

Документ подписан простой электронной подписью

Информация о владельце:

ФИО: Задорожная Людмила Ивановна

Должность: Проректор по учебной работе

Дата подписания: 13.09.2023 07:15:30

Уникальный программный ключ:

faa404d1aeb2a023b5f4a331ee5ddc540496512d

## **КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ОБЩЕЙ ЭМБРИОЛОГИИ**

## ЛЕКЦИЯ № 1

### Введение в общую эмбриологию.

#### Строение и биологические свойства сперматозоидов

1. Роль общей эмбриологии в развитии животноводства и ветеринарной медицины.
2. Сущность и назначение полового размножения сельскохозяйственных животных.
3. Онтогенез и его периодизация.
4. Общая характеристика свойств половых клеток.
5. Микроскопическое и ультрамикроскопическое строение сперматозоидов.
6. Биологические свойства сперматозоидов.

Без глубоких знаний основ общей эмбриологии в современных условиях нельзя на высоком уровне вести селекционную работу, обеспечивать воспроизводство стада, совершенствовать приемы биотехники размножения, выяснять причинно-следственные связи в патогенезе незаразных болезней животных.

Размножение у сельскохозяйственных и домашних животных-объектов внимания и приложения профессиональных усилий врачей ветеринарной медицины - половое, посредством взаимной ассимиляции мужских и женских половых клеток - гамет (gamete, gametes - жена, муж), значительно отличающихся по своим морфологическим и некоторым биологическим свойствам. Такой способ размножения называется анизогамным (anisos - неравный).

Половые клетки выступают в роли носителей наследственной информации отцовского и материнского организмов. Объединение в одном новом организме двух разных начал обеспечивает потомкам более широкие возможности для приспособления к меняющимся факторам внешней среды, т.е. повышает их жизнеспособность.

Исходя из этого главного условия развития жизни, вытекает, что более устойчивыми к неблагоприятным и стрессовым факторам среды, способными противостоять болезнетворным микроорганизмам, наиболее отзывчивыми к улучшению технологических параметров содержания повышением своей продуктивности будут особи, полученные путем гибридизации. В то же время близкородственное разведение животных может привести к их изнеживанию и проявлению многих рецессивных признаков.

Весь период жизни каждой отдельной особи из царства животных от ее возникновения и до самой смерти принято обозначать термином **онтогенез** (ontos - существо, genesis - развитие). Он, в свою очередь, складывается из **прогенеза** (pro - до, перед, раньше), **эмбриогенеза** (embryon - зародыш) и **постнатального** (post - после, natalis - связанное с рождением) развития.

**Прогенез** представляет собой совокупность стадий развития и формирования половых клеток у самцов и самок.

**Эмбриогенез** - это зародышевый этап развития особи. Включает цепь сложных взаимосвязанных превращений, приводящих к появлению многоклеточных организмов, способных существовать во внешней среде.

**Постнатальный онтогенез** составляет у домашних животных самый продолжительный отрезок жизни, в течение которого они растут, достигают возраста половой и физической зрелости, расцвета своих продуктивных свойств, а затем стареют и умирают.

В задачу курса общей эмбриологии для студентов факультета ветеринарной медицины входит изучение строения, биологических свойств и развития половых клеток и наиболее ранних этапов эмбриогенеза представителей некоторых классов животных из типа хордовых, так как к последнему относятся основные объекты нашей хозяйственной и лечебной деятельности.

#### Строение, биологические свойства и развитие половых клеток.

Половые клетки самцов открыты в числе первых в семенной жидкости человека в 1677 году видным голландским микроскопистом А. Ван Левенгуком. Было выяснено, что они представляют собой мелкие подвижные структуры, напоминающие по принципу строения сами макроорганизмы, отчего им и было присвоено название сперматозоиды, т.е. существа спермы, подобные животным.

Яйцеклетки у самок млекопитающих морфологически выявлены значительно позднее, в 1828 году, крупнейшим русским гистологом и эмбриологом К.М. Бэр. Это округлые, неподвижные клетки с определенным запасом желтка.

При выраженных различиях в строении и физиологических свойствах половые клетки самцов и самок обладают рядом общих признаков:

1. Яйцеклетки и сперматозоиды являются носителями строго определенной наследственной информации об отцовском и материнском организмах.
2. Хроматин ядер зрелых половых клеток заключает в себе гаплоидный набор хромосом.
3. Зрелые половые клетки не способны к делению.
4. Сперматозоиды и яйцеклетки у животных с внутренним оплодотворением не выносят воздействия факторов внешней среды, в которой они погибают практически сразу.

5. Даже в благоприятной среде половых путей самки переживаемость гамет обоих типов и сохранение ими оплодотворяющей способности составляет, как правило, 10-30 часов.

6. Мужские и женские гаметы проявляют высокую способность сохранять свои жизненные свойства лишь в условиях низкой температуры, на чем основаны технологии искусственного осеменения и трансплантации зародышей.

#### **Строение и биологические свойства сперматозоидов.**

Половые клетки самцов - это жгутиковые клетки, имеющие своеобразную бичевидную форму, с последовательным размещением основных органелл, что позволяет выделить в каждой из них головку, шейку, тело (связующий отдел) и хвостик.

Головка сперматозоида является самой существенной и объемной его частью. У животных с внешним оплодотворением она симметрична, имеет правильную форму (например, у щук - шаровидная). У животных с внутренним оплодотворением форма головки асимметричная, что обеспечивает вращение спермия вокруг продольной оси и прямолинейное поступательное его движение. Так, у сперматозоидов петуха она пиявкообразная, у самца полевой мыши - серповидная, а у представителей сельскохозяйственных млекопитающих головка имеет грушевидную форму, но с уплощенной поверхностью одного края, что в целом придает ей вид ковша.

Многие неблагоприятные воздействия, например, кислая среда при воспалительных процессах в половых путях самки, могут вызвать набухание головки, что приводит к утере способности сперматозоидов к вращению, а следовательно, и к прекращению поступательного прямолинейного движения.

Большая часть головки у сперматозоидов занята ядром, а самая передняя образует головной чехлик с акросомой (acros - верхний, крайний, soma - тело). В акросоме видоизмененный пластинчатый комплекс накапливает ферменты (гиалуронидаза, протеазы), с помощью которых сперматозоиды проходят через вторичные оболочки яйцеклеток к оволемме, чтобы обеспечить оплодотворение. При этом разрушаются межклеточные связи, формируемые гиалуроновой кислотой в лучистом венце, а также гликопротеиды основного вещества прозрачной оболочки.

Позади ядра, в шейке клетки, расположены одна за другой две центриоли центросомы - проксимальная и дистальная. Проксимальная центриоль лежит в цитоплазме свободно, при оплодотворении она вносится в яйцеклетку для образования клеточного центра зиготы. Дистальная связана с осевой нитью, представляющей собой специальную органеллу сперматозоида - сократительный аппарат, которая вырастает из этой центриоли на стадии его формирования.

Состоит осевая нить, как и любая ресничка или жгутик, из 9 периферических дублетов тубулиновых микротрубочек, соединенных короткими динеиновыми мостиками (ручками), и центрального, микротрубочки которого связываются длинными радиальными нитями с определенными периферическими дублетами, что формирует только одну плоскость сокращения самой осевой нити. Это, в свою очередь, обеспечивает биение хвостика тоже в одной только плоскости.

В области тела сперматозоида вокруг осевой нити выстраиваются в виде спирально закрученной цепочки митохондрии (спиральная нить), богатые АТФ. Здесь же скапливаются значительные запасы гликогена. Таким образом формируется энергетический центр половой клетки самца.

В области хвостика цитоплазма быстро убывает, так что в его конечной части осевая нить одета только плазмолеммой.

Величина мужских гамет у представителей разных классов и видов животных колеблется в широких пределах. При этом не удается выявить какой-либо коррелятивной закономерности ее средних показателей с размерами и массой тела самих самцов:

Человек - 53 мкм; крыса - 189 мкм;  
бык - 57 мкм; петух - 170 мкм;  
жеребец - 47 мкм; воробей - 200 мкм;  
хряк - 49 мкм; лягушка - 100 мкм;  
баран - 57 мкм; тритон - 300 мкм;  
морская свинка - 100 мкм; крокодил - 20 мкм.

Учитывая то обстоятельство, что для организма самки сперматозоиды выступают в роли генетически чужеродных клеток, они подвергаются массивной атаке со стороны ее защитных клеточных и гуморальных факторов, а поэтому вынуждены еще в канале придатка семенника приобретать дополнительную липопротеиновую оболочку за счет секретов эпителиоцитов для маскировки своих антигенов. Здесь же в плазмолемме сперматозоидов создается устойчивый отрицательный ионный потенциал, что обеспечивает их взаимное отталкивание и свободное продвижение вперед против слабого встречного тока жидкости (реотаксис), образующейся за счет усиления секреторной активности генитальных желез самки в эстральную фазу полового цикла.

Скорость движения сперматозоидов составляет 2-5 мм в минуту. Такая скорость позволяет им в течение 6-9 часов достигать передней трети яйцеводов, где и осуществляется оплодотворение.

Для успешности оплодотворения необходимо, чтобы до яйцеклетки дошло, как минимум, несколько десятков тысяч мужских гамет. В пути их большая часть погибает. Поэтому природа проявляет в основном вопросе продолжения жизни необычайную щедрость при общей своей рациональности и скупости. При естественном осеменении во влагалище (коровы, овцы, козы) или в матку (кобылы, свиньи) вводится огромное количество сперматозоидов. Их в одном эякуляте спермы насчитывается:

Мужчины - 300-500 млн., хряк - 40-50 млрд.,  
бык - 4-14 млрд., баран - 2-4 млрд.,  
жеребец - 3-15 млрд., петух - 0,3-0,4 млрд.

Губительный эффект на сперматозоиды оказывают высокая температура, ультрафиолетовое облучение, кислая среда, соли тяжелых металлов. Неблагоприятное влияние проявляется при воздействии радиационного излучения, алкоголя, никотина, наркотических веществ, антибиотиков и других сильнодействующих лекарственных препаратов. Влияние всех перечисленных факторов надо учитывать при организации процессов воспроизводства, равно как и сроки переживаемости сперматозоидов в половых путях самок:

Крольчих - 8-12 часов, кур - 30-40 дней,  
коров - 25-30 часов, женщин - 5-8 дней. овец - 30-36 часов.

## **ЛЕКЦИЯ №2**

### **Строение, биологические свойства и классификация яйцеклеток.**

#### **Гаметогенез**

1. Особенности строения яйцеклеток.
2. Биологические свойства яйцеклеток.
3. Классификация яйцеклеток.
4. Общая характеристика гаметогенеза.
5. Сперматогенез.
6. Овогенез.

**Яйцеклетки** (овоциты, ovum - яйцо) - неподвижные, округлой формы клетки, накапливающие в цитоплазме у представителей разных классов животных различное количество питательных веществ углеводной, белковой и липидной природы, получающих общее название желтка. Суммарный запас трофических желтковых включений в яйце самок определяется особенностями морфологической организации определенных классов животных, длительностью и условиями эмбрионального развития, наличием или отсутствием личиночного метаморфоза.

Самые мелкие размеры свойственны яйцеклеткам самок наиболее примитивно организованных классов животных (ланцетники), живущих в водной среде, и представителям самых совершенных форм организации, составляющих класс млекопитающих, перешедших к внутриутробному характеру зародышевого развития. Размер яйцеклеток у ланцетника равен приблизительно 100 мкм, у самок сельскохозяйственных животных при наличии у них сложно устроенных вторичных оболочек - 120-140 мкм, т.е. практически одинаковый.

Однако даже при такой малой величине клеток их ядерно-плазменное отношение сдвинуто в десятки тысяч раз в пользу цитоплазмы.

Особенно крупные яйцеклетки обнаруживаются у представителей классов рептилий и птиц, что определяется их наземным развитием в условиях суши.

Относительно мелкое, округлой формы, с хорошо выраженным ядрышком и мелкозернистым хроматином ядро по-разному смещено к какому-либо краю клетки из-за сильного развития эндоплазматической сети и пластинчатого комплекса, обеспечивающих накопление желтка.

Типичное краевое положение ядра характерно для яйцеклеток с большими запасами желтка (птицы), незначительное смещение от центра - для маложелтковых яйцеклеток ланцетников и млекопитающих.

Свободные рибосомы обнаруживаются в цитоплазме клеток в небольшом количестве, в умеренном - митохондриях. Для зрелых яйцеклеток характерно отсутствие центросомы, которую они теряют на стадии созревания в процессе второго деления мейоза.

В периферической зоне цитоплазмы яйцеклеток накапливаются специфические для них кортикальные гранулы, содержащие гликозаминогликаны, участвующие в формировании оболочки оплодотворения.

Одной из главных особенностей строения яйцеклеток является формирование у них в процессе овогенеза вторичных, а у птиц и третичных оболочек. Плазмолемма яйцеклеток представляет собой их первичную оболочку, называемую оволеммой. На стадии роста за счет вспомогательных фолликулярных клеток яичников и собственно овоцита образуются вторичные оболочки: не клеточная блестящая (прозрачная) и клеточная - лучистый венец.

Ближайшая к оволемме прозрачная оболочка состоит из гликозаминогликанов и белков. Она выполняет защитную функцию, обеспечивает доставку к овоциту питательных веществ, необходимых для осуществления процессов ее жизнедеятельности и формирования желтка; играет важную роль в иммунных

взаимодействиях со сперматозоидами и защите яйца от возможного попадания чужеродных антигенов из крови, омывающей фолликулы. Для активизации обменных процессов овоцит и фолликулярные клетки лучистого венца выпячивают в блестящую оболочку, навстречу друг к другу, микроворсинки.

Лучистый венец формируется у растущих (вторичных) фолликулов за счет размножения и роста поддерживающих фолликулярных клеток, входящих в состав примордиальных фолликулов. Вследствие гормональной активизации первичные, функционально неактивные вспомогательные клетки делятся митотически, увеличиваются в размерах, меняя свою форму от плоской до кубической и призматической. Высокие призматические клетки, плотно одевая овоцит, формируют вокруг него своеобразную корону из радиально расположенных и самих тел клеток, и их удлинённых ядер.

У яиц птиц вторичные оболочки выражены слабо, но зато у них получают особенно сильное развитие третичные оболочки, отсутствующие у млекопитающих. Третичные оболочки формируются за счет активной функции желез разных отделов яйцевода, наслаивающих последовательно свои секреты на уже оплодотворенную яйцеклетку при ее медленном перемещении в клоаку. В результате образуются белковая, наружная и внутренняя подскорлуповые, скорлуповая и надскорлуповая оболочки, выполняющие защитные и трофические функции при развитии птичьих эмбрионов в достаточно экстремальных для них условиях суши.

### **Классификация яйцеклеток.**

Зрелые яйцеклетки разных классов хордовых животных классифицируют по двум основным признакам - количеству накопленных желтковых включений и характеру распределения желтка в их цитоплазме.

По количеству желтка различают маложелтковые **олиголецитальные** (oligos - мало, lecithos - желток), среднежелтковые **мезолецитальные** (mesos - средний) и многожелтковые **полилецитальные** (poly - много) яйцеклетки.

Олиголецитальные клетки свойственны представителям примитивных хордовых животных (ланцетник), развитие которых проходит в водной среде с личиночной стадией и поэтому не требует большого запаса питательных веществ (первичные маложелтковые клетки). Малое количество желтка накапливают и яйцеклетки самок млекопитающих в силу перехода на внутриутробное развитие зародышей (вторичные маложелтковые клетки).

В связи с усложнением организации и удлинением сроков развития увеличивается количество желтка в яйцеклетках рыб и тем более амфибий (мезолецитальный тип со средним накоплением его).

Переход к развитию зародышей в условиях суши требует накопления значительных запасов желтковых включений в цитоплазме клеток для того, чтобы его хватило на весь период эмбрионального развития (яйца рептилий и птиц).

У олиголецитальных овоцитов желтковые включения распределены по цитоплазме относительно равномерно, что дает основание именовать такие яйцеклетки **изолецитальными** (isos - равный).

У мезо- и полилецитальных клеток желток будет смещаться в нижнюю часть цитоплазмы, отодвигая свободные органеллы и ядро к верхнему полюсу. Таким образом формируются умеренно и резко **телолецитальные** яйцеклетки (thelos - конец, край), в которых четко выделяются **вегетативный** (заполненный желтком) и **анимальный** (animalis - животное) полюс, обеспечивающий после оплодотворения развитие новой особи животных определенного вида и класса.

### **Гаметогенез.**

**Гаметогенез** - это совокупность стадийных процессов, обеспечивающих размножение, полную дифференцировку и созревание половых клеток самцов и самок. Следовательно, он складывается из процессов сперматогенеза, протекающих в мужском и овогенеза - в женском организмах.

Сперматогенез включает четыре стадии (периода) развития, овогенез - три. Первые три стадии для гамет обоих типов подобны и складываются из стадий размножения, роста и созревания. Чтобы приобрести своеобразную бичевидную форму и сформировать аппарат движения, сперматозоиды проходят дополнительную четвертую стадию - стадию формирования.

Еще в эмбриональный период развития животных в закладку их половых желез мигрируют дифференцирующиеся в энтодерме стенок желточного мешка первичные (стволовые) половые клетки - **гаметогонии** (gonao - порождаю).

На стадии размножения сперматогонии и овогонии многократно делятся митозом.

На стадии роста вышедшие из цикла деления клетки растут, увеличивают массу своей цитоплазмы и готовятся к стадии созревания.

Сущность созревания половых клеток заключается в утрате ими одного набора хромосом (гаплоидные клетки) вследствие двух делений мейоза.

Процессы сперматогенеза активизируются у самцов при достижении ими возраста половой зрелости, продолжаясь потом с разной степенью интенсивности в течение всей жизни. Протекают они от первой до последней стадии в стенках извитых семенных канальцев семенников. Полный цикл формирования зрелых сперматозоидов у хряка составляет 39-40, у барана - 47-48, у быка - 62-63, у мужчины - 68 дней.

При овогенезе стадию размножения первичные половые клетки проходят еще в эмбриональный период развития самой особи, так что рождаются самки уже с определенным запасом овоцитов I порядка (100-200 тысяч в каждом яичнике).

Стадия роста у них самая продолжительная, в силу чего одна группа клеток ее завершает к наступлению возраста половой зрелости, другая, самая многочисленная их группа - поочередно, с циклической периодичностью в 21-28 дней, в течение репродуктивного периода жизни самки, а третья так и не заканчивает эту стадию из-за необратимых возрастных изменений в органах половой сферы.

Стадия созревания половых клеток самок осуществляется уже в яйцеводах, куда они попадают вследствие разрыва пузырчатых фолликулов яичников. Процесс выноса закончивших стадию роста овоцитов из яичников и попадания их в яйцеводы носит название **овуляции**. В практике воспроизводства особенно ответственным и решающим для успешности оплодотворения является фактор установления времени овуляции по ряду клинических признаков и поведенческих реакций животных.

### **Сперматогенез.**

Стенки извитых семенных канальцев, обеспечивающих сперматогенез, имеют сложное строение, так как кроме последовательно расположенных генераций сперматозоидов, составляющих в совокупности многослойный кубический сперматогенный эпителий, в них выражены вспомогательные поддерживающие клетки (суспендоциты, клетки Сертоли), сильно развитая базальная мембрана, собственный соединительнотканый слой из плотной волокнистой ткани, а также нечетко очерченный ряд миодных клеток.

Вспомогательные клетки и слои участвуют в формировании гематотестикулярного барьера, защищая развивающиеся гаметы от повреждающего воздействия различных неблагоприятных факторов и веществ, образуют для них надежную опору и выполняют трофические функции.

Особенно важны в этом отношении поддерживающие клетки - клетки Сертоли. Они представляют собой однослойный призматический эпителий, каждая клетка которого вытянута на всю толщину стенки канальца. Их расширенные основания плотно прилегают к базальной мембране, а верхушки с множеством разветвленных отростков, соприкасающихся с отростками соседних клеток (сертолиев синцитий), выходят на внутреннюю поверхность стенки канальцев, ограничивая их просветы. Цитоплазма этих клеток содержит много трофических включений, особенно липидов, а поэтому плохо окрашивается и слабо выявляется при световой микроскопии гистопрепаратов.

Суспендоциты для развивающихся половых клеток являются опорой, защитой и их «няньками-кормилицами». Особенно тесные взаимодействия создаются между клетками Сертоли и сперматидами, которые внедряются в глубокие ниши между отростками цитоплазмы. Уже сформированные сперматозоиды какое-то время еще находятся в этих цитоплазматических нишах, так что их головки глубоко упрятаны в них, а хвостики свободно свешиваются в просветы канальцев.

**Сперматогонии** составляют самый крайний клеточный ряд стенки извитых канальцев. Это относительно мелкие, с диплоидным набором хромосом и конденсированным, густо окрашенным хроматином клетки. Представляя собой стволовые клетки, сперматогонии многократно (4-14 туров) делятся. При этом одна из образующихся дочерних клеток выталкивается в следующий ряд и вступает в дифференцировку, другая остается в крайнем ряду, поддерживая на определенном уровне пул стволовых клеток. На этом же уровне выявляются крупные, угловато-овальной формы, с бледно окрашенным хроматином ядра суспендоцитов.

Следующий, второй, ряд занимают клетки, вступившие в стадию роста - **сперматоциты первого порядка**. Они крупнее сперматогониев, а их ядерный хроматин находится в деконденсированном, разрыхленном состоянии, так как эти клетки, готовясь к мейозу, удваивают ДНК хромосом, синтезируют РНК, структурные, ферментные и тубулиновые белки (первая интерфаза мейоза).

Закончив стадию роста, сперматоциты I порядка вступают в стадию созревания и делятся мейозом. При первом, редукционном делении, образуются **сперматоциты II порядка** - короткоживущие гаплоидные клетки с удвоенными хромосомами. Они сразу же входят во второе (эквационное) деление мейоза, превращаясь в **сперматиды** - мелкие, с гаплоидным набором одиночных хромосом клетки, расположенные в несколько рядов у внутреннего края стенок семенных канальцев. Вследствие такой короткой второй интерфазы мейоза вторичные сперматоциты крайне редко, лишь в некоторых участках канальцев, обнаруживаются при микроскопировании гистологических препаратов семенников.

Мейотическое деление сперматоцитов обеспечивает разделение гетерохромосом между двумя полноценными клетками, поэтому одна половина сперматозоидов будет наделена **X-хромосомой**, другая - **Y-хромосомой**, что при оплодотворении предоставляет равные возможности для формирования особей как мужского (XY), так и женского (XX) пола.

На стадии формирования ядро у каждой из сперматид занимает краевое положение, определяя головной конец будущего **сперматозоида**. В этот же полюс передвигаются структуры аппарата Гольджи, формирующие в дальнейшем акросому. Центриоли клеточного центра выстраиваются одна за другой позади ядра. Из дистальной центриоли постепенно вырастает осевая нить, вокруг начального участка которой

спирально закручиваются перемещающиеся сюда митохондрии. Продолжая расти, осевая нить увлекает за собой цитоплазму с плазмолеммой, вследствие чего формируется хвостик сперматозоида. Сперматозоид, таким образом, приобретает дефинитивную форму.

### **Овогенез.**

В стадию размножения мигрировавшие в зачаток яичника первичные половые клетки - **овогонии** внедряются в тяжи разрастающихся в виде фолликулов поддерживающих клеток. Овогонии в них начинают усиленно делиться, а означенные мешки распадаться на более мелкие клеточные комплексы - яйценозные шары. Последние, в свою очередь, рассыпаются на **фолликулы** (folliculus - пузырек) - небольшие округлые тельца, центральное место в которых занимает половая клетка. Она теперь называется **овоцитом I порядка**. Овоцит окружен вначале только одним слоем плоских фолликулярных клеток.

Обменные процессы в самих овоцитах и в фолликулярных клетках таких фолликулов сильно заторможены. Это функционально неактивные, покоящиеся фолликулы. Их принято обозначать первичными, или примордиальными (primordium - начало, первоначало).

Между фолликулами в виде небольших скоплений в прослойках рыхлой соединительной ткани размещаются **интерстициальные клетки** с эндокринной функцией.

К возрасту половой зрелости значительно повышается гормонопродуцирующая функция аденоцитов гипофиза и интерстициальных эндокриноцитов яичников, вследствие чего часть овоцитов I порядка пробуждается и начинает расти. Они последовательно проходят стадию малого роста (**превителлогенез**), в которой клетки синтезируют структурные, ферментные белки, липиды, углеводы и накапливают небольшие количества желтка за счет собственных органелл, и стадию большого роста (**вителлогенез**). Стадия большого роста длится долго по времени, характеризуется усилением активности вспомогательных фолликулярных клеток и вовлечением в процессы накопления желтка овоцитами многих органных систем самки, в первую очередь печени.

Фолликулярные клетки в стадии большого роста размножаются, растут до кубической и призматической формы и образуют вначале вокруг овоцита I порядка один слой высоких клеток - **лучистый венец**, затем формируют сов-

местно с овоцитом **блестящую оболочку**, а в дальнейшем - многослойный **зернистый слой**, вокруг которого оформляется базальная мембрана и соединительнотканная покрывка - **тека фолликула**.

В теку включаются теперь и интерстициальные эндокриноциты. Глубокие слои теки образованы рыхлой соединительной тканью, в которой развиваются кровеносные сосуды, питающие фолликул. Внешние слои покрывки сформированы плотной соединительной тканью, выполняющей опорную и защитную функции.

Развивающиеся описанным способом фолликулы перешли во вторую форму своего существования, а поэтому называются вторичными. При этом вначале различаем вторичные фолликулы с однослойным поддерживающим эпителием (лучистый венец), а затем - с многослойным (лучистый венец и зернистый слой). По своей функциональной сущности все вторичные фолликулы являются растущими. В конечном итоге они достигают такого морфофункционального уровня своей организации, при котором можно обеспечить быструю передачу овоцитам необходимых трофических веществ и наладить активный синтез (клетки зернистого слоя) эстрогенных гормонов.

Продуцируемые эстрогенные гормоны вначале накапливаются в форме капель фолликулярной жидкости между клетками зернистого слоя. В последующем отдельные капли сливаются в большие вакуоли, образующие несколько полостей, и, наконец, формируется одна большая полость, наполненная фолликулярной жидкостью, которая оттесняет клетки зернистого слоя к одному краю фолликула. Так в фолликуле появляется яйценозный холмик, на котором удерживается овоцит I порядка, полностью завершивший стадию роста, иногда вступивший уже и в профазу мейоза.

Все разновидности фолликулов, накапливающих фолликулярную жидкость, гормоны из которой крайним рядом клеток зернистого слоя передаются в кровь, называются третичными, или пузырчатыми.

Стенки самого зрелого из них выпячиваются наружу вместе с внешней оболочкой яичника. Плотная соединительная ткань теки и прилегающих к ней участков белочной оболочки под влиянием эстрогенных гормонов разрыхляется, а давление скапливающейся внутри фолликулов жидкости возрастает, отчего такие фолликулы, именуемые **Граафовыми пузырьками**, лопаются. В результате овоцит I порядка отрывается от яйценозного холмика, выносится током жидкости в брюшную полость, где он улавливается воронкой яйцевода.

На месте лопнувшего (овулировавшего) фолликула путем врастания соединительной ткани с кровеносными сосудами и трансформации оставшихся клеток зернистого слоя в лютеиноциты (лютеин - желтый пигмент) развивается **желтое тело**, которое вырабатывает уже другой гормон - прогестерон, обеспечивающий в дальнейшем регуляцию процессов беременности. Сам же овоцит I порядка, попав в яйцевод, вступает в стадию созревания и дважды делится мейозом.

Деления мейозом будущих яйцеклеток значительно отличаются от деления сперматоцитов. При первом делении из **овоцита I порядка** образуется одна крупная клетка, сохраняющая запас желтка - **овоцит II порядка**, и очень мелкая клеточка с минимальным количеством цитоплазмы - **первое полярное, или направляющее тельце(полоцит)**. При втором делении мейоза опять наблюдается неравноценное распределение цитоплазмы между дочерними клетками: большая ее часть с желточными включениями остается за **зрелым овоцитом**, незначительная - за **вторым направляющим тельцем**. Первое направляющее тельце, в свою очередь, также делится.

Таким образом, при овогенезе в результате делений созревания, как и при сперматогенезе, образуется четыре клетки, но только одна из них - истинная яйцеклетка сохраняет накапливаемый в стадию роста желток. Назначение направляющих телец состоит в отборе лишнего набора хромосом. Мейоз часто совпадает со временем осеменения самок, а поэтому к его завершению образующаяся яйцеклетка оказывается уже окруженной сперматозоидами. Естественно, что на месте отщепления от крупной клетки маленькой в слоях фолликулярных клеток, одевающих овоцит, появляются дефекты, через которые сперматозоидам легче пройти к овоцитам. Следовательно, полярные тельца как будто бы направляют сперматозоиды по пути, наиболее благоприятному для осуществления оплодотворения, что и послужило основанием для присвоения этим маленьким клеточкам наименования **направляющих телец**.

### ЛЕКЦИЯ № 3

#### Общие закономерности эмбрионального развития хордовых.

##### Эмбриогенез ланцетника и амфибий

1. Определение понятия эмбриогенез.
2. Общие закономерности эмбрионального развития хордовых. Сущность основного биогенетического закона.
3. Характеристика этапов развития зародыша.
4. Эмбриональное развитие ланцетника.
5. Особенности эмбриогенеза рыб и амфибий.
6. Дифференцировка мезодермы у представителей типа хордовых животных.

**Эмбриогенез** - это цепь сложных взаимосвязанных превращений, приводящих к появлению многоклеточных организмов, способных существовать во внешней среде.

Наблюдаемые при этом явления сводятся в две группы: процессы дифференцировки и процессы роста.

Процессы дифференцировки представляют собой истинное развитие. Они приводят к появлению клеток, тканей и органов, свойственных организму определенного типа, класса и вида.

Поступательное развитие и дифференцировка клеток зародыша обусловлены дифференциальным действием генов. Это значит, что на ранних этапах эмбриогенеза функционируют активно лишь отдельные гены, затем все большие группы их. При этом происходит строго упорядоченная смена этих активных состояний, запрограммированная самой наследственной основой (генетическая детерминированность - *determinatio* - ограничение), которая направляет онтогенез по определенному пути. Наследственная же основа сложилась на протяжении многовековой истории развития вида, т.е. всей предшествующей эволюции животных - филогенеза (*files* - племя). Эту главную закономерность развития Ф. Мюллер и Э. Геккель положили в основу сформулированного ими биогенетического закона (1872 - 1874 г.г.), сущность которого можно выразить в виде простого афоризма: **онтогенез** есть краткая сжатая форма **филогенеза**.

Благодаря филогенетическому родству, в раннем эмбриогенезе животные проходят общие этапы, отражающие основные ступени эволюции животного мира:

- 1) образование зиготы (оплодотворение) - одноклеточный уровень организации живых существ;
- 2) дробление зиготы - переход на многоклеточный уровень организации;
- 3) образование зародышевых листков (гастроуляция) - переход на многослойный тип строения животных;
- 4) дифференцировка зародышевых листков с процессами органо- и гистогенеза, в результате которых появляются вначале признаки, присущие типу животного, а затем обнаруживаются постепенно черты, свойственные классу, роду, семейству, виду, породе и, наконец, индивидууму.

В развитии не исключаются факторы взаимного влияния зародышевых зачатков друг на друга (индукция), в силу чего некоторые из них проявляют роль зародышевых организаторов.

**Оплодотворение** - сложный процесс взаимной ассимиляции яйцеклетки и сперматозоида, вследствие которого образуется новый организм - **зигота** (*zygotes* - соединенный вместе). Зигота - это книга наследственности, написанная буквами материнских и отцовских генов. Совмещение двух наследственных основ обеспечивает повышенную жизнеспособность развивающейся особи.

У животных, развитие которых проходит в водной среде, оплодотворение внешнее, а у представителей большинства наземных позвоночных - внутреннее.

**Дробление зиготы** - это процесс многократного митотического деления зиготы без роста образующихся blastomerov, в результате которого зародыш приобретает простейшую многоклеточную



форму, называемую **бластулой** (blastos - росток, зачаток). Оно может быть полным - **голобластическим** (holos - весь, целый), при котором дробится вся зигота, и частичным - **меробластическим** (meros - часть), с раздробленным анимальным только полюсом. Полное дробление, в свою очередь, бывает равномерным и неравномерным.

**Гастрюляция** - этап формирования двухслойного зародыша. Его поверхностный клеточный слой получает название наружного зародышевого листка - **эктодермы** (ecto - наружный, вне; derma - кожа), глубокий - внутреннего, **энтодермы** (endon - внутри).

У примитивных хордовых животных такой зародыш по своей форме напоминает однокамерный желудок (gaster), что и послужило основанием обозначить все разновидности зародышей на этапе формирования зародышевых листков термином **гаструла**.

**Дифференцировка** зародышевых листков обеспечивает появление в строго определенной последовательности всего многообразия клеток, тканей и органов животных определенного типа, класса и вида, т.е. полный органо- и гистогенез. При этом всякий раз вначале появляются осевые органы (нервная трубка, хорда и первичная кишка) и третий, средний по положению, зародышевый листок - **мезодерма**.

#### **Эмбриогенез ланцетника.**

Ланцетники - небольшие (до 5 см длиной), достаточно примитивно устроенные бесчерепные животные типа хордовых, живущие в теплых морях (в т.ч. Черном), проходящие в развитии личиночную стадию, способную самостоятельно существовать во внешней среде.

Первое полное описание их развития представил А.О.Ковалевский. Оно являет собой классический пример исходных форм, которые используют как базовые модели для изучения особенностей эмбриогенеза у представителей других классов хордовых животных.

Условия и характер развития ланцетника не требуют значительного накопления резерва питательного материала, поэтому их яйцеклетки относятся к олиголецитальному типу. Оплодотворение внешнее.

Дробление зиготы полное, равномерное и синхронное. При каждом туре деления зиготы образуется четное число приблизительно равных по величине бластомеров (частиц бластулы), количество которых увеличивается в геометрической прогрессии.

Первая борозда деления проходит в сагиттальной плоскости меридианно. Она формирует левую и правую половины зародыша. Вторая борозда, тоже меридианная, идет перпендикулярно к первой (фронтальная плоскость) и обозначает будущие спинную и брюшную части тела. Третья борозда широтная. Делит бластомеры на передние и задние, обеспечивая сегментацию будущего туловища.

В дальнейшие сроки развития меридианные и широтные борозды дробления сменяют друг друга в строго очередной последовательности. Образующиеся в результате такого дробления бластомеры становятся все более мелкими по величине. Прогрессивное же нарастание их числа приводит к тому, что бластомеры вытесняют друг друга наружу, в силу чего высвобождается пространство в центральной части зародыша, а сами делящиеся клетки формируют однослойную стенку - **бластодерму**. Таким образом появляется шаровидная бластула с заключенной внутри полостью - **бластоцелем**. Такая разновидность бластулы получает название **целобластулы** (caelum - небесный свод).

В целобластуле принято различать **крышу** (анимальный полюс яйцеклетки), **дно** (вегетативный полюс яйцеклетки) и **краевые зоны**. Бластомеры дна характеризуются некоторым увеличением размеров в силу естественного смещения желтка к основанию вегетативного полюса овоцита.

Наличие большого бластоцеля и однослойной бластодермы предопределяет наиболее простой способ гастрюляции у зародыша ланцетника - втягивание бластомеров дна в направлении крыши (**инвагинация**). Плотнo прилегая к дорзо-латеральным частям бластулы, втягивающиеся бластомеры вытесняют **бластоцель**, формируя внутренний зародышевый листок энтодерму и новую полость зародыша - **гастроцель**, которая через первичное ротовое отверстие (**бластопор**) сообщается с внешней средой.

Бластомеры крыши и боковых зон составляют наружный зародышевый листок.

Образовавшийся двухслойный зародыш (гаструла) питается уже самостоятельно за счет попадания в гастроцель воды, обогащенной планктоном.

На следующем этапе развития из срединной дорсальной эктодермы дифференцируется тяж интенсивно делящихся клеток, который обособляется от клеток других зон наружного зародышевого листка, опускается несколько вниз и становится нервной пластинкой, образующей в последующем первый осевой орган личинки ланцетника - **нервную трубку**. Оставшаяся часть эктодермы, являясь самым наружным слоем тела, превращается в покровный эпителий кожи - **эпидермис**.

Остальные осевые органы и мезодерма развиваются путем дифференцировки различных участков внутреннего зародышевого листка.

Так, из самой дорсальной середины его части (как и при обособлении нервной пластинки) выделяется хордальная пластинка, скручивающаяся затем в плотный клеточный тяж - **хорду** (второй осевой орган личинки), которая у ланцетников остается в качестве основного опорного органа - спинной струны.

По обеим сторонам хордальной пластинки, в дорсо-латеральных участках энтодермы, дифференцируются парные зачатки третьего зародышевого листка - **мезодермы**, обеспечивающей

билатеральную симметрию тела, метамерность его строения (сегментацию) и развитие многих органов и тканей.

Вентральная часть энтодермы служит основой для формирования третьего осевого органа - **первичной кишки**. Клетки зачатков мезодермы характеризуются самой сильной энергией деления, наиболее интенсивным нарастанием их количества, в силу чего разрастающиеся лентовидные пластинки вынуждены выпячиваться в сторону эктодермы и образовывать складки. Упираясь верхушками складок в дорсальную эктодерму, внутренними краями в хордальную пластинку, а наружными в оставшуюся вентральную часть энтодермы, каждый мезодермальный зачаток при дальнейшем росте заворачивается вниз, внедряется между наружным и внутренним зародышевыми листками, помогая хордальной пластинке замыкаться в струну, нервному желобу становится трубкой, а вентральной энтодерме образовывать первичную кишку.

В свою очередь, в каждом зачатке мезодермы также смыкаются их базальные края, вследствие чего эти зачатки приобретают форму замкнутых мешковидных образований с полостью внутри. Один из листков прилегает к эктодерме (наружной стенке тела личинки) и поэтому получает название **париетального** (пристенного), другой - к первичному внутреннему органу (кишке), что дает основание именовать его **висцеральным**. При последующем развитии оба зачатка мезодермы вентрально, ниже первичной кишки, срastaются. В результате в теле ланцетника появляется единая вторичная полость тела - **целом**, заключенная между париетальным и висцеральным листками его мезодермы.

### **Особенности эмбриогенеза рыб и амфибий.**

Для рыб и амфибий свойственны достаточно высокий уровень морфофункциональной организации тела, близкое филогенетическое родство и наличие стадий личиночного метаморфоза, протекающих в водной среде, что обуславливает сходство в строении их яйцеклеток и течении основных этапов зародышевого развития.

В связи с промежуточным положением класса земноводных между чистыми обитателями водной среды и представителями животных, ведущих наземный образ жизни, наиболее целесообразно остановить внимание на главных особенностях доличиночного эмбриогенеза амфибий.

Яйцеклетки амфибий накапливают значительное количество желточных включений, обеспечивающих ранние этапы развития (мезотелолецитальный тип). Желток занимает большую часть клетки (вегетативный полюс). Меньший анимальный полюс отличается черной или темно-серой окраской из-за накопления черного пигмента, аккумулирующего в себе тепловую энергию еще не жаркого, в первоначальную весеннюю пору, солнца. Оплодотворение внешнее. Дробление зиготы амфибий полное неравномерное, замедленное из-за желтка. Первые две борозды дробления проходят меридианно, как и у ланцетника, разделяя зиготу на 4 равных бластомера. Но уже первая широтная борозда переводит дробление в форму неравномерного, так как она проходит в пограничной, между анимальным и вегетативным полюсами, зоне, отчего верхние бластомеры имеют меньшую величину (**микроммеры**) по сравнению с нижними, загруженными желтком в большом количестве (**макроммеры**). При последующих турах дробления малые бластомеры делятся быстрее, высвобождая в области крыши небольшую полость (бластоцель), а крупные медленнее. Они малоподвижны, отчего формируют многослойное дно бластулы и в меньшей степени ее краевые зоны. Такой тип бластулы именуется **амфибластулой**.

В связи с тем, что большую часть амфибластулы образуют крупные, богатые желтком бластомеры, ее дно и краевые зоны представляют собой готовую уже энтодерму, которая в дальнейшем целиком вся превращается в трофический орган - первичную кишку.

Эктодерма поэтому у зародышей земноводных должна появиться, в отличие от ланцетников, наново. В качестве источника ее формирования могут выступать у них только быстро делящиеся микроммеры крыши. Постоянно накапливаясь в большом количестве в этой области, обозначенные мелкие бластомеры сползают вниз и постепенно обрастают краевые зоны и дно, образуя вокруг них своеобразную наружную обертку (**эктодерму**), что по своей природе напоминает процесс ручного изготовления крупных лекарственных форм - **боллюсов**. Это и послужило основанием для присвоения такому своеобразному типу гастрюляции у амфибий наименования **эпиболлии**, но переводимого по своему сущностному значению как обрастание.

На этапе дифференцировки зародышевых листков нервная пластинка, как и у ланцетника, появляется на базе дорсальной срединной эктодермы, а вот формирование зачатков хорды и мезодермы претерпевает значительные изменения и также переносится в наружный зародышевый листок - в область его краевой зоны на стороне будущей каудальной части тела зародыша (зона серого полумесяца).

Дифференцирующиеся клетки общего вначале хордомезодермального зачатка активно размножаются и мощным потоком мигрируют в глубь гастрюлы, впячиваясь в бластоцель. Средняя часть этого потока клеток движется в краниальном направлении над энтодермой, формируя хордальную пластинку. Его боковые ветви представляют зачатки парной мезодермы. Обособляясь от хордальной пластинки, мезодермальные клетки направляются влево и вправо от центральной плоскости зародыша, заворачиваются над верхними краями энтодермы вентрально и, продолжая усиленно делиться и расти,

внедряются между энто- и эктодермой, помогая упомянутой энтодерме замыкаться в первичную кишечную трубку.

Образовавшаяся мезодерма путем перемещения и расслоения клеток формирует париетальный и висцеральный листки с заключенной между ними вторичной полостью тела - целомом.

Последующие морфогенетические процессы **дифференцировки мезодермы** протекают сходно у представителей всех классов позвоночных животных.

В дорсальных частях левой и правой мезодермы клетки усиленно размножаются, вследствие чего полость между листками исчезает, а обе ее половины последовательно подразделяются на сегменты (обеспечивают метамерность строения животного). Каждый такой сегмент участвует в формировании соответствующих участков тела, почему им и присваивается название **сомитов** (soma - тело).

Выпячиваясь под каждым сомитом медиально, средние участки мезодермы образуют трубкообразные выросты - **сегментные ножки**, которые представляют собой основу для последующего формирования из них органов мочевыделения и размножения. Первыми на их базе развиваются почки, отчего сегментные ножки можно именовать также **нефротомами** (nephros - почка).

Обширные нижние части левой и правой мезодермы остаются несегментированными, продолжают свой рост вентрального навстречу друг другу и, срастаясь, формируют теперь уже единую вторичную полость тела, в которой размещаются внутренние органы, что предопределяет присвоение им названия **спланхнотомов** (splanchna - внутренности).

В сомитах мезодермы клеточный материал, дифференцируясь, разделяется на три сагиттальные пластинки. Наружная пластинка служит базой для формирования соединительнотканной основы кожи (**дерматом**), средняя - скелетной мускулатуры (**миотом**), а внутренняя - прочной опоры телу - скелета (**склеротом**).

Левые и правые половины спланхнотома активно выселяют в промежутки между зародышевыми листками и осевыми органами клеточные элементы, образующие временную зародышевую ткань - **мезенхиму** из которой в последующем будут формироваться все разновидности опорно-трофических тканей, эндотелий кровеносных и лимфатических сосудов, а также гладкая мышечная ткань внутренних органов.

Оставшиеся после обособления мезенхимы клетки париетального и висцерального листков мезодермы преобразуются в однослойный плоский эпителий серозных оболочек - **мезотелий**.

#### **ЛЕКЦИЯ № 4.**

##### **Особенности эмбриогенеза птиц**

1. Особенности строения яйцеклеток птиц в связи с наземными условиями их обитания и развития.
2. Особенности меробластического дробления зиготы и гаструляции.
3. Зародышевый щиток, морфогенетические и дифференцировочные процессы в нем, формирование осевых органов и мезодермы.
4. Обособление зародышевых и внезародышевых частей, формирование плодных оболочек, их морфофункциональная характеристика.
5. Стадийная периодизация эмбриогенеза птиц и стадии развития куриного зародыша.

Особенности строения яйцеклеток и эмбриогенеза птиц определяются наземными условиями их обитания и развития.

Полилецитальные овоциты I порядка, попав при овуляции в яйцевод, быстро проходят стадию созревания и сразу оплодотворяются присутствующими в нем сперматозоидами (период сохранения их оплодотворяющей способности длится до 40 дней). Таким образом, по яйцеводу продвигается уже зародыш на этапе дробления зиготы. В этот отрезок времени он одевается третичными оболочками.

Яйцо может находиться в яйцеводе от 4 до 27 часов. Поэтому в снесенных яйцах степень развития зародышей бывает разной. Чаще всего они пребывают в стадии бластулы или ранней гаструлы. Вследствие попадания снесенных яиц во внешнюю среду процессы эмбрионального развития в них временно, до начала инкубации или насиживания, приостанавливаются.

У полилецитальных и резко телолецитальных яйцеклеток птиц анимальный полюс тонкий, занимает крайнее верхнее положение и имеет форму диска. Борозды **дробления** в начальном периоде проходят и сменяются так же, как у ланцетника или амфибий, т.е. сначала идут две меридианные, потом широтная, затем опять меридианные и широтные. Но эти борозды дробят только анимальную часть зиготы. Желток, упакованный в ее вегетативном полюсе в виде плотно наслоенных светлых и темных пластов, в дробление не вовлекается. Следовательно, дробление зиготы у птиц частичное (меробластическое) дискоидальное. Меридианные борозды в этом дробящемся диске выглядят как радиальные линии, широтные - как окружности. На конечных стадиях дробления появляются еще тангенциальные борозды, проходящие в касательной плоскости. Естественно, что описываемое дробление является неравномерным.

В результате частичного дискоидального дробления зиготы птиц формируется **дискобластула**, лишенная бластоцеля. Лишь позднее, вследствие использования некоторого количества желтка, под зародышем появляется небольшая щелевидная полость.

Центральная часть такой дискобластулы многослойная. В ее периферических зонах продолжающиеся делиться бластомеры образуют однослойную пластинку (lamina).

Чтобы сформировать у эмбриона два зародышевых листка, бластомеры из срединной области дискобластулы должны переселиться (мигрировать) преимущественно в верхний клеточный ряд (более обширная выпуклая часть диска), в меньшей степени - в нижний, а в периферической однослойной пластинке каждой ее клетке надо разделиться во фронтальной плоскости. Вследствие сочетания обозначенных процессов и возникает двухслойная гаструла, в центральной зоне которой имело место явление миграции клеток, а в краевой - самоликвидации пластинки с трансформацией ее в экто- и энтодерму, что принято обозначать термином **деламинация**, понимая как расщепление одинарного пласта бластомеров на два листка.

Между появившимися двумя зародышевыми листками образуется и полость - своеобразный гастрощель, но не связанный с внешней средой и лишенный поэтому бластопора.

Внутренний зародышевый листок у гаструлы птиц представлен уплощенными клетками, плотно прилегающими к расположенному под ними желтку. Поэтому они используются в качестве трофического аппарата и в дальнейшем, вместе с присоединяющимся к ним висцеральным листком мезодермы, будут служить основой для формирования первичной кишки и временного внезародышевого органа - **желточного мешка**.

Таким образом, основные процессы дифференцировки для обеспечения органо- и гистогенеза у зародыша птиц переносятся в эктодерму, в ее центральную часть, имеющую форму древней защиты воина - боевого щита. Это и послужило основанием для присвоения этой части эктодермы наименования зародышевого щитка. Его передний (головной) конец расширен, задний сужен, что в целом придает щитку грушевидную форму.

Чтобы обеспечить последующие процессы дифференцировки зачатков хорды, нервной трубки и мезодермы, а главное, перемещение их клеточного материала под эктодерму на постоянное местоположение, у зародыша птиц образуются вспомогательные провизорные структуры, заменяющие губы бластопора, в форме первичной полоски и первичного (гензеновского) узелка.

Образуются они за счет усиленного размножения клеток в области широкого головного конца зародышевого щитка и активного их перемещения в виде двух мощных потоков в узкую заднюю его часть. Там они сталкиваются, меняют свое движение в обратном направлении и, подворачиваясь под эктодерму, продолжают двигаться вперед как хорошо выраженный многослойный клеточный тяж, который соединяет теперь в срединной плоскости экто- и энтодерму. Это и есть **первичная полоска**.

Вследствие постепенного замедления энергии и скорости перемещения клеток на переднем конце полоски формируется утолщение под названием **первичного узелка**.

После полной остановки миграционных потоков впереди гензеновского узелка остается еще достаточно выраженное (около трети всей длины) свободное пространство между наружным и внутренним зародышевыми листками. Сюда и будет перемещаться зачатковый материал для образования хордальной и нервной пластинок. Боковые же промежутки между эктодермальным и энтодермальным листками будут заполняться выселяющимися клетками будущей мезодермы.

Так как хорда занимает вентральное по отношению к нервной трубке положение, ее зачатковый материал дифференцируется первым и занимает область эктодермы, размещенную непосредственно над первичным узелком и в прилегающих к нему близлежащих зонах.

Следующая круговая зона представлена дифференцирующимися зачатковыми клетками будущей нервной трубки. По обеим сторонам центральной эктодермы, лежащей над первичной полоской, появляются зачатковые мезодермальные клетки.

Зачатковые хордальные клетки первыми начинают перемещаться под эктодерму, проходя через центральную часть гензеновского узелка на его дно и, двигаясь вперед над эктодермой, формируют хордальный вырост (пластинку). В узелке теперь появляется **первичная ямка**.

В последующем, через освободившийся первичный узелок, таким же путем перемещаются под наружный зародышевый листок зачатковые клетки нервной трубки. Выйдя из узелка, они занимают верхнее над хордальным выростом положение, образуя вначале нервную пластинку.

Зачатковые мезодермальные клетки, используя длину первичной полоски, уходят в боковые пространства между зародышевыми листками, формируя многослойные, рыхлые вначале пласты клеток, расположенных слева и справа от осевых органов зародыша. Как результат эмиграции части клеток посредине самой первичной полоски появляется **первичная бороздка**.

Для дальнейшего успешного развития зародыш нуждается в формировании первичной кишки и обособлении центральных собственно зародышевых частей листков от периферических внезародышевых их зон, используемых для построения временных (провизорных) органов - **плодных оболочек**.

Плодные оболочки появляются в связи с наземными условиями эмбрионального развития птиц и обеспечивают надежную защиту зародыша от неблагоприятного воздействия факторов внешней среды,

предупреждают обезвоживание организма и выполняют трофические функции (расщепление и всасывание в кровь питательных веществ, обеспечение развивающихся тканей кислородом, удаление продуктов обмена).

В процессе обособления зародышевых и внезародышевых частей у эмбриона птиц оформляется его тело (туловище), которое приобретает окончательную трубкообразную форму.

Туловище у зародыша формируется вследствие активного размножения клеток всех трех зародышевых листков в зонах, окаймляющих зародышевый щиток. Бурный прирост клеток вынуждает их смещаться внутрь и изгибать листки, что обеспечивает формирование все более углубляющейся в направлении центра **туловищной складки**. Начинается описываемый процесс в головной части зародышевого щитка, постепенно распространяясь каудально. По мере углубления туловищной складки ее диаметр уменьшается, она все больше обособляет и округляет зародыш, который, скручиваясь в трубку, начинает возвышаться над желтком.

К этому времени дифференцируется мезодерма, в ней появляется **целомическая полость**, ограниченная париетальным и висцеральным листками.

Висцеральный листок мезодермы сростается с энтодермой, продолжающей обрастать желток. Париетальный же ее листок присоединяется к эктодерме, лежащей за пределами зародышевого щитка достаточно свободно.

Туловищная складка, углубляя энтодерму с висцеральной мезодермой, обособляет в дорсальной их части **первичную кишку**, сообщающуюся через узкий пупочный канал с желтком, окруженным периферическими зонами этих листков. В совокупности желток и охватывающие его листки энто- и мезодермы образуют временный трофический аппарат зародыша - **желточный мешок**, расположенный под его туловищем.

В стенках желточного мешка появляются створчатые клетки крови, первичные половые клетки и первая сосудистая система зародыша.

Свободно лежащие периферические зоны эктодермы и париетальной мезодермы вследствие формирования туловищной складки образуют **круговую амниотическую складку**, каковая по мере углубления туловищной надвигается на обособляющееся в центре тело зародыша. В результате эмбрион оказывается сидящим на дне своеобразной чаши, боковые стенки которой и составляет упомянутая складка, от подобия на чашу получающая свое название (amnion - чаша).

При завершении процесса обособления туловища амниотическая складка полностью смыкается над ним и сростается. В результате сращения внутренних листков (скатов) складки образуется самая внутренняя амниотическая плодная оболочка, или **амнион**. Сращение внешних листков складки обеспечивает формирование наружной плодной оболочки - **серозы**.

**Амнион** замыкает вокруг зародыша **амниотическую полость**, заполненную амниотической жидкостью, продуцируемой его клетками. Таким образом, зародыш с этой поры развивается в водной среде, как и его филогенетические предки. Амнион поэтому получает название водной оболочки плода, а в совокупности с произведенной жидкостью формирует вокруг последнего **первый плодный пузырь**, который защищает развивающийся организм от травматических повреждений, от обезвоживания и участвует в его питании путем периодического заглатывания амниотической жидкости.

Сероза прилегает к подскорлупным оболочкам и скорлупе. Она тоже выполняет защитную функцию и активно участвует в ферментативном расщеплении белка и передаче продуктов его распада в кровь сосудов **аллантоиса** вместе с поступающим через нее атмосферным кислородом.

Только что упомянутая третья оболочка - аллантоис формируется из энтодермы и висцерального листка мезодермы путем слепого выпячивания через пупочный канал вентральной стенки первичной кишки. Сильно разрастаясь, это выпячивание внедряется между амнионом, желточным мешком и серозной оболочкой. Получает эта средняя по положению оболочка свое название от первоначального подобия ее на полукольца домашней колбасы (allantoides - колбасовидный).

В аллантоисе, имеющем прямую связь с телом зародыша, быстро развиваются кровеносные сосуды, которые и обеспечивают доставку к его органам питательных веществ и кислорода. Это и послужило основанием для присвоения аллантоису по функциональному признаку названия **сосудистой оболочки**.

Имеет место и другое название - **мочевой мешок** в силу того, что в полости средней оболочки накапливаются избытки воды с продуктами обмена веществ (формируется **второй плодный пузырь**).

Однако, эта функция является вторичной, обусловленной как раз активным функционированием сосудистой системы, отчего и необходимо в обозначении жизненной роли аллантоиса отдавать приоритет первому наименованию.

Плодные оболочки функционируют у плодов птиц почти до полного истечения сроков эмбрионального развития. Лишь в последние два - три дня они подвергаются процессу усыхания и отмирают.

Желточный же мешок вторично обеспечивает плод питанием в дни, предшествующие вылуплению.

В течение первого адаптационного периода постнатальной жизни животных (1-10 дней) оставшийся желток активно расходуется организмом путем внутрикишечного его усвоения. Зародышевые листки в результате постепенно сокращаются, укорачиваются и включаются в общую стенку кишечника.

Глубокий анализ особенностей эмбрионального развития птиц позволяет установить определенную стадийность в течении морфогенетических преобразований в организме зародыша, напрямую связанных с разными типами его питания и дыхания. Временные отрезки перехода эмбриона от одного типа питания и дыхания на другой являются всегда в его развитии наиболее ответственными и критическими для жизни. Поэтому знание стадийной периодизации эмбрионального развития зародышей птиц имеет не только теоретическое, но и важное практическое значение для контроля процессов этого развития и создания наиболее оптимальных условий в течение всего инкубационного периода.

Учитывая изложенные особенности, Н.П. Третьяков и М.Д. Попов предложили строгую, наиболее раскрывающую сущность проблемы классификацию стадий развития куриного зародыша:

1. Стадия латерального питания - от начала до 30-36 часа инкубации;
2. Стадия питания желтком при посредстве сосудов желточного мешка - с 36 часа до 7-8 дня инкубации;
3. Стадия питания белком и дыхания атмосферным кислородом при посредстве сосудов аллантаоиса - 8 - 18-19 день инкубации;
4. Стадия дыхания кислородом воздушной камеры и питания желтком путем его внутрикишечного усвоения - с 19 дня до вылупления;
5. Стадия вылупления - 20-21 день инкубации.

В первую стадию продолжают процессы раннего эмбриогенеза (гастроляция, формирование осевых органов, дифференциация мезодермы, обособление зародышевых и внезародышевых частей). Они еще не требуют значительных затрат кислорода. В зародыше отсутствуют кровеносные сосуды. Источником энергии ему служат углеводы и простые белки, сосредоточенные в столбикообразной или колбовидной внутренней части желтка - **латебре**.

На следующей стадии развития усиливаются процессы дифференциации клеток зародышевых листков для появления тканей и первых зачатков дефинитивных органов систем. Полным ходом уже используются сложные органические компоненты желтка, усваиваемые эндотелиальными клетками в только что образовавшихся стенках желточного мешка кровеносных сосудов. В кровь сосудов поступает также, хотя и в ограниченном объеме, атмосферный кислород.

В течение следующего периода развития у зародыша осуществляются основные процессы становления всех органов систем, требующие усиленного притока питательных веществ и кислорода. Зародыш поэтому, еще не израсходовав до конца запасы желтка, переходит на питание белком, продукты расщепления которого всасываются в кровь, циркулирующую по системе хорошо развившихся к этому времени сосудов в средней плодной оболочке - аллантаоисе. Аллантаоис достаточно плотно прилегает к серозной и подскорлуповым оболочкам. Через поры в скорлупе и названных плодных оболочках кровь сосудов аллантаоиса в большом количестве обогащается атмосферным кислородом, что стимулирует органо- и гистогенез. Отсюда и возникает у наседок инстинктивная потребность в периодических сошествиях с гнезда и ворошении яиц. В инкубаторах лотки имеют приспособления для изменения плоскости их положения, следовательно, и перекачивания яиц. Естественным является и требование строгого поддержания определенного температурного и влажностного режима инкубации, также искусственной аэрации яиц.

К концу эмбрионального развития несколько затормаживаются в клетках зародыша дифференцировочные процессы и ускоренно набирают темпы ростовые, вследствие чего быстро нарастает масса его тела. Плодные оболочки растущим телом прижимаются к скорлупе, кровеносные сосуды сдавливаются. Уже практически сформированный птенец начинает испытывать недостаток в кислороде, отчего он вводит клюв в воздушную камеру и переходит на легочной тип дыхания с включением в работу малого круга кровообращения.

Оставшийся желточный мешок сокращением мышц брюшной стенки втягивается внутрь. Цыпленок переходит теперь на внутрикишечный тип питания.

Такая же периодизация эмбрионального развития лишь с некоторым сдвигом сроков смены стадий существует и для представителей других видов используемой в сельском хозяйстве птицы.

сперматозоид яйцеклетка эмбриональный хордовый

## **ЛЕКЦИЯ № 5**

### **Особенности эмбриогенеза млекопитающих**

1. Особенности строения яйцеклеток млекопитающих в связи с внутриутробным характером их эмбрионального развития.
2. Оплодотворение.
3. Особенности дробления зиготы млекопитающих. Роль трофобласта в развитии зародыша.
4. Гастроляция, формирование осевых органов и мезодермы.
5. Особенности строения плодных оболочек.
6. Формирование системы «мать-плод», состав и назначение плаценты.

7. Анатомическая и гистологическая классификация плацент. Позитивные и негативные свойства их разных типов.

8. Научное и практическое значение периодизации эмбриогенеза зародышей у крупного рогатого скота.

Большинство используемых для решения продовольственных и сырьевых задач сельскохозяйственных и разводимых домашних животных представляют достаточно многочисленный класс млекопитающих.

Детеныши высших млекопитающих рождаются уже вполне сформированными, правда, с разной степенью зрелости новорожденных. У хищников родители могут легко защитить свое потомство, а поэтому рождают слепых, не способных к самостоятельному движению детенышей. У копытных детеныши почти сразу после рождения способны следовать за стадом и ориентироваться во внешней среде благодаря хорошему развитию органов чувств и опорно-двигательного аппарата.

Продолжительность же эмбрионального периода развития определяется как выше названными факторами, так и степенью совершенства взаимосвязей плода с организмом матери через присущий только млекопитающим животным временный зародышевый орган-плаценту.

Внутриутробный характер развития определяет небольшое накопление яйцеклеткой резервного трофического материала - желтка, используемого лишь на осуществление процессов дробления - **олигоизолецитальный тип**.

**Оплодотворение** у представителей млекопитающих животных внутреннее. Оно осуществляется в верхней трети яйцеводов. Половые клетки для повышения своей функциональной активности и включения хемотаксического механизма их взаимодействия выделяют по два класса специфических веществ: **гиногамоны** (выделяются женскими гаметатами) и **андрогамоны** (выделяются мужскими гаметатами).

При приближении сперматозоидов овоциты выделяют на поверхность вторичных оболочек видоспецифические гиногамоны II класса - **фертилизины** (fertilis - плодovitый), а половые клетки самцов - **антифертилизины**. Их химическое притяжение обеспечивает фиксацию на клетках лучистого венца сперматозоидов и проявление последними акросомной реакции, вследствие которой выделяющиеся гиалуронидаза и протеазы разрушают вторичные оболочки яйцеклетки.

Один из наиболее подвижных сперматозоидов теперь вступает в непосредственный контакт с оволеммой. Оволемма, активно отвечая на это воздействие, выпячивается, образует бугорок оплодотворения. Постепенно охватывая его головку и шейку, первичная оболочка яйцеклетки смыкается и отторгает оставшийся хвостик мужской гаметы (для формирования зиготы необходимы только ядро и проксимальная центриоль сперматозоида).

Как только головка и шейка сперматозоида окажутся втянутыми в цитоплазму овоцита, происходит распад впяченной части оволеммы, подтягивание кортикальных гранул к плазмолемме (вначале в области бугорка оплодотворения) и их опорожнение. В результате находившиеся там гликозаминогликаны свободно изливаются на поверхность первичной оболочки яйцеклетки. Таким способом оволемма усиливается уплотняющимся слоем сложных углеводов, формирующих специальную **оболочку оплодотворения**. Оболочка оплодотворения препятствует проникновению в яйцеклетку оставшихся сперматозоидов, предупреждая явление полиспермии.

Ядро сперматозоида (мужской пронуклеус) сближается с ядром овоцита (женский пронуклеус). Их оболочки и хромосомные наборы, объединяясь, формируют общее ядро (синкарион) нового организма в одноклеточной форме - зиготы, которая вследствие взаимной ассимиляции двух половых клеток и совмещения двойной наследственной основы значительно активизирует свои обменные процессы.

Поступившая в яйцеклетку проксимальная центриоль сперматозоида сразу же удваивается, начинает расходиться к полюсам и формировать веретено деления - зигота вступает во второй этап эмбриогенеза - дробление.

Дробление зиготы у млекопитающих происходит за время ее медленного перемещения по яйцеводу. Оно полное (голобластическое), но не равномерное. Неравномерность дробления вытекает из необходимости бластулы, попадающей в матку, обеспечивать себя питанием за счет секретов маточных желез. Следовательно, нужны клетки для всасывания питательных веществ из так называемого **«маточного молочка»**. Такие клетки должны занимать поверхностное положение.

В результате первой меридианной борозды дробления зиготы образуются уже разные в морфофункциональном отношении бластомеры - светлый и темный. Светлый бластомер в следующий тур дробления входит раньше, темный позднее. Поэтому в дальнейшем потомки светлого бластомера делятся быстрее, они значительно уступают потомкам темного в величине и, преобладавая количественно, медленно образуют более крупные темные бластомеры, которые остаются в центральной части бластулы в виде узелка клеток, используемых на развитие зародыша и его временных провизорных органов. Таким образом появляется шаровидная бластула, внешне напоминающая тутовую ягоду, что послужило основанием для присвоения ей наименования **морулы**.

В моруле различаем наружный слой из мелких светлых клеток, которые сразу же после попадания ее в матку начинают активно всасывать «маточное молочко» - **трофобласт** (trophe - пища) и внутренний узелок из темных бластомеров - **эмбриобласт**. Секрет маточных желез, всасываемый клетками трофобласта, передается внутрь морулы, накапливаясь между трофо- и эмбриобластом. Такая поздняя бластула становится **бластодермическим пузырьком**, или **бластоцистой**.

Накапливающееся в ней «маточное молочко» оттесняет эмбриобласт кверху, который, прижимаясь к трофобласту, принимает теперь форму, близкую к дискобластуле птиц. А поэтому гаструляция и все основные последующие процессы дифференцировки у зародыша млекопитающих повторяют известные уже особенности развития птиц.

Гаструляция осуществляется под защитой трофобласта путем миграции и деламинации.

В центральной части эктодермы оформляется зародышевый щиток. В нем дифференцировочные и миграционные процессы приводят к появлению первичной полоски и гензеновского узелка, служащих так же, как и у птиц, в качестве вспомогательных образований для подворачивания под эктодерму клеточных зачатков, из которых образуются хордальная, нервная пластинки и парная мезодерма.

Мезодерма расслаивается на париетальный и висцеральные листки, а при последующей дифференциации в ней появляются сомиты, сегментные ножки и спланхнотом.

Известным уже способом у эмбриона млекопитающих происходит обособление зародышевых и внезародышевых частей.

В результате образования туловищной складки оформляется тело зародыша, появляется из энтодермы с висцеральным листком мезодермы первичная кишка и слабо развитый желточный мешок. За счет срастания внутренних и наружных листков амниотической складки появляются внутренняя (амнион) и наружная (хорион) плодные оболочки. Выпячивание вентральной стенки первичной кишки формирует среднюю - сосудистую оболочку (аллантаис).

В числе особенностей эмбриогенеза млекопитающих следует заметить, что желточный мешок у них заключает в себе не типичный желток, как у птиц, а нерасходованную часть «маточного молочка», а также различие в наименовании и качестве внешней оболочки.

В формировании **хориона** (chorion - кожа) принимает участие не только наружный листок амниотической складки, но и оставшийся трофобласт, клетки которого трансформируются преимущественно в железистые образования с эндокринной функцией.

Для обеспечения всеобъемлющего тесного взаимодействия развивающегося в утробе самки зародыша с материнским организмом у млекопитающих формируется новый специфический зародышевый орган - **плацента** (placenta - лепешка; имеет такую форму у приматов), включающая детскую и материнскую части.

Детская (плодная) часть ее образуется за счет структур аллантаиса, хориона и трофобласта, материнская - слизистой оболочки матки.

Чтобы установить тесный контакт двух организмов, отдельные участки аллантаиса, в которых развиваются кровеносные сосуды, срастаются с участками хориона и выпячиваются в сторону слизистой оболочки матки. Так формируются разные по длине и сложности ветвления ворсинки аллантаохориона, в дальнейшем называемые просто ворсинками хориона, так как их внешним, видимым невооруженным глазом будет хориальный слой. Описываемые особенности хориона позволяют эту плодную оболочку именовать по ее морфофункциональным признакам как **ворсинчатую**.

В каждой простой или сложной по форме ворсинке различают эпителиальный наружный слой и внутреннюю соединительнотканную основу с кровеносными сосудами. Такой же морфологический принцип заложен и в структуре слизистой оболочки матки - **эндометрии**.

Плацента, объединяя организм развивающегося плода с организмом матери, формирует новую комплексную систему «**мать-плод**», которая обеспечивает снабжение развивающегося организма питательными веществами, выведение большей доли продуктов его жизнедеятельности, газообмен между тканями зародыша и кровью матери, защиту нового организма от возможных неблагоприятных воздействий химических, биологических и физических факторов внутренней и внешней среды (гематоплацентарный барьер) и регуляторную, в поддержании процессов беременности, роль за счет выработки нескольких типов гормонов (хорионический гонадотропин, прогестерон и др.).

Особую значимость приобретает плацента в установлении взаимоотношений иммунной терпимости (толерантности) клеточных и гуморальных защитных факторов организма матери к антигенам развивающегося плода. Антигены плода в генетическом отношении для матери являются за счет сперматозоидов наполовину чужеродными. Это обстоятельство в комплексе с рядом сопутствующих причин может выступать часто в роли предрасполагающей базы для развития конфликтной ситуации в системе «мать-плод» с угрозой невынашивания плода и прекращения беременности, что обязательно надо учитывать врачу ветеринарной медицины при анализе случаев эмбриональной смертности и самопроизвольных абортов.



У различных млекопитающих плацента имеет четко выраженные анатомические и гистологические семейственные особенности строения. Они определяются типом взаимосвязей ворсинок плодных оболочек со структурными компонентами эндометрия, отчего, в свою очередь, зависят длина пути и число слоев, через которые должны пройти питательные вещества из трофических сосудов слизистой оболочки матки в сосуды ворсинок, а также сроки изгнания плодных оболочек (последа) из полости матки после окончания родового процесса, вероятность наступления и формы проявления послеродовых осложнений в организме матери.

Исходя из изложенного, у представителей разных семейств млекопитающих обнаруживаются различные длина, разветвленность, количество и характер расположения ворсинок на хорионе, что позволяет классифицировать плаценты по анатомическим признакам на диффузную (рассеянную), множественную (котиледонную), поясковую (кольцевидную) и дискоидальную, а по структурным особенностям их взаимосвязей с эндометрием матки на коррелированные с первыми гистологические типы: эпителиохориальную, десмохориальную, эндотелиохориальную и гемохориальную.

Первый вариант является самым простым. Такой тип плаценты присущ свиньям, лошадям, верблюдам и ослам. У плодов названных животных ворсинки хориона короткие, неразветвленные; они лишь прилегают к покровному эпителию слизистой оболочки матки или входят в просветы маточных желез, не нарушая целостности эпителиальной ткани.

Путь питательных веществ к зародышу при таком способе взаимоотношений между матерью и плодом будет самым длинным, а уровень обменных процессов наименее продуктивным. Оттого у них большое количество ворсинок с разной плотностью расположения диффузно рассеяны по всей поверхности хориона, врастающего как в беременный, так и в небеременный рога матки.

В качестве положительных свойств такого типа взаимосвязи следует отметить простоту процессов изгнания плодных оболочек из матки, идущих вслед за рождающимся детенышем, и слабую предрасположенность к послеродовым осложнениям.

У жвачных животных ворсинки хориона удлиняются, их эпителиоциты выделяют ферменты, разрушающие эпителиальный слой эндометрия, вследствие чего они погружаются в соединительную ткань собственной пластинки (**десмохориальная** плацента). Путь питательных веществ укорачивается. Это обуславливает количественное уменьшение числа ворсинок и изменение характера их расположения на хорионе. Ворсинки формируют отдельные кустовидные скопления чашеобразной формы - **котиледоны**, расположенные в 3-4 ряда (48-100 штук), отчего по анатомическим признакам она и является множественной, состоящей из отдельных плацентом, в которых ворсинки каждого котиледона тесно взаимодействуют с ограниченными бородавчатого типа выпячиваниями слизистой оболочки матки - **карункулами** с разветвленной в них сетью кровеносных сосудов.

Послеродовые процессы разъединения ворсинок хориона и слизистой оболочки матки усложняются, что удлиняет сроки отделения и «последа» до 3-6 часов. При ослаблении сократительной способности гладкой мускулатуры плодные оболочки могут задерживаться в полости матки и на более длительное время, способствуя развитию разных форм послеродовой патологии.

У хищных млекопитающих ворсинки приобретают сложную разветвленную форму, проникают в глубокие слои собственной пластинки эндометрия, контактируют своими ответвлениями со стенками кровеносных сосудов микроциркуляторного русла, основными представителями которых являются сосуды питающего типа - капилляры. Стенка же капилляров состоит из эндотелия (сосудистого эпителия) и базальной мембраны. Поэтому такой гистологический тип плаценты получил название **эндотелиохориальной**.

Питательным веществам в этом типе плацент необходимо преодолеть только простейшую по строению стенку кровеносного капилляра слизистой оболочки матки и все упоминаемые выше слои ворсинок аллантохориона. Это обстоятельство предопределяет дальнейшее уменьшение числа ворсинок на хорионе. Они выражены лишь в самой срединной части его, охватывая зародыш в виде узкого пояса кольцевидно (поясковая, или кольцевидная, плацента).

Уровень обменных процессов при таком типе плацентации плодов значительно повышается, но при родах могут возникать кровотечения и развиваться другие формы послеродовой патологии.

У приматов, некоторых насекомоядных, животных и грызунов число ворсинок на хорионе сокращается до самого минимального количества, вследствие чего они занимают ограниченную зону в форме диска, но зато ворсинки приобретают наиболее сложное и разветвленное строение. К тому же они наиболее глубоко проникают в слои слизистой оболочки матки, достигают кровеносных сосудов, пронизывают их стенки насквозь и внедряются в просветы, так что эпителий ворсинок напрямую контактирует с материнской кровью. Однако, следует заметить, что материнская кровь и кровь плода не смешивается, так как они отграничены друг от друга последовательно расположенными структурами ворсинок хориона: эпителием, соединительной тканью и стенкой кровеносных капилляров, которые и составляют у представителей перечисленных выше млекопитающих гематоплацентарный барьер. Уровень обменных процессов у них самый высокий, вероятность родовых и послеродовых осложнений наибольшая.

**Стадийность эмбрионального развития млекопитающих.**

Еще большую, в сравнении с птицами, актуальность и практическую значимость для врачей ветеринарной медицины приобретает настоятельная необходимость в глубоком осмыслении и приобретении устойчивых знаний по закономерностям стадийности внутриутробного развития млекопитающих.

Наиболее полно этот вопрос изучен у зародышей крупного рогатого скота (Г.А. Шмидт - Всесоюзный институт эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова, г.Москва).

Весь эмбриональный онтогенез у них составляет 270 дней. Он первично разбивается на три периода, отражающих характер течения и последовательность проявления филогенетических признаков развития особи - зародышевый (34 дня), предплодный (35-й - 60-й дни), плодный (с 61 дня внутриутробного развития). При этом вначале выделяется ранний плодный период (61-й - 120-й день), а потом - поздний (121-й - 270-й день).

В зародышевый период эмбрион проходит наиболее общие ранние этапы эмбриогенеза, приобретая признаки, свойственные всем представителям типа хордовых животных, и проявляет наиболее важные особенности развития, которые показывают его принадлежность к классу млекопитающих. Так, дробление зиготы завершается к 7-8 дню, гастрюляция осуществляется на 12-13 день развития, в течение последующих 5-7 дней происходит формирование осевых органов, мезодермы, а также плодных оболочек (амнион появляется уже на 15-й день, аллантоис - на 20-й - 21-й день). В конечный десятидневный отрезок зародышевого периода совершаются процессы установления и развития плацентарной связи зародыша с организмом матери.

В предплодный период у развивающегося организма на первый план выступают процессы закладки и ранней дифференцировки органов всех его систем.

В ранний плодный период продолжается и набирает силу дальнейшая дифференцировка органических систем. Они в основном сформированы, так что у плода легко выявляются видовые, породные и даже индивидуальные признаки строения.

В позднем плодном периоде интенсивность процессов органической дифференцировки несколько снижается, но зато на первый план выдвигаются ростовые явления.

Зародышевый период в развитии будущей особи является наиболее сложным и ответственным. В течение этого периода происходит многократная смена типов питания, следовательно, возможны, при неблагоприятном стечении обстоятельств, серьезные осложнения, угрожающие дальнейшему его генезу и самому существованию. Поэтому зародышевый период и подвергается разделению на следующие стадии:

1. Стадия дробления зиготы (1-7-е сутки). Источником питания служит желток яйцеклетки.
2. Стадия питания и дыхания посредством трофобласта (8-19-е сутки). Формируются осевые органы, мезодерма, желточный мешок, амнион.
3. Стадия питания и дыхания посредством сосудов желточного мешка (20-23-е сутки). Формируется пищеварительная трубка и аллантоис, развивается первичная почка.
4. Стадия питания и дыхания с помощью сосудов аллантоиса (24-34-е сутки). За счет аллантоиса, хориона и трофобласта образуются ворсинки, формируется плацента.

Вопросы стадийности эмбрионального развития других домашних животных до сего времени изучены слабо, а поэтому для сравнения с показателями эмбриогенеза крупного рогатого скота приводим лишь наиболее общие данные, отраженные в ниже следующей таблице.

#### **Периодизация внутриутробного развития эмбрионов у некоторых сельскохозяйственных животных**

Вид животного	Периоды		
	зародышевый	предплодный	плодный
Лошадь	1-89-е сутки	90-98-е сутки	99-340-е сутки
Свинья	1-23-е сутки	24-38-е сутки	39-114-е сутки
Овца	1-29-е сутки	30-45-е сутки	46-150-е сутки