



РНИМУ ИМ. Н.И. ПИРОГОВА МИНЗДРАВА РОССИИ  
КАФЕДРА БИОЛОГИИ ИМЕНИ АКАДЕМИКА В.Н. ЯРЫГИНА  
ПЕДИАТРИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА

# ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ ХОРДОВЫХ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

ЧАСТЬ 1

МОСКВА 2019

Министерство здравоохранения Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Российский национальный исследовательский  
медицинский университет имени Н.И. Пирогова»

---

---

**Кафедра биологии им. акад. В.Н. Ярыгина  
педиатрического факультета**

# **ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ ХОРДОВЫХ**

**Учебное пособие**

**ЧАСТЬ 1**

*Рекомендовано ЦКМС  
ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова Минздрава России*

Москва  
2019

**УДК 575.86(075.8)**  
**ББК 28.0я73**  
**О58**

**Составители:**

*Волков И.Н.*, канд. мед. наук, проф.; *Ивченко Т.Н.*, канд. биол. наук, доц.;  
*Мустафин А.Г.*, докт. мед. наук, проф.; *Ромашевская Е.И.*, канд. мед. наук,  
доц.; *Хрущова О.Н.*, канд. мед. наук, доц.; *Черных Г.В.*, канд. мед. наук, доц.

**Рецензенты:**

*Жигарев И.А.* — профессор, доктор биологических наук, заведующий  
кафедрой зоологии и экологии Института биологии и химии  
ФГБОУ ВО МПГУ Минобрнауки России  
*Сутягин П.В.* — профессор, доктор биологических наук, заведующий  
кафедрой морфологии медико-биологического факультета  
ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова Минздрава России

**О58    Онтогенез и филогенез Хордовых:** учебное пособие / Сост. И.Н. Волков  
и др. М.: ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова, 2019. Ч. 1. 52 с.

**ISBN 978-5-88458-374-0**

**ISBN 978-5-88458-417-4 (Часть 1)**

Учебное пособие содержит материала для самостоятельной работы студентов на практических занятиях по онтогенезу и филогенезу Хордовых. Пособие составлено в соответствии с действующим ФГОС по специальностям «Лечебное дело» (31.05.01), «Педиатрия» (31.05.02), «Стоматология» (31.05.03), рабочими программами по дисциплине «Биология» и предназначено для студентов 1-го курса медицинских вузов соответствующих специальностей.

**УДК 575.86(075.8)**  
**ББК 28.0я73**

ISBN 978-5-88458-417-4

© Составители, 2019  
© ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова  
Минздрава России, 2019

# Оглавление

---

<b>Занятие 1.</b> Онтогенез, его периоды. Прозэмбриогенез. Дробление.....	4
Онтогенез — сущность и периодизация.....	4
Прогенез (презародышевое развитие). Гаметогенез.....	6
Оплодотворение и формирование зиготы.....	13
Современные вспомогательные репродуктивные технологии.....	15
Дробление, классификация форм дробления.....	17
Особенности дробления плацентарных млекопитающих и человека.....	20
Нарушения процесса дробления.....	23
<b>Занятие 2.</b> Гастрюляция. Клеточные и системные механизмы ранних этапов развития.....	25
Сущность процесса гастрюляции. Способы гастрюляции.....	25
Гастрюляция человека и плацентарных млекопитающих.....	30
Особенности молекулярно-генетических и биохимических процессов на стадии гастрюляции.....	31
Интеграция в развитии. Эмбриональная индукция.....	32
Дифференциальная активность генов в онтогенезе.....	35
Нарушения гастрюляции.....	35
<b>Занятие 3.</b> Первичный органогенез. Нейруляция. Образование осевых структур и закладка плана строения. Провизорные органы амниот.....	37
Сущность первичного органогенеза.....	37
Нарушения на стадии первичного органогенеза.....	41
Провизорные органы, их значение.....	41
Провизорные органы человека.....	44
Аномалии развития и редукции провизорных органов у человека.....	47

# Занятие 1. Онтогенез, его периоды. Проэмбриогенез. Дробление

---

## *Цель занятия:*

1. Представлять сущность онтогенеза, его периоды.
2. Знать, что процессы развития организма обусловлены фундаментальными генетическими и клеточными механизмами.
3. Знать характеристики процессов гаметогенеза, оплодотворения и формирования зиготы.
4. Знать биологические основы репродуктивных технологий, используемых в решении многих проблем мужского и женского бесплодия.
5. Знать особенности дробления у разных представителей типа Хордовых и человека, уметь распознавать на фотографиях типы дробления и типы бластул.
6. Иметь представление о последствиях нарушения гаметогенеза и дробления.

## **Онтогенез — сущность и периодизация**

*Онтогенез* — индивидуальное развитие особи, совокупность ее преобразований от момента появления зиготы до гибели. Онтогенез обусловлен реализацией наследственной информации зиготы, которая получена от родителей. Развитие организма обусловлено делением клеток, клеточной дифференцировкой и морфогенезом. Разные типы тканей многоклеточного организма возникают в результате дифференциальной экспрессии генов клеток с изначально одинаковой ДНК.

Выделяют следующие *типы онтогенеза* у животных:

- 1) **Непрямой**, или личиночный (с метаморфозом), тип развития. Характерен для многих видов беспозвоночных и некоторых позвоночных животных (рыб, земноводных). Он обусловлен относительно малым запасом желтка в яйцах этих животных, а также необходимостью смены среды обитания в ходе развития, либо необходимостью расселения видов, ведущих сидячий, малоподвижный или паразитический образ жизни.
- 2) **Прямой** (без личиночной стадии). Встречается в двух вариантах:
  - *Яйцекладный*. Имеет место у ряда беспозвоночных, а также у рыб, пресмыкающихся, птиц и однопроходных млекопитающих, яйца

которых богаты желтком. Среди позвоночных — животные, зародыш которых длительное время развивается внутри яйца. При этом основные жизненные функции у таких зародышей осуществляются специальными провизорными органами — зародышевыми оболочками.

- *Внутриутробный*. Характерен для сумчатых и плацентарных млекопитающих (в том числе и человека), яйцеклетки которых имеют мало желтка или почти лишены его. Жизненные функции зародыша осуществляются через зародышевые оболочки и плаценту.

Весь онтогенез принято делить на **три периода**:

1. Прозэмбриональный период (прогенез), или предзародышевое развитие, включающее процессы гаметогенеза и оплодотворения.

2. Эмбриональный период (эмбриогенез), или зародышевое развитие. Этот период начинается с момента образования зиготы и заканчивается рождением организма, т.е. выходом его из оболочек яйца или из материнского организма. У человека этот период носит название *пренатального*. Эмбриогенез, в свою очередь, включает стадии *зиготы, дробления, гаструляции, гисто- и органогенеза*. У Хордовых выделяют начальный этап органогенеза — *нейруляцию*, в ходе которой у амниот (рептилии, птицы, млекопитающие; табл. 1) обычно также происходит образование зародышевых оболочек.

3. Постэмбриональный период, или послезародышевое развитие. Начинается с момента рождения организма и продолжается вплоть до его смерти. У человека носит название — *постнатальный* период.

**Таблица 1.** Систематика типа Хордовых

Подтип		Класс		
Личиночнохордовые		Асцидии		
Бесчерепные		Головохордовые (Ланцетники)		
Позвоночные (Черепные)	Раздел Бесчелюстные		Круглоротые	Анамнии
	Раздел Челюстноротые	Надкласс Рыбы	Хрящевые рыбы	
			Костные рыбы	
		Надкласс Четвероногие	Амфибии	
			Рептилии	Амниоты
	Птицы			
	Млекопитающие			

### Задание

Ознакомьтесь с содержанием таблицы 1. Поясните, какой тип онтогенеза характерен для хордовых, представленных в этой таблице.

## Прогенез (презародышевое развитие). Гаметогенез

Период прогенеза протекает в организме родительских особей. Его сущность — образование полноценных женских и мужских гамет, которые попарно сливаются в процессе оплодотворения.

**Основные этапы гаметогенеза.** На ранних стадиях эмбриогенеза у многоклеточных животных в результате дифференцировки происходит разделение клеток на соматические (из которых развиваются ткани и органы) и половые клетки. Половые клетки являются потомками тотипотентных (равнонаследственных) клеток, присутствующих в бластодерме зародыша. Оттуда у амниот они попадают в энтодерму желточного мешка, затем мигрируют в стенку кишки зародыша, после чего перемещаются в закладку гонады. Первичные половые клетки называются *гоноцитами*. Если половая железа дифференцируется в семенник, гоноциты вместе с зачатками семенных канальцев перемещаются в мозговой слой гонады, а если образуется яичник, то гоноциты остаются на периферии гонады, в ее корковом слое.

При попадании в зачатки половых желез гоноциты превращаются в гонии и начинают усиленно размножаться путем обычных митотических делений (рис. 1). В течение *периода размножения* формирующиеся женские половые клетки называются *овогониями*, а мужские — *сперматогониями*. Размножение сперматогониев в семенных канальцах происходит в течение всего периода половой зрелости самца, у теплокровных животных непрерывно, а у холоднокровных — с сезонной ритмичностью. У самок млекопитающих период размножения овогониев заканчивается еще у эмбриона, до рождения. Однако у низших позвоночных и у большинства других животных размножение овогоний в яичнике продолжается и у взрослых форм.

Вторая стадия гаметогенеза носит название *периода роста*. Клетки, приступившие к росту, называются *овоцитами I порядка* или *сперматоцитами I порядка*. В это время в ядрах обоих типов клеток осуществляется репликация ДНК и они вступают в профазу I мейоза. Период роста в овогенезе разделяют на две фазы: превителлогенез (фаза малого роста) и вителлогенез (фаза большого роста). Превителлогенез характеризуется интенсивным синтезом РНК. Объем клетки за это время возрастает сравнительно мало. Вителлогенез характеризуется быстрым накоплением желтка. При этом объем овоцита начинает резко увеличиваться за счет увеличения количества цитоплазмы, что ведет к существенному уменьшению ядерно-плазменного отношения. В синтезе желтка принимает

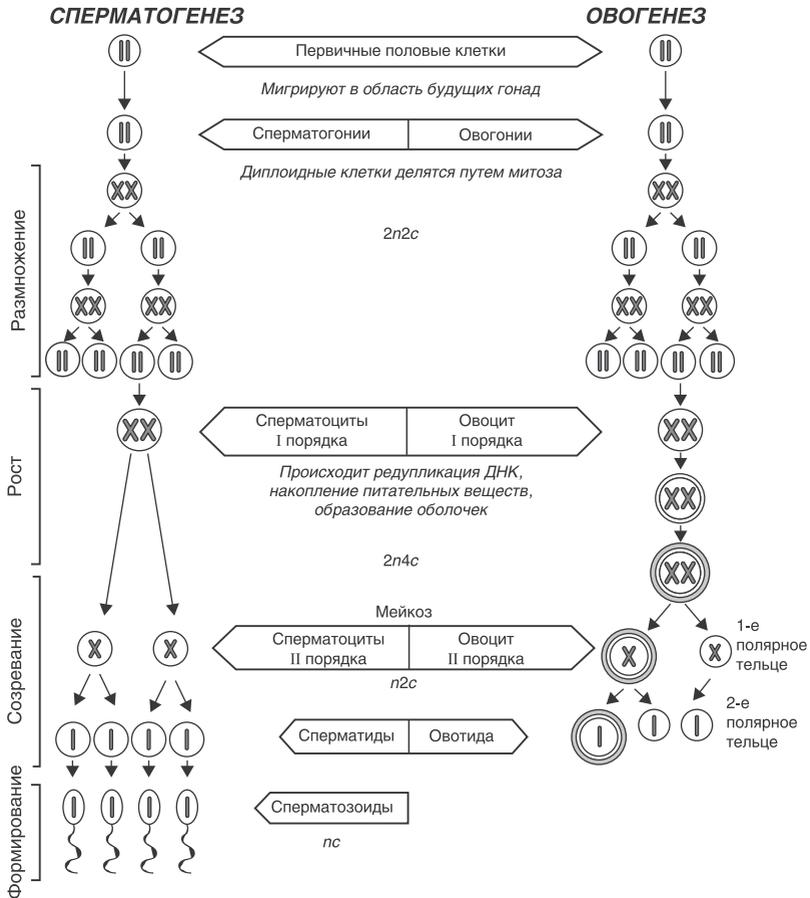


Рис. 1. Схема гаметогенеза.

участие сам ооцит и часто другие органы животных, например, печень у позвоночных, жировое тело у насекомых.

Третья стадия гаметогенеза называется *периодом созревания*. По сути, это переход клетки из диплоидного состояния в гаплоидное, который осуществляется при помощи двух делений мейоза. При сперматогенезе из одного сперматоцита I порядка после 1-го деления мейоза образуются два *сперматоцита II порядка*, а после 2-го деления мейоза образуются четыре *сперматиды*. При овогенезе из одного ооцита I порядка образуются один *ооцит II порядка* и редуцированная клетка — 1-е редуцированное тельце (в него отходит половина хромосомного набора).

После 2-го деления мейоза из овоцита II порядка образуются одна крупная зрелая *яйцеклетка*, или *овотида*, и одно 2-е полярное (редукционное) тельце (их может быть и три, если разделится 1-е редукционное тельце).

Четвертая стадия — *период формирования*, или *спермиогенез*. Характерен только для сперматогенеза. В этот период сперматиды в результате сложных преобразований дифференцируются в *сперматозоиды*, для которых характерно резкое увеличение ядерно-плазменного отношения. Важнейшими процессами являются: потеря значительной части цитоплазмы, образование акросомы (видоизмененный комплекс Гольджи), уплотнение ядра, образование жгутика.

Уже в процессе митотических делений происходит неполное разделение цитоплазмы между сперматогониями. Это ведет к образованию клонов — потомков каждого сперматогония. Клональность сохраняется до 2-го деления созревания, только сперматиды становятся обособленными клетками. Благодаря образованию клонов созревание сперматозоидов происходит синхронно.

Важную роль в процессе гаметогенеза играют особые соматические клетки гонад, обеспечивающие питание и превращение гоний в зрелые половые клетки. В яичниках — это фолликулярные клетки, образующиеся из коркового слоя яичника. В семенниках — это крупные клетки Сертоли, или трофические клетки, располагающиеся во всем пространстве от наружного слоя семенного канальца до его просвета.

**Особенности овогенеза человека.** *Период размножения* происходит главным образом в эмбриогенезе (наиболее интенсивно с 3-го по 7-й месяцы), а завершается на 3-м году жизни. Овогонии делятся путем митоза, и к концу 20-й недели развития плода человека их число достигает примерно 7 млн. Затем в результате апоптоза к моменту рождения остается около 1 млн овогониев, а ко времени полового созревания — примерно 400 000. Из них только ~450 клеток созревают и выходят из яичника в брюшную полость в течение детородного периода жизни женщины, а все остальные дегенерируют.

В *период роста* образуются *овоциты I порядка*, которые реплицируют ДНК и остаются на стадии профазы первого мейотического деления (стадия *диктиотены*) до полового созревания. Овоциты I порядка на этой стадии могут оставаться очень долго (десятки лет). Они окружены одним слоем плоских фолликулярных клеток и носят название первичных (примордиальных) фолликулов. С наступлением половой зрелости каждый месяц один из таких фолликулов превращается сначала в однослойный фолликул (фолликулярные клетки становятся цилиндрическими и образуется *zona pellucida*), затем в результате размножения фолликулярных

клеток — в многослойный фолликул. Зрелый фолликул называется *графовым пузырьком* (рис. 2). Созревание фолликула происходит под действием гормонов яичника и гипофиза.

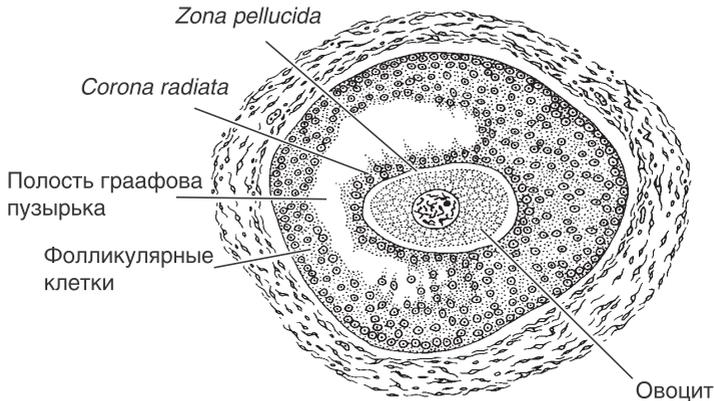


Рис. 2. Графов пузырьек.

*Период созревания* происходит перед овуляцией: овоцит I порядка заканчивает первое мейотическое деление и образуется *овоцит II порядка (графов пузырьек)* и *1-е полярное (редукционное) тельце*. Графов пузырьек разрывается и овоцит II, окруженный фолликулярными клетками (*corona radiata*), вместе с 1-м полярным тельцем из яичника выходит в брюшную полость и попадает в маточную трубу. Этот процесс называется *овуляцией*. Второе мейотическое деление идет до стадии метафазы, но не продолжается дальше до тех пор, пока овоцит не соединится со сперматозоидом (оплодотворение). Это происходит в яйцеводах. Овоцит II порядка заканчивает второе деление мейоза, образует *овотииду* (зрелую яйцеклетку) — крупную клетку и *2-е полярное тельце* (неравное распределение цитоплазмы).

**Особенности сперматогенеза человека.** В эмбриогенезе первичные половые клетки — гонциты мигрируют в зачаток гонады, где формируют популяцию клеток, называемых *сперматогониями*. Сперматогенез в извитых канальцах яичка начинается в период полового созревания подростка и затем протекает непрерывно (у большинства мужчин практически до конца жизни). Время, необходимое для превращения сперматогония в спермий, занимает у человека около 74-75 суток.

В *периоде размножения* диплоидные клетки — *сперматогонии*, делятся митотически. Различают две основные категории сперматогоний:

А и В. Сперматогонии А сохраняют способность к делению и представляют собой популяцию стволовых клеток. Остальные дифференцируются в сперматогонии В, которые продолжают процесс сперматогенеза.

В *периоде роста* сперматогонии В увеличиваются в объеме и дифференцируются в *сперматоциты I порядка*, синхронно вступающие в профазу I мейоза. В периоде созревания из сперматоцитов I порядка в результате первого деления мейоза через несколько недель образуется популяция *сперматоцитов II порядка*, проходящих синхронно второе деление мейоза и через 8 ч образующих *сперматиды*. Клональный характер сперматогенеза обусловлен тем, что сперматогонии В, сперматоциты I и II порядка связаны между собой цитоплазматическими мостиками. Кроме того, будущие половые клетки тесно связаны с клетками Сертоли, которые выполняют трофическую функцию, фагоцитируют аномальные клетки, секреторируют стероидные гормоны, высвобождают готовые сперматиды в просвет канальцев.

*Период формирования* — самый продолжительный (около 50 суток). Большая часть цитоплазмы сперматиды, эндоплазматический ретикулум, рибосомы, аппарат Гольджи отторгаются, а ядро, акросома, (возникает аналогично лизосоме благодаря функционированию комплекса Гольджи в клетках-предшественниках сперматозоидов), митохондрии и центриоли формируют сперматозоид. Он состоит из *головки* (гаплоидное ядро, прикрытое акросомой (содержит ферменты, необходимые для проникновения сперматозоида в яйцеклетку), *шейки* (содержит пару центриолей, лежащих под прямым углом друг к другу, микротрубочки одной из них удлиняются, образуя осевую нить жгутика), и *хвоста* (состоит из жгутика с небольшим количеством цитоплазмы). Проксимальный утолщенный отдел хвоста (средняя или промежуточная часть) содержит многочисленные митохондрии.

Значительная часть созревающих сперматозоидов обнаруживает аномалии и гибнет. Основные виды аномалий: большее число жгутиков (следствие неограниченного размножения центриолей) и отклонение от нормального содержания ДНК в ядре (результат неправильного расхождения хромосом в мейозе).

**Строение и функции гамет.** Зрелые половые клетки — это высокодифференцированные гаплоидные клетки, отличающиеся друг от друга по строению в связи с разными функциями.

*Основные функции сперматозоида:* нахождение и оплодотворение яйцеклетки. Сперматозоид — это клетка, состоящая из ядра и некоторых других структур, обеспечивающих его встречу с яйцом. Это, как правило, мелкая клетка (30–50 мкм), в которой различают 3 отдела: головку, шейку

и хвост (жгутик). Иногда сперматозоиды имеют не хвост, а другого типа двигательный аппарат или он вообще отсутствует.

Развитие зародыша происходит из яйца. Отсюда вытекают особенности строения яйцеклеток:

1. В цитоплазме находятся гранулы желтка. В зависимости от количества желтка различают следующие типы яйцеклеток: *алецитальные* (безжелтковые), *олиголецитальные* (маложелтковые), *мезолецитальные* (среднежелтковые) и *полилецитальные* (многожелтковые). По характеру распределения желтка яйца классифицируют на *изолецитальные* (равномерное распределение желтка), *телолецитальные* (неравномерное распределение желтка) и *центролецитальные* (вокруг ядра и на периферии имеются участки цитоплазмы, свободные от желтка).
2. Яйцеклетки характеризуются *полярностью*. Различают *анимальный полюс*, куда смещено ядро и мало желтка, и *вегетативный полюс*, где много желтка. Неравномерно распределены в цитоплазме и различные органоиды, белки, РНК, а также так называемые морфогены. Это морфогенетически активные вещества, которые в дальнейшем будут определять дифференцировку клеток, в которые они попадут при дроблении. Внутреннюю разнокачественность участков яйца называют *овоплазматической сегрегацией*.
3. Под плазмолеммой яйцеклетки находится плотный сократимый слой цитоплазмы толщиной 2–3 мкм — *кортикальный слой*. В нем расположены микрофиламенты и кортикальные гранулы, состоящие из мукополисахаридов, пигмента, различных структурных белков и ферментов. Этот слой играет важную роль в образовании оболочки оплодотворения и в цитодифференцировке.
4. Яйцеклетки имеют специальные *яйцевые оболочки*, обеспечивающие защиту зародыша и связь его с внешней средой. *Первичная оболочка* (желточная), образуется самим яйцом, есть всегда, у млекопитающих называется блестящей оболочкой (*zona pellucida*), в ее образовании участвуют фолликулярные клетки. *Вторичная оболочка* вырабатывается фолликулярными клетками (хорион у насекомых, *corona radiata* у млекопитающих). *Третичные оболочки* образуются железами яйцевода после оплодотворения (белковая, подскорлуповые и скорлуповая оболочки у птиц).

Размер яйцеклетки зависит от количества желтка и от яйцевых оболочек (у плацентарных млекопитающих от 50 до 150 мкм, у рептилий и птиц — до нескольких сантиметров).

В медицинской практике выявлены разные *виды патологии развития*, обусловленные аномальным кариотипом. Нарушения нормального

кариотипа у человека возникают на ранних стадиях развития организма. В случае, если такое нарушение возникает при гаметогенезе, в котором продуцируются половые клетки родителей, кариотип зиготы, образовавшейся при их слиянии, также оказывается нарушенным. При дальнейшем делении такой зиготы все клетки эмбриона и развившегося из него организма обладают одинаковым аномальным кариотипом. Причиной подобных аномалий является чаще всего нерасхождение в анафазе I хромосом или в анафазе II хроматид в процессе мейоза овоцитов. Например, в одну яйцеклетку попадают две X-хромосомы, а в другую не попадает ни одна. При оплодотворении таких яйцеклеток спермиями с X- или Y-хромосомами могут образоваться следующие кариотипы зигот:

- 1) кариотип 45, OY — нежизнеспособный;
- 2) кариотип 45, XO — женский организм с рядом изменений — невысокий рост, недоразвитие половых органов (яичника, матки, яйцеводов), отсутствие менструаций и вторичных половых признаков (синдром Тернера);
- 3) кариотип 47, XXX — трисомия по X (нормальное физическое развитие, пониженная плодовитость и, как правило, умственная отсталость);
- 4) кариотип 47, XXY — мужской организм с рядом нарушений — уменьшены мужские половые железы, отсутствует сперматогенез, увеличены молочные железы (синдром Клайнфельтера).

### ***Задание***

1. Вспомните, какие кариотипы характерны для синдрома Дауна, синдрома Шерешевского–Тернера, синдрома Клайнфельтера, трисомии по X-хромосоме.
2. С помощью аудиторных таблиц и фотографий рассмотрите яйцеклетку и сперматозоид.
3. Сделайте вывод о чертах специализации половых клеток и их роли в развитии нового организма.
4. В какой стадии митотического цикла происходит репликация хромосом? В какой стадии гаметогенеза происходит репликация хромосом?
5. Если соматическая клетка человека содержит 23 пары хромосом сразу после завершения телофазы, сколько хроматид было в метафазе?
6. В соматических клетках доменной мышцы содержится 40 хромосом. Сколько хромосом получила мышца от своей матери? Сколько аутосом имеют соматические клетки самца? Сколько хромосом было в яйцеклетке матери?
7. В результате гаметогенеза человека сперматозоиды и яйцеклетки имеют гаплоидный набор хромосом. Сколько хромосом имеют сперматогонии человека? Сколько хроматид имеет овоцит I порядка? Сколько хромосом имеет сперматоцит II порядка? Сколько хроматид имеет 1-е полярное тельце и 2-е полярное тельце?

8. Чья яйцеклетка крупнее — кита или колибри? Какой тип развития и какой тип яиц у этих животных?
9. В анафазе II мейотического деления нарушилось расхождение хроматид, в результате чего во втором полярном тельце хромосом оказалось 26. Сколько хромосом оказалось в яйцеклетке? К каким последствиям для зародыша это приведет, если сперматозоид имел нормальное число хромосом?

## Оплодотворение и формирование зиготы

*Оплодотворение* — это процесс слияния двух гаплоидных половых клеток, ведущий к образованию одной диплоидной клетки — зиготы.

В процессе оплодотворения сперматозоид активирует яйцеклетку к развитию и вносит в яйцеклетку наследственный материал отца.

Оплодотворение у человека происходит в ампулярной (расширенной) части маточной трубы. В эякуляте человека содержится около 50–150 млн сперматозоидов. И только несколько сотен достигают ампулярной части. В женских половых путях они сохраняют способность к оплодотворению до 2 суток.

Последовательные события, способствующие оплодотворению:

1. Капацитация — формирование оплодотворяющей способности сперматозоидов у человека. Происходит в результате смешивания сперматозоидов с семенной жидкостью, а также во время продвижения сперматозоидов через слизь шейки матки и взаимодействия с секретами женских половых путей. Во время движения сперматозоидов важная роль отводится *хемотаксису* (высвобождение яйцеклеткой или фолликулярными клетками сигнальных факторов, которые активируют подвижность сперматозоидов и направляют их в зону оплодотворения) и *реотаксису* (способность сперматозоидов двигаться против встречного течения жидкости маточных труб).
2. Выделение сперматозоидом на поверхность головки фермента *гиалуронидазы*, который расщепляет внеклеточный матрикс, соединяющий фолликулярные клетки *corona radiata* (характерно для человека). Один сперматозоид не способен разрушить лучистый венец, требуется воздействие большого количества сперматозоидов для разрушения и рассеивания клеток лучистого венца.
3. Акрсомная реакция сперматозоида: в результате действия ферментов акросомы растворяются оболочки яйца, объединяются мембраны яйца и сперматозоида и по цитоплазматическому мостику в цитоплазму яйца переходит ядро и центриоль сперматозоида — происходит процесс плазмогамии. Завершается акросомная реакция встраиванием мембраны сперматозоида в мембрану яйцеклетки. У человека акти-

вавтором акросомной реакции сперматозоида является *zona pellucida*, гликопротеины которой связываются с олигосахаридами мембраны сперматозоида. Происходит слияние акросомной мембраны с наружной мембраной головки спермия и формирование в обеих мембранах пор, через которые способны выходить из сперматозоида акросомальные ферменты. Эти ферменты способны разрушать контакты между клетками, формируя путь проникновения сперматозоида через блестящую оболочку ооцита.

4. Параллельно с акросомной реакцией развивается *реакция активации яйца*, т.е. побуждение его к развитию. Проникновение сперматозоида через *zona pellucida* вызывает диффузию ионов кальция из головки сперматозоида во внеклеточную среду, окружающую яйцеклетку. Этот процесс способствует изменению свойств поверхностных гликопротеинов *zona pellucida*, в результате чего происходит растворение кортикальных гранул. Выделяемые при этом специфические ферменты приводят к образованию оболочки оплодотворения. Все это носит название *кортикальной реакции*. Между цитоплазмой яйца и оболочкой оплодотворения образуется перивителлиновое (околожелточное) пространство, заполненное жидкостью и являющееся средой для ранних стадий развития зародыша. Биологическое значение кортикальной реакции заключается в защите яйца от проникновения в него других сперматозоидов (полиспермии). Попадая в яйцеклетку, ядро сперматозоида погружается внутрь с помощью центриоли. В это время ядро сперматозоида называют мужским пронуклеусом. В момент кортикальной реакции ядро ооцита у человека завершает мейоз II. Из ооцита высвобождается 2-е полярное тельце. Мужской пронуклеус увеличивается в размерах. Затем мужской и женский пронуклеусы перемещаются навстречу друг другу, реплицируя ДНК в процессе миграции (стадия синкариона, рис. 3). Когда пронуклеусы приходят в контакт, их ядерные оболочки разрушаются (кариогамия). В результате образуется зигота с диплоидным числом хромосом. Происходит конденсация хроматина в хромосомы, которые располагаются на общем митотическом веретене первого деления дробления.

Проникновение сперматозоида в яйцеклетку у разных групп животных может происходить на разных этапах овогенеза:

- на стадии овоцита I порядка (круглые черви);
- на стадии метафазы 1-го деления созревания (асцидии, кольчатые черви);
- на стадии метафазы 2-го деления созревания (позвоночные, человек);
- на стадии зрелой яйцеклетки (кишечнополостные, иглокожие).

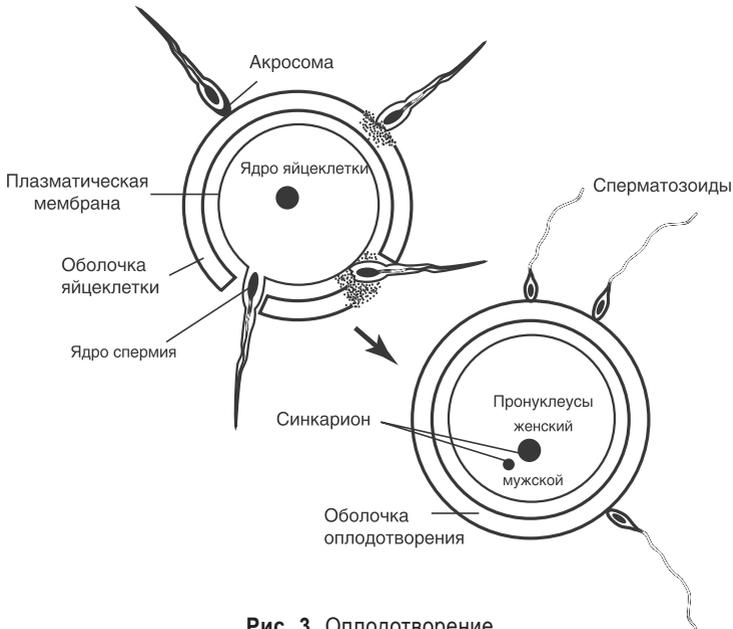


Рис. 3. Оплодотворение.

### Задание

1. Пользуясь аудиторными таблицами и фотографиями, рассмотрите стадию синкариона. Сделайте вывод о значении в индивидуальном развитии его первой стадии — одноклеточного зародыша (зиготы).
2. Какие последствия можно ожидать при проникновении двух сперматозоидов (что случается сравнительно редко) в яйцеклетку?
3. Почему вопреки распространенному заблуждению проникновение двух сперматозоидов в яйцеклетку не является причиной возникновения однойяйцевых близнецов?
4. Овоцит был оплодотворен сперматозоидом, несущим обе половые хромосомы. К каким последствиям это приведет?

### Современные вспомогательные репродуктивные технологии

Современные репродуктивные технологии основаны на научных и технологических достижениях человека и позволяют решать многие репродуктивные проблемы. Вспомогательные репродуктивные технологии (ВРТ) могут помочь решить многие проблемы мужского и женского бесплодия. ВРТ — собирательный термин, обозначающий методы, при-

меняемые для достижения беременности искусственным или частично искусственным путем:

- *Экстракорпоральное оплодотворение (ЭКО)* — яйцеклетку извлекают из организма женщины и оплодотворяют спермой мужчины в условиях *in vitro*. Полученный эмбрион содержат в условиях инкубатора, где он развивается в течение 2–5 дней, после чего эмбрион переносят в полость матки для дальнейшего развития (рис. 4).

*Криоконсервация гамет и эмбрионов.* ЭКО-методы замораживания спермы, яйцеклеток и эмбрионов. Процедура ЭКО практически всегда сопровождается стимуляцией овуляции. В результате гормонотерапии в организме женщины созревает несколько яйцеклеток, путем биопсии их извлекают из гонад. Неиспользованные в процессе ЭКО эмбрионы (подсаживают не более трех) и гаметы подвергаются заморозке. Криоконсервация гамет и эмбрионов позволяет хранить их в замороженном состоянии долгое время и использовать по показаниям у этой же пациентки.

- *Искусственная инсеминация (ИИ).* Введение специально обработанной спермы в полость матки через пластиковый катетер, вставленный в цервикальный канал (шейку матки).
- *Интрацитоплазматическая инъекция сперматозоида в яйцеклетку (ИКСИ).* Разработана для преодоления мужского фактора бесплодия. При ИКСИ производится введение единичного сперматозоида в цитоплазму яйцеклетки при помощи тонкой стеклянной иглы.

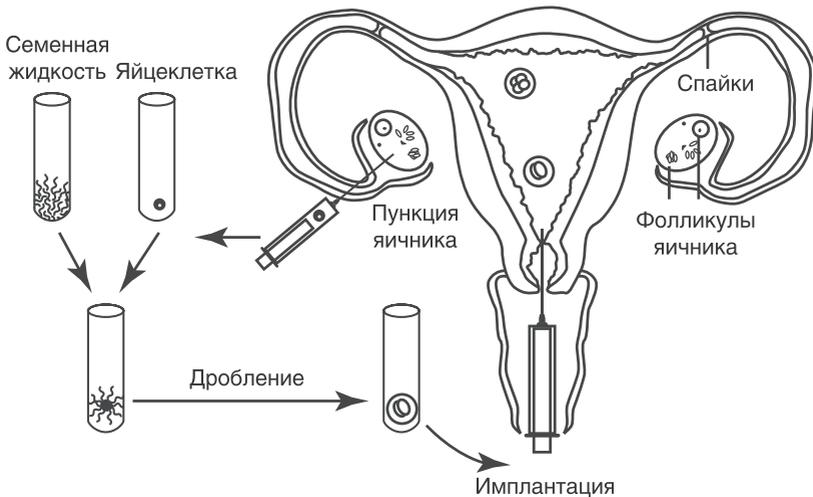


Рис. 4. ЭКО.

- *Предимплантационная генетическая диагностика (ПГД)*, или *доимплантационная диагностика*. Метод представляет собой анализ генетических нарушений у эмбрионов до их имплантации в полость матки. Возраст эмбриона — всего несколько дней, и он состоит из нескольких клеток. После изъятия у эмбриона одного из blastomeres, он используется:
  - 1) для диагностики числовых нарушений хромосом (анеуплоидии),
  - 2) для диагностики структурных аномалий хромосом (транслокаций, делеций, инверсий),
  - 3) для выявления мутаций гена: ДНК-анализ позволяет выявить свыше 100 моногенных болезней, например, муковисцидоз, серповидно-клеточную анемию,  $\beta$ -талассемию, болезнь Тея–Сакса и заболевания, сцепленные с X-хромосомой (гемофилии, мышечные дистрофии и др.).

Также к ВРТ относятся методы, использующие донорские гаметы (сперму или яйцеклетки) и суррогатное материнство. Некоторые виды ВРТ (ПГД) могут применяться и у фертильных пар, имеющих наследственные заболевания или повышенный риск генетических нарушений у потомства.

### **Задание**

Сделайте вывод об особенностях ранних стадий развития человека, которые позволяют преодолеть бесплодие с использованием вспомогательных репродуктивных технологий.

## **Дробление, классификация форм дробления**

*Дробление* — процесс митотических делений зиготы, в результате которых образуется многоклеточный зародыш — *бластула*. Бластула имеет полость — *бластоцель* и слой клеток — *бластодерму*, состоящую из *бластомеров*.

Особенностью делений дробления является практически полное отсутствие в митотическом цикле периодов  $G_1$  и  $G_2$ . Репликация ДНК в S-периоде идет синхронно во всех репликациях, при этом наблюдается больше точек инициации. Вследствие этих причин деление происходит значительно быстрее, чем в обычных соматических клетках. Клетки, возникающие в результате дробления (бластомеры), заключают в себе разные участки ооцитоза зиготы.

Значение дробления заключается в накоплении клеточного материала, необходимого для первичной дифференцировки зародыша, и в восстановлении ядерно-плазменного отношения, нарушенного в ходе

овогенеза. Важнейшим следствием дробления является распределение морфогенетически активных веществ по разным бластомерам, что приводит к их разнокачественности и определяет их дальнейшую дифференцировку в ткани и органы.

Борозды дробления, отделяющие бластомеры друг от друга, в зависимости от направления, делят на меридиональные, экваториальные, широтные.

Тип дробления в значительной степени определяется количеством и распределением желтка в яйцеклетке (табл. 2).

**Таблица 2.** Классификация типов дробления

Тип дробления	Количество и распределение желтка	Симметрия дробления	Примеры животных
Глобластическое (полное) дробление	Олиголецитальные, изолецитальные яйцеклетки	Полное равномерное	Иглокожие, Ланцетники
	Мезолецитальные, умеренно телolecитальные	Полное неравномерное	Земноводные
Меробластическое (неполное) дробление	Полилецитальные, телolecитальные	Неполное дискоидальное	Рептилии, рыбы, птицы
	Полилецитальные, центрolecитальные	Неполное периферическое	Большинство членистоногих

Кроме классификации типов дробления в зависимости от количества и распределения желтка в яйцеклетке есть и другие способы классификации дробления. Так, по времени образования борозд дробления различают синхронное и асинхронное дробление. Обычно синхронным бывает только полное равномерное дробление (рис. 5).

По расположению митотического веретена и бластомеров дробление бывает:

- радиальное — бластомеры располагаются строго друг над другом, образуя радиально-симметричную фигуру (иглокожие, ланцетник, земноводные);
- билатеральное — в ходе дробления зародыш приобретает билатеральную симметрию (аскариды, асцидии);
- спиральное — митотические веретена последовательных делений образуют восходящую спираль, направленную по часовой стрелке или против часовой стрелки (моллюски, многие черви);

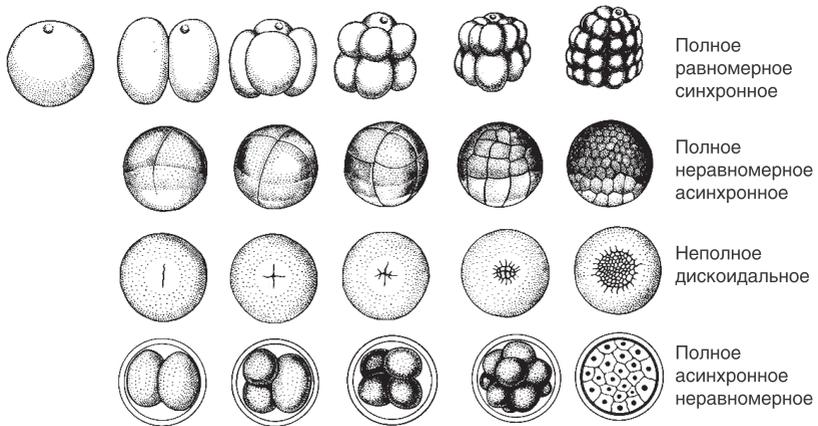


Рис. 5. Типы дробления.

- анархическое — в ходе дробления не образуется симметричных фигур (кишечнополостные).

Различия в типе дробления приводят к образованию различных бластул: *целобластула* у ланцетников, *амфибластула* у амфибий, *дискобластула* у птиц и рептилий и *бластоциста* у плацентарных млекопитающих (рис. 6).

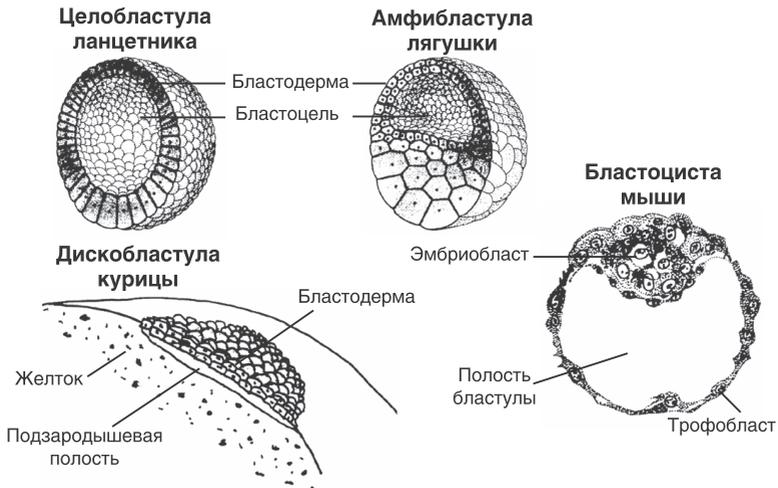


Рис. 6. Поперечные срезы бластул хордовых: ланцетника, лягушки, курицы и мыши.

Среди клеточных механизмов, реализуемых на ранних этапах эмбриогенеза, ведущим при дроблении является *пролиферация*. Интегративный механизм дробления — *межклеточные контакты*.

### Задание

1. Пользуясь аудиторными таблицами и фото, заполните таблицу 3 до конца.
2. Зарисуйте бластулу ланцетника (фото микропрепарата) и сделайте следующие обозначения: 1 — бластодерма, 2 — бластоцель.
3. Зарисуйте бластоцисту мыши в просвете матки (фото микропрепарата) и сделайте следующие обозначения: 1 — трофобласт, 2 — эмбриобласт, 3 — бластоцель, 4 — стенка матки.
4. Сделайте вывод о влиянии особенностей строения яйцеклеток различных представителей хордовых на характер дробления и тип образующейся в результате бластулы.

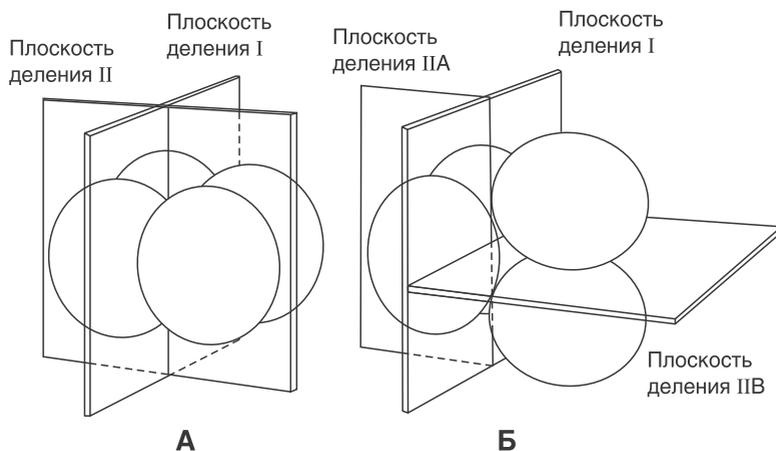
**Таблица 3.** Типы дробления и типы бластул у разных хордовых в зависимости от количества и распределения желтка в яйцеклетке

Параметр	Ланцет-ник	Амфи-бии	Птицы, рептилии	Плацентар-ные млеко-питающие
Тип яйцеклетки:				
по количеству желтка				
по распределению желтка				
Тип дробления:				
полное, неполное				
равномерное, неравномерное				
Тип бластулы (с зарисовкой)				

### Особенности дробления плацентарных млекопитающих и человека

У человека и других плацентарных млекопитающих эмбриогенез происходит в матке матери. Яйцеклетка человека имеет диаметр около 130 мкм. В ее цитоплазме содержится очень мало желтка (крайне олиголецитальная, практически вторично алецитальная), который распределен равномерно. Дробление зиготы человека начинается к концу 1-х суток и продолжается в течение 3–4 суток после оплодотворения, по мере продвижения зародыша по яйцеводу к матке. *Дробление полное,*

*неравномерное, асинхронное*, т.е. зародыш может содержать непарное число бластомеров. Первое деление представляет собой нормальное меридиональное деление, однако при втором делении один из двух бластомеров делится меридионально, а второй — экваториально. Такой тип дробления был назван *чередующимся* или *ротационным* (рис. 7).



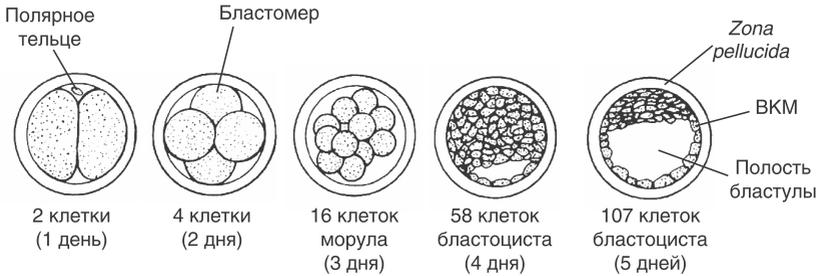
**Рис. 7.** Различия в прохождении первых борозд дробления у ланцетника (А) и плацентарных млекопитающих (Б).

Митотический цикл удлинён и достигает 24 ч, начиная с первого деления дробления. Сначала бластомеры плотно прилегают друг к другу, образуя скопление клеток — *морулу*. На стадии 8–16 бластомеров первоначально округлые клетки делятся на 2 группы. Наружные бластомеры образуют друг с другом плотные контакты — это зачаток трофобласта. Клетки, оказавшиеся внутри, образуют щелевые контакты и называются внутренней клеточной массой (ВКМ) или эмбриобластом (явление компактизации). Из эмбриобласта формируется сам зародыш, амнион, желточный мешок и аллантоис. Из трофобласта в дальнейшем образуется хорион. Функции трофобласта: накачивание внутрь зародыша питательной жидкости из половых путей самки — *эмбриотрофа*, участие в имплантации, участие в формировании зародышевой части плаценты.

В процессе дробления при движении по яйцеводу *zona pellucida* сохраняется. Она предохраняет зародыш от прилипания к стенкам яйцевода.

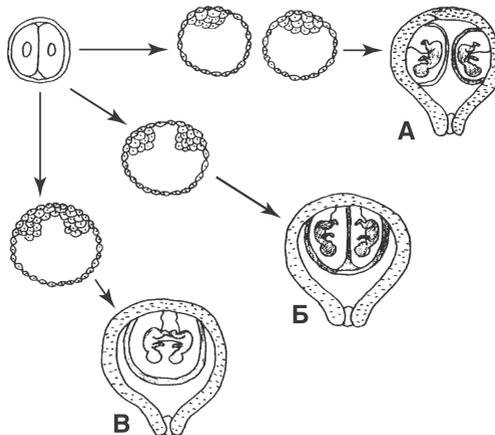
На 5–6-е сутки в результате насасывания эмбриотрофа в зародыше образуется полость, заполненная питательной жидкостью. На этой

стадии зародыш называется *бластоцистой*. Хотя эмбриобласт лежит не на желтке, а на эмбриотрофе, он, по сути, представляет собой диск-областулу (рис. 8).



**Рис. 8.** Полное асинхронное дробление у человека.

Геном зародыша у плацентарных млекопитающих и человека активируется очень рано, начиная со второго деления дробления. С генетической точки зрения все бластомеры на этой стадии эмбриогенеза примерно идентичны — равнонаследственны. Каждый из них обладает очень широкими возможностями, которые могли бы осуществиться при развитии клеток (тотипотентность бластомеров). Тотипотентность клеток на стадии дробления можно показать на примере образования однойяцевых или монозиготных близнецов у человека (рис. 9).



**Рис. 9.** Механизмы образования монозиготных близнецов с раздельными (А) или общими (Б) плацентами, а также близнецовых уродств (В).

Монозиготные близнецы (0,25% рождений у человека) возникают:

- путем разделения ранних бластомеров,
- путем разделения клеток внутренней клеточной массы внутри одной бластоцисты.

Монозиготные близнецы могут иметь:

- два отдельных хориона (разделение до 5-го дня эмбрионального развития, до образования трофобласта),
- общий хорион (разделение после образования трофобласта).
- общий хорион, но отдельные амнионы (разделение между 5-м и 9-м днями до образования амниона),
- у 5% идентичных двоен бывает один хорион и общий амнион (разделение произошло после 9-го дня, когда формируется амнион; такие эмбрионы при неполном разделении зародышевого щитка могут давать различные варианты сросшихся «сиамских близнецов»).

### **Задание**

Изучите механизмы образования монозиготных близнецов.

### **Нарушения процесса дробления**

Развитие человека осуществляется из небольшой группы клеток, образовавшихся при дроблении. Поэтому повреждения бластомеров на этой стадии очень часто приводят к гибели зародыша. Самым распространенным отклонением от обычного развития на стадии дробления или на стадии бластоцисты является образование монозиготных близнецов (вследствие нарушения межклеточных контактов). Эта же причина лежит в основе формирования двойниковых уродств.

Возникновение мутаций в отдельных бластомерах может приводить к проявлению *мозаицизма* или вообще не проявляться (вследствие того, что в дифференцированных клетках активна только часть генов).

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Что называют индивидуальным развитием организма?  
Какова роль генов в развитии?
2. Какой механизм лежит в основе дифференциации клеток и тканей в онтогенезе организма?
3. Какие типы и периоды онтогенеза вам известны?
4. Назовите отличия половых клеток от соматических.
5. Какова роль митоза и мейоза в гаметогенезе?
6. Укажите отличительные черты сперматогенеза и овогенеза.

7. У многих организмов в жизненном цикле гаплоидная стадия — это только стадия гамет. Как вы считаете, в чем преимущество диплоидности по сравнению с гаплоидностью?
8. Какие биологические основы репродуктивных технологий вы можете назвать?
9. При делении одного из blastomeres не произошло расхождения хроматид одной из 21-х хромосом. К чему это приведет?
10. Один из dizygotic близнецов имеет синдром Дауна. Как вы можете это объяснить?
11. Соматическая мутация ахондроплазия произошла в клетке трофобласта. К каким последствиям для зародыша это приведет?
12. Что такое дробление?
13. От каких факторов зависит характер дробления?
14. Какие типы дробления вы знаете?
15. От чего зависит строение blastula и какие типы blastul известны?
16. Чем объясняется, что яйцеклетка птицы огромна, а зародыш на стадии blastula имеет очень маленькие размеры?
17. Почему на анимальном полюсе blastula лягушки обнаруживаются мелкие клетки, а на вегетативном — крупные?
18. Как вы думаете, какой тип дробления у крокодила? У утконоса?

### ***Ситуационные задачи***

*Задача № 1.* У женщины родилась тройня: мальчик и две абсолютно идентичные девочки. Каков механизм образования этих близнецов?

*Задача № 2.* В гинекологии нередки случаи внематочной беременности, когда зародыш развивается не в матке, а в стенке яйцевода или брюшной полости. Как Вы объясните возможность такой патологии?

### ***Задание на дом***

1. Учебник биологии в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2007.  
Т. 1: 7.5.2, 7.6.1, 8.2.1, 8.2.2, 8.2.3, 8.2.6, 8.3.1, 8.3.2.
2. Учебник биологии в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2014.  
Т. 1: 7.4.2, 7.5.1, 8.2.1, 8.2.2, 8.2.3, 8.2.8, 8.3.1, 8.3.2.

# Занятие 2. Гастрюляция.

## Клеточные и системные механизмы ранних этапов развития

---

### *Цель занятия:*

1. Знать основные способы гастрюляции, характерные для хордовых.
2. Уметь распознавать на препаратах и фотографиях стадии гастрюляции.
3. Уметь интерпретировать процессы гастрюляции с точки зрения элементарных клеточных механизмов развития.
4. Знать особенности процесса гастрюляции у плацентарных млекопитающих и человека.
5. Изучить системные механизмы на стадии гастрюляции.
6. Понимать возможные последствия нарушения гастрюляции.

### **Сущность процесса гастрюляции. Способы гастрюляции**

Вслед за дроблением и бластуляцией (период позднего асинхронного дробления, когда возникает полость — бластоцель) начинается следующий этап эмбриогенеза — *гастрюляция*.

**Гастрюляция** — это процесс образования зародышевых листков: *эктодермы, энтодермы и мезодермы*. Сущность гастрюляции заключается в том, что из первоначально недифференцированного клеточного материала бластулы в процессе гастрюляции образуются зародышевые листки — *эктодерма* (наружный), *энтодерма* (внутренний) и *мезодерма* (средний). Данный процесс характеризуется такими важными клеточными преобразованиями, как:

- 1) направленные перемещения групп и отдельных клеток;
- 2) избирательное размножение и сортировка клеток;
- 3) начало цитодифференцировки;
- 4) индукционные взаимодействия.

Выделяют несколько способов гастрюляции:

- *инвагинация* — впячивание бластодермы (обычно на вегетативном полюсе) в бластоцель;
- *эпиболия* — обрастание быстро делящимися клетками (микромерами) клеток, которые делятся медленнее (макромеров);
- *иммиграция* — выселение части клеток бластодермы в бластоцель;
- *деляминация* — расслоение бластодермы, которое осуществляется благодаря синхронизации расположения веретен деления в клет-

ках таким образом, что цитокинез в них осуществляется параллельно поверхности зародыша.

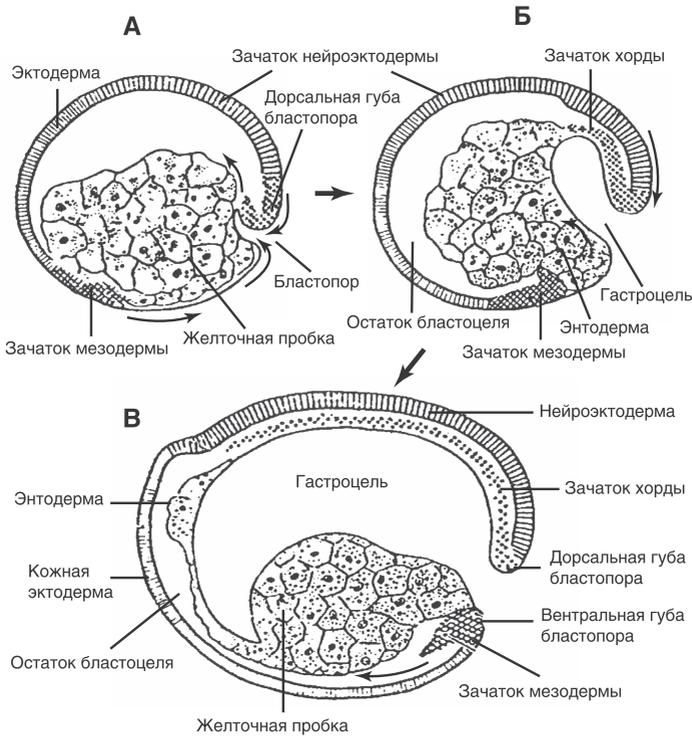
- инволюция — подворачивание пласта клеток.

Перечисленные *способы гастрюляции* редко встречаются в чистом виде. В зависимости от строения бластулы и систематического положения организма обычно наблюдается смешанные варианты.

Для понимания процессов гастрюляции необходимо знать, что такое презумптивные зачатки. *Презумптивными (предполагаемыми) зачатками* называют группы морфологически недифференцированных клеток бластулы, которые в ходе гастрюляции дадут зародышевые листки, а также их основные производные: хорду и нервную систему.

**Гастрюляция бесчерепных.** У ланцетника гастрюляция происходит путем инвагинации вегетативного полюса бластулы в бластоцель. В результате образуется двуслойная гастрюла, состоящая из эктодермы и первичной кишки (архентерона), в состав которой входит энтодерма и будущая мезодерма, образующаяся у низших хордовых позднее. Полость первичной кишки называют гастрюцелью. Вход в гастрюцель получил название бластопора (первичного рта). При сближении его краев образуются дорсальная, вентральная и латеральные губы бластопора. Все хордовые относятся ко вторичноротым животным, у которых бластопор зарастает либо на его месте формируется анальное отверстие, а дефинитивный (окончательный) рот прорывается на противоположной стороне.

**Гастрюляция анамний.** Гастрюляция у амфибий (а также некоторых рыб) представляет собой сочетание инвагинации, инволюции и эпиболии (рис. 10). Гастрюляция у амфибий начинается с образования на спинной стороне зародыша небольшого впячивания — серповидной бороздки. Она соответствует спинной губе бластопора. Через нее начинается подворачивание (инволюция) материала презумптивной хорды под наружный слой клеток, представляющий собой презумптивную нервную систему. В области спинной губы образуется гастрюцель. Затем бластопор разрастается латерально, образуются боковые губы, через них подворачивается зачаток сомитной мезодермы. Далее бластопор замыкается в кольцо, формируя вентральную губу, через которую подворачивается зачаток боковой мезодермы. При этом более мелкие бластомеры анимального полюса (зачаток эктодермы), размножаясь, наползают на более крупные клетки вегетативного полюса (зачаток энтодермы). Крупные клетки вегетативного полюса некоторое время образуют желточную пробку внутри бластопора, но за счет эпиболии зачатком эктодермы бластопор концентрически сужается и зачаток энтодермы пассивно полностью погружается внутрь. Важно, что зачаток мезодермы отделяется от непод-



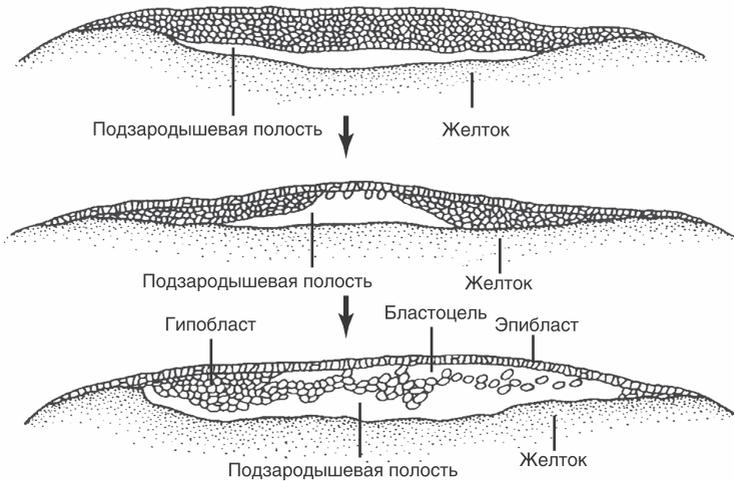
**Рис. 10.** Этапы гастрюляции амфибий (сагиттальные срезы): А — ранняя гастрюла (стадия серповидной бороздки); Б — средняя гастрюла (стадия желточной пробки); В — поздняя гастрюла.

вижного зачатка энтодермы и самостоятельно вырастает между эктодермой и энтодермой. Образуется *трехслойная* гастрюла амфибий.

**Гастрюляция амниот.** Гастрюляция у птиц начинается с делами-  
нации, т.е. с разделения зародышевого диска на эпибласт и гипобласт (рис. 11).

Гипобласт является зачатком внезародышевой энтодермы. Его ран-  
нее обособление связано с необходимостью переработки желтка. Полость  
между эпибластом и гипобластом — бластоцель.

После формирования эпибласта на его поверхности путем активных  
конвергентных перемещений клеток образуются первичная полоска и  
первичный (гензеновский) узелок. В центре первичной полоски об-  
разуется первичная бороздка. Через первичную бороздку мигрируют  
частично клетки зародышевой энтодермы, которые встраиваются в



**Рис. 11.** Деляминация в процессе гастрюляции у птиц.

гипобласт, и клетки мезодермы, которые движутся вбок и вперед в полости бластоцели.

Клетки из гензеновского узелка также мигрируют в полость между эпипластом и гипобластом и движутся вперед, это — клетки будущей хорды. Клетки мезодермы подрастают по бокам к зачатку хорды. Формируется трехслойная гастрюла (рис. 12).

При таком способе гастрюляции не образуется полости первичной кишки, и нет первичного рта (бластопора), который бы связывал гастрюцель с внешней средой. Большинство эмбриологов считают гомологом бластопора низших хордовых первичную бороздку рептилий, птиц и млекопитающих. Гомологом дорсальной губы бластопора является гензеновский узелок.

### **Задание**

1. Зарисуйте гастрюлу ланцетника (фото микропрепарата). Обозначьте: 1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — гастрюцель, 4 — бластопор
2. Зарисуйте поперечный разрез через первичную полоску птицы (фото микропрепарата). Обозначьте: 1 — первичная бороздка, 2 — эпипласт, 3 — гипобласт, 4 — иммигрирующие клетки мезодермы.
3. Зарисуйте гастрюлу амфибии (фото микропрепарата). Сделайте обозначения: 1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — зачаток хордо-мезодермы, 4 — остаток бластоцели, 5 — гастрюцель, 6 — дорсальная губа бластопора, 7 — вентральная губа бластопора, 8 — желточная пробка. (Факультативно).

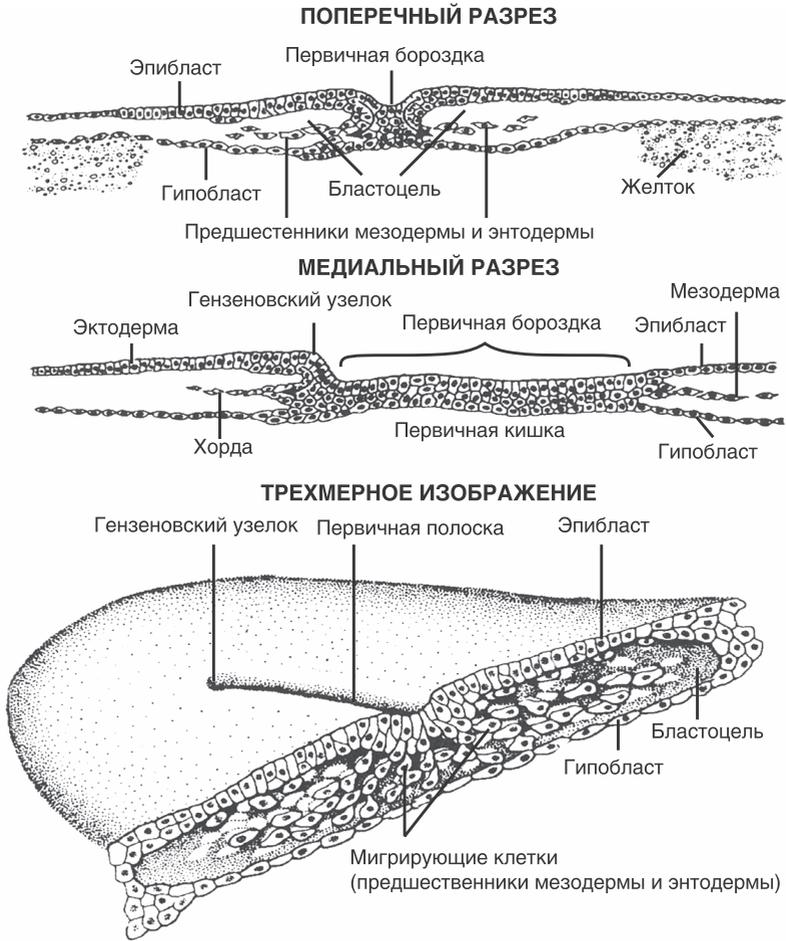


Рис. 12. Иммиграция клеток через первичную бороздку в процессе гастрюляции у птиц.

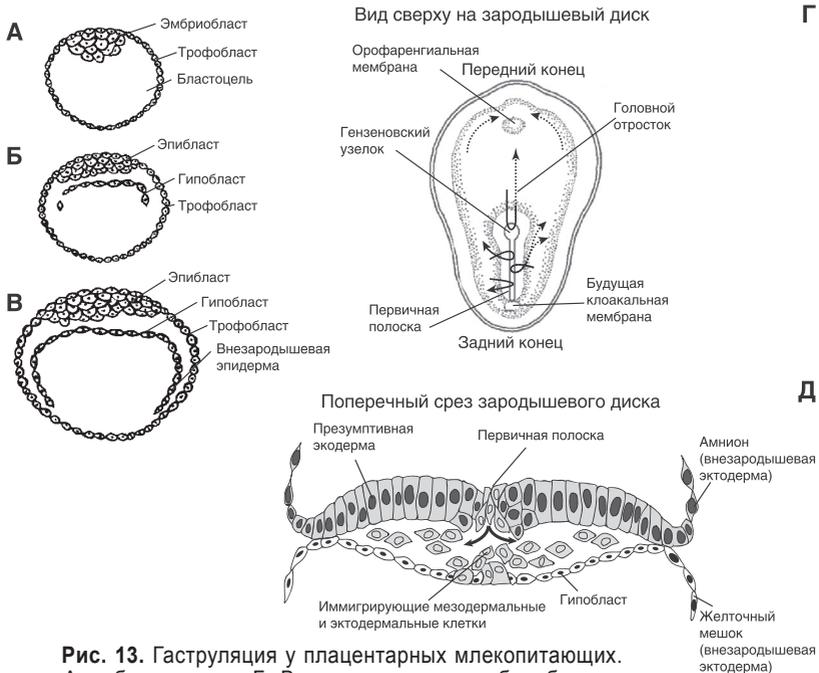
### Вопросы

1. Сколько зародышевых листков образуется при гастрюляции позвоночных и человека?
2. Что такое деляминация? инвагинация? эпиволия? иммиграция? инволюция?
3. Может ли наблюдаться гастрюляция путем инвагинации в развитии птиц и рептилий?

## Гастрюляция человека и плацентарных млекопитающих

Яйцеклетка плацентарных млекопитающих практически лишена желтка и поэтому дробление у них голобластическое (полное), как у низших хордовых. Однако уже на стадии бластоцисты четко видны отличия в строении зародыша. Материалом для дальнейшего развития зародыша являются только клетки эмбриобласта (внутренней клеточной массы), клетки трофобласта пойдут на построение плаценты и в гастрюляционных перемещениях участия не принимают.

Гастрюляция (в отличие от дробления) у плацентарных млекопитающих происходит так же, как у птиц и рептилий, с которыми млекопитающие эволюционно связаны, т.е. путем деляминации и иммиграции (рис. 13). У человека гастрюляция начинается на 7-е сутки одновременно с имплантацией бластоцисты в слизистую матки. В этот период активно формируются внезародышевые органы, обеспечивающие необходимые условия для развития зародыша.



**Рис. 13.** Гастрюляция у плацентарных млекопитающих. А — бластоциста; Б, В — деляминация эмбриобласта; Г, Д — иммиграция клеток эпибласта. Стрелками указаны направления перемещений клеток эпибласта.

### Задание

1. Изучите гастрюляцию у человека.
2. Сделайте вывод о том, чем определяются характер дробления и гастрюляции у человека.

### Вопросы

1. Почему возможно культивирование зародыша плацентарных млекопитающих и человека «в пробирке» на стадии дробления и невозможно на стадии гастрюляции?
2. На какой день эмбрионального развития человека начинается процесс гастрюляции? Где находится в это время зародыш?

## Особенности молекулярно-генетических и биохимических процессов на стадии гастрюляции

В процессе онтогенеза возможности клеток к развитию (потенции) ограничиваются. На стадии дробления бластомеры обладают тотипотентностью, однако уже в это время наблюдается процесс *детерминации*, т.е. предопределения дальнейшей судьбы развития клеток. В разные бластомеры попадают разные по химическому составу участки цитоплазмы, содержащие разные морфогены, которые проникая в ядра бластомеров, способны активировать разные группы генов. При этом морфологических различий еще не наблюдается. Начиная со стадии гастрюляции, осуществляется процесс *дифференцировки* клеток — приобретения ими биохимических, структурных и функциональных различий. Первона-



Рис. 14. Свойства клеток зародыша человека на разных этапах эмбриогенеза.

чально происходит дифференцировка в пределах зародышевых листков, а на более поздних стадиях развития в пределах тканей, органов. В основе дифференцировки лежит процесс постепенной дерепрессии генов исходно репрессированного генома зиготы (рис. 14). Причем в разных частях зародыша дерепрессиируются разные группы генов. Следует хорошо представлять себе, что в процессе развития в одних и тех же клетках в разное время могут быть активны разные гены. (Вспомните, что в дифференцированных эукариотических клетках активны обычно только 5–10% генов, а в эмбриональных клетках — до 60%.)

### Вопросы

1. В чем заключается дифференцировка клеток на стадии гастрюляции?
2. Синтез каких белков осуществляется в клетках на этой стадии развития?

### Интеграция в развитии. Эмбриональная индукция

Начиная со стадии двух бластомеров, зародыш становится интегрированной системой. Интеграция организма непрерывно меняется по мере развития. К механизмам интеграции можно отнести:

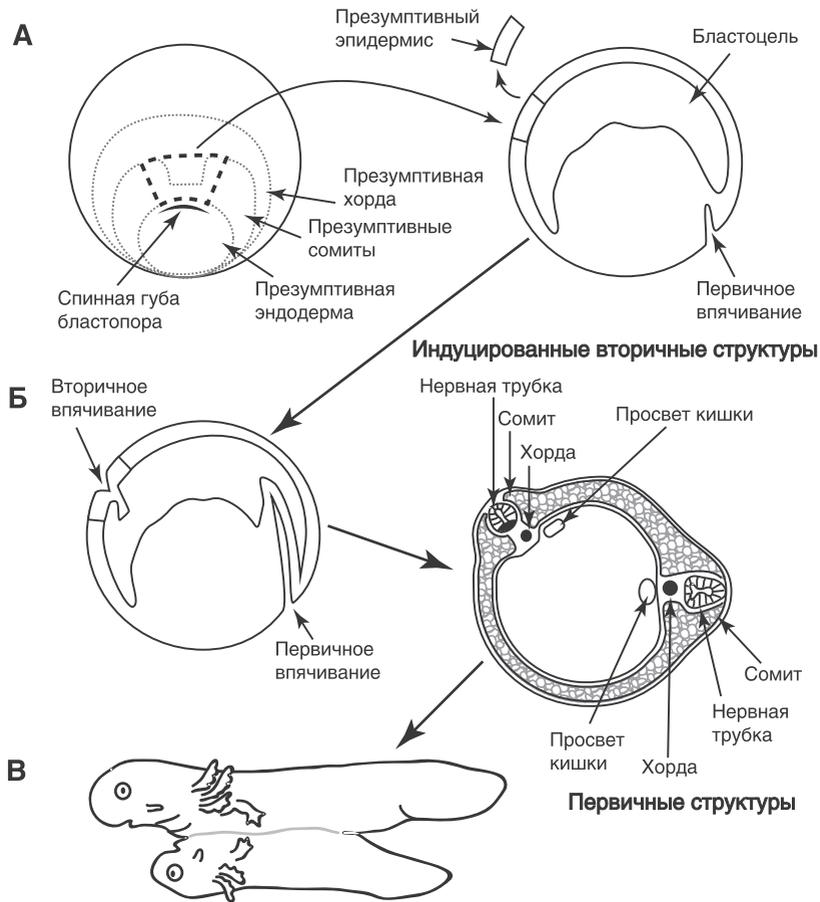
- межклеточные взаимодействия (появляются на стадии дробления);
- взаимодействия тканей и структур (эмбриональная индукция, начиная со стадии гастрюлы);
- гуморальную и нервную регуляцию (при формировании нервной и кровеносной систем).

Указанные механизмы подключаются поэтапно и обеспечивают взаимосвязь частей зародыша в процессе развития.

**Эмбриональная индукция** — процесс, в котором одни структуры (*индуктор*, или *организатор*) побуждают к развитию другие структуры, способные воспринимать данное воздействие (компетентная ткань).

Наиболее яркой иллюстрацией этого феномена служит *первичная эмбриональная индукция*. Суть ее состоит в том, что под действием клеток будущей хорды (у амфибий — дорсальная губа бластопора, у рептилий, птиц и млекопитающих — гензеновский узелок) на стадии ранней гастрюлы происходит дифференцировка клеток эктодермы, и они позднее образуют нервную трубку. В данном случае эктодерма — это компетентная ткань, будущая хорда — ткань-индуктор. Компетентность ткани — временное состояние. На стадии нейрулы кожная эктодерма уже не может дифференцироваться в нервную ткань.

На рис. 15 представлен классический опыт Г. Шпемана, подтверждающий явление первичной индукции. Осуществлялась пересадка



**Рис. 15.** Первичная эмбриональная индукция у амфибий.

А — пересадка дорсальной губы бластопора. Б — развитие индуцированных вторичных структур. В — развитие второго зародыша по типу сиамских близнецов.

участка дорсальной губы бластопора непигментированного тритона под боковую эктодерму пигментированного тритона. В результате в месте пересадки происходит развитие еще одной хорды, нервной трубки и других органов. Подобный результат возможен, если компетентная ткань (боковая эктодерма) находится на стадии *лабильной детерминации* (в период ранней гастрюлы) и, следовательно, под влиянием индуцирующего воздействия может изменить направление

дифференцировки. Другими словами, компетентная ткань оказалась способна к *трансдетерминации*, т.е. переопределению своего развития. На стадии поздней гаструлы указанная компетентная ткань проходит стадию *стабильной детерминации* и в этом случае развития дополнительного зародыша не происходит. В дальнейшем развитии индуктивные события продолжают и имеют *каскадный характер*, т.е. индукции в формировании многих структур определяются предшествующими индуктивными событиями, осуществляемыми на более ранних этапах развития.

Это можно проиллюстрировать на примере формирования глаза (рис. 16). Компетентной тканью в данном случае является кожная эктодерма, расположенная над глазным бокалом. Индуктор — глазной бокал, который является выростом мозга и дифференцируется в сетчатку. Под влиянием индуктора эктодерма формирует хрусталик, который в свою очередь становится организатором и индуцирует развитие роговицы.

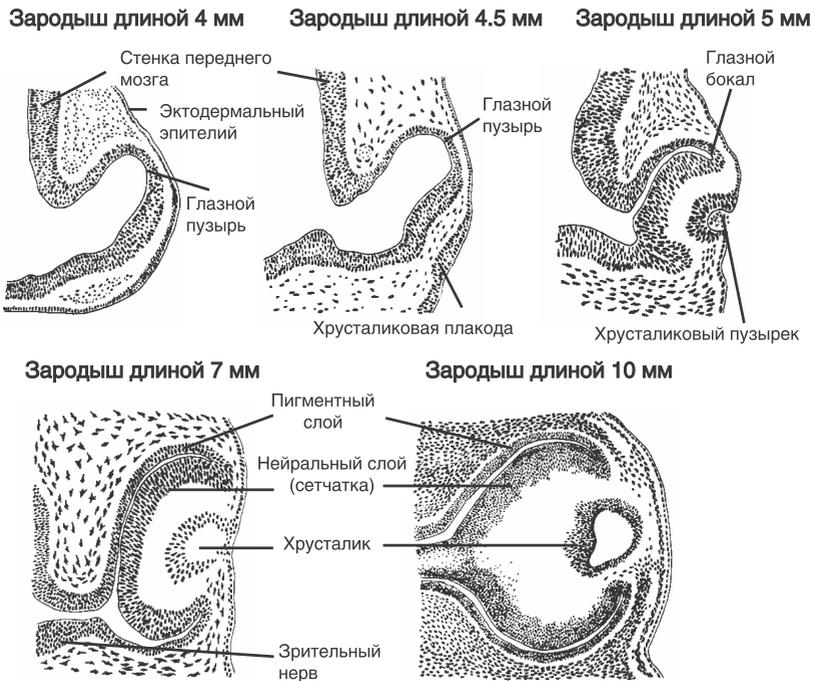


Рис. 16. Индукции в формировании глаза у зародыша человека.

## **Дифференциальная активность генов в онтогенезе**

Детерминация и затем дифференцировка, наблюдаемые при развитии, вызывают прогрессивное сужение потенций клеток и формирование большого разнообразия их фенотипов. В основе этих процессов лежит *дифференциальная активность генов*.

Избирательную активность генов регулируют генетические и негенетические механизмы. К первым относится регуляция на этапах реализации транскрипции, посттранскрипционных процессов, трансляции и посттрансляционных процессов. Негенетическими механизмами регуляции дифференциальной активности генов могут быть ооплазматическая сегрегация, клеточные взаимодействия, действие гормонов.

### ***Задание***

Изучите фото, иллюстрирующее дифференциальную активность генов в клетках слюнных желез личинки комара и найдите: 1 — пуф (активный ген), 2 — диск (неактивный ген), 3 — междисковый промежуток.

## **Нарушения гастрюляции**

На стадии гастрюляции образуются зародышевые листки, каждый из которых в процессе дальнейшей дифференцировки даст начало большому количеству типов клеток, входящих в состав разных органов и систем. При этом потенции клеток на данной стадии развития уже достаточно ограничены. Возросла степень интеграции зародыша (в частности реализуются индуктивные взаимодействия). Вследствие указанных особенностей, нарушения клеточных механизмов гастрюляции приводят к грубым anomalies развития, которые могут наблюдаться сразу в нескольких органах или системах органов и оказываются несовместимыми с жизнью.

Возникновение на данной стадии развития в клетках зародыша мутаций может приводить к проявлению мозаицизма в пределах зародышевого листка или вообще не проявляться (вследствие избирательной активности генов).

### ***Вопросы***

1. На стадии гастрюлы в одной из клеток мезодермы произошла мутация альбинизм. К чему это приведет?
2. Та же мутация возникла в клетках эктодермы. Каковы будут последствия?

### ***Вопросы для самоконтроля***

1. Что такое гастрюляция?

2. Каким способом происходит гастрюляция у ланцетника? лягушки? птиц? человека?
3. Что такое первичный рот? Какие животные называются первичноротыми? вторичноротыми? К какой группе относятся хордовые?
4. Почему в процессе гастрюляции у птиц не образуется бластопора?
5. Что такое первичная полоска? В развитии каких животных есть эта стадия?
6. Какая структура в первичной полоске птиц гомологична дорсальной губе бластопора амфибий?
7. Что такое клеточная дифференцировка?
8. В чем состоит клеточная дифференцировка на стадии гастрюлы?
9. К чему может привести задержка зародыша человека в маточной трубе до стадии гастрюлы?

### ***Задание на дом***

1. Биология: учеб. для вузов: в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2007. Т. 1: 7.5.3, 7.6.1 (С. 311–334), 8.2.4, 8.2.5, 8.3.3, 8.3.5.
2. Биология: учеб. для вузов: в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2014. Т. 1: 7.4.3, 7.5.1 (С. 483–484), 8.2.4, 8.2.5, 8.3.3.
3. Биология: учеб. для вузов: в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2007. Т. 1: 7.5.4, 7.6.1 (С. 314–317), 9.1, 9.2, 9.3.
4. Биология: учеб. для вузов: в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2014. Т. 1: 7.4.4, 7.5.1 (С. 484–489), 9.1, 9.2, 9.3.

# Занятие 3. Первичный органогенез. Нейруляция. Образование осевых структур и закладка плана строения. Провизорные органы амниот

---

## *Цель занятия:*

1. Знать характеристику первичного органогенеза и уметь определять на препаратах его стадии.
2. Знать и уметь находить на препаратах производные зародышевых листков.
3. Знать основные клеточные механизмы онтогенеза. Уметь объяснять возникновение ряда врожденных пороков развития нарушением частных и общих механизмов морфогенеза.
4. Знать развитие, строение и функции провизорных органов у высших позвоночных и человека и иметь представление о нарушениях их формирования.

## **Сущность первичного органогенеза**

Гисто- и органогенез — образование тканей и органов зародыша. Различают *первичный органогенез*, или *нейруляцию*, в ходе которой у Хордовых формируется *осевой комплекс органов*: нервная трубка, хорда, вторичная кишка и мезодермальные комплексы. Собственно *органогенез* приводит к формированию отдельных органов. В основе этих процессов лежат следующие онтогенетические механизмы:

- пролиферация (размножение клеток),
- миграция (перемещение клеток),
- запрограммированная клеточная гибель (апоптоз),
- избирательная сортировка и адгезия (слипание) клеток,
- контактные и дистантные взаимодействия клеток.
- детерминация — возникновение качественных различий между частями развивающегося организма, которые предопределяют их дальнейшую судьбу (предшествует дифференцировке).
- дифференцировка — специализация клеток, отражающая их способность к тем или иным функциям.

В отличие от дробления и гастрюляции первичный органогенез у представителей хордовых протекает сходно. Единый план строения этих

животных определяется тем, что у всех хордовых первичный организатор — хорда — индуцирует развитие над собой нервной трубки. По бокам от хорды располагаются сомиты, а вентрально — вторичная кишка.

Двуслойная гастрולה ланцетника включает наружный слой — эктодерму и внутренний — энтодерму. Внутренний слой образует стенку первичной кишки (архентерона), в состав которой, кроме собственно энтодермы, входят также зачатки хорды и мезодермы. Индукционное воздействие хордо-мезодермы вызывает дифференцировку спинной эктодермы в *нейроэктодерму* и последовательное образование из нее *нервной пластинки*, *нервного желобка* и *нервной трубки* с полостью *нервоцелем* (рис. 17).

Параллельно с образованием нервной трубки у ланцетника обособляется *мезодерма* из боковых участков первичного кишечника энтеропельным способом, а внутри мезодермальных зачатков образуется *целом*. Медиальная часть крыши архентерона сворачивается в трубку, а затем образует плотный тяж — *хорду*. Кишечная энтодерма, составляющая дно первичной кишки, тоже сворачивается в трубку с образованием *вторичной кишки*.

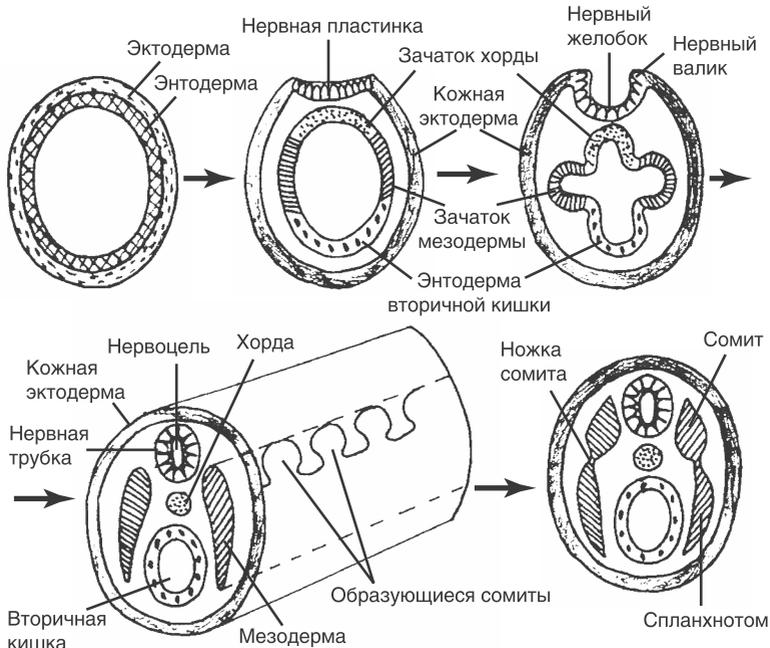
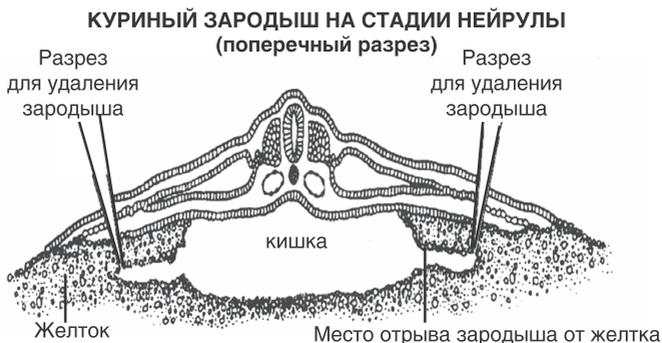
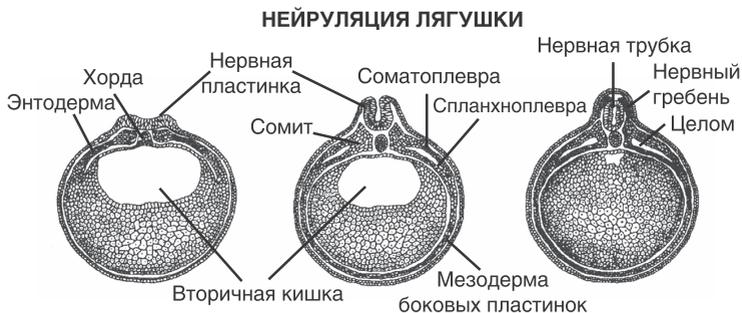
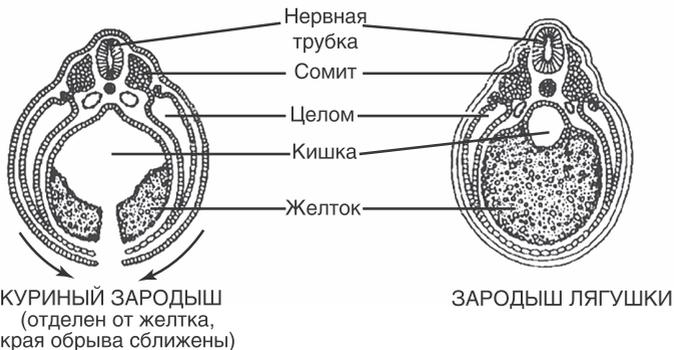


Рис. 17. Первичный органогенез у ланцетника.

У позвоночных нейроэктодерма ограничена по краям *нервными (медулярными) валиками*. При смыкании нервных валиков часть их клеток образует нервный гребень, парные скопления клеток по бокам от нервной трубки. Клетки нервного гребня затем мигрируют в разных направлениях и дают разные производные: *спинномозговые* и *вегета-*



**СРАВНЕНИЕ ЗАРОДЫШЕЙ АМФИБИЙ И ПТИЦ НА СТАДИИ НЕЙРУЛЫ**



**Рис. 18.** Первичный органогенез у амфибий (лягушка) и птиц (курица).

тивные ганглии, хроматофоры кожи, мозговое вещество надпочечников, элементы висцерального черепа. Мезодерма частично (у амфибий) или полностью (у амниот) обособляется уже в ходе гастрюляции в виде хордо-мезодермального зачатка. Затем происходит обособление хорды от мезодермы и дифференцировка мезодермы. За счет процессов сгущения и разряжения клеток на спинной стороне в направлении от головы к хвосту мезодерма образует парные *сомиты*, которые соединяются *сомитной ножкой (нефрогонотомом)* с вентральной несегментированной частью мезодермы — *спланхнотомом (боковой пластинкой)*. Затем сомиты дифференцируются на *дерматомы, миотомы и склеротомы*, а клетки боковой пластинки расходятся, образуя *соматоплевру* (наружный — париетальный листок мезодермы) и *спланхноплевру* (внутренний — висцеральный листок мезодермы), между которыми формируется вторичная полость тела — *целом* (рис. 18).

Особенностью первичного органогенеза у птиц, рептилий и млекопитающих является более позднее формирование вторичной кишки (рис. 18).

### Задание

1. Зарисуйте нейрулу амфибии (фото микропрепарата). Сделайте обозначения: 1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — полость вторичной кишки, 4 — хорда, 5 — сомиты, 6 — боковая пластинка, 7 — нервная трубка (нервный желобок), 8 — невроцель (нервные валики).



Рис. 19. Производные зародышевых листков.

2. Зарисуйте нейрулу птиц (фото микропрепарата). Сделайте обозначения:  
1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — нервная трубка, 4 — невроцель,  
5 — хорда, 6 — сомиты, 7 — ножка сомита, 8 — спланхноплевра,  
9 — соматоплевра. (Факультативно). Укажите на гомологичные структуры в нейрулах изученных объектов.
3. Изучите производные зародышевых листков (рис. 19).

## Нарушения на стадии первичного органогенеза

На стадии нейруляции в процесс морфогенеза вовлечен весь зародыш, поэтому нарушения морфогенеза на данном этапе развития приводят к возникновению комплекса пороков развития, обычно несовместимых с жизнью. Примером может служить нарушение формирования у плода человека спинного мозга, который представляет собой деформированную нервную пластинку, не погруженную под кожную эктодерму. Такая аномалия называется платиневрией. Она сопровождается обычно микроцефалией или анэнцефалией и не совместима с жизнью.

При углублении дифференцировки в дальнейшем развитии нарушения морфогенетических процессов лежат в основе возникновения уродств, объем и тяжесть которых будут тем меньше, чем на более поздних этапах они возникли (например, расщелина губы и неба, синдактилия — сращение пальцев и др.).

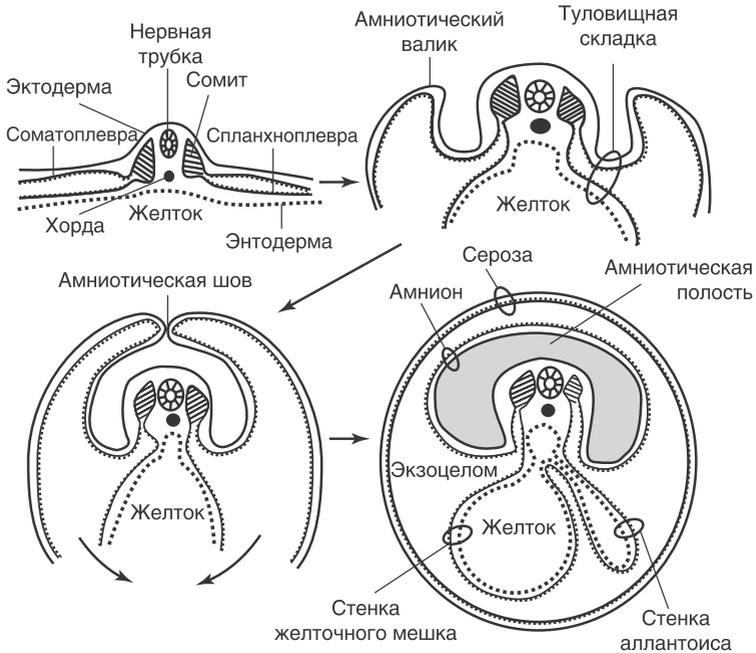
### *Задание*

Изучите фотографии с пороками развития: платиневрия и анэнцефалия, *spina bifida*, заячья губа и волчья пасть.

## Провизорные органы, их значение

*Провизорными* называются временные органы, функционирующие у личинок и зародышей и отсутствующие во взрослом состоянии. К ним относятся: *желточный мешок*, *амнион*, *сероза* (или *хорион*) и *аллантоис*. Среди перечисленных органов желточный мешок эволюционно более ранний. Формирование аллантоиса и зародышевых оболочек, амниона, серозы (хориона) позволило осуществить переход эмбрионального развития из водной среды в наземную (рис. 20).

Эти провизорные органы представлены у амниот (рептилий, птиц и млекопитающих). У представителей классов Круглоротые, Рыбы и Амфибии, объединенных в группу низших позвоночных — анамний, из этих органов есть только желточный мешок. Их размножение и развитие происходит в воде, где зародыш достаточно снабжен кислородом,



**Рис. 20.** Схематичное изображение формирования провизорных органов и зародышевых оболочек у птиц.

гарантирован от высыхания и поэтому его развитие не осложняется образованием зародышевых оболочек и аллантаоиса.

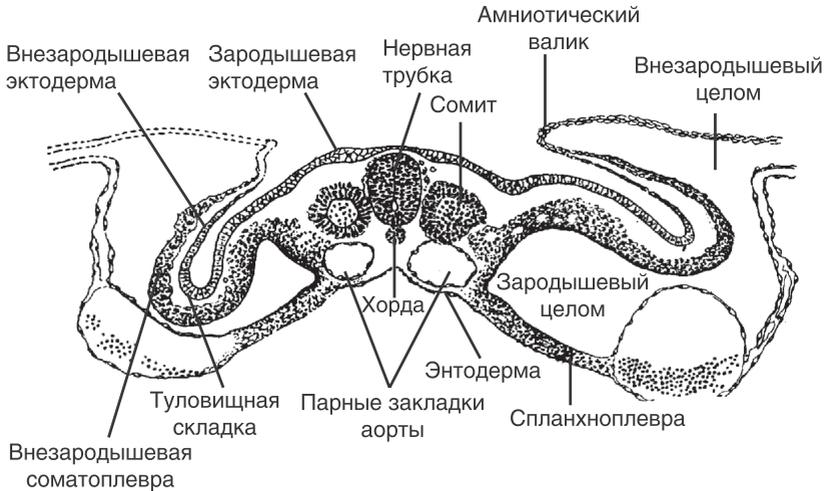
**Задание**

1. Заполните таблицу 4, сравнив анамний и амниот.
2. Проанализируйте таблицу и ответьте на следующие вопросы:
  - на чем основано деление позвоночных на группы анамний и амниот?
  - какие изменения в онтогенезе амниот имеют приспособительное значение и обеспечивают развитие зародыша на суше?
3. Изучите схему образования провизорных органов на примере куриного эмбриона (рис. 20).

**Таблица 4.** Сравнение анамний и амниот

Группы	Анамнии	Амниоты
Классы		
Среда для размножения и развития		
Сравнительные размеры яиц и желтка в них		
Наличие зародышевых оболочек		

В процессе образования провизорных органов у куриного эмбриона происходит формирование *туловищных складок*, с помощью которых зародыш обособляется от внезародышевых частей. При этом внезародышевые эктодерма и париетальный листок мезодермы приподнимаются и образуют *амниотические валики*, которые срастаются над зародышем (рис. 21).



**Рис. 21.** Стадия амниотических валиков у куриного зародыша (поперечный срез).

Образующиеся в результате амнион и сероза сформированы внезародышевой эктодермой и *пристеночным (париетальным) листком мезодермы*. Одновременно внезародышевые энто- и мезодерма обрастают желток и срастаются под ним. В состав стенки *желточного мешка* и *аллантоиса* (вырост кишки зародыша) входят *внезародышевая энтодерма*, образованная разрастающимся гипобластом, и *внутренний (висцеральный) листок мезодермы*.

**Амнион** — ближайшая к зародышу водная оболочка, обеспечивает его защиту и создает оптимальную среду для развития. **Желточный мешок** участвует в кроветворении и образовании первичных половых клеток, кроме того, он выполняет функции питания. **Аллантоис** (зародышевый мочевой пузырь) накапливает продукты выделения зародыша и принимает участие в дыхании. **Сероза** (хорион у млекопитающих) — наружная зародышевая оболочка участвующая в дыхании и питании зародыша.

### Задание

Рассмотрите стадию образования туловищных складок и амниотических валиков у куриного зародыша (фото микропрепарата). Зарисуйте и сделайте обозначения: 1 — туловищные складки, 2 — амниотические валики, 3 — эктодерма, 4 — энтодерма, 5 — нервная трубка, 6 — хорда, 7 — сомиты, 8 — дерматом, 9 — миотом, 10 — склеротом, 11 — нефротом, 12 — соматоплевра, 13 — зародышевый целом, 14 — внезародышевый целом, 15 — спланхноплева.

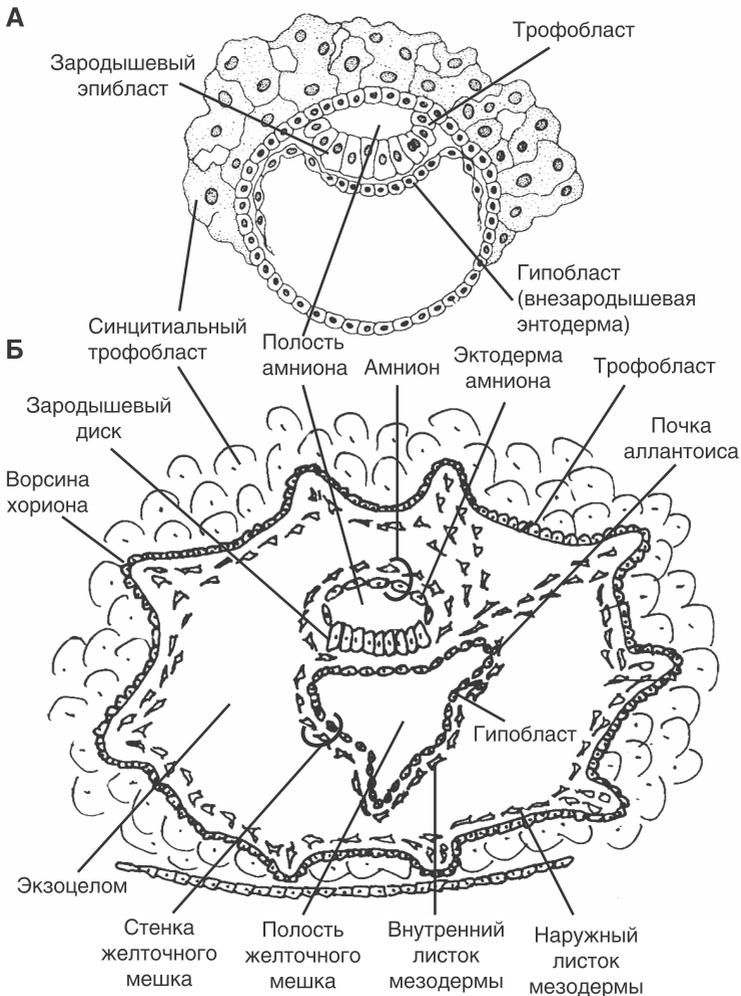
### Провизорные органы человека

Имплантиция бластоцисты в стенку матки начинается с 7-х суток после оплодотворения и продолжается около 40 ч. При имплантации зародыш полностью погружается в ткани слизистой оболочки матки. В первой стадии (*адгезии*) трофобласт прикрепляется к слизистой оболочке матки и в нем начинают дифференцироваться два слоя — цитотрофобласт и синцитиотрофобласт. Во время второй стадии (инвазия) синцитиотрофобласт, продуцируя протеолитические ферменты, разрушает слизистую оболочку матки. При этом формирующиеся ворсинки трофобласта, внедряясь в матку, последовательно разрушают ее эпителий, затем подлежащую соединительную ткань и стенки сосудов, и трофобласт вступает в непосредственный контакт с кровью материнских сосудов. В начале (первые 2 недели) трофобласт потребляет продукты распада материнских тканей (гистиотрофный тип питания), затем питание зародыша осуществляется непосредственно из материнской крови (гематотрофный тип питания). Из крови матери зародыш получает не только все питательные вещества, но и кислород, необходимый для дыхания. Гематотрофный тип питания, сменяющий гистиотрофный, сопровождается переходом к качественно новому этапу эмбриогенеза — ко второй фазе гастрюляции и закладке внезародышевых органов.

*Амнион* у человека хорошо выражен и выполняет защитную функцию. Он начинает формироваться сразу после образования бластоцисты и начала ее имплантации за счет расслоения клеток внутренней клеточной массы эмбриобласта на 8-й день развития (рис. 22, А).

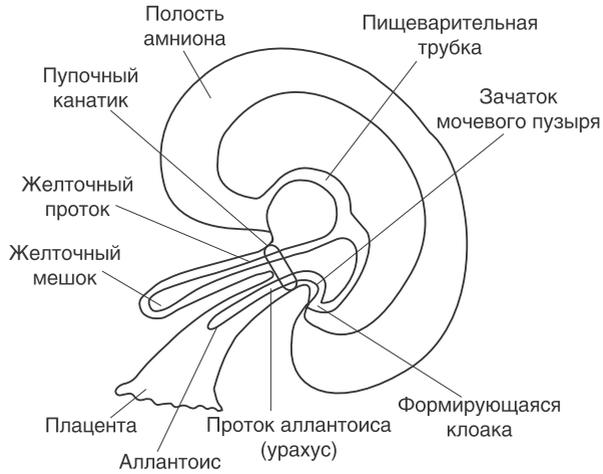
*Хорион* у человека соответствует серозной оболочке. Он образуется на 12-13-е сутки развития из трофобласта бластоцисты. В состав его стенки входит трофобласт и париетальный листок мезодермы. Хорион выполняет функцию связи зародыша с организмом матери. Ворсинки хориона образуют зародышевую часть плаценты (рис. 22, Б).

*Желточный мешок* у человека почти не содержит желтка и практически не выполняет трофической функции. Он образуется на месте



**Рис. 22.** Зародыш человека на 8-й (А) и на 13-й (Б) день эмбрионального развития.

полости бластоцисты на 9-й день развития. Желточный мешок является первичным кроветворным органом и поставщиком первичных половых клеток, накапливающихся в его стенке. При этом сохраняется его непосредственная связь с кишкой зародыша через желточный проток, проходящий в пупочном канатике (рис. 22, 23).

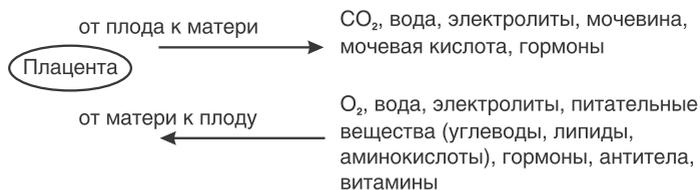


**Рис. 23.** Зародыш человека на 4-5-й неделе эмбрионального развития.

*Аллантаоис* образуется на 13-е сутки эмбриогенеза. В ходе развития проксимальная часть аллантаоиса становится мочевым пузырем, а дистальная часть — урахус — является протоком, осуществляющим связь аллантаоиса сначала с задней кишкой, а затем с мочевым пузырем зародыша. Урахус находится в пупочном канатике, позднее он редуцируется, а соединительнотканная часть его становится пупочно-пузырной связкой. Так как продукты диссимиляции зародыша выводятся через плаценту в кровь и выделительную систему матери, то аллантаоис у человека сильно уменьшается в размерах. Его энтодермальная часть значительно уменьшается, а мезодермальная разрастается и формирует пупочные кровеносные сосуды, которые переходят на хорион и образуют сосудистый компонент плаценты (рис. 23).

*Плацента* у человека имеет хориоаллантаоидное происхождение. Это область, где тесно прилегают друг к другу ткани хориона и слизистая матки. Сосуды материнской части плаценты утрачивают свою непрерывность и ворсины хориона омываются кровью. Мезодермальная часть аллантаоиса формирует сосудистую часть плаценты и сосуды пупочного канатика. Из крови матери по сосудам пуповины зародыш получает кислород, питательные вещества и антитела. Сам зародыш через плаценту в кровь матери выводит продукты диссимиляции (рис. 24).

Напомним, что провизорные органы развиваются из тех же тканей, что и плод, поэтому исследование провизорных органов позволяет судить о генотипе плода. К методам пренатальной диагностики относятся:



**Рис. 24.** Обмен между материнским организмом и зародышем.

амниоцентез, биопсия хориона, кордоцентез, УЗИ диагностика и ряд других методов.

### **Задание**

Нарисуйте схематично строение зародыша человека (рис. 23).

## **Аномалии развития и редукции провизорных органов у человека**

Нарушение развития и функций провизорных органов может привести к возникновению уродств плода, осложнять нормальное течение беременности и родов.

**Патология хориона.** Зародышевые оболочки более устойчивы к повреждающим воздействиям, чем сам зародыш. Иногда зародыш погибает и рассасывается, а хорион продолжает разрастаться в слизистой оболочке матки. Возникает «пустой» плодный пузырь. В акушерской практике встречается аномалия развития — пузырный занос, при котором ворсинки хориона усиленно разрастаются, приобретая вид, напоминающий грозди винограда. Разрастание хориона в тканях слизистой оболочки матки могут приобрести злокачественный характер (группа опухолей — хориоэпителиомы).

**Патологии амниона.** Амниотические нити, перетяжки, сращения — пороки развития амниона в виде тканевых тяжей, имеющих вид лент, шнуров. Эти аномалии возникают во 2-й половине беременности. Пороки развития плода, возникающие в результате действия тяжей, называются *амниогенными*. К ним относятся: перетяжки и ампутации конечностей, чаще концевых фаланг, расщелины головы, лица и позвоночника. Изменения функций амниотической оболочки может приводить к нарушению процессов секреции и резорбции амниотической жидкости. В результате недостаточной или избыточной продукции вод возникает *маловодие* или *многоводие*.

**Аномалии редукции желточного протока и урахуса.** Желточный мешок связан со средней кишкой желточным протоком. У 2-4% людей

желточный проток не подвергается обратному развитию, вследствие чего возникают такие аномалии, как пупочно-кишечные свищи или дивертикулы Меккеля. При образовании пупочно-кишечного свища из пупка выделяется содержимое тонкой кишки. Дивертикул Меккеля представляет собой выпячивание подвздошной кишки длиной 5–6 см. Свободно свисая в брюшную полость, он может прикрепляться к брыжейке кишечника, мочевому пузырю и другим органам, вызывая кишечную непроходимость и воспалительные процессы.

**Незаращение урахуса.** Эта патология приводит к сохранению связи между мочевым пузырем и пупочным кольцом, что может сопровождаться выделением мочи из пупка (пузырно-пупочный свищ) или образованием дивертикула мочевого пузыря.

### Задание

Рассмотрите таблицу 5, изучите образование, функции и патологии провизорных органов.

**Таблица 5.** Провизорные органы амниот

Орган	Амнион	Сероза*	Желточный мешок	Аллантоис
Источник образования	Внезародышевые эктодерма и наружный листок мезодермы			
		Хорион — трофобласт и внезародышевый наружный листок мезодермы		
Способ образования	Путем формирования и смыкания амниотических валиков на стадии органогенеза			
у человека	Путем расщепления эпибласта на стадии ранней гастролы			

Окончание табл. 5.

Орган	Амнион	Сероза*	Желточный мешок	Аллантоис
Функции	Создание оптимальной среды для развития, защита от высыхания, механических повреждений, инфицирования	Принимает участие в дыхании	Питание зародыша, образование первичных половых клеток и клеток крови (первичный кроветворный орган)	Накопление продуктов выделения, участвует в дыхании
у человека и других плацентарных млекопитающих	Те же	Образование зародышевой части плаценты	Образование первичных половых клеток и клеток крови (первичный кроветворный орган)	Проксимальная часть — мочевого пузыря, дистальная часть — мезодерма, формирующая сосуды зародышевой части плаценты
Начало формирования у человека (сутки эмбриогенеза)	8-е	12-13-е	9-е	13-е
Патология у человека	Амниотические тяжи (ампутация пальцев и т.п.), многоводие, маловодие (инфицирование плода)	Разрастание хориона после гибели зародыша (пузырный занос, хориоэпителиома)	Нарушение редукции желточного протока (кишечно-пупочный свищ, дивертикул Меккеля)	Нарушение редукции урахуса — протока аллантоиса (пузырно-пупочный свищ, дивертикул мочевого пузыря)

**Примечание.** \*Хорион у человека и других плацентарных млекопитающих.

**Вопросы для самоконтроля**

1. Почему у всех хордовых нейруляция происходит однотипно?
2. Как образуется у хордовых нервная трубка?
3. Что называется сомитами? Что из них развивается?
4. Какова судьба клеток нервного гребня в развитии?
5. Доброкачественная эмбриональная опухоль (тератома), удаленная у больного, содержит волосы, кожу и даже элементы зубов. Из какого зародышевого листка она образована?
6. Какие элементарные клеточные процессы можно наблюдать в развивающемся зародыше на стадии нейруляции?
7. Что такое целом? Есть ли целом у взрослых людей?
8. Какова роль хорды в развитии позвоночных?
9. У новорожденного ребенка *spina bifida*. Какие клеточные механизмы онтогенеза нарушились?
10. Что такое сегментная или сомитная ножка и что из нее развивается?
11. В чем особенность образования амниона у человека по сравнению с птицами и пресмыкающимися?
12. Как формируется хорион у человека и какие функции он выполняет?
13. Что такое имплантация? Когда и как она происходит у человека?
14. Какова судьба трофобласта в зародышевом развитии у человека?
15. Как формируется плацента и какие функции она выполняет?
16. Как изменяется аллантаис и его функции у человека в сравнении с яйцекладущими амниотами?
17. Что такое урахус? Как он возникает?
18. Играет ли роль в питании зародыша человека желточный мешок?
19. Назовите компоненты пупочного канатика.
20. Ситуационные задачи
21. Как можно объяснить рождение двух близнецов с одной плацентой?
22. Как можно объяснить рождение двух близнецов, окруженных разными оболочками и имеющих две разные плаценты?
23. Как можно объяснить рождение ребенка, покрытого полупрозрачной оболочкой, заполненной жидкостью?
24. При вскрытии трупа новорожденного ребенка, умершего от родовой травмы, обнаружен слепой вырост тонкой кишки, соединяющийся связкой с областью пупка. Что это за образование?
25. Что такое дивертикул Меккеля и какие осложнения, связанные с ним, наблюдаются в хирургической практике?
26. Через пупочное отверстие новорожденного ребенка выделяется содержимое тонкого кишечника. Как это объяснить?
27. При аденоме простаты может отмечаться выделение мочи из пупка. Как это объяснить?

***Задание на дом***

1. Учебник биологии в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2007. Т. 2: 13.2, 13.3, 13.5.4, 13.5.5, 13.5.6,13.5.7.
2. Учебник биологии в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2014. Т. 2: 13.2, 13.3, 13.5.
3. Учебник биологии в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2007. 2007. Т. 2: 14.4.
4. Учебник биологии в 2-х тт. / Под ред. В.Н. Ярыгина. М., 2014. Т. 2: 14.4.

Учебное издание

*Волков Игорь Николаевич  
Ивченко Татьяна Николаевна  
Мустафин Александр Газисович  
Ромашевская Елена Ивановна  
Хрущова Ольга Николаевна  
Черных Галина Васильевна*

## **Онтогенез и филогенез Хордовых**

**Учебное пособие**

**ЧАСТЬ 1**

Редактор Д.С. Рыжова  
Оформление Т.В. Нестерова, О.В. Устинкова

Подписано в печать 26.11.2018. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Печ. л. 3,25.  
Доп. тираж 2000 экз. Заказ № 0909-19-1.

Отпечатано в типографии «Майер».  
г. Санкт-Петербург, Троицкий просп., д. 6.  
+7 (812) 448-13-11. spb@mayer-print.ru

ISBN 978-5-88458-417-4



9 785884 584174