Доклады Академии наук СССР
1955. Том 101, № 1

ГИСТОЛОГИЯ

И. М. ПЕСТОВА

ОБРАЗОВАНИЕ ЭРИТРОЦИТОВ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ КОСТИСТЫХ РЫБ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ИХ РАЗВИТИЯ

(Представлено академиком Н. Н. Аничковым 13 XII 1954)

Существует представление, что источником развития первых клеток крови у костистых рыб является только так называемая промежуточная клеточная масса, представляющая собою зачаток мезодермы. Однако в работах, на основании которых возникло такое представление, не учитывалось влияние условий внешней среды на кроветворение. Данные, полученные на одном виде рыб, нередко переносились на представителей других видов, живущих в иных условиях аэрации и температуры.

Мы поставили своей целью выяснить влияние условий развития рыб на их кроветворение. Удобным объектом в этом отношении являются костистые рыбы, так как среди них встречаются формы, развивающиеся в самых различных условиях. К тому же кроветворение у костистых рыб изучено недостаточно.

Для исследования были взяты различные в экологическом отношении группы рыб, а именно: литофильные рыбы — озерный лосось (Salmo salar L. m. sebaro gir), сиг лудога (Coregonus lavaretus Ludoga Pol.); пелагофильные рыбы — обыкновенная килька (Clupeonella delicativa caspia Svetov.); рыбы, вынашивающие икру в выводковой камере самца,— морской конек (Hippocamus sp.). Материал по развитию ладожского лосося, сига и обыкновенной кильки был собран автором и получен путем искусственного оплодотворения с дальнейшей инкубацией икры в условиях лаборатории. По развитию морского конька использован материал, собранный в свое время В. К. Шмидтом, и хранившийся в гистологической лаборатории Молотовского государственного университета. Изучение производилось на различных стадиях развития в следующей последовательности: 1) прежде всего, по возможности при жизни, изучалось поведение животного на разных стадиях развития; 2) прижизненно определялась стадия развития и велись наблюдения; 3) после фиксации изготовлялись серийные срезы в различных плоскостях на каждой стадии; 4) под микроскопом изучалось развитие всех систем, причем особое внимание было обращено на развитие сосудисто-кроветворной системы.

Материал фиксировался ценкер-формолом, спирт — формалином, 5% формалином с уксусной кислотой, по Слонимскому, на выявление гемоглобина в клетках крови и по Карнуа. Материал заливался в парафин, целлоидин и по Петерфи.

Во всех случаях делались непрерывные серии срезов толщиной в 5 μ. Окраска производилась: эозин-азуром II, водяной синей — эозином по Ольшвангу, железным гематоксилином, гематоксилином по Гарновскому и гематоксилин — эозином.

При изучении развития первых клеток крови в онтогенезе рыб, относящихся к различным в экологическом отношении группам, мы обратили внимание на значительные различия в кроветворении, в зависимости от

конкретных условий развития данного вида, в первую очередь условий аэрации.

Мы обнаружили, что наиболее мощное и раннее развитие сосудисто-кроветворной системы наблюдается у ладожского лосося, который, в отличие от ряда других видов рыб, закапывает свою икру в песчано-каменистый грунт, что создает затрудненные условия для дыхания. У этого лосося, развивающегося при температуре 2°, образование первых клеток крови происходит на стадии закладки осевого комплекса органов, т. е. через 11 дней после замыкания бластопора.

Источником образования первых клеток крови является мезенхима тела и желточного мешка, которая на данной стадии развития находится у лосося в процессе своей начальной дифференцировки и дает большое количество клеток крови гемоглобинового ряда. Первые клетки крови — гемоцитобласты — появляются одновременно как в теле, так и на желтке еще до циркуляции плазмы в сосудах. Основная масса клеток крови образуется в теле зародыша из компактной мезенхимной закладки, именующейся промежуточной клеточной массой. На желтке источником образования первых клеток крови являются свободные мезенхимные клетки, выселяющиеся из периферического мезобласта в области его расположения (рис. 1). В дальнейшем, по мере обрастания желтка мезобластом, выселяющиеся из него клетки формируют островки по краю обрастания периферического мезобласта (рис. 2). В конце эмбрионального периода, когда эритроциты первой генерации находятся на высокой стадии дифференцировки, а кроветворные органы еще отсутствуют, в кроветворение включается эндотелий. С включением кроветворных органов эритробластическая способность эндотелия затухает.

По тому же типу происходит образование первых клеток крови у ладожского сига, развивающегося при такой же температуре и относящегося к той же экологической группе. Однако у сига, откладывающего свою икру на поверхности дна, где условия аэрации более благоприятные, развитие первых клеток происходит на 10 дней позднее, чем у лосося. Первые клетки крови здесь также развиваются в период дифференцировки мезенхимы тела и желточного мешка.

Развитие морского конька идет в камере самца, изолированной от водной среды. При этом яйца погружены в особую губчатую ткань, пронизанную густой сетью кровеносных сосудов, идущих от отцовского организма. Эта ткань образует как бы «плаценту», через которую происходит дыхание зародышей. В развитии наблюдается очень раннее установление контакта зародыша с сосудами стенки камеры, что, надо полагать, и определило обильное развитие мезенхимы тела и желточного мешка. У морского конька в сравнении с лососем желточное кроветворение более выражено.

Иначе происходит развитие первых клеток эритроцитов у обыкновенной кильки, относящейся к пелагофильной группе. Эти рыбы на ранних стадиях онтогенеза развиваются в пловучем состоянии в поверхностных зонах воды, богатых кислородом, и газообмен длительное время осуществляется через поверхность тела путем диффузии.

Первые клетки крови, гемоцитобласты и эритробласты, у кильки появляются очень поздно в онтогенезе, а именно, в начале стадии оформив-

---

Рис. 1. Стенка желточного мешка ладожского лосося до циркуляции плазмы на желтке. Выселения клеток типа мезенхимных из периферического мезобласта желточного мешка. Об. имм. 90, ок. 40. Окраска азур-эозин

Рис. 2. Кровяные островки, закладывающиеся по краю периферического мезобласта стенки желточного мешка лосося. Об. 10, ок. 15. Окраска азур-эозин

Рис. 3. Разрез сердца кильки. *1* — полость предсердия, *2* — свернувшаяся плазма крови, *3* — эндотелиальные клетки, обособляющиеся от стенки сердца, *4* — гемоцитобласты эндотелиальной природы. Об имм. 30, ок. 40. Окраска азур-эозин

Рис. 4. *1* — предсердие сердца взрослой кильки, *2* — по ходу трабекул располагаются эритробласты. Об. 40, ок. 15. Окраска азур-эозин



Рис. 1

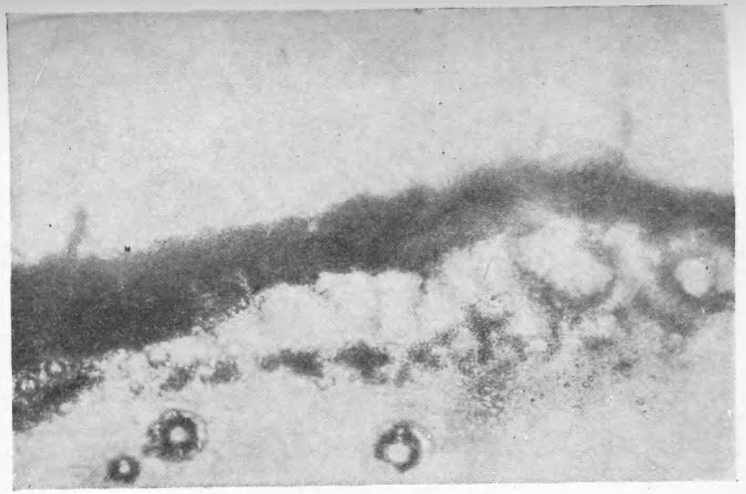
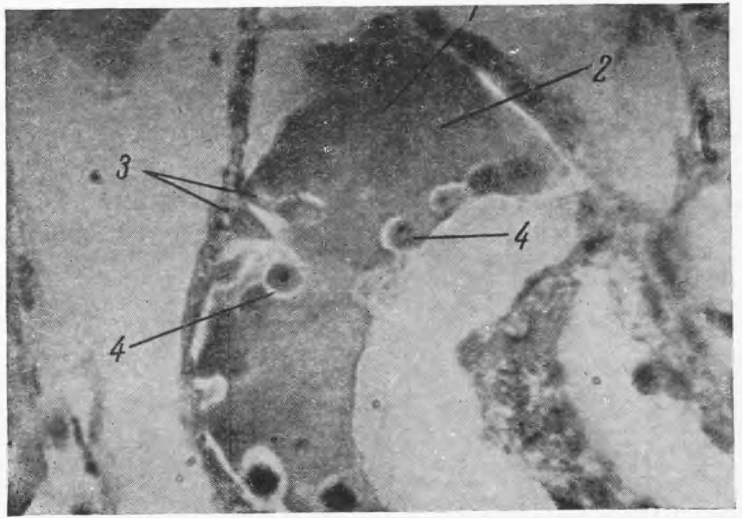
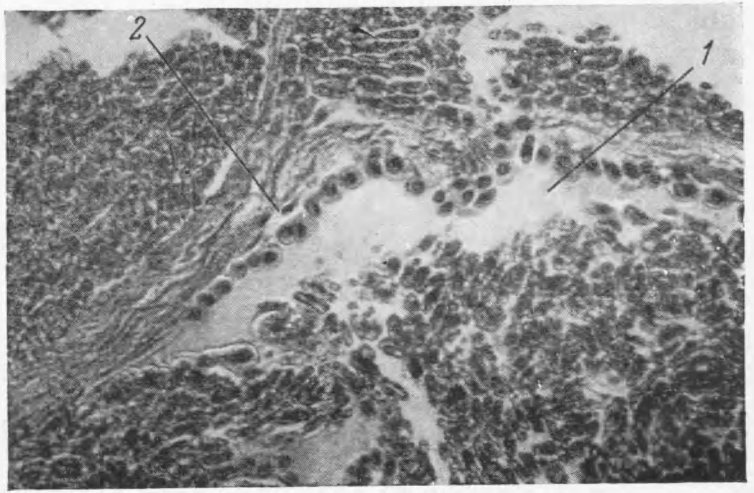


Рис. 2





шейся личинки, когда резорбировался желточный мешок, сформировались все основные системы органов, наблюдается усиленный рост тела в толщину и длину. При этом клетки внутренних органов оказываются настолько удаленными от поверхности тела, что снабжение организма кислородом путем диффузии уже недостаточно. В этот период и появляются первые клетки крови. Так как на этой стадии развития мезенхима уже дифференцировалась, а кроветворные органы еще отсутствуют, то основным источником образования клеток крови становится эндотелий сердца и некоторых сосудов. При этом первые клетки — гемоцитобласты — появляются в сердце (рис. 3). Сердце на этой стадии развития уже имеет трабекулы, которые ограничивают множество полостей, выстланных высоким эндотелием. Эндотелиальные клетки богаты базофильной протоплазмой с светлым, бедным хроматином, ядром с хорошо выраженным ядрышком. Эти клетки местами обособляются и становятся резко базофильными, а ядра их приобретают структуру, характерную для гемоцитобластов. Дальнейшая дифференцировка этих форм идет в направлении эритробластов. Изучение серии срезов, сделанных по длине туловища, показало, что на данной стадии развития клетки крови имеются только в сердце. Несколько позднее гематогенную способность приобретает эндотелий сосудов.

После включения кроветворных органов в кроветворение, эритробластическая способность сосудистого эндотелия заметно угасает. Исключение представляет эндотелий сердца, где в течение всего онтогенеза идет интенсивный эритропоэз (рис. 4).

Полученные нами данные свидетельствуют не о детерминации источников развития первых клеток крови, а о большой пластичности малодифференцированных элементов в системе организма как целого. Так называемая промежуточная клеточная масса не является единственным источником первых клеток крови гемоглобинового ряда, как это утверждают некоторые авторы ([1–3]). У тех рыб, у которых в дыхание вовлекается желточный мешок, первые клетки крови возникают в стенке желточного мешка в области распространения периферического мезобласта, дающего свободные клетки типа мезенхимных, дифференцирующихся в направлении гемоцитобластов.

У таких рыб, как килька, у которых отсутствует промежуточная клеточная масса, источником образования первых клеток крови — эритроцитов — является эндотелий венозных сосудов и сердца.

Изучение кроветворения у рыб различных экологических типов показало, что наиболее мощное и раннее развитие первых клеток крови гемоглобинового ряда наблюдается в онтогенезе тех рыб, у которых имеются менее благоприятные условия аэрации. Таким образом, условия развития зыродыша оказывают существенное влияние на развитие трофических тканей и, в частности, на кроветворение.

Наши данные показывают, что для решения вопроса об источниках развития первых клеток крови необходимо учитывать, на какой стадии онтогенеза появляются эти клетки, где они возникают и на какой стадии дифференцировки находятся малодифференцированные элементы, являющиеся источником их развития.

Наш материал по развитию клеток крови у костистых рыб, относящихся к различным в экологическом отношении группам, показал, что в каждом отдельном случае вопрос об источниках развития первых клеток крови следует решать с учетом особенностей развития данного вида.

Молотовский медицинский
институт

Поступило
18 XI 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] A. Brachet, Traité d'embryologie des Vertébrés, 1935. [2] S. R. Stockard, Proc. Am. Ass. anat., Anat. Record, 9, No. 1 (1915). [3] A. Swaen, A. Brachet, Arch. Biol., 20 (1904).