

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии

**А.А. Лешко, С.П. Коханская,
Г.А. Лешко**

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

*Методические указания к изучению темы
«Биология индивидуального
развития»*

*Витебск
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»
2011*

УДК 591.3.084(075.8)
ББК 28.63я73
Л53

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 6 от 24.10.2011 г.

Авторы: доцент кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **А.А. Лешко**; старшие преподаватели кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **С.П. Коханская, Г.А. Лешко**

Рецензенты:

доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук *Н.И. Олехнович*;
доцент кафедры анатомии и физиологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,
кандидат биологических наук *Г.Г. Сушко*

Л53 **Лешко, А.А.** Биология индивидуального развития: сравнительная эмбриология животных : методические рекомендации / А.А. Лешко, С.П. Коханская, Г.А. Лешко. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2011. – 50 с.

Пособие содержит описание современных представлений о развитии иглокожих, ланцетника, а также основных классов позвоночных животных. Отдельная лекция посвящена рассмотрению особенностей процессов регенерации.

Предназначено для студентов биологического факультета ВГУ.

УДК 591.3.084(075.8)
ББК 28.3я73

© А.А. Лешко, С.П. Коханская, Г.А. Лешко, 2011
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биология индивидуального развития – область науки, изучающая закономерности онтогенетического развития организмов. Учебно-методическое пособие по данной дисциплине написано в соответствии с типовой программой ТД-Г 292/тип от 30.06.2010 г. При написании пособия авторы придерживались сочетания описательного, сравнительного и экспериментального подходов к анализу эмбрионального развития организмов. Задача – помочь студентам приобрести знания о закономерностях индивидуального развития животных в тесной связи с их историческим развитием, определить место этой науки среди других биологических дисциплин.

В разделе «Биология индивидуального развития: сравнительная эмбриология животных» достаточно подробно изложены вопросы, касающиеся особенностей эмбрионального развития представителей различных классов животных – начиная от иглокожих и заканчивая млекопитающими и человеком. Последняя лекция учебно-методического пособия посвящена рассмотрению некоторых аспектов регенерации живых систем.

Авторы выражают благодарность лаборанту I категории кафедры зоологии Барбачевой Н.Д. за помощь в наборе и подготовке данного пособия к изданию.

РАЗВИТИЕ ИГЛОКОЖИХ

1. Оплодотворение и дробление яйцеклетки иглокожих.
2. Процесс гастрюляции у иглокожих.
3. Личиночная стадия и метаморфоз иглокожих.

Иглокожие относятся к вторичноротым животным. Отличительной их чертой является способ закладки ротового и анального отверстий. В отличие от первичноротых, у которых бластопор становится дифинитивным (окончательным) ртом, у вторичноротых бластопор зарастает или превращается в анальное отверстие, а рот прорывается на противоположном от бластопора конце тела.

1. Оплодотворение и дробление яйцеклетки иглокожих

Развитие иглокожих мы рассмотрим на примере морского ежа, который наиболее полно изучен в эмбриональном отношении среди современных представителей этого типа. Личиночная стадия иглокожих обладает билатеральной симметрией, а взрослые особи в ходе метаморфоза приобретают радиальную 5-лучевую симметрию. Для морского ежа характерно *наружное оплодотворение*.

Яйцеклетки иглокожих содержат мало желтка (гомолецитальные), в связи с этим дробление зиготы морского ежа *полное, радиальное*. Первые и вторые борозды дробления являются меридиональными и проходят перпендикулярно друг другу. Третья борозда дробления экваториальная, отделяет анимальный и вегетативный полюсы зародыша друг от друга. В дальнейшем анимальный и вегетативный полюса дробятся независимо друг от друга.

В результате четвертого деления дробления четыре клетки анимального полюса делятся меридионально на восемь бластомеров одинаковой величины и называются *мезомерами*. Вегетативный полюс претерпевает неравномерное экваториальное деление, в результате чего образуются четыре крупные клетки, называемые *макромеры*, и четыре клетки меньшего размера – *микромеры*.

В результате следующего деления восемь мезомеров 16-клеточного зародыша делятся экваториально и образуют два анимальных яруса, расположенных друг над другом. Макромеры вегетативного полюса делятся меридионально, и образуется 8-клеточный ярус бластомеров под анимальным полюсом. Микромеры также претерпевают деление и образуют небольшую группу клеток, расположенную выше этого яруса.

Борозды шестого деления проходят экваториально, а при седьмом – меридионально. В результате образуется 128-клеточный зародыш и наступает стадия *бластулы*.

Бластула морского ежа относится к типу *целобластул*. Бластодерма представлена одним слоем бластомеров, снаружи покрытых гиалиновым слоем, а внутри находится крупная полость *бластоцель* или *первичная полость тела*.

Бластоцель заполнена жидкостью, богатой белком. К этому моменту контакты между клетками становятся более плотными. Эти контакты объединяют связанные между собой клетки в ткань и изолируют бластоцель от окружающей среды. В результате дальнейшего деления клеток бластулы поверхность ее увеличивается и утончается. К концу дробления в состав бластулы морского ежа может входить от 1000 до 2000 бластомеров. Клетки бластулы возникают из разных участков зиготы и различаются между собой по размерам и свойствам. Причем спецификация клеток возникает довольно рано.

Для объяснения процессов увеличения поверхности стенки бластулы и формирования бластоцеля были предложены две гипотезы. Согласно первой, этот процесс происходит под действием сил, исходящих от бластоцеля. Поскольку бластомеры выделяют в бластоцель белки, то жидкость бластоцеля становится вязкой и поглощает большое количество воды путем осмоса, объем ее увеличивается, и она изнутри оказывает давление на бластодерму, окружающую бластоцель.

Согласно другой гипотезе, особое значение имеет разная *адгезивность клеток* по отношению друг к другу и к гиалиновому слою, который окружает бластулу. Поскольку клетки прочно связаны с гиалиновым слоем, единственной возможностью для них остается расширение поверхности клеточного пласта, что приводит к увеличению поверхности целобластулы.

На наружной поверхности бластулы морского ежа образуются реснички, позволяющие бластуле вращаться, и она переходит к пелагическому образу жизни в толще воды.

2. Процесс гастрюляции у иглокожих

Процесс гастрюляции у иглокожих осуществляется путем *инвагинации* вегетативного полюса бластулы в область бластоцеля.

У морского ежа до начала гастрюляции происходит перемещение клеток бластодермы с образованием первичной мезенхимы. После образования бластулы, примерно через сутки, вегетативный полюс начинает уплощаться. Клетки первичной мезенхимы у морских ежей выделяются с внутренней поверхности бластодермы в области вегетативного полюса (*униполярная иммиграция*). Первичная мезенхима происходит из микромеров. Это мелкие клетки, на поверхности которых, обращенных в бластоцель, появляются длинные тонкие выросты – *филоподии*. Филоподии совершают пульсирующие движения, благодаря этому клетки отделяются друг от друга и перемещаются в бластоцель. В последующем эти клетки скапливаются в центральной области бластоцеля и контактируют филоподиями с бластодермой. Эти контакты довольно прочные и образуют синцитиальные тяжи, которые впоследствии формируют личиночный скелет в форме игл (известковые спикулы).

Иммиграция микромеров осуществляется из-за изменения их адгезивных свойств по отношению к окружающему внеклеточному матриксу и к другим клеткам. Перед гастрюляцией все клетки бластулы соединены по своей наружной поверхности с гиалиновым слоем (возникающим при оплодотворении вследствие выброса содержимого кортикальных гранул), а по внут-

ренной – с базальной мембраной (внеклеточным матриксом, секретлируемым бластомерами). В начале гастрюляции сродство микромеров к гиалиновому слою уменьшается, а сродство к базальной мембране увеличивается. В результате клетки отделяются от наружного гиалинового слоя и соседних бластомеров и мигрируют в бластоцель. Внутри бластоцеля первичные мезенхимные клетки мигрируют по внутриклеточному матриксу.

После миграции клеток первичной мезенхимы оставшиеся бластомеры вегетативной пластинки изменяются. Вначале они связаны между собой и гиалиновым слоем. Затем они начинают двигаться и заполняют пространство, образованное в результате миграции клеток первичной мезенхимы. Благодаря этому пластинка уплощается, изгибается и впячивается до половины в бластоцель. Образовавшаяся новая полость является *гастроцелем* (архентероном). Гастроцель соединена с внешней средой бластопором, или первичным ртом. На этой стадии инвагинация временно прекращается. Это первая фаза гастрюляции. Она не связана с давлением клеток, лежащих над вегетативной пластинкой, а обусловлена утратой контакта с гиалиновым слоем и другими клетками.

Через некоторое время инвагинация продолжается (вторая фаза гастрюляции). Во время этой фазы гастрюляции происходит резкое удлинение архентерона, и он образует тонкую длинную трубку, и передний край первичной кишки приближается к внутренней стенке бластоцеля в анимальном полюсе. В месте контакта архентерона со стенкой бластоцеля прорывается рот, а бластопор становится анальным отверстием. На этом гастрюляция заканчивается.

3. Личиночная стадия и метаморфоз иглокожих

После образования пищеварительной трубки анимальная область гастрюлы сужается, а вегетативная – расширяется, и личинка приобретает коническую форму. Еще до образования ротового отверстия из архентерона выделяется *целомическая мезодерма* (энтероцельный способ закладки).

У морского ежа чаще всего *целомический мешок* (*непарный энтероцель*) возникает на вершине первичной кишки. Он подразделяется на правый и левый целомы. Целомы делятся на отделы: передний (*аксоцель*), средний (*гидроцель*) и задний (*соматоцель*). Правые аксо- и гидроцель дегенерируют, а левые дают начало *амбулакральной* (водно-сосудистой) системе взрослого животного. Соматоцели образуют мезентерий и целомическую выстилку полости тела.

У морского ежа после гастрюляции формируется личинка (*эхиноплутеус*) с билатеральной симметрией. Развитие морского ежа из эхиноплутеуса связано со сложным метаморфозом. По мере формирования тела морского ежа личиночные органы редуцируются, образуется радиально-симметричный зачаток будущей взрослой формы, происходит перестройка кишечника и развитие дефинитивного скелета. Молодой морской еж опускается на дно и ведет придонный образ жизни.

Вопросы для самоконтроля

1. Как происходит оплодотворение и дробление яйцеклетки у морского ежа?
2. Особенности процесса гастрюляции у иглокожих.
3. Охарактеризуйте метаморфоз иглокожих на примере морского ежа.

РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА

1. Общая характеристика анамний и амниот.
2. Оплодотворение и дробление у ланцетника.
3. Гастрюляция у ланцетника.
4. Обособление основных зачатков органов и тканей.

1. Общая характеристика анамний и амниот

Исходя из особенностей эмбрионального развития, все хордовые делятся на 2 группы: анамнии и амниоты.

Анамнии – это животные, у которых в процессе эмбрионального развития не образуются такие внезародышевые листки, как *амнион* (водная оболочка) и *аллантоис* (сосудистая оболочка). К ним относятся хордовые, ведущие первичноводный образ жизни, а также тесно связанные с водной средой в период размножения – бесчелюстные, рыбы, земноводные.

Амниоты – это хордовые, у которых развиваются такие внезародышевые оболочки, как амнион и аллантоис (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Развитие у этих организмов происходит в *амниотической полости*, наполненной амниотической жидкостью. Таким образом, эмбриогенез амниот и анамний осуществляется в водной среде, что говорит о преемственности филогенетического развития всех хордовых. Однако амниотическая жидкость не может обеспечить зародышу оптимальные условия для дыхания, выделения и питания. Эти функции осуществляет аллантоис, в котором развивается густая сеть кровеносных сосудов. Благодаря им осуществляется газообмен зародыша с окружающей средой и выделение в полость аллантоиса конечных продуктов обмена веществ (у рептилий, птиц, яйцекладущих млекопитающих). Через аллантоис у плацентарных млекопитающих зародыш контактирует с телом матери, получая от нее все необходимое для обеспечения развития.

Хордовых, относящихся к анамниям, в свою очередь, можно подразделить на три группы по характеру эмбрионального развития.

1. Низшие хордовые (ланцетник), яйцеклетки которых содержат мало желтка.
2. Некоторые круглоротые (миноги), рыбы (отр. Осетровые, отр. Многоперообразные) и земноводные, их яйцеклетки содержат среднее количество желтка.
3. Хрящевые рыбы и костистые рыбы, яйцеклетки которых содержат много желтка.

Рассмотрим эмбриогенез низших хордовых на примере ланцетника.

2. Оплодотворение и дробление у ланцетника

Ланцетник – это типичное хордовое животное, у которого в течение жизни сохраняется скелет в виде хорды, недифференцированные нервная и пищеварительная трубки. Это морское животное, его размножение происходит на морских банках. Оплодотворение *внешнее*. Половые продукты самца и самки выбрасываются в воду к концу дня. Сперматозоид проникает в яйцеклетку после первого деления созревания. Как мы уже знаем, яйцо ланцетника *гомолецитального типа*, для него характерно *полное равномерное дробление* с образованием целобластулы.

Первая борозда дробления проходит меридионально, и образуются два blastomeres, вторая тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой, образуя четыре blastomeres; третья борозда – экваториальная – образуется восемь blastomeres; далее идет чередование меридиональных и широтных борозд дробления. Такое равномерное дробление происходит до восьмого деления, после стадии 128 blastomeres равномерность дробления нарушается. Это происходит по причине оседания желтка в вегетативном полюсе. Согласно четвертому правилу дробления, борозды дробления в анимальной части будут проходить быстрее, а в вегетативной – медленнее. Образуются blastomeres неодинакового размера, в анимальной части более мелкие клетки, а в вегетативной несколько крупнее.

В результате такого дробления образуется *целобластула*, которая принимает форму купола. Ее blastoderm состоит из одного ряда клеток, а внутри находится крупная полость – *blastocoel*, или первичная полость тела. Blastocoel заполнена жидкостью – продуктом выделения самих клеток. Анимальный полюс бластулы называют *крышей*, а вегетативный – *дном*. Мелкие клетки крыши бластулы представляют закладку будущей эктодермы, а крупные клетки дна – будущей энтодермы. Между ними располагается закладка будущей мезодермы. Кверху от энтодермы лежит несколько рядов клеток, из которых ближайšie к дну бластулы будут образовывать хорду, а клетки, расположенные выше материала хорды, будут развиваться в клетки нервной пластинки. Все остальные клетки крыши бластулы в последующем дадут начало эпителию кожи.

Эти различия между клетками, которые обнаруживаются на стадии бластулы, намечаются еще до дробления в цитоплазме оплодотворенного яйца, распределяющейся в клетки будущих зачатков.

На этом заканчивается цитотипический период в жизни зародыша и начинается органотипический – гастрюляция, закладка осевых органов и т.д.

3. Гастрюляция у ланцетника

Гастрюляция осуществляется путем впячивания (*инвагинации*) вегетативной части бластулы в blastocoel. Она начинается в области хордомезодермального участка в виде серповидной бороздки. По мере погружения дна бластулы бороздка увеличивается, закругляется и, наконец, замыкается, ограничивая отверстие *blastopora*. Клетки дна

бластулы постепенно вытесняют бластоцель, и к концу гаструляции бластоцель остается в виде щели в участках, где наружный листок, перегибаясь, переходит во внутренний.

В результате активного перемещения материала все клетки вегетативной части бластулы оказываются внутри, и зародыш становится двухслойным. Бластула превращается в *гаструлу*. Внутри зародыша образуется новая полость – *гастроцель*, или полость первичной кишки. Гастроцель сообщается с внешней средой с помощью *бластопора*, или *первичного рта*. Бластопор ограничен *губами*. Со стороны расположения нервной пластинки находится спинная губа бластопора, противоположная ей – брюшная, а по бокам – две боковые губы.

Стенка гастролы состоит из двух зародышевых листков. Наружный – *эктодерма*, которая в своем составе содержит группу высоких цилиндрических клеток, представляющих собой *медуллярную*, или *нервную пластинку*. Остальная эктодерма представлена мелкими клетками и является зачатком покрова животного. Стенка первичной кишки образована внутренним зародышевым листком – *энтодермой*. Энтодерма неоднородна и помимо материала кишечника содержит в своем составе материал хорды и мезодермы. Материал хорды составляет верхнюю часть первичной кишки и располагается под медуллярной пластинкой. Таким образом, внутри зародыша образуется единый зачаток хорды, мезодермы и энтодермы.

В процессе гаструляции материалы будущих внутренних органов, которые в бластуле находились снаружи, перемещаются внутрь зародыша и располагаются на тех местах, где из них будут развиваться соответствующие органы. Только нервная пластинка остается еще на поверхности. Она опустится внутрь зародыша на следующей стадии развития.

В конце гаструляции зародыш поворачивается на 90° , и бластопор оказывается сбоку. Зародыш начинает быстро расти и удлиняться.

4. Обособление основных зачатков органов и тканей

После гаструляции начинается дифференцировка зародышевых листков и закладка органов. На ранних стадиях развития у ланцетника образуется комплекс осевых органов, характеризующих тип Хордовые.

Хордовые животные обладают двусторонней симметрией и удлинённым телом. На переднем конце тела находится рот, а на заднем – анальное отверстие. Вдоль тела по спинной стороне зародыша располагается нервная трубка, а под ней хорда, которая у ланцетника сохраняется в течение всей жизни. По бокам хорды и нервной трубки лежит сегментированная туловищная мускулатура. Под этими органами находится полость тела с кишечником и другими внутренними органами.

Стадия, на которой происходит закладка осевых органов, называется *нейрулой*. Все осевые органы у ланцетника начинают дифференцировку одновременно. На спинной стороне в *эктодерме* располагается группа клеток медуллярной, или нервной, пластинки. По краям нервной пластинки клетки приподнимаются и образуют *нервные валики*. Валики

растут навстречу друг другу, и пластинка прогибается, образуя *нервный желобок*. Это происходит за счет размножения и нарастания клеток эктодермы. Затем валики смыкаются, образуя *нервную трубку*. Нервная трубка погружается внутрь зародыша. К концу образования нервной трубки в задней части зародыша она сообщается с кишечной полостью; канал, соединяющий их, называется *нервно-кишечным каналом*.

Остальная часть эктодермы преобразуется в кожный эпителий.

Одновременно с формированием нервной трубки существенные изменения происходят и во внутреннем зародышевом листке. Из него обособляется материал будущих внутренних органов. Зачаток *хорды* выгибается, отделяется от *энтодермы* и образует обособленный тяж в виде цилиндра.

В это же время происходит обособление *мезодермы* из внутреннего зародышевого листка. По бокам энтодермы появляются небольшие карманообразные выросты, они увеличиваются в размерах и отделяются от внутреннего зародышевого листка, располагаясь в виде двух тяжей с полостью внутри по всей длине зародыша. Такой способ образования мезодермы называется *энтероцельным*. После отделения материалов хорды и мезодермы края энтодермы сближаются в спинной части, смыкаются, образуя *кишечную трубку*.

Тяжи мезодермы разделяются поперечно. Мезодерма располагается по обеим сторонам от хорды и нервной трубки. Сегментация мезодермы начинается в головном отделе зародыша и постепенно распространяется в хвостовую часть. У ланцетника мезодерма разделяется на спинную часть – *сомиты* и брюшную – *спланхнотом*. В дальнейшем из сомитов образуется туловищная мускулатура. Спланхнотом состоит из двух листков: наружного – *париетального* и внутреннего – *висцерального*. Одноименные листки правой и левой стороны срастаются в брюшной части зародыша, образуя *целом*, или вторичную полость тела.

В дальнейшем зародыш растет. После образования хвоста нервно-кишечный канал исчезает. В головной части кишечной трубки прорывается рот, а на заднем конце тела образуется анальное отверстие путем прорыва стенки тела на месте закрывшегося бластопора.

Образуется свободноплавающая личинка. Личиночный период продолжается около трех месяцев. В течение этого времени завершается развитие органов и дифференцировка тканей, и личинка превращается во взрослое животное. Наличие свободноплавающей личинки имеет большое значение для расселения ланцетника, поскольку взрослые особи ведут малоподвижный образ жизни.

Вопросы для самоконтроля

1. Кто такие анамнии и амниоты?
2. Охарактеризуйте особенности оплодотворения и дробления у ланцетника.
3. Какой способ гастрюляции характерен для ланцетника?

4. Какие зародышевые листки закладываются у ланцетника в процессе гастрюляции?
5. На каком этапе эмбриогенеза и каким способом образуется мезодерма у ланцетника?
6. Как образуется нервно-кишечный канал?
7. Из какого зачатка у ланцетника возникает туловищная мускулатура?
8. Какова продолжительность эмбриональной и личиночной стадий развития у ланцетника?

РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ, КРУГЛОРОТЫХ И ХРЯЩЕВЫХ ГАНОИДОВ

1. Особенности размножения и оплодотворения.
2. Дробление.
3. Гастрюляция.
4. Закладка осевых органов и органогенез амфибий.

Вторую группу анамний, яйцеклетки которых содержат среднее количество желтка, составляют круглоротые (миноги), хрящевые ганоиды (осетровые рыбы) и земноводные. Этим животным свойственны общие черты дробления, гастрюляции и нейруляции. Рассмотрим их на примере развития зародышей амфибий.

1. Особенности размножения и оплодотворения

Земноводные являются переходной группой от рыб к наземным позвоночным. Подавляющее большинство видов земноводных откладывают икру в воду, где и происходит оплодотворение. Фауна Беларуси представлена двумя отрядами земноводных: бесхвостые (лягушки, жабы) и хвостатые (тритоны).

Лягушки откладывают крупные комки яиц. Жабы и чесночницы откладывают яйцеклетки в виде шнуров. Тритоны откладывают яйца поодиночке. Яйцеклетки земноводных окружены желточной, хорионом и белковой оболочками. Последняя в воде сильно разбухает. На анимальном полюсе сосредоточен темный пигмент, способствующий согреванию яйцеклетки, плавающей в воде.

Количество икринок, откладываемых самками, у разных видов неодинаково. В кладке травяной лягушки может содержаться от 1000 до 4000 икринок, у прудовой – от 2000 до 3000, у озерной – от 5000 до 10000. В воде прозрачная наружная оболочка сильно набухает, и кладка увеличивается в объеме. У лягушек оплодотворение внешнее. У самца имеется приспособление для удержания на теле самки – брачные мозоли на лапках. Это помогает ему сжимать самку и одновременно выдавливать икру и выпускать молоки, что повышает вероятность оплодотворения. Сперматозоид проникает в яйцеклетку до начала набухания наружной оболочки на границе анимального и вегетативного полюсов.

У тритонов оплодотворение внутреннее, хотя у них нет копулятивных органов. Самец выбрасывает в воду особые капсулы – *сперматофоры*, в которых заключены сперматозоиды. Эти сперматофоры втягиваются клоакой самки. Капсула сперматофора растворяется, сперматозоиды освобождаются и оплодотворяют яйцеклетку. Оплодотворенное яйцо окружено плотной третичной оболочкой – яйцевой капсулой. Самки откладывают яйца поодиночке на подводные части растений. Количество икринок, откладываемых самками тритона, невелико.

Методом маркировки установлено, что после оплодотворения непигментированная и пигментированная части цитоплазмы смещаются (ооплазматическая сегрегация) и вокруг места проникновения в яйцеклетку спермия образуется *серый серп*. В результате на анимальном полюсе определяется передний конец зародыша, на вегетативном – задний, а в месте расположения серого серпа – спинная сторона.

2. Дробление

Яйцеклетки земноводных относятся к *среднетелолецитальному* типу, они содержат среднее количество желтка, основная масса которого сосредоточена в вегетативной части. В связи с этим для них характерно *полное, но неравномерное дробление*. Первые две борозды проходят меридионально, а третья, соответствующая экваториальной борозде, смещена от экватора к анимальному полюсу, то есть является широтной. Далее происходит чередование меридиональных, широтных и тангенциальных борозд. До седьмого деления дробление в анимальной и вегетативной части происходит почти синхронно. Начиная с седьмого деления оба полюса зародыша начинают дробиться независимо друг от друга. Вследствие этого в анимальном полюсе образуются мелкие бластомеры (микроммеры), а в вегетативном – крупные (макроммеры). Кроме того, в связи с появлением тангенциальных борозд, стенка образующейся бластулы состоит из нескольких рядов клеток. Дробление у амфибий заканчивается образованием *амфибластулы*. Амфибластула отличается от целобластулы ланцетника тем, что ее бластодерма многорядна, бластоцель меньших размеров и смещена к анимальному полюсу. В амфибластуле различают крышу, соответствующую анимальному полюсу, имеющую 1–3 ряда клеток, дно, соответствующее вегетативному полюсу, где насчитывается 11–13 рядов клеток, и экваториальную, или краевую зону – 3–5 рядов клеток среднего размера.

3. Гастрюляция

Гастрюляция осуществляется путем *ивагинации* и *эпиболии*.

Перемещение материалов во время гастрюляции у амфибий изучено методами кино съемки и маркировки. Метод маркировки основан на способности клеток, окрашенных прижизненно витальными красителями, сохранять краски довольно продолжительное время. Окрашивая определенные участки бластулы, можно проследить, в каких зародышевых

листочках они оказываются. Таким образом удалось определить границы материалов экто-, энто- и мезодермы. Крыша бластулы соответствует будущей эктодерме, которая включает закладки нервной системы и кожного эпителия. Если на бластулу смотреть сбоку, то ниже эктодермы находятся закладки мезодермы и хорды, дно бластулы составляет зачаток энтодермы.

Начинается инвагинация бластодермы не со стороны вегетативного полюса, поскольку расположенные там клетки очень крупны и отягощены желтком, а несколько ниже дна бластоцеля, сбоку, в районе *серого серпа*. Здесь образуется впячивание в виде *серповидной бороздки*. Она формирует *дорсальную губу* бластопора, через которую внутрь зародыша впячивается клеточный материал энтодермы и прехордальной пластинки. Затем инвагинирует материал хорды и, по бокам, энтодермы. Одновременно происходит интенсивное размножение клеток анимального полюса, которые наползают на клетки вегетативного полюса и обрастают (эпиболия) их с поверхности, за исключением клеток серповидной бороздки и ниже последней.

По мере инвагинации клеточного материала в бластоцель серповидная щель увеличивается и приобретает подковообразную форму, т.е. образуются *боковые губы* бластопора. Затем бластопор приобретает кольцевидную форму – возникает *брюшная (вентральная) губа*. Кольцевидная форма бластопора обусловлена тем, что в его центральной части располагаются крупные, богатые желтком бластомеры вегетативного полюса, которые из-за своих размеров не могут быстро инвагинировать в бластоцель. Эти бластомеры называются *желточной пробкой*.

Таким образом, клеточный материал хорды впячивается через дорсальную губу бластопора, сегментированная мезодерма (сомиты) – через боковые губы, несегментированная мезодерма (спланхнотом) – через вентральную губу.

Переместившись внутрь, хордальный зачаток сильно вытягивается по длине зародыша и располагается вдоль его спинной стороны.

Вследствие инвагинации большого количества клеточного материала, в особенности через дорсальную губу бластопора, клетки эктодермы изменяют свое первоначальное положение. Материал будущей нервной пластинки растягивается по всей спинной поверхности зародыша, а анимальный полюс оказывается на переднем конце, напротив бластопора. На ранних стадиях инвагинации материал будущей хорды обособляется от энтодермы и хордальная пластинка сразу же сворачивается в продольный тяж – *хорду*, который отрывается от первичной кишки, а последняя на верхней стороне остается некоторое время незамкнутой (затем незамкнутые концы срастаются под хордой и стенка кишки становится сплошной). Материал нервной пластинки, таким образом, оказывается над хордой как у ланцетника.

В отличие от ланцетника материал мезодермы у амфибий с самого начала инвагинации отделяется от энтодермы и впячивается через бластопор самостоятельно, располагаясь между эктодермой и стенкой первичной кишки. Сегментированная мезодерма (энтодермального происхождения)

образует по бокам от хорды скопления клеток – *сомиты*. Несегментированная мезодерма (эктодермального происхождения) также внедряется между эктодермой и стенкой кишки и образует *спланхнотомы*, лишенные сегментации. Такой способ образования мезодермы называется *смешанным*. Связь между сомитами и спланхнотомы осуществляется при помощи сегментных ножек – *нефротомов*. Спланхнотомы с обеих сторон подрастают под энтодерму первичной кишки, соединяются, образуя общую *целомическую полость*. Таким образом, зародыш становится трехслойным.

На этом процесс гастрюляции заканчивается – зачатки внутренних органов оказались внутри зародыша, и только материал нервной системы еще остается снаружи.

4. Закладка осевых органов и органогенез амфибий

Образование осевых органов начинается уже в конце гастрюляции с обособления материала хорды.

Нервная трубка. Эктодерма образует *нервную пластинку*, по краям которой возникают утолщения в виде *нервных валиков*. Остальная часть эктодермы дает кожную эктодерму. Затем нервная пластинка прогибается, образуя *нервный желобок*, а нервные валики поднимаются, сближаются и при образовании нервной трубки сливаются в единую непарную *ганглиозную пластинку*. Нервная трубка и ганглиозная пластинка погружаются внутрь зародыша, а сверху их обрастает кожная эктодерма. Смыкание валиков происходит сначала в области будущей шейной части и затем распространяется вперед и назад. У бесхвостых амфибий (лягушка), как и у ланцетника, при срастании нервных валиков на заднем конце тела эктодерма наползает на бластопор и закрывает его, вследствие чего нервная трубка соединяется с кишкой и образуется *нервно-кишечный канал*. У хвостатых амфибий (тритон) эктодермальные валики срастаются так, что бластопор остается открытым и *нервно-кишечный канал* не возникает.

Мезодерма. При обособлении сомитов сначала возникает третья пара сомитов, далее процесс сегментации распространяется спереди назад, а первые две пары сомитов образуются позднее. *Сомиты* дифференцируются: из *склеротома* образуется скелет, из *миотома* – поперечно-полосатая мышечная ткань, из *дерматома* – соединительная ткань кожи.

Нефротомы участвуют в образовании канальцев почек.

Спланхнотомы, расщепляясь на 2 листка, образуют целомические полости. В дальнейшем одноименные листки срастаются под кишкой, и образуется единая *целомическая полость*. На спинной стороне спланхнотомы (правый и левый) подрастают друг к другу над кишечником, но не сливаются. Получается двойная перегородка – *спинной мезентерий*, на котором кишечник оказывается подвешенным к спинной стенке.

Кишечник. Параллельно с дифференцировкой мезодермы формируется кишка. Края боковых стенок первичной кишки срастаются в спинной части, и открытый сначала энтодермальный желоб превращается в *кишечную трубку*. *Рот* образуется в передней части тела, где прорывается го-

ловной отдел кишки. *Анальное отверстие* у бесхвостых амфибий (лягушка) возникает ниже места зарастания бластопора; у хвостатых амфибий (тритон), вследствие отсутствия нервно-кишечного канала, бластопор превращается в анальное отверстие.

До начала смыкания нервных валиков зародыш сохраняет округлую форму. Но с погружением нервной трубки его форма изменяется – удлиняется тело, и головная часть обособляется от туловищной вследствие образования в передней части трех мозговых пузырей: переднего, среднего и заднего.

Передние мозговые пузыри парные, в дальнейшем из них развиваются передний мозг, разделенный на два полушария, и обонятельные доли;

Средний мозговой пузырь дает в дальнейшем промежуточный мозг, где очень рано появляются зачатки глаз в виде *глазных пузырей* (парные выпячивания промежуточного мозга). Они подрастают к покровной эктодерме, затем обращенная к ней часть впячивается, и пузырь превращается в двустенный *глазной бокал*. Внутренняя, более толстая стенка бокала – это зачаток *сетчатки*, а наружная, тонкая – *пигментной оболочки*. Одновременно в эктодерме, покрывающей пузырь, появляется утолщение. Это закладка *хрусталика*, который постепенно отшнуровывается от эктодермы и в виде полого пузырька располагается в углублении *глазного бокала*.

Задний мозговой пузырь развивается в мозжечок и продолговатый мозг. Мозжечок у земноводных развит слабо, в связи с этим движения однообразны. По обеим сторонам заднего мозгового пузыря появляются эктодермальные утолщения – зачатки *слуховых плакод*. Они отшнуровываются от эктодермы в виде *слуховых пузырьков*, из которых развивается *внутреннее ухо*. Вокруг пузырьков собираются мезенхимные клетки, они охрящевевают и образуют слуховую капсулу – скелетную часть органа слуха. Задний мозговой пузырь постепенно сужается и переходит в *спинно-мозговую трубку*.

На заднем конце тела закладывается хвост. Он появляется в области бластопора в виде небольшого зачатка – *хвостовой почки* – и начинает быстро расти. В сформированном хвосте имеются нервная трубка и хорда с расположенными по бокам сомитами. Быстрый рост хвоста обуславливает значительное удлинение тела зародыша.

К концу зародышевого развития формируются жабры.

На этой стадии личинка выклеывается из икринки. Однако рта у нее еще нет. Личинка прикрепляется с помощью присосок к водным растениям. Она имеет наружные жабры, рыбообразную форму тела, боковую линию, хвостовой плавник, питается за счет запасов желтка в клетках стенки кишечника. К тому моменту, как запас желтка заканчивается, у личинки прорывается рот, она начинает питаться самостоятельно и становится очень подвижной (головастик).

В процессе метаморфоза происходит замена органов движения и дыхания. Хвостовой плавник постепенно резорбируется (с помощью лизосом) до хвостовой почки. Развиваются конечности, причем сначала закла-

дываются передние, затем их развитие приостанавливается и прогрессирует развитие задних конечностей. Появляются легкие, а жабры также резорбируются лизосомами. К концу метаморфоза появляется лягушонок, у которого хорошо развиты парные конечности, органом дыхания являются легкие и кожа (дыхание у амфибий на 49% легочное и на 51% – кожное), и он способен вести наземный образ жизни.

Таким образом, примитивность развития земноводных заключается в том, что их яйца лишены оболочек, защищающих их от высыхания, и способны развиваться только в воде. В связи с этим появляется водная личинка (головастик). Развитие протекает с метаморфозом, в результате которого личинка превращается в животное, обитающее на суше. Преимущество личиночного развития заключается в том, что личиночная стадия способствует распространению вида и не конкурирует со взрослым животным в трофическом плане.

Вопросы для самоконтроля

1. В чем особенности оплодотворения у хвостатых и бесхвостых амфибий?
2. Почему дробление яйцеклетки земноводных после 7-го деления становится асинхронным?
3. Охарактеризуйте строение бластулы амфибий.
4. Какую форму имеет бластопор у амфибий?
5. Как происходит перемещение клеточного материала через бластопор?
6. Что такое желточная пробка?
7. Какими способами происходит гастрюляция у амфибий?
8. Опишите образование и дальнейшую дифференциацию нервной трубки у зародышей амфибий. Зачатки каких органов возникают из трех мозговых пузырей?
9. Охарактеризуйте способ образования мезодермы и ее дифференциацию у амфибий.
10. Как происходит метаморфоз у амфибий?

РАЗВИТИЕ РЫБ

1. Особенности размножения у рыб.
2. Дробление.
3. Гастрюляция.
4. Закладка осевых органов.

По характеру эмбрионального развития рыбы относятся к третьей группе анамний, яйцеклетки которых содержат много желтка.

1. Особенности размножения у рыб

подавляющее большинство рыб раздельнополые. Однако, для некоторых (морские окуни) характерно явление *гермафродитизма*. Иногда

встречаются гермафродитные особи у трески, макрели, сельди. Некоторым рыбам характерно *партеногенетическое развитие*, которое в большинстве случаев не приводит к формированию нормальной особи (лосось, салака, тихоокеанская сельдь). Для некоторых видов характерно явление *гиногенеза* (серебряный карась). В этом случае толчок к развитию яйцеклетки дается сперматозоидами близкородственных видов, спермии проникают в яйцо, но слияния ядер половых клеток не происходит. В потомстве получаются только одни самки. У подавляющего большинства видов рыб оплодотворение и развитие яиц протекает в водной среде, где они не защищены и не охраняются, что приводит к гибели большого числа икринок и молоди, поэтому для них характерна большая плодовитость. Луна-рыба откладывает сотни миллионов икринок, треска – до 10 млн, судак – до 900 тысяч, сазан – 1 млн 500 тысяч икринок и т.д.

По способу и месту откладывания икры ее делят на пелагическую и донную. Наибольшей плодовитостью отличаются пелагические рыбы и рыбы, имеющие плавающую икру. Вероятность гибели ее особенно велика: она легко может быть съедена другими рыбами, выброшена на берег и т.д. Размер икринок сильно варьирует. Диаметр икринки у тюльки от 0,6 до 0,8 мм, у лосося – до 1 см. Замечено, что у северных видов икринки всегда крупнее, чем у южных. Яйцеклетки рыб покрыты плотной и толстой желточной оболочкой. Снаружи к ней примыкает вторичная оболочка, выделяемая фолликулярными клетками. Вторичная оболочка может быть плотной, липкой, студенистой. Она может иметь выросты по типу ворсинок.

Осеменение у рыб *внешнее* и происходит в водной среде. Сперматозоиды в воде сохраняют способность к оплодотворению очень непродолжительное время. У рыб, которые нерестятся на быстром течении (кета, горбуша) спермии сохраняют подвижность в течение 10–15 секунд. У рыб, нерестящихся в относительно малоподвижной воде, жизнедеятельность сперматозоидов 10–15 минут. Все это уменьшает вероятность оплодотворения. Для рыб характерно личиночное развитие.

2. Дробление

Яйцеклетки рыб – *крайнетеллецитального типа*, то есть они содержат большое количество желтка, сконцентрированного в вегетативной части. Дробление *неполное дискоидальное*. Оно начинается с появления меридиональной борозды, которая делит зиготу на небольшом протяжении у анимального полюса. Образуется стадия двух бластомеров. Вторая борозда тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой. Затем проходят еще две меридиональные борозды, а позже широтная, соответствующая экваториальной борозде зародышей ланцетника и земноводных. Далее происходит чередование меридиональных, широтных и тангенциальных борозд дробления. Такое дробление приводит к образованию *дискобластулы*, состоящей из внешнего слоя *бластодермы* и внутреннего *перибласта*. Между

бластодермой и перибластом имеется щелевидное пространство – *бластоцель*. Бластодерма дискобластулы образует *зародышевый диск*. Клетки перибласта погружаются в желток и превращаются в *мероциты* – части клеток. Материал дискобластулы неоднороден и разделяется на зародышевую часть, из которой будет формироваться тело зародыша, и внезародышевую, из которой будут формироваться провизорные (временные) структуры.

3. Гастроуляция

Гастроуляция начинается с перемещения клеток к заднему краю бластодиска, который утолщается и начинает подворачиваться через собственный край, образуя два слоя клеток, внутренний – энтодерму и наружный – эктодерму. Край бластодиска, через который осуществляется подворачивание клеточного материала, или инвагинация, называется *краевой зарубкой*. Последняя и является бластопором. Средняя часть краевой зарубки соответствует верхней, или спинной, губе, а боковые ее части – боковым губам бластопора. Полость впячивания, располагающаяся между внутренним листком бластодиска, или энтодермой, и нераздробленным желтком, соответствует полости первичной кишки. Энтодерма в своей средней части содержит клеточный материал хордальной пластинки, а по бокам – материал мезодермы, в начале сегментированной, а по краям краевой зарубки – несегментированной. Таким образом, мезодерма возникает путем инвагинации, к которой присоединяется иммиграция.

В процессе инвагинации (подворачивания) формируется лишь та часть энтодермы, которая впоследствии образует кишечную трубку, точнее, ее эпителиальную выстилку. Остальная энтодерма, которая затем обрастает желток, возникает из глубоких слоев клеток бластодиска путем делamination внешнего слоя клеток бластодиска или из перибласта. Она называется желточной энтодермой. У многих рыб имеет место один из перечисленных способов образования энтодермы либо комбинация их. В дальнейшем кишечная энтодерма соединяется с желточной энтодермой в единый внутренний зародышевый листок. На этом завершается гастроуляция.

4. Закладка осевых органов

На стадии нейрулы нервная пластинка располагается на спинной стороне зародыша, а по бокам находится материал эктодермы, который будет образовывать эпителий кожи. Под материалом нервной пластинки лежит материал хорды, по сторонам которой располагается мезодерма. Кишечная энтодерма лежит ниже хорды и мезодермы и открыта в сторону желтка.

Закладка осевых органов (нервной трубки и хорды) и дифференцировка мезодермы происходит примерно так же, как и у земноводных. Однако, в отличие от них у рыб формирование кишечной трубки происходит иначе в связи с наличием большого количества желтка в яйцеклетке. Зародыш рыб продолжительное время располагается на не-

раздробленном желтке в распластанном виде. На первых порах зародыш не имеет брюшной стенки, поскольку кишечная энтодерма не свернута в трубку, а широко открыта в сторону желтка. Смыкание клеток энтодермы в трубку происходит при обрастании желтка всеми тремя внезародышевыми листками и образованием *желточного мешка*.

Внезародышевый материал развивается одновременно с развитием зародыша. Край внезародышевого материала, который продвигается по поверхности желтка, называется *краем обрастания*. У рыб внезародышевая энтодерма, в отличие от зародышевой, возникает путем деляминации. Все три внезародышевых листка, благодаря активному размножению клеток, обрастают желток и образуют желточный мешок, который является временным, или *провизорным, органом*.

Обособление зародышевого материала от внезародышевого происходит в результате появления *туловищной складки*. Туловищная складка постепенно углубляется между зародышем и желточным мешком. Сначала она возникает в передней части зародыша, а потом постепенно распространяется к задней его части. В результате зародыш приподнимается над желтком и остается связанным с желточным мешком только тонким тяжом или *желточным стебельком*. Здесь совершается переход кожной эктодермы во внезародышевую, кишечная энтодерма переходит в желточную энтодерму и зародышевая мезодерма – в желточную мезодерму.

Стенка желточного мешка подвергается дальнейшей дифференцировке, в результате которой эктодерма превращается в поверхностный эпителий, энтодерма – в желточный эпителий и мезодерма – в мезенхиму. Мезенхима дает начало кровеносным сосудам и клеткам крови.

Основная функция желточного мешка – трофическая. Желточный эпителий выделяет фермент, который разжижает желток. Питательные вещества всасываются клетками эпителия и по кровеносным сосудам поступают в зародыш. Кроме того, желточный мешок выполняет кроветворную и дыхательную функции. Кроветворную функцию выполняет мезенхима желточного мешка, в которой образуются кровеносные сосуды и эритроциты крови. Дыхательную функцию выполняет эктодермальный эпителий. Кроме того, желточный мешок предохраняет желток от растекания. Следовательно, неполное дискоидальное дробление при крайнетелолецитальном типе яйцеклеток создало новый этап в развитии позвоночных, характерной особенностью которого является возникновение внезародышевого временного органа – желточного мешка.

Из яйца у рыб выклеивается личинка. Личиночная стадия делится на три фазы:

I фаза – предличинка, ее питание происходит за счет остатков желтка;

II фаза – личинка, ее питание происходит с частичным использованием желтка, но уже возможен переход на самостоятельное питание;

III фаза – малек – переходит на питание, характерное для взрослой особи.

У видов, яйцеклетки которых содержат много желтка, быстрее развивается малек.

У личинки хорошо сформированы плавники, личиночные органы дыхания, глаза. На конце головы имеются клейкие железки, с помощью которых личинки приклеиваются к подводным предметам. Период пассивной жизни длится около трех суток. Затем личинки начинают плавать и питаться планктоном. По истечении 23-х суток органами дыхания становятся жабры и личинка превращается в малька.

Вопросы для самоконтроля

1. В чем заключается явление гиногенеза при оплодотворении у рыб?
2. Как зависит продолжительность подвижности сперматозоидов от внешних условий нереста?
3. Какую форму имеет бластоцель у зародыша рыб?
4. Что такое перибласт? Краевая зарубка?
5. Какими внезародышевыми листками образована стенка желточного мешка у рыб? Какие функции выполняет каждый из этих листков?
6. Какую функцию выполняет туловищная складка у зародыша рыб?
7. На какие фазы делится личиночная стадия у рыб? Охарактеризуйте их.

РАЗВИТИЕ РЕПТИЛИЙ И ПТИЦ

1. Общие черты развития амниот.
2. Строение яйца птицы. Оплодотворение и дробление.
3. Гастрюляция.
4. Закладка осевых органов.
5. Образование внезародышевых частей и обособление тела зародыша от желтка.
6. Отличительные особенности развития рептилий.

1. Общие черты развития амниот

Эволюционный процесс у животных был связан с освоением новой среды обитания – суши. Это прослеживается как на беспозвоночных, где высший тип Членистоногие (насекомые) стал обитателем наземной среды, так и на позвоночных, из числа которых сушу освоили высшие позвоночные (рептилии, птицы и млекопитающие). Выход на сушу сопровождался адаптивными изменениями на всех уровнях организации – от биохимического до морфологического.

С позиций биологии развития, адаптации к новой среде выразились в появлении приспособлений, сохраняющих для развивающегося зародыша условия жизни предков, т.е. водную среду. Это относится как к насекомым, так и к высшим позвоночным. Эти приспособления следующие:

1. Если развитие происходит вне организма матери, то яйцо одевается *плотными оболочками* (кожистая или известковая), обеспечивающими защиту и сохранение микроструктуры полужидкого содержимого яйца в воздушной среде.

2. Вокруг самого зародыша, развивающегося внутри яйцевых оболочек, формируется система *внезародышевых оболочек* (амнион, сероза, аллантоис). **Амнион** образует вокруг зародыша амниотическую полость, заполненную жидкостью, по солевому составу близкую к составу плазмы клеток. Функциональный аналог амниону позвоночных есть и у насекомых. **Аллантоис** – орган дыхания и выделения у птиц, а у млекопитающих он является только проводником кровеносных сосудов. **Серозная оболочка** у рептилий и птиц охватывает полость амниона, желточный мешок и вместе с аллантоисом участвует в дыхании, усвоении зародышем белка и кальция из скорлуповой оболочки, а у млекопитающих вместе с ворсинками **хориона** образует плаценту (аналог серозной оболочки имеется и у насекомых).

Таким образом, для всех амниот характерно разделение материала зародыша на две части: собственно зародышевую, из которой формируется взрослый организм, и окружающую его внезародышевую.

Эмбриональное развитие рептилий и птиц протекает сходно, поэтому в дальнейшем развитие яйцекладущих амниот мы рассмотрим на примере эмбриогенеза птиц. Наиболее изученным объектом в этом отношении является курица.

2. Строение яйца птицы. Оплодотворение и дробление

Яйцеклетка птиц относится к крайнетеллецитальному типу. Яйцеклеткой у птиц является образование, которое в повседневной жизни называют желтком. Яйцеклетка окружена *желточной* и толстой *белковой оболочками*. На ранних стадиях белковая оболочка защищает яйцеклетку от соприкосновения с твердой скорлуповой оболочкой, позже она является источником жидкости и некоторым запасом питательных веществ для развития зародыша.

К острому и тупому концам яйца от яйцеклетки отходят плотные скрученные белковые тяжи – *халазы*. Благодаря халазам яйцеклетка не смещается от среднего положения. Снаружи белковая оболочка покрыта подскорлуповыми. *Подскорлуповая оболочка* представлена двумя тонкими пленками, которые на твердом конце яйца расходятся, образуя *воздушную камеру*, в которой содержится кислород, необходимый для дыхания зародыша. Сверху яйцо покрыто плотной *скорлуповой оболочкой*. В состав скорлупы входят углекислый кальций (89–97%), фосфорнокислые кальций и магний (0,5%), немного углекислого магния, органические вещества (2–5%). Яйцевые оболочки предохраняют яйцеклетку от растекания, высыхания и механических воздействий. Все эти оболочки, за исключением желточной, являются третичными, поскольку окружают яйцеклетку во время прохождения ее по яйцеводу.

Оплодотворение у птиц происходит в верхней части яйцевода. По мере прохождения яйца по яйцеводу начинается дробление. Дробление протекает по типу *неполного дискоидального*. Дробится только зародышевый диск на анимальном полюсе. Толщина его незначительна, поэтому веретёна дробления при первых четырех делениях располагаются горизон-

тально, а борозды дробления проходят вертикально (см. правила дробления Гертвига–Сакса). Образуется один слой клеток. После нескольких делений клетки становятся высокими и веретёна дробления располагаются в них в вертикальном направлении, а борозды дробления проходят параллельно поверхности яйца. В результате зародышевый диск превращается в пластинку, состоящую из нескольких рядов клеток. Между зародышевым диском и желтком возникает небольшая полость в виде щели – *бластоцель*. Такой тип бластулы называется *дискобластулой*. Поскольку дробление начинается уже в яйцевом, отложенное яйцо у птиц может находиться на одной из стадий дробления (как у голубя) или даже гастрюляции (у курицы).

3. Гастрюляция

Резкое разделение яйца на зародышевую часть, лишённую желтка, и внезародышевую массу желтка привело к изменению процесса гастрюляции. Она подразделяется на две фазы.

Первая фаза гастрюляции. Энтодерма у птиц образуется не впячиванием, как у ланцетника и земноводных, а отслаиванием внутреннего слоя диска, то есть путем *деляминации*. Незначительную роль при этом играет и перемещение клеток наружного слоя внутрь. Обособление энтодермы от других зародышевых клеток происходит очень рано, что характерно для развития меробластических яиц.

Еще до начала насиживания в зародышевом диске яйца обнаруживается разделение на центральное *светлое поле* (*area pellucida*) и окружающее его *темное поле* (*area opaca*). В области первого энтодермальные клетки свободно располагаются под эктодермой, во втором они образуют плотные слои, прижатые к желтку.

Образованием наружного и внутреннего зародышевых листков завершается первая фаза гастрюляции.

Вторая фаза гастрюляции. Развитие яиц кур, начавшееся в яйцевом, протекает или под наседкой, или в инкубаторе при температуре 37⁰С и определенной влажности. Уже через 12 часов насиживания в зародышевом диске наблюдаются существенные изменения: в центре светлого поля довольно отчетливо выделяется утолщение – *зародышевый щиток*, из которого развивается зародыш. Его окружает *внезародышевая бластодерма*, которая состоит из темного поля и периферической части светлого.

В течение первых суток в центре зародышевого щитка возникает *первичная полоска*. Она образуется вследствие сгущения клеточного материала, которое начинается уже с первых часов насиживания и обуславливается активным перемещением клеток в области зародышевого щитка. Движение клеток приводит к тому, что первичная полоска быстро удлиняется. Одновременно весь зародышевый щиток вытягивается и приобретает грушевидную форму. В передней части первичной полоски образуется утолщение, которое получило название *гензеновского узелка*.

Первичная полоска представляет материал, развивающийся в мезодерму. Впереди от гензеновского узелка располагается материал хордальной пластинки, его окружает эктодерма будущей нервной пластинки. Остальная эктодерма из области зародышевого щитка развивается в кожный покров.

Движение материала не ограничивается образованием первичной полоски и гензеновского узелка. Клетки полоски начинают мигрировать внутрь зародыша, в результате чего в середине первичной полоски появляется продольное углубление – *первичная бороздка*. В передней ее части в области гензеновского узелка возникает ямка, получившая название *головной*, или *первичной*, *ямки*.

Через передний край первичной ямки начинается перемещение материала внутрь зародыша. Первым в процессе гастрюляции смещается материал хорды, который, подворачиваясь через край ямки, продвигается между эктодермой и энтодермой в виде плотного тяжа, называемого *головным*, или *хордальным*, *отростком*.

Одновременно с этим материал первичной полоски подворачивается через края первичной бороздки и внутри зародыша продвигается вперед между эктодермой и энтодермой. Так возникает мезодерма, которая в результате перемещений оказывается по обе стороны хордального отростка. Таким образом, вторая стадия гастрюляции осуществляется двумя способами (*инвагинация* и *иммиграция*).

На этом гастрюляция заканчивается, произошло образование трех зародышевых листков. Так же, как у амфибий, материалы хорды и мезодермы активно перемещаются внутрь и располагаются вдоль тела зародыша на его спинной стороне, под эктодермой нервной пластинки. Передний край первичной ямки соответствует по своему значению *дорзальной губе* бластопора амфибий, так как именно в этой части будущая хордальная пластинка перемещается внутрь зародыша. Края первичной бороздки, через которые подворачивается мезодермальный материал, представляют *боковые губы* бластопора, а задний конец первичной бороздки – *вентральную губу* бластопора. Но если у амфибий в процессе гастрюляции все три зародышевых листка образуются одновременно, то у птиц гастрюляция распадается на последовательно протекающие процессы: раннее образование энтодермы (у кур, например, еще до снесения яйца), формирование первичной полоски и гензеновского узелка и, наконец, передвижение материалов хорды и мезодермы, которое благодаря раннему обособлению энтодермы у птиц совершается независимо от нее.

4. Закладка осевых органов

По окончании гастрюляции у птиц, как и у амфибий, материал нервной системы остается еще на поверхности и расположен над хордой в виде пластинки. В сравнении с остальной эктодермой нервная пластинка намного толще и состоит из высоких призматических клеток.

По краям нервной пластинки появляются нервные валики, которые развиваются в направлении от переднего конца тела к заднему. Так же, как у амфибий, валики растут навстречу друг другу, а нервная пластинка сильно прогибается и превращается в желобок. Его края постепенно смыкаются, и образуется *нервная трубка*, которая вследствие срастания эктодермальных краев валиков погружается внутрь зародыша.

Одновременно внутри зародыша начинается *дифференцировка мезодермы*. Спинная мезодерма распадается на сомиты. Боковые пластинки, как и у амфибий, не сегментируются. Они расщепляются на внутренний (висцеральный) и пристеночный (париетальный) листки. Появляющаяся между листками полость представляет зачаток целома. Параллельно с процессами формирования нервной трубки и дифференцировки мезодермы энтодермальная пластинка как бы впячивается внутрь зародыша и в виде складки проходит вдоль всего тела.

Таким образом, взаиморасположение закладок осевых органов, формирование нервной трубки и дифференцировка мезодермы у ланцетника, земноводных и птиц протекает сходно. Отличия касаются способов образования энтодермы и формирования кишечника. Это объясняется особенностями дискоидального развития, при котором осевые органы закладываются в то время, когда все зародышевые материалы, в том числе и энтодерма, распластаны на желтке. Образование *кишечной трубки* происходит позднее, при отделении тела зародыша от желтка. Оно связано с изменениями во внезародышевом материале.

5. Образование внезародышевых частей и обособление тела зародыша от желтка

Параллельно с процессами, идущими в щитке, продолжает разрастаться внезародышевая часть диска, которая также состоит из эктодермы, энтодермы и мезодермы, являющихся непосредственным продолжением одноименных зародышевых листков. При разрастании внезародышевой мезодермы сохраняется ее разделение на париетальный и висцеральный листки. Внезародышевая энтодерма и висцеральный листок мезодермы обрастают желток и образуют стенку *желточного мешка*.

Одновременно с формированием желточного мешка из частей внезародышевого материала, непосредственно прилегающих к зародышу, развивается очень сложная система оболочек. С началом их образования связано отделение тела зародыша от желтка. В связи с формированием нервной трубки и хорды зародыш начинает приподниматься над желтком, вокруг его тела появляется складка, которая подрастает под зародыш. Складка получила название *туловищной*. Она возникает в головной части зародыша и затем окружает его со всех сторон.

По мере подрастания туловищной складки с боков, спереди и сзади тело зародыша настолько обособляется от внезародышевых частей, что соединяется с ними только в одном месте при помощи так называемого *пупочного стебелька*. В это время края кишечной энтодермы внутри

зародыша смыкаются почти на всем протяжении. Образуется энтодермальная трубка, которая только *желточным протоком*, проходящим по пупочному стебельку, соединяется с желточным мешком. Стенка протока образована энтодермой и висцеральным листком мезодермы, который выходит из зародышевой части и затем продолжается в стенку желточного мешка.

Почти одновременно с образованием туловищной складки развивается *амниотическая складка*, которая растет вверх. Она появляется в головной части и распространяется на туловище. Амниотическая складка состоит из внезародышевых эктодермы и париетального листка мезодермы. Таким образом, эктодерма зародыша переходит в эктодерму туловищной и амниотической складок. За ней следует париетальный листок мезодермы, который, также не прерываясь, переходит с зародыша на части, расположенные вне его. Вследствие роста вверх амниотическая складка с одной стороны сростается над зародышем с амниотической складкой другой стороны так, что эктодерма соединяется с эктодермой, а мезодерма – с мезодермой.

В результате срастания амниотических складок возникают две оболочки, одна из которых, ближняя к зародышу, образует стенку полости *амниона*, а другая, наружная – *серозную оболочку* (*serum* – сыворотка). В стенке амниона снаружи оказывается мезодерма, а внутри эктодерма, а в серозной оболочке – наоборот. Амнион охватывает только зародыш. Сначала это небольшая полость, стенка которой довольно плотно прилегает к зародышу, но затем полость амниона заполняется жидкостью и настолько увеличивается, что зародыш оказывается связанным с ней с помощью пупочного канатика. По пупочному канатику проходят желточный проток и кровеносные сосуды. Жидкость, наполняющая амнион, служит той средой, в которой развивается зародыш. Серозная оболочка выполняет следующие функции: а) частичной резорбции белка при помощи микроворсинок на эктодермальной части серозы, другая часть белка поступает в амниотическую полость и заглатывается плодом; б) механической защиты от раздавливания о скорлупу при увеличении объема зародыша; в) осуществления минерального обмена, при этом клетки серозы секретируют соляную кислоту, растворяющую соли кальция скорлупы яйца, которые через клетки серозной оболочки попадают в сосуды мезодермы серозы и аллантаиса и переносятся в тело зародыша для построения его скелета.

Еще до смыкания амниотических складок на брюшной стенке задней части кишки появляется мешковидный вырост. Это зачаток мочевого мешка, называемого *аллантаисом* (*allantoides* – колбасообразный). Появляясь в виде небольшого утолщения как вырост брюшной части задней кишки, он проходит по пупочному канатику, очень быстро разрастается между амнионом и серозной оболочкой в той части яйца, где расположен зародыш. Переходя с одной стороны зародыша на другую, аллантаис в конце концов охватывает амнион и желточный мешок, а

позднее и белок, проникая между серозной оболочкой и желточным мешком. Та часть аллантоиса, которая остается в теле зародыша, развивается затем в мочевой пузырь.

С аллантоисом из тела зародыша вырастают так называемые пупочные сосуды: в мезодермальном листке аллантоиса, который срастается с мезодермой серозной оболочки, они образуют густую сеть капилляров. Она особенно развита в той части аллантоиса, которая находится на тупом конце яйца, около воздушной камеры, где происходит газообмен.

Сосуды, развивающиеся в стенке желточного мешка, способствуют использованию желтка, и, кроме того, на ранних стадиях они выполняют функцию дыхания зародыша. С развитием аллантоиса эта функция осуществляется его сосудами. У птиц аллантоис служит также важным органом выделения зародыша: в нем накапливаются продукты азотистого обмена, которые при развитии зародыша в скорлупе не могут выводиться во внешнюю среду. Вещества, подлежащие выделению, попадают из крови в полость аллантоиса по его сосудам.

Следовательно, через пупочный канатик проходят желточный проток и аллантоис с пупочными сосудами. С развитием зародыша желток постепенно усваивается, желточный мешок уменьшается, и в конце концов остатки его втягиваются через пупочное отверстие внутрь зародыша. Серозная оболочка и аллантоис редуцируются, высыхает амнион. Цыпленок вдыхает воздух из воздушной камеры и проклеивает скорлупу.

6. Отличительные особенности развития рептилий

Рептилии – это первая группа животных, развитие которых не связано с водой. Поэтому у них у первых в эволюционном плане появились приспособления для развития в условиях суши:

- а) внутреннее оплодотворение;
- б) выпадение личиночных стадий, требующих для своего существования водной среды;
- в) исчезновение личиночных стадий влечет за собой увеличение в яйце запаса питательных веществ (желтка), обеспечивающего полное развитие зародыша и увеличение размера яиц;
- г) для защиты зародыша от высыхания, от механических повреждений, от инфекций, для снабжения его солями кальция возникла необходимость появления скорлуповых оболочек.

Скорлуповые оболочки у рептилий бывают разные. Среди современных пресмыкающихся более примитивными формами в развитии яйцевых оболочек являются оболочки у ящериц и змей. Они представлены мягкой *пергаментообразной волокнистой оболочкой*, состоящей из овокератина и известковых солей. Эта оболочка не может полностью предохранить яйца от высыхания, поэтому развитие идет нормально при влажности среды не ниже 25%. Но она очень стойкая к воздействию химических веществ, предохраняет от механических повреждений. Для морских черепах

характерна *кожистая оболочка*, которая способна растягиваться в процессе развития эмбриона. Дальнейшим шагом в приспособлении яиц к развитию на суше было появление *известковой оболочки* у черепах, крокодилов, некоторых безногих ящериц и гекконов. При откладке яйца этих рептилий мягкие, а затем на воздухе быстро твердеют. Яйца, покрытые известковой оболочкой, защищены от высыхания и могут развиваться на суше в любых условиях. Однако твердые скорлуповые оболочки могут представлять серьезную угрозу для развивающегося организма, так как зародыш может быть раздавлен или поврежден в результате соприкосновения с твердой скорлупой. Поэтому у пресмыкающихся, как и у других наземных позвоночных животных, появляются особые эмбриональные приспособления в виде провизорных или временных органов.

В отличие от яиц птиц, у рептилий белка в яйцах нет (ящерицы, змеи) или очень мало (черепахи, крокодилы).

Яйца рептилии откладывают в песок, гниющую растительность. Развитие нормально идет при определенных влажности почвы и температуре.

Яйцеклетка *крайнетеллецитального* типа. Дробление – *неполное, дискоидальное*. Откладываются яйца либо на стадии дискобластулы, либо на стадии ранней гастрюлы, т.е. как у птиц.

Но, в отличие от птиц, у ряда рептилий (живородящая ящерица, некоторые гадюки) яйца находятся в яйцеводке так долго, что в них формируется новый организм, который либо рождается (живорождение), либо выходит из яйца сразу же после его откладывания (яйцеживорождение).

Первая фаза гастрюляции у рептилий проходит так же, как у птиц.

Вторая фаза гастрюляции у рептилий имеет отличия, которые заключаются в возникновении зародышевого щитка или первичной пластинки эктодермального происхождения. Первичная пластинка прогибается, затем втягивается, образуя полость первичной кишки (гастральная), но на первых порах стенка полости образована клетками эктодермы. Отверстие, через которое происходит втягивание, соответствует бластопору. Затем через дорсальную и боковые губы бластопора инвагинируют клетки будущей хорды и мезодермы. В процессе инвагинации первичной пластинки дно гастроцеля достигает энтодермы. Стенка дна гастроцеля истончается вследствие миграции клеток мезодермы, в связи с чем в дне гастроцеля и в слое клеток энтодермы возникают отверстия. Эти отверстия увеличиваются, и клеточная перегородка между энтодермой и гастральным втягиванием исчезает. Так возникает единая полость первичной кишки. Клетки энтодермы, размножаясь, вновь соединяются в единый пласт под клеточным материалом хорды и мезодермы.

Закладка осевых органов и дифференциация мезодермы у рептилий идет так же, как у птиц. Некоторые отличия наблюдаются в образовании внезародышевых органов.

Развитие *амниона* отличается от такового у птиц. Так как яйца рептилий не имеют белка, то зародыш прилегает к плотным подскорлуповым оболочкам и не может приподняться над желтком, а, наоборот, погружает-

ся в разреженный желток. При этом зародыш прогибает слой клеток внезародышевой эктодермы, который образует вокруг него амниотические складки. Вначале в желток погружается передняя часть зародыша, затем складки смыкаются над всем зародышем. Лишь на заднем конце зародыша амниотические складки не смыкаются, и остается узкий *серозно-амниотический канал*, связывающий амниотическую полость с серозной.

Серозная и амниотическая оболочки рептилий, в отличие от птиц, состоят вначале лишь из эктодермы, а париетальный листок внезародышевой мезодермы вырастает позднее между наружным и внутренним листками внезародышевой эктодермы амниотической складки.

При обрастании серозной оболочкой желточного мешка образуется промежуток между стенкой желточного мешка и серозой – *экзоцелом* (внезародышевый целом). В него вырастает *аллантоис* (мочевой мешок). Образование и функции его соответствуют таковым у птиц. Конечным продуктом распада белков является не мочевины, как, например, у земноводных, а мочевая кислота.

Желточный мешок развивается так же, как у птиц.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите эмбриональные приспособления, возникшие у животных в связи с размножением на суше.
2. Какие оболочки характерны для яйцеклетки птиц?
3. Как происходит дробление и образование бластулы у птиц?
4. Охарактеризуйте первую фазу гастрюляции у птиц.
5. В какой фазе гастрюляции и каким способом образуется мезодерма у зародыша птиц?
6. Какие отличия наблюдаются в закладке осевых органов у зародыша птиц по сравнению с земноводными?
7. Какие провизорные органы характерны для зародыша птиц? Как они образуются и каковы их функции?
8. Какими внезародышевыми листками образованы стенки амниона, аллантоиса, серозной оболочки, желточного мешка у зародыша птиц?
9. Назовите отличия эмбриогенеза рептилий и птиц.

РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

1. Живорождение. Особенности эмбриогенеза низших млекопитающих.
2. Особенности развития плацентарных млекопитающих.
3. Гастрюляция и закладка осевых органов.
4. Образование внезародышевых частей.
5. Типы плацент.

1. Живорождение. Особенности эмбриогенеза низших млекопитающих

С выходом животных из воды на сушу сменились условия окружающей их среды, и развитие зародыша стало происходить либо в яйце, как у птиц и рептилий, либо в специальном органе – *матке*, как у большинства млекопитающих. В первом случае весь запас питательных веществ, необходимых для развития, содержит белок и желток яйца, во втором – источником питания зародыша служат вещества, получаемые от материнского организма. В связи с этим яйцеклетка большинства млекопитающих в процессе эволюции вторично утратила желток и стала очень маленькой.

Развитие за счет питательных веществ матери обуславливает тесный контакт зародыша с материнским организмом и *живорождение*.

Вообще живорождение широко представлено у животных многих таксономических групп (рыбы, амфибии, рептилии). Но, в отличие от млекопитающих, у зародышей которых весь обмен веществ совершается через материнскую кровь, у низших позвоночных взаимоотношения зародыша с телом матери намного проще. Например, у живородящих рептилий (гадюка, живородящая ящерица), половые пути самки служат местом вынашивания зародыша и обеспечивают его газообмен, а питание происходит за счет желтка яйца, которое сохраняет большие размеры.

Примитивные **яйцекладущие млекопитающие** (утконос, ехидна) откладывают крупные яйца, богатые желтком (*крайнетеллецитальные*). Дробление – *дискоидальное*. Яйца развиваются вне организма матери. Развитие очень сходно с развитием рептилий. Детеныши, вылупившиеся из яиц, питаются молоком, которое является секретом кожных желез матери.

Для **сумчатых** характерно внутриутробное развитие, сопровождающееся несложной формой взаимоотношения развивающегося зародыша с материнским организмом. Их яйца уже мелкие (0,13–0,2 мм), но еще содержат умеренное количество желтка (до 1/4 объема) – *среднетеллецитальные*. У некоторых (каменная куница) яйцо после оплодотворения одевается третичными оболочками (белковой и тонкой скорлуповой). С началом дробления желток выталкивается из яйцеклетки и остается в виде округлого образования в белке. Яйцеклетка дробится полностью, но при этом сохраняются черты дискоидального дробления (первые три борозды – меридиональные). Возникающие бластомеры обрастают желток и образуют стенку пузырька, внутри которого находится разжиженный желток, смешанный с

белком. На небольшом участке стенки пузырька появляется *зародышевый щиток*, в области которого развивается зародыш. Собственного питательного материала у зародыша мало, его хватает до стадии образования сомитов, обособления головы, образования конечностей, амниона и аллантоиса. После этого зародыш питается за счет секрета желез слизистой оболочки матки. Трофическая деятельность этих желез продолжается недолго, и на 8-й день очень маленький и совершенно несамостоятельный детеныш появляется на свет. Он переползает в сумку, повисает на соске (причем сосок вырастает в пищеварительный тракт детеныша), и мать кормит его, выдавливая с помощью особых мышц молоко прямо в его пищевод.

2. Особенности развития плацентарных млекопитающих

У высших млекопитающих живорождение достигает совершенства. Механизмы, его обеспечивающие, повлияли на весь ход эмбриогенеза, привнеся в него существенные особенности.

Яйца млекопитающих самые мелкие в животном царстве, алецитальные. Так, зигота человека составляет всего лишь 100 нм в диаметре (т.е. меньше 0,001 объема яйцеклетки шпорцевой лягушки). Ооцит выходит из яичника, окруженный *блестящей оболочкой* (*zona pellucida*) и *лучистым венцом* (*corona radiata*), образованными фолликулярными клетками (вторичные оболочки). Оплодотворение у большинства млекопитающих происходит в ампулярном, примыкающем к яичнику отделе яйцевода на стадии метафазы II мейоза. После этого ооцит завершает мейоз, а дробление начинается через 12–24 часа.

Дробление *полное, неравномерное, асинхронное (анархическое)* с ротационным типом врезания борозд. Первая борозда – меридиональная, а вторая борозда в одном бластомере меридиональная, а в другом – экваториальная. Асинхронность приводит к тому, что зародыш может содержать нечетное число клеток. Дробление плацентарных млекопитающих – самое медленное в животном царстве (диапазон одного цикла дробления у млекопитающих составляет 12–24 часа, а у дрозофилы – 3–10 минут).

Геном млекопитающих в отличие от других групп животных активизируется на самых ранних стадиях дробления. Например, у мыши и козы переключение с материнского контроля на зиготический происходит уже на 2-клеточной стадии, а со стадии 8 клеток трансляция белков идет полностью на зародышевых, а не на материнских матрицах. При этом продуцируются белки, необходимые для дробления.

В процессе дробления наблюдается специфическое для млекопитающих явление *компактизации*. Так, на 8-клеточной стадии зародыш сначала образован неплотно прилегающими друг к другу бластомерами со свободными пространствами между ними. Однако позже на той же стадии 8-ми клеток все меняется: клетки плотно прижимаются друг к другу и образуют компактный шар. Внутри шара между клетками образуются щелевидные контакты, позволяющие перемещаться небольшим молекулам и ионам.

Клетки компактизированного эмбриона делятся и образуют 16-клеточную *морулу*. У нее внутри находятся всего 1–3 темные клетки, окруженные большой группой наружных светлых клеток.

Большая часть потомков наружных клеток становится *трофобластом* (*трофоэктодермой*). Позже эти клетки вместе с клетками мезодермы участвуют в образовании хориона – эмбриональной части плаценты. Клетки трофобласта необходимы также для имплантации зародыша в стенку матки.

Зародыш образуется из потомков клеток внутренней клеточной массы (*эмбриобласт*), которые обособляются на стадии 16 клеток и до стадии 32-клеточного зародыша могут пополняться случайными клетками трофобласта. Клетки внутренней клеточной массы отличаются от клеток трофобласта месторасположением, внешним видом и тем, что уже на самых ранних стадиях развития синтезируют другие белки. У 64-клеточного зародыша клетки эмбриобласта и клетки трофобласта являются несмешиваемыми слоями зародыша, и, таким образом, различия между трофобластом и внутренними бластомерами представляют собой первую дифференцировку в развитии млекопитающих.

Изначально морула не имеет полости, но в процессе, названном *кавитацией*, клетки трофобласта секретируют жидкость внутрь морулы и образуется *бластоцель*. Клетки эмбриобласта разрастаются на одной стороне трофобласта. Вся эта структура называется *бластоцистой*, или *бластодермическим пузырьком*. Она характерна только для млекопитающих.

По мере движения бластоцисты по яйцеводам к матке объем зародыша увеличивается. В мембранах клеток трофоэктодермы работает натриевый насос, подающий ионы Na^+ в полость бластоцисты. Вслед за повышением концентрации натрия в полость бластоцисты поступает вода, увеличивая объем бластоцеля. Блестящая оболочка защищает бластоцисту в маточных трубах от прилипания к слизистой оболочке трубы. Когда бластоциста преждевременно выходит из оболочки, она может имплантироваться в слизистую яйцеводов, что приведет к так называемой трубной беременности. В норме бластоциста выходит из блестящей оболочки после попадания в матку, затем она прилипает к стенке матки и *имплантируется*. Под воздействием трофобласта слизистая оболочка матки постепенно разрушается, и зародыш погружается в ее стенку. Продукты распада клеток стенки матки, а также выделения маточных желез служат питанием зародышу на ранних стадиях развития.

В дальнейшем эмбриональное развитие у разных млекопитающих несколько отличается. Рассмотрим гастрюляцию и закладку осевых органов на примере кролика.

3. Гастрюляция и закладка осевых органов

После погружения в слизистую оболочку матки бластоциста сильно увеличивается. Зародышевые клетки прижимаются к стенке пузырька и образуют *зародышевый узелок*. Затем клетки узелка распределяются по

стенке пузырька, узелок превращается в пластинку, подобную зародышевому диску у птиц. Все последующие процессы формирования зародышевых листков и тела зародыша протекают в этой пластинке, как у птиц.

Прежде всего происходит расщепление клеточного материала пластинки и образование двух пластов: наружного – эктодермы, которая состоит из более высоких и крупных клеток, и внутреннего – энтодермы, состоящей из клеток мелких и плоских. Вслед за образованием листков в средней части пластинки отчетливо выделяется зародышевый щиток, вполне соответствующий щитку у птиц. И так же, как у птиц, в его средней части образуется первичная полоска с гензеновским узелком, а затем головная ямка и первичная бороздка и происходит перемещение внутрь зародыша материалов хорды и мезодермы. Эктодерма, расположенная над хордой, представляет зачаток нервной системы.

Следовательно, образование зародышевых листков и весь гастрюляционный процесс протекает по тому типу, который свойственен меробластическим яйцам, хотя яйцо млекопитающих по своему строению относится к голобластическим.

Закладка осевых органов у млекопитающих также сходна с таковым процессом у птиц. Нервная пластинка, расположенная над хордой, превращается в нервную трубку. Мезодерма дифференцируется на сомиты и боковые пластинки. Полость, образуемая между париетальным и висцеральным листками мезодермы, представляет зачаток целома. Из энтодермы формируется кишечная трубка, что так же, как у птиц, совершается одновременно с обособлением тела зародыша от желточного мешка.

4. Образование внезародышевых частей

Вместе с изменениями в зародышевом щитке, которые приводят к закладке органов, начинается образование внезародышевых органов: амниона, аллантоиса, серозной оболочки и хориона.

На стадии закладки осевых органов весь зародыш покрыт трофобластом. Та часть трофобласта, которая находится над щитком, существует лишь короткое время, перед образованием зародышевых оболочек она рассасывается и исчезает. В результате этого края эктодермы щитка срастаются с остающейся частью трофобласта и образуется сплошной эктодермальный слой, в котором *зародышевая эктодерма переходит в эктодерму трофобласта*.

Одновременно с этим происходит разрастание энтодермы: она выходит из зародышевого диска, обрастает трофобласт изнутри и образует **желточный мешок** (желтка не содержит). Он наполнен жидкостью. Стенка бластодермического пузырька состоит теперь из трофобласта и внезародышевой энтодермы.

Затем внезародышевая мезодерма врастает между трофобластом и энтодермой желточного мешка, который выполняет следующие функции: а) в мезодерме желточного мешка образуются кровеносные сосуды, и начинается кроветворение, которое в последующем переходит в тело зародыша; б) с помощью трофобласта сосуды желточного мешка связаны со

слизистой оболочкой матки, и через них осуществляется питание и дыхание зародыша на ранних этапах развития.

Сразу после редукции участка трофобласта над щитком начинается обособление тела зародыша, который распластан на желточном мешке, как куриный зародыш на желтке. Как и у птиц, появляются туловищная и амниотическая складки, тело зародыша приподнимается над желточным мешком и отделяется от него. При этом энтодерма под зародышем втягивается в него и образует сначала карманообразную складку, а затем *кишечную трубку*, которая *желточным протоком* соединяется с желточным мешком.

В отличие от птиц, образование амниотической складки происходит только за счет внезародышевой мезодермы, поскольку эктодерма представлена трофобластом.

При смыкании амниотических складок образуется *амниотическая полость*, в которой оказывается зародыш, и оболочка, соответствующая *серозной* у птиц. Эта оболочка окружает амнион с зародышем и желточный мешок. Теперь тело зародыша связывается с внезародышевыми частями только при помощи *пупочного канатика*.

Аллантоис образуется, как у птиц, из брюшной стенки заднего отдела кишки. Он выходит по пупочному канатику и располагается рядом с желточным мешком. В аллантоисе заключены пупочные кровеносные сосуды, которые вырастают в хорион и таким образом включаются в кровеносное русло материнского организма. С этого момента обмен веществ зародыша совершается по пупочным сосудам. Таким образом, функция аллантоиса у млекопитающих – проводник кровеносных сосудов.

В отличие от птиц, у млекопитающих большое значение приобретает серозная оболочка. Вначале на гладкой поверхности трофобласта появляются выросты – *первичные ворсинки*, образованные только трофобластом. Затем в них вырастают внезародышевая мезодерма серозной оболочки и сосуды аллантоиса, в результате образуются *вторичные ворсинки*. Образовавшаяся оболочка с ворсинками называется *хорион*. Через нее происходит всасывание и проведение питательных веществ к зародышу. Там, где хорион вступает в тесный контакт со слизистой оболочкой матки, образуется *плацента* (т.е. это слизистая оболочка матки вместе с ворсинками хориона). Через этот важный орган осуществляется весь обмен веществ между зародышем и организмом матери.

Таким образом, значение некоторых внезародышевых органов у млекопитающих иное, чем у птиц и пресмыкающихся. Особенно большое значение приобретает *хорион*. *Аллантоис* служит только проводником пупочных сосудов (у птиц – орган дыхания и выделения). Значение *амниона* не изменяется, только он значительно больше, чем у птиц. Под давлением амниотической стенки аллантоис и желточный мешок сужаются. *Желточный мешок*, как уже отмечалось, играет роль в питании и дыхании зародыша только на ранних стадиях развития и поэтому довольно скоро редуцируется. Основную часть пупочного канатика составляют сосуды зародышевого кровообращения, для которых он служит проводником к мате-

ринскому организму. Весь зародышевый пузырь, т.е. зародыш и его внезародышевые органы, покрыт хорионом.

Таким образом, и на более поздних стадиях развития млекопитающих проявляются признаки развития животных с меробластическими яйцами, хотя у них яйцеклетка – голобластическая, и питание зародыша осуществляется исключительно за счет материнского организма.

5. Типы плацент

Структура, обеспечивающая внутриутробное развитие млекопитающих, называется *плацентой*. В состав плаценты со стороны зародыша входят сначала первичные, а затем вторичные ворсинки хориона. Последние сильно разветвлены и содержат кровеносные сосуды зародыша. Со стороны матери в состав плаценты входит слизистая оболочка матки. У млекопитающих существует два главных вида плацент:

1. *Хориовителлиновая*, в состав которой со стороны зародыша входят ворсинки с кровеносными сосудами желточного мешка (большинство сумчатых).

2. *Хориоаллантоидная*, в состав которой входят вторичные ворсинки с кровеносными сосудами аллантоиса.

У высших млекопитающих сначала функционирует хориовителлиновая плацента, а затем она заменяется хориоаллантоидной. У некоторых млекопитающих (кролик, кот, верблюд) функционируют плаценты обоих видов одновременно.

Хориоаллантоидные плаценты бывают разных типов.

Гистологическая классификация плацент. По глубине проникновения ворсинок в слизистую матки различают плаценты:

1. *Эпителиохориальная* (или полуплацента) – ворсинки хориона выступают в виде небольших бугорков. В стенке матки они не производят разрушений. При родах ворсинки выходят из своих углублений без всяких нарушений матки. Роды проходят безболезненно и без кровотечений (свиньи, лошади, верблюды, лемуры, китообразные).

2. *Десмохориальная* (или соединительнотканная) – ворсинки в месте контакта разрушают эпителий слизистой оболочки матки и внедряются в ее соединительнотканый слой, не достигая, однако, сосудов слизистой. Роды не болезненные и кровотечения нет (жвачные животные).

3. *Эндотелиохориальная* – ворсинки хориона разрушают не только эпителий слизистой оболочки матки, но и соединительную ткань. Они соприкасаются с сосудами и отделены от материнской крови только тонкой эндотелиальной стенкой сосуда. Роды более болезненны и происходят с отторжением части слизистой оболочки матки (хищники).

4. *Гемохориальная* – эндотелий сосудов слизистой оболочки разрушается, и ворсинки хориона погружаются в лакуны, заполненные кровью матери. Прямого сообщения между сосудами ворсинок и матки нет, и весь обмен веществ совершается через сильно утонченную стенку ворсинки. Роды происходят со значительным кровотечением, очень болезненны (на-

4. Опишите процесс превращения морулы в бластоцисту.
5. Как происходит имплантация бластоцисты в стенку матки?
6. Сколько желтка содержит желточный мешок зародыша млекопитающих? Какие функции он выполняет?
7. В чем особенности образования амниотической складки у зародыша млекопитающих?
8. Какую функцию выполняет аллантоис у млекопитающих?
9. Как образуется хорион? Что такое плацента?
10. Какие виды плацент существуют у млекопитающих?
11. Приведите гистологическую и анатомическую классификации хориоаллантоидных плацент.
12. Назовите функции плацент.

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА

1. Ранние стадии развития человека.
2. Имплантация и гастрюляция.
3. Хронология закладки осевых органов.
4. Сходство и отличия эмбриогенеза человека и животных.
5. Влияние внешней среды на эмбриогенез человека.
6. Рождение близнецов.

1. Ранние стадии развития человека

В сравнении с животными эмбриогенез человека менее изучен. Он может быть понят по данным сравнительной эмбриологии. Особую трудность представляет изучение ранних стадий развития человека.

Весь период внутриутробного развития эмбриологами принято делить на два этапа: *прогенез* или *гаметогенез* (созревание половых клеток) и *киматогенез*. При нормальном течении беременности последний продолжается 280 дней, или 40 недель.

Киматогенез, в свою очередь, делится на 3 периода:

- *бластогенез* – с момента образования зиготы до 14 суток включительно;
- *эмбриогенез* (зародышевый период) – с 15-х по 75-е сутки;
- *фетогенез* (плодный период) – с 76-х по 280-е сутки.

Граница между эмбрио- и фетогенезом совпадает с концом 2-го лунного месяца (8 нед.) внутриутробного развития. К этому времени оказываются сформированными и занимают дефинитивное положение зачатки всех органов. В плодном же периоде (с 9-й недели развития) проходит клеточная, тканевая и функциональная дифференцировка структур важнейших систем органов. Созревание их делает новорожденного жизнеспособным.

Накопленные научные данные позволяют сделать вывод, что яйцеклетка у человека *алецитальная*, оплодотворение происходит в расширенной (ампулярной) части яйцевода по типу *полиспермии*. В результате оплодотворения в зиготе происходит резкое повышение дыхательной и син-

тетической активности, которое инициирует дробление. На основании характера дробления и образующихся первых бластомеров можно утверждать, что ранние стадии дробления протекают у человека так же, как у обезьян и других плацентарных млекопитающих.

Дробление у зародыша человека, как и у всех плацентарных млекопитающих, *полное асинхронное*, с резкой неправильностью в чередовании борозд дробления и последовательности увеличения числа бластомеров. За стадией 2-х бластомеров следует не 4, как у ланцетника, а 3 бластомера, затем, 5, 8, 11–12 и т.д.

С первых же делений дробления появляются два типа бластомеров: одни клетки более крупных размеров и темные, другие – мельче и светлее. Мелкие светлые бластомеры обрастают одним слоем группу более крупных и темных клеток, окружая их со всех сторон. Мелкие клетки, занимающие поверхностное положение, образуют наружный слой – *трофобласт*, непосредственно соприкасающийся позднее с материнскими тканями (т.е. тканями слизистой оболочки матки – *эндометрием*). Они приобретают конфигурацию и многие свойства эпителиальных клеток. Клетки трофобласта могут как всасывать жидкость, так и вызывать специфические изменения в эндометрии при имплантации зародыша. Крупные клетки, образующие внутреннюю группу, получили название *эмбриобласта*, поскольку из них позднее развиваются клетки самого зародыша, а также некоторые внезародышевые части.

В течение **первых 2-х суток** дробление протекает очень медленно, по одному делению в сутки. Группа бластомеров образует довольно плотный шарик (морулу), заключенный внутри блестящей оболочки.

На **4-е сутки** зародыш состоит из 8–12 бластомеров. Уже в маточной трубе зародыш в результате всасывания жидкости принимает вид *бластоцисты* или *бластодермического пузырька*. Трофобласт в виде одного слоя клеток окружает полость, заполненную жидкостью (полость плодного пузыря), а на одном из полюсов к трофобласту изнутри прилегает группа клеток эмбриобласта – *зародышевый узелок*.

К концу **1-й недели** внутриутробного развития зародыш, перемещающийся по маточной трубе вследствие мерцания ресничек эпителия слизистой оболочки и перистальтических сокращений гладких мышц стенки трубы, достигает полости матки, где к **6–7 суткам** начинается *имплантация* (прикрепление зародыша и внедрение в ткани эндометрия).

2. Имплантация и гастрюляция

Имплантация начинается на **7-й день** и завершается через 40 час. При этом отмечаются две стадии имплантации: а) *стадия адгезии* – прилипание бластоцисты к слизистой оболочке матки (эндометрию); б) *стадия инвазии* – внедрение бластоцисты в эндометрий.

Клетки трофобласта с помощью выделяемых протеолитических ферментов на небольшом участке растворяют не только покровный эпителий, вступающий в соприкосновение с трофобластом, но и стромальную соединительную ткань, а также стенки кровеносных сосудов. В результате

чего развивается небольшое кровоизлияние, и зародыш оказывается окруженным излившейся кровью. Зародыш все глубже погружается в ткани слизистой оболочки матки, а ворсинки его трофобласта, подобно корням растения, разветвляются, разрастаясь в эндометрии, увеличивая поверхность своего соприкосновения с кровью и тканями материнского организма. С помощью этих ворсинок зародыш всасывает необходимые для его существования и развития питательные вещества вначале из разрушенных им материнских тканей, а затем из крови. Из крови матери он получает и кислород, необходимый для дыхания. Через трофобласт происходит также транспорт продуктов обмена веществ зародыша в материнскую кровь.

Раннее и очень мощное развитие трофобласта типично для человека. К началу **2-й недели** развития трофобласт дифференцируется на два слоя: *внутренний слой*, прилегающий к эмбриобласту, сохраняет клеточное строение, приобретая вид однослойного кубического эпителия (**цитотрофобласт**), в то время как *наружный слой*, мощно разрастаясь, теряет клеточное строение, приобретая симпластическую структуру (**плазмодиотрофобласт**, или **синцитиотрофобласт**). Разрастание трофобласта происходит преимущественно на одном полюсе зародыша. Накапливающаяся в эмбриобласте жидкость разрыхляет клетки, расположенные на его поверхности, из которых далее развивается *внезародышевая мезодерма*. Это приводит к увеличению размеров всего зародыша. Лишь небольшая группа blastomeres эмбриобласта остается в виде компактного скопления под названием *зародышевого узелка*. Именно из этой части клеток в дальнейшем образуется как тело самого зародыша, так и некоторые провизорные органы.

От blastomeres зародышевого узелка отделяется один слой клеток, обращенный к полости образовавшегося плодного пузыря, заполненного жидкостью с рыхло расположенными в ней клетками внезародышевой мезодермы. Обособление этой пластинки клеток, происходящей путем *деляминации*, представляет собой **первую фазу гаструляции**, при которой образуются *экто-* и *энтодерма*. У зародыша человека в возрасте приблизительно **7 дней**, размером со всеми плодными оболочками от 0,3 до 0,45 мм, энтодерма имеет форму выпуклой пластинки. Затем она заворачивается своими краями, смыкается концами и образует *желточный пузырек*, а в дальнейшем *желточный мешок*. Энтодерма у зародыша человека разрастается не по внутренней поверхности трофобласта, как это происходит у большинства млекопитающих, а отделена от него толстым слоем внезародышевой мезодермы.

В остальном клеточном материале зародышевого узелка образуется полость вследствие скопления жидкости. Эта полость увеличивается, клетки располагаются вокруг нее одним слоем. Так возникает второй пузырек – *амниотический*. Приблизительно к **13–14 дню** амниотический и желточный пузырьки смыкаются, и в месте соприкосновения образуется *зародышевый щиток*, при этом в области контакта амниотический пузырек образует зародышевую эктодерму, а желточный – зародышевую энтодерму.

От одного из мест соприкосновения амниотического и желточного пузырьков по направлению к трофобласту вытягивается плотный тяж из клеток

внезародышевой мезодермы. Место отхождения этого тяжа от стенок обоих пузырьков обозначает будущий задний конец тела зародыша. Этот тяж клеток внезародышевой мезодермы получил название *амниотической ножки*. Он представляет собой мезодерму аллантаоиса, которая у зародыша человека формируется раньше, чем образуется сам эпителиальный зачаток аллантаоиса. Именно по нему позднее растут сосуды зародыша к трофобласту.

Таким образом, на стадии **9–14 суток** внутриутробного развития человеческий зародыш представлен, главным образом, мощно развитыми внезародышевыми частями, включая трофобласт, внезародышевую мезодерму, амнион, желточный мешок и амниотическую ножку, и лишь незначительная его часть (дно амниотического и крыша желточного пузырьков) представляет собой материал, из которого позднее сформируется тело самого зародыша. Из этого следует, что до начала формирования самого зародыша развиваются вспомогательные внезародышевые части. Трофобласт обеспечивает питание зародыша, внезародышевая мезодерма и жидкость плодного пузыря участвуют в процессах обмена, создают жидкую среду и механическую защиту.

На **15–16-е сутки** внутриутробного развития начинается **вторая фаза гаструляции**. Она заключается в перемещении клеток наружного слоя зародышевого щитка в направлении к будущему заднему краю щитка, в результате чего образуется *первичная полоска*, на переднем конце которой формируется небольшое возвышение – *первичный*, или *гензеновский*, *узелок*. Эти образования характерны для гаструлы всех высших позвоночных, и дальнейший процесс гаструляции совершается, в основном, так же, как у птиц и плацентарных млекопитающих. Расположение осевых зачатков у зародыша человека идентично наблюдаемому у названных животных.

3. Хронология закладки основных органов

Период органогенеза наступает на **17-й день**. Выделяют 2 стадии: пресомитную и сомитную.

Пресомитная стадия проходит с **17-го до 20-го дня**. В дорсальной части мезодермы еще отсутствуют сегменты. Зародыш вытягивается в длину, образуется туловищная складка, зародыш отделяется от желточного мешка.

Сомитная стадия проходит с **20-го до 35-го дня**. Мезодерма дифференцируется и сегментируется. Ее дорсальные части – сомиты – образуют мезенхиму и скелетную мускулатуру.

Количество сомитов достигает 43–44 пар (4 затылочных, 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 8–10 копчиковых). Хронология прохождения сомитной стадии следующая:

- **22 день**: образовалось 7 пар сомитов; в средней части зародыша происходит нейроляция; образуется зачаток хрусталика глаза (глазная плакода);
- **25 день**: образовалось 14 пар сомитов; формируются верхнечелюстной и нижнечелюстной отростки, глазная и слуховая плакоды;
- **30 день**: образуется 30 и более пар сомитов;
- **35 день**: образовались 43–44 пары сомитов; рот соединяется с пе-

редним отделом кишки; образуются слуховой пузырек, жаберные щели.

На **40-й день** наблюдается значительная дифференциация головного мозга. Образуются зачатки верхних и нижних конечностей.

К **2-м месяцам (60-й день)** зародыш приобретает черты человека и достигает значительных размеров. К этому времени происходит формирование головы, туловища и конечностей. Позднее происходит интенсивный рост зародыша, между тем как его форма меняется все меньше и меньше.

Одновременно с развитием зародыша образуются и внезародышевые органы: амнион, желточный мешок, аллантоис и хорион.

Желточный мешок и аллантоис быстро подвергаются обратному развитию, а мезенхима их стенки способствует образованию соответственно кровеносного аппарата и пупочных сосудов.

Амнион разрастается, охватывает остатки желточного мешка и аллантоиса, образуя вместе с пупочными сосудами (2 артерии и 1 вена) *пупочный канатик*.

Хорион к **2-м месяцам** развития видоизменяется. Ворсинки остаются только на той его части, которая обращена к стенке матки, а на остальной поверхности – исчезают. В начале 3-й недели развития пупочные сосуды, подрастающие по амниотической ножке к хориону, разветвляются, образуют тончайшие веточки, врастающие в *первичные ворсинки* в сопровождении мезенхимы. Таким образом, первичные ворсинки хориона заменяются *вторичными*, содержащими под слоем трофобласта мезенхиму и кровеносные сосуды, которые усиленно ветвятся. Проникая в стенку матки, они разрушают кровеносные сосуды и образуют *гемохориальную дискондальную плаценту*. Кровь матери и плода не смешивается между собой, циркулируя по самостоятельным сосудистым системам.

Плацента выполняет трофическую, дыхательную, экскреторную, защитную, барьерную и эндокринную функции, как и у всех млекопитающих.

Когда при родах плод проходит через шейку матки, его оболочки разрываются, и наружу выливается амниотическая жидкость. После родов выделяется плацента, и обильное сначала кровотечение постепенно приостанавливается. В матке начинается регенерация эпителия слизистой оболочки. Постепенно в яичнике возобновляется созревание граафовых пузырьков, происходит овуляция, и восстанавливается менструальный цикл.

4. Сходство и отличия эмбриогенеза человека и животных

Развитие человека имеет общие черты с эмбриогенезом представителей различных групп животных и особенно позвоночных. Общими чертами являются:

1. Однообразные в принципе процессы эмбриогенеза, начиная от прогенеза и заканчивая органогенезом.
2. Родство с приматами в характере плаценты (гемохориальная).
3. Раннее и мощное развитие трофобласта.
4. Раннее обособление внезародышевой мезодермы.

Наряду с общими с животными чертами эмбрионального развития у человека наблюдаются черты, типичные для него:

1. Еще более раннее, чем у человекообразных обезьян, развитие внезародышевой мезодермы.
2. Более мощное развитие центральной нервной системы.
3. Несоответствие известному принципу зависимости размеров тела от длительности внутриутробного развития.
4. Относительное функциональное несовершенство новорожденного. Последнее объясняется запаздыванием так называемой миелинизации пирамидных путей, проводящих нервные импульсы от коры головного мозга к скелетной мускулатуре.

5. Влияние внешней среды на эмбриогенез человека

На развитие зародыша человека влияют биологические и социальные факторы. Если они благоприятны, развитие протекает нормально. Наоборот, вредоносные факторы вызывают у развивающегося эмбриона ряд отклонений от нормы, вплоть до его гибели.

В ходе эмбрионального развития человека отмечены наиболее *повреждаемые стадии*, или *критические периоды*. Первый критический период относится к **1–2-й неделе** после зачатия, второй – к **3–5-й неделе** развития, когда происходит закладка отдельных органов эмбриона человека. В эти периоды наряду со смертностью отмечены местные уродства и пороки развития. Третий критический период – между **8-й и 11-й неделями**, когда формируется плацента. В этот период у зародыша могут проявляться общие аномалии, включая ряд врожденных заболеваний.

Повреждающими факторами при развитии эмбриона могут быть:

1. Недостаточное снабжение плода кислородом и питательными веществами.
2. Воздействие ионизирующей радиации.
3. Перегревание и переохлаждение организма матери.
4. Лекарственные и ядовитые вещества (алкоголь, никотин, наркотики, синтетические продукты питания), попадающие в кровь плода через плаценту от матери.
5. Вирусные (корь, оспа, грипп) и другие заболевания (дизентерия, малярия, туберкулез, сифилис, краснуха), действие которых проявляется соответственно в первые месяцы беременности, во вторую и последнюю ее трети.
6. Резус-несовместимость матери и плода, когда у плода кровь резус-положительная, а у матери резус-отрицательная, вызывает отклонения от нормального течения беременности и заболевание ребенка.

Все эти факторы могут вызывать серьезные нарушения в развитии эмбриона и плода: замедление и остановку развития, появление разнообразных уродств, высокую смертность зародышей.

Таким образом, эмбрион и плод чрезвычайно чувствительны к изменениям условий внутренней и внешней среды, в первую очередь, к изме-

нениям в организме матери. Кроме того, исследованиями установлено отрицательное влияние на потомство не только через материнский, но и через отцовский организм (неполноценное питание, инфекционные заболевания, алкоголизм). Следовательно, в отличие от животных, на развитие человека оказывают влияние и социальные факторы.

6. Рождение близнецов

Близнецы – это два и более потомков, рожденных одной матерью почти одновременно, у человека и тех млекопитающих, которые обычно рожают одного детеныша, и у птиц в случае двухжелтковых яиц.

Близнецы у млекопитающих и человека относятся к двум разным группам: однайцевые (монозиготные, идентичные) и двуйцевые (дизиготные, братские).

Двуйцевые близнецы возникают при оплодотворении двух или более яйцеклеток, они могут быть как однополыми, так и разнополыми и похожи друг на друга не более, чем обычные братья и сестры. Число одновременно созревающих яйцеклеток регулируется гонадотропными гормонами гипофиза. Произвольная регуляция количества яйцеклеток у сельскохозяйственных животных имеет большое хозяйственное значение.

Однайцевые близнецы развиваются в результате обособления бластомеров зародыша, развивающегося из одной оплодотворенной яйцеклетки. Они имеют одинаковый генотип, всегда одного пола, с одинаковой группой крови и очень похожи друг на друга. У животных развитие нескольких зародышей из одной зиготы называется *полиэмбрионией*. Различают *специфическую* (свойственную данному виду) и *спорадическую* (случайную) полиэмбрионию.

Специфическая полиэмбриония встречается у некоторых мшанок, у наездников (из одного яйца может образоваться до 3 тыс. личинок); у броненосцев (из одного яйца развиваются 7–9 зародышей, лежащих каждый в собственном амнионе, но имеющих общий хорион).

Спорадическая полиэмбриония встречается у всех животных, особенно часто – у некоторых гидроидных полипов и дождевых червей. У позвоночных она возникает путем деления зародыша на несколько частей обычно до или в начале гастрюляции.

У человека монозиготные близнецы возникают путем деления ранних бластомеров или путем деления клеток эмбриобласта внутри одной бластоцисты. Это случается в 0,25% случаев рождений у человека.

При этом 33% идентичных двоен имеют два полных отдельных хориона. Это значит, что деление зародыша произошло до образования трофобласта, т.е. до 5-го дня эмбрионального развития.

К 9-му дню формируется амнион. Если деление произошло между 5-м и 9-м днями, т.е. после образования хориона и до образования амниона, то у близнецов будет общий хорион, но отдельные амнионы (приблизительно 62% идентичных близнецов).

Если деление произошло после 9-го дня, то у близнецов будет общий хорион и общий амнион (приблизительно 5% монозиготных близ-

нецов). Такие эмбрионы при неполном разделении зародышевого щитка могут давать различные варианты сросшихся «сиамских близнецов».

У человека одна двойня приходится в среднем на 80–85 одноплодных родов, одна тройня – на 6–8 тыс. родов, четверни и пятерни встречаются очень редко. Однояйцевые близнецы составляют около 15% от всех многоплодных родов.

Способность воспроизводить целый организм из части называется *регуляцией*. К явлениям регуляции относятся и случаи образования одного организма из объединенных бластоцист. *Аллофенные* особи возможны и у человека. Известны организмы, содержащие хромосомы XX и XV одновременно (гермафродиты). Это объясняется объединением в матке перед имплантацией 2-х ранних бластоцист разного пола, т.е. возможно объединение разнояйцевых братьев и сестер с образованием единого организма.

Вопросы для самоконтроля

1. На какие этапы и периоды делят внутриутробное развитие человека?
2. Какие процессы происходят с зародышем человека на первой неделе внутриутробного развития?
3. Как происходит имплантация бластоцисты в матку?
4. Как и в какие сроки происходит гастрюляция у зародыша человека?
5. В чем заключаются сходство и отличия эмбриогенеза человека и животных?
6. Перечислите критические периоды в ходе эмбриогенеза человека.
7. Какие факторы внешней среды влияют на эмбриональное развитие человека?
8. Чем отличаются однояйцевые и двуяйцевые близнецы?
9. В какой период эмбрионального развития произошло разделение монозиготных близнецов, если у них общий хорион, но отдельные амнионы?
10. Что такое «сиамские близнецы»? В каком случае они могут возникнуть?

РЕГЕНЕРАЦИЯ

1. Физиологическая регенерация.
2. Репаративная регенерация.
3. Полярность в регенерации.
4. Клеточные источники в регенерации.

Регенерация (от лат. regeneratio) означает возобновление или восстановление. С биологической точки зрения регенерация – это процесс восстановления организмом поврежденных или утраченных структур. Регенерация поддерживает строение и функции организма, его целостность. Различают физиологическую и репаративную регенерацию.

1. Физиологическая регенерация

Взрослый организм находится в состоянии непрерывных изменений. Клетки и внутриклеточные структуры отмирают и заменяются новыми. Например, эритроциты образуются со скоростью 80 млн в секунду. Эякулят спермы объемом 3 мл содержит 300 млн сперматозоидов. С еще большей скоростью происходит замена клеток эпителия тонкой кишки, которые полностью заменяются на новые в течение 30–36 часов, и т.д. Следовательно, взрослый организм каждый день вырабатывает огромное число клеток.

С химической точки зрения организм – также мобильная система. Если, например, кормить животных пищей с добавлением радиоактивного фосфора, то он очень быстро обнаруживается во всех тканях организма. Очевидно, есть равновесие между всеми химическими соединениями взрослого организма. Распад и синтез химических соединений находятся в состоянии динамического равновесия, то есть в организме каждую секунду происходят регенерационные явления. Это естественный и необходимый процесс. Такую регенерацию называют *физиологической*. Следовательно, физиологическая регенерация – это постоянные восстановительные процессы, связанные с разрушением внутриклеточных структур и с гибелью клеток в ходе нормальной жизнедеятельности организма. Однако в разных тканях и органах повреждаемость внутриклеточных структур и клеток неодинакова и зависит от режима функционирования, степени специализированности, действия повреждающих факторов и т.д. Интенсивная деятельность клетки сопровождается разрушением ее структур, истощением энергетических ресурсов, которые должны восполняться активной работой внутриклеточного биосинтетического аппарата.

Если при дифференцировке клетка теряет биосинтетический аппарат (например, эритроцит становится безъядерным), то она не в состоянии восполнять утрачиваемые элементы и через определенное время погибает. С другой стороны, гибель клеток может происходить в результате повреждающего действия внешних факторов (физических и химических агентов, отравления продуктами метаболизма и т.д.). Следовательно, существуют два уровня *физиологической регенерации*:

1. Восстановление внутриклеточных структур с помощью биосинтетического аппарата. Этот тип физиологической регенерации характерен почти для всех клеток тканей. Однако его значимость особенно велика для тканей, утративших способность к размножению еще в период эмбрионального развития (нервная ткань).

2. Пролиферативная регенерация обеспечивает восполнение численности клеток путем их деления. Например, в соединительной и эпителиальной тканях есть специальные камбиальные клетки, которые, размножаясь, заменяют отмершие клетки (костный мозг, крипты в эпителии тонкой кишки, базальный слой в эпителии кожи). Названные ткани имеют высокий уровень физиологической регенерации, поскольку в результате узкой специализации они теряют биосинтетический аппарат и способность к регенерации на молекулярно-субклеточном уровне. Эти клетки обречены на

гибель после непродолжительного функционирования. Темп и характер физиологической регенерации определяются условиями и интенсивностью функционирования ткани, т.е. ее физиологическими особенностями. Поэтому она и называется – «физиологическая регенерация». В ходе эволюции позвоночных происходила интенсификация функций всех тканей, и, следовательно, изменялась активность их физиологической регенерации. В связи с этим физиологическая регенерация у теплокровных животных значительно выше, чем у холоднокровных. Например, темп обновления кишечного эпителия у рыб и земноводных значительно ниже, чем у птиц и млекопитающих.

2. Репаративная регенерация

В процессе жизнедеятельности животных может происходить утеря или повреждение частей тела, отдельных органов и т.д. Процессы восстановления поврежденных или утраченных частей тела называют *репаративной* (от лат. *reparatio*) регенерацией. Следовательно, репаративная регенерация – это восстановление части организма взамен поврежденной или искусственно удаленной. К репаративной регенерации можно отнести случаи восстановления целого организма из его части (простейшие, губки, кольчатые черви и т.д.).

Репаративная регенерация у разных животных выражена в разной степени, поскольку различна степень лабильности у разных видов. Наибольшей степенью лабильности обладает плоский червь планария. Его можно разрезать на несколько частей, и из каждой восстановится целый организм. Высокой степенью регенерации обладают также дождевой червь, морские звезды, гидры, раки. Такой тип регенерации называется *реорганизацией* или *морфоллаксисом*. В этом случае регенерация обеспечивается не только элементами раневой зоны, но и мобилизацией элементов всего организма.

Другие организмы обладают меньшей степенью регенерации. У хвостатых амфибий может регенерировать утраченная или ампутированная конечность. Регенерация организма из его части носит название *эпиморфоза* (отрастание).

Наконец, известны процессы особенно глубокой реорганизации, когда целая особь возникает как бы заново из небольшого участка взрослой особи или из скопления диссоциированных клеток. Эти процессы отличаются от собственно регенерационных, и их относят к процессам *диституции*, или *соматического эмбриогенеза*.

3. Полярность в регенерации

В процессе регенерации наблюдается явление полярности. Полярность очень удобно проследить на примере регенерации у гидры. Тело гидры состоит из подошвы, длинного собственно тела и венчика щупалец. Если ее разрезать пополам, то верхняя часть тела на нижнем конце восстанавливает подошву, а нижняя часть тела на верхнем конце – щупальца.

Полярность не фиксирована, и она поддается изменению под воз-

действием химических агентов. Например, если один конец гидры держать с повышенным содержанием кислорода, а другой с пониженным, то происходит полная смена полярности, и щупальца развиваются там, где должна развиваться подошва. Следовательно, организация ткани полипа является лабильной, и она может быть изменена под воздействием внешних факторов. Возникает вопрос: какова природа такой лабильной организации? По-видимому, в теле полипа есть вещества, ответственные за организацию щупалец, которые содержатся в верхней части, а ответственные за организацию подошвы – в нижней. Однако анализ клеток, из которых состоит тело гидры, показал, что они имеют один и тот же химический состав. Тем не менее структуры по обе стороны разреза неодинаковы. Таким образом, объяснение лабильности качественной неоднородностью химического состава клеток несостоятельно. По-видимому, некое вещество содержится в высокой концентрации у того конца тела, который образует щупальца, и постепенно убывает, достигая минимального значения у подошвы. В этом случае, если разрезать гидру на любом уровне, концентрация вещества, ответственного за образование щупалец, будет выше на верхнем конце. Напротив, концентрация вещества, ответственного за организацию подошвы, будет выше на противоположном конце.

4. Клеточные источники регенерации

Процесс регенерации нельзя объяснить, не решив вопроса о происхождении клеток, которые дают начало регенерирующей структуре. В литературе указывается на три источника клеток для регенерации.

1. Наличие малодифференцированных клеток, сохранившихся в ходе эмбриогенеза (*стволовые, камбиальные*). Предполагается, что небольшая часть стволовых клеток сохраняется в виде резерва во взрослом организме. Однако отчетливо такой способ регенерации доказан для низших животных – кишечнополостных и червей. У кишечнополостных есть *интерстициальные клетки*, расположенные в обоих зародышевых листках поблизости от базальной мембраны. Это резервные камбиальные элементы, которые при регенерации скапливаются вблизи раневой поверхности, и из них могут возникать все остальные типы клеток. Например, у гидры из них возникают эпителиально-мышечные, нервные, железистые и стрекательные клетки. У плоских червей источником регенерационного материала служат *необласты*.

2. Трансдифференцировка и метаплазия при регенерации. При *трансдифференцировке* происходит превращение одного типа клеток в другие, а при *метаплазии* происходит превращение одного зародышевого листка в производные другого. Подобные процессы описаны у кольчатых червей, немуртин, кишечнополостных, асцидий. Явление метаплазии наблюдается при регенерации у асцидий. Доказано, что целая асцидия может восстановиться из участка жаберной корзинки, которая является органом эктодермального происхождения. Трансдифференцировки, не выходящие за пределы одного зародышевого листка, довольно широко распространены

среди позвоночных животных. Например, у хвостатых амфибий и осетровых рыб удаленная сетчатка глаза может регенерировать из клеток пигментного эпителия и цилиарного зачатка. В этом случае происходит глубокая перестройка клеток, которая заключается в пробуждении в них митотической активности, а затем и синтеза белков, специфичных для сетчатки.

3. *Дедифференцировка* клеток дефинитивных тканей – это путь образования малодифференцированных клеток с последующей *редифференцировкой*. Этот способ хорошо продемонстрирован на примере регенерации конечности хвостатых амфибий. При ампутации конечности происходит повреждение многих типов тканей – эпителия, соединительной, мышечной и костной тканей. После ампутации конечности эпидермис наползает на рану и закрывает ее. В результате наступает дедифференцировка структур: от мышц и кости отщепляются клетки, они теряют типичное для них строение. В последующем к этим клеткам присоединяются клетки соединительной ткани и кожа, которая образует компактную белую массу – *бластему*. У поврежденного конца конечности скапливается большая масса новых клеток, образовавшаяся из дедифференцированных структур. После достижения бластемой определенного размера дедифференцировка костей и мышц прекращается. Бластема активно растет за счет размножения клеток, вначале она имеет коническую форму, затем кончик ее уплощается в дорзовентральном направлении. На конце бластемы появляются зачатки пальцев, а клетки внутри дают зачатки костей и мышц (редифференциация). За органогенезом следует гистологическая дифференциация. Конечность растет, достигает нормальных размеров, ее рост прекращается, и она становится неотличимой от обычной. Для нормального процесса регенерации необходимо сохранение иннервации. Нерв необходим только для начала регенерации. Если у саламандры перерезать нерв, идущий к конечности, то бластема не образуется и конечность не регенерирует. Если же регенерация началась, то нерв можно перерезать без ущерба для протекания данного процесса. Оказалось, что можно подвести конец нерва к разрезу в коже недалеко от конечности, тогда образуется бластема и конечность возникает в новом месте. Стимулом для образования конечности может служить не обычный импульс, а какой-то продукт нейросекреции, способствующий росту. С другой стороны, регенерацию можно подавить, облучив бластему рентгеновскими лучами (около 7 тыс. рентген). В этом случае бластема рассасывается.

Но если такую же дозу получает нормальная конечность, то никакого видимого действия она не произведет: не изменяется ни внешний вид конечности, ни ее функция. Если же через несколько месяцев облученную конечность ампутировать, то регенерация не последует. По-видимому, рентгеновские лучи вызывают существенные изменения какого-то важного свойства клеток. Возникает вопрос: почему регенерация возникает у одних видов и отсутствует даже у близкородственных (например, у тритонов конечность регенерирует, а у лягушек нет)? Никакого теоретического обоснования этому факту нет. Наоборот, исследование ранних стадий раз-

вития показало, что регенерацию можно стимулировать у животных, у которых она в норме не происходит. При изучении эмбрионального развития мы видели, что для каждого этапа нужен стимул. Например, для развития яйца необходимо проникновение сперматозоида, развитие нервной системы стимулируется действием хордо-мезодермального зачатка. Применяв идею стимуляции, удалось вызвать регенерацию конечности лягушки. Обычно у лягушки после ампутации конечность заживает, и бластема не образуется. Но если стимулировать раненую конечность солевым раствором, то бластема образуется, и конечность регенерирует. Следовательно, в норме у лягушек регенерация блокирована. Природа этого блока заключается в том, что у лягушки после ампутации эпидермис и дерма (собственно-соединительная ткань кожи) быстро затягивают рану. Раствор соли не дает возможности клеткам дермы мигрировать в область раны, и она остается открытой. Рана прикрывается только эпидермисом, и в этом случае конечность регенерирует. С другой стороны, если ампутированную конечность хвостатой амфибии (тритона) закрыть дермой, то регенерация не происходит. В норме у хвостатых амфибий рана закрывается только слоем эпидермиса. Следовательно, при заживлении с участием эпидермиса регенерационная способность не утрачивается, а заживление с участием соединительной ткани создает задержку размножения и роста клеток. Если эту задержку снять с помощью химических реагентов, то можно достичь регенерации даже у тех животных, которые в норме не регенерируют.

Растения обладают значительно большей способностью к регенерации, чем животные. Например, дерево можно получить из укорененной ветки. Это связано с тем, что у растений сохраняются участки эмбриональной ткани, которые обладают способностью к образованию клеток разных типов. Эмбриональная ткань представлена *камбием*, расположенным под корой, и *меристемой*, находящейся в кончиках стебля, корней и почках. Организатором, регулирующим образование той или иной ткани, являются растительные гормоны.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое регенерация?
2. Дайте понятие о физиологической регенерации. Охарактеризуйте ее уровни.
3. Что такое репаративная регенерация и в каких формах она существует?
4. В чем заключается явление полярности в регенерации?
5. Назовите источники клеток для регенерации.
6. Почему у хвостатых амфибий происходит регенерация конечностей, а у бесхвостых – нет?
7. Почему растения больше способны к регенерации, чем животные?

ЛИТЕРАТУРА

Основная

Белоусов, Л.В. Основы общей эмбриологии / Л.В. Белоусов. – М.: МГУ, 1993.

Голиченков, В.А. Эмбриология / В.А. Голиченков, Е.А. Иванов, Е.Н. Никерясова. – М.: Academia, 2004.

Голиченков, В.А. Практикум по эмбриологии / В.А. Голиченков, М.Л. Семенова. – М.: Academia, 2004.

Лешко, А.А. Биология индивидуального развития: практикум / А.А. Лешко, Г.А. Лешко. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009.

Маслова, Г.Т. Биология развития: ранние стадии: курс лекций / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2009.

Маслова, Г.Т. Биология развития: основы сравнительной эмбриологии: курс лекций / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2009.

Токин, Б.П. Общая эмбриология / Б.П. Токин. – М.: Высш. школа, 1987.

Дополнительная

Алмазов, И.В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И.В. Алмазов, Л.С. Сутулов. – М.: Медицина, 1978.

Антипчук, Ю.П. Гистология с основами эмбриологии / Ю.П. Антипчук. – М.: Просвещение, 1973.

Белоусов, Л.В. Основы общей эмбриологии / Л.В. Белоусов. М., 2005.

Волькович, Э.И. Общая и медицинская эмбриология / Э.И. Волькович и [др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2008.

Дондуа, А.К. Биология развития / А.К. Дондуа. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – Т. 1, 2.

Иванова-Казас, О.М. Практикум по эмбриологии / О.М. Иванова-Казас. – Л., 1986.

Кноррэ, Б. Краткий очерк эмбриологии человека / Б. Кноррэ. – М.: Медицина, 1967.

Лешко, А.А. Общая гистология с основами эмбриологии / А.А. Лешко, Г.А. Лешко. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2008.

Мануилова, Н.А. Гистология с основами эмбриологии / Н.А. Мануилова. – М.: Просвещение, 1973.

Маслова, Г.Т. Краткий атлас по биологии индивидуального развития (с приложением CD) / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2008.

Новиков, А.И. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии / А.И. Новиков, Е.С. Святенко. – М.: Просвещение, 1984.

Рябов, К.П. Гистология с основами эмбриологии / К.П. Рябов. – Минск: Высшэйшая школа, 1990.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
РАЗВИТИЕ ИГЛОКОЖИХ	4
РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА	7
РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ, КРУГЛОРОТЫХ И ХРЯЩЕВЫХ ГАНОИДОВ	11
РАЗВИТИЕ РЫБ	16
РАЗВИТИЕ РЕПТИЛИЙ И ПТИЦ	20
РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	29
ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА	36
РЕГЕНЕРАЦИЯ	43
ЛИТЕРАТУРА	49

Учебное издание

ЛЕШКО Александр Антонович
КОХАНСКАЯ Светлана Петровна
ЛЕШКО Галина Аркадьевна

**БИОЛОГИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ:
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ**

Методические рекомендации

Технический редактор	<i>Г.В. Разбоева</i>
Корректор	<i>Ф.И. Сивко</i>
Компьютерный дизайн	<i>Т.Е. Сафранкова</i>

Подписано в печать 22.12.2011. Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 2,96. Уч.-изд. л. 3,58. Тираж 65 экз. Заказ 145.

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».
ЛИ № 02330 / 0494385 от 16.03.2009.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».
210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.