

МОРФОГЕНЕЗ СОМАТИЧЕСКИХ МЫШЦ У OPHISOPS ELEGANS MENETRIES, 1832 (REPTILIA: SAURIA) В ЭМБРИОНАЛЬНОМ ГИСТОГЕНЕЗЕ И ЕГО ЭВОЛЮЦИОННО ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

**MORPHOGENESIS OF SOMATIC MUSCLES
IN OPHISOPS ELEGANS MENETRIES,
1832 (REPTILIA: SAURIA) IN EMBRYO
HYSTOGENESIS AND ITS EVOLUTIONARY
ADAPTIVE SIGNIFICANCE**

**R. Hashimov
T. Iskenderov
J. Najafov**

Summary. This article discusses the issues of histogenetic recapitulation and autonom migration of myogenic cells in the embryogenesis of Snake-eyed lizard. It has been established that the formation of Snake-eyed lizard somites is observed 3–5 days before incubation. Segmentation of myotomes from somites is observed in the cranio-caudal direction. In the future, myoblasts begin to autonomously migrate to the area where the future muscles are located and multiply intensively under the influence of growth factors. At this stage, the differentiation of myogenic cells occurs using the genetic information and the first signs of differentiation appear.

Keywords: embryogenesis, somites, myoblasts, myogenic cells, migration, histogenetic recapitulation.

Гашимов Рамин Тахир

К.б.н., Азербайджанской Медицинской Университет
raminhesimov@mail.ru

Искендеров Таваккул Мухтар

К.б.н., Институт Зоологии НАНА
iskenderov52m@mail.ru

Наджафов Джанбахиш Али

Д.б.н., профессор,
Бакинский Государственный Университет
canbaxish@gmail.com

Аннотация. В настоящей статье рассматриваются вопросы гистогенетической рекапитуляции и автономной миграции миогенных клеток в раннем эмбриогенезе позвоночных животных в примере Стройной змееголовки. Установлено, что образование сомитов у Стройной змееголовки наблюдается 3–5 дней до инкубации. Сегментация миотомов из сомитов наблюдается в кранио-каудальном направлении эмбрионов. В дальнейшем из этих миотомов отдаленные миогенные клетки, т.е. миобласты начинают автономно мигрировать в область расположения будущих мышц и усиленно размножаются под влиянием факторов роста. На этой стадии дифференциация миогенных клеток происходит с использованием генетической информации клеток зародыша и появляются первые признаки дифференцировки.

Ключевые слова: эмбриогенез, сомиты, миобласты, миогенные клетки, миграция, гистогенетическая рекапитуляция.

Введение

Скелетно-мышечная ткань в организме взрослых животных составляет почти половину массы тела и специализируется на функции сокращения. Не случайно, что усиление функции скелетных мышц рассматривается как один из принципиальных модулей прогрессивной эволюции тканей (Студитский 1979, 1988). Именно опорно-двигательные органы и скелетные мышцы являясь основными компонентами структуры организма, играют важную роль в жизнедеятельности животных, как в их постнатальной, так и пренатальной жизни. Они также активно участвуют в обменном и функциональном процессах организма животных. Знание закономерностей развития опорно-двигательных органов и скелетных мышц, а также путей их преобразований в эмбриональном гистогенезе, необходимо для познания механизма их становления. Вместе с тем, изучение эмбриогенеза мышечной ткани соматического типа может дать полезную информацию о путях освоения суши этими животными. И наконец, постнатальное развитие

отдельных тканей в известной мере зависит от течения эмбрионального развития, когда закладывается фундамент дальнейшего роста организма (Наджафов 1994, 2001). Установлено, что до образования миобластов происходят глубокие морфологические изменения в развитии зародыша. Механизм перемещения клеточных масс в основном начинается со стадии гастрюляции. На этой стадии начинается использование генетической информации клеток зародыша, появляются первые признаки их дифференцировки. Дифференциация миогенных элементов — это процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. С морфологической точки зрения дифференцировка выражается в образовании нескольких сотен типов клеток, имеющих специфическое строение и морфологически отличающихся друг от друга. Специализация клеток имеет и биохимическую сущность, которая заключается в синтезе определённых белков, свойственных только данному типу клеток. По-видимому, биохимической специализацией клеток в раннем эмбриогенезе обеспечивается

дифференциальная активность генов. Эта заключается в том, что в клетках зародышевых листков, в зачатках органов и систем — начинают функционировать разные группы генов. Миграция миогенных клеток — это активное массовое перемещение клеток из одной части зародыша в другую, в результате которого образуются мышечные ткани и различные мышцы как органы. Ведущее значение для прогрессирующей дифференциации миогенных клеток эмбриональных зачатков имеют процессы взаимодействия между клетками участвующие в гистогенезе (Endo T.2015).

Материалы и методы исследования

Эксперименты проводились в 2022-2023 годах на кафедрах «Зоология и физиология» Бакинского Государственного Университета и «Медицинской биологии и генетики» АМУ. Объектами исследований были разные виды ящериц из герпетофауны Азербайджана. В экспериментах нами были использованы *Ophisops elegans* Menetries, 1832. Для получения гистологических материалов в период размножения (май месяц) ящериц на территории Абшеронского полуострова были отловлены 12 беременных самок. Особи самок в дальнейшем отдельно содержались до откладки яиц в специальных пластмассовых контейнерах с соответствующей подстилкой дна. Полученные яйца (16 шт.) были искусственно инкубированы по методике Т.М. Искендерова (1978) при постоянной температуре 28–30°C до вылупления. После завершения сбора материалов отловленные самки были выпущены в природу в местах их отлова. Согласно периодизации эмбриогенеза рептилий (Наджафов и Искендеров, 1995) каждый этап морфогенеза соответствует отдельным срокам искусственной инкубации яиц. Начиная с раннего возраста (до откладки и в день откладки яиц) и далее в разные сроки инкубации были сняты разновозрастные эмбрионы для приготовления гистологических препаратов. В ранних эмбрионах для выявления формы и количества миотомов были приготовлены тотальные и частичные препараты. А в эмбрионах поздних возрастов путем анатомирования брали кусочек пробы из мышечной ткани туловища, хвоста и задней конечности. Гистологические препараты были приготовлены по общепринятой методике. С целью приготовления гистологического препарата из мышечной ткани эмбрионов пробы фиксировались в 10 % растворе формалина в течении 3–4 часов, а потом приготовлены блоки для проведения срезов с толщиной 5 мк. Готовые препараты из мышечной ткани исследовались под микроскопом.

Результаты и их обсуждения

Закладка и формирование мышц у эмбрионов наземных позвоночных животных, в том числе человека происходит не одновременно, и в разных частях тела (Клишов А.А. 1975; Наджафов Дж. А. 2007, 2022; Петренко В.М.

2015; Endo T. 2015). Общеизвестно, что сомиты образуются из мезодермального зародышевого листа (Yemish M. 2023). Сомиты — это дифференцированная клеточная масса, у которой из нижней части образуются склеротомы, из средней части миотомы, из верхней части дерматомы. Образование сомитов у изучаемых видов ящериц наблюдается в первые 3–5 дней после инкубации. Зачатки сомитов начинаются из тяжи дорзальной мезодермы. При этом кручение эмбрионов сопровождается деформацией продольных тяжей дорзальной мезодермы. Сегментации миотомов из сомита наблюдается краниокаудальной направлении эмбрионов. В дальнейшем из этих миотомов отдаленные миогенные клеточные популяции, т.е. миобласты начинают автономно мигрировать в область расположения будущих мышц и усиленно размножаются митозом под влиянием факторов роста. В результате дифференцируются мышцы, как отдельный орган. Как видно, до образования миобластов происходят глубокие морфологические изменения. Таким образом, механизм процесса гастрюляции заключается в перемещении клеточных масс. Однако, на этой стадии начинается использование генетической информации клеток зародыша, появляются первые признаки дифференцировки. Дифференцировка — это процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. С морфологической точки зрения дифференцировка выражается в образовании нескольких сотен типов клеток специфического строения, отличающихся друг от друга. С биохимической точки зрения специализация клеток заключается в синтезе определённых белков, свойственных только данному типу клеток. По-видимому, биохимическая специализация клеток обеспечивается дифференциальной активностью генов, т.е. в клетках разных зародышевых листков — зачатков определённых органов и систем — начинают функционировать разные группы генов.

В период эмбрио-гистогенеза дифференциации скелетно-мышечной ткани происходят существенные морфологические перестройки. Отделение миобластов от миотома и слияние в мышечные пластинки и миоимпланты, показатель последующих этапов гистогенетической дифференциации скелетных мышц у животных. Благодаря комплексации миофибрилярного аппарата в этих миогенных структурах формируются сначала миотрубки, а потом примитивные и дефинитивные мышечные волокна. Такая последовательная морфологическая перестройка с одной стороны есть повторная дифференциация миогенных компонентов, с другой — морфофункциональная адаптация мышечной ткани. Закладка основы передних конечностей происходит раньше, чем задних конечностей, который свидетельствуют о гистогенетических градиенте. Гистологические исследования тотальных препаратов эмбрионов ящериц показала, что в дистальных частях эмбриона характерна автономное

миграция миогенных клеточных комплексов в почках передних конечностей. В мышечных клетках туловища (миотомов) отмечается усиленное деление, благодаря чему миграция миогенных клеток в почках задних конечностей осуществляется несколько позже эмбрионального развития (Lewis J., Yanisch A., Holder M. 2009; Mallo M., Vinagre T., Carapuco M. 2009; Sarrazin A.F., Peel A.D., Averof M.A 2012). В развитии мышц конечностей наблюдается проксимо-дистальный градиент. Это означает, что в передней и задней конечностях сначала развиваются хрящи трубчатой кости, а потом к ним (вокруг) мигрируют миобласты. По мнению некоторых авторов, (Данилова, 1960; Ньют, 1973; Жуков 1974) в определении существующего градиента значительную роль играет апикальная чашечка эктодермы, в дальнейшем принимающие участие в образовании почек конечностей. Что касается костно-мышечной связей, то следует отметить, что в области туловища она осуществляется в отдельных опорных точках, а в конечностях мышцы соединены с костями в основном эпифизах. Вокруг костных закладок задних и передних конечностей наблюдается многочисленные мигрирующие миобласты. В продольных срезах целых конечностей видно, что поток миграции миобластов происходит в направлении дистальной части конечностей.

Примечательно, что в миграции миогенных клеток другие тканевые элементы не наблюдаются. Это означает, что процесс миграции идет автономно. По-видимому все эти сложные микро-морфологические изменения происходят двумя путями: генетической информацией и нейросекреторными гормонами. Однако, в раннем эмбриогенезе, т.е. до дефинитивной дифференциации органов нейросекреторные гормоны отсутствуют. Поэтому в этот период в микро-морфологических изменениях главную роль играют генетические информации. А когда завершается органогенез мышц и начинается их иннервация отдельными нервами, вступают в силу нейромедиаторы симпатической нервной системы, особенно ацетилхолин (Наджафов 2007, 2022), т.е. начинает действовать фактор нейросекреторных гормонов. В раннем эмбриогенезе (до откладки яиц) в туловище и в конечностях комплектация мышечных единиц в изогенных группах еще не начата. Этого мы обнаруживали в эмбрионах, полученных из яйцевода самок до откладки яиц.

Одним из малоизученных вопросов в эмбриональном миогенезе является то, что как происходит гистогенетическое (градиенты) изменение при дифференциации соматических мышц у позвоночных животных. Этот вопрос своевременно было поднят и Кнорре (1971, 1981) и Клишовым, (1975), однако, последние годы, почему-то никем не исследованы. Следует признать, что количество миотомов у животных, относящиеся к разным таксономическим группам, существенно изменяется. Отделение миобластов от миотома и их автономные ми-

грации к разным частям тела зародыша, параллельно происходит гистологическая дифференциация. Причем, этот процесс хотя протекает в разное время эмбриогенеза, однако механизм дифференциации миогенеза для изученных видов является одним и тем же способом.

В существующие морфологической перестройке в эмбриональном гистогенезе наблюдается ценогенез, или же эмбриональные приспособление на клеточном (ранний) и симпластическом (поздний) уровне. В пределах этих периодов поперечнополосатые мышечные волокна гистологически еще не дифференцированы, поэтому эти периоды ценогенезом на тканевом уровне называть нельзя. Что же касается прогрессивного изменения гистогенеза скелетных мышц, то оно может послужить фундаментом эволюционных преобразованием того или иного вида.

Еще в прошлом веке Кнорре (1971) отмечал, что «Эволюция есть филоэмбриогенез, т.е. эволюция онтогенезов, не только взрослых форм, поскольку неизбежно должны иметь место эмбриорекапитуляции в гистогенезе». Следует отметить, что вышеизложенные мнения в настоящее время страдает от недостатка конкретных данных. Примером такого рода рекапитуляции может служить дифференциация скелетных мышц у позвоночных животных в эмбриогенезе.

Исследование гистогенеза соматических мышц в период эмбрионального развития показало, что наряду с ценогенезом в дифференциации соматических мышц существует ряд рекапитуляции (Nadjafov, 2001, 2007). С учетом вышеизложенного, коротко рассмотрим: какие гистогенетические рекапитуляции имеются в развитии мышечной ткани пресмыкающихся.

Условно можно представить, что дифференциация мышечных волокон А состоит из следующих стадий; мезодерма, сомиты, миотомы, миобласты, мышечные пластинки, миосимпласты, мышечные трубочки, примитивное (молодые) мышечные волокна, дефинитивное мышечные волокна. Первая из них — образование третьего зародышевого пласта, который формируется либо телобластическим путем (у первичноротных), либо же энтероцельным (у вторичноротных) путем.

Следует отметить, что образование зародышевого пласта можно назвать началом гистогенетических рекапитуляций, так как они возникают в результате дифференциации мезенхимных клеток. Во второй гистогенетической рекапитуляции мезенхимные клетки начинают образовывать сомиты, являющиеся в последующем клеточным источником всех опорно-двигательных, а также покровных органов. В третьей гистогенетической рекапитуляции определенные клеточные популяции отделяются от миотома и автономно мигрируют в область лока-

лизации конкретных мест и образуют мышц как органа. Сданного времени, наряду и гистогенетическими дифференциациями начинаются и анатомические дифференциации отдельных мышц. Во время автономной миграций не исключено и возможность гибели недостаточно созревших миобластов (Michael, 1985). Характерно, что, хотя гистологическая дифференциация скелетных мышц начинается раньше анатомической дифференциацией, но оно заканчивается позже последних.

В четвертой гистогенетической рекапитуляции миогенные клетки начинают сливаться, при этом образуются специфическая гистоструктура — так называемые мышечные пластинки. Стадия мышечных пластинок было обнаружено у низших позвоночных — у хрящевых ганюидов (Гуляевым, 1978, 1981), и у костистых рыб (Наджафов, 1988, 1990). У рептилий впервые обнаружено нами. Для этой структуры характерно то, что она мало ядерное и охватывает почти всю длину миотома, т.е. от миосепты до миосепты. Кроме того, это стадия существует в короткий срок времени и быстро переходит к следующими стадиям.

В пятой гистогенетической рекапитуляции еще сохраняющиеся миобласты продолжают пролиферировать: кроме того, происходит их слияние с мышечными пластинками, в результате чего образуются типичные миосимпласты. Таким образом клеточные популяция переходит в более сложную морфологическую структуры, т. е. на высокий морфологический уровень существования. У всех исследованных рептилий переход в пятую гистогенетическую рекапитуляцию сопровождается ряд биологических процессов. Прежде всего миобласты теряют свою характерную клеточную форму (Студитский, 1959), перестают размножаться (Данилов, 1982), начинают расходовать полисахариды, особенно гликоген (Наджафов 2007). Наряду с этим идет подготовка к комплексации миофибриллярного аппарата.

Шестая гистогенетическая рекапитуляция характеризуются прежде всего образованием мышечных трубочек, появлением мышечных пучков. Это первый признак анатомической дифференциации скелетных мышц. В отличие от предыдущей рекапитуляций, стадия образования мышечных трубочек не так стойка и поэтому ее рекапитуляция происходит в течение короткого времени. Следует отметить, что все эти морфологические преоб-

разования, так называемые гистогенетические рекапитуляции является результатом морфобиологического прогресса, присущие развитию скелетных мышц позвоночных животных в эмбриональном гистогенезе.

В седьмой рекапитуляции происходят существенное морфологические перестройки. Данный этап развития является завершающем этапом в дифференциации скелетных мышц позвоночных животных, поэтому его целесообразно разделить на два под этапом: образование примитивных или молодых, и образование дефинитивных мышечных волокон. Несмотря на продолжительность дифференциации, прогрессивно идет рекапитуляция, в результате чего образуются мышечные волокна и в целом мышц, которые способны сокращаться.

Таким образом, у большинства высших (в том числе и рептилий) позвоночных животных все этапы рекапитуляции миогенных клеток завершаются вовремя эмбриогенезе. Как видно из вышеизложенных до образования мышц как самостоятельного органа, происходит глубокие морфологические изменения, заключавшиеся в том, что каждая последующая форма практически отвергает предыдущую морфологическую форму.

Выводы

1. У рептилий в раннем гистогенезе миогенные элементы, не достигая своей дефинитивной тканевой организации, преобразуются на относительно высоком гистологическом уровне. Эти приспособления можно подразделить на клеточный (ранний) и симпластический (поздний) ценогенез. В дифференциации скелетных мышц у рептилий наблюдается 8 гистогенетических рекапитуляций, каждая из которых переходит в более высокую гистологическую организацию существования.
2. В эмбриональном периоде развития у рептилий рост и дифференциация происходит относительно быстрее, а к откладке яиц мышц дифференцированы на анатомическом уровне. Высокий темп развития и дифференциация скелетных мышц сохраняется в период инкубации яиц, протекающих вне организма матери. Поэтому, при вылуплении скелетные мышцы ящериц достаточно развиты, и способны выполнять различные жизнеспособные функции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Chal J. Making muscle: skeletal myogenesis in vivo and in vitro // J. Chal, O. Pourquie // Development. — 2017. — 144(12). — P. 2104–2122.
2. Chal J. Recapitulating early development of mouse musculo-skeletal precursors of the paraxial mesoderm in vitro // BioRxiv. — 2018. — №145 (6). — P. 1–15.
3. Collins J. Congenital muscular dystrophies: toward molecular therapeutic interventions // J. Collins, C.G. Bonnemann // Curr Neurol Neurosci. — 2010. — №10. — P. 83–91.
4. Endo T. Molecular mechanisms of skeletal muscle development, regeneration, and osteogenic conversion // T. Endo // Bone. — 2015. — №80. — P. 2–13.
5. Lewis J., Yanisch A., Holder M. Notch signaling, the segmentation clock, and the patterning of vertebrate somites // J. Biol. — 2009. — V. 8. — P. 44.

6. Mallo M., Vinagre T., Carapuco M. The road to the vertebral formula // *Int.J.Biol.* — 2009. — V. 53. — P. 1469–1481.
7. Michael A. Viviparity in squamate reptiles is widely recognized as having evolved ... editors. *Biology of the Reptilia*. 1985, Vol. 14. New York: Wiley. p. 75–267.
8. Najafov J.A. Morphological and embryological characters two reptiles in the climate of Azerbaijan. *Jour. Of Morphology*. 1994 V. 220, №3 Wiley — Liss
9. Najafov J.A. Recapitulation of the Somatic Muscles of Vertebral Animals in Prenatal Ontogenesis. *J. of Morfology/ Wiley-Liss*, 2001, v. 248, № 3, p. 265–266.
10. Najafov J., Hashimov R., Khalilov R., Vahedi P. Embryonic development and histological analysis of skeletal muscles of *Tenuidactylus caspius* (Eichwald, 1831) lizards (Reptilia: Squamata). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* Volume 2022, Article ID 3618288, 5 pages
11. Sarrazin A.F., Peel A.D., Averof M. A segmentation clock with two-segment periodicity in insects // *Science*. — 2012. — V. 336. — P. 338–341.
12. Yenmish M., Ayaz D. The story of the finest armor: developmental aspects of reptile skin. *J. Dev. Biol.* 2023, 11, 5, P 12.
13. Гуляев Д.В. Особенности гистогенеза миотомальной мускулатуры низших позвоночных. Тез. докл. VI Всесоюз. сов. эмбриологов. — М. Наука. 1981. — С. 44.
14. Гуляев Д.В. Стадия мышечных пластинок в гистогенезе миотомальной мускулатуры хрящевых ганоидов (*Chondrostei*). *ДАН СССР*, 1978, 242, № 2. — С.442–445.
15. Данилов Р.К. Источники развития и классификация мышечных тканей и миоидных клеточных комплексов. В сб. Мышечная активность и жизнеспособность человека и животных. Депон. В 1986 — № 4596. 138б. — с. 46–48.
16. Данилова Л.В. К вопросу о развитии мускулатуры у зародыша коровы (*Bos taurus*). Тр. ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова АН СССР. 1960. — вып. 29. — с. 34–74.
17. Жуков Е.К. Гистогенез и органогенез поперечнополосатой мускулатуры. В сб. Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата. — Л. Наука, 1974. — С.35–48.
18. Искендеров Т.М. Морфологическая изменчивость в раннем эмбриогенезе некоторых видов рептилий и ее адаптивное значение //автореферат канд. диссерт., Баку, 1978. Новая Книжная Типография. 21 с.
19. Клишов А.А. Дифференцировка митохондрий на типы в эмбриональном гистогенезе скелетных мышц человека. В кн. Дифференцировка клеток в гисто- и органогенезах — Киев, 1975. — с. 160–164.
20. Кнорре А.Г. Проблемы миогенеза. Наука, 1981. — с. 6–20.
21. Кнорре А.Г. Эмбриональный гистогенез. Л. Медицина, 1971 — 431 с.
22. Наджафов Дж.А. Гистогенез скелетных мышц у рыб в раннем эмбриогенезе. Тез. докл. VII школы по биологии мышц. — Харьков, 1988, — С. 23–24.
23. Наджафов Дж.А. Эмбриональное формообразование и гистогенез скелетных мышц у костистых рыб. Изв. АН Азерб. ССР, серия биол. наук. — Баку, 1990, № 2, — С. 62–70.
24. Наджафов Дж.А. Эмбриональный гистогенез скелетных мышц у рептилий. *ДАН СССР. М. Наука*, 1987, -295, № 2, -с. 504-507.
25. Наджафов Дж.А. Сравнительно-эволюционный гистогенез соматических мышц у позвоночных животных в пренатальной жизни. «Муэллим» нешрий-йаты, Баку — 2007, 223 с.
26. Наджафов Дж.А., Искендеров Т.М. Осбенность биологии размножения закавказской гюрзы (*Vipera lebetina obtusa.*) // Зоологический журнал, АН СССР, Москва, 1994. том 73, вып. 6, с. 79–84
27. Ньют Д. Рост и развитие животных. — М, Мир, 1973. — 87 с.
28. Петренко В.М. Как запускаются часы сегментации тела? // *Успехи современного естествознания*. — 2015. — № 1–7. — С. 1092–1095
29. Студитский А.Н. Механизм сокращения мышц: экспериментально-морфологический анализ. — М. Наука, 1979. 328 с.

© Гашимов Рамин Тахир (raminhesimov@mail.ru); Искендеров Таваккул Мухтар (iskenderov52m@mail.ru); Наджафов Джанбахиш Али (canbaxish@gmail.com)
Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»