

СТРУКТУРНЫЕ (МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ)
ПРЕДПОСЫЛКИ К ЖИВОРОЖДЕНИЮ В
ПОЛОВОМ ТРАКТЕ САМОК И В ТКАНЯХ
РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ЭМБРИОНА

Преадаптации к живорождению

Как известно, внутриутробное вынашивание при живорождении или яйцеживорождении у позвоночных обычно происходит в строго ограниченных, специализированных участках полового тракта самки. Почему только определенные отделы могут играть роль «колыбели» для развивающихся зародышей; ведь овулировавшие яйца у всех позвоночных, исключая *Teleostei*, первоначально попадают на тот или иной срок в полость тела самки (т.е. целомическую полость). Очевидно, что места расположения и развития эмбрионов в теле матери должны отвечать определённым требованиям. Прежде всего, в этих участках должны обеспечиваться наиболее благоприятные условия для развития и роста зародышей. Во время прошлой беседы мы уже определили эти условия, давайте вспомним их:

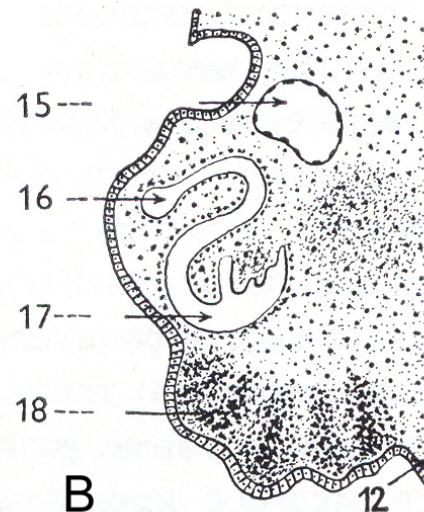
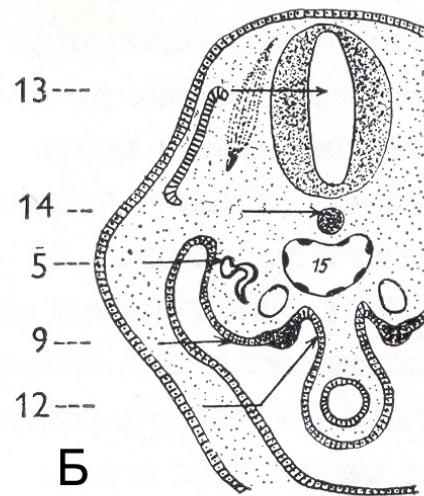
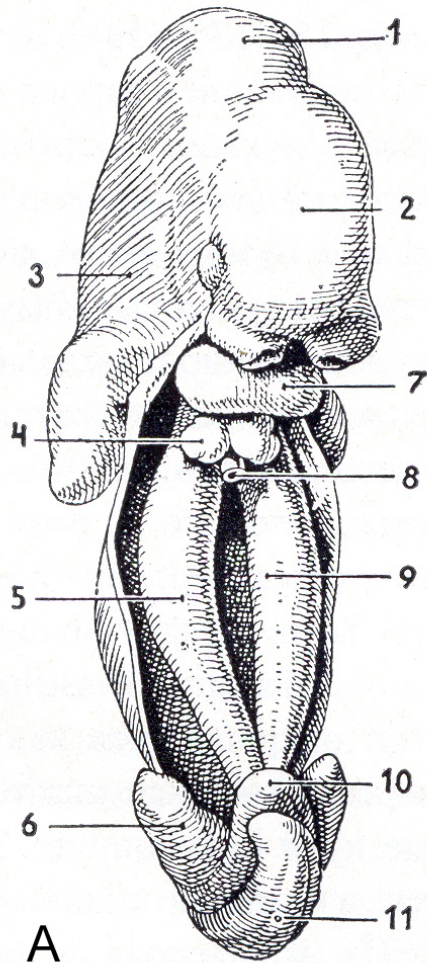
- (1) надёжная изоляция и защита от неблагоприятных факторов;
- (2) поддержание стабильных параметров среды;
- (3) обеспечение нормального питания развивающихся зародышей;
- (4) возможность протекания обменных процессов между зародышем и материнским организмом.

Где же в половой системе Позвоночных могут выполняться все названные условия. Обратимся к рассмотрению главных особенностей строения половой системы самок Позвоночных. Половая система самок включает следующие основные отделы: **яичники, их выводящие протоки (яйцеводы), различные вспомогательные железы, а также копулятивный аппарат, где он есть.**

Некоторые особенности эмбрионального развития половой системы позвоночных

Обычно развитие половой системы позвоночных рассматривается в связи со становлением экскреторной системы. С функциональной точки зрения совместное рассмотрение выделительной и половой систем кажется абсурдным, потому что выделение и размножение, на первый взгляд, не имеют ничего общего; это разные функции живого организма. Однако морфологически эти две системы тесно связаны как в своём развитии, так и в использовании общих структур тела, например, разных каналов и протоков. Такая связь, как полагают Ромер и Парсонс (1992), обусловлена, главным образом, их эмбриональной близостью: у зародышей основные отделы обеих систем формируются в соседних участках мезодермы, расположенных в стенке туловища на верхней стороне целомической полости. Кроме всего прочего, я бы ещё отметил близость зачатков этих систем к главным кровеносным сосудам, прежде всего, к *спинной аорте*.

Мочеполовая складка зародыша человека и первые стадии его развития на поперечных срезах



А – вскрытая брюшная полость зародыша человека (длина 9 мм); **Б** – поперечный разрез зародыша на более ранней стадии (7 мм); **В** – поперечный разрез гонады и почки на поздней стадии (10 мм). Здесь во всё ещё «индифферентной» гонаде формируются первичные половые тяжи, а у почечных канальцев образуются капсулы и клубочки.

1 – средний мозг^{*}; 2 – передний мозг; 3 – задний мозг; 4 – правое лёгкое; 5 – мезонефрическая складка; 6 – закладка задней конечности; 7 – сердце; 8 – пищевод; 9 – половая складка; 10 – половой бугорок; 11 – хвост; 12 – брыжейка; 13 – нейроцель; 14 – хорда; 15 – аорта; 16 – мезонефрический (вольфов) канал; 17 – Боуменова капсула с сосудистым клубочком; 18 – закладка гонады

Из И. Станек (1977)

Естественно начать рассмотрение развития половой системы с её начала. **Яичник** обычно является парным образованием, часто имеющим овальную форму в фазе покоя и вздутую, неправильную – в период размножения. У Круглоротых пара гонад сливается в непарную срединную структуру; то же наблюдается и у многих Костистых рыб. У некоторых Пластиножаберных (Акулы) один яичник остаётся неразвитым. Почти у всех Птиц и у примитивного млекопитающего утконоса (*Ornithorhynchus*) созревает только левый яичник.

У Амфибий и Рептилий в центре тонкостенного и пустотелого яичника находятся заполненные лимфой полости (слайд ★). У других групп Позвоночных его центральная часть – *мозговое вещество* – состоит главным образом из соединительной ткани, а яйцеклетки и их фолликулы вместе с поверхностным зачатковым эпителием образуют *корковое вещество*.

И только у Костистых рыб *мешковидный яичник* обычно бывает пустотелым и непосредственно соединяется с особым протоком не гомологичным вольфову и мюллерову каналам. Таким образом, у самок большинства *Teleostei* яйцеклетки выпадают во внутреннюю полость яичника и никогда, даже на время, не появляются в полости тела. Исключением здесь являются Лососёвые (*Salmo*).

Яичник у позвоночных (фрагмент)

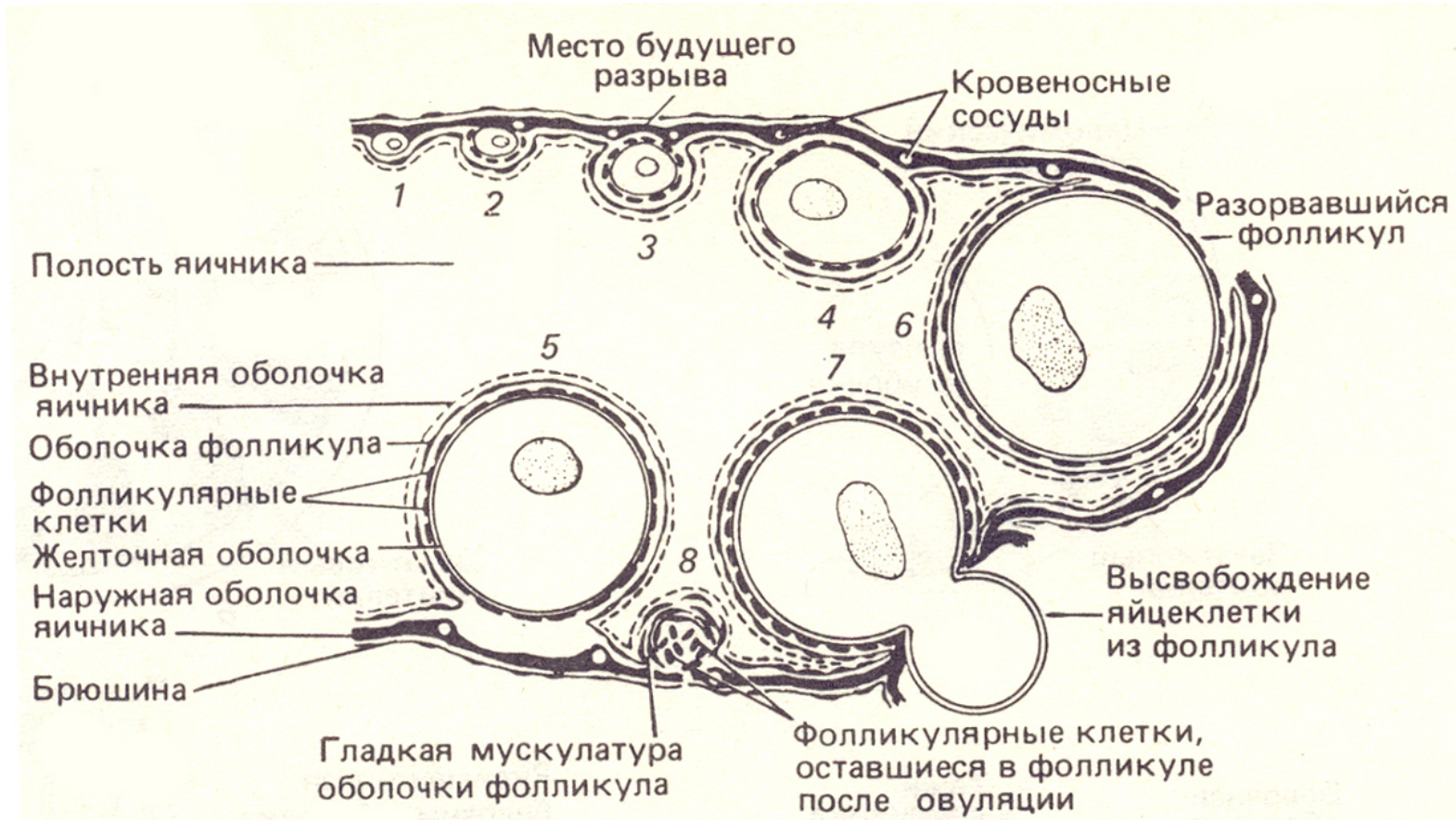
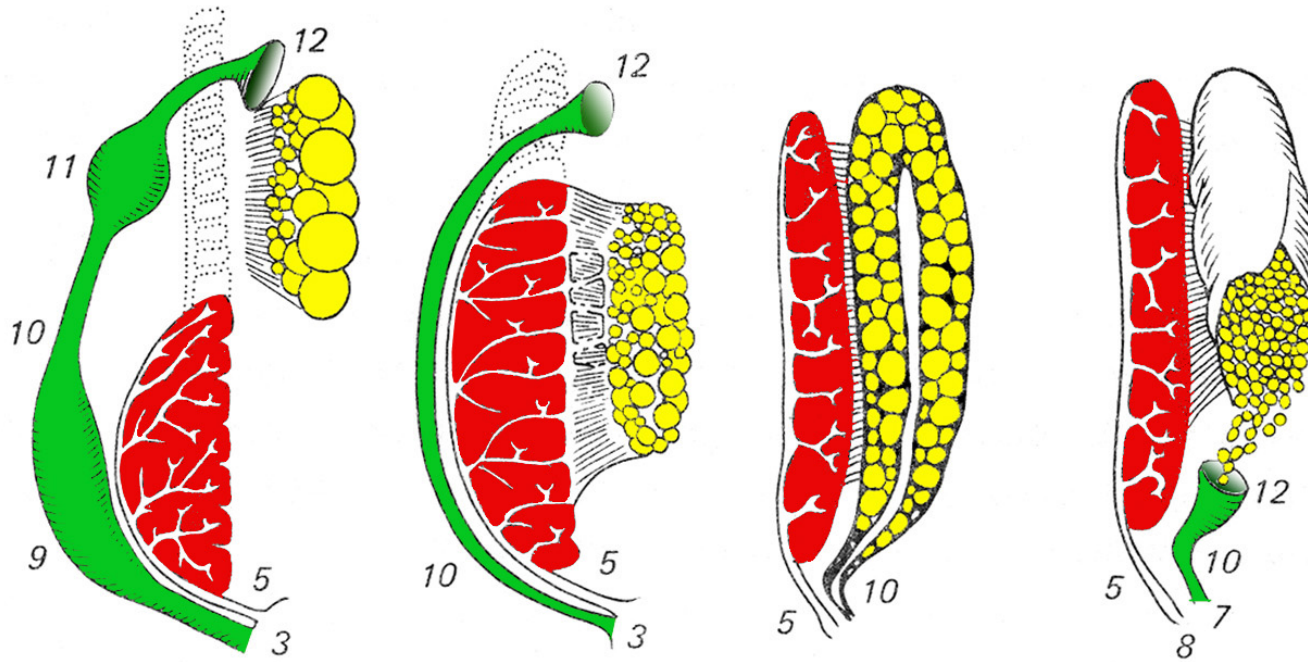


Схема разреза одной доли яичника лягушки. 1-5 – стадии роста фолликула; 6 и 7 – овуляция (разрыв фолликула и высвобождение яйцеклетки); 8 - фолликул после овуляции.

Характерные типы мочеполовой системы самок рыб



А. Акула

Б. Осетр
(*Acipenser*)

В. Костистая
рыба

Г. Костистая рыба
(Лосось)

Оπισhoneфрос (задняя почка современных позвоночных) показана красным цветом; яичник – желтым цветом; яйцевод (мюллеров канал) – зеленым цветом. 3 – клоака; 5 – архинефрический канал (вольфов канал)* в виде протока почки; 7 – половое отверстие, 8 – выделительное отверстие у Teleostei; 9 – «матка»; 10 – яйцевод; 11 – скорлуповая железа; 12 – открытая воронка яйцевода.

по Ромер и Парсонс (1992) с изменениями

Яичник у позвоночных (фрагмент)

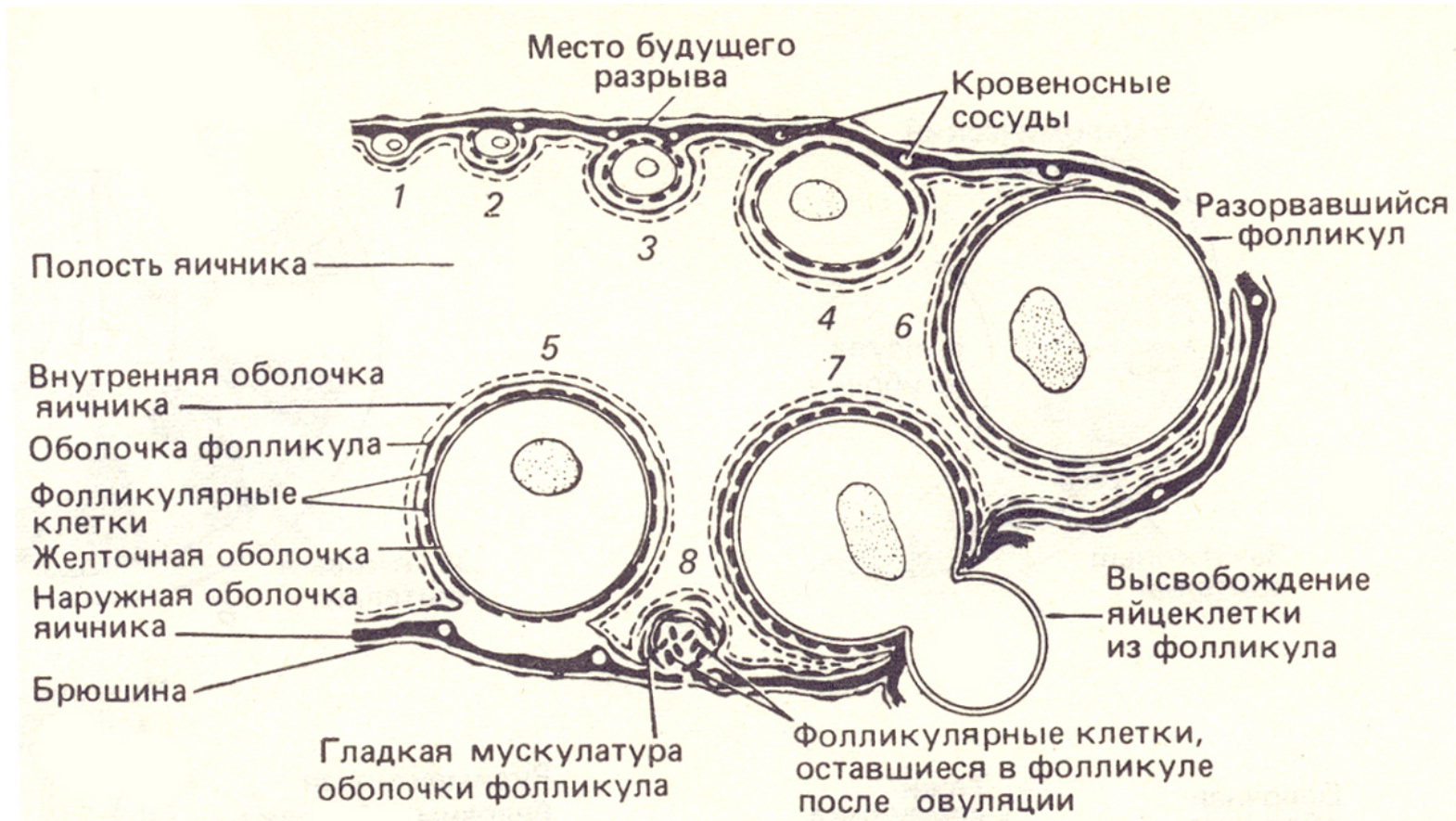


Схема разреза одной доли яичника лягушки. 1-5 – стадии роста фолликула; 6 и 7 – овуляция (разрыв фолликула и высвобождение яйцеклетки); 8 - фолликул после овуляции.

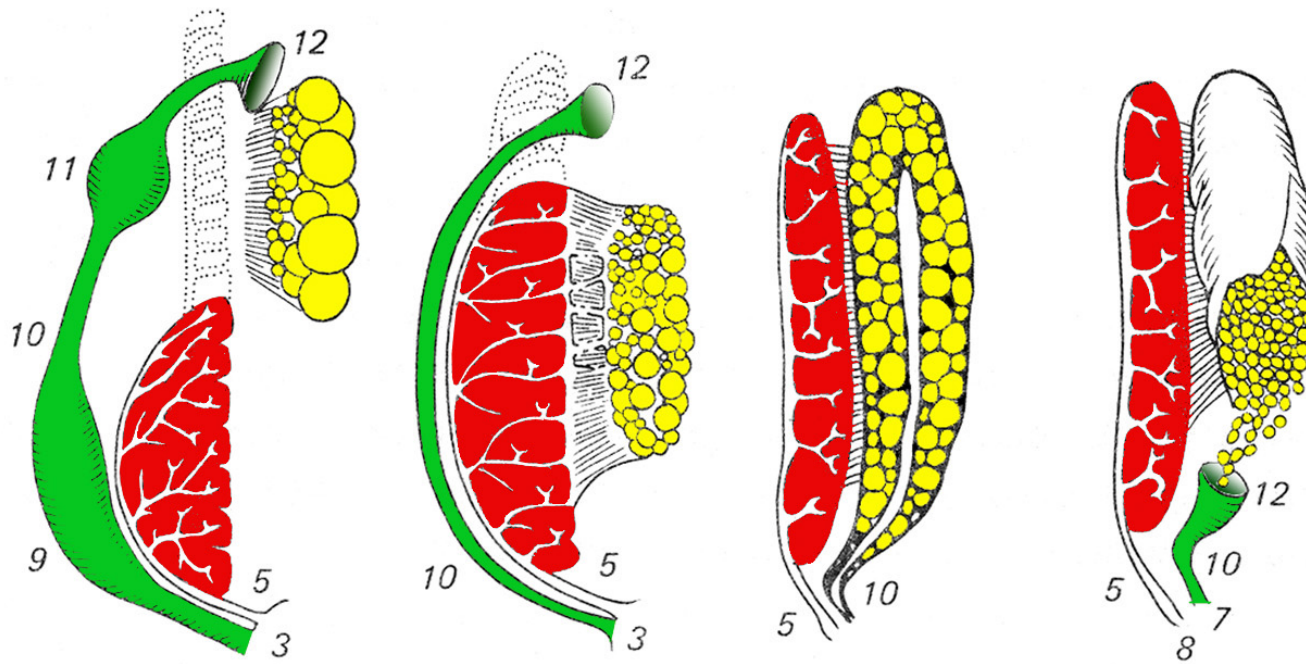
Яйцевод и его производные у Позвоночных. У Круглоротых яйцеклетки, и сперматозоиды выпадают в целóm и должны сами найти себе дорогу к заднему концу этой полости, а оттуда выйти наружу через *половые поры*, которые открываются в сезон размножения. У всех Челюстноротых сперматозоиды выводятся наружу по изолированным от целома каналам, но яйцеклетки в большинстве случаев по-прежнему выпадают в эту полость, однако не получают в ней настоящей свободы перемещения, потому что направляются через примыкающую к яичнику воронку в трубку, по которой и проходят остаток своего пути. Эта трубка представляет собой первичный яйцевод или мюллеров канал, присутствующий с различными регионарными модификациями у большинства Челюстноротых.

Мюллеров проток – парный каналец, возникающий из желобков целомического эпителия, параллельных мезонефрическому протоку; в ходе развития преобразуется в яйцеводы и служит в последующем закладкой для маточных труб, матки и влагалища (у женского пола) или так называемой простатической маточки (у мужского пола).

Особое состояние половой системы Teleostei связано с *гиперпродукцией* яиц. Среди Лучепёрых рыб Костнохрящевые и Ильная рыба (*Amia*) имеют обычный яйцевод, но Костистым рыбам приходится решать специфическую задачу в связи с тем, что в течение короткого сезона размножения они должны выметать многие тысячи и даже миллионы икринок. Здесь привычный способ, при котором зрелые яйцеклетки улавливаются воронкой яйцевода, не может быть эффективным; существовала бы опасность заполнения всей полости тела яйцеклетками, неспособными найти выход наружу. А это неизбежно приводило бы к их перезреванию и потери.

У большинства Костистых рыб задача решается путём полной изоляции яичника и связанного с ним протока от полости тела, что сделало невозможной «утечку» туда яйцеклеток (слайд, 6 и 11). Яичник оказался свёрнут таким образом, что внутри него находится замкнутая полость, куда выпадают яйцеклетки. Прямо из неё назад ведёт воронковидный проток, образованный складками брюшины и, вероятно, негомологичный обычному яйцеводу Позвоночных; в брюшную полость при этом ни одна яйцеклетка не попадает.

Характерные типы мочеполовой системы самок рыб



А. Акула

Б. Осетр
(Acipenser)

В. Костистая
рыба

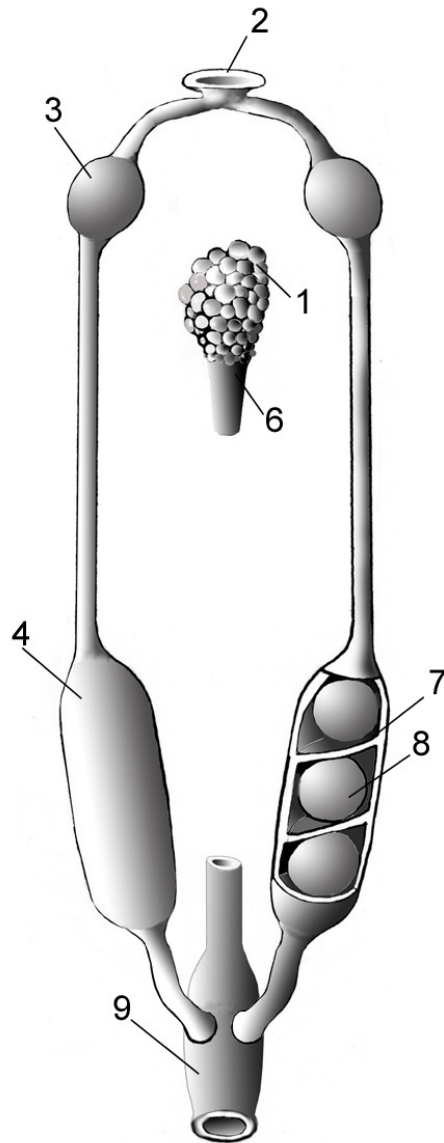
Г. Костистая рыба
(Лосось)

Оπισhoneфрос (задняя почка современных позвоночных) показан красным цветом; *яичник* – желтым цветом; *яйцевод* (мюллеров канал) – зеленым цветом. 3 – клоака; 5 – архинефрический канал (вольфов канал) в виде протока почки; 7 – половое отверстие, 8 – выделительное отверстие у Teleostei; 9 – «матка»; 10 – яйцевод; 11 – скорлуповая железа; 12 – открытая воронка яйцевода.

по Ромер и Парсонс (1992) с изменениями

В связи с усложнением строения яиц и, в частности, с приобретением *третичных оболочек* (белковой и скорлупы) яйцеводы у Хрящевых рыб, Рептилий и Птиц сложно организованы. В этих яйцеводах развился специализированный *железистый отдел*, расширенная часть которого у Пластинчатожабрных и Химер получила название ***скорлуповой железы***. Выстилка этого отдела представлена эпителиями двух типов, соответственно продукции каждого компартмента (передний продуцирует «*яичный белок*», а в задней части формируется жёсткая роговая оболочка яйца). Топографически именно эта задняя часть железистого отдела при живорождении превращается в настоящую *матку* в полном смысле слова и именно в этом отделе у акулковых рыб развивается материнский компонент Плаценты.

Репродуктивный тракт самки живородящего позвоночного



Схматическое изображение полового тракта узконосой акулы *Rhizoprionodon sp.*, для которой характерно матротрофное живорождение, благодаря формированию желточной омфалоплаценты.

1 – непарный яичник; 2 – воронка яйцевода; 3 – скорлуповая (нидаментальная) железа; 4 – особый участок яйцевода (матка); 6 – левый эпигональный орган, часть лимфатической системы; 7 – яйцевая камера в матке; 8 – яйцо (зародыш) в камере; 9 – клоака.

Живорождение и концепция преадаптаций (гипотеза)

ПРЕАДАПТАЦИЯ [от лат. *prae* – впереди, перед и *адаптация*]– свойство или структура организма, имеющая потенциальную адаптивную (приспособительную) ценность для реализации новых форм взаимодействия организма со средой.

Идея *преадаптации* состоит в предположении, что многие структуры и органы в историческом развитии возникли для первоначального осуществления иных функций, чем те, которые они выполняют на современном этапе своего существования (челюстной аппарат, среднее ухо, плавательный пузырь и др.). Однако, начиная с некоторого момента, этот элемент под давлением новых условий среды и влиянием естественного отбора начинает выполнять дополнительную и, как оказывается, более важную функцию. Например, челюсти в эволюции древнейших позвоночных возникли из 3-й жаберной дуги после её разделения на подвижные элементы для интенсификации дыхания. Т.о. приобретение этой жаберной дугой хватательной и жевательной функции челюстей было предопределено модификацией «жаберного насоса». Между прочим, *идея преадаптации позволяет понять механизм смены функций зачатков.*

Принцип смены функций органов в процессе эволюции был сформулирован Дорном в 1875 году, а термин «преадаптация» был введен в 1911 году французским биологом Кено. Кено понимал под преадаптациями такие особенности организмов, которые возникают случайно, но в дальнейшем имеют приспособительную ценность. В отличие от мнения Кено морфофункциональная концепция, разработанная Симпсоном и Боком, утверждает развитие преадаптации на основе прежних приспособлений под контролем естественного отбора. Усовершенствование приспособлений к существующим условиям может оказаться преадаптацией к новым условиям среды. Преадаптивное состояние организма (или отдельного органа) возникает не как непосредственный результат случайных мутаций, а на основе предшествующей приспособительной эволюции.

Морфологические преадаптации могут служить основой и для *поведенческих модификаций*, примером одной из них может служить произошедшая в наше время эволюция новозеландского попугая *Kea*. Эти попугаи обладают мощными клювом и когтями, с помощью которых они лазают по стволам деревьев, цепляясь за кору (то есть «хищнические» клюв и когти возникли с целью лазания, а не с целью нападения — попугаи питались растительной пищей и насекомыми). Однако после того, как в Новую Зеландию

завезли овец, некоторые попугаи стали расклёвывать на спинах этих животных крупные раны, после чего овца погибала и попугаи могли есть её мясо. Эта функция стала иметь настолько важное приспособительное значение, что вскоре в некоторых популяциях стали доминировать попугаи-"мясоеды", причем наибольший успех сопутствовал попугаям с наиболее мощными клювами.

Необходимые модификации полового аппарата самцов при живорождении

Морфофизиологические адаптации аппарата совокупления

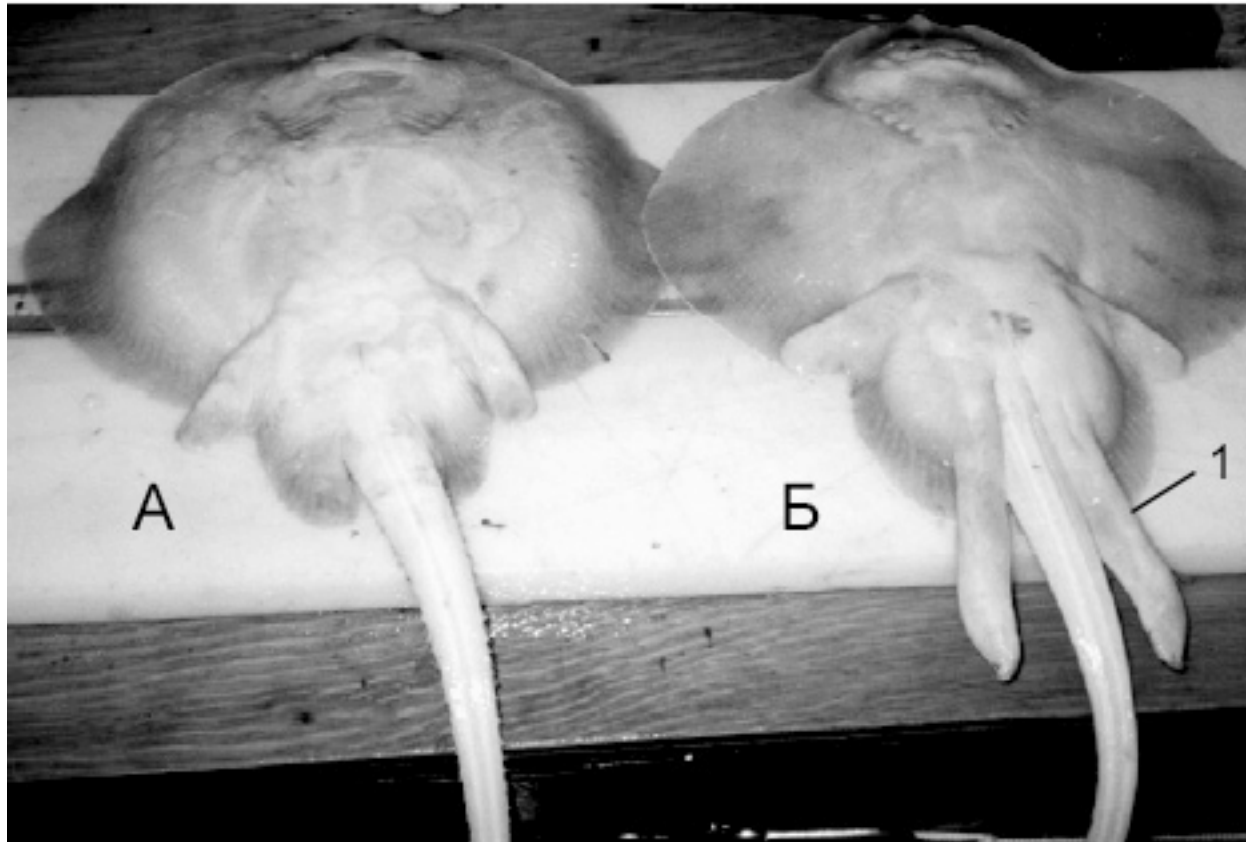
*

Как известно, при живорождении оплодотворение яйцеклетки у позвоночных животных всегда происходит в половой системе самки. Для того чтобы осеменение, а затем и оплодотворение произошло, необходимая порция спермы должна быть тем или иным способом доставлена в половые пути самки. Существуют два варианта этой акции. При одном из них у некоторых, например, амфибий (и не только живородящих) успех этого предприятия, определяется скорее именно самкой. Самец лишь выделяет из полового сосочка некоторое количество спермы в образовавшийся слизистый, студенистый мешочек; и прикрепляет такой сперматофор к различным предметам или растительным объектам. Заинтересованная самка захватывает сперматофор своей разросшейся клоакой; сперма оказывается в её половых путях и оплодотворяет зрелые яйца. После чего яйца либо вновь возвращаются в окружающую среду и дальнейшее их развитие происходит вне полости тела, либо, как у *Огненной саламандры (Salamandra salamandra)* оплодотворенные яйца развиваются в нижних отделах яйцевода до стадии выклева личинок, что занимает около 10 месяцев и таким образом мы здесь имеем пример живорождения (Банников, 1969).

Другой (и более конструктивный) вариант модификации полового аппарата демонстрируют Пластинчатожаберные и некоторые живородящие Костистые, например всем хорошо известная аквариумная рыбка *гуппи* (*Poecilia reticulata*). Вторичные половые органы самцов Пластинчатожаберных включают парный копулятивный аппарат – **класперы** и связанные с ними особые **мешки (сифоны)**. *Класперы* – это модифицированные части тазовых плавников, которые выполняют функцию *копулятивных органов* для переноса спермы и вязущих веществ от самца к самке.

Класперы впервые были открыты Аристотелем, а их общая анатомия была описана Лоренцини (Lorenzini, 1678) и Блохом (Bloch, 1782-1795). На протяжении столетия продолжались споры относительно функции этих органов; одни авторы приписывали им функцию доставки спермы в половые пути самки, другие – полагали их назначение в удержании самки в момент копуляции. Humphrey Davy (1839) описал внутреннюю анатомию класпера, которая не оставила сомнений в его функции. Согласно Дейви класпер имеет двойное назначение как орган удержания и как орган переносчика и введения спермы в половой тракт самки. Все Пластинчатожаберные характеризуются внутренним оплодотворением и имеют класперы, но строение класперов может быть различно у разных видов. Во всяком случае все класперы имеют дорсальную продольную бороздку, по которой сперма перемещается в виде сильной струи в половые пути самки во время спаривания.

Пример одной из репродуктивных специализаций у самцов *Elastobranchii* – преобразование крестцовых плавников в копулятивные органы (класперы)



Самка (А) и самец (Б) малого ската, *Leucoraja erinacea*, (вид с нижней поверхности тела). 1 – класпер

(по Conrath, 2003)

Большинство самцов Пластинчатожаберных рыб обладают *сифонами*, представляющими выстланные эпителием мускулистые пузыри, расположенные по обеим сторонам средней линии между кожей и мышцами брюшной полости. Каждый мешок оканчивается слепо впереди, а сзади открывается через *апопиле* в бороздку класпера (Gilbert and Heath, 1972). Функция сифонов состоит в накоплении и удержании морской воды, которая в момент совокупления используется для вымывания под давлением спермы из класпера в яйцевод самки.

Провизорные структуры зародышей при внутриутробном развитии

(общая характеристика)

Главная задача, стоящая перед системой живородящего позвоночного это прежде всего обеспечение бесперебойного и достаточного питания зародышей. С самых первых стадий развития у зародышей, развивающихся в утробе матери появляются структуры, которые обеспечивают всесторонние интимные отношения с материнским организмом. Развитие в полостях репродуктивного тракта материнского организма позвоночных возможно только при соблюдении определенных условий, обеспечивающих:

1. Механическую защиту эмбрионов;
2. Непрерывное снабжение развивающихся зародышей питанием;
3. Беспрепятственный газообмен;
4. Освобождение от токсичных конечных продуктов азотистого обмена или, по крайней мере, их нейтрализацию;
5. Предотвращение иммунологической реакции отторжения зародыша со стороны организма матери.

Выполнение этих требований предполагает:

1. Максимальное приближение зародыша к стенке репродуктивного тракта самки, что достигается по пути уменьшения числа барьеров (клеточных слоев), разделяющих взаимодействующих партнеров (зародыша и материнские ткани), или их истончения.
2. Развитие густой кровеносной сети в местах передаточных контактов;
3. Развитие повышенной абсорбционной способности клеток воспринимающих эпителиев зародыша (плода), как это происходит, например, в овариальной плаценте живородящих Костистых рыб.

Эта особенность организации меробластического яйца предусматривает образование специализированных провизорных систем, осуществляющих ассимиляцию желтка, которая, впрочем, не является их единственной функцией. Аналоги желточного синцитиального слоя (перибласта) Костистых рыб имеются у Миксин, Хрящевых и Панцирничкообразных рыб, у Головоногих моллюсков, а также у ранних зародышей птиц. У Хрящевых рыб, наряду с ЖСС, переработку желтка осуществляет внезародышевая энтодерма. Обеспечивается меробластический способ репродукции с помощью различных провизорных образований зародыша: *желточного мешка*, а у Амниот, *амниона, серозы (хориона) и аллантоиса* (провизорного мочевого пузыря). Все эти структуры можно классифицировать как временные; они унаследованы, как полагают, от предков с личиночным развитием и предназначены обеспечивать жизнедеятельность личинки в изменившихся после вылупления условиях. Их развитие сжато во времени, а поэтому скорости основных процессов – морфогенеза и дифференцировки – чрезвычайно высоки *.

Это, по сути своей, ***внезародышевые образования***, состоящие, как правило, из клеток трёх, иногда, двух зародышевых листков. За редким исключением, они на протяжении своего существования не входят в состав тела зародыша, именно, поэтому в зарубежной литературе они фигурируют под

названием «*экстраэмбриональные оболочки*». В отечественных публикациях, напротив, их обычно именуют «зародышевыми оболочками», дабы подчеркнуть их отличие от яйцевых незародышевых оболочек. Мне кажется, что первый вариант названия является более корректным.

При утраченной личиночной стадии, перечисленные экстраэмбриональные образования выполняют разнообразные функции, направленные на обеспечение процессов роста и дифференциации, а также жизнедеятельности зародыша или плода.

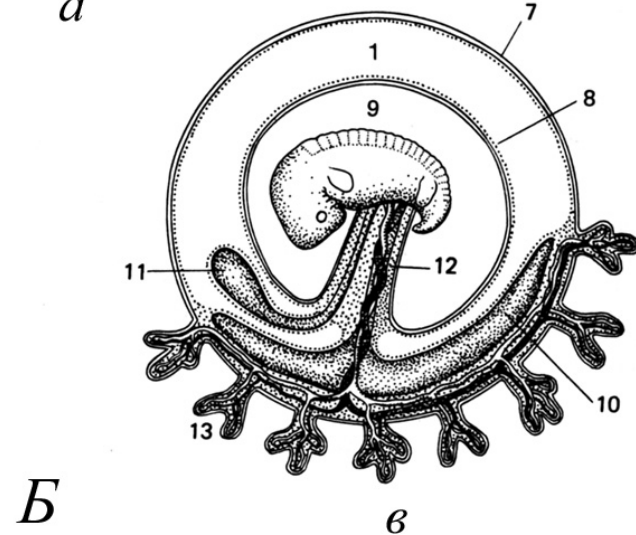
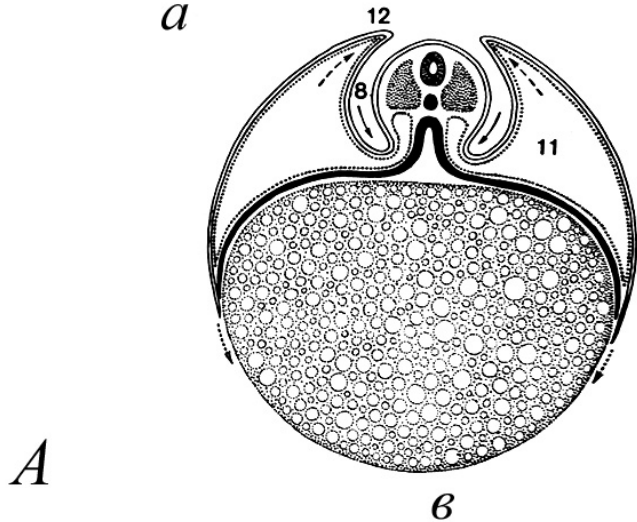
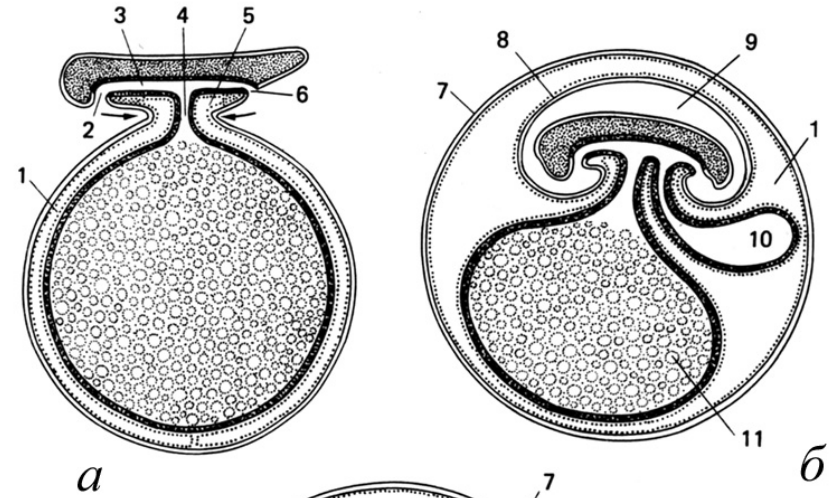
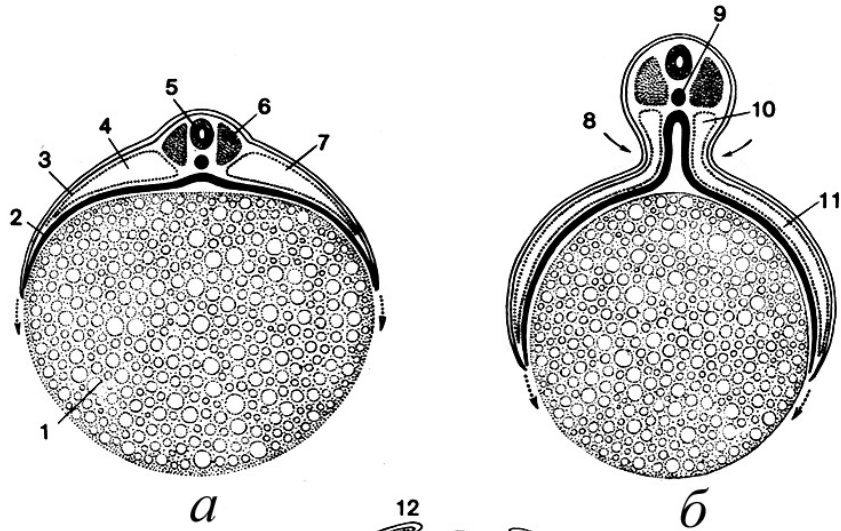
Первым рассмотрим СТРОЕНИЕ, ОБРАЗОВАНИЕ И ФУНКЦИЯ ЖЕЛТОЧНОГО МЕШКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ КЛАССОВ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Желточный мешок служит *органом питания* (ассимиляция желтка), *дыхания* и *кровотворения* у эмбрионов Головоногих моллюсков, Селяхий, Костных рыб, Рептилий, Птиц и Млекопитающих. Он возникает в результате обрастания бластодермой желтка (желточной сферы, желточной клетки).

У Костистых рыб при обрастании желтка краевыми клетками поверхностного слоя (будущей *перидермы*) и связанными с ним клетками бластодермы в качестве субстрата используется многоядерный синцитий) – *перибласт*.

О механизмах обрастания желтка в яйцах Селяхий и Рептилий сведений крайне мало.

Расположение и развитие провизорных экстраэмбриональных оболочек меробластического яйца позвоночных



Пояснения к слайду 26

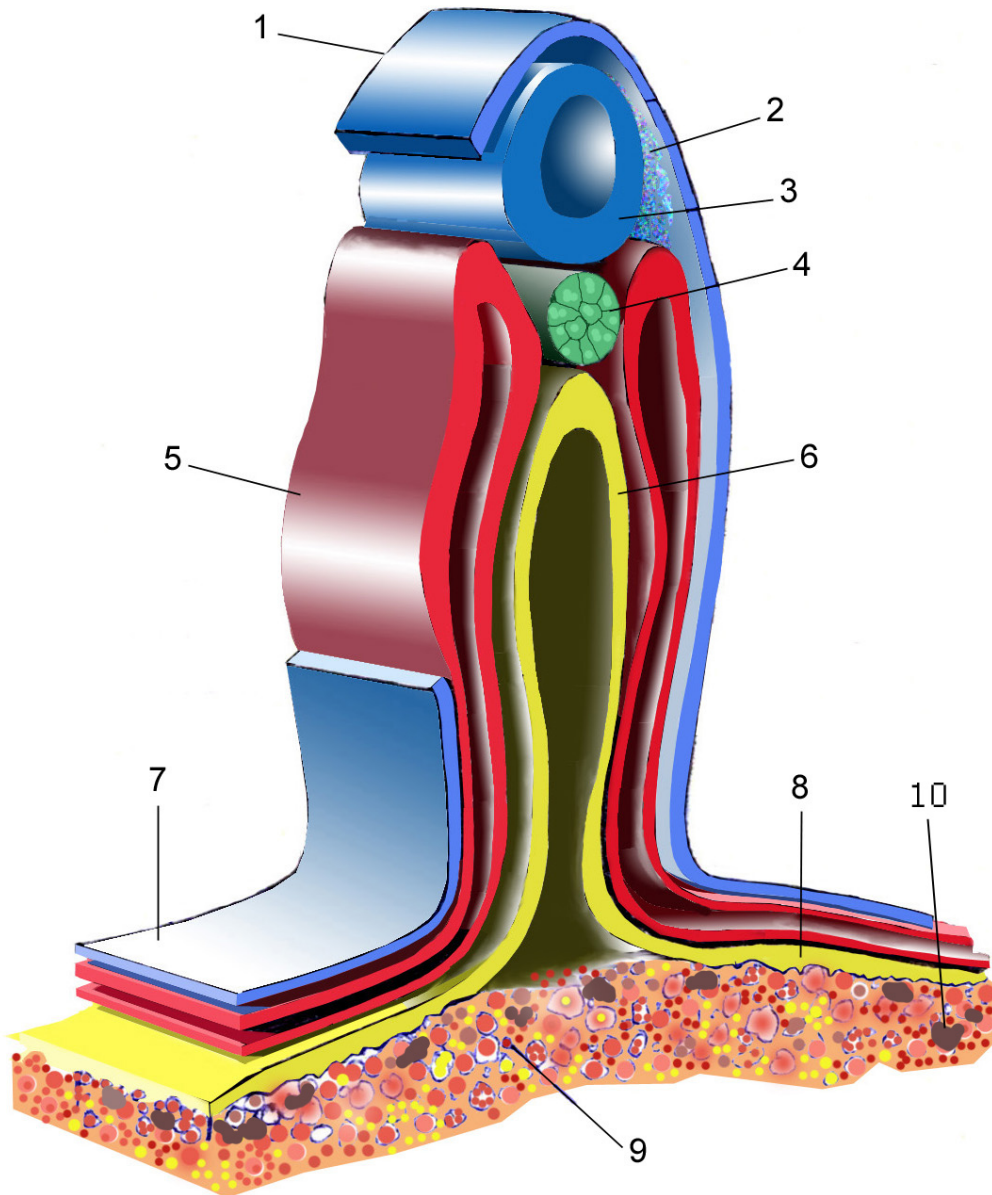
А – схематические изображения поперечных разрезов зародышей, развивающихся по меробластическому типу; **Б** – схемы продольных разрезов таких зародышей.

А: *а* – стадия перед отделением тела эмбриона от желточного мешка у Рыб или у Зауропсид; *б* – обособление тела от желточного мешка у рыб, *в* – образование амниона у пресмыкающихся и птиц.

1 – желток; 2 – энтодерма; 3 – эктодерма; 4 – целом; 5 – нейральная трубка; 6 – сомиты; 7 – латеральные пластинки; 8 – боковые складки; 9 – хорда; 10 – эмбриональный целом; 11 – экзоцелом; 12 – амниотические складки.

Б: *а* – схематическое изображение продольного разреза эмбриона рыбы; *б* – схема разреза эмбриона Зауропсид; *в* – схема эмбриона млекопитающих с хорионом и сосудами плаценты: темным показаны артерии, светлым – вены, кровь в которых оксигенирована, благодаря газообмену с материнской кровью.

1 – экзоцелом; 2 – рот; 3 – кишка; 4 – желточный проток; 5 – эмбриональный целом; 6 – анальное отверстие; 7 – серозная оболочка (хорион); 8 – амнион; 9 – амниотическая полость; 10 – аллантоис; 11 – желточный мешок; 12 – пуповина; 13 – ворсинки хориона.

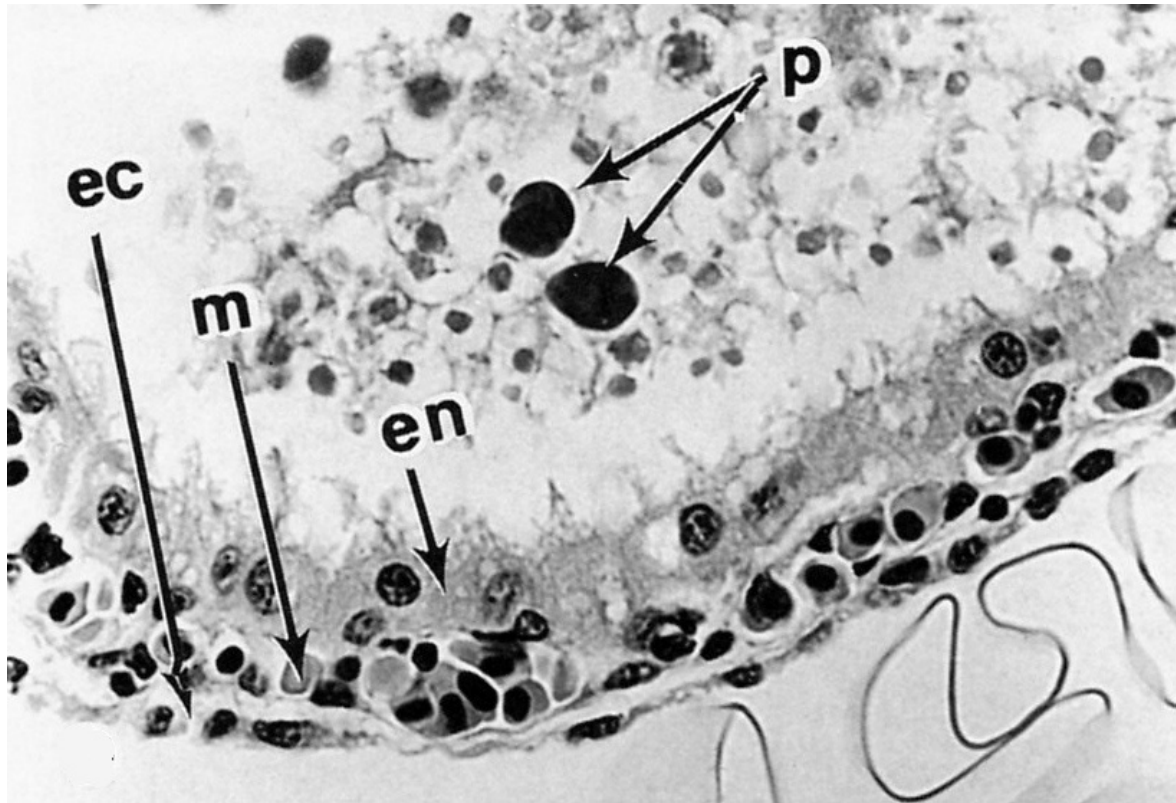


Осевой комплекс зачатков у зародышей Elasmobranchii,
 поперечный разрез через зародыш на
 стадии подъема его над желтком

1- покровная эктодерма, 2 – мигриру-
 ющие клетки нейрального гребня, 3 –
 нейральная трубка, 4 – хорда, 5 – сома-
 тический листок мезодермы боковой
 пластинки, 6 – кишечная энтодерма, 7 –
 внезародышевая эктодерма стенки
 желточного мешка, 8 – внезародыше-
 вая энтодерма, 9 – желток (желточные
 пластинки), 10 – ядра перибласта.

Из Bjerring (1977) с изменениями

Синцитиально-эндодермальный комплекс желточного мешка

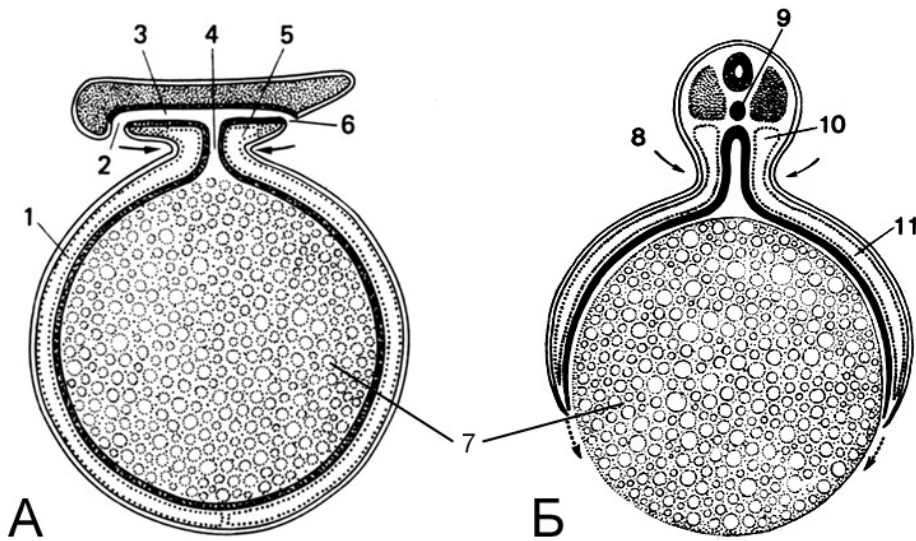


Стенка желточного мешка эмбриона *Rhizoprionodon terraenovae* до момента имплантации состоит из четырех элементов: эктодермального плоского эпителия (ec), примыкающего к нему соматического листка мезодермы, висцерального листка мезодермы с многочисленными мелкими капиллярами (m) и собственно выстилки желточного мешка – слоя очень крупных кубической формы энтодермальных клеток (en).

Внезародышевая (желточная) эндодерма. У Селяхий, Безногих и Амниот энтодермальная выстилка желточного мешка является непрерывным продолжением кишечного эпителия, хотя и отличается от него гистологией (а иногда и способом образования), следовательно, полости ЖМ и кишечника напрямую сообщаются друг с другом; у Teleostei желточная эндодерма отсутствует.

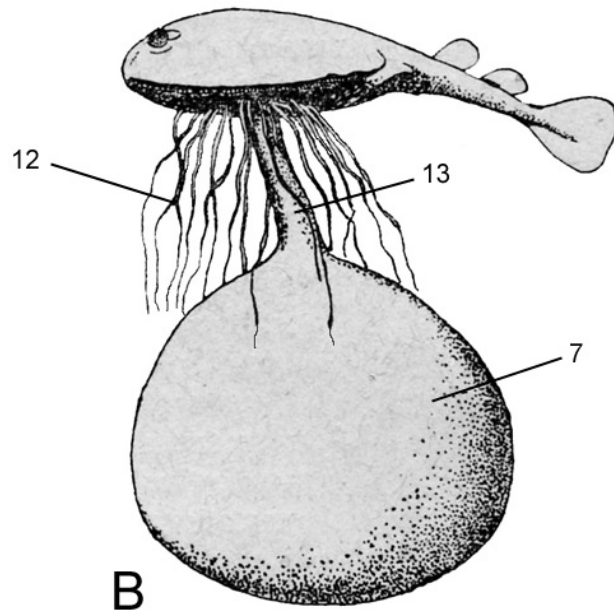
При обрастании желтка (желточной сферы) у Позвоночных с меробластическим типом развития три зародышевых листка распространяются в направлении абэмбрионального полюса с разной скоростью.

Так у Хрящевых и Костистых рыб темп задаёт эктодерма или связанный с нею покровный слой (перидерма). Несколько отстаёт распространение внезародышевой эндодермы (там, где она есть); и лишь позже в пространство между наружным и внутренним листками прорастают клетки внезародышевой мезодермы. У Селяхий обрастание желточной сферы характеризуется выраженной неравномерностью; главную роль в этом процессе играют передний и боковые края бластодермы; задний участок нарастает медленнее (даже и после закрытия бластопора). Одновременно с замыканием бластопора прекращается миграция из края обрастания клеток «краевой мезенхимы». Здесь на границе обрастания возникает «краевой желточный сосуд» (*sinus terminalis*), который перемещается по поверхности желтка вместе с распространяющимся краем бластодермы. К концу обрастания этот сосуд окружает кольцом желточную пробку. Завершившийся процесс обрастания отмечает одновременно и окончание образования желточного мешка, который в этот момент по своим размерам намного превосходит зародыш (слайд).



Желточный мешок в развитии Elasmobranchii

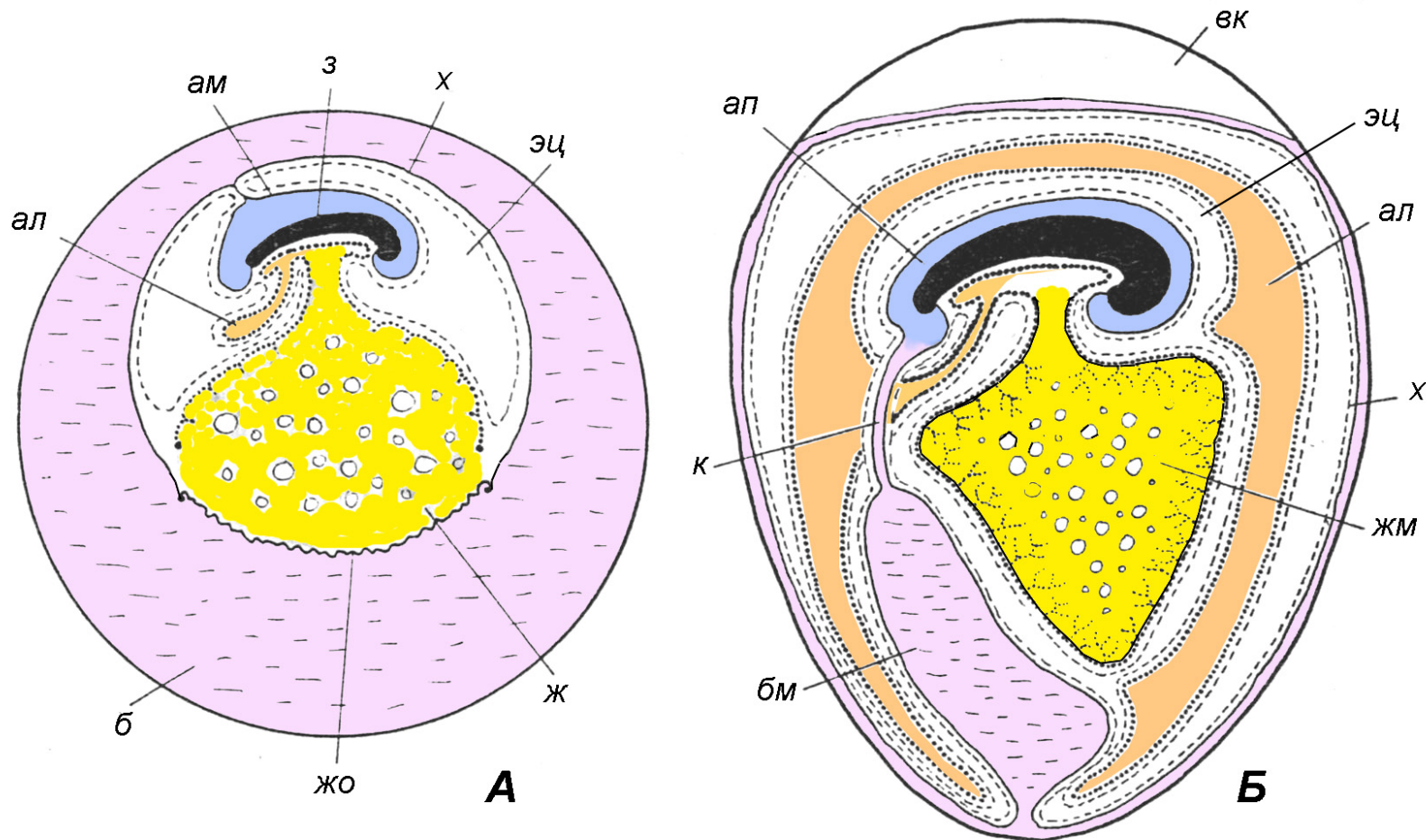
Схемы разрезов через эмбрион: А – продольный разрез на стадии завершения обрастания; Б – поперечный разрез в момент подъема тела зародыша и начала обособления его от формирующегося желточного мешка; В – зародыш ската *Torpedo marmorata* с желточным мешком и нитями наружных жабр.



1 и 11 – экзоцелом, 2 – рот, 3 – кишка, 4 – желточный проток, 5 и 10 – эмбриональный целом, 6 – анальное отверстие, 7 – желток в желточном мешке, 8 – боковые складки, 9 – хорда, 12 – нити наружных жабр, 13 – желточный стебелек

**ПРОВИЗОРНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ
у
АМНИОТ**

Схема расположения провизорных органов в курином яйце на разных стадиях развития



А – поперечный разрез через яйцо во время формирования эмбриональных оболочек, Б – продольный разрез приблизительно на 10-й день развития. Черным цветом обозначен зародыш, розовым – белок, желтым – желток.

Пояснения к предыдущему слайду «Схема расположения провизорных органов в курином яйце на разных стадиях развития»

ал – аллантоис; *ам* – амнион; *ап* – амниотическая полость; *б* – белок; *бм* – белковый мешок; *вк* – воздушная камера (пуга); *ж* – желток; *жм* – желточный мешок; *жо* – желточная оболочка; *з* – зародыш; *к* – амнио-белковый канал; *х* – хорион; *эц* - экзоцелом

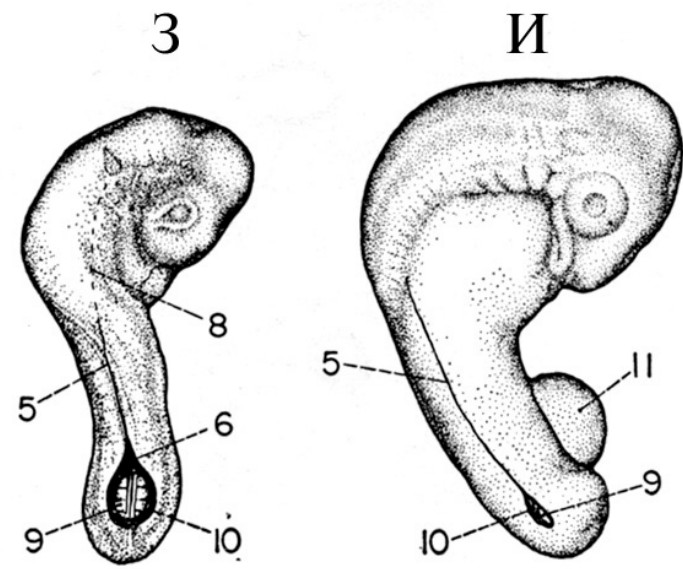
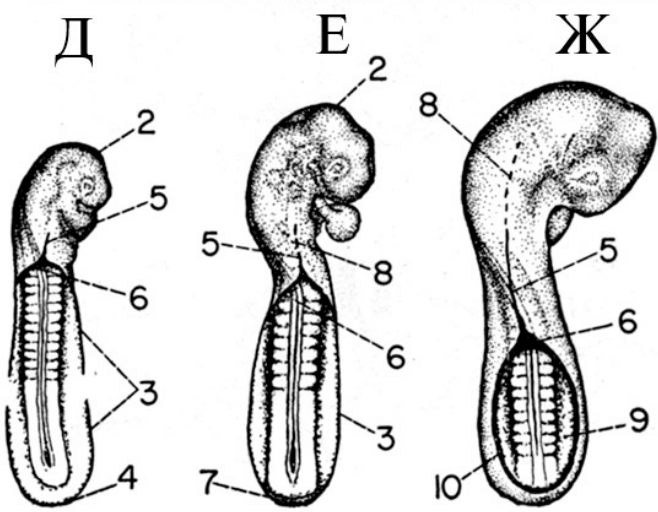
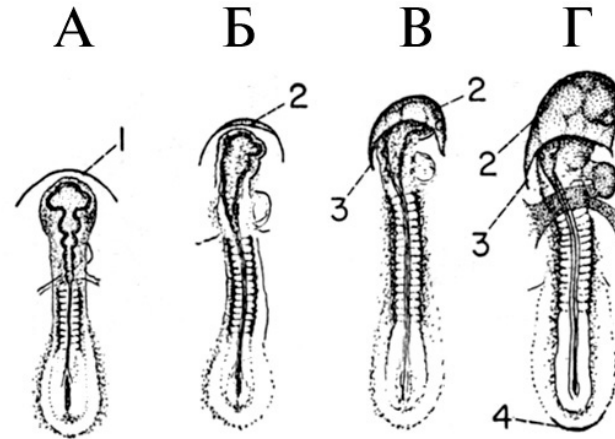
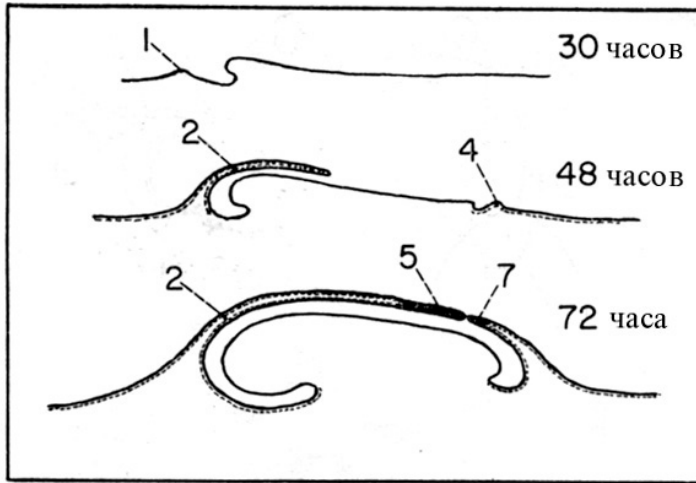
образование	СОСТАВЛЯЮЩИЕ КЛЕТочНЫЕ СЛОИ	ВОЗМОЖНЫЕ ФУНКЦИИ
ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК	Спланхноплевра: энтодерма + висцеральный листок мезодермы	Ассимиляция желтка * Первичное кроветворение «Источник» ППК Член омфалоплаценты
АМНИОН	Соматоплевра: эктодерма + соматический листок мезодермы	Секреция и поглощение особой амниотической жидкости, омывающей зародыш. Защитная функция
ХОРИОН (СЕРОЗА)	Соматоплевра: эктодерма + соматический листок мезодермы (<i>инвертированы</i>)	Место обмена между зародышем и окружающей средой. Член хориоаллантоисной плаценты
АЛЛАНТОИС	Энтодерма выпячивания задней кишки + висцеральный листок мезодермы	Газообмен. Вместилище продуктов азотистого обмена. Член хориоаллантоисной плаценты
БЕЛКОВЫЙ МЕШОК	Эктодерма + соматический листок мезодермы	Источник жидкости, питающая функция (?)

Развитие специфических эмбриональных оболочек Amniota.

Для высших Позвоночных характерно образование двух экстраэмбриональных оболочек – *амниона* и *серозы*, почему они и получили название Amniota. По своей природе эти образования также должны быть отнесены к разряду экстраэмбриональных; «эмбриональными» их называют только потому, что они окружают (одевают) развивающийся зародыш. По своему положению относительно зародыша они, действительно являются оболочками. У низших Позвоночных подобных образований нет, если не считать несколько напоминающих амнион структур, появляющихся у зародышей некоторых Костистых рыб, эмбриональное развитие которых проходит в экстремальных условиях.

Амнион. Развитие эмбриональных оболочек Амниот начинается с образования впереди от краниального конца зародыша дугообразной складки внезародышевой эктодермы, которая растёт свободным краем назад, накрывая сначала голову, а затем бóльшую или мёньшую часть туловища. Затем такая же складка появляется сзади, обе складки соединяются своими боковыми краями и образуют единую кольцеобразную амниотическую складку. Отверстие, ведущее в ограниченную этими складками полость, постепенно сужается и замыкается. Из внутреннего листка этих складок образуется *амнион*, из наружного – *сероза* (★), которую называют также *хорионом*. На месте смыкания амниотических складок между обеими оболочками некоторое время сохраняется *серозоамниотическая спайка*.

Морфология развития плектамниона у зародыша курицы



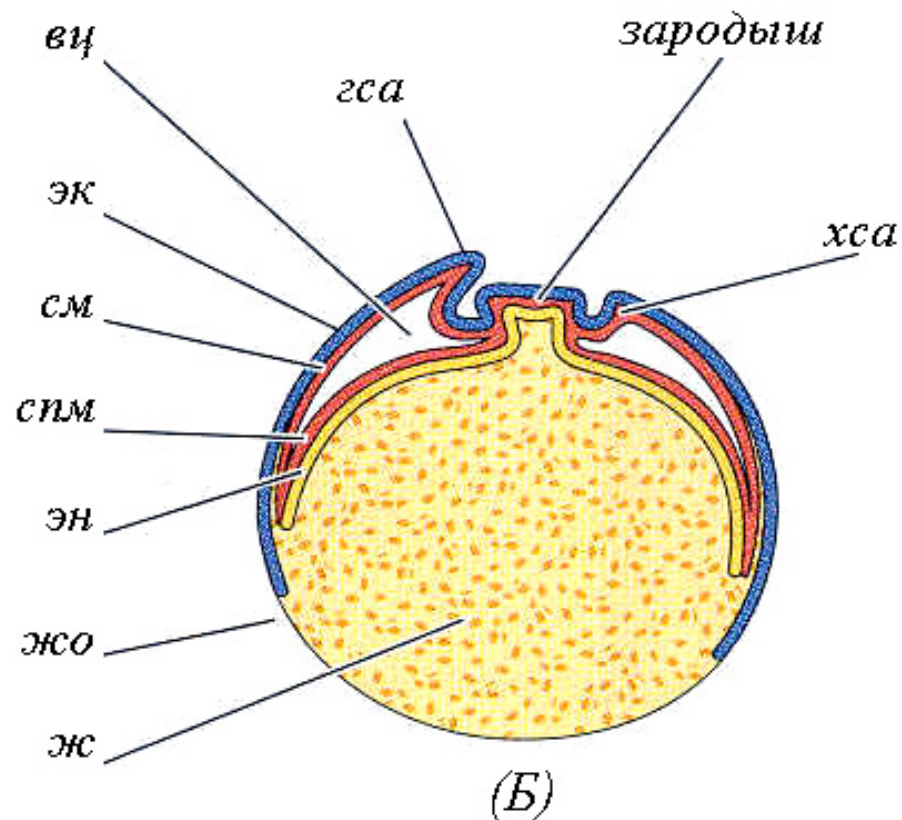
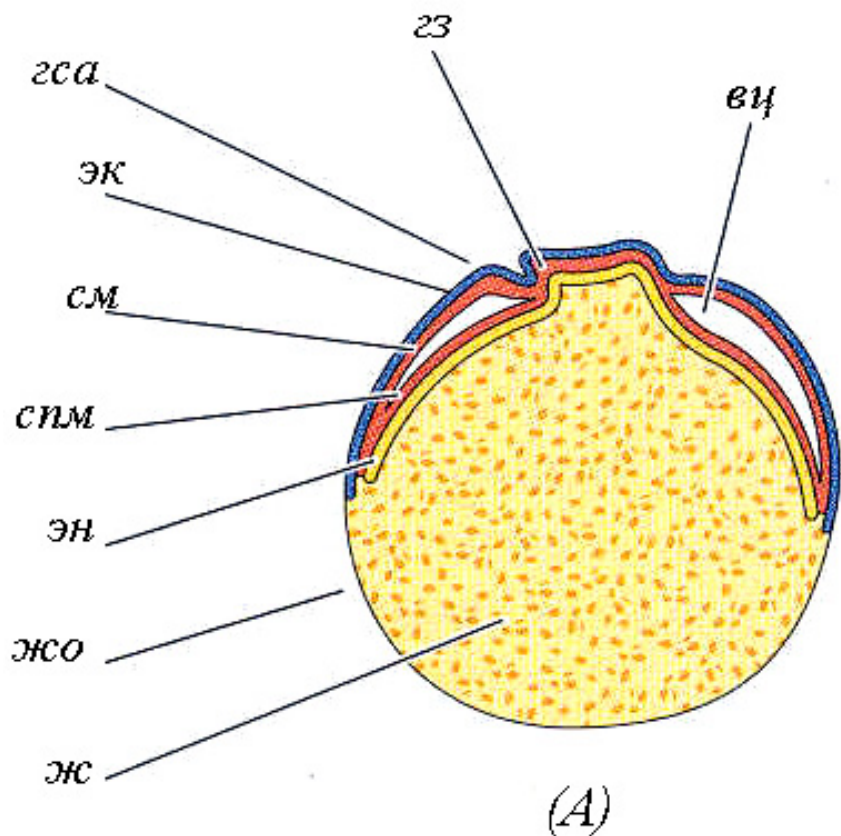
Обозначения на участках предыдущих слайдов.

1- эктамнион, предшествующий амниотической головной складке; 2 – амниотическая головная складка; 3 – латеральная амниотическая складка; 4 – эктамнион, предшествующий амниотической хвостовой складке; 5 – серозоамниотическая смычка; 6 – утолщенная эктодерма на заднем краю амниотической головной складки; 7- амниотическая хвостовая складка; 8 – медианная мезодермальная перегородка между целомическими полостями; 9 – амниотический пупок (рубчик); 10 – утолщение эктодермы, окружающее амниотический пупок. 11 – аллантоис.

Передняя амниотическая складка вначале своего формирования состоит только из внезародышевой эктодермы и называется в это время *проамнионом* (*эктамнионом*); позднее в неё входит также *соматический* (париетальный) листок мезодермы. Задняя и боковые амниотические складки изначально состоят из эктодермального и мезодермального слоёв.

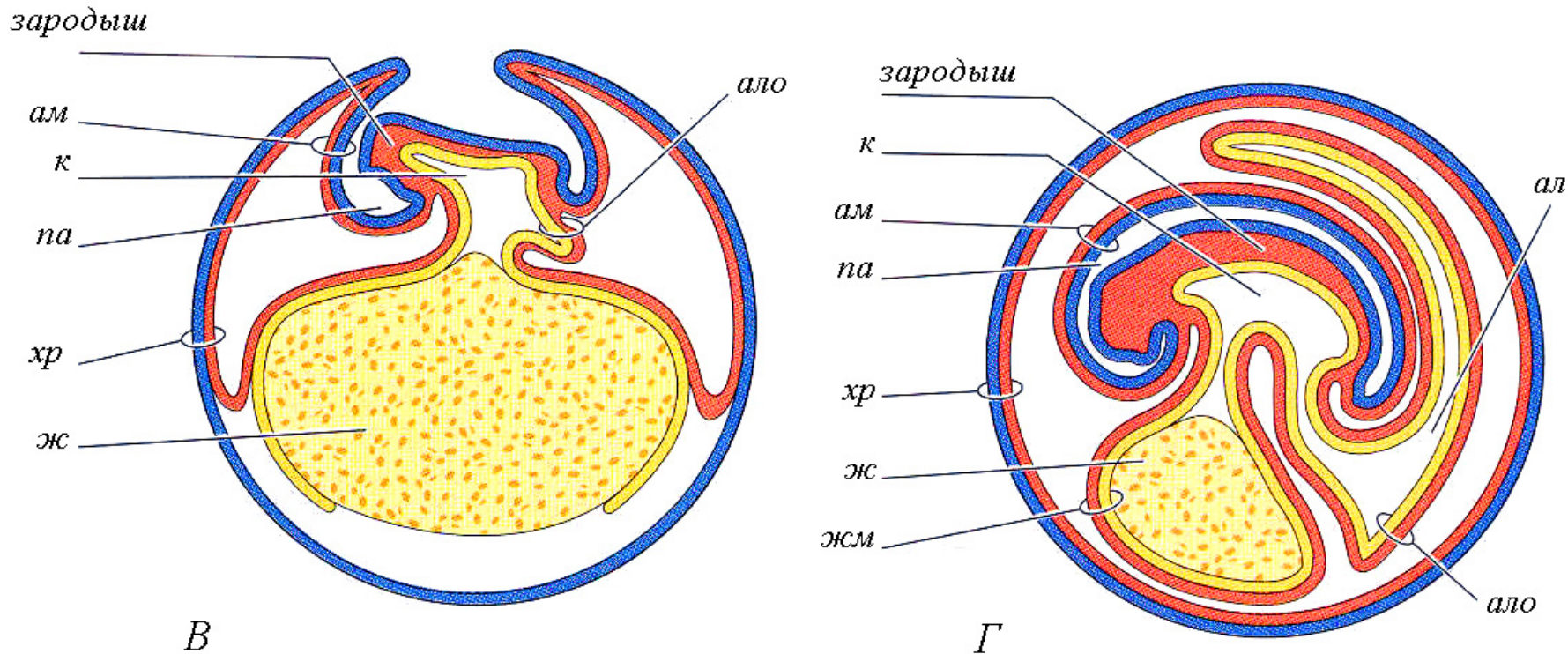
Одновременно с образованием амниотических складок (или даже несколько раньше) появляются входящие под зародыш *головная, хвостовая* и *боковые туловищные складки*, отделяющие его от желточного мешка и других внезародышевых структур. В результате этого процесса между зародышем и желточным мешком остаётся лишь узкий связующий *пупочный стебелёк*, через который проходит также *стебелёк аллантоиса*. Пространство между амнионом и серозой, ограниченное мезодермой этих оболочек, представляет собой внезародышевый целом (*экзоцелом*). В вегетативной части яйца сероза переходит в эктодерму желточного мешка, которую вместе с подстилающей её эндодермой иногда называют *омфалоплеврой* (что неправильно) или *хориовителлиновой мембраной*. Однако в большинстве случаев между экто- и эндодермой желточного мешка позднее внедряется разделяющая их мезодерма с экзоцеломом. Если эта мезодерма представляет сплошной слой (не разделена целомической полостью), то такая оболочка носит название *трёхслойной омфалоплевры*.

ФОРМИРОВАНИЕ ВНЕЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК (по стадиям)



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

ФОРМИРОВАНИЕ ВНЕЗАРОДИШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК (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* – энтодерма; *хса* – хвостовая складка амниона; *ам* – амнион; *ал* – полость аллантоиса; *ало* – аллантоис; *жм* – желточный мешок; *к* – кишка; *па* – полость амниона; *хр* - хорион

Способы формирования амниона у Плацентарных млекопитающих. У этих животных выделяют 2 основных способа образования амниона, между которыми имеются и промежуточные варианты. При первом способе эмбриобласт после выделения из него гипобласта уплощается, образуя пластинку, а покрывающие её клетки трофобласта (так называемый *Рауберов слой*) исчезают. Затем края этой пластинки начинают приподниматься, образуя амниотические складки – сначала переднюю, потом заднюю, ещё позднее они соединяются между собой, так что возникает единая кольцевая складка, отверстие которой постепенно сужается и замыкается. В результате зародыш оказывается внутри замкнутой амниотической полости. Развитие амниона путем образования эктодермальных складок (**плектамнион**) свойственно Сумчатым, Зайцеобразным, Копытным, Слонам, Лемурам и др.

В нескольких наиболее древних отрядах Млекопитающих: Насекомоядных (Ежи, Тенреки), Рукокрылых (Крыланы) и Приматов, полость амниона возникает в результате *кавитации*, благодаря накоплению жидкости между клетками эмбриобласта и трофобластом, а частично в результате цитолиза клеток, т.е. *схизоцельным* способом. Амнион этого типа называется **схизамнионом** (от греческого «схизос» - щель).

Существует также много промежуточных разновидностей способов развития амниона. Так у Летучих мышей (*Microchiroptera*) полость возникает не внутри зародышевого узелка, а между ним и трофобластом; затем зародышевый узелок принимает форму пластинки и сворачивается в замкнутый

амниотический пузырёк. Довольно часто встречается такой тип *амниогенеза*, при котором зародышевый узелок в результате кавитации превращается в пузырёк, но вскоре после разрыва стенки он разворачивается, и на его периферии образуются амниотические складки. Так образуется амнион у Некоторых копытных, Насекомоядных (*Talpa altaica* – Алтайский крот) и Полуобезьян (*Tupaia*).

Функциональное значение амниона. На этот счёт были высказаны различные предположения. Преобладает мнение, что амнион – это «микроаквариум», а заполняющая его амниотическая жидкость имитирует физико-химические условия среды обитания водных предков Amniota. Зародыши оказываются очень чувствительными к даже незначительному нарушению «герметичности» амниотической оболочки.

Кроме того, амниотическая полость предоставляет зародышу пространство, в котором он может располагаться свободно, а в конце эмбрионального развития и двигаться. Менее обосновано предположение о том, что амнион играет роль «гидравлического матраса», смягчающего возможные внешние механические сотрясения.

Известно, что в стенках амниона нет кровеносных сосудов, так что респираторная функция ему не свойственна, зато имеются гладкомышечные волокна, совершающие ритмические сокращения. Как считает Сергеев (1943), эти сокращения способствуют перемешиванию амниотической жидкости, в которую через кожу попадают продукты экскреции.

Сероза (хорион). Терминологическая путаница: в сравнительной эмбриологии наружную зародышевую оболочку, представляющую собой, так же как и амнион, временную структуру, которая функционирует только на эмбриональных стадиях развития, принято называть *серозой*, а сложную мембрану, образующуюся на более поздних (плодных) стадиях в результате слияния со стенкой аллантоиса – *хорионом*. В последнее время многие авторы, особенно, по экспериментальной эмбриологии Птиц предпочитают наружную оболочку именовать хорионом, а композитную – *хориоаллантоисной оболочкой*.

У *Sauropsida* и *Monotremata* хорион (сероза) развивается, как уже говорилось, из наружного листка амниотической складки. У *Marsupialia* и *Placentalia* хорионом становится трофобласт. Поскольку хорионы всех Амниот считаются гомологичными образованиями, то, следовательно, трофобласт, образующий хорион Сумчатых и Плацентарных млекопитающих, гомологичен наружному листку амниотической складки Зауропсид. После разрушения вителлиновой мембраны яйца хорион Зауропсид входит в соприкосновение с третичными оболочками яйца, а у форм с внутриутробным типом развития – с тканями материнского организма.

У *Sauropsida* через хорион осуществляется дыхательный газообмен; у Млекопитающих он выполняет более обширные функции; кроме респираторной, также трофическую и выделительную.

Аллантоис. Чрезвычайно важный по выполняемым функциям орган, характерный также только для Амниот. У Зауропсид аллантоис образуется как мешковидный вырост вентральной стенки задней кишки зародыша, т.е. начинает свое развитие внутри зародыша. По этой причине, может быть, его не следует

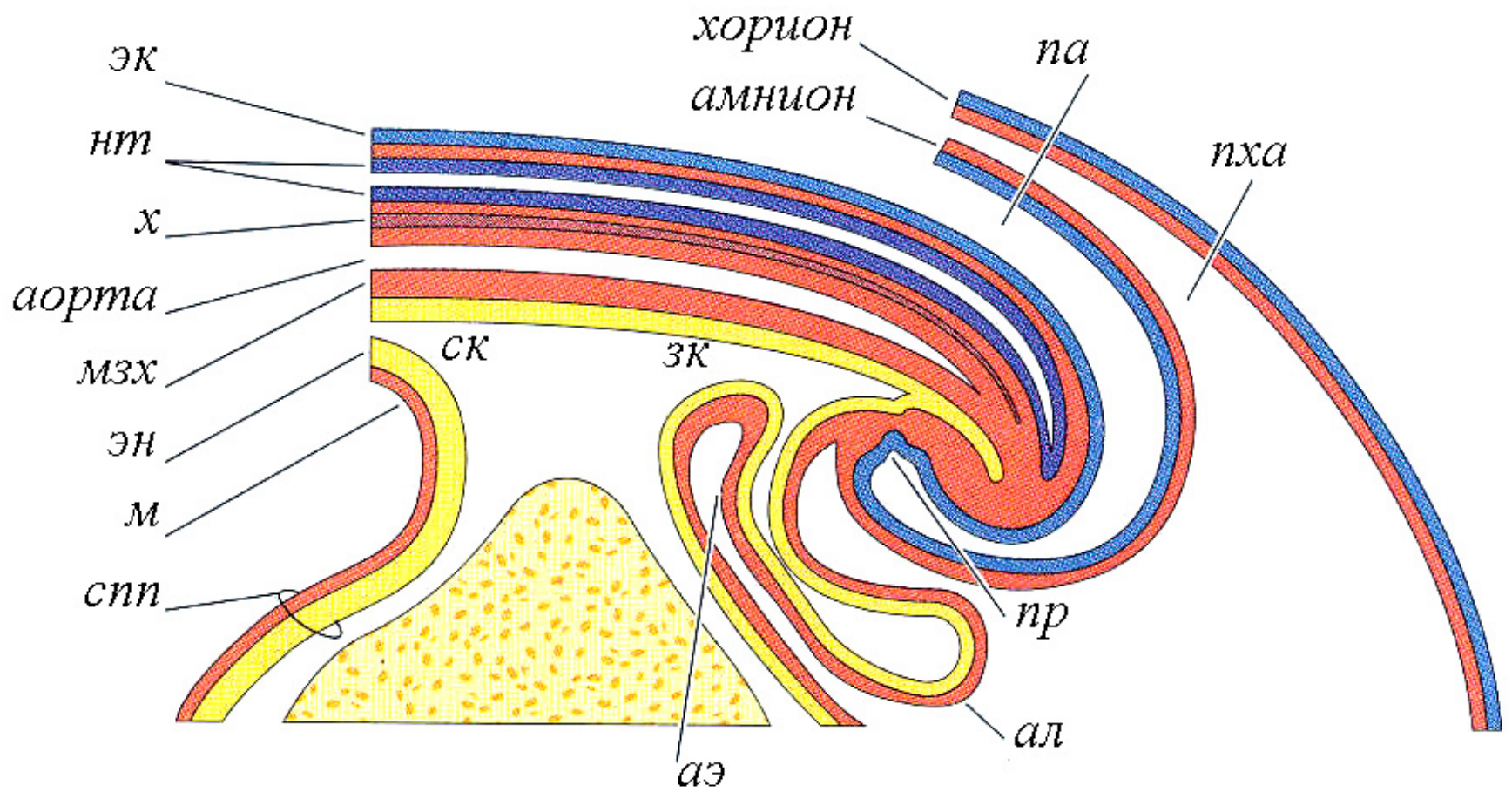
относить к экстраэмбриональным образованиям; он в буквальном смысле является зародышевой оболочкой. Вскоре эндодермальна́я стенка зачатка аллантоиса покрывается *висцеральной мезодермой*, в которой (в противоположность париетальному листку) со временем развивается обильная сеть кровеносных сосудов.

С 4-го по 10-й день инкубации аллантоис цыплёнка очень быстро растёт и скоро занимает почти всё свободное пространство в экзоцеломе, дорастает до хориона и, распространяясь под ним, окружает и амнион, и частично или полностью желточный мешок. В месте плотного прилегания к париетальному листку хориона с ним срастается наружная мезодермальна́я стенка аллантоиса, образуя так называемую *хориоаллантоисную оболочку*. В трёхслойной хориоаллантоисной оболочке, развивается обильная сеть кровеносных сосудов.

При вылуплении зародыша Зауропсид из яйца аллантоис, как правило, отбрасывается, однако у Черепах и некоторых Ящериц его проксимальная часть сохраняется в виде мочевого пузыря. Этот факт даёт ещё одно основание относить аллантоис к эмбриональным, а не к веззародышевым образованиям.

Аллантоис Однопроходных млекопитающих не отличается от аллантоиса Зауропсид. У большинства Сумчатых (исключая Бандикут, сем. Peramelidae) *аллантоис редуцирован и не достигает хориона*; возможно именно поэтому у них никогда не развивается хориоаллантоисная плацента.

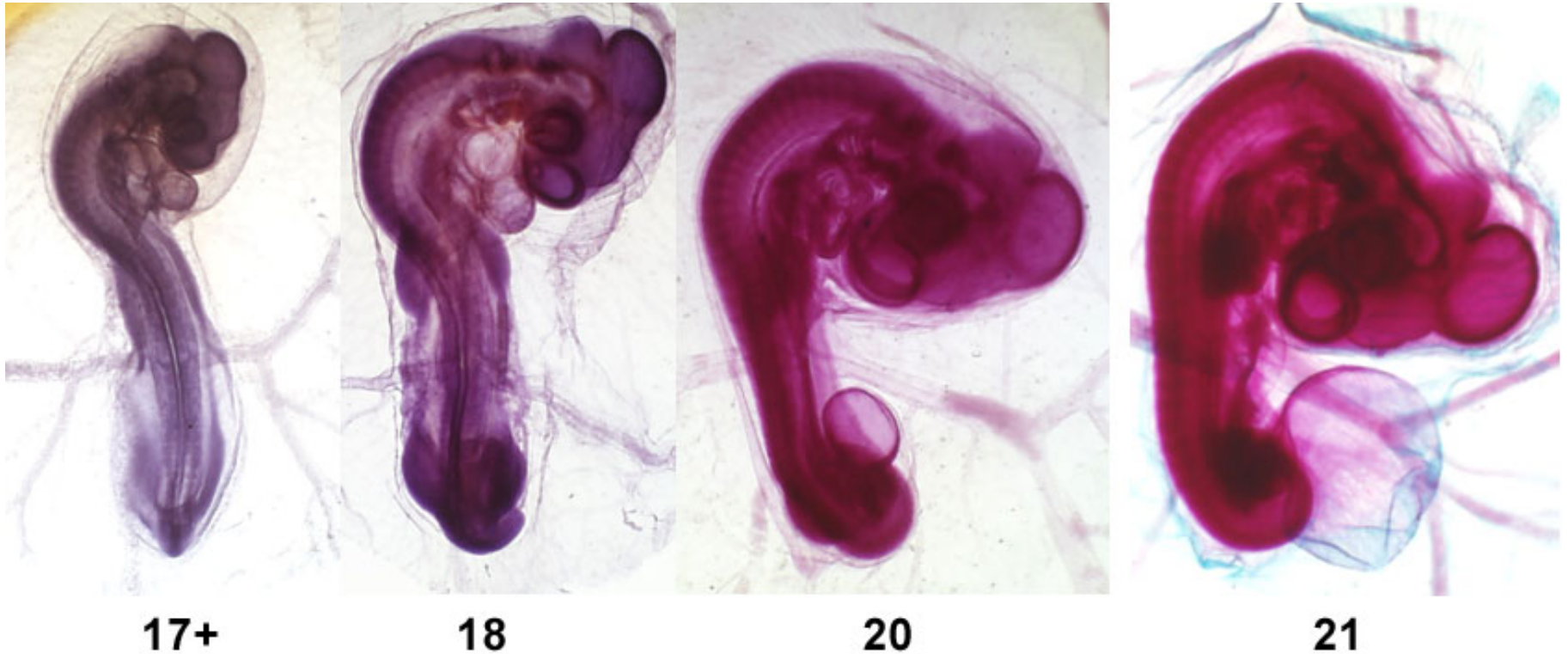
Строение амниона позвоночных



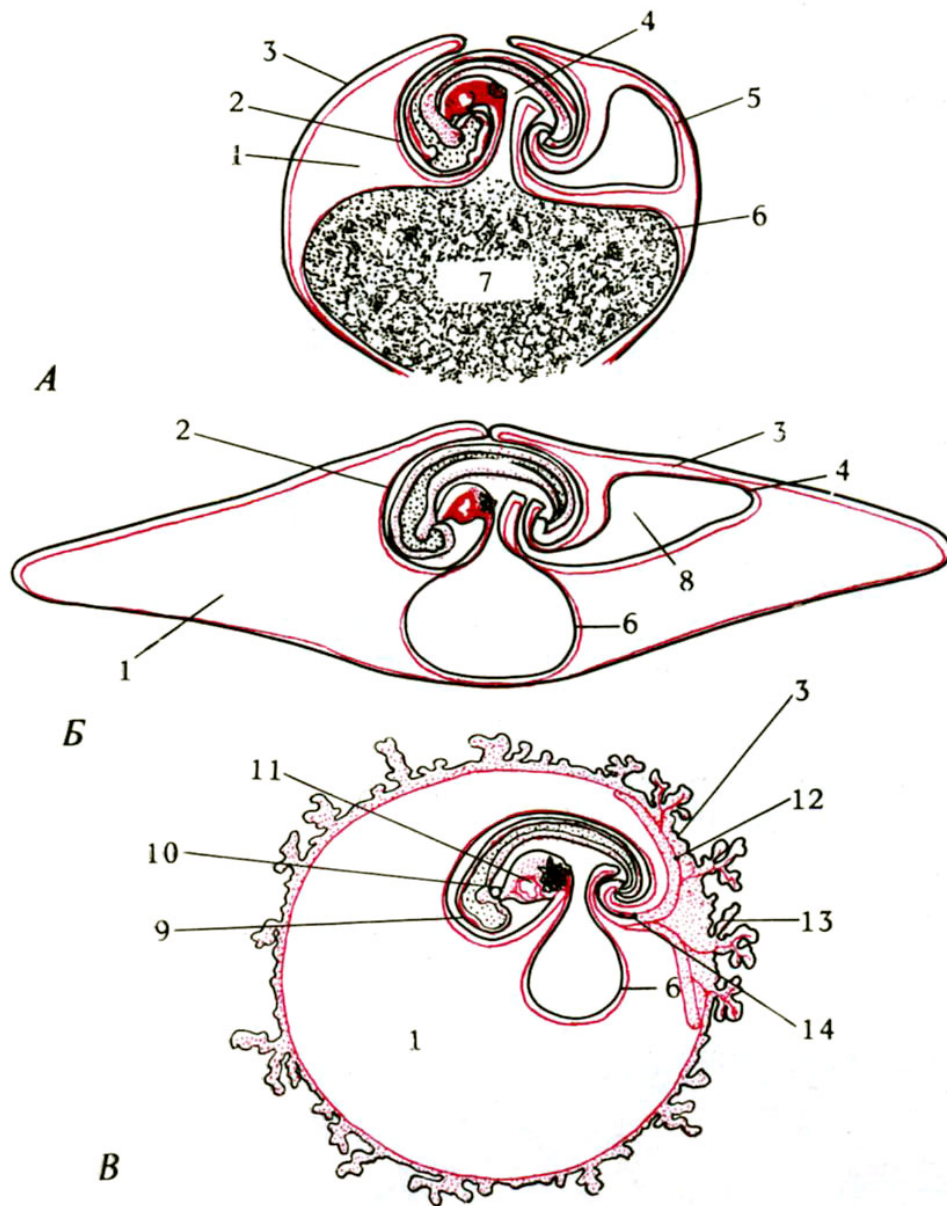
Пояснения к предыдущему слайду

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

Морфология развития аллантоиса у куриного эмбриона



- 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 простираться до головы.



Схемы, показывающие взаимоотношения между зародышем и экстраэмбриональными оболочками, типичные для высших позвоночных. Ни отсутствие в желточном мешке желтка, ни редукция просвета в аллантоисе не привели к существенным изменениям плана строения зародыша млекопитающих.

А. куриный зародыш.
 Б. зародыш свиньи. В. зародыш человека

Подрисуночные обозначения на предыдущем слайде.

А. Куриный зародыш. Б. Зародыш свиньи. В. Зародыш человека

1 – внезародышевый целом; 2 – амнион; 3 – хорион; 4 – средняя кишка зародыша, 4(на Б) – аллантоис; 5 – аллантоис; 6 – желточный мешок; 7 – желток; 8 – полость аллантоиса; 9 – полость амниона; 10 – передняя кишка зародыша; 11 – сердце; 12 – мезодерма и кровеносные сосуды аллантоиса; 13 – ворсинки хориона; 14 – редуцированный просвет аллантоиса.

Аллантоис у зародыша мыши

На фото, выполненном с помощью сканирующего электронного микроскопа, показан продольный разрез зародыша, на несколько более ранней стадии «головной складки». Здесь уже виден аллантоис (светлая стрелка) как мезодермальное разрастание области задней кишки. Красная стрелка показывает положение первичной полоски.



Окончание презент ации

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ