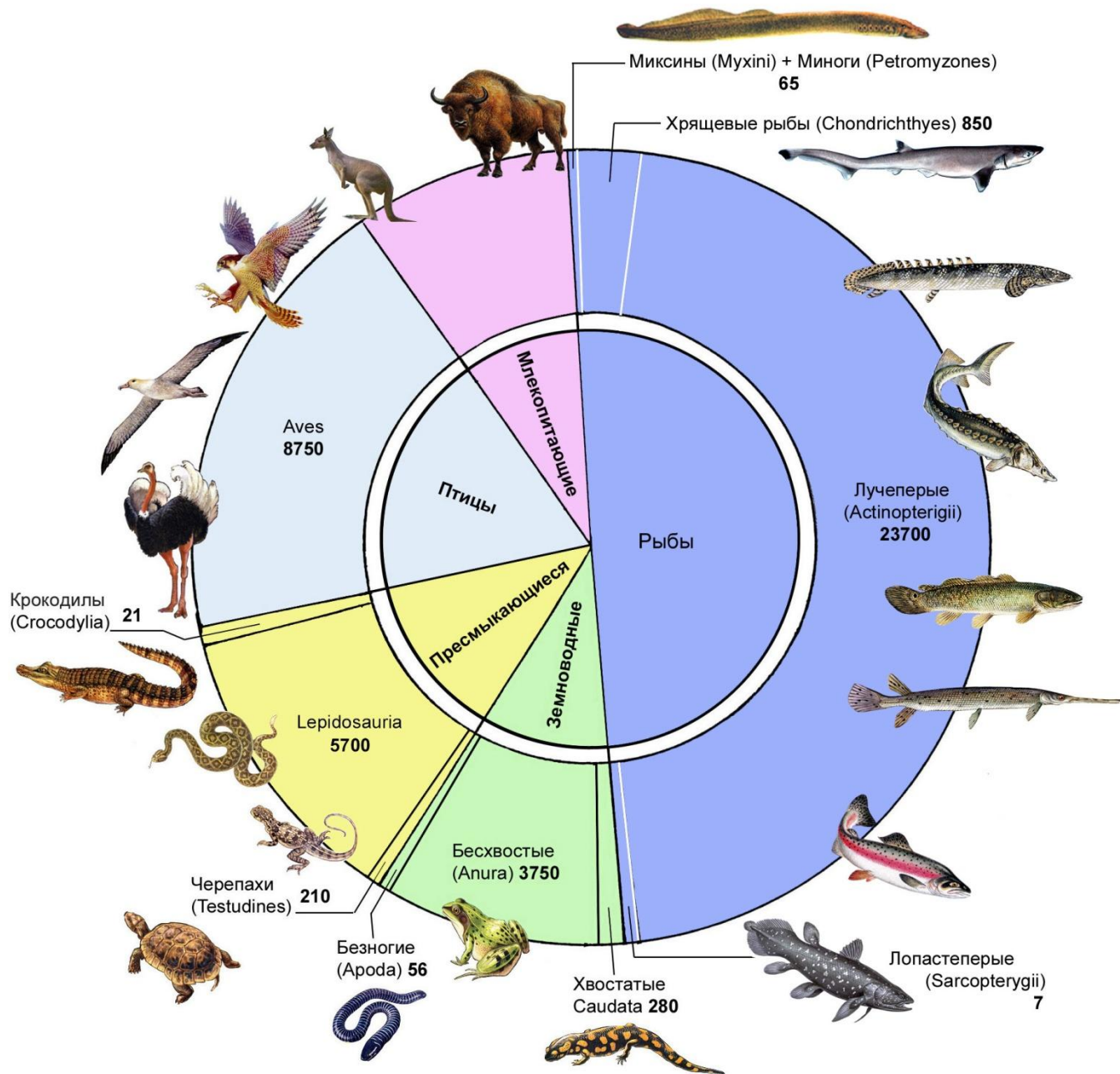


В. Ефремов



РАЗВИТИЕ ПТИЦ



# Птицы - совершеннейшие летательные аппараты

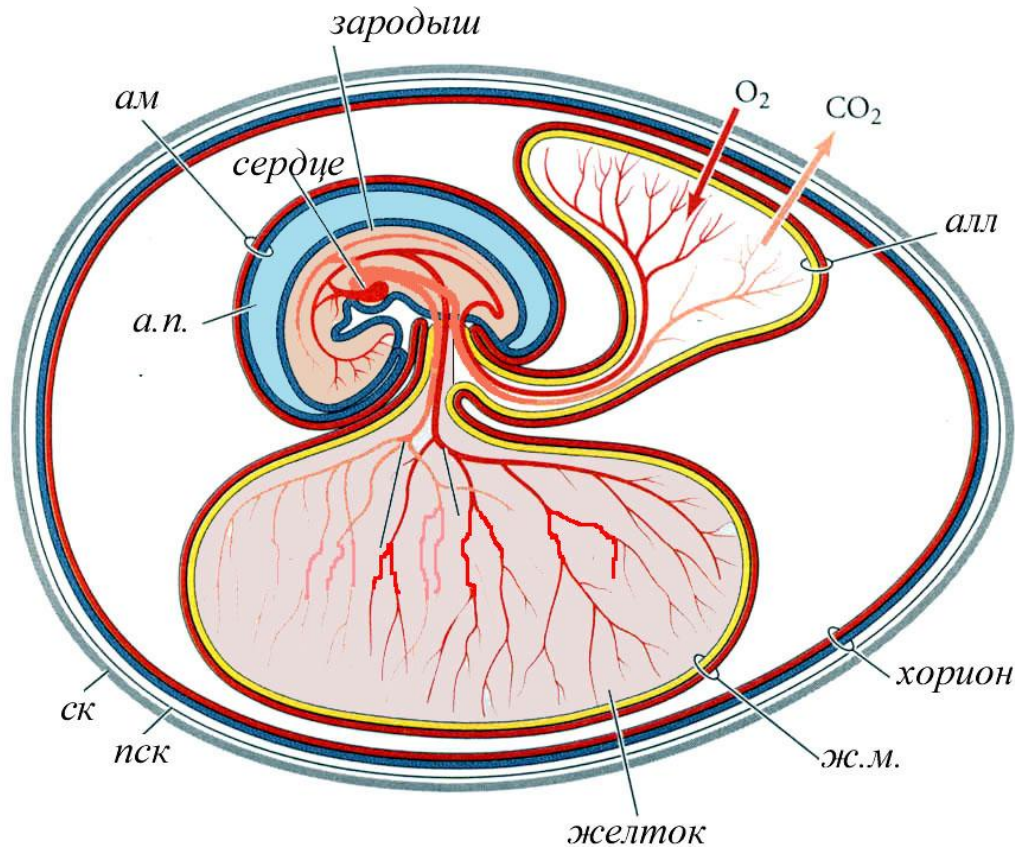


# Птицы - совершеннейшие летательные аппараты

СЕРДЦЕ	относительный вес (%)	Ч.С.С. В МИН
лягушка	0,57	22
человек	0,42	72
голубь	1,71	135
канарейка	1,68	514
колибри	2,37	615

Полет требует колоссального энергетического напряжения всего организма. И здесь птицы демонстрируют поразительную приспособленность всех систем обеспечения. Прежде всего, это эффективная респираторная система, во-вторых, это мощное 4-камерное сердце и полное разделение циркулирующей крови. Таблица иллюстрирует выдающуюся работоспособность сердца Птиц

# Птицы – типичные Amniota



Яйцо Пресмыкающихся и Птиц оказалось главным эволюционным достижением, сделавшим возможным развитие зародыша вне воды. И в этой связи большое значение имело усложнение строения яйца (особой прочности *яйцевые оболочки*, мощные слои *белковой оболочки* и развитие *зародышевых оболочек*, в том числе, *амниотической*, давшей название высшим позвоночным АМНИОТАМ. Роль зародышевых оболочек трудно переоценить, именно они обеспечили дополнительную защиту зародыша, ассимиляцию желтка, газообмен и нейтрализацию токсических продуктов азотистого обмена.

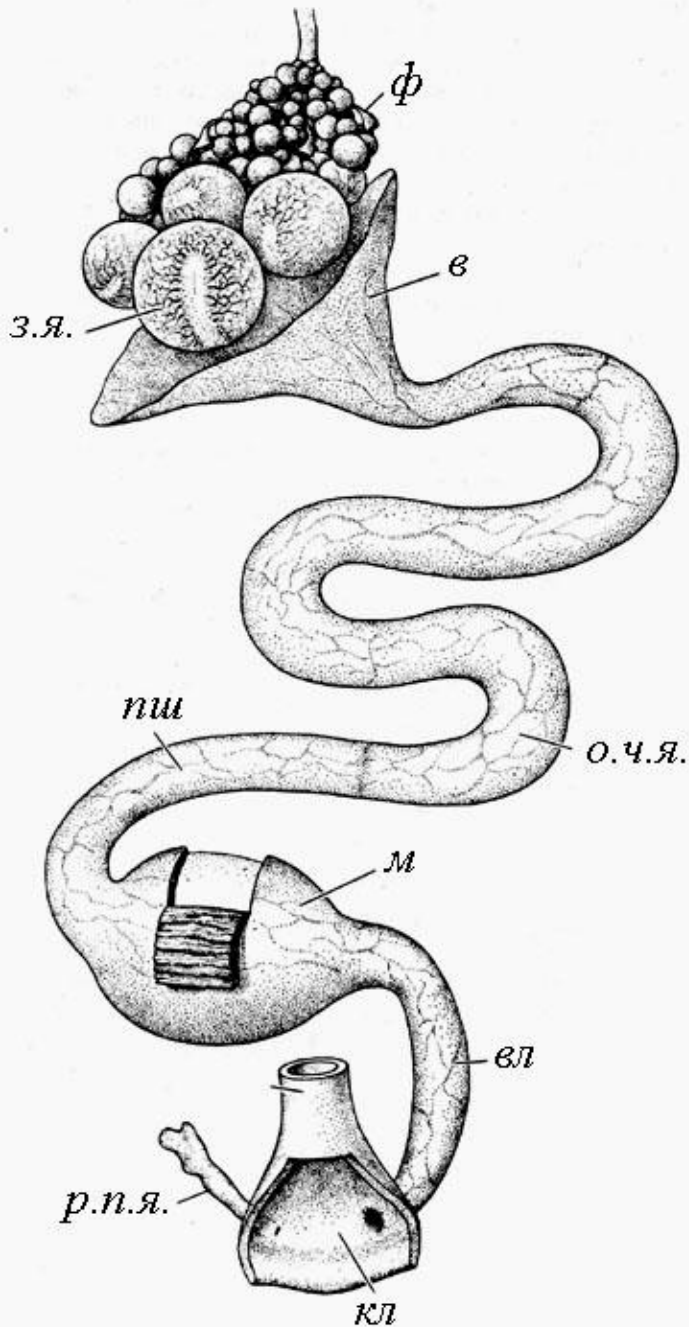
## Сравнительная эмбриология

Первый из известных трудов по сравнительной эмбриологии принадлежит великому Аристотелю, жившему в IV веке до н.э.

В своей книге «Размножение животных» он дал первое описание последовательных этапов развития куриного зародыша.

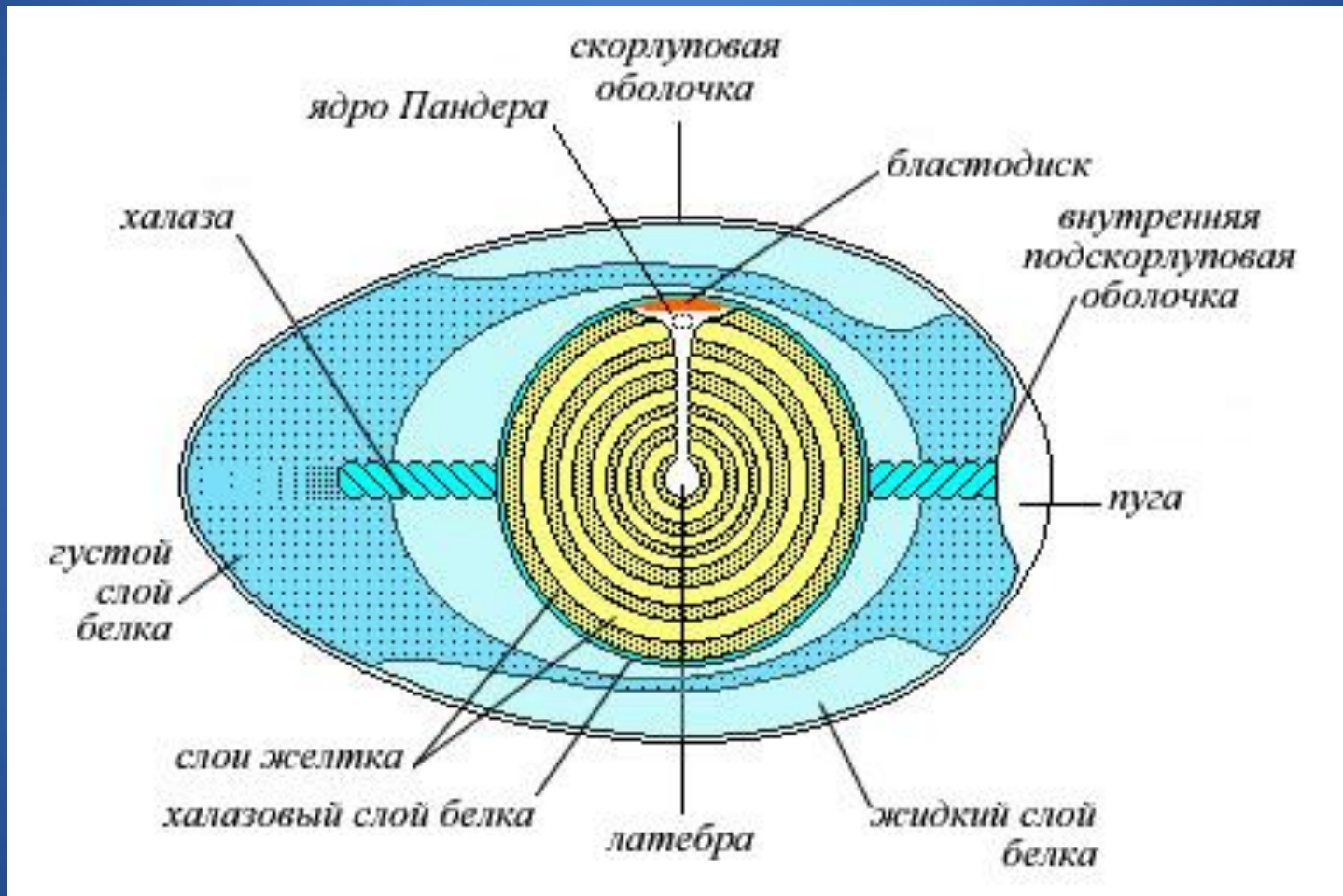


## Половой тракт курицы, формирование яйца



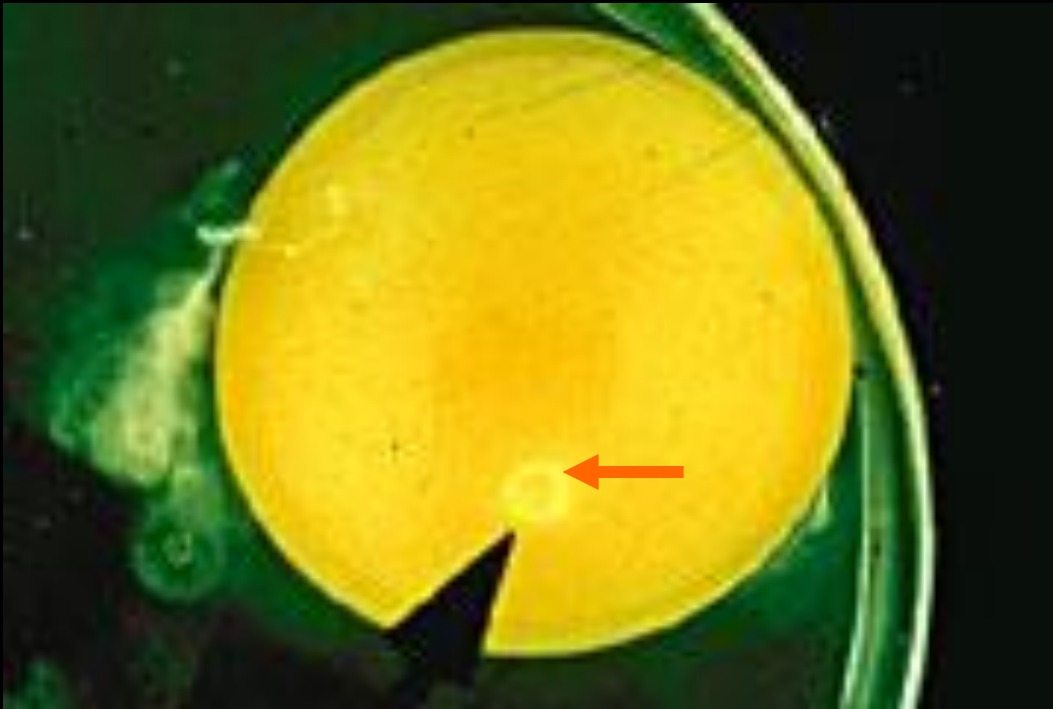
В верхней части рисунка изображён яичник, содержащий ооциты разной степени зрелости. Каждые сутки у курицы созревает по одному фолликулу (*ф*). Овулировавшее яйцо оплодотворяется в воронке яйцевода (*в*), в основной части яйцевода (*о.ч.я.*) идёт наслаивание белка. В перешейке (*пш*) происходит образование подскорлуповых оболочек. Затем яйцо перемещается в «матку» (*м*), где покрывается скорлупой. В течение всего периода пребывания в матке яйцо вращается вокруг своей длинной оси со скоростью 10-15 об/час. На завершение формирования яйца уходит около суток. (*р.п.я.*) – редуцированный правый яйцевод.

# Схема отложенного яйца курицы



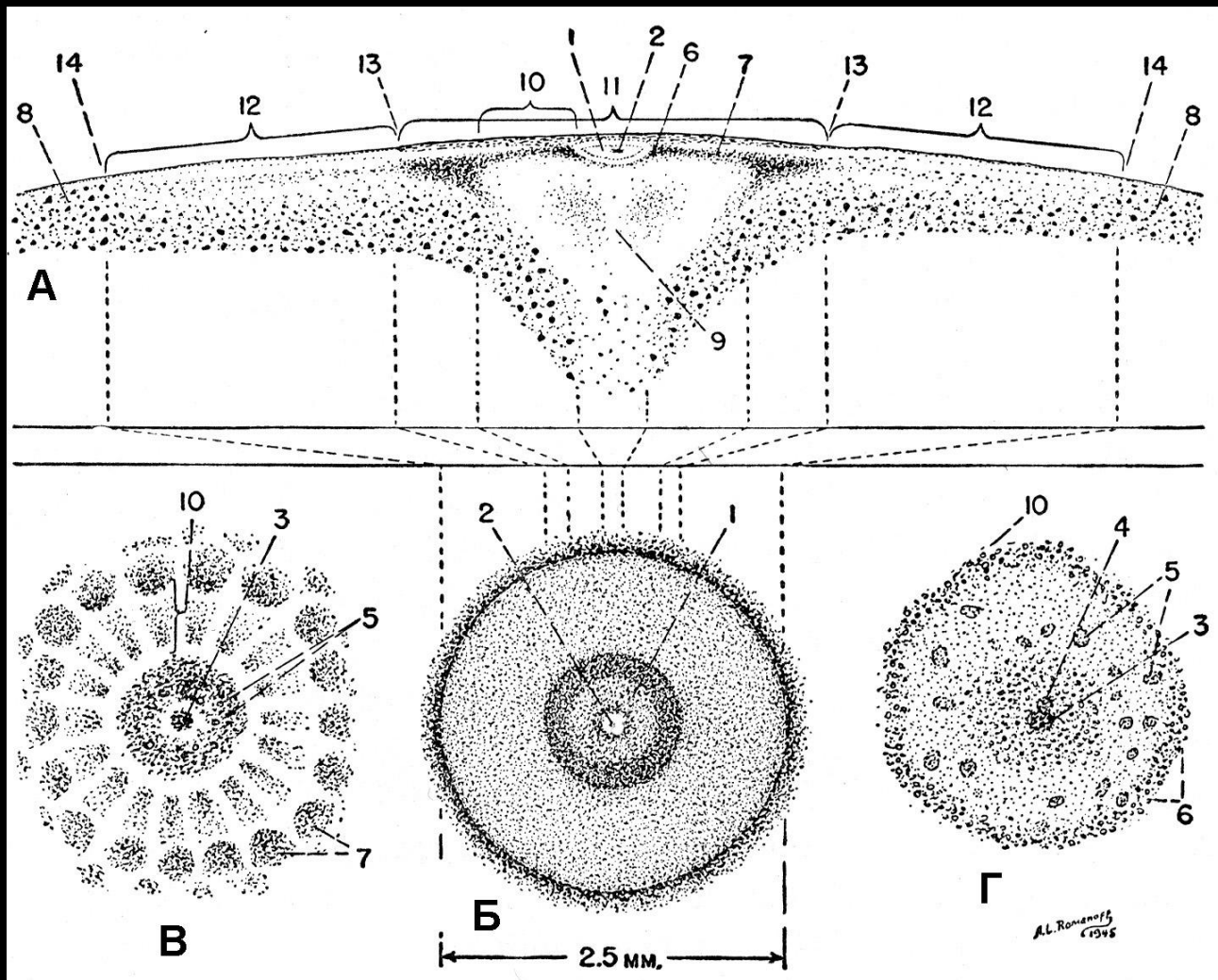


# Бластодиск куриного яйца

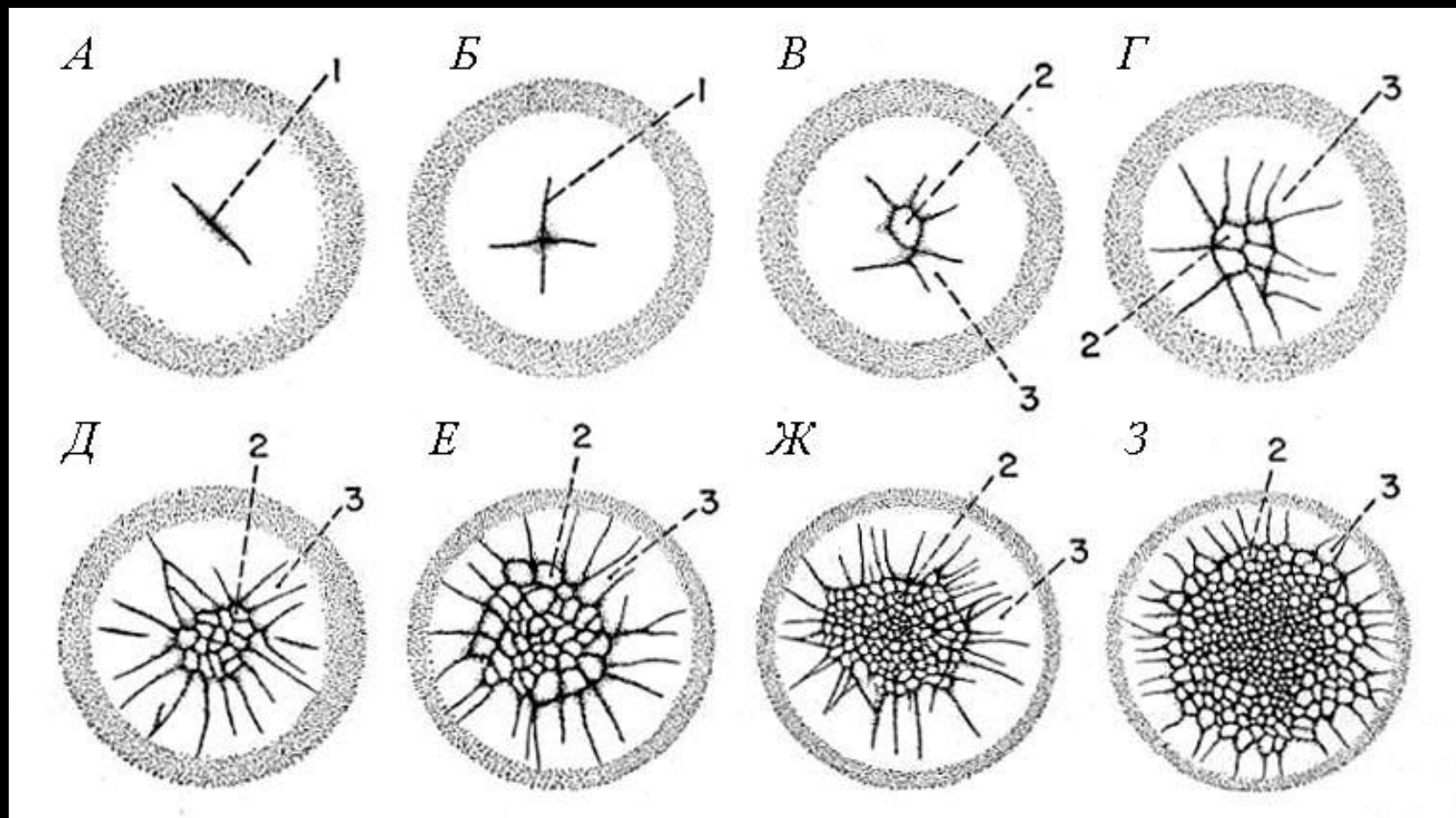


- На анимальном полюсе оплодотворённого яйца располагается беловатый диск (бластодиск или зародышевый диск) активной цитоплазмы диаметром около 3 мм (на него указывает красная стрелка)

# Бластодиск в яйце голубя (полиспермия)



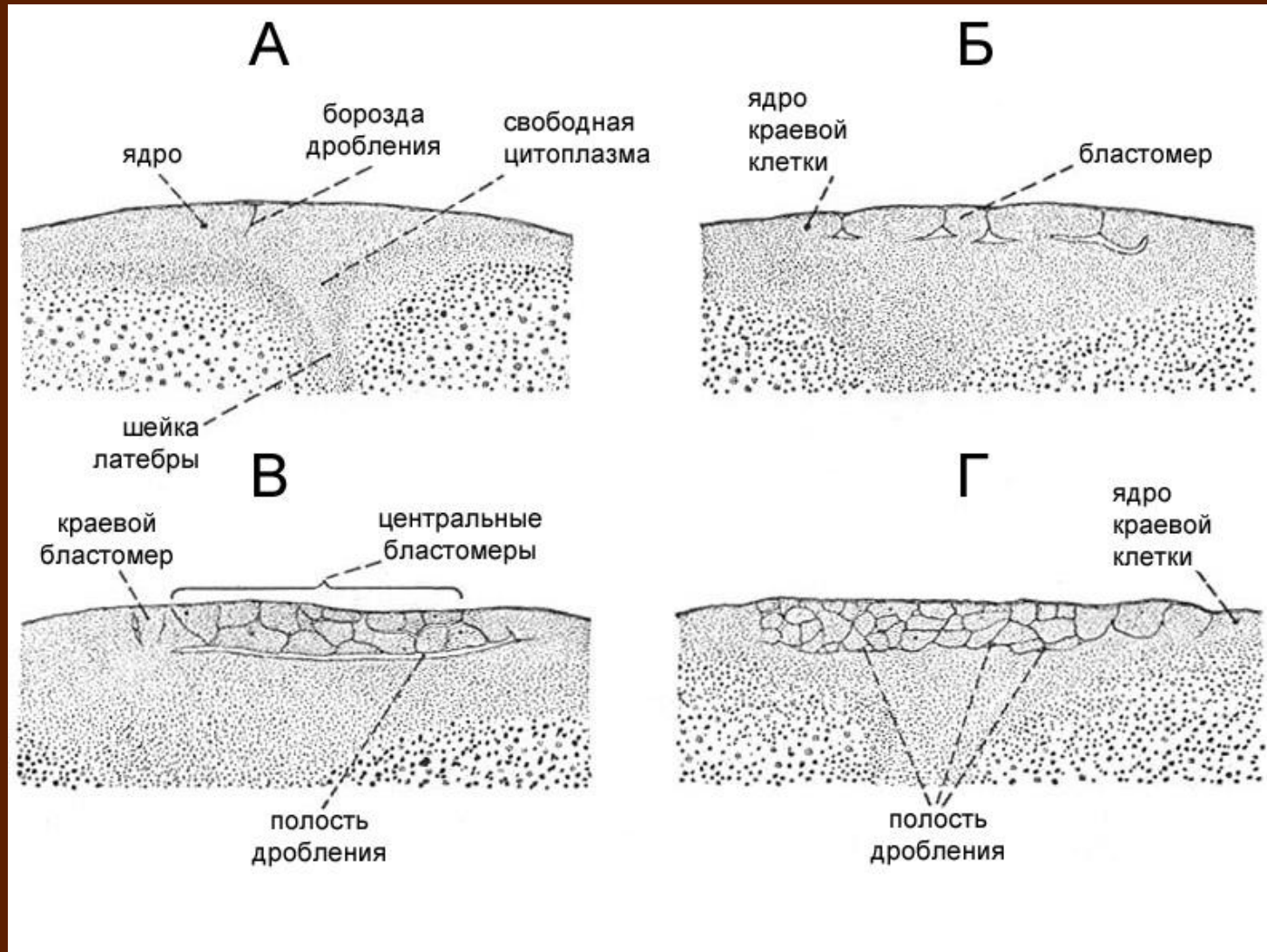
А – общий вид бластодиска (в разрезе); Б, В, Г – вид сверху на разных уровнях от поверхности. 4 – женский и мужской пронуклеусы; 5 – ядра избыточных спермиев.



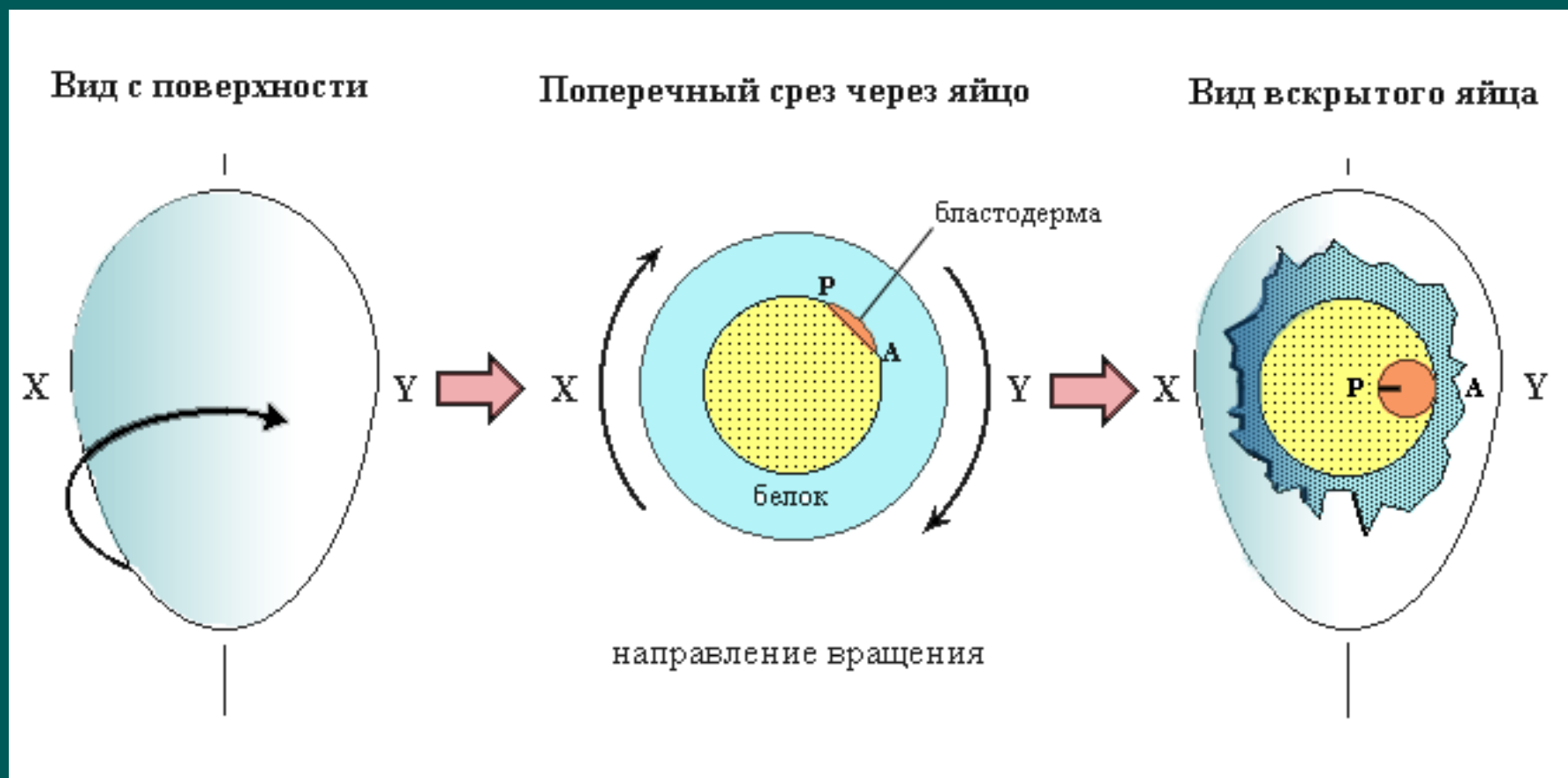
## Дискоидальное дробление в яйце голубя (вид бластодиска сверху)

А – первое деление; Б – второе деление; В – третье деление; Г – четвёртое деление (16 клеток); Д - З – пятое, шестое, седьмое и восьмое деления, соответственно.

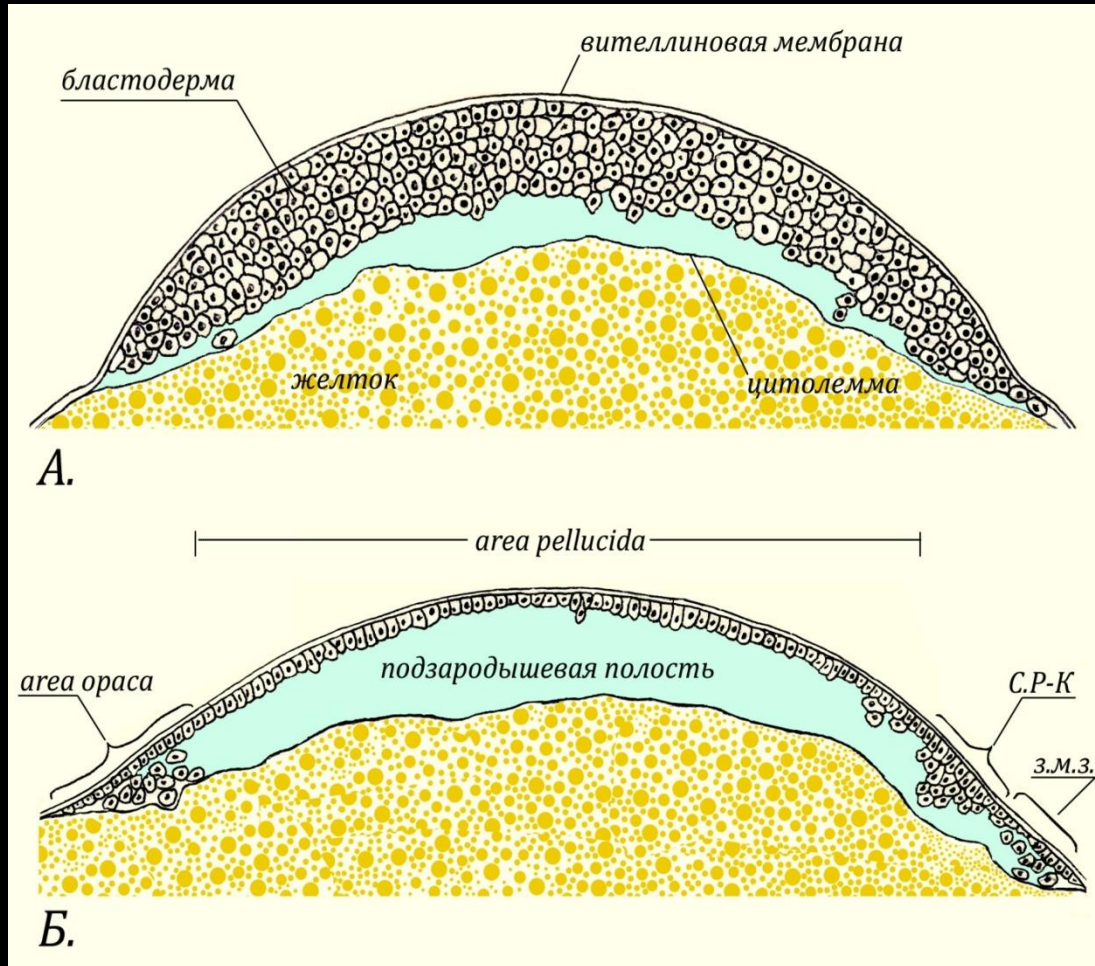
# Дробление бластодиска в яйце голубя (на срезах). Открытые клетки



# Спецификация переднезадней оси в развивающемся яйце курицы

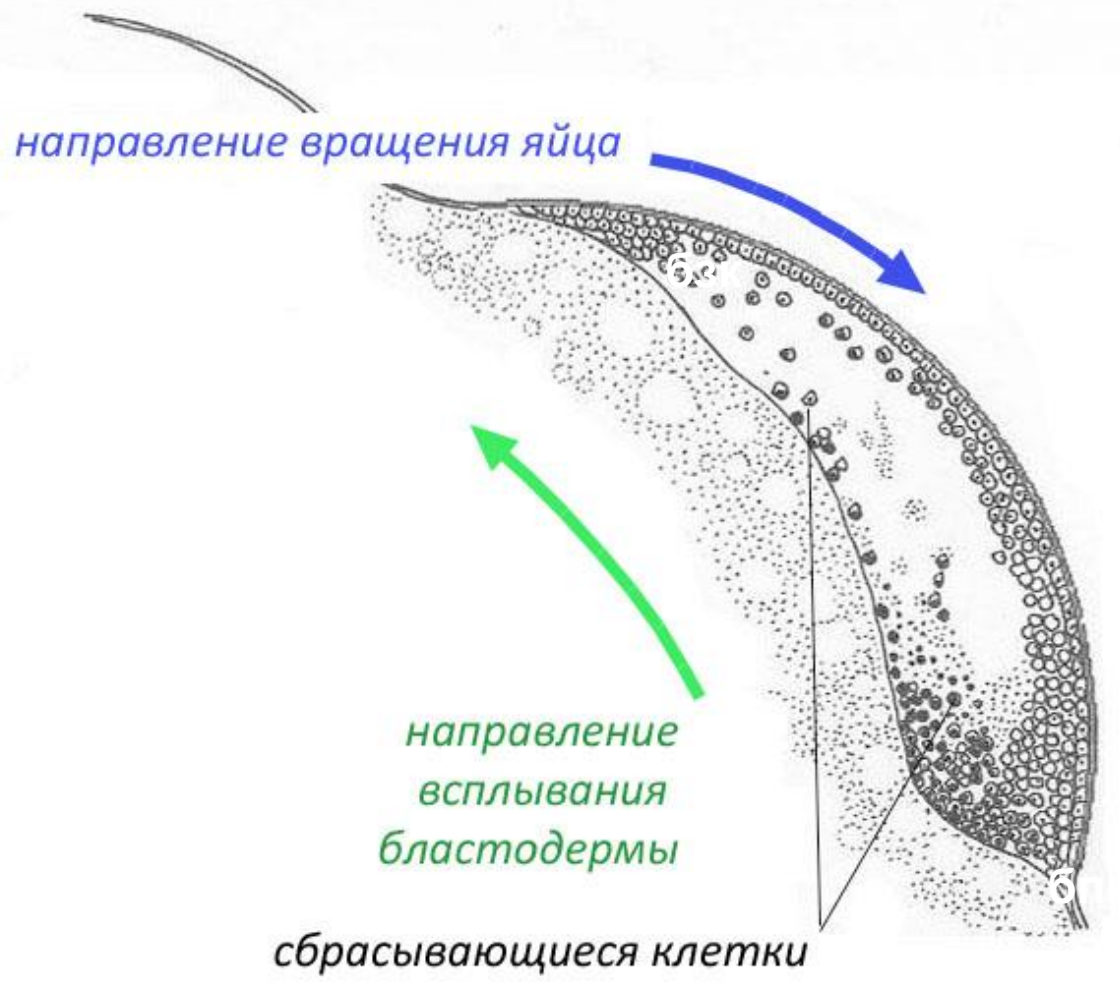


# Образование *area pellucida* – первый морфогенетический акт в развитии цыпленка



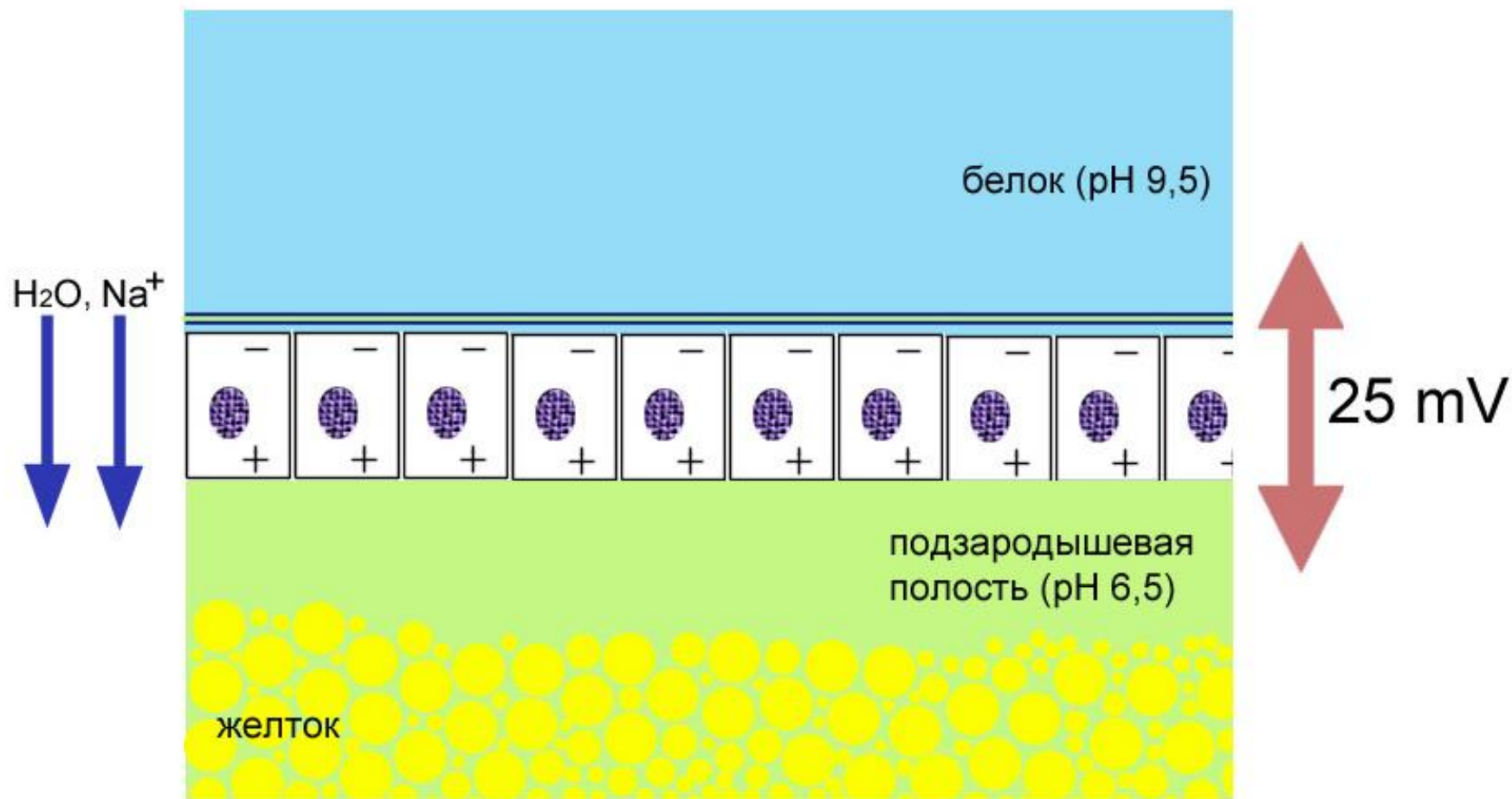
Схематичные изображения срезов бластодермы на стадиях: V (А) и X (Б)

# Cell shedding и образование *area pellucida*



На стадии VII (по Eyal-Giladi and Kochav, 1976) начинается направленное сбрасывание (shedding) глубоких клеток бластодермы, обращенных в подзародышевую полость и постепенное превращение центральной области бластодермы в однослойную *area pellucida*.

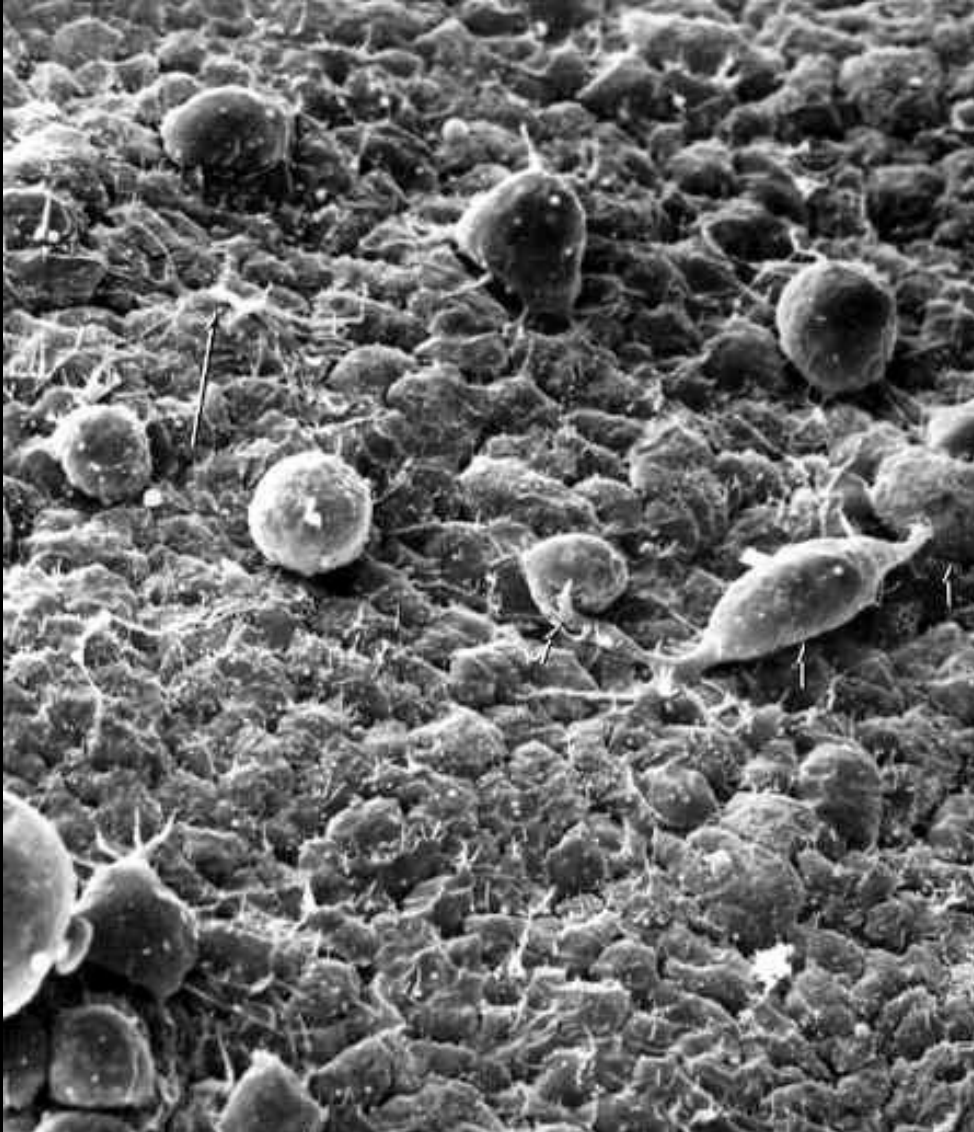
# Становление дорсо-вентральной полярности эпибласта эмбриона курицы





Образование гипобласта  
– второй морфогенетический акт  
в развитии курицы

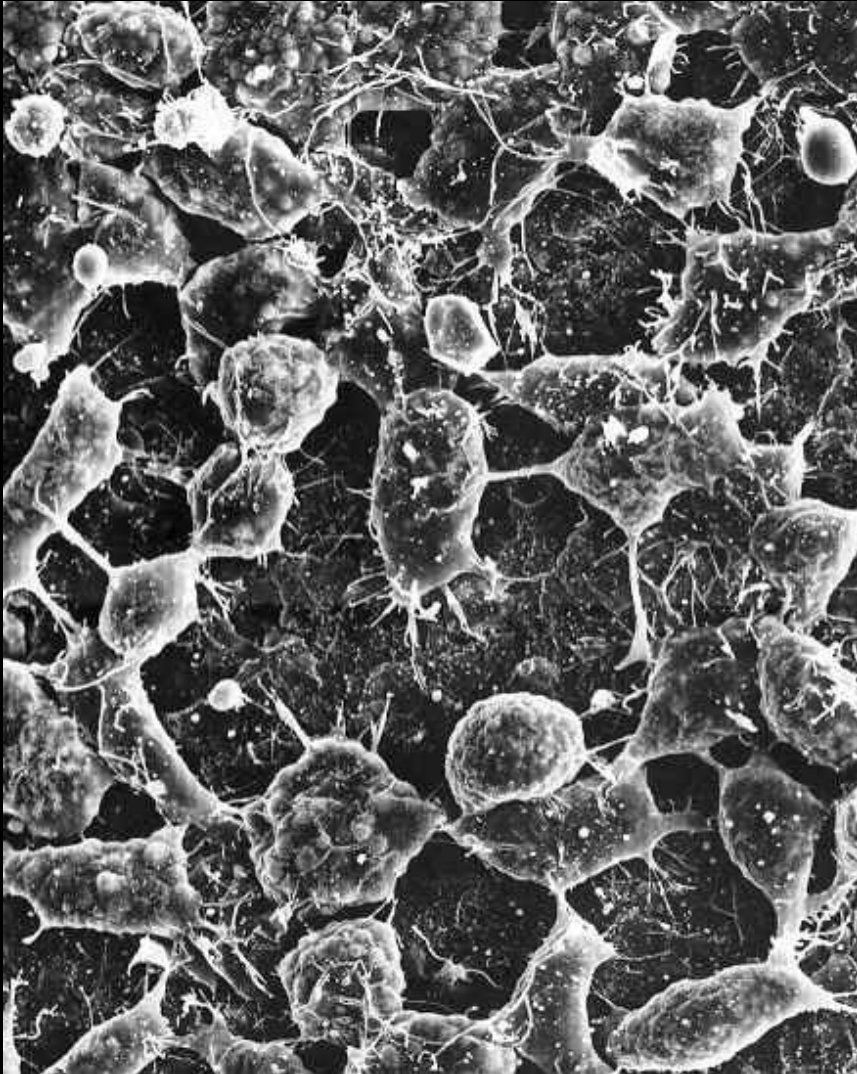
# Образование гипобласта (полиингрессия)



Изображение, полученное с помощью стереосканирующего электронного микроскопа. Зародыш курицы перед началом инкубации. Бластодерма инвертирована, на фото показана вентральная (нижняя) поверхность эпибласта, на которой располагаются редкие, только что выселившиеся клетки первичного гипобласта.

По Low and McClugage (1993)

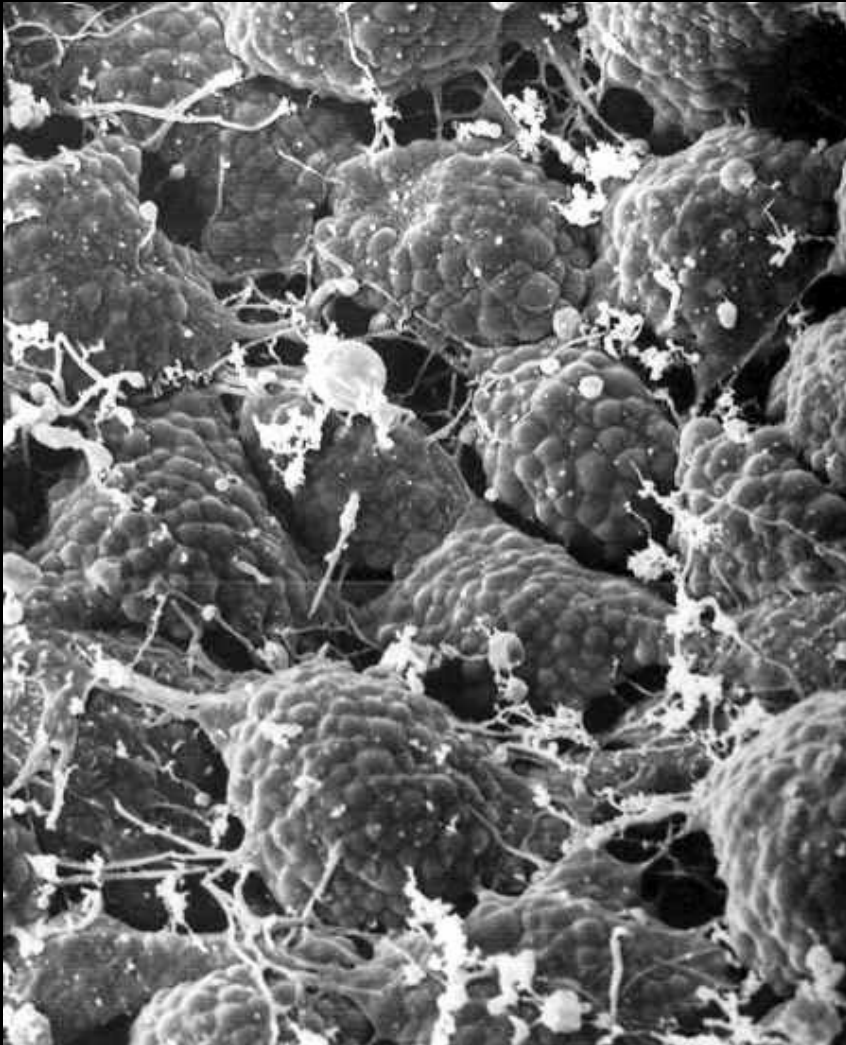
# Образование гипобласта



Начало инкубации. Значительно увеличилась плотность клеток гипобласта, но пока ещё они образуют редкочейстую сеть под эпибластом. Видна высокая протрузионная активность этих клеток.

По Low and McClugage (1993)

# Образование гипобласта



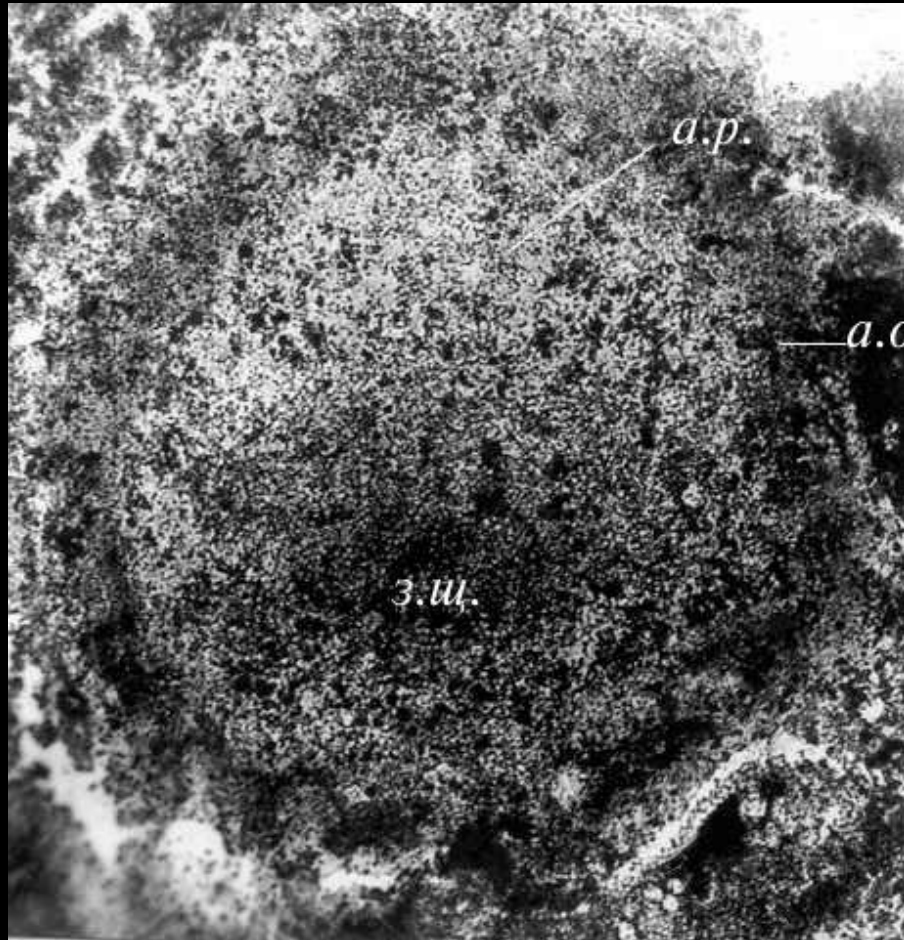
3,5 часа инкубации.

Клетки гипобласта, взаимодействуя друг с другом с помощью разнообразных выростов, формируют сплошной слой.

Характерный рельеф поверхности этих клеток, свидетельствует о значительном внутриклеточном содержании желтка.

По Low and McClugage (1993)

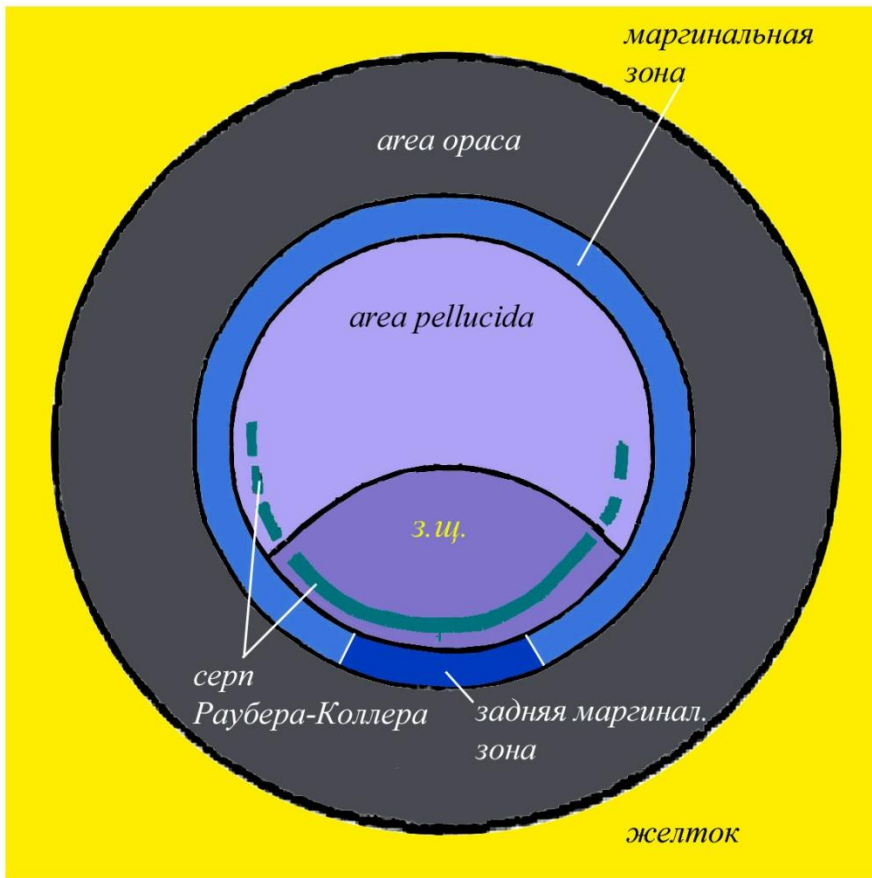
## Бластодерма птиц на стадии «зародышевого щитка» (ст. 1 по Н&Н)



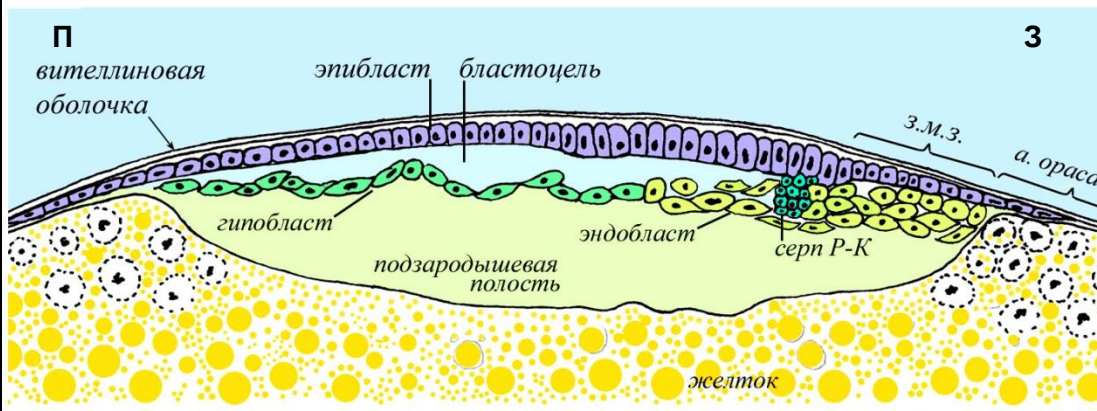
Через 4-5 часов инкубации в задней 1/3 area pellucida обнаруживается заметное уплотнение в форме щитка. С этой стадии в бластодерме устанавливается переднезадняя ось будущего тела эмбриона и его билатерально-симметричная организация .  
*a.p.* – area pellucida; *a.o.* – area opaca;  
*з.щ.* – зародышевый щиток, собственно.

из Ефремов (1976)

**A**



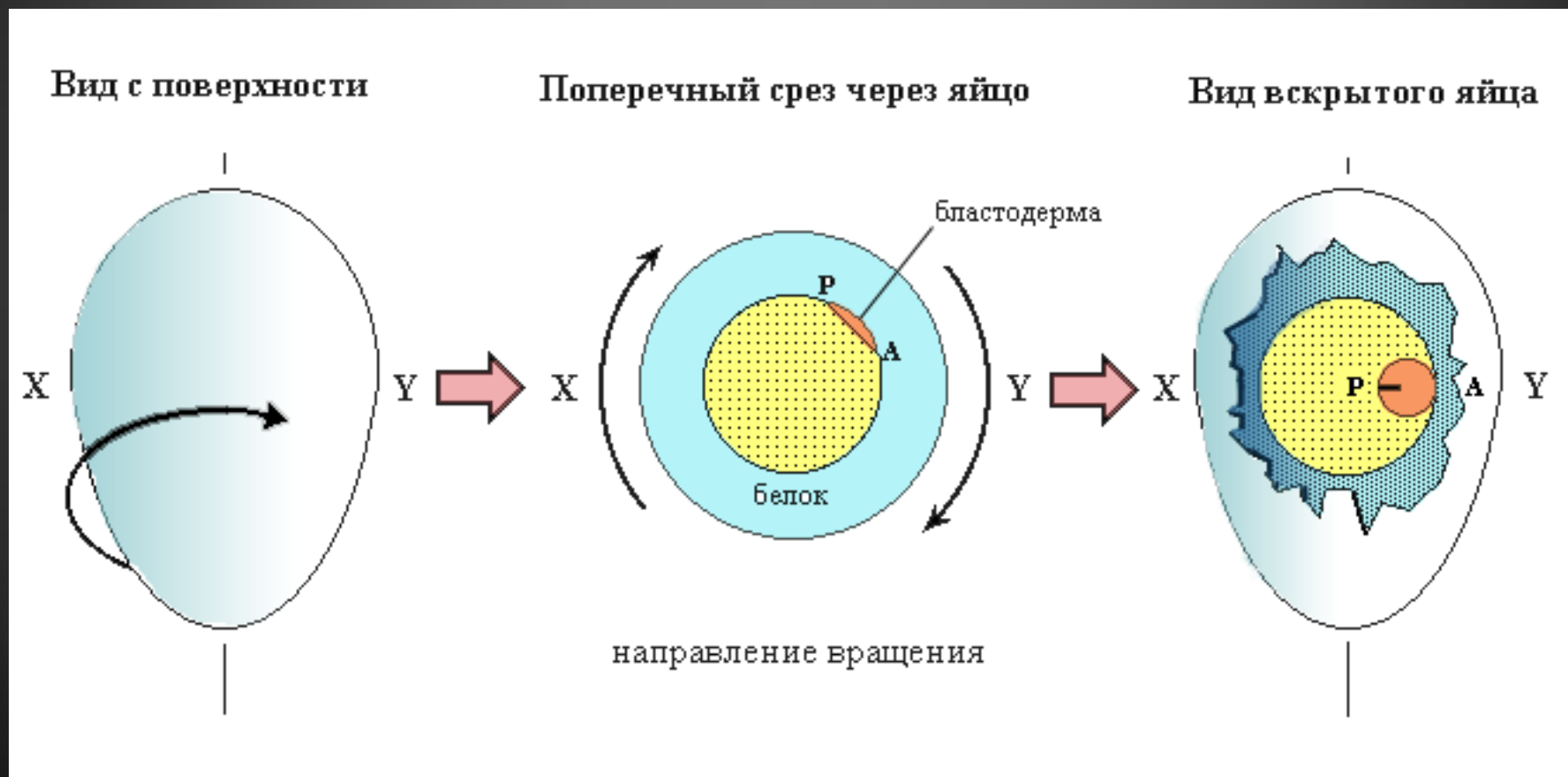
**B**



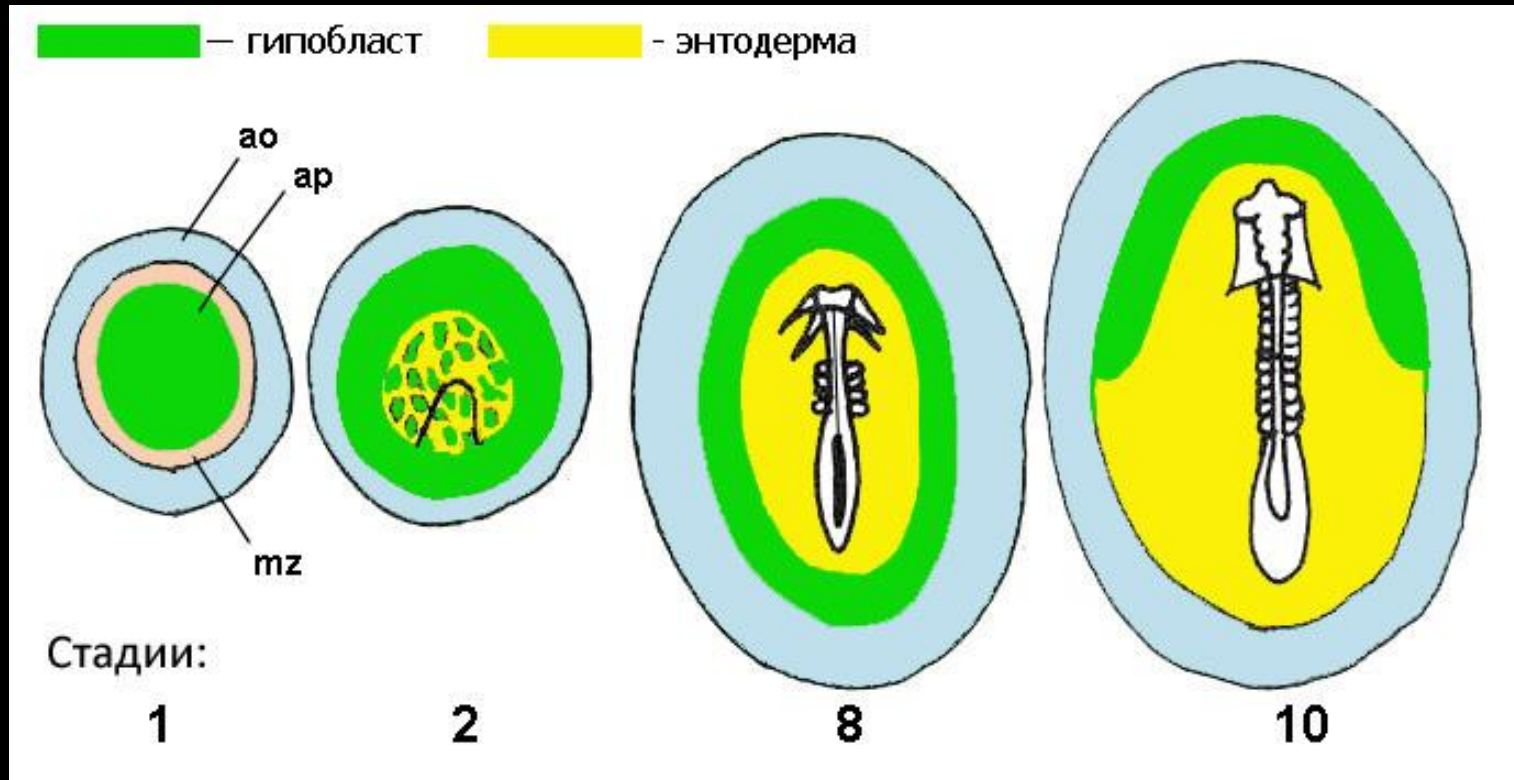
Схематическое изображение бластодермы через 4 часа инкубации (ст. 1 по Н&Н). Образование вторичного гипобласта (эндобласта).

(А) – вид сверху; (Б) – сагиттальный срез.  
 (П) – передний конец; (З) – задний конец; з.м.з. – задняя маргинальная зона

# Спецификация переднезадней оси в развивающемся яйце курицы



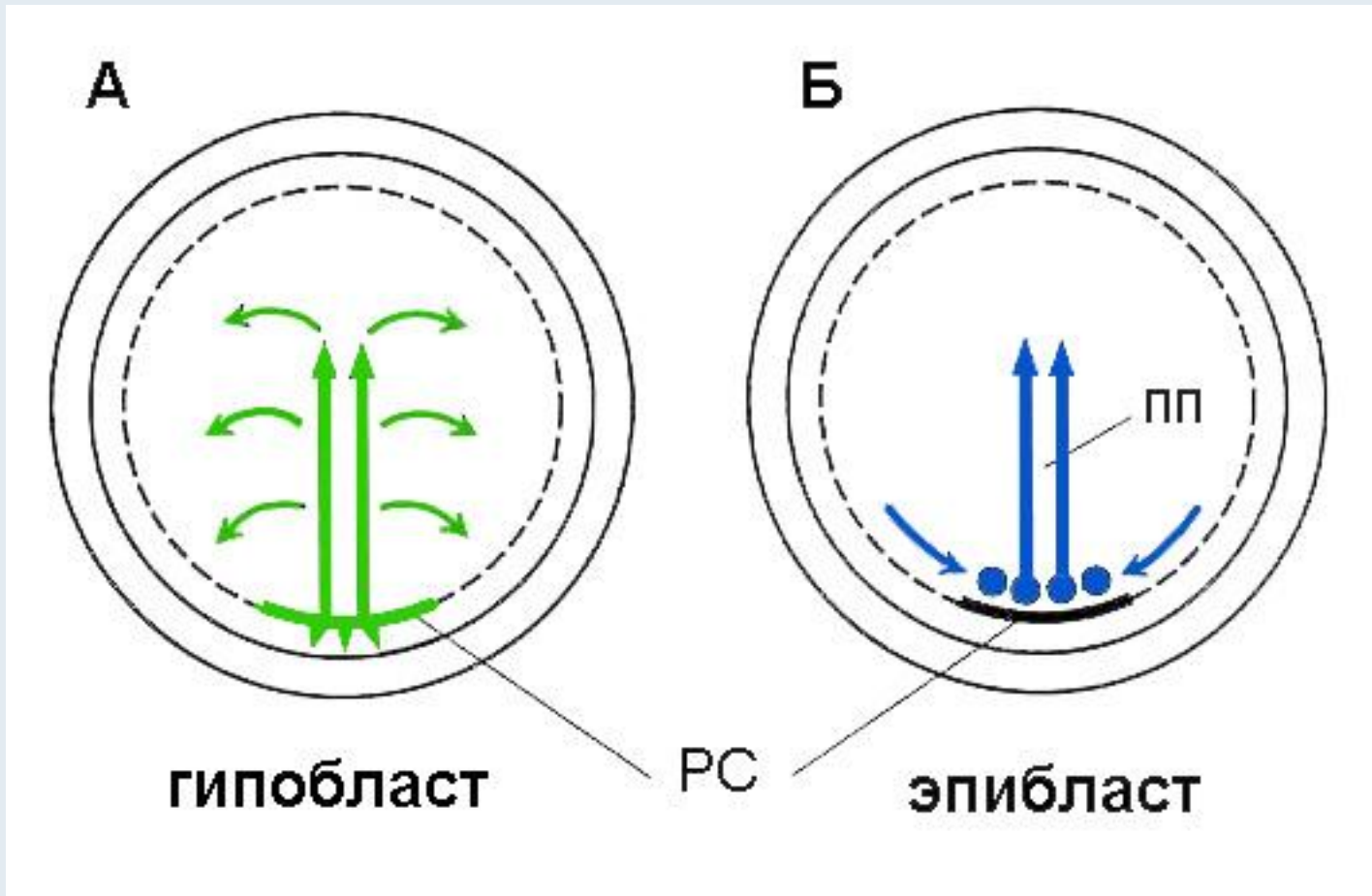
# СУДЬБА ГИПОБЛАСТА



После начала выселения из эпибласта полоски клеток definitivoной энтодермы (ст. 2) они оттесняют клетки гипобласта (эндобласта) на периферию area pellucida. Эти клетки на ст. 10 концентрируются в серповидной области в «герминативном гребне»



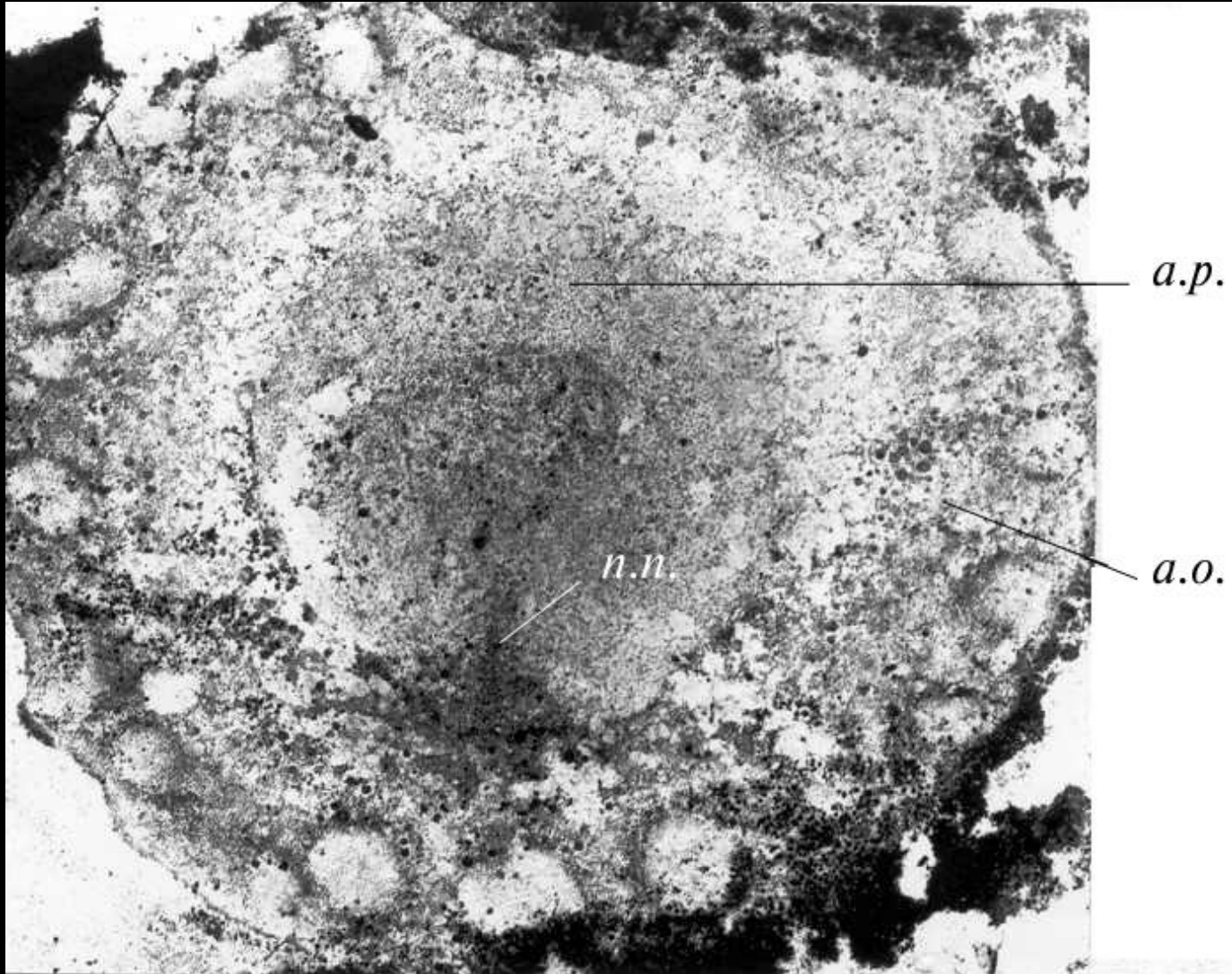
# Направления движений клеток в гипобласте и эпибласте



# ГАСТРУЛЯЦИЯ У ЗАРОДЫШЕЙ ПТИЦ

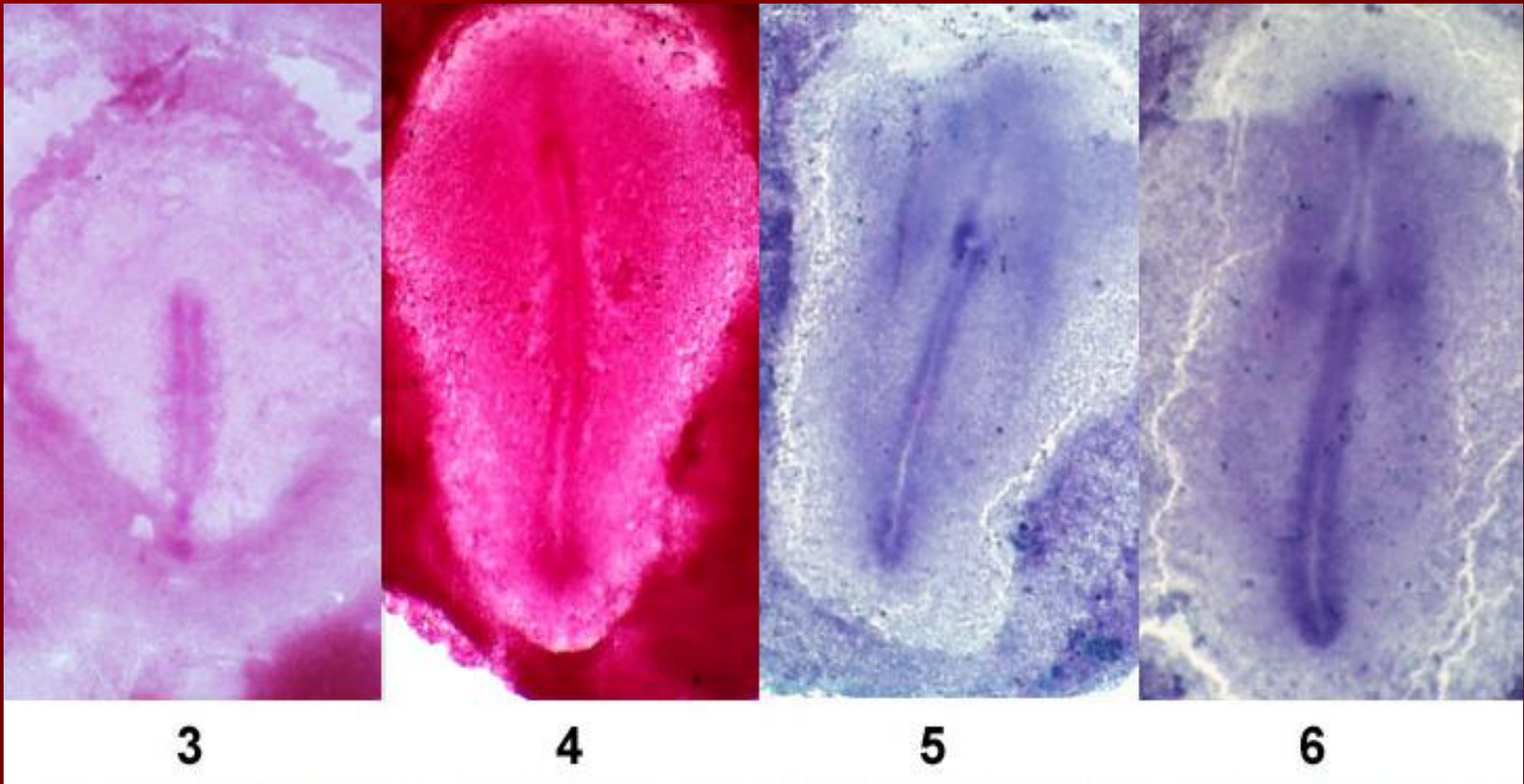
ингрессия из зародышевой полоски

# Гастрюляция у птиц (стадия ранней полоски)



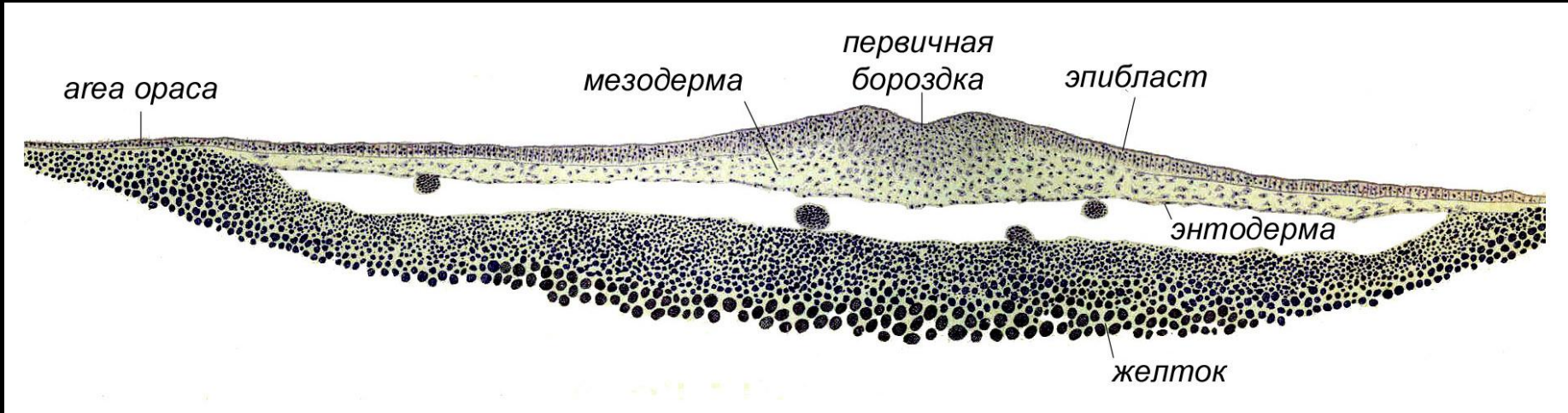
из Ефремов (1976)

# Образование и рост первичной полоски



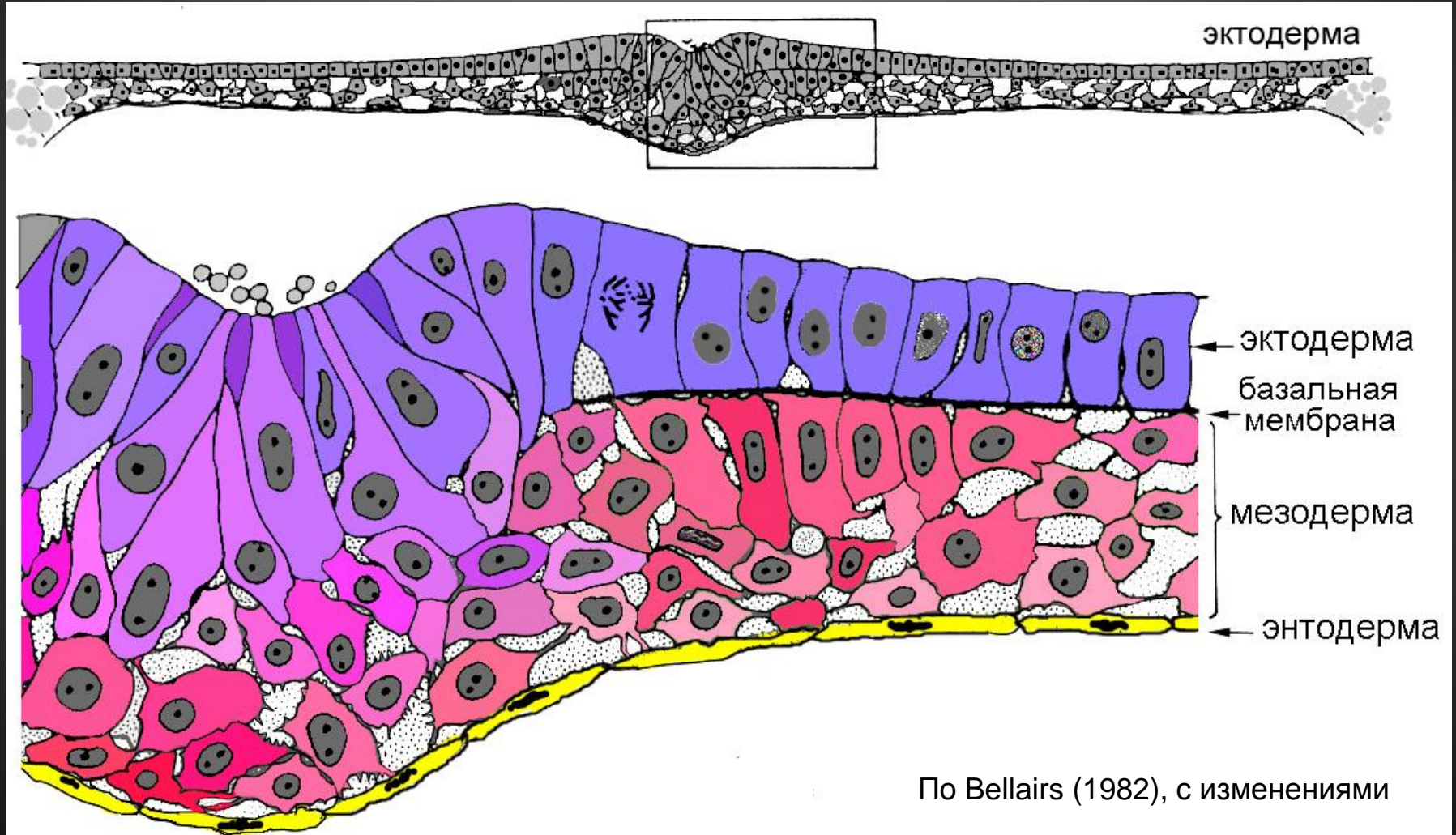
Цифрами обозначены последовательные стадии развития по Гамбургеру и Гамильтону (H&H): 3 – ст. «средней полоски», 4 – ст. «дефинитивной полоски», 5 – стадия «головного отростка», 6 – ст. «головной складки»

# Первичная зародышевая полоска эмбриона курицы



Эмбрион курицы. Стадия «**дефинитивной полоски**», (стадия 4 по Н&Н, 18-19 часов инкубации). Поперечный окрашенный срез на уровне первичной бороздки. Отметить: *первичную бороздку, эпибласт, мезодерму и энтодерму.*

# Деэпителизация и ингрессия в первичной полоске



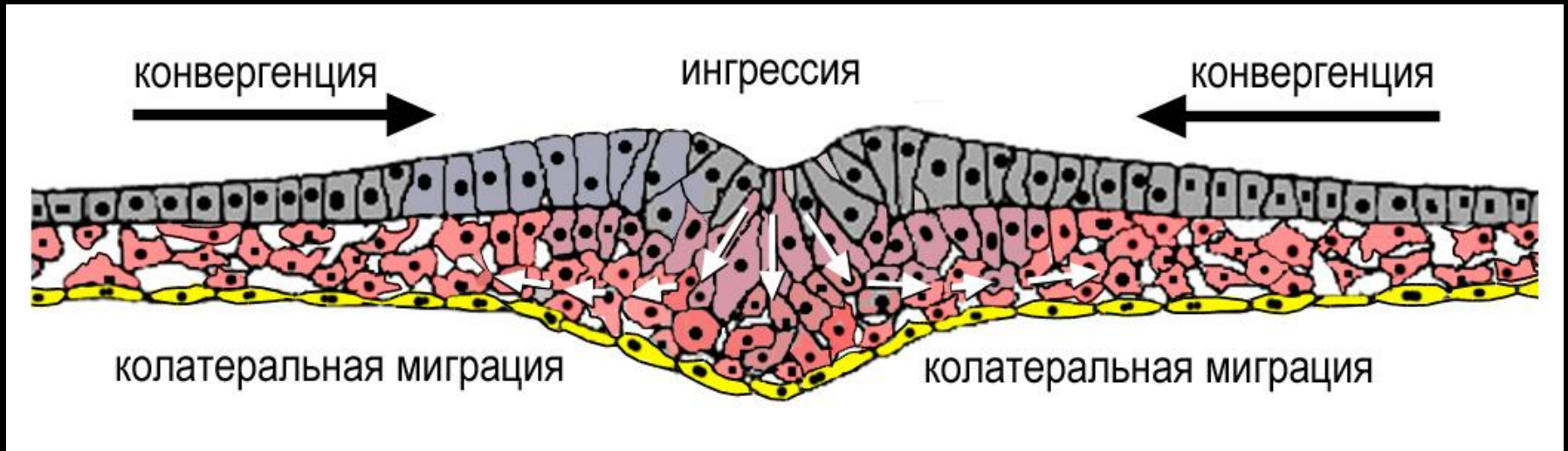
По Bellairs (1982), с изменениями

# Конструкция первичной полоски



Из Solorsh and Revel (1978)

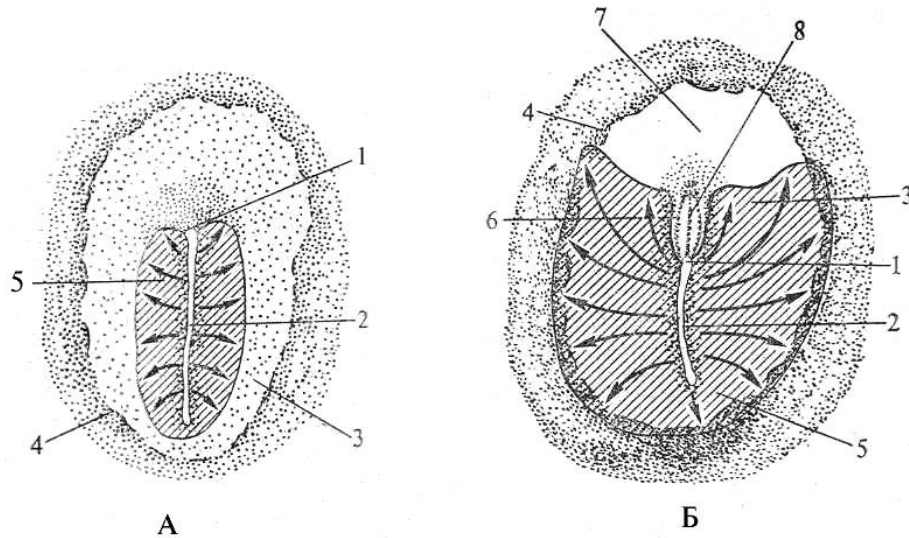
# Клеточные движения гаструляции в полоске у птиц



В эпибласте латерально-медиальные движения *конвергенции* (черные стрелки) обеспечивают поступление клеток к первичной полоске – месту их интернализации в бластоцель путем *ингрессии* через бороздку и Гензеновский узелок. Первыми у бороздки оказываются и погружаются клетки дефинитивной энтодермы (желтого цвета), затем клетки внезародышевой мезодермы (красного цвета), которые расходятся от полоски в стороны и вперед (*коллатеральная миграция*, белые короткие стрелки). Наконец, последними через Гензеновский узелок мигрируют внутрь и перемещаются вперед клетки хорды.



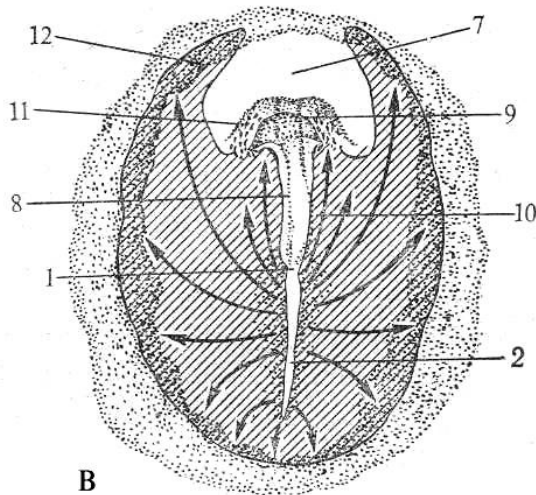
# Направление разрастания мезодермы из первичной полосы



**А – В. Движение мезодермы в течение первых суток инкубации (показаны стрелками).**

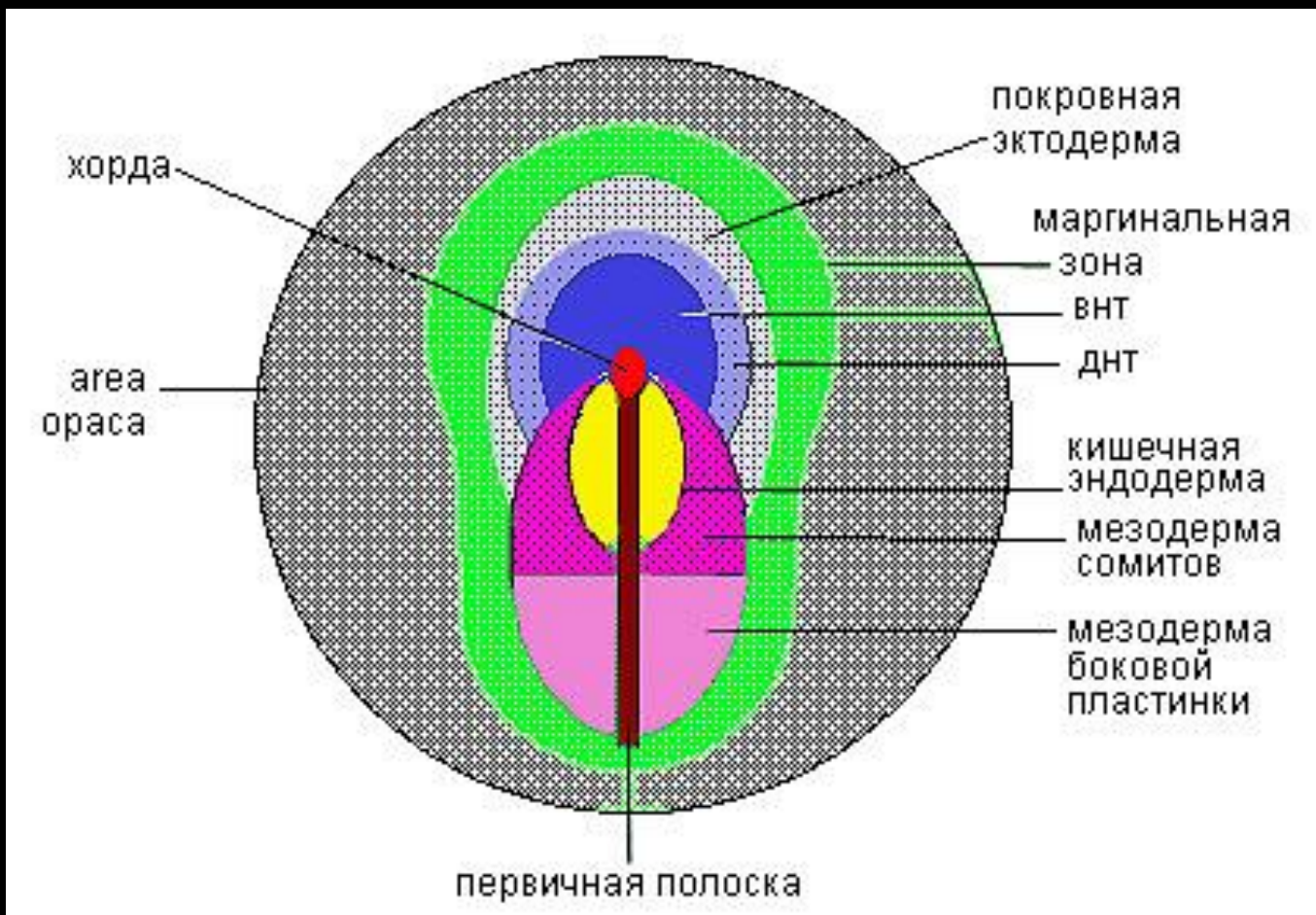
*Участки, занятые мезодермой, обозначены косой штриховкой.*

1 – гензеновский узелок; 2 – первичная полоска; 3 – *area pellucida*; 4 – *area opaca*; 5 – мезодерма; 6 – нейральная пластинка; 7 – проамнион; 8 – хорда; 9 – нейральный валик; 10 – дорсальная (параксиальная) мезодерма; 11 – головная складка; 12 – передний «рог» мезодермы.

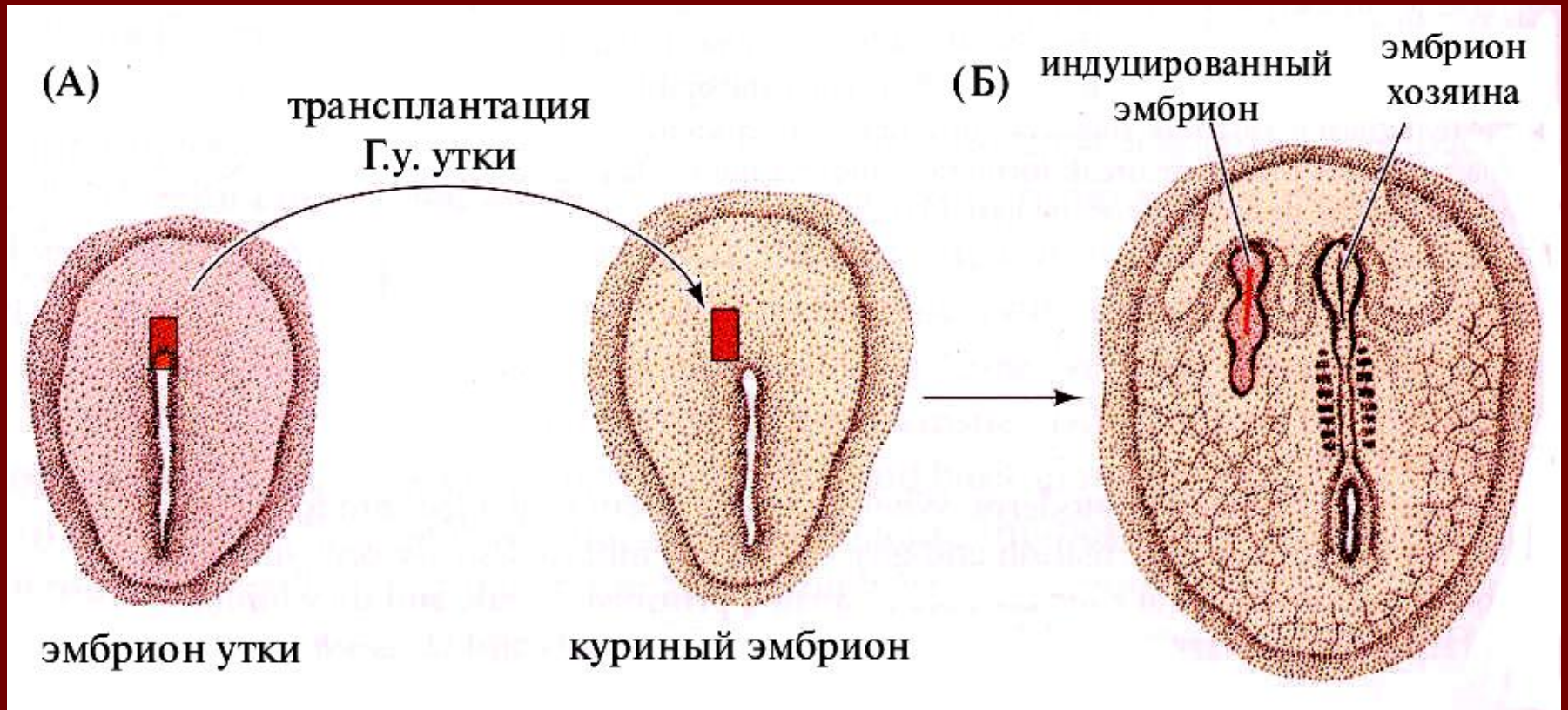


из Б. Карлсон [1983 (2)]

# Карты презумптивных зачатков в эпибласте на стадии дефинитивной полосы



# Гензеновский узелок - гомолог дорсальной губы бластопора земноводных



# Регрессия первичной полоски и формирование осевого комплекса зачатков



- ▣ Цифрами обозначены стадии развития по Гамбургеру и Гамильтону (соответственно, 26, 28, 29 и 30 часов инкубации)

# Судьба первичной полоски

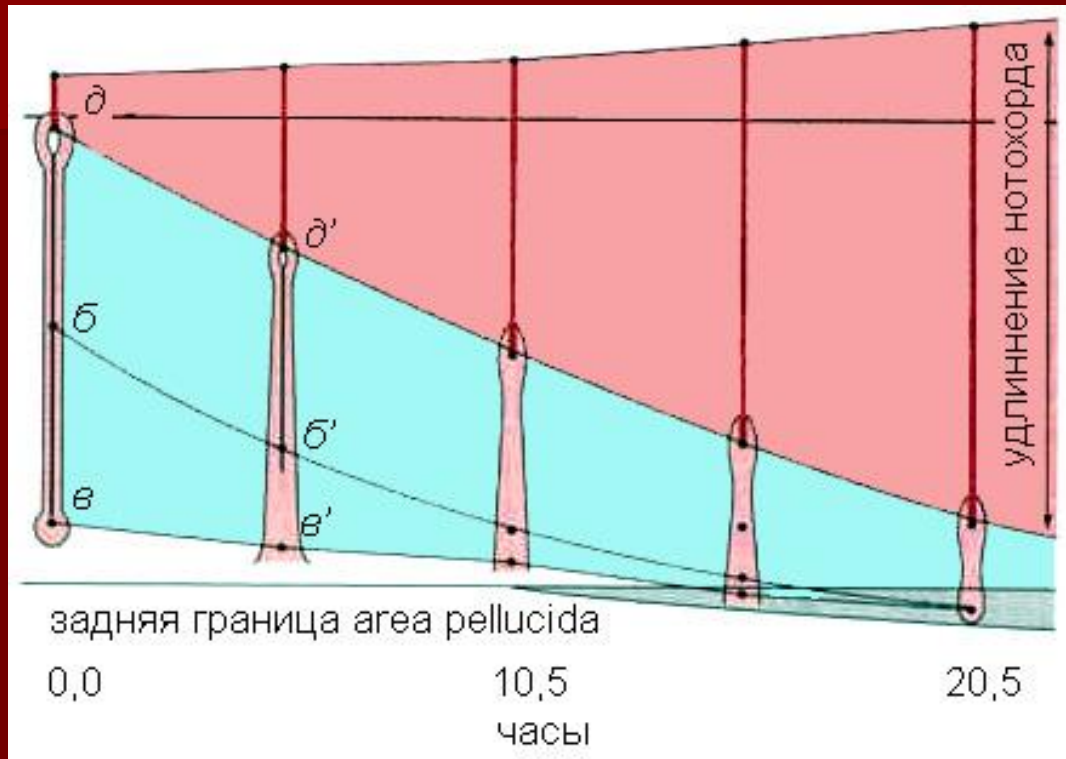
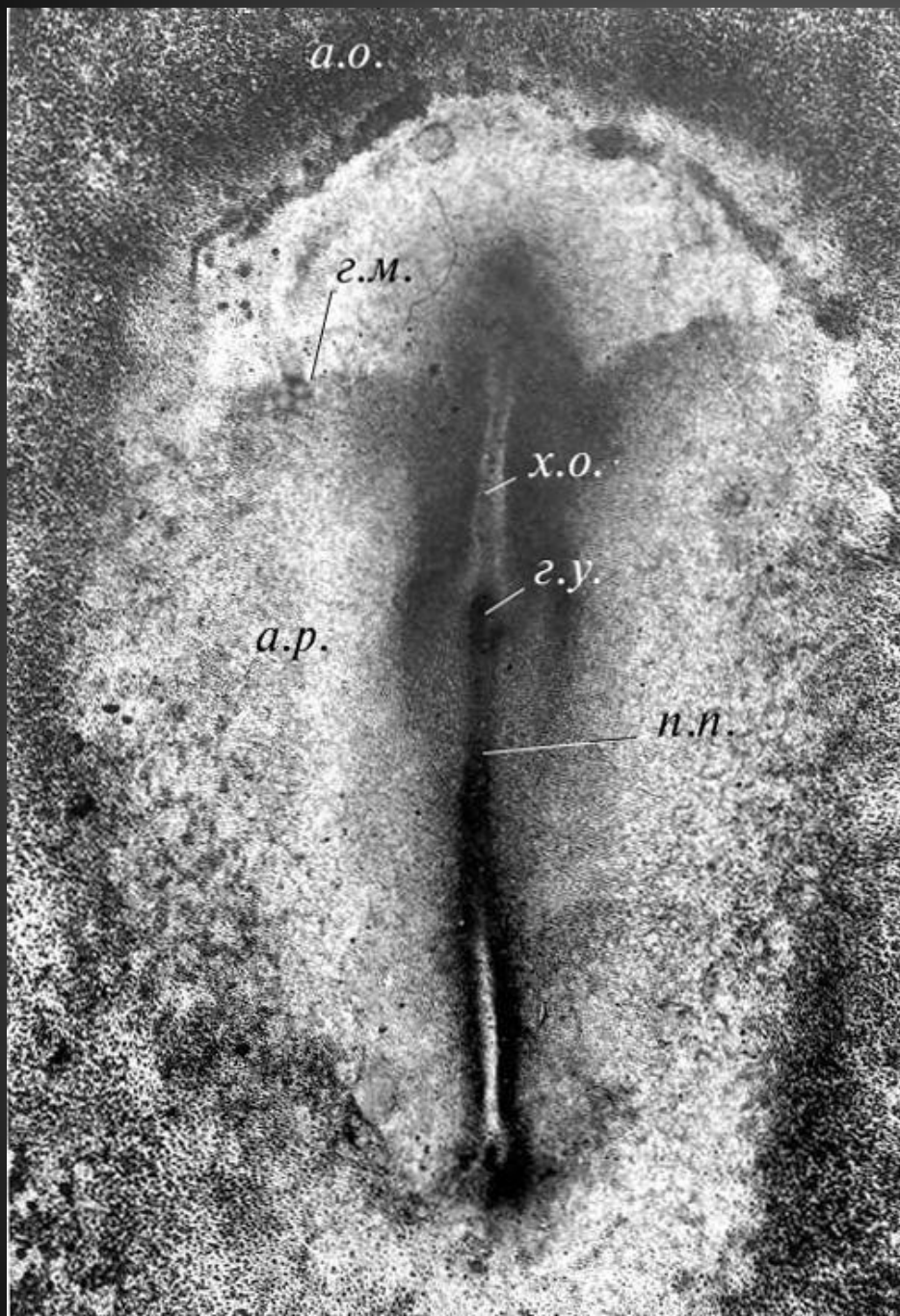


Рисунок , иллюстрирующий последовательную регрессию первичной полоски (голубое поле) и рост хорды (красное поле), в ходе инкубации. Время указано в часах после начала эксперимента с маркированием. К концу вторых суток инкубации от п. полоски остается практически только узелок, который входит в состав т.н. концевой (хвостовой ) почки.

# НОТОГЕНЕЗ У ПТИЦ

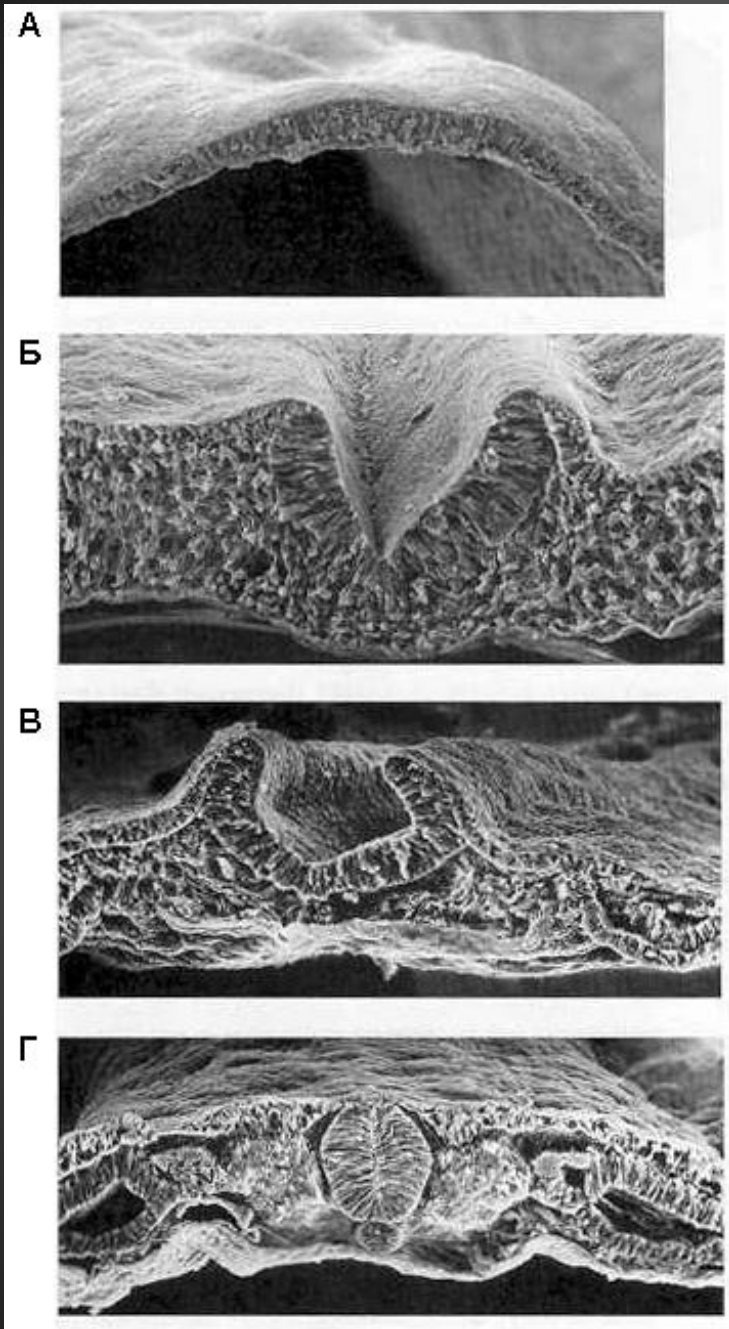
Первичная нейруляция и сегментация  
параксиальной мезодермы



## Нейруляция у эмбриона курицы

- Первые признаки начинающейся нейруляции можно наблюдать у эмбрионов в конце первых суток инкубации, на стадии «головного отростка». В это время над хордальным отростком (*x.o.*) оформляется нейральная пластинка (*n.n.*).

• по Ефремов (1976)



А - стадия 5 (головной отросток).  
Нейральная пластинка.

Б – через 3-4 часа в переднем отделе латеральные участки НП начинают подниматься, образуя *нейральные складки*, тогда как презумптивный эпидермис движется в медиальном направлении.

В – встречные движения нейральных складок начинаются, как только клетки «дорсолатеральных шарниров» приобретают клиновидную форму

Г – НС приходят в контакт друг с другом, а нейральный гребень отделяет эпидермис от нейральной трубки. Вскоре начинается диссоциация клеток НГ.

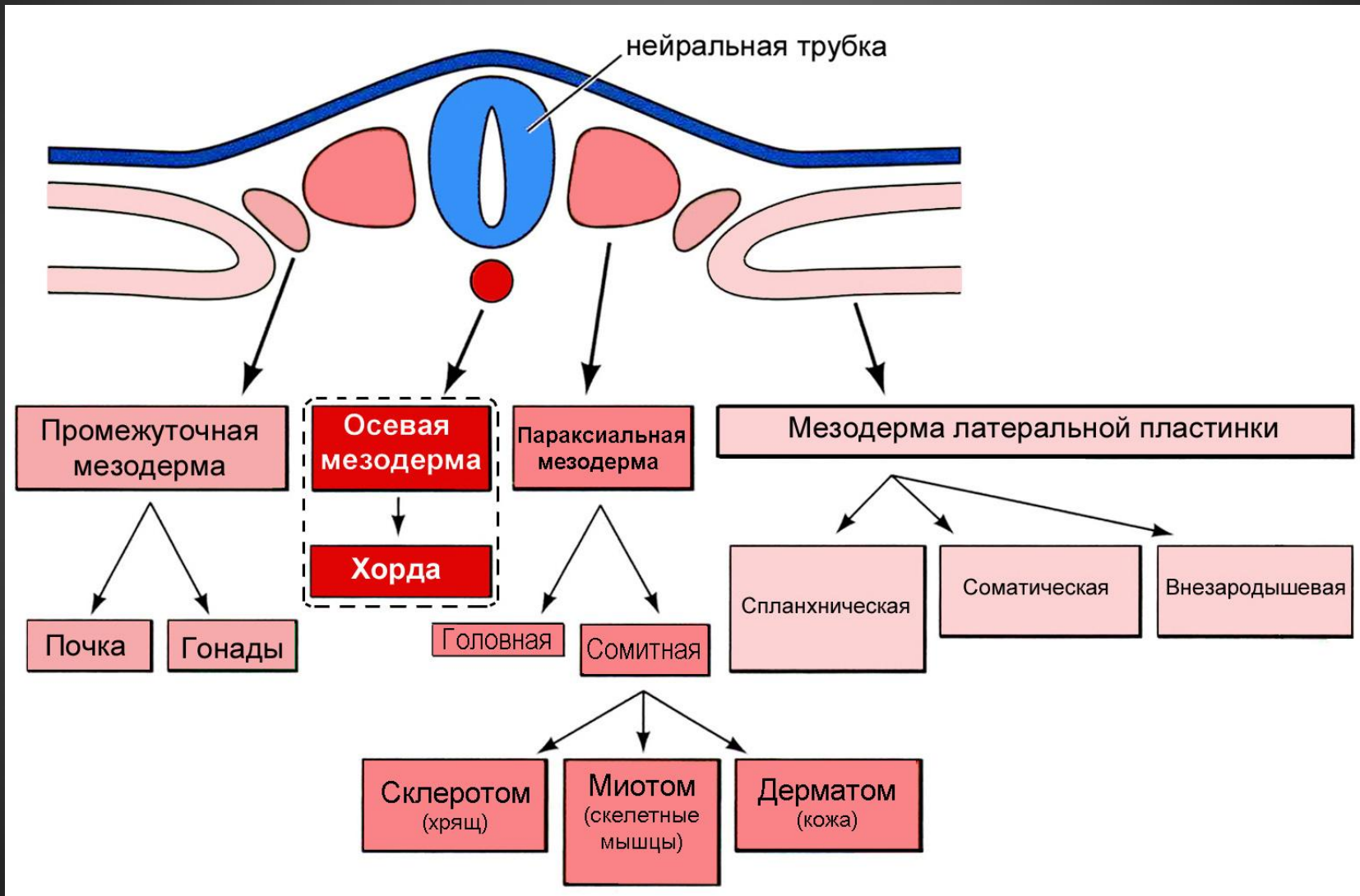


# Пошли вторые сутки инкубации



В плоской бластодерме хорошо видна согласованность во времени отдельных актов нотогенеза и продолжающейся гастрюляции. Цифрами обозначены стадии развития по Н&Н (соответственно, 26, 28, 29 и 30 часов инкубации).

# Главные линии развивающейся мезодермы птиц



# Нотогенез в развитии зародыша курицы

головная эктодерма

передний нейропор



глазной пузырь

mesencephalon

боковая граница  
передней кишки

rhombencephalon

передние кишечные  
ворота

спинной мозг

сомиты правого ряда

сосудистое поле  
(area vasculosa)

нейральный желобок

хорда

гензеновский узелок

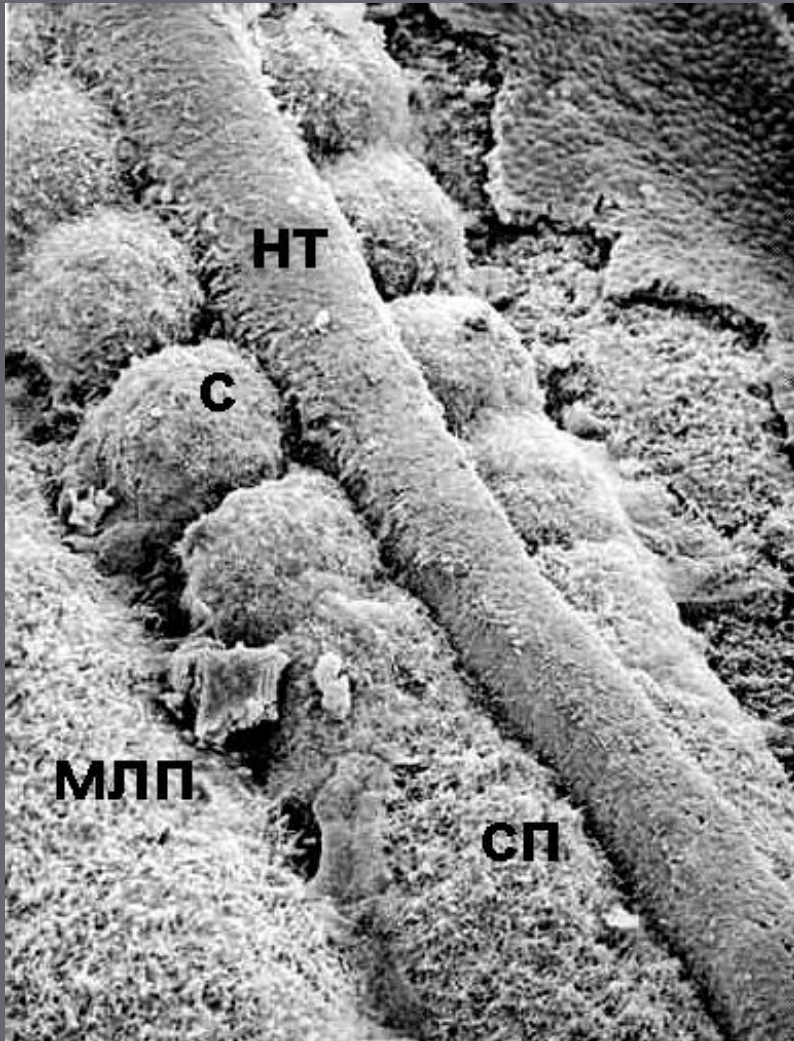
первичная полоска

area opaca

Стадия 10 (по Н & Н), 10 пар сомитов (около 30 часов инкубации). Тотальный препарат, окрашенный гематоксилином. Для просмотра и рисования использовать стереоскопический микроскоп (бинокуляр). Отметить, что в зародыше на этой стадии в разгаре процесс органогенеза, но в то же время все еще продолжается гастрюляция. На рисунке обозначить все указанные структуры.

# СОМИТОГЕНЕЗ

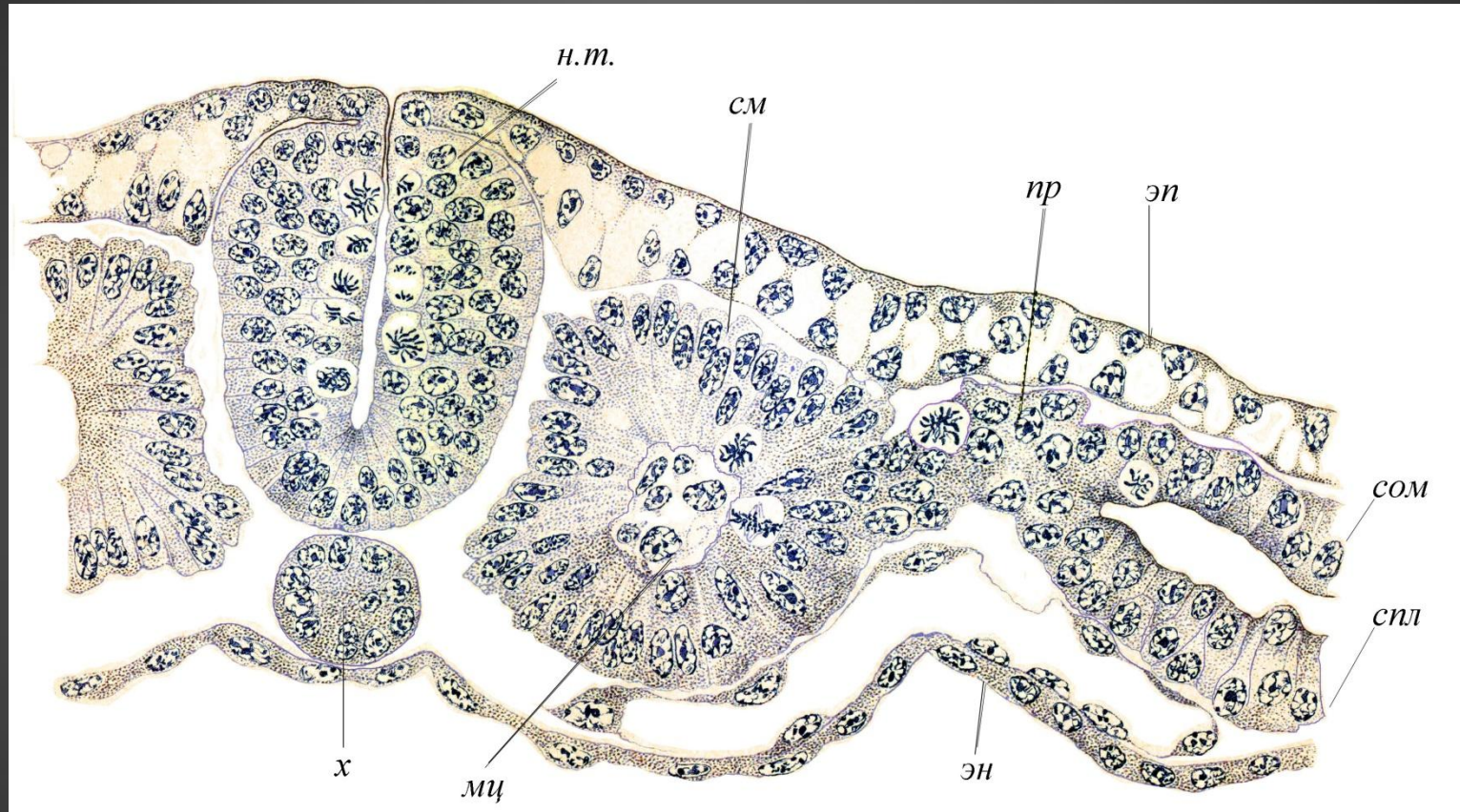
К ГОЛОВЕ



К ХВОСТУ

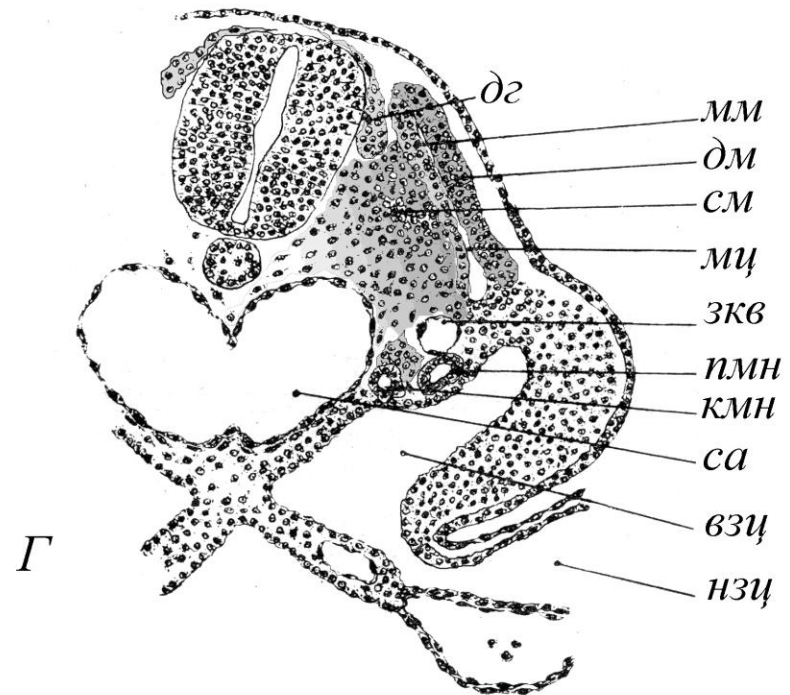
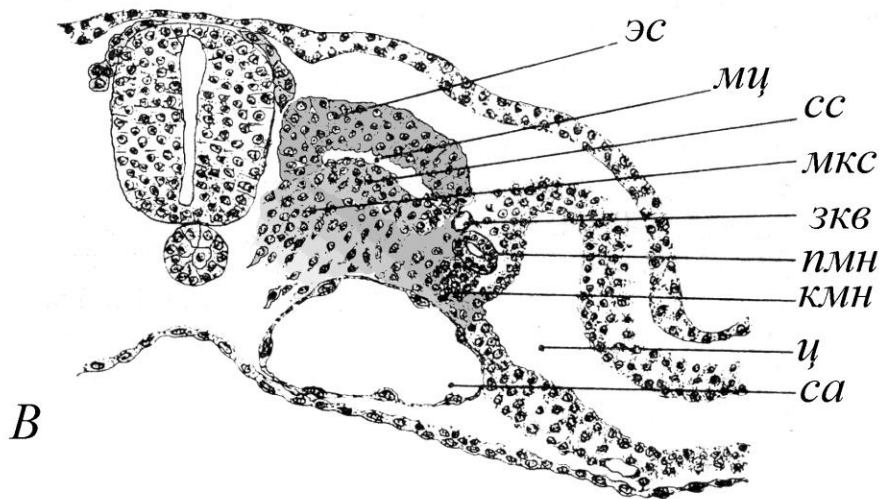
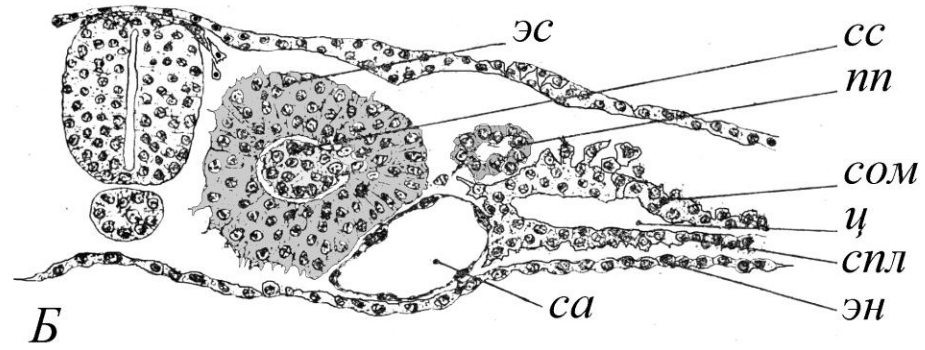
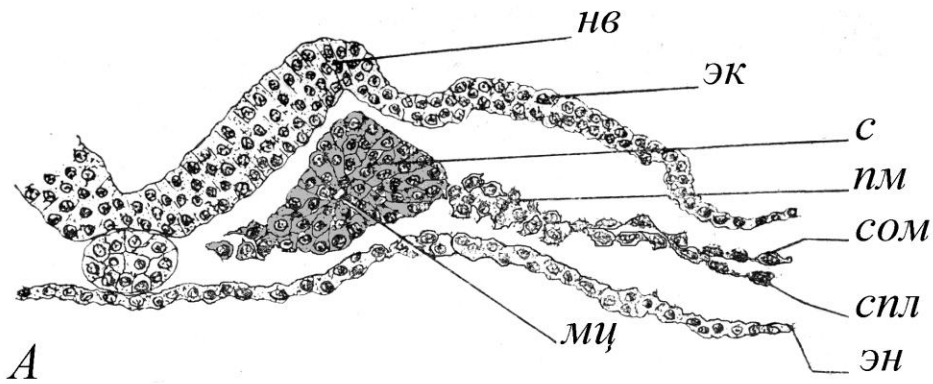
- Фотография 10-сомитного зародыша, выполненная с помощью скан. электронного микроскопа. Покровная эктодерма удалена. В заднем правом углу показаны симметричные *сегментационные пластинки* (СП), и два ряда сомитов (С) примыкают с боков к нейральной трубке (НТ). В обе стороны от рядов сомитов простирается мезодерма латеральной пластинки (МЛП)

# СОМИТОГЕНЕЗ



- Фрагмент поперечного среза через туловищный отдел эмбриона курицы на уровне «молодых» сомитов (см). Хорошо показана центральная полость сомита – миоцель (мц), заполненная клетками (артротом), область пронефроса (пр) и латеральная пластинка, разделённая на два слоя клеток (соматический и спланхнический листки мезодермы).

# Модификация и дифференциация сомитов

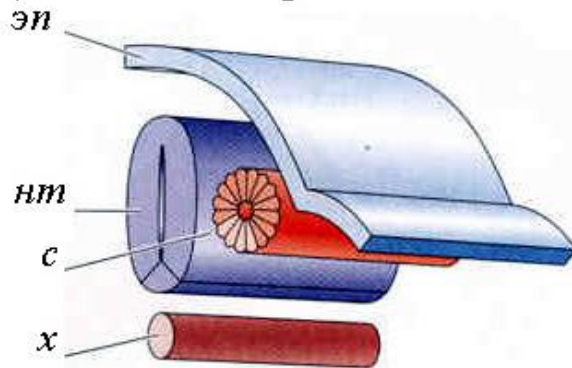


## Пояснения к предыдущему слайду

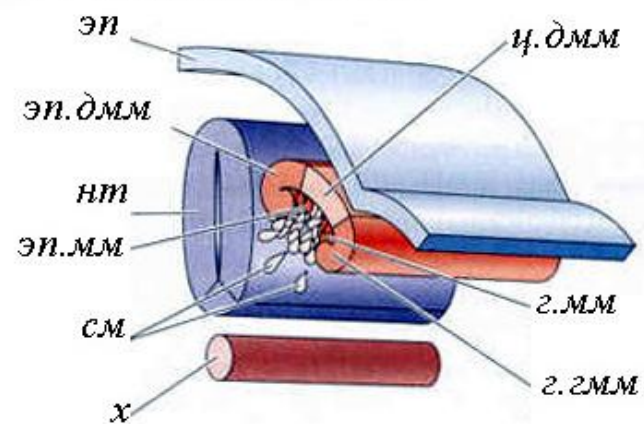
- *взц* – внутривисцеральный целом; *дм* – дерматом; *зкв* – задняя кардинальная вена; *кмн* – каналец мезонефроса; *мц* – миоцель (артротом); *мм* – миотом; *мкс* – мигрирующие клетки склеротома; *нзц* – экзоцелом; *нв* – нейральные валики; *пм* – промежуточная мезодерма (нефротом); *пмн* – проток мезонефроса; *са* – спинная аорта; *см* – склеротом; *сом* – сомит; *сс* – сердцевина сомита; *эк* – эктодерма; *эн* – эндодерма

# Модификация и дифференциация СОМИТОВ (СХЕМЫ)

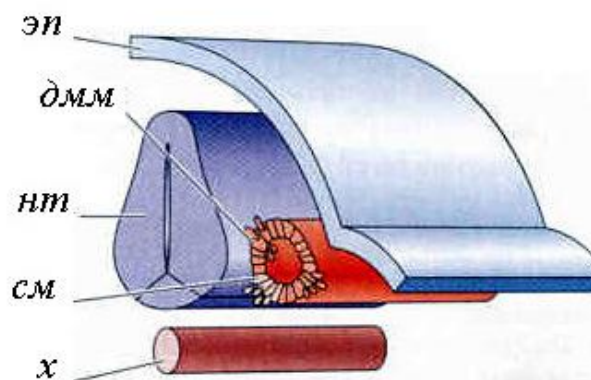
(А) 2-дневный зародыш



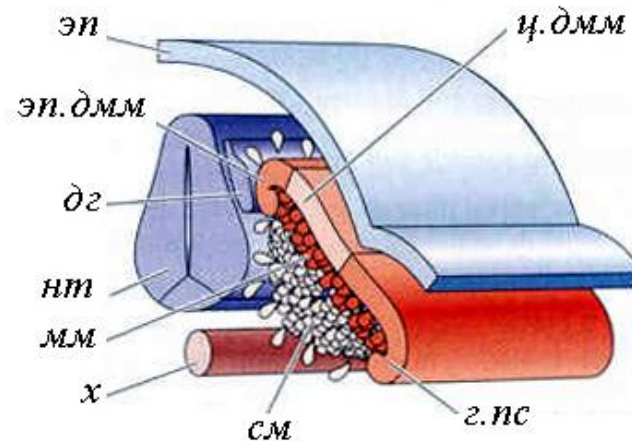
(В) 4-дневный зародыш



(Б) 3-дневный зародыш



(Г) Поздний 4-дневный зародыш





## Пояснения к слайду «Модификация и дифференциация сомитов (схемы)»:

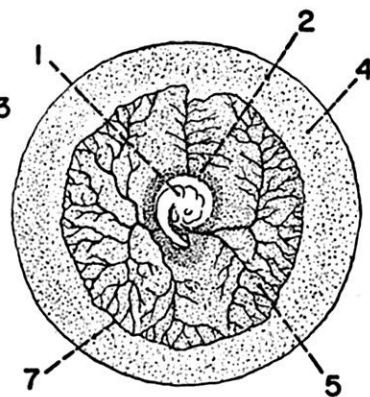
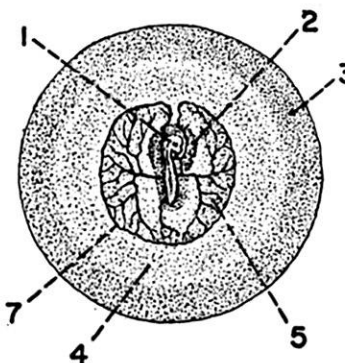
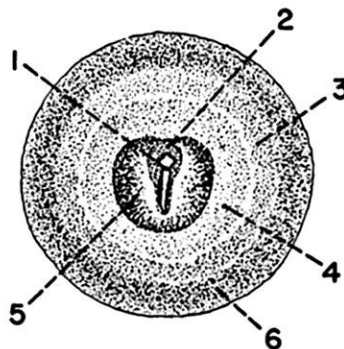
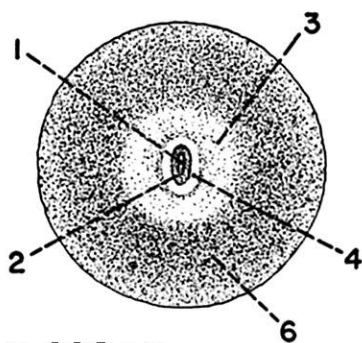
*дг* – ганглий заднего корешка спинного мозга; *г.мм* – гипаксиальный миотом; *г.дмм* – гипаксиальный дермамиотом; *г.пс* – гипаксиальная почка сомита; *мм* – миотом; *нт* – нейральная трубка; *с* – сомит; *см* – склеротом; *х* – хорда; *ц.дмм* – центральный дермамиотом; *эп* – эпидермис; *эп.дмм* – эпаксиальная губа дермамиотома;

# Обрастание бластодермой желтка

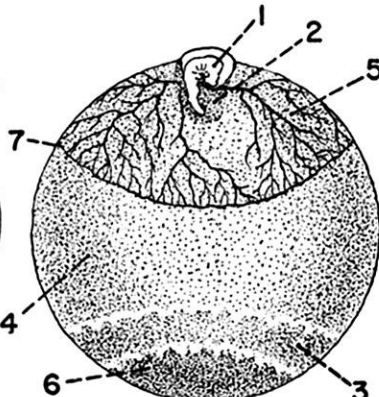
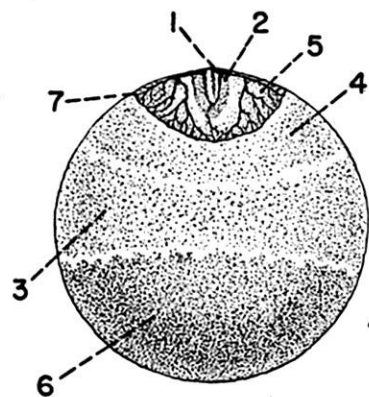
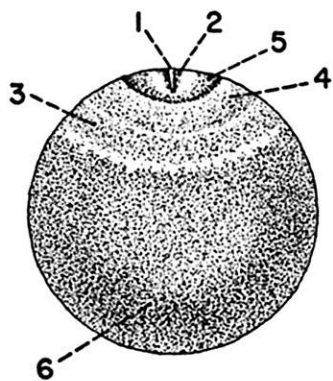
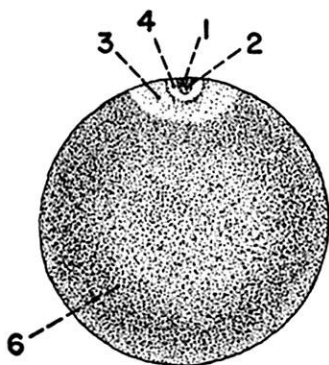
*Натяжение бластодермы –  
– необходимое условие развития*

# Обрастание желтка бластодермой куриного зародыша в течение первых 4 дней инкубации

вид сверху



вид сзади



первый  
день

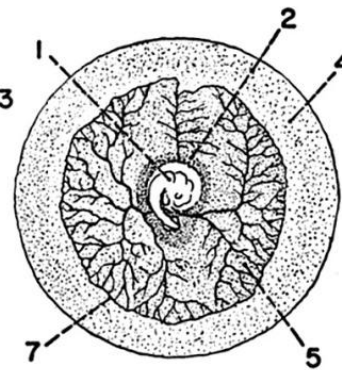
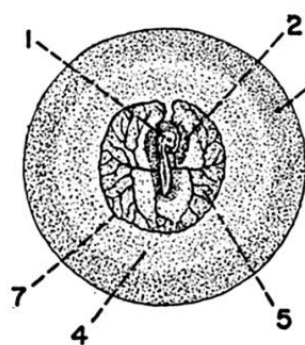
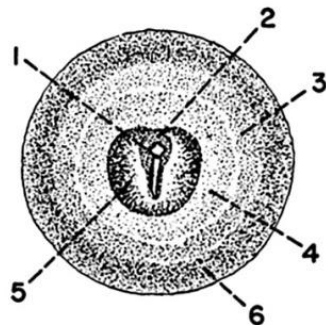
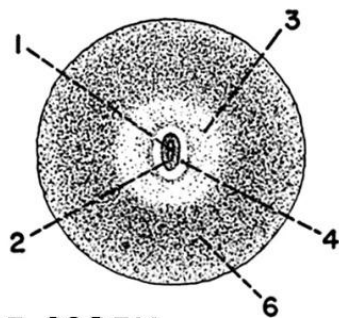
второй  
день

третий  
день

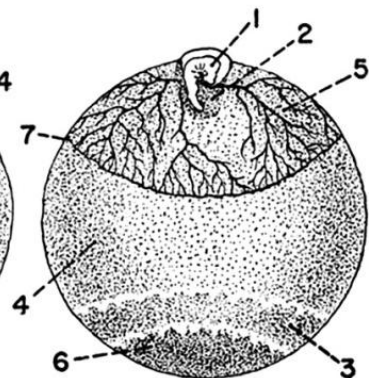
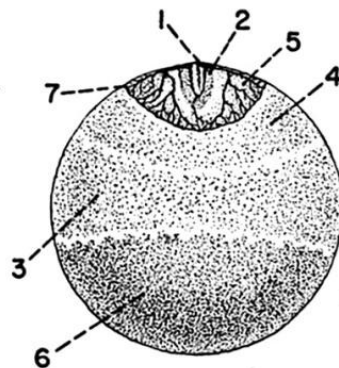
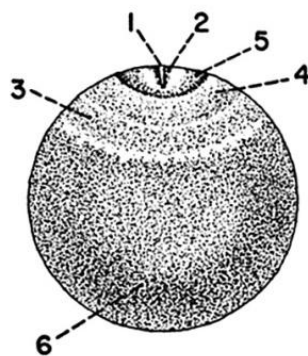
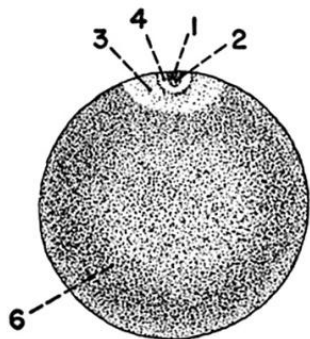
четвертый  
день

# Разрастание бластодермы куриного эмбриона по желтку

ВИД СВЕРХУ



ВИД СЗАДИ



первый  
день

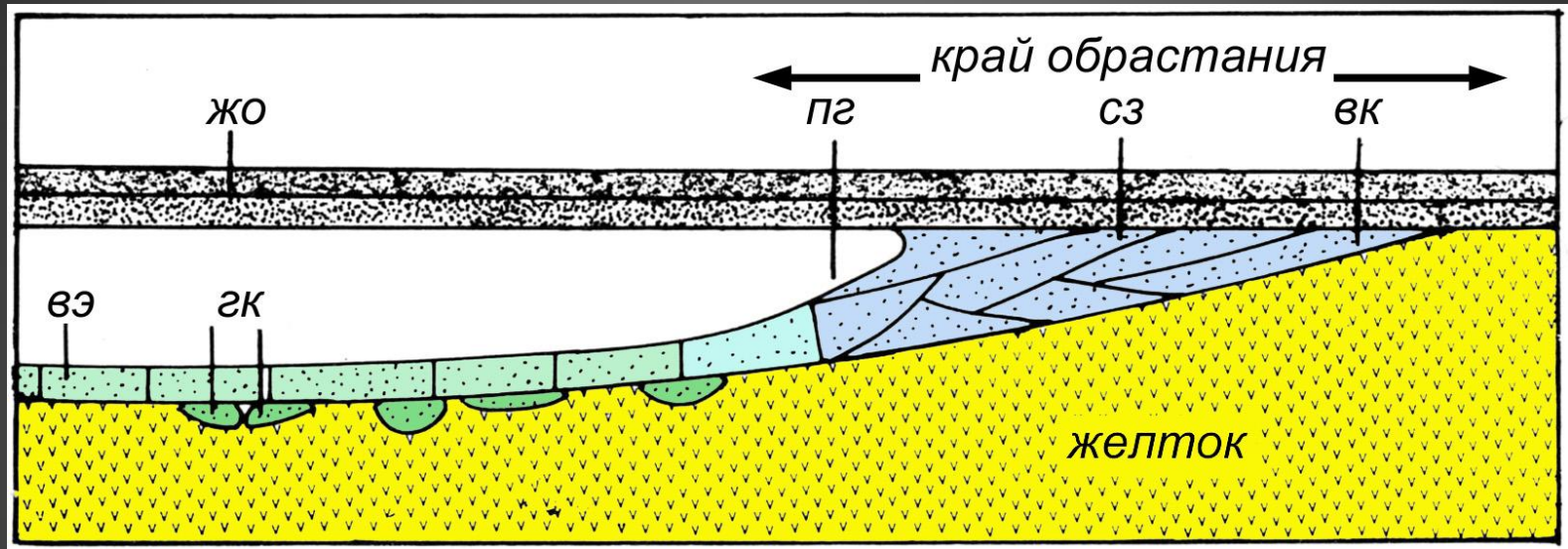
второй  
день

третий  
день

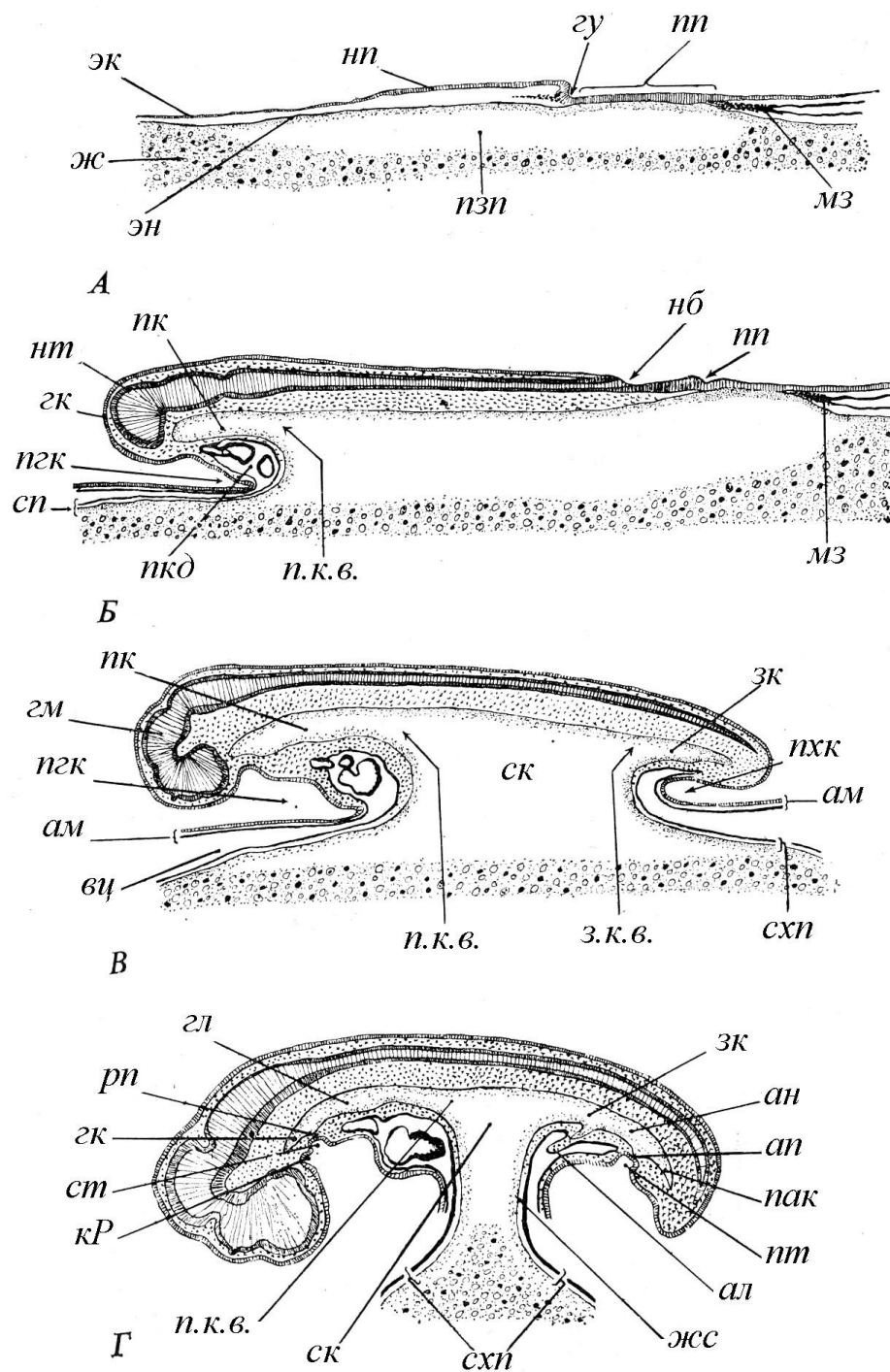
четвертый  
день

1 – зародыш; 2 – area pellucida; 3 – area vitellina externa; 4 – area vitellina interna; 5 – area vasculosa (сосудистое поле); 6 – желток; 7 – sinus terminalis (краевой синус)

# Строение эпибласта на краю обрастания у эмбриона курицы



*вк* – ведущие клетки края обрастания (наползают друг на друга в виде «черепицы»); *сз* – срединная зона края обрастания; *пг* – приграничные клетки края обрастания ограничивают локомоторную зону края обрастания; *гк* – свободные глубокие клетки *area opaca*; *вэ* – клетки внутреннего эпибласта; *жо* – желточная оболочка



- Образование туловищных складок и формирование кишечного тракта курицы (продольные срезы)
- А – 24 часа инкубации; Б – 48 ч.и.; В – 60 ч.и.; Г – 3,5 сут инкубации.
- эк – эктодерма; нп – нейральная пластинка; гу – гензеновский узелок; пп – первичная полоска; мз – мезодерма; пзп – подзародышевая полость; эн – энтодерма; жс – желток; пк – передняя кишка; нт – нейральная трубка; нб – нейральный желобок; гк – головная эктодерма; пгк – подголовн. карман; сп – спланхноплевра; пкд – перикардиальная область; п.к.в. – передние кишечные ворота; гм – головной мозг; ам – амнион; вц – внезародышевый целом; ск – средняя кишка; з.к.в. – задние кишечн. ворота; зк – задняя кишка; пхк – подхвостовая кишка; гл – глотка; рп – ротовая пластинка; ст – стомодеум; кр – карман Ратке; жс – желточный стебелек; ал – почка аллантоиса; пт – проктодеум; пак – постанальная кишка; ап – анальная пластинка; ан – анальная область

# **ПРОВИЗОРНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ПТИЦ**

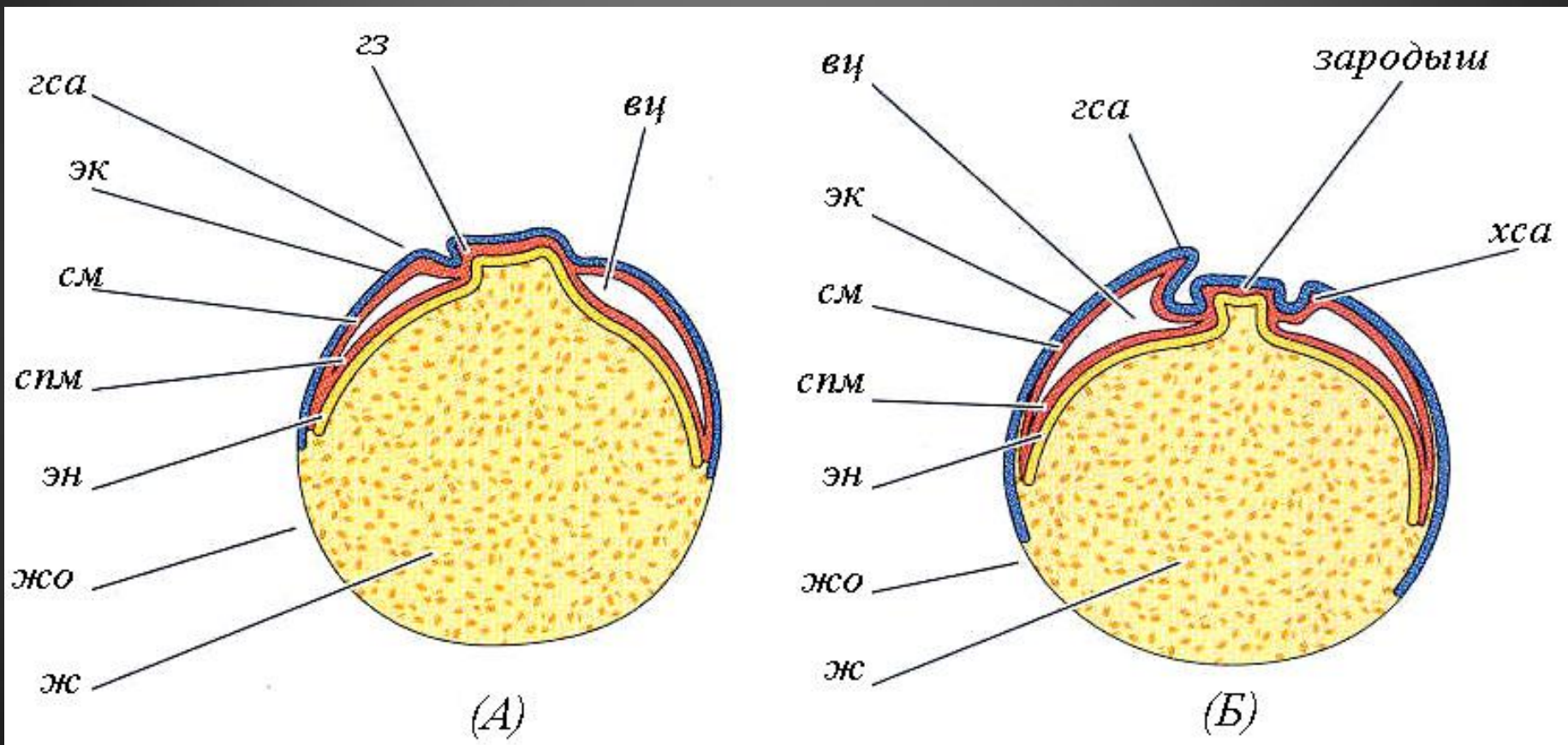
*развитие внезародышевых  
оболочек*



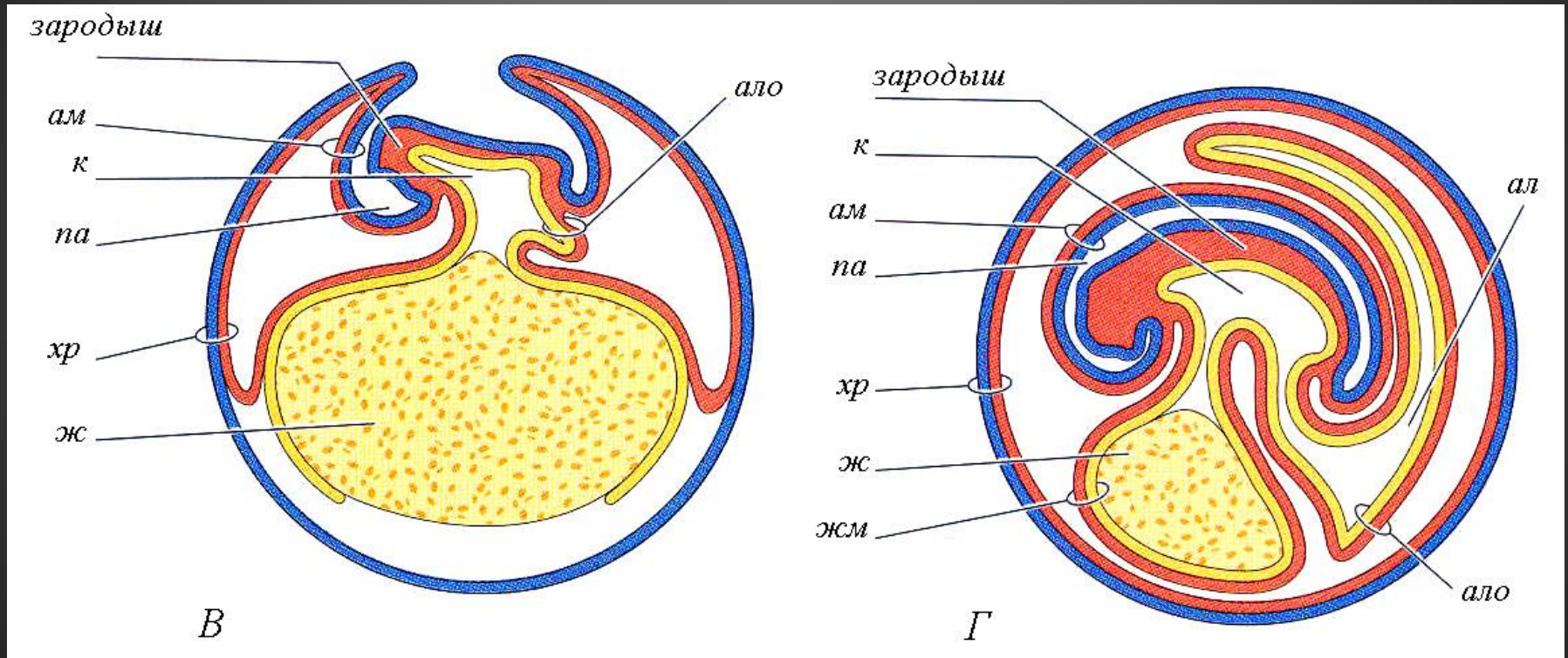


<i>Провизорные органы</i>	<i>Составляющие клеточные слои</i>	<i>Выполняемые функции</i>
<b>ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК</b>	<b>Спланхноплевра:</b> энтодерма + висцеральный листок мезодермы	Ассимиляция желтка * Первичное кроветворение «Источник» ППК
<b>АМНИОН</b>	<b>Соматоплевра:</b> эктодерма + соматический листок мезодермы ( <i>инвертированы</i> )	Секреция и поглощение особой амниотической жидкости, омывающей зародыш. Защитная функция
<b>ХОРИОН (СЕРОЗА)</b>	<b>Соматоплевра:</b> эктодерма + соматический листок мезодермы	Место обмена между зародышем и окружающей средой. Защитная функция
<b>АЛЛАНТОИС</b>	Энтодерма выпячивания задней кишки + висцеральный листок мезодермы	Газообмен. Вместилище продуктов азотистого обмена.
<b>БЕЛКОВЫЙ МЕШОК</b>	Эктодерма + соматический листок мезодермы	Источник жидкости, питающая функция (в конце инкубации)

# Формирование зародышевых оболочек у амниот (по стадиям)



# Формирование зародышевых оболочек у амниот (по стадиям)

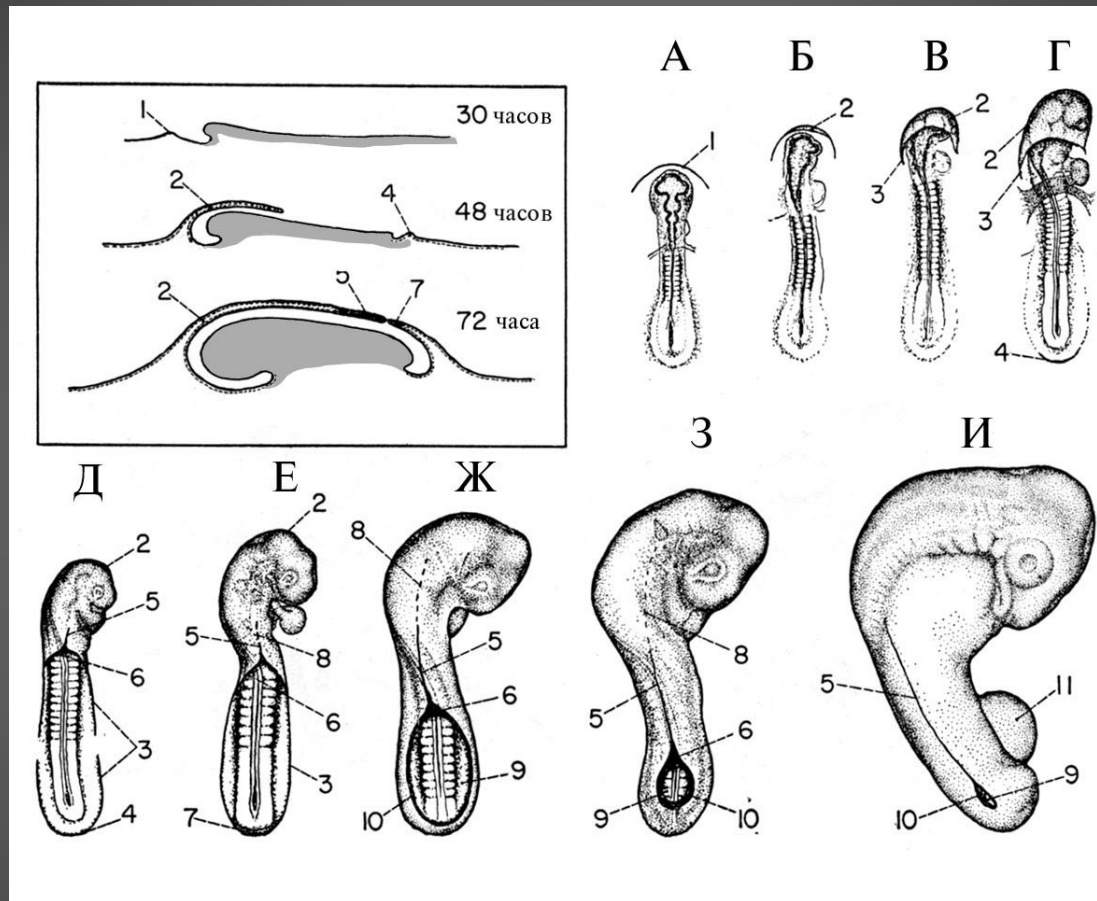


- Продольные срезы через зародыш в яйце на стадиях: А – 2 суток; Б – 3 суток; В – 5 и Г – 9 суток инкубации

## Пояснения к предыдущим слайдам

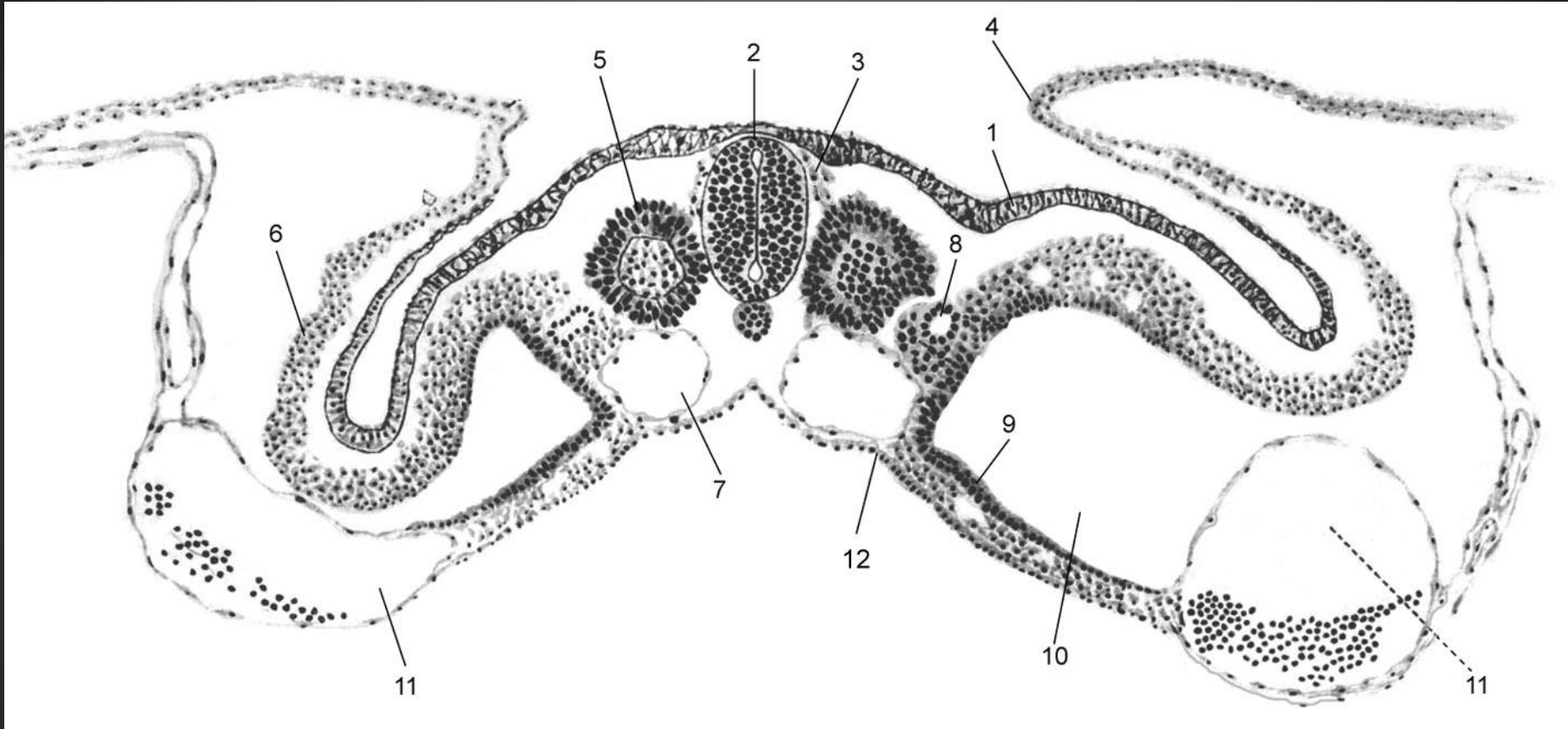
- *вц* – экзоцелом; *гз* – голова зародыша; *гса* – головная складка амниона; *ж* – желток; *жо* – желточная оболочка; *см* – соматическая мезодерма; *спм* – спланхническая (висцеральная) мезодерма; *эк* – эктодерма; *эн* – эндодерма; *хса* – хвостовая складка амниона; *ам* – амнион; *ал* – полость аллантоиса; *ало* – аллантоис; *жм* – желточный мешок; *к* – кишка; *па* – полость амниона; *хр* – хорион

# Развитие амниона у куриного эмбриона



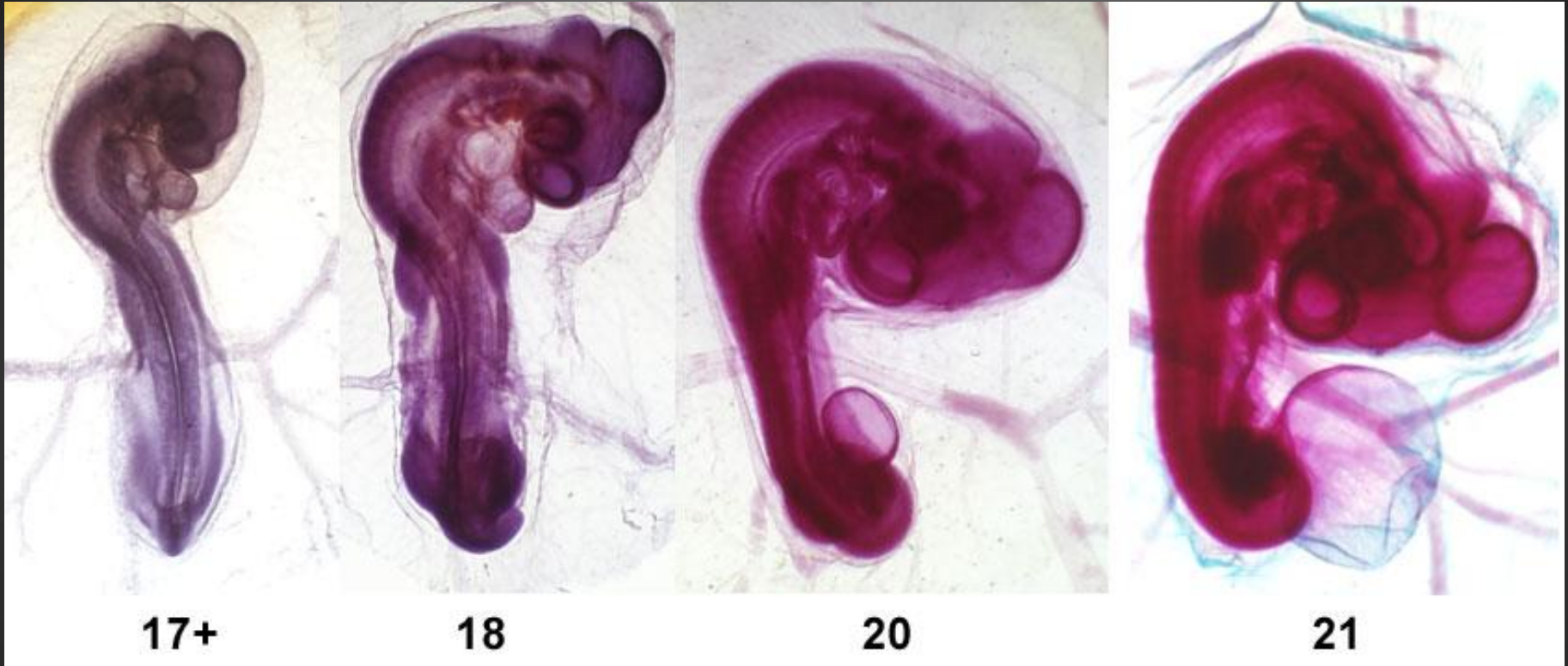
1 – эктамнион; 2 – головная складка амниона; 3 – боковые складки амниона; 4 – задний эктамнион; 5 – хорио-амниотический стык; 6 – утолщенная эктодерма на краю головной амниотической складки; 7 – задняя (хвостовая) амниотическая складка; 8 – срединный мезодермальный шов (перегородка) между стыкующимися областями целома; 9 – амниотический «пупок»; 10 – утолщенный край эктодермы, окружающий «пупок»; 11 - аллантоис

## Ранняя стадия формирования амниона и хориона (амниотические складки) у 3-суточного куриного эмбриона



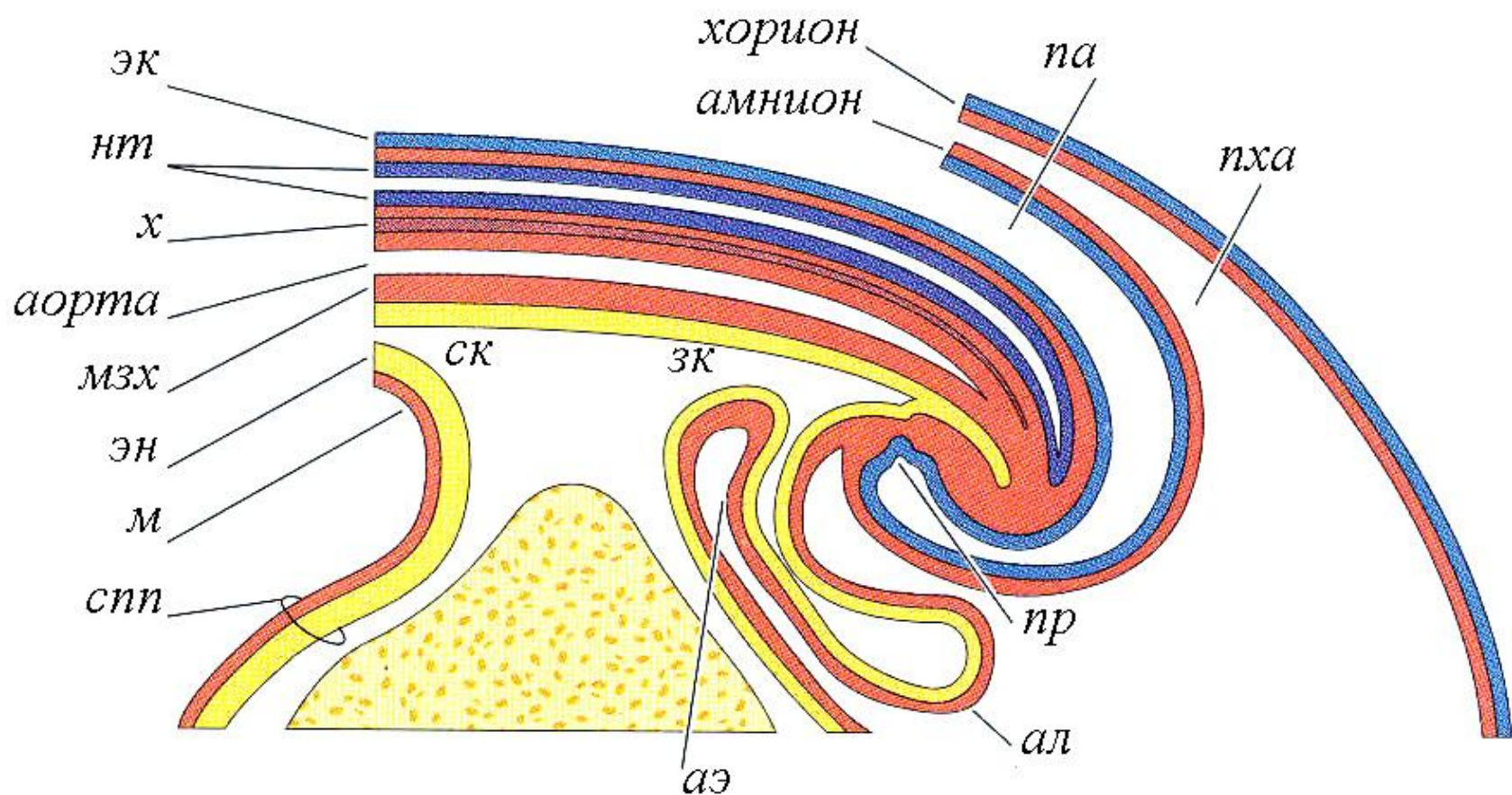
Поперечный срез туловищной области зародыша. Отметить: покровную эктодерму (1); нейральную трубку (2); клетки нейрального гребня (3); складку амниона [отметить в ней эктодерму (4) и соматический листок мезодермы (6)]; сомит (5); дорсальную аорту (7); пронефрический канал (8); висцеральный листок мезодермы (9); целом (10) и желточную вену (11); кишечную энтодерму (12).

# Развитие аллантоиса



- На стадии 17+ (около 60 час.) закладка аллантоиса ещё отсутствует; на ст. 18 (68 час.) аллантоис в виде короткого толстостенного кармана; на ст. 20 (3 суток) аллантоис пузыревидный равен величине среднего мозга; на ст. 21 (3,5 суток) аллантоис может достигать головы.

# Формирование аллантоиса





# Пояснения к предыдущему слайду

- *ал* – аллантоис; *аэ* – эндодерма аллантоиса; *м* – мезодрема; *мзх* – мезенхима; *нт* – нейральная трубка; *па* – полость амниона; *пха* – полость хориоаллантоиса; *пр* – проктодеум; *зк* – задняя кишка; *ск* – средняя кишка; *спп* – спланхноплевра; *х* - хорда



автор презентации В.И. Ефремов