

Кафедра зоології

А.А. Лешко, Г.А. Лешко

**БИОЛОГИЯ
ИНДИВИДУАЛЬНОГО
РАЗВИТИЯ**

Практикум

2009

УДК 573(075.8)
ББК 28.03я73
Л53

Авторы: заведующий кафедрой зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент **А.А. Лешко**; старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **Г.А. Лешко**

Рецензенты:

доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук *Н.И. Олехнович*;
старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» *С.П. Коханская*

Практикум по биологии индивидуального развития включает описание 54 препаратов и 59 рисунков, необходимых для изучения студентами.

Предназначен для студентов специальностей «Биоэкология» и «Биология» стационара и ОЗО.

УДК 573(075.8)
ББК 28.03я73

© Лешко А.А., Лешко Г.А., 2009
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
СТРОЕНИЕ ЯИЧНИКА И ЯЙЦЕКЛЕТОК	6
<i>Препарат 1.</i> Яйцеклетка моллюска. Яичник беззубки	7
<i>Препарат 2.</i> Яйцеклетка лягушки. Яичник лягушки	8
<i>Препарат 3.</i> Яйцеклетка млекопитающего. Яичник кошки	9
СТРОЕНИЕ СЕМЕННИКОВ И СПЕРМАТОЗОИДОВ	11
<i>Препарат 4.</i> Сперматозоиды петуха	12
<i>Препарат 5.</i> Сперматозоиды морской свинки	12
<i>Препарат 6.</i> Семенник крысы	13
<i>Препарат 7.</i> Электронное строение сперматозоида	15
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	16
<i>Препарат 8.</i> Оплодотворение яйцеклетки аскариды	17
<i>Препарат 9.</i> Синкарион в яйцеклетках лошадиной аскариды. Матка аскариды. Поперечный срез	18
ТИПЫ ДРОБЛЕНИЯ	18
<i>Препарат 10.</i> Дробление яйцеклетки ланцетника	20
<i>Препарат 11.</i> Дробление яйца лягушки. Меридиональный срез икринки	20
<i>Препарат 12.</i> Дробление яйцеклетки птиц	21
<i>Препарат 13.</i> Дробление яйцеклетки насекомых	22
<i>Препарат 14.</i> Радиальное дробление	22
<i>Препарат 15.</i> Спиральное дробление	22
<i>Препарат 16.</i> Билатеральное дробление	23
ТИПЫ БЛАСТУЛ	23
<i>Препарат 17.</i> Строение целобластулы. Бластула ланцетника	24
<i>Препарат 18.</i> Строение амфибластулы. Бластула лягушки	24
<i>Препарат 19.</i> Строение дискобластулы. Бластула птиц	25
<i>Препарат 20.</i> Строение перибластулы. Бластула насекомых.. ..	25
<i>Препарат 21.</i> Строение стерробластулы	25
ТИПЫ ГАСТРУЛЯЦИИ	26
<i>Препарат 22.</i> Инвагинация. Гастроула ланцетника	27
<i>Препарат 23.</i> Эпиболия	27
<i>Препарат 24.</i> Деляминация	27
<i>Препарат 25.</i> Иммиграция	28
СПОСОБЫ ОБРАЗОВАНИЯ МЕЗОДЕРМЫ	28
<i>Препарат 26.</i> Энтероцельный способ. Нейрула ланцетника.. ..	29
<i>Препарат 27.</i> Телобластический способ	29
<i>Препарат 28.</i> Эктодермальный способ. Гастроула птиц	30
<i>Препарат 29.</i> Смешанный способ. Гастроула земноводных	30

РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА	30
<i>Препарат 30.</i> Дробление зиготы ланцетника	31
<i>Препарат 31.</i> Бластула ланцетника	32
<i>Препарат 32.</i> Гастроула ланцетника	32
<i>Препарат 33.</i> Нейрула ланцетника	32
РАЗВИТИЕ РЫБ	33
<i>Препарат 34.</i> Дробление яйца вьюна	34
<i>Препарат 35.</i> Бластула вьюна	35
<i>Препарат 36.</i> Гастроула вьюна	35
<i>Препарат 37.</i> Сагиттальный разрез зародыша форели с желточным мешком	36
РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ	37
<i>Препарат 38.</i> Дробление яйца лягушки	38
<i>Препарат 39.</i> Бластула лягушки	38
<i>Препарат 40.</i> Гастроула лягушки	39
<i>Препарат 41.</i> Нейрула лягушки	40
РАЗВИТИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ	42
<i>Препарат 42.</i> Дробление яйцеклетки пресмыкающихся ...	43
<i>Препарат 43.</i> Бластула пресмыкающихся	43
<i>Препарат 44.</i> Гастроула пресмыкающихся	44
РАЗВИТИЕ ПТИЦ	45
<i>Препарат 45.</i> Аллантоис цыпленка	46
<i>Препарат 46.</i> Зародышевые листки птиц	47
<i>Препарат 47.</i> Первичная полоска	47
<i>Препарат 48.</i> Закладка внутренних органов у птиц	48
<i>Препарат 49.</i> Туловищная и амниотическая складки	49
РАЗВИТИЕ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	50
<i>Препарат 50.</i> Строение плаценты	51
<i>Препарат 51.</i> Строение амниона	52
<i>Препарат 52.</i> Сагиттальный разрез зародыша крысы	53
<i>Препарат 53.</i> Пупочный канатик	53
РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА	54
<i>Препарат 54.</i> Сагиттальный разрез зародыша человека	56
ЛИТЕРАТУРА	58

ПРЕДИСЛОВИЕ

Цель издания и построение. Издание данного практикума обусловлено тем, что в последние годы в ВГУ им. П.М. Машерова на специальностях «Биоэкология» и «Биология» изучается курс «Биология индивидуального развития». Существующие практикумы по эмбриологии не охватывают весь комплекс тем по БИР с одной стороны, а с другой – есть существенные различия в подходах к выполнению лабораторных работ в различных вузах, что объясняется наличием необходимого оборудования и объектов для изучения. Данное издание адаптировано к проведению лабораторных занятий по БИР на биологическом факультете ВГУ им. П.М. Машерова.

Практикум представляет собой руководство для самостоятельного изучения студентами биологического факультета препаратов на лабораторных занятиях по биологии индивидуального развития. Оно поможет студентам более четко понять закономерности эмбрионального развития позвоночных животных, объемных отношений и функций зародышевого и внезародышевого материалов, обеспечивающих развитие организмов различных классов. Таким образом, учебное издание обеспечивает возможность изучения и усвоения богатого материала, накопленного современной биологией индивидуального развития.

Содержит иллюстрации теоретических положений курса, оптимизирует их понимание и усвоение, служит целям формирования у будущих биологов навыков и умений. В практикуме предложен только минимум рисунков и схем, которые необходимы для усвоения программного материала.

Описание препаратов сделано по единому плану и рассчитано на активную и максимально самостоятельную работу студентов на лабораторных занятиях. Описание развития ведется от простого к сложному, с позиции организации целостного организма. Подчеркивая связь различных структур развивающегося организма с выполняемой ими функцией необходимо, чтобы изучение каждого объекта служило иллюстрацией положений о единстве формы и содержания.

Должное внимание уделяется описанию школьных препаратов. Этот материал может быть использован студентами при прохождении педпрактики, поможет будущему учителю разнообразить иллюстративный материал на уроках и в кружковой работе.

Учебное издание не дублирует теоретической части курса, но перед каждой работой в сжатой форме раскрываются основные вопросы темы. Там, где это необходимо, в руководстве сделаны ссылки на теоретический материал или иллюстрации пособия и атласа.

Авторы выражают благодарность заведующему лабораториями кафедры зоологии ВГУ им. П.М. Машерова Е.Г. Подскоковой за помощь в наборе и подготовке данного практикума к изданию.

СТРОЕНИЕ ЯИЧНИКА И ЯЙЦЕКЛЕТОК

Яйцеклетка – это специально дифференцированная клетка, приспособленная к оплодотворению и дальнейшему развитию. В ее цитоплазме содержится все, что необходимо для роста и развития зародыша. Яйцеклетка, в процессе своего развития, активно накапливает различные трофические компоненты, органоиды, РНК, структурные белки и т.д. Из трофических компонентов особое значение имеет желток, который является источником питания для зародыша. Количество и распределение желтка имеют важное значение для развития зародыша. Мало желтка содержат яйцеклетки, личинки или зародыши которых рано переходят на самостоятельное питание или получают питательные вещества из организма матери. В случае большого запаса желтка из яйцевых оболочек выходит вполне сформированная особь. Следовательно, количество желтка определяет условия и продолжительность развития зародыша. По количеству и местоположению желтка яйцеклетки подразделяются на многожелтковые (рептилии, птицы, насекомые), маложелтковые (ланцетник) и практически безжелтковые (плацентарные млекопитающие).

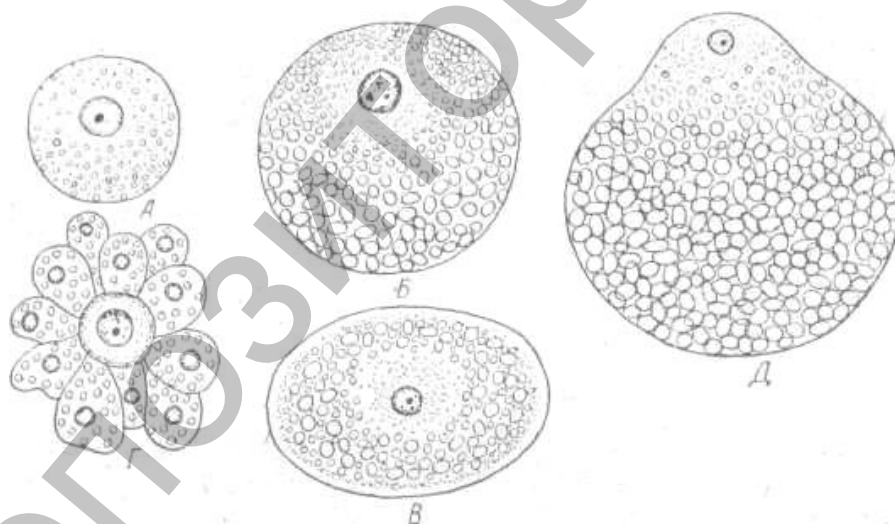


Рис. 1. Типы яйцеклеток.

Если желток в яйцеклетке размещается более или менее равномерно, то такие яйцеклетки называют гомолецитальными (ланцетник) (рис. 1а). У других животных желток может быть смещен к одному из полюсов, тогда яйцеклетки относят к телолецитальному типу. Но в таких яйцеклетках может быть среднее или большое количество желтка. В связи с этим телолецитальные яйцеклетки подразделяют на два подтипа: «средне» и «крайне» телолецитальные. «Средне» тело-

лецитальные яйцеклетки содержат среднее количество желтка расположенного в вегетативной части яйца (круглоротые, земноводные) (рис. 1б). «Крайне» телolecитальные (рис. 1д) яйцеклетки содержат большое количество желтка в вегетативной части (костистые рыбы, рептилии, птицы). В других случаях яйцеклетки могут содержать большое количество желтка, который размещен в центре яйца (рис. 1в). Такие яйцеклетки относят к типу центрolecитальных (насекомые). Яйцеклетки плацентарных млекопитающих и человека (рис. 1г) практически не содержат желтка и характеризуются как алецитальные.

Для яйцеклеток, кроме цитоплазматической мембраны, имеющейся у всех животных клеток, характерно наличие специализированных оболочек, среди которых выделяют три группы: первичные, вторичные и третичные. Первичная оболочка формируется самим яйцом и называется желточной. Вторичная оболочка образуется фолликулярными клетками, окружающими яйцо. Третичные оболочки формируются, когда яйцеклетка проходит по яйцеводу, и имеются не у всех яиц. Примером третичной оболочки у земноводных может служить прозрачная и толстая студенистая, у птиц – белковая, две скорлуповых и скорлуповая.

Форма яйцеклеток обычно шаровидная или овальная, реже встречается удлинённая (некоторые насекомые). Размеры варьируют в очень широких пределах – от нескольких микрометров (человек – 130 мкм) до нескольких сантиметров (сельдевая акула – 22 см). Размеры яйцеклеток от массы тела животного не зависят.

Препарат 1. Яйцеклетка моллюска. Яичник беззубки. Окраска гематоксилином и эозином (рис. 2 и 3).

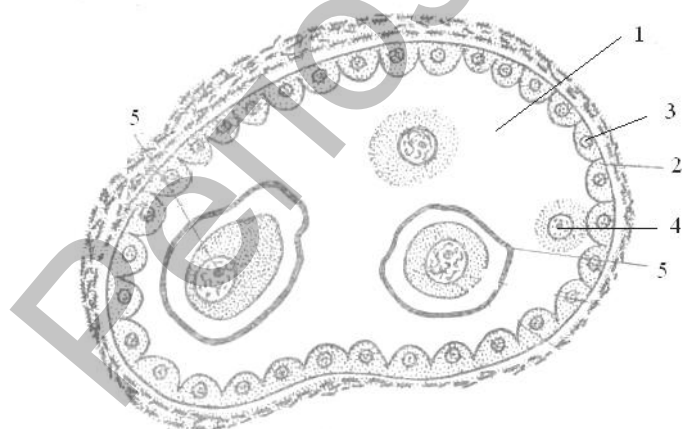


Рис. 2. Яичник беззубки.

При малом увеличении надо найти в яичнике фолликулы с крупными, шарообразной формы яйцеклетками и изучить строение яйцеклетки при большом увеличении. В некоторых препаратах (рис. 2) большинство фолликулов имеют небольшой просвет (1) и относительно толстую стенку, образованную желточными клетками (2) цилиндрической формы, с маленьким компактным ядром (3) и цитоплазмой красноватого цвета.

Поперечные и косые сечения клеток овальные или округлые (4). Сре-

ди этих клеток находятся ооциты первого порядка. В зависимости от фазы роста они имеют различную величину и окраску. В начале малого роста яйцеклетки мелкие, с относительно крупным, бледно окрашенным ядром и двойным ядрышком.

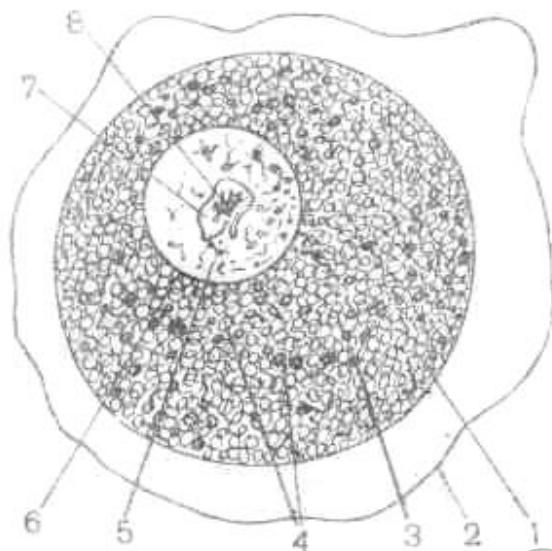


Рис. 3. Яйцеклетка беззубки.

красноватого оттенка. Выросшие яйцеклетки (5) теряют связь со стенкой фолликула и оказываются в его просвете. Их надо изучить при большом увеличении (рис. 3).

Яйцеклетка покрыта прилегающей к цитоплазме тонкой первичной оболочкой – цитолеммой (1) и вторичной оболочкой (2), отделяющей от яйцеклетки и образующей складки. В цитоплазме (3) находятся зерна желтка (4) красноватого цвета. Фиолетовый оттенок кортикального слоя цитоплазмы обусловлен значительным количеством органоидов, участвующих в синтетических процессах. Бедное хроматином ядро (5) расположено эксцентрично, его оболочка (6) хорошо выражена. Ядрышко двойное. Неодинаковая окраска его более крупной (7) и мелкой (8) частей свидетельствует об их различном функциональном состоянии.

Препарат 2. Яйцеклетка лягушки. Яичник лягушки. Окраска гематоксилином и эозином (рис. 4).

При малом увеличении в соединительнотканной строме (основе) яичника видны яйцеклетки на разных этапах стадии роста, имеющие поэтому неодинаковую величину и окраску. В начале стадии роста яйцеклетка (1) небольшого размера, с базофильной цитоплазмой и бледным ядром (2). Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней всех типов РНК, увеличением количества рибосом и ми-

По мере роста в цитоплазме яйцеклеток накапливается РНК, увеличивается количество органоидов, вследствие чего нарастает базофилия цитоплазмы и она приобретает красновато-фиолетовый цвет. В фазе большого роста яйцеклетки увеличиваются в размере, продвигаются к просвету фолликула. Вследствие интенсивного синтеза белков и желтка цитоплазма приобретает оксифильные свойства, что проявляется появлением

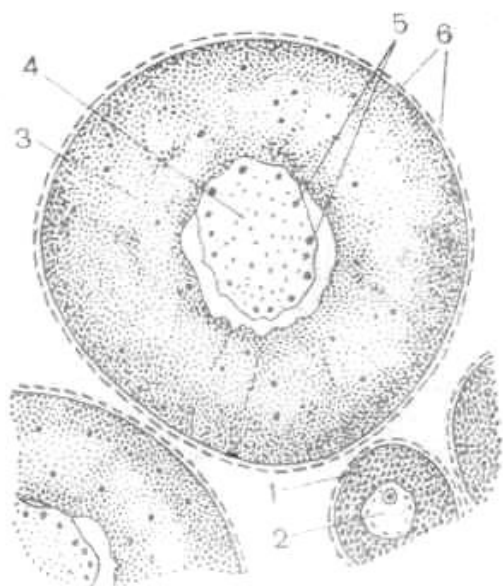


Рис. 4. Яйцеклетка лягушки.

тохондрий. В фазе «большого роста» ооцит (3) резко увеличивается в объеме за счет отложения в его цитоплазме желтка, жира и гликогена; цитоплазма приобретает оксифильные свойства и окрашивается эозином в красноватый цвет. В крупном бледно окрашенном ядре (4) большое количество копий рибосомных генов в виде ядрышек (5), расположенных в основном под ядерной мембраной и образованных еще в фазе «малого роста». Структурная организация ядра свидетельствует о генетической активности наследственного материала. На всех этапах стадии роста яйцеклетки окружены слоем плоских фолликулярных клеток с ядрами (6) округлой, овальной или палочковидной формы, интенсивно окрашенными гематоксилином.

Препарат 3. Яйцеклетка млекопитающего. Яичник кошки. Окраска железным гематоксилином и эозином (рис. 5).

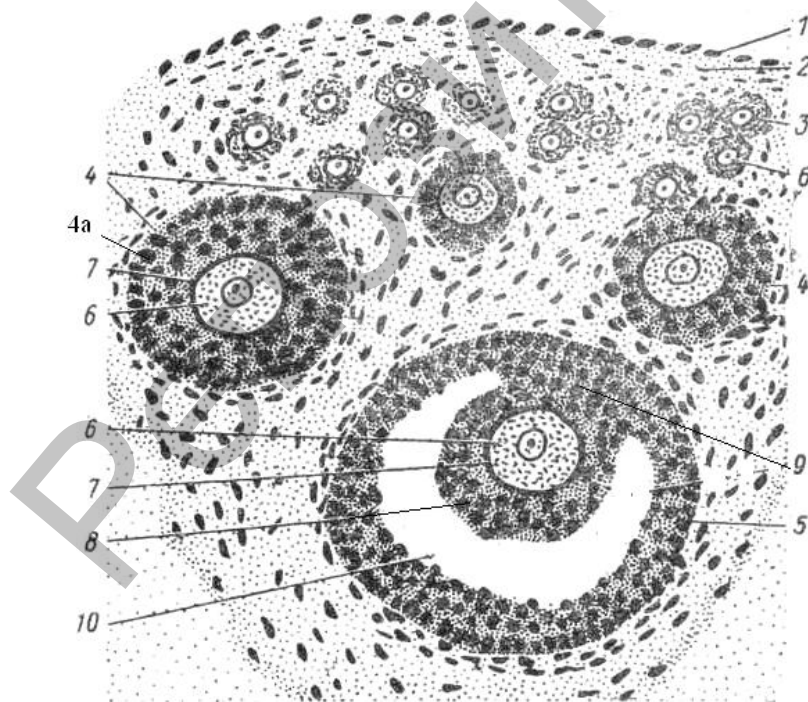


Рис. 5. Яичник кошки.

При малом увеличении (рис. 5) под однослойным эпителием (1) и белочной оболочкой (2) в корковом веществе видны ярко окрашенные фолликулы (3, 4), размеры и организация которых зависят от степени их зрелости, а также образования, развившиеся вследствие овуляции или гибели фолликулов. Надо посмотреть весь срез и выбрать удачно срезанные фолликулы, в которых видна яйцеклетка с

При малом увеличении (рис. 5) под однослойным эпителием (1) и белочной оболочкой (2) в корковом веществе видны ярко окрашенные фолликулы (3, 4), размеры и организация которых зависят от степени их зрелости, а также образования, развившиеся вследствие овуляции или гибели фолликулов. Надо посмотреть весь срез и выбрать удачно срезанные фолликулы, в которых видна яйцеклетка с

ядром и другие структуры, последовательно иллюстрирующие этапы роста ооцита и перестройку окружающих его оболочек. Обозначив в альбоме контур части яичника, надо зарисовать фолликулы на разных этапах развития. Самые мелкие первичные фолликулы в большом количестве располагаются в поверхностной зоне коркового вещества. Их надо изучить при большом увеличении (рис. 5). Внутри первичного фолликула (3) находится ооцит первого порядка с мелкозернистой базофильной цитоплазмой и ядром с нежной сетью хроматина и ядрышком. Ооцит окружен одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия. Структурная и физико-химическая организация первичного фолликула свидетельствует о том, что расположенный в нем ооцит находится в начале фазы «малого роста». Хромосомы в ядре ооцита в основном деконденсированы для последующего многократного копирования рибосомных генов и синтеза информационной РНК. Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней РНК, увеличением количества рибосом и митохондрий. В развивающихся фолликулах (3, 4) объем ооцита начинает резко увеличиваться за счет отложения в его цитоплазме жира и гликогена; ооцит вступает в период так называемого «большого роста». Цитоплазма все более становится оксифильной, ее органоиды скапливаются в периферических отделах, ближайших к фолликулярным клеткам. Отмечаются также изменения и в самом фолликулярном эпителии. В одних фолликулах (4) он становится кубическим, что связано с началом его функционирования; в других (4а) – призматическим, в третьих (4а, 5) – многослойным вследствие усиленного размножения фолликулярных клеток. Вокруг фолликула образуется соединительнотканная оболочка – тека. Изменения формы и структуры фолликулярных клеток обусловлены тем, что эти клетки доставляют растущему ооциту аминокислоты, жиры, белки, синтезированные в других местах материнского организма. На более поздних этапах роста ооцита среди фолликулярных клеток появляется щель, которая заполняется серозной жидкостью, расширяется, и фолликул превращается в графов пузырек (рис. 5). Его стенка образована текой и яркоокрашенным зернистым слоем, состоящим из нескольких рядов фолликулярных клеток.

Этот слой образует выступ – яйценосный бугорок (9), вдающийся в полость (10) графового пузырька, заполненную фолликулярной жидкостью. На яйценосном бугорке находится выросший ооцит первого порядка (6), окруженный собственной оболочкой (7) и фолликулярными клетками (8). При большом увеличении его цитоплазма имеет ячеистую, зернистую структуру и включения, окрашенные в розовато-красный цвет. Ядро с ядрышком и мелкими глыбками хроматина располагается центрально или эксцентрично. Ооцит окружен двуконтурной блестящей оболочкой, в мельчайших отверстиях которой между микроворсинками оолеммы находятся длинные отростки фолликулярных клеток. Внутренний слой фолликулярных клеток формирует лучистый венец.

СТРОЕНИЕ СЕМЕННИКОВ И СПЕРМАТОЗОИДОВ

Сперматозоид – своеобразно измененная половая клетка, способная к активному движению. Движение обусловлено специально дифференцированными цитоплазматическими структурами жгутика. За редким исключением сперматозоиды животных относятся к жгутиковым клеткам. Однако, некоторые ракообразные и круглые черви

имеют сперматозоиды пузыревидной или иной довольно причудливой формы (рис. 6).

Сперматозоид состоит из головки, содержащей гаплоидное ядро, акросому и тонкий ободок цитоплазмы, хвостика – благодаря которому происходит поступательное движение во влажной среде и связующей головку и хвостик шейки.

Длина сперматозоидов от размеров животного не зависит, но в основном это мелкие клетки. Например, длина

сперматозоида воробья составляет 200 мкм, морской свинки – 100 мкм, крокодила – 20 мкм, человека – около 53 мкм, быка – 65 мкм и т.д.

На способность сперматозоидов оплодотворять яйцеклетку влияют резкие температурные перепады, замораживание и оттаивание, изменения физико-химических свойств среды и т.д. Срок способности сперматозоидов к оплодотворению у различных млекопитающих варьирует от 14 ч у крыс до 36 ч у свиньи. Однако птицы при однократном осеменении продолжают нести оплодотворенные яйца в течение 3 недель. Самки пчел имеют семяприемники, в которых сперматозоиды могут сохраняться в течение нескольких лет. У некоторых видов животных сперматозоиды могут длительно пребывать в состоянии анабиоза и оплодотворять яйцеклетку через долгий срок. Например, у летучих мышей анабиоз длится весь зимний период.

Вне организма, регулируя условия, сперматозоиды можно сохранять годами без потери их жизнеспособности. Это имеет большое значение в практике животноводства при искусственном осеменении животных.

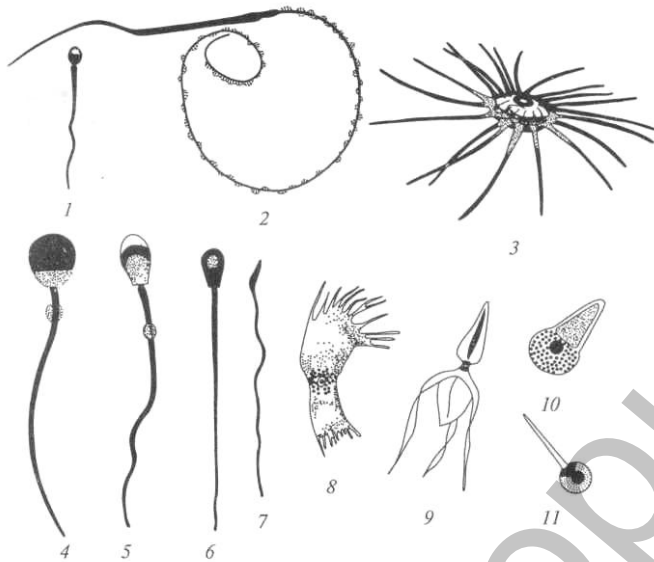


Рис. 6. **Формы сперматозоидов:**

- 1 – человек; 2 – тритон; 3 – речной рак; 4 – морская свинка; 5 – свинья; 6 – бык; 7 – петух; 8 – ветвистоусый рак; 9 – десятиногий рак; 10 – лошадиная аскарида; 11 – острица.

Препарат 4. Сперматозоиды петуха. Мазок спермы. Окраска железным гематоксилином (рис. 7).

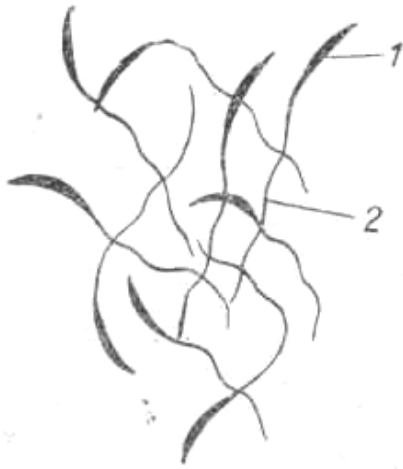


Рис. 7. Сперматозоиды петуха.

При малом увеличении надо найти участок, в котором сперматозоиды лежат по одиночке, и изучить их при большом увеличении. Передняя часть сперматозоида представлена несколько вытянутой и изогнутой головкой (1), в области которой находится крупное компактное ядро. Цитоплазма образует слабо заметный ободок вокруг ядра. Электронная микроскопия обнаруживает в цитоплазме переднего отдела головки видоизмененные элементы Пластинчатого комплекса, образующие акросому (в ней содержится фермент гиалуронидаза), способствующий проникновению сперматозоида в

яйцеклетку). Следующая за головкой шейка сперматозоида незаметно переходит в промежуточный, или связующий отдел хвостика (2). Электронная микроскопия позволяет обнаружить в цитоплазме хвостика, митохондрии и осевую нить. Последняя является специальным органоидом, принимающим участие в обеспечении подвижности этой клетки. Являясь аппаратом движения, осевая нить построена по той же схеме, что и мерцательные реснички, жгутики, бичики простейших животных.

Препарат 5. Сперматозоиды морской свинки. Мазок спермы. Окраска железным гематоксилином (рис. 8).

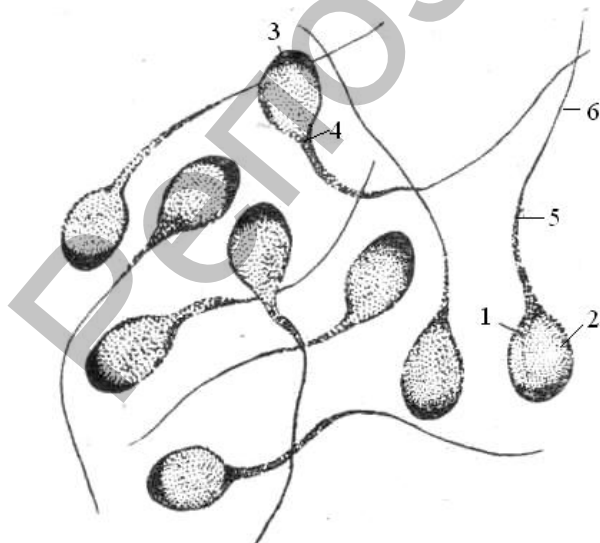


Рис. 8. Сперматозоиды морской свинки.

При малом увеличении видно большое количество сперматозоидов (рис. 8). Нередко они склеиваются головками и создается впечатление, что многие из них имеют по несколько хвостиков. Надо найти участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении. Сперматозоиды морской свинки отличаются от сперматозоидов петуха соотношением размеров их отделов и главным образом грушевидной формой головки (1). Головка содержит ядро (2),

окруженное тонким слоем слабо заметной цитоплазмы, и акросому (3). Ядро занимает большую часть головки и бедно хроматином. Акросома имеет форму плотного, темно окрашенного чехлика (колпачка). В цитоплазме шейки (4) находятся центриоли, имеющие вид очень мелких темных точек. Электронная микроскопия обнаруживает ближайшую к ядру центриоль в виде цилиндра и удаленную от ядра, сильно измененную и входящую в состав двигательного аппарата сперматозоида. В связующем отделе имеется небольшое утолщение. Этот отдел содержит осевую нить хвостика и цитоплазму, богатую митохондриями, гликогеном и другими макроэргическими веществами, обеспечивающими сперматозоид энергией. Главный (5) отдел хвостика состоит из осевой нити и окружающей ее цитоплазмы. Последняя содержит фермент аденозинтрифосфатазу, расщепляющую АТФ. В концевом (6) отделе хвостика осевая нить покрыта только плазмолеммой.

Препарат 6. Семенник крысы. Окраска гематоксилином и эозином (рис. 9, 10).

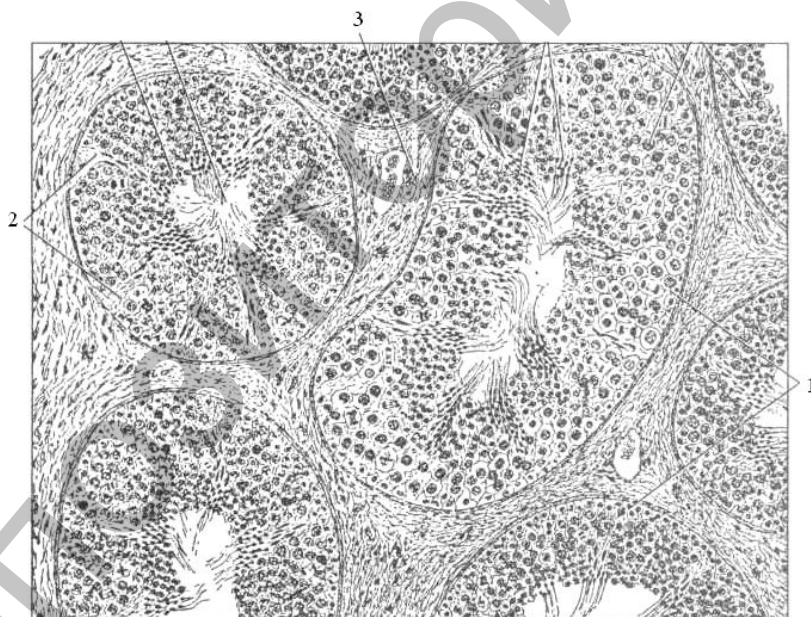


Рис. 9. Семенник крысы.

При малом увеличении (рис. 9) видно большое количество извитых семенных канальцев (1), срезанных в различных направлениях и имеющих в зависимости от плоскости сечения округлую, овальную или петлевидно изогнутую форму. Полость канальцев почти полностью заполнена мужскими половыми клетками (2), находящимися на разных стадиях сперматогенеза. Между извитыми канальцами располагается рыхлая соединительная ткань (3), содержащая кровеносные

сосуды и нервы. Сперматогенез происходит не одновременно по всей длине канальца, а волнообразно и на некоторых участках может совсем отсутствовать. В отдельных участках канальца новый цикл сперматогенеза может начинаться до окончания предыдущего цикла. Поэтому надо рассмотреть несколько сечений канальцев и, сопоставив микроскопические картины, восстановить общий ход сперматогенеза. Следует центрировать препарат так, чтобы в одном поле зрения находились три канальца с различными стадиями сперматогенеза.

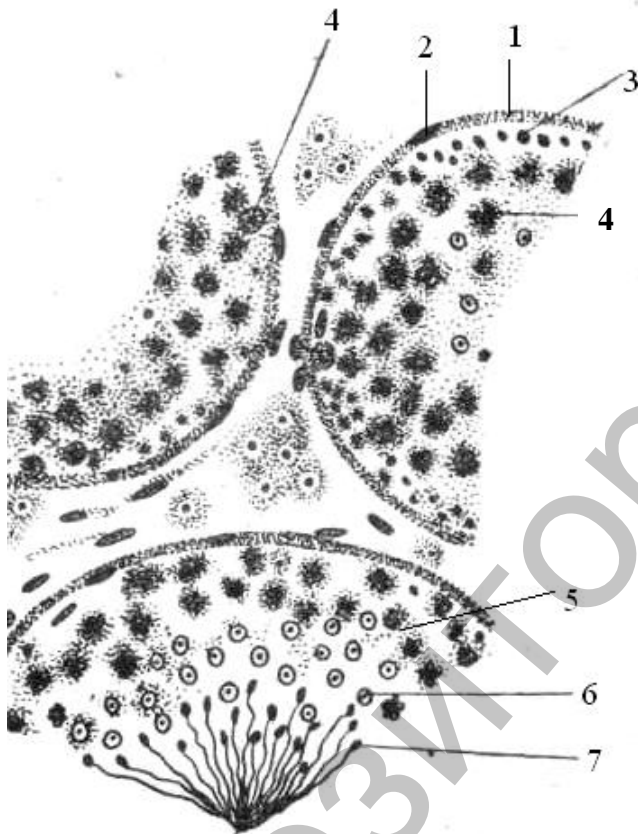


Рис. 10. Строение семенного канальца.

При большом увеличении (рис. 10) видно, что канальцы окружены тонкой соединительнотканной оболочкой (1), ядра (2) клеток которой имеют палочковидную форму. Стенка канальца выстлана клетками Сертоли, которые являются соматическими и в функциональном отношении идентичны фолликулярным клеткам яичника. Их контуры неразличимы из-за большого количества половых клеток. Видны лишь крупные, бедные хроматином ядра овальной, треугольной или конусовидной формы с одним или двумя ядрышками. Во многих канальцах у самой стенки находятся сперматогонии (3) – мелкие клетки с узким, плохо различимым ободком цитоплазмы и относительно крупным, круглым, темноокрашенным ядром. Это самые молодые половые клетки, находящиеся на стадии размножения, о чем свидетельствуют фигуры кариокинетического деления. Ближе к просвету канальца располагаются самые крупные половые клетки – сперматоциты первого порядка (4), образовавшиеся в процессе стадии роста.

Они отличаются от сперматогоний не только величиной, но и более светлой окраской и иной структурой ядра. Ядерный аппарат сперматоцитов первого порядка претерпевает сложную перестройку, предшествующую стадии созревания. В интерфазном состоянии ядро круглое, бледноокрашенное.

При большом увеличении (рис. 10) видно, что канальцы окружены тонкой соединительнотканной оболочкой (1), ядра (2) клеток которой имеют палочковидную форму. Стенка канальца выстлана клетками Сертоли, которые являются соматическими и в функциональном отношении идентичны фолликулярным клеткам яичника. Их контуры неразличимы из-за большого количества половых клеток. Видны лишь крупные, бедные хроматином ядра овальной, треугольной или конусовидной формы с одним или двумя ядрышками. Во многих канальцах у самой стенки находятся сперматогонии (3) – мелкие клетки с узким, плохо различимым ободком цитоплазмы и относительно крупным, круглым, темноокрашенным ядром. Это самые молодые половые клетки, находящиеся на стадии размножения, о чем свидетельствуют фигуры кариокинетического деления. Ближе к просвету канальца располагаются самые крупные половые клетки – сперматоциты первого порядка (4), образовавшиеся в процессе стадии роста.

В профазе первого мейотического деления хромосомы концентрируются, утолщаются, попарно сближаются и взаимно перекручиваются. Поэтому ядро выглядит компактным и темноокрашенным. В сперматocyтaх первого порядка иногда можно встретить фигуры других фаз мейотического деления, по окончании которых образуются сперматocyтaы второго порядка (5). Последние удается видеть очень редко, поскольку за первым мейотическим делением сразу следует второе деление созревания. Образовавшиеся сперматиды (6) располагаются в несколько рядов, ближе к центральному отделу канальца и отличаются от сперматocyтoв первого порядка меньшей величиной и бледной окраской ядра, что свидетельствует о деконденсации хромосом.

В процессе стадии формирования сперматиды погружаются в цитоплазму клеток Сертоли и преобразуются в зрелые сперматозоиды (7). Головки последних вытянутой формы и темноокрашенные; хвостовые нити обращены в просвет канальца. В других отделах канальцев видны сперматогонии, сперматocyтaы первого порядка и сперматиды, вступающие в стадию формирования; можно проследить некоторые этапы превращения сперматид в сперматозоиды. В рыхлой соединительной ткани, находящейся между канальцами, располагаются довольно крупные интерстициальные клетки полигональной формы с круглым слабоокрашенным ядром и ядрышком, участвующие в обеспечении внутрисекреторной функции семенника.

Препарат 7. Электронное строение сперматозоида (рис. 11).

На электронной микрофотографии рассмотрите и зарисуйте ультрамикроскопическое строение сперматозоида (рис. 11).

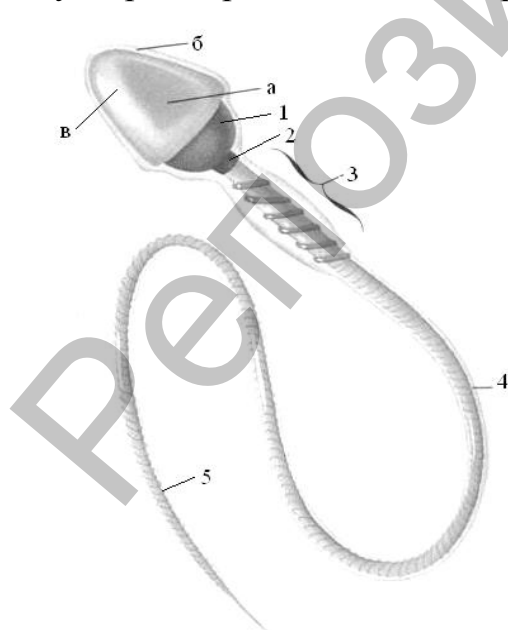


Рис. 11. Электронное строение сперматозоида.

В отличие от световой микроскопии здесь отчетливо, в увеличенном плане, видны детали его строения. На фотографии хорошо видна крупная головка сперматозоида (1), в центре которой располагается довольно крупное ядро (а). Выше ядра расположена акросома (б) (видоизмененный пластинчатый комплекс). Обе эти структуры окружены цитоплазмой (в).

Ниже головки располагается более суженая часть – шейка (2). В ней располагаются центриоли. За шейкой следует хвостик, содержащий осевой пучок фибрилл, принимающий участие в движении сперматозоида. Хвостик состоит из трех отделов: среднего, главно-

го и концевое. Средний отдел (3) содержит осевой пучок фибрилл, окруженный цитоплазмой с расположенными по спирали митохондриями, так называемая митохондриальная спираль. В средней части хвостика сосредоточено большое количество гликогена и АТФ, что составляет основные энергетические ресурсы сперматозоида.

Главная часть (4) содержит пучок фибрилл, окруженный цитоплазмой и цитоплазматической мембраной. В концевом отделе (5) нет цитоплазмы. Здесь осевой пучок прикрыт только цитоплазматической мембраной.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Половое размножение животных связано с процессом оплодотворения.

Оплодотворение – это слияние ядер двух гаплоидных половых клеток мужской и женской с образованием диплоидной зиготы. Образовавшаяся зигота обладает двойной наследственностью, что увеличивает приспособленность организмов к изменяющимся условиям внешней среды и их жизнеспособность. Благодаря оплодотворению в яйцеклетку привносится новый генетический материал (отцовский) и осуществляется побуждение яйца к дальнейшему развитию. Следовательно, можно говорить о том, что оплодотворение осуществляет две основные функции: половую (комбинирование генов двух родителей) и репродуктивную (создание нового организма).

Процесс оплодотворения может происходить в воде, тогда говорят о наружном оплодотворении. В этом случае развитие зародыша также происходит в водной среде (ланцетник, круглоротые, рыбы, земноводные). При внутреннем оплодотворении слияние яйцеклетки и сперматозоида происходит в половых путях самки, а развитие может происходить или во внешней среде (рептилии, птицы, млекопитающие) или в особом органе – матке (плацентарные млекопитающие, человек).

В процессе оплодотворения в яйцеклетку может проникать один сперматозоид (моноспермия) или несколько (полиспермия). Полиспермия характерна для животных, яйцеклетки которых имеют плотные яйцевые оболочки. В случае полиспермии оплодотворение яйцеклетки также происходит только с одним сперматозоидом, остальные растворяются в цитоплазме яйца и принимают участие в разжижении желтка.

Проникновение сперматозоида в яйцеклетку совершается у животных на разных стадиях развития яйца: у аскариды, птиц и некоторых млекопитающих оно происходит на стадии ооцита первого по-

рядка. В этом случае сперматозоид пребывает в состоянии покоя до завершения в яйцеклетке процесса мейоза.

Основные этапы процесса оплодотворения удобнее всего изучить на препаратах поперечных срезов матки лошадиной аскариды.

Оплодотворение у аскариды происходит внутри половых путей самки и оплодотворенные ооциты с момента проникновения сперматозоида и до первых делений дробления находятся в матке.

Препарат 8. Оплодотворение яйцеклетки аскариды. Окраска железным гематоксилином (рис. 12).

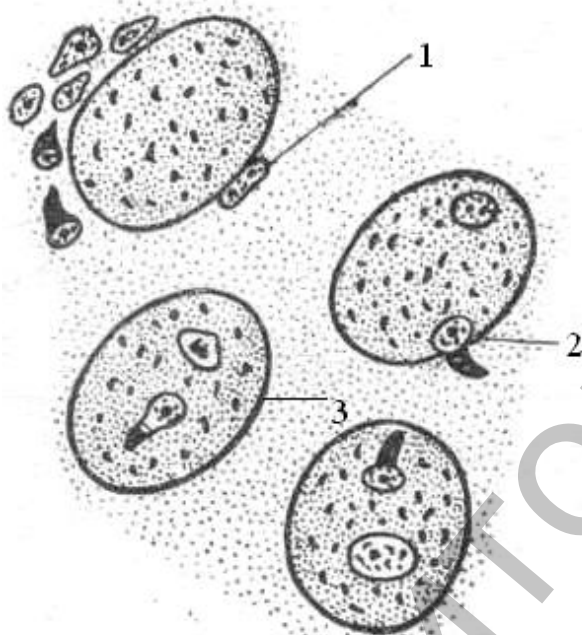


Рис. 12. Оплодотворение яйцеклетки аскариды.

При малом увеличении надо найти отдельно лежащие яйцеклетки, между которыми видны относительно крупные темноокрашенные клетки конусовидной формы – сперматозоиды. От сперматозоидов животных других видов их отличает форма, отсутствие жгутика, маленькое ядро и блестящее тело, занимающее вершину клетки. На разных этапах оплодотворения морфофункциональная характеристика клеток, участвующих в этом процессе, неодинакова.

Поэтому при большом увеличении, надо изучить несколько яйцеклеток, сопоста-

вить особенности их структурной организации и, таким образом, составить представление о механизме оплодотворения. Следует найти яйцеклетку в момент соприкосновения с ней сперматозоида (1). В месте соприкосновения сперматозоида с яйцеклеткой хорошо виден «конус», или «воспринимающий» бугорок оплодотворения (2). В этой области происходит взаимодействие мембран обеих половых клеток, локальный лизис желточной оболочки, образование акросомной нити и проникновение сперматозоида в яйцеклетку, после чего образуется оболочка оплодотворения, препятствующая проникновению других сперматозоидов. Сперматозоид перемещается в центральную часть яйцеклетки и приобретает вид тельца с расплывчатыми контурами, внутри которого иногда заметны две темноокрашенные хромосомы (3). Конденсация хромосом ядра яйцеклетки и растворение ядерной мембраны свидетельствует о начале делений созревания.

Препарат 9. Синкарион в яйцеклетках лошадиной аскариды. Матка аскариды. Поперечный срез. Окраска железным гематоксилином (рис. 13).

Препарат представляет собой срез матки аскариды, содержащей оплодотворенные яйца. При малом увеличении в препарате видны эпителий матки (9) и много женских половых клеток. В клетках хорошо видны оболочки (7) и между оболочками и клетками околожел-

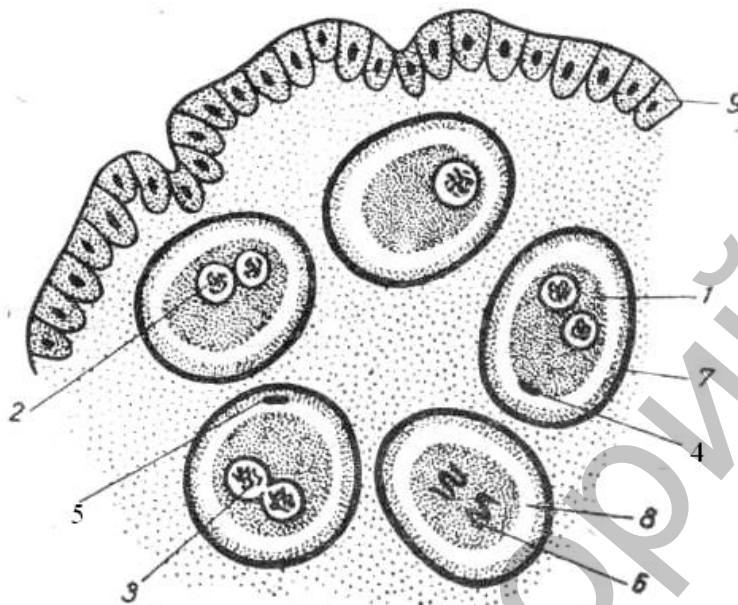


Рис. 13. Матка аскариды.

точные пространства (8). При большом увеличении микроскопа следует рассмотреть оболочки яйцеклеток и найти примкнувшие к ним первые редукционные тельца (4). Передвигая препарат и рассматривая другие клетки, необходимо найти вторые редукционные тельца (5). В яйцеклетках найти ядра. В некоторых двудерных клетках

ядра расположены на расстоянии друг от друга. Они представляют собой два пронуклеуса – мужской и женский (1), которые невозможно отличить друг от друга. В других двудерных клетках пронуклеусы соприкасаются между собой (2) и в них видны хромосомы. В отдельных клетках можно найти слившиеся пронуклеусы, образовавшие диплоидное ядро зиготы – синкарион (3).

Наконец, есть клетки, в которых происходит процесс митоза – деления ядра зиготы (6), которым начинается дробление.

ТИПЫ ДРОБЛЕНИЯ

После оплодотворения яйцеклетки и образования диплоидной зиготы начинается процесс дробления. **Дробление** – это многократное деление зиготы с образованием многоклеточного зародыша.

Клетки, которые образуются при дроблении, называются blastomeres, а плоскости, которые их разделяют, бороздами дробления. Борозды, разделяющие зиготу в направлении от анимального к веге-

тативному полюсу называются меридиональными. Борозда, делящая зиготу посередине и проходящая перпендикулярно меридиональной, называется экваториальной. Борозды, проходящие параллельно экваториальной, – широтные. Тангенциальными называются борозды, которые проходят параллельно поверхности зиготы.

Дробление всегда проходит по определенным правилам, а именно:

- веретено дробления располагается в сторону наибольшей протяженности цитоплазмы, свободной от включений;
- борозды дробления всегда проходят перпендикулярно веретину деления;
- скорость прохождения борозд дробления обратно пропорционально количеству желтка в яйцеклетке.

Дробление зависит от количества и местоположения желтка в яйцеклетке. При небольшом количестве и более или менее равномерно расположенном желтке в цитоплазме дробится вся зигота, голобластические яйцеклетки. При значительном содержании желтка дробится только ее часть (меробластические яйцеклетки).

Полное дробление бывает равномерным (иглокожие, ланцетник) (рис. 14,1) и неравномерным (круглоротые, земноводные, осетровые рыбы) (2–5).

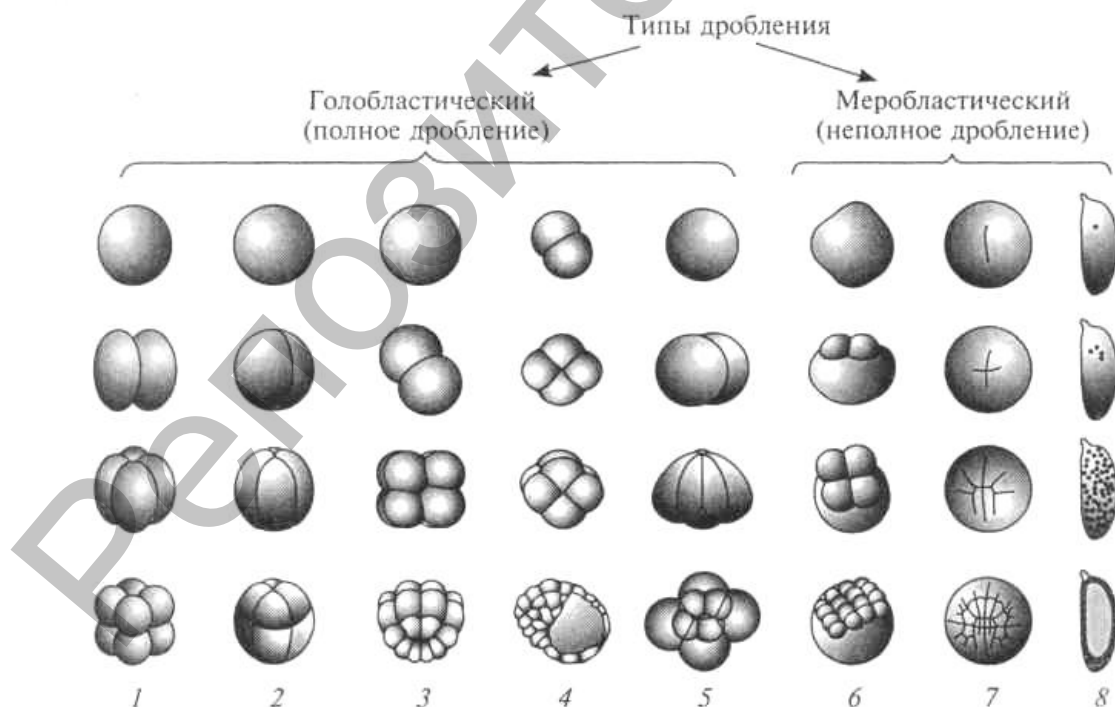


Рис. 14. Типы дробления.

Для меробластических яйцеклеток характерно неполное (частичное) дробление. Оно подразделяется на дискоидальное (костистые рыбы, рептилии, птицы) (6, 7) и поверхностное (насекомые) (8).

На характер дробления оказывает влияние и цитоплазма, в результате чего определяется взаимное расположение бластомеров. По этому признаку выделяют радиальное, спиральное и билатеральное дробления.

При радиальном дроблении (1) каждый верхний бластомер располагается над нижним (иглокожие, ланцетник). Спиральное дробление (5) характеризуется тем, что каждый верхний бластомер смещен наполовину относительно нижнего (черви, некоторые моллюски). При билатеральном дроблении (3) через зиготу можно провести только одну плоскость, по обеим сторонам которой будут наблюдаться одинаковые бластомеры (асцидии, круглые черви).

Препарат 10. Дробление яйцеклетки ланцетника. Муляж (рис. 15).

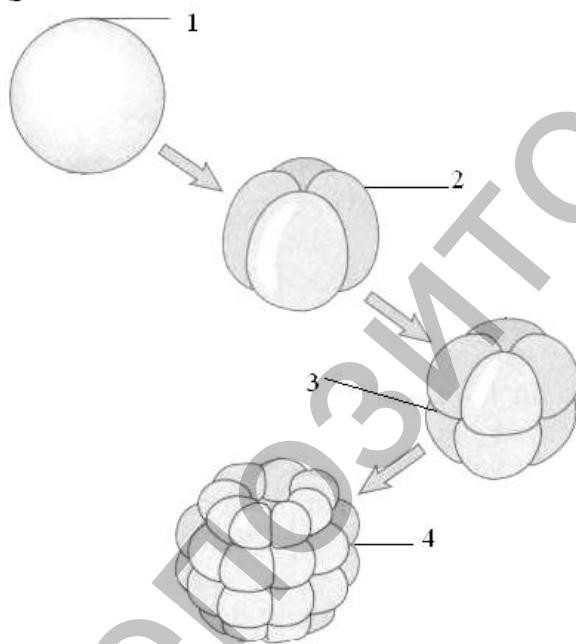


Рис. 15. Дробление яйцеклетки ланцетника.

На муляже рассмотрите зиготу (1) ланцетника. Для него характерно полное равномерное дробление. Поскольку борозды дробления проходят с большой скоростью, то увеличивается число клеток, но объем зародыша не увеличивается. Первая борозда проходит меридионально (2) и делит зиготу на 2 бластомера. Вторая борозда тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой (2) и делит зиготу на 4 бластомера. Третья борозда экваториальная (3), которая делит зиготу по экватору и образуется 8 бластомеров. После каждого деления при

полном равномерном дроблении количество бластомеров увеличивается кратно двум. В результате такого дробления образуется шарообразный многоклеточный зародыш (4).

Препарат 11. Дробление яйца лягушки. Меридиональный срез икринки. Окраска гематоксилином и пикрофуксином (рис. 16).

Дробящееся яйцо лягушки хорошо видно при малом увеличении. Препарат следует ориентировать анимальным полюсом вверх. Икринки на постоянных препаратах обычно состоят из 2, 4 или 8 бластомеров, причем на разных препаратах они могут находиться на разных стадиях дробления. По этой причине следует рассмотреть несколько препаратов, чтобы изучить начальные стадии дробления лягушки.

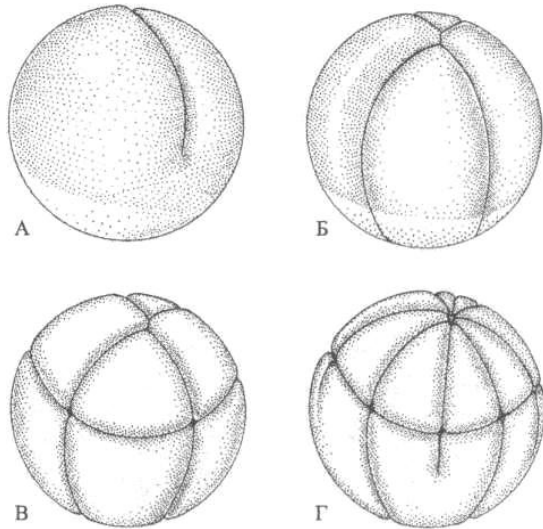


Рис. 16. Дробление яйцеклетки лягушки.

Первая борозда проходит меридионально (А) и делит зиготу на 2 бластомера. Вторая борозда меридиональная (Б) и образуется 4 бластомера. Третья борозда соответствует экваториальной, но смещена к анимальному полюсу (В). Образуется 8 бластомеров. В дальнейшем идет чередование меридиональных, широтных и тангенциальных борозд дробления. В результате образуются бластомеры различной величины: в анимальном полюсе мелкие, а в вегетативном крупные (Г).

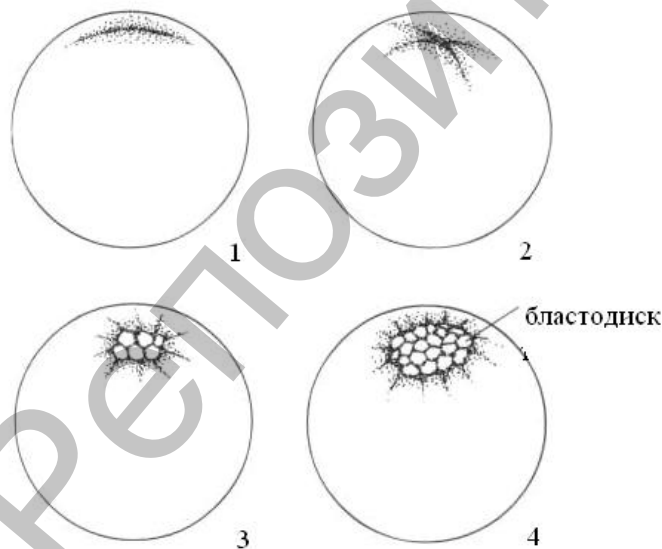


Рис. 17. Дробление яйцеклетки птиц.

Препарат 12. Дробление яйцеклетки птиц.
Таблица, рис. 17.

Дробление птиц происходит во время прохождения яйца по яйцеводу. В связи с этим, используя таблицу и схему в практикуме, изучите ранние стадии дробления яйцеклетки птиц. Во время продвижения яйца по яйцеводу происходит неполное дискоидальное дробление. Первая борозда проходит меридионально (1), вторая также меридиональная, но перпендикулярно первой (2).

Затем проходит третья меридиональная борозда, за которой возникают широтные и тангенциальные борозды. В результате на анимальной поверхности яйца обра-

зуется многослойный бластодиск, налегающий на желток (3, 4). По краю бластодиска и под ним остаются клетки, примыкающие к желтку. Они погружаются в желток и образуют мероциты, которые принимают участие в разжижении желтка.

Препарат 13. Дробление яйцеклетки насекомых. Таблица, (рис. 18).

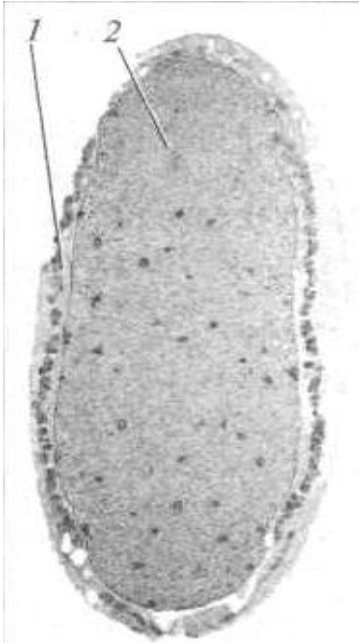


Рис. 18. Дробление яйцеклетки насекомых.

Яйцеклетки насекомых относятся к центролецитальному типу и претерпевают неполное поверхностное дробление. Ядро яйцеклетки расположено ближе к переднему концу яйца и окружено цитоплазмой, которая связана сетью тонких перемычек с поверхностным слоем цитоплазмы. Дробление начинается с митотического деления ядра. В желтке (2) можно видеть скопления ядер, которые, по мере увеличения их количества, начинают передвигаться к периферической цитоплазме по протоплазматическим тяжам. Достигнув периферической цитоплазмы, ядра располагаются в ней сначала в передней части яйца, а затем по всей цитоплазме. Согласно количеству ядер происходит деление цитоплазмы и образование бластодермы (1).

Препарат 14. Радиальное дробление. Муляж, таблица, рис. 19.

Используя таблицу и муляж, рассмотрите радиальное дробление на примере ланцетника (рис. 19). Обратите внимание, что при радиальном дроблении каждый верхний бластомер располагается точно над нижним.

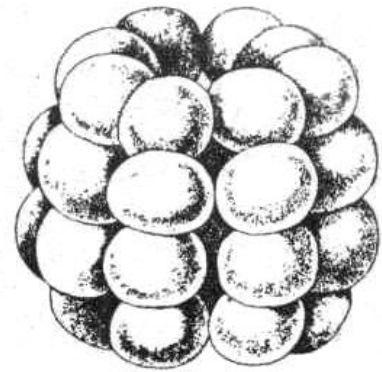


Рис. 19. Радиальное дробление.

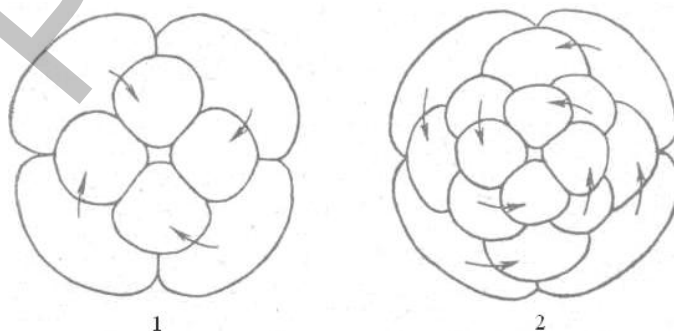


Рис. 20. Спиральное дробление.

Препарат 15. Спиральное дробление. Таблица, рис. 20.

Пользуясь таблицей и схемой практикума, изучите спиральный тип дробления (рис. 20). При

спиральном дроблении каждый верхний бластомер смещен относительно нижнего наполовину (1). Если проследить расположение одноименных бластомеров, указанных стрелками, то они будут располагаться в бластодерме зародыша по спирали (2).

Препарат 16. Билатеральное дробление. Матка аскариды.

Окраска железным гематоксилином (рис. 21).

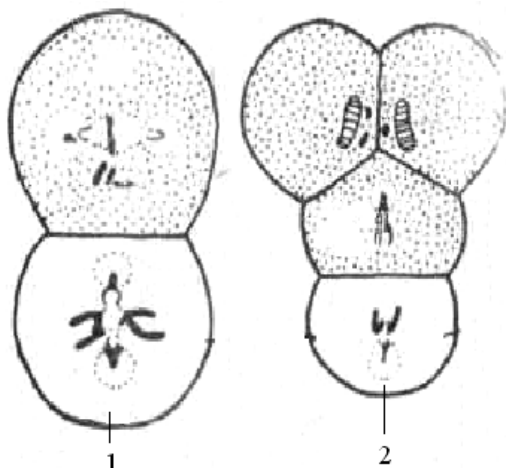


Рис. 21. Билатеральное дробление.

На препарате найдите стадию 2-х бластомеров (1) и стадию 4-х бластомеров (2). Обратите внимание на расположение бластомеров, когда верхние располагаются в горизонтальной плоскости, а нижние по отношению к ним занимают вертикальное положение. Через такой зародыш можно провести только одну плоскость, по бокам которой будут находиться одинаковые бластомеры, что и характерно для

билатерального дробления.

ТИПЫ БЛАСТУЛ

Дробление зиготы приводит к образованию многоклеточного зародыша – бластулы с полостью внутри. В случае образования сплошного шара, без полости, образуется морула. Морула образуется при слабой вязкости цитоплазмы. В бластуле выделяют анимальный полюс (крыша бластулы) и вегетативный, который называют дном бластулы.

Различают целобластулу, амфибластулу, стерробластулу, дискобластулу и перибластулу. Целобластула образуется при полном равномерном дроблении из яйцеклеток гомолецитального типа. Бластодерма ее состоит из одного ряда бластомеров, внутри находится крупная полость – бластоцель, или первичная полость тела.

Бластодерма амфибластулы состоит из нескольких рядов клеток, бластоцель меньших размеров, чем у ланцетника и сдвинута к анимальному полюсу. Она образуется из яйцеклеток «средне» телолецитального типа при полном неравномерном дроблении.

Стерробластула состоит из одного ряда крупных бластомеров, которые глубоко заходят в полость бластулы. Бластоцель в этом случае или очень маленькая, или вовсе отсутствует.

Дискобластула образуется при неполном дискоидальном дроблении. Крыша бластулы представлена бластодермой, а бластоцель в виде узкой щели находится между зародышевым диском и желтком.

Бластодерма перибластулы состоит из одного ряда клеток, которые окружают желток. Бластоцель отсутствует.

Препарат 17. Строение целобластулы. Бластула ланцетника. Муляж (рис. 22).

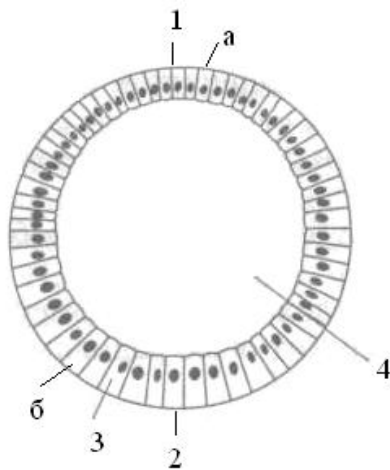


Рис. 22. Строение целобластулы.

энтодерму.

В целобластуле выделяют крышу (1) и дно (2). Стенка состоит из бластодермы (3). Внутри бластулы находится крупная бластоцель (4). Бластодерма состоит из неодинаковых по величине клеток, вследствие нарушения равномерности дробления, которое происходит в результате оседания желтка в вегетативную часть. Крыша бластулы состоит из более мелких клеток (а). Это зачаток будущей эктодермы.

На дне бластулы располагаются более крупные клетки (б), которые в последующем будут формировать

Препарат 18. Строение амфибластулы. Бластула лягушки. Окраска гематоксилином и пикрофуксином (рис. 23).

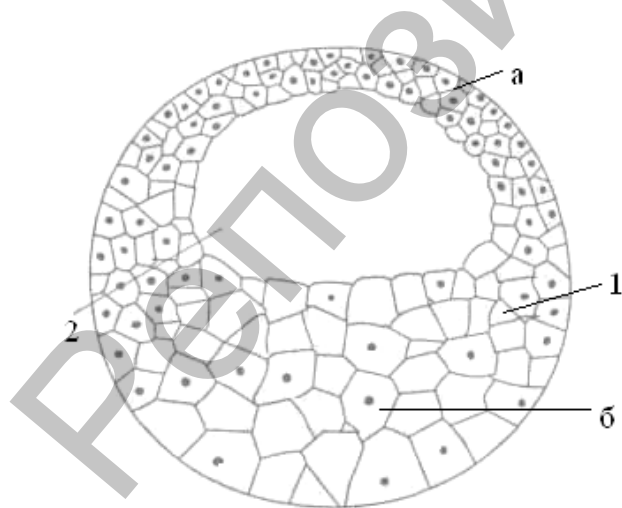


Рис. 23. Строение амфибластулы.

клетки (микромеры), составляющие крышу бластулы (а). Дно бластулы составляют клетки больших размеров (б) или макромеры.

Особенностью бластулы лягушки является то, что ее бластодерма многослойна, а бластомеры имеют неодинаковую величину. Это результат полного, но неравномерного дробления зиготы. При малом увеличении в бластуле видна многослойная бластодерма (1) и бластоцель (2) – полость, расположенная ближе к анимальному полюсу. При большом увеличении можно увидеть многогранные, резко очерченные, маленькие

Препарат 19. Строение дискобластулы. Бластула птиц (рис. 24).

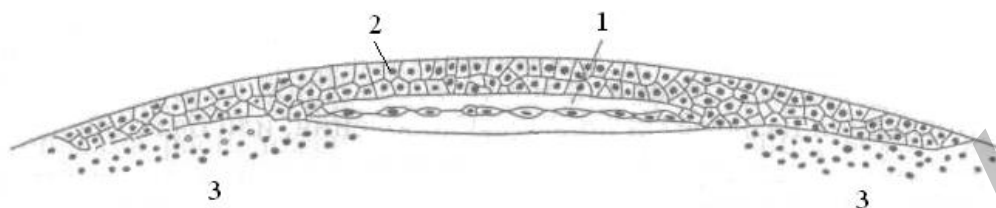


Рис. 24. Строение дискобластулы.

Дробление у птиц завершается образованием дискобластулы, которая у курицы образуется, когда яйцо продвигается по яйцеводу. Крыша бластулы представлена пластом клеток (2) – бластодермой, дно – массой желтка (3). Между зародышевым диском и желтком в виде узкой щели располагается бластоцель (1).

Препарат 20. Строение перибластулы. Бластула насекомых (рис. 25).

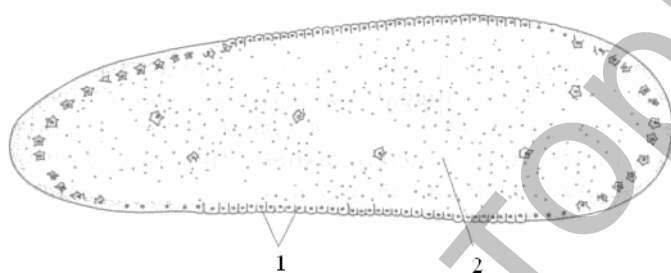
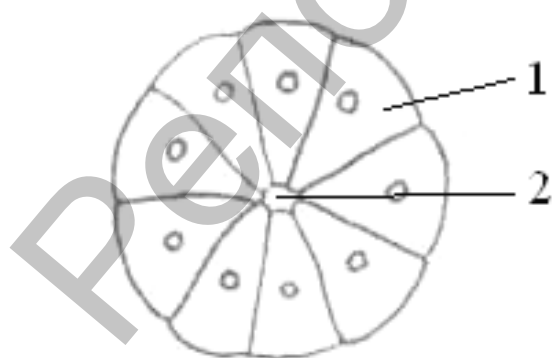


Рис. 25. Строение перибластулы.

полнена желтком (2).

Перибластула образуется из яйцеклеток центрлецитального типа при неполном поверхностном дроблении. Ее бластодерма представлена одним слоем кубических клеток (1). Полость отсутствует. Вся внутренняя часть за-

Препарат 21. Строение стерробластулы. Схема (рис. 26).



На таблице и в практикуме рассмотрите строение стерробластулы. Она состоит из одного ряда крупных бластомеров (1). Полость видна в виде еле заметного образования (2).

Рис. 26. Строение стерробластулы.

ТИПЫ ГАСТРУЛЯЦИИ

После образования бластулы следующей стадией развития зародыша является гастрולה. Процесс, который приводит к образованию гастрולה, называется *гастрюляцией*. Характерной особенностью этого этапа является интенсивное перемещение клеточного материала, которое приводит к образованию зародышевых листков. Вначале образуются два зародышевых листка. Наружный из них называется эктодерма, а внутренний – энтодерма. Среди хордовых у позвоночных животных в процессе гастрюляции образуется и третий зародышевый листок мезодерма. Эти зародышевые листки вследствие дифференцировки дают начало эмбриональным зачаткам, из которых будут образованы органы и ткани. В процессе гастрюляции вытесняется первичная полость тела – бластоцель и образуется новая полость – гастрюцель, или полость первичной кишки. Гастрюцель связана с внешней средой посредством бластопора, или первичного рта.

Переход из бластулы в гастрולה осуществляется 4-мя основными способами: инвагинацией, эпиволией, деламинацией и иммиграцией.

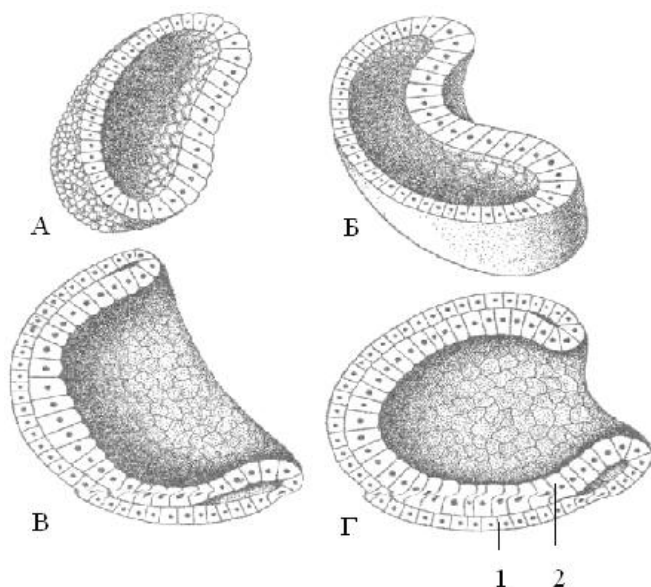
Инвагинация, или впячивание наблюдается в случае целобластулы. Вегетативный полюс бластулы впячивается в бластоцель до соприкосновения его с внутренней поверхностью анимального полюса. В результате образуются два зародышевых листка, бластоцель вытесняется и образуется новая полость гастрюцель.

У некоторых животных в связи с увеличением количества желтка в вегетативной части инвагинация становится невозможной. Тогда гастрюляция происходит способом эпиволии или обрастания. В этом случае мелкие анимальные клетки делятся и нарастают на более крупные, утяжеленные желтком, клетки вегетативного полюса. Мелкие клетки образуют экто-, а крупные энтодерму.

Иммиграция или вселение является наиболее примитивным способом гастрюляции. При этом способе клетки наружного слоя перемещаются в бластоцель и образуют энтодерму. Если клетки перемещаются с одного полюса бластулы, то такая иммиграция называется униполярной. При мультиполярной иммиграции клетки перемещаются со всей поверхности бластулы.

Однако, все описанные способы гастрюляции редко встречаются отдельно. Обычно гастрюляция происходит комбинацией нескольких способов.

Препарат 22. Инвагинация. Гастроула ланцетника. Муляж (рис. 27).



Гастроуляция по способу инвагинации начинается с впячивания клеточного материала в полость бластоцеля (А). Впячивание происходит постепенно (Б, В), до тех пор пока клетки вегетативного полюса не соприкоснутся с клетками анимального полюса (Г). В результате образуется двухслойный зародыш, у которого снаружи располагается эктодерма (1), а внутри – энтодерма (2).

Рис. 27. Инвагинация.

Препарат 23. Эпиболия. Таблица, рис. 28.

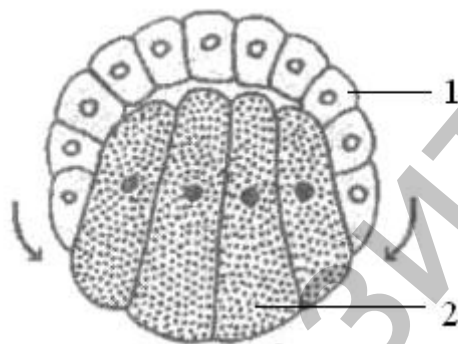


Рис. 28. Эпиболия.

При переходе из бластулы в гастроулу способом эпиболии более мелкие клетки анимального полюса, активно размножаясь, нарастают на крупные, утяжеленные желтком, клетки вегетативного полюса. На схеме стрелками показано направление движения клеточного материала. В результате более мелкие клетки образуют эктодерму (1), а, находящиеся внутри, крупные клетки – энтодерму.

Препарат 24. Деляминация. Таблица, рис. 29.

На таблице и в практикуме рассмотрите схему гастроуляции способом деляминации. При этом способе происходит расщепление клеточного материала однослойной бластулы на два слоя, один из которых – наружный представлен эктодермой (1), а внутренний энтодермой (2). Расслаивание клеточного материала происходит благодаря одновременному митозу во всех клетках бластулы.

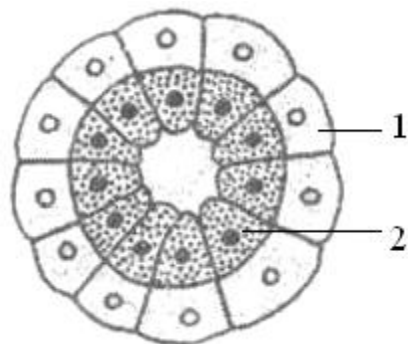


Рис. 29. Деляминация.

Препарат 25. Иммиграция. Таблица, рис. 30.

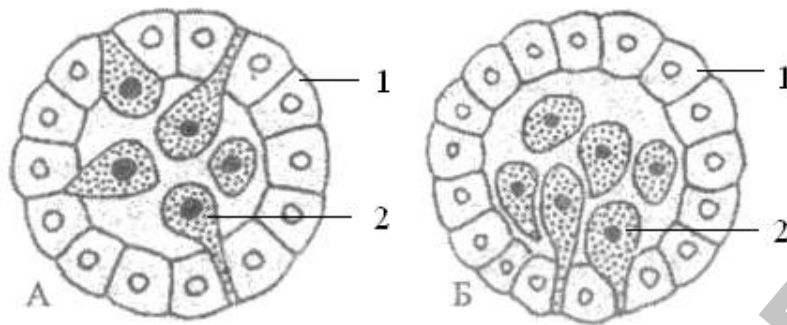


Рис. 30. Иммиграция.

На таблице и схеме изучите процесс гастрюляции способом иммиграции. Рассмотрите мультиполярную иммиграцию (А) и униполярную (Б). При мультиполярной иммиграции клетки вселяются в бластоцель со всей поверхности бластулы. При униполярной иммиграции вселение клеток в бластоцель происходит из одного полюса. В результате, клетки, располагающиеся снаружи, образуют эктодерму (1), а вселенные клетки – энтодерму (2).

СПОСОБЫ ОБРАЗОВАНИЯ МЕЗОДЕРМЫ

У некоторых животных (позвоночные) мезодерма образуется в процессе гастрюляции, у других (ланцетник) – после гастрюляции, на стадии нейрулы. Существуют четыре основных способа образования мезодермы: телобластический, энтероцельный, смешанный и эктодермальный.

При телобластическом способе, еще на стадии дробления, обособляются крупные клетки – телобласты. Во время гастрюляции телобласты располагаются на границе между экто- и энтодермой, начинают активно делиться и образующиеся клетки тяжами врастают между наружным и внутренним зародышевыми листками, образуя мезодерму. Такой способ характерен для первичноротых животных.

Энтероцельным способом мезодерма образуется в виде карманообразных выростов по бокам энтодермы после гастрюляции. Эти выпячивания отделяются от энтодермы и располагаются между экто- и энтодермой по бокам хорды, образуя третий зародышевый листок – мезодерму. Таким способом мезодерма образуется у иглокожих и ланцетника. У земноводных мезодерма образуется смешанным или переходным способом. У них мезодерма формируется в процессе гастрюляции одновременно с экто- и энтодермой и в ее образовании

принимают участие оба зародышевых листка. У позвоночных животных мезодерма образуется из эктодермы во время второй фазы гаструляции. При образовании мезодермы происходит миграция клеток из эктодермы в пространство между экто- и энтодермой. В связи с этим, этот способ и называют эктодермальным.

Препарат 26. Энтероцельный способ. Нейрула ланцетника.
Муляж (рис. 31).

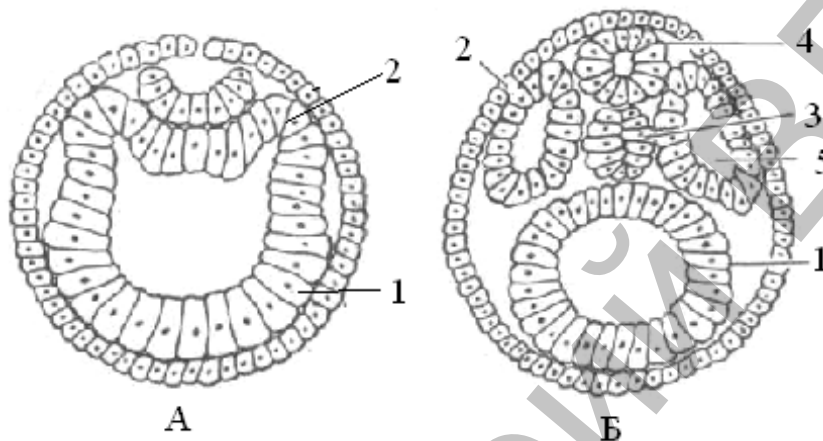
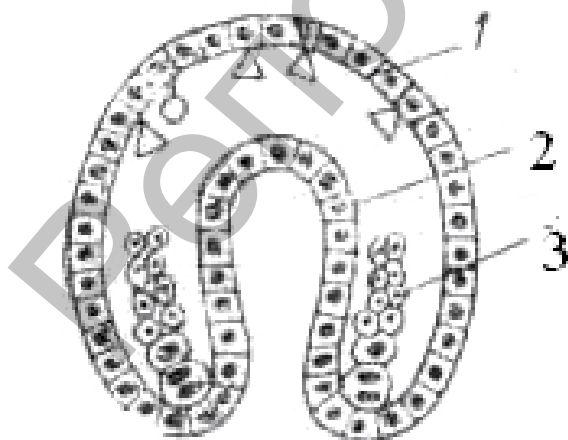


Рис. 31. Энтероцельный способ.

Рассмотрите на муляже стадию ранней нейрулы лягушки (А). По бокам энтодермы (1) видны карманообразные выросты (2). Это и есть зачатки мезодермы. На более поздней нейруле (Б) видно, что мезодерма уже отделилась от энтодермы (1) и располагается между энтодермой (1) и эктодермой (2) по бокам хорды (3). Сверху, над хордой видна нервная трубка (4), а между листками мезодермы зачатки целома (5).

Препарат 27. Телобластический способ. Таблица, рис. 32.



Рассмотрите на таблице и в практикуме схему телобластического способа образования мезодермы. Обратите внимание, что между эктодермой (1) и энтодермой (2) на вентральной стороне, по бокам зародыша располагаются крупные клетки – телобласты (3). Благодаря их размножению происходит образование мезодермальных тяжей.

Рис. 32. Телобластический способ.

Препарат 28. Эктодермальный способ. Гастроула птиц. Тотальный препарат (рис. 33).

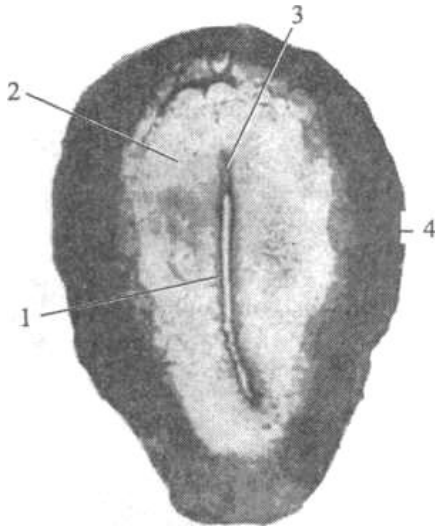


Рис. 33. Эктодермальный способ.

Рассмотрите куриный зародыш в период первых суток инкубации. Вы видите зародышевый диск, состоящий из центрального светлого поля (2) и периферического темного поля (4). В центре светлого поля выделяется первичная полоска (1). В переднем конце она расширяется и образуется гензеновский узелок (3). Наружные клетки светлого поля образуют эктодерму. В эктодерме в области первичной полоски и гензеновского узелка располагаются клетки мезодермы, которые мигрируют под эктодерму и образуют третий мезодермальный зародышевый листок.

Препарат 29. Смешанный способ. Гастроула земноводных. Тотальный препарат (рис. 34).

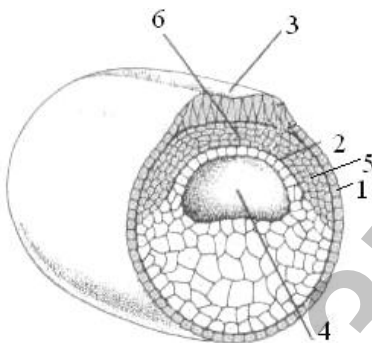


Рис. 34. Смешанный способ.

На препарате найдите эктодерму (1) и энтодерму (2). На спинной стороне зародыша располагается слой высоких клеток, из которых будет формироваться нервная трубка (3). В энтодерме заметна полость – гастроцель (4). Между экто- и энтодермой располагается тяж клеток мезодермы (5), который выделился из экто- и энтодермы. Под нервной пластинкой располагается группа клеток мезодермы, которые представляют зачаток хорды (6).

РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА

Дробление у ланцетника полное, но не вполне равномерное. Первая борозда меридиональная и образуются два одинаковых бластомера. Вторая меридиональная борозда проходит перпендикулярно первой и образуются четыре бластомера, из которых два задних несколько меньших размеров, чем передние. Третья борозда экваториальная, но немного сдвинута к анимальному полюсу. В результате четыре верхних бластомера меньше, чем четыре нижних. В дальнейшем,

до седьмого деления, происходит чередование меридиональных и широтных борозд дробления. Начиная с восьмого деления, дробление становится асинхронным. В результате образуется целобластула, которая на более поздней стадии принимает грушевидную форму в связи с уплощением вегетативной части.

Гастрюляция происходит путем инвагинации вегетативной части бластулы в полость бластоцеля. На ранней стадии зародыш приобретает вид двуслойной чаши с широко открытым бластопором. Края бластопора образуют губы: верхнюю, нижнюю и две боковые. К концу гастрюляции бластопор суживается и располагается на заднем конце тела зародыша.

На стадии нейрулы происходит закладка осевых органов и дифференцировка мезодермы. Образование нервной трубки начинается с нервной пластинки, расположенной в эктодерме на спинной стороне зародыша. За счет нарастания клеток эктодермы нервная пластинка прогибается, а потом сворачивается, образуя нервную трубку, которая опускается в тело зародыша. Дорсальная часть энтодермы представлена зачатком хорды. Хордальная пластинка заворачивается краями вниз и образуется плотный тяж – хорда.

По бокам от зачатка хорды из энтодермы образуются карманообразные выросты мезодермы. Края этих выпячиваний смыкаются, и мезодерма отделяется от энтодермы. В свою очередь края энтодермы тоже смыкаются и образуется кишечная трубка. Мезодерма разделяется на спинную (сомит) и брюшную (спланхнотом). Сомиты формируют мышечную систему, а спланхнотомы – стенку вторичной полости тела или целома.

Препарат 30. Дробление зиготы ланцетника. Муляж (рис. 35).

На муляже и в практикуме рассмотрите ранние стадии дробления зиготы ланцетника (1). Обратите внимание на последовательность происхождения борозд и на тот факт, что увеличение размеров зародыша не происходит, а увеличивается только количество бластомеров, но с каждым последующим делением они становятся меньше.

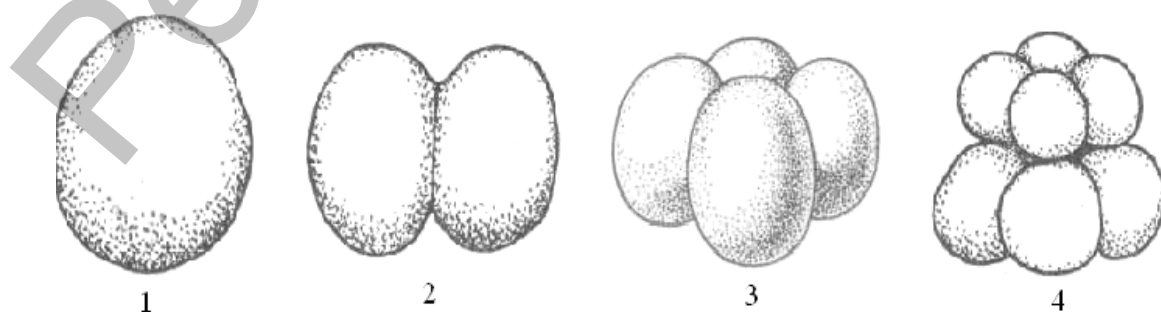


Рис. 35. Дробление зиготы ланцетника.

Поэтому этот этап развития назван дроблением. Первая борозда проходит меридионально (2), вторая также меридиональная, но проходит перпендикулярно первой (3). Третья борозда экваториальная (4) и образуется 8 бластомеров. Следовательно, у ланцетника в результате полного равномерного дробления число бластомеров после каждого деления увеличивается кратно 2.

Препарат 31. Бластула ланцетника. Муляж (рис. 36).

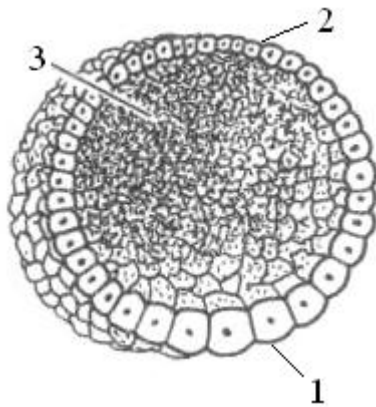


Рис. 36. Бластула ланцетника.

На муляже и в практикуме изучите строение бластулы ланцетника. В бластуле выделяют вегетативный (1) и анимальный (2) полюсы. На разрезе хорошо видно, что клетки анимального полюса меньших размеров, чем клетки вегетативного полюса. Это объясняется асинхронностью деления зиготы ланцетника. В свою очередь асинхронность вызвана оседанием желтка в вегетативную часть. В центре заметна крупная полость – бластоцель (3).

Препарат 32. Гастроула ланцетника. Муляж (рис. 37).

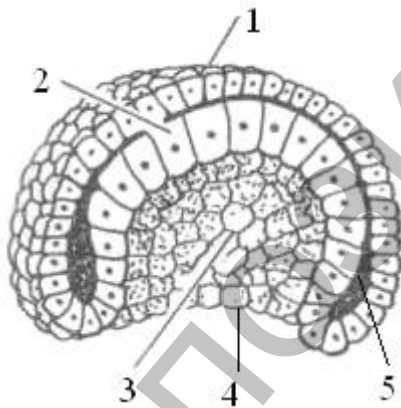


Рис. 37. Гастроула ланцетника.

Используя муляжи и таблицы, изучите строение поздней гастроулы ланцетника. Гастроуляция происходит по типу инвагинации. В поздней гастроуле хорошо видны два зародышевых листка. Наружный листок – эктодерма (1) состоит из относительно мелких клеток. Внутренний листок – энтодерма (2) состоит из более крупных клеток. Во внутреннем зародышевом листке на изгибе, в области бластопора, располагаются более мелкие хордомезадермальные клетки. В результате гастроуляции бластоцель вытесняется

и еще видна в виде узкой щели в области бластопора (5). Но в процессе гастроуляции образовалась новая полость – гастроцель, или полость первичной кишки (3), которая сообщается с внешней средой посредством бластопора (4).

Препарат 33. Нейрула ланцетника. Муляж (рис. 38).

Рассмотрите муляж и схему в практикуме и изучите строение нейрулы ланцетника. На стадии ранней нейрулы (А) зародыш сверху

покрыт эктодермой (1), внутри находится энтодерма (3), а между ними мезодерма (2).

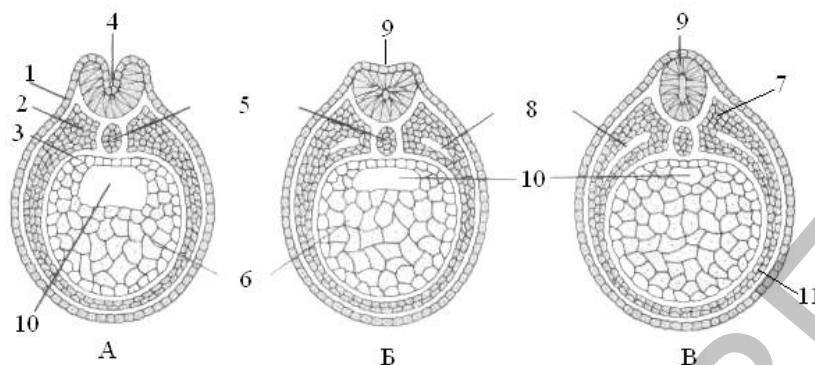


Рис. 38. Нейрула ланцетника.

Выше энтодермы располагается плотный тяж – хорда (5). Выше хорды располагается нервный желобок (4). На стадии средней (Б) и поздней (В) нейрулы видно, что из нервного желобка образуется нервная трубка (9). На всех стадиях видно последовательное формирование кишечной трубки (10). На данной стадии происходит дифференцировка мезодермы. Она разделяется на спинную часть – сомит (7) и брюшную – спланхнотом (11). Между париетальным и висцеральным листками спланхнотомы образуется полость – целом (8).

РАЗВИТИЕ РЫБ

Яйцеклетки рыб «крайне» телолецитального типа. Дробление неполное дискоидальное. Дробится только незначительная часть анимального полюса с образованием дискобластулы. Крыша бластулы образована зародышевым диском, а дно – поверхностным слоем недробящегося желтка.

Гастрюляция начинается с перемещения клеток к заднему краю бластодиска. Там клетки подворачиваются, и образуется два зародышевых листка: внутренний – энтодерма и наружный – эктодерма. Край бластодиска, где происходит подворачивание клеточного материала, называется краевой зарубкой, которая соответствует бластопору ранее изученных животных. Полость, которая располагается между энтодермой и желтком соответствует полости первичной кишки. В состав средней части энтодермы включен клеточный материал хордальной пластинки, а по бокам – материал мезодермы.

У рыб, в отличие от ланцетника, образуется внезародышевый материал, который формирует желточный мешок. Все три зародышевых листка непосредственно переходят в одноименные листки внеза-

родышевой бластодермы. Внезародышевый материал передвигается по поверхности желтка и его край называется краем обрастания. После смыкания краев обрастания образуется желточный мешок.

Закладка осевых органов происходит так, как и у других животных (ланцетник). Отличие заключается в формировании кишечной трубки. Зародыш рыб продолжительное время располагается на желтке. Кишечная энтодерма широко открыта в сторону желтка. Смыкание клеток энтодермы в трубку происходит после образования желточного мешка.

В головном отделе тела внезародышевая бластодерма вырастает между телом зародыша и желтком, образуя туловищную складку. Туловищная складка отделяет тело зародыша от желтка вначале в головном отделе зародыша, а потом и в туловищном. К этому моменту и происходит сворачивание энтодермы в трубку и только в средней части кишечника трубка остается несомкнутой. В этом месте полость кишечника желточным стебельком сообщается с полостью желточного мешка.

Желточная энтодерма всасывает питательные вещества из желтка, которые по кровеносным сосудам мезодермы транспортируются к телу зародыша. Эктодерма желточного мешка выполняет защитные функции. Кроме того, желточный мешок выполняет дыхательную и кроветворную функции. После использования желтка, желточный мешок или отпадает, или становится частью стенки кишечника.

Препарат 34. Дробление яйца вьюна (рис. 39).

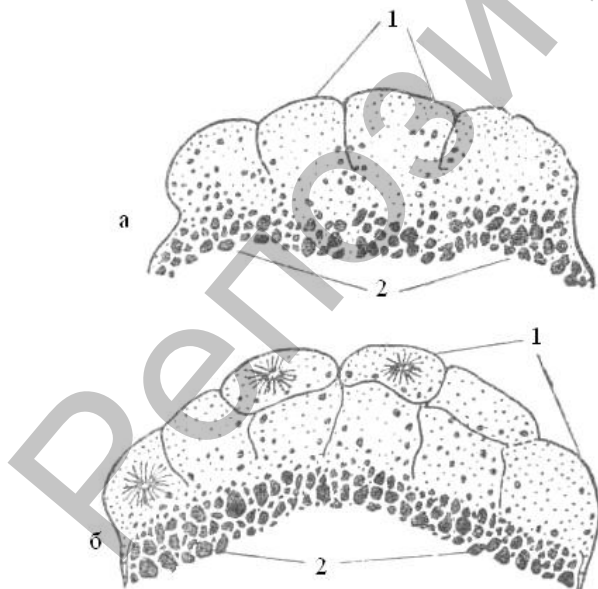


Рис. 39. Дробление яйца вьюна.

Дробление яйца вьюна, как и других костистых рыб, проходит по дискоидальному типу. При таком типе дробится только бластодиск, а основная масса желтка в дроблении не участвует. Рассмотрите ранние стадии дробления. Борозды первых четырех дроблений проходят в вертикальной плоскости. Образующиеся в результате такого дробления blastomeres отделены друг от друга глубокими бороздами, но своими основаниями переходят в слой цитоплазмы, расположенной под бластодиском (рис. 39а). В связи с этим, с нижней стороны связь между blastomeres сохраняется, т.е. в этой части они еще не отделены друг от друга (1). Ниже blastomeres видны зерна желтка (2).

Начиная с пятого деления, бластомеры делятся и в тангенциальной плоскости, поэтому на этой стадии различаются два слоя (рис. 39б). Поверхностный слой состоит из полностью обособившихся клеток (1). Бластомеры более глубокого слоя еще сохраняют связь с цитоплазматическим слоем и желтком (2).

Препарат 35. Бластула вьюна (рис. 40).

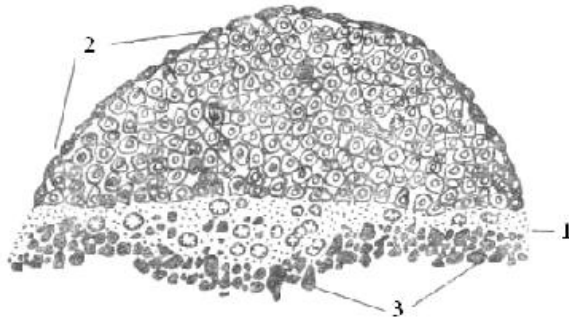


Рис. 40. Бластула вьюна.

Рассмотрите меридиональный разрез стадии бластулы (рис. 40). Как видно на разрезе, на стадии бластулы начинается дифференциация клеток. На поверхности бластодиска различается эпителиальный слой сильно уплощенных клеток, который называют перидермой (2).

Это эмбриональное образование, выполняющее защитную функцию. В основании бластодиска виден довольно толстый слой цитоплазмы, в котором рассеяны крупные ядра неправильной формы. Этот слой называют перибластом (1). Он возникает в результате деления ядер базальных бластомеров, сохраняющих связь с желтком (3). Этот слой соответствует желточной энтодерме и выполняет трофическую функцию.

Препарат 36. Гастрюла вьюна (рис. 41).

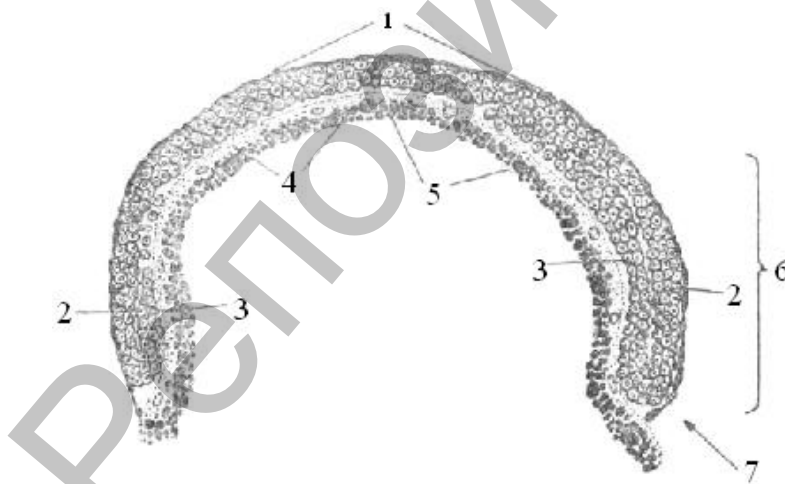


Рис. 41. Гастрюла вьюна.

Рассмотрите сагиттальный разрез зародыша вьюна на стадии гастрюляции (рис. 41). Гастрюляция у вьюна, как и у других костистых рыб, проходит путем подворачивания хордальной пластинки и мезодермы через верхнюю губу blastopora в задней части бластодиска (7). Внутренний

слой клеток – гипобласт (3) представлен материалом, подвернувшимся с бластодиска. В процессе гастрюляции бластодиск постепенно покрывает все большую поверхность желточной массы. Вместе с бластодиском распространяется по поверхности желтка и зародыш, кото-

рый вытягиваясь, приобретает вид удлинённой полоски – зародышевого язычка (6). Передняя часть язычка соответствует головному отделу зародыша, противоположная – заднему отделу.

На разрезе видно, что язычок расщеплен на эпибласт (2) и гипобласт (3). Впоследствии из эпибласта будет развиваться нервная пластинка и эктодерма, а из гипобласта – хордальная и энтодермальная пластинки.

Между бластодиском и перибластом (4) видна сравнительно узкая щель. Перибласт (4) и перидерма (1) обрастают желточную массу быстрее, чем бластодиск. Ниже перибласта на разрезе хорошо видны зерна желтка (5).

Препарат 37. Сагиттальный разрез зародыша форели с желточным мешком (рис. 42).

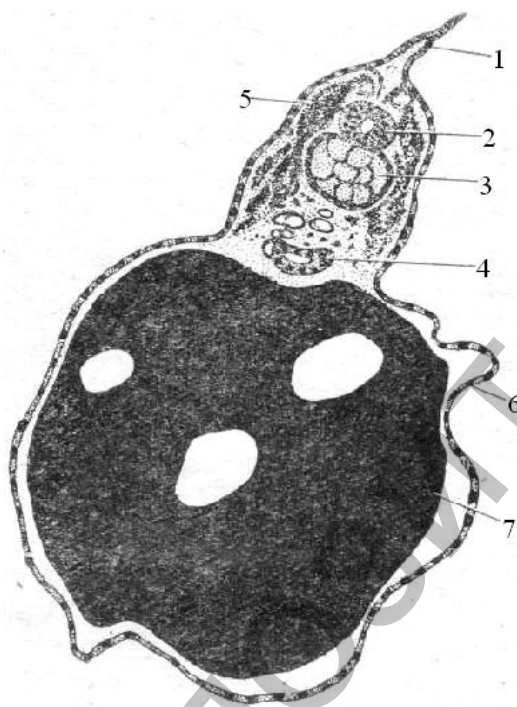


Рис. 42. Зародыш форели с желточным мешком.

Рассмотрите сагиттальный разрез зародыша форели (рис. 42). Зародыш располагается на желтке (7). Желток окружен желточным мешком (6), который состоит из внезародышевых листков: экто-, мезо- и энтодермы.

На спинной стороне зародыша виден плавник (1). Ниже располагается нервная трубка (2). Под ней хорошо различима хорда (3). Ближе к желтку видна энтодермальная кишечная трубка (4). По бокам хорды располагается мезодерма (5).

РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Яйцеклетки земноводных «средне» теллецитального типа. Для них характерно полное неравномерное дробление. Первая борозда проходит меридионально. Вторая также меридиональная, но проходит перпендикулярно первой. Третья борозда соответствует экваториальной, но смещена от экватора клетки к анимальному полюсу. Вследствие такого дробления бластомеры анимального полюса мельче, чем в вегетативном. До седьмого деления дробление анимальных и вегетативных бластомеров проходит синхронно. Начиная с восьмого деления бластомеры анимального и вегетативного полюсов дробятся независимо друг от друга. Появляются тангенциальные борозды, которые приводят к образованию многослойной бластулы. Такая бластула называется амфибластулой. Поскольку бластомеры вегетативного полюса крупнее анимальных и содержат много желтка, бластоцель смещена к анимальному полюсу и меньше, чем у ланцетника.

Гастрюляция осуществляется путем инвагинации и эпиболии. Этот процесс начинается с инвагинации бластодермы в экваториальной зоне. В области хордальной пластинки появляется серповидное впячивание, которое выпуклостью ориентировано в сторону анимального полюса. Серповидная бороздка формирует спинную губу бластопора. Бластомеры анимального полюса начинают интенсивно размножаться и обрастают клетки вегетативного полюса. Часть клеток в области серповидной бороздки эктодермой не обрастают. Эти клетки богаты желтком и получили название желточной пробки. Через спинную губу бластопора впячивается материал энтодермы и прехордальной пластинки. Далее инвагинирует материал хорды, а по бокам – энтодермы. Энтодермальную полость первичной кишки увеличивает и это приводит к сужению бластоцеля.

По мере впячивания клеточного материала внутрь зародыша серповидная щель увеличивается и приобретает подковообразную форму, формируя боковые губы бластопора. Затем возникает брюшная губа бластопора и он приобретает кольцевидную форму. Через боковые губы бластопора инвагинирует материал сомитов, а через нижнюю губу – спланхнотомов (несегментированной мезодермы). В дальнейшем сомиты разделяются на три участка: наружный – дерматом, средний – миотом и внутренний – склеротом. Из наружного и внутреннего листков образуется мезенхима. Мезенхима наружного листка развивается в соединительную ткань кожи. Из мезенхимы склеротома образуется осевой скелет и часть соединительной ткани. Из миотома развивается скелетная мускулатура.

Несегментированная мезодерма распадается на париетальный и висцеральный листки, которые, срастаясь между собой, образуют стенку вторичной полости тела (целома). Образование осевых органов у земноводных происходит примерно так, как и у ланцетника.

Препарат 38. Дробление яйца лягушки. Меридиональный срез икринки. Окраска гематоксилином и пикрофуксином (рис. 43).

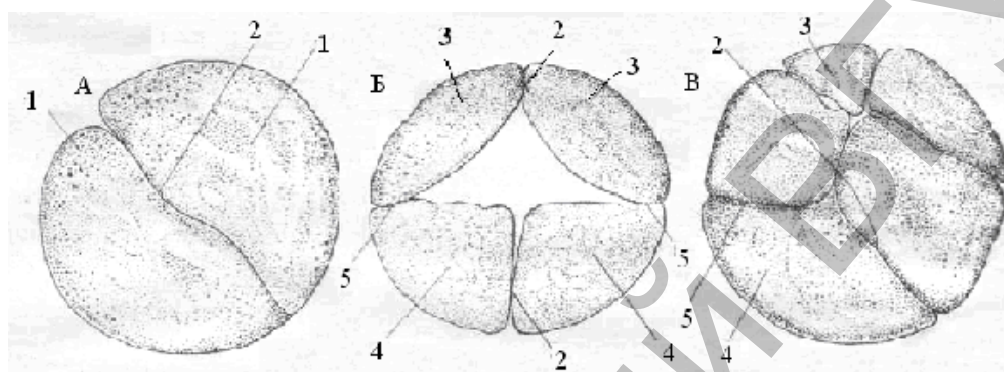


Рис. 43. Дробление яйца лягушки.

Дробящееся яйцо лучше изучать при малом увеличении. Препарат надо ориентировать анимальным полюсом вверх. Икринки, используемые для приготовления препаратов, обычно состоят из 2, 4, 8 и более blastomeres, не все из которых попадают в плоскость сечения. Поэтому их число на срезе чаще всего меньше, чем в целой икринке. Наличие на срезе (А) двух blastomeres (1), отделенных меридиональной бороздой дробления (2), свидетельствует, что данный срез сделан с икринки на стадии двух или четырех blastomeres. Обнаружение на срезе (Б) двух анимальных микромеров (3) и двух вегетативных макромеров (4), отделенных меридиональной (2) и широтной (5) бороздами дробления, свидетельствует, что срез сделан с икринки на стадии восьми blastomeres. На срезе (В) с большим числом blastomeres сохраняются микромеры и макромеры, и в известной мере удастся определить характер борозд дробления. Обращает внимание отчетливое разделение бороздами анимальных blastomeres, их значительная пигментация и небольшие размеры по сравнению с макромерами. Срезы дробящихся яиц лягушки иллюстрируют их полное, неравномерное дробление.

Препарат 39. Бластула лягушки. Меридиональный срез. Окраска гематоксилином и пикрофуксином (рис. 44).

Объект можно изучать при малом увеличении. При удачном сечении зародыша видна его пигментированная анимальная часть – крыша (3), светлая, вегетативная часть – дно (4) и расположенная между ними экваториальная или «краевая» зона (8). Сохранение распо-

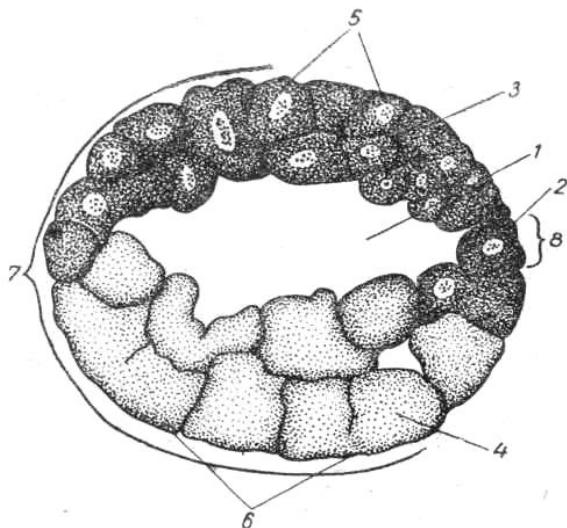


Рис. 44. Бластула лягушки.

ложения этих участков яйца в бластуле объясняется тем, что в процессе дробления материал зиготы почти не перемещается, а лишь разделяется на все большее количество клеток; в сущности происходит распределение единой цитоплазмы яйца между образующимися бластомерами (2). Стенка бластулы – бластодерма (7) многослойна; бластомеры расположены на нескольких уровнях, не образуя правильного ряда, что обусловлено особенностями

дробления (к меридиональным и широтным бороздам присоединяются и тангенциальные, параллельные поверхности зародыша). Вследствие неодинаковой толщины бластодермы полость бластулы – бластоцель (1) расположена эксцентрично, ближе к анимальному полюсу. В анимальной части стенка бластулы тонкая, состоит из 2–3 рядов мелких, сплюснутых клеток многогранной формы, содержащих пигментные зерна и образующих эпителиоподобный пласт (5). В вегетативной части стенка толстая, состоит из многих слоев беспорядочно расположенных, местами разобценных небольшими щелями крупных клеток многогранной и округлой формы, нагруженных желточными включениями (6). В «краевой» зоне стенка бластулы образована клетками средней величины, содержащими небольшое количество пигментных зерен и желточных включений. Их форма и окраска отражают постепенный переход от клеток анимального полюса (3) к клеткам вегетативного полюса (4).

Препарат 40. Гастрюла лягушки. Сагиттальный разрез (рис. 45).

Препарат следует ориентировать спинной стороной зародыша кверху (на этой стороне наиболее четко обозначена складка обрастания) и изучить при малом увеличении. В зависимости от степени завершенности процесса гастрюляции различают раннюю, среднюю и позднюю гастрюлу. На срезе ранней гастрюлы (рис. 45) видны два зародышевых листка – эктодерма (1) и энтодерма (5) и первичная полость тела – бластоцель (4).

Эктодерма покрывает большую часть наружной поверхности зародыша, многослойна, состоит из пигментированных клеток. Энтодерма в основном находится внутри зародыша, представлена круп-

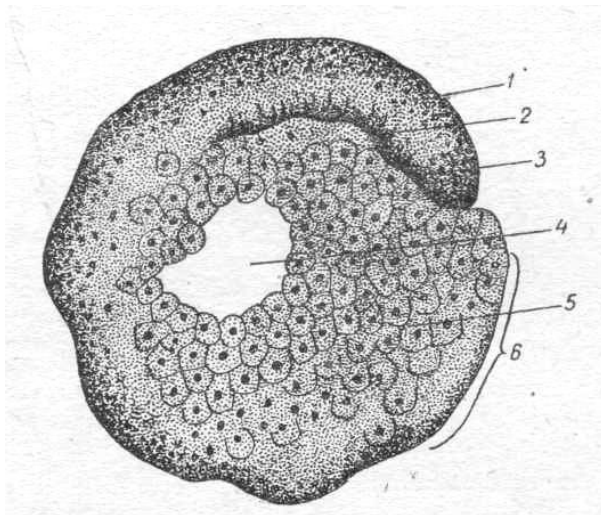


Рис. 45. Гастрола лягушки.

нейными клетками, содержащими желточные включения. Эктодерма и энтодерма образовались вследствие обрастания более активной анимальной половиной бывшей бластулы ее вегетативной половины. Этот процесс быстрее распространился по спинной стороне зародыша, где край обрастания становится дорзальной губой бластопора – первичного рта. На брюшной стороне зародыша край обрастания заметен слабее и представлен едва намечающейся вентральной губой бластопора. Между губами бластопора находится несколько выступающая из зародыша желточная пробка (6), состоящая из крупных энтодермальных клеток. В месте границы серого серпа бывшей зиготы с ее вегетативной частью находится небольшое углубление – зачаток полости первичной кишки. На тотальном препарате это углубление представлено серповидной бороздкой (3), возникшей вследствие инвагинации и иммиграции части клеток будущей хорды (2) и энтодермы.

Препарат 41. Нейрула лягушки. Поперечный срез зародыша (рис. 46).

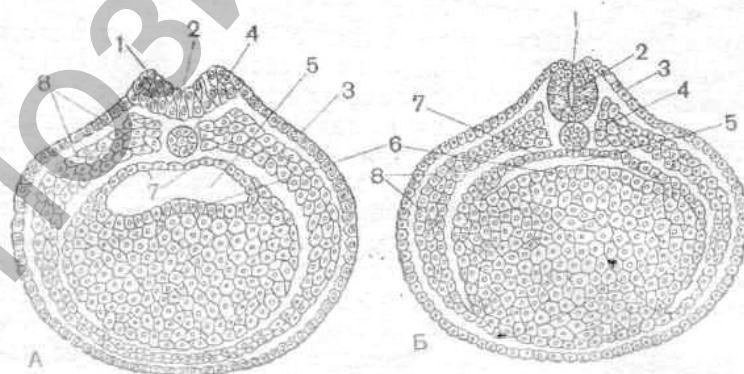


Рис. 46. Нейрула лягушки.

Изучите строение нейрулы лягушки. С этой целью препарат надо ориентировать спинной поверхностью зародыша кверху и изучить при малом увеличении. На спинной стороне эктодерма несколько утолщена. Нейруляция индуцируется взаимодействием материала будущей хорды и расположенного над ним участка дорсальной эктодер-

мы. В силу их непосредственного контакта и пространственной взаимосвязи материал хорды сворачивается в плотный тяж клеток, а эктодерма дифференцируется и образует нервную пластинку. Последняя утолщается, становится плоской, затем изгибается в желобок.

На срезе (А) видны нервные валики (1) и ограниченная ими нервная пластинка (2). Толщина этих образований обусловлена как увеличением высоты образующих их клеток, так и нагромождением клеток друг на друга. Цитоплазма этих клеток содержит пигментные зерна и небольшое число желточных включений; ядра лежат на разных уровнях, бедны хроматином, бледноокрашенные, что свидетельствует об их функциональной активности. Клеточный материал нервных валиков и нервного желобка почти однороден. Однако клетки нервных валиков отличаются меньшей величиной, неправильным расположением и большим содержанием пигмента. Остальная часть эктодермы – эпителий кожи (3). Она в основном однослойна, образована мелкими, темноокрашенными клетками кубической формы, цитоплазма которых содержит пигментные зерна; ядра бедны хроматином. Под нервным желобком находится хорда (4), состоящая из плотно расположенных клеток с четко выраженными границами и цитоплазмой, содержащей небольшое количество пигментных зерен и желточных включений, с бедными хроматином ядрами. Первичная кишка замкнута. Ее полость (5) в виде узкой щели расположена эксцентрично; нижняя, более толстая стенка кишки (6) состоит из крупных клеток, цитоплазма которых богата желточными включениями. Светлые участки в клетках соответствуют расположению ядер. Часть клеток, ближайших к просвету кишки, разрушена, что свидетельствует о процессе их ассимиляции. Клетки, подлежащие усвоению зародышем, в своей совокупности составляют желточную энтодерму. Верхняя стенка (7) первичной кишки тонкая, состоит из клеток, относящихся к кишечной энтодерме. Мезодерма (8), образованная из материала «краевой» зоны бывшей бластулы, представлена плотным пластом однородных клеток и имеет вид двух клиньев, соединяющихся на брюшной стороне зародыша. Широкие основания этих клиньев располагаются по бокам от хорды, а их узкие вершины распространяются вентрально между эктодермой и энтодермой. На срезе поздней нейрулы лягушки (Б) видно, что нервные валики (1) срослись, а нервный желобок свернут в нервную трубку (2).

РАЗВИТИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

Яйцеклетка пресмыкающихся «крайне» телолецитального типа. Дробление неполное, дискоидальное. Оплодотворение яйцеклетки происходит в верхней трети яйцевода. Дробление начинается во время движения яйцеклетки по яйцеводу, в связи с этим яйцо откладывается во внешнюю среду на стадии дискобластулы, или ранней гастрюлы.

Крыша дискобластулы состоит из мелких клеток бластодермы, а дно образовано массой желтка. Часть желтка под зародышевым диском резорбируется и образуется подзародышевая полость.

Первая фаза гастрюляции осуществляется деляминацией, при которой глубокие слои клеток бластодиска опускаются в подзародышевую полость и образуют энтодерму. Наружные клетки бластодиска развиваются в эктодерму.

Во второй фазе гастрюляции, после образования экто- и энтодермы, у пресмыкающихся образуется зародышевый щиток, или первичная пластинка. Зародышевый щиток прогибается, впячивается и образует гастроцель, или полость первичной кишки. Эта полость слепым концом направлена вперед, в промежуток между экто- и энтодермой. Отверстие, через которое происходит впячивание, является бластопором. Через дорсальную и боковые губы бластопора инвагинирует материал будущей хорды и мезодермы. У пресмыкающихся, как и у земноводных, мезодерма разрастается между экто- и энтодермой и образует сомиты и спланхнотомы.

Закладка осевых органов осуществляется так, как и у других позвоночных, за исключением образования кишечной трубки. Кишечная трубка образуется после отделения зародыша от желтка с помощью туловищной складки. Туловищная складка является новым образованием, в связи с развитием амниотической оболочки.

У пресмыкающихся, как и у рыб, образуется желточный мешок. В отличие от рыб, у них в образовании желточного мешка принимают участие висцеральный мешок внезародышевой мезодермы и внезародышевая энтодерма. Внезародышевая эктодерма и париетальный мешок мезодермы у пресмыкающихся образует амниотическую и серозную оболочки.

В связи с развитием на суше у пресмыкающихся, в отличие от ранее изученных животных, образуются провизорные органы: амниотическая, серозная и сосудистая оболочки. У пресмыкающихся яйцо не имеет белковой оболочки. Зародыш прилегает к плотным подскорлуповым оболочкам. Развивающийся зародыш не приподнимается над желтком, а, напротив, погружается в него. При этом прогибается слой клеток внезародышевой эктодермы, которая формирует вокруг его те-

ла амниотические складки. Амниотические складки смыкаются и образуют амниотическую полость. Клетки эктодермы амниотической оболочки продуцируют амниотическую жидкость, в которой развивается зародыш.

Серозная оболочка окружает желточный мешок и между их стенками образуется промежуток, который называют экзоцеломом или внезародышевым целомом. В экзоцелом врастает сосудистая оболочка, или аллантаис. Он образуется как вырост брюшной стенки задней кишки. Стенка аллантаиса образована кишечной энтодермой и висцеральным листком мезодермы. Последний пронизан густой сетью кровеносных сосудов и является органом дыхания и выделения. Кроме того, он выполняет трофическую функцию и переносит соли кальция в тело зародыша. В конце развития провизорные органы редуцируются.

Препарат 42. Дробление яйцеклетки пресмыкающихся (рис. 47).



Рис. 47. Дробление яйцеклетки пресмыкающихся.

Дробление у пресмыкающихся неполное, дискоидальное. Как видно на рис. 47, первые 5–6 борозд дробления проходят меридионально (А, Б, В). На 8–9 делении (Г) происходит поворот веретен дробления и борозды располагаются широтно, формируя двухслойную структуру. В конце дробления образуется плоский многослойный зародыш – дискобластула.

Препарат 43. Бластула пресмыкающихся (рис. 48).

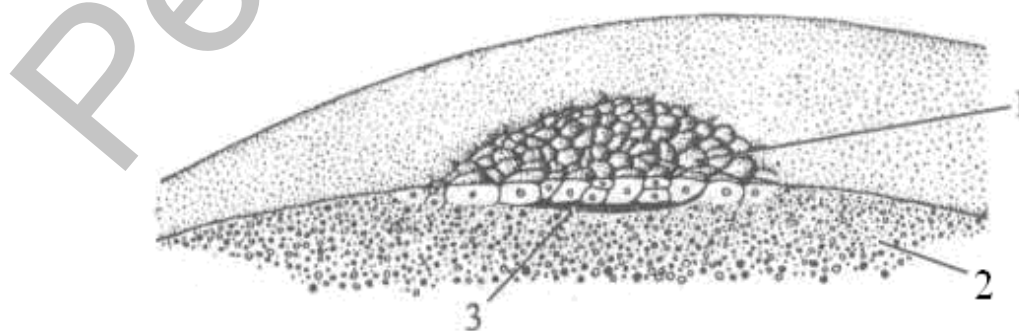


Рис. 48. Бластула.

Как видно на рис. 48, крыша дискобластулы состоит из мелких клеток бластодермы, которые формируют бластодиск (1). Дно бластулы образовано массой желтка (2).

Часть клеток перибласта (внутренний слой бластодиска) погружаются в желток и образуют мероциты, которые способствуют (вместе с частью сперматозоидов) его разжижению. Между желтком и бластодиском образуется подзародышевая полость (3), соответствующая бластоцелю.

Препарат 44. Гастроула пресмыкающихся (рис. 49).

Изучить поперечный срез зародыша пресмыкающихся на стадии гастроуляции.

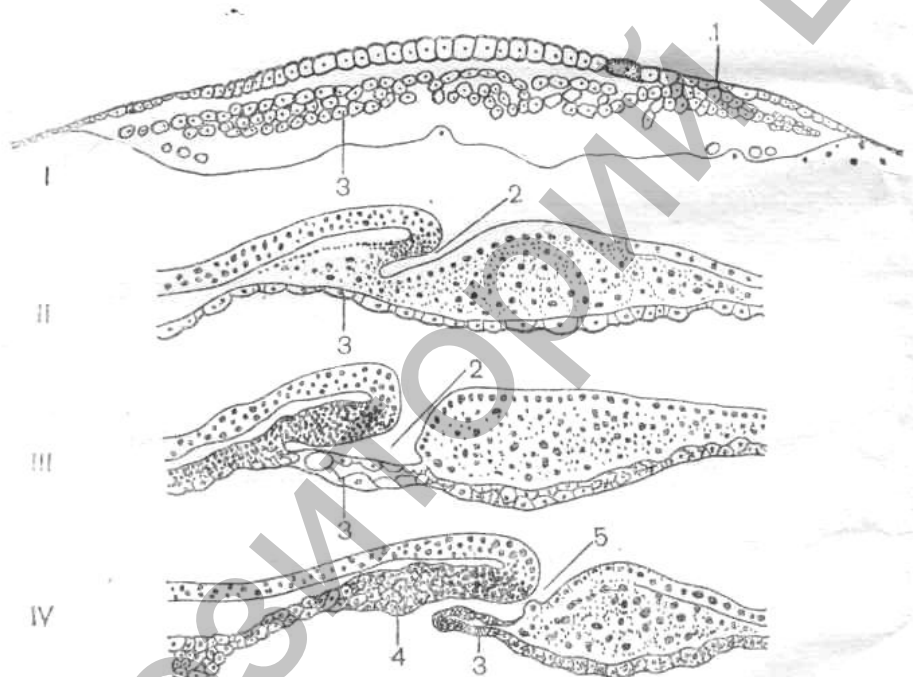


Рис. 49. Гастроуляция у пресмыкающихся.

Первая фаза гастроуляции (рис. 49, I) осуществляется способом деляминации, в результате которого образуются два зародышевых листка (первичная пластинка). Снаружи располагается плотный слой клеток эктодермы (1), ниже рыхло расположенные клетки формируют энтодерму (3). На рисунке 49, II, III, IV показаны последовательные стадии второй фазы гастроуляции. Вначале второй фазы гастроуляции первичная полоска прогибается (рис. 49, II), затем впячивается и образуется гастроцель (2), который соединяется с внешней средой бластопором. Через спинную и боковые губы бластопора инвагинирует материал будущей хорды (4) и мезодермы. В результате второй фазы гастроуляции образуется третий зародышевый листок – мезодерма.

РАЗВИТИЕ ПТИЦ

Птицы в процессе эволюции произошли от пресмыкающихся, поэтому их эмбриональное развитие в ряде случаев сходно. Яйцеклетка птиц «крайне» телолецитального типа. Дробление неполное, дискоидальное, осуществляется во время прохождения яйца по яйцеводу. Яйцо откладывается во внешнюю среду на стадии бластулы или первой фазы гастрюляции. В результате дробления образуется дискобластула. Первая фаза гастрюляции осуществляется путем деляминации, т.е. отслаиванием внутреннего слоя клеток. В результате образуются два зародышевых листка: эктодерма и энтодерма. У курицы первая фаза гастрюляции происходит, когда яйцо движется по яйцеводу еще до откладывания его во внешнюю среду.

Вторая фаза гастрюляции происходит или под наседкой или в инкубаторе. Зародышевый диск состоит из центрального светлого и периферического темного поля. В центре светлого поля выделяется утолщение – зародышевый щиток, из которого развивается зародыш.

Зародышевый щиток окружает внезародышевая бластодерма, состоящая из периферии светлого поля и темного поля (здесь клетки плотно прижаты к желтку). В центре зародышевого щитка образуется первичная полоска, которая в передней части утолщается и образует гензеновский узелок.

В области первичной полоски и гензеновского узелка расположен материал мезодермы. Клетки полоски начинают мигрировать внутрь зародыша. В результате в области первичной полоски образуется первичная бороздка, а в области гензеновского узелка – первичная или головная ямка. Одновременно материал первичной полоски подворачивается через края первичной бороздки и располагается между экто- и энтодермой, образуя третий зародышевой листок – мезодерму. Через передний край головной ямки подворачивается материал хорды. На этом заканчивается гастрюляция и зародыш птиц становится трехслойным. Часть эктодермы, которая располагается впереди от головной ямки дает начало нервной пластинке, а вся остальная зародышевая эктодерма – эпителию кожи. Закладка осевых органов и дифференцировка мезодермы в основном идет так же, как и у пресмыкающихся, за исключением времени образования пищеварительной трубки. Последняя образуется позже остальных осевых органов, а именно после отделения тела зародыша от желтка.

В образовании провизорных органов у птиц много общего с этими процессами у пресмыкающихся, но есть и отличия. Желточный мешок возникает так же, как и у зародышей пресмыкающихся за счет обрастания его внезародышевой энтодермой и висцеральным листком

мезодермы. Образование амниотической и серозной оболочек отличается от таковых у пресмыкающихся, в связи с наличием у птиц белковой оболочки. Поэтому зародыш не погружается в желток, а приподнимается над ним благодаря образованию туловищной складки. Она образуется путем подворачивания между зародышем и желтком внезародышевой эктодермы и париетального листка мезодермы.

Углубляясь и разрастаясь, туловищная складка от головного отдела к заднему приподнимает зародыш над желтком и способствует сворачиванию кишечной энтодермы в трубку. Туловищная складка непосредственно переходит в амниотические складки, которые обрастают зародыш, срastaются между собой и образуют амниотическую полость. В результате срастания амниотических складок возникают два провизорных органа: внутренняя – амниотическая и наружная – серозная оболочка.

В амниотической оболочке эктодерма располагается внутри, а париетальный листок мезодермы снаружи. В серозной оболочке мезодерма внутри, а эктодерма снаружи. Серозная оболочка обрастает зародыш, желточный мешок и часть белка у острого конца яйца. В процессе развития зародыша и потребления им белка серозная оболочка разрастается и контактирует с подскорлуповой оболочкой на всем протяжении.

Аллантоис у птиц образуется так же, как и у пресмыкающихся, и выполняет дыхательную, выделительную функции и переносит соли кальция от скорлупы к зародышу. К концу развития желточный мешок уменьшается и через пупочное отверстие втягивается внутрь зародыша. Серозная оболочка и аллантаис редуцируются, амнион высыхает.

Препарат 45. Аллантаис цыпленка (рис. 50).

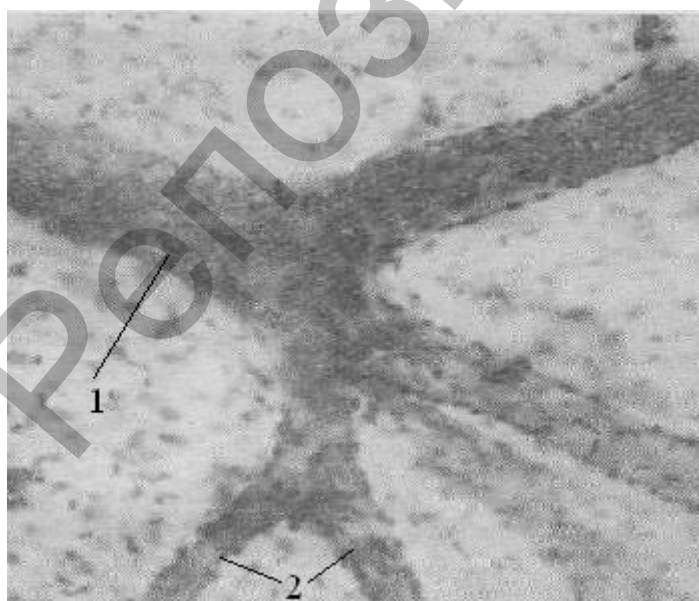


Рис. 50. Аллантаис цыпленка.

Рассмотрите на препарате участок аллантаиса цыпленка. По всей площади аллантаиса видны крупные кровеносные сосуды (1), которые дают более мелкие ответвления, образующие сеть (2). Аллантаис образуется как вырост брюшной стенки задней кишки и служит органом дыхания и выделения зародыша. Он является провизорным органом и, по окончании развития

часть его, которая находится в теле, может превращаться в мочевой пузырь, а наружная часть редуцируется.

Препарат 46. Зародышевые листки птиц (рис. 51).

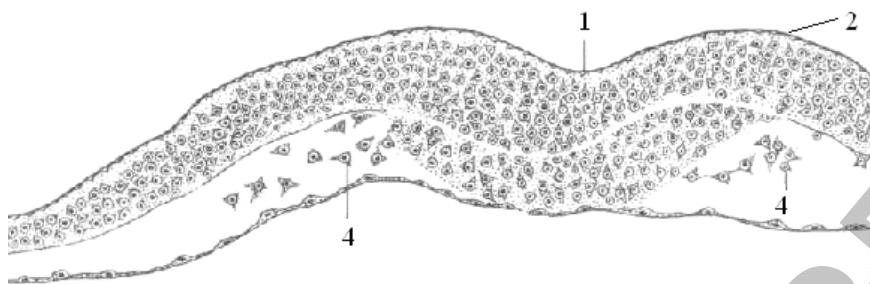


Рис. 51. Зародышевые листки птиц.

При малом увеличении надо ориентировать объект так, чтобы его средняя часть была в центре поля зрения, а плотный и широкий клеточный слой с небольшим углублением – сверху. Скопление клеток в центре объекта представляет собой первичную полосу. Сверху имеется углубление – первичная бороздка (1), образовавшаяся вследствие миграции клеток под эктодерму. По обе стороны от первичной полосы зародышевый материал разделен на зародышевые листки: поверхностно расположенную, более мощную, плотную, многослойную эктодерму (2), находящуюся на желтке тонкую, однослойную кишечную энтодерму (3) и лежащую между ними рыхлую мезодерму (4). Необходимо изучить и зарисовать зародышевые листки птиц.

Препарат 47. Первичная полоска. Зародыш цыпленка в конце суток инкубации. Тотальный препарат (рис. 52).

При малом увеличении или с помощью лупы надо ориентировать зародышевый бластодиск широкой светлой частью кверху. Эта часть соответствует переднему концу тела зародыша. Внутренний отдел бластодиска свободен от желтка. Его называют светлым полем (2). Грушевидная центральная часть светлого поля – зародышевый щиток (3) образовался вследствие сгущения клеточного материала, идущего на построение тела зародыша. Наружный отдел бластодиска содержит желток. Его называют темным полем (1). По средней линии светлого поля от заднего, суженного конца к переднему располагается первичная полоска (4), образующая на переднем конце расширение – гензеновский узелок (5). Формированию этих структур предшествовало движение клеток по краям бластодиска. Столкнувшиеся у его заднего конца клеточные потоки слились и образовали по средней линии клеточный тяж. В средних участках щитка клетки продвигались медленнее. Поэтому и образовался гензеновский узелок. По первичной полоске проходит светлый желобок – первичная бороздка (6), перехо-

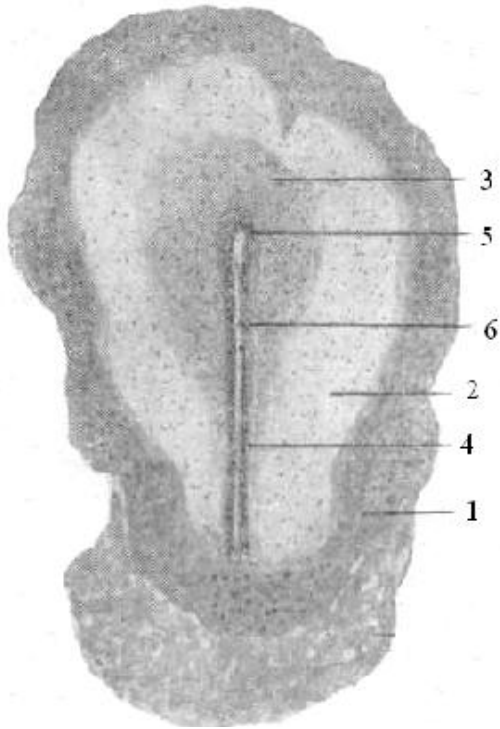
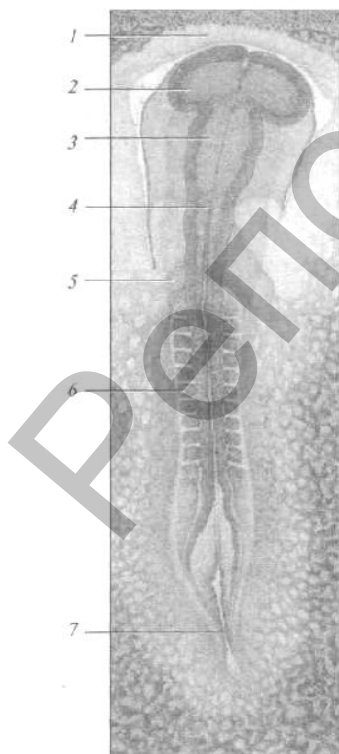


Рис. 52. Первичная полоска.

боковым губам бластопора, передний край первичной ямки – дорсальной губе, первичная бороздка и ямка – бластопору. Материал хорды и мезодермы в том и другом случае переместился под эктодерму и расположен вдоль тела зародыша на его спинной стороне.

двоящая в области гензеновского узелка в первичную ямку. Эти два углубления образовались вследствие миграции клеток в промежуток между эктодермой и энтодермой. Материал мезодермы подвернулся и мигрировал под эктодерму через боковые края первичной бороздки, а материал хорды – через передний край первичной ямки. Закладка мезодермы просвечивает в виде боковых теней около первичной полоски и гензеновского узелка. Материал хорды (головной отросток) иногда виден под эктодермой в виде продольной тени, идущей от гензеновского узелка к головному концу зародыша. Края первичной бороздки по своему значению соответствуют

Препарат 48. Закладка внутренних органов у птиц.



Тотальный препарат (рис. 53). Рассмотрите тотальный препарат зародыша курицы 29–30 часов инкубации (рис. 53). Ориентируйте препарат головным концом зародыша вверх. На переднем конце тела зародыша видно, что эмбриональный мозг перетяжками разделен на три отдела: передний (2), средний (3) и задний (4). Спереди мозговых пузырей видна закладка амниотической складки (1). Задний мозговой пузырь переходит без резкой границы в спинной мозг (5). На этой стадии видна сегментация мезодермы на сомиты (6). На заднем конце тела заметен остаток первичной бороздки (7).

Рис. 53. Закладка внутренних органов у птиц.

Препарат 49. Туловищная и амниотическая складки. Поперечный разрез зародыша цыпленка (рис. 54).

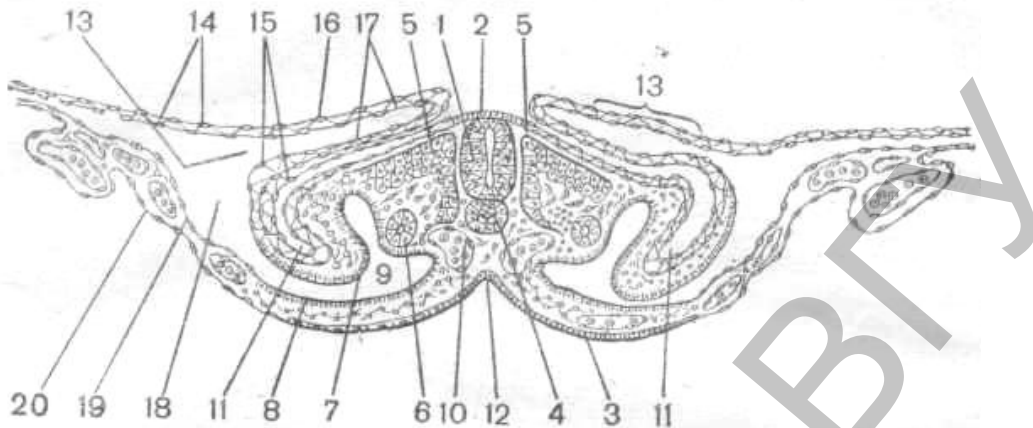


Рис. 54. Туловищная и амниотическая складки у птиц.

При малом увеличении надо ориентировать объект (рис. 54) нервной трубкой (1) кверху, найти кожную эктодерму (2), кишечную энтодерму (3), хорду (4), сомиты (5), нефротомы (6), париетальный (7) и висцеральный (8) листки спланхнотомы, целом (9) и кровеносные сосуды (10). Во многих закладках происходит дифференцировка клеток, связанная с процессами гистогенеза и органогенеза. Зародыш несколько приподнят над поверхностью бластодиска и отделен от него кольцевидным перехватом – туловищной складкой (11), разрез которой виден справа и слева от нижнего края зародыша. В этом месте область перехода зародышевых частей во внезародышевые несколько прогнута вниз, в результате чего зародыш оказывается отграниченным от внезародышевых частей и обособленным от желтка, а кишечная пластинка приобретает вид желобка (12). Дорсально от туловищной складки образуется кольцевидной формы амниотическая складка (13), разрез которой виден по обе стороны от тела зародыша. Наружный (14) и внутренний (15) листки амниотической складки образованы внезародышевой эктодермой (16) и подстилающим ее листком мезодермы (17). Между ними, в особенности у основания складки, находится внезародышевое целомическое пространство (18). В месте, где амниотическая складка поднялась над бластодиском и отошла от остальных внезародышевых частей, стенка желточного мешка образована только внезародышевой висцеральной мезодермой (19) и желточной энтодермой (20). В дальнейшем из туловищной складки формируется пупочный канатик, в котором проходят желточный проток и желточные сосуды. Амниотическая складка зарастает над зародышем, ее внутренний листок образует стенку амниона, а наружный – серозную оболочку.

РАЗВИТИЕ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Яйцеклетка млекопитающих практически лишена желтка и относится к алецитальному типу. Дробление полное неравномерное. Первая борозда проходит меридионально. Вторая меридиональная борозда проходит спустя 2–3 дня после первой. Третье дробление идет в экваториальной плоскости. Начиная со второго дробления, бластомеры начинают делиться несинхронно (представлен только тремя бластомерами). В результате дробления образуются два вида бластомеров: темные и светлые. Темные бластомеры зародышевые. Из них будет формироваться тело зародыша. Светлые являются внезародышевыми бластомерами и образуют трофобласт. На более поздних стадиях дробление бластомеров делается весьма несинхронным: внезародышевые бластомеры делятся быстрее, чем темные, зародышевые. В конце дробления темные бластомеры оказываются внутри, а светлые, или трофобласт, снаружи. В результате образуется бластоциста, соответствующая бластуле других позвоночных. Темные бластомеры формируют зародышевый узелок, а трофобласт – оболочку, которая обеспечивает питание зародыша на ранних стадиях развития. На наружной поверхности клеток трофобласта образуются ворсинки, которые погружаются в стенку матки. Впоследствии трофобласт соединяется с серозной оболочкой и образуется детское место, или плацента. Гастрюляция, закладка осевых органов и дифференцировка мезодермы протекает так же, как у пресмыкающихся и птиц.

У млекопитающих, как и у других наземных позвоночных, образуются внезародышевые органы: амниотическая, серозная оболочки и аллантоис. На стадии закладки осевых органов весь зародыш покрыт трофобластом. Часть трофобласта, расположенная над щитком, перед образованием зародышевых оболочек рассасывается и исчезает. Крайя эктодермы щитка срастаются с оставшейся частью трофобласта, образуя сплошной эктодермальный слой. Одновременно происходит разрастание энтодермы. Она выходит из зародышевого диска, обрастает трофобласт с внутренней стороны и образует энтодермальный мешок, наполненный жидкостью. Он соответствует желточному мешку птиц, но желтка не содержит. Внезародышевая мезодерма врастает между трофобластом и желточным мешком. В ней развиваются кровеносные сосуды.

После редукции участка трофобласта начинается отделение тела зародыша от желточного мешка с помощью туловищной складки. После образования туловищной складки кишечная энтодерма сворачивается в кишечную трубку, которая желточным протоком соединяется с желточным мешком.

У млекопитающих развитие амниотической оболочки, в отличие от птиц, происходит разрастанием только внезародышевой мезодермы, поскольку внезародышевая эктодерма уже представлена трофобластом. При смыкании складок образуется амниотическая полость и серозная оболочка. Серозная оболочка окружает амнион и желточный мешок. Эта оболочка вместе с сосудами аллантаоиса вырастает в ворсинки, образованные трофобластом, и формирует вторичные ворсинки хориона. В том месте, где хорион вступает в тесный контакт со слизистой оболочкой матки, образуется детское место, или плацента.

Одновременно с образованием амниотической оболочки развивается аллантаоис. Он появляется в виде небольшого выроста на брюшной стенке заднего отдела кишки и не разрастается так сильно, как у птиц. Он располагается около желточного мешка и подрастает к хориону. В аллантаоисе проходят пупочные сосуды, которые вырастают в хорион и включаются в кровеносное русло материнского организма. Следовательно, аллантаоис служит только проводником кровеносных сосудов. Значение амниона не изменяется. На более поздних стадиях развития он сильно увеличивается, и зародыщ оказывается как бы подвешенным в нем на пупочном канатике.

Препарат 50. Строение плаценты (рис. 55).

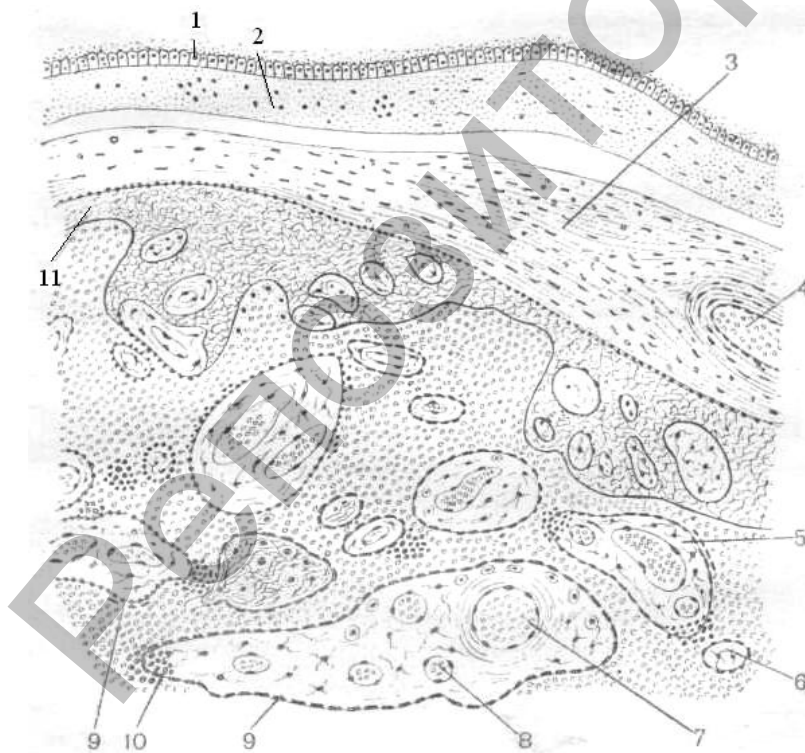


Рис. 55. Строение плаценты.

При малом увеличении (рис. 55) надо ориентировать препарат так, чтобы в верхнем отделе поля зрения был расположен правильный ряд темноокрашенных ядер (1), принадлежащих клеткам однослойного призматического эпителия. Последний входит в состав стенки амниона и выстилает плаценту со стороны обращенной к амниотической полости. Под эпителием расположен слабо-

окрашенный, бледный клетками слой стенки амниона (2), образованный эмбриональной студенистой тканью. При изготовлении препарата

амнион может отслаиваться, образуя под собой щель. Ниже этой щели видна хориальная пластинка (3), образованная более дифференцированной соединительной тканью, содержащей пупочные кровеносные сосуды (4). Под хориальной пластинкой находятся древовидно-ветвящиеся вторичные или истинные ворсинки (5, 6) хориона. Они отходят от хориальной пластинки не равномерно, а группами по 15–16 штук, образуя так называемые котиледоны. Последние в области контакта с тканями материнского организма отделены неполными перегородками, или септами. Поперечные, косые или продольные сечения ворсинок кажутся изолированными образованиями различной величины и формы. В соединительнотканной основе ворсинок видны сечения крупных пупочных сосудов (7) и капилляров (8). Ворсинки и плацентарная (внутренняя) поверхность хориальной пластинки покрыты слоем трофобласта (9). Интенсивноокрашенные ядра его клеток расположены в 1–2 ряда. В трофобласте некоторых ворсинок имеются скопления ядер (10) – пролиферационные почки, являющиеся местами образования новых веточек ворсинок. Межворсинковые пространства заполнены материнской кровью. Трофобласт распределен не сплошным слоем. Там, где его нет, плацентарная поверхность хориальной пластинки и поверхность ворсинок покрыты фибрином (11) – бесклеточной оксифильной массой кирпично-красного цвета. Это вещество может заполнять некоторые межворсинковые пространства, образуя конгломераты из нескольких ворсинок.

Препарат 51. Строение амниона (рис. 56).

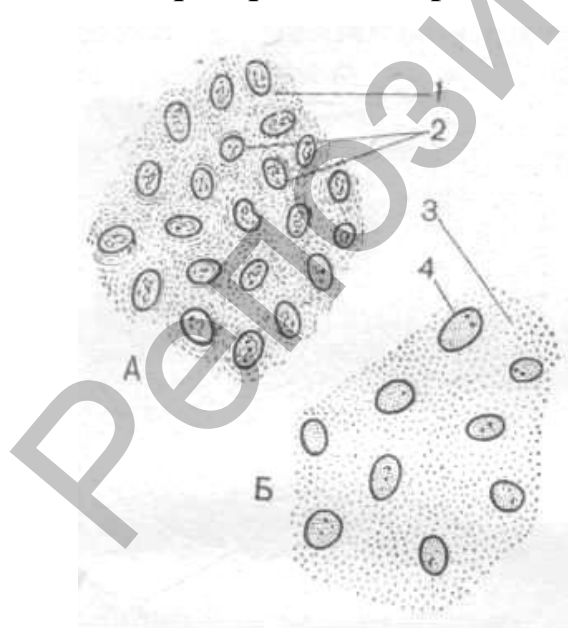


Рис. 56. Строение амниона.

Следует отыскать препарат на малом увеличении микроскопа. Амниотическая оболочка представлена внезародышевой эктодермой (А) и внезародышевым париетальным листком мезодермы (Б). Эпителий образован клетками с неясными границами (1) и ядрами (2), которые лежат на одном уровне, что указывает на однослойный характер эпителия. В строении амниона видна эмбриональная соединительная ткань (3), в которой расположены многочисленные ядра фибробластов (4).

Препарат 52. Сагиттальный разрез зародыша крысы (рис. 57).

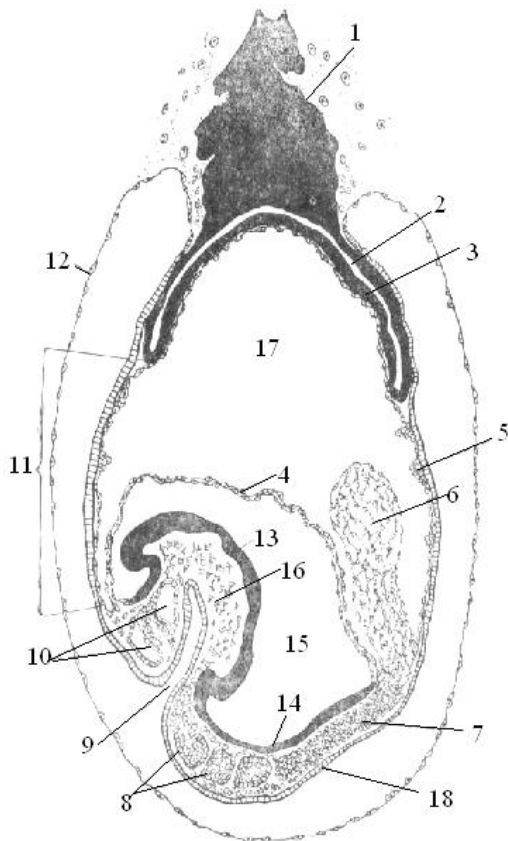


Рис. 57. Сагиттальный разрез зародыша крысы.

На сагиттальном срезе через зародыш видно, что он S-образной формы. Эктодерма (14) обращена внутрь амниотической полости. Выделяется своими размерами головной выступ (13). Мезодермальные клетки (16) в головном выступе образуют рыхлое скопление. Впереди кишечного впячивания (9) из группы мезодермальных клеток формируется зачаток сердца (10).

В туловищном отделе зародыша видны сомиты (8), которые дифференцируются из мезодермы. Сзади зародыша хорошо заметен аллантоис (6), ниже которого расположена туловищная мезодерма (7). Эктоплацентарная полость (2) расположена ниже эктоплацентарного конуса (1) и представляет собой щелевидное пространство. Она сплюснута из-за прогибания хориона (3) в сторону эктоплацентарного конуса, который впоследствии

примет участие в формировании плаценты. В стенке желточного мешка (11), граничащей с экзоцеломом (17), заметны кровяные островки (5). Весь зародыш окружен амниотической оболочкой (4) с одноименной полостью (15) внутри. С вентральной стороны зародыша расположена энтодерма (18), которая переходит в дистальную энтодерму (12).

Препарат 53. Пупочный канатик (рис. 58).

Необходимо на малом увеличении микроскопа рассмотреть поперечный срез через пупочный канатик млекопитающего. Снаружи он окружен эктодермальными клетками амниотической оболочки (1) и мезодермой (10).

Внутри пупочного канатика проходят желточный мешок (2), аллантоис (8), две пупочные артерии (7) и одна пупочная вена (11). Снаружи пупочный канатик покрыт мезодермой (5) и желточной энтодермой (4), а внутри расположен желточный стебелек (3). Стенка аллантоиса выстлана энтодермой (9) и мезодермой (6). Следовательно, в состав пупочного канатика входят желточный мешок, аллантоис, две пупочные артерии и одна пупочная вена.

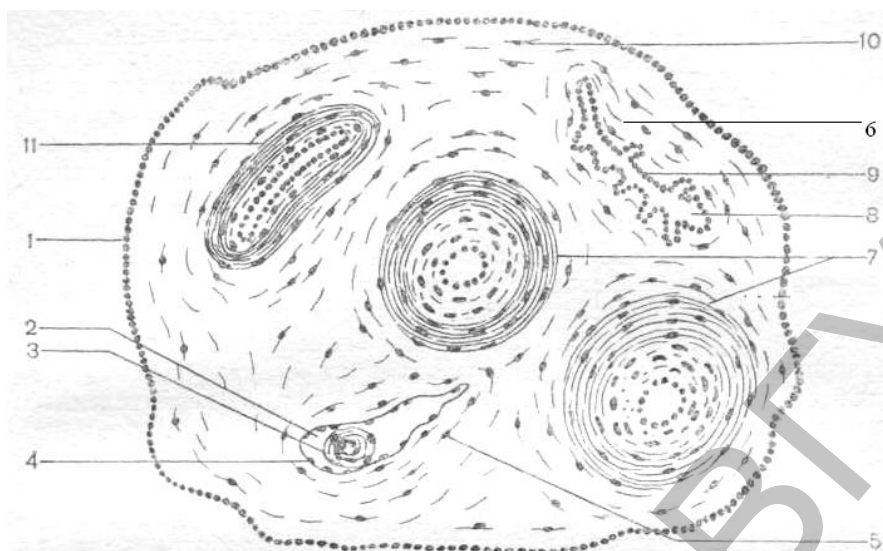


Рис. 58. Пупочный канатик.

РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

Яйцеклетка человека, как и других млекопитающих, алецитального типа. В связи с этим, дробление полное неравномерное. Первые стадии дробления проходят так же, как и у других плацентарных млекопитающих. После первого дробления образуются два почти одинаковых бластомера. В результате второго дробления образуются 3–4 бластомера. Через четверо суток после оплодотворения образуется 8–12-клеточная морула. Дробление яйцеклетки человека, как и других млекопитающих, приводит к образованию темных (зародышевых) и светлых бластомеров. Светлые бластомеры будущего трофобласта обрастают темные зародышевые с образованием ранней бластоцисты, у которой зародышевые клетки располагаются в центре, окруженные клетками трофобласта. На четвертые сутки после оплодотворения зародыш попадает в полость матки. Все это время вокруг него сохраняются остатки вторичной оболочки яйцеклетки (блестящей зоны). Наличие этой оболочки препятствует прикреплению зародыша к оболочке маточной трубы и наступлению внематочной беременности.

После попадания зародыша в полость матки остатки вторичной оболочки разрушаются, и он начинает питаться секретом желез слизистой оболочки матки. К середине шестых суток зародыш становится зрелой бластоцистой.

В зрелой бластоцисте снаружи находятся клетки цитотрофобласта, к которому изнутри прилегают клетки зародышевого узелка.

В результате уплотнения клеток зародышевого узелка образуется зародышевый диск гомологичный таковому пресмыкающихся и птиц. На седьмые сутки развития наблюдается перемещение клеток зародышевого щитка и образуется стенка амниотической полости внутри клеточной массы.

Первая фаза гаструляции осуществляется путем деляминации, благодаря чему в сторону полости бластоцисты отщепляется тонкий слой клеток энтодермы. В это время зародыш прикрепляется к слизистой оболочке матки и начинается процесс имплантации. Процесс имплантации осуществляется благодаря деятельности клеток цитотрофобласта. Эти клетки обладают ферментативными свойствами и активно растворяют эпителий, внедряясь в соединительнотканную основу слизистой оболочки. Продукты распада слизистой оболочки используются зародышем для питания. В слизистой оболочке матки возникают лакуны, которые заполняются кровью.

В последующем клетки цитотрофобласта внедряются в слизистую оболочку матки и образуют первичные ворсинки трофобласта. В эти ворсинки врастают клетки внезародышевой мезенхимы. В результате первичные ворсинки увеличиваются в размерах, ветвятся и образуются вторичные ворсинки или хорион.

Во второй фазе гаструляции, как и у птиц и млекопитающих, возникает первичная полоска и гензеновский узелок. Материал первичной полоски и гензеновского узелка инвагинирует под эктодерму и образуется третий зародышевый листок – мезодерма. На месте первичной полоски образуется первичная бороздка, а на месте гензеновского узелка головная ямка, которые соответствуют бластопору. Через передний край головной ямки подворачивается внутрь материал хорды. Стенка амниотической полости образуется после первой фазы гаструляции из клеток внезародышевой эктодермы. Рядом с амниотическим пузырьком из клеток внезародышевой энтодермы формируется желточный мешок, хотя желтка и не содержит. Внезародышевая мезодерма разрастается и образует слой клеток со стороны трофобласта, который окружает амниотический пузырек и желточный мешок. Мезодермальный тяж или амниотическая ножка соединяет амниотический пузырек с трофобластом.

Образование осевых органов у человека протекает так же, как и у плацентарных млекопитающих и птиц. Пищеварительная трубка образуется из энтодермы после возникновения туловищной складки. Кишечная трубка желточным протоком соединяется с желточным

мешком. Желточный мешок по мере развития уменьшается и на третьем месяце совсем редуцируется.

Еще до обособления тела зародыша от внезародышевых частей закладывается аллантоис. Он образуется как вырост брюшной стенки заднего отдела кишки. Стенка аллантоиса состоит из энтодермы, сверху которой располагается мезодерма. Аллантоис врастает в мезодерму амниотической ножки в направлении трофобласта и сближается с желточным протоком. По мезодерме аллантоиса к хориону проходят кровеносные сосуды, которые разветвляются во вторичных ворсинках. Благодаря кровеносным сосудам осуществляется питание и дыхание зародыша за счет материнского организма. После редукции желточного мешка и аллантоиса в состав пупочного канатика входят только пупочные артерии и вены. В дальнейшем в теле зародыша продолжают формообразовательные процессы, и на втором месяце

развития проявляется внешняя форма, характерная для человеческого зародыша. В последующем происходит интенсивный рост зародыша, но его форма изменяется незначительно.

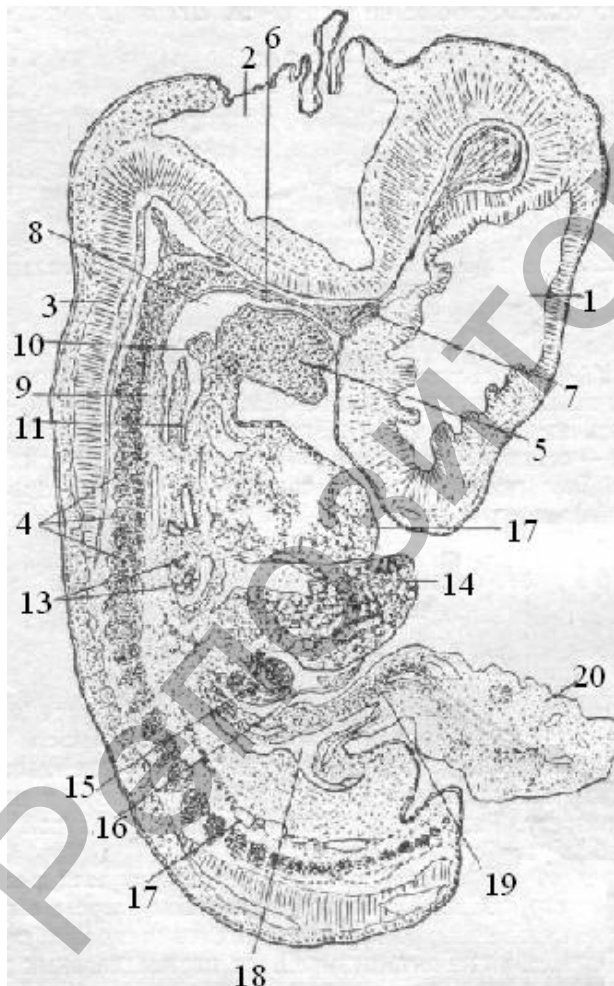


Рис. 59. Сагиттальный разрез эмбриона человека.

невроцеля. Вдоль дорсальной стороны зародыша виден ряд первичных позвонков (4), отчетливо разграниченных в туловищном отделе

Препарат 54. Сагиттальный разрез зародыша человека (рис. 59).

На сагиттальном разрезе человеческого эмбриона можно изучить начальный этап органогенеза (рис. 59). Рассматривать препарат необходимо при слабом увеличении микроскопа или под лупой. На препарате виден резкий изгиб головного отдела. В головной части видны полости переднего мозгового пузыря (1) и заднего мозгового пузыря (2). Спинной мозг (3) виден на разрезе вдоль

зародыша. Под мозговым изгибом виден зачаток языка (5). Над ним передняя кишка (6) образует дорсальный карман (7), за счет которого развивается железистая часть гипофиза.

За спинкой языка щель передней кишки расширяется, образуя глотку (8), которая суживается в трубку пищевода (9). Вентральнее глотки виден зачаток гортани (10) и трахеи (11). Ниже языка располагается крупное сердце (12), дорсальнее которого видны трубки зачатка легкого (13). Печень (14) представлена массивным зачатком, расположенным под сердцем. Ниже печени видны перерезанные петли кишечника (15). Вентральнее позвонков видны разрез аорты (17). Пространство вокруг кишки и печени соответствует целому (16). Мочеполовой синус (18) расположен каудальнее целома. С вентральной стороны зародыша виден пупочный канатик (19) и внезародышевая часть – аллантоис (20).

Изучите препарат, зарисуйте схему в тетрадях и нанесите обозначения описанных зачатков органов зародыша.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алмазов И.В., Сутулов Л.С. Атлас по гистологии и эмбриологии. – М.: Изд-во «Медицина», 1978.
2. Андрес А.Г. Пособие для практических занятий по гистологии и общей эмбриологии. – М.: Изд-во «Просвещение», 1969.
3. Антипчук Ю.П. Гистология с основами эмбриологии. – М.: Изд-во «Просвещение», 1973.
4. Барт Л. Эмбриология / пер. с англ. – М.: Изд-во «Иностранная литература», 1951.
5. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. – М., 2005.
6. Голиченков В.А. и др. Эмбриология. – М.: Изд-во «Академия», 2004.
7. Голиченков В.А. и др. Практикум по эмбриологии. – М.: Изд-во «Академия», 2004.
8. Дондуа А.К. Биология развития. – СПб., 2005. – Т. 1.
9. Иванова-Казас О.М. Практикум по эмбриологии. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1986.
10. Кацнельсон З.С., Рихтер И.Д. Практикум по гистологии и эмбриологии. – М.: Изд-во «Просвещение», 1963.
11. Лешко А.А., Лешко Г.А. Общая гистология с основами эмбриологии. – 2-е изд. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2008.
12. Мануилова Н.А. Гистология с основами эмбриологии. – М.: Изд-во «Просвещение», 1973.
13. Новиков А.И., Святенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии. – М.: Изд-во «Просвещение», 1984.
14. Рябов К.П. Гистология с основами эмбриологии. – Мн.: Изд-во «Вышэйшая школа», 1990.
15. Ролдугина Л.П. и др. Практикум по цитологии, гистологии и эмбриологии. – М.: Изд-во «Колос», 2004.
16. Токин Б.П. Общая эмбриология. – М., 1987.
17. Фалин Л.И. Атлас микрофотографий по нормальной гистологии и эмбриологии. – М.: Изд-во «Просвещение», 1957.

А.А. Лешко, Г.А. Лешко

**БИОЛОГИЯ
ИНДИВИДУАЛЬНОГО
РАЗВИТИЯ**

Витебск 2009

Репозиторий ВГУ