

Владимир Иванович Ефремов

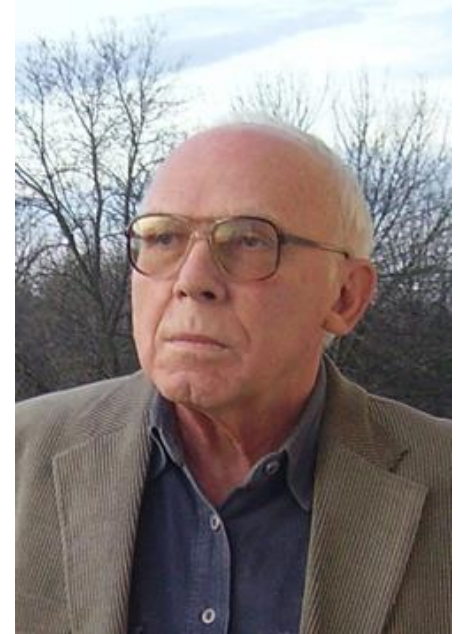
(кандидат биологических наук, доцент)

В 1962 году окончил Ленинградский госуниверситет по кафедре эмбриологии и до настоящего времени постоянно работает в системе нашего Университета (лаборатория экспериментальной эмбриологии БиНИИ университета, кафедра цитологии и гистологии, кафедра эмбриологии).

Круг научных интересов:

- Развитие «целого» из диссоциированных клеток ранних эмбрионов амфибий;
- Роль пролиферации и митотических циклов в росте и морфогенезе ранних зародышей птиц.
- Механизмы поляризации клеток в ранних морфогенезах (нейруляция и формирование кишки) у эмбрионов костистых рыб

Начал преподавать на кафедре эмбриологии в 1963 году.



Телефон: 8 911 232 45-22; личная почта : vie40@mail.ru

В.И. ЕФРЕМОВ

Сравнительная эмбриология Анамний



Многоклеточные организмы не возникают вдруг полностью сформированными. Они, скорее, проходят относительно плавный процесс прогрессивных изменений, который называется развитием.

Scott F. Gilbert (2003)

Амбивалентность эмбрионального развития

Эмбриональное развитие это процесс, включающий два, на первый взгляд, противоположные явления. С одной стороны, это создание новых поколений индивидуумов, сохраняющих видовую идентичность и, тем самым, обеспечивая преемственность и постоянство форм; а с другой стороны, благодаря процессу развития, возникают новые формы (на всех уровнях организации) и таким образом поддерживается величайшее многообразие проявления жизни.

А.К. Дондуа (2012)

Наука о развитии животных традиционно называется эмбриологией, по той форме (эмбриону), которая живет и видоизменяется в промежутке между оплодотворением и рождением.

А поскольку многие изменения не ограничиваются только эмбриональным периодом, но продолжают по существу в течение всей жизни индивидуума, эмбриология очень скоро после своего зарождения превратилась в науку о развитии организма в ходе всего жизненного цикла. Предметом изучения этой науки в итоге является онтогенез, т.е. *индивидуальное развитие*.

Эмбриология – это прежде всего, морфологическая наука, и это роднит её с анатомией. Однако в отличие от анатомии, которая изучает стабильную морфологию взрослых форм, *эмбриология исследует постоянно меняющуюся морфологию организма*

Сравнительная эмбриология. Возникновение СЭ как одного из важнейших направлений науки об индивидуальном развитии, было естественным проявлением логики человеческого познания окружающего мира.

Однако своеобразие сравнительной эмбриологии состоит, прежде всего, в используемом *подходе*. Задачами сравнительной эмбриологии являются регистрация, изучение и представление путей (способов) эмбрионального и постэмбрионального развития у представителей разных систематических групп животных (растений) на разных уровнях организации.

Предмет и содержание сравнительной эмбриологии

Содержание любой научной дисциплины определяется её предметом, т.е.:

1. совокупностью проблем и задач, решаемых ею,
2. методом;
3. теорией или набором концепций в русле той или иной парадигмы и
4. накопленным эмперическим материалом

Проблемы и задачи, с ними связанные, со временем могут меняться, могут отвергаться старые гипотезы и концепции, на смену им могут возникать новые, но предмет и методические принципы, составляющие отличительные особенности науки, сохраняются. Предметом изучения сравнительной эмбриологии, как и любой другой эмбриологической науки, является онтогенез, т.е. *индивидуальное развитие*. Однако своеобразие сравнительной эмбриологии состоит, прежде всего, в используемом *подходе*. **Главная задача** сравнительной эмбриологии заключается в регистрации, изучении и представлении многообразия путей (способов) эмбрионального и постэмбрионального развития у представителей разных систематических групп животных (растений) на разных уровнях организации (от молекулярно-генетического до органного) и систематизации их с целью

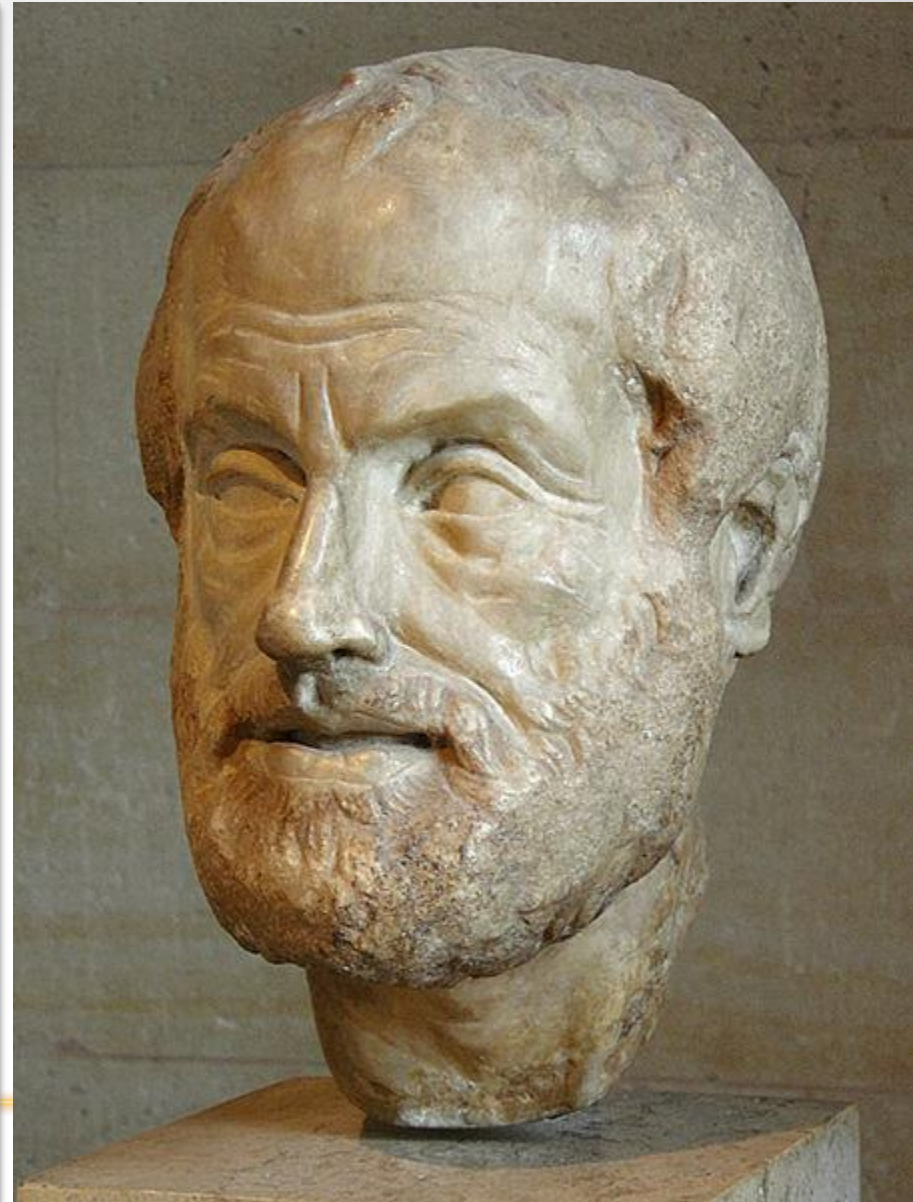
установления типа развития. Из этого следует, что основной методологической особенностью сравнительной эмбриологии является, именно, сравнительный подход. Сравнительная эмбриология исследует и сравнивает онтогенезы в разных группах организмов и тем самым расширяет наши представления о многообразии путей развития. Таким образом, сравнительная эмбриология характеризуется прежде всего сравнительным методом (подходом).

Немного об истории зарождения и развития сравнительной эмбриологии

Две родственные дисциплины – **анатомия**, изучающая строение тела взрослых организмов, и **эмбриология**, изучающая становление этого тела в индивидуальном развитии – возникли по существу, одновременно и развивались параллельно в той мере, в какой позволяла доступность объекта и совершенство техники и методики исследования. Естественно, что развитие анатомии длительное время происходило опережающими темпами, именно в силу большей доступности тела взрослого организма для детального всестороннего анализа. Развитие эмбриологии в бóльшей степени зависело от прогресса техники и в частности микроскопической. Анатомия животных изучалась уже в глубокой древности. Натуралисты-философы древней Греции обладали обширными познаниями в этой дисциплине.

НА ЗАРЕ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Первый из известных трудов по сравнительной эмбриологии принадлежит великому Аристотелю, жившему в IV веке до н.э. В своей книге «Размножение животных» он дал точное (для своего времени) описание развития куриного зародыша, впервые представил различные способы появления животных на свет: из яйца (*яйцерождение*), при рождении живого потомства (*живорождение*) и путем вылупления из яйца внутри материнского организма (*яйцеживорождение*, как у некоторых рептилий и акул). Аристотель также описал два основных способа дробления (*голобластический* и *меробластический*) и установил функцию плаценты и пупочного канатика.



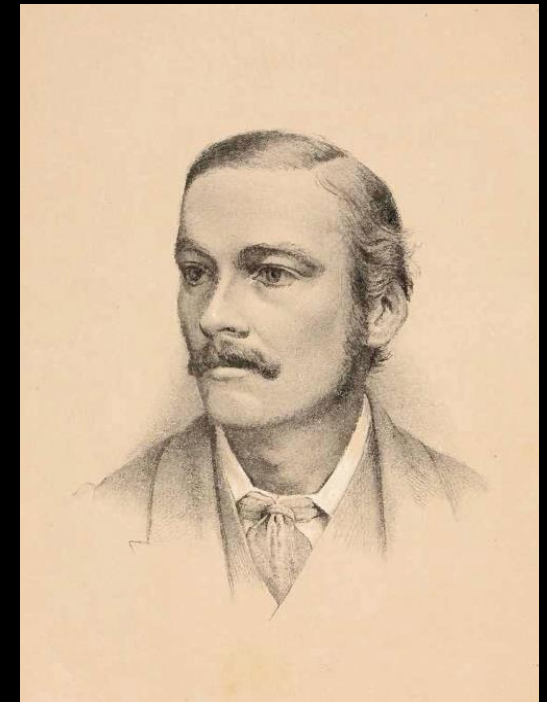
XIX век – расцвет сравнительной эмбриологии



Martin Heinrich Ratke
(1793-1860)



Karl Ernst von Baer
(1792-1876)



Francis Maitland Balfour
(1851-1882)

Карл фон Бэр – общепризнанный основоположник сравнительной эмбриологии, академик Петербургской академии наук. Объектами его исследований были зародыши *рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих*. В основу своих сравнительно-эмбриологических построений он положил *типологический принцип*. Этот принцип объясняет то или иное направление развития особей особенностями типа животных, к которому они относятся. Карл Бэр установил, что каждый морфогенетический тип животных (по Кювье, четыре типа: Позвоночные, Членистые, Мягкотелые и Лучистые) имеет свой особый план развития: радиальный, закрученный, симметричный и билатерально-симметричный. При этом Бэр сформулировал **закон эмбриональной дивергенции**, согласно которому общее для данного типа создается в эмбриогенезе раньше, чем частное (специальное) – *принцип развития от общего к частному*. Одновременно Бэр предложил ещё одно важное обобщение, т.н. **закон зародышевого сходства**: эмбрионы высшей формы данного типа никогда не бывают похожи на другую форму взрослого животного, но только на её зародыш

Генрих Ратке (Heinrich Ratke), немецкий анатом и эмбриолог [*Данциг, Кёнигсберг, прибалт. немец*], наблюдая за развитием представителей разных классов позвоночных, отметил у них сходство в протекании многих важнейших этапов развития. Ратке впервые *описал у позвоночных глоточные дуги*, которые у рыб становятся жаберными дугами, а у млекопитающих преобразуются в челюсти и слуховой аппарат, **формирование черепа, развитие половой, выделительной и дыхательной системы**. В 1832 году опубликовал большой труд «**Эмбриология человека и животных**». Благодарные коллеги и последователи зафиксировали его имя в названии структуры *кармана Ратке* – эмбрионального зачатка железистой части гипофиза.

Френсис Мейтланд Бальфур (Francis Maitland Balfour) [1851-1882, Эдинбург], английский зоолог и эмбриолог, член Лондонского королевского общества, профессор Кембриджского университета, где руководил кафедрой Морфологии животных. Бальфур развивал эволюционное направление в эмбриологии; ему принадлежат:

(1) исследования развития пластинчатожаберных (акуловых) рыб,

(2) очерки из морфологической лаборатории в Кембридже и

(3) одно из первых руководств по сравнительной эмбриологии.

(4) Его монография 1878 года «***On the development of Elasmobranch Fishes***» оказалась по признанию самых авторитетных биологов того времени, в том числе Ч. Дарвина, «высочайшим научным эталоном в истории эмбриологии позвоночных». К сожалению трагически погиб в Швейцарских Альпах.

Достижения
и
будущее
сравнительной эмбриологии

Научные достижения сравнительной эмбриологии в периоды её максимальной популярности:

1. На основании накопленных эмбриологических данных было сформулировано понятие *гомологии органов*
2. Создание *теории зародышевых листков*
3. Признание *замечательной эквивинальности завершающего этапа эмбрионального развития* – «фарингулы» и выдвижение гипотезы «песочных часов»
4. Систематизация данных сравнительной эмбриологии в виде *типов развития*.

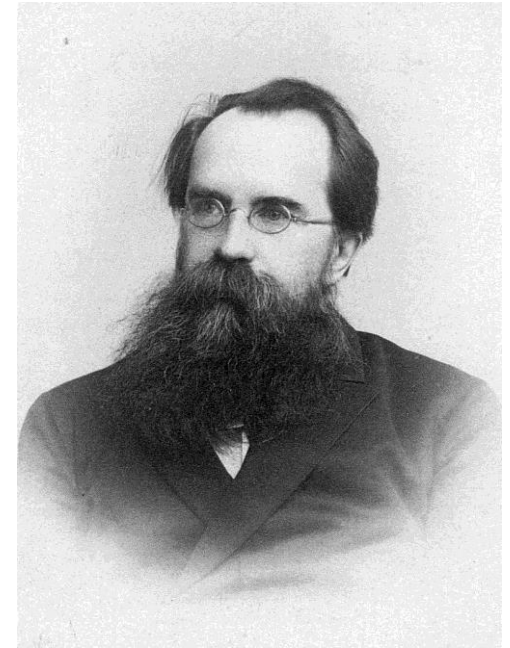
ТЕОРИЯ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ



Christian Pander
(1794 – 1865)

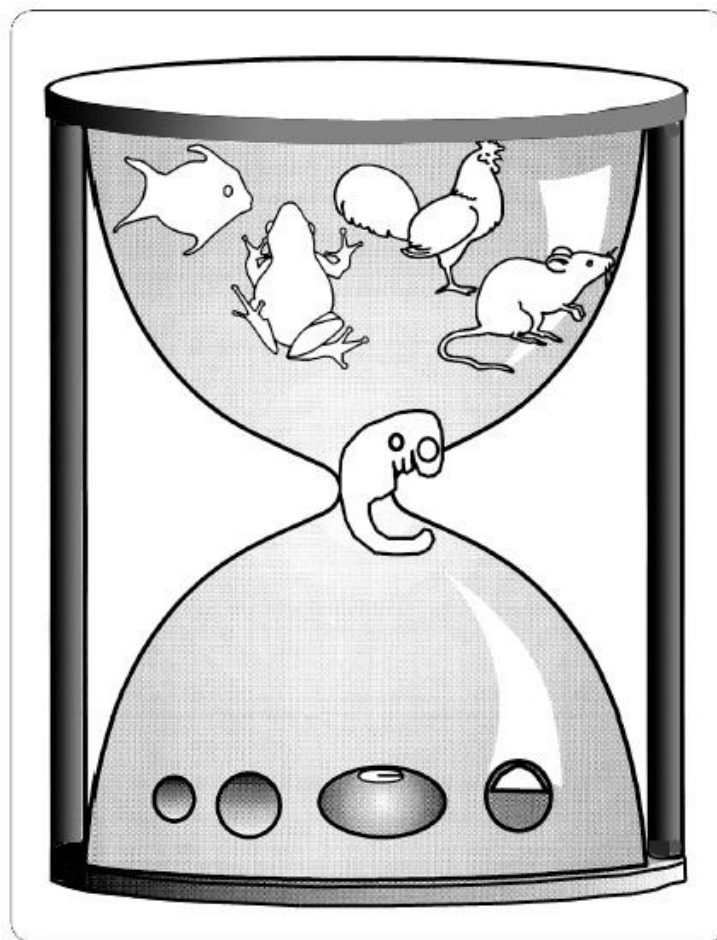
Термин «зародышевые листки» был введен Христианом Пандером (1817) для морфологического обозначения пластов клеток, в раннем развитии курицы. Пандер различал *слизистый*, *сосудистый* и *серозный* листки. В современной эмбриологической литературе наружный листок носит название *эктодермы*, средний – *мезодермы* и внутренний *энтодермы*. Каждый зародышевый листок является источником развития определенной совокупности органов.

Сравнительно-эмбриологические исследования А.О. Ковалевского позволили ему сделать принципиальное эмбриологическое обобщение, согласно которому в эмбриональном развитии беспозвоночных животных формируются те же зародышевые листки, что и обнаруженные у позвоночных.



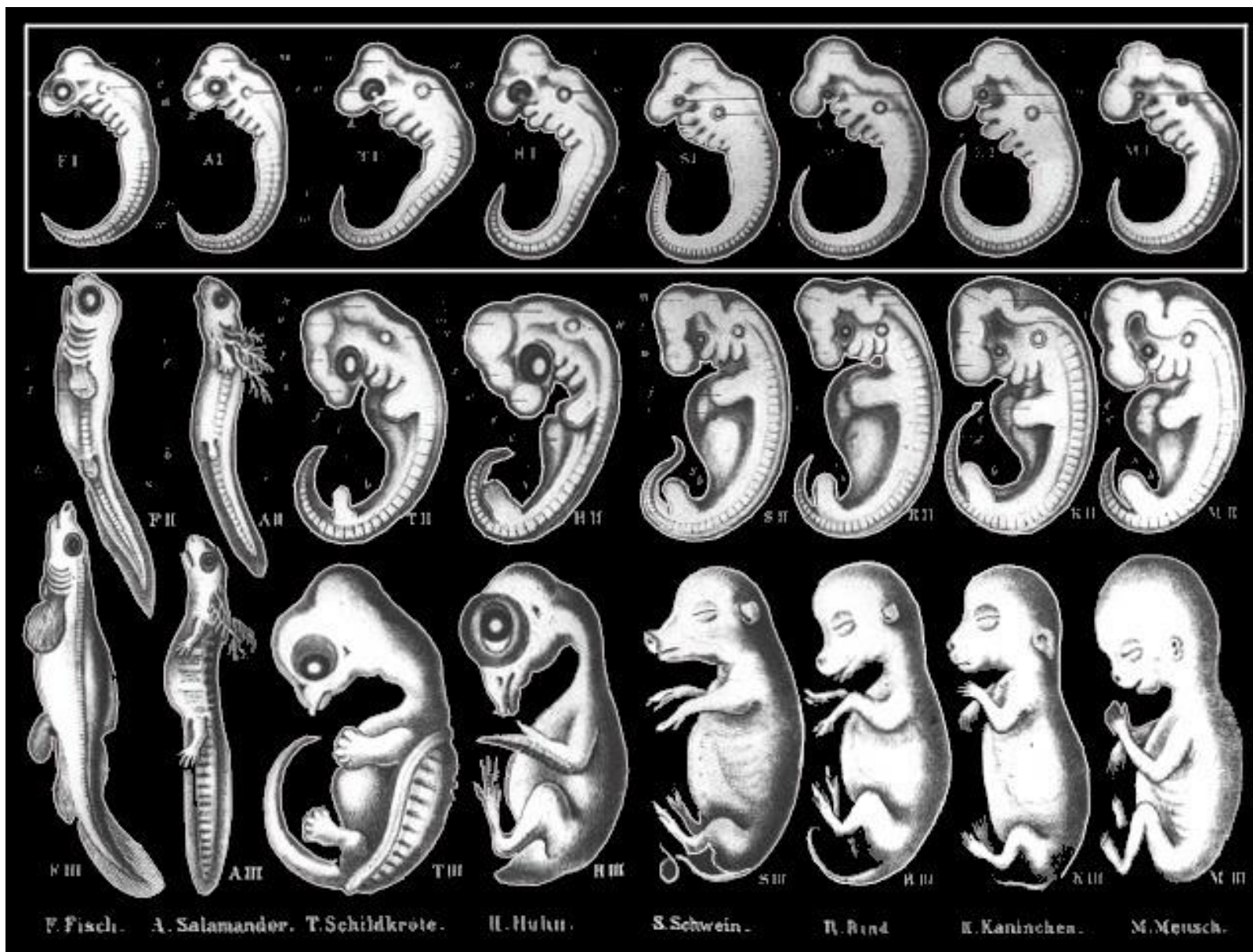
Александр Ковалевский
(1840 – 1901)

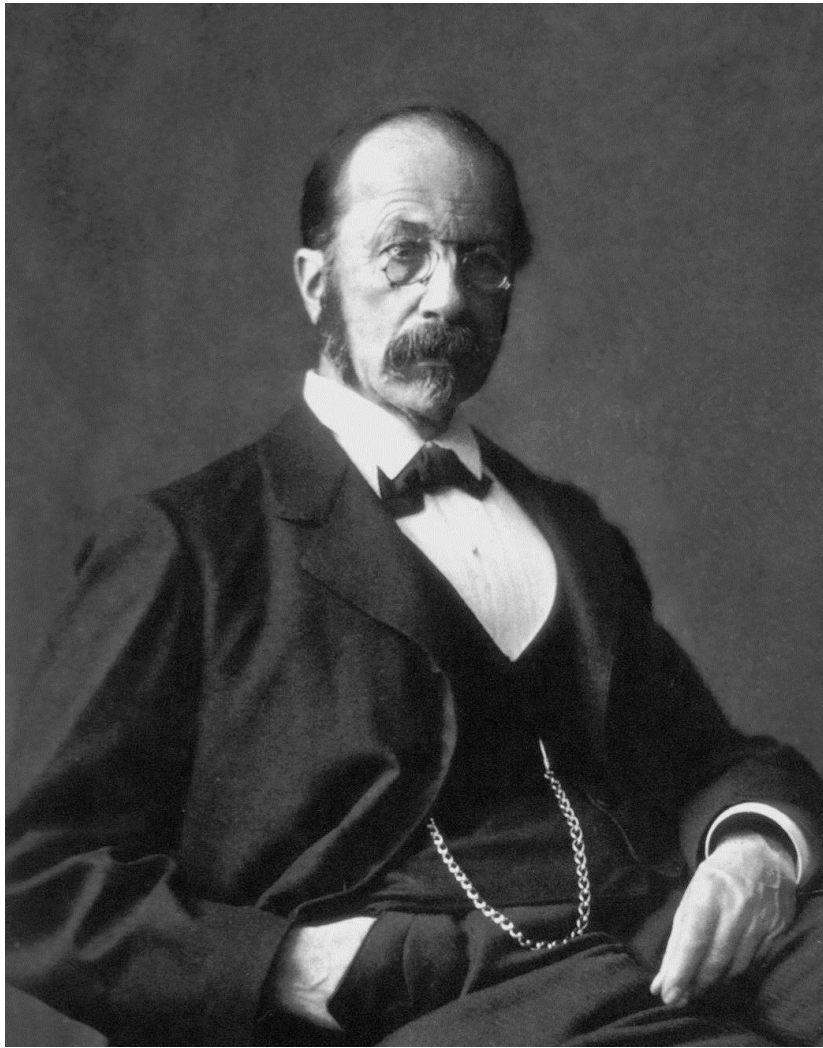
Гипотеза «Песочных часов» и «филотипическая стадия»



из (Richardson et al., 1997)

«Портретная галерея» Геккеля

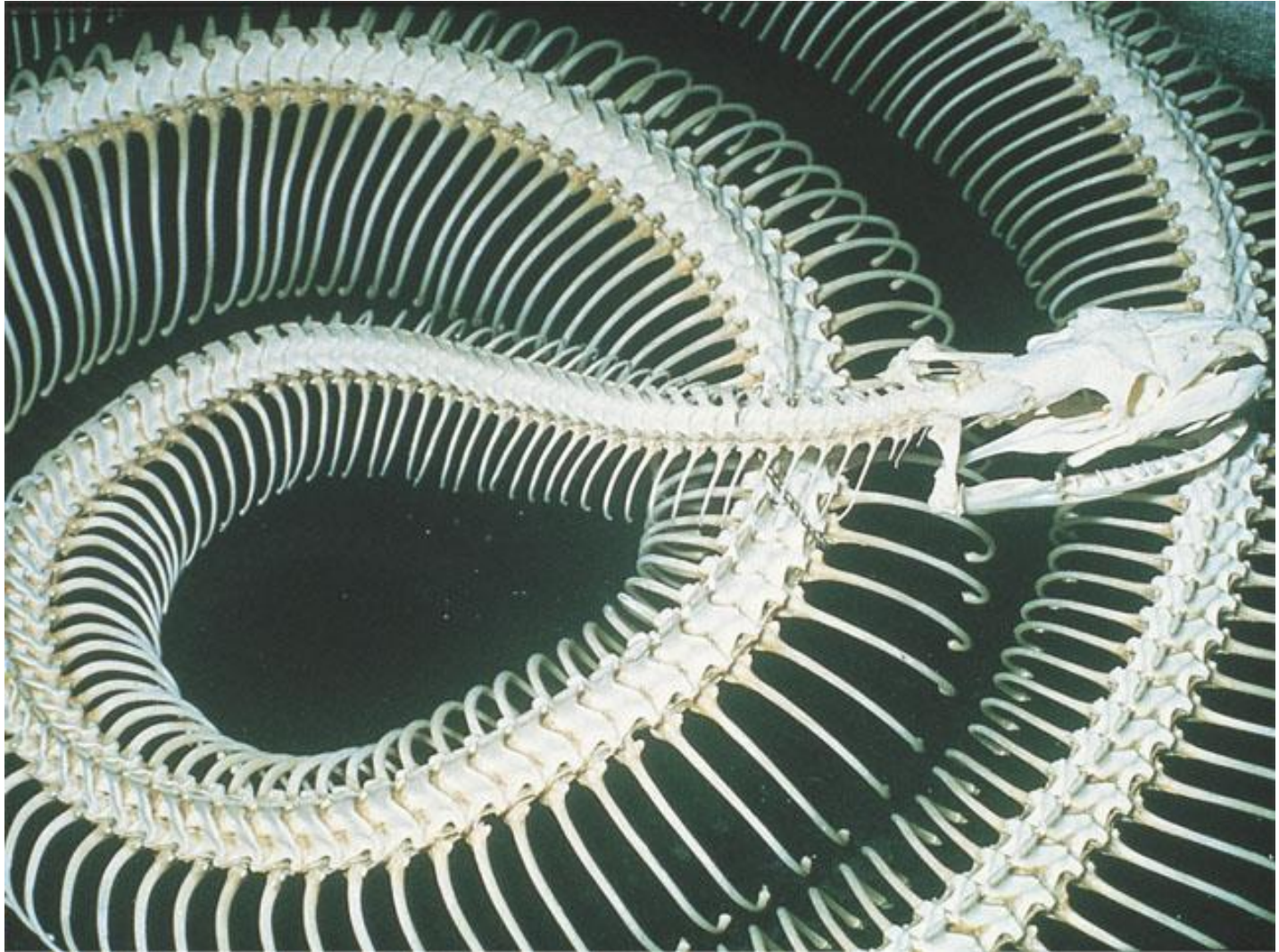




Wilhelm His
(1831-1904)

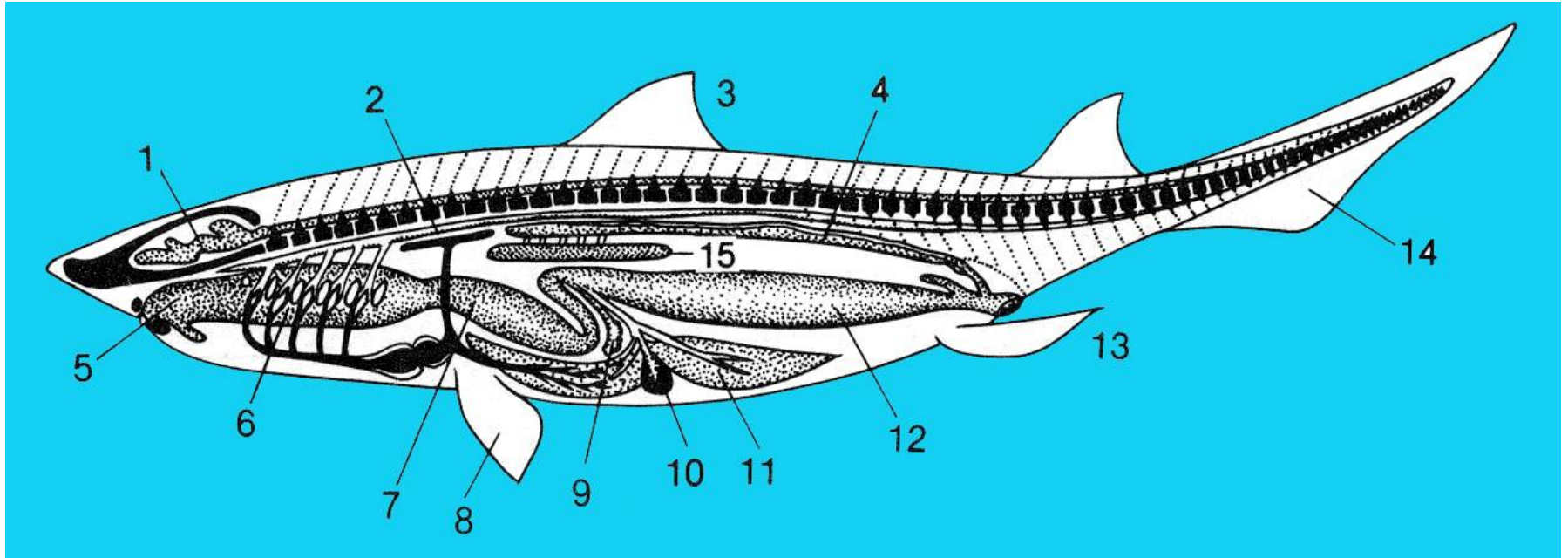
Вильгельм Гис – известный швейцарский анатом, гистолог и эмбриолог - родился в 1831 году в Базеле; изучал медицину в родном городе, затем в Берлине, Вюрцбурге и в Вене, в 1857 году стал профессором анатомии и физиологии в Базельском университете. В 1872 году В. Гис был приглашен на должность профессора анатомии в Лейпцигский университет. Из его работ широкую известность получили исследования роговой оболочки, лимфатических желез, исследования кроветворения и образования сосудов, соединительной ткани. Гис оставил заметный след в эмбриологии цыпленка, костистых рыб и человека. Он положил начало теории *парабласта*, и был одним из первых эмбриологов, кто пытался применять количественные подходы для характеристики развития.

Своим названием группа Позвоночных обязана своему осевому скелету (позвоночнику)



Общие черты организации Позвоночного

(самец акулы)



В дополнение к общим признакам хордовых для позвоночных типичными являются: подразделение тела на голову, туловище и хвост. Хорда, всегда закладывающаяся у эмбриона, затем почти во всех группах вытесняется позвоночником, как осевым скелетом. Передний конец осевого скелета преобразован в череп: *нейрокраниум* с головным мозгом из пяти отделов и висцеральную часть – опору для головной кишки. Нейрокраниум защищает также парные глаза, органы обоняния и лабиринт (внутреннее ухо). Позвоночные отличаются от всех других животных четырехкратным набором кластеров своих НОХ-генов. Возможно, это приобретение сыграло ключевую роль в эволюционном многообразии, которое так характерно для позвоночных.

[Из Хадорн и Венер, 1989]

Пояснения к предыдущему слайду «Общие черты организации Позвоночного»

1 – головной мозг; 2 – спинная аорта; 3 – спинной плавник; 4 – первичная почка; 5 – ротовая полость; 6 – глотка; 7 – желудок; 8 – грудной плавник; 9 – поджелудочная железа; 10 – желчный пузырь; 11- печень; 12 – средняя кишка; 13 – брюшной плавник; 14 – хвостовой плавник; 15 – семенник.

Позвоночные (Vertebrata) более сложно организованы и на генетическом, и на морфологическом уровнях по сравнению с Беспозвоночными.

У них возникли новые эмбриональные клеточные системы, такие, как *нейральный гребень*, *плагоды*, *костная ткань* (у Gnathostomata) и необыкновенно усложнились другие дефинитивные ткани, например, *мозг*.

Кроме того, позвоночные, благодаря дублированию (копированию) соответствующих генов, приобрели в ходе ранней эволюции значительно большее число семейств *транскрипционных факторов* и *сигнальных молекул*.



Кладограмма типа Хордовых

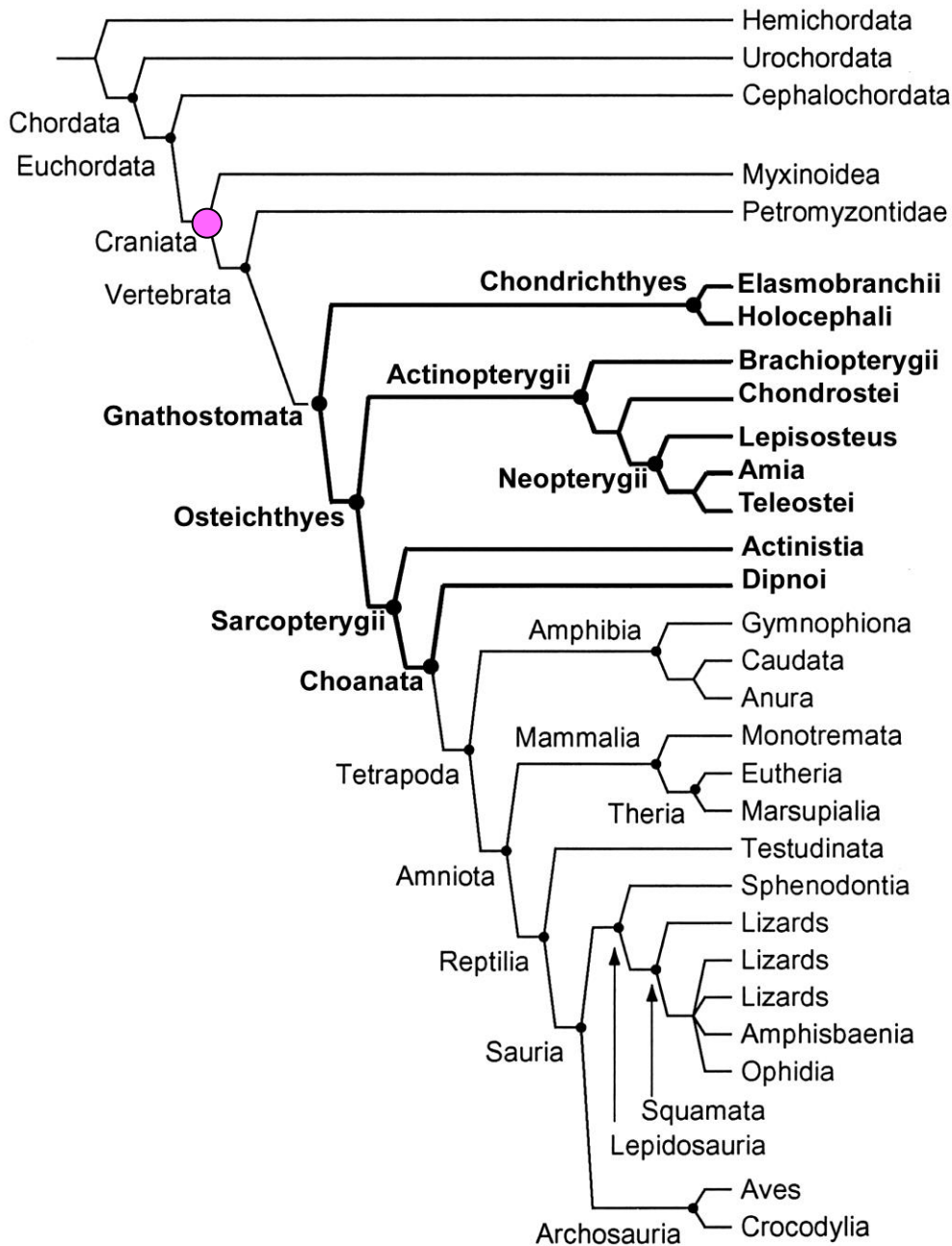


Отпечаток в аргиллите *Myllokunmingia* – одного из представителей Ченжанской (Chengjiang) фауны – формы, лежащей в основе ветви Craniata – Vertebrata. Возраст 550 миллионов лет (Ранний Кембрий)



Изображение реконструированного предка Craniata – *Myllokunmingia* из раннего Кембрия





Система CRANIATA (ЧЕРЕПНЫХ)

по David Canatello (2001)

**Возраст некоторых таксонов современных позвоночных
(Hotton, 1969; Schaeffer, 1969; и др.)**

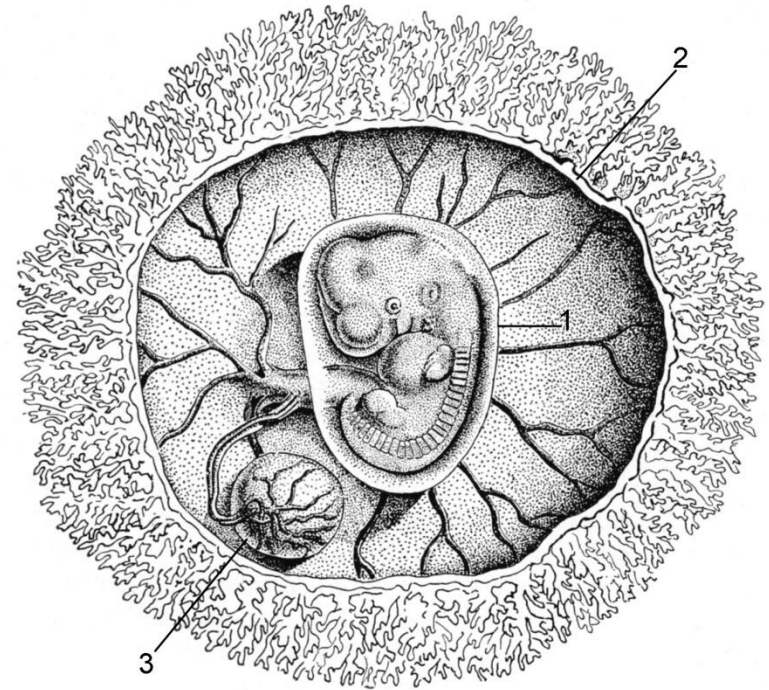
Период	Возраст нижней границы в млн. лет	Таксон
Антропогенный (антропоген)	3 - 4	<i>Homo sapiens</i> Австралопитек афарский ("Люси")
Неогеновый (неоген)	26	антропоморфные обезьяны
Палеогеновый (палеоген)	67	большинство отрядов
Меловой (мел)	137	современных позвоночных
Юрский (юра)	195	кл. Aves
Триасовый (триас)	240	кл. Mammalia н/отр. Teleostei п/кл. Archosauria
Пермский (пермь)	285	п/кл. Anapsida п/кл. Lepidosauria
Каменноугольный (карбон)	340	кл. Reptilia п/кл. Holocephali
Девонский (девон)	410	кл. Cyclostomata кл. Amphibia п/кл. Elasmobranchii кл. Chondrichthyes п/кл. Actinopterygii кл. Osteichthyes п/кл. Sarcopterygii
Силурийский (силур)	440	раздел Gnathostomata
Ордовикский (ордовик)	500	
Кембрийский (кембрий)	570	раздел Agnatha

Примечание: в скобках даны общеупотребительные сокращенные наименования геологических периодов.

Анамнии (Anamnia) – *внесистемная группа* позвоночных, объединяющая Бесчелюстных, Рыб и Земноводных. Это преимущественно водные животные, вся жизнь которых проходит в воде или тесно связана с водной средой на определенном отрезке их жизненного цикла (*Земноводные* – в период размножения). Название Anamnia – антитеза Amniota. Так называют животных, которые в своем развитии не имеют *амниона*.



Зародыш *D. rerio* в яйцевых оболочках в период органогенеза. Хорошо виден желточный мешок



Эмбрион человека в плодных оболочках в середине пятой недели. 1 – амнион; 2 – хорион; 3 – желточный мешок

КОНЕЦ ПРЕЗЕНТАЦИИ

Спасибо за внимание!