

О. В. Нечаєва

Розвиток органів сечостатевої системи в ранньому ембріогенезі *Balaenoptera acutorostrata*

(Представлено членом-кореспондентом НАН України І. Г. Ємельяновим)

For the first time, the research of the embryogenesis of the urogenital system in a Mysticeti representative, B. acutorostrata, is carried out. The data on topographic-anatomical interrelations between mesonephros, metanephros, and gonada in early embryogenesis are presented. The morphometric regularities of the formation of mesonephric and metanephric kidneys in interconnection with intraorgan differentiation processes are established. On the basis of comparative-embryological analysis of the research results, the heterochronies of the development of B. acutorostrata metanephros and gonada are found. The possibility of kidney's functioning in the prenatal period of the wales development is considered.

Ембріологічні дослідження китоподібних дозволяють простежити направленість і динаміку формування адаптивних рис гідробіонтних ссавців і, разом з тим, дають матеріал для порівняльно-ембріологічних досліджень. Саме аналіз ембріогенезу представників різних екологічних груп дозволить з'ясувати шляхи історичного становлення морфологічних адаптацій, виявлених у дефінітивних форм.

Мета роботи — вивчення розвитку сечостатевої системи в ранньому ембріогенезі представника вусатих китоподібних *Balaenoptera acutorostrata*. Ембріональний матеріал наданий д-ром біол. наук Ю. О. Міхальовим, за що автор висловлює йому щирі вдячності.

Дослідження проведено на ембріонах, тім'яно-хвостова довжина яких становила від 17 до 110 мм (17 мм — 1 екз., 28 мм — 1 екз., 37 мм — 1 екз., 42 мм — 1 екз., 45 мм — 2 екз., 50 мм — 3 екз., 52 мм — 1 екз., 60 мм — 4 екз., 65 мм — 1 екз., 70 мм — 3 екз., 80 мм — 1 екз., 90 мм — 2 екз., 100 мм — 5 екз., 105 мм — 1 екз., 110 мм — 2 екз.). Вивчались серії гістологічних зрізів завтовшки 7–10 мкм, забарвлені гематоксилін-еозином.

За результатами дослідження встановлено, що ембріони *B. acutorostrata* 17 мм завдовжки мають вже добре розвинуті первинні нирки, поздовжній розмір яких становить 2000 мкм. Вони розташовані з боків аорти, краніальні полюси знаходяться на рівні закладення серця, каудальні відділи досягають сечостатевого синуса. Структура мезонефроса утворена мезенхімними клітинами, мезонефричними канальцями та клубочками, по латеральному краю тягнеться вольфова протока. На цій стадії нараховується дев'ять мезонефричних тілець, які є функціональними одиницями первинної нирки. На каудальному полюсі органа знаходиться недиференційована нефрогенна тканина. Одночасно з прогресивним розвитком мезонефроса починається формування постійної нирки, або метанефроса. У місці переходу вольфової протоки в сечовід спостерігається компактне скупчення мезодермальної тканини, яке має овальну форму і являє собою закладення метанефроса. На досліджуваній стадії визначається також раннє закладення статевої залози — гонадний валик, розташований на вентральній поверхні мезонефроса, на рівні її каудальної третини.

У ембріона 28 мм завдовжки розмір мезонефроса становить 2600 мкм, ширина на каудальному полюсі в 2–2,5 раза перевищує таку на краніальному полюсі. Помітно удосконалена структура органа: капілярні клубочки більш диференційовані, просвіт канальців

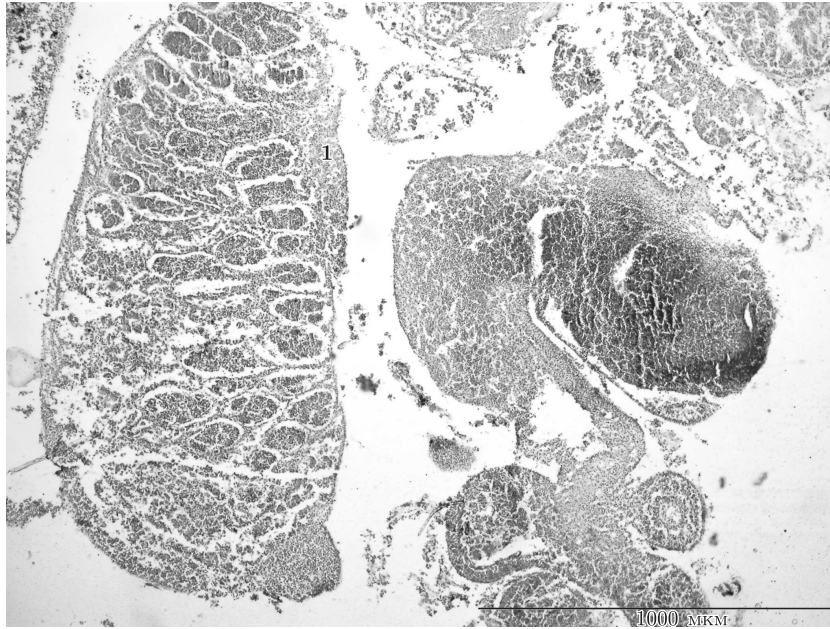


Рис. 1. Первинна нирка. Ембріон 28 мм завдовжки. Закладення статевої залози (1)

та їх довжина збільшились. Кількість мезонефричних тілець досягає 32 одиниць (рис. 1). Поряд з цим відзначено інтенсивний ріст кінцевої нирки, довжина якої сягає 1200 мкм. Метанефрос розташований з дорзального боку мезонефроса і відокремлений від останнього тонким прошарком мезенхіми. Структуру постійної нирки утворюють вирости первинної миски — майбутні збиральні трубки, навколо кінців яких починають концентруватися метанефрогенні клітини — матеріал для майбутніх нефронів. Закладення гонади на вказаній стадії стало більш помітним, воно трохи виступає в просвіт порожнини тіла. Її структура представлена однорідною клітинною масою, без ознак статевого диференціювання; це індіферентна стадія розвитку гонади.

У наступний період ембріогенезу (ембріони 37–42 мм завдовжки) продовжується прогресивний розвиток обох генерацій нирок: збільшується розмір і ускладнюється структура органів. Довжина первинної нирки наблизилась до 3000 мкм, у стромі органа продовжується утворення мезонефронів і розвиток сполучної тканини. На окремих світлих ділянках можна спостерігати етапи диференціювання мезенхіми в ембріональну сполучну тканину. Постійна нирка збільшилась у довжину до 1800–2000 мкм і розташована більш краніально. Відбулись значні зміни в гістоструктурі органа. Утворюється система збиральних каналців нирки, біля ампул яких концентруються клітини нефрогенної тканини — майбутні сечові каналці. Місцями можна спостерігати формування мальпігієвих клубочків. Центральні відділи нирки заповнені мезенхімою. Статеві залози внаслідок розростання в краніо-каудальному і поперечному напрямках збільшилися в розмірах та набули більш чітких контурів. Структура залоз представлена нечітко розмежованими тяжами первинних статевих клітин. В окремих випадках спостерігається неповне прилягання статевої залози до мезонефроса, що свідчить про початок процесу відокремлення гонад від первинних нирок.

На стадії 45 мм довжини ембріонів відмічено зміну положення вольфової протоки: на відміну від попередніх стадій вона розташована вентрально, що є наслідком обертання нирки навколо довгої осі. Існують дані про те, що у зародка кашалота завдовжки 14,5 мм воль-

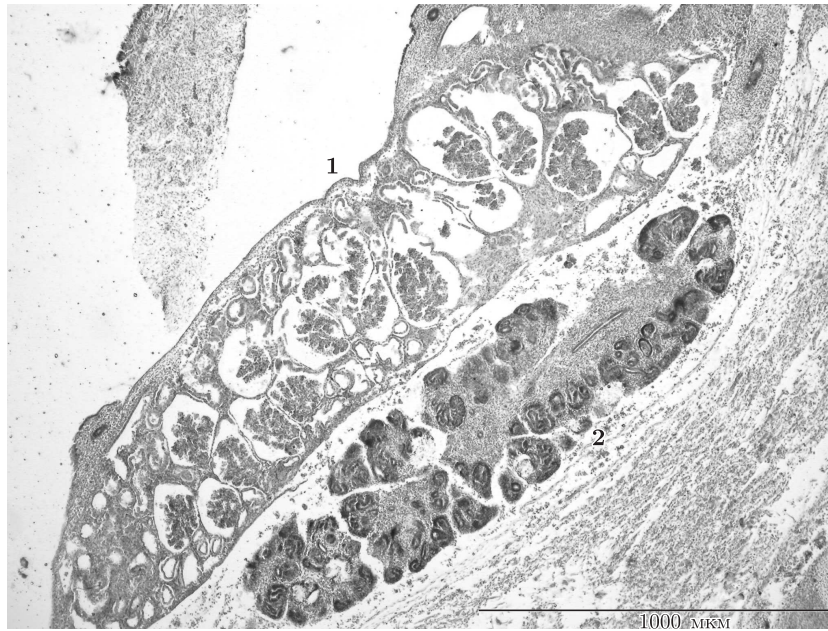


Рис. 2. Ембріон 45 мм завдовжки. 1 — первинна нирка, 2 — постійна нирка

фова протока оточує по спіралі весь мезонефрос [1]. Ми не спостерігали такого положення первиннониркової протоки у ембріонів *B. acutorostrata*. Характерною особливістю цієї стадії є поділ мезонефроса на звужену передню і розширену задню частки. Постійна нирка перемістилась більш краніально відносно мезонефроса і розташована позаду останнього. Їх розділяє прошарок мезенхіми (рис. 2). Структура органа представлена більшою, ніж на попередній стадії, кількістю судинних клубочків нирки, які оточують двошарові капсули. Спостерігається повне відокремлення статевої залози від мезонефроса. Контакт між двома органами відбувається за допомогою зв'язки, яка відходить від середини первинної нирки. Відмічаються ознаки статевого диференціювання гонад.

На стадії 50–52 мм довжини ембріонів продовжується прогресивний розвиток двох генерацій нирок — первинної і постійної, довжина яких становить відповідно 3500 і 2500 мкм. Внаслідок подальшого переміщення в краніальному напрямку постійна нирка впритул наблизилась до надниркової залози, прилягаючи до її дорзальної поверхні. Намічається поділ метанефроса на часточки. У відповідності з процесами статевого диференціювання змінюється структура гонад: в яєчниках визначаються невеликі скупчення статевих клітин — яйценосні кулі, в сім'яниках статеві елементи зосереджені у вигляді тяжів, нечітко відокремлених один від одного.

Для стадії 60–65 мм довжини характерні такі особливості. Первинна нирка набула свого найбільшого розміру — 4500 мкм. В ході морфогенезу відбувається “перелом”: на краніальному полюсі нирки починаються процеси деструкції, з'являються перші ознаки дегенерації нефронів, у той час як на каудальному полюсі продовжуються процеси новоутворення ниркових тілець. Постійні нирки збільшилися в розмірі (3450 мкм у довжину) і зайняли більш краніальне положення відносно первинних нирок на половину своєї довжини (рис. 3). Чітко виражений поділ метанефроса на часточки. Помітно ускладнилась гістоструктура органа: безпосередньо під капсулою виділяється вузька нефрогенна зона, визначаються мальпігієві тільця на ранніх стадіях формування. Гонади виявляють чітке статеве диференціювання.

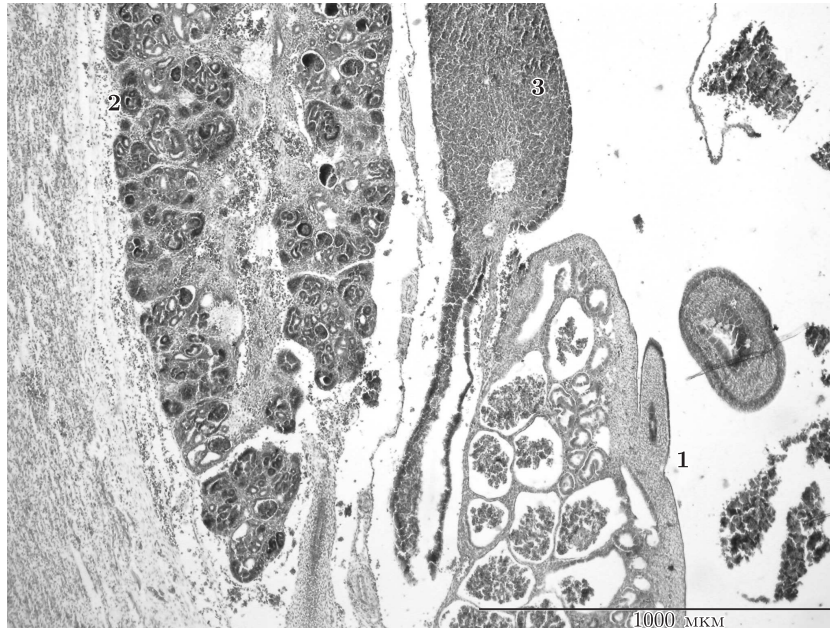


Рис. 3. Ембріон 60 мм завдовжки. 1 — первинна нирка, 2 — постійна нирка, 3 — сім'яник

Сім'яники від яєчників відрізняє смужка ембріональної сполучної тканини — майбутня білкова оболонка, а також виражені тяжі первинних статевих клітин. В яєчниках білкова оболонка помітно тонша, гоноцити зібрані в групи різного розміру (див. рис. 3).

На наступних стадіях розвитку *B. acutorostrata* відбувається послідовна дегенерація клубочків і каналців первинної нирки в краніо-каудальному напрямку і, відповідно, зменшення розмірів органа. На стадії 70 мм довжина мезонефроса становить 1800 мкм, він розташований на рівні каудального полюсу постійної нирки. Нормально диференційовані нефрони визначаються в середньому та задньому відділах органа. Постійні нирки значно збільшилися в розмірах (3900–4000 мкм), у корковій зоні відбуваються інтенсивні процеси закладення та диференціювання сечових каналців. Збільшилась кількість мальпігієвих тілець, які знаходяться на різних стадіях розвитку. Для гонад цього періоду характерними є інтенсивні процеси мітотичного поділу статевих клітин, внаслідок чого останні зменшуються в розмірах. Спостерігається вrostання в залозу кровоносних судин і елементів сполучної тканини з первиннониркової зв'язки.

У ембріонів 75–80 мм завдовжки топографія органів сечостатевої системи така: гонада знаходиться між первинною та постійною нирками, на вентральній поверхні останньої. Вольфова протока зміщена латерально і знову розташовується на дорсальному боці мезонефроса. Свою будову первинна нирка зберегла тільки на рівні гонад, де визначаються 5–6 нефронів з ознаками дегенерації. Постійна нирка досягла 4200–4700 мкм довжини і продовжує зміщуватись в краніальному напрямку. Ускладнилась гістоструктура органа: у міру галуження збиральних трубок на кінцях їх з нефрогенної тканини утворюються нові нефрони, відбувається розвиток сполучнотканинної стромы органа. Гонади розташовані на рівні каудальних полюсів постійних нирок, вони утворені малодиференційованою мезенхімою, серед клітин якої виділяються статеві елементи. Останні відрізняються світлою і прозорою цитоплазмою, а також відносно великими ядрами. Зустрічаються двоядерні статеві клітини. З мезенхімного остова формується сполучнотканинна основа і кровоносна система

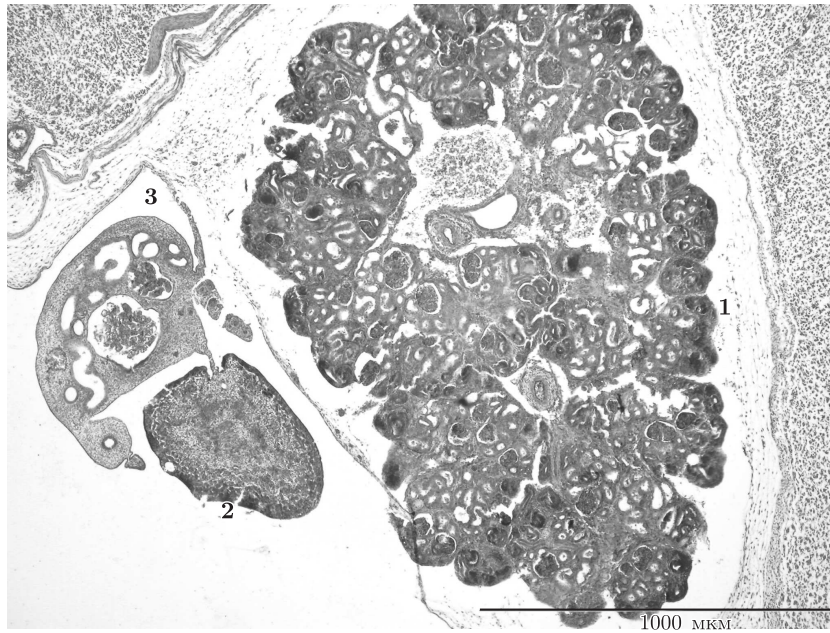


Рис. 4. Ембріон 90 мм завдовжки. 1 — первинна нирка, 2 — яєчник, 3 — залишки мезонефроса

статевої залози. У стромі гонади визначаються ділянки, які за своєю морфологією помітно відрізняються від оточуючої тканини — осередки ембріональної сполучної тканини на різних стадіях розвитку.

До кінця дослідженого періоду розвитку *B. acutorostrata* (90–110 мм довжини) більша частина каналців та судинних клубочків первинної нирки зазнають дегенерації і атрофії, послідовно заступаючись сполучною тканиною, тобто мезонефрос морфологічно перестає існувати.

Таким чином, цикл розвитку первинної нирки *B. acutorostrata* включає період закладення і становлення (до 40–45 мм довжини ембріонів), період структурно-функціональної стабільності (45–65 мм) і період деструкції (після 65–70 мм) (рис. 4).

Одночасно з регресом первинної нирки продовжується ріст і диференціювання постійної нирки. У ембріонів 100–110 мм завдовжки метанефрос набуває чітко вираженої часточкової структури і характерної для цього виду китів видовженої форми. Довжина органа становить 8300–10 000 мкм. Визначається високий рівень структурного диференціювання метанефроса. Орган оточує капсула, яка сформувалась внаслідок послідовних перетворень мезенхіми. Під капсулою нирки знаходиться вузька нефрогенна зона, де відбувається утворення сечових каналців і судинних клубочків. Найбільш диференційовані ниркові тільця з великими судинними клубочками — юкстамедулярні нефрони, розташовані в товщі ниркової кори. Більш пізні нефрони — інтракортикальні, розташовані в середніх шарах ниркової кори. Процес утворення нефронів продовжується на протязі всього пренатального періоду і навіть після народження [2].

У структурі статевих залоз у період раннього ембріогенезу відбулись такі зміни. Внаслідок активних процесів поділу збільшилась кількість статевих клітин. В яєчниках їх скупчення різного розміру (яйценосні кулі), локалізовані переважно на периферії залози, під покритим епітелієм. Спостерігається проростання кори яєчника ембріональною сполучною тканиною, яка розділяє яйценосні кулі на невеликі клітинні скупчення. Таким чином фор-

мується коркова речовина яєчника. Мозкова речовина утворена пухкою сполучною тканиною, яка потрапила в гонаду з медіастинума, а також сформувалась внаслідок послідовних перетворень мезенхімної тканини самої залози. Гістогенез сім'яників проявляється у формуванні і збільшенні довжини сім'яних каналців, які заповнені великою кількістю епітеліальних клітин, серед яких знаходяться гоноцити. У сполучній тканині гонад відмічаються судини, які оточують сім'яні каналці та яйценосні кулі.

Протягом дослідженого періоду розвитку відбулась зміна анатомо-топографічних взаємовідношень органів сечостатевої системи. На стадії 35–60 мм довжини ембріонів спостерігається тісний контакт між усіма компонентами так званого “каудального комплексу” органів: первинної нирки, статевої залози, постійної нирки, а також надниркових залоз. З початком редукції мезонефроса і швидким розвитком метанефроса картина змінюється. Постійна нирка стає на місце первинної і вступає в контакт з наднирковою залозою, а гонада, зв'язана із залишками мезонефроса, розташовується більш каудально. Компактність розташування органів губиться, вони наближаються до свого дефінітивного положення.

Аналіз результатів проведеного дослідження і даних літератури [2–6] свідчить про те, що розвиток органів сечостатевої системи *B. acutorostrata* принципово не відрізняється від такого у наземних ссавців. Разом з тим відмічені характерні риси будови і розвитку органів сечоутворення та гонад дослідженого виду. Це, зокрема, стосується форми мезонефроса, який на ранніх стадіях розвитку має звужений краніальний відділ і розширений каудальний, на окремих стадіях відбувається його чіткий поділ на два відділи. Наявність схожих рис в будові мезонефроса нижчих хребетних [6] дає підстави розглядати це як рекапітуляцію анцестральних ознак у процесі розвитку тулубової нирки китів.

Характерною особливістю постійних нирок морських ссавців, в першу чергу китоподібних, є реникулярна (часточкова) структура. Згідно з одержаними даними, у *B. acutorostrata* вона починає виявлятися в ранньому ембріогенезі на стадії 55–60 мм довжини ембріона. У дефінітивній нирці *B. acutorostrata* нараховується 1250–1290 реникулів [7]. Часточкова структура нирки спостерігається і в деяких інших ссавців (окремі копитні і хижакі), але особливо вона характерна для слонів і для водних ссавців, у яких ниркові часточки чітко відокремлені. Існує припущення, що подібна зміна структури нирки викликана необхідністю посиленого сечоутворення. Це пов'язують з великими розмірами тіла або з водним способом життя. По відношенню до китів діють обидва фактори.

Разом з тим часточковість нирок китоподібних можна розглядати як архаїчну ознаку, походження якої пов'язано з метамерністю переднирки і первинної нирки, філогенетично більш ранніх утворень. Ці спостереження свідчать на користь концепції мозаїчної еволюції. Оцінюючи часточковість нирки китів як архаїчну особливість, можна також припустити імовірність її вторинного адаптивного посилення, що створило умови для інтенсифікації функції органів сечоутворення.

Порівняльний аналіз результатів дослідження дозволив виявити гетерохронії в розвитку органів сечостатевої системи малого смугастика. Вони виражаються в зміні строків закладення і темпу морфогенезу статевих залоз і постійних нирок. Не маючи датованого матеріалу, ми використовували метод зіставлення структур, що розвиваються, з довжиною ембріонів у відсотковому відношенні до довжини новонароджених. Правомірність такого підходу обумовлена відповідним підбором видів для порівняння. У даному випадку були використані відомості з внутрішньоутробного розвитку великої рогатої худоби, а також з ембріогенезу людини, оскільки ці види мають схожі з *B. acutorostrata* строки вагітності і високий ступінь вивченості.

Результати проведеного порівняння свідчать про більш раннє закладення і прискорення темпу розвитку постійних нирок *B. acutorostrata*. Акцелерація розвитку метанефроса виявляється у відносно ранньому початку структурного диференціювання органа. Якщо у людини гістогенез постійної нирки починається тільки з початком дегенерації первинної [8], то у *B. acutorostrata* метанефрос розвивається паралельно з прогресивним розвитком мезонефроса. Виходячи з того, що темп диференціювання морфологічних структур визначає фізіологічну активність органа і забезпечує своєчасний початок його функціонування в онтогенезі, ми робимо таке припущення. Високий темп морфогенезу постійних нирок у функціональному відношенні відповідає високій швидкості ембріонального росту китів, тобто нирки беруть участь у виділенні продуктів метаболізму плода. Якщо у людини цю функцію виконує плацента [9], то у китів з їх менш досконалою плацентою і великими розмірами плодів сечоутворення останніх є необхідною умовою внутрішньоутробного розвитку. З позицій теорії функціональних систем П. К. Анохіна, явище прискореного розвитку нирок на ранніх етапах онтогенезу слід розглядати як функціонально-приспосувальне, необхідне для даної і наступних стадій розвитку організму. Зміна темпів формування адаптивних рис в онтогенезі морських ссавців відмічена в роботах М. М. Слепцова [10] і В. П. Галанцева [11].

Що стосується гонад, то більш ранні строки їх закладення і статевого диференціювання обумовлені корелятивними зв'язками, які склалися у філогенезі. Порівняльний аналіз наступних стадій розвитку статевих залоз не виявив прискорення темпу їх морфогенезу, що, безумовно, пов'язано з пізнім початком функціонування статевої системи ссавців.

Отже, має місце нерівномірність темпів розвитку органів сечовидільної та статевої систем в ембріогенезі китів. Згідно з теорією еволюції онтогенезу, швидкість еволюційних перетворень різних систем органів також не є однаковою, що обумовлено їх різним фізіологічним значенням у пристосуваннях еволюції. Відповідно до цього системи органів поділяються на провідні (пластичні) і консервативні. Видільна система, разом з дихальною і травною, належить до числа провідних в плані еволюційних перетворень, важливим механізмом яких є зміна темпу онтогенезу [12]. Статева система з цієї точки зору є консервативною, оскільки вона функціонує лише в певні періоди життя, а не забезпечує "повсякденне" існування організму.

Результати проведеного дослідження дозволяють зробити деякі припущення. В умовах водного середовища життєвою необхідністю для морських ссавців є народження матуронатних організмів. Новонароджений кит має бути фізіологічно зрілим, з високими гідродинамічними якостями і масою тіла не менше певної критичної [13]. Досягнення такого високого ступеня матуронатності відбувається не за рахунок подовження терміну вагітності (або удосконалення плаценти), як це має місце у наземних ссавців, а завдяки прискоренню морфофункціонального розвитку тих систем органів, які забезпечують життєздатність новонародженого. Таким чином, відмічені гетерохронії в пренатальному розвитку китів можна розглядати як один із важливих компонентів ароморфозу, який забезпечив китоподібним адаптацію до нетипового для більшості ссавців середовища існування.

1. Голуб Д. М., Леонтьюк А. С., Новиков М. Г. Материалы по эмбриологии китообразных. Зародыш кашалота 14,5 мм длины // Тр. Атлант. НИИ рыб. х-ва и океаногр. – 1970. – 29. – С. 111–138.
2. Волкова О. В., Пекарский М. И. Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека. – Москва: Медицина, 1976. – 320 с.
3. Гончаревская О. А. Структурная организация нефронов в почке и проксимальная реабсорбция у представителей разных классов позвоночных // Журн. эволюц. биохимии. – 1976. – 12, № 2. – С. 113–119.

4. Шмидт Г. А. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота // Работы по эмбриональному развитию сельскохозяйственных животных. – Москва: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 50–93.
5. Проняев В. И. Морфологическое становление концентрационного аппарата почки в онтогенезе человека и некоторых позвоночных животных: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. – Киев, 1986. – 27 с.
6. Гоженко А. И., Марчук Ф. Д., Филиппова Л. О., Вербинец И. П. О трансформации мезонефроса и его производных в сравнительно-эмбриональном аспекте // Тр. Крым. мед. ин-та. – 1989. – 125. – С. 67–69.
7. Kamiya T. How to count the reniculi of the cetacean kidneys, with special regard to the kidney of the right whale // Sci. Repts Whales Res. Inst. – 1958. – No 13. – P. 253–268.
8. Брусиловский А. И., Георгиевская Л. С., Савчук Б. В. и др. Материалы к оценке темпов гистогенеза производных трех зародышевых листков в раннем эмбриогенезе человека // Тр. Крым. мед. ин-та. – 1985. – 100. – С. 65–83.
9. Денисова Л. А., Наточин Ю. В., Серова Л. В., Шахматова Е. И. Водно-солевой баланс и формирование почки в эмбриогенезе млекопитающих // Онтогенез почки: Сб. науч. тр. – Новосибирск: Изд-во НГПИ, 1984. – С. 3–13.
10. Слепцов М. М. Изменение темпов формирования адаптивных черт в онтогенезе и их роль в дивергентной эволюции водных млекопитающих // Темп индивидуального развития и его изменения в ходе эволюции. – Москва: Наука, 1968. – С. 191–214.
11. Галанцев В. П. О темпах формирования генотипических адаптаций морских млекопитающих в онтогенезе // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. – Архангельск, 1986. – С. 104–105.
12. Матвеев Б. С. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов // Темп индивидуального развития и его изменения в ходе эволюции. – Москва: Наука, 1968. – С. 22–37.
13. Sergeant D. E., Brodie P. F. Body size in white whales, *Delphinapterus leucas* // J. Fish. Res. Board Can. – 1969. – 26, No 10. – P. 2561–2580.

*Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України, Київ*

Надійшло до редакції 25.01.2007