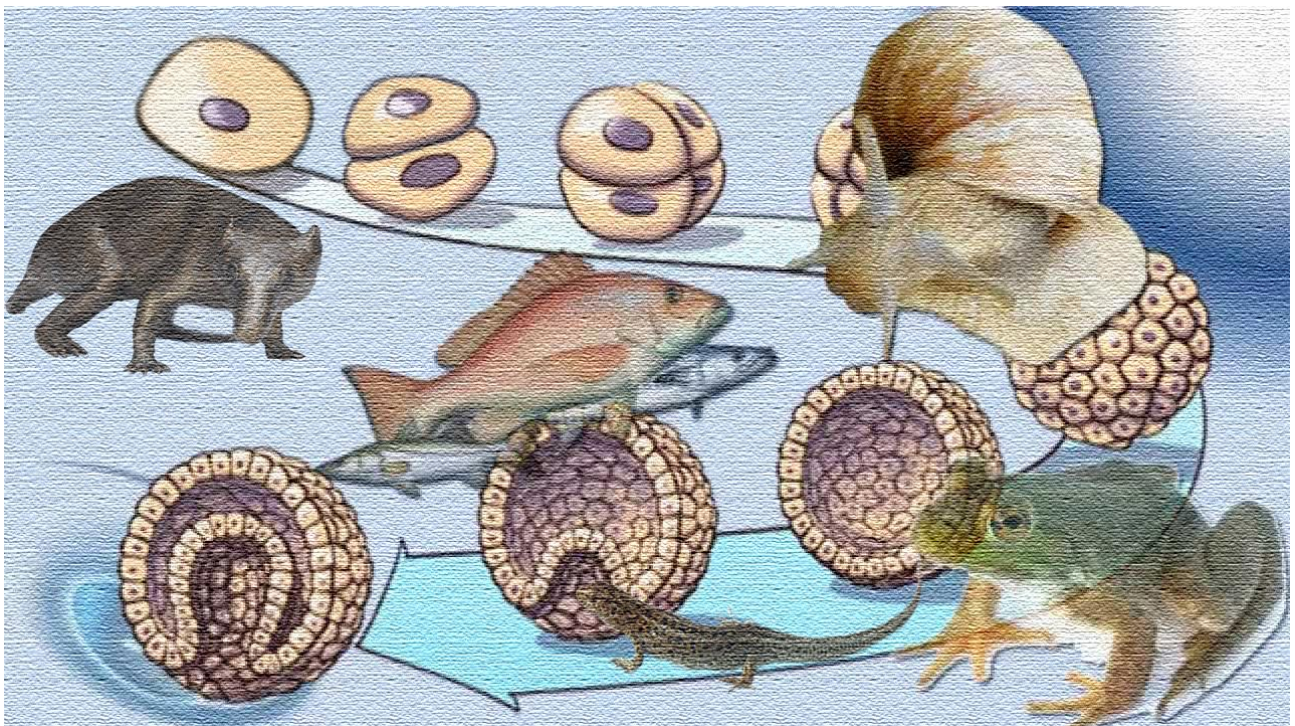


ПРИДНЕСТРОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМ. Т.Г.ШЕВЧЕНКО
МЕДИЦИНСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ЭМБРИОЛОГИИ



**ПРИДНЕСТРОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМ. Т.Г.ШЕВЧЕНКО**

Кафедра анатомии и общей патологии

Н.П.Яськова, В.И.Нарбутавичюс, Е.Е.Пищенко

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ЭМБРИОЛОГИИ

**Учебное пособие
по гистологии, эмбриологии, цитологии
для студентов
медицинских специальностей**

Тирасполь, 2016

УДК 577.218(072.8)

ББК Е03р30

О75

Составители: **Н.П.Яськова**, ст. преподаватель кафедры анатомии и общей патологии

В.И.Нарбутавичюс, ст. преподаватель кафедры анатомии и общей патологии

Е.Е.Пищенко, ассистент кафедры анатомии и общей патологии

Рецензенты: **Гарбуз Л.И.**, к.б.н., доцент, зав. кафедрой биологии и физиологии человека
медицинского факультета ПГУ им.Т.Г.Шевченко

Шептицкий В.А., д.б.н., профессор, зав. кафедрой физиологии и
санокреатологии естественно-географического факультета ПГУ
им.Т.Г.Шевченко

Основы общей эмбриологии.: учебное пособие по дисциплине «Гистология, эмбриология,
цитология» для студентов медицинских специальностей/ сост. Н.П.Яськова,
В.И.Нарбутавичюс, Е.Е.Пищенко. – Тирасполь, 2016. – 39 с.

Учебное пособие предназначено для студентов медицинских специальностей,
изучающих дисциплину «Гистология, эмбриология, цитология». В пособии рассматриваются
основные этапы эмбрионального развития животных разных систематических групп,
необходимые в дальнейшем для изучения эмбрионального развития человека.

УДК 577.218(072.8)

ББК Е03р30

Рекомендовано Научно-методическим советом ПГУ им. Т.Г.Шевченко

© Н.П.Яськова, В.И.Нарбутавичюс, Е.Е.Пищенко
составление, 2016

ТЕМА: «ОСНОВЫ ОБЩЕЙ (СРАВНИТЕЛЬНОЙ) ЭМБРИОЛОГИИ»

ВВЕДЕНИЕ

Эмбриология (embriop – зародыш, logos – учение) – наука о развитии зародыша.

Медицинская эмбриология изучает закономерности развития зародыша человека, причины возникновения различных эмбриональных нарушений, пути и методы влияния на эмбриогенез – это проводится экспериментально на животных и путем клинических наблюдений патологии беременности.

Изучение эмбриологии основано, прежде всего, на связи индивидуального и исторического развития организмов. Идеи этой взаимосвязи были обоснованы еще в начале XIX века. Карл Бэр, изучавший развитие позвоночных, указал на сходство эмбрионов этой группы животных на ранних стадиях развития (рис.1). Также большой вклад внесли работы Ф.Мюллера и, особенно, Э.Геккеля, который сформулировал биогенетический закон (онтогенез – краткое повторение филогенеза). Учение Геккеля легло в основу эволюционного учения Ч.Дарвина.

Большое значение имели также работы И.И.Мечникова, А.О.Ковалевского (изучал сходные стадии развития, например образования зародышевых листков), А.Н.Северцова о взаимоотношениях онтогенеза и филогенеза, вошедшее под названием филэмбриогенеза, и других ученых.

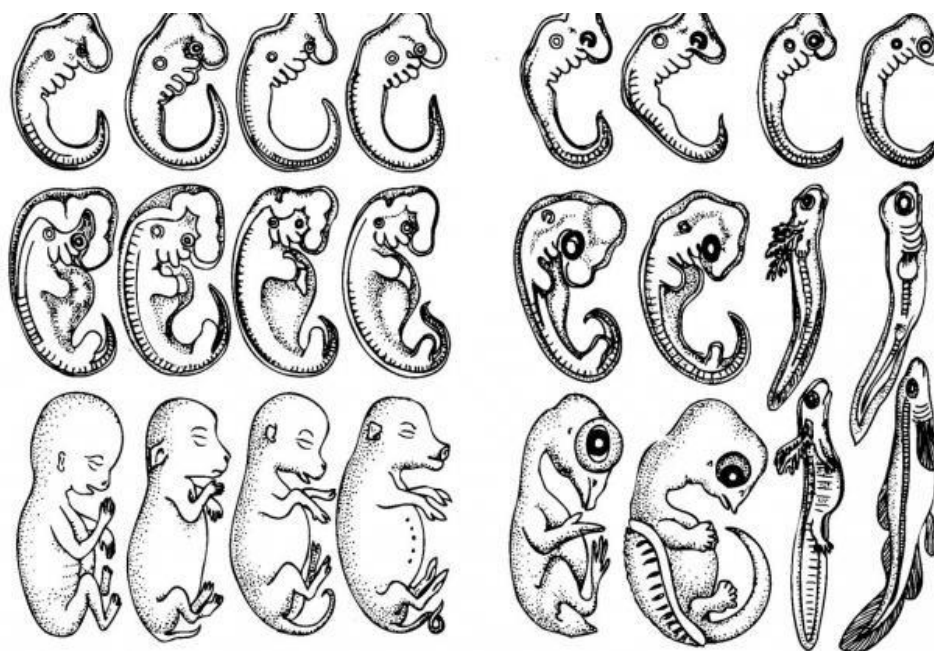


Рис.1. Сходство эмбрионов разных животных на ранних стадиях развития.

Современная эмбриология выделяет следующие периоды эмбрионального развития организмов:

1. Прогенез (предзародышевый)
2. Эмбриогенез
3. Ранний постнатальный эмбриогенез.

ПРОГЕНЕЗ

Включает в себя овогенез, сперматогенез (рис.2), а также рассматривает строение половых клеток.

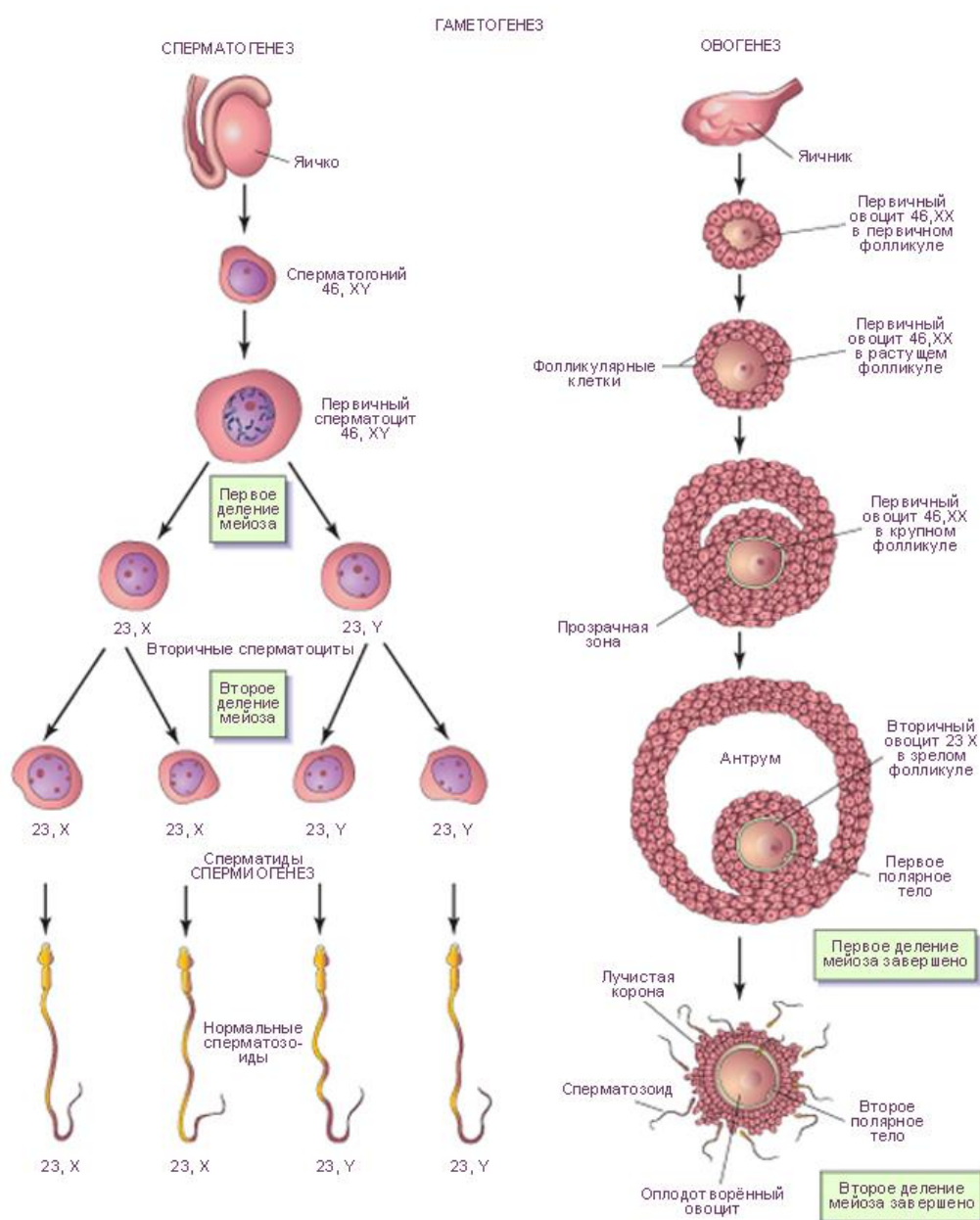


Рис. 2. Сравнительная схема овогенеза и сперматогенеза.

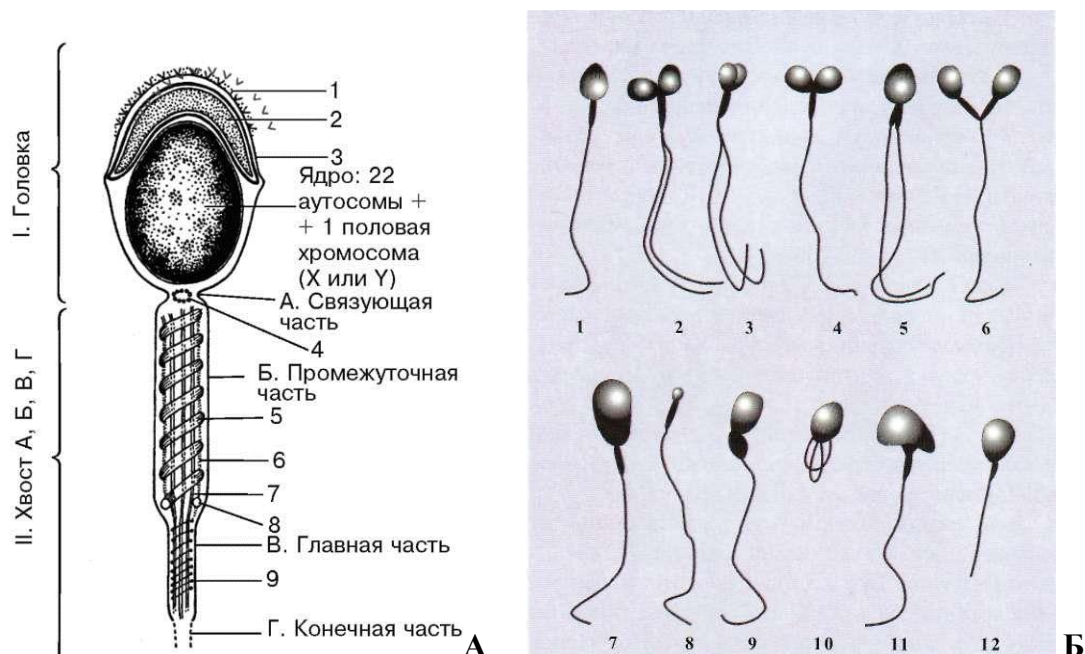


Рис.3. А – Схема строения сперматозоида, Б – 1 – нормальный сперматозоид, 2-12 – патологические формы сперматозоидов.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Сперматозоиды – мужские половые клетки. Состоят из головки и хвостового отдела. Сперматозоид покрыт цитолеммой, в переднем отделе которой содержится рецептор гликозилтрансфераза, благодаря которому происходит узнавание рецепторов яйцеклетки.

Головка состоит из ядра, покрытого чехликом, в котором находится акросома – производное комплекса Гольджи. Акросома содержит набор ферментов (гиалуронидаза, протеазы, гликозидазы, липазы, фосфатазы, нейраминидаза), которые расщепляют оболочки яйцеклетки при оплодотворении (рис.3 А).

Хвостовой отдел состоит из промежуточной (связующей), главной и терминальной частей. В связующей части или шейке располагаются центриоли – проксимальная и дистальная.

Проксимальная центриоль прилежит к ядру, а дистальная дает начало осевой нити хвостика (аксонеме). Аксонема состоит из микротрубочек – 2-х одиночных центральных и 9-и пар периферических. В каждой паре периферических микротрубочек одна содержит 13 филаментов, а другая – 11 филаментов, образованных белком тубулином. С периферическими микротрубочками связаны наружные и внутренние «ручки». В их состав входит белок динеин, обладающий АТФазной активностью. Такое строение характерно для промежуточной части хвоста, где аксонема окружена спирально расположенными митохондриями, вырабатывающими АТФ. АТФ расщепляется динеином и ее химическая энергия преобразуется в механическую, за счет чего и происходит движение сперматозоида.



Рис.4. Схема строения и электронная микрофотография аксонемы.

Главная часть хвоста содержит характерный набор микротрубочек в аксонеме $(9 \times 2) + 2$, которые окружены циркулярно расположенными фибриллами, придающими упругость, и плазмолеммой (рис.4).

Терминальная часть содержит единичные сократительные филаменты.

В связи со всем перечисленным движение жгутика носит синусоидальный характер.

Яйцеклетка, или овоцит

В течение жизни у разных животных созревает разное количество яйцеклеток, но их всегда значительно меньше, чем сперматозоидов. Размеры яйцеклеток также варьируют, что зависит от наличия, количества и распределения в цитоплазме желточных включений.

Поэтому яйцеклетки классифицируют по двум признакам:

1. по количеству желтка в цитоплазме яйцеклетки (рис.5)
2. по распределению желтка в цитоплазме яйцеклетки (рис.6)

Типы яйцеклеток

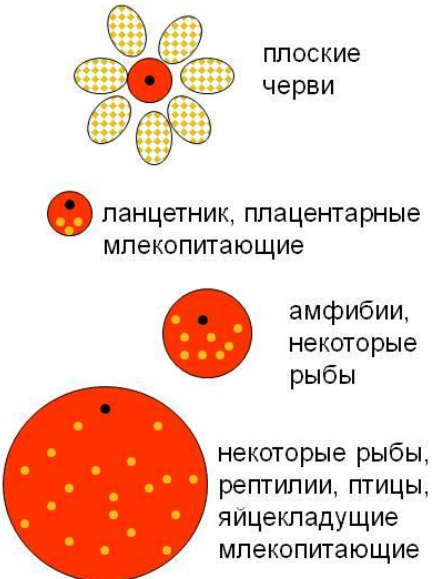
- **Алецитальная** – желтка нет – он в желточных клетках
 - **Олиголецитальная** – желтка мало
 - **Мезолецитальная** – желтка среднее количество
 - **Полилецитальная** – очень много желтка
- 

Рис. 5. Типы яйцеклеток в зависимости от количества накопленного желтка (lecithos – желток).

По расположению желтка яйцеклетки бывают

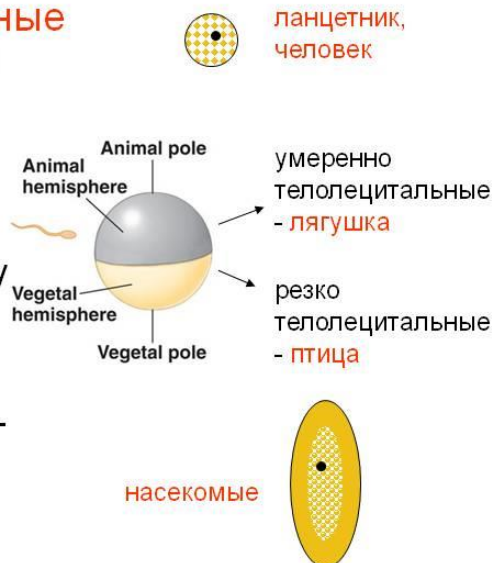
- **Изо- (гомо-) лецитальные** – желток распределен равномерно
 - **Телолецитальные** – желток смещен к вегетативному полюсу
 - **Центролецитальные** – желток в центре
- 

Рис.6. Типы яйцеклеток по распределению желтка в цитоплазме.

Маложелтковые (олиголецитальные) яйцеклетки также делят на первично олиголецитальные, то есть изначально накапливающие малое количество желтка, и вторично олиголецитальные, то есть утратившие способность накапливать большое количество желтка. Это связано с эволюционным процессом, когда первые хордовые животные, такие как ланцетник, только начинают накапливать желток в своих яйцеклетках. Затем появляются рыбы и амфибии, у которых количество желтка в икринках заметно возрастает. У пресмыкающихся и птиц яйцеклетки приобретают гигантский размер, так как развивающемуся во внешней среде зародышу нужно много питательных веществ, и эти животные переходят к откладыванию и даже насиживанию крупных яиц. Далее, в процессе эволюции появляются вначале яйцекладущие млекопитающие, сохраняющие способность к накоплению огромного количества желтка в яйце, а появившиеся значительно позднее плацентарные млекопитающие теряют эту способность в связи с переходом к вынашиванию плода в утробе матери и отсутствием необходимости его питания за счет желтка.

Телolecитальные яйцеклетки подразделяются на умеренно телolecитальные и резко телolecитальные. У обоих типов желток накапливается у вегетативного полюса, но в разном количестве. В умеренно телolecитальных яйцеклетках земноводных его объем значительно меньше, чем в резко телolecитальных яйцеклетках рептилий и птиц.

От количества желтка и его расположения в яйцеклетке зависят типы дробления и гаструляции при последующем формировании зародыша.

Яйцеклетка содержит ядро, ооплазму с желтком и оболочки.

Оболочки яйцеклетки:

- первичная – цитолемма (ее имеют все яйцеклетки);
- вторичная – белково-слизистая;
- третичная – скорлуповая, подскорлуповая.

Вторичные и третичные оболочки имеют яйцеклетки животных, откладывающих яйца (например, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие – утконос и ехидна) (рис.7).



Рис. 7. Строение яйца птицы.

Яйцеклетка плацентарных млекопитающих (в том числе и человека) окружена тремя оболочками (рис.8):

- цитолемма;
- прозрачная (блестящая) – zona pellucida – ZP
- слой фолликулярных клеток, образующих так называемый лучистый венец.



Рис.8. Яйцеклетка млекопитающего.

Яйцеклетка человека имеет диаметр ≈ 130 мкм. В цитоплазме ее хорошо развиты ЭПС, рибосомы, комплекс Гольджи. Количество митохондрий умеренно, локализуются они преимущественно около желточного ядра, где идет активный синтез желтка. Клеточный центр исчезает в ходе созревания. По периферии цитоплазмы располагаются кортикальные гранулы (производные комплекса Гольджи) размером ≈ 1 мкм, содержащие гликозаминогликаны и различные ферменты (в том числе протеолитические). Количество гранул достигает 4000. Функция – обеспечение кортикальной реакции, защищающей яйцеклетку от проникновения нескольких сперматозоидов.

Желточные гранулы содержат белки, фосфолипиды и углеводы. Каждая гранула окружена мембраной и имеет плотную центральную часть, состоящую из фосфовитина (фосфопроtein) и рыхлую периферическую часть, состоящую из липовителлина (липопротеин). Эти белки синтезируются в гранулярной ЭПС. Впоследствии они расщепляются ферментами лизосом и используются для питания.

Цитолемма яйцеклетки образует микроворсинки, тянущиеся к отросткам фолликулярных клеток.

Прозрачная (блестящая) зона – zona pellucida – содержит густую сеть тонких нитей, состоящую из гликопротеинов (белки ZP), между нитями ZP располагаются углеводные компоненты, образующих 2 слоя:

- внутренний, богатый нейтральными гликозаминогликанами;
- наружный, богатый кислыми гликозаминогликанами.

Белки прозрачной оболочки играют важную роль в процессе связывания яйцеклетки со сперматозоидом. ZP3 – первичный рецептор сперматозоида. Эти белки определяют видоспецифичность оплодотворения.

Фолликулярные клетки (клетки лучистого венца) выполняют трофическую, защитную и регуляторную функции и направляют свои отростки к яйцеклетке, которая навстречу им отдает (тянет) микроворсинки. Кроме того, фолликулярные клетки принимают участие в образовании прозрачной оболочки (рис.9).

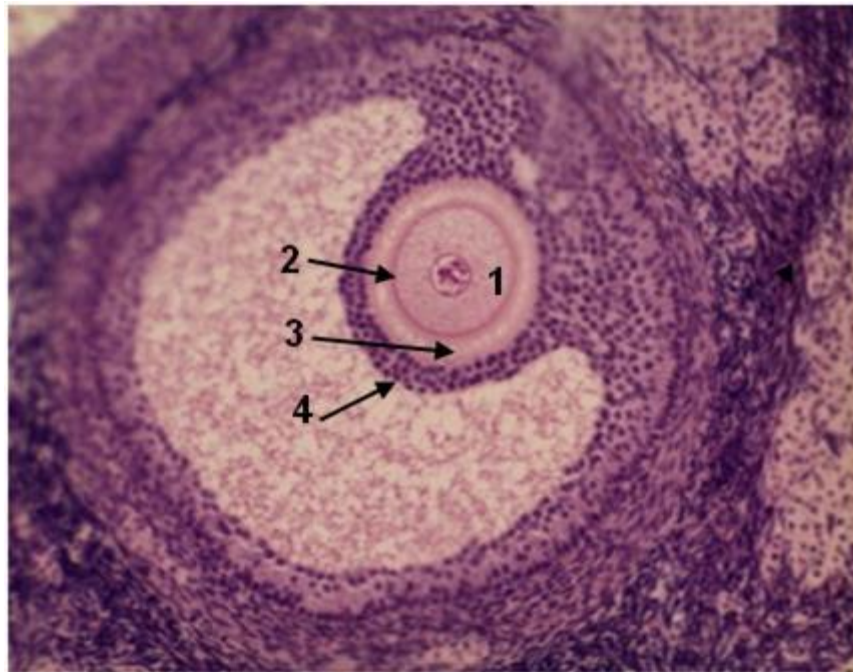


Рис. 9. Яйцеклетка млекопитающего (срез яичника кошки). 1 – яйцеклетка, 2 – прозрачная зона, 3 – лучистый венец, 4 – фолликулярные эпителиоциты.

ЭМБРИОГЕНЕЗ

Эмбриогенез подразделяется на 3 периода:

1. Оплодотворение.
2. Дробление.
3. Гастрюляция и дифференцировка зародышевых листков с образованием тканей (гистогенез), органов (органогенез) и систем органов (системогенез).

Основные понятия:

Пролиферация – интенсивное размножение, увеличение количества клеток.

Детерминация – процесс, в результате которого клетка выбирает один из множества возможных путей развития.

Дифференцировка – процесс специализации, когда клетки приобретают определенную структуру и становятся способными выполнять какую-либо конкретную функцию. В ходе специализации конкретного клеточного типа (дифферон) формируются разные фенотипы клеток.

Одновременно происходит **морфогенез** – клетки координированным образом формируют органы и реализуют план пространственной организации тела.

Следовательно, детерминация, дифференцировка и морфогенез – это важнейшие процессы развития многоклеточного организма.

Оплодотворение

Это процесс слияния мужской и женской гамет, в результате чего восстанавливается диплоидный набор хромосом, характерный для данного вида животных, и возникает качественно новая клетка – зигота (одноклеточный зародыш).

В процессе оплодотворения различают 3 фазы:

1. Дистантное взаимодействие (сближение).
2. Контактное взаимодействие (связывание и проникновение).
3. Образование пронуклеусов и формирование синкариона.

Первая фаза

Обусловлена свойствами сперматозоидов – реотаксисом и хемотаксисом.

Важную роль при этом играют гамоны – химические вещества, вырабатываемые половыми клетками. Яйцеклетка выделяет гиногамоны, сперматозоид – андрогамоны.

Непосредственно после эякуляции сперматозоиды не способны к проникновению. Для этого должна произойти капацитация – активация сперматозоидов под действием секрета женских половых путей. При этом с плазмолеммы спермия в области акросомы удаляются гликопротеины и протеины семенной плазмы, что способствует акросомальной реакции.

В механизме капацитации важнейшая роль принадлежит гормонам, особенно прогестерону (гормон желтого тела), который активирует секрецию железистых клеток яйцеводов. Во время капацитации происходит связывание холестерина цитолеммы спермия альбуминами женских половых путей и обнажение рецепторов половых клеток.

Сближению также способствует разность потенциалов гамет (♀ - "-", ♂ - "+").

Вторая фаза

Контактное взаимодействие, при котором сперматозоиды вращают яйцеклетку со $V = 4$ вращения в минуту (эффект осеменения).

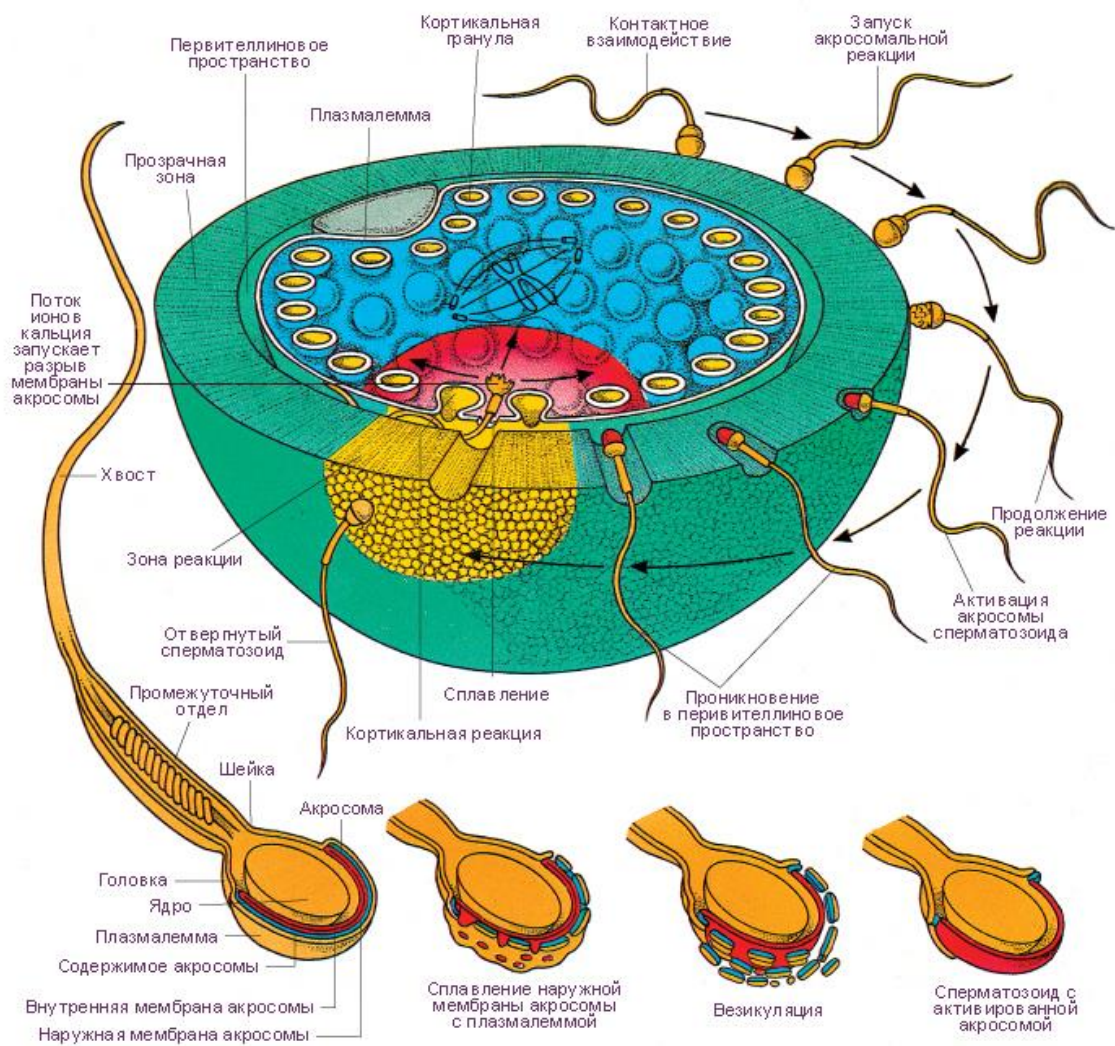


Рис. 10. Схема процесса оплодотворения (контактное взаимодействие).

Эффект осеменения (вращение яйцеклетки) не имеет видовой специфичности, но ускоряет процесс оплодотворения (оплодотворяет только сперматозоид того же вида животного).

Для того, чтобы произошло оплодотворение, сперматозоид должен преодолеть три барьера: лучистый венец, прозрачную зону и плазматическую мембрану яйцеклетки (рис.10).

Лучистый венец сперматозоид проходит сравнительно легко, т.к. фолликулярные клетки располагаются рыхло и достигает прозрачной зоны.

Здесь происходит следующее:

1. связывание сперматозоида с рецептором;
2. акросомная реакция;
3. расщепление компонентов прозрачной оболочки ферментами акросомы;
4. проникновение сперматозоида в образовавшийся канал к плазмолемме яйцеклетки.

Первоначально сперматозоид связывается со своим рецептором в прозрачной оболочке – белком ZP3. Эта связь приводит к изменению проницаемости мембраны головки сперматозоида. В головку попадает множество катионов Ca^{2+} и Na^{+} . Это вызывает деполяризацию мембраны, слияние ее с передней мембраной акросомы, из которой в результате выделяются ферменты, лизирующие прозрачную оболочку. Как только начинается акросомальная реакция, сперматозоид дополнительно связывается белком ZP2, который является вторичным рецептором сперматозоида.

Затем сперматозоид проникает через блестящую зону и входит в перивителлиновое пространство, расположенное между блестящей зоной и плазмолеммой яйцеклетки.

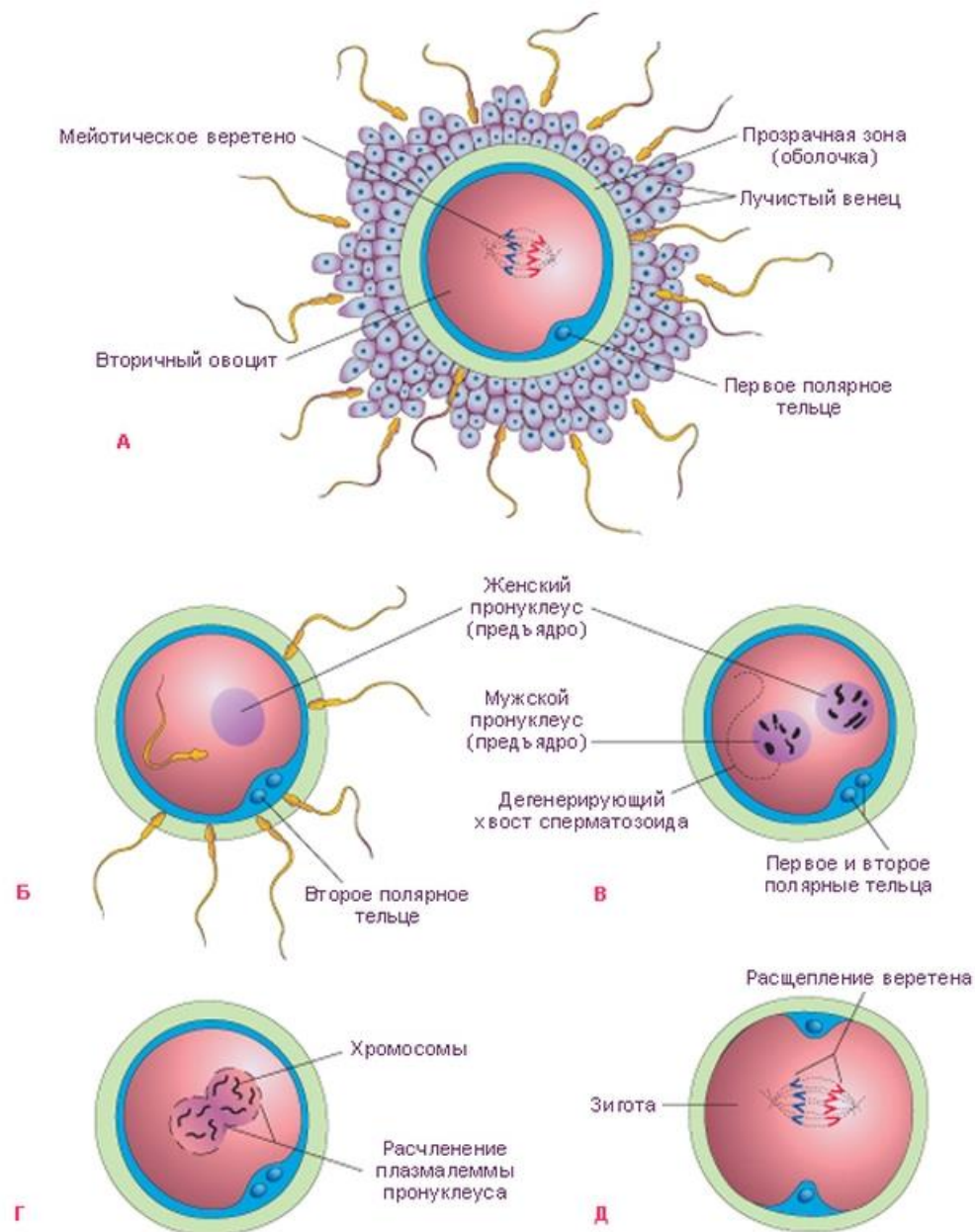


Рис.11. Схема процесса оплодотворения (2-я и 3-я фазы).

Третья фаза

В оооплазму проникает головка сперматозоида и промежуточная часть хвостового отдела. При этом плазмолеммы спермия и яйцеклетки соприкасаются, сливаются и вскоре разрушаются. В результате головка сперматозоида оказывается погруженной в цитоплазму яйцеклетки. После этого на периферии ооплазмы происходит уплотнение ее (зонная реакция) и кортикальная реакция. Во время кортикальной реакции происходит слияние плазмолеммы яйцеклетки с мембранами кортикальных гранул, вследствие чего содержимое их выходит в перивителлиновое пространство и воздействует на белки прозрачной оболочки. Молекулы ZP2 и ZP3 при этом подвергаются химической модификации и утрачивают рецепторную способность (т.е. способность связывать сперматозоиды). Формируется оболочка оплодотворения.

В течение первых 12 часов после проникновения происходит перестройка ядер. Они набухают, мигрируют в центр яйцеклетки и сближаются. Их ядерные оболочки исчезают, а хромосомы перемешиваются – образуется синкарион, т.е. происходит собственно оплодотворение. Оплодотворенный овоцит II порядка завершает деления мейоза. Кроме своих хромосом, сперматозоид вносит также другую генетическую информацию (митохондриальный геном) и сигнальный белок дробления (рис.11).

Яйцеклетка выделяет агглютинины, склеивающие остальные сперматозоиды.

Пол зародыша определяется сочетанием половых хромосом.

ДНК обоих клеток и ДНК соматических клеток неспецифичны.

Дробление

Дробление – последовательное митотическое деление зиготы на клетки (бластомеры) без роста дочерних клеток до размеров материнской.

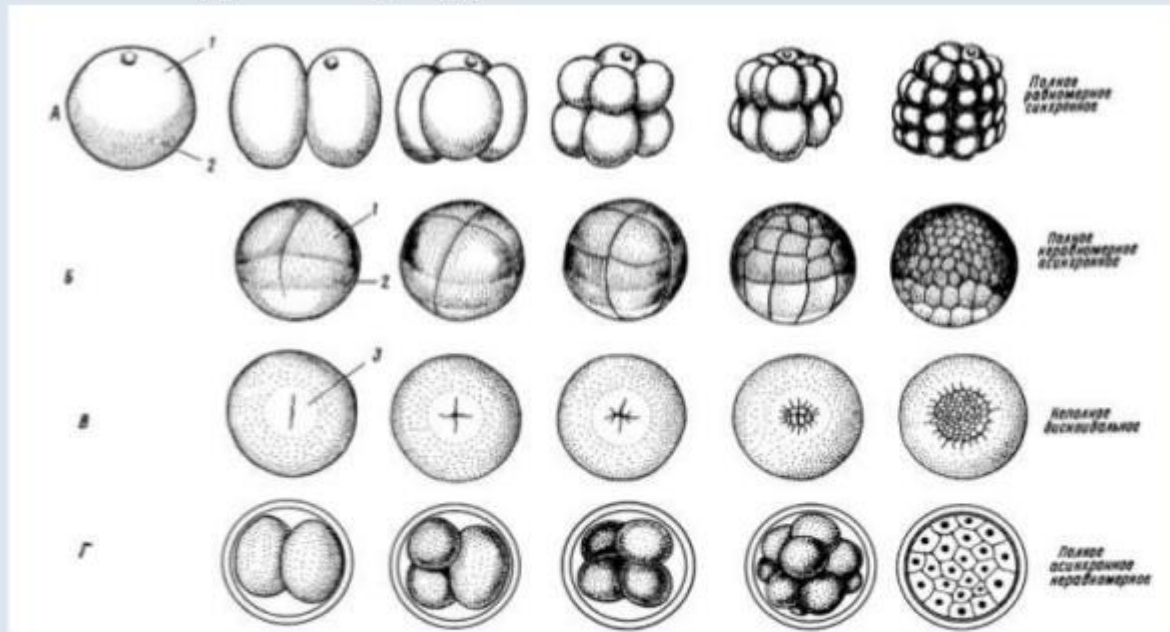
Клетки при этом плотно прилегают друг к другу. Дочерние клетки не растут, и процесс дробления идет до тех пор, пока не восстановится ядерно-цитоплазматическое отношение, характерное для данного вида животных.

Совокупность клеток зародыша на этом этапе не превышает по размеру исходную клетку – зиготу. Поэтому процесс был назван дроблением.

В результате дробления образуется однослойный многоклеточный зародыш (бластула), состоящий из клеток-бластомеров и имеющий внутри полость, заполненную жидкостью – бластоцель.

Зигота → бластомеры → морула → бластула.

Дробление у хордовых животных



А – ланцетник, Б- амфибии, В – птицы, Г – млекопитающие
1 - анимальный полюс зародыша, 2 - вегетативный полюс зародыша, 3 – зародышевый диск

Medrepetitors.ru – Подготовка в медицинский

12

Рис.12. Типы дробления.

Дробление происходит неодинаково у различных позвоночных. Это зависит от количества и распределения желтка в цитоплазме.

В связи с этим различают дробление: полное, неполное, синхронное, асинхронное, равномерное, неравное (Рис.12).

Борозды дробления проходят попеременно через полюса клетки (меридианное направление), поперечно (широтное), параллельно поверхности (тангенциально).

Первично олиголецитальные клетки дробятся полно, синхронно и равномерно (ланцетник, морской еж). Вторично олиголецитальные клетки дробятся полно, асинхронно, неравномерно (сумчатые и плацентарные млекопитающие) (рис.13). Полное дробление называется голобластическим.

Умеренно полилецитальные – полное, неравное, асинхронное (некоторые рыбы, амфибии).

Резко полилецитальные – частичное (меробластическое) дискоидальное, или поверхностное (костистые рыбы, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие) (рис.14).

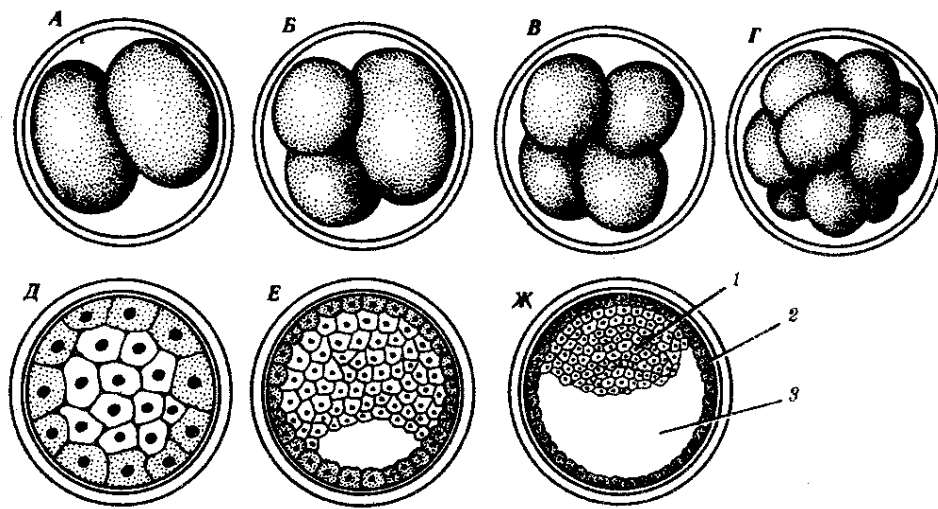


Рис.13. Полное, асинхронное, неравномерное дробление у млекопитающих: А – стадия 2-х бластомеров, Б – стадия 3-х бластомеров, В – стадия 4-х бластомеров, Г и Д – стадия морулы, Е и Ж – стадия бластулы (бластоцисты); 1 – эмбриобласт, 2 – трофобласт, 3 – бластоцель (полость бластоцисты).

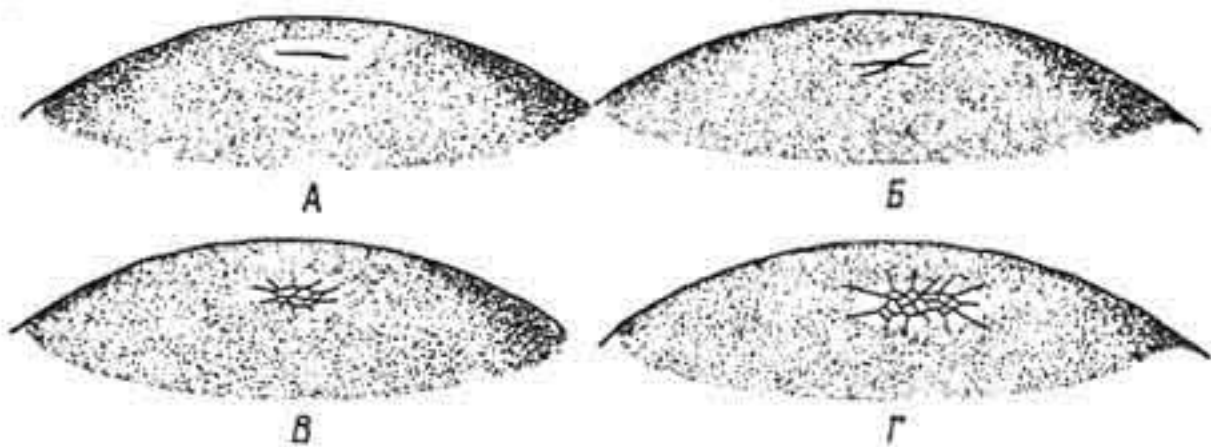


Рис.14. Частичное (дискоидальное) дробление у птиц.

Ученый Мак Уоррен предложил существо, формирующееся до стадии первичной полоски называть концептус (проэмбрион).

Дробление происходит во время движения концептуса по яйцеводу. В результате дробления формируется вначале морула, а затем бластула.

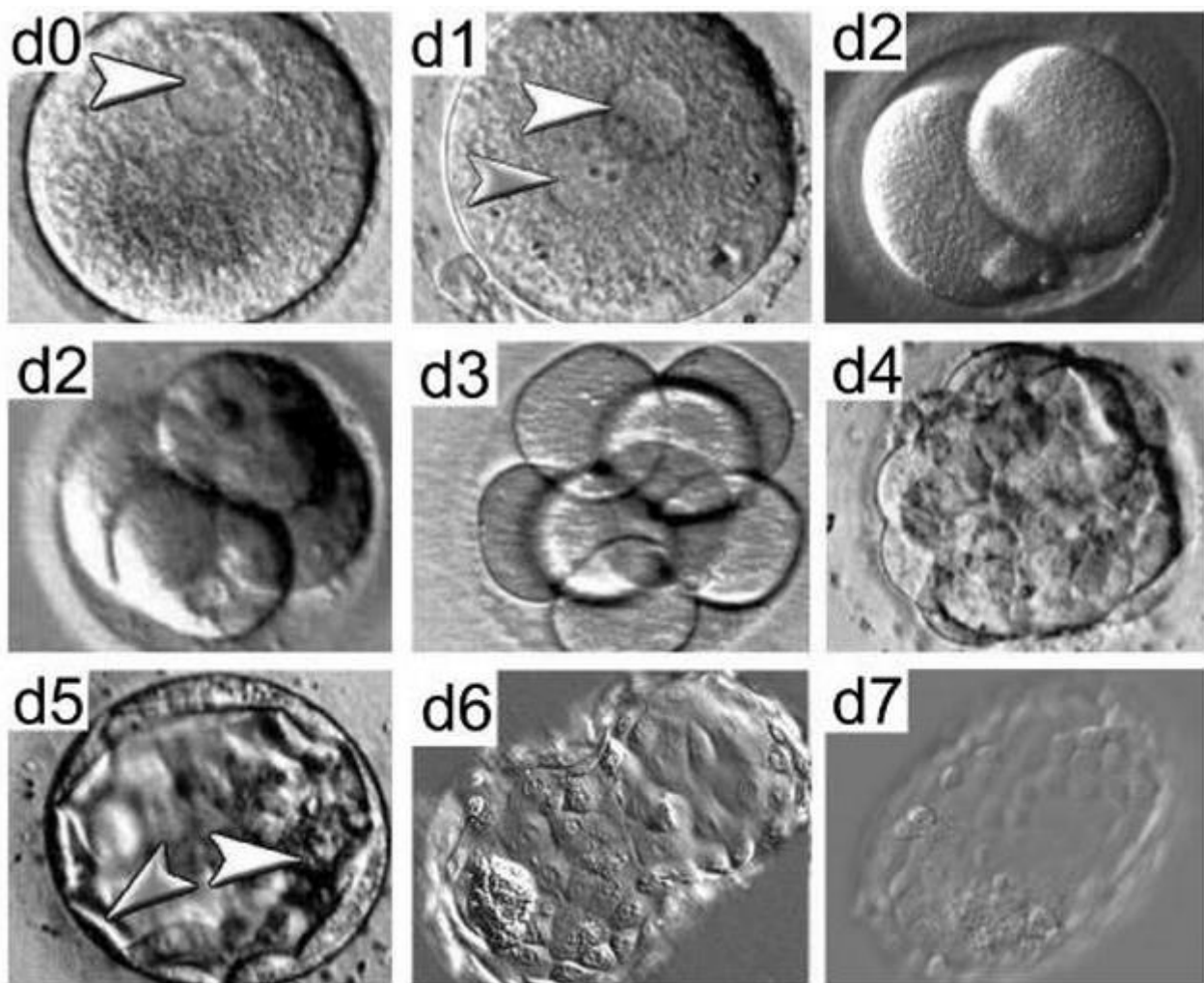


Рис.15. Микрофотосъемка процесса дробления: d0 – яйцеклетка, d1 – зигота с пронуклеусами, d2 – стадии 2-х и 4-х бластомеров, d3 – стадия 8-ми бластомеров, d4 – стадия морулы, d5, d6, d7 – появление полости и образование бластоцисты.

В бластуле различают стенку – бластодерму – и полость – бластоцель, содержащую жидкость (продукт секреции бластомеров). В бластодерме различают крышу (анимальный полюс), дно (вегетативный полюс) и между ними – краевую зону.

У млекопитающих бластула называется бластоцистой и состоит из стенки (трофобласта) и скопления клеток на внутренней поверхности её (эмбриобласта) (рис.15). Клетки трофобласта светлые, быстро делящиеся, их потомки принимают участие только в образовании внезародышевых органов. Причем именно благодаря трофобласту осуществляется внедрение бластоцисты в слизистую оболочку матки для дальнейшего питания за счет организма матери (имплантация). Клетки эмбриобласта темные, делятся медленнее, их потомки участвуют в развитии внезародышевых органов, а также из этих клеток строится тело самого зародыша, его органы и ткани.

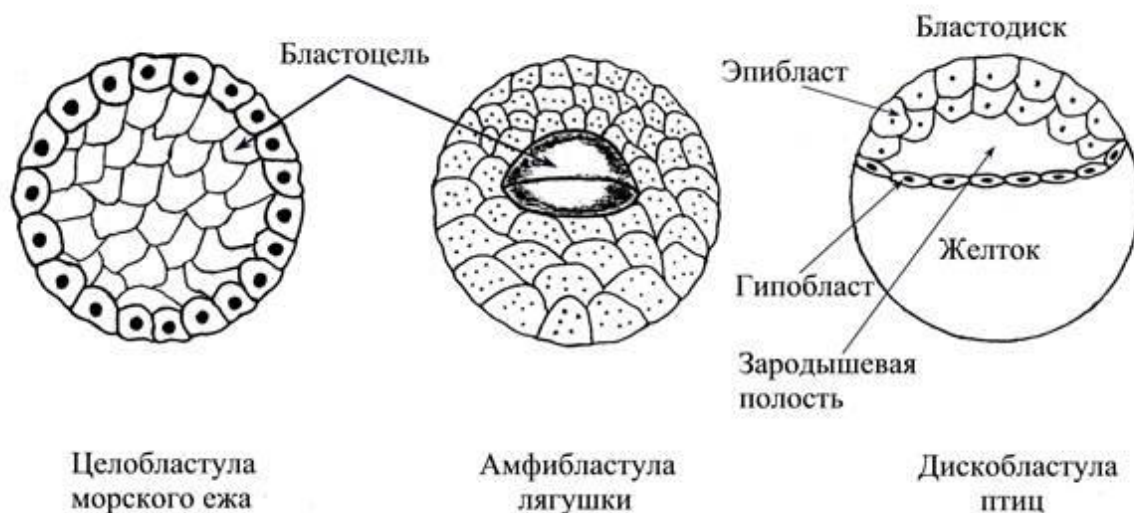


Рис. 16. Виды бластул у разных животных.

Особенности ранних этапов эмбриогенеза				
Тип яйце- клетки	изолецитальная	умеренно телолецитальная	резко телолецитальная	центролецитальная
Тип дробления	п о л н о е		н е п о л н о е	
	равномерное	неравномерное	дискоидальное	поверхностное
Тип бластулы	целобластула	амфибластула	дискобластула	перибластула
Преобла- дающий способ гастрული- ции	инвагинация	эпигулия	деляминация	
Предста- вители	ланцетник, морской еж	амфибии	рыбы, птицы, рептилии	насекомые

Рис. 17. Зависимость типов дробления и типов гастрულიции от типа яйцеклетки.

Гаструляция

Это сложный процесс химических и морфогенетических изменений, сопровождающийся размножением, ростом, направленной миграцией и дифференцировкой клеток, в результате чего образуются зародышевые листки: наружный (эктодерма), средний (мезодерма) и внутренний (энтодерма).

Суть процесса гаструляции заключается в преобразовании однослойного зародыша (бластула) в многослойный, состоящий уже из двух или трех зародышевых листка (гаструла) (рис.17). Зародышевые листки являются источниками зачатков тканей и органов.

Различают 4 основных типа гаструляции (рис.18):

- 1). Инвагинация
- 2). Иммиграция
- 3). Эпиволия
- 4). Деламинация

Инвагинация – впячивание участка бластодермы внутрь бластулы. У ланцетника впячиваются клетки вегетативного полюса, у земноводных инвагинация происходит на границе между анимальным и вегетативным полюсами. Процесс инвагинации возможен только в яйцах с небольшим или средним количеством желтка.

Эпиволия – обрастание мелкими быстро делящимися клетками анимального полюса более крупных, с большим количеством желтка и медленно делящихся клеток вегетативного полюса. Такой тип гаструляции характерен для земноводных.

Деламинация – расщепление клеток бластодермы на два слоя, лежащих друг над другом. Деламинацию можно наблюдать в дискобластуле зародышей с неполным дроблением таких животных, как пресмыкающиеся, птицы, яйцекладущие млекопитающие. Деламинация также происходит в эмбриобласте плацентарных млекопитающих, в результате чего появляются гипобласт и эпибласт.

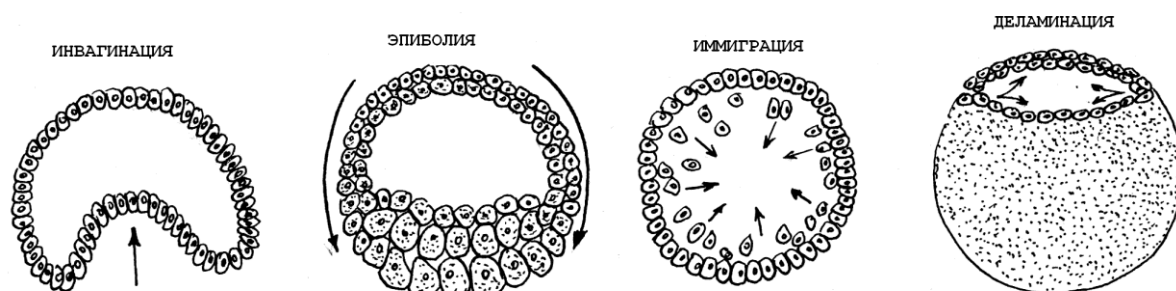


Рис. 18. Типы гаструляции.

Иммиграция – осуществляется путем направленного перемещения клеток из наружного листка внутрь с образованием второго зародышевого листка. Иммиграция в той или иной степени проявляется у всех зародышей, но больше всего характерна для второй фазы гаструляции высших позвоночных (рептилии, птицы и млекопитающие).

В развитии эмбриона обычно сочетается несколько способов гаструляции, в зависимости от классовой и видовой принадлежности животного (рис.19).

Например, у ланцетника гаструляция осуществляется путем инвагинации.

У земноводных процесс гаструляции сходен с гаструляцией у ланцетника, но в их яйцеклетках желтка больше, поэтому вначале происходит инвагинация на границе анимального и вегетативного полюсов, а затем мелкие клетки анимального полюса обрастают более крупные клетки вегетативного полюса, то есть происходит эпиболия.

У пресмыкающихся гаструляция происходит двумя способами. Первоначально происходит деламинация с образованием эктодермы и энтодермы, составляющими двухслойный зародышевый щиток. Далее из энтодермы образуется хордомезодермальный зачаток путем инвагинации.

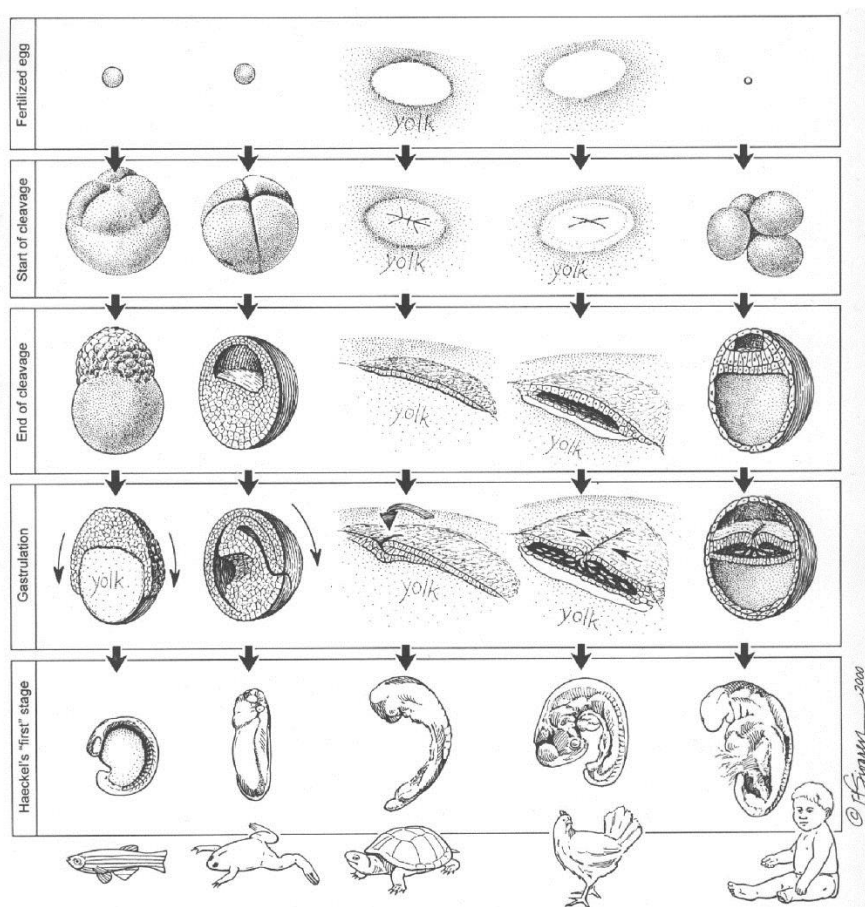


Рис. 19. Сравнительная таблица разных стадий развития у хордовых.

Гастрюляция у птиц

Особенностью гастрюляции у птиц является формирование провизорных органов: желточного мешка, амниона, серозной оболочки и аллантаоиса.

Оплодотворение у птиц происходит в верхних отделах яйцевода, пока еще яйцо не покрыто белочной и скорлуповой оболочками. В отложенном яйце зародыш уже представлен зародышевым диском, распластанный на поверхности желтка и состоящим из эпибласта (из которого будет развиваться тело зародыша и часть внезародышевых органов) и гипобласта (внезародышевой энтодермы). Между ними находится узкий бластоцель.

Гастрюляция у птиц происходит путем деламинации и иммигранции. После откладывания яйца на первых этапах насиживания происходит 1-я фаза гастрюляции: деламинация – расщепление эпибласта на 2 листка – эктодерму и энтодерму. Образуется бластодиск, имеющий светлую центральную часть – *area pellucida*, и темную периферическую часть – *area opaca* (рис.20).

После деламинации на первых порах еще происходит отделение и переход в энтодерму отдельных клеток из верхнего слоя (эктодермы). В дальнейшем это прекращается и формируются два четко выраженных слоя – эктодерма и энтодерма.

В светлой центральной зоне зародышевого диска выделяют зародышевый щиток, из которого будет развиваться тело зародыша. К нему (зародышевому щитку) относят эктодерму и подлежащую энтодерму.

После образования двух зародышевых листков начинается миграция клеток зародышевого листка с его переднего конца к заднему (2-я фаза гастрюляции).

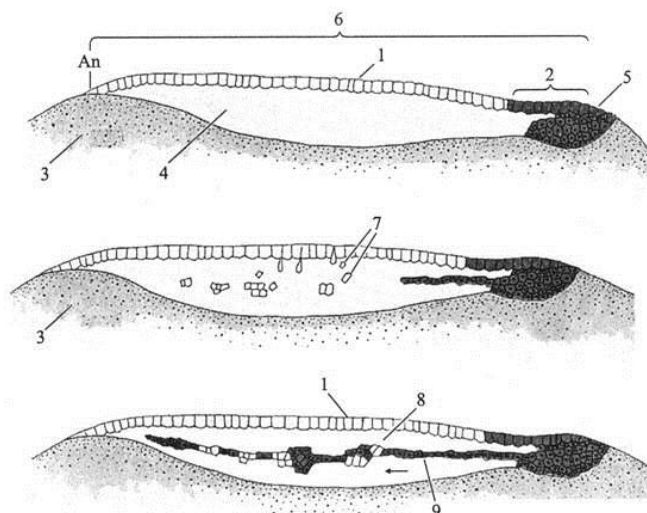
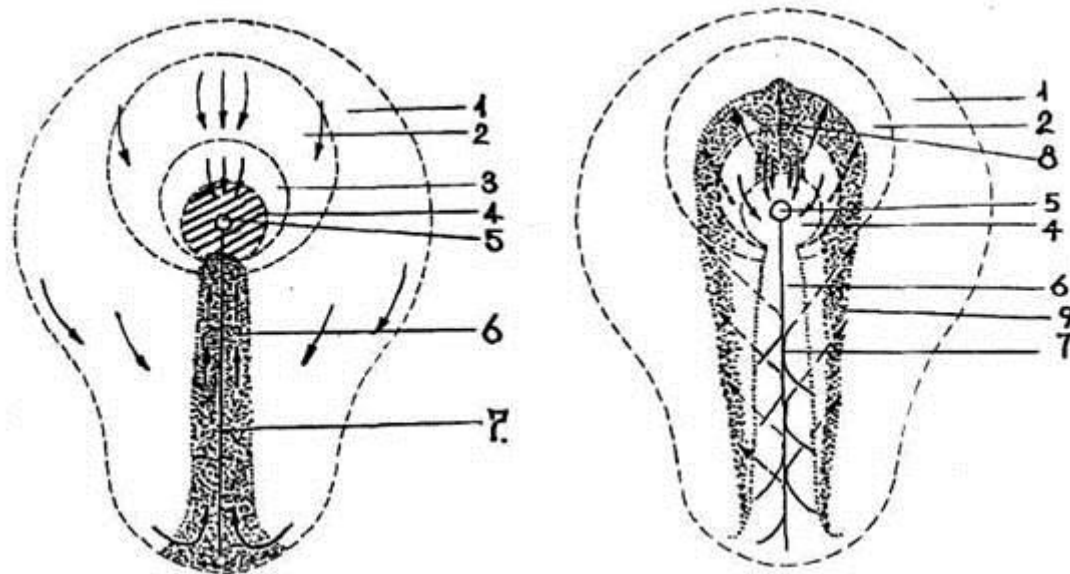


Рис. 20. Образование гипобласта у птиц (по Дондуа, 2005): *А* – стадия бластодиска; *Б* – формирование первичного гипобласта; *В* – формирование вторичного гипобласта: 1 – эпибласт; 2 – задняя маргинальная зона; 3 – *area opaca*; 4 – подзародышевое пространство; 5 – серп Коллера; 6 – бластодерма; 7 – клетки первичного гипобласта; 8 – бластоцель; 9 – клетки вторичного гипобласта.



А

Б

Рис.21. А – образование первичной полоски и первичного узелка, Б – Образование хордо-мезодермального зачатка; 1 – эктодерма, 2 – материал будущей нервной пластинки, 3 – материал будущей хорды, 4 – первичный узелок, 5 – первичная ямка, 6 – первичная полоска, 7 – первичная борозда, 8 – хорда, 9 – мезодерма. Сплошные стрелки показывают пути миграции клеток в эктодерме, а пунктирные – в составе мезодермы (по А.Г.Кнорре).

Материал, расположенный по бокам (краям) быстрее достигает задней части зародышевого щитка, смыкается и движется в обратном направлении, т.е. к переднему концу. В результате скапливания материала в медиальной части зародышевого щитка формируется утолщение – первичная полоска (рис.21 А).

Материал первичной полоски встречается с клеточным материалом, мигрирующим с переднего края и формирует утолщение – гензеновский узелок. В передней части гензеновского узелка находится презумптивный материал хордальной пластинки, а впереди него – в виде полумесяца – презумптивный материал нервной пластинки.

В результате миграции клеточного материала в центральной части первичной полоски формируется первичная борозда, а в центральной части гензеновского узелка – первичная ямка, которая представляет собой аналог дорсальной и вентральной губ бластопора у ланцетника. Края первичной полоски аналогичны боковым губам. Материал, находящийся впереди гензеновского узелка начинает нарастать на первичную полоску, в результате этого первичная щель постепенно замыкается, при этом через переднюю часть ямки гензеновского узелка подворачивается презумптивный материал хордальной пластинки и располагается между эктодермой и энтодермой, формируя хордальный тяж (рис.21 Б).

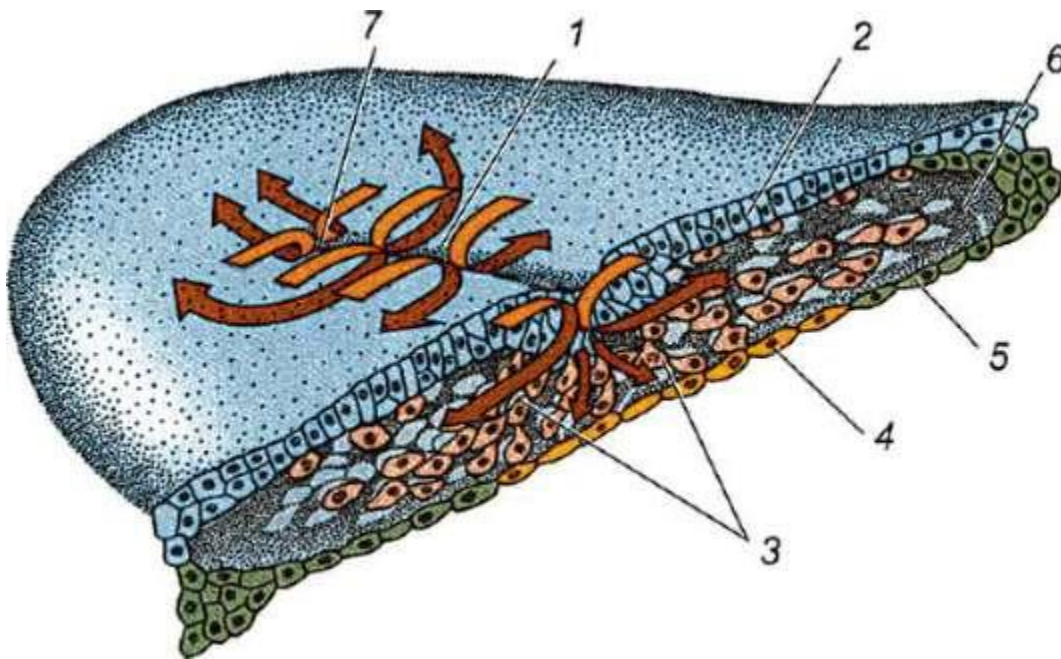


Рис. 22. Зародыш курицы на стадии первичной полосы (поперечный срез): 1 - первичная борозда; 2 - эпибласт (эктодерма); 3 - мигрирующие клетки (мезодерма); 4 - зародышевая энтодерма; 5 - гипобласт (энтодерма); 6 - бластоцель; 7 - гензеновский узелок.

Через края первичной бороздки также подворачивается материал первичной полосы и располагается в виде «крыльев» по обеим сторонам хордального тяжа. Таким образом, формируется материал мезодермы (рис.22).

В дальнейшем начинается дифференцировка зародышевых листков, обуславливающая формирование осевых зачатков органов.

При этом, во-первых, происходит нейруляция, т.е. образование нервной трубки как зачатка нервной системы (рис.23).

Во-вторых, материал дорсальной мезодермы сегментируется на сомиты, в каждом из которых выделяют три части:

- дерматом
- миотом
- склеротом

Из материала дерматомов происходит формирование соединительнотканной основы кожи (или дермы), из миотомов образуется скелетная мускулатура (т.е. поперечнополосатая мышечная ткань), а из склеротомов – скелетные ткани – хрящевая и костная (рис.24).

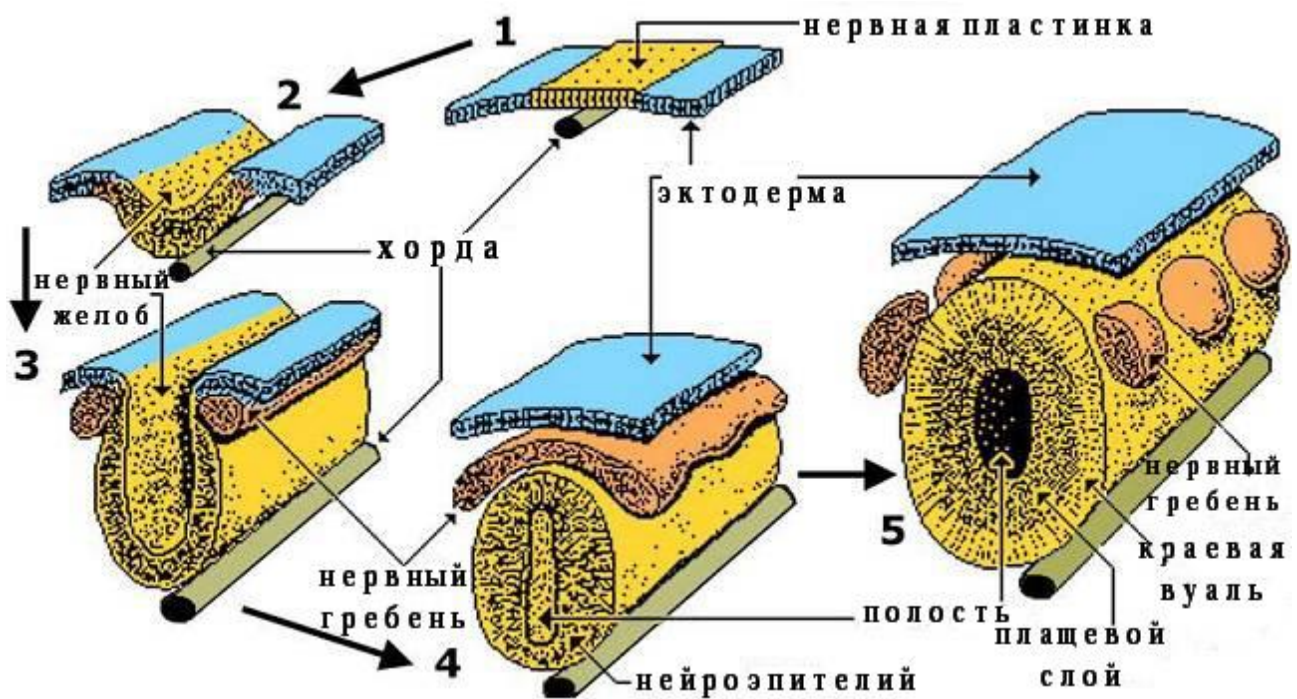


Рис. 23. Последовательные стадии нейруляции.

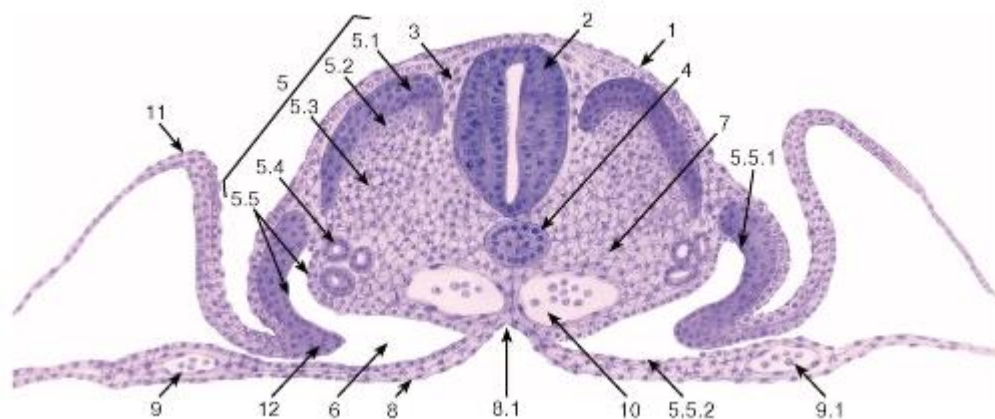


Рис. 24. Зародыш курицы на этапе обособления и дифференцировки зачатков, стадия обособления зародыша от внезародышевых органов. Окраска: гематоксилин-эозин.

1 - эктодерма; 2 - нервная трубка; 3 - нервный гребень; 4 - хорда; 5 - мезодерма: 5.1 - дерматом, 5.2 - миотом, 5.3 - склеротом, 5.4 - нефротом (канальцы предпочки), 5.5 - спланхнотом, 5.5.1 - париетальный листок, 5.5.2 - висцеральный листок; 6 - целом; 7 - мезенхима; 8 - энтодерма: 8.1 - кишечный желобок; 9 - сосуды желточного круга кровообращения, 9.1 - первичные кровяные клетки; 10 - аорта; 11 - амниотическая складка; 12 - туловищная складка.

Вентральная мезодерма дает начало спланхнотому, который расщепляется на два листка: вентральный (висцеральный) и париетальный, между которыми находится полость – целом.

Сомиты и спланхнотом связываются узкой полоской клеток – нефротомом.

В дальнейшем зародыш начинает приподниматься над желтком: по бокам формируется туловищная складка, которая поднимает тело зародыша над желтком. Формируется кишечная трубка. Далее происходит дифференцировка тканей и органов, то есть гисто- и органогенез.

Гаструляция у млекопитающих

Гаструляция у млекопитающих проходит сходно с гаструляцией у пресмыкающихся и птиц, что подтверждает происхождение млекопитающих от яйцекладущих предков. Но в отличие от пресмыкающихся гаструляция у млекопитающих осуществляется не путем деламинации и инвагинации, а деламинации и иммиграции как у птиц.

При этом, например, у человека происходят следующие процессы:

1. Деламинация эмбриобласта совершается на 7-е сутки. При этом эмбриобласт расщепляется на 2 слоя:
 - эпибласт (первичная эктодерма), из которой развивается зародыш и амниотическая эктодерма.
 - гипобласт (первичная энтодерма), включающий материал внезародышевой энтодермы и обращенный в полость бластоцисты. Клетки гипобласта активно пролиферируют, перемещаются по внутренней поверхности трофобласта и формируют плотно прилегающую к трофобласту стенку желточного мешка.

На 8-е сутки из эпибласта начинается формирование амниотического пузырька. Края эпибласта при этом подворачиваются кверху и обрастают внезародышевой мезодермой. От амниотического и желточного пузырьков отходит мезодермальная закладка, которая направляется к трофобласту и называется амниотической ножкой. По этой ножке в дальнейшем прорастает аллантоис вместе с сосудами.

Вслед за деламинацией происходит выселение клеток из наружного и внутреннего листков в полость бластоцисты, т.е. начинается формирование внезародышевой мезодермы (мезенхимы). К 11-м суткам она заполняет полость бластоцисты. Внезародышевая мезенхима подрастает к трофобласту и внедряется в него. При этом формируется хорион – ворсинчатая оболочка зародыша с первичными ворсинками.

Итак, на 2-й неделе развития концептус представлен хорошо развитыми внезародышевыми структурами и небольшой частью зародышевых структур.

Это одна из основных особенностей развития человека и высших приматов – **внезародышевые органы развиваются значительно раньше, чем зародышевые.**

Зародышевая часть представлена материалом, который находится на крыше желточного пузыря и на дне амниотического пузырька.

2. Иммиграция

Начинается и завершается на 3-й неделе эмбрионального развития путем перемещения клеток.

Клетки эпибласта размножаются и формируют зародышевый щиток. Они начинают мигрировать из передней части в заднюю. В задней части зародышевого щитка клеточные потоки сливаются, поворачивают и начинают мигрировать к передней части. В результате в медиальной части формируется первичная полоска. В её передней части образуется гензеновский узелок, впереди которого находится материал закладки хордальной пластинки и нервной пластинки. По средней линии первичной полоски формируется первичная борозда, а в центре гензеновского узелка – первичная ямка.

Материал передней части зародышевого щитка надвигается на первичную полоску. В результате смещения первичного материала происходит подворачивание материала хордальной пластинки, и он мигрирует в среднюю часть между экто- и энтодермой. Так формируется хорда.

Первичная ямка при этом прорывается сквозь оба слоя зародыша, образуя аналог нейрокишечного канала низших позвоночных.

Материал первичной полоски подворачивается через края первичной борозды и формирует мезодерму, которая в виде «крыльев» ложится по обеим сторонам хорды (рис.25).

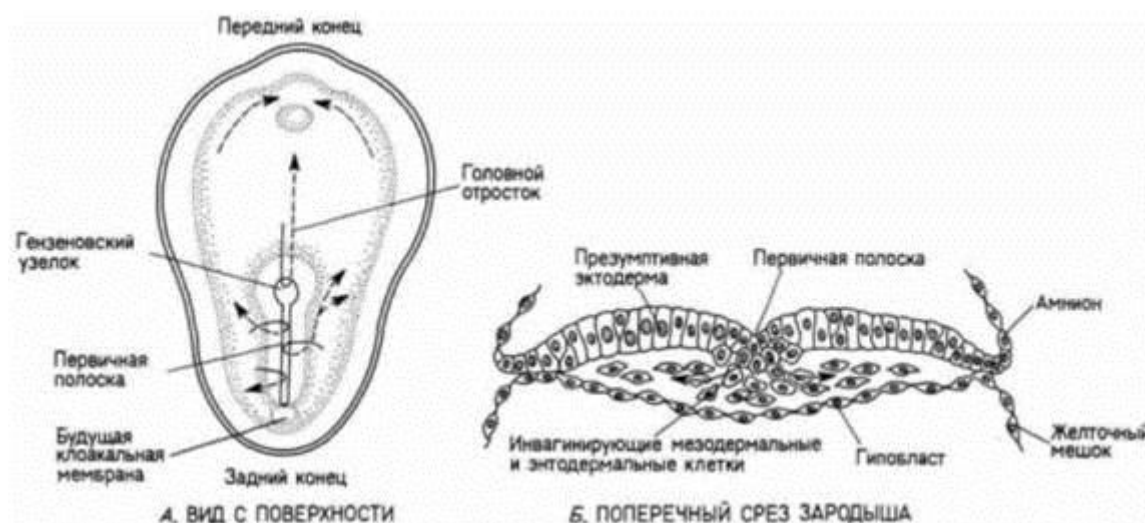


Рис. 25. Схема гаструляции у млекопитающих.

Образование осевых зачатков органов и дифференцировка зародышевых листков

У рептилий, птиц и млекопитающих происходит сходным образом.

У человека к 20-му дню развития зародыш имеет размер около 10 мм. В это время начинает формироваться туловищная складка. Она приподнимает тело эмбриона над внезародышевыми органами. При этом из энтодермы формируется первичная кишка. Она втягивается в тело зародыша, инвагинирует и постепенно замыкается.

С желточным мешком зародыш связывается желточным стебельком.

Первичная кишка вначале замкнута с обоих концов, и только на последних стадиях органогенеза прорываются вначале ротовое, а затем анальное отверстия.

На 4-й неделе развития завершается нейруляция и образование осевых зачатков органов. Нейруляция (процесс закладки нервной системы) начинается на 16-е сутки развития и в основном заканчивается на 23-и сутки.

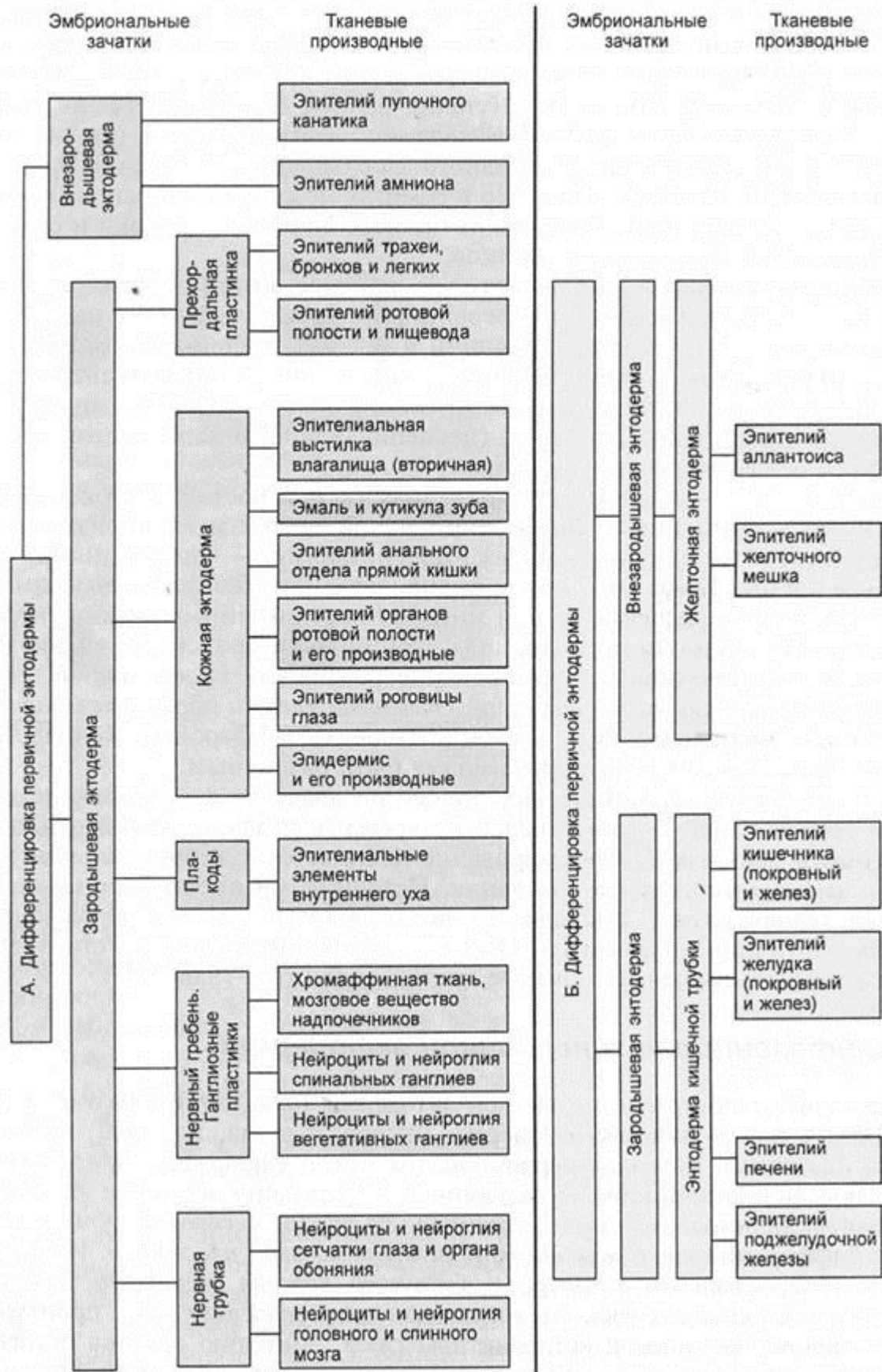
Еще на 3-й неделе в зародышевой мезодерме выделяют дорсальную часть или пресомитную, промежуточную или нефротом и вентральную (латеральную) или спланхнотом. Последний расщепляется на 2 листка – висцеральный и париетальный.

Дорсальная мезодерма сегментируется на сомиты, каждый из которых состоит из 3-х частей: дерматом, миотом и склеротом. Их клетки имеют свои пути миграции и служат источником развития для различных структур (рис. 26).

Нефротом (нефрогонадотом) – зачаток мочевыделительной и половой систем.

Спланхнотом – висцеральный листок является источником развития для сердца, коры надпочечников, стромы гонад, соединительных и гладкомышечных тканей внутренних органов и кровеносных сосудов, париетальный листок – для серозных оболочек.

На 4-й неделе после завершения процесса нейруляции начинается активная закладка органов – органогенез. В этот период появляются зачатки конечностей и закладываются основные системы органов.



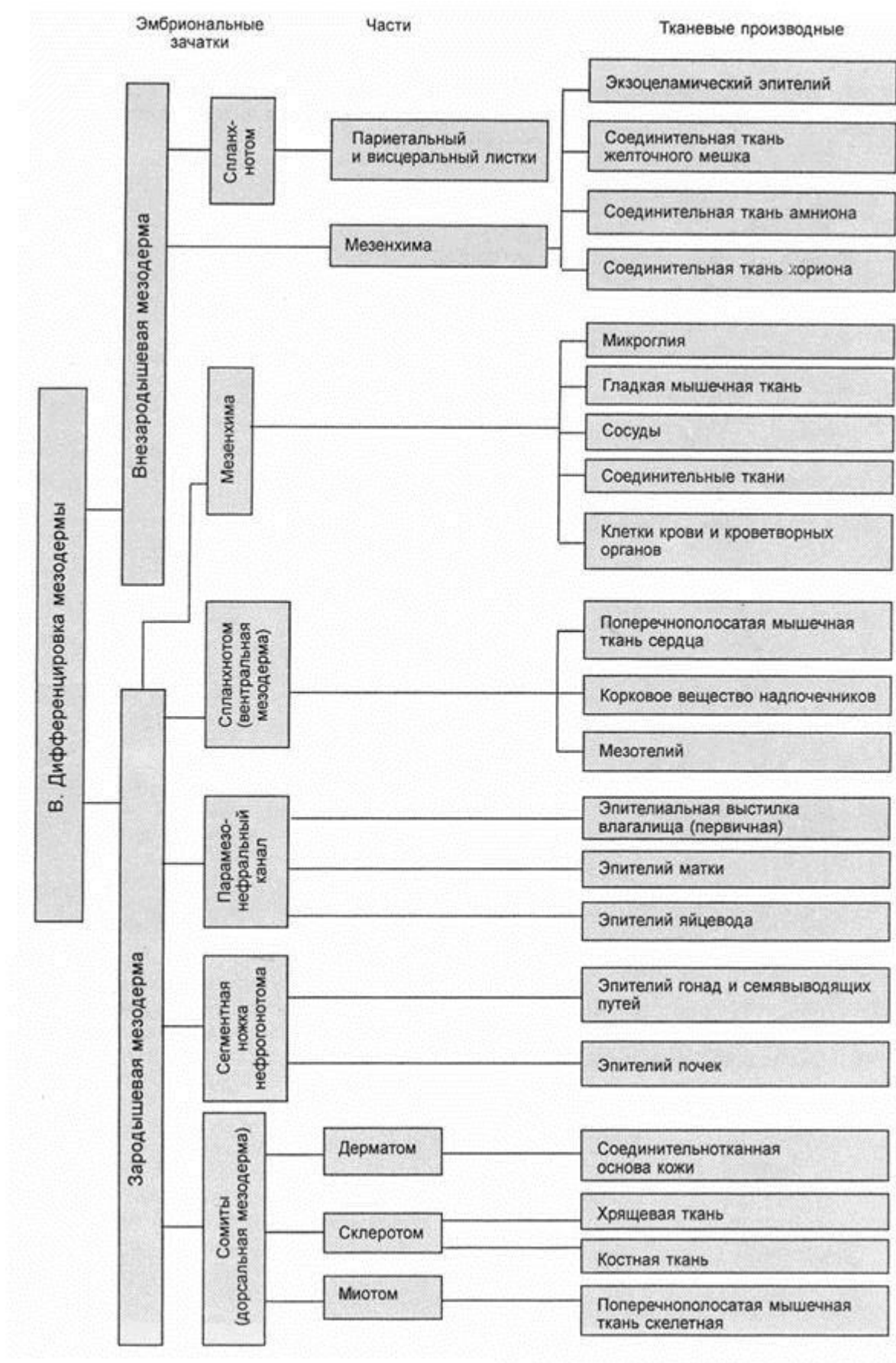


Рис.26. Дифференцировка зародышевых листков у млекопитающих.

ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ

Наиболее древним из всех внезародышевых органов является желточный мешок. Впервые он появляется у рыб на стадии ранней гастролы, когда энтодерма разделяется на кишечную (зародышевую) и желточную (внезародышевую). Желточная энтодерма обрастает желток, а после формирования хорды и мезодермы с висцеральным и париетальным листками, желток охватывается со всех сторон всеми четырьмя листками. Затем образуется туловищная складка, которая отделяет зародыш от желтка. После образования туловищной складки кишечная энтодерма, лежащая на поверхности желтка, поднимается и замыкается в кишечную трубку.

Первоначальная функция желточного мешка – накопление желтка как запаса питательных веществ. В связи с этим именно здесь развиваются первые кровеносные сосуды для транспортировки этих веществ в тело развивающегося эмбриона, и первые клетки крови для обеспечения его кислородом.

Затем с выходом животных на сушу появляются и другие провизорные (временные) органы – амнион, аллантоис, серозная оболочка и хорион. У пресмыкающихся развитие эмбриона происходит уже в яйце, покрытом защитными оболочками (скорлуповой и подскорлуповой). Поэтому для защиты зародыша и создания ему оптимальных условий формируются амниотическая и серозная оболочки. Изначально у них также развивается желточный мешок, выполняющий трофическую и кроветворную функции, а затем из эктодермы и париетального листка мезодермы происходит образование амниотического пузырька. Амниотический пузырек разрастается, увеличивается в объеме и образует амниотические складки, смыкающиеся над зародышем. Таким образом появляется амнион, создающий специфическую водную среду, благоприятную для развития эмбриона. Серозная оболочка, прилежащая к скорлупе, также дифференцируется из эктодермы и внезародышевой мезенхимы

Последним в процессе эволюции развивается хорион, который у млекопитающих участвует в формировании плаценты, которая обеспечивает связь матери с развивающимся в ее утробе плодом.

У птиц развиваются следующие провизорные органы – желточный мешок, амнион, серозная оболочка (как предшественник хориона) и аллантоис.

Формирование желточного мешка происходит из внезародышевой энтодермы и внезародышевой мезодермы. Они обрастают желток, и внезародышевая энтодерма дифференцируется в желточную энтодерму (эпителий), которая секретирует ферменты, гидролизующие желток и всасывает продукты гидролиза. Желток постепенно разжижается,

его количество уменьшается, остатки желтка втягиваются через пупочное отверстие в брюшную часть птенца. После вылупления, например, цыпленок может еще около 4 дней питаться за счет этого желтка.

В мезодерме желточного мешка еще на ранних стадиях эмбриогенеза появляются кроветворные островки. Из их центральных клеток в дальнейшем развиваются эритроциты, а из периферических – эндотелий сосудов. Позднее желточное кроветворение замещается кроветворением в печени, селезенке и других органах.

Амнион формирует амниотическая складка, которая постепенно обрастает зародыш и образует над ним подобие купола. При срастании амниотической складки формируется амнион и серозная оболочка. Амниотическая складка состоит из двух листков: внезародышевой эктодермы и внезародышевой мезодермы. Во время формирования амниона внезародышевая эктодерма выстилает внутреннюю часть амниона, а внезародышевая мезодерма покрывает его поверхность. Из внезародышевой эктодермы в дальнейшем дифференцируется амниотический эпителий, секретирующий жидкость внутрь амниона. Зародыш находится внутри амниона и соединяется с внезародышевой частью стебельком, на котором он подвешен. Амниотическая жидкость препятствует слипанию тканей зародыша с внезародышевыми органами и защищает его от внешних воздействий.

Серозная оболочка (хорион) участвует в снабжении зародыша O_2 , то есть является провизорным органом дыхания у яйцекладущих позвоночных.

Одновременно с амнионом формируется аллантоис в виде выпячивания заднего отдела кишки. Он выполняет функции органа газообмена и выделения (рис.27).

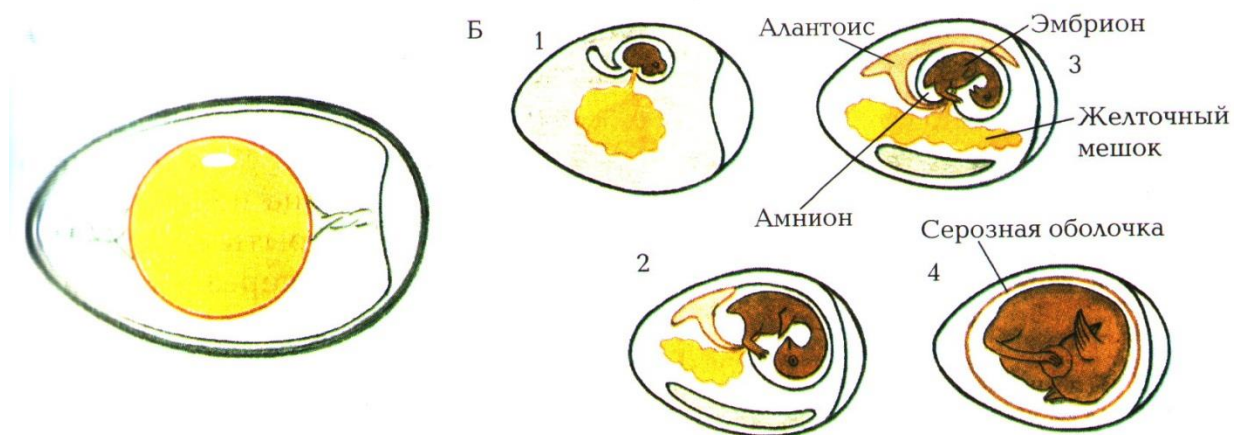


Рис. 27. Последовательные стадии образования внезародышевых органов у птиц.

У млекопитающих внезародышевые органы развиваются раньше, чем у рептилий и птиц, в связи с внутриутробным развитием зародыша. У них присутствуют следующие внезародышевые органы: желточный мешок, амнион, аллантоис, хорион, плацента. Образование первых трех провизорных органов у млекопитающих осуществляется так же, как у птиц и пресмыкающихся, но у них впервые появляются хорион и плацента, обеспечивающие непрерывное поступление питательных веществ из организма матери, так как в яйцеклетке млекопитающих очень мало желтка.

Еще на стадии дробления у млекопитающих бластомеры подразделяются на светлые и темные. Светлые бластомеры формируют трофобласт, который вместе с внезародышевой мезенхимой образует хорион и его ворсины. Хорион в дальнейшем входит в состав плаценты, связывающей организмы матери и плода.

Трофобласт бластоцисты разделяется на цитотрофобласт, образующий внутренний его слой, и симпластотрофобласт, лежащий снаружи и образующий первичные ворсины. За счет ферментов, вырабатываемых симпластотрофобластом, происходит процесс имплантации (внедрения) зародыша в слизистую оболочку матки с ее разрушением в той или иной степени, в зависимости от типа формирующейся плаценты. Далее образуется внезародышевая мезенхима. Она подрастает к трофобласту и образует совместно с ним вторичные ворсины хориона. Ворсины все глубже погружаются в эндометрий, который в это время преобразуется в децидуальную (отпадающую) оболочку. При этом ворсины хориона продолжают разрастаться, разветвляться, в них прорастают кровеносные сосуды, и они превращаются в третичные ворсины, которые вместе с децидуальной оболочкой матки формируют плаценту. Процесс образования плаценты называется плацентацией (рис.28).



Рис.28. Образование провизорных органов млекопитающих.

В плаценте различают плодную и материнскую части. Плодная или зародышевая часть образована ворсинами хориона, материнская – измененной слизистой оболочкой матки.

Плацента выполняет функции: газообменную, трофическую, выделительную, эндокринную, защитную.

По характеру трофики выделяют 2 типа плацент:

1. Хорион поглощает из крови матери белки, расщепляет их до полипептидов и аминокислот, из которых в печени плода синтезируются эмбриоспецифические белки. К ним относят диффузные эпителиохориальные и множественные десмохориальные плаценты.
2. Хорион поглощает из крови матери аминокислоты и синтезирует из них эмбриоспецифические белки, поступающие в дальнейшем к эмбриону. К ним относят поясные эндотелиохориальные и дискоидальные гемохориальные плаценты.

По строению или, точнее, по степени погруженности (инвазии) ворсин хориона в эндометрий, различают четыре типа плацент (рис.29):

1. Диффузные эпителиохориальные плаценты. В таких плацентах ворсины хориона прорастают в маточные железы и контактируют с их эпителием, всасывая питательные вещества в виде продуктов секреции желез. Эти плаценты наименее инвазивны, то есть меньше других травмируют слизистую оболочку матки. Плаценты называются диффузными, потому что ворсины равномерно распределены по поверхности хориона. Такие плаценты характерны для лошадей, свиней, верблюдов и китообразных. По характеру питания относятся к плацентам 1-го типа.
2. Множественные десмохориальные плаценты. Они в большей степени травмируют эндометрий. Их ворсины разрушают эпителий маточных желез и контактируют с находящейся под эпителием соединительной тканью. В этом случае питательные вещества диффундируют из сосудов матки и через соединительную ткань попадают к ворсинам хориона. Ворсины хориона располагаются группами на его поверхности. Характерны для парнокопытных жвачных животных. По характеру питания также относятся к плацентам 1-го типа.

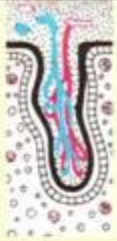
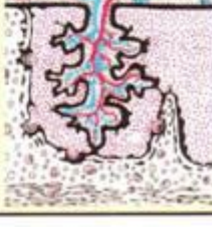
1. ЭПИТЕЛИО-ХОРИАЛЬНАЯ ПЛАЦЕНТА (лошади, свиньи, китообразные)		Ворсины хориона врастают в отверстия маточных желез и контактируют с неповрежденным эпителием этих желез.
2. СИНДЕСМО-ХОРИАЛЬНАЯ ПЛАЦЕНТА (коровы, овцы, олени)		Ворсины хориона разрушают эпителий желез матки и контактируют с подлежащей соединительной тканью эндометрия.
3. ЭНДОТЕЛИО-ХОРИАЛЬНАЯ ПЛАЦЕНТА (кошки, собаки, тюлени, моржи)		Ворсины хориона прорастают до кровеносных сосудов и контактируют непосредственно с ними.
4. ГЕМО-ХОРИАЛЬНАЯ ПЛАЦЕНТА (человек, приматы, грызуны, зайцы)		Ворсины хориона разрушают также стенки сосудов матки и контактируют с материнской кровью (омываясь ею в лакунах).

Рис. 29. Типы плацент и их взаимоотношения со слизистой оболочкой матки.

3. Поясные эндотелиохориальные плаценты. Еще более травмируют эндометрий, по сравнению с предыдущими плацентами. Здесь ворсины хориона разрушают эпителий маточных желез, разрушают подлежащую соединительную ткань и контактируют непосредственно с эндотелием сосудов матки. Характерны для хищных (куницы, кошки, собаки и др.) и ластоногих (моржи, тюлени). По характеру трофики относятся к плацентам 2-го типа.
4. Дискоидальные гемохориальные плаценты. Наиболее инвазивны из всех видов плацент. Ворсины их хориона разрушают не только эпителий желез и соединительную ткань эндометрия, но и стенку кровеносных сосудов. В результате кровь изливается из сосудов и формируются лакуны, заполненные материнской кровью. Ворсины хориона погружаются в кровь и прямо из нее поглощают все необходимые питательные вещества. Характерны для

насекомоядных, зайцеобразных, грызунов, приматов и человека. По характеру трофики являются плацентами 2-го типа.

Другие провизорные органы (желточный мешок, амнион, аллантоис) у млекопитающих развиваются так же, как у рептилий и птиц (рис.30). Но в связи с тем, что желтка в яйцеклетке мало, а питательные вещества поступают из организма матери, желточный мешок трофическую функцию практически не выполняет. Он участвует в процессе кроветворения и образования предшественников половых клеток. В его мезенхиме появляются кроветворные островки, где дифференцируются первые кровеносные сосуды и стволовые клетки крови 1-й генерации. Предшественники половых клеток (гонобласты и гоноциты) образуются из клеток желточной энтодермы.

Аллантоис также развит слабо, поскольку продукты обмена веществ выделяются зародышем в кровь матери. Но у некоторых животных (например, копытные) он все еще накапливает продукты экскреции, достаточно объемен и сохраняется до момента родов. У приматов он рудиментарен, тем не менее его роль в обеспечении выживания эмбриона весьма велика, так как он участвует в формировании сосудистой сети плаценты.

Амнион, наоборот, очень хорошо развит. Участвует в образовании пупочного канатика. Выполняет секреторную функцию, выделяя жидкость, в которой свободно плавает развивающийся зародыш. Таким образом создается среда, благоприятная для развития плода и защищающая его от внешних воздействий. Считают, что у человека амниотический эпителий, находящийся в зоне плацентарного диска, секреторирует околоплодные воды, а внеплацентарный эпителий их резорбирует (всасывает), поддерживая тем самым их постоянный объем.

Внезародышевый орган	Строение стенки
Желточный мешок	1. Внезародышевая энтодерма (гипобласт) – изнутри. 2. Внезародышевая мезодерма (мезенхима) – снаружи.
Амнион	3. Внезародышевая (амниотическая) эктодерма – изнутри. 4. Внезародышевая мезодерма – снаружи.
Аллантоис	1. Внезародышевая энтодерма – изнутри. 2. Внезародышевая мезодерма – снаружи.
Хорион	1. Внезародышевая эктодерма (трофобласт) – снаружи. 2. Внезародышевая мезодерма – изнутри.

Рис.30. Состав стенок внезародышевых органов.

Использованная литература:

1. Биология размножения и развития: курс лекций [Текст] / сост. О.А. Абросимова; под ред. В.Ю. Горбуновой. – Уфа: Издательство БГПУ, 2006. – 140с.
2. Белоусов, Л.В. Введение в общую эмбриологию / Л.П. Белоусов – М.: МГУ, 1980. – 211 с.
3. Гистология: Учебник/ Ю.И.Афанасьев, Н.А.Юрина, Е.Ф.Котовский и др., М.: Медицина, 1999. – 744 с.: ил. (Учеб. лит. Для студ. мед. вузов).
4. Гистология/ Под ред. В.Г.Елисеева, Ю.И.Афанасьева, Н.А.Юриной. – 3-е изд. – М.: Медицина, 1983, 592 с., ил.
5. Гистология, эмбриология, цитология. Под ред. проф. Э.Г. Улумбекова, проф. Ю.А. Чельшева. Учебник для вузов. М.: «ГЭОТАР-Медиа», 2007.-405с.
6. Гистология (введение в патологию). Под ред. проф. Э.Г. Улумбекова, проф. Ю.А. Чельшева. М.: ГЭОТАР, 1997.-947с.
7. С.Л.Кузнецов, Н.Н.Мушкамбаров. Гистология, цитология и эмбриология: Учебник для медицинских вузов. – М.: ООО «Медицинское информационное агенство», 2007. – 600с.; ил., табл.

Интернет-ресурсы

<http://histologybook.ru/gastruljacija.html>

<http://baumanki.net/lectures/2-biologicheskie-discipliny/124-lekcii-po-gistologii-s-osnovami-embriologii-dlya-zaochnikov/1816-embriogenez-amniot.html>

http://medic-today.blogspot.md/2009/11/blog-post_1173.html

<http://max-service.su/ekologiya-presmykayushchikhsya/151-razmnozhenie-reptilij>

<http://uchilok.net/biologia/25-gastrulyaciya.html>

http://vmade.org/sait/?page=10&id=Biologiya_yarigin_t1_2011&menu=Biologiya_yarigin_t1_2011

<http://www.rusarticles.com/nauchnye-issledovaniya-statya/proisxozhdenie-placenty-430266.html>

[http://www.e-reading.club/bookreader.php/82706/BSE -
Bol'shaya Sovetskaya Enciklopediya %28YaIi%29.html](http://www.e-reading.club/bookreader.php/82706/BSE_-_Bol'shaya_Sovetskaya_Enciklopediya_%28YaIi%29.html)

<http://rudocs.exdat.com/docs/index-55344.html?page=2>

<http://botan.cc/uchebnik/biologiya/10/by001/p036.html>

www.lib.vsu.by

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ПРОГЕНЕЗ.....	5
Строение половых клеток.....	6
ЭМБРИОГЕНЕЗ.....	12
Оплодотворение.....	13
Дробление.....	16
Гастрюляция.....	21
Образование осевых зачатков органов и дифференцировка зародышевых листков.....	29
ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ.....	32
Использованная литература.....	38