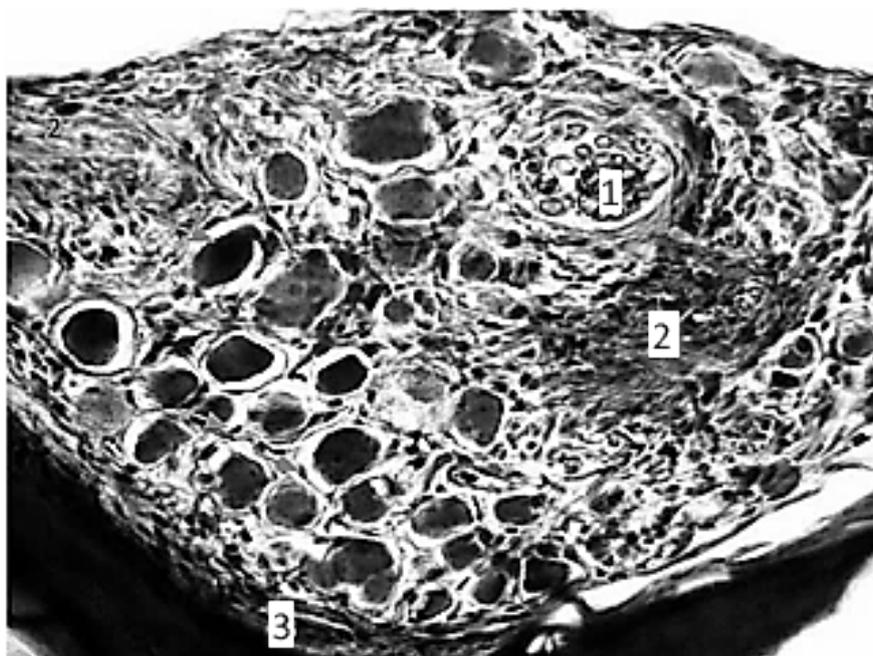


Рисунок 57. Строение спинального ганглия *Anguilla anguilla*: крупные нейроны спинального ганглия имеют плотно лежащие тела клеток (*темные*), мелкие ядра уплощенных вспомогательных клеток-сателлитов (*между телами*). 1 – нервные волокна срезаны поперёк; 2 – волокна срезаны продольно; 3 – плотная соединительно тканная капсула [Гентен с соавт., 2016]

### Вопросы для самопроверки

1. Опишите состав и функции нервной системы.
2. Перечислите области головного мозга. Опишите строение и функции переднего мозга рыб.
3. Опишите строение и функции промежуточного мозга рыб, связанные с ним железы эндокринной системы.
4. Каково строение и функции среднего мозга рыб.
5. Опишите строение и функции мозжечка рыб, строение его коры. У каких рыб он гигантских размеров?
6. Каково строение и функции продолговатого мозга рыб. Что такое Маутнерова система, ее функции?
7. Где располагается акустико-латеральная система, каковы ее функции и связь с другими отделами мозга?
8. Опишите строение спинного мозга.
9. Опишите строение спинномозговых нервов и спинномозговых ганглиев.
10. Опишите строение периферической нервной системы рыб.
11. Что такое синапс, как осуществляется передача нервных импульсов?

12. Опишите строение крупных периферических нервов, особенности мякотных и безмякотных нервных волокон.
13. Опишите строение нейрона.
14. Каково строение нейроглии?

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 9. Кровь и кроветворные органы**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функции крови, кроветворных органов и тканей рыб.

### **Задание по работе:**

1. Изучить компоненты крови, морфологические признаки, классификацию клеток крови, зарисовать особенности их строения;
2. Изучить строение и функции кроветворных органов и кроветворных тканей в различных органах рыб, зарисовать по микрофотографиям их анатомические особенности;
3. Обратит внимание на иммунные функции ряда кроветворных органов рыб, некоторых тканей их других органов;
4. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе цифровые микрофотографии строения различных типов форменных элементов крови рыб, ряда кроветворных органов и кроветворных тканей различных органов рыб (селезенки, тимуса, головной почки, ткани жаберных лепестков, выстилки миокарда предсердия, эпигонального органа, спирального клапана); ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают классификацию форменных элементов крови рыб;
2. Изучая цифровые микрофотографии эритроцитов, агранулоцитов, гранулоцитов и тромбоцитов рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 58–60), отмечают их отличительные морфологические признаки, количественные показатели в крови рыб и выполняемые функции. Обращают внимание на цвет, форму и присутствие ядра у эритроцитов рыб. Находят различия в окраске ядра и цитоплазмы, особенности структуры цитоплазмы (незернистая / зернистая / с вакуолями), формы и расположения ядра у незернистых и зернистых лейкоцитов разных групп;
3. Пользуясь цифровыми микрофотографиями внутреннего строения *селезенки* рыб, рассматривают строение красной и белой пульпы, отмечают множественные открытые капилляры, находят хорошо выраженные, в виде тёмных неоднородных пятен, центры меланомакрофагов (черно-белый вариант

одной микрофотографии – на рис. 61) – характерные элементы иммунной системы рыб, определяют функции селезенки у рыб;

4. Рассматривают на цифровой микрофотографии иммуноважные клетки макрофаги в выстилке миокарда предсердия костистой рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 62);

5. На цифровых микрофотографиях среза через *головную почку* костистой рыбы (черно-белый вариант одной микрофотографии – на рис. 63) изучают хорошо васкуляризованные обширные области ее кроветворной ткани с незрелыми клетками крови внутри стромы из волокон и эндотелиальных клеток, отмечают присутствие только единичных канальцев нефронов между ними – участки ткани с экскреторной функцией, обращают внимание на развитые центры меланомакрофагов в ткани этой почки, определяют функции головной почки рыб;

6. Используя цифровые микрофотографии внешнего и внутреннего строения *тимуса* (зобной железы) костистых рыб (черно-белый вариант одной микрофотографии – на рис. 64), отмечают его расположение, форму, особенности анатомии: во внешнем его слое находят множественные клетки тимоциты в строме из клеток эпителиального типа, определяют функции зобной железы;

7. Рассматривая цифровые микрофотографии жаберных лепестков костистой рыбы, лимфомиелоидной ткани эпигонального органа кошачьей акулы, ткани складок спирального клапана кишечника эластобранхий (черно-белый вариант фото – на рис. 65–67), отмечают очаги кроветворения (общего и / или лейкопоэза);

8. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: форменные элементы крови костистых рыб: эритроциты, агранулоциты (рис. 58), гранулоциты (рис. 59), тромбоциты (рис. 60); центры меланомакрофагов в селезенке *symphysodon aequifasciatus* (рис. 61); головная почка *poecilia reticulata* (рис. 63); тимус (зобная железа) данио (рис. 64).

#### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Кровь – специальная циркулирующая ткань, состоящая из клеток в жидком межклеточном веществе (плазме). Основные клетки крови: красные клетки (эритроциты), белые клетки (лейкоциты), тромбоциты.

**Эритроциты** рыб овальной формы с ядром в центре клетки (рис. 58), содержащие в цитоплазме много гемоглобина; их количество зависит от вида, возраста рыб, сезона года и условий окружающей среды и варьируется примерно от 1,1 до 1,9 млн./мкл. Антарктические нототениевые рыбы обходятся без эритроцитов, гемоглобин у них может быть сильно редуцирован или отсутствовать.

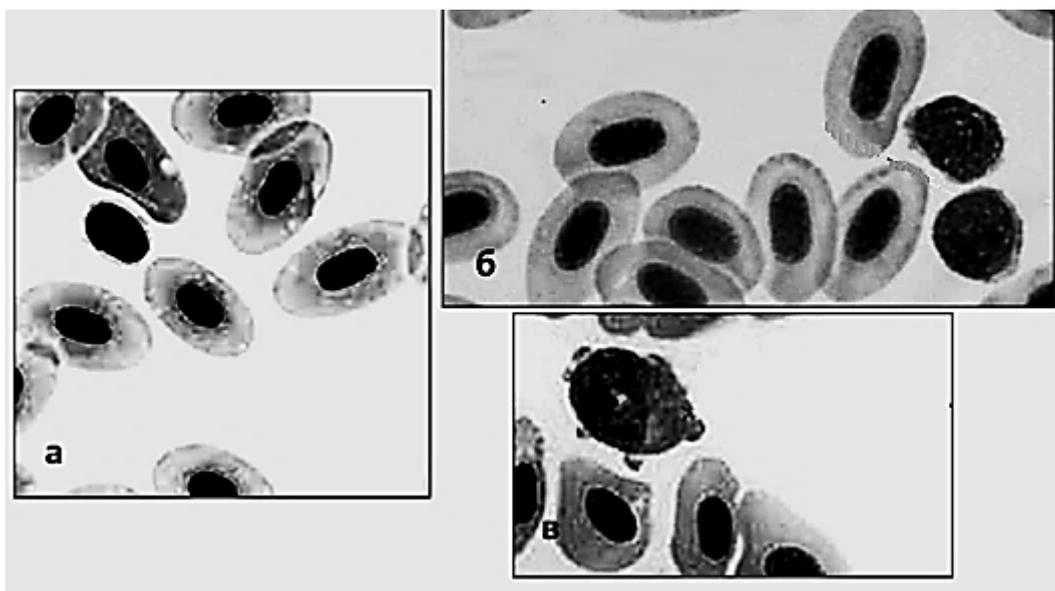


Рисунок 58. Форменные элементы крови костистых рыб: а – эритроциты и один лимфоцит; б, в – агранулоциты (б – лимфоциты: справа, два, среди остальных клеток – эритроцитов; в – моноциты: один, сверху слева, над эритроцитами) (микрофотография) [Рыжова, Тютрина, 2009; Eritrocitai, 2022]

Общая функция **лейкоцитов** – защита организма от бактериальных и вирусных инфекций, паразитарных инвазий, поддержание тканевого гомеостаза и участие в регенерации тканей. Их количество изменчиво (зависит от вида, возраста, пола, сезона, состояния рыбы и пр.): 9-200 тыс./мкл. По строению ядра и цитоплазмы делятся на две группы. **Незернистые** (агранулоциты): *лимфоциты, моноциты* – не имеют в цитоплазме гранул (лизосом), их ядра чаще недольчатые (рис. 58); **зернистые** (гранулоциты): *нейтрофилы, эозинофилы и базофилы* (рис. 59) – имеют в цитоплазме много зерен (у рыб последние два вида гранулоцитов, ввиду небольших их отличий, называют *псевдоэозинофилы* и *псевдобазофилы*).

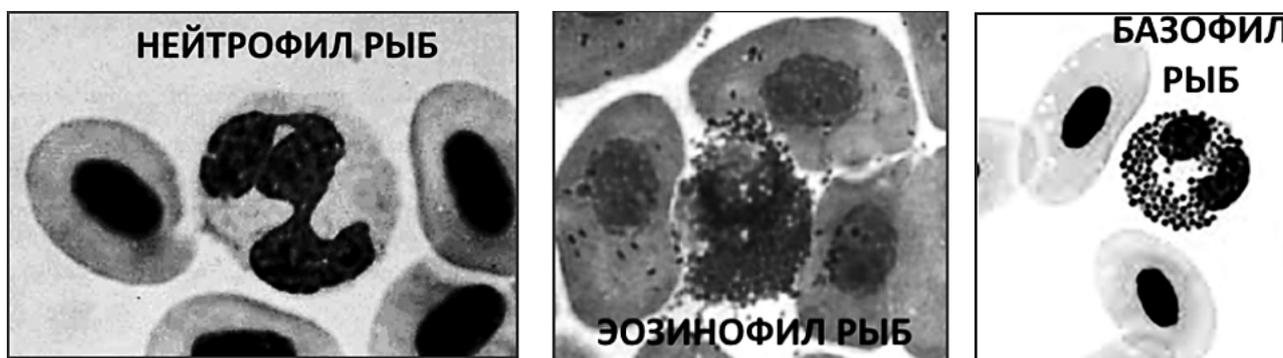


Рисунок 59. Форменные элементы крови костистых рыб: гранулоциты (по одному каждой разновидности среди эритроцитов) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016; Nematology, 2012]

*Лимфоциты* рыб имеют округлую форму, большое плотное ядро, занимающее большую часть клетки (рис. 58) (ядро окрашивается в красно-фиолетовый цвет – воспринимает и кислые и основные красители); у костистых рыб их средний диаметр составляет 5-12  $\mu\text{m}$ , цитоплазма бесструктурная, имеет вид ободка вокруг ядра, базофильная (окрашивается в оттенки синего цвета – адсорбирует щелочную краску); бывают голоядерного типа (внутреннее содержимое клетки растворилось (цитоллиз) и осталось только ядро). *Моноциты* рыб немногочисленны (их доля от всех лейкоцитов – 0,1-0,5 %) (рис. 58), округлые, с ядром складчатой структуры, в их цитоплазме встречаются вакуоли, могут быть совсем немного мелких гранул ярко пурпурного цвета.

К *нейтрофилам* относят лейкоциты, гранулы которых окрашиваются и кислыми, и основными красителями (рис. 59). *Нейтрофилы* наиболее обильны у рыб (количество сильно варьируется, составляет от 1 до 25 % и более от количества всех лейкоцитов) (рис. 59), имеют, например, у лососёвых, многолопастное ядро красно-фиолетового цвета, с сероватой зернистой; у других рыб (например, камбал) ядра могут быть округлой или овальной формы; цитоплазма нейтрофилов почти бесцветная, с мелкой зернистостью сероватого цвета или бесцветной. *Эозинофилами* (рис. 59) называются зернистые лейкоциты, гранулы которых окрашиваются кислыми красителями (эозином); в крови рыб зарегистрированы непостоянно (например, у лососей, карася); это клетки округлой формы, с бобовидным ядром (окрашивается в красно-фиолетовый цвет), в цитоплазме есть большие гранулы (при окраске по Романовскому или эозином приобретают малиново-красный цвет). *Базофилами* – лейкоциты, зернистость которых восприимчива к основным красителям; в крови рыб тоже регистрируются непостоянно (например, описаны у золотой рыбки, лососёвых, карпа); имеют расположенное не в центре клетки большое ядро (рис. 59) с гомогенным хроматином, окрашивается в красно-фиолетовый цвет; их цитоплазма содержит крупную зернистость красно-фиолетового цвета.

**Тромбоциты** рыб веретенообразной формы, с продолговатыми ядрами (рис. 60), прозрачной цитоплазмой (окраска по Романовскому), в которой много вакуолей и микротрубочек, встречаются гранулы гликогена. Функции тромбоцитов: участие в свёртывании крови, кроме того, могут фагоцитозом удалять фрагменты клеток, чужеродные структуры.

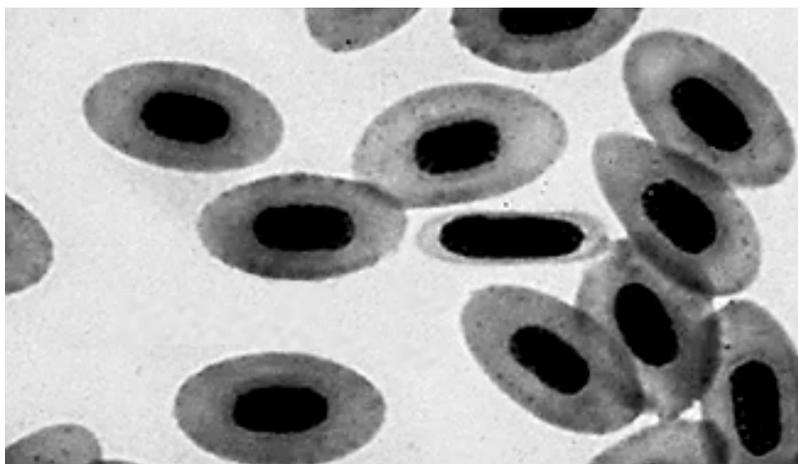


Рисунок 60. Форменные элементы крови костистых рыб: тромбоциты (один, в середине, чуть правее от центра, среди эритроцитов) (микрофотография) [Кроветворение ..., 2015]

**Кроветворные органы и ткани рыб:** головная почка, селезёнка, тимус, печень, лимфоидный орган (у осетровых рыб), локальные участки кроветворных тканей в таких органах как жабры, а у хрящевых рыб ещё – в эпигональном органе, спиральном клапане.

**Селезёнка** – главная эритропоэтическая ткань (производит эритроциты) у акул и скатов, цельноголовых рыб (химера), некоторых костистых рыб (окунь, скорпена). Селезёнка – обычно обособленный, тёмно-красный лимфоидный орган в брюшной полости, примыкает к стенке кишечника. В ней присутствуют те же основные элементы, что и у высших позвоночных: кровеносные сосуды, красная и белая пульпа (красная в паренхиме преобладает) и эллипсоиды. У рыб покрыта тонкой волокнистой капсулой. Паренхима селезенки включает систему тяжей с очагами различных клеток крови. Красная пульпа имеет вид связанной сети из клеток, подобных фибробластам, состоит, главным образом, из эритроидных клеток (станут эритроцитами) и тромбоцитов и открытых капилляров. Белая пульпа довольно рассеяна (образует мелкие кластеры в паренхиме, ее трудно определить, в отличие от высших позвоночных), состоит преимущественно из лимфоидных клеток, обычно окруженных кровеносными сосудами, центров пигментных клеток меланомакрофагов (рис. 61) и эллипсоидов. Селезёнка – важный **иммунный** орган рыб.

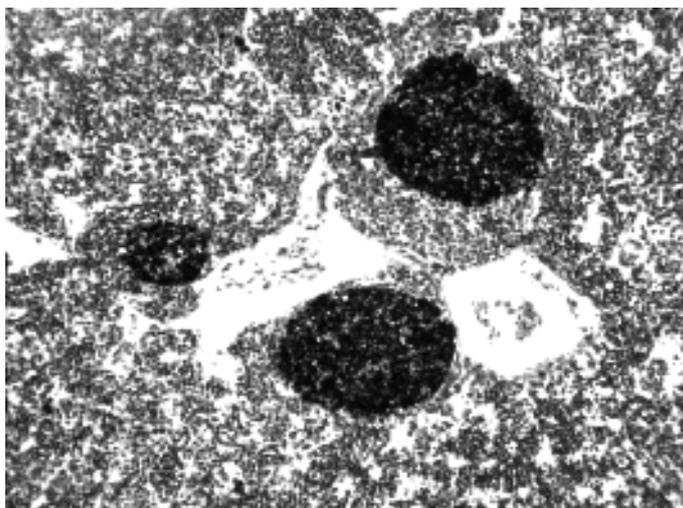


Рисунок 61. Центры меланомакрофагов (на фото – тёмные пятна в центре) в ткани селезёнке *Symphysodon aequifasciatus* (сем. Cichlidae) – характерные элементы иммунной системы рыб (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

*Меланомакрофаги* – тип иммунных клеток костистых рыб; преобладают в селезёнке, есть в почках и печени (**печень** – тоже важный орган, с которым связана работа **иммунной** системы рыб); содержат вакуоли с разными пигментами: меланина (тёмно-коричневого цвета), гемосидерина, цероида или липофусцина (их цвет варьирует от жёлто-розового до золотисто-бурого). Хронически стрессируемые или больные рыбы, более старые особи имеют большее количество и более крупных меланомакрофагов, их размер и число также увеличиваются с возрастом рыбы. *Эллипсоиды* образуются на концах селезёночных артериол; это – капсулы макрофагов и фиброцитов, поддерживаемые ретикулиновыми волокнами. Их функции – захват инородных тел, например, бактерий. Некоторые виды рыб не имеют эллипсоидов. У многих видов рыб неподвижные округлые клетки макрофаги могут наблюдаться в **выстилке миокарда предсердия** (рис. 62). Эти клетки составляют существенную часть фагоцитарной (**защитной**) системы рыб.

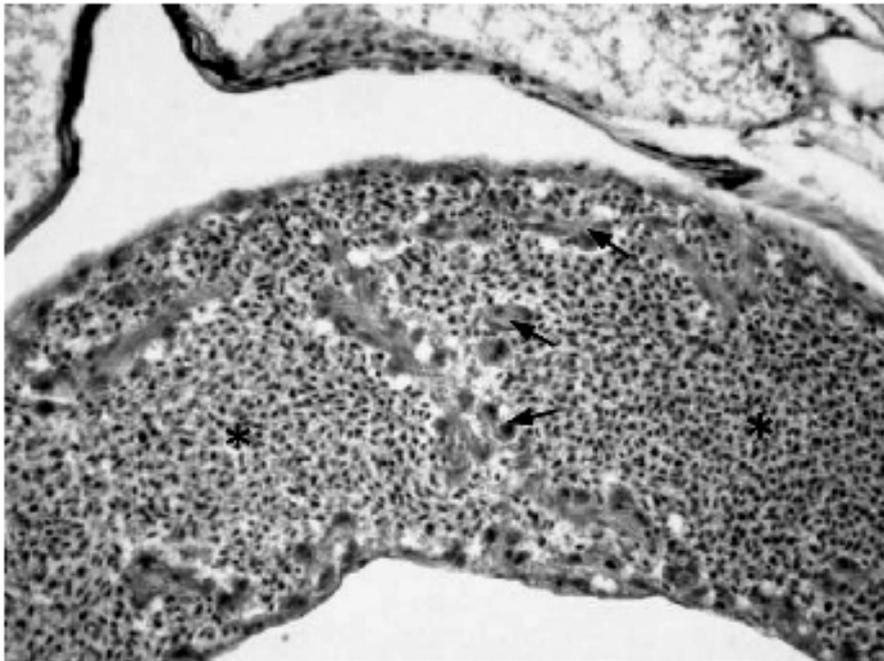


Рисунок 62. Макрофаги вдоль выстилки миокарда предсердия *Chromidotilapia guentheri* (стрелки), многочисленные эритроциты (\*), циркулирующие в предсердии (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

**Почки** обладают эритропоэтической функцией у большинства костистых рыб, у хрящевых ганоидов (осётр, веслонос) и костных ганоидов (панцирная щука, ильная рыба). В составе почек так называемая **головная (краниальная) почка** (рис. 63) – отдел с функциональной специализацией к гемопоэзу (кроветворению) и лимфопоэзу, содержит мало ткани с экскреторной функцией (нефроны). В ее ткани незрелые клетки крови лежат внутри стромы из волокон и эндотелиальных клеток, залегающих вдоль многочисленных открытых капилляров. Кровь из воротной вены почки поступает сюда для фильтрации отживших клеток крови и добавления новых. На всём протяжении кроветворной ткани есть центры меланомакрофагов (их количество и размеры увеличиваются при возникновении стрессовой ситуации в окружающей среде) – головная почка выполняет также **иммунные** функции.

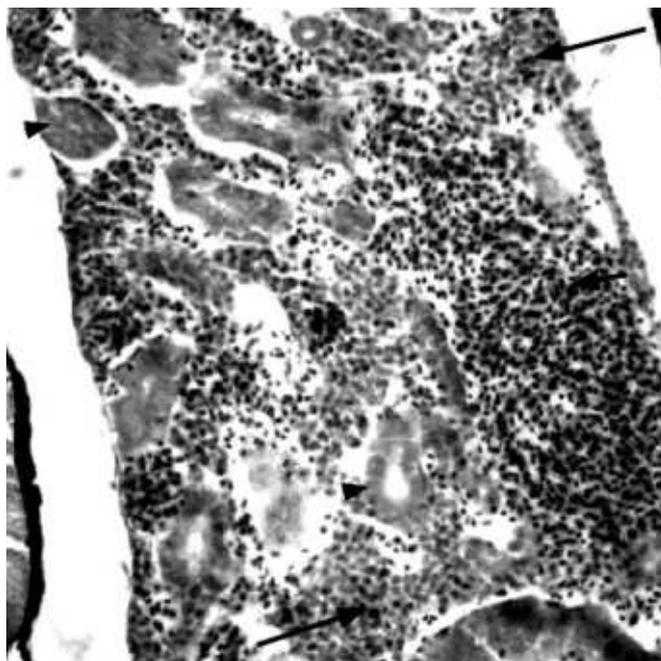


Рисунок 63. Головная почка *Poecilia reticulata*: области кроветворной (гематопозитической) ткани (длинные стрелки) и многочисленные кровеносные сосуды (короткая стрелка справа) с эритроцитами. Между ними – несколько канальцев нефрона (наконечники стрелок) (микрофотография)  
[Гентен с соавт., 2016]

**Тимус** – парный лимфоидный орган, в дорсальной области жаберной полости (рис. 64). Это – место дифференцировки тимоцитов (вид лимфоцитов, вовлечённых в клеточно-опосредованный иммунитет) до их миграции на периферию лимфоидных тканей. Тимус состоит из паренхимы, покрыт тонкой капсулой. У костистых рыб он только диффузно разделён на корковую и мозговую области. Во внешнем его слое клетки эпителиального типа образуют в паренхиме трехмерную сеть, которая поддерживает тимоциты, встречаются и макрофаги. Внутренняя часть железы называется *medulla*, содержит большое количество эпителиальных клеток. Это – важный **иммунный** орган рыб.

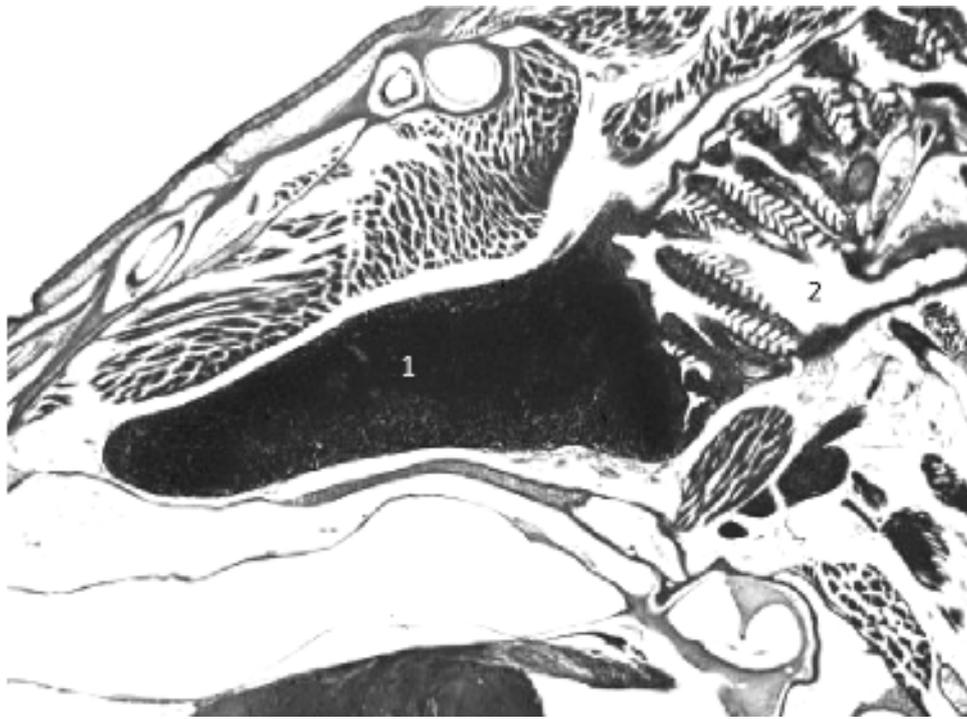


Рисунок 64. Тимус (вилочковая железа) данио (1) – большой, разделённый на две части орган на спинно-боковой поверхности жаберной полости (2); состоит из паренхимы с большим количеством клеток тимоцитов, лежащих в строме из клеток эпителиального типа, покрыт капсулой (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

У костистых рыб нет лимфатических узлов: селезёнка и почки – два главных **органа кровоочистения**, фагоцитарная система которых приспособлена для ликвидации из кровеносной системы отработавших клеток, дефектных клеток крови, частиц или макромолекулярных скоплений, чужеродных агентов. В целом, система фагоцитов – важных **иммунных** клеток, рассеяна по всему телу: это – *промоноциты* в кроветворных органах, *моноциты* крови и лимфы; *макрофаги* рыхлой соединительной ткани, свободные и фиксированные макрофаги селезёнки и почек, фиксированные макрофаги выстилки предсердия, в кроветворных тканях (меланомакрофаги – их пигменты, способные к генерации перекиси водорода, вполне обоснованно могут играть защитную роль), внутри или вокруг хронических очагов воспаления.

Концевые части **жаберных лепестков** у рыб имеют островки кроветворной ткани (рис. 65).

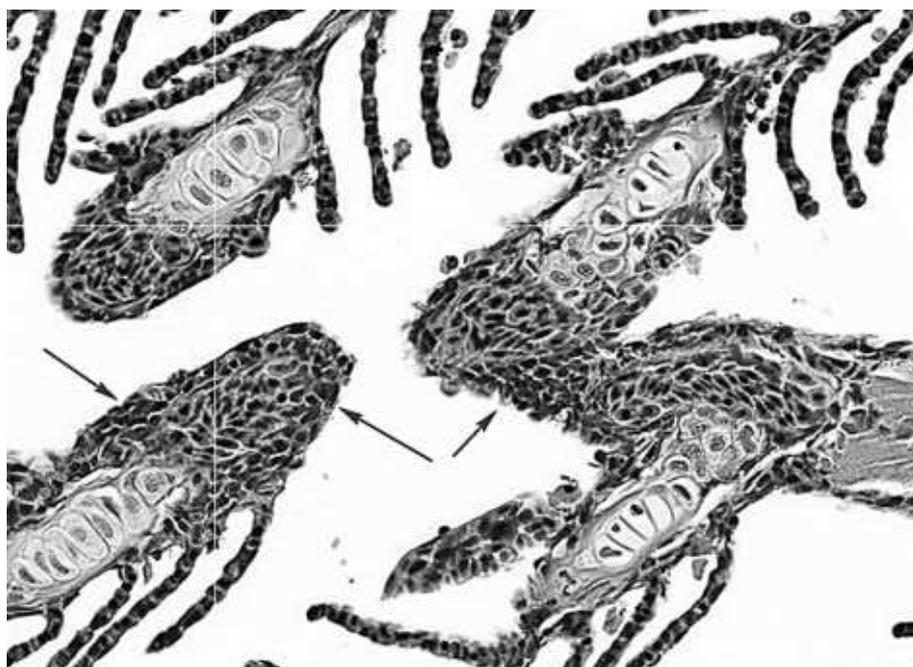


Рисунок 65. Очаги кроветворения в жаберных лепестках рыбы (показаны стрелками) (микрофотография) [Гентен с соавт., 2016]

*Эпигональный орган* хрящевых рыб (акул, скатов) – удлинённая, парная структура под почками, спереди обернута вокруг гонад (рис. 66); покрыт брюшиной (перитонеум); состоит из уникальной лимфомиелоидной ткани, паренхима которой включает множество лейкоцитов на разных стадиях развития, лежащих в сетях стромы, образованной соединительной тканью и в стенках кровеносных сосудов. Этот орган – место дифференцировки Т-лимфоцитов (тимоцитов), играет важную роль в **иммунной** системе, важен в регуляции размножения.

Основная функция *спирального клапана* кишечника хрящевых рыб – увеличение площади поверхности для переваривания и всасывания пищи, но, его складчатая слизистая оболочка может производить различные типы лейкоцитов, важных в **иммунной** системе рыб (рис. 67).

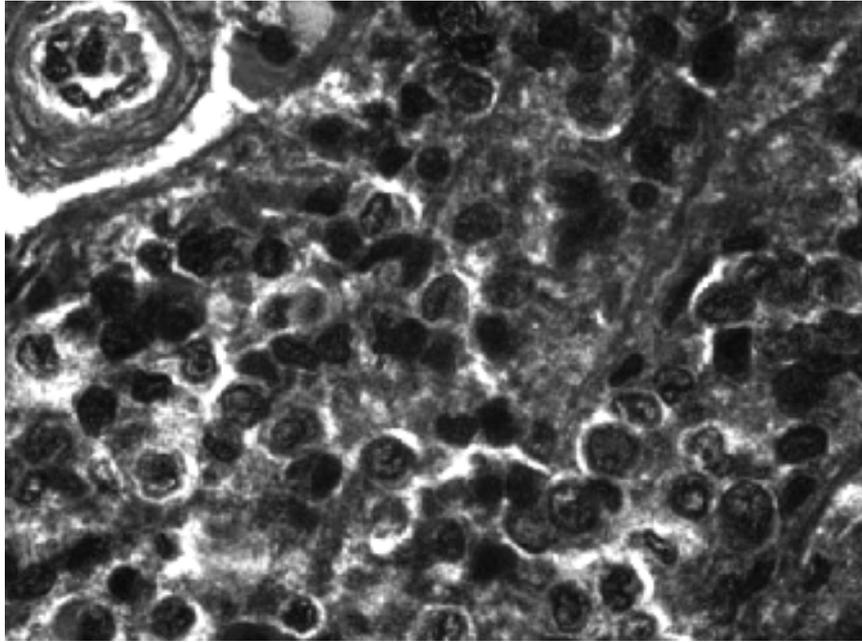


Рисунок 66. Эпигональный орган *Sciliorhinus canicula*: в паренхиме в сетях стромы, образованных соединительной тканью, множество лейкоцитов на различных стадиях развития; вверху слева – мелкая артерия (микрофотография; большое увеличение) [Гентен с соавт., 2016]

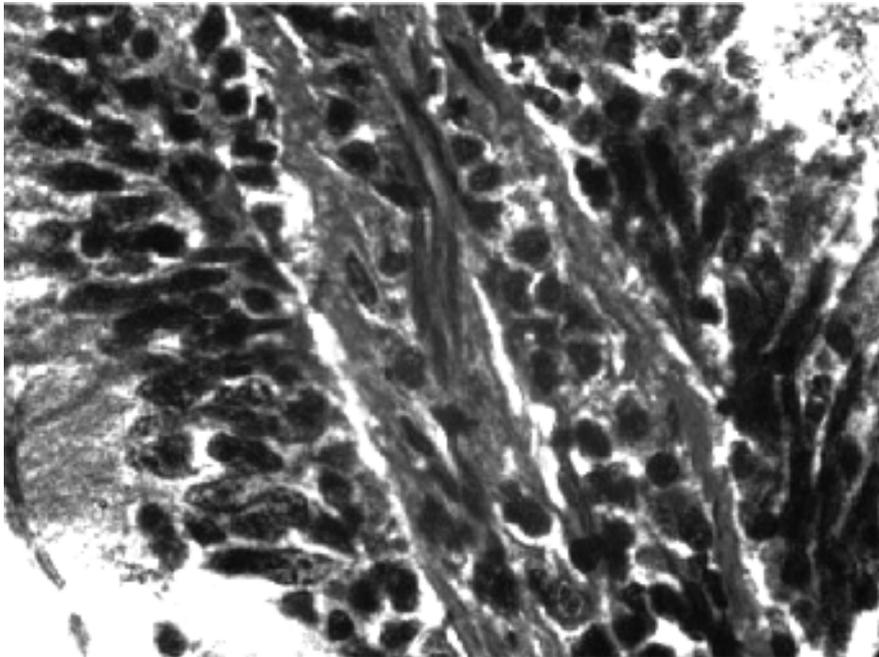


Рисунок 67. Спиральный клапан кишечника эласмобранхий: в коллагеновых волокнах соединительной ткани (тяжи по центру) – лейкоциты (в основном лимфоциты); по обеим сторонам от соединительной ткани – эпителий, выстилающий клапан (микрофотография; большое увеличение) [Гентен с соавт., 2016]

### **Вопросы для самопроверки**

1. Опишите состав крови, назовите клеточные компоненты крови рыб.
2. Опишите строение эритроцитов, их количество у рыб.
3. Опишите строение и функции агранулоцитов и гранулоцитов рыб.
4. Опишите строение и функции тромбоцитов рыб.
5. Назовите органы и ткани с кроветворной функцией у рыб.
6. Основные органы с эритропоэтической функцией у древних рыб (и некоторых примитивных костистых) и у костистых рыб молодых групп?
7. Опишите строение и функции селезёнки.
8. Опишите расположение, строение и функции тимуса.
9. Опишите строение почечной кроветворной системы рыб, её функции.
10. Назовите важные иммунные органы у рыб, опишите состав их фагоцитарной системы.
11. Назовите главные органы кровоочистения у костистых рыб.
12. Охарактеризуйте меланомакрофаги и эллипсоиды, их функции, локализацию.
13. Опишите строение и функции эпигонального органа.
14. Как выражены кроветворные функции спирального клапана хрящевых рыб?

### **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 10. Сердечно-сосудистая система**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функционирования сердечно-сосудистой системы рыб.

#### **Задание по работе:**

1. Изучить общие схемы строения кровеносной системы хрящевых и костистых рыб, кровотока в артериальной и венозной частях системы;
2. Изучить строение оболочек стенки кровеносных сосудов рыб (артерий и вен разного диаметра), зарисовать по микрофотографиям их анатомические особенности;
3. Изучить анатомию и гистологическое строение сердца рыб разных таксонов;
4. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

#### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе цифровые микрофотографии строения оболочек стенки кровеносных сосудов рыб (артерий и вен разного диаметра), сердца рыб разных таксонов, схемы строения кровеносной системы, сердца рыб разных таксонов, оболочек стенки кровеносного сосуда; ноутбук, проектор, монитор.

## Методические указания по выполнению работы

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают схемы строения кровеносной системы хрящевых и костистых рыб (рис. 68), обращают внимание на отличия в этих системах у рыб разных групп, в том числе, у двоякодышащих рыб, на присутствие воротных систем в некоторых органах. Изучают кровоток в артериальной и венозной частях системы;

2. На материалах компьютерной презентации изучают схему строения трех оболочек стенки кровеносного сосуда (черно-белый вариант – на рис. 69): внутренней (интимы), средней (медии) и внешней (адвентиции), на эластические мембраны между ними;

3. Изучая цифровые микрофотографии строения стенки артерий рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 70), отмечают различия в строении трех ее оболочек. В интиме находят эндотелий и соединительную ткань; в медии – слои лейомиоцитов и соединительную ткань; в соединительной ткани адвентиции – коллагеновые и эластические волокна;

4. Обращают внимание на особенности строения стенки эластических артерий рыб, например, брюшной аорты (черно-белый вариант фото – на рис. 71): много эластических волокон;

5. Пользуясь цифровыми микрофотографиями строения стенки вен рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 72), обращают внимание – за счет чего ее толщина отлична от таковой у артерий; отмечают присутствие на внутренней стенке вен клапанов, рассматривают и определяют их строение (черно-белый вариант фото – на рис. 73);

6. На цифровых микрофотографиях строения стенки капилляров (артериол и венул), в том числе на примере капилляров «чудесной сети» плавательного пузыря (черно-белый вариант иллюстраций – на рис. 74), а также на цифровых микрофотографиях строения стенки лимфатических сосудов (черно-белый вариант иллюстраций – на рис. 72) отмечают различия в их строении;

7. На схеме строения сердца акулы и костистой рыбы (рис. 75) и на цифровой микрофотографии строения сердца костистой рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 76) обучающиеся находят одинаковые для рыб обеих групп отделы сердца (венозный синус, предсердие, желудочек) и отличающиеся отделы (у акул – артериальный конус, у костистой рыбы – луковица аорты), обсуждают другие особенности строения сердца рыб этих групп, рассматривают перикард и перикардальную полость, гистологическое строение стенки луковицы аорты;

8. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: микрофотографии строения оболочки стенки кровеносных сосудов разного типа

(рис. 69-72), строения венозного клапана (рис. 73), схемы строения сердца акулы и костистой рыбы (рис. 75), микрофотографии строения сердца костистой рыбы (рис. 76).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Кровеносная система рыб замкнутая, включает у костистых рыб один круг кровообращения с пропульсаторным органом – сердцем. Кровеносная система транспортирует кровь от сердца через жабры и ткани тела; в теле венозный и артериальный кровотоки разделены, в сердце кровь венозная. Кровь от сердца движется по артериям, а к сердцу – по венам. Сердце рыб представляет собой последовательную серию из камер, разделенных клапанами, позволяющими при сокращении сердца крови двигаться только в одном направлении (от венозного синуса через предсердие и желудочек к артериальному конусу). Сердце рыб небольшого размера с малой частотой сердечных сокращений (в среднем 18-30 ударов в минуту), кровяное давление у рыб вследствие их водной среды обитания и горизонтального образа жизни низкое.

**Кровоток** в сосудах артериальной части кровеносной системы **костистых рыб** (рис. 68): из желудочка сердца кровь по большой брюшной аорте поступает в жабры, в которых происходит газообмен – кровь обогащается кислородом и освобождается от углекислого газа, становится артериальной. Далее артериальная кровь по выносящим жаберным артериям поступает в корни спинной аорты, которые впереди продолжают в сонные артерии, доставляющие кровь в головную часть тела. Корни аорты сливаются в спинную аорту, по ней кровь течёт к грудным плавникам (по подключичным артериям), ко всем внутренним органам и системам (например, к кишечнику – кишечная аорта; к почкам – почечная), к брюшным плавникам (по подвздошным артериям), к хвостовому отделу – по хвостовой артерии. В органах сосуды переходят в мелкие артериальные капилляры – артериолы. Кровь обеспечивает обмен веществ, в том числе обогащает органы и ткани кислородом, насыщается углекислым газом. Кровоток в сосудах венозной части кровеносной системы рыб: от венозных капилляров (венул) органов кровь поступает в вены, а они гонят кровь по направлению к сердцу: от хвостовой вены кровь по воротной вене почек течёт к почкам, а оттуда собирается в 2 задние кардинальные вены, далее – в венозный синус. В него же венозная кровь собирается от различных внутренних органов: от кишечника – по воротной вене печени – в печень – по печёночной вене – в венозный синус. От передней части тела – по 2 передним кардинальным венам, забирая кровь от 2 подключичных вен – в кювьеровы протоки – в венозный синус.

В *почках* и *печени* так называемые воротные вены образуют *воротные системы*: кровь в них проходит по капиллярам не между артерией и веной, а между двумя венами. По приносящим, или воротным, венам кровь притекает к

органу, в котором эти вены разветвляются на капилляры, собирающиеся в выносящие вены. Воротная система печени обеспечивает отложение питательных веществ (гликогена и др.) и обезвреживание ядовитых продуктов обмена, образующихся при пищеварении. Воротные системы почек обеспечивают протекание через их капиллярный фильтр венозной крови от главных органов движения животного (у рыб от хвоста), при этом разнообразные продукты обмена задерживаются в почках.

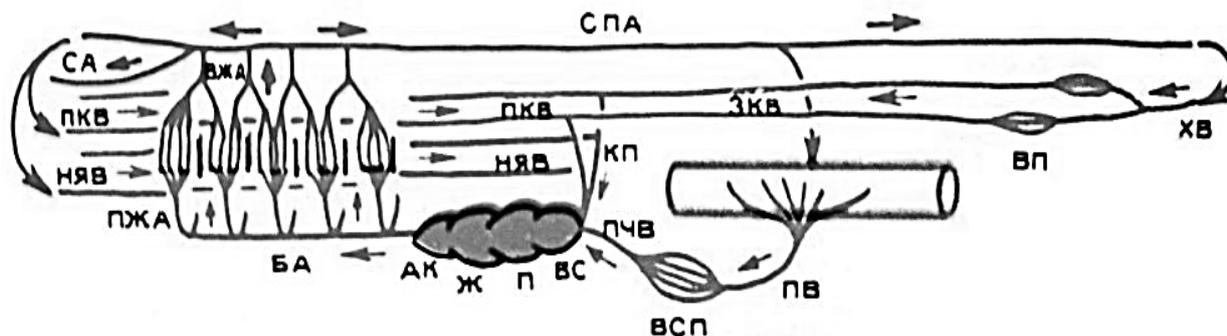


Рисунок 68. Кровеносная система костистых рыб: БА – брюшная аорта; СА – сонные артерии; КР – корни аорты; СПА – спинная аорта; ХВ – хвостовая вена; ПКВ, ЗКВ – передняя и задняя кардинальные вены; ПВ – подкишечная вена; ВСП – воротная система; ПЧВ – печеночная вена; ВС – венозный синус; Ж – желудочек; ПР – предсердие; ЛК – луковица аорты; ПЖА – поджаберные артерии; ВЖА – выносящие жаберные артерии; НЯВ – нижняя яремная вена; ПКА – подключичная артерия; АК – артериальный конус; ВП – воротная система почек [Дружинин, 1969-1978]

У **двоякодышащих рыб** два круга кровообращения, предсердие разделено перегородкой на две камеры, а желудочек тоже частично разделен. Их жабры подверглись дегенерации, но появился второй – «легочный круг кровообращения»: менее насыщенная кислородом кровь из правой половины сердца течет через задние жаберные дуги, попадает в спинную аорту и по легочной артерии идет в дыхательный мешок («легкое»), там дополнительно обогащается кислородом и по легочной вене возвращается в сердце, в левое предсердие. Правое предсердие получает кровь из главного круга кровообращения. Частичное разделение желудочка не позволяет двум потокам крови сильно перемешиваться, так что оксигенированная кровь направляется главным образом в две первые жаберные дуги и голова относительно хорошо снабжается кислородом. Двоякодышащие рыбы сделали первый шаг к полному разделению легочного круга циркуляции крови и круга циркуляции через остальные части тела.

**Стенка артерий рыб** состоит из трех основных оболочек (рис. 69, 70): внутренняя (*интима*) из эндотелия (однослойного эпителия; его клетки с уплощенными ядрами) и соединительной ткани; эластическая мембрана отделяет интиму от следующей оболочки – меди (состоит из гладких мышц (из одного-двух слоёв клеток лейомиоцитов) и соединительной ткани); вторая эластическая мембрана отделяет медию от следующей наружной сосуда оболочки – адвентиции (состоит из рыхлой соединительной ткани, включающей продольные коллагеновые и эластические волокна, поддерживаемые опорной тканью).

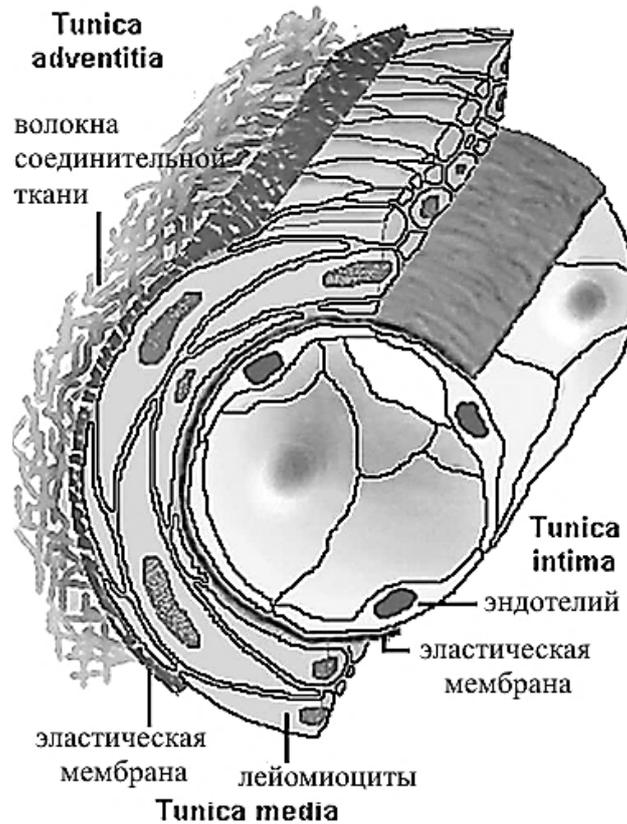


Рисунок 69. Оболочки стенки кровеносного сосуда [Slomianka, 2000]

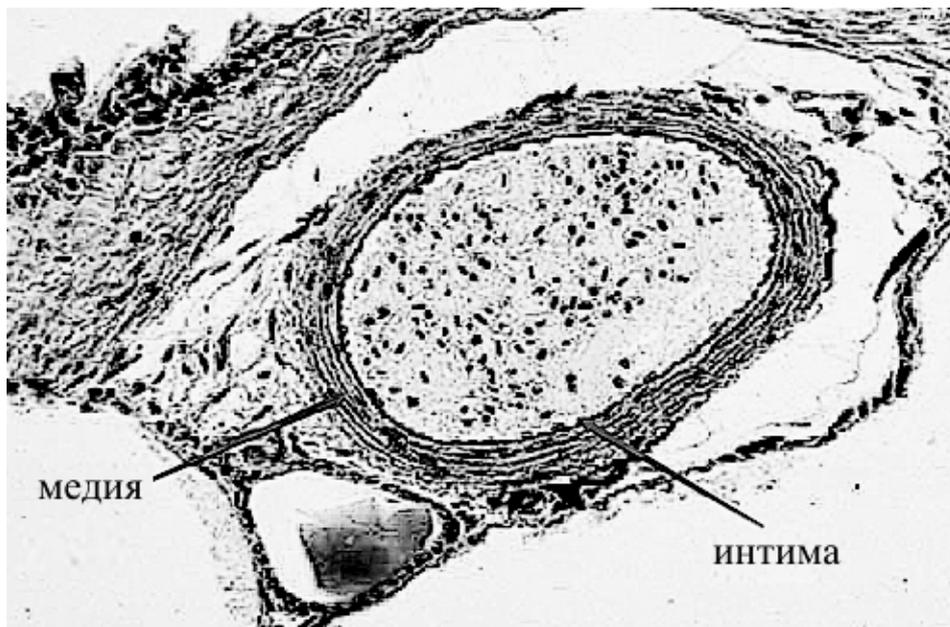


Рисунок 70. Строение стенки артерии рыбы (поперечный срез)  
[Гентен с соавт., 2016]

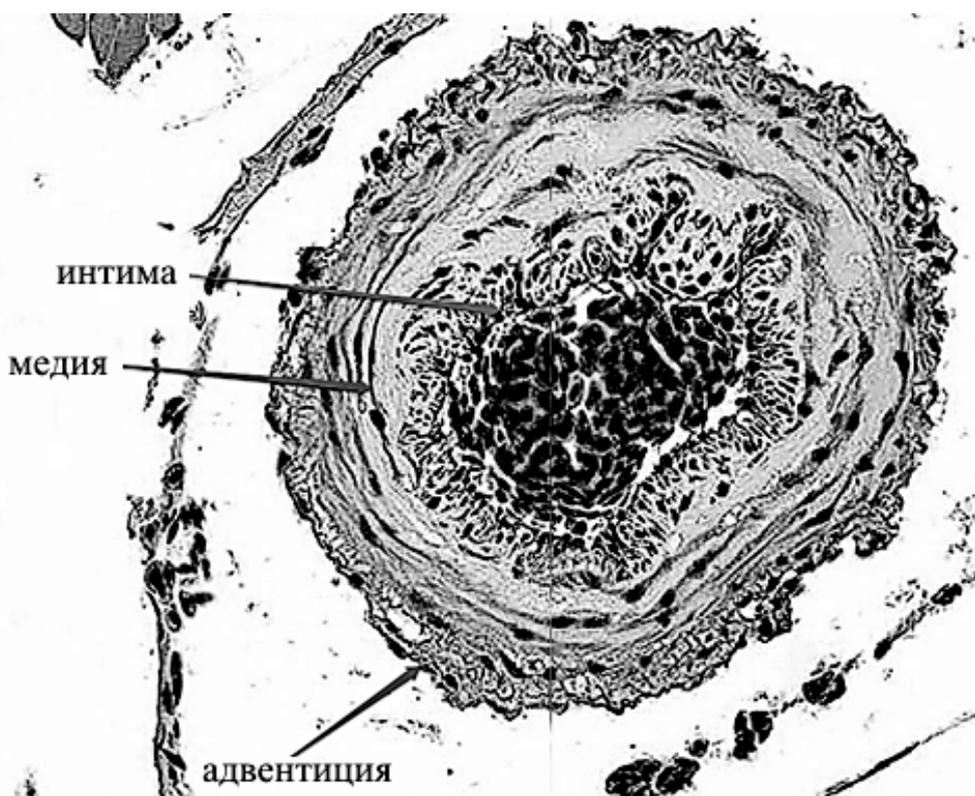


Рисунок 71. Оболочки стенки сосуда: брюшная аорта (поперечный срез)  
[Гентен с соавт., 2016]

**Стенка вен рыб** тоньше таковой артерий (рис. 72); изнутри стенки несут клапаны, состоящие из двух выступов их интимы (содержат эластические волокна, покрытые эндотелием) (рис. 73). Гладкие мышцы меди вен развиты слабо. Адвентиция – самый широкий слой стенки вен содержит продольные коллагеновые волокна; вокруг адвентиции располагается опорная соединительная ткань.

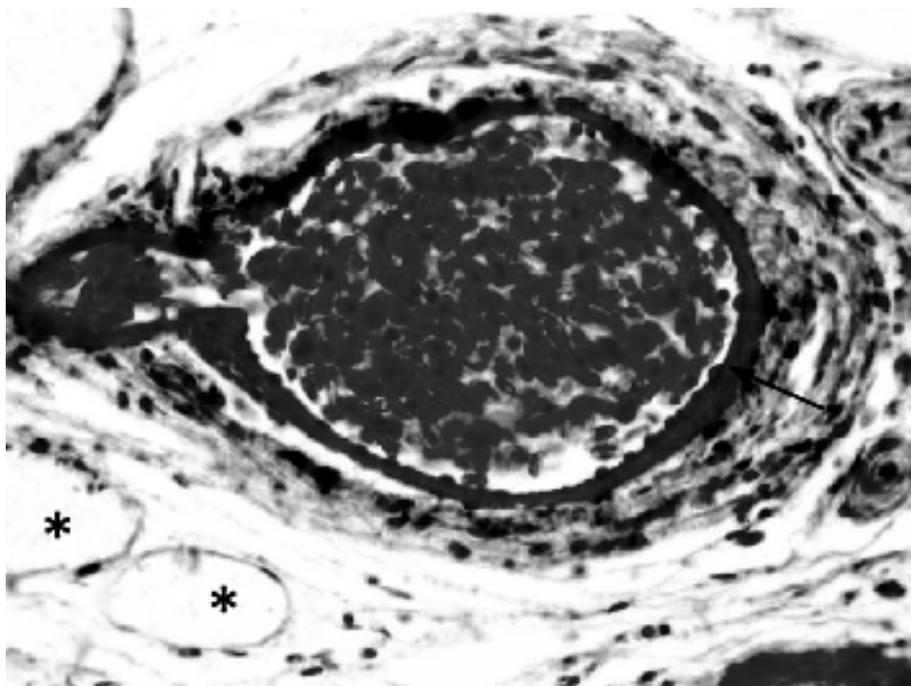


Рисунок 72. Строение большой вены (справа) и венулы (слева) у *Cyprinus carpio* (в месте их слияния; поперечный срез): *медиа* вены (стрелка) – из одного-двух слоёв лейомиоцитов; адвентиция вены непрерывна с окружающей коллагеновой опорной тканью; видны два лимфатических сосуда (\*): строение их стенок схоже с таковой у вен, но ещё тоньше; в вене видны эритроциты [Гентен с соавт., 2016]

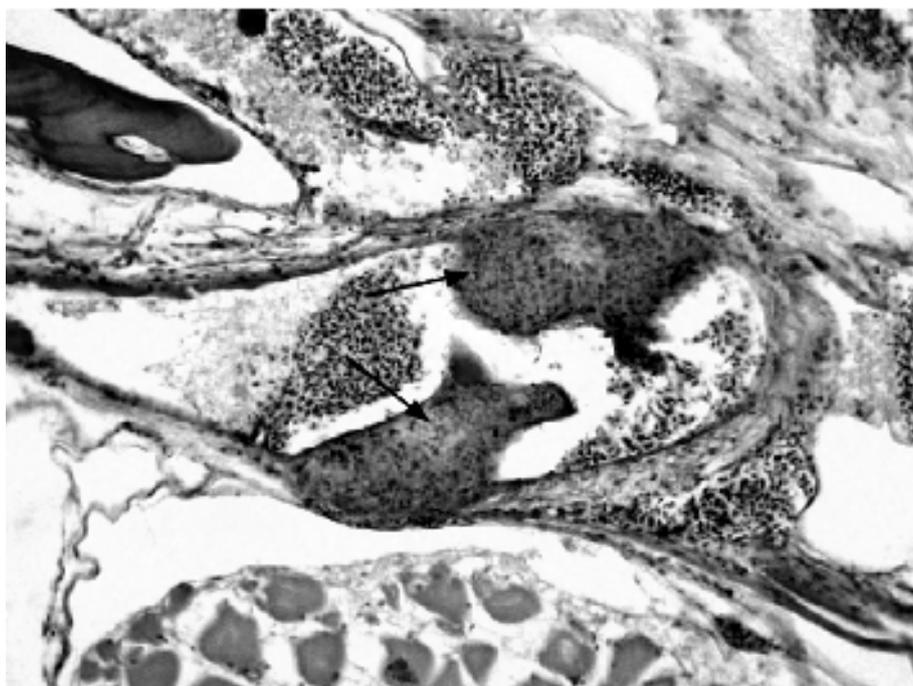


Рисунок 73. Венозный клапан на венозной стенке у *Astatotilapia burtoni* (поперечный срез): два выступа клапана (стрелки) содержат ткань из эластических волокон, покрытую эндотелием [Гентен с соавт., 2016]

Строение **стенки лимфатических сосудов** рыб схоже с таковой у вен, но их стенка тоньше (рис. 72): интима состоит из эндотелия и соединительной ткани; медиа включает очень слабо развитые мышечные волокна из лейомиоцитов; адвентиция тоньше, чем в венах, состоит из элементов соединительной ткани.

Артериальные **капилляры** называются артериолы, венозные капилляры – венулы. Венулы состоят из одного слоя плоских клеток эндотелия, окруженных базальной мембраной (рис. 72). У артериол стенка толще: интима из уплощенных клеток эндотелия, медиа толще таковой у венул, состоит из одного-двух слоёв лейомиоцитов. В целом, капилляры рыб очень проницаемы.

У костистых рыб циркуляторная система плавательного пузыря имеет противоточную схему расположения артериол и венул, называемой «**чудесной сетью**» (рис. 74), которая снабжает пузырь газом.



Рисунок 74. Капилляры «чудесной сети» плавательного пузыря *Anguilla anguilla*: противоточная схема расположения артериальных и венозных капилляров снабжает пузырь газом (*стрелки* указывают на эритроциты с центрально расположенными ядрами) [Гентен с соавт., 2016]

**Сердце рыб** расположено под жаберной полостью, представляет собой совокупность последовательно соединенных камер: венозного синуса, предсердия, желудочка, очень эластичной луковицы аорты (у костистых рыб) или сократимого артериального конуса (у эластобранхий, костных ганоидов) (рис. 75, 76).

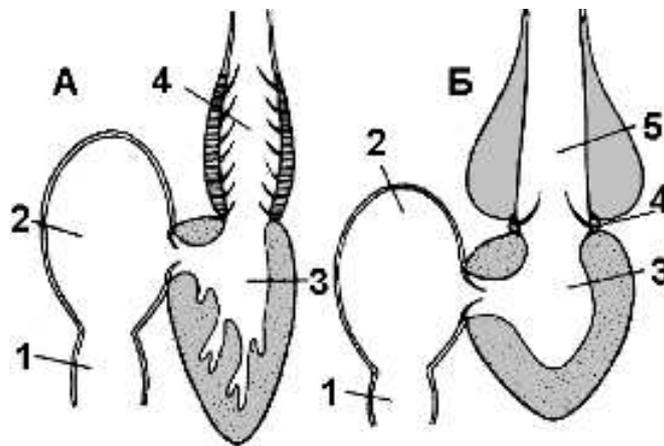


Рисунок 75. Отделы сердца акулы (А) и костистой рыбы (Б): 1 – венозный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочек; 4 – артериальный конус с клапанами (у акулы); рудимент конуса с клапанами (у костистой рыбы); 5 – луковица аорты (у костистой рыбы) [Пименов, Гончаров, 2006]



Рисунок 76. Сердце костистой рыбы *Poecilia reticulata*: четыре камеры (по порядку): 1 – венозный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочек; 4 – луковичка аорты; 5 – перикард; 6 – перикардиальная (околосердечная) полость [Гентен с соавт., 2016]

**Стенка сердца рыб** состоит из трех слоёв тканей: эпикарда, миокарда, эндокарда. *Эпикард* (наружный слой) содержит один слой плоских эпителиальных клеток эндотелия (мезотелия), лежащий на тонком слое соединительной ткани; соединяется с выстилкой перикардиальной (околосердечной) полости; его клетки могут обладать высокой фагоцитарной активностью (описано для атлантической трески, камбалы). *Миокард* (средний слой сердца): наиболее тонк в венозном синусе; сократимость обеспечивается работой кардиомиоцитов; у костистых может регенерировать. *Эндокард* (внутренний слой сердца) – тонкая соединительнотканная оболочка, выстилающая полости камер сердца и образующая предсердно-желудочковые и желудочково-сосудистые клапаны.

Сердце заключено в *перикард* из волокнистой соединительной ткани; перикардиальная полость вокруг сердца заполнена жидкостью (ультрафильтратом из плазмы крови) (рис. 76).

*Венозный синус* достаточно тонкостенный, состоит из соединительной ткани с коллагеновыми волокнами, его объём приблизительно равен объёму предсердия; клапаны, расположенные в отверстиях между венозным синусом и

предсердием защищают от реверсивного тока крови; в стенке венозного синуса происходят первичные импульсы сокращения сердца.

*Предсердие* тонкостенное, но толще, чем венозный синус; его эпикард содержит один слой плоских эпителиальных клеток (мезотелия), лежащих на тонком слое волокнистой соединительной ткани; миокард рыхлый, губчатый (из бóльшего количества удлинённых кардиомиоцитов, формирующих мышечный слой более толстый слой, особенно там, где гребневидные мышцы расходятся от свода предсердия звездообразной сетью; включает много полостей с кровью, отделенных мышечными тяжами). Между предсердием и желудочком расположены атриовентрикулярные клапаны, регулирующие направление кровотока в сердце.

*Желудочек* имеет самую толстую стенку (толщина варьирует, в зависимости от пола и возраста рыбы) с развитым миокардом из двух толстых слоёв мышечных клеток кардиомиоцитов: наружного и внутреннего губчатого слоя с кровеносными лакунами. При сокращении стенок желудочка кровь через два клапана проходит дальше.

У костистых рыб она попадает в грушевидную *луковицу аорты* (рудимента артериального конуса) (рис. 77) – утолщенное начало брюшной аорты, которая далее несёт венозную кровь к жабрам. В стенке луковицы аорты содержится волокнисто-эластичная ткань (из эластических волокон, без кардиомиоцитов), действующая как «амортизатор толчка», когда кровь нагнетается желудочком. Перед луковицей аорты расположены два, оставшиеся от артериального конуса, вентрикуло-бульбарных клапана.

У эластобранхий кровь из желудочка попадает в *артериальный конус*, имеющий толстую сократимую стенку, где в соединительной ткани есть множество кардиомиоцитов; конус на своих внутренних стенках имеет 2-7 пар клапанов; надо сказать, что присутствие мышечного слоя – примитивный признак данного отдела сердца.

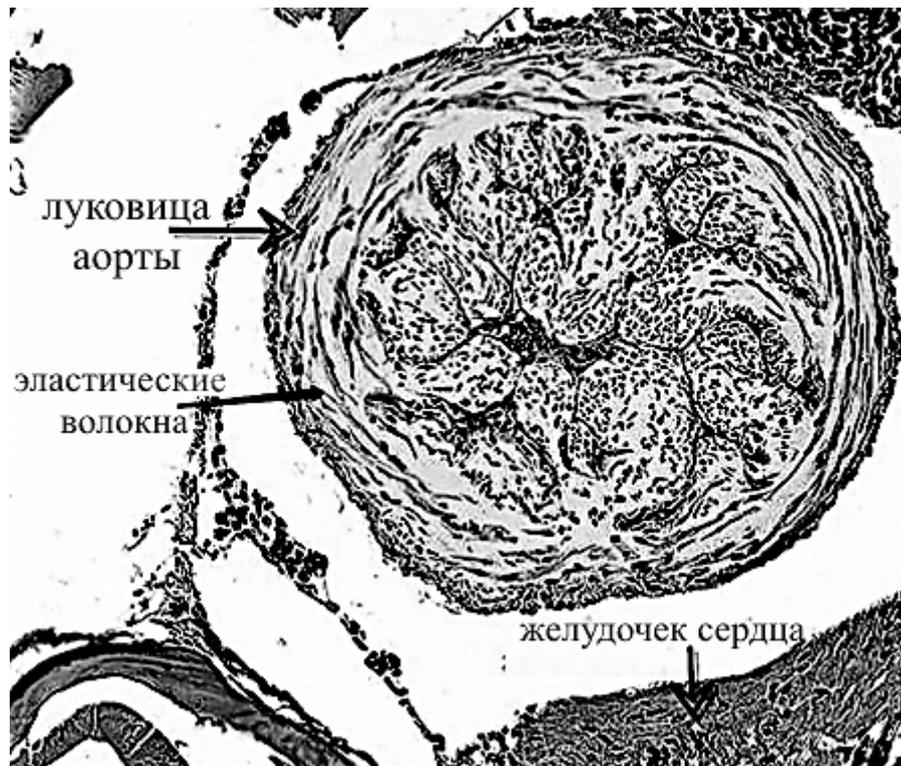


Рисунок 77. Строение луковицы аорты рыб (поперечный срез);  
снизу видна стенка желудочка сердца [Гентен с соавт., 2016]

### Вопросы для самопроверки

1. Дайте общую характеристику кровеносной системы рыб. Опишите ее особенности у эмбрионов рыб.
2. Опишите артериальную часть кровеносной системы рыб (последовательность кровотока в сосудах).
3. Опишите венозную часть кровеносной системы рыб (последовательность кровотока в сосудах).
4. Опишите строение стенки артерий.
5. Опишите особенности строения артерий у рыб на примере эластических артерий.
6. Опишите особенности строения вен у рыб.
7. Опишите особенности строения стенки лимфатических сосудов у рыб?
8. Название артериальных и венозных капилляров? Особенности их строения?
9. Что такое «чудесная сеть» у рыб? Её строение, функции?
10. Опишите строение камер сердца рыб. Его особенности у хрящевых и костистых?
11. Опишите строение стенки сердца рыб. Что такое перикард?

12. Опишите строение венозного синуса, предсердия и желудочка сердца у рыб.

13. Опишите строение луковицы аорты и рудимента артериального конуса у костистых рыб.

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 11. Отделы пищеварительной системы, железы**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функционирования пищеварительной системы рыб, желез, связанных с пищеварительным трактом у рыб.

### **Задание по работе:**

1. Изучить общий план строения пищеварительной системы рыб, строение ее отделов, пищеварительные железы;

2. Изучить разновидности эпителия, выстилающего разные отделы пищеварительной системы рыб;

3. Изучить гистологическое строение стенки разных отделов пищеварительного тракта (пищевода, желудка, кишечника), особенности их функционирования;

4. Изучить гистологическое строение пищеварительных желез у рыб разных групп, особенности их функционирования;

5. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения пищеварительной системы рыб, ее отделов, цифровые микрофотографии строения эпителия разных отделов пищеварительного тракта, стенки пищевода, желудка, кишечника, пищеварительных желез у рыб разных групп; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. Используя цифровую микрофотографию среза через эпителий ротовой полости карпа (черно-белый вариант фото – на рис. 78), изучают строение слизистой оболочки рыб, находят в верхних ее слоях, среди полигональных клеток эпителия, срезы через вкусовые почки (почки округлой формы, их клетки темно окрашенные), многочисленные неокрашенные слизистые клетки, ниже отмечают клетки соединительной ткани, составляющие подслизистую оболочку, также на фото можно увидеть темно окрашенную волокнистую базальную мембрану;

2. Пользуясь цифровой микрофотографией продольного среза зуба цихлидовой рыбки-попугая (черно-белый вариант фото – на рис. 80), отмечают,

что этот подвижный зуб конической формы фиксирован связками на челюстной кости; рассматривают слои стенки зуба (эмали, дентина), находят в центре зуба полость пульпы с соединительной тканью, включающей кровеносные сосуды; подвижные зубы рыб при их питании отгибаются внутрь, пропуская добычу в рот, не давая ей вырваться;

3. На цифровой микрофотографии поперечного среза через стенку пищевода рыбы асдатотилипии бертона (черно-белый вариант фото – на рис. 81) находят в центре, полость пищевода, выстланную слизистой оболочкой, имеющей сверху так называемую пластинку слизистой оболочки из многослойного эпителия с множеством бокаловидных слизистых клеток (на фото не окрашены), ниже в слизистой различимы коллагеновые волокна, еще ниже находят мышечную пластинку слизистой оболочки из тонких пучков лейомиоцитов; глубже определяют и рассматривают подслизистую оболочку стенки пищевода с множественными коллагеновыми волокнами; далее, на периферии фото различают срезы через кольцевой и продольный мускульные слои из переплетённых поперечнополосатых мышечных волокон, формирующих широкую собственно мышечную оболочку;

4. Используя цифровую микрофотографию поперечного среза через стенку желудка речного окуня (черно-белый вариант фото – на рис. 82), рассматривают строение слизистой желудка, где в ее верхней пластинке слизистой различают клетки однослойного слизистого эпителия, чуть ниже находят срезы через трубчатые железы желудка, выстланные секреторными клетками (секрет желез изливается в желудочные ямки); ниже желез различимы срезы через лейомиоциты мышечной пластинки слизистой оболочки желудка; на периферии фото заметны коллагеновые волокна подслизистой оболочки;

5. На цифровой микрофотографии поперечного среза через стенку кишечника рыбы атерины (черно-белый вариант фото – на рис. 83) изучают строение ворсинок кишечника (находят эпителий с энтероцитами и бокаловидными слизистыми клетками, соединительную ткань с кровеносными и лимфатическими сосудами), отмечают расположение и разбираются со строением мышечной оболочки стенки кишечника, находят покрывающую ее серозную оболочку;

6. Пользуясь цифровой микрофотографией среза через печень рыбки данио (черно-белый вариант фото – на рис. 84), рассматривают в ее паренхиме множественные гепатоциты, находят срезы через кровеносные сосуды и капилляры;

7. Изучая цифровую микрофотографию среза через пищеварительную железу гепатопанкреас карпа (черно-белый вариант фото – на рис. 85), отмечают, что по строению он похож на печень, паренхима которой включает участки экзокринной панкреатической ткани (поджелудочной железы), отмечают

присутствие в ткани органа кровеносных сосудов, в данном случае, срез прошел через печёночную вену, в ней видны эритроциты;

8. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: эпителия ротовой полости рыб (рис. 78), строение зуба (рис. 80), стенки пищевода (рис. 81), желудка (рис. 82), кишечника (рис. 83), печени (рис. 84) и гепатопанкреаса рыб (рис. 85).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

*Пищеварительная система* рыб представляет собой длинную трубку с мышечной стенкой. Рот ведет ротовую полость, далее располагаются глотка, пищевод, желудок (может отсутствовать), кишечник, который наружу открывается анусом. *Ротовая полость, глотка* покрыты многослойным плоским эпителием, с большим количеством слизистых и сенсорных клеток (формируют вкусовые почки) (рис. 78).

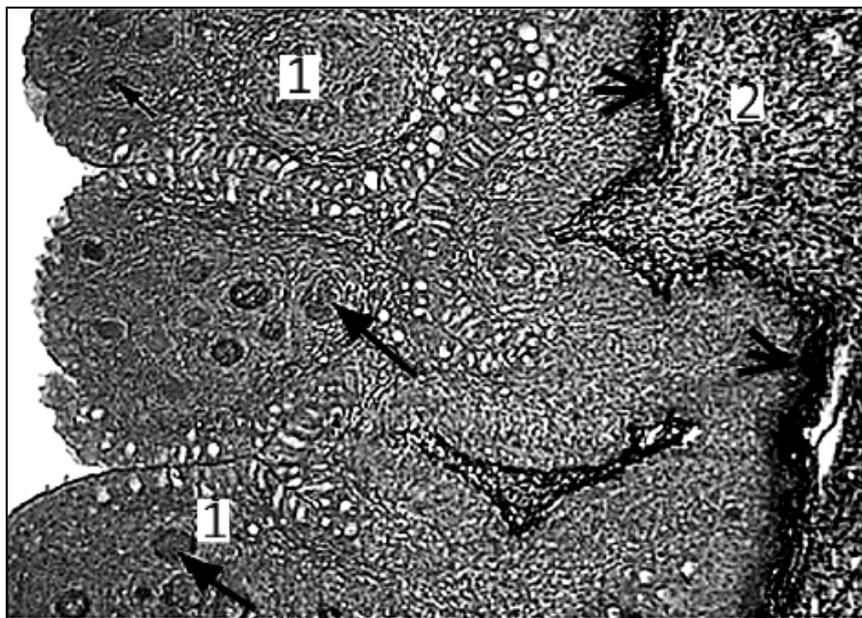


Рисунок 78. Эпителий ротовой полости *Cyprinus carpio* (срез):

1 – слизистая оболочка из слоёв полигональных клеток эпителия со вкусовыми почками (*стрелки*) и слизистыми клетками (*не окрашены*); базальная мембрана (*наконечники стрелок, справа*); 2 – подслизистая оболочка; мышечная оболочка эпителия не видна [Гентен с соавт., 2016]

*Язык* развит слабо, специальных мышц не содержит, состоит из соединительной ткани, покрытой эпителием, включающим многие одноклеточные железы, движения его обуславливаются движением висцерального аппарата, причем язык – скорее орган осязания. У хрящевых рыб язык содержит хрящ. У безжелудочных рыб (например, у карповых) сверху

сзади в глотке есть специальное образование – *жерновок* (ороговевший многослойный глоточный эпителий) (рис. 79) и пища у них размельчается между четырьмя парами глоточных зубов на задних глоточных костях и жерновком.

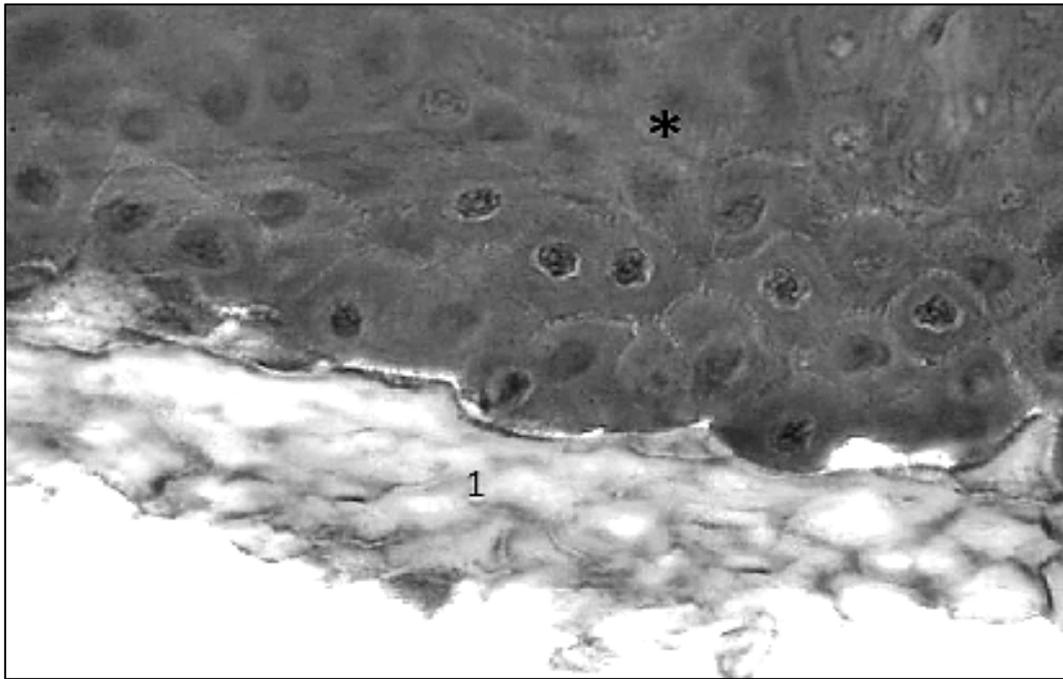


Рисунок 79. «Роговая подушка» (жерновок) глоточного эпителия данио:  
\* – многослойный глоточный эпителий; 1 – клетки рогового жерновка  
[Гентен с соавт., 2016]

У рыб выделяют *зубы* гомодонтные (схожего строения) и гетеродонтные (различного строения). По расположению различают зубы трех типов: челюстные зубы (расположены на предчелюстной и челюстной костях); ротовые зубы (на сошнике, нёбной и верхней крыловидной костях; на языке); глоточные зубы (из разных структур, имеются, например, у растительноядных, моллюскоядных рыб). Форма зубов зависят от типа питания рыб, они могут быть остроконечные; сферические, кривые, иметь форму клыка или коренного зуба. Зубы могут быть подвижные (тогда они фиксируются связками на костных элементах) (рис. 80) и неподвижные. Зубы могут отсутствовать (например, у осетровых, морских коньков, морских игл). Зубы состоят из покровной эмали, слоя дентина, полости пульпы (рис. 80).

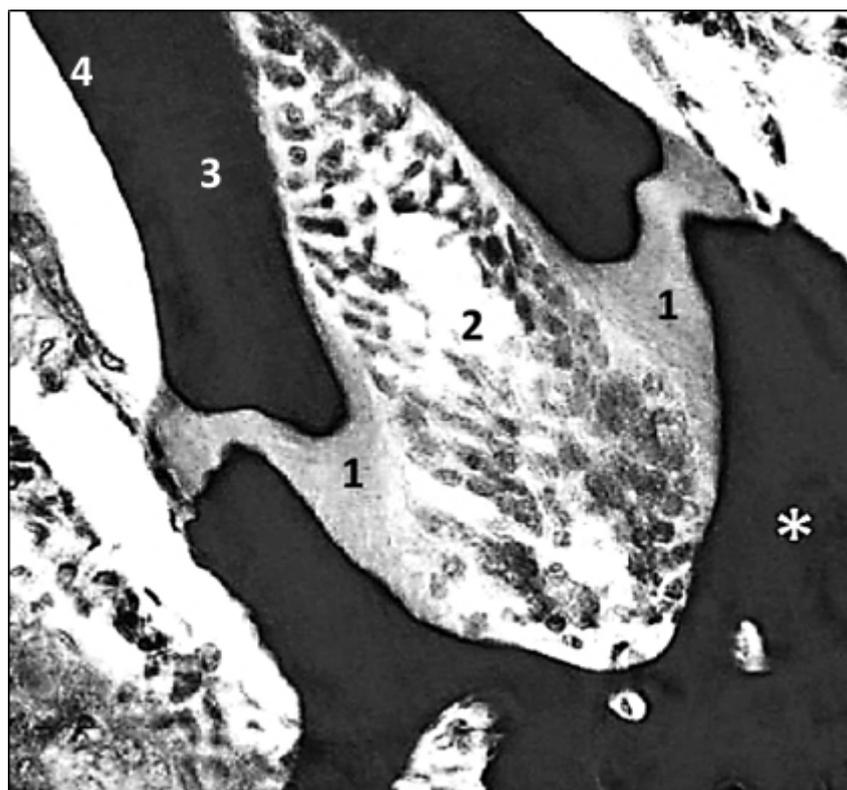


Рисунок 80. Строение подвижного зуба *Pelvicachromis pulcher*: 1 – связка, фиксирующая зуб на кости (\*); 2 – полость пульпы зуба; 3 – дентин; 4 – эмаль [Гентен с соавт., 2016]

В целом, *стенка желудочно-кишечного тракта* костистых рыб включает четыре слоя: 1. слизистую оболочку (mucosa), состоящую из собственно пластинки слизистой (из эпителия, соединительной ткани, многих слизистых клеток, иногда – вкусовых почек), и мышечной пластинки слизистой (внешнего мышечного слоя); 2. подслизистую оболочку (submucosa) – слой рыхлой клеточной соединительной ткани с кровеносными сосудами, лимфатической тканью и нервными сплетениями, без желез; 3. мышечную оболочку (разделена на внутренний кольцевой и наружный продольный слои из поперечнополосатых мышечных волокон – рабдомиоцитов); 4. Серозную оболочку (серозу) из соединительной ткани, окружённой плоским перитонеальным эпителием.

Особенности строения *стенки пищевода* рыб (рис. 81): 1. Слизистая оболочка собирается в продольные складки (собственно пластинка слизистой состоит из многослойного кубического эпителия (может быть ресничным), содержащего одноклеточные слизистые железы, иногда – вкусовые почки и хлоридные клетки; мышечная пластинка слизистой включает тонкие пучки продольных гладких мышечных клеток (лейомиоцитов); 2. Подслизистая оболочка содержит коллагеновые и эластические волокна, лимфоидную ткань; 3. Толстостенная мышечная оболочка состоит из переплетённых поперечнополосатых мышечных волокон (рабдомиоцитов), формирующих

кольцевой и продольный слои; 4. Сероза содержит заметные нервные волокна. Кроме того, в слоях стенки пищевода есть секреторные клетки, которые выделяют полисахариды для смазки эпителия, обладающее еще противовирусной и противобактериальной активностью.

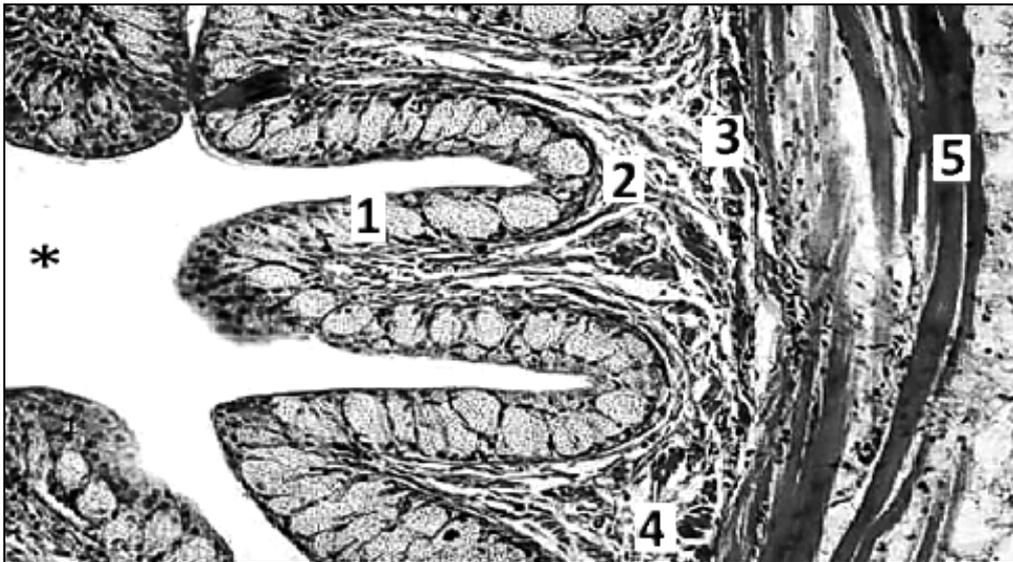


Рисунок 81. Стенка пищевода *Astatotilapia burtoni* (поперечный срез):  
 \* – полость пищевода; 1 – защитный многослойный эпителий слизистой оболочки (2) с бокаловидными слизистыми клетками (не окрашены) и коллагеновыми волокнами; 3 – подслизистая оболочка с коллагеновыми волокнами; 4 – пучки мышц мышечной пластинки слизистой оболочки; 5 – срезы через рабдомициты собственно мышечной оболочки [Гентен с соавт., 2016]

Варианты строения желудка у костистых рыб: желудок может отсутствовать (например, у карповых, бычковых, губановых, рыб-попугаев); может иметь вид трубки, схожей с пищеводом; может быть хорошо развитым, разделенным на кардиальную и пилорическую часть, между которыми может быть слепой мешок. В стенке желудка костистых рыб (рис. 82) собственно пластинка слизистой оболочки состоит из однослойного эпителия (составлен часто цилиндрическими клетками), образующего много складок (крипт) с желудочными железами, секретирующими защитную слизь; строма (соединительная ткань) слизистой оболочки желудка содержит много лимфоцитов, эозинофилы; мышечный слой слизистой оболочки включает продольно лежащие гладкомышечные клетки. Подслизистая оболочка стенки желудка содержит нервы, артерии, вены, лимфоциты и крупные эозинофилы. Мышечная оболочка его стенки состоит из кольцевого и продольного слоев гладких мышц; иногда включает еще диагональный слой. Желудочные железы

называют фундальными; они разветвлённые трубчатые, состоят часто из одного типа клеток, синтезируют пепсин и соляную кислоту, которые выводятся через их протоки в полость желудка, обеспечивая вместе с активными мускульными сокращениями пищеварение.

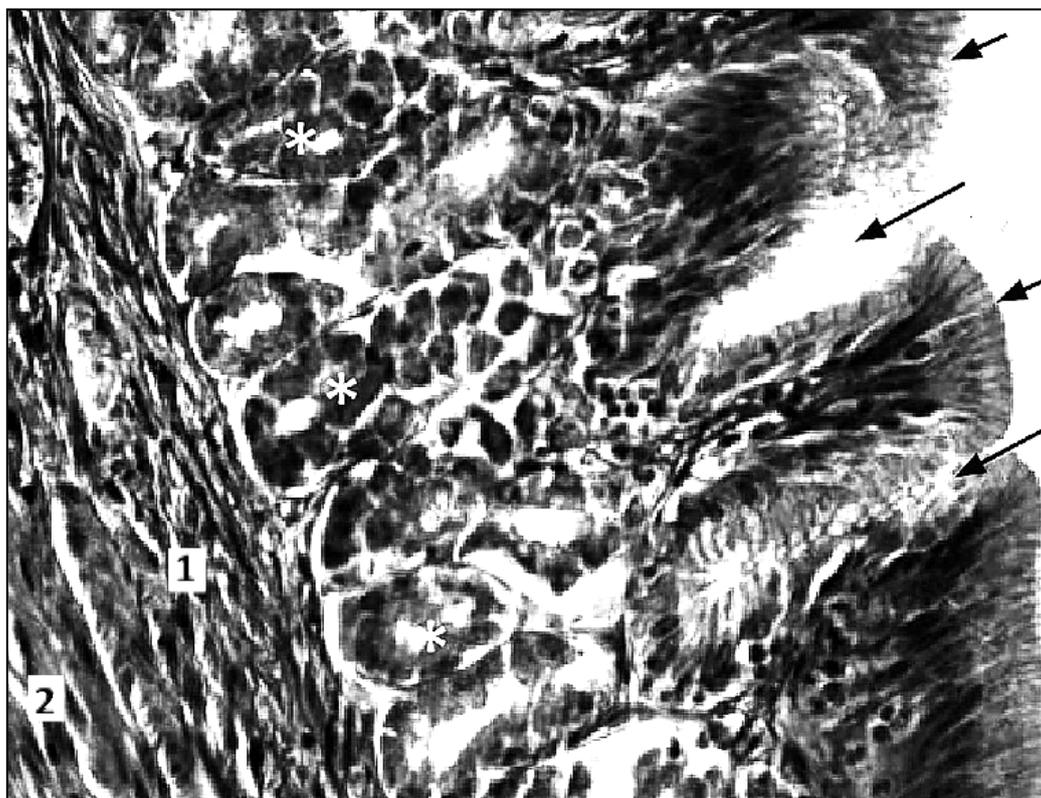


Рисунок 82. Стенка желудка *Perca fluviatilis* (поперечный срез): однослойный слизистый эпителий (*короткие стрелки*); в желудочные ямки (*длинные стрелки*) изливается секрет трубчатых желез (\*) (выстланы секреторными клетками); 1 – мышечная пластинка слизистой; 2 – коллаген подслизистой оболочки [Гентен с соавт., 2016]

*Кишечный* эпителий у одних рыб имеет гладкую поверхность, у других он с продольными складками. Изнутри кишечник покрыт ворсинками (выростами слизистой оболочки пальцевидной или другой формы) (рис. 83). Ворсинки покрыты однослойным цилиндрическим эпителием (собственно пластинка слизистой оболочки), включающим клетки энтероциты, покрытые микроворсинками, увеличивающими их всасывательную поверхность, бокаловидные клетки, секретирующие слизь и пищеварительные ферменты, и соединительной ткани с кровеносными и лимфатическими капиллярами; мышечная пластинка слизистой оболочки состоит из тонкого слоя продольных лейомиоцитов, у рыб она развита, принимает участие в перистальтике; подслизистая оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани, может иметь

много эозинофилов и лимфоидную ткань (содержат антимикробные пептиды, значимые во врождённом иммунитете рыб и в реакции воспаления); мышечная оболочка включает внутренний кольцевой и наружный продольный слой из рабдомиоцитов; серозная оболочка состоит из соединительной ткани.

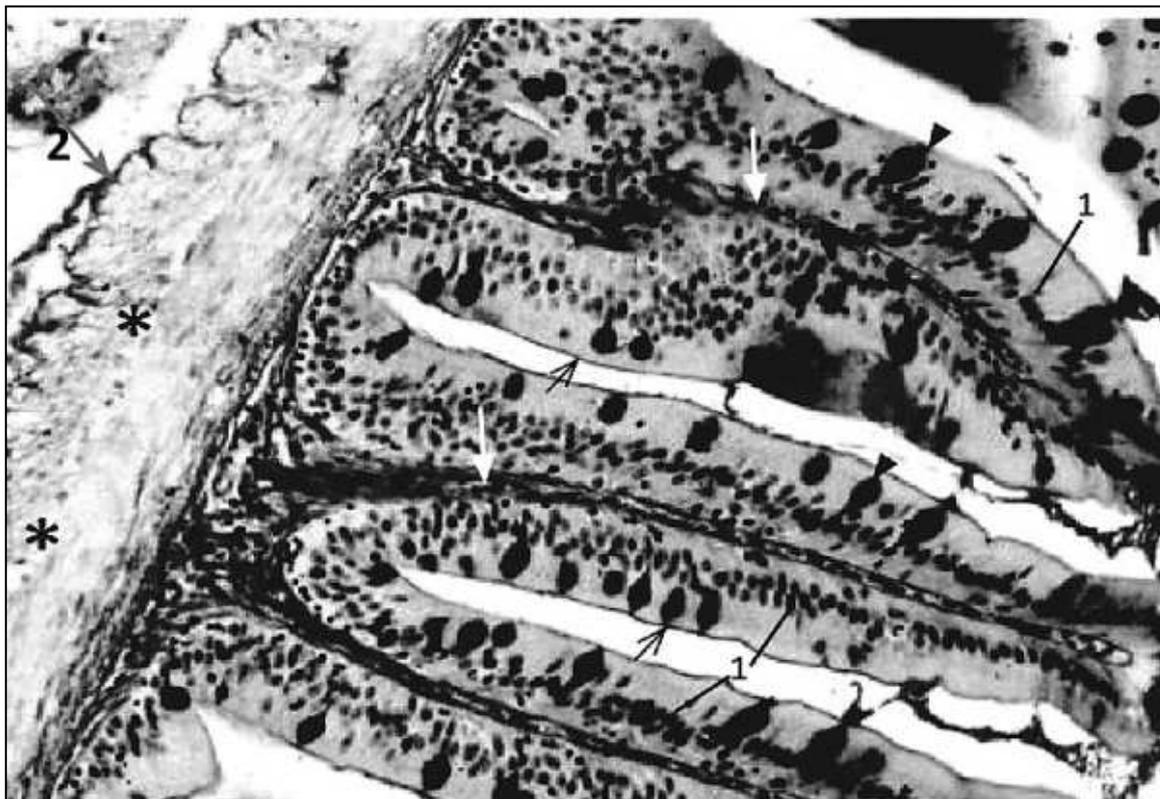


Рисунок 83. Стенка кишечника *Atherina boyeri* (поперечный срез):  
 1 – энтероциты с щёточной каёмкой (*тонкие стрелки*) в составе однослойного призматического эпителия ворсинок слизистой оболочки; бокаловидные слизистые клетки (*наконечники стрелок*); соединительная ткань с кровеносными и лимфатическими сосудами внутри ворсинок (*белые стрелки*); мышечная оболочка из кольцевых и продольных мышц (*слева*), разделенных кишечными нервами (\*); 2 (*со стрелкой*) – серозная оболочка  
 [Гентен с соавт., 2016]

У многих рыб в начало кишечника открываются слепо оканчивающиеся выросты кишечника – *пилорические придатки* (мешковидные или трубчатые, бывают разветвленные, с поверхностью из многослойного эпителия), служащие для увеличения его пищеварительной поверхности и нейтрализации пищи при переходе её из кислой среды желудка в щелочную среду кишечника.

У элазмобранхий, осетровых и двоякодышащих рыб в кишечнике присутствует так называемый *спиральный клапан* – складка его слизистой и подслизистой оболочек, располагается вдоль кишечника спирально, служит для

увеличения площади всасывания и способствует эффективному проталкиванию пищу по спирали.

Конец кишечника переходит в *прямую кишку* (иногда расширенную в ректум), впадающую в клоаку (у низших рыб) или открывающуюся анусом (у высших рыб).

У рыб разных групп в кишечник открываются различные *железы*. Железы Либеркюна – трубчатые углубления эпителия слизистой оболочки кишечника, например, у трескообразных, секретируют пищеварительные ферменты. У элазобранхий в ректум открывается ректальная железа (удаляет избыток солей).

*Печень* – важный орган рыб, участвующий в пищеварении. Печень покрыта тонкой капсулой из волокнистой соединительной ткани. Ее паренхима состоит из гепатоцитов (крупных клеток, с центрально расположенным ядром с заметным ядрышком, вырабатывающих желчь, содержащих включения гликогена), многих кровеносных капилляров (выстланы эндотелиальными клетками, пористые) (рис. 84). У лососёвых рыб в печени описаны фагоциты. Между гепатоцитами отходят желчные каналы, выстланные одним слоем кубических клеток эпителия. Канальцы соединяются мостиками, образуя более крупные протоки (их выстилка может содержать волокна соединительной ткани и тонкий мышечный слой), открывающиеся в желчный пузырь. Структура печени зависит от пола, возраста, доступной пищи (особенно в отношении содержания гликогена и жира), или температуры.

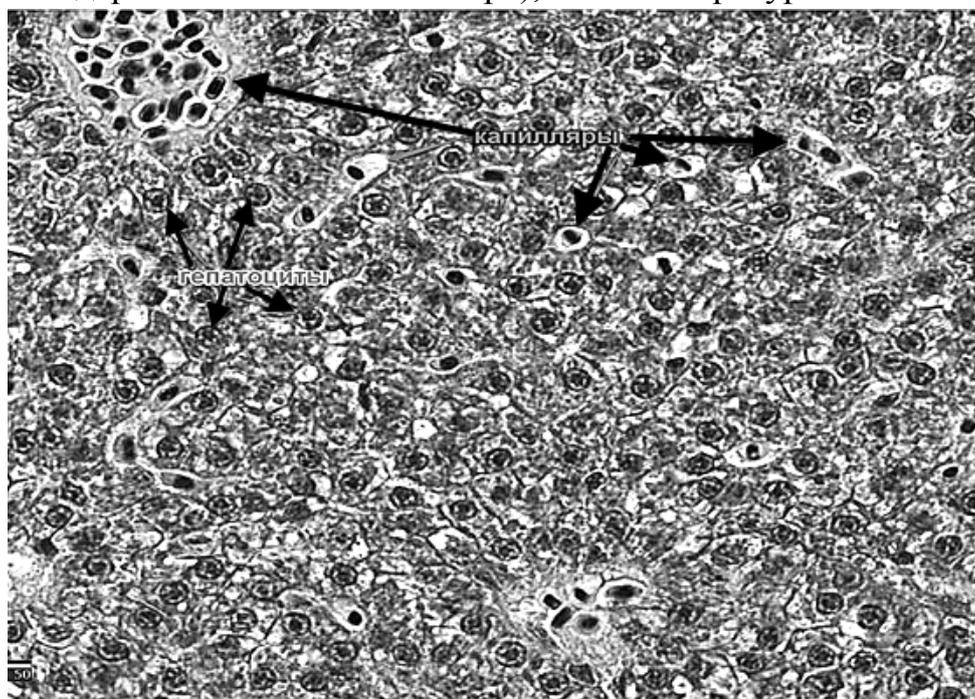


Рисунок 84. Печень данио (срез): паренхима печени из клеток гепатоцитов; видны кровеносные сосуды и капилляры (*стрелки*)

[Гентен с соавт., 2016]

Печень активно участвует в переваривании жиров: вырабатывает желчные кислоты, которые в кишечнике эмульгируют жиры, тем самым облегчая их обработку ферментами липазами, выделяемыми в кишечник поджелудочной железой. Печень участвует в синтезе ряда питательных веществ, протеинов плазмы (альбуминов, фибриногена), белков комплемента (система иммунитета), участвует в детоксикации, в поддержании метаболического гомеостаза (перерабатывает углеводы, белки, липиды и витамины). У акул печень запасает много жира, поддерживающего нейтральную плавучесть, его объем может достигать более 1000 л. Жир может занимать более 80 % брюшной полости акул и до 25 % веса их тела – например, у гигантской и китовой акул.

Протоки собирают желчь из печени в единый проток, идущий в *желчный пузырь*. Его стенка состоит из слизистой оболочки, где собственно пластинка слизистой включает однослойный цилиндрический эпителий, лежащий на слое соединительной ткани с волокнами и кровеносными сосудами. Функции желчного пузыря – концентрация и хранение желчи. Протоком он открывается в переднюю часть кишечника.

*Поджелудочная железа* рыб может быть устроена по-разному. Обычно она диффузно распределена в жире и брыжейке, связывающей кишечник, желудок, печень и желчный пузырь. Она может быть частью печени – тогда называется «гепатопанкреас»: содержит среди паренхимы из гепатоцитов «острова» из железистых экзокринных панкреатических клеток (рис. 85).

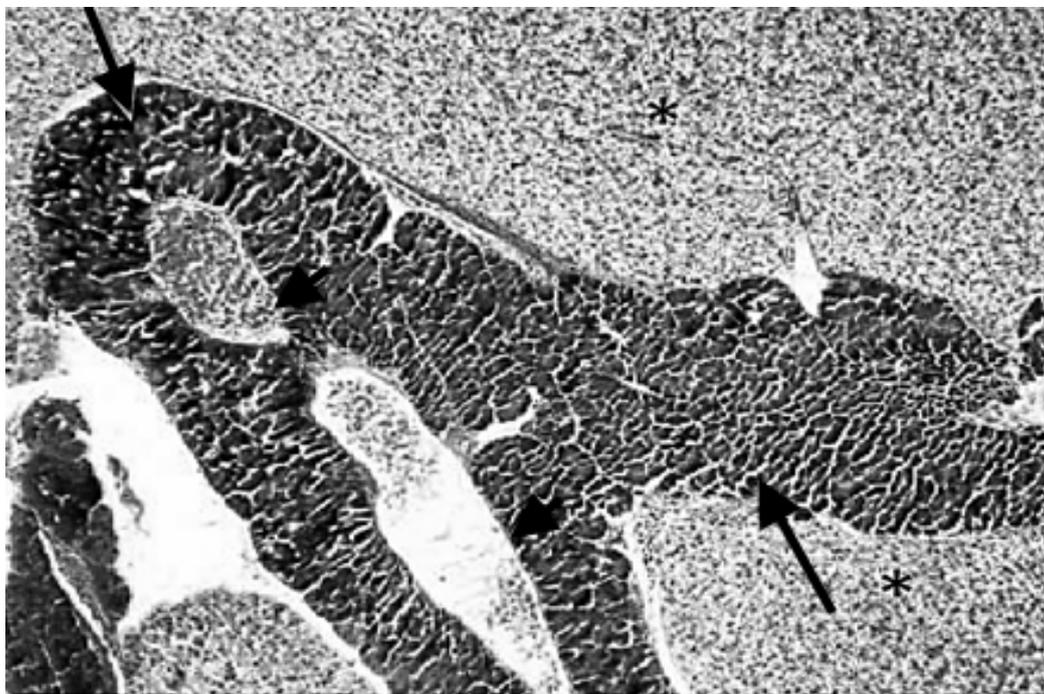


Рисунок 85. Гепатопанкреас *Cyprinus carpio*: паренхима печени с гепатоцитов (\*); островки экзокринной панкреатической ткани (*длинные стрелки*); срезы через приносящую печёночную вену с эритроцитами внутри (*короткие стрелки*) [Гентен с соавт., 2016]

У хрящевых рыб, например, поджелудочная железа – это отдельный орган, состоящий из двух долей из экзокринной и эндокринная ткани. Экзокринная ткань включает множество ацинусов (пузырьков со стенками из секреторных ацинарных клеток) и тонкую прослойку соединительной ткани. Ацинарные клетки отличаются развитыми ядрами и множеством больших ферментосодержащих гранул зимогена. Выделяемые клетками в просвет ацинусов ферменты, через панкреатические каналы, сливающиеся в главный поджелудочный проток (открывается в желчный проток или рядом с ним) доставляются в передний отдел кишечника. Канальцы и проток выстланы кубическим и цилиндрическим эпителием. Ферменты поджелудочной железы расщепляют белки, углеводы, жиры и некоторые другие соединения.

#### **Вопросы для самопроверки**

1. Перечислите органы пищеварительной системы.
2. Опишите строение ротовой полости, глотки и языка рыб.
3. В каких случаях появляется жерновок и как он работает?
4. Опишите виды, форму и строение зубов у рыб.
5. Опишите строение стенки желудочно-кишечного тракта костистых рыб.
6. Опишите строение стенки пищевода рыб.
7. Опишите варианты строения желудка у костистых рыб.
8. Опишите строение стенки желудка у костистых рыб.
9. Опишите железы желудка.
10. Опишите строение кишечного эпителия.
11. Опишите строение слизистой оболочки кишечника.
12. Опишите железы, которые могут открываться в кишечник у рыб разных групп.
13. Опишите пилорические придатки костистых рыб и спиральный клапан у элазмобранхий.
14. Опишите функции печени.
15. Опишите строение печени.
16. Опишите строение стенки желчного пузыря и функции желчи.
17. Опишите варианты строения поджелудочной железы, действие её ферментов.

### **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 12. Жабры, газовый пузырь. Система экскреции и осморегуляции**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функционирования дыхательной системы рыб, систем экскреции и осморегуляции, газового (воздушного) пузыря.

### **Задание по работе:**

1. Изучить строения жабр рыб разных групп (жаберной дуги с жаберными тычинками, клеточного состава первичных и вторичных жаберных лепестков);
2. Изучить особенности строения открытого и закрытого газового пузыря рыб, строение систем регуляции газонаполнения воздушного пузыря у рыб разных групп;
3. Изучить особенности гистологического строения и функционирования почек у рыб разных экологических групп;
4. Изучить строение и функционирование жабр с точки зрения их участия в процессах экскреции и осморегуляции, изучить строение ректальной железы и других органов рыб разных групп, участвующих в этих процессах;
5. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схем строения жабр рыб разных групп, особенностей строения открытого и закрытого газового пузыря, цифровые микрофотографии строения жабр рыб разных групп (жаберной дуги с жаберными тычинками, первичных и вторичных жаберных лепестков), иллюстраций связи газового пузыря и пищевода у открытопузырных рыб, строение эпителия газовой железы и ее капиллярной сети, строение нефронов почек рыб разных групп, строение хлоридных клеток рыб, ректальной железы эластобранхий; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают схемы строения жабр у хрящевых и костистых рыб, определяют положение брызгальца у хрящевых рыб, его функции у акул и скатов;
2. Изучая цифровую микрофотографию строения жаберы рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 86), рассматривают расположение и морфологию жаберных тычинок и жаберных лепестков;
3. Пользуясь цифровыми микрофотографиями среза через жаберные тычинки карпа, изучают строение их эпителия, опорной ткани, скелета (черно-белый вариант фото – на рис. 87);
4. По цифровым микрофотографиям жаберных лепестков рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 88-89) изучают анатомию первичных и вторичных лепестков, определяют, какие особенности строения вторичных лепестков определяют эффективность дыхания рыб. Обращают внимание на скелет первичных лепестков, на присутствие в эпителии первичных лепестков ионоцитов и слизистых клеток и их функции у рыб, а во вторичных лепестках –

лакуны с кровеносными капиллярами и сократимых клеток, разбираются с их функцией;

5. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают схемы строения газового пузыря у открытопузырных и закрытопузырных рыб, разбираются с функциями воздушного пузыря;

6. На цифровой микрофотографии поперечного среза через пищевод и газовый пузырь открытопузырной мормировой рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 90) рассматривают воздушный проток, их связывающий;

7. Изучают, в том числе по цифровым микрофотографиям (черно-белый вариант фото – на рис. 91-92), строение стенки плавательного пузыря, его капиллярных образований, отвечающих за секрецию и резорбцию газов;

8. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают схему строения почек рыб;

9. Пользуясь цифровой микрофотографией среза через ткань почки европейского угря (черно-белый вариант фото – на рис. 93), изучают строение их структурной единицы – нефрона: капилляров почечного тельца, внутреннего и наружного эпителия боуменовской капсулы, строение шейки, различия в строении разных отделов канальца нефрона;

10. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: строение жаберной дуги (рис. 86) и жаберных тычинок (рис. 87) костистой рыбы, строение первичных и вторичных жаберных лепестков на примере угря (рис. 89), строение капиллярной «чудесной сети», эпителия газовой железы у угря (рис. 91, 92), строение нефронов почек угря (рис. 93).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

У рыб ряд органов может участвовать в дыхании. *Жабры* – главная дыхательная поверхность. Дополнительно дыхательную функцию могут выполнять кожа, глоточные, ротовые выросты, кишечник, особенно – у видов, адаптированных к жизни вне воды.

У *эласмобранхий* чаще пять пар жаберных щелей (наружных жаберных отверстий) открываются наружу: у акул по бокам головы, у скатов – внизу головы. У плащеносных, многожаберных акул есть шесть-семь пар жаберных щелей. Первая пара жаберных отверстий у акул, скатов химер рудиментарны, образует *брызгальца*, открывающиеся наружу позади глаз. Брызгальце у скатов связано с жаберной полостью каналом, по которому вода омывает их жабры. У пелагических видов акул канал от брызгальца идет внутрь головы, его покровы обильно васкуляризированы, служат для дополнительного снабжения кислородом головного мозга и органов чувств. У ряда видов брызгальце может быть редуцировано или отсутствовать. Жаберные щели ведут в ротожаберную полость. Вода набирается через рот в глотку и выходит наружу через жаберные щели. Между щелями имеются мышечные межжаберные перегородки. Каждая

*жабра* имеет вид пластины, прикрепленной к хрящевой жаберной дуге. Газообмен происходит при прохождении воды по поверхности жаберных пластин. От каждой жаберной дуги внутрь глотки выступают жаберные тычинки, задерживающие пищевые частицы и отправляющие их в пищевод. Наружу от дуги отходят жаберные лучи, поддерживающие жаберную пластину. Число жаберных лучей может быть от 0 до более 50. В жабру заходит один приносящий венозную кровь кровеносный сосуд, выходят два выносящих сосуда с артериальной кровью. Жаберная пластина представляет собой складчатое образование с многочисленными жаберными лепестками, богато снабженное капиллярами, соединяющими приносящие сосуды с выносящими, и покрытое эпителием.

У **костистых** рыб четыре пары *жабр*, расположенных от дна до крыши ротоглоточной полости. Каждая жабра поддерживается хрящевым и / или костным скелетом – жаберной дугой, связанной с приводящими и отводящими поперечнополосатыми мышцами, облегчающими движение жабр.

По внутренней поверхности костных жаберных дуг расположен ряд или ряды жёстких *жаберных тычинок* (рис. 86); их костные элементы окружает рыхлая соединительная ткань, покрытая слизистым глоточным многослойным эпителием с вкусовыми почками (рис. 87). Функции тычинок: работают как фильтры (сортируют, объединяют частицы пищи); ориентируют крупные фрагменты пищи для их попадания в пищевод. Жаберная тычинка состоит из костной или хрящевой пластинки, поддерживающей соединительную ткань, покрытую глоточным многослойным эпителием. У рыб-планктофагов (например, анчоусы, сельди, ряд скумбриевых) тычинки длиннее, тоньше и теснее расположенные, их много (их может быть более 150 на дуге). У рыб, питающихся крупной пищей (например, карп) тычинки короче, толще и более редкие (их может быть около 20 на дуге).

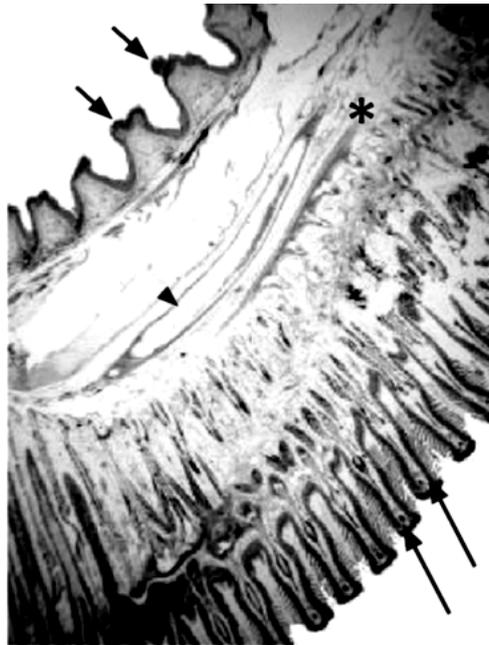


Рисунок 86. Жаберная дуга *Cyprinus carpio*: жаберная дуга (\*) на глоточной (внутренней) кромке несёт гребневидные жаберные тычинки (короткие стрелки); жаберные лепестки (длинные стрелки); срез через крупный кровеносный сосуд (наконечник стрелки) [Гентен с соавт., 2016]

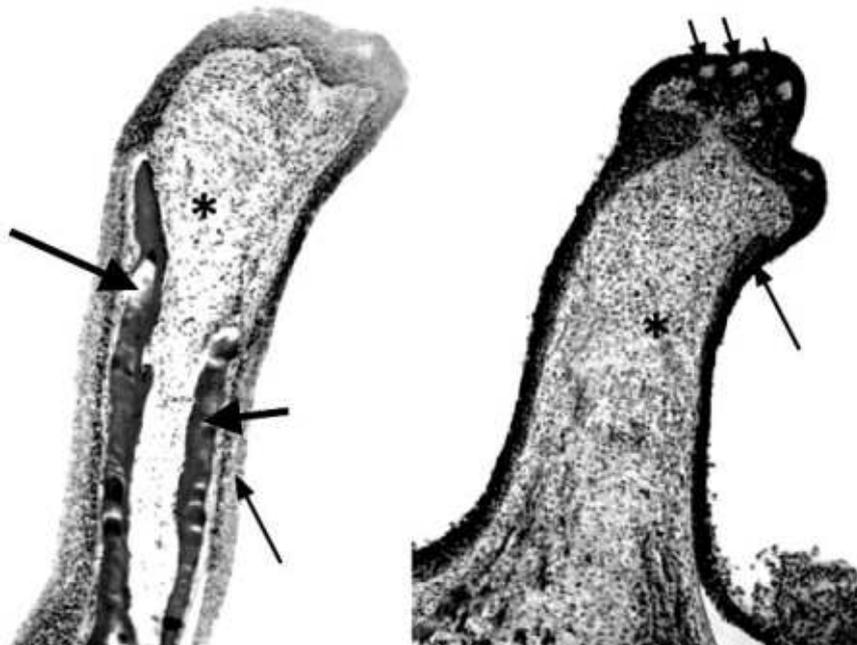


Рисунок 87. Жаберные тычинки *Cyprinus carpio* (срез): гребневидные выступы на внутренней кромке жаберных дуг, покрытые слизистым глоточным многослойным эпителием (длинные стрелки); эпителиальные вкусовые почки в правой жаберной тычинке (короткие стрелки, сверху); \* – рыхлая соединительная ткань; два темно окрашенных костных фрагмента (толстые стрелки на тычинке слева) [Гентен с соавт., 2016]

Каждая дуга по своей выгнутой поверхности поддерживает двойной ряд свободных *жаберных лепестков* первого порядка (или первичных), несущих жаберные лепестки второго порядка (или вторичных) (рис. 88, 89), которые и служат – реальными респираторными поверхностями. Такое строение жабры обеспечивает ей большую дыхательную поверхность. Первичный лепесток имеет центральную хрящевую опору (рис. 88).

*Жаберный лепесток* представляет собой плоскую двойную оболочку из клеток эпителия, поддерживаемых опорными клетками на базальной мембране (рис. 89).

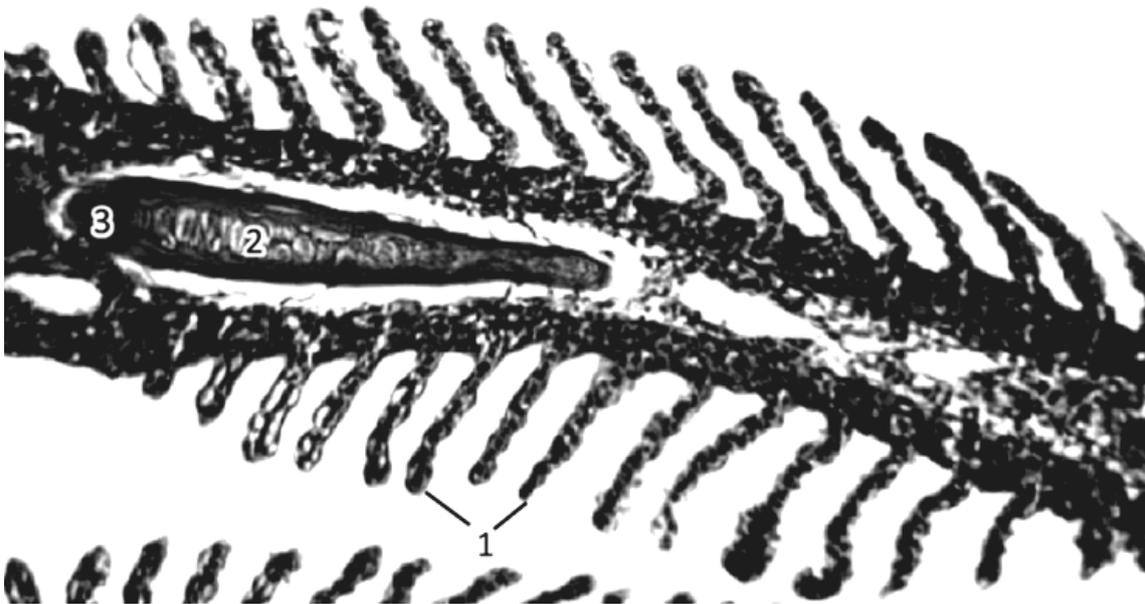


Рисунок 88. Жаберный лепесток *Oncorhynchus mykiss*:

1 – многочисленные параллельные нитевидные жаберные лепестки второго порядка; хрящевой скелет, поддерживающий первичный лепесток (2 – хондроциты; 3 – межклеточный матрикс) [Гентен с соавт., 2016]



Рисунок 89. Жабры *Anguilla anguilla* (жаберные лепестки): 1 – первичный лепесток; 2 – вторичные лепестки с капиллярной сетью; 3 – эритроциты в капиллярах; 4 – лакуна (капиллярная полость); 5 – столбчатые сократимые клетки; 6 – эпителиальные клетки; 7 – слизистая клетка; 8 – недифференцированные клетки; 9 – хлоридные клетки (в округлых ядрах заметны ядрышки) [Гентен с соавт., 2016]

В лепестках между опорными сократимыми клетками имеется лакуна (рис. 89) (полость с приносящими и выносящими капиллярами; направление тока крови между ними противоположно току воды через лепестки – осуществляется так называемый противоточный обмен, обеспечивающий очень эффективную передачу кислорода (>80 %)). Сократимые клетки контролируют диаметр лакуны – регулируют поток крови в лепестке. В эпителии первичных лепестков у основания вторичных лепестков встречаются хлоридные клетки (*ионоциты*), выполняющие осморегуляторные функции: в пресной воде накачивают соли (кальция и хлора) внутрь жабр; в солёной воде они выкачивают соли хлора наружу. Клетки содержат много митохондрий, развитый гладкий эндоплазматический ретикулум. Ионоциты отсутствуют у хрящевых рыб, которые имеют ректальную железу. Кроме того, в жаберном эпителии есть слизистые клетки: выделяемая ими слизь улавливает мелкие частички пищи, участвует в регуляции ионов, механической и иммунологической защите (особенно против бактерий). В волокнистой промежуточной ткани лепестка есть

пигментные клетки (меланоциты), лимфоциты, макрофаги и нейроэпителиальные клетки.

Межаберные перегородки у костистых рыб сильно редуцированы. Жабры сверху закрыты и защищены жаберной крышкой (operculum).

Жабры у рыб – органы респирации, экскреции и осморегуляции (поддерживают водно-солевой баланс), дополнительно они выполняют кроветворные, фагоцитирующие, эндокринные функции.

*Газовый* (воздушный, плавательный) *пузырь* рыб – производное пищевода в виде удлинённого мешка, располагающегося дорсально над пищеварительным трактом. Это – гидростатический аппарат для плавания рыбы на разных глубинах. Наполнен газом из азота, кислорода, углекислого газа. Пузырь бывает одиночным, а может быть двух или трех камерным. Кроме того, по строению плавательного пузыря выделяют открытопузырных и закрытопузырных рыб. Пузырь открытопузырных рыб соединен с пищеводом воздушным каналом (рис. 90), это, например, осетровые рыбы, примитивные костистые рыбы (угри, морминовые, карповые ...).

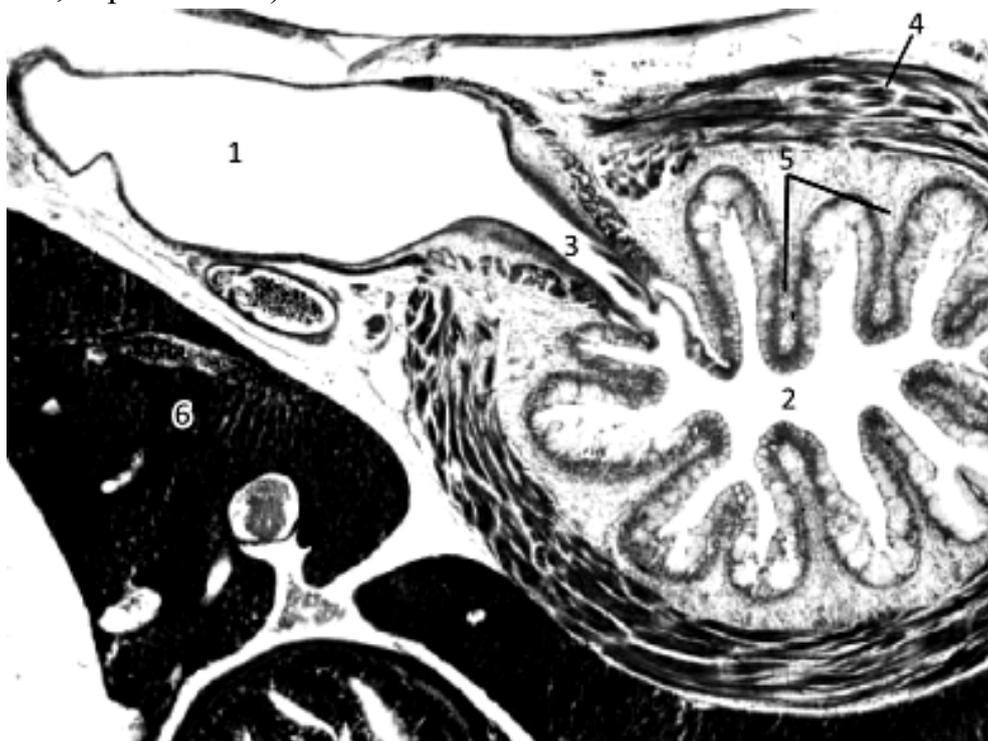


Рисунок 90. Воздушный проток газового пузыря *Petrocephalus microphthalmus*: (поперечный срез): 1 – открытый газовый пузырь; 2 – пищевод; 3 – воздушный проток; 4 – мышечная оболочка пищевода; 5 – складки слизистой оболочки пищевода; 6 – паренхима печени [Гентен с соавт., 2016]

У закрытопузырных рыб воздушного канала нет; наполнение пузыря газом (секреция) происходит с помощью газовой железы («чудесная сеть» – сосудистое

образование в переднем конце плавательного пузыря – секреция газа происходит с помощью противотока крови в артериолах и венуллах) (Рис. 91), удаление газов путем их поглощения в кровь (резорбция) осуществляется работой другого сосудистого образования – овалом (находится в заднем конце пузыря), это, например, высшие костистые рыбы (окунеобразные, тресковые, спинороги, иглобрюхие)). У европейского угря есть особенности воздухонаполнения пузыря: воздушный канал разделён сфинктером на резорбтивную и секреторную секции.

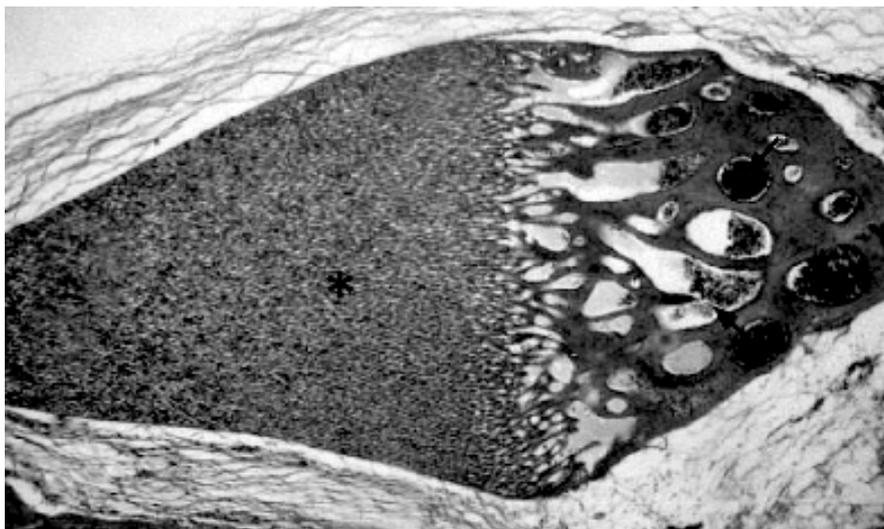


Рисунок 91. «Чудесная сеть» угря *Anguilla anguilla* (продольный срез): плотный пучок параллельных артериальных и венозных капилляров «чудесной сети» главного кровеносного сосуда (*стрелки*), входящего в переднюю часть газового пузыря (\*) [Гентен с соавт., 2016]

Рыбы, у которых плавательный пузырь открытого типа, могут менять глубину быстрее, чем рыбы с плавательным пузырем закрытого типа. Пузырь отсутствует у ряда донных рыб (например, камбаловые, морские собачки, подкаменщики) и глубоководных видов (например, стомиеобразные, аулопообразные, миктофообразные). Может отсутствовать или быть сильно редуцированным у рыб пресноводных из бурных потоков, быстро плавающих морских рыб (скумбриевые, тунцы, пелагические акулы).

*Функции газового пузыря:* контроль плавучести (регулировка удельного веса); дополнительное дыхание (стенка снабжена кровеносными сосудами): у открытопузырных, например, у примитивных костистых рыб (костезычных рыб, тарпонов, панцирных щук, амий). У ряда примитивных рыб (многопёры, двоякодышащие) внутренняя сосудистая стенка газового пузыря имеет много ячеек, увеличивающих дыхательную поверхность, что позволяет ему в нужное время функционировать в качестве лёгких. Плавательный пузырь может

участвовать в восприятии звуков – у некоторых открытопузырных рыб звуки к нему передаются через крошечные косточки Веберова аппарата. У других пузырь участвует в производстве звуков (рыбы спинороги, морские петухи, иглобрюхи, рыбы-жабы).

Стенка плавательного пузыря состоит из трех слоёв: наружный (*tunica externa*) – из эластичной волокнисто-мышечной ткани с лейомиоцитами (формируют мышечную пластинку слизистой оболочки); подслизистая оболочка (*submucosa*) из опорной соединительной ткани, может быть насыщена кристаллами гуанина, что делает стенку непроницаемой для газов; внутренняя оболочка (*tunica interna*) включает кубический секреторный эпителий: спереди складчатый и очень васкуляризированный (на мембранах его клеток производится поверхностно-активное вещество, способствующее эффективному газообмену), преобразован в газовую железу (рисунок 92).

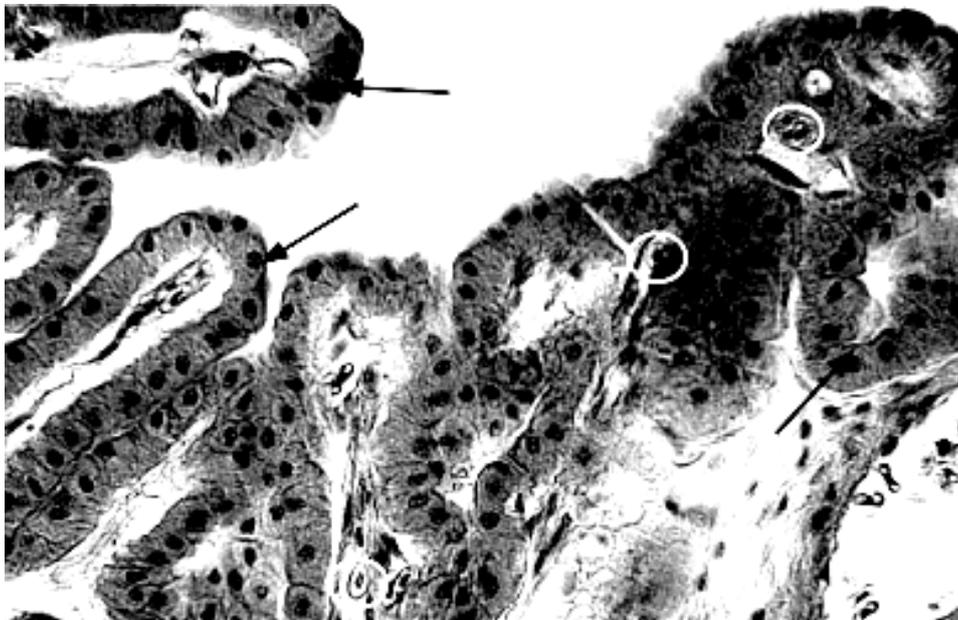


Рисунок 92. Часть газовой железы *Anguilla anguilla* (большое увеличение): клетки кубического или цилиндрического складчатого эпителия (стрелки) на мембранах которых производится поверхностно-активное вещество, способствующее эффективному газообмену; петли плотно упакованных капилляров «чудесной сети» (круги) [Гентен с соавт., 2016]

Почки у рыб парные. Они у разных рыб различаются размерами, гистологически, частично или полностью соединяются (сельдевые, лососевые, угри, карповые). Почки расположены под позвоночником: могут тянуться от головы до задней части брюшной области; могут быть более компактные. У костистых рыб передний участок почек называют головная почка с функциями кроветворными и эндокринными и лишь немного экскреторными и задний участок – собственно туловищные почки – с множеством почечных канальцев,

меньшим количеством кроветворной и лимфоидной ткани, с функциями экскреции и осморегуляции.

У пресноводных рыб почки выводят излишки воды – производят много разбавленной мочи. *Нефроны* их почек (единичные элементы строения почек) имеют *типичное строение*. Они состоят из почечного тельца (glomerulus – сосудистого клубочка, вокруг которого имеется двухслойная боуменова капсула), шейки и канальца (в нем выделяют проксимальный, промежуточный, дистальный участки). Шейка нефрона короткая, это узкий просвет на выходе из почечного тельца, выстланный ресничным кубическим /цилиндрическим эпителием с функцией продвижения в нефроне фильтрата; шейка связана с эпителием боуменовой капсулы. Проксимальная часть канальца – более широкая, выстланная ресничным цилиндрическим эпителием, где в клетках много вакуолей и митохондрий. Промежуточная часть канальца – узкая, выстлана кубическими клетками с микроворсинками; эта часть часто отсутствует у морских рыб. Дистальная часть канальца выстлана крупными цилиндрическими эпителиальными клетками без микроворсинок; отсутствует у морских рыб. Канальцы соединяются с малыми собирательными канальцами в более крупные собирательные протоки, впадающие в мочеточник.



Рисунок 93. Почки *Anguilla anguilla*: 1 – почечное тельце с капиллярным клубочком (glomerulus); 2 – наружный слой клеток боуменовой капсулы; 3 – внутренний слой эпителиальных клеток подоцитов, находящихся в тесном контакте с клубочком; \* – боуменово пространство; x – полость шейки; 4 – однослойный ресничный цилиндрический эпителий шейки; рядом – срезы через тесно упакованные проксимальные и дистальные канальцы нефрона [Гентен с соавт., 2016]

У морских рыб нефроны почек изменены для задержки жидкости: уменьшены размеры и число капиллярных клубочков почечных телец; эпителий может быть уплощен; могут быть уменьшены размеры полости боуеновой капсулы; есть виды, у которых нет почечных телец (иглобрюхи, рыба-жаба, морской чёрт, удильщик, морские иглы).

*Собираательные канальцы* и протоки почек выстланы цилиндрическими клетками эпителия без микроворсинок; их диаметр последовательно увеличивается, эпителий содержит много слизистых клеток. Крупные протоки почек содержат слои гладких мышц и соединительной ткани, впадают в мочеточники, или, у одних рыб, открывающиеся наружу мочевой порой или, у других, например, у карповых рыб, – в мочевой пузырь. Мочевой пузырь выстлан переходным эпителием (уротелием), его стенка содержит гладкие мышцы, нервы и соединительную ткань. Пузырь может быть расширением мочеточника или имеет вид мешковидного органа, открывается наружу уrogenитальным (мочеполовым) отверстием (например, у усачей, сома-кошки).

*Ректальная железа эласмобранхий* локализована в хвостовой области тела рыб. Ее проток открывается в кишечник в месте отхода прямой кишки. Снабжается кровью из артерии ректальной железы, задней брыжеечной артерии; от железы отходит кишечная вена. Ректальная железа имеет дольчатое строение, дольки разделены перегородками из соединительной ткани, содержащей кровеносные сосуды. Долька состоит из многих радиальных простых и разветвлённых секреторных канальцев, впадающих в центре железы в единый канал, формирующий проток железы. Стенки канальцев состоят из кубических клеток эпителия, которые секретируют концентрированные растворы хлорида натрия (используют трансмембранные протеины как каналы; течение в канальцах создаёт противоточная система веществ).

#### **Вопросы для самопроверки**

1. Перечислите органы, участвующие в дыхании у рыб.
2. Опишите строение жабр у эласмобранхий.
3. Опишите строение брызгальца, его возможные функции.
4. Опишите строение жабр у костистых рыб.
5. Опишите строение жаберного лепестка.
6. Опишите строение и функции жаберных тычинок у рыб с разным типом питания.
7. Опишите строение и функции газового пузыря.
8. Классификация рыб по строению плавательных пузырей?
9. Строение стенки плавательного пузыря?
10. Органы экскреции и осморегуляции у рыб?
11. Морфология и функции почек у костистых рыб?

12. Перечислите структурные элементы строения типичного нефрона. В чем их отличие у пресноводных и морских рыб?
13. Строение структурных элементов нефрона у рыб?
14. Строение канальцев, протоков почек (начиная от конца нефрона), мочеточников, мочевого пузыря?
15. Опишите хлоридные клетки рыб, их функции.
16. Опишите строение и функции ректальной железы эластобранхий.

### **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 13. Эндокринная система**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функционирования нейроэндокринной системы рыб и их периферических эндокринных желёз.

#### **Задание по работе:**

1. Изучить состав желез эндокринной системы рыб разных таксономических групп, их функции;
2. Изучить функционирование гипоталамо-гипофизарной системы рыб, особенности строения гипофиза, строение и функции эпифиза;
3. Изучить гистологическое строение и функции урофиза;
4. Изучить строение и функционирование интерреналовой и хромоаффинной ткани рыб;
5. Изучить особенности строения щитовидной железы хрящевых и костистых рыб;
6. Изучить строение эндокринной части поджелудочной железы;
7. Изучить строение и функционирование телец станниуса и ультимобранхиальной железы костистых рыб;
8. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

#### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схем строения эндокринной системы рыб разных таксономических групп, цифровые микрофотографии строения гипофиза и эпифиза, урофиза, интерреналовой и хромоаффинной ткани рыб, щитовидной железы хрящевых и костистых рыб, эндокринной части поджелудочной железы рыб разных групп, строение телец Станниуса и ультимобранхиальной железы костистых рыб; ноутбук, проектор, монитор.

#### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации изучают состав нейроэндокринной системы и периферических эндокринных желёз, определяют основные отличия в их строении и функциях от таковых у экзокринных желёз;

2. Изучая цифровые микрофотографии срезов через гипофиз рыб (черно-белый вариант одного фото – на рис. 94), отмечают отличительные морфологические признаки двух его составных частей (аденогипофиза и нейрогипофиза), отличия в их происхождении и функционировании. Обращают внимание на отличие окраски тканей отделов, связь между ними, связь с гипоталамусом головного мозга;

3. На цифровой микрофотографии поперечного среза через эпифиз рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 95) изучают его расположение в теле рыбы, связь отростком (ножкой) с отделом головного мозга, особенности строения и функционирования его нейроэпителлия, строения ножки, присутствие вокруг органа соединительнотканной капсулы;

4. Пользуясь цифровыми микрофотографиями среза через нейросекреторную железу урофиз костистой рыбы (черно-белый вариант одного фото – на рис. 96), рассматривают его внешнее строение (находят саму железу, ее ножку, связывающую урофиз со спинным мозгом); рассматривая гистологические особенности строения этой нейрогемальной системы, обращают внимание на большое количество кровеносных сосудов в органе; определяют функции гормонов урофиза, отличия в его строении у костистых и хрящевых рыб;

5. По цифровым микрофотографиям изучают особенности строения интерреналовой и хромаффинной тканей (черно-белый вариант двух фото – на рис. 97) – эндокринных тканей, чье расположение у рыб связано с почками. Отмечают особенности их расположения, гистологического строения и функционирования.

6. На цифровой микрофотографии поперечного среза через щитовидную железу у кошачьей акулы и костистой рыбы (черно-белый вариант двух фото – на рис. 98) изучают ее расположение в теле рыб, особенности строения у рыб разных классов. У костистых рыб, в отличие от хрящевых, отмечают отсутствие вокруг железы соединительнотканной капсулы. Обращают внимание на строение гормонсекретирующих клеток эпителия фолликулов, функции железы.

7. Изучая цифровые микрофотографии срезов через поджелудочную железу рыб (черно-белый вариант одного фото – на рис. 99), находят среди крупных интенсивно окрашенных экзокринных ацинозных клеток железы эндокринные островки лангерганса – группы мелких гормонсекретирующих клеток, окруженные сетью кровеносных капилляров, изучают особенности их строения и функционирования у рыб.

8. Пользуясь цифровой микрофотографией среза через тельце станниуса карпа (черно-белый вариант одного фото – на рис. 100), рассматривают его расположение в теле рыбы, форму, отмечают отсутствие

капсулы, особенности строения тельца и разделяющих его на дольки соединительнотканых септ, обращают внимание на функции телец станиуса у морских и пресноводных рыб;

9. По цифровой микрофотографии изучают особенности строения эндокринной ультимобранхиальной железы рыб на примере карповой рыбки данио (черно-белый вариант одного фото – на рис. 101): строение фолликулов со стенкой из гормонсекретирующих клеток, отмечают ее расположение в теле рыбы, маленькие размеры, особенности функционирования;

10. Изучая цифровую микрофотографию среза через псевдобранхию пресноводной цихлидовой рыбы (черно-белый вариант одного фото – на рис. 102), отмечают особенности ее происхождения, расположения в теле рыбы, строение ее слабо развитых жаберных лепестков (находят их эпителий, кровеносные капилляры с эритроцитами, опорные для лепестков тонкие хрящевые жаберные стержни), функции и связь с сосудистой оболочкой глаза рыб;

11. Пользуясь цифровой микрофотографией среза через семенник плотвы (черно-белый вариант одного фото – на рис. 103), рассматривают особенности строения гормонсекретирующих клеток лейдига, отмечают значение их гормонов в жизни рыб;

12. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: строение гипоталамо-гипофизарная системы костистой рыбы (рис. 94); строение эпифиза костистой рыбы (рис. 95); строение урофиза костистой рыбы (рис. 96); строение интерреналовой и хромаффинной ткани рыб (рис. 97); строение щитовидной железы хрящевых и костистых рыб (рис. 98); строение эндокринной части поджелудочной железы рыб (рис. 99).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

Животные имеют два типа желёз: экзокринные и эндокринные. *Эндокринная система* включает эндокринные железы, располагающиеся в разных частях тела, контролирующие активность органов, связанную с развитием организма, пищеварением, обменом веществ, ростом, размножением и т.д. Экзокринные железы имеют протоки, выводящие секрет к месту его действия. Эндокринные железы протоков не имеют и их секреты – гормоны освобождаются в кровь, переносящую их в органы, где они производят физиологический эффект. Гормоны специфически действуют на органы-мишени, которые имеют специфические к ним рецепторы. Вместе с нервной системой гормоны участвуют в поддержании гомеостаза, их функции тесно связаны, скоординированы (например, гипоталамо-гипофизарный комплекс).

*Гипофиз* (питуитарная железа) занимает центральную часть эндокринной сигнальной системы рыб. Расположен под гипоталамусом (высшим регулятором нейроэндокринной системы, расположенном в промежуточном мозге),

примыкая к нему с помощью, так называемой, ножки гипофиза сзади зрительной хиазмы (перекрестия зрительных нервов) и впереди сосудистого мешка. Гипофиз – комплексная нейроэндокринная структура. Окружен капсулой из тонкой соединительной ткани. Включает две области: аденогипофиз и нейрогипофиз, связанные кровеносными сосудами и аксонами, обеспечивая эндокринную связь (Рис. 97).

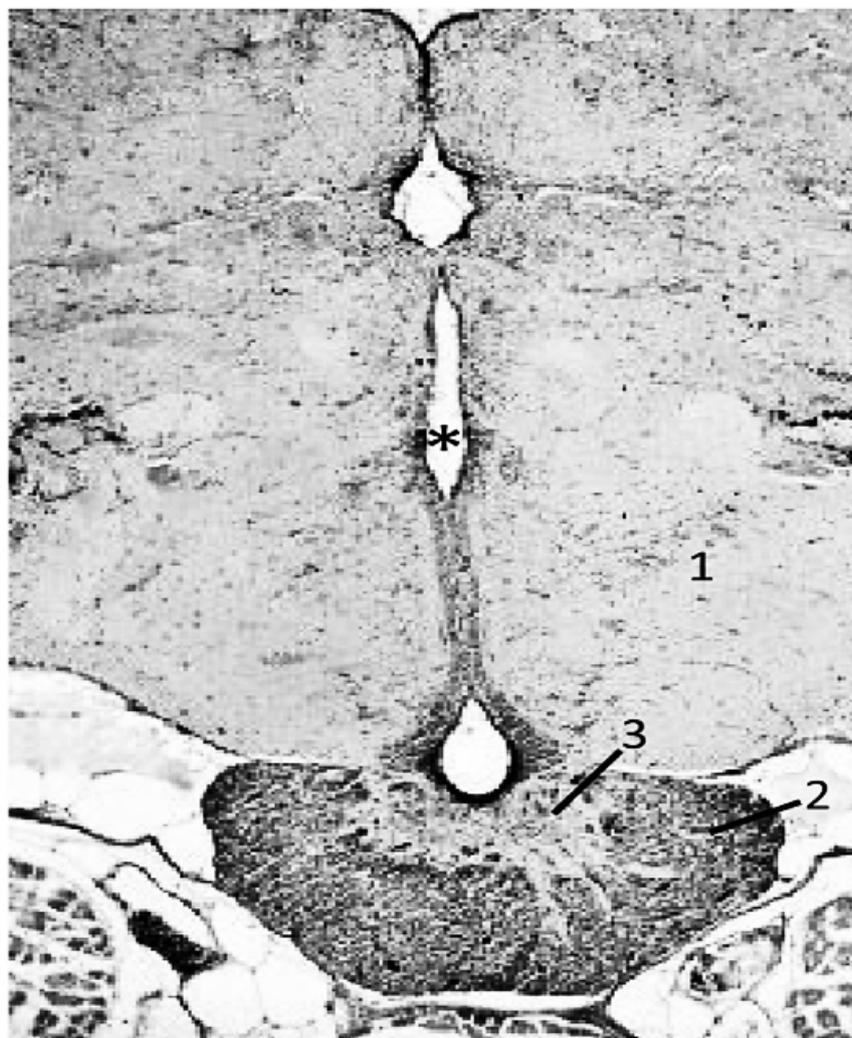


Рисунок 94. Гипоталамо-гипофизарная система рыбы *Astatotilapia burtoni* (поперечный срез гипоталамуса и гипофиза): 1 – гипоталамус; 2 – аденогипофиз; 3 – нейрогипофиз; \* – третий желудочек промежуточного мозга [Гентен с соавт., 2016]

Аденогипофиз – железистый, эпителиального происхождения, состоит из гормоносекретирующих клеток (рис. 94). Включает три части: 1) роstralную часть (ближе к носовому отделу): клетки секретируют кортикотропные гормоны (стимулируют синтез других гормонов, например, надпочечников), пролактин (связан с размножением), тиреотропные (регулируют функции

щитовидной железы); 2) промежуточную часть – состоит из меланотропных клеток, синтезирующих гормоны меланоцитостимулирующие (контролируют распределение меланина), стрессорегулирующие, соматолактин (регулирует рост); 3) проксимальную часть (из клеток, секретирующих гормоны роста, гонадотропные и тиреотропные). В целом, аденогипофиз контролирует многие физиологические процессы: рост, развитие гонад, активность щитовидной железы, регуляцию производства стероидов клетками интерреналовой железы, водный и электролитный баланс.

Нейрогипофиз рыб – часть гипофиза нервного происхождения (рис. 94). Состоит из нейросекреторных нервных, в основном, безмиелиновых волокон гипоталамуса, кровеносных сосудов и клеток нейроглии (питуицитов – опорных клеток, фагоцитов). Секретирует гормоны: изотоцин, аргинин-вазотоцин, меланин-концентрирующий гормон. Предлагаемые функции гормонов: участие в регуляции водно-солевого обмена, меланина в меланофорах, в размножении.

*Эпифиз* (пинеальная железа) рыб – мешкообразное дорсальное выпячивание промежуточного мозга (рис. 95). Это – не создающий изображение фотонейроэндокринный орган. Его нейроэпителий состоит из фоторецепторов, крупных нейронов, опорных глиальных клеток. Фоторецепторы – крупные булавовидные клетки с хорошо очерченными ядрами, с митохондриями, их отростки пронизывают полость эпифиза. Эпифиз замкнут в соединительнотканную капсулу, соединяется с третьим желудочком головного мозга, его ножка покрыта клетками эпендимы (разновидность нейроглии). Железа содержит мелатонин (и фермент, необходимый для его образования), серотонин, ряд свободных аминокислот. Все вещества могут действовать в физиологических процессах как химические медиаторы (переносчики; усилители или инициаторы реакций).



Рисунок 95. Эпифиз рыбы *Harpochromis burtoni*: мелкая, мешковидной формы эндокринная железа (*короткая стрелка*) с нейроэпителием из фоторецепторов, нейронов, глиальных клеток, разделённых коллагеновыми фибриллами; тонкая ножка эпифиза, заполненная спинномозговой жидкостью, (*длинная стрелка*) соединяет его с эпителиамусом промежуточного мозга (*снизу*); хондроциты хряща черепа (*сверху*); по бокам от эпифиза – большие неокрашенные адипоциты [Гентен с соавт., 2016]

*Урофиз* костистых рыб – каудальная нейросекреторная система, вторая нейроэндокринная и нейрогемальная система; связана с хвостовым окончанием спинного мозга (рис. 96). Хорошо определим, имеет ножку (у угря это – только тонкий выступ спинного мозга; у других рыб бывает хорошо выраженная ножка). В урофизе безмиелиновые аксоны нейросекреторных клеток объединяются с кровеносными сосудами в форме нейрогемального комплекса. Сами тела нейросекреторных клеток расположены в спинном мозге, синтезируют пептидные гормоны уротензины. Гормоны переправляются по аксонам нейросекреторных клеток через нейросекреторный тракт (ножку урофиза) в урофиз и запасаются здесь в «бульбовидных» окончаниях аксонов, которые находятся в тесном контакте с хорошо развитым сосудистым ложем. У элазмобранхий в каудальной нейросекреторной системе есть только нейросекреторные клетки Дальгре (с очень крупными телами, их аксоны оканчиваются на капиллярах спинного мозга). Гормоны нейрогемального комплекса каудальной системы связаны с сосудистыми реакциями, вызывающими: повышение кровяного давления, сужение сосудов мочевого

пузыря, кишечного тракта и репродуктивного тракта; у угря для них описана осморегуляция.

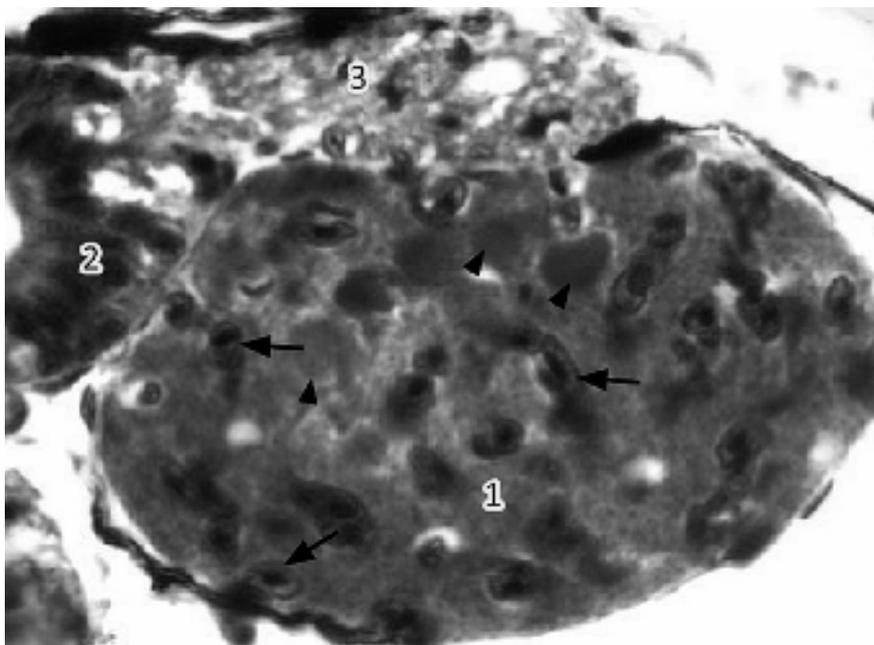


Рисунок 96. Урофиз *Poecilia reticulata*: 1 – нейрогемальный комплекс урофиза из немиелинизированных аксонов нейросекреторных клеток спинного мозга и кровеносных сосудов; 2 – конец спинного мозга; 3 – ножка урофиза (нейросекреторный тракт); сосуды гипофиза с эритроцитами (*стрелки*) [Гентен с соавт., 2016]

*Интерреналовая* (внутрипочечная) и *хромаффинная* ткани – разновидности эндокринной ткани почек у рыб (рис. 97).

У эластобранхий клетки *интерреналовой* ткани расположены вдоль срединной кромки почек; производят кортикостероиды (например, кортизол), регулирующие углеводный, жировой, белковый и минеральный обмен. Клетки *хромаффинной* ткани локализованы около аорты и задних кардинальных вен, продуцируют катехоламины (например, адреналин), связанные со стрессовыми реакциями; их повышение в крови – причина гипергликемии (повышенного содержания сахаров), усиления в жабрах ионного и газового обменов.

У костистых рыб клетки обеих тканей (*интерреналовой* и *хромаффинной*) собраны в группы на вентральной поверхности головных почек (рис. 97), производят кортикостероиды. Хромаффинные клетки разного размера и формы лежат ближе к переднему концу почек, продуцируют катехоламины. Функции гормонов такие же, как описаны выше для таковых у хрящевых рыб.

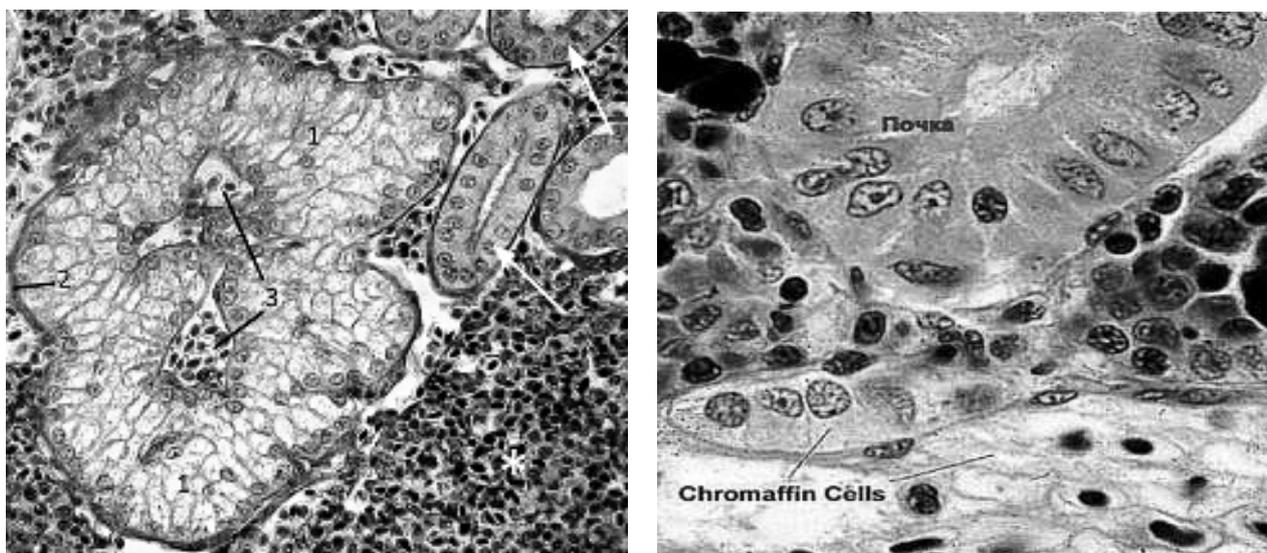


Рисунок 97. Интерреналовая ткань осетра *Acipenser gueldenstaedtii* (слева) и хромаффинная ткань (справа) рыб: 1 – тяжи интерреналовых клеток (имеют крупные, округлые ядра, много вакуолей, липидное содержимое которых растворилось при изготовлении гистологического препарата) компактных тел, рассеянных вдоль почек и задних кардинальных вен; 2 – соединительная ткань, покрывающая тела из интерреналовой ткани; 3 – кровеносные синусы; почечные каналы (*стрелки*); \* – кроветворная ткань почек. Секреторные клетки хромаффинной ткани (*chromaffin cells*) имеют базофильную цитоплазму; расположены вентрально ближе к переднему концу *почек* (*сверху*; виден срез через каналец почечного тельца) [Гентен с соавт., 2016; Endocrine glands ..., 2022]

*Щитовидная железа* костистых рыб состоит из многих разрозненных фолликулов, локализованных вокруг брюшной аорты и приносящих жаберных сосудов (рис. 98). Железа не капсулирована. Фолликулы имеют стенку из плоских эпителиальных гормонсекретирующих клеток с микроворсинками, обращёнными внутрь полости. Фолликулы способны захватывать йод и производить два гормона – трийодтиронин и тироксин и их предшественники. Размер клеток фолликула отражает их синтетическую активность, зависящую от уровня стимуляции их работы тиреотропным гормоном гипофиза (ТТГ). Полость фолликула постепенно заполняется коллоидом с гормонами. Функции железы: играет важную роль в процессе роста организма и связанного с ним обмена веществ; участвует в осморегуляции и миграционных процессах.

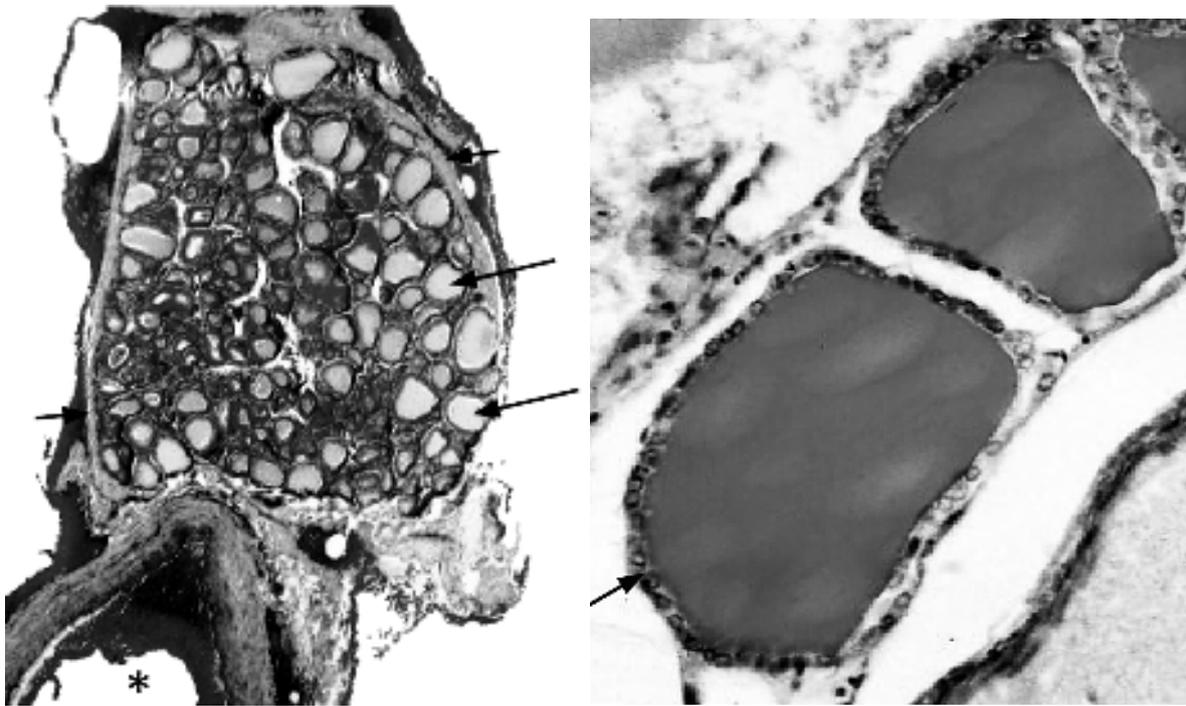


Рисунок 98. Щитовидная железа кошачьей акулы *Scyliorhinus canicula* (слева) и костистой рыбы (справа): у акулы компактная железа, покрытая соединительнотканной капсулой (короткие стрелки); многочисленные фолликулы железы (длинные стрелки); \* – брюшная аорта; у костистой рыбы фолликулы покрыты однослойным кубическим эпителием из гормонсекретирующих клеток с ворсинками (стрелки); внутри фолликулов – полость, заполненная гомогенным коллоидом с тиреоглобулином (предшественником йодсодержащих гормонов) [Гентен с соавт., 2016]

Щитовидная железа эласмобранхий имеет особенности строения (рис. 98). У хрящевых рыб и некоторых костных рыб (рыба-попугай, рыба-сабля, рыба-меч, тунцы) это – обособленный орган, состоящий из фолликулов (грушевидный у акул; дисковидный у скатов). Железа заключена в капсулу из соединительной ткани. Строение и функционирование фолликулов схоже с таковыми у костных рыб.

Эндокринный компонент *поджелудочной железы* рыб имеет энтодермальное происхождение; образован островками Лангерганса (рис. 99), размеры которых варьируются от пищи и сезона. Среди них один-два главных островка, изолированные от остальной поджелудочной железы, – тела Брокмана. Островки состоят из групп слабо капсулированных клеток, секретирующих гормоны (инсулин, глюкагон, соматостатин), окружены сетью капилляров. Инсулин может способствовать гипогликемии (понижает концентрацию глюкозы в крови), но рыбы не обнаруживают на это быстрой реакции. Глюкагон – антагонист инсулина (повышает концентрацию глюкозы в крови при

разрушении гликогена печени), стимулирует включение аминокислот в печень и глюконеогенез (синтез глюкозы из других соединений).



Рисунок 99. Эндокринная поджелудочная железа *Gnathonemus petersii*: 1 –эндокринная ткань островков Лангерганса из мелких гормонсекретирующих клеток со слабо окрашенной зернистой цитоплазмой; 2 – крупные интенсивно окрашенные экзокринные ацинозные клетки [Гентен с соавт., 2016]

*Тельца Станниуса* – эндокринные железы, уникальны для костных ганоидов и костистых рыб. Это – парные (10 и более) некапсулированные структуры по бокам брюшной или спинной поверхности почек, разделены на тяжи или дольки соединительнотканными септами с многими кровеносными сосудами и нервами (рис. 100). Их клетки синтезируют гликопротеиновый гормон гипокальцин, накапливаемый в крупных секреторных гранулах, – основной фактор регулирования обмена кальция: удаление желёз вызывает быстрый подъём уровня кальция в плазме (гиперкальцемию). Железы более активны у морских рыб, чем у пресноводных, так как морская вода содержит больше кальция, чем пресная.

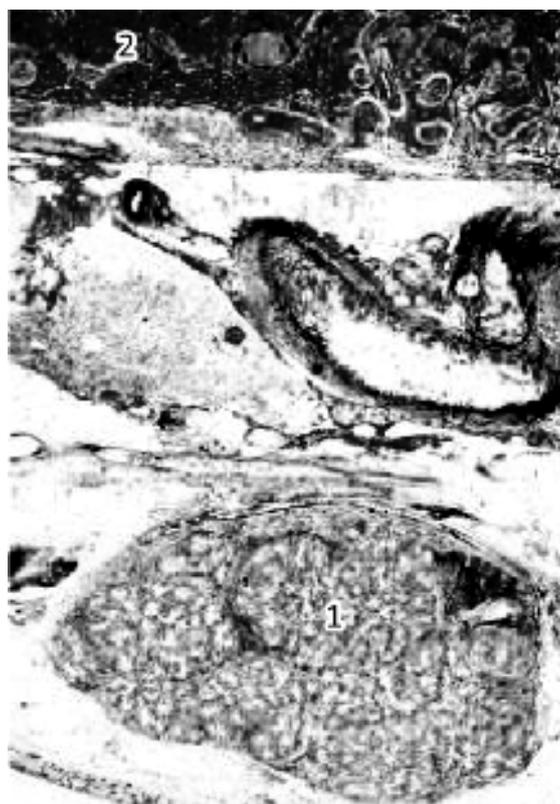


Рисунок 100. Тельце Станниуса *Cyprinus carpio*: 1 – некапсулированное почковидное тельце разделено на дольки соединительнотканными септами с кровеносными сосудами, нервами; 2 – боковая часть вентральной поверхности почки [Гентен с соавт., 2016]

*Ультимобранхиальная железа* – часть эндокринной системы рыб, производное области последнего жаберного мешка у эмбриона рыбы; во время развития рыбы перемещается назад. У взрослой рыбы лежит в поперечной перегородке между брюшной полостью и венозным синусом, ниже пищевода (рис. 101); имеет очень малые размеры. Железа состоит из мелких фолликулов (например, у некоторых карповых) или из двух железистых узлов (например, у угря, форели). Её клетки продуцируют гормон кальцитонин, регулирующий водно-солевой баланс (жидкостный, электролитный обмена, минеральный метаболизм), контролирующий концентрацию кальция в сыворотке крови, особенно у самок во время размножения.

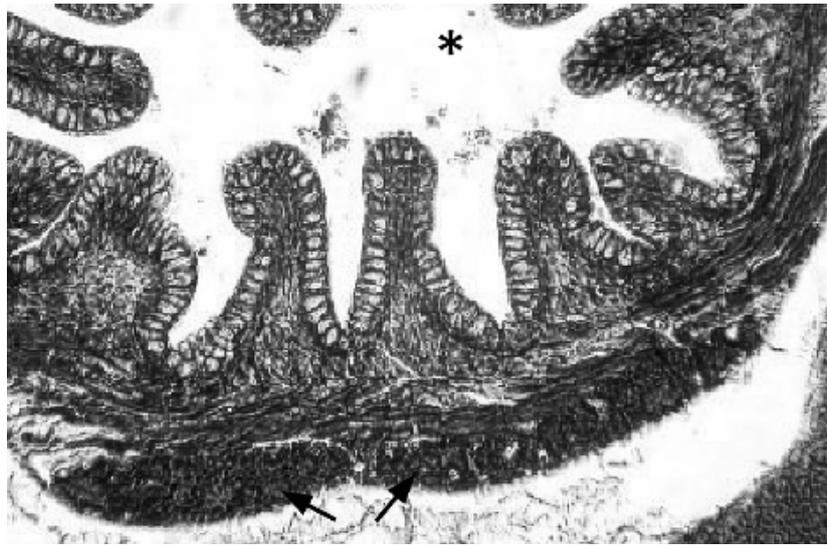


Рисунок 101. Ультимобранхиальная железа *Danio rerio*: один-два железистых фолликула железы (*стрелки*); \* – пищевод [Гентен с соавт., 2016]

*Псевдобранхия (ложножабра)* – производная первой жаберной дуги, присосшее к внутренней поверхности жаберной крышки похожее на жабру образование красного цвета. Состоит из жаберных лепестков, соединительной ткани и кровеносных сосудов (рис. 102). Лепестки состоят из псевдобранхиальных клеток на подстилающей базальной мембране, прилегающей к сети параллельных кровеносных капилляров («чудесной сети»); капилляры поддерживаются тонкими хрящевыми стержнями. Псевдобранхия есть не у всех костистых. Считается, что она снабжает кровью, насыщенную кислородом, сосудистую оболочку (хороид) и сетчатку глаза, при этом гормоны эндокринных клеток ложножабры помогают регулировать кровоток, количество кислорода в крови. Кроме того, псевдобранхия может выполнять функции барорецептора (рецептора изменения давления) и терморегуляции; также может быть местом хеморецепции кислорода. Хороид состоит из аналогичной совокупности капилляров («чудесная сеть»), чередующихся с тяжами клеток фибробластов.



Рисунок 102. Ложножабра *Pelvicachromis pulcher* (срез через ее жаберные лепестки): эпителиальные клетки пластин (*длинные стрелки*); сеть параллельных кровеносных капилляров (*наконечники стрелок*), содержащих эритроциты с ядрами; поддерживающие лепестки тонкие жаберные стержни (*короткие стрелки*) [Гентен с соавт., 2016]

В *пищеварительном тракте* рыб также присутствуют *эндокринные клетки*. Они расположены в слизистой оболочке (mucosa) его органов, освобождают свои секреты (мелкие «регуляторные пептиды») в кровь. Орган-мишень этих секретов может быть расположен на некотором расстоянии от эндокринных клеток. У костистых рыб описаны 10 или более видов эндокринных клеток в пищеварительном тракте, вырабатывающие разные пептиды. Роль пептидов – регуляция специфических физиологических процессов.

*Гонады* костистых рыб функционируют также и как органы внутренней секреции. В тканях семенников рыб есть небольшое число эндокринных клеток Лейдига, производящих половые гормоны стероиды (рис. 103). Клетки оболочки яичников, фолликулярные клетки производят ряд стероидов: эстроген, эстрадиол (стимулируют вителлогенез; эстрадиол также стимулируют синтез печенью протеинов, которые формируют хорион (оболочку) ооцита), прогестагены способствуют овуляции.

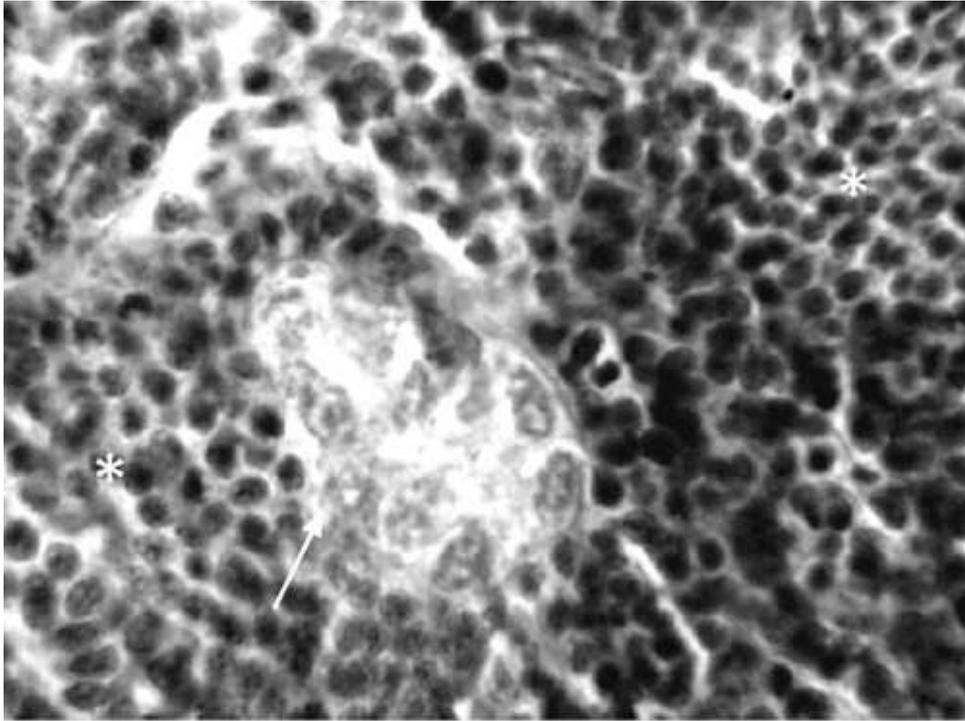


Рисунок 103. Клетки Лейдига в семеннике *Rutilus rutilus*: скопление клеток Лейдига (*стрелка*), содержащих вакуоли с гормонами стероидами; \* – плотно упакованные клетки Сертоли и сперматогонии [Гентен с соавт., 2016]

### Вопросы для самопроверки

1. Дайте общую характеристику эндокринным железам и их секретам.
2. Дайте общую характеристику гипофизарной железе.
3. Охарактеризуйте строение и функции аденогипофиза рыб.
4. Охарактеризуйте строение и функции нейрогипофиза рыб.
5. Охарактеризуйте строение и функции урофиза костистых рыб.
6. Охарактеризуйте каудальную нейросекреторную систему эласмобранхий.
7. Опишите виды эндокринной ткани почек у рыб.
8. Охарактеризуйте интерреналовую и хромаффинную ткани у эласмобранхий.
9. Охарактеризуйте интерреналовую и хромаффинную ткани у костистых рыб.
10. Опишите строение и функции щитовидной железы костистых рыб.
11. Опишите отличие в строении щитовидной железы у эласмобранхий.
12. Охарактеризуйте строение и функции эндокринной части поджелудочной железы рыб.
13. Охарактеризуйте строение и функции телец Станниуса у рыб.
14. Охарактеризуйте строение и функции ультимобранхиальной железы.

15. Охарактеризуйте строение псевдобранхии и хороида, эндокринные функции ложножабры.
16. Охарактеризуйте строение и функции эпифиза рыб.
17. Охарактеризуйте расположение эндокринных клеток пищеварительного тракта, их функции.
18. Охарактеризуйте гонады костистых рыб как органы внутренней секреции.

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 14. Глаз, система хеморецепции**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функционирования некоторых органов чувств рыб (глаз, система хеморецепции).

### **Задание по работе:**

1. Изучить строение органов обоняния рыб разных таксономических групп, их иннервацию;
2. Изучить гистологическое строение и функции обонятельного эпителия рыб, строение обонятельной розетки и её рецепторных клеток;
3. Изучить гистологическое строение вкусовых почек костистых рыб, принципы функционирования;
4. Изучить строение глаза костистой рыбы (в том числе гистологическое строение роговицы, хрусталика, сетчатки глаза) функционирование разных его структур, особенности иннервации глаза;
5. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения органов вкуса, обоняния рыб, строения глаза рыб, цифровые микрофотографии строения вкусовых почек костистых рыб, их органов обоняния, обонятельного эпителия, обонятельных розеток в нем, строение роговицы, хрусталика, сетчатки глаза рыб; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации изучают схемы строения органов обоняния (носовые трубки или мешки разной конфигурации, обонятельные розетки) и вкуса (вкусовые почки) у рыб, разбираются с принципами их функционирования;
2. Рассматривая цифровые микрофотографии строения органов обоняния рыб (обонятельного мешка, обонятельной розетки), их ресничного эпителия органа (черно-белый вариант фото – на рис. 104–106), отмечают их обширную поверхность (часто реализуется в складчатости), клеточный состав обонятельного эпителия. Обращают внимание на множественные микроворсинки сенсорных клеток эпителия (каждая клетка имеет длинную

микроворсинку (киноциль) и короткие микроворсинки (стереоцилии)) (рис. 104), особенности иннервации органов обоняния;

3. Пользуясь цифровой микрофотографией вкусовой почки костистой рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 107), изучают особенности расположения в эпителии, детали гистологического строения ее вкусовых рецепторов; находят сенсорные вкусовые клетки с микроворсинками, опорные клетки, а также поддерживающие и краевые клетки эпителия, формирующие границы вкусовой почки. Отмечают, что в данном случае вкусовая почка сидит в эпидермальном бугорке, выпирающем над поверхностью эпителия, так как располагается на опорном стебельке из соединительной ткани. Обращают внимание на особенности иннервации органов вкуса;

4. По наглядным материалам компьютерной презентации (черно-белый вариант рисунка – на рис. 108) изучают схему строения глаза рыбы, разбираются, как устроена и как функционирует каждая его структура (склера, роговица, сосудистая, радужная, серебристая оболочки, хрусталик, сетчатка), особенности строения передней и задней камер глаза;

5. На цифровой микрофотографии строения роговицы глаза рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 109) находят непигментированный многослойный плоский эпителий ее дермальной части, многочисленные коллагеновые волокна склеральной части роговицы и тонкий эндотелий, отделяющий роговицу от передней водянистой камеры;

6. Изучая цифровую микрофотографию строения хрусталика глаза цихлидовой рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 110), находят поверхностную защитную капсулу, клетки однослойного эпителия, выстилающие его спереди и контактирующие с передней камерой глаза, вытянутые клетки задней части хрусталика, отмечают отсутствие в хрусталике кровеносных сосудов;

7. Пользуясь цифровой микрофотографией сетчатки глаза форели (черно-белый вариант фото – на рис. 111), изучают ее строение у рыб: находят пигментциты, фоторецепторные палочки и колбочки (их наружные части с фоточувствительным пигментом, эллипсоид, миоид и ядра), наружный синаптический слой – зону контактов аксонов фоторецепторных и биполярных клеток, ядра биполярных клеток, внутренний синаптический слой – зону контактов аксонов биполярных и ганглиозных клеток, слой из ганглиозных клеток и их аксоны, формирующие волокна зрительного нерва; отмечают различия в строении и функционировании палочки колбочек, разбираются с процессами, происходящими при ретиномоторной реакции фоторецепторов глаза;

8. По наглядным материалам компьютерной презентации изучают схемы строения бифокальных глаз у некоторых рыб из отрядов

карпозубообразных и окунеобразных, выясняют причины их появления и особенности функционирования;

9. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: строение обонятельной розетки и её рецепторных клеток в органе обоняния костистой рыбы (рис. 104); строение вкусовой почки костистой рыбы (рис. 107); схему строения глаза костистой рыбы (рис. 108); строение роговицы глаза рыб (рис. 109); строение хрусталика глаза рыбы (рис. 110); строение сетчатки глаза рыбы (рис. 111).

### **Теоретический материал, необходимый для выполнения работы**

**Хеморецепция.** В воде различие между запахом (обоняние) и вкусом (вкусовая чувствительность, проба на вкус) менее ясно, чем на суше. Органы вкуса рыб могут реагировать на удалённые источники стимулов. Вкус и запах у рыб – различные степени чувства хеморецепции; требуют фактической связи между рецепторной клеткой и растворенным химическим веществом.

*Органы обоняния рыб.* У акул сильно развиты обонятельные розетки. Это – парные органы сферической формы, расположенные на брюшной стороне рыла, прикрыты кожным клапаном. Состоят из складчатых первичных пластинок (рис. 104). Пластинки выстланы обонятельным эпителием из стержневидных чувствительных (сенсорных) клеток со многими хеморецепторными микроворсинками (рис. 105), железистых и опорных клеток. Складки пластинок, микроворсинки клеток увеличивают площадь соприкосновения органов с водой и, следовательно, их чувствительность. В центре пластинок есть рыхлая васкуляризированная соединительная ткань.

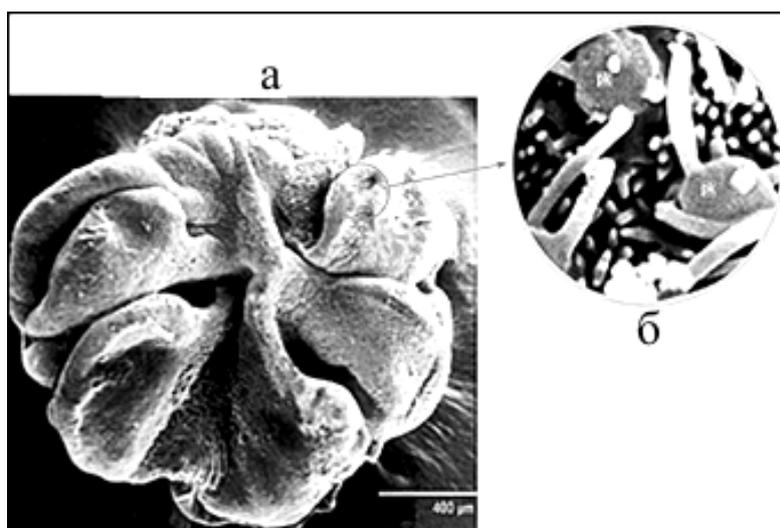


Рисунок 104. Строение обонятельной розетки (а) и её рецепторные клетки (б) с киноцилей (длинная микроворсинка) и стереоцилиями (короткие микроворсинки)) в органе обоняния рыбы [Гентен с соавт., 2016]

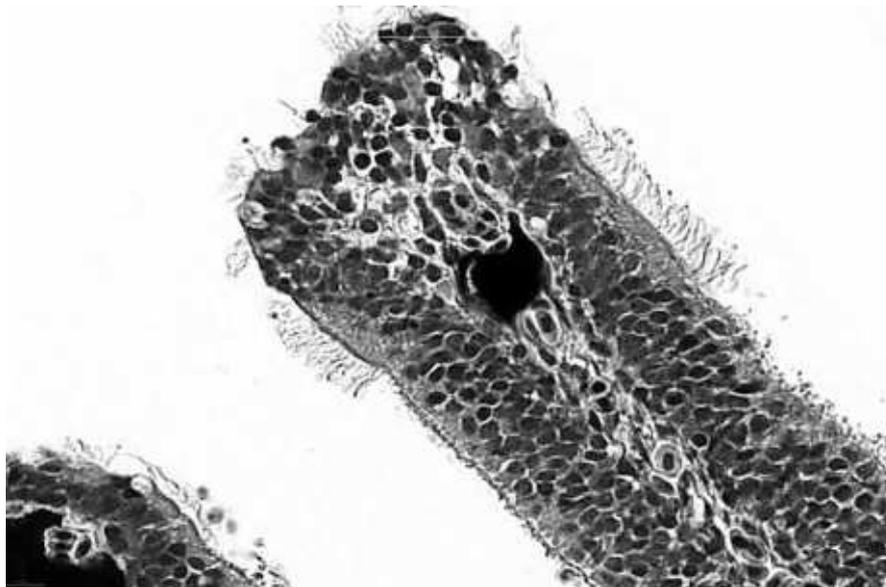


Рисунок 105. Реснитчатые клетки обонятельного эпителия рыбы  
[Гентен с соавт., 2016]

У костистых рыб на роstrуме головы открываются парные органы обоняния – носовые трубки или мешки, в эпителии которых много тысяч рецепторных клеток. Органы могут быть простыми с немногими складчатыми пластинками (сарганы, песчанки, макрелешуки, пецилии) или без них, или – складчатыми с множественными складками эпителия (обонятельные розетки). Обонятельный эпителий подставляет собой комплексную ткань из сенсорных и несенсорных элементов, бокаловидных клеток. Сенсорный эпителий часто призматический, многорядный из рецепторных клеток (несут на поверхности реснички или микроворсинки (рис. 105)), разделённых опорными клетками. Несенсорные элементы обонятельного эпителия – это ресничные клетки, обеспечивающие вентиляцию органа, базальные клетки на базальной мембране, прочие клетки.

От базального конца сенсорных клеток обонятельного эпителия отходят нервные отростки, составляющие обонятельные нервы. Они передают информацию о запахах в обонятельные луковицы в мозге (рис. 106). Ассоциировать конкретный запах с тем или иным соединением рыбам помогают белки-рецепторы: они связываются с пахнущими веществами и посылают в мозг сигнал о том, с какой молекулой повзаимодействовали. И у многих рыб обонятельные луковицы занимают значительную часть мозга, что говорит о важности восприятия запахов

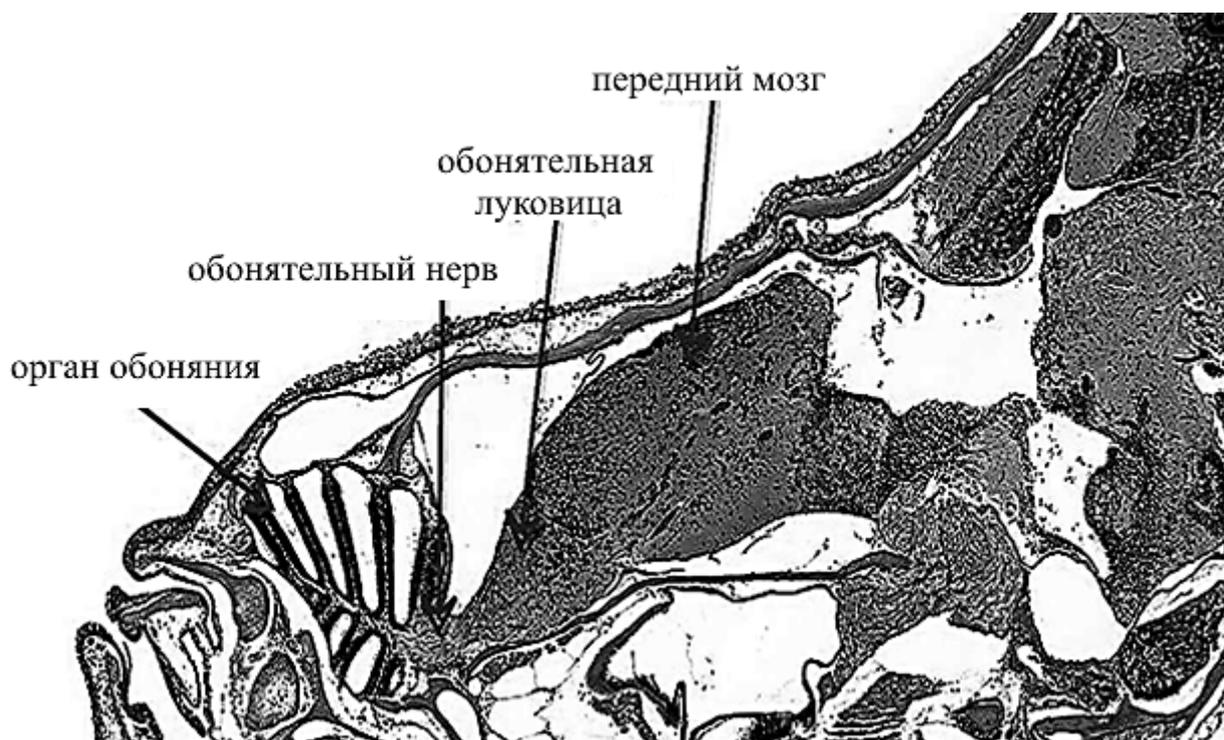


Рисунок 106. Орган обоняния, с отходящим от него обонятельным нервом, идущий к обонятельной луковице переднего мозга [Гентен с соавт., 2016]

*Органы вкуса рыб.* Рецепторы вкуса рыб (вкусные почки) (рис. 107) находятся на жабрах, голове, плавниках, усиках. Вкусные почки могут быть различной формы (округлой, грушевидной, иной), их размеры колеблются около 30-80 x 20-50 мкм. Лежат в эпителии, часто перпендикулярно его поверхности. Могут располагаться вровень с ней или несколько выпирать из-за того, что почки опираются на эпидермальные «холмики», могут быть, наоборот, углубленными в эпителий. Вкусные почки содержат рецепторные вкусовые клетки с микроворсинками и опорные клетки; иннервируются черепно-мозговыми нервами (VII, IX и X).

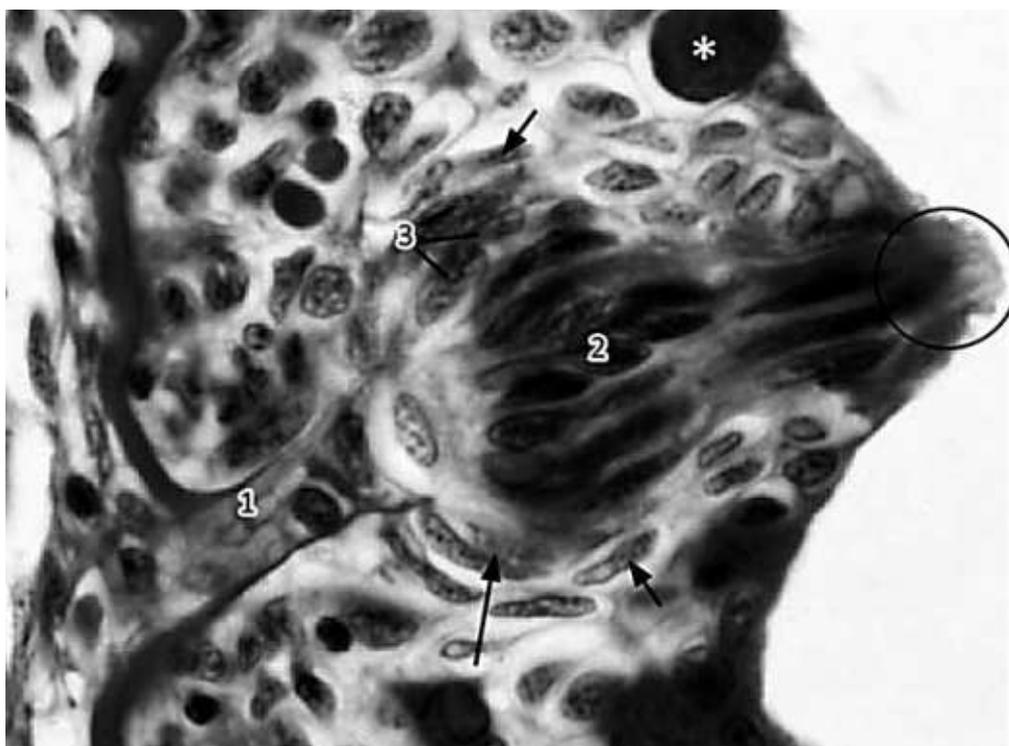


Рисунок 107. Вкусочная почка *Corydoras paleatus*: вкусовой рецептор (длинная стрелка) в эпидермальном бугорке; 1 – соединительнотканый опорный стебелек; 2 – сенсорные вкусовые клетки с чувствительными микроворсинками (круг); 3 – опорные клетки; краевые эпителиальные клетки (короткие стрелки), определяющие границы органа вкуса; \* – слизистая клетка [Гентен с соавт., 2016]

**Зрение.** Глаза у большинства рыб расположены по бокам головы. Зрение у рыб монокулярное, т.е. каждый глаз видит самостоятельно. Спереди монокулярное зрение каждого глаза перекрывается, и образуется бинокулярное зрение (всего 15–30°). Основным недостатком монокулярного зрения – неточная оценка расстояния. Глаза рыб чаще без век, большие и круглые с уплощенной поверхностью роговицы. У кефалей и некоторых сельдей развиваются жировые веки. У ряда видов акул есть подвижное веко в переднем углу глаза – так называемая мигательная перепонка, наполовину закрывающая глаз, защищая его от механических повреждений при атаке хищников. Глубоководные виды рыб могут иметь огромные глаза, приспособленные к плохой освещенности. У ряда глубоководных и пещерных рыб глаза отсутствуют.

Глаз состоит из трех концентрических слоёв: наружного (из склеры и роговицы), среднего (включает сосудистую оболочку глазного яблока, радужную оболочку), внутреннего (сетчатки) (рис. 108).

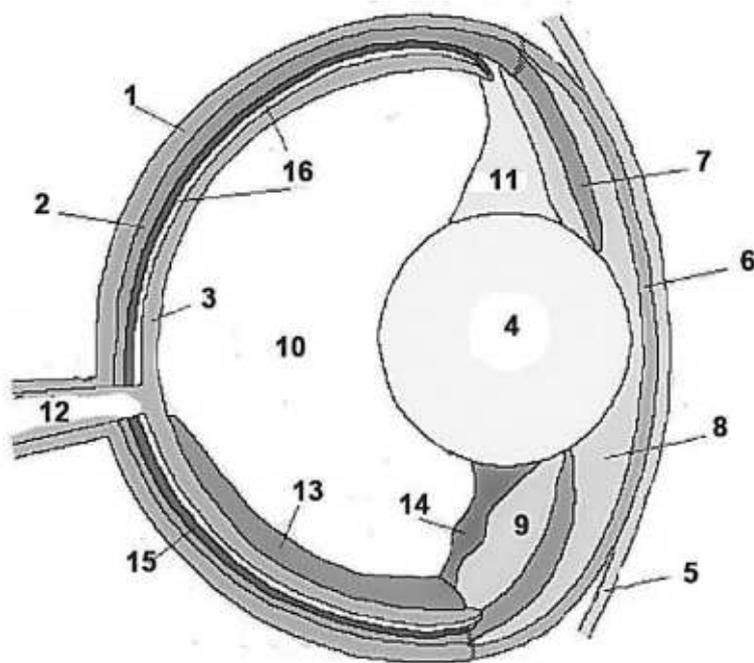


Рисунок 108. Схема строения глаза костистой рыбы: 1 – склера; 2 – сосудистая оболочка; 3 – сетчатка; 4 – хрусталик; 5 – дермальная часть роговицы; 6 – склеральная часть роговицы; 7 – радужная оболочка; 8 – передняя камера глаза; 9 – задняя камера глаза; 10 – стекловидное тело; 11 – ресничная связка; 12 – зрительный нерв; 13 – серповидный отросток; 14 – мышца хрусталика; 15 – пигментный слой; 16 – серебристая оболочка [Bony fish..., 2020]

*Склера* толстая, имеет наружную оболочку из гиалинового хряща, образует стенку задней части глаза, граничит со стромой роговицы. Это – не преломляющая среда у рыб, защищает глаз от механических повреждений. В передней части глаза склера образует прозрачную *роговицу* уплощенной формы.

*Роговица* состоит из дермальной, склеральной частей и тонкого эндотелия (рис. 109). Дермальная часть роговицы – непигментированный многослойный плоский эпителий, граничащий с кожей головы. Склеральная часть – мембранная строма из коллагеновых волокон.

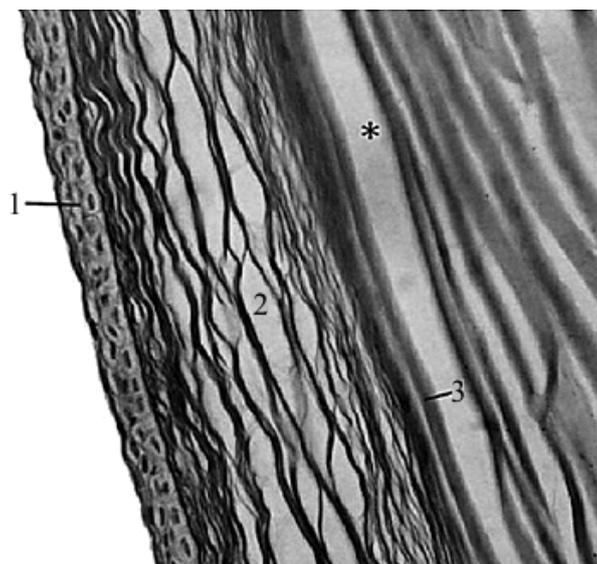


Рисунок 109. Строение роговицы глаза рыб: 1 – плоский многослойный эпителий (дермальный слой); 2 – коллагеновые волокна склерального слоя; 3 – эндотелий внутренней поверхности; \* – передняя водянистая камера [Гентен с соавт., 2016]

Дополнительные элементы глаза: хрусталик, водянистая влага, заполняющая все пространство камер глаза, стекловидное тело.

*Хрусталик* рыб сферический или слегка эллипсоидный и жёсткий, своей формы не изменяет. Выдаётся в переднюю водянистую камеру глаза почти до роговицы, обеспечивая широкое поле зрения. Прозрачная капсула хрусталика из углеводов и гликопротеинов (рис. 110) защищает его, в том числе от проникновения личинок паразитических организмов (например, трематод). Ткань хрусталика не содержит кровеносные сосуды, состоит из внеклеточного матрикса, секретиромого клетками. Клетки организованы в две группы: снаружи хрусталик составлен клетками однослойного эпителия, контактирующими с передней камерой глаза, далее лежат погружённые в стекловидную жидкость вытянутые в волокна клетки. В верхней части глаза хрусталик поддерживается связкой, а в нижней части он при помощи особой глазной мышцы (колокола Галлера) прикрепляется к серповидному отростку на дне глазного яблока, который имеется у большинства костистых рыб. Зрительная аккомодация (настройка на резкость) совершается при сокращении глазной мышцы движением хрусталика ближе или дальше от сетчатки. Хрусталик имеет такую же плотность, как и вода, в результате чего свет, проходя через роговицу и него, фокусируется на сетчатке, где получают четкие изображения, без изменения кривизны хрусталика.

Водянистая влага камер глаза по составу сходна с плазмой крови, содержит питательные вещества, необходимые для функционирования внутриглазных тканей, а также продукты обмена, которые далее выводятся в кровоток.

Стекловидное тело – гелеподобное прозрачное вещество, заполняющее пространство между хрусталиком и сетчаткой.

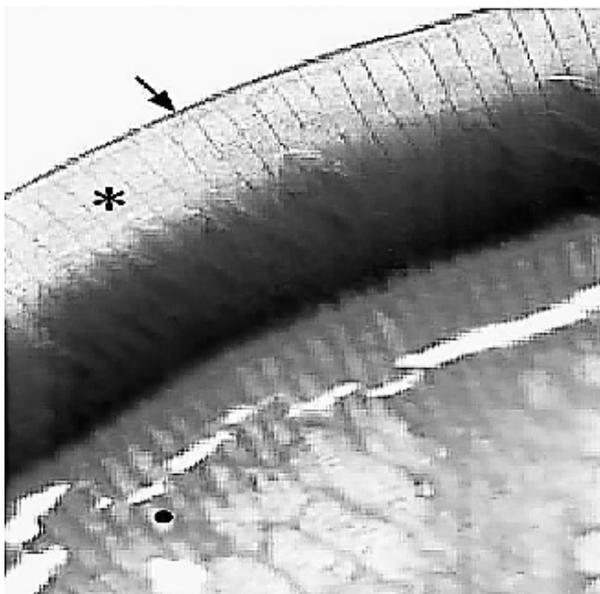


Рисунок 110. Строение хрусталика *Astronotus ocellatus*: капсула (стрелка); \* – слой эпителиальных клеток; (.) – вытянутые клетки поверхности хрусталика, обращённой к задней камере глаза [Гентен с соавт., 2016]

*Сосудистая оболочка* глаза рыб (*хороид*) состоит из трех слоёв: граничащего со склерой слоя соединительной ткани; сосудистой пластины с крупными кровеносными сосудами; граничащей с сетчаткой очень развитой хориокапиллярной пластины с системой артериол и капилляров (формируют «чудесную сеть»). С помощью сосудистой оболочки осуществляется кровоснабжение бедной сосудами сетчатки, обеспечивая ее высокую потребность в кислороде. В участке, где в глаз входит зрительный нерв, располагается характерная для рыб сосудистая железа.

В передней части глаза сосудистая оболочка переходит в *радужную оболочку* (рис. 106), лежащую тонким слоем поверх передней поверхности хрусталика (так как он выдвинут через *зрачок* в водянистую переднюю камеру). Оболочка разделяет водянистую (переднюю) и стекловидную (заднюю) камеры глаза. У многих пресноводных рыб зрачок неподвижен, некоторые виды могут его сужать и расширять (угорь, камбалы, звездочет, хрящевые); в зависимости от вида, его форма варьирует от круглой до щелевидной.

*Сетчатая оболочка (ретина)* глаза рыб *дуплексная* (состоит из зрительных клеток (фоторецепторов) двух типов: палочек и колбочек) (рис. 111). Включает 10 слоёв: примыкающий к хороиду *эпителий* из *пигментных клеток* (пигментоцитов); удлинённые верхние части колбочек и палочек; наружная

пограничная мембрана; наружная ядерная зона, содержащая тела и ядра *клеток фоторецепторов*; наружный сетевидный слой (область формирования синапсов); внутренний ядерный *слой биполярных клеток*, передающих импульсы, поступающие от фоторецепторов, и ассоциативные глиальные клетки; внутренний сетевидный слой (область формирования синапсов); внутренний *слой ядер ганглионарных клеток*, принимающих импульсы от биполярных клеток и посылающих волокна в составе оптического нерва в зрительные доли среднего мозга; внутренняя мембрана из аксонов глиальных клеток.

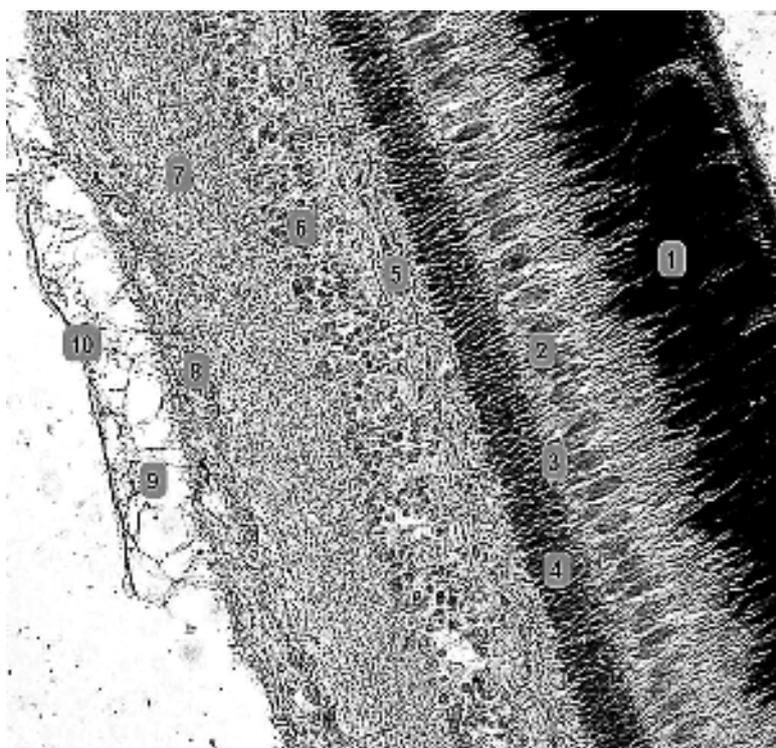


Рисунок 111. Строение сетчатки глаза форели: 1 – клетки пигментного эпителия (пигментоциты); 2 – наружные части фоторецепторов (палочек и колбочек); 3 – пограничная мембрана; 4 – наружный ядерный слой (включает ядра фоторецепторов); 5 – наружный синаптический слой (зона контактов аксонов); 6 – внутренний ядерный слой (включает ядра биполярных клеток); 7 – внутренний синаптический слой (зона контактов аксонов); 8 – зона ганглиозных клеток; 9 – слой волокон зрительного нерва (аксоны ганглиозных клеток); 10 – внутренняя пограничная мембрана [Гентен с соавт., 2016]

*Фоторецепторные клетки* глаза рыб (палочки и колбочки) устроены по общему плану: наружная часть – из фоточувствительного пигмента (родопсина / порфиropсина); ниже – заполненный митохондриями эллипсоид, миоид из скоплений сократимых опорных фибрилл и ядро. Наружные части и эллипсоиды соединены ресничной шейкой с девятью нервными волокнами. Палочки длиннее

(около 100 мкм) и тоньше колбочек, с цилиндрическими наружными частями и эллипсоидами. Колбочки имеют коническую наружную часть и эллипсоид в форме луковицы, функционируют при хорошем освещении, воспринимают цвета. Разные группы колбочек рыб чувствительны к разным областям видимого спектра света (красной, зелёной или синей). Рыбы воспринимают световые волны в 400-750 нм. Почти все рыбы (кроме сумеречных и большинства хрящевых) имеют цветное зрение. Также возможно, как это отмечено для лососёвых, что сетчатка многих рыб обладает специализированными чувствительными к ультрафиолетовому свету колбочками. Палочки улавливают свет в сумерках, нечувствительны к цвету. Соотношение в сетчатке колбочек и палочек очень варьирует у рыб, в зависимости от условий обитания (например, у глубоководных рыб есть только палочки). В зависимости от количества и качества фоторецепторов, особенностей пигментного слоя сетчатки рыб подразделяют на: 1) сумеречных (в пигментных клетках мало меланина, в сетчатке есть только палочки); 2) дневных (в пигментных клетках много меланина, в сетчатке колбочки крупные, палочки немногочисленны).

*Ретиномоторная реакция* фоторецепторов глаза – механические процессы в сетчатке глаза, связанные с перестройкой взаимного расположения фоторецепторов (палочек и колбочек), и пигментных клеток с гранулами меланина, в соответствии с уровнем освещённости. Световая адаптация глаза – саморегуляция функций организма. Днём палочки скрыты гранулами меланина пигментных клеток, и рецепторная часть колбочек выдвинута к свету. При недостатке света гранулы меланина открывают путь света к палочкам – их рецепторная часть приближена к свету; рецепторная часть колбочек при этом удалена от источника света.

*Серебристая оболочка* глаза рыб («зеркальце») расположена ниже фоторецепторов (под сетчаткой). Это – отражающий слой, создающий феномен «светящиеся глаза» (как у хищных млекопитающих), приводит к повышению световой чувствительности глаза. Положение «зеркальца» и его качество варьируют: может располагаться в хороиде; может быть объединен с пигментным эпителием сетчатки.

У рыб различная острота зрения. Шарообразная форма хрусталика делает их близорукими: в прозрачной воде обычно они видят предметы на расстоянии не более 10-12 м (и этот результат лучше, чем у человека в 10 раз). Четкое зрение рыбам обеспечено только в пределах около 1,5 м. Лучше всех видят дневные хищные рыбы. Хрящевые рыбы – наиболее дальнозоркие (видят до 15 м), так как способны сужать и расширять зрачок глаза.

Со снижением освещенности у одних видов рыб размер глаз увеличивается, и они способны улавливать слабый свет (глубоководные рыбы:

морской окунь, светящиеся анчоусы), у других видов рыб размер глаз при снижении освещенности, наоборот, уменьшается (налим, речной угорь).

Угол зрения у рыб очень велик: не поворачивая тела, они могут видеть предметы каждым глазом по вертикали в зоне около  $150^\circ$  и по горизонтали до  $170^\circ$ , что объясняется расположением глаз по обеим сторонам головы и положением хрусталика, сдвинутого к самой роговице.

Среди рыб есть виды с необычным (двойным) зрением, у них развиваются бифокальные глаза. Например, некоторые виды рыб из отряда карпозубообразных больше времени проводят в верхнем слое воды – выставляют над водой верхнюю половину глаз и одновременно наблюдают за тем, что происходит в воде и в воздухе: каждый их глаз поделен горизонтальной перегородкой пополам (и роговица и сетчатка глаза двойные, есть два зрачка – верхний и нижний), хрусталик имеет овальную форму (верхняя часть – более плоская, а нижняя более выпуклая), что позволяет получать на сетчатке четкое изображение предметов и под водой и над ее поверхностью. У ряда рыб из отряда окунеобразных (семейство чешуйчатых собачек: мексиканская мниерпа и галапагосская диалома) бифокальные глаза разделены пополам вертикальной перегородкой – в расщелинах скал располагают свое тело вертикально и, выставив из воды часть головы, одновременно осматривают пространство под водой и над ее поверхностью.

### **Вопросы для самопроверки**

1. Опишите особенности хеморецепции у рыб, назовите органы обоняния и вкуса, где они находятся?
2. Опишите строение вкусовых почек у рыб.
3. Опишите строение обонятельной розетки у рыб, иннервацию органов обоняния.
4. Опишите особенности внешнего строения глаз рыб.
5. Опишите внутренне строение глаза рыб (перечислите последовательно слои, оболочки, камеры, другие структурные элементы).
6. Опишите строение склеры и роговицы глаза рыб.
7. Опишите внешнее и внутреннее строение хрусталика рыб, его функции, как совершается зрительная аккомодация у рыб?
8. Опишите сосудистую оболочку глаза рыб, её функции.
9. Опишите радужную оболочку глаза рыб, её функции.
10. Опишите строение сетчатой оболочки глаза рыб.
11. Опишите состав, строение и функции фоторецепторных клеток глаза.
12. Опишите серебристую оболочку рыб («зеркальце»), её функции.
13. Опишите ретиномоторную реакцию фоторецепторов глаза.
14. Что такое бифокальный глаз, у каких рыб он развился?

## **ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 15. Строение акустико-латеральной системы. Электрорецепторные и электрические органы рыб.**

**Цель работы:** изучить особенности строения и функционирования отделов и элементов акустико-латеральной системы рыб (внутреннего уха, боковой линии), электрорецепторов и электрических органов рыб.

### **Задание по работе:**

1. Изучить гистологическое строение внутреннего уха рыб (лабиринта с его рецепторами камер (сенсорными макулами) и рецепторами ампул полукружных каналов (ампулярными гребнями), строение отолитов), принципы функционирования его структур;

2. Изучить строение боковой линии рыб, ее невромастов, их функционирование;

3. Изучить гистологическое строение и особенности функций электрорецепторных органов рыб пассивной и активной электрорецепции (мормиромастов первого типа (ампулярных электрорецепторов), мормиромастов второго типа, бугоркового органа);

4. Изучить гистологическое строение и особенности функционирования электрических органов рыб;

5. Выполнить необходимые для отчетности рисунки.

### **Материалы и оборудование**

Наглядные материалы компьютерной презентации, в том числе схемы строения боковой линии туловища рыб, ее невромастов, цифровые микрофотографии строения внутреннего уха рыб с полукружными каналами, камерами лабиринта, с отолитами в камерах, строения рецепторов камер (сенсорных макул) и ампул полукружных каналов (ампулярных гребней), строения электрического органа рыб; ноутбук, проектор, монитор.

### **Методические указания по выполнению работы**

1. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают состав акустико-латеральной системы рыб, функции органов, в нее входящих, строение внутреннего уха, боковой линии (рис. 110-114а, б);

2. Изучая цифровую микрофотографию макулы камеры отолитов лабиринта внутреннего уха рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 113), отмечают состав и строение клеток ее эпителия (ресничных, опорных), их функции при обеспечении слуха рыбы;

3. Пользуясь цифровой микрофотографией ампулярного гребня лабиринта внутреннего уха рыбы (черно-белый вариант фото – на рис. 113б), изучают особенности строения его сенсорного эпителия, купулы, опорной ткани;

4. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают варианты строения воздушного пузыря рыб, определяют

его функции, разбираются с классификацией рыб по особенностям строения газового пузыря, строение, принцип работы и функции веберова аппарата ряда открытопузырных видов рыб;

5. Изучая цифровую микрофотографию невромаста боковой линии туловища рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 114в), находят в его эпителии сенсорные клетки с ресничками, опорные клетки, в эпителии стенки канала – эпителиальные и слизистые клетки; разбираются с функционированием ресничных клеток невромаста при восприятии звуковых вибраций, иннервацией невромаста;

6. По наглядным материалам компьютерной презентации и теоретическому материалу данного пособия обучающиеся изучают классификации рыб (с примерами видов) по их способности к электрорецепции и генерации электрическими органами разрядов (неэлектрические, малоэлектрические и электрические рыбы; пассивная и активная электрорецепция);

7. По цифровым микрофотографиям двух видов электрорецепторных органов рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 115а, б) изучают особенности строения мормиромастов i (пассивные электрорецепторные органы) и ii типа (активные электрорецепторы); рассматривают сенсорные клетки эпителия, выстилающего ампулы или полости, опорные клетки, слизистую «пробку» или колпачок из эпителиальных клеток, перекрывающих вход в полость или канал. Обращают внимание на функции органов;

8. Изучая цифровые микрофотографии электрорецепторных бугорковых органов рыб (черно-белый вариант фото – на рис. 115в), находят их сенсорные клетки (нейроны), лежащие под электрорецептивным эпидермисом в толще дермиса в отдельных полостях, окруженных волокнистой капсулой, рядом видны опорные клетки, знакомятся с функциями бугорковых органов;

9. По наглядным материалам компьютерной презентации обучающиеся изучают строение сенсорного эпителия ампул лоренцини (черно-белый вариант фото – на рис. 112) – разновидности ампулярных органов с функцией пассивного электрорецептора, обычных у скатов и акул. Находят крупные термо- и электрорецепторные клетки, снабженные на поверхности крупными микроворсинками – киноцилиями, а между ними – имеющие микрореснички опорные клетки.

10. На наглядных материалах компьютерной презентации обучающиеся рассматривают варианты расположения, степени развития, строения и мощности электрических органов у сильноэлектрических (южно-американских угрей, африканского сома, электрического ската, рыбы звездочёт) и слабоэлектрических (звездчатого ската, гнатонемуса, гимнарха, гимнотуса) рыб;

11. На цифровой микрофотографии (черно-белый вариант фото – на рис. 116) изучают гистологическое строение электрического органа рыб:

находят столбики из многоядерных клеток электроцитов – модифицированных рабдомиоцитов глубоких боковых мышц тела рыбы (их мембраны генерируют электрическое напряжение). Отмечают слои защитной богатой кровеносными сосудами студенистой соединительной ткани, скрепляющей между собой столбики электроцитов и изолирующей их друг от друга, и коллагеновые перегородки, разделяющей слои электроцитов. Находят крупный электрический нерв, иннервирующий электрические органы;

12. Выполняют необходимые для отчетности рисунки: гистологическое строение макулы и ампулярного гребня лабиринта внутреннего уха рыбы (рис. 113); строение боковой линии туловища и невромаста рыб (рис. 114); электрорецепторные органы рыб (рис. 115); гистологическое строение электрического органа рыб (рис. 116).

### Теоретический материал, необходимый для выполнения работы

**Акустико-латеральная система рыб** – совокупность органов специализированной механорецепции, адаптированных к восприятию относительных смещений организма и внешней среды. Рыбы способны воспринимать вибрацию, передающуюся по воде. Механорецепторы у рыб есть во внутреннем ухе (система слуха, оценки силы тяжести и равновесия), боковой линии.

**Внутреннее ухо** имеет *три полукружных канала костного лабиринта* (ориентированных во взаимно перпендикулярных плоскостях: один – в горизонтальной и два – в вертикальных), заполненные эндолимфой (рис. 112).

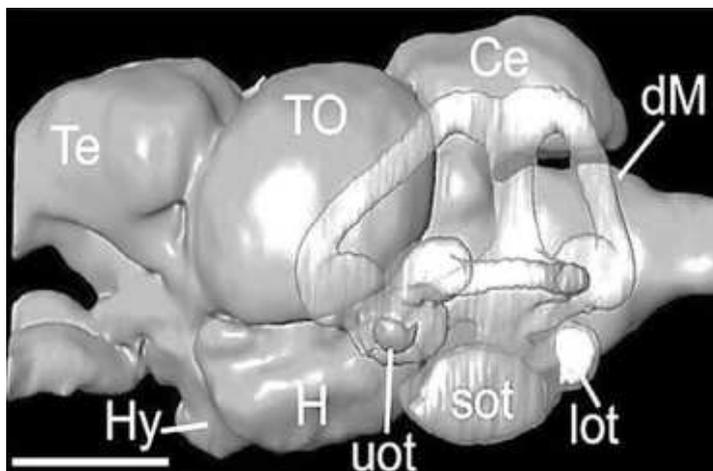


Рисунок 112. Строение лабиринта внутреннего уха рыбы на фоне отделов головного мозга (Te – передний мозг; TO – средний мозг; Ce – мозжечок; Hy – гипофиз; H – гипоталамус; dM – продолговатый мозг): полукружные каналы и камеры лабиринта с отолитами в трёх камерах: отолит lapillus (uot) – в камере utriculus; отолит sagitta (sot) – в камере sacculus; отолит asteriscus (lot) – в камере lagena (3D изображение томографического сканирования) [Schulz-Mirbach et al., 2013]

В каналах есть три расширения – *камеры*: *utricleus* (овальный мешочек), *sacculus* (круглый мешочек) и *lagena* (улитка), выстланные плоским эпителием (рис. 112). Каждая камера содержит твердую каменистую структуру («ушной камушек») – *отолит*: *lapillus* в камере *utricleus*, *sagitta* в камере *sacculus* и *asteriscus* в камере *lagena* (рис. 112).

Кроме того, на внутренней стенке каждой камеры расположена *макула* (рис. 113) – пятно из сенсорного эпителия, состоящего из механорецепторных ресничных клеток, опорных клеток (рис. 114б). Отолиты лежат близко к макуле на поверхности чувствительных клеток, их смещение при изменении положения тела и влиянии ускорений вызывает механическое раздражение подлежащих ресничных рецепторных клеток и появление соответствующих сигналов, направляющихся в мозг.

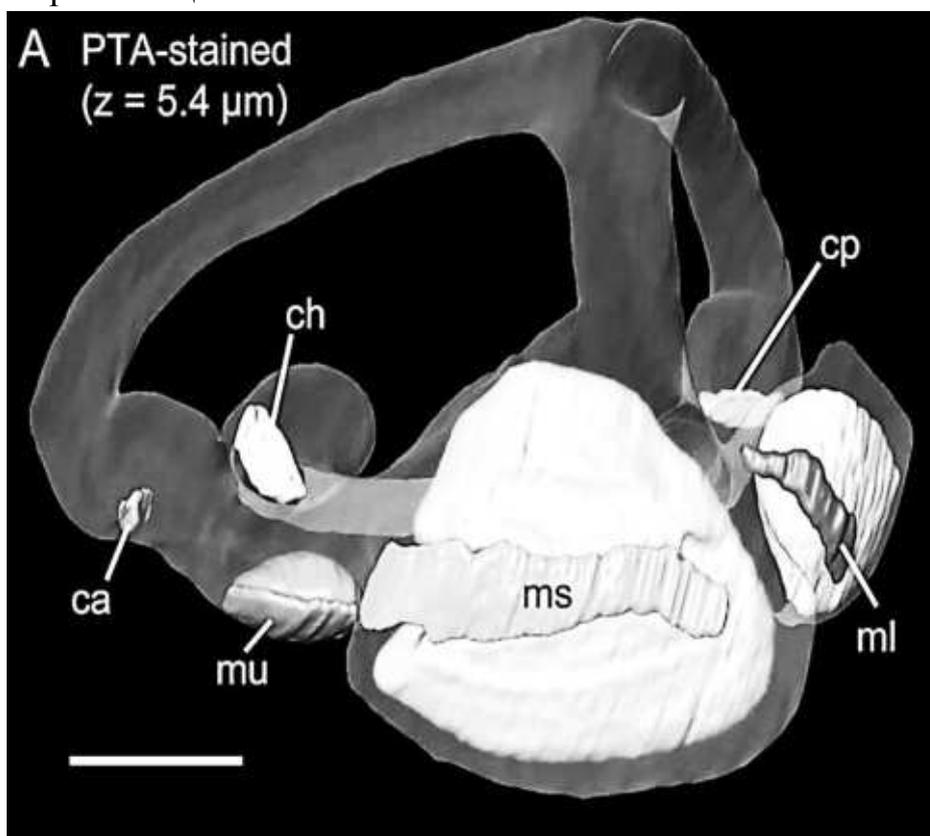


Рисунок 113. Рецепторы камер (макулы) и ампул (ампулярные гребни) полукружных каналов лабиринта внутреннего уха рыбы: *tu* – макула в камере *utricleus*; *ms* – макула в камере *sacculus*; *ml* – макула в камере *lagena*; *ca* – ампулярный гребень в ампуле переднего канала; *ch* – ампулярный гребень в ампуле горизонтального канала; *cr* – ампулярный гребень в ампуле заднего канала (3D изображение томографического сканирования) [Schulz-Mirbach et al., 2013]



Рисунок 114. Гистологическое строение макулы (а) и ампулярного гребня (б) лабиринта внутреннего уха рыбы: а – пучки ресничек на апикальной поверхности сенсорных клеток макулы (*стрелки*), клетки подстилаются опорными клетками; б – ампулярный гребень: 1 – ресничные сенсорные клетки; 2 – опорные клетки (под ними – соединительная ткань с кровеносными сосудами); 3 – купула, покрывающая сенсорные клетки; 4 – реснички сенсорных клеток, погруженные в субстрат купулы [Гентен с соавт., 2016]

В расширениях каналов лабиринта (*ампулах*) (рис. 113), выстланных однослойным плоским эпителием, располагаются сенсорные структуры – *ампулярные гребни* (рис. 113, 114б). Гребень включает сенсорные клетки (нейроны), реснички которых погружены в железистую купулу.

Размер и форма полукружных каналов, ампул, камер, строение отолитов, расположение типов сенсорных клеток у разных видов рыб могут отличаться.

Волосковые клетки макул и гребней действуют как детекторы вибрации воды: колебания усиливаются при их проведении через скелет головы, что порождает вибрации эндолимфы полукружных каналов – они улавливаются клетками и передают сигналы в мозг. Каждое изменение в положении тела рыба ощущает слуховыми нервами, идущими к её внутреннему уху. Внутреннее ухо обеспечивает рыбам восприятие звуковых волн (вибраций) широкого диапазона (0,05–5 кгц).

*Воздушный (газовый) пузырь* функционирует как резонирующая камера, чтобы производить или принимать звук. У некоторых открытопузырных видов рыб, в основном пресноводных (каarp, сом, боуфин), он соединен с внутренним ухом четырьмя косточками Веберова аппарата (измененные верхние отростки первых четырёх позвонков, сочлененные в жесткое соединение). Косточки передают колебания от газового пузыря к мембране полукружных каналов

лабиринта, а потом к их эндолимфе на комплекс отолитов в камерах саккулюс – лагена. Это увеличивает возможность обнаружения звука. У сельдеобразных с этой же целью от газового пузыря вперед идут трубчатые расширения, достигающие каналов лабиринта.

**Боковая линия.** Восприятия звуковых вибраций сенсорных органов боковой линии у рыб близки диапазону внутреннего уха. Система боковой линии – комплексная сенсорная система, включающая каналы с чувствительными органами по сторонам головы и туловища (рис. 115а). Каналы головы – костные углубления, покрытые иногда кожей, периодически открываются наружу. Обычно одиночные каналы туловища простираются от жаберной крышки до хвоста, прикрыты чешуёй. Каналы выстланы однослойным плоским эпителием со слизистыми клетками.

В каналах расположены сенсорные органы *невромасты* (рис. 115б, 115в), в которых среди опорных клеток содержатся чувствительные ресничные клетки; реснички (одна, крупная киноцилия и несколько мелких стереоцилий) заключены в желеобразную купулу, контактируют с водой, оценивают вибрацию воды, передают полученные сигналы по миелинизированным нервным волокнам, формирующим нерв боковой линии. Есть ещё свободные неврوماсты, распределенные по телу случайно. Неврوماсты улавливают тонкие движения воды (более всего – колебания низкой частоты).

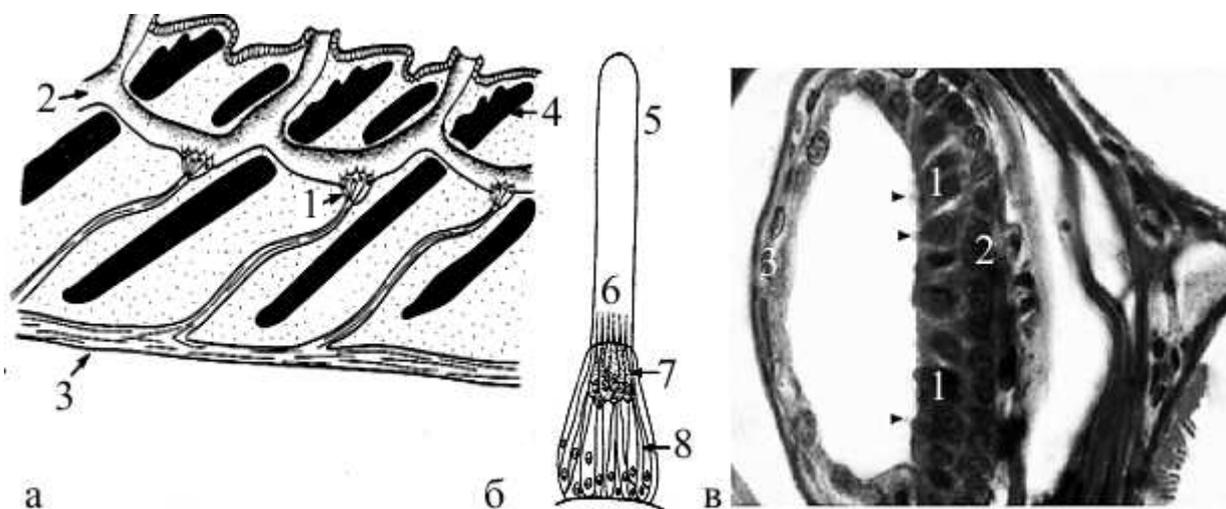


Рисунок 115. Схемы строения боковой линии туловища (а) и невроста рыб (б): 1 – неврост; 2 – канал боковой линии; 3 – нерв боковой линии, подходящий к невросту; 4 – чешуя; 5 – желеобразная купула; 6 – реснички сенсорных клеток; 7 – сенсорные клетки; 8 – опорные клетки; гистологическое строение невроста рыб (в): 1 – сенсорные клетки невроста; (▶) – указывает на пучки ресничек сенсорных клеток; 2 – опорные клетки; 3 – однослойный эпителий стенок канала боковой линии со слизистыми клетками [Франтов, 1982; Гентен с соавт., 2016]

**Электрорецепция и электрические органы рыб.** Рыбы – редкие относительно электрорецепции животные, иногда оснащенные органами генерации электрических разрядов.

*Электрорецепция* – способность ощущать электромагнитные сигналы через воду. Используется гидробионтами в электролокации (обнаружение объектов) и электросвязи. Огромное большинство рыб – очень мало электрические животные: специализированные электрогенерирующие органы и развитые электрорецепторы у них отсутствуют. У малоэлектрических рыб (например, некоторые сомы, полиптерусы) электрические органы отсутствуют, но есть *пассивная (ампулярная) электрорецепция*. У электрических рыб (например, электрические сомы, электрические скаты и прочие) есть электрогенерирующие органы и *активная электрорецепция*.

Электрорецепторные рыбы оценивают электрические сигналы, присутствующие в окружающей среде, с помощью специальных электрорецепторов (разновидность механорецепторов).

При *пассивной электролокации* рыбы ощущают слабые биоэлектрические поля, генерируемые всеми другими животными из-за активности их нервов и мышц. У рыб источник этих полей еще – ионные насосы, связанные с осморегуляцией на жаберной мембране (поле модулируется открытием и закрытием рта и жаберных щелей). Пассивная электролокация выполняет ориентационную функцию: помогает рыбам в поиске добычи, обеспечивает обнаружение других рыб, избегание хищников и, возможно, ориентацию во время миграций по магнитному полю Земли.

Пассивные электрорецепторы: *ампулярные органы* (в том числе *ампулы Лоренцини*) воспринимают низкочастотные сигналы (частотой от менее 1 Гц до десятков Гц), генерируемые биологическими и небиологическими источниками.

*Ампкулярный орган* (называют еще мормиромаст I типа) представляет собой полость внутри эпидермиса, выстланную многими сенсорными клетками, окруженными опорными клетками; полость продолжена открывающимся наружу каналом, закупоренным слизистой железой (из полисахаридов) пробкой (рис. 116а).

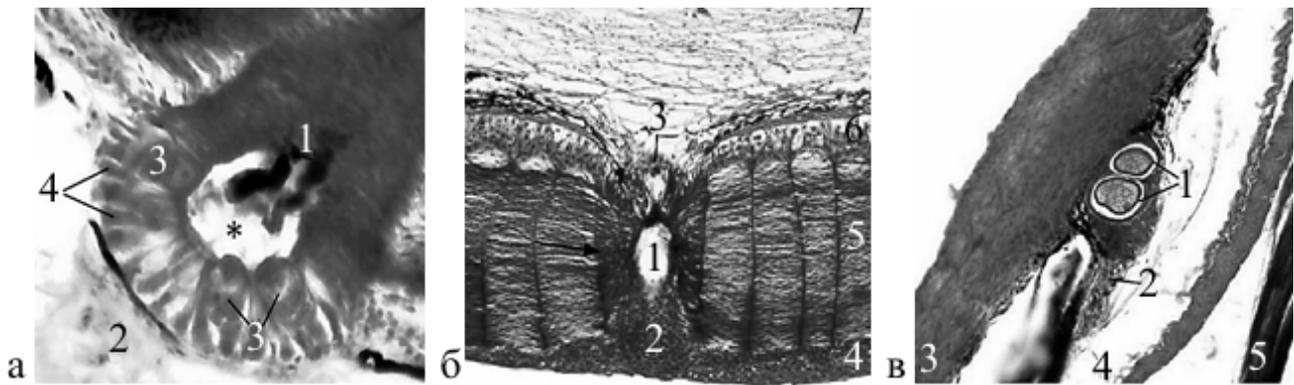


Рисунок 116. Электрорецепторные органы рыб: а – ампулярный орган (мормиромаст I типа): \* – полость ампулы; 1 – железная пробка канала; 2 – соединительная ткань; 3 – сенсорные клетки; 4 – добавочные опорные клетки; б – мормиромаст II типа: 1 – полость органа; 2 – колпачок эпителиальных клеток; 3 – сенсорные и опорные клетки; 4 – поверхностные многогранные эпителиальные клетки; 5 – плоские эпителиальные клетки промежуточного слоя; 6 – клетки базального слоя эпидермиса; 7 – рыхлая соединительная ткань; в – бугорковый орган: 1 – сенсорные клетки в отдельных полостях; 2 – волокнистая капсула; 3 – электрорецептивный эпидермис; 4 – дермис; 5 – скелетные мышцы [Гентен с соавт., 2016]

*Ампулы Лоренцини* – чувствительные электрорецепторы на роstralной части головы скатов и акул. Состоят из гроздей мелких ампул, выстланных сенсорным эпителием, содержащим терморецепторные и электрорецепторные клетки (крупные, с крупными микроворсинками – киноцилиями) и опорные клетки с микроресничками (рис. 117). Ампулы заполнены особым желе, заключены в капсулы из коллагеновой соединительной ткани. От ампул идут каналы, заполненные особым желе, их длина у видов варьируется. Каналы открываются на поверхности кожи порами (видны как темные пятна, их распределение на теле видоспецифично). Каждая ампула иннервирована пучком нервных волокон лицевого нерва (VII пара). Функции органов: улавливают изменения температуры воды, электрические поля, генерируемые движущимися животными.

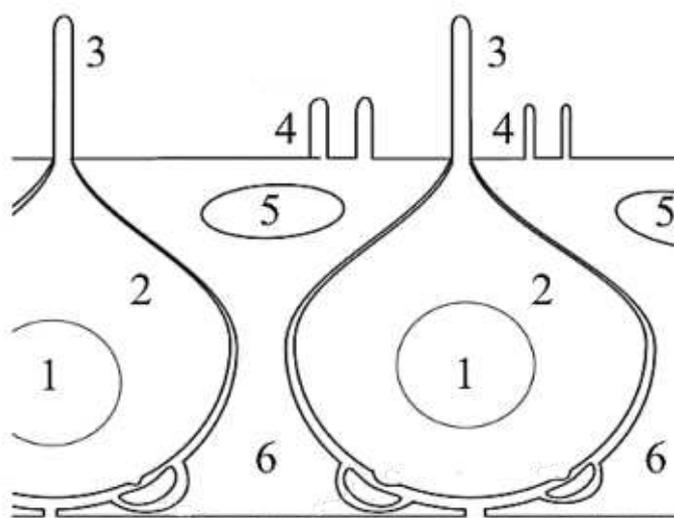


Рисунок 117. Схема строения сенсорного эпителия ампулы Лоренцини: 1 – ядро; 2 – рецепторная клетка; 3 – киноцилия; 4 – микрореснички опорных клеток (6); 5 – ядра опорных клеток [Schulz-Mirbach et al., 2013]

Органы *активной электрорецепции* ощущают электрические поля окружающей среды при помощи генерации рыбой (эмиссии – испускании электронов) слабых электрических полей мощностью тока менее 1 В, и оценивая с помощью электрорецепторных органов искажения этих полей, отраженных от объектов. Используют оценку электрических импульсов для ориентации, хищничества. Встречаются чаще у рыб семейств гимнотид (Южная Америка) и мормирид (Африка). Органы активной электрорецепции – *мормиромасты* (или мормиромасты II типа) – выполняют главную роль в электрокоммуникации (дальность действия составляет десятки сантиметров), при регистрации разрядов электрических органов других гидробионтов. Мормиромаст представляют собой полость внутри эпидермиса (часто – ротовой полости), заполненную кислыми мукополисахаридами и закрытую сверху колпачком из эпителиальных клеток (рис. 116б). Выстилающий полость эпидермис содержит сенсорные клетки двух типов (А и В), опорные клетки. Это – самый распространённый тип активных электрорецепторов.

*Бугорковые органы* лежат в толще эпидермиса и вдаются в дермис, не открываются во внешнюю среду (каждый окружен базальной мембраной) (рис. 116в). Их эпителий содержит чувствительные к электрическим токам клетки (нейроны; каждая клетка заключена в отдельную полость), опорные клетки. Активны в электролокации в целом: с помощью них рыбы распознают особей своего вида, хищников, объекты различной электропроводности.

Иннервация органов активной электрорецепции происходит с помощью миелинизированных нервов боковой линии. Аfferентные (чувствительные) нервы от электрорецепторов подходят к электросенсорной доле заслонки

мозжечка (medulla). В мозге мормирид, у которых хорошо развита активная электрорецепция, очень гипертрофированы центры, оценивающие сигналы от чувствительных рецепторов, поэтому – чудовищно развита заслонка мозжечка, закрывающая сверху весь мозг (ее называют “mormyrocerebellum”).

**Электрические органы** рыб это – чаще измененные поперечнополосатые мышечные волокна (рабдомиоциты). Исключение – например, пресноводные рыбы семейства Sternachidae (отряд Gymnotiformes): их электрический орган представляет собой совокупность окончаний двигательных нейронов (мотонейронов).

Расположение и степень развития электрических органов варьирует. У *сильноэлектрических* пресноводных южно-американских угрей *Electrophorus* почкоподобные электрические органы лежат по бокам тела (от начала туловища до конца хвоста, занимают около 4/5 длины тела), могут создавать напряжение тока до 860 В и силу тока до 0,04 А. У сильноэлектрического африканского сома *Malapterurus electricus* развитые электрические органы составляют 1/4 массы тела, располагаются вдоль тела между кожей и скелетными мышцами; сом способен вырабатывать напряжение, достигающее 450 В при силе тока 0,1-0,5 А. У атлантического сильноэлектрического ската *Torpedo* почкоподобные электрические органы, расположенные на обеих сторонах головы (от жабр до передней части грудного плавника), составляют до 1/6 массы тела, могут вырабатывать напряжение тока 20-220 В при силе тока до 50 А. У североамериканской рыбы звездочёт (*Astroscopus*) расположенные позади глаз электрические органы могут вырабатывать электрические разряды до 50 В.

*Слабоэлектрические* морские рыбы (например, звездчатый скат *Raja*) и пресноводные рыбы (гнатонемус *Gnathonemus*, гимнарх *Gymnarchus*, гимнотус *Gymnotus*, мормириды) – чаще ночные хищники, с помощью своих нитевидных электрических органов, залегающих в туловищном отделе, хвостовом стебле, испускают электрические импульсы для ориентации в пространстве и поиска пищи.

Каждый электрический орган состоит из многих столбиков, составленных многоядерными клетками – электроцитами, мембраны которых являются электрическими генераторами (рис. 118). Их морфология изменчива (чаще дисковидной формы), цитоплазма заполнена гликогеном. Имеют две разных стороны: рыхлую (с удлиненными выростами – папиллами) иннервированную сторону и бугорчатую неиннервированную сторону. Клетки столбика сложены вместе так, что нервная сторона поверхности клеток имеет одно направление. Электроциты изолированы богатым сосудами студенистым материалом мезодермального происхождения.

Столбики, скрепленные и изолированные слоями защитной студенистой соединительной ткани и коллагеновой перегородкой, могут располагаться

поперек тела (от брюшной до спинной поверхности: *Torpedo*) или тянутся продольно (от хвоста к голове: *Electrophorus*). У *Torpedo* в каждом органе 500-1000 столбиков с 400-1000 электроцитами в столбике. У *Electrophorus* – 60-70 столбиков с 6-10 тыс. электроцитов в каждом, его электрические органы могут генерировать напряжение свыше 500 вольт. У электрического сома (*Malapterurus*) около 2 млн электрических пластинок распределены беспорядочно. Разряды излучаются сериями залпов; форма, продолжительность и последовательность зависят от степени возбуждения и вида рыбы. Электрические органы иннервируются ветвями блуждающего, лицевого, языкоглоточного нервов. В целом служат для защиты, нападения, внутривидовой сигнализации и ориентации в пространстве.

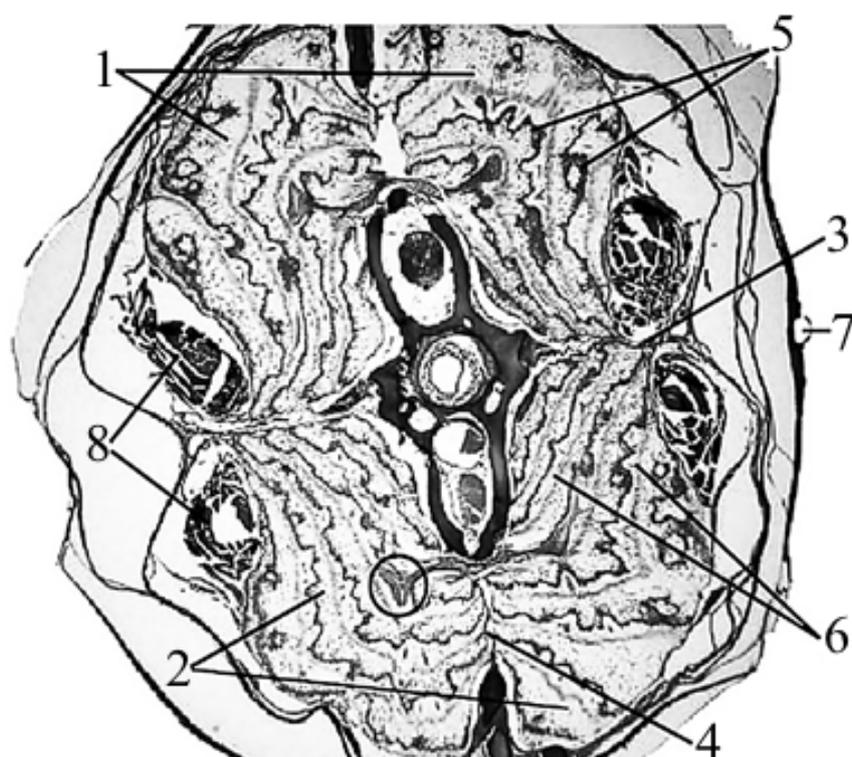


Рисунок 118. Гистологическое строение электрического органа рыб:  
 1 – спинные парные части; 2 – брюшные парные части органа;  
 3 – горизонтальная соединительнотканная перегородка; 4 – соединительная  
 ткань и отростки позвонков; 5 – электроциты (модифицированные  
 рабдомициты глубоких боковых мышц), генерирующие электрические  
 сигналы; 6 – два слоя защитной студенистой соединительной ткани,  
 изолирующей электроциты, отделены друг от друга коллагеновой  
 перегородкой; 7 – канал системы боковой линии; 8 – боковые пучки мышечных  
 волокон (рабдомицитов); крупный электрический нерв (в круге в нижней  
 левой части органа) [Гентен с соавт., 2016]

### **Вопросы для самопроверки**

1. Дайте общую характеристику сенсорных систем, опишите их классификации.
2. Опишите общий план строения анализатора сенсорной системы.
3. Охарактеризуйте виды рецепторов по характеру воспринимаемых ими стимулов и по гистологическому происхождению.
4. Опишите строение и принципы функционирования структур внутреннего уха рыб.
5. Расскажите про отолиты рыб (определение, строение, локализация, функции).
6. Опишите строение рецепторов камер (сенсорных макул) полукружных каналов лабиринта внутреннего уха.
7. Опишите строение рецепторов ампул (ампулярных гребней) полукружных каналов лабиринта внутреннего уха.
8. Опишите строение боковой линии рыб, ее рецепторных структур. Каковы ее функции?
9. Какие органы и структуры тела рыб (кроме внутреннего уха, боковой линии) помогают осуществлять слуховую рецепцию?
10. Дайте определение электрорецепции. Какова классификация рыб по их способности ощущать электромагнитные сигналы и вырабатывать электрические разряды?
11. Охарактеризуйте особенности пассивной электролокации у рыб.
12. Опишите строение и функции ампул Лоренцини хрящевых рыб.
13. Охарактеризуйте особенности активной электролокации у рыб.
14. Каково гистологическое строение и функции электрорецепторов разного типа (3 варианта) у рыб.
15. Опишите варианты строения электрических органов рыб.
16. Опишите варианты расположения электрических органов у рыб, степени их развития, мощности генерации ими электрических разрядов, с примерами видов рыб для каждого варианта.
17. Опишите гистологическое строение электрического органа рыб.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Альбертс, Б. Молекулярная биология клетки. В 3 томах / Б. Альбертс, А. Джонсон, Д. Льюис и др. – Москва. – Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований, 2013. – Т. 1. – 808 с. – ISBN 978-5-4344-0112-8.
2. Антонов, В.Ф. Липидные мембраны при фазовых превращениях / В.Ф. Антонов, Е.Н. Смирнова, Е.В. Шевченко; РАН, Моск. о-во испытателей природы. – Москва: Наука, 1992. – 136 с. – ISBN 5-02-004090-8.
3. Аппарат (комплекс) Гольджи // Биология: цитология. 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://blgy.ru/apparat-goldzhi/>
4. Арефьев, В.А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов / В.А. Арефьев, Л.А. Лисовенко. – Москва: Изд-во ВНИРО, 1995. – 406 с.
5. Бекиш, О.-Я.Л. Медицинская биология и общая генетика: учеб. для студентов учреждений высш. образования по специальности "Лечебное дело" / О.-Я.Л. Бекиш, В.Я. Бекиш; М-во здравоохранения Республики Беларусь, Витебский гос. мед. ун-т. – Изд. 2-е, испр. и доп. – Витебск: ВГМУ, 2011. – 542 с.
6. Введение в ихтиологию: учебное пособие / Н.В. Ильмаст. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. – 148 с.
7. Гентен, Ф. [Genten F.] Атлас гистологии рыб: учебное пособие: пер. с англ. и науч. ред. Шутов В.А. / Ф. Гентен, Э. Тервинге, А. Данги [F. Genten, E. Terwinghe, A. Danguy]. – Санкт-Петербург: Проспект Науки, 2016. – 216 с.
8. Гинзбург, А.С. Развитие осетровых рыб / А.С. Гинзбург, Т.А. Детлаф, О.И. Шмальгаузен // Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок. – Москва: Наука, 1981. – 134 с.
9. Гистология, эмбриология, цитология: учебник / Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина, Е.Ф. Котовский и др.; под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. – 6-е изд., перераб. и доп. – Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2014. – 800 с. – ISBN 978-5-9704-2952-5 [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.studmedlib.ru/book/ISBN9785970436639.html>
10. Зайцева, А.Н. Исследование морфологической изменчивости ооцитов фаз вителлогенеза у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) / А.Н. Зайцева, Н.С. Смирнова-Залуми, Н.И. Захарова // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 6. – С. 782–789.
11. Золотова, Т.Е. Гистология / Т.Е. Золотова, И.П. Аносов. – 2-е изд., испр. и доп. – Москва: Юрайт, 2020. – С. 253–278 с. – ISBN 978-5-534-07283-9.

12. Иваницкий, М.Ф. Анатомия человека / М.Ф. Иваницкий; под ред. Б.А. Никитюка, А.А. Гладышевой, Ф.В. Судзиловского. – Москва: Sport, 2018. – №14. – С. 36.
13. Ивков, В.Г. Липидный бислой биологических мембран / В.Г. Ивков, Т.Н. Берестовский; Отв. ред. чл.-корр. АН СССР Л.Д. Бергельсон; Институт биологической физики АН СССР. – Москва: Наука, 1982. – 224 с.
14. Коничев, А.С. Молекулярная биология: учебник для вузов / А.С. Коничев, Г.А. Севастьянова, И. Л. Цветков. – Москва: Издательство Юрайт, 2022.. – 422 с. – ISBN 978-5-534-13468-1.
15. Кроветворение, функции клеток крови рыб. Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина. StudFiles. Файловый архив студентов. 2015. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://studfile.net/preview/1757493/>
16. Кузнецов, С.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров, В.Л. Горячкина. - Москва: Медицинское информационное агентство, 2002. – 374 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://nsau.edu.ru/images/vetfac/images/ebooks/histology/histology/>
17. Кузнецов, Ю.К. Гаметогенез, стадии зрелости и оплодотворения у костистых и осетровых рыб: методические указания / Ю.К. Кузнецов. – Калининград, 1972. – 39 с.
18. Лабораторные методы исследования в клинике: справочник / Под ред. проф. В.В. Меньшикова. – Москва: Медицина, 1987. – 368 с.
19. Лилли, Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия: пер. с англ. / Р. Лилли. – Москва, 1969. – 646 с.
20. Микодина, Е.В. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы / Е.В. Микодина, М.А. Седова, Д.А. Чмилевский, А.Е. Микулин, С.В. Пьянова, О.Г. Полуэктова. – Москва: Изд-во ВНИРО. – 2009. – 112 с.
21. Методические рекомендации к практическим занятиям по теме "Филогенез зубочелюстного аппарата позвоночных животных" / Н.Г. Давыдова, С.Н. Левицкий, А.В. Хромова. – Архангельск: Изд-во СГМУ, 2016. – 50 с.
22. Микроскопическая техника: руководство / Под редакцией Д.С. Саркисова, Ю.Л. Перова. – Москва: Медицина, 1996. – 544 с. – ISBN: 5-225-02820-9
23. Миофибриллы. Биология и медицина [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://medbiol.ru/>
24. Об отличиях: разница между митохондриями и хлоропластами. 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://thedifference.ru/chem-otlichayutsya-mitohondrii-ot-hloroplastov/>
25. Обухов, Д.К. Общая характеристика класса Рыб (Pisces) и организации их нервной системы / Д.К. Обухов // Атлас по морфологии нервной

системы животных [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.zin.ru/projects/neuromorphology/taxonomy/Pisces.html>

26. Ольшанский, В.М. Подводная коммуникация и ориентация на гальванических токах: автореф. дис. ... доктора физико-математических наук: 03.00.02/ Ольшанский Владимир Менделевич; Ин-т теорет. и эксперим. биофизики РАН. – Пущино, 2004. – 49 с.

27. Пименов, А.В. Пособие по биологии для поступающих в ВУЗы / А.В. Пименов, О.В. Гончаров. – Москва : ЭНАС-КНИГА, 2006. – 504 с.

28. Рибосомы: строение и функции // Литература. 2021. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://tvercult.ru/nauka/ribosomyi-stroenie-i-funktsii>

29. Рубин, А.Б. Биофизика, учебник в 2 тт. – 3-е изд., испр. и доп. / А.Б. Рубин. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2004. – ISBN 5-211-06109-8.

30. Рыжова, Л.Н. Некоторые данные об эколого-физиологических особенностях рыб озер Байкал и Хубсугул / Л.Н. Рыжова, Л.И. Тютрина // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2009. – Т. 2. – № 1. – С. 90–96. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://sibir.arktifikh.com/index.php/ozera-sibiri/216-nekotorye-dannye-ob-ekologo-fiziologicheskikh>

31. Стасевич, К. Как клетка чинит свою ДНК / К. Стасевич // Наука и жизнь. – 2015. – № 11. – с. 30–38.

32. Стволинская, Н.С. Цитология: учебник для бакалавров по направлению подготовки "Педагогическое образование и Биология" / Н.С. Стволинская. – Москва: Прометей, 2012. – 238 с. – ISBN 978-5-7042-2354-2.

33. Студитский, А.Н. Мышечная ткань / А.Н. Студитский, Б.Ф. Коровкин // Большая медицинская энциклопедия: в 30 т. / гл. ред. Б.В. Петровский. – 3-е изд. – Москва: Советская энциклопедия, 1981. – Т. 16: Музеи – Нил. – С. 43–51.

34. Тимонин, А.К. Плазматическая мембрана / А.К. Тимонин. – Большая Российская энциклопедия. Серия БРЭ. – Москва: Научное издательство "Большая Российская энциклопедия", 2014. – Т. 26. – с. 326–327.

35. Франтов, Г.С. Электрические органы рыб и электроразведка / Г.С. Франтов // Геология и живая природа. Уровни организации вещества, бионика и геоника, клетки и газовой-жидкостные включения - Ленинград: Недра, 1982. – 144 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.activestudy.info/elektricheskie-organy-ryb-i-elektrozvedka>

36. Функции и типы нервных волокон // Медицина. Физиология. 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.grandars.ru/college/medicina/typy-nervnyh-volokon.html>

37. Характеристика строения и функций тканей позвоночных животных // Профильное обучение. 2019. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://profil.adu.by/mod/book/view.php?id=1019&chapterid=1414>
38. Цепкин, Е.А. "Четырехглазые" рыбы / Е.А. Цепкин // Наука и жизнь. – 2022. – №7. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.nkj.ru/archive/articles/8797/>
39. Ченцов, Ю.С. Общая цитология: учебник / К. Стасевич. – 2-е изд. – Москва: Изд-во Моск. Ун-та, 1984. – 352 с.
40. Шмальгаузен, И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных / И.И. Шмальгаузен. – Москва: Советская наука, 1947. – 541с.
41. Электрические органы / Мегаэнциклопедия Кирилла и Мефодия [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://megabook.ru/article/%D0%AD%D0%BB%D0%B5%D0%BA%D1%82%D1%80%D0%B8%D1%87%D0%B5%D1%81%D0%BA%D0%B8%D0%B5%20%D0%BE%D1%80%D0%B3%D0%B0%D0%BD%D1%8B>
42. Эндоплазматический ретикулум // Информационно-справочный ресурс по биологии. 2014. [Электронный ресурс] Режим доступа: [http://www.cellbiol.ru/book/kletka/jendoplazmaticheskiy\\_retikulum](http://www.cellbiol.ru/book/kletka/jendoplazmaticheskiy_retikulum)
43. A lifespan atlas of the zebrafish / Bio-Atlas. Zebrafish atlas at the Jake Gittlen Laboratories for Cancer Research. NIH grant 5R24 RR01744, Jake Gittlen Cancer Research Foundation, and PA Tobacco Settlement Fund. The Pennsylvania State University, 2007-2013 [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://bio-atlas.psu.edu/zf/index.php>
44. Bony fish eye multilang. 2020. [Электронный ресурс] Режим доступа: [https://en.m.wikipedia.org/wiki/File:Bony\\_fish\\_eye\\_multilang.svg](https://en.m.wikipedia.org/wiki/File:Bony_fish_eye_multilang.svg)
45. Chertovich, A. Crumpled globule formation during collapse of a long flexible and semiflexible polymer in poor solvent / A. Chertovich, P. Kos // Journal of Chemical Physics. – 2014. – Vol. 141. – №13. – P. 134903 (1–7).
46. Endocrine glands. II Adrenal glands / SlideToDoc. 2022 [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://slidetodoc.com/endocrine-glands-ii-adrenal-glands-prof-menna-abdeldayem/>
47. Eritrocitai: struktūra, forma ir funkcija. / Išsilavinimas. 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://lt.modern-info.com/13679819-erythrocyte-structure-shape-and-function-the-structure-of-human-erythrocytes>
48. Hematology. Fish health management. Cold blooded vertebrates. Primary site of hematopoiesis is anterior fourth of the kidney Spleen is an accessory area of hematopoiesis as well as the site for blood cell destruction. 2012. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://cdn.slideserve.com/sana/hematology>
49. Hetzer, M.W. The Nuclear Envelope // Cold Spring Harb Perspect Biol. – 2010. – Iss. 2(3): a000539. doi:10.1101/cshperspect.a000539

50. Gilbert, S.F. Early development in fish. *Developmental Biology*, Seventh Edition / S.F. Gilbert // Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 2003. ISBN 0-87893-258-5

51. Itou, J. Regenerative responses after mild heart injuries for cardiomyocyte proliferation in zebrafish / J. Itou, R. Akiyama, S. Pehoski, X. Yu, H. Kawakami, Y. Kawakami // *Dev. Dyn.* – 2014. – №243. – P. 1477–1486.

52. Itou, J. Migration of cardiomyocytes is essential for heart regeneration in zebrafish / J. Itou, I. Oishi, H. Kawakami, T. J. Glass, J. Richter, et. al. // – *Development.* – 2012. – №139. – P. 4133–4142.

53. Langeland, J. The embryology of fish / J. Langeland, C.B. Kimmel // In S.F. Gilbert, A.M. Raunio (eds.) *Embryology: constructing the organism*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997. – P. 383–407.

54. Perinuclear space. *Biology Online* [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.biologyonline.com/dictionary>

55. Schulz-Mirbach, T. Sensory epithelia of the fish inner ear in 3D: studied with high-resolution contrast enhanced microCT / T. Schulz-Mirbach, H. Martin, B.D. Metscher // In: *Frontiers in Zoology*, 2013. – P. 10–63.

56. Slomianka, L. Blue histology- vascular system / L. Slomianka // Department of Anatomy and Human Biology. The University of Western Australia. 2000 [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://ecannabiculteur.free.fr/SITES/UNIV%20W.AUSTRALIA/mb140/CorePages/Vascular/Vascular.htm>

57. Tahara, N. Cell migration during heart regeneration in zebrafish / N. Tahara, M. Brush, Y. Kawakami // *Dev. Dyn.* – 2016. – №245. – P. 774–787.

58. Tamm, M.V. Anomalous diffusion in fractal globules. *Physical Review Letters* / M. Tamm, L.I. Nazarov, A.A. Gavrilov, A.V. Chertovich // 2015. – Vol. 114. – Iss. 17. – 12 p.

Учебное издание

**Судник Светлана Александровна  
Шутов Владимир Александрович**

**ГИСТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ**

*Редактор И.В. Голубева*

Подписано в печать 01.06.2023 г. Формат 60 ×90 1/16.  
Уч.-изд. л. 13,3. Печ. л. 11,3. Тираж 30 экз. Заказ № 36.

Издательство федерального государственного бюджетного  
образовательного учреждения высшего образования  
«Калининградский государственный технический университет».  
236022, Калининград, Советский проспект, 1