

ФГБОУ ВО ИвГМА Минздрава России

кафедра биологии

дисциплина «Биология»

Лекция №2

О н т о г е н е з.

**Эмбриональный период
развития.**

Онтогенез – это полный цикл индивидуального развития каждой особи, начиная с момента образования гамет, давших ей начало, и заканчивая ее смертью.

Онтогенез подразделяют на три периода:

1. ***Предэмбриональный (прогенез)***

период соответствует гаметогенезу - процессу образования половых клеток.

2. Эмбриональный период начинается с образования зиготы и заканчивается выходом развивающегося организма из яйцевых или зародышевых оболочек или рождением.

3. Постэмбриональный период начинается с момента рождения (у млекопитающих) или с выхода из яйцевых или зародышевых оболочек и заканчивается смертью.

Эмбриональный период

Развивающийся организм в эмбриональный период питается за счет питательных веществ, накопленных яйцеклеткой, или за счет материнского организма.

Эмбриональный период принято делить на следующие стадии:

- 1. Зигота.***
- 2. Дробление.***
- 3. Гаструляция.***
- 4. Гисто- и органогенез.***

1. **Зигота** – одноклеточная стадия развития зародыша. Образуется в результате слияния отцовской и материнской гамет. Имеет диплоидный набор хромосом.

2. **Дробление** – ряд последовательных митотических делений зиготы, заканчивающихся образованием многоклеточного однослойного зародыша - **бластулы**.

Клетки, образующиеся в ходе делений, называются **бластомерами**.

В основе **деления бластомеров** лежит **МИТОЗ**, но в период интерфазы они не растут, поэтому размеры зародыша на стадии дробления соответствуют размерам зиготы.

Характер дробления зависит от количества желтка и его распределения в цитоплазме яйцеклетки.

Классификация яйцеклеток

А. По количеству желтка яйцеклетки подразделяются на:

1.Алецитальные (млекопитающие, в том числе и человек) – практически лишены желтка.

2.Олиголецитальные (ланцетник) – содержат небольшое количество желтка.

3.Мезолецитальные (амфибии и некоторые рыбы) – содержат среднее количество желтка.

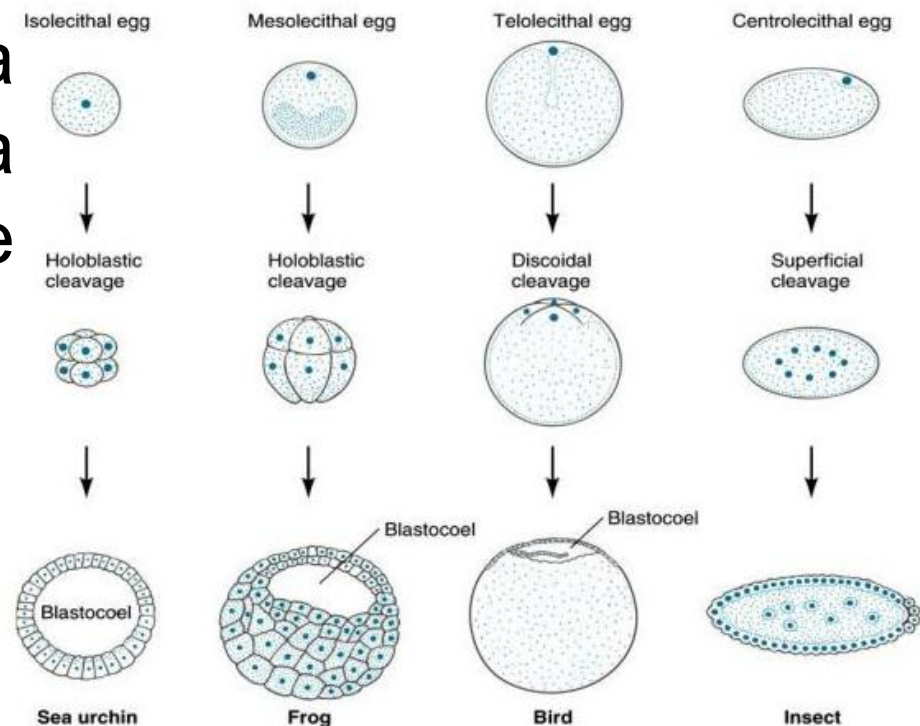
4.Полилецитальные (пресмыкающиеся и птицы) – содержат много желтка.

Б. По распределению желтка различают
яйцеклетки:

1. Изолецитальные (ланцетник, черви) –
содержат небольшое количество равномерно
распределенного желтка.

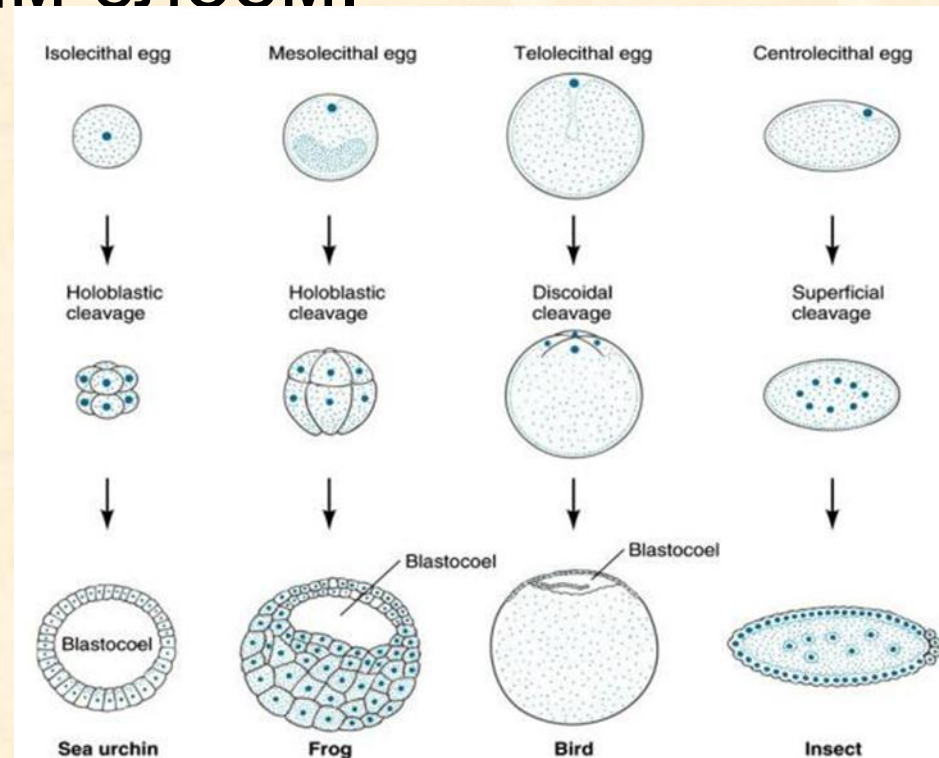
2. Умеренно телолецитальные (амфибии) –
содержат среднее количество желтка,

который сосредоточен на
одном полюсе клетки; на
другом полюсе
располагается ядро.



3. Резко телолецитальные (птицы) – содержат много желтка, занимающего почти весь объем цитоплазмы.

4. Центролецитальные (насекомые) – содержат много желтка, который окружает ядро толстым слоем.



2. Дробление

Способ дробления у разных организмов не одинаков и зависит от типа яйцеклетки.

Дробление может быть:

1. Полное.

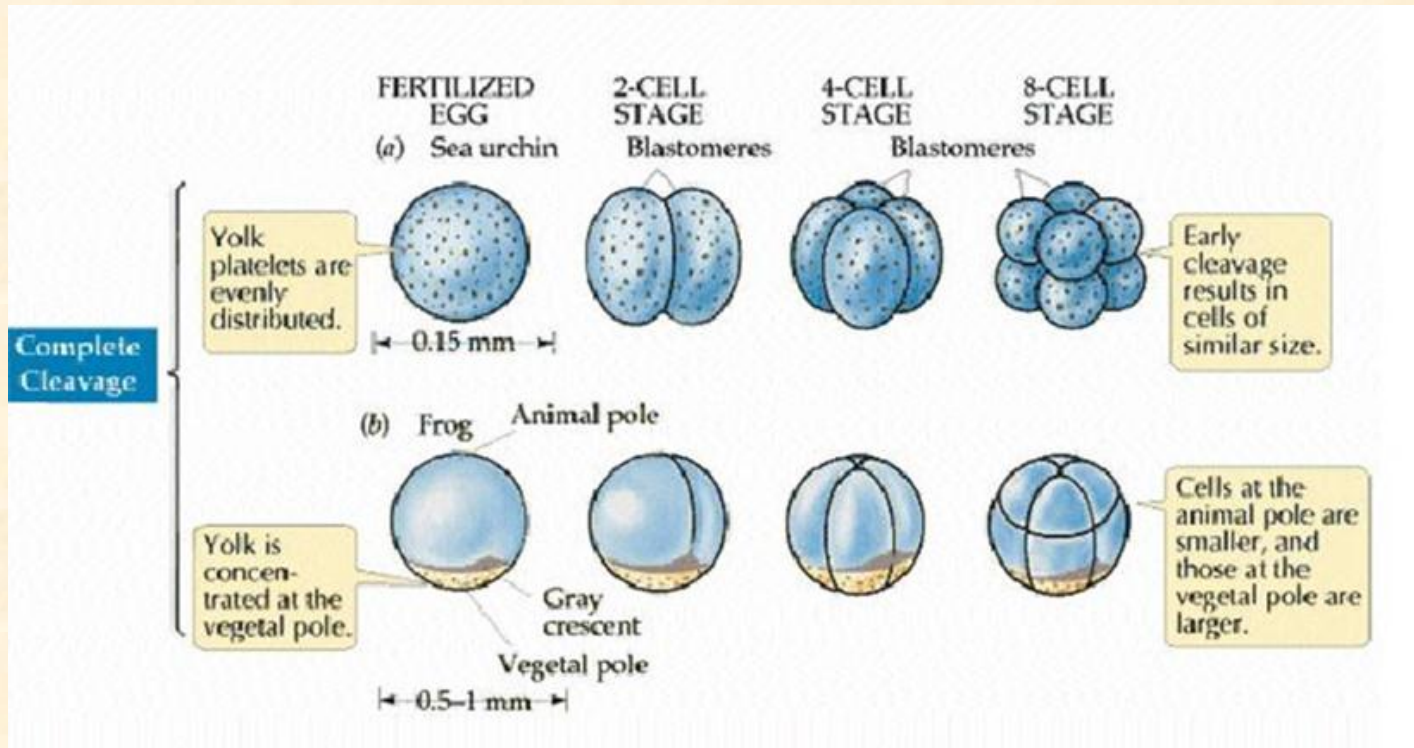
2. Неполное.

При полном дроблении зигота дробится вся целиком, при неполном – ее часть.

1. Полное дробление может быть:

а) равномерным (если образуются одинаковые бластомеры - например, у ланцетника),

б) неравномерным (если бластомеры имеют неодинаковые размеры - например, у амфибий).

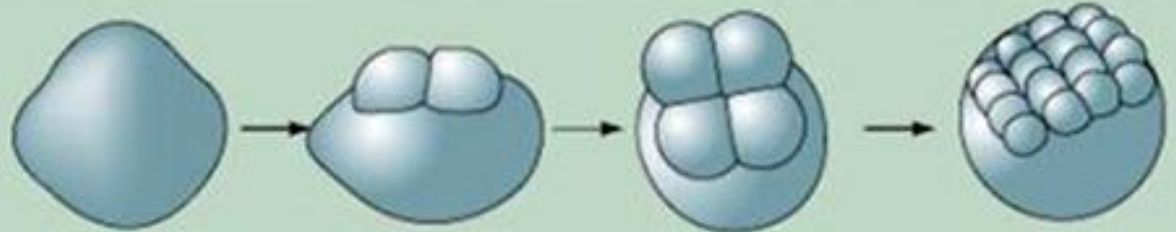


2. Неполное дробление может быть:

а) поверхностным (например, у насекомых),

б) дискоидальным (например, у птиц).

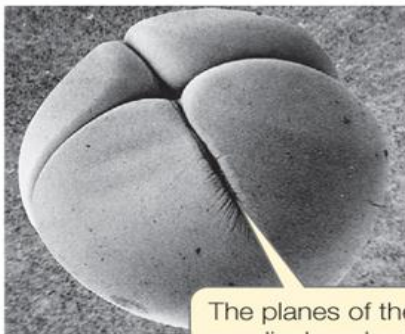
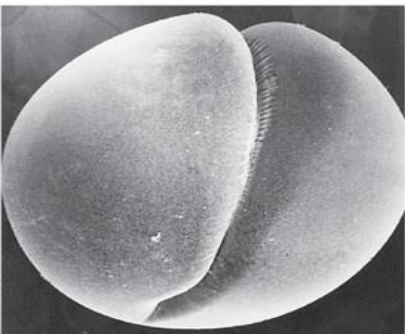
2. Discoidal
Fish, reptiles, birds



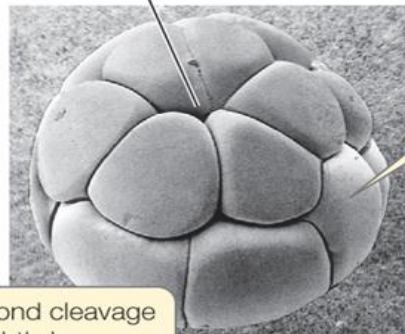
B. Centrolecithal
Superficial
Most insects



(A) Complete cleavage (frog)



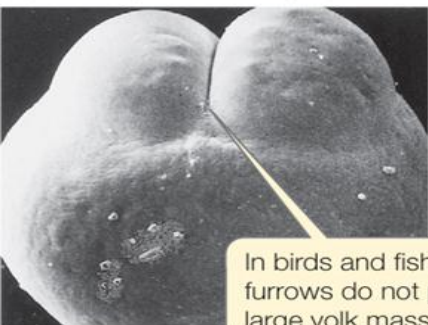
The planes of the second cleavage are displaced only slightly by yolk in the cytoplasm.



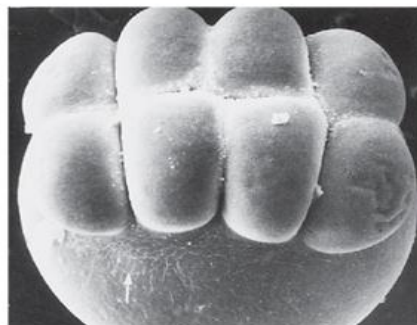
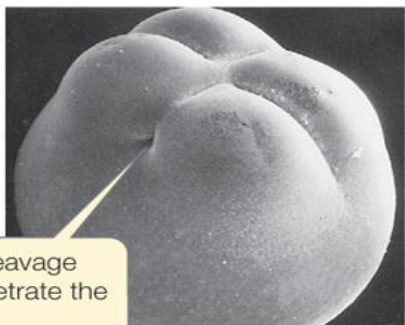
Animal pole

Vegetal cells have incorporated yolk and are thus larger than the animal cells in the 16-cell embryo.

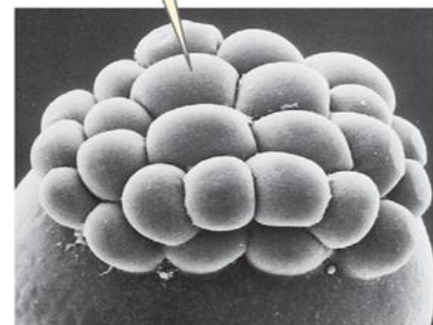
(B) Incomplete cleavage (zebrafish)



In birds and fish, cleavage furrows do not penetrate the large yolk mass.



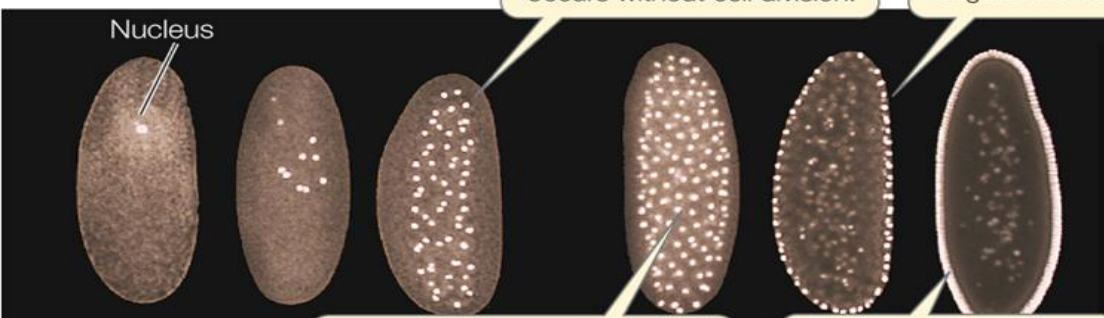
The embryo forms as a disc-shaped blastula that sits on top of the yolk mass.



(C) Incomplete cleavage (*Drosophila*)

1 Mitosis (nuclear division) occurs without cell division.

3 The nuclei migrate to the inner edge of the cell membrane.



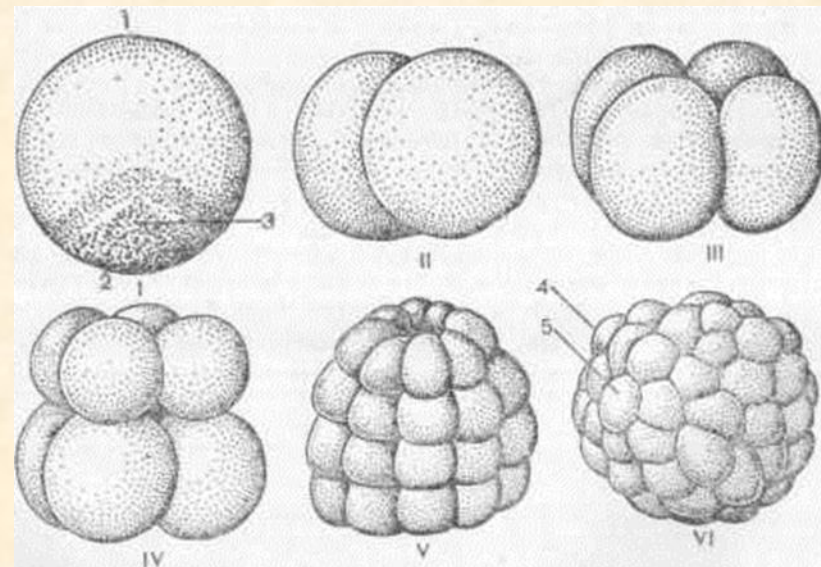
Nucleus

2 A syncytium—a single cell with many nuclei—is produced.

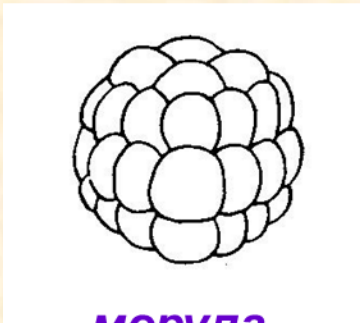
4 Cell membranes form between peripheral cells.

38.7A left: From H. W. Beams & R. G. Kessel, 1976. *American Scientist* 64: 279. 38.7A center, right: © Dr. Lloyd M. Beidler/ Science Source. 38.7B: From H. W. Beams & R. G. Kessel, 1976. *American Scientist* 64: 279. 38.7C: Courtesy of D. Daily and W. Sullivan.

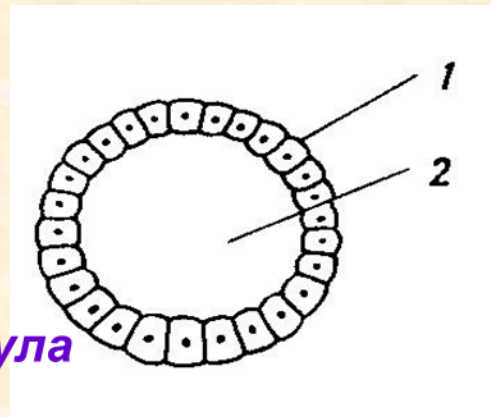
При полном дроблении плоскость первого деления соответствует плоскости двусторонней симметрии и проходит от анимального к вегетативному полюсу. Плоскость второго деления перпендикулярна плоскости первого и проходит в меридианном направлении. Плоскость третьего деления перпендикулярна двум первым и проходит в широтном направлении. Затем меридианные и широтные направления чередуются.



Многоклеточный зародыш на стадии 64 бластомеров у ланцетника имеет вид тутовой ягоды и называется **морулой**. Дробление заканчивается формированием **бластулы**. На стадии 128 бластомеров начинает вырабатываться жидкость, которая раздвигает клетки, формируется полость. Стенка бластулы – **бластодерма** – состоит из одного слоя бластомеров. Внутри бластулы есть полость – **бластоцель**. Тип бластулы зависит от типа дробления, а значит, от типа яйцеклетки. Бластула ланцетника называется **целобластула**.



морула



бластула

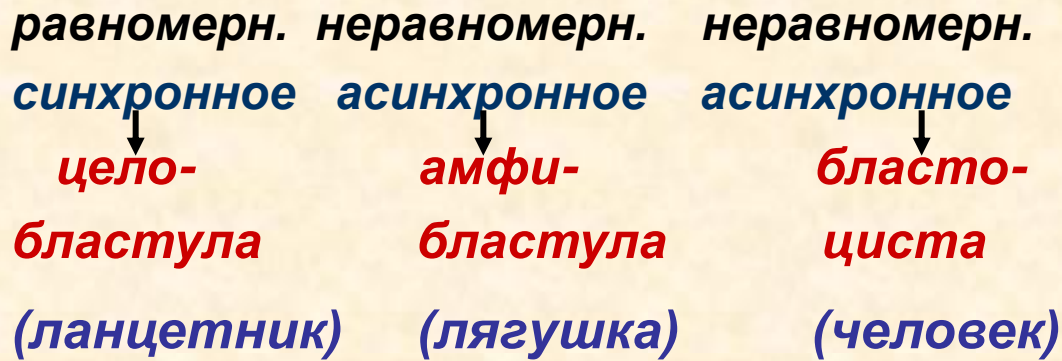
1. **Бластодерма.**

2. **Бластоцель.**

Типы дробления и типы бластул

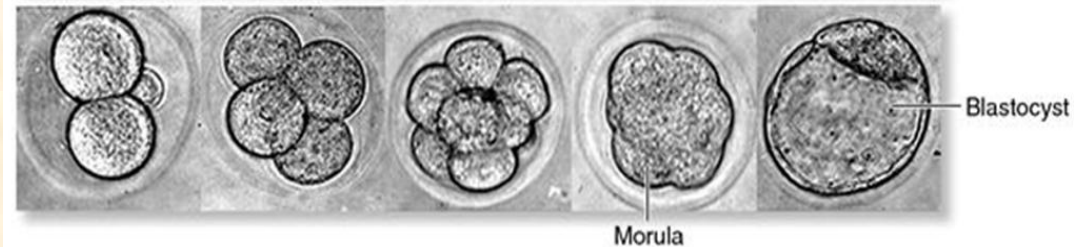
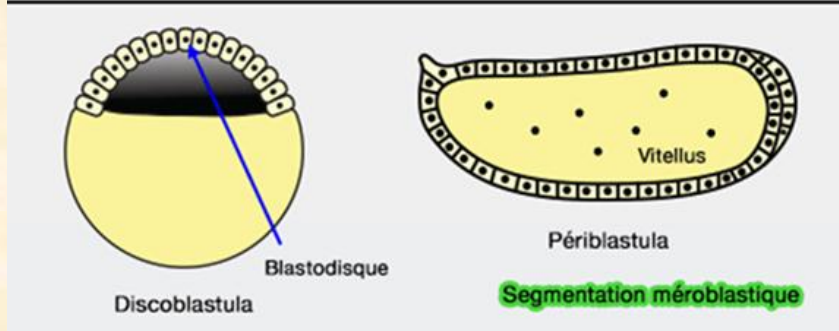
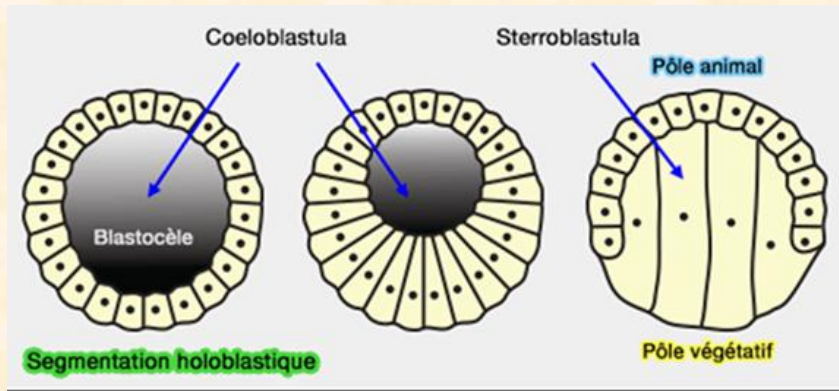
Полное

(голобластическое)



Неполное

(меробластическое)



3. *Гаструляция* – процесс преобразования однослойного зародыша (бластулы) в многослойный (двух- или трехслойный) – *гаструлу*.

Гаструляция подразделяется на два этапа:

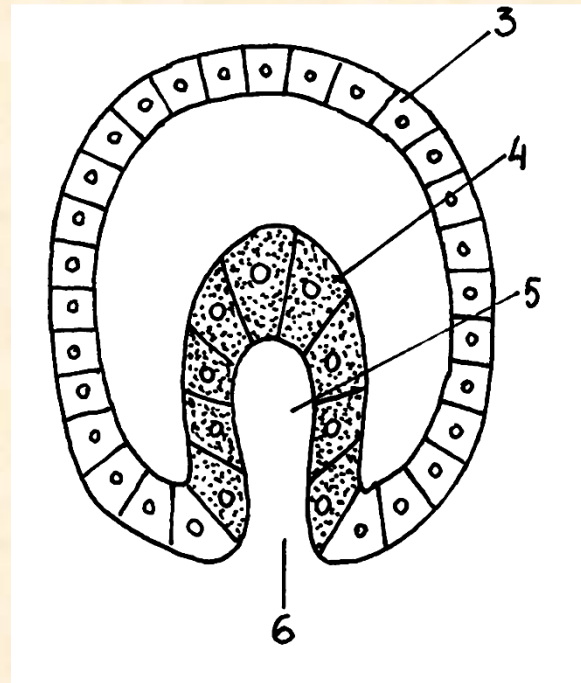
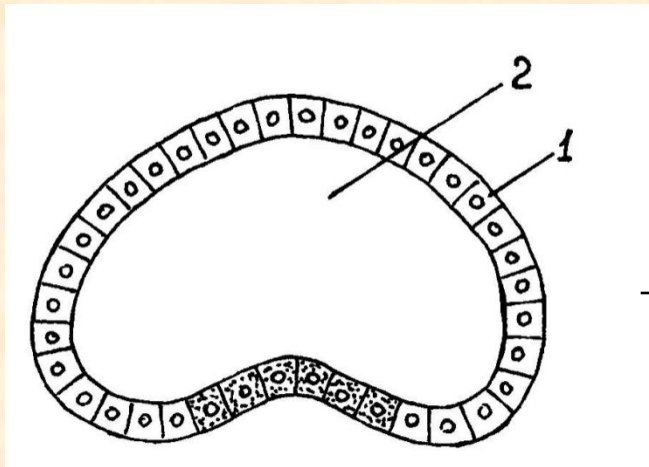
- 1. Образование двухслойного зародыша.***
- 2. Образование трехслойного зародыша.***

1 этап

Преобразование однослойного зародыша в двухслойный в природе может осуществляться четырьмя способами:

- *инвагинация*
- *эпиболия*
- *иммиграция*
- *деляминация*

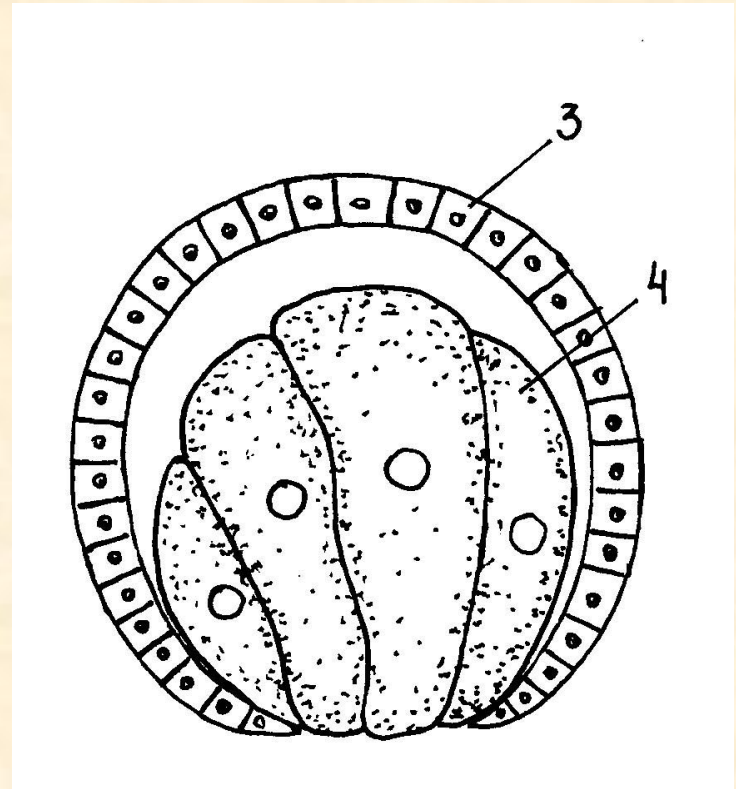
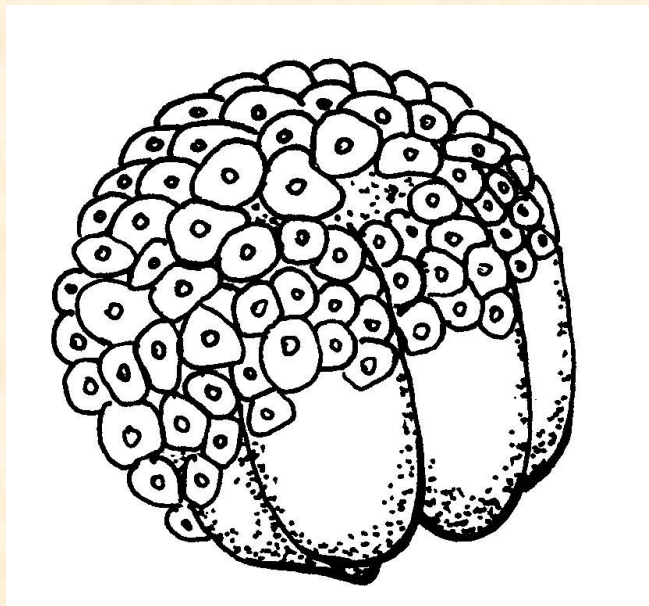
1) инвагинация – впячивание клеток вегетативного полюса в бластоцель (ланцетник);



**1- бластодерма, 2 - бластоцель,
3 - эктодерма, 4 - энтодерма,
5 - гастроцель, 6 – бластопор.**

Формирующиеся при гаструляции слои клеток называются зародышевыми листками. **Наружный слой клеток – эктодерма, внутренний – энтодерма.** Полость гастролы называется **гастроцель.** **Вход в полость – первичный рот (бластопор).**

2) эпиболия – обрастание: клетки одного из полюсов делятся быстрее, поэтому они обрастают бластулу с поверхности (птицы);

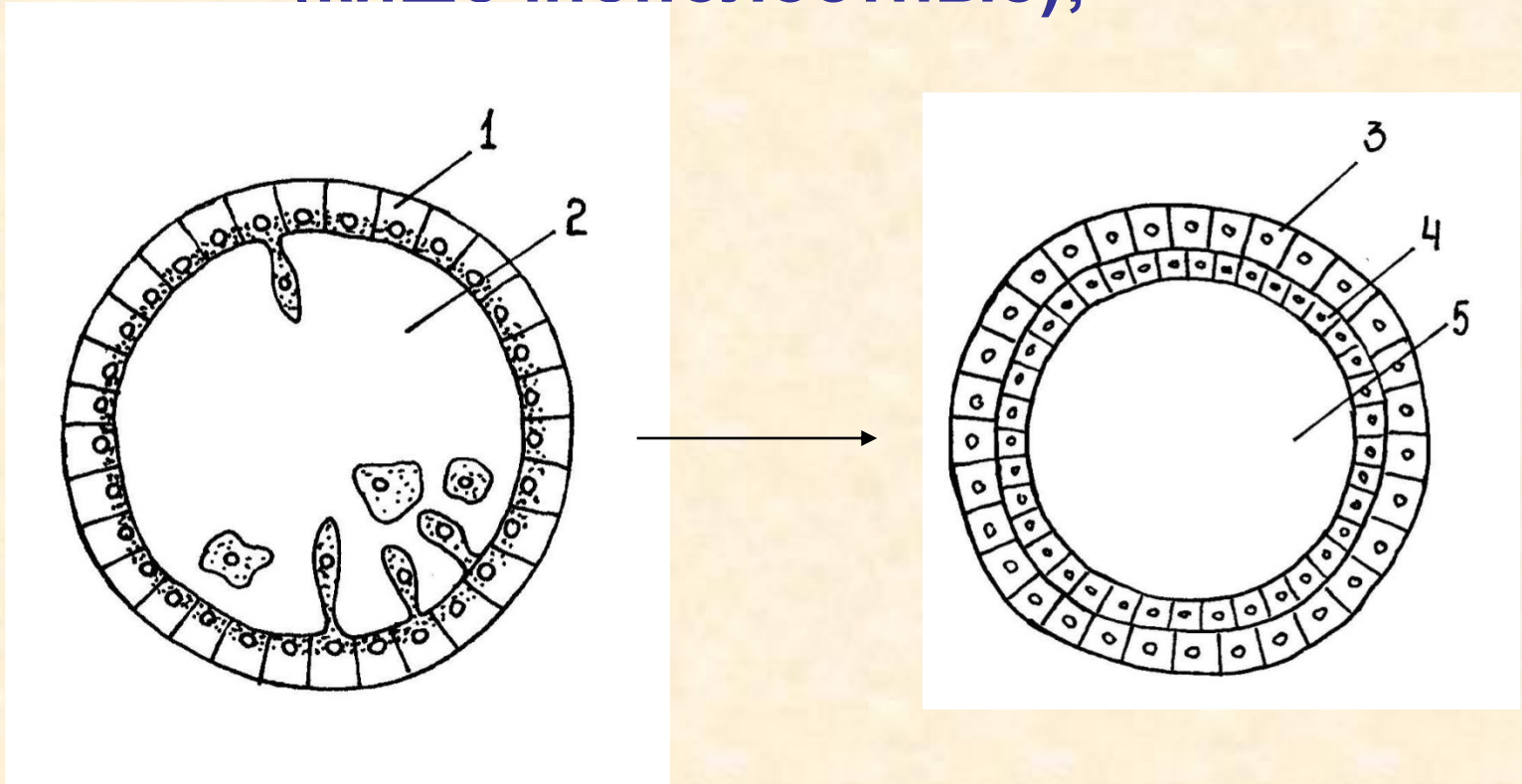


б

в

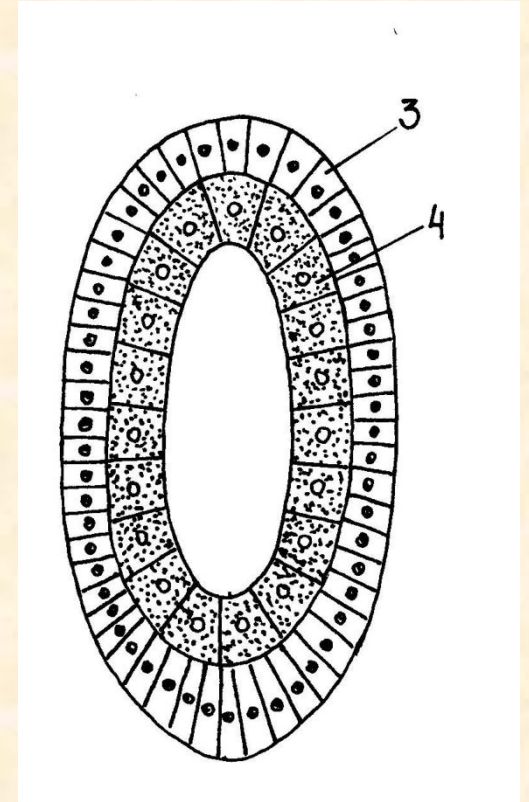
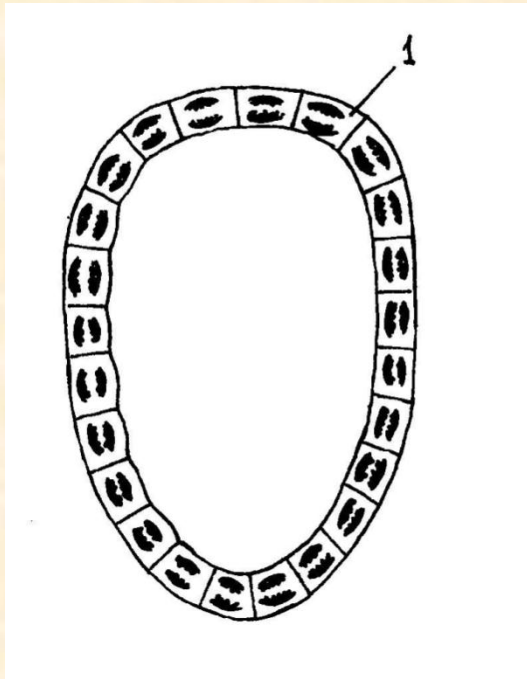
3 - эктодерма, 4 - энтодерма

3) *иммиграция* – выселение клеток бластодермы в бластоцель и их размножение (кишечнополостные);



1- бластодерма, 2 - бластоцель, 3 - эктодерма,
4 - энтодерма, 5 - гастрोцель.

4) *деламинация* – расслоение: клетки бластодермы синхронно делятся, образуя два слоя (насекомые).



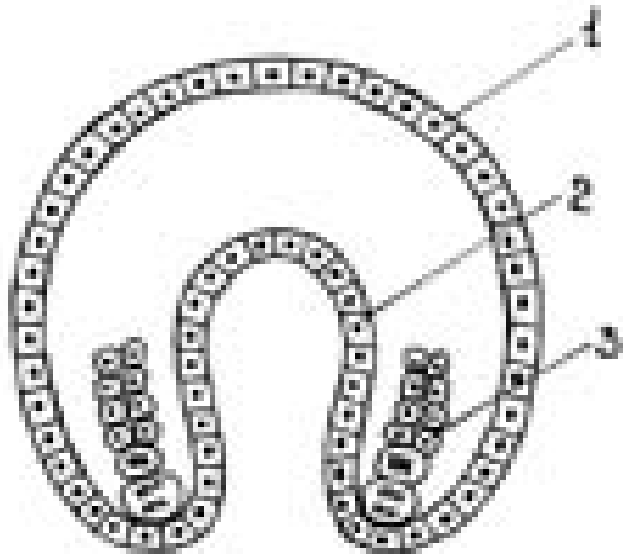
1- бластодерма, 3 - эктодерма, 4^б - энтодерма^в.

**2 этап – образование
трехслойного зародыша. Третий
зародышевый листок называется
*мезодерма.***

Существует два способа
образования мезодермы:

***телобластический
и
энтероцельный.***

Телобластический – в области губ бластопора образуются крупные клетки – **телобласты**. Они делятся, и между эктодермой и энтодермой образуется третий зародышевый листок – **мезодерма**. Такой способ характерен для беспозвоночных.

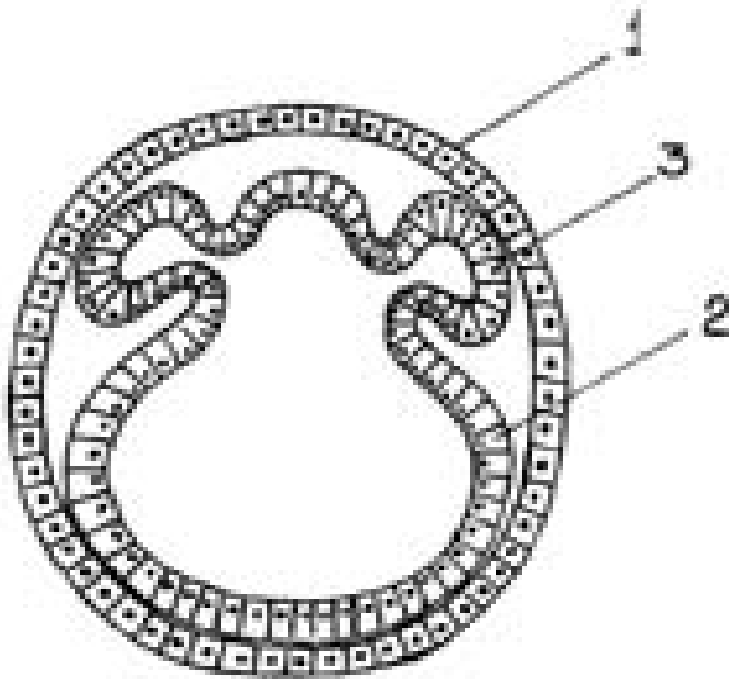


1- эктодерма,

2 - энтодерма,

3 – телобласты.

Энтероцельный – по бокам от первичной кишки образуются выпячивания – карманы. Затем эти выпячивания отделяются от первичной кишки и разрастаются между эктодермой и энтодермой, образуя мезодерму. Такой способ характерен для хордовых.



**1 - эктодерма,
2 - энтодерма,
3 - карманы
первичной кишки.**

4. Гисто - и органоогенез – формирование из зародышевых листков тканей и органов.

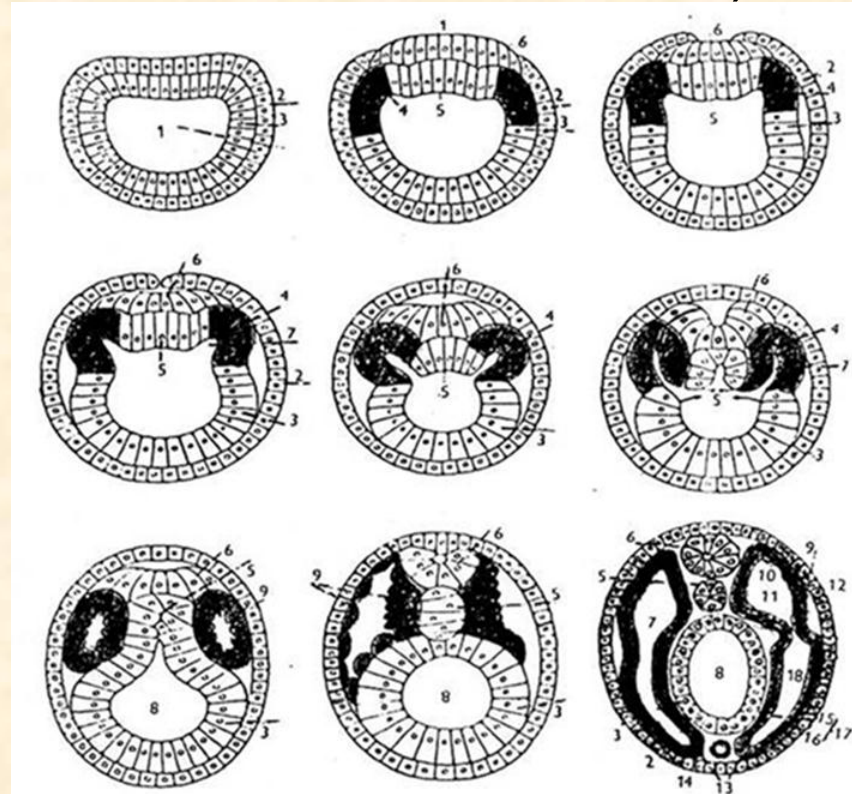
Самое начало органоогенеза называют периодом **нейруляции**. **Нейруляция** – процесс образования **нервной трубки** – включает несколько стадий:

- образование на спинной стороне тела из клеток эктодермы плоской **нервной пластинки**;
- формирование **нервных валиков** по краям нервной пластинки и **нервной бороздки** в центре;
- смыкание нервных валиков с образованием **нервной трубки** с полостью (**невроцелем**) внутри;



- образование **нервного гребня** клетками, лежащими между нервной пластинкой и кожной эктодермой;
- миграция клеток **нервного гребня** (**поверхностный поток** преобразуется в пигментные клетки кожи, **внутренний** – в чувствительные спинномозговые ганглии, симпатические нервные узлы, мозговое вещество надпочечников, парасимпатические ганглии).

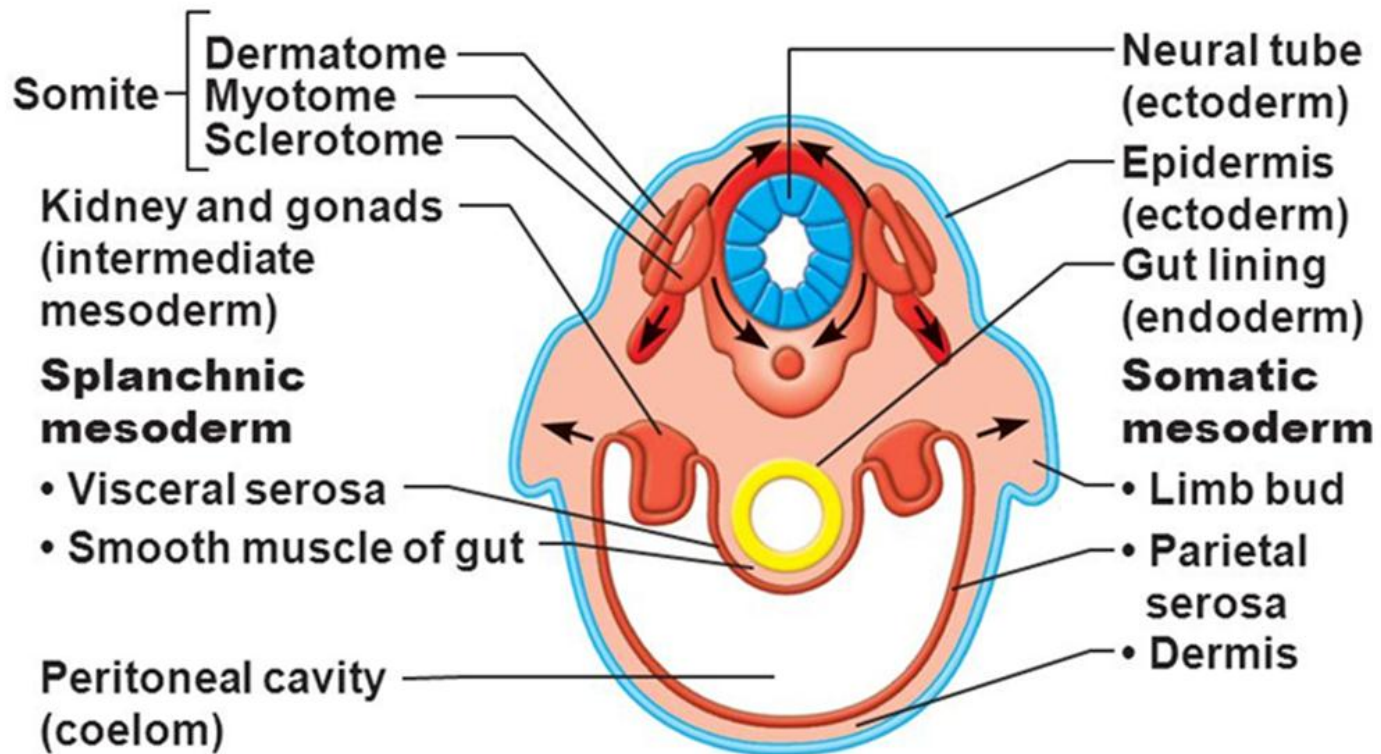
Параллельно формируются **хорда** и **вторичная кишка**. Лежащая по бокам от хорды мезодерма подразделяется на дорсальную и вентральную области. Дорсальная часть сегментирована и представлена парными мешками – **сомитами**.



Вентральная часть несегментирована и представлена боковой пластинкой (спланхнотомом), состоящей из двух листков – висцерального и париетального – ограничивающих вторичную полость тела - целом. Из листков боковой пластинки формируются в дальнейшем листки брюшины, плевры, перикарда. Сомиты соединяются с боковой пластинкой сегментированными ножками сомитов.

Сомиты дифференцируются на три области. Вентромедиальная – склеротом – окружает хорду и вентральную часть нервной трубки и образует позвонки, ребра, лопатки. Дорсолатеральная с внутренней стороны – миотом – дает начало поперечно-полосатым скелетным мышцам тела и конечностей. Наружная дорсолатеральная - дерматом – образует дерму кожи. В ножках сомитов располагаются нефротом (образует органы выделения) и гонотом (образует половые железы).

Таким образом, в процессе нейруляции возникает **КОМПЛЕКС ОСЕВЫХ ОРГАНОВ**: нервная трубка – хорда – кишка.



(d) End of week 4. Embryo undercutting is complete. Somites have subdivided into sclerotome, myotome, and dermatome, which form the vertebrae, skeletal muscles, and dermis respectively. Body coelom present.

В ходе дальнейшего развития

из эктодермы образуются: эпидермис кожи и его производные (волосы, ногти, сальные, потовые, млечные железы), нервная система (нервная трубка, нервный гребень, и образующиеся из них все нервные клетки), рецепторы органов чувств, эпителий ротовой полости, эмаль зубов;

из энтодермы - эпителий средней кишки, органов дыхания, пищеварительные железы (печень, секретирующие клетки поджелудочной, кишечных и желудочных желез), секретирующие клетки передней и средней долей гипофиза, щитовидной и паращитовидной желез;

из мезодермы – скелет, скелетная мускулатура, дерма кожи, кровеносная и лимфатическая системы, органы выделительной и половой систем, плевра, брюшина, перикард.

Из мезенхимы, имеющей смешанное происхождение из трех зародышевых листков, развиваются все виды соединительной ткани (в том числе кровь, лимфа), гладкая мускулатура.

Провизорные органы

Жизнедеятельность зародыша в эмбриональный период обеспечивается **провизорными органами**.

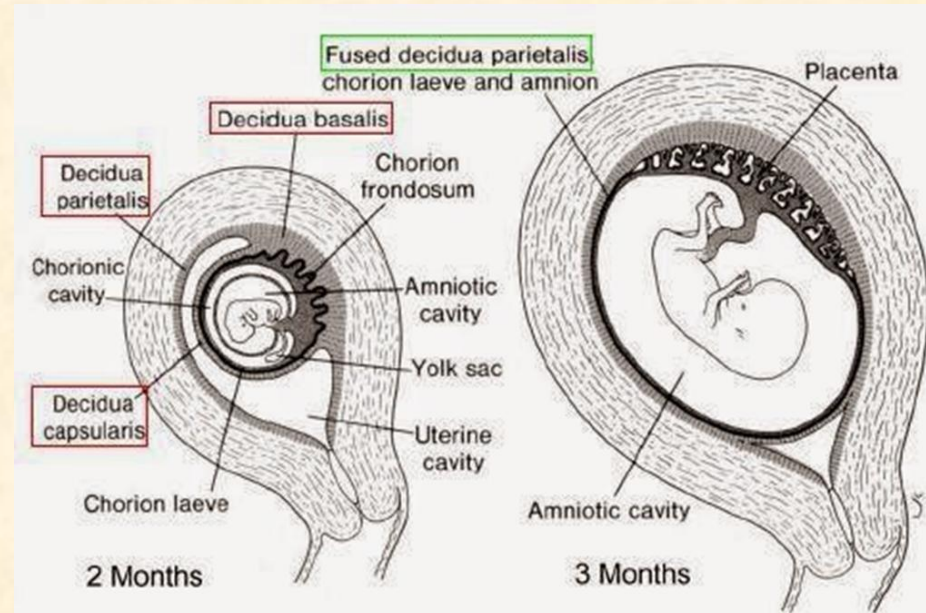
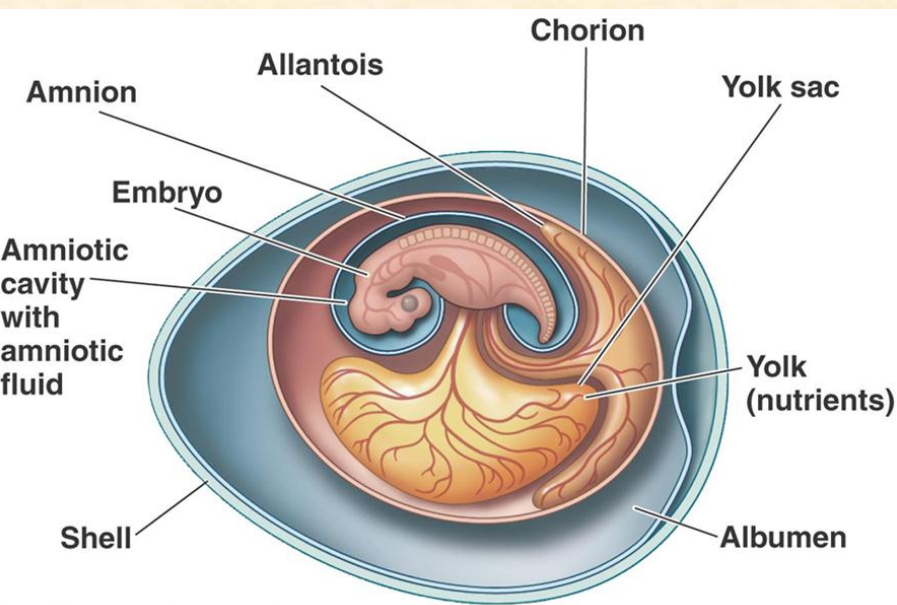
У **анамний** (рыб и амфибий) провизорным органом является **желточный мешок**, выполняющий кроветворную и питательную функции. Зародыши этих животных развиваются в водной среде и не нуждаются в дополнительных оболочках.

У **амниот** эмбриональное развитие протекает в наземных условиях, у них имеются:

- **амнион с амниотической жидкостью** (функция защиты и газообмена);
- **желточный мешок** (кроветворная и питательная функции);
- **аллантоис** (первичный мочевой пузырь);
- **серозная оболочка (хорион)** (функция защиты и газообмена).

У плацентарных млекопитающих провизорными органами являются:

- желточный мешок - выполняет вторичные функции (в его энтодерме образуются первичные половые клетки, в мезодерме формируются элементы крови);
- амнион - защитная функция, создание среды для развития зародыша;
- хорион и аллантоис участвуют в образовании плаценты;
- плацента (область, где тесно прилежат ткани хориона и слизистая матки) - выполняет дыхательную, питательную, выделительную функции, синтезирует гормоны;
- пупочный канатик.



Гетерохронность закладки органов и тканей

В эмбриогенезе зачатки различных органов и тканей закладываются неодновременно. Существует следующая закономерность: **раньше закладываются зачатки тех органов, которые раньше начинают функционировать.**

Примеры. У хордовых головной конец тела раньше закладывается, чем хвостовой; спинной мозг раньше головного.

У человека: верхние конечности закладываются раньше нижних.

Механизмы регуляции эмбриогенеза

Регуляция эмбриогенеза осуществляется на всех уровнях биологической организации организма:

1. надклеточном,
2. клеточном,
3. молекулярно-генетическом.

1. Надклеточный уровень.

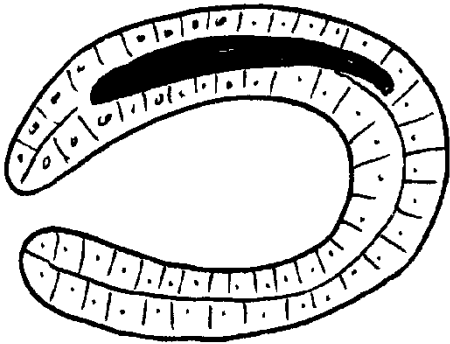
Большое значение в управлении ходом эмбриогенеза придается ***организационным центрам (организаторам).***

Впервые их роль была установлена в 1924 году немецким ученым Гансом Шпеманом. Г. Шпеман проводил свои опыты на зародышах (гаструлах) тритона. Чтобы проследить судьбу клеток определенного участка зародыша, он использовал два вида тритонов: тритона гребенчатого (клетки зародыша лишены пигмента, имеют белый цвет) и тритона полосатого (клетки зародыша имеют желто-серый цвет).

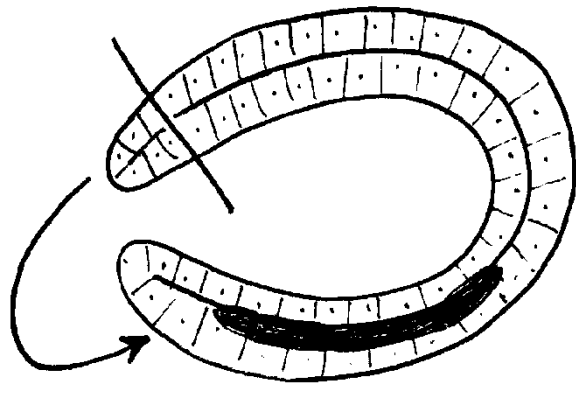


В норме у зародыша тритона из эктодермы на спинной стороне формируется нервная трубка.

1. Если на стадии ранней гаструлы удалить верхнюю губу бластопора, то нервная трубка не сформируется.



2. Если верхнюю губу бластопора пересадить под эктодерму брюшной стороны, то нервная трубка сформируется на брюшной стороне.

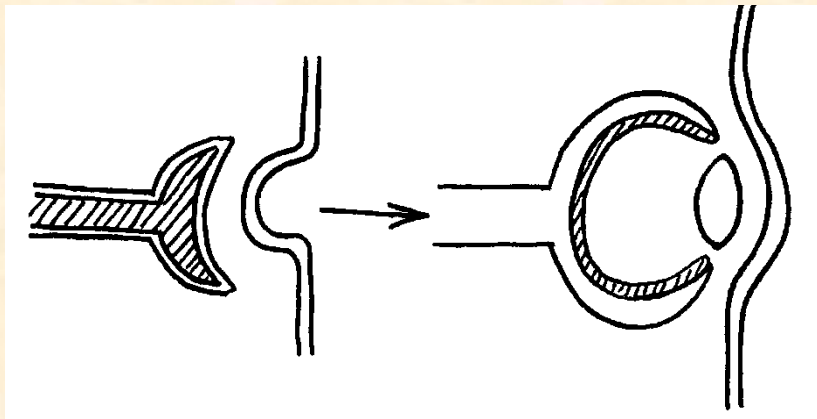


3. Если пересадить на вентральную сторону гаструлы тритона полосатого участок дорсальной губы бластопора тритона гребенчатого, то сформируется две нервные трубки и даже два зародыша.

При этом дополнительный зародыш содержит в основном клетки реципиента (желто-серого цвета) и небольшое количество светлых клеток донора.

Опыты показали, что верхняя губа бластопора направляет развитие эктодермы по пути формирования нервной трубки. Участок верхней губы бластопора Г. Шпеман назвал **организационным центром**, или **индуктором**, а само явление получило название – **эмбриональная индукция**. Ткань, отвечающая на действие индуктора, – *компетентная ткань*.

В последующем были установлены многочисленные примеры взаимовлияния зачатков в ходе эмбриогенеза. Деление зачатков на индукторы и компетентную ткань является относительным. Например, при закладке глаза вырост мозгового пузыря вызывает развитие из эктодермы зачатка хрусталика, а зачаток хрусталика - развитие зачатка роговицы.



Исходя из учения Г. Шпемана, ход эмбриогенеза можно представить как цепочку, состоящую из пар:

индуктор → **компетентная ткань**
(индуктор) → **компетентная ткань и т.д.**

2. Клеточный уровень

В эмбриогенезе наблюдается пять типов клеточных реакций.

1. Пролиферация.

2. Клеточные перемещения.

3. Гибель клеток.

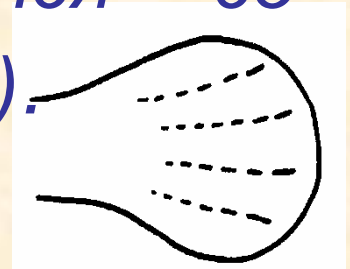
4. Избирательная сортировка.

5. Дифференцировка клеток.

1. Пролиферация – размножение клеток путем митоза. Имеет место при формировании любого органа. Максимальна на начальных этапах эмбриогенеза.

2. Клеточные перемещения – миграция отдельных клеток развивающегося организма. *Например, перемещение клеток нервного гребня. Часть этих клеток в туловищном отделе зародыша мигрирует в эктодерму и превращается в пигментные клетки, другая мигрирует в центральном направлении и образует нейроны спинальных ганглиев, ганглиев симпатической и парасимпатической систем.*

3. **Гибель клеток** – запрограммированный процесс на завершающем этапе формирования органа. *Например, гибель клеток в межпальцевых промежутках кисти человека. Если она не произойдет, то ребенок родится со сросшимися пальцами (синдактилия).*



4. **Избирательная сортировка** – выделение из смеси однотипных клеток и образование между ними прочных контактов.

5. Дифференцировка клеток – процесс образования специализированных типов клеток. Можно выделить три этапа на пути дифференцировки клеток:

- **тотипотентность** (равнонаследственность) – путь развития клетки еще не определен. Это стадия зиготы и начало ее дробления (2-8 бластомеров). У гидромедузы клетки тотипотентны до стадии 32 бластомеров.

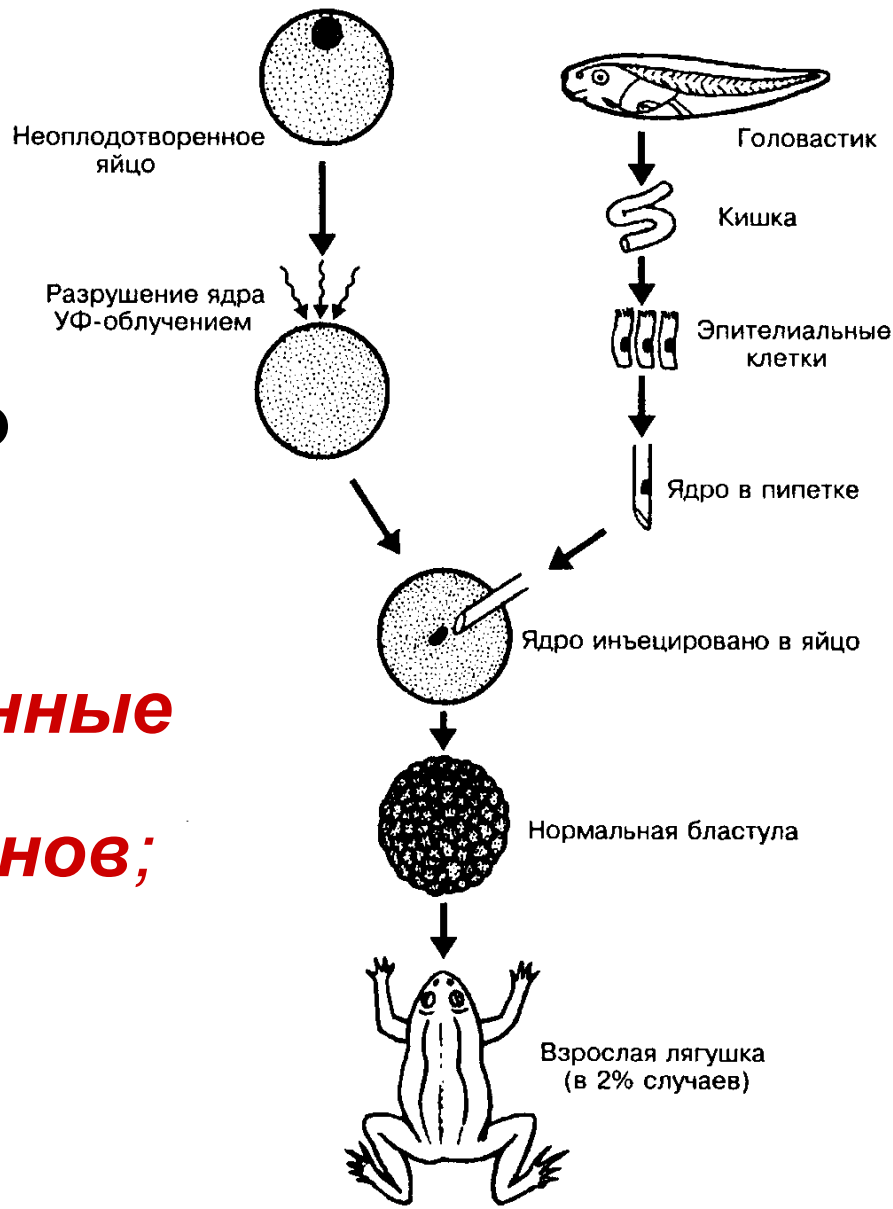
- **трансдетерминация** – клетки способны к переопределению намеченного пути дифференцировки. Клетка теряет тотипотентность, но способна изменить направление намеченного пути развития (например, в опытах Шлемана клетки вентральной стороны зародыша формируют нервную трубку);
- **детерминация** – клетка имеет строго определенный путь своего развития.

Таким образом, в ходе эмбриогенеза число возможных путей развития каждой клетки уменьшается в конечном счете до одного.

3. Молекулярно-генетический уровень

Ранние этапы эмбриогенеза (дробление) управляются веществами, находящимися в цитоплазме (РНК, белками), накопленными яйцеклеткой в ходе оогенеза.

Доказательством этого служат опыты английского ученого Джона Гердона, проведенные им в 1962-1972 гг. Он брал яйцеклетку лягушки, удалял из нее ядро и помещал туда ядро специализированной клетки эпителия кишечника. В последующем из такой клетки развивалась нормальная лягушка.



Этим опытом было доказано:

- **все специализированные клетки имеют полный набор генов;**
- **ранние стадии эмбриогенеза управляются не ядром, а цитоплазмой.**

Развитие взрослой лягушки из яйцеклетки, ядро которой заменено ядром из соматической клетки кишечного эпителия головастика

Лауреатами Нобелевской премии в области медицины и физиологии в 2012 году стали ученые Синъя Яманака и **Джон Гердон**. Премия досталась им за исследования в области стволовых клеток.



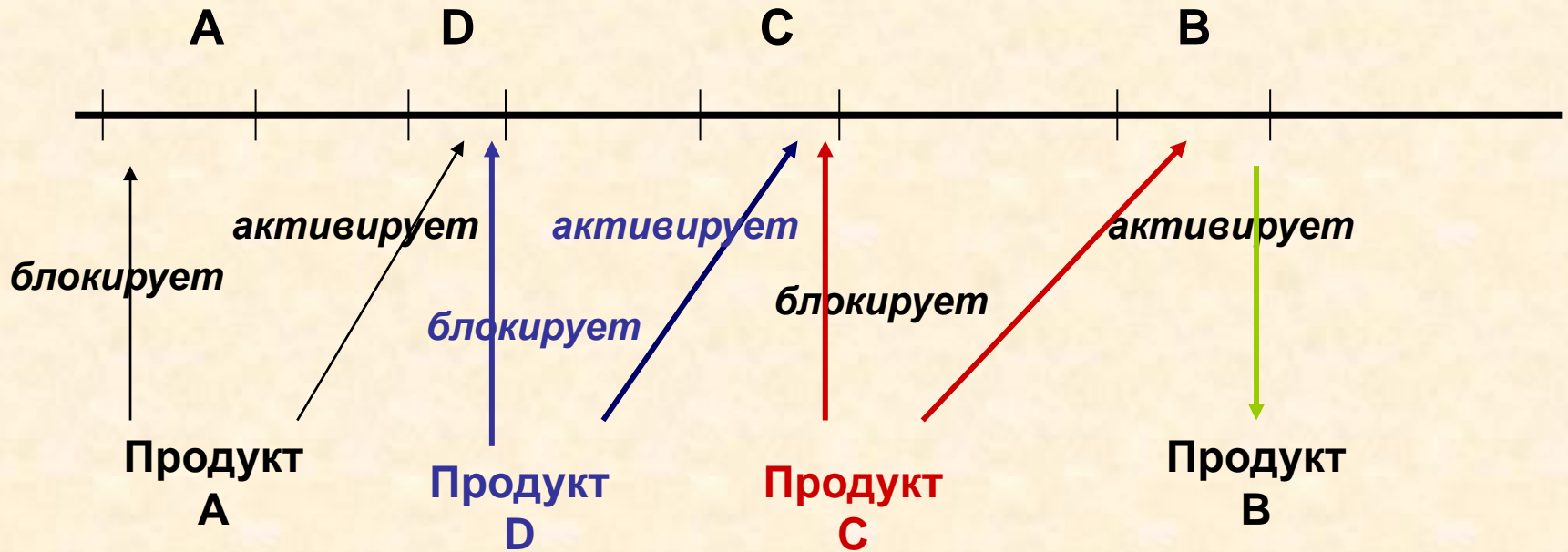
ДЖОН ГЕРДОН

Британский биолог, является признанным ученым в сфере трансплантологии. Работал в британских Университетах Кембриджа, Оксфорда и в Калифорнийском технологическом институте (США).

Открытие Д. Гердона сначала встретили с долей скептицизма, однако затем его выводы были подтверждены многочисленными исследованиями других ученых. На основе его первых опытов были разработаны техники, которые впоследствии легли в основу принципов клонирования млекопитающих.

Для объяснения механизмов регуляции эмбриогенеза на молекулярно-генетическом уровне была предложена **гипотеза дифференциальной активности генов**: в ходе эмбриогенеза наблюдается последовательная смена активности генов, т.е. гены функционируют поочередно. Включение и выключение генов происходит за счет продуктов деятельности самих генов, т.е. путем саморегуляции.

Дифференциальная активность генов



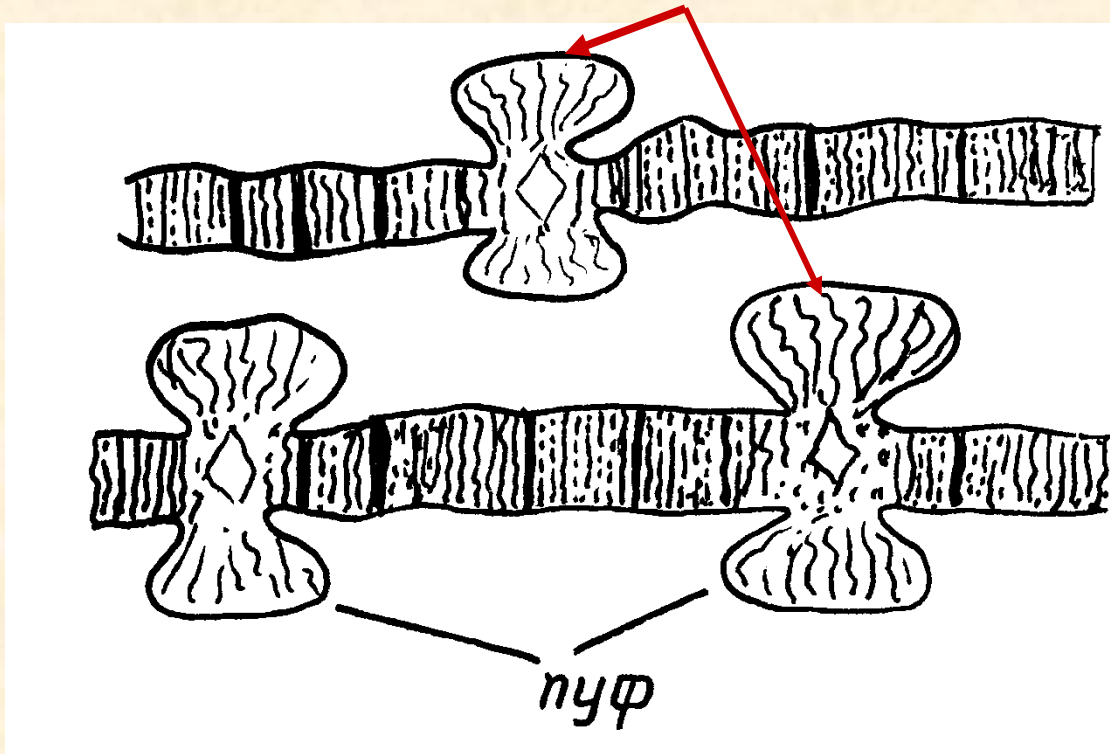
Экспрессия отдельных генов регулируется на уровне транскрипции негистоновыми белками и гормонами. Различают **пептидные** (инсулин) и **стероидные гормоны** (эстрогены и андрогены).

Молекулы пептидных гормонов из-за крупных размеров не могут проникнуть в клетку, и поэтому их эффект осуществляется через белки-рецепторы, локализованные в мембранах клеток-мишеней.

Стероидные гормоны проникают через мембрану и связываются там с рецепторными белками, образуя комплекс: *гормон+белок-рецептор*. Затем этот комплекс связывается с негистоновыми белками, которые соединены с промоторными районами специфических генов. При этом промотор освобождается для действия РНК-полимеразы и начинается процесс транскрипции.

Доказательства справедливости гипотезы дифференциальной активности генов:

- 1) в ходе эмбриогенеза (онтогенеза) наблюдается смена локализации пучков полигенных хромосом у двукрылых насекомых. Пучок - область интенсивного синтеза иРНК;



2) в онтогенезе человека имеет место смена нескольких видов гемоглобинов:

<i>Стадия</i>	<i>Гемоглобин</i>
<i>Эмбрион</i>	<i>Gover I Gover II Portland I</i>
<i>Плод</i>	<i>Гемоглобин F</i>
<i>Взрослый</i>	<i>Гемоглобин A Гемоглобин A₂</i>

3) процесс дифференцировки сопровождается уменьшением числа активных генов. Например, у морского ежа из 40 тысяч генов функционируют:

- на стадии бластулы – 30 тысяч;*
- на стадии гастролы – 15-20 тысяч;*
- у взрослой особи – 3-5 тысяч генов.*

Критические периоды эмбриогенеза

Развитие зародыша происходит под влиянием факторов внешней среды. Один и тот же фактор в различные периоды действует по-разному.

Периоды повышенной чувствительности зародыша к повреждающим факторам внешней среды называются критическими периодами.

В основе критического периода может быть:

- **активная дифференцировка клеток;**
- переход от одной стадии к другой;
- **изменение условий существования.**

В развитии любого органа существует свой критический период. В эмбриогенезе человека русский ученый Павел Григорьевич Светлов выделил три критических периода:

1) имплантации (6 – 7 сутки после оплодотворения);

2) плацентации (конец второй недели);

3) перинатальный (период родов).

Нарушение нормального хода эмбриогенеза ведет к развитию аномалий и уродств. Они встречаются у 1-2% людей.

Причины уродств:

- *генетические;*
- *экзогенные;*
- *смешанные.*

Экзогенные факторы называются *тератогенными* (от слова *teratos* - уродство).

Тератогенные факторы по своей природе делятся на:

- **химические** – различные химические вещества, хинин, алкоголь, антибиотик актиномицин Д, хлоридин, талидомид;
- **физические** – рентгеновские лучи и другие виды ионизирующих излучений;
- **биологические** – вирусы, простейшие (токсоплазма), токсины гельминтов.

Виды пороков:

- **аплазия** (отсутствие органа),
- **гипоплазия** (недоразвитие органа),
- **гипертрофия** (увеличение размеров органа),
- **гипотрофия** (уменьшение размеров органа),
- **атрезия** (отсутствие отверстия),
- **стеноз** (сужение протока).
- Одним из пороков являются **сиамские близнецы** (сросшиеся в различной степени).

Для тестирования пройдите по
ссылке:

<https://forms.gle/tbeRrKaVL24pF8Tv9>

Спасибо за внимание