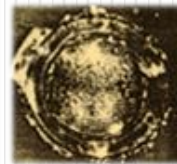
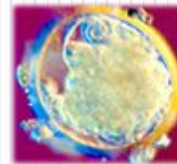


Эмбриогенез ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ



1-я неделя



7-8 день



3-я - 4-я неделя



5-я - 6-я неделя



7-я неделя



8-я неделя



9-я неделя



14-я неделя



18-я неделя



23-я неделя



27-я неделя



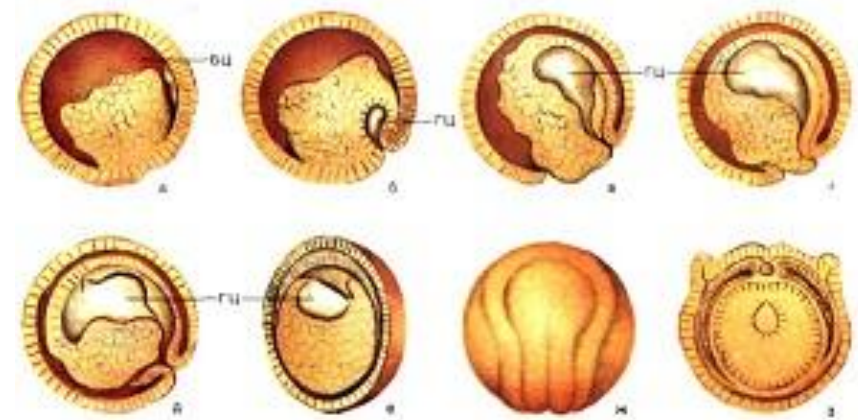
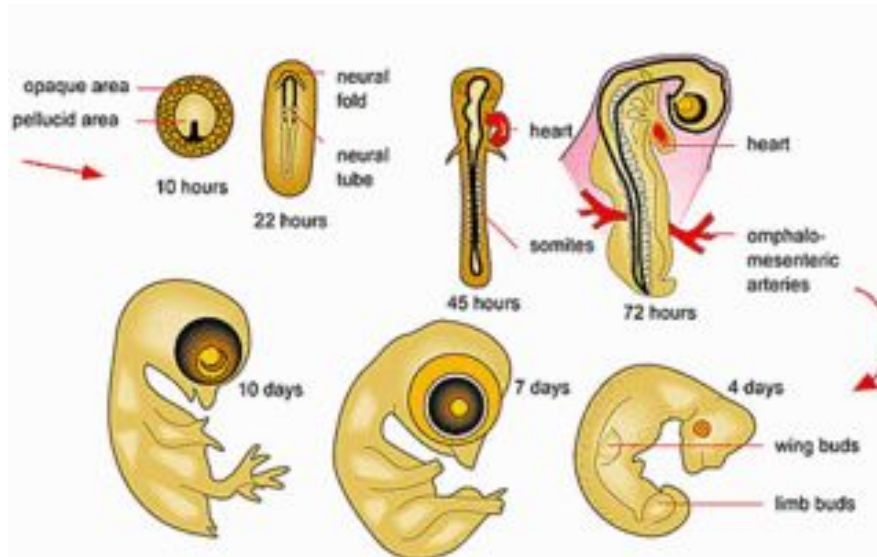
32-я неделя



40-я неделя

Онтогенез

- Это индивидуальное развитие особи, совокупность ее взаимосвязанных преобразований, закономерно совершающихся в процессе осуществления жизненного цикла от момента образования зиготы до смерти.





- У многоклеточных животных, размножающихся половым способом, онтогенез подразделяется на **эмбриональный** (от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек) и **постэмбриональный** (от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма) периоды.

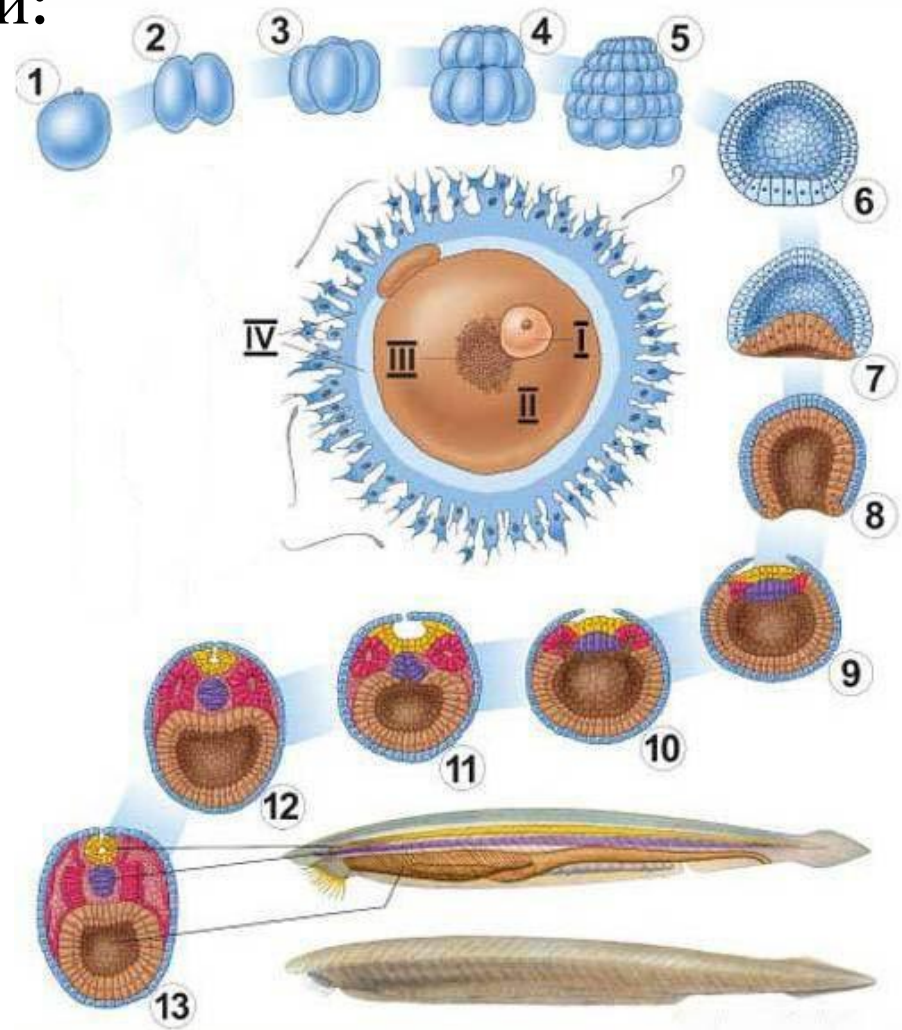
Эмбриональный период

- Включает следующие стадии:

1) дробление

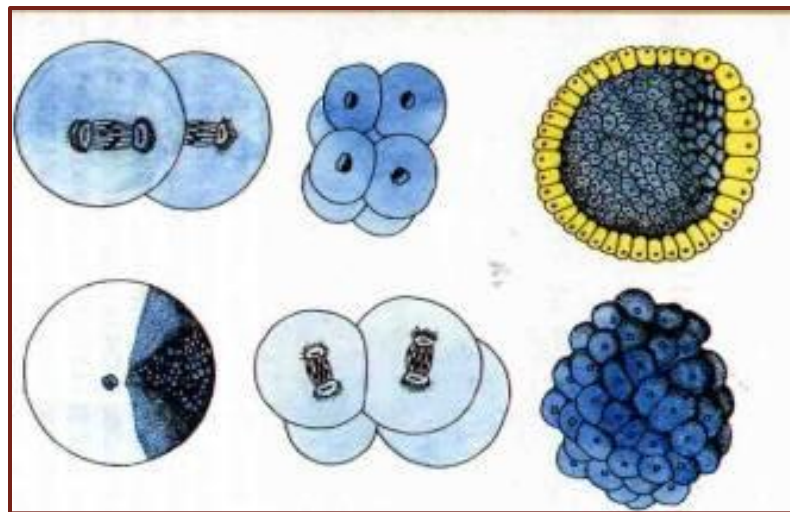
2) гаструла

3) органогенез

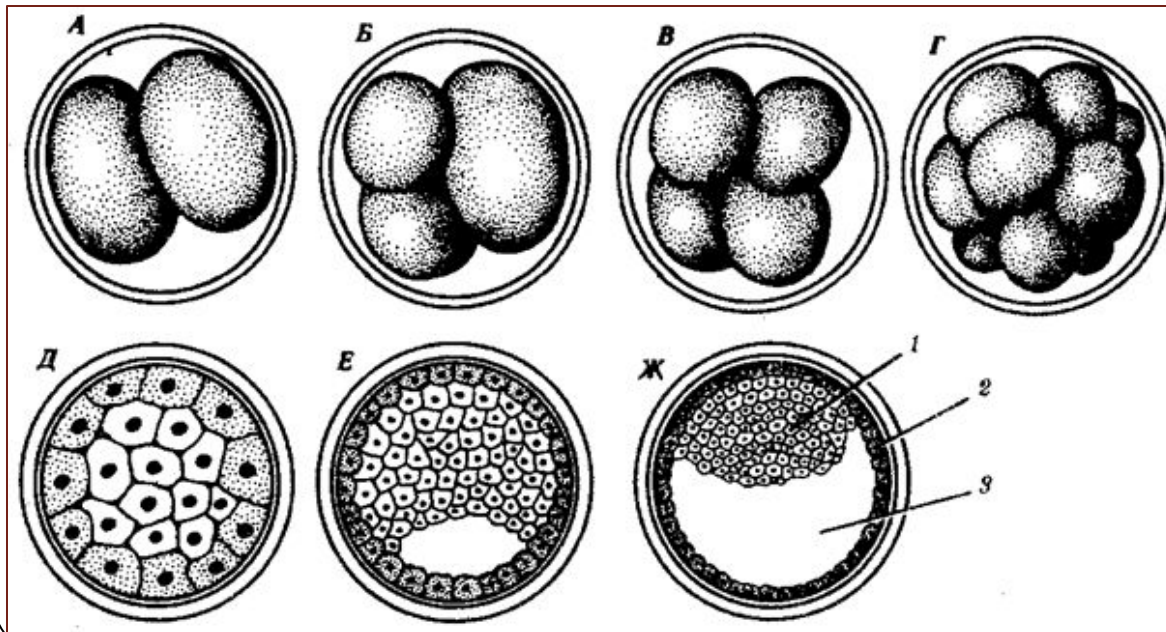


I. Стадия дробления

- **Дробление** — это ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых огромный объем цитоплазмы яйца разделяется на многочисленные, содержащие ядра клетки меньшего размера. В результате дробления образуются клетки, которые называют бластомерами. Дробление от обычного деления отличается тем, что вновь образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. Это становится возможным вследствие выпадения пресинтетического периода интерфазы. При этом синтетический период интерфазы начинается в телофазе предшествующего митоза. Таким образом, количество бластомеров постепенно увеличивается, а их общий объем практически не изменяется. Цитоплазма клеток при дроблении делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки (**борозды дробления**).

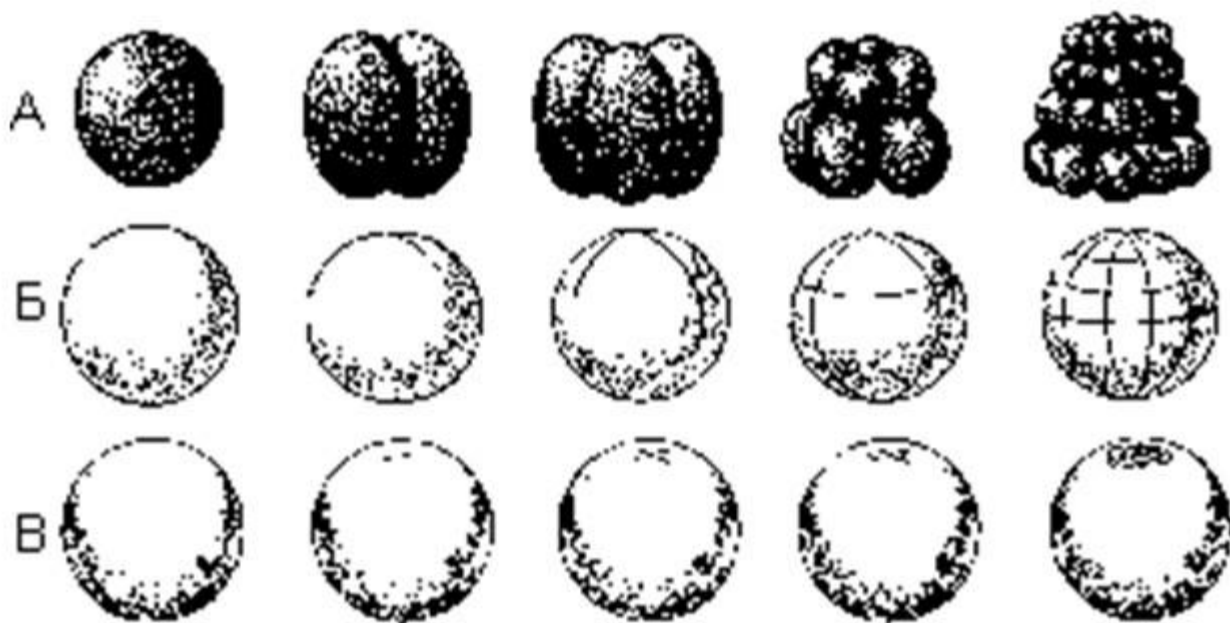


- благодаря повторяющимся циклам репродукции, происходит размножение генотипа зиготы; происходит накопление клеточной массы для дальнейших преобразований, зародыш из одноклеточного превращается в многоклеточный.
- Деление бластомеров бывает **синхронным** и **несинхронным**. У большинства видов оно несинхронно с самого начала развития, у других становится таковым уже после первых делений.



А-два бластомера;
 Б- три бластомера;
 В- четыре бластомера;
 Г- морула;
 Д- разрез морулы;
 Е, Ж- разрез ранней и
 поздней бластоцисты:
 1 - эмбриобласт,
 2 - трофобласт,
 3 - бластоцель

- Характер дробления определяется, прежде всего, строением яйцеклетки, главным образом, количеством желтка и особенностями его распределения в цитоплазме. В этой связи по способу дробления выделяют два основных типа яиц: полностью дробящиеся и дробящиеся частично. Полным дробление называется тогда, когда цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры. Оно может быть **равномерным** - все образовавшиеся бластомеры имеют одинаковые размеры и форму (характерно для алецитальных и изолецитальных яйцеклеток) и **неравномерным** - образуются неравные по размерам бластомеры (свойственно телолецитальным яйцеклеткам с умеренным содержанием желтка). Мелкие бластомеры возникают у анимального полюса, крупные - в области вегетативного полюса зародыша.



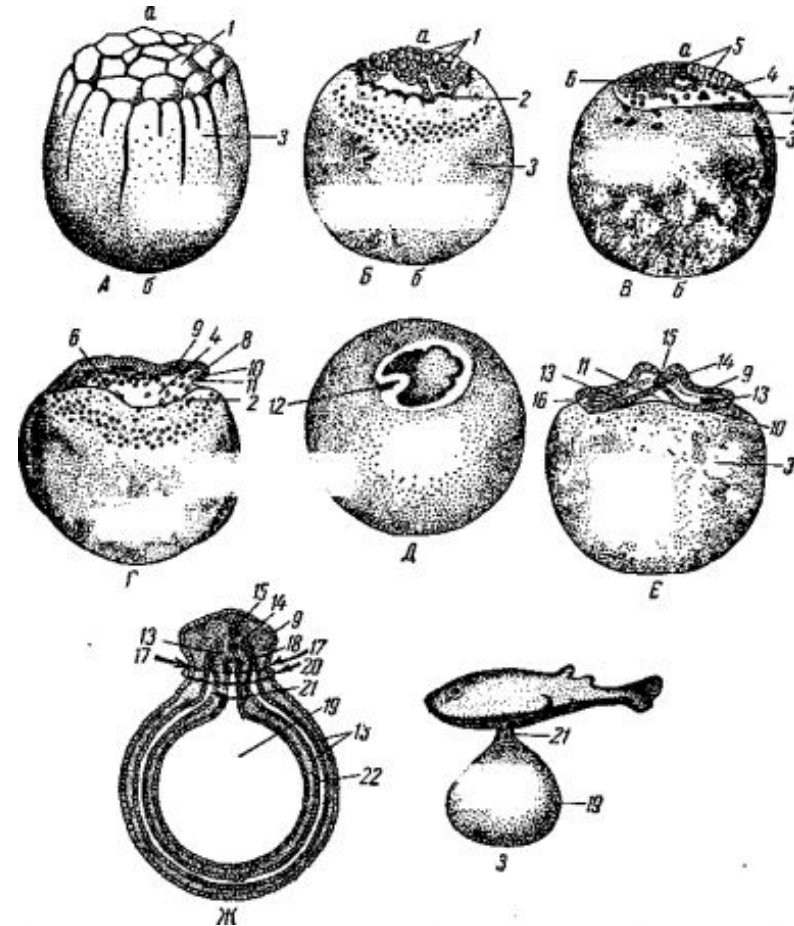
Различные виды дробления:

А - полное;

Б - частичное;

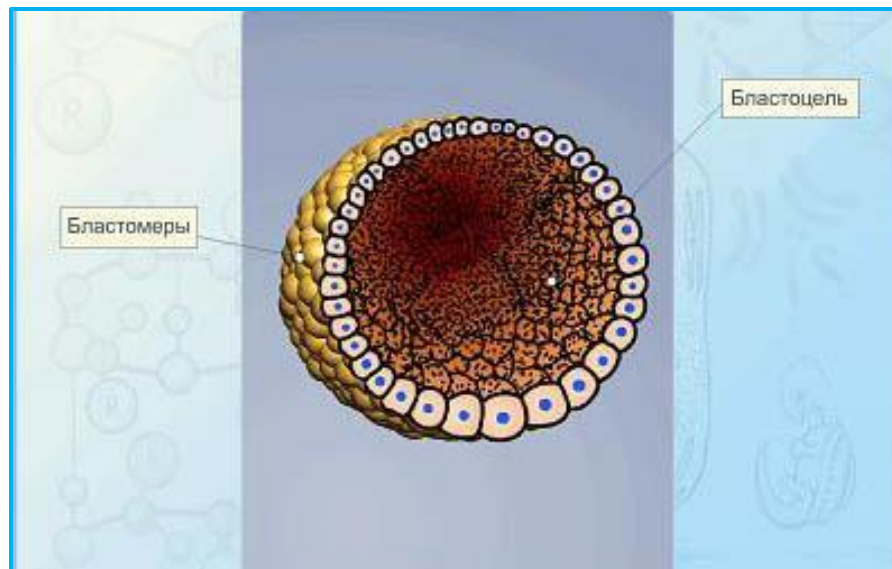
В - дискоидальное.

- **Частичное дробление** - тип дробления, при котором цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры. Одним из видов частичного дробления является дискоидальное, при котором дроблению подвергается только лишенный желтка участок цитоплазмы у анимального полюса, где находится ядро. Участок цитоплазмы, подвергшийся дроблению, называется **зародышевым диском**. Этот тип дробления характерен для резко телолецитальных яиц с большим количеством желтка (рептилии, птицы, рыбы).
- Дробление у представителей разных групп животных имеет свои особенности, однако завершается оно образованием близкой по строению структуры - бластулы.

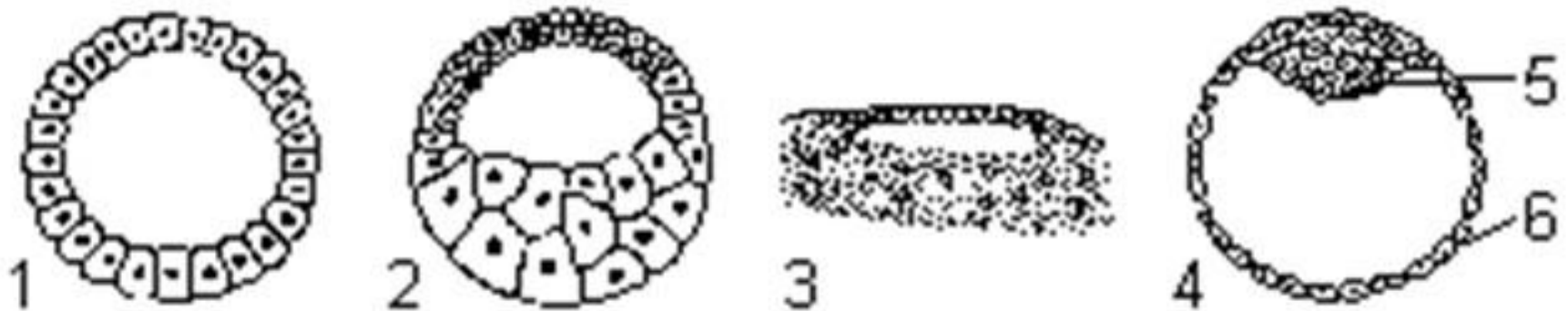


Бластула

- **Бластула** - однослойный зародыш. Она состоит из слоя клеток - бластодермы, ограничивающей полость - бластоцель. Бластула начинает формироваться на ранних этапах дробления благодаря расхождению бластомеров. Возникающая при этом полость заполняется жидкостью. Строение бластулы во многом зависит от типа дробления.

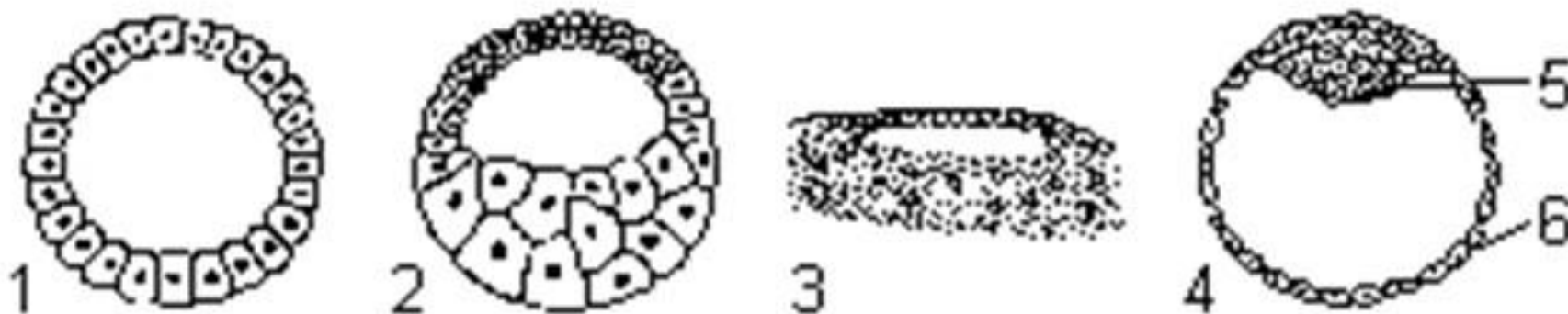


- **Целобластула** (типичная бластула) образуется при равномерном дроблении. Имеет вид однослойного пузырька с большим бластоцелом (ланцетник).
- **Амфибластула** образуется при дроблении телолецитальных яиц; бластодерма построена из бластомеров разного размера: микромеров на анимальном и макромеров на вегетативном полюсах. Бластоцель при этом смещается в сторону анимального полюса (земноводные).



Типы бластул: 1 - целобластула; 2 - амфибластула; 3 - дискобластула; 4 - бластоциста; 5 - эмбриобласт; 6 - трофобласт.

- **Дискобластула** образуется при дискоидальном дроблении. Полость бластулы имеет вид узкой щели, находящейся под зародышевым диском (птицы).
- **Бластоциста** представляет собой однослойный пузырек, заполненный жидкостью, в котором различают эмбриобласт (из него развивается зародыш) и трофобласт, обеспечивающий питание зародыша (млекопитающие).

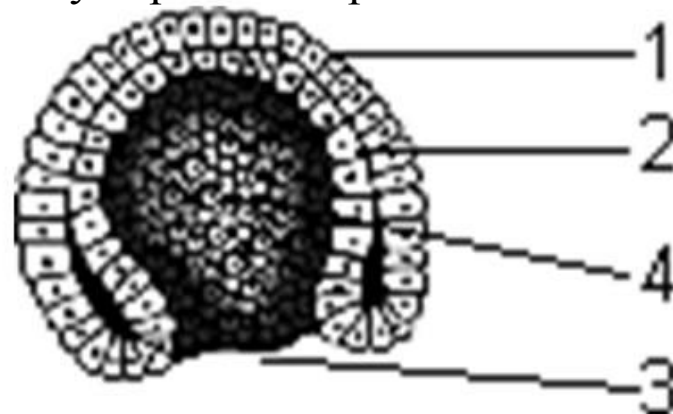


Типы бластул: 1 - целобластула; 2 - амфибластула; 3 - дискобластула; 4 - бластоциста; 5 - эмбриобласт; 6 - трофобласт.

II. Стадия гаструлы

- После того как сформировалась бластула, начинается следующий этап эмбриогенеза — **гастроуляция** (образование зародышевых листков). В результате гастроуляции образуется двухслойный, а затем трехслойный зародыш (у большинства животных) — гаструла. Первоначально образуются наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма) слои. Позже между экто- и энтодермой закладывается третий зародышевый листок — мезодерма.
- **Зародышевые листки** — отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам и системам органов. Зародышевые листки возникают не только в результате перемещения клеточных масс, но и в результате дифференциации сходных между собой, сравнительно однородных клеток бластулы. В процессе гастроуляции зародышевые листки занимают положение, соответствующее плану строения взрослого организма.

1 - эктодерма; 2 - энтодерма;
3 - бластопор; 4 - гастроцель.

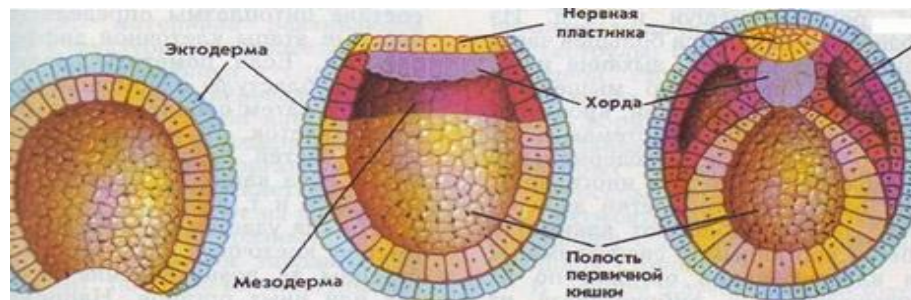


- **Зародышевые листки** - отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам и системам органов. Зародышевые листки возникают не только в результате перемещения клеточных масс, но и в результате дифференциации сходных между собой, сравнительно однородных клеток бластулы. В процессе гастрюляции зародышевые листки занимают положение, соответствующее плану строения взрослого организма.
- **Дифференциация** - процесс появления и нарастания морфологических и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. В зависимости от типа бластулы и от особенностей перемещения клеток, различают следующие основные способы гастрюляции: инвагинация, иммиграция, деламинация, эпиволия.



Типы гаструл: 1 - инвагинационная; 2 - эпиволическая; 3 - иммиграционная; 4 - деламинационная; а - эктодерма; б - энтодерма; в - гастроцель.

- При **инвагинации** один из участков бластодермы начинает впячиваться внутрь бластоцеля (у ланцетника). При этом бластоцель практически полностью вытесняется. Образуется двухслойный мешок, наружная стенка которого является первичной эктодермой, а внутренняя — первичной энтодермой, выстилающей полость первичной кишки, или **гастроцель**.
- Отверстие, при помощи которого полость сообщается с окружающей средой, называется **бластопором**, или **первичным ртом**. У представителей разных групп животных судьба бластопора различна. У первичноротых животных он превращается в ротовое отверстие. У вторичноротых бластопор зарастает, и на его месте нередко возникает анальное отверстие, а ротовое отверстие прорывается на противоположном полюсе (переднем конце тела).
- **Иммиграция** - «выселение» части клеток бластодермы в полость бластоцеля (высшие позвоночные). Из этих клеток образуется энтодерма.
- **Деламинация** встречается у животных, имеющих бластулу без бластоцеля (птицы). При таком способе гастрюляции клеточные перемещения минимальны или совсем отсутствуют, так как происходит расслоение - наружные клетки бластулы преобразуются в эктодерму, а внутренние формируют энтодерму.
- **Эпиболия** происходит, когда более мелкие бластомеры анимального полюса дробятся быстрее и образуют более крупные бластомеры вегетативного полюса, образуя эктодерму (земноводные). Клетки вегетативного полюса дают начало внутреннему зародышевому листку - энтодерме.



- Описанные способы гастрюляции редко встречаются в чистом виде и обычно наблюдаются их сочетания (инвагинация с эпиболией у амфибий или деламинация с иммиграцией у иглокожих).
- Чаще всего клеточный материал мезодермы входит в состав энтодермы. Он впячивается в бластоцель в виде карманообразных выростов, которые затем отшнуровываются. При образовании мезодермы происходит образование вторичной полости тела, или целома.
- Процесс формирования органов в эмбриональном развитии называют **органогенезом**. В органогенезе можно выделить две фазы: **нейруляция** — образование комплекса осевых органов (нервная трубка, хорда, кишечная трубка и мезодерма сомитов), в который вовлекается почти весь зародыш, и **построение остальных органов**, приобретение различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установление определенных пропорций (пространственно ограниченные процессы).

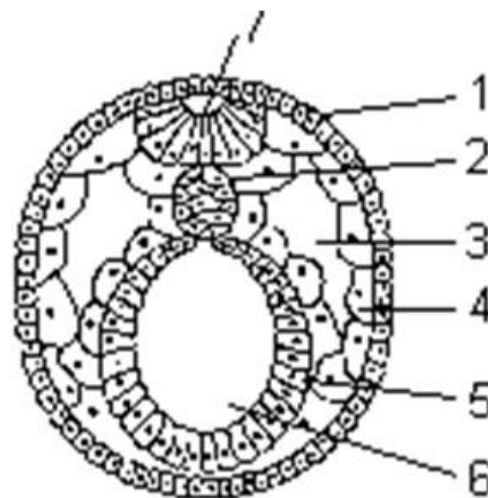
III. Стадия органогенеза

- Процесс формирования органов в эмбриональном развитии называют **органогенезом**.
- В органогенезе можно выделить две фазы:
 - **нейруляция** - образование комплекса осевых органов (нервная трубка, хорда, кишечная трубка и мезодерма сомитов), в который вовлекается почти весь зародыш, и
 - **построение остальных органов**, приобретение различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установление определенных пропорций (пространственно ограниченные процессы).

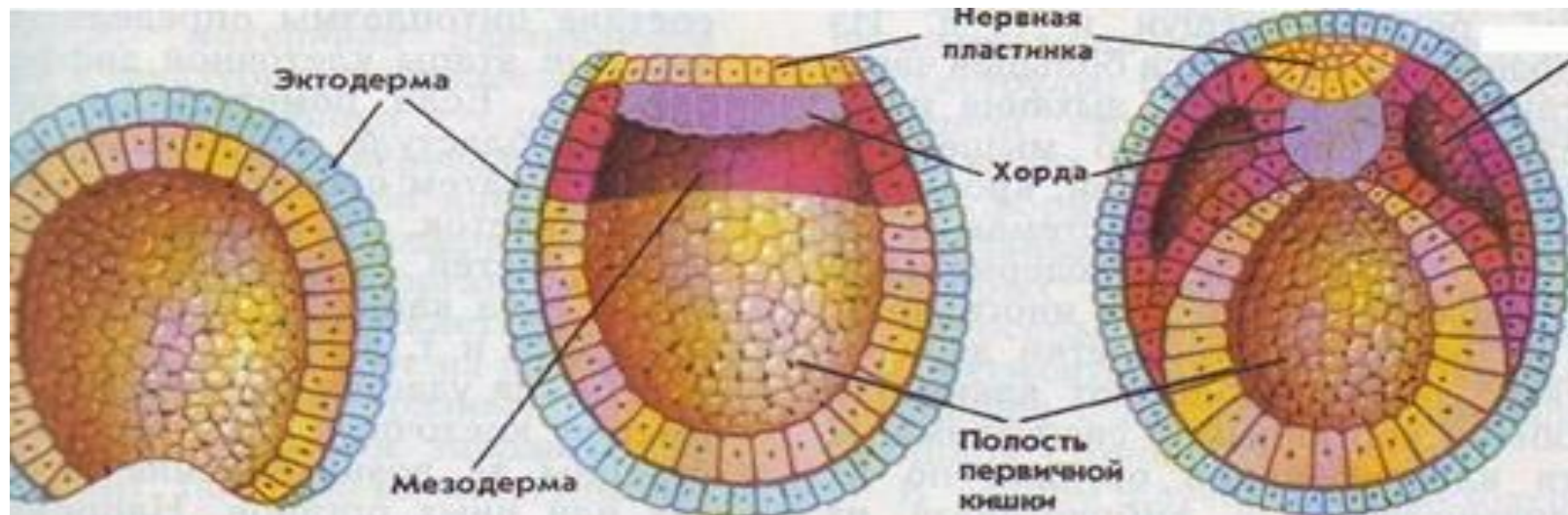


- По теории зародышевых листков Карла Бэра, возникновение органов обусловлено преобразованием того или иного зародышевого листка - экто-, мезо- или энтодермы. Некоторые органы могут иметь смешанное происхождение, то есть они образованы при участии сразу нескольких зародышевых листков. Например, мускулатура пищеварительного тракта является производным мезодермы, а его внутренняя выстилка - производное энтодермы. Однако, несколько упрощая, происхождение основных органов и их систем все-таки можно связать с определенными зародышевыми листками. Зародыш на стадии нейруляции называется **нейрулой**. Материал, используемый на построение нервной системы у позвоночных животных, - **нейроэктодерма**, входит в состав дорсальной части эктодермы. Он располагается над зачатком хорды.

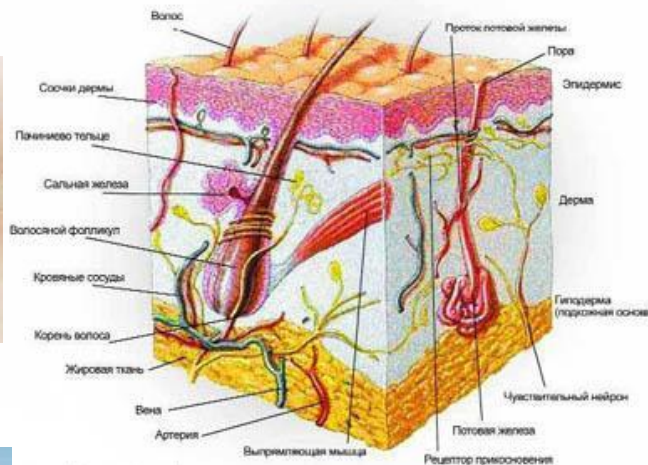
- 1 - эктодерма;
- 2 - хорда;
- 3 - вторичная полость тела;
- 4 - мезодерма;
- 5 - энтодерма;
- 6 - кишечная полость;
- 7 - нервная трубка.



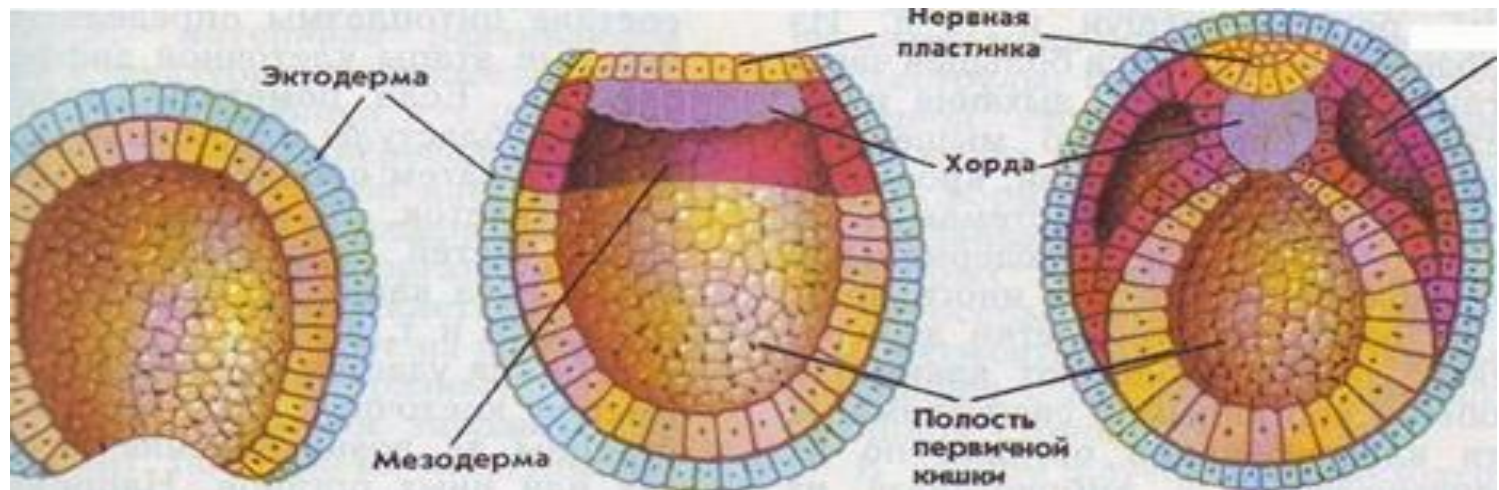
- Сначала в области нейроэктодермы происходит уплощение клеточного пласта, что приводит к образованию нервной пластинки. Затем края нервной пластинки утолщаются и приподнимаются, образуя нервные валики. В центре пластинки за счет перемещения клеток по средней линии возникает нервный желобок, разделяющий зародыш на будущие правую и левую половины. Нервная пластинка начинает складываться по средней линии. Края ее соприкасаются, а затем смыкаются. В результате этих процессов возникает нервная трубка с полостью — **невроцелом**.
- Смыкание валиков происходит сначала в средней, а затем в задней части нервного желобка. В последнюю очередь это происходит в головной части, которая по ширине превосходит другие. Передний расширенный отдел в дальнейшем образует головной мозг, остальная часть нервной трубки - спинной. В результате нервная пластинка превращается в нервную трубку, лежащую под эктодермой.



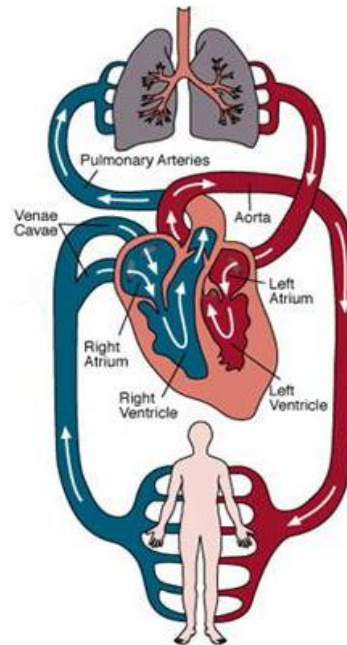
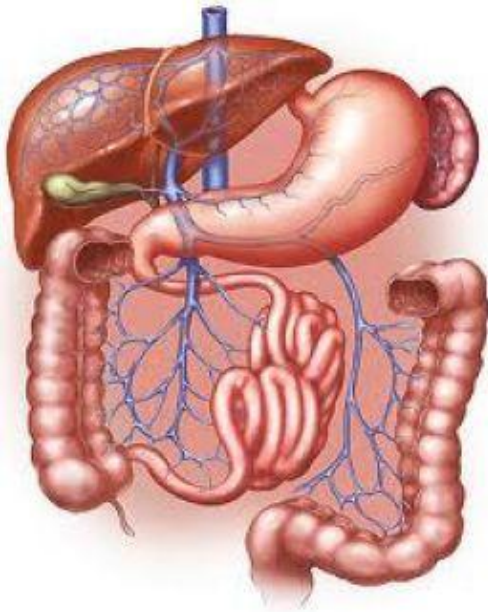
- Из материала **эктодермы**, помимо нервной трубки, развиваются эпидермис и его производные (перо, волосы, ногти, когти, кожные железы и т.д.), компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов.



- Мезодермальные и энтодермальные органы формируются не после образования нервной трубки, а одновременно с ней. Вдоль боковых стенок первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы, или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отшнуровывается от основной массы энтодермы. Так появляется **хорда**. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отшнуровываются от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно-расположенных замкнутых мешков, называемых также целомическими мешками. Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (или **целом**).

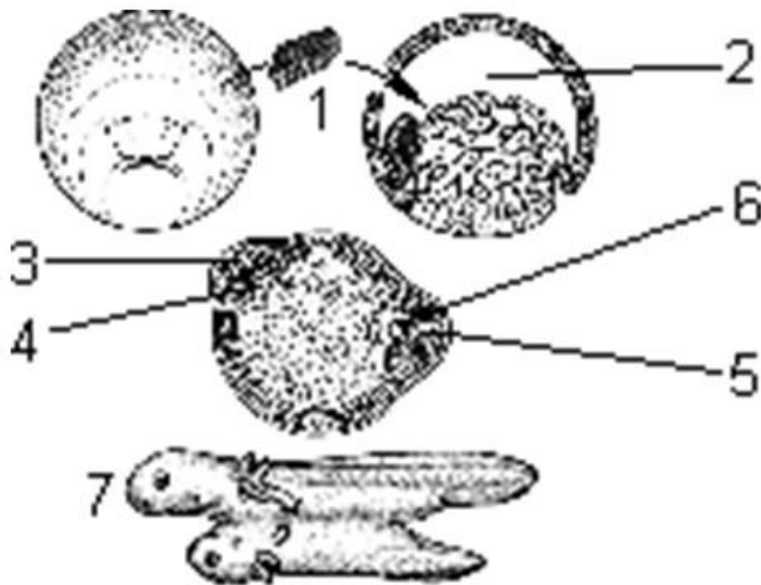


- Из **мезодермы** развиваются все виды соединительной ткани, дерма, скелет, поперечно-полосатая и гладкая мускулатура, кровеносная и лимфатическая системы, половая система.
- Из **энтодермы** развиваются эпителий кишечника и желудка, клетки печени, секретирующие клетки поджелудочной, кишечных и желудочных желез. Передний отдел эмбриональной кишки образует эпителий легких и воздухоносных путей, секретирующие отделы передней и средней доли гипофиза, щитовидной и паращитовидной желез.



Эмбриональная индукция

- **Эмбриональная индукция** — это взаимодействие между частями эмбриона, в процессе которого одна его часть — индуктор, — контактируя с другой частью — реагирующей системой, — определяет направление развития последней.
- Явление индукции было открыто Х. Шпеманом в 1901 г. при изучении образования хрусталика глаза из эктодермального эпителия у эмбрионов земноводных.



Эмбриональная индукция:

- 1 — зачаток хордомезодермы; 2 — полость бластулы;
- 3 — индуцированная нервная трубка;
- 4 — индуцированная хорда;
- 5 — первичная нервная трубка; 6 — первичная хорда;
- 7 — формирование вторичного зародыша, соединенного с зародышем-хозяином.

Эмбриональная индукция

- В 1924 г. были опубликованы результаты опытов Х. Шпемана и Г. Мангольда, считающихся классическим доказательством существования эмбриональной индукции.
- На стадии ранней гаструлы зачаток эктодермы, который в нормальных условиях должен был развиваться в структуры нервной системы, из зародыша гребенчатого (непигментированного) тритона пересаживался под эктодерму брюшной стороны, дающую начало эпидермису кожи, зародыша обыкновенного (пигментированного) тритона.
- В итоге на брюшной стороне зародыша-реципиента возникали сначала нервная трубка и другие компоненты комплекса осевых органов, а затем формировался дополнительный зародыш. Причем, наблюдения показали, что ткани дополнительного зародыша формируются почти исключительно из клеточного материала реципиента.
- Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме формируется нервная трубка, образует кожный эпителий. При дальнейшем изучении развития зародышей оказалось, что зачаток хордомезодермы, представляя собой индуктор нервной трубки, для дифференцировки нуждается в индуцирующем влиянии со стороны зачатка нервной системы.