

Ефремов В.И.

# **ФЕНОМЕНОЛОГИЯ ОНТОГЕНЕЗА**

«ЭМБРИОЛОГИЯ» - это наука о развитии эмбриона.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ предполагает прогрессивные последовательные изменения, приводящие к становлению жизнеспособного половозрелого организма.

Эти изменения не ограничиваются только эмбриональным периодом, но продолжаются, по существу, в течение всей жизни индивидуума. Именно поэтому, эмбриология очень скоро после своего зарождения превратилась в науку о развитии организма в ходе всего жизненного цикла, т.е. в науку об **ОНТОГЕНЕЗЕ**.

# 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, часто отвергаются 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.

Онтогенез (от греч. *on ontos* – существующее; и ... *genesis* – возникновение, происхождение) – индивидуальное развитие организма, охватывающее все изменения, претерпеваемые им от момента рождения и до окончания жизни. Термин был предложен Эрнстом Геккелем. Онтогенез – такое же неотъемлемое свойство жизни как и эволюция. Он присущ живому всех уровней организации от вирусов до многоклеточных организмов. Но в отличие от эволюции *онтогенез – это развитие по программе, заложенной в геноме*. Более того, онтогенез – это *телеономический* (целенаправленный) процесс, конечной целью которого является размножение особи.

Характеризуя особенности эмбрионального развития, профессор А. Дондуа подчеркнул существенную необычность этого процесса, а именно его *амбивалентность* (двойственность). В самом деле, развитие это явление включающее два, на первый взгляд, противоположные процесса. С одной стороны, это создание новых поколений индивидуумов, сохраняющих видовую идентичность и, при этом, обеспечивается преемственность и постоянство форм; а с другой стороны, благодаря процессу развития, возникают новые формы (на всех уровнях организа-



ции) и тем самым поддерживается величайшее многообразие проявления жизни (Дондуа, 2018).

Кроме этого следует помнить, что онтогенез многоклеточных организмов включает две динамики – *развитие* и *рост*, т.е. усложнение организации и увеличение размеров. И то, и другое есть следствия увеличения количества клеток (пролиферации), их дифференциации и морфогенеза.

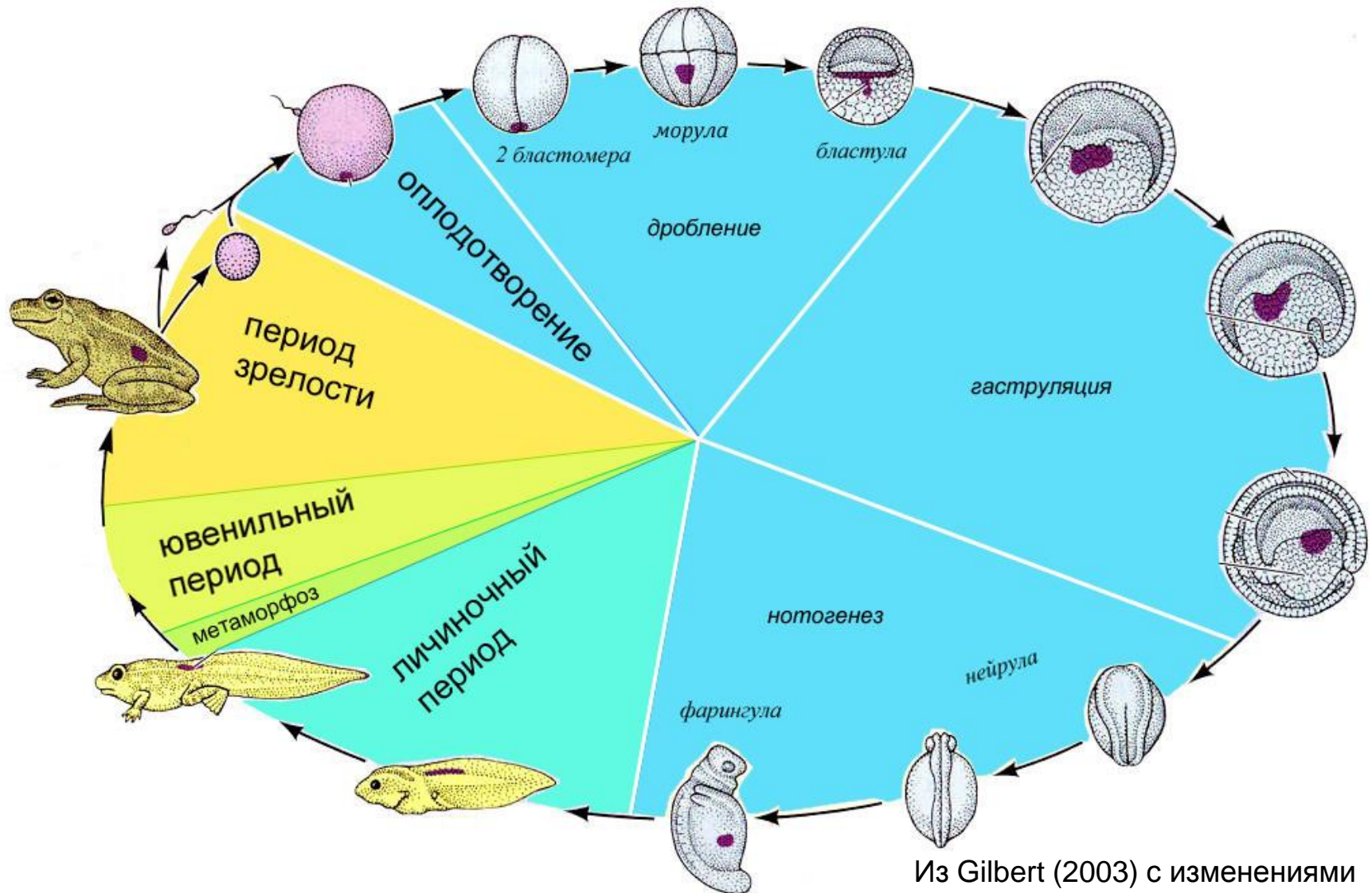
## ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Всё развитие от оплодотворения до смерти животного вписывается в строго определенную последовательность событий (стадий), представляющих жизненный цикл особи (см. слайд ★)

Онтогенез и жизненный цикл не всегда тождественные понятия. Часто ЖЦ более емкое явление, включающее несколько онтогенезов.

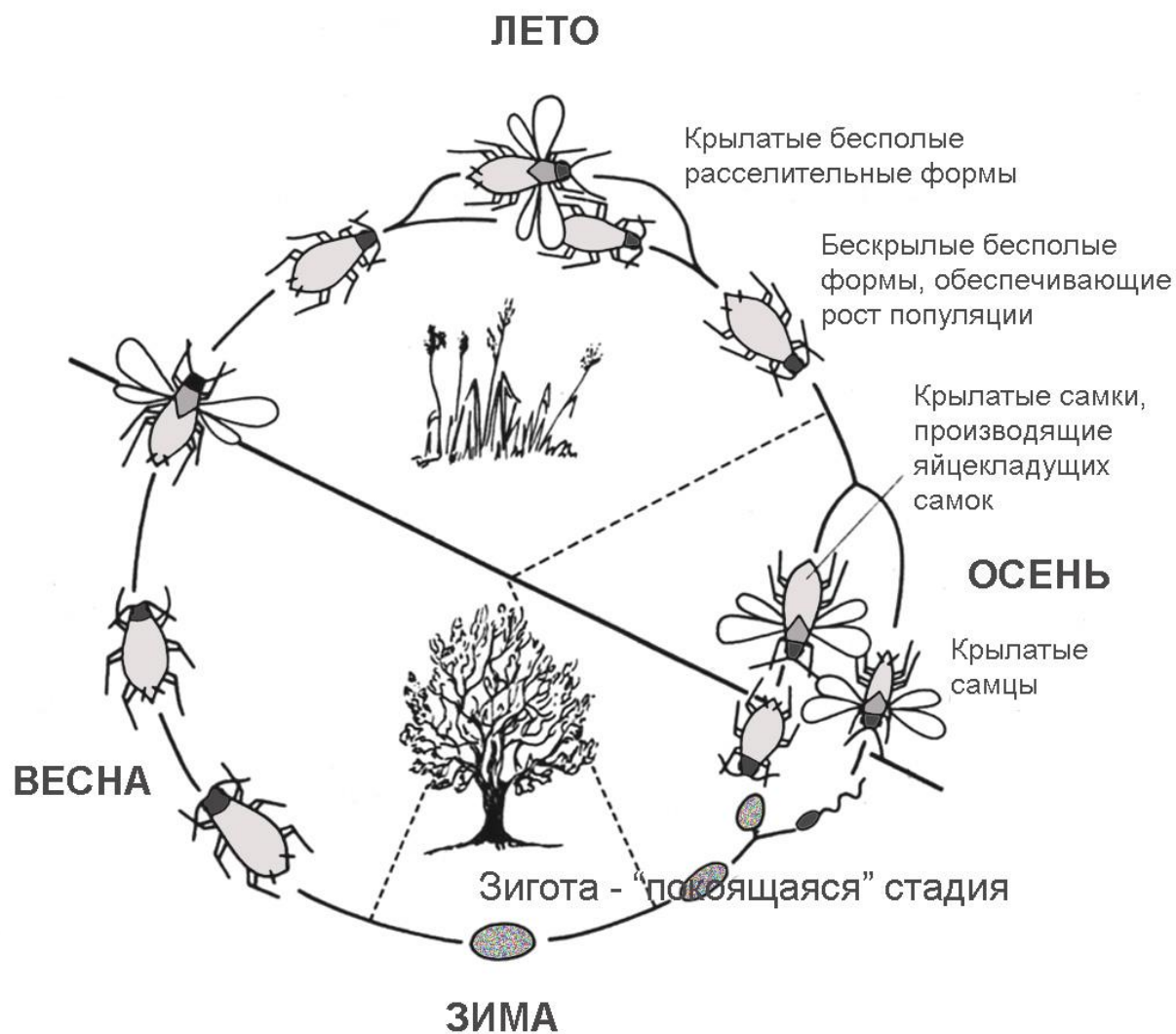
Для Metazoa начальным моментом жизненного цикла и, следовательно, онтогенеза принято считать *зиготу*. (Зигота – от греч. ΣΥΓΟΤΟΣ – соединенные вместе; одноклеточная стадия развития вслед за оплодотворением).

# Жизненный цикл лягушки *Rana pipiens*

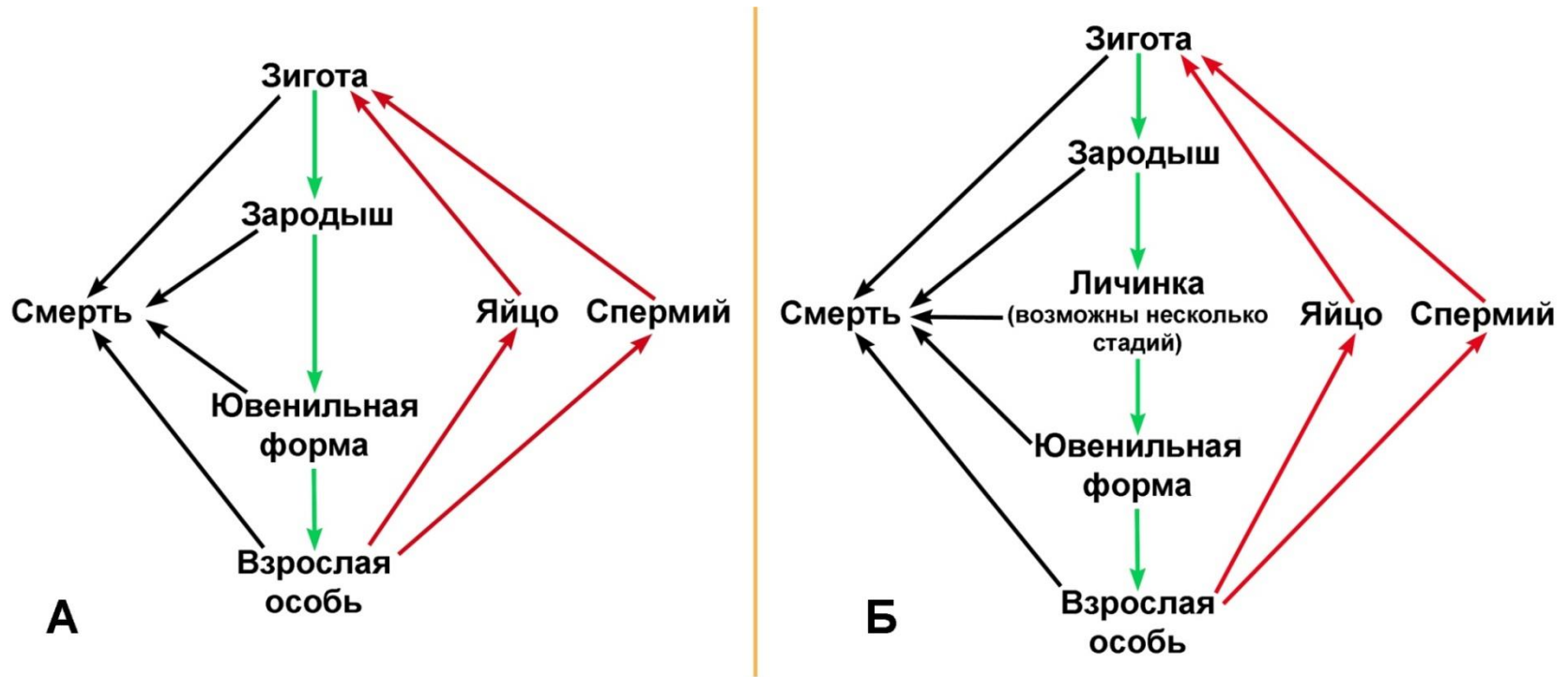


# Жизненный цикл как ряд сменяющих друг друга онтогенезов

У однодомных тлей (Aphidinea) зимуют яйца, из которых вылупляются девственные *самки-основательницы*, дающие начало ряду партеногенетических бескрылых поколений путем *живорождения*. Летом появляются крылатые *самки-мигранты*, образующие новые колонии на растениях того же вида; к осени развивается *обоеполое поколение*, оплодотворенные самки которого откладывают зимующие яйца.



# ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КАК ОДИН ОНТОГЕНЕЗ



Позвоночным метагенез не свойственен, и жизненный цикл у них предстает как один онтогенез. В таком качестве ЖЦ позвоночных выступает в двух формах: при *прямом развитии* в виде так называемого «простого ЖЦ» (А), характерного, например, для амниот (Пресмыкающихся, Птиц и Млекопитающих), и в виде «комплексного ЖЦ» (Б) при *непрямом развитии* (с личинкой и метаморфозом). Вторая форма присуща ЖЦ большинства анамний.

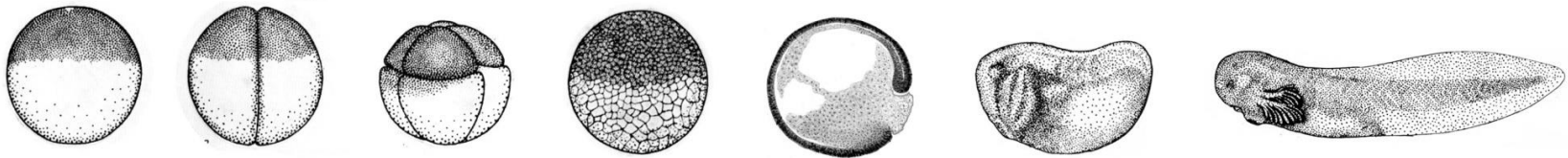
**Понятие - тип развития** (в авторском варианте «план развития») было введено в научную литературу Карлом Бэрром (1828 г), который пришёл к заключению, что *каждому типу организации взрослых форм соответствует свой «план развития»*. Однако в его время дать развёрнутую характеристику многих типов развития не представлялось возможным из-за крайней скудности данных по развитию не только отдельных видов, но и целых типов животных. По существу, отсутствовала «эмбриология беспозвоночных». И выделенные Бэрром четыре типа развития различались в основном видом симметрии позднего зародыша.

Вот эти 4-е типа:

- *Лучеобразный* – *evolutio radiata* (медузы, морские звёзды)
- *Завитой* – *evolutio contorta* (брюхоногие моллюски)
- *Симметричный* – *evolutio gemina* (черви и членистоногие)
- *Двусимметричный* – *evolutio bigemina* (позвоночные)

# Главные типы развития Черепных (Craniata)

## ГОЛОБЛАСТИЧЕСКИЙ ТИП РАЗВИТИЯ (*XENOPUS LAEVIS*)



ЗИГОТА

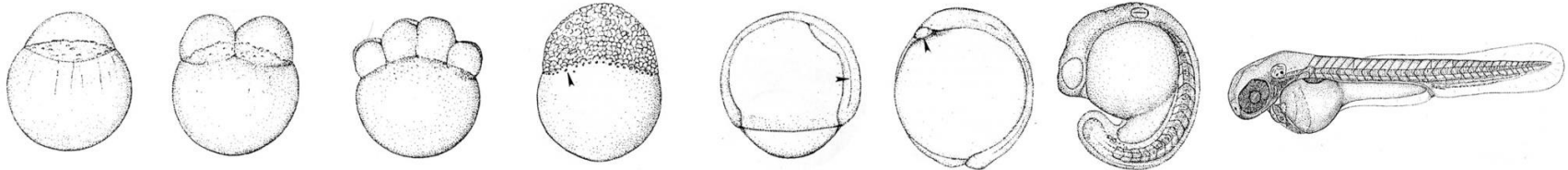
ДРОБЛЕНИЕ

БЛАСТУЛА

ГАСТРУЛА

ХВОСТОВАЯ ПОЧКА

ЛИЧИНКА



## МЕРОБЛАСТИЧЕСКИЙ ТИП РАЗВИТИЯ (*DANIO RERIO*)



## Голобластический и меробластический типы развития позвоночных

У позвоночных отчетливо прослеживаются два типа развития, в основе которых лежат две разные стратегии усвоения питательных веществ, запасенных в яйце в ходе оогенеза.

Для голобластического типа развития характерно полное (голобластическое) дробление *плазмолецитального яйца* (Соин, 1981), в ходе которого желток оказывается интернализированным во всех клетках (бластомерах), и его ассимиляция осуществляется их индивидуальным структурным аппаратом. В измельчении желтка или транспорте его метаболитов могут участвовать клеточные мембраны (Elinson et al, 2007). Все эти особенности развития низших Позвоночных подготовили независимое возникновение **меробластического типа развития** у *Миксин, Пластинчатожаберных и Костистых рыб*, которые имеют телолецитальные яйца, дискоидальное дробление с образованием дискобластулы, гастрюляцию путём инволюции с элементами ингрессии.

Меробластическое развитие свойственно животным с *сегреголецитальными (обособленно-желтковыми) яйцами* [от лат. *segrego* – отделять, изолировать, исключать и греч. *lekithos* – яичный желток]. В них желток территориально и, по-видимому, структурно обособлен в виде сферической массы от анимального скопления свободной цитоплазмы. Во время дробления, называемого *неполным, меробластическим* или *дискоидальным*, делится только свободная цитоплазма, сконцентрированная на одном из полюсов в виде диска или небольшой выпуклости. Возникающие при этом клетки желтка не содержат

или содержат небольшое количество мелкодисперсного желтка. При меробластическом развитии проблема трофики зародыша, (а у анамний, и ранней личинки), решается путем обрастания желточной сферы незародышевыми производными трех зародышевых листков с образованием на ранних стадиях специального *провизорного органа* - *желточного мешка*. У некоторых групп, например, у Teleostei, наружный слой цитоплазмы представлен особым многоядерным синцитиальным слоем (*перибластом*).

Эмбриологические различия между двумя типами развития не ограничиваются только характером дробления и формированием провизорного желточного мешка. Они обнаруживаются почти во всех фазах развития: *гаструляции* (отсутствие выраженного бластопора и полости первичной кишки), *нотогенеза* (запоздалое коммитирование, формирование и спецификация некоторых органных систем) и др.

Меробластическое развитие возникало в эволюции хордовых пять раз – в линиях, ведущих к Миксинам, Хрящевым рыбам, Костистым рыбам, Кистеперым рыбам и Амниотам (Collazo et al., 1995). В этой классификации в качестве базового признака выступает способ дробления, точнее, полнота деления яйцеклетки. И это кажется вполне оправданным, т.к. и последующая гастрюляция протекает в соответствии с характером дробления. Само дробление зависит от организации яйца. В этой классификации в качестве базового признака выступает способ дробления, точнее, полнота деления яйцеклетки.



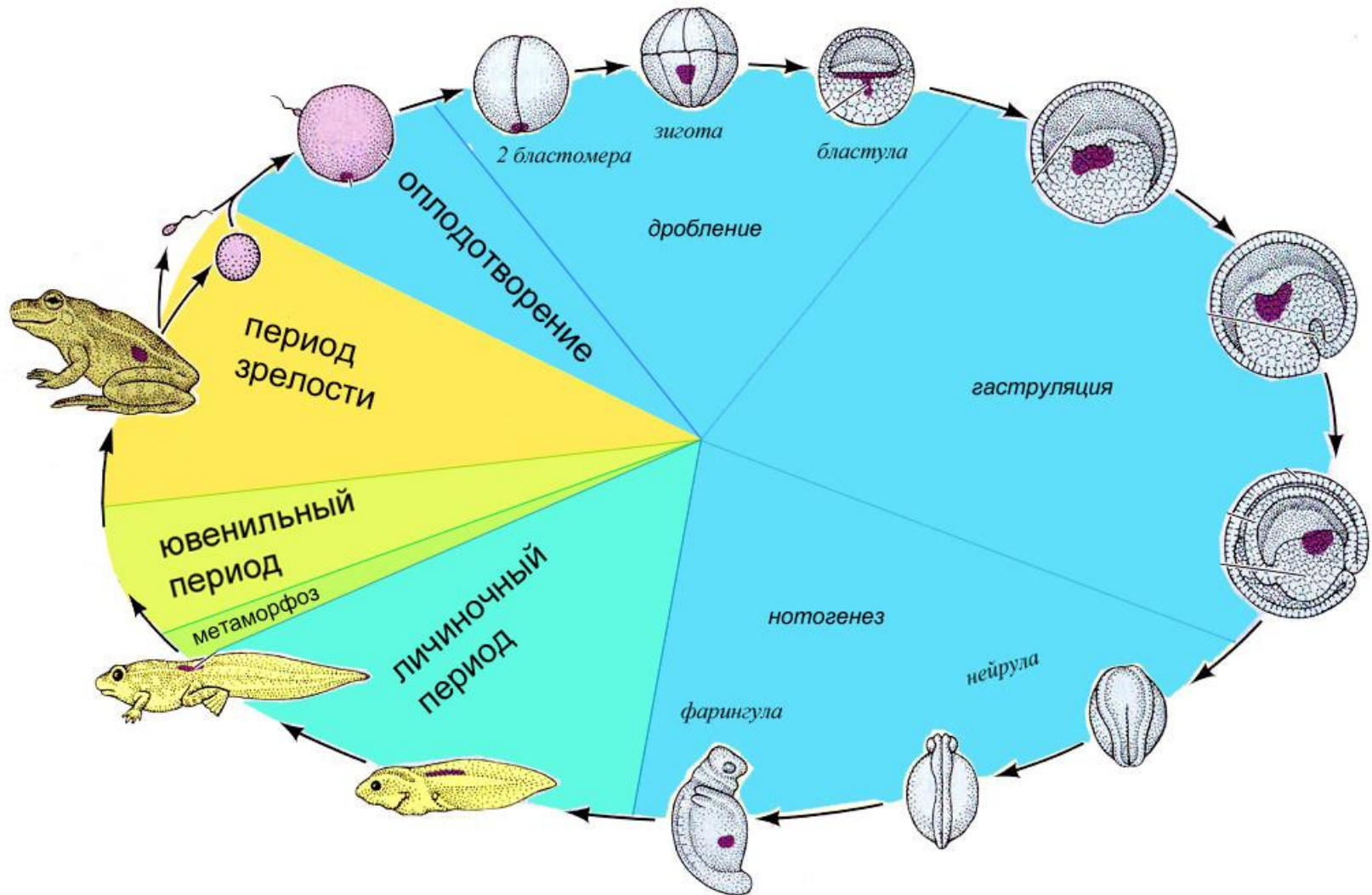
# Периодизация онтогенеза

В непрерывной цепи онтогенетических преобразований можно выделить отрезки или промежутки биологического времени (возраста), в течение которых развивающиеся организмы различаются своей *морфологией и биологией*.

Такие отрезки онтогенеза, имеющие разную длительность, характеризующиеся преобладанием тех или иных формообразовательных процессов и особенностями связей развивающегося организма с окружающей средой обозначают в определенной иерархической последовательности как **стадии, фазы и периоды** развития.

Стадии развития – относительно короткие отрезки онтогенеза, различающиеся по некоторым морфологическим признакам, носящим часто количественный характер. Например, стадия 8 бластомеров; стадия 32 бластомеров; стадия 10 пар сомитов и т.п. Так как онтогенез, как правило, непрерывен, то разделение его на стадии всегда произвольно и может различаться у разных авторов. Для строгой унификации представлений служат т.н. *таблицы стадий нормального развития*.

# Жизненный цикл лягушки *Rana ripiens*



Из Gilbert (2003) с изменениями

# ЕДИНИЦЫ ПЕРИОДИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА ПОЗВОНОЧНЫХ

Фазы развития.

Морфогенетические процессы, составляющие содержание развития в данный момент онтогенеза и определяющие характерные признаки стадий. В онтогенезе позвоночных выделяют фазы: *гаметогенеза, оплодотворения, дробления, гаструляции, нотогенеза, органогенеза, роста и гистогенеза (тканевой дифференцировки)*.

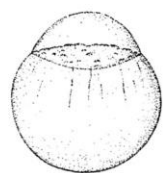
Например, в фазе *дробления* выделяют *стадии 2, 4, 8 и т.д... бластомеров*. Или в ранней *гаструле* птиц отмечают возраст зародышей по степени развития и размерам первичной полоски, обозначая стадии: *ранней, средней и дефинитивной* полоски. Деление это порой оказывается весьма условно, и, чтобы избежать произвола и выработать единый принцип узнаваемости создаются специальные *таблицы стадий*. Разработка таких таблиц (***стадирование***) довольно кропотливый, но очень важный процесс, всегда считался совершенно необходимым (паспортным) для введения того или иного объекта исследования в реестр лабораторных (модельных) объектов.

Некоторые из этих таблиц с течением времени становятся общепризнанными и незаменимыми, как, например, таблицы развития куриного эмбриона по Гамбургеру и Гамильтону (Hamburger & Hamilton, 1951) или таблицы стадий развития рыбки “полосатого Данио” (Kimmel et al., 1995).

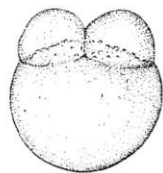
***Периоды развития*** – самые протяженные временные интервалы, являющиеся важнейшими единицами онтогенеза позвоночных. Периоды онтогенеза различаются уровнем организации, достигнутым развивающимся организмом, характером преобладающих на протяжении периода формообразовательных процессов и особенностями биологических связей организма со средой его обитания.

В онтогенезе позвоночных обычно выделяют четыре периода, каждый из которых включает разное количество фаз и стадий развития:

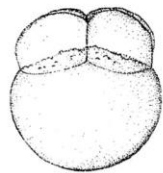
- 1. Эмбриональный* (зародышевый) период;
- 2. Ларвальный* (личиночный) период;
- 3. Ювенильный* (период полового созревания);
- 4. Репродуктивный* (период размножения).



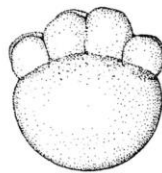
1-cell  
0.2 h



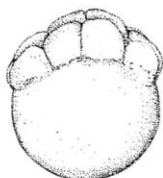
2-cell  
0.75 h



4-cell  
1 h



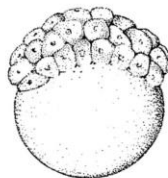
8-cell  
1.25 h



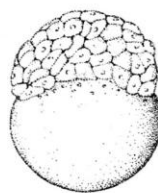
16-cell  
1.5 h



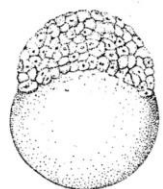
32-cell  
1.75 h



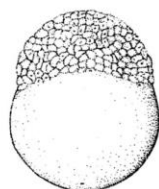
64-cell  
2 h



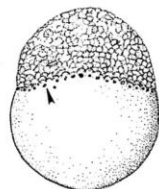
128-cell  
2.25 h



256-cell  
2.5 h



512-cell  
2.75 h



1k-cell  
3 h



high  
3.3 h

Пример стадирования онтогенеза *Danio rerio*.

В данном фрагменте таблицы представлены изображения зародышей на стадиях от «зиготы» до так называемой «высокой» бластулы (3,3 часа после оплодотворения). Указанный темп изменений зародыша зарегистрирован при температуре воды 28°C за 3,3 часа.

По Kimmel et al.,(1955)

Следует помнить, что подобное деление всего онтогенеза на временные отрезки всегда субъективно и, прежде всего, отражает особенности аналитической деятельности человека при познании явлений бытия. И, тем не менее, установление определенных временных рамок при описании развития несомненно способствует предметному обсуждению процессов в развитии, а главное, обеспечивает некий однотипный взгляд на состояние развивающегося организма в каждый данный момент времени.

# Эмбриональный период

(главная роль, основные события, стадии, фазы и временные параметры)

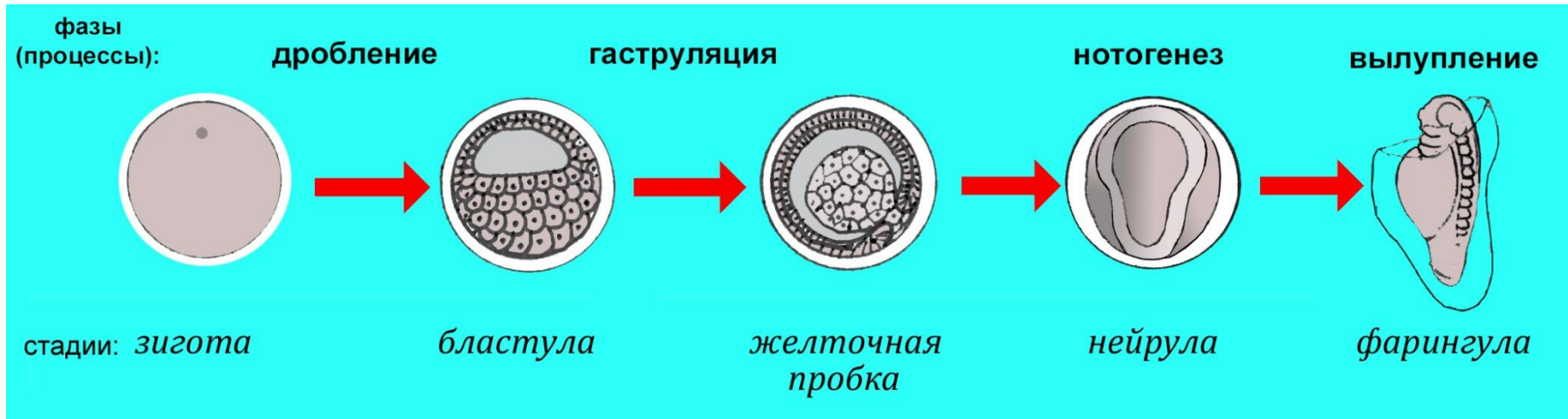


Схема последовательных событий в эмбриональном периоде земноводных

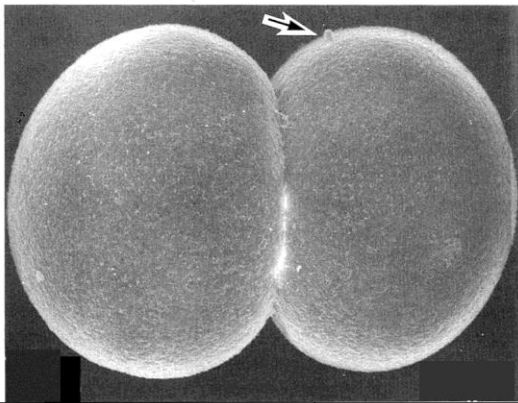


# Два типа дробления яиц Хордовых

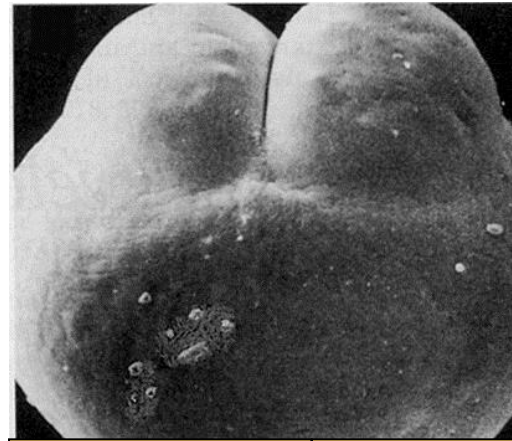
ГОЛОБЛАСТИЧЕСКОЕ

И

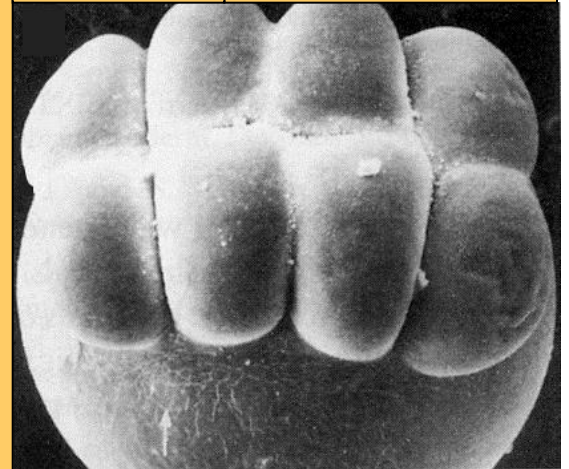
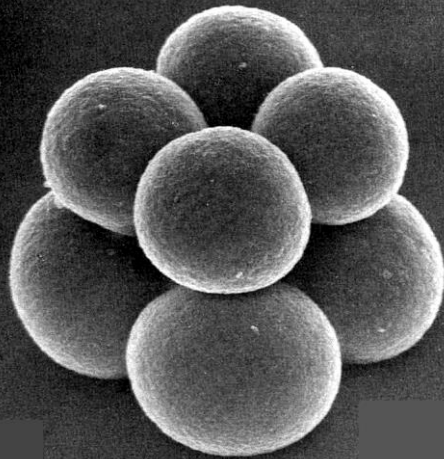
МЕРОБЛАСТИЧЕСКОЕ



1



2



*Ланцетник*

*Костистая рыба*



Что характерно для эмбрионального периода после оплодотворения. Прежде всего, происходит очень быстрое увеличение клеточности. Достигается этот рост количества клеток, благодаря особому характеру митотических циклов (*палинтомические циклы*) и крайней *быстротечности и синхронности* их. Завершается фаза интенсивного дробления по выравниванию ядерно-цитоплазматического отношения.

Некоторым позвоночным животным свойственен очень ранний *импринтинг* (наметка) осей симметрии, замена радиальной симметрии на билатеральную. Эта смена типа симметрии у разных групп имеет разную природу и совершается под влиянием внешних по отношению к яйцу факторов; пока известны два из них. Это - момент и *место вхождения сперматозоида* в яйцеклетку (анамнии) и *силы гравитации* (амниота, по крайней мере, птицы). *Детерминация* осей симметрии – не одномоментный акт, а постепенный процесс; иногда он завершается уже в первом зиготическом цикле, когда происходят важные ультраструктурные преобразования и транслокации некоторых структур (например, кортикальная ротация) (Anura), а иногда – в начале гастрюляции (Птицы).

**Ооплазматическая сегрегация и её следствие.** В процессе дробления происходит не только увеличение клеточности, но и перераспределение и обособление в составе клеток разных зон определённых морфогенетических факторов (*детерминант*), т.е. создаётся предпосылка для *морфогенетической разнородности (гетерогенности) дробящегося яйца*. Дробление завершается стадией **бластулы**.

**Бластула.** На этой стадии происходят важнейшие изменения в характере и длительности митотических циклов, начинает проявлять себя отцовский геном (транскрипция зиготического генома), с этой стадии обнаруживается и постепенно усиливается мобильность клеток и дистантные взаимоотношения между клетками разных участков бластулы (*индукционные взаимодействия*). Во время раннего дробления у *Xenopus*, по-видимому, транскрибируется незначительное число генов (Yang et al., 2002). По большей части ядерные гены активируются не раньше двенадцатого клеточного цикла (Newport, Kirschner, 1982а,б). В это время начинается дифференциальная экспрессия различных генов, и бластомеры становятся подвижными. Это изменение, называемое **переходом на средней бластуле**, или ***midblastula transition***, МВТ имеет для развития зародыша ключевое значение.

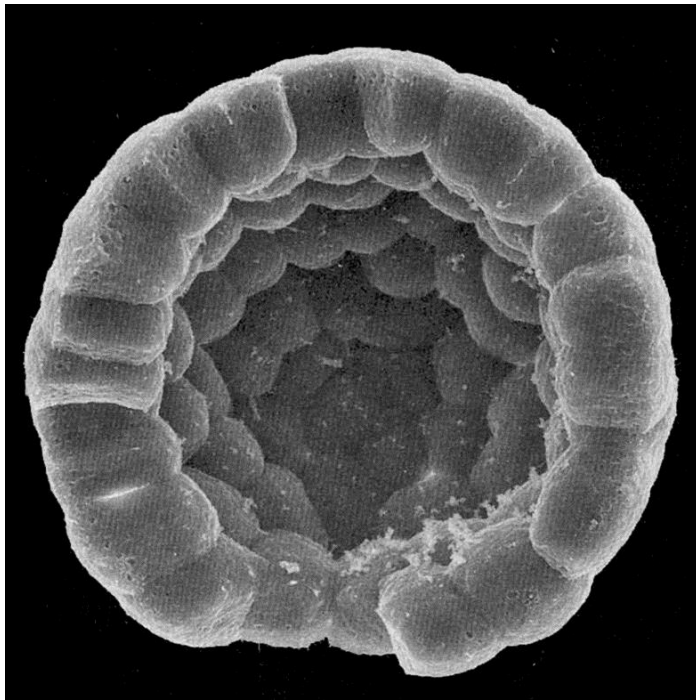
Предполагается, что МВТ наступает в результате того, что по мере деления клеток *некий цитоплазматический фактор, ингибирующий транскрипцию, титруется новообразованным хроматином*; об этом можно судить по тому, что время МВТ может быть изменено экспериментально путем варьирования соотношения хроматина и цитоплазмы в клетке (Newport, Kirschner, 1982а,б; Edgar et al., 1986). Таким образом, дробление начинается сразу после оплодотворения и заканчивается вскоре после стадии достижения зародышем нового соотношения объемов ядра и цитоплазмы.

Одной из причин МВТ на средней бластуле служит демети́лирование некоторых промоторов. У *Xenopus* (в отличие от млекопитающих), высокий уровень метилирования наблюдается в хромосомах как отцовского, так и материнского происхождения. Однако на стадии поздней бластулы промоторы генов, активируемых на МВТ, уже не метилированы. Утрата метильных групп не отмечена на промоторах тех генов, которые не активируются в МВТ. Вероятно, демети́лирование некоторых промоторов может играть решающую роль в регуляции времени экспрессии генов в МВТ (Stancheva et al., 2002).

Словом, в процессе дробления и на стадии бластулы совершаются активные процессы подготовки зародыша к гастрюляции, т.е. к важнейшему морфогенетическому спектаклю.

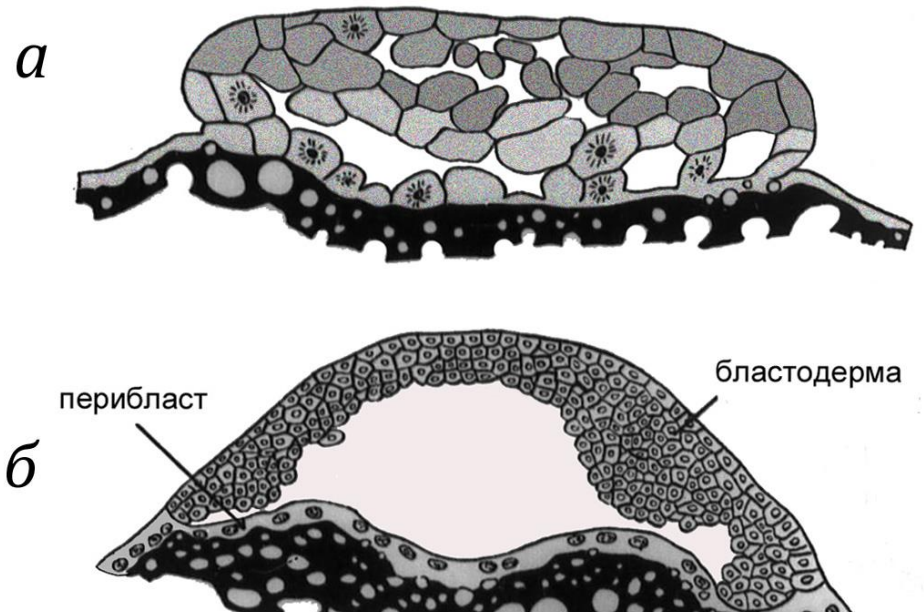
# Бластула

целобластула



*Ланцетник*

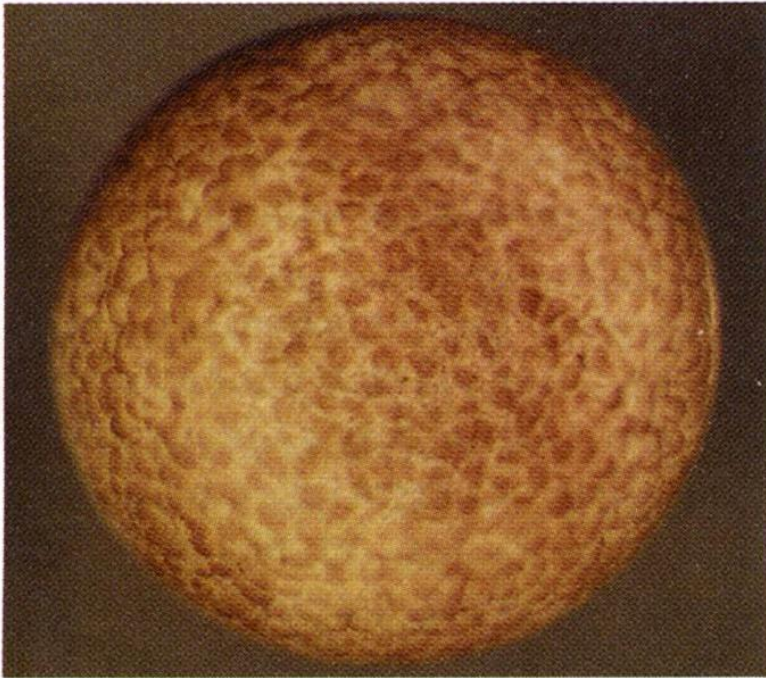
стерробластула (а)  
и дискобластула (б)



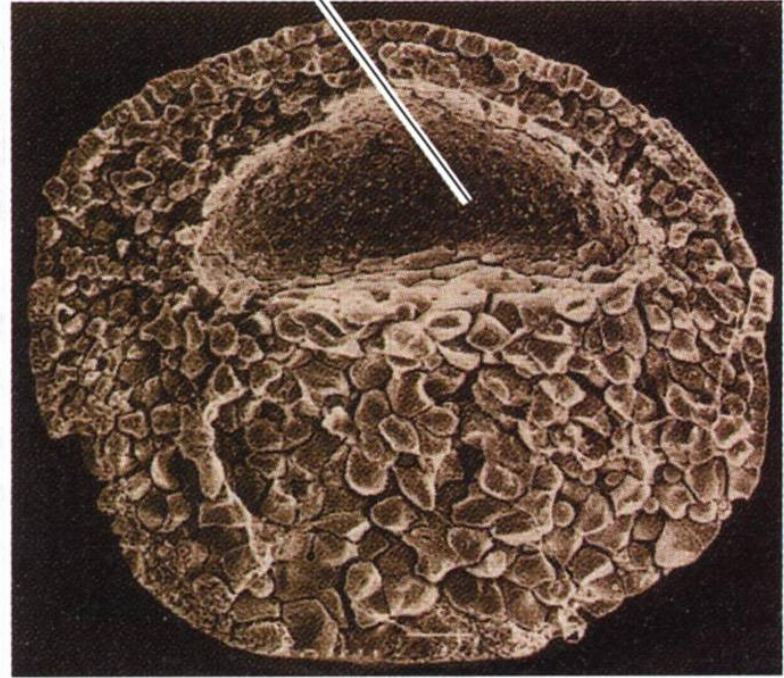
*Костистая рыба*

# Неравномерная целобластула Xenopus

**А** вид с анимального полюса

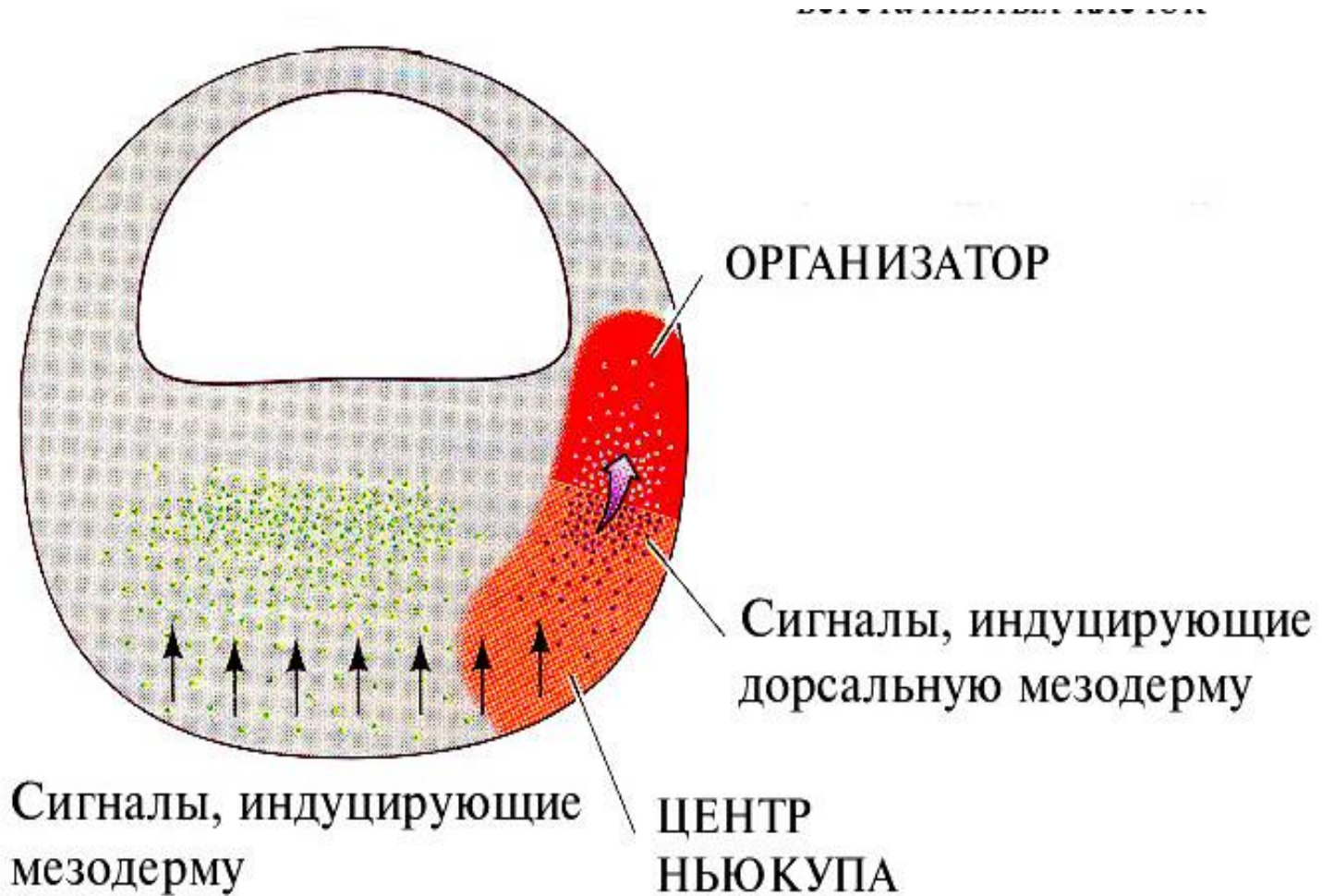


**Б** бластоцель





# Взаимодействия клеток в бластуле Xenopus



# События на стадиях бластулы и их морфогенетическая роль

1. Продолжающееся увеличение клеточности. *Палинтомия* делений клеток
2. Выравнивание *ядерно-плазменного* отношения и завершение дробления
3. Появление *бластоцеля*. Территориальное разобцение клеточных комплексов
4. Возникновение *центров морфогенетической активности*, например, центра Ньюкупа (Nieuwkoop center).
5. Синтез рецепторного аппарата клеток. Ранние глобальные индукции
6. *Импринтинг* зародышевых осей; разные инициаторы и указатели векторов
7. Активация в ядрах бластулы отцовских аллелей, вызывающая их морфогенетическая активность, которая обнаруживается прежде всего по *дифференциальной экспрессии разных генов*. Этот момент приходится у многих позвоночных на стадию средней бластулы. Средне-бластульный переход (Midblastula transition, MBT) и изменения с ним связанные: *преобразование режима пролиферации, появление клеточной мобильности и клеточных аффинитетов*.

ГАСТРУЛЯЦИЯ  
В  
ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ПОЗВОНОЧНЫХ

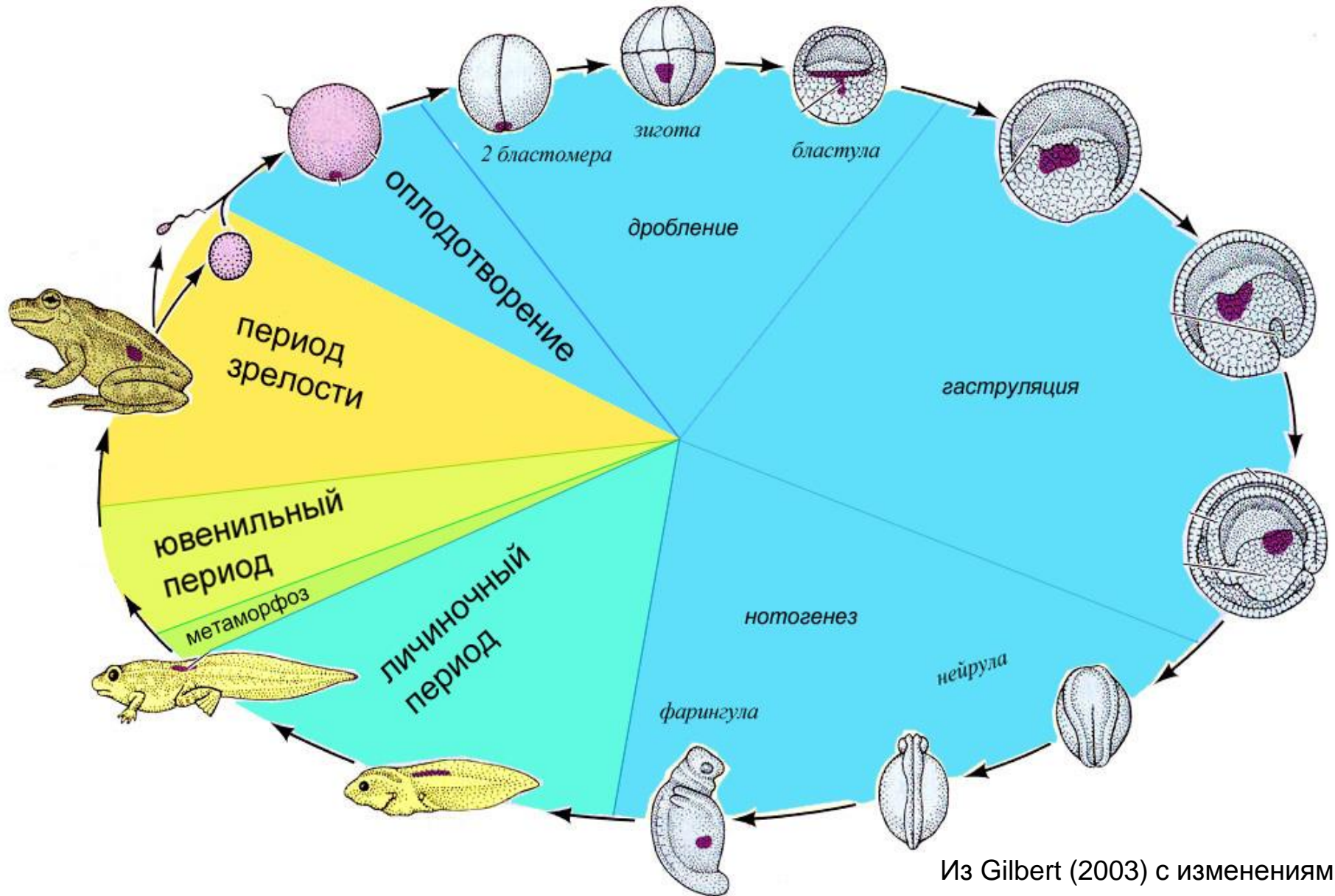




В ходе гаструляции за счёт клеточных *транслокаций* (перемещений) как в составе пластов (*инволюция*; случаев чистой инвагинации у краниопозвоночных не зарегистрировано), так и за счёт индивидуальной мобильности (*ингрессия, иммиграция, деляминация*) достигается интернализация (погружение) клеток внутрь, в результате которой ранее разобщенные территории зародыша, оказываются в непосредственном соседстве и, наоборот. Начинается новый этап их взаимодействий, результатом которого будет новое усложнение организации, ведущее к нотогенезу и органогенезам.

**Две главные формы интернализации:** *интернализация с помощью «открытого бластопора» и интернализация с «закрытым бластопором»* (David Shook & Ray Keller (2008)). В процессе гаструляции зародыш преобразуется вначале в двухслойную и вскоре в трёхслойную конструкцию. В ходе этих преобразований формируются зародышевые листки: *эктодерма, мезодерма и эндодерма*. Эти процессы могут осуществляться в течение разного времени и часто совпадать с другими морфопроцессами, такими, как например, обрастание желтка (*обдукция*), преобразование нейральной пластинки в нейральную трубку (*нейруляция*), сегментация параксиальной мезодермы (*сомитогенез*). Особенно продолжительна гаструляция у амниот.

# Жизненный цикл лягушки *Rana pipiens*



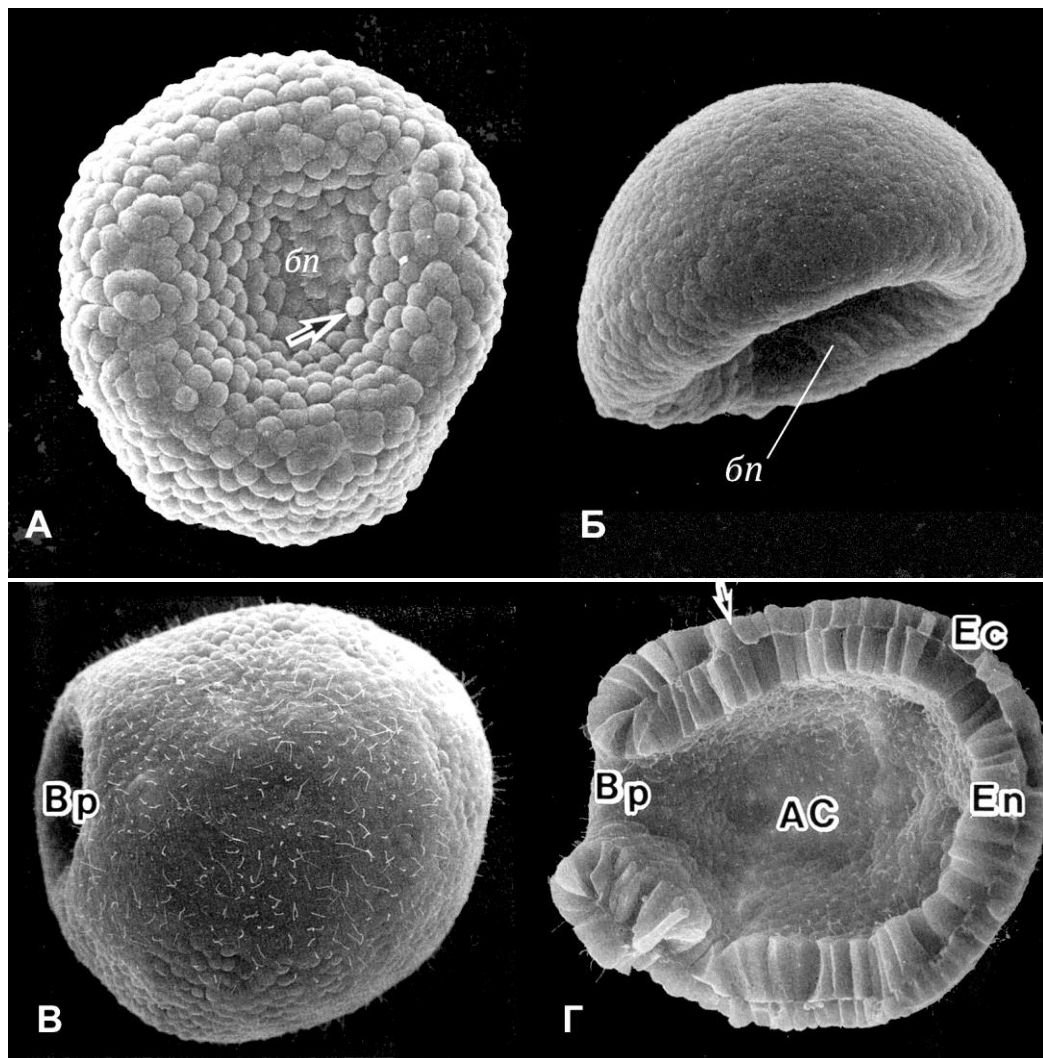
Из Gilbert (2003) с изменениями

# ИНТЕРНАЛИЗАЦИЯ – КЛЮЧЕВОЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ДВИЖЕНИЕ КЛЕТОК В ГАСТРУЛЯЦИИ

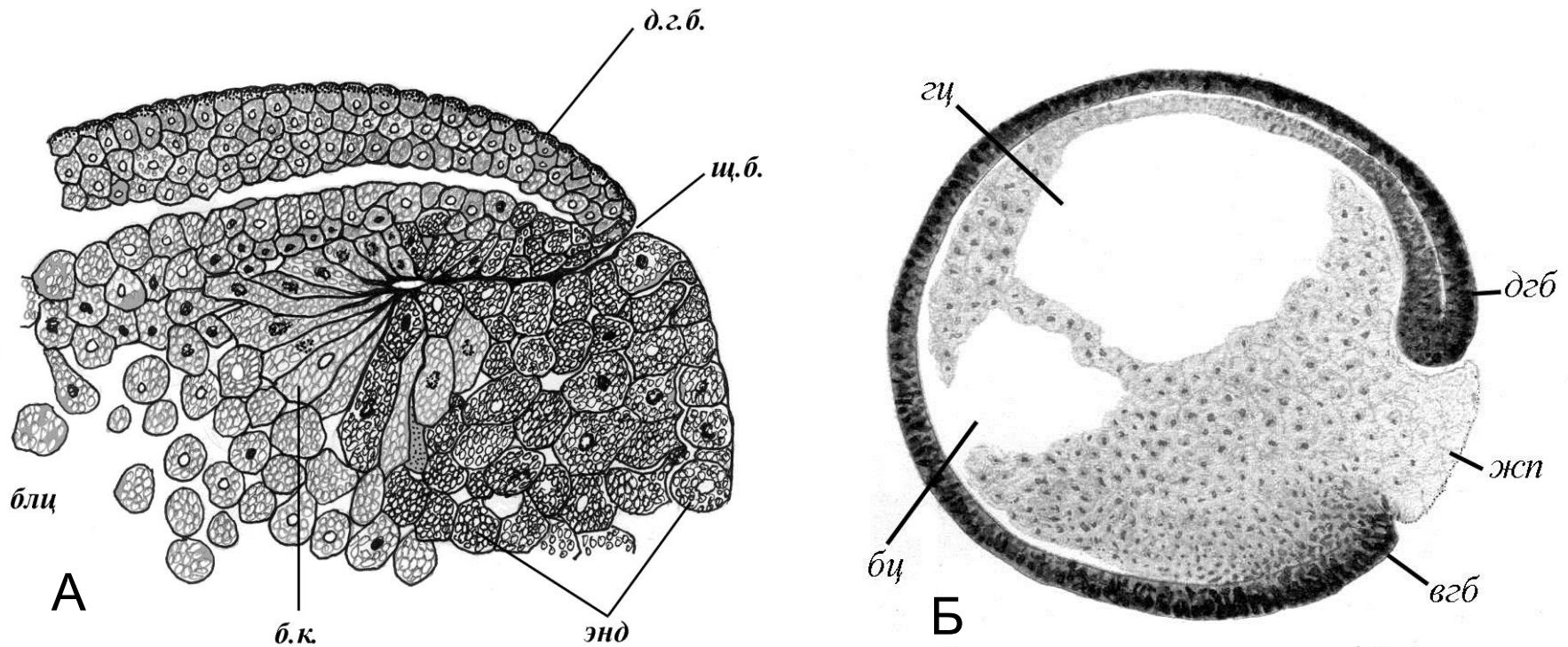
Формы интернализации при гастрюляции у  
позвоночных:

- Инвагинация (впячивание),
- инволюция (подворачивание),
- ингрессия (иммиграция),
- деляминация (расслоение))

Инвагинация в развитии по голобластическому типу  
(Ланцетник). Пример «открытого» бластопора



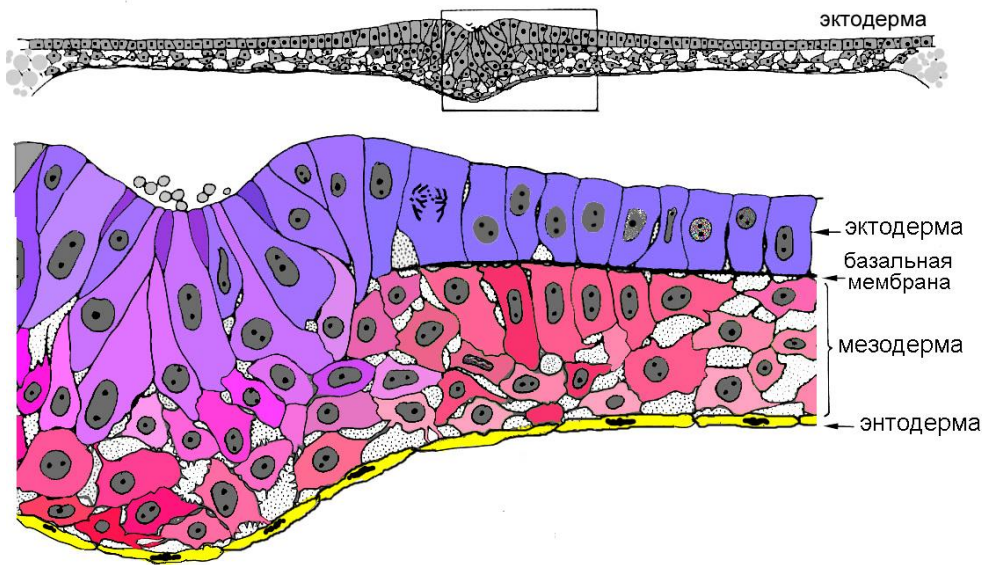
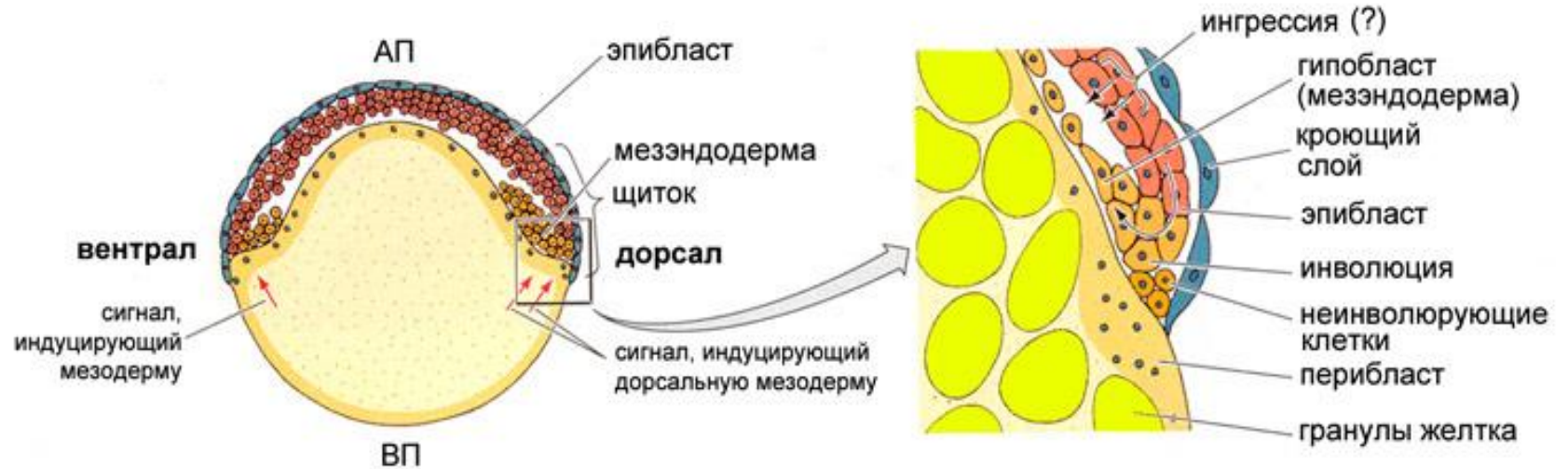
# Инволюция (подворачивание) – модификация инвагинации



Гаструляция у травяной лягушки, *Rana temporaria* (сагиттальные срезы). (А) Ранняя гастрюла вскоре после завершения инвагинации (б.к. – бутылковидные клетки); (Б) Поздняя гастрюла, завершающаяся инволюцией (стадия «желточной пробки»). дгб и вгб – дорсальная и вентральная губы «открытого» бластопора. [Рисунки препаратов из коллекции кафедры эмбриологии СПбГУ]

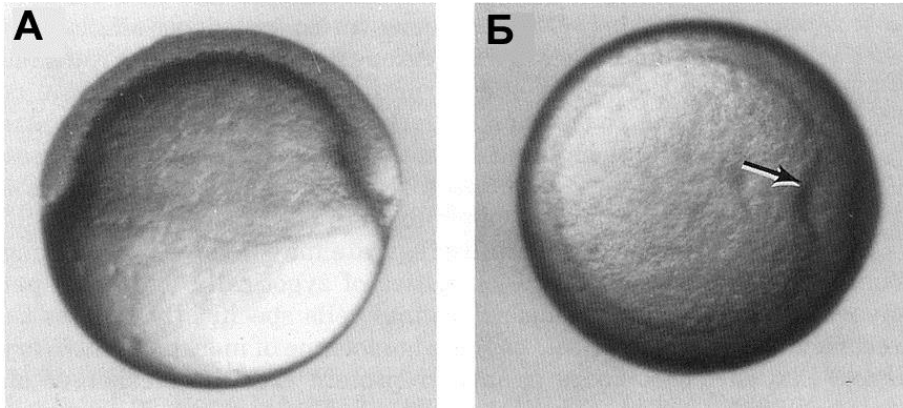


# Гастрюляция при «меробластическом типе» развития



Очень часто при развитии по «меробластическому типу» интернализация осуществляется через «закрытый бластопор». Как это происходит, например, у Костистых рыб (верхняя схема) или у Птиц (нижний рисунок). У последних в качестве такого бластопора выступает «первичная зародышевая полоска»

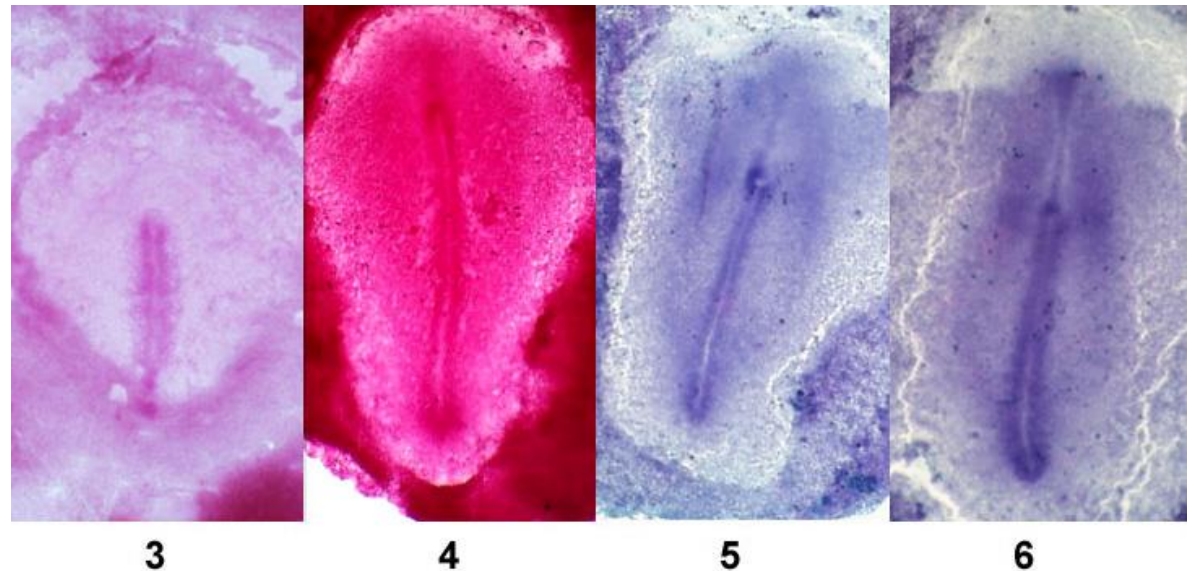
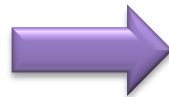
# Гастрюляция при меробластическом типе развития



Стадия «зародышевого щитка» у *Danio rerio* (Teleostei)

А. Вид с левого бока; Б. Вид сверху. Стрелка – передняя граница зародышевого щитка

Стадии средней (3), дефинитивной (4) зародышевой полоски, головного отростка (5) и головной складки (6) в развитии зародыша курицы (Aves)



# МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ГАСТРУЛЯЦИИ

1. Во время гастрюляции происходит детерминация зародышевых осей, спецификация переднезадней оси в частности
2. Интернализация (погружение клеток), в результате которой ранее разобщенные территории зародыша, оказываются в непосредственном соседстве.
3. В ходе интернализации зародыш преобразуется вначале в двухслойную, а затем и в трехслойную конструкцию
4. В результате гастрюляционных преобразований формируются зародышевые листки: *эктодерма*, *энтодерма* (эндодерма) и *мезодерма*.
5. Эти события могут совершаться в течение разного времени и часто сопрягаются с другими морфопроцессами, например, с обрастанием желтка (*обдукцией*), преобразованием нейральной пластинки в нейральную трубку (*нейруляцией*), сегментацией параксиальной мезодермы (*сомитогенезом*).



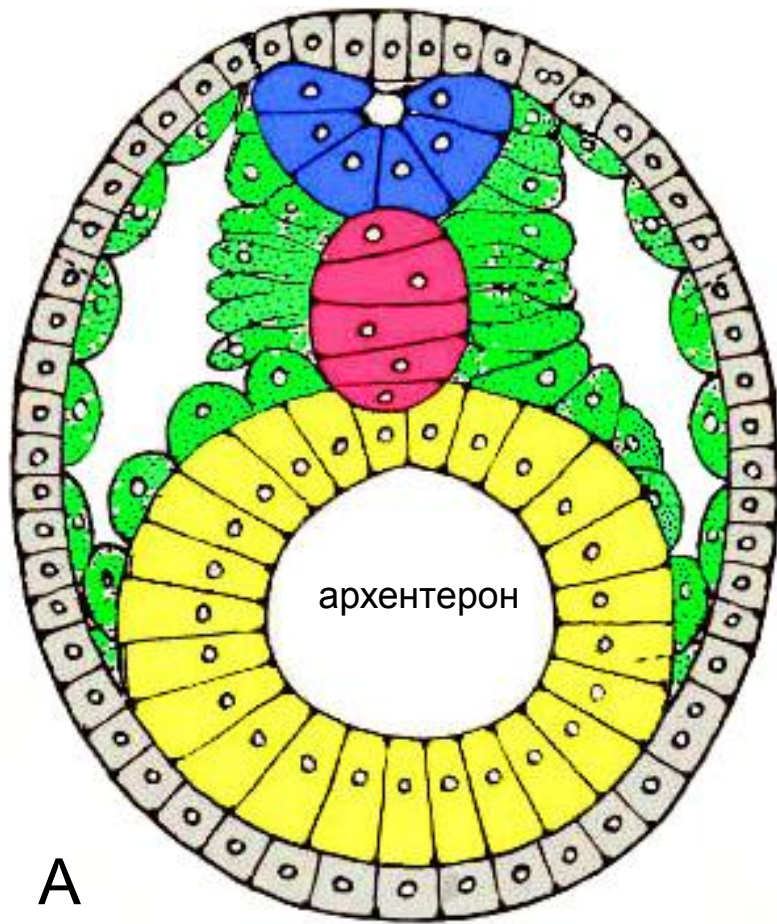
# НОТОГЕНЕЗ

**Нотогенез** (от гр. NOTOS – спина, хребет и гр. GENESIS – возникновение, происхождение) буквально означает возникновение спины. Это процесс образования осевого комплекса зачатков, который у Позвоночных располагается в дорсальной области тела и в который входят: нейральная трубка, эктомезенхима (нейральный гребень), осевая мезодерма в виде хорды, параксиальная мезодерма в виде сомитов, промежуточная мезодерма (нефротом).

Нотогенез осуществляется в несколько этапов:

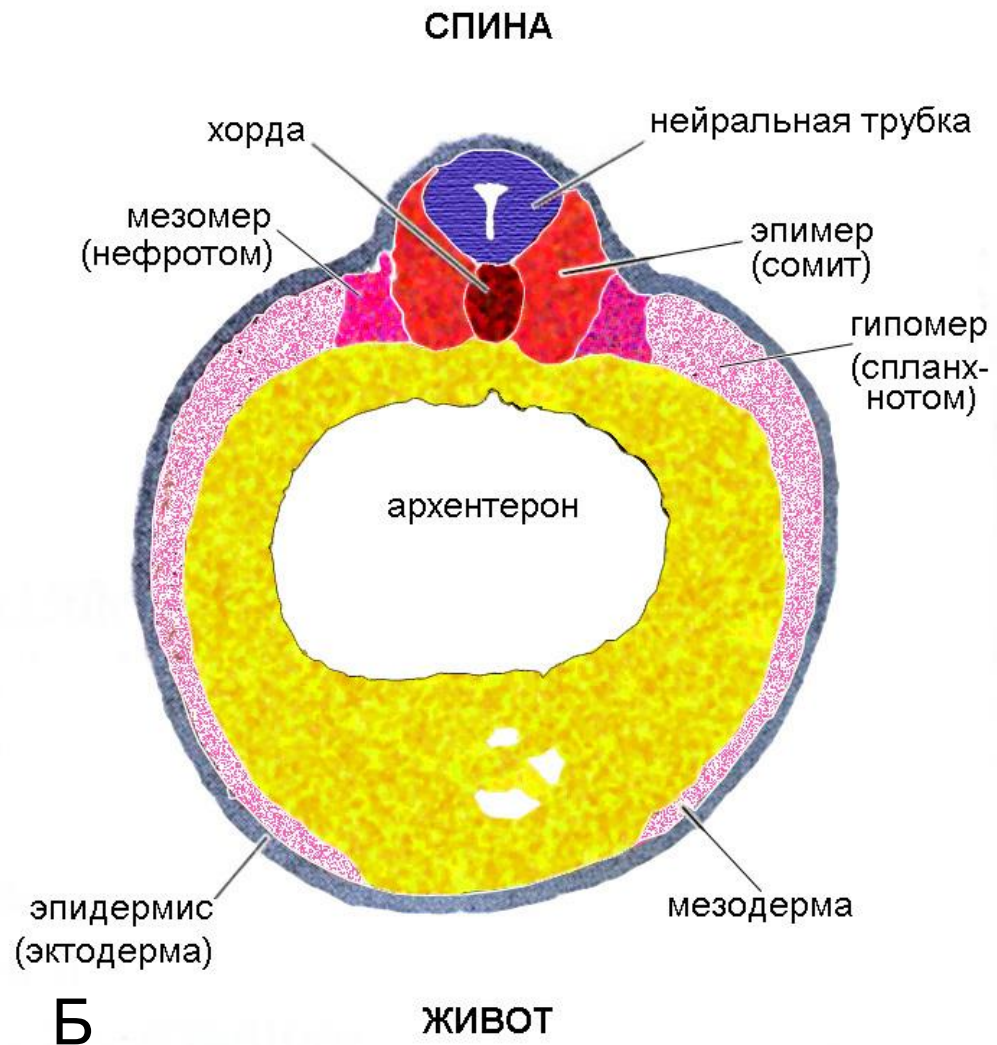
1. Обособление отдельных зачатков в пределах того или иного зародышевого листка, например, вычленение хорды из мезодермального слоя или нейральной пластинки из слоя эктодермы;
2. Спецификация судьбы клеток в пределах клеточных комплексов (зачатков).
3. Приобретение этими зачатками в ходе морфогенетических движений и преобразований в организации клеток определенной формы, часто трубчатой или пластинчатой.
4. Установление контактов с внеклеточным матриксом и образование отчетливых границ между членами осевого комплекса, например образование *базальной мембраны* вокруг зачатка эпителиальной природы.

# Осевой комплекс зачатков



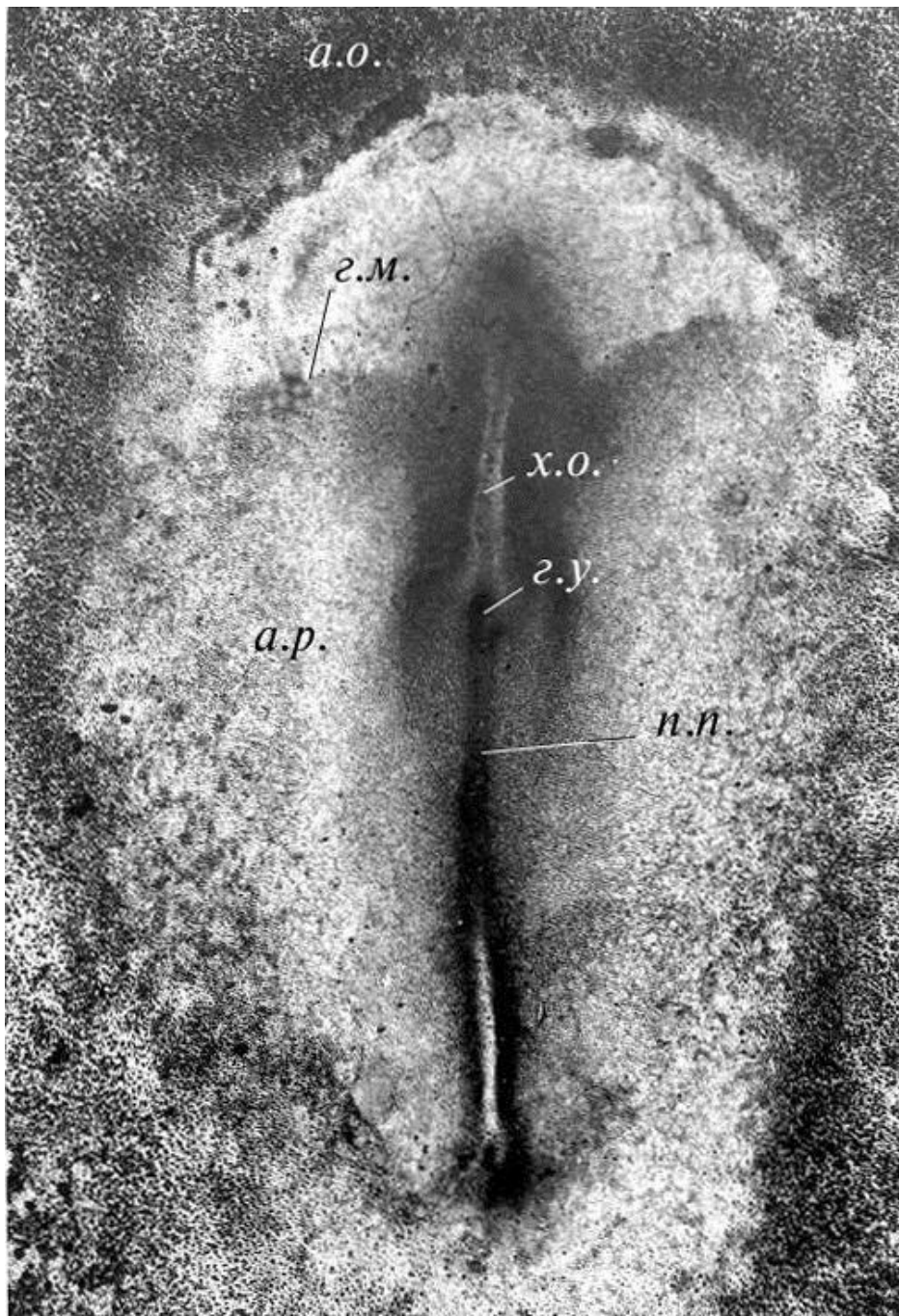
А

Схематическое изображение поперечного разреза осевого комплекса зачатков у ланцетника (А) и у лягушки (Б)



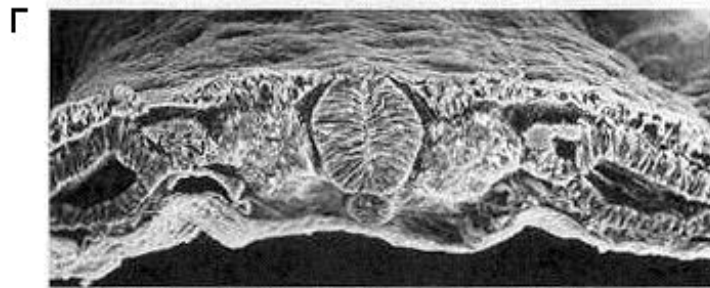
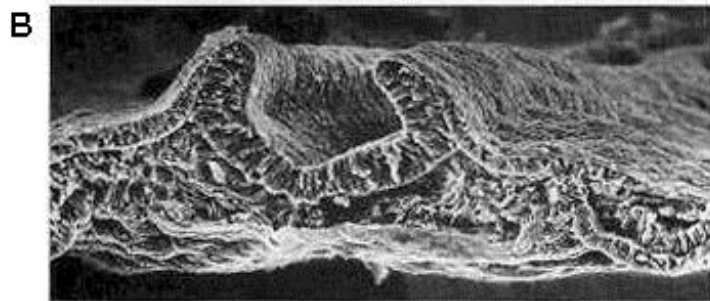
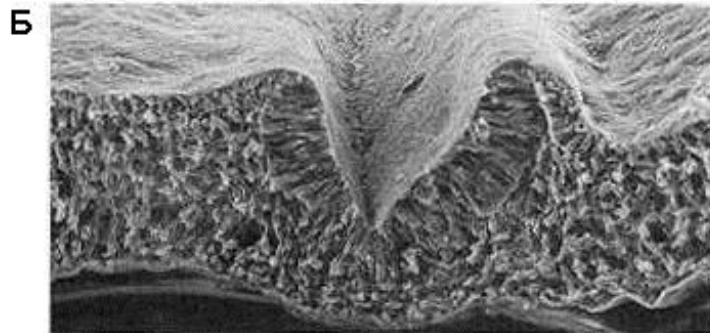
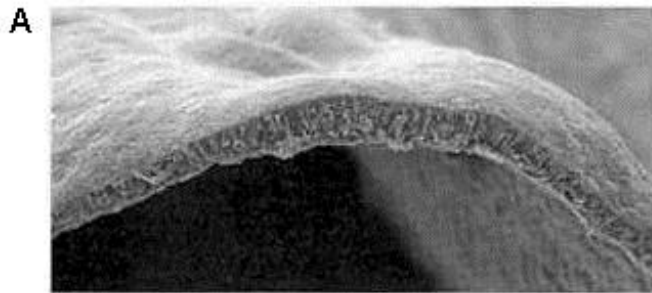
Б

ЖИВОТ



Принято начинать описание нотогенеза с рассмотрения последовательных этапов нейруляции. Первые признаки начинающейся нейруляции можно наблюдать, например, у куриных эмбрионов в конце первых суток, на стадии 5 (по Н&Н) – стадии «головного отростка». В это время над хордальным отростком (х.о.) оформляется нейральная пластинка.

Обозначения: *a.o.*- *area opaca*; *a.p.*- *area pellucida*; *г.м.*- головная мезодерма; *г.у.* – гензеновский узелок; *п.п.* – первичная полоска; *х.о.* – хордальный отросток



## *Chick embryo.* Инвагинационный тип нейруляции у Amniota (первичная нейруляция)

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

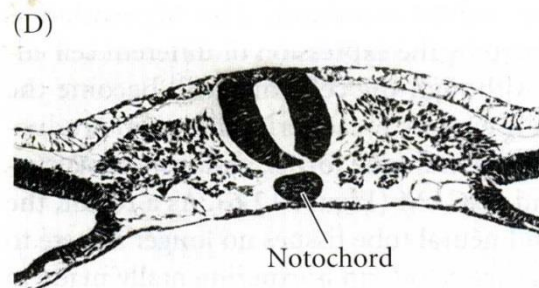
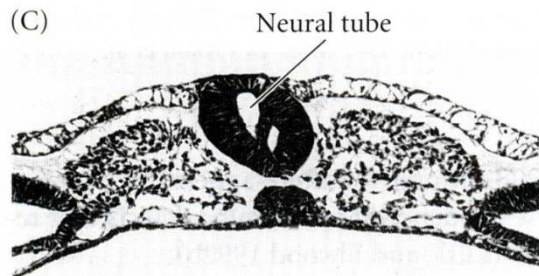
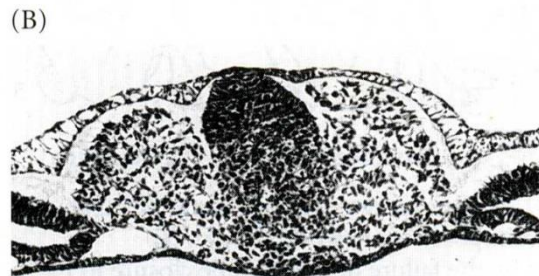
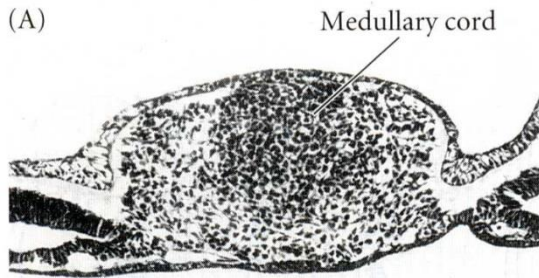
Б – через 3-4 часа в переднем отделе латеральные участки НП начинают подниматься, образуя *нейральные складки*, тогда как презумптивный эпидермис движется в медиальном направлении.

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

Г – симметричные нейральные складки приходят в контакт друг с другом, а нейральный гребень отделяет эпидермис от нейральной трубки. Вскоре начинается диссоциация клеток нейрального гребня.



## Вторичная нейруляция у куриного эмбриона



Нейруляция у амниот в заднем отделе тела в ходе удлинения хвостовой почки кардинально отличается от нейруляции в передней и туловищной частях тела. Различия касаются источника и способа формирования нейральной трубки. Нейральная трубка в каудальном отделе формируется из мезенхимного материала проспективной эктодермы хвостовой почки с последующим уплотнением этих клеток в медулярный тяж под поверхностной эктодермой. После подобного мезенхимно-эпителиального превращения центральная часть зачатка претерпевает *кавитацию* с образованием нескольких полостей (lumens), которые вскоре сливаются в единый центральный просвет.

На этих четырёх фото представлена вторичная нейруляция в каудальном отделе 25 сомитного куриного зародыша. (A). Мезенхимные клетки скапливаются и уплотняются с образованием медулярного тяжа на заднем конце хвостовой почки зародыша. (B). На этом фото показан уплотнившийся в нейральный тяж клеточный материал. (C). Появление нейральной трубки в результате кавитации и обособившегося хордального зачатка. (D). На фото показано слияние нескольких полостей с образованием центрального канала (нейроцеля) нейральной трубки.

# **НЕЙРАЛЬНЫЙ ГРЕБЕНЬ АМФИБИЙ И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ**

У анимний, как правило, процесс гастрюляции отделён во времени от **нотогенеза**. Содержание последнего состоит в морфопроцессах, приводящих к формированию осевого комплекса зачатков, включающего зачаток ЦНС, хорду, билатерально симметричные сомиты и центральную трубку пищеварительной системы. Их покрывают будущие клетки спинной эктодермы. В этом эктодермальном слое с боков от нейральной трубки вскоре начинается процесс деляминации, в результате которого возникает особая совокупность мобильных клеток, мигрирующих на значительные расстояния от места своего возникновения и обладающих разной морфогенетической судьбой. Например, они дают начало пигментным клеткам (меланоцитам), периферическим нейронам и лицевым хрящам, принимают участие в формировании структур сердца. Из-за своей локализации на дорсальной поверхности нейральной трубки эти клетки эктодермальной мезенхимы получили название **нейрального гребня**. Во многом клетки нейрального гребня весьма напоминают совокупность клеток зародышевого листка и не случайно в эмбриологической литературе их иногда называют четвертым зародышевым листком.



От места своего возникновения клетки нейрального гребня после деляминации и диссоциации мигрируют в различные участки зародыша – частично под эпидермис; частично в область между нейральной трубкой и миотомами. Благодаря особому клеточному аффинитету эти клетки задерживаются в определённых участках, где и дифференцируются в различные закладки. Производные НГ показаны на слайде (★). Особенно впечатляет их участие в образовании скелета, который в остальных случаях имеет мезодермальное происхождение. Они дают зачатки хрящей и костей висцеральных дуг, определенные элементы основания черепа и закладки дентина зубов.

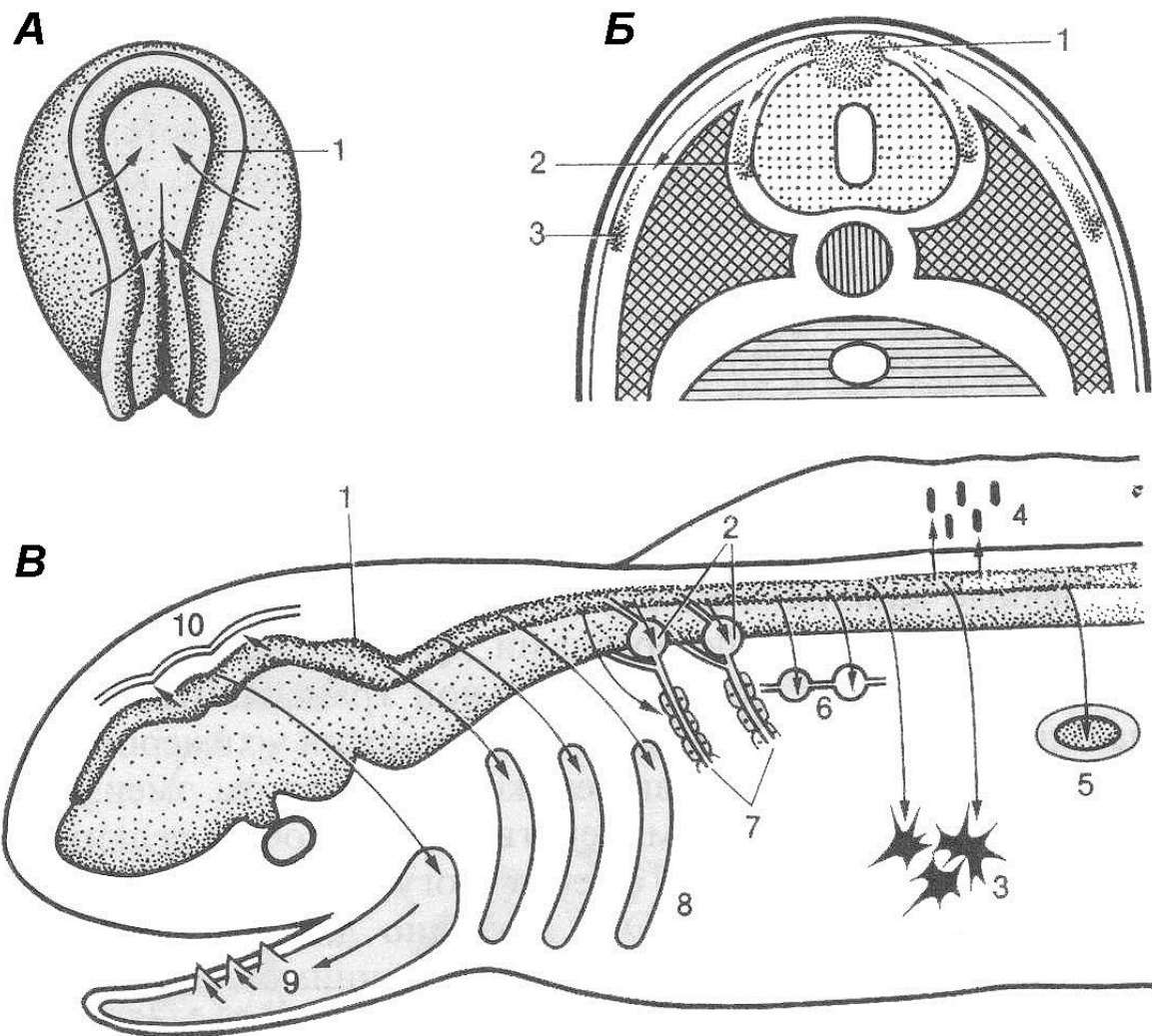
Представление о производных нейрального гребня было получено в результате экспериментов по удалению и гетеротрансплантации его материала. Если произвести двустороннее удаление нейральных валиков с материалом НГ на стадии нейрулы у амфибий, то разовьётся личинка, у которой будут отсутствовать пигментированные участки тела, край плавника (что связано с нехваткой клеток мезенхимы) и реакция на локальные раздражения.

# Нейральный гребень земноводных и его производные

*Иногда нейральный гребень, несмотря на его эктодермальное происхождение, называют «четвертым зародышевым листком», подчеркивая тем самым роль этого зачатка в эмбриональном развитии.*

Клетки нейрального гребня, диссоциируя, дают многочисленные типы дифференцированных клеток, в частности: (1) нейроны и клетки глии, симпатической и парасимпатической нервных систем, (2) продуцирующие эпинефрин клетки хромаффинной ткани надпочечника, (3) содержащие пигмент клетки эпидермиса, а также многочисленные компоненты скелетной и соединительной ткани головы (см. слайды 10 и 11).

# Нейральный гребень Земноводных и его производные



По: Hadorn and Wehner (1986)

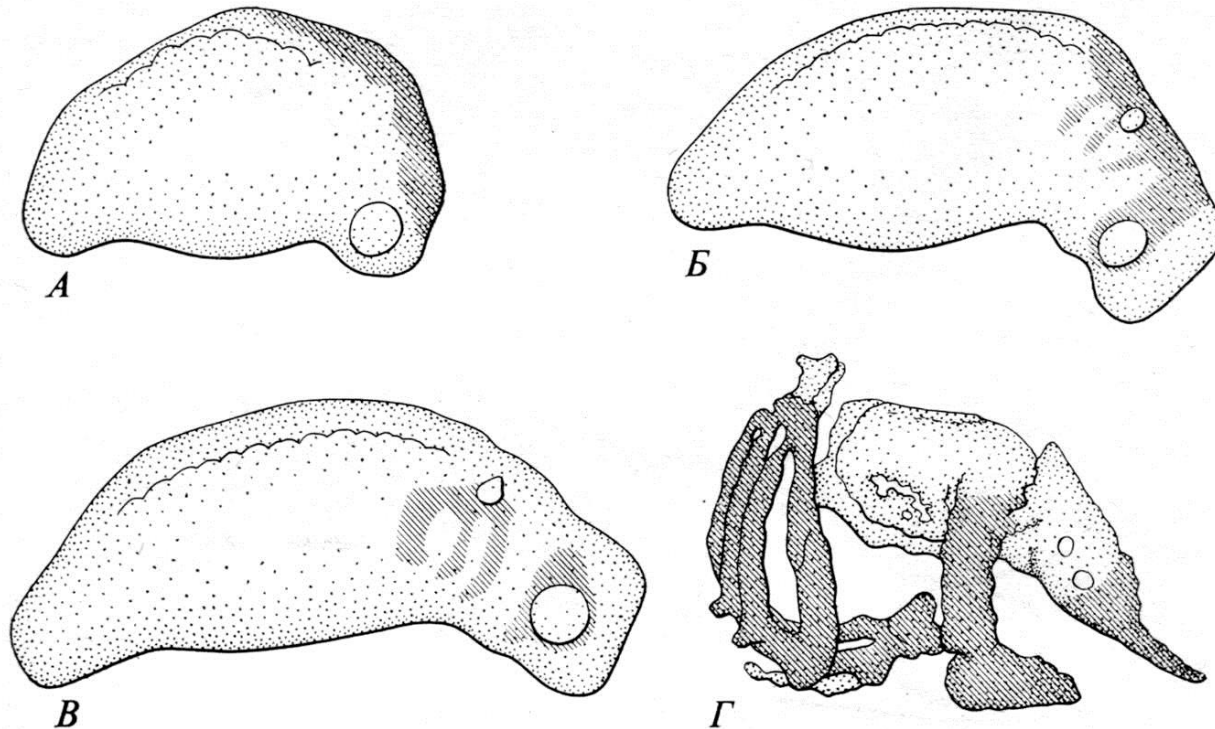
Пояснения к предыдущим схемам.

А.(1) положение материала нейрального гребня амфибий в нейруле. Стрелками показано встречное движение нейральных валиков. Б - начинающаяся миграция клеток нейрального гребня (стрелки) после отделения нейральной трубки от покровной эктодермы; (2) – ганглий спинного мозга; (3) – пигментные клетки. В – схема производных нейрального гребня; 4 – мезенхима края плавника; 5 – мозговая часть надпочечника; 6 – симпатические ганглии; 7 швановские клетки оболочки нейрального волокна; 8 – хрящ висцерального скелета; 9 – зачатки дентина зубов; 10 – оболочка мозга.

Всю популяцию нейрального гребня подразделяют на четыре основных (хотя и перекрывающихся) региона, каждый из которых характеризуется своими дериватами и определенными функциями:

- 1) черепной (головной) отдел нейрального гребня**, клетки которого мигрируют в дорсолатеральном направлении и дают черепнолицевую мезенхиму, дифференцирующуюся в хрящ, кость, нейроны черепа, глию и соединительную ткань лица. Эти клетки входят в глоточные (жаберные) дуги и карманы, давая клетки тимуса, одонтобласты зубных зачатков и кости среднего уха и челюсти\*
- 2) туловищный отдел нейрального гребня**, клетки которого выбирают один из двух основных путей миграции. Более ранний путь направляет клетки туловищного нейрального гребня вентролатерально через переднюю половину каждого из склеротомов.
- 3) вагусный и крестцовый отделы нейрального гребня**, клетки которого дают парасимпатические ганглии кишки.
- 4) сердечный отдел нейрального гребня** располагается между черепным и туловищным. Клетки сердечного отдела нейрального гребня дифференцируются в меланоциты, нейроны, хрящ и соединительную ткань (третьей, четвертой и шестой глоточных дуг). Кроме того, эта область нейрального гребня дает всю мышечную и соединительную ткань стенок крупных артерий, отходящих от сердца, а также участвует в образовании перегородки, отделяющей легочное кровообращение от аорты

## Миграции клеток черепной фракции нейрального гребня



А – В. Миграции клеток нейрального гребня (заштрихованные участки) в жаберную и черепную области зародыша хвостатых амфибий. Г. Череп саламандры с указанием частей, берущих свое начало из нейрального гребня (заштриховано) и из мезодермы (не заштриховано).

# СЕГМЕНТАЦИЯ ПАРАКСИАЛЬНОЙ МЕЗОДЕРМЫ У ПОЗВОНОЧНЫХ



Сегментарная организация, которую имеют все высшие организмы в ходе своего развития, очевидно, явление не случайное. Сегментация выступает в роли важнейшей стратегии развития, обеспечивающей построение и дивергентную дифференциацию областей тела организмов. Она может исследоваться на разных уровнях, начиная от молекул и генов, захватывать изучение клеточной динамики и взаимодействие клеток до морфогенезов и построения сложной конструкции организма. И по-видимому, нет никаких оснований считать, что исследование только одного уровня может быть более перспективным и доказательным, чем исследование на других уровнях. Изучение сегментации позвоночных представляет хороший пример такой философии.

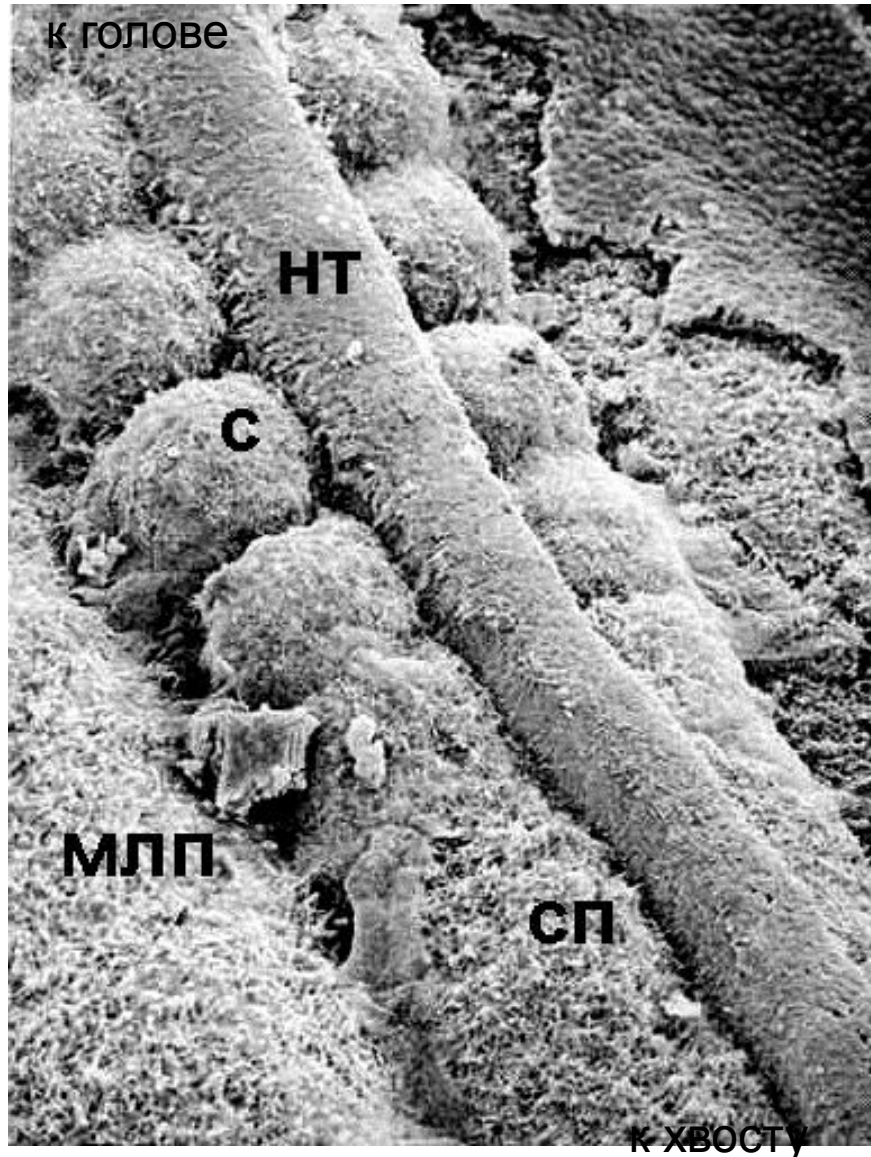
Отличительной чертой позвоночных является наличие в строении тела выраженного признака сегментации, а именно, позвоночного столба. Позвоночник развивается из сомитов, которые образуются путем последовательной эпителизации фрагментов двух мезенхимных тяжей мезодермы – *сегментарных пластинок*. У высших позвоночных сегментарные пластинки (СП) составляются в ходе гаструляции, возникая с обеих сторон от средней линии нейрального эпителия по мере регрессии первичной полосы вдоль передне-задней (кранио-каудальной) оси эмбриона. На стадии первичной полосы основной вклад в сомитную мезодерму поступает из эпибласта, прилегающего к переднему концу первичной полосы.

В ходе нейруляции сегменты смещаются на фланги нервной трубки и нотохорда. У зародыша цыпленка сомиты образуются из переднего конца каждой СП со скоростью приблизительно, одна пара за каждые 100 мин .

В ходе сегментации длина сегментарной пластинки сохраняется относительно постоянной, поскольку она пополняется клетками в результате митотических делений и вовлечения клеток из вне на её заднем конце.

Каждый сомит первоначально конструируется в виде эпителиальной сферы, радиально расположенные клетки которой направлены в небольшую центральную полость. Эта полость содержит группу клеток, которые сохраняют мезенхимное взаиморасположение. Через несколько часов клетки вентро-медиальной части сомита выселяются из эпителия и формируют вместе с клетками просвета (полости) мезенхимный **склеротом**. Склеротом вместе с нотохордом дает позвоночный столб. Дорсо-латеральные клетки сомита сохраняют свою эпителиальную организацию образуя **дермомиотом**. Последний затем также подразделяется на два компартмента; те клетки, что располагаются непосредственно под эктодермой и составляют т.н. **дерматом**, в конце концов дезагрегируют и дают начало дерме туловища и некоторое количество мускульных клеток (Christ et al., 1986); а те клетки, которые оказываются между дерматомом и склеротомом и сохраняют плотную упаковку, дают **миотом** (см. слайд), образующий впоследствии осевую скелетную мускулатуру (Christ et al., 1978).

# Сегментация параксиальной мезодермы



Фотография 10-сомитного куриного зародыша, выполненная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Покровная эктодерма удалена. В заднем правом углу показаны симметричные сегментарные пластинки (сп) и два билатеральных ряда сомитов (с), которые примыкают с боков к нейральной трубке (нт). В обе стороны от рядов сомитов простирается мезодерма латеральной пластинки (млп)

## Пояснения к предыдущему слайду

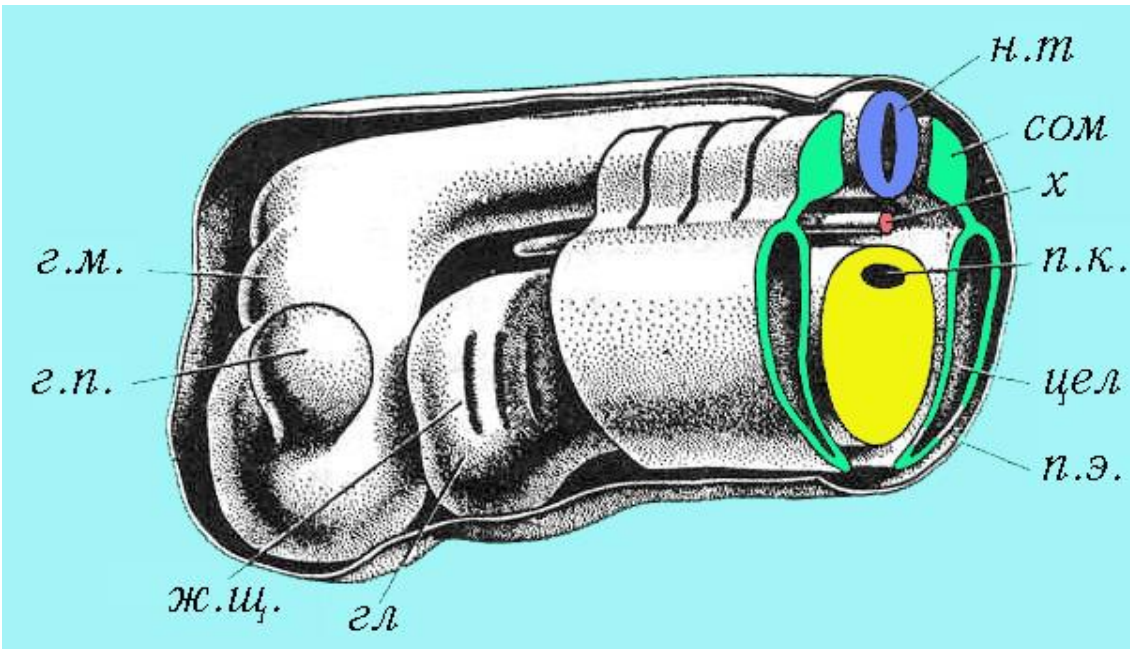
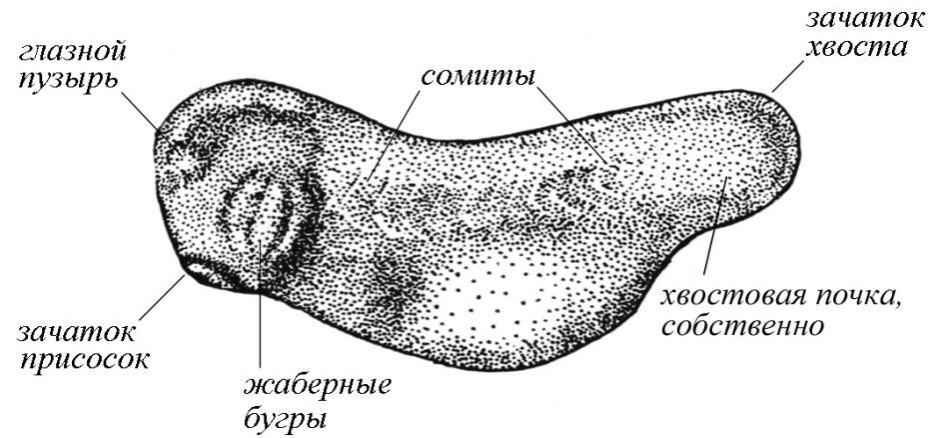
Стадии формирования сомитов у куриного эмбриона.

**(А)** диаграммы главных стадий формирования сомита. Сомитогенные клетки возникают по направлению к заднему концу зародыша (см. нижнюю часть диаграммы) и остаются в сегментационной пластинке до тех пор пока она не сегментируется в эпителиальные сомиты в переднезадней последовательности. Одна пара сомитов у куриного эмбриона, например, формируется каждые 1,5 часа. Через 7 часов у 5 пар сомитного зародыша каждый сомит дифференцируется на дермомиотомную и склеротомную порции клеток. **(Б)** Диаграмма половины недавно сформированного эпителиального сомита. Изображенный сомит представляет собой однослойную эпителиальную сферу, состоящую из радиально расположенных клеток. Но в центре сферы, в просвете (миоцеле) располагаются несколько мезенхимных клеток, так называемый *артротом*. Сферический сомит развивает вокруг себя базальную мембрану (не показано). **(В)** Диаграмма поперечного среза через 2-3 дневный куриный зародыш, показывающая пару сомитов после дифференциации на дермомиотом и склеротом.

**ФАРИНГУЛА**

**филотипическая стадия позвоночных**

Нотогенез завершается преобразованием зародыша в особую форму, несущую в зачаточном состоянии признаки, характерные для плана строения тела организма, относящегося к определенному систематическому типу.



Хвостовая почка Земноводного. Обозначения:

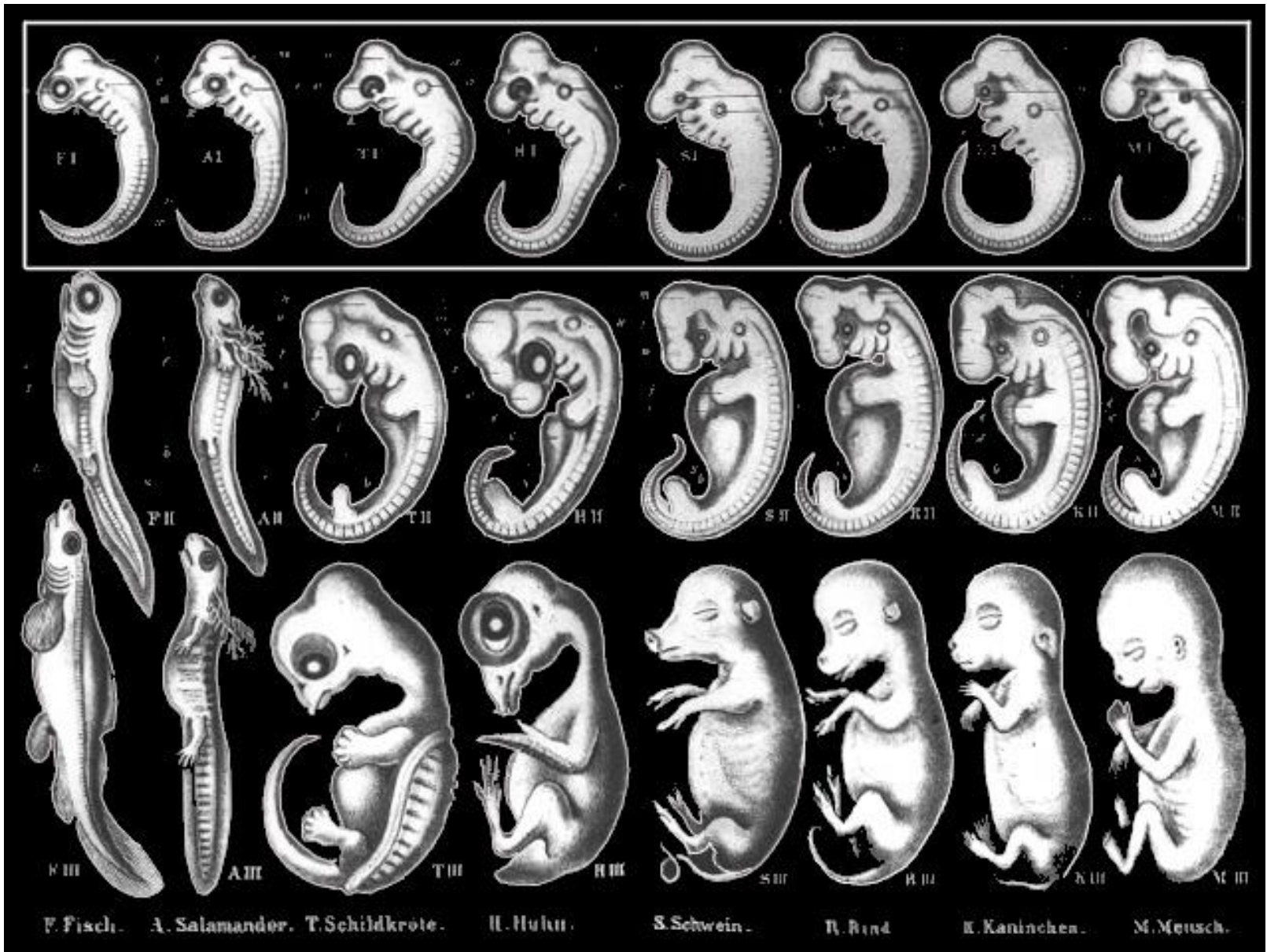
*г.м.* – головной мозг; *гл* – глотка; *г.п.* – глазной пузырь; *ж.щ.* – жаберные щели; *н.т.* – нейральная трубка; *п.к.* – передняя кишка; *п.э.* – покровная эктодерма; *сом* – сомит; *цел* – целом; *х* - хорда

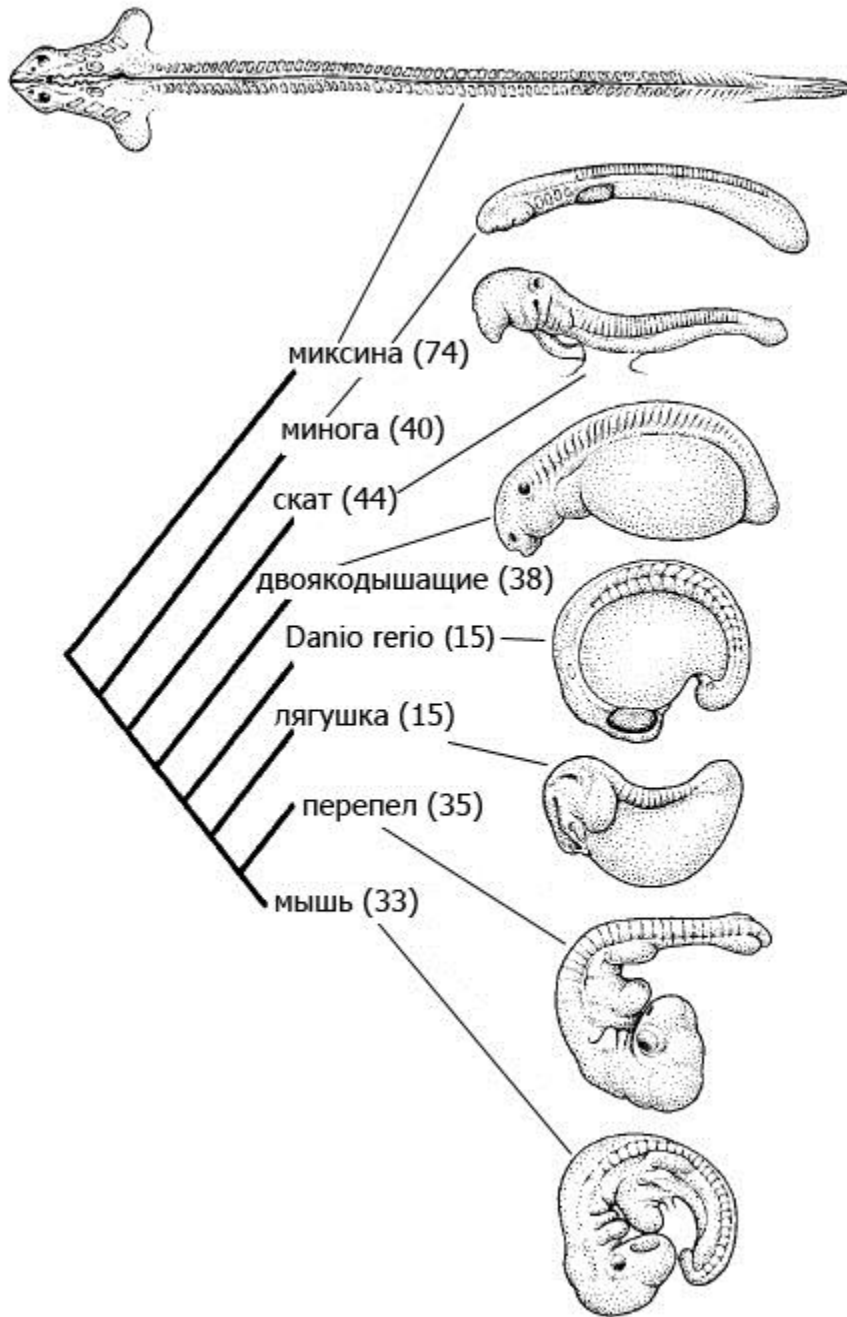
Поразительное сходство зародышей разных систематических групп на этой стадии отметил ещё фон Бэр (1828) и превратил в догму Геккель (1874). Именно Геккель утверждал, что зародыши на этой стадии являются почти идентичными у всех Позвоночных. Чтобы придать этому утверждению большую доказательность, он пошел даже на изменение изображений в «галерее портретов», иначе говоря, сфальсифицировал её. (Richardson et al., 1997). На искусственность схематизации изображений Геккеля с целью унификации этой стадии указывали и Майкл Ричардсон, и Стивен Джей Гулд (2000).

Тем не менее, идея Геккеля привлекла внимание эмбриологов и в последующем нашла свое дальнейшее развитие в исследованиях многих специалистов. Такая унифицированная стадия была определена Seidel (1960) как стадия *Körpergrundgestalt* (основного образа тела), и названа филотипической стадией Sander'ом в 1983 году.

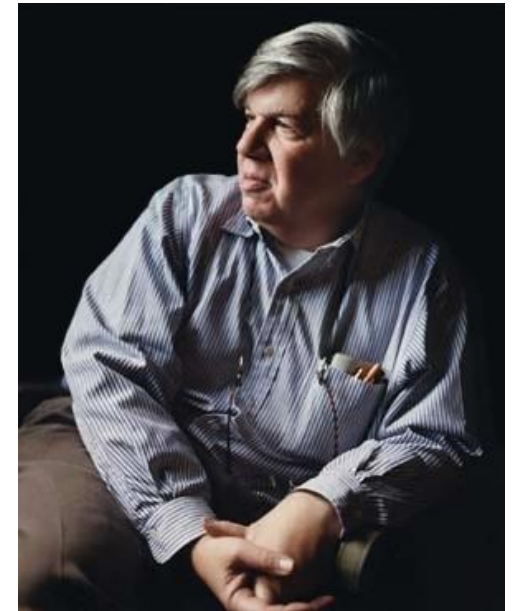


# «Портретная галерея» Геккеля





Michael Richardson



Steven J. Gould

Филотипическая стадия может быть определена по-разному:

- как стадия развития, на которой уже представлены все главные части тела в их окончательном положении в виде недифференцированных пока клеточных скоплений, или

- как стадия после завершения принципиальных морфогенетических тканевых движений, или, наконец,

- как стадия, на которой все члены типа демонстрируют максимальную степень подобия.

Например, стадия *хвостовой почки* может быть признана филотипической стадией всех позвоночных. Зародыш позвоночного животного на этой стадии получил специальное название **фарингулы**. Этим названием подчёркивается наличие общего признака – определённая степень развития глотки (pharynx), а именно, появление зачатка жабр. Для насекомых такой стадией будет стадия *полностью сегментированной зародышевой полоски*.

ФС развития – это не самая ранняя стадия, ранние стадии могут существенно различаться в пределах типа и даже класса. Например, строение внезародышевых оболочек и способы их образования у различных групп млекопитающих, или способы сегментации у насекомых с короткой и длинной зародышевой полоской, или существование голобластического и меробластического дробления у разных групп рыб. Можно предположить, что эта вариабельность ранних стадий является отражением адаптаций в связи с особым типом репродуктивной стратегии или специфики питания зародыша.

*Консервативная филотипическая стадия располагается между последней из вариабельных ранних стадий и первой из вариабельных поздних*

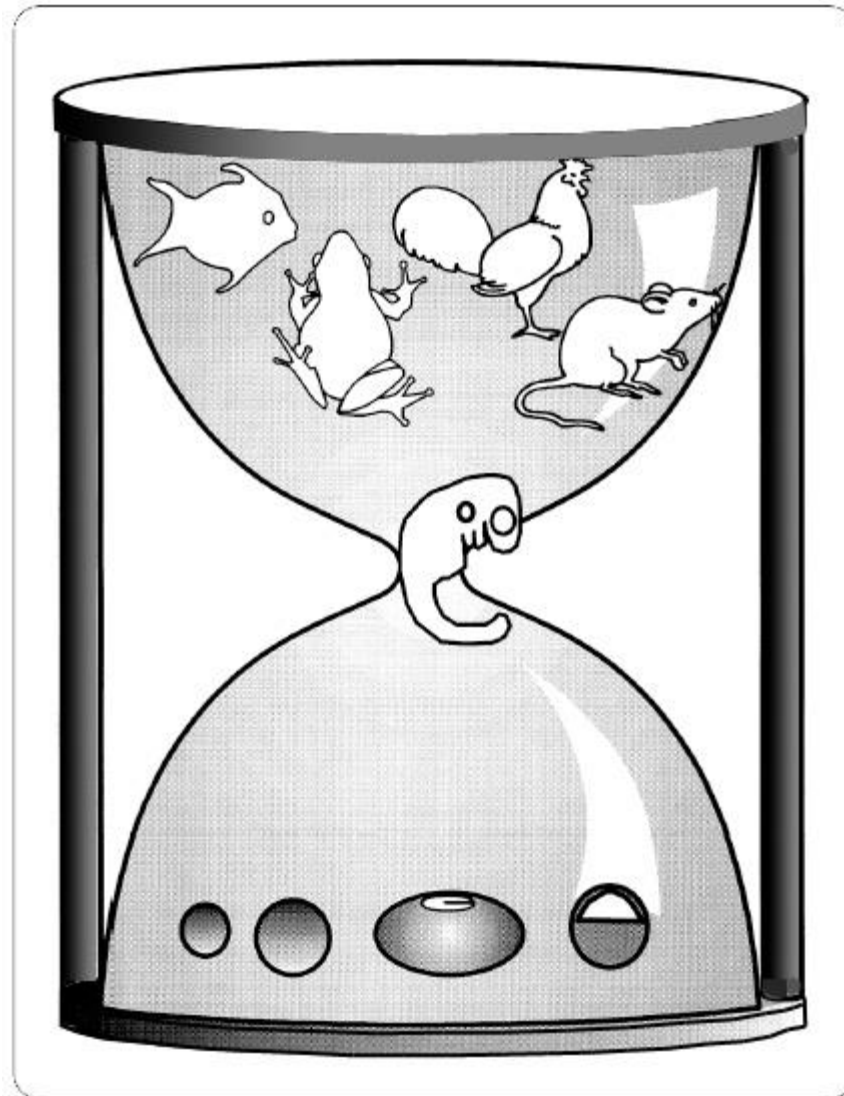
*стадий, на которой морфология постэмбрионального организма сформирована в миниатюре и вновь оказывается чувствительной к адаптивным изменениям .*

# Гипотеза «Песочных часов»

позднее развитие

фарингула

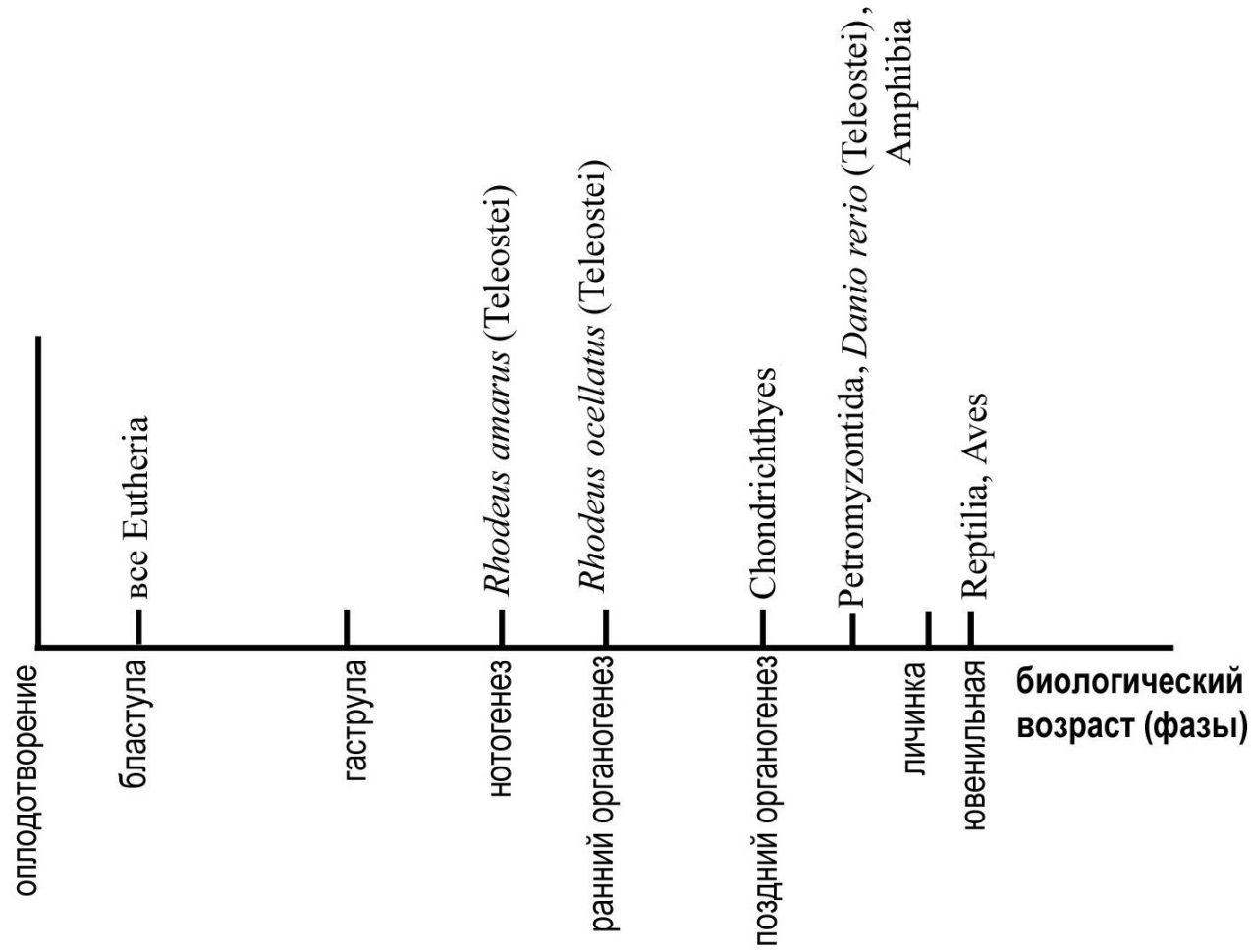
раннее развитие



из (Richardson et al., 1997)

# Длительность эмбрионального периода

Продолжительность эмбрионального периода (как, впрочем, и других отрезков онтогенеза) определяется двумя границами, начальной (стартовой) и конечной (терминальной). Если начальная граница эмбрионального периода очевидна и не может изменяться, то терминальная граница его может варьировать в довольно широких пределах и под влиянием объективных причин биологической природы, или в зависимости от установки её критерия исследователями. В биологии развития (эмбриологии) под эмбриональным периодом принято считать отрезок онтогенеза от момента оплодотворения до выхода развивающейся формы из яйцевых оболочек.



Биологическая продолжительность эмбрионального периода. У плацентарных млекопитающих эмбриональный период включает только две фазы: оплодотворение и дробление. У горчаков (*R. amarus* и *R. ocellatus*, Teleostei) ЭП охватывает и нотогенез (ранний органогенез). У всех остальных позвоночных ЭП более продолжителен (Ефремов, 1983).



Обратим внимание на то, что **вылупление может происходить на любой фазе онтогенеза, кроме гаструляции**. Из этого факта можно заключить, что не существует строгой приуроченности момента выхода из оболочек к определённым морфогенетическим событиям. Если принять весьма формальный критерий терминации эмбрионального периода по выходу развивающегося организма из яйцевых оболочек, то **плацентарных млекопитающих** следует отнести к позвоночным с самым коротким ЭП; действительно, их зародыш до освобождения от оболочки успевает пройти только две фазы: *оплодотворение* и *дробление*.

Среди Анамний самым коротким ЭП характеризуется развитие некоторых пресноводных костистых рыб. Так, например, зародыши европейского горчака (*Rhodeus amarus*, отр. Cypriniformes) выходят из оболочек в ранней фазе онтогенеза, имея 8-15 пар сомитов, несколько позднее, на стадии 20 пар сомитов заканчивается ЭП у другого вида горчаков, *Rhodeus ocellatus*. Следовательно у представителей этого отряда костистых рыб в ходе эмбрионального периода зародыши проходят уже не две фазы, как млекопитающие, но также гаструляцию и успевают сформировать некоторую часть осевого комплекса зачатков, т.е., проходит как минимум четыре фазы.

Таким образом, терминальная граница эмбрионального периода может довольно значительно сдвигаться в сторону удлинения, захватывая существенно более поздние морфогенетические события. Такой тип гетерохроний получил название *эмбрионизации* (А.А. Захваткин). В зарубежной литературе этот тип гетерохроний называют *adultation*, т.е. «взросление». Термином *дезэмбрионазация* обозначают противоположные изменения в сторону сокращения ЭП.

Наиболее популярным объяснением таких разнонаправленных эволюционных колебаний длительности ЭП признается связь с содержанием или (реже) с распределением желтка как энергетического ресурса в яйце (Шмальгаузен, 1969). Обилие желтка приводит к отсрочке вылупления (например, у Птиц). Обратный процесс связывают со вторичным обеднением яиц желтком, что можно видеть у Eutheria.

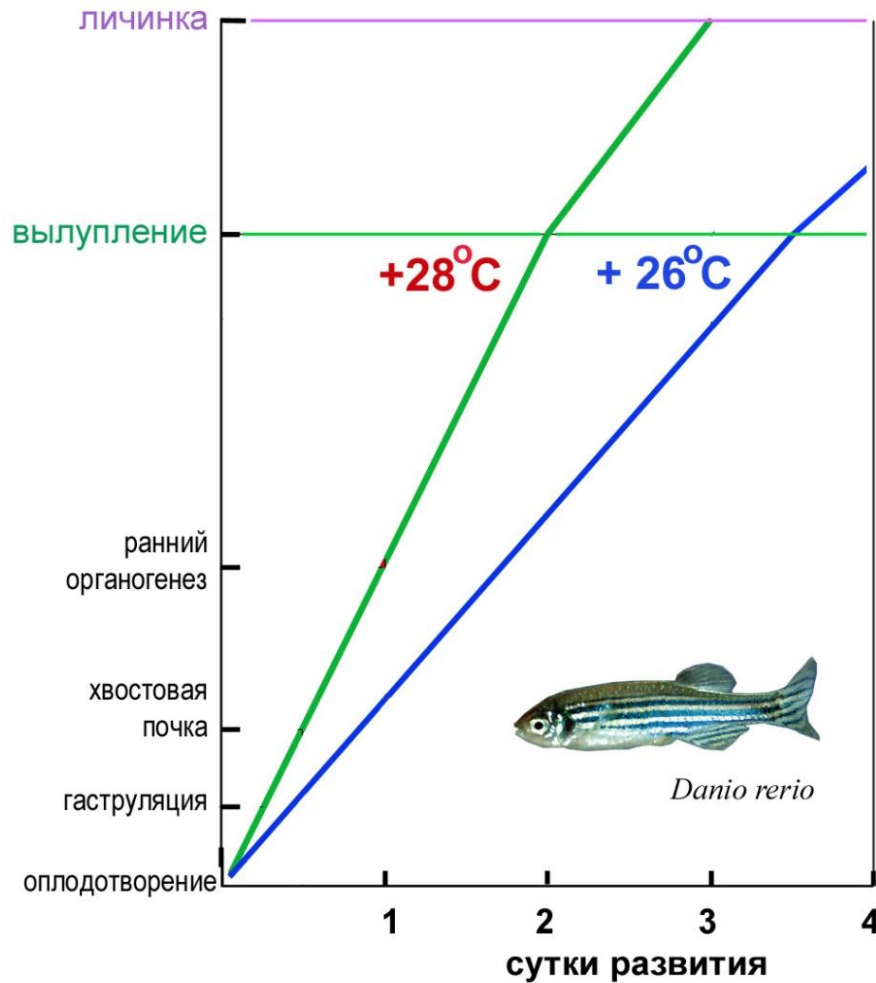
Отсутствие достаточного для нормального развития обеспечения энергоресурсами приводит к преждевременному вылуплению зародыша из яйца. Именно этими причинами объясняет Ёжиков (1939) возникновение полного превращения у насекомых, в частности у паразитических Перепончатокрылых (Наездников). Однако, не следует думать, что только недостаточное содержание желтка играет в этих случаях решающую роль. Скорее, наоборот, оно оказывается возможным (позволительным) в связи с переходом недоразвившегося зародыша после вылупления в исключительно благоприятные (по многим параметрам) условия окружающей среды.

Хорошим примером такого перехода является раннее вылупление у того же горчака. Совершенно неприспособленные к самостоятельной жизни зародыши после вылупления оказываются в весьма комфортных условиях в жаберной полости моллюска.

Оказывается, даже при отсутствии эмбрионизации и дезэмбрионизации, длительность ЭП может существенно варьировать, не только между разными таксонами, но и в пределах одного вида. И в этом случае мы также можем выделить **две разные формы** подобных изменений, приводящих, по существу к одному результату. Обратимся к следующей диаграмме: на ней показаны две формы хронологических изменений длительности ЭП. А. Варьирование в результате неспецифического влияния факторов внешней среды (в данном случае температуры инкубации зародышей *Danio rerio*) на интенсивность общего метаболизма. Б. Изменение длительности эмбрионального периода в результате специфичной эмбриональной диапаузы у соболя, *Martes zibellina*.

# Две формы контроля длительности эмбрионального периода

(А) Замедление развития



(Б) Временная остановка развития



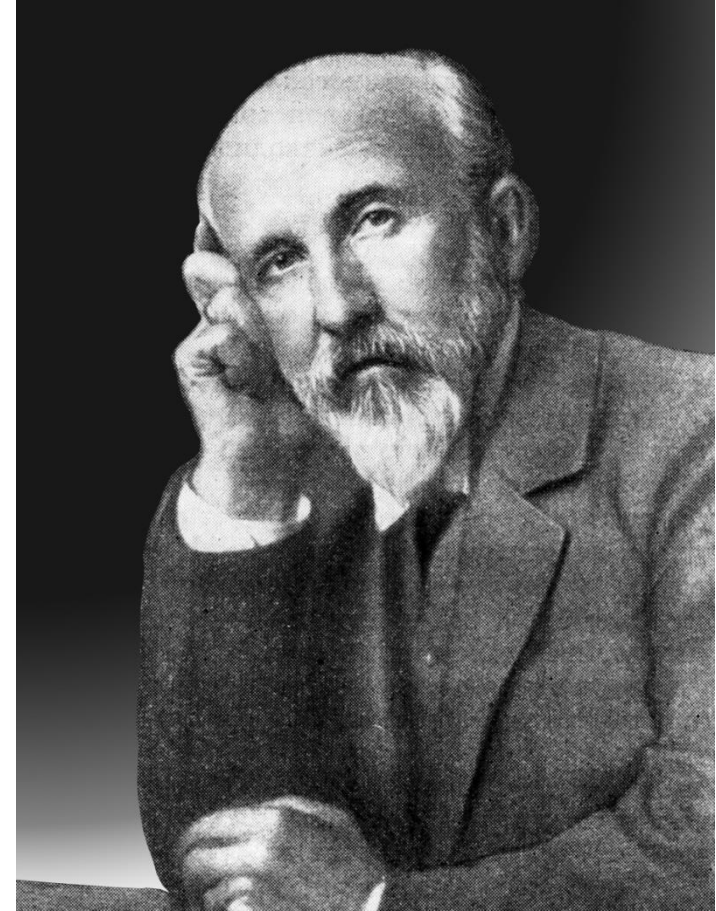
# Прерванное развитие

Эмбриональная диапауза



Еще на рубеже XIX и XX веков **Оскар Гертвиг**, отмечая непрерывность эмбриогенеза, как характерную черту развития, сравнил его с механизмом спускового крючка при производстве выстрела из огнестрельного оружия.

*Оскар Гертвиг – выдающийся немецкий зоолог и эмбриолог, автор многих монографий по анатомии и эмбриологии человека, беспозвоночных и позвоночных животных, а также превосходного учебника «Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere», переведенного на многие языки мира. Вместе со своим братом Рихардом создал развернутую «целомическую теорию» происхождения среднего зародышевого листка (Coelom-theorie), сыгравшую важную роль при выработке современных эмбриологических воззрений.*



Oscar Hertwig  
(1849-1922)

**Диапауза** (от греч. *diápausis* – перерыв, временная остановка) – период в развитии животных, характеризующийся резким снижением обмена веществ и прекращением формообразовательных процессов. Диапауза у разных таксонов может совершаться на разных стадиях и фазах развития, так, например, у млекопитающих там, где она есть, она приходится исключительно на бластоцисту т.е. на момент имплантации. Диапауза представляет собой один из элементов эволюционных стратегий, направленных на обеспечение успеха репродукции.

Смысл этой стратегии состоит в разобщении во времени *спаривания, оплодотворения и рождения*, благодаря блокированию развития эмбриона или личинки, а иногда и ювенильной формы, что в результате обеспечивает протекание последующих этапов развития (в том числе и постнатального в случае млекопитающих) в гарантированно более благоприятных условиях.

Различают два основных типа эмбриональных диапауз – *факультативный* (необязательный, нерегулярный) и *облигатный* с неизменным проявлением её в каждом репродукционном цикле и строгой приуроченностью начала и завершения к определенному времени года.



# Лактационная и сезонная факультативные диапаузы у Сумчатых



- Явление эмбриональной, факультативной диапаузы, широко распространенное среди млекопитающих, находится под контролем либо дополнительной физиологической нагрузки на материнский организм в виде лактации (лактационная диапауза), либо сезонных факторов (свет, температура, влажность, кормовая база) окружающей среды.
- Немногие виды, среди них, кенгуру-валлаби, *Macropus eugenii*, демонстрируют оба варианта.

## *Austrofundulus myersi* – ярчайший представитель рыб-однолеток

Главное биологическое значение для рыб Южной Америки и Африки состоит в их способности переносить засушливый период года, зарываясь, заходя, во влажный ил водоёмов, прекращая на это время развитие.



В эмбриональном периоде развития *Austrofundulus myersi* имеются 2-3 диапаузы. Первая Д наступает после трех дней развития, на т.н. «дисперсной стадии», вторая – на многосомитной стадии (поздний органогенез); она начинается после 12 суток развития и может длиться от 30 до 150 дней. Наконец, возможна третья диапауза непосредственно перед вылуплением.

Облигатная эмбриональная диапауза у  
плацентарных млекопитающих



Косуля (*Capreolus capreolus*)

## **Настоящая облигатная эмбриональная диапауза описана у представителей 6 отрядов EUTHERIA**

**Насекомоядные, INSECTIVORA (кроты)**

**Рукокрылые, CHIROPTERA (летучие мыши)**

**Неполнозубые, EDENTATA (броненосцы)**

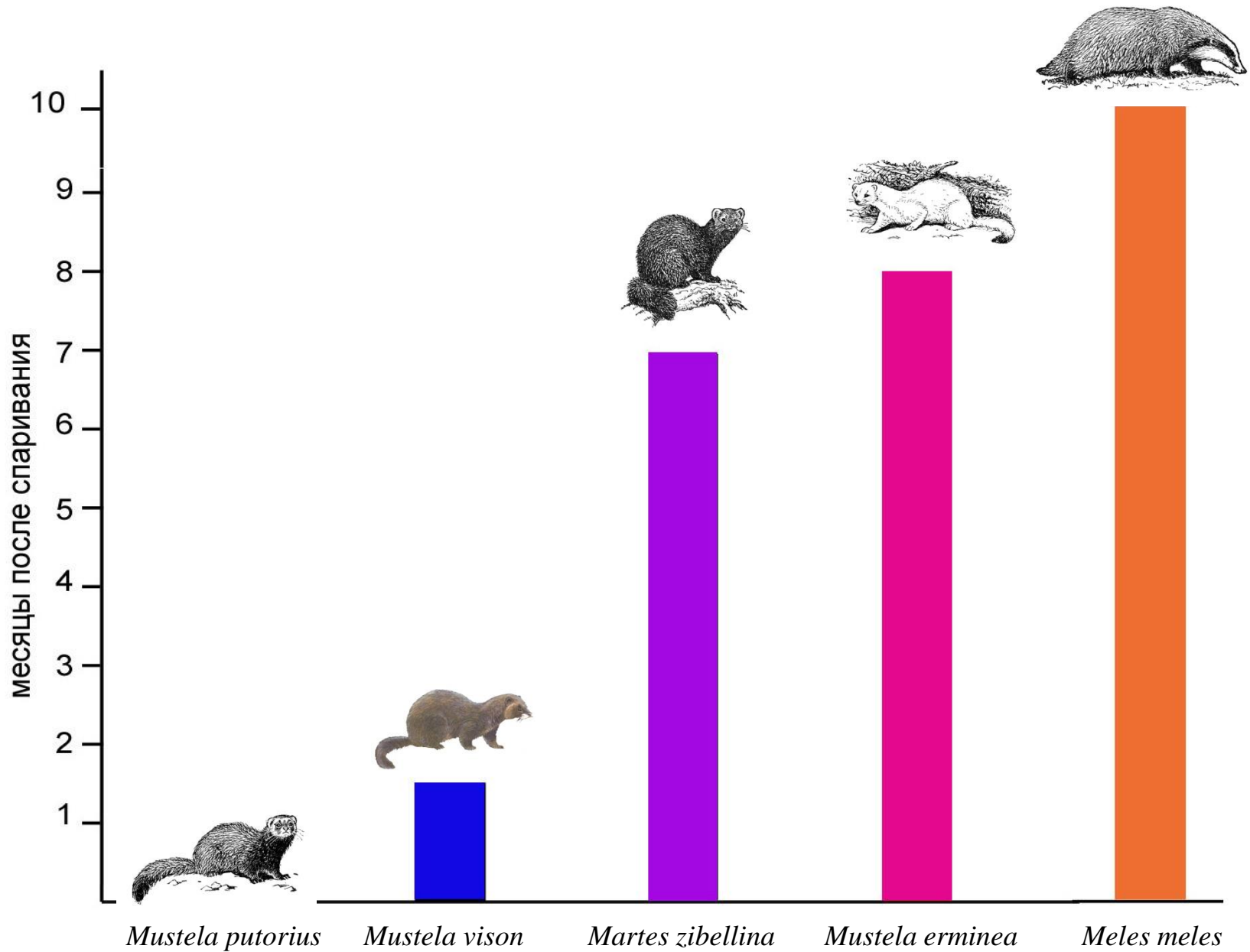
**Хищные, CARNIVORA (Медвежи, Куны)**

**Ластоногие, PINNIPEDIA (нерпа)**

**Парнокопытные, ARTIODACTYLA (косуля)**

Столь ограниченный состав диапаузирующих млекопитающих объясняется, прежде всего, недостаточной изученностью в этом отношении эмбриогенеза представителей других групп

# Продолжительность эмбриональной диапаузы у куньих





# Продолжительность облигатных диапауз в развитии плацентарных млекопитающих



У соболя (*Martes zibellina*) оплодотворение происходит в июле. Оплодотворенное яйцо дробится, доходит в развитии до стадии бластоцисты, после чего дальнейшее развитие останавливается на 7-7,5 месяцев. Диапауза у этого вида прекращается только в марте следующего года, когда происходит имплантация бластоцист в матку.

- Продолжительность облигатных диапауз у Eutheria определяется потребностью рождения потомства в период, наиболее благоприятный для его вскармливания, что и достигается остановкой развития на весь зимний сезон.

Личиночный период  
и  
метаморфоз

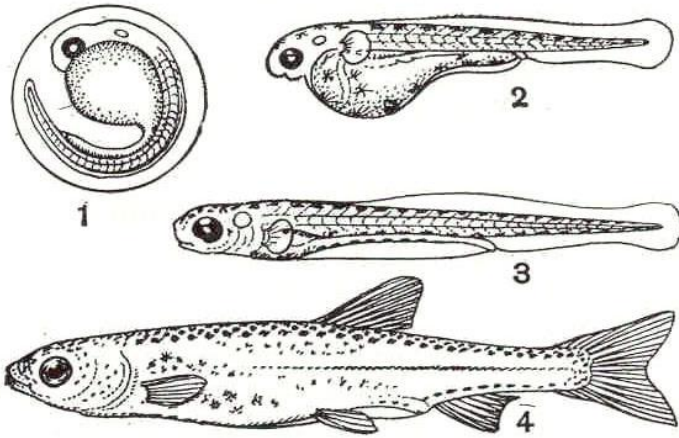


## Постэмбриональное развитие.

### Личиночный период

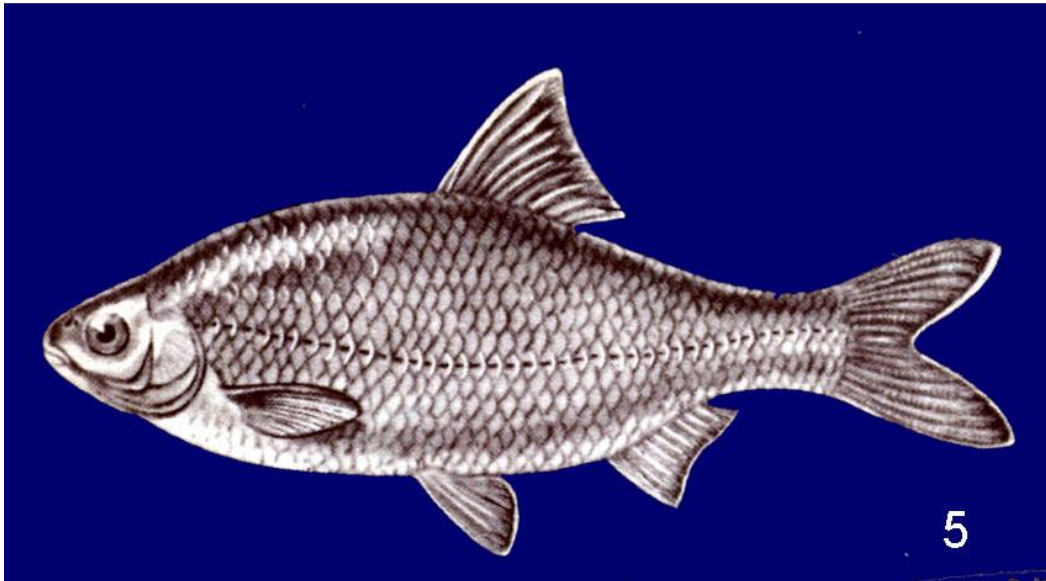
Постэмбриональное развитие начинается, когда молодой организм освобождается от яичевых оболочек и начинает вести самостоятельный и относительно активный образ жизни. Подразделение онтогенеза на эмбриональный и постэмбриональный периоды всегда довольно условно. Принято различать **два модуса** постэмбрионального развития многоклеточных животных: **прямое** и **непрямое (личиночное) развитие**. При непрямом развитии из яичевых оболочек выходит особая онтогенетическая форма – личинка (larva), что буквально означает «маска». уже обладающая основными чертами плана строения взрослого животного и часто очень сложным инстинктивным поведением. В этом случае постэмбриональное развитие сводится преимущественно к росту и завершению развития половой и некоторых других систем органов. Отличия личинки от взрослого организма иногда настолько значительны, что в этом виде трудно даже предполагать их прямую преемственность, родство, иногда они не столь велики. В одних случаях **эти различия связаны с простым недоразвитием**, а иногда у животного на этой стадии появляются **специальные личиночные признаки** адаптивного характера, исчезающие при метаморфозе.

# Личиночный период развития у костистых рыб

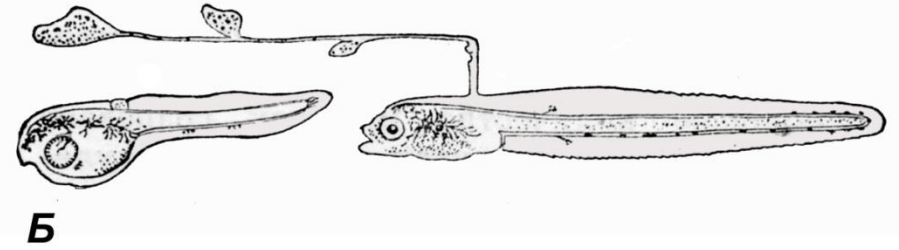
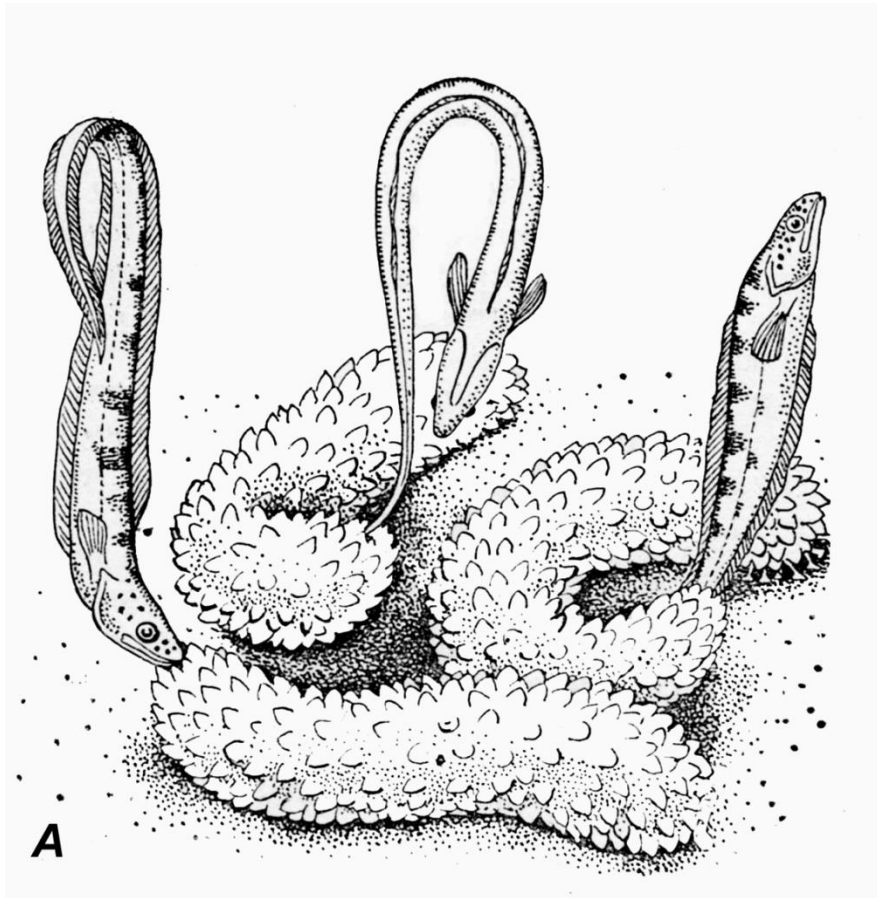


## Развитие воблы (*Rutilus caspicus*)

1 – зародыш в яичевых оболочках; 2 – предличинка (стадия после вылупления); 3 – личинка (начало экзотрофного питания); 4 – малек; 5 – взрослая особь



# Сложные формы предличинок и личинок у некоторых костистых рыб



Средиземноморский Карапус, *Carapus acus*  
А – взрослая форма, обитающая в местах скопления голотурий, проникая в полость тела, питается гонадами и водными легкими последних. Б – стадия предличинки (вексиллифер) замечательна тем, что первый луч спинного плавника (вексиллум) получает необычайное развитие. Снабженный дополнительными лопастями и придатками, огромный вексиллум исполняет роль органа парения и позволяет предличинке вести планктонный образ жизни.

Личиночный период (ЛП) имеет место в развитии тех позвоночных, зародыши которых покидают яичевые оболочки и начинают вести *самостоятельный (свободный) образ жизни, не достигнув дефинитивной организации*; это Миноги, большинство Костистых рыб и Амфибий.

Наиболее существенная особенность личинки – эмбриональный характер её организации. Поэтому очень часто личинку называют свободно живущим зародышем. Являясь самостоятельным организмом, личинка должна быть приспособлена к условиям обитания.

Биологическое значение личиночного периода в онтогенезе определяется способностью личинки к активному питанию, благодаря которому организм получает теперь уже извне все необходимые энергоёмкие и пластические вещества, необходимые для нормального роста и завершения развития. Но этим не исчерпывается роль личинки, поскольку, например, у многих рыб в ЛП ещё сохраняется значительный запас желтка в довольно большом желточном мешке даже, когда личинка начинает питаться, используя внешние источники пищи.

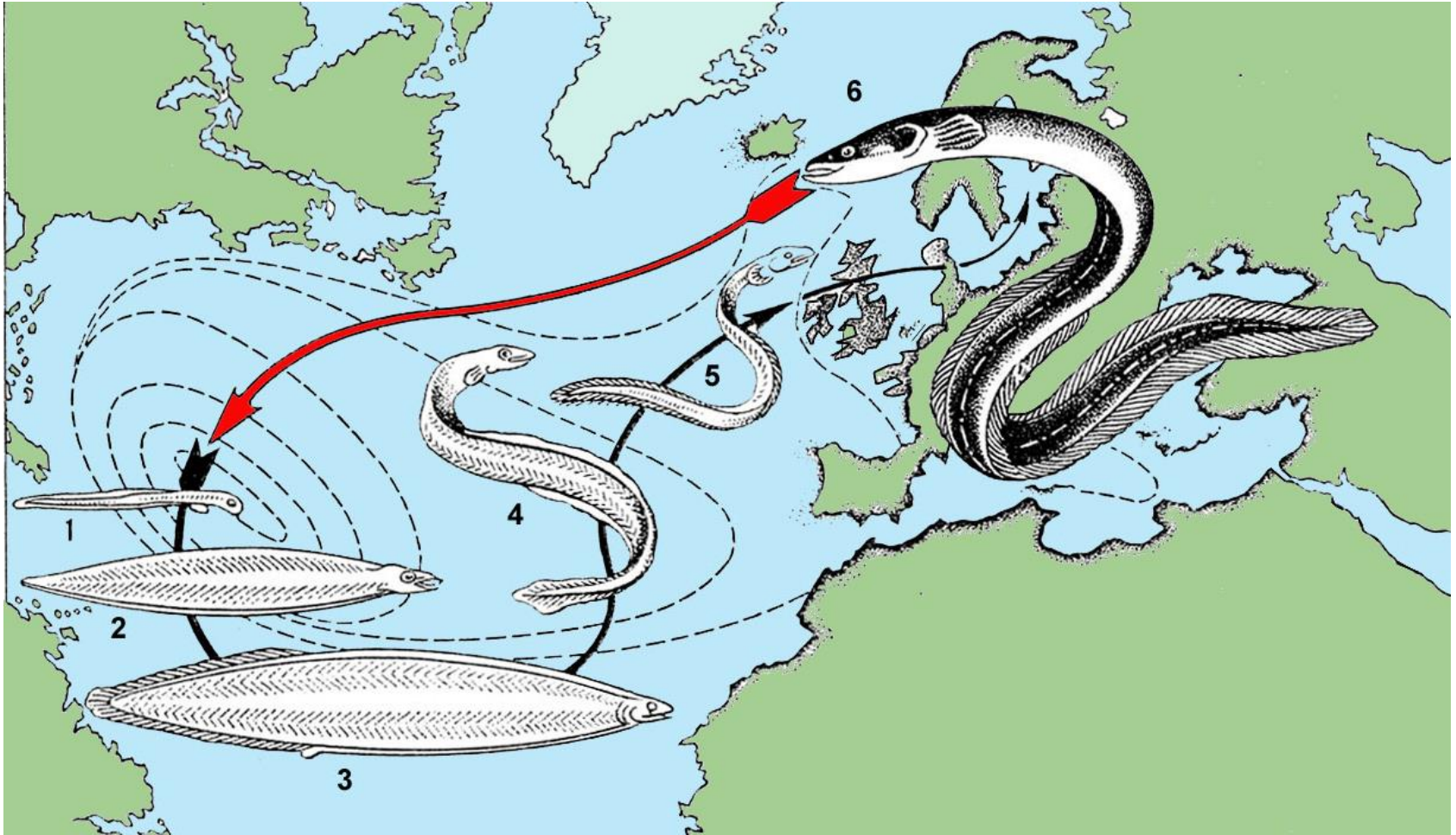
Часто подчёркивается **расселительная функция** личинок. Действительно, для тех форм животных, которые во взрослом состоянии ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни, свободно перемещающаяся планктонная личинка даёт единственную возможность широкого распространения вида (например, *Асцидии*, *Иглокожие*). Но у позвоночных, где всё наоборот, и взрослые формы сами более подвижны, эта роль личинки отступает на второй план. Поскольку очень часто *среда обитания личинки значительно отличается от условий жизни взрослых форм*, то эти органы и их деятельность носят временный характер и могут быть во взрослом состоянии либо утрачены, либо стать неактивными. К таким временным органам относятся ***зародышевые оболочки***.

Поэтому личиночный тип развития встречается в онтогенезе всех групп, у которых среда обитания ювенильных и взрослых форм резко отличается от той, в которой происходит эмбриогенез. Например, у Миног и многих Рыб одни этапы онтогенеза проходят в пресных водоёмах, а другие – в морях (при этом особое значение приобретает *фактор солёности*); у Амфибий водная среда, в которой протекают зародышевый и личиночный периоды, сменяются с началом ювенильного периода на наземную (*фактор суши*). Смена организмом в ходе онтогенеза одной среды обитания на другую требует такой организации, которая, обеспечивая жизнь особи в одной среде, была бы настолько пластична, чтобы в недрах её могли последовательно развиваться структуры, ответственные за адаптацию к принципиально иным условиям жизни. *Такой двойственной, специализированной и в то же время пластичной организацией обладают личинки позвоночных животных.*

**Продолжительность личиночного периода** в сравнении с эмбриональным у всех позвоночных **много больше**. Личинка, представляя собой «свободно живущий зародыш», отличается от последнего тем, что морфогенетические процессы в ней часто оказываются приостановленными или заторможенными. Примеры **относительно коротких ЛП** можно найти среди многих Костистых рыб и Амфибий. Очень выразительный пример короткого личиночного периода – *Danio rerio* – 2-3 недели. Или *противоположный пример: личинка Дальневосточной камбалы* покидает яйцевые оболочки в конце апреля – начале мая, а превращение её во взрослую форму происходит в июне. У Леопардовой лягушки (*Rana pipiens*) ЛП длится 70-80 суток.



# Нерестовая и личиночная миграции европейского речного угря



Личинки разного возраста: 1 – ранняя; 2 – годовалая, 3 – двухгодовалая; 4 – перед началом превращения; 5 – «стеклянный» угорь; 6 – взрослый угорь



# Семиречинский лягушкозуб (*Ranodon sibiricus*)



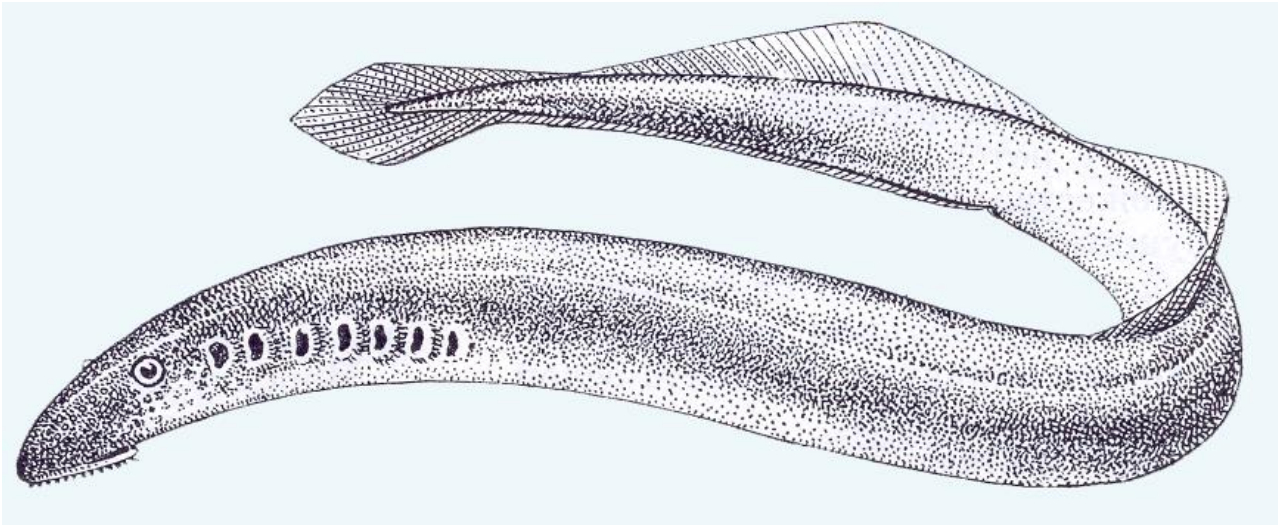
личинка на третьем году жизни

Среди Земноводных рекордсменом по продолжительности личиночного периода является одна из наиболее примитивных хвостатых амфибий фауны бывшего СССР – лягушкозуб семиречинский (*Ranodon sibiricus*). Метаморфоз у этой формы наступает на третьем году личиночной жизни

взрослая особь



# Личиночный период миноги



Тихоокеанская минога  
(*Lampetra japonica*),  
взрослая особь

Максимальная продолжительность личиночного периода среди позвоночных у миноги. Личинка миноги, называемая *пескоройкой*, превращается во взрослую форму на четвертый или даже пятый год личиночной жизни



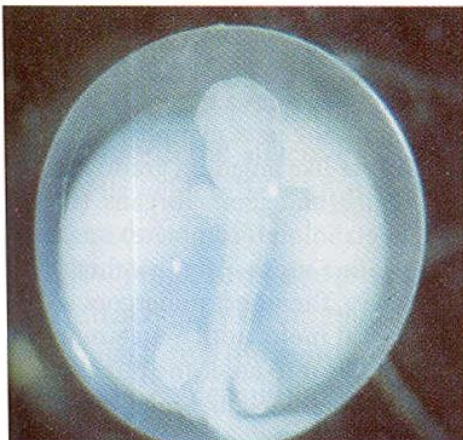
Пескоройка (*Ammocoetes*)



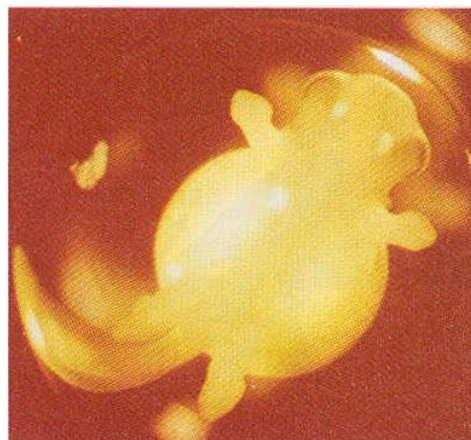
# ЭВОЛЮЦИЯ ЛИЧИНОЧНОГО ПЕРИОДА В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОЗВОНОЧНЫХ



Принято рассматривать две вариации эволюционных изменений длительности эмбрионального периода: удлинение (эмбрионизация) и укорочение (деэмбрионизация). Крайний вариант эмбрионизации - полный перенос личиночных стадий под защиту яйцевых оболочек - «скрытое развитие» (*криптометаболия*). Например, развитие южноамериканских листовых лягушек *Eleutherodactylus coqui*.



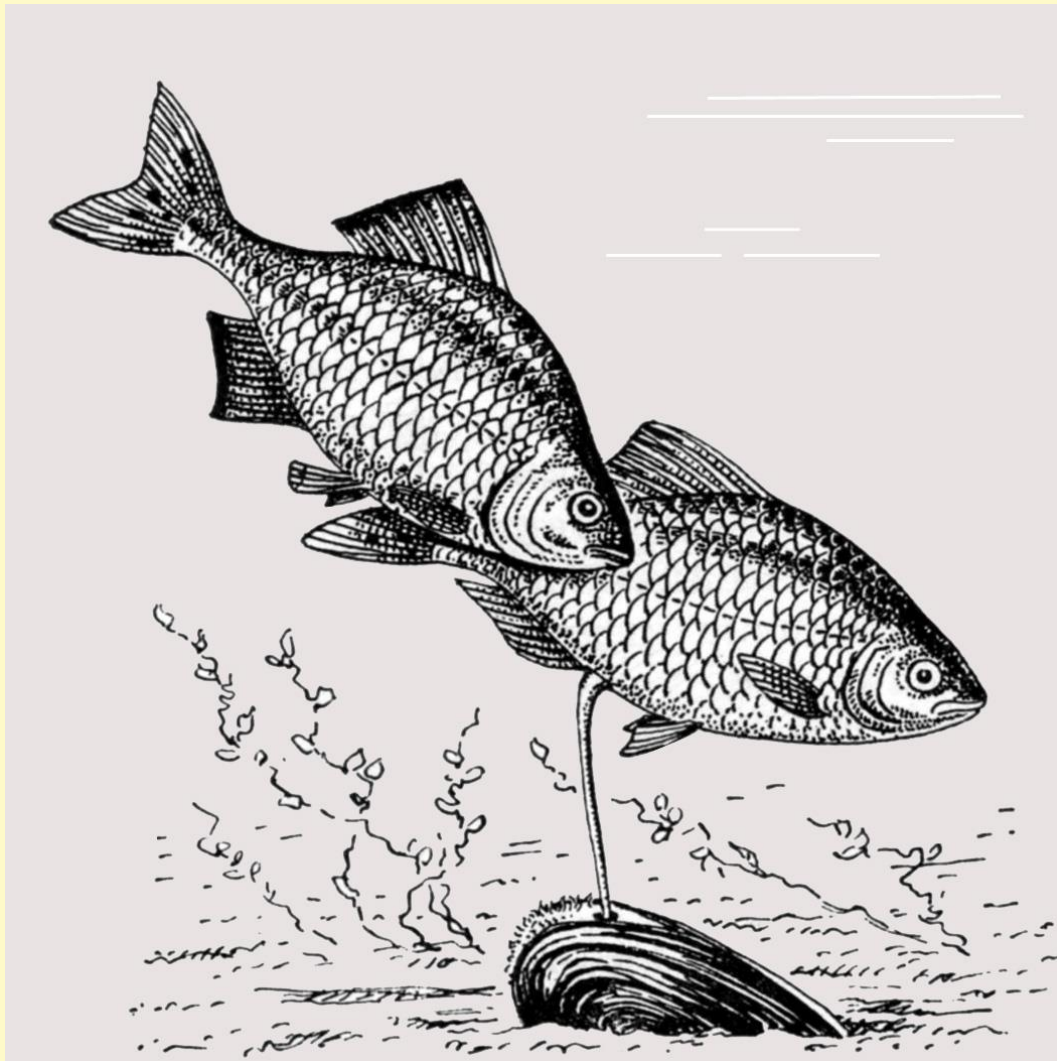
А



Б

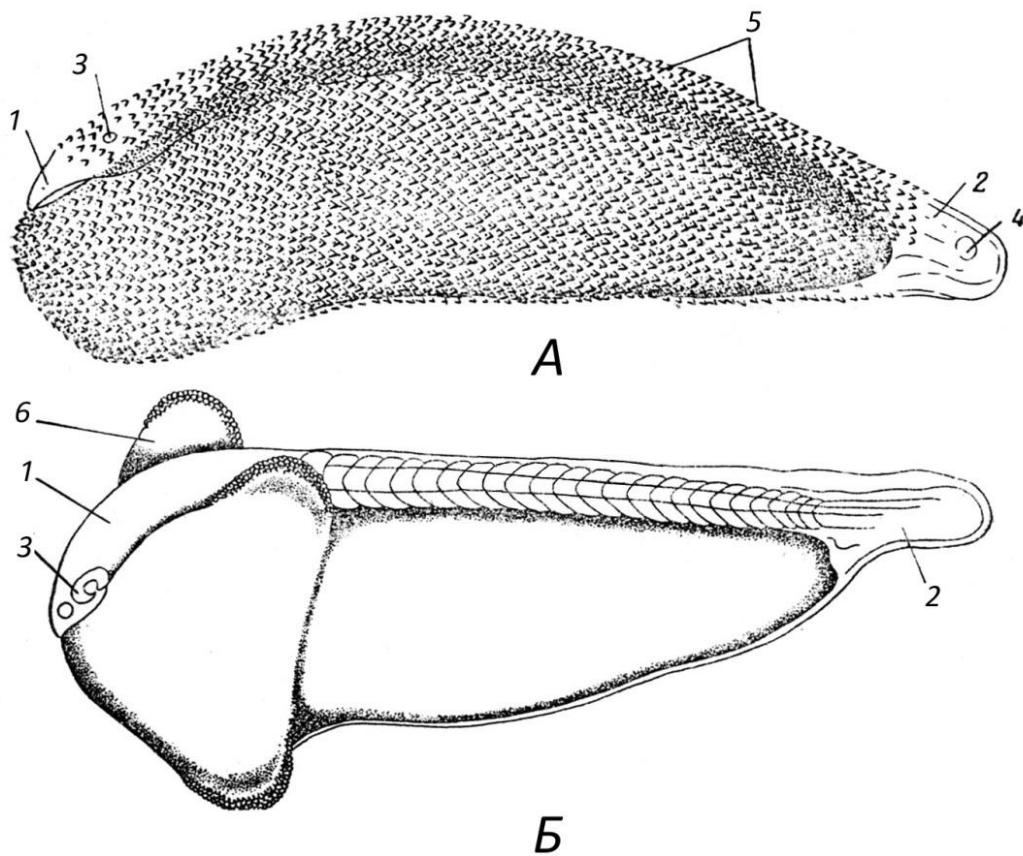


В



У аномный ранний выход зародыша из яичевых оболочек описан у некоторых пресноводных рыб из отряда Cypriniformes. Например, зародыш горчака европейского, *Rhodeus amarus*, выходит из оболочек на стадии 8-15 пар сомитов; развитие другого вида горчака, *Rhodeus ocellatus*, проходит в яичевых оболочках несколько дольше, до стадии 20 пар сомитов.

- **Деэмбрионизация** – процесс, при котором наблюдается ранний выход эмбриона из яйцевых оболочек; при этом часть эмбриогенеза переносится на личиночный период. Перенос определенных эмбриональных стадий в личиночный период возможен в тех случаях, когда среда вполне благоприятна для завершения развития.



«Личинки» колючего (А) и амурского (Б) горчаков, развивающиеся внутри мантийной полости пластинчатожаберных моллюсков. Личинка колючего горчака, вылупившаяся на очень ранних стадиях, покрыта эпидермальными чешуйками (5), с помощью которых она передвигается между жаберными лепестками моллюска. Личинка амурского горчака, напротив, ведет «оседлый» образ жизни, и этому помогают специальные выросты желточного мешка (6).

**ΜΕΤΑΜΟΡΦΟΣ**

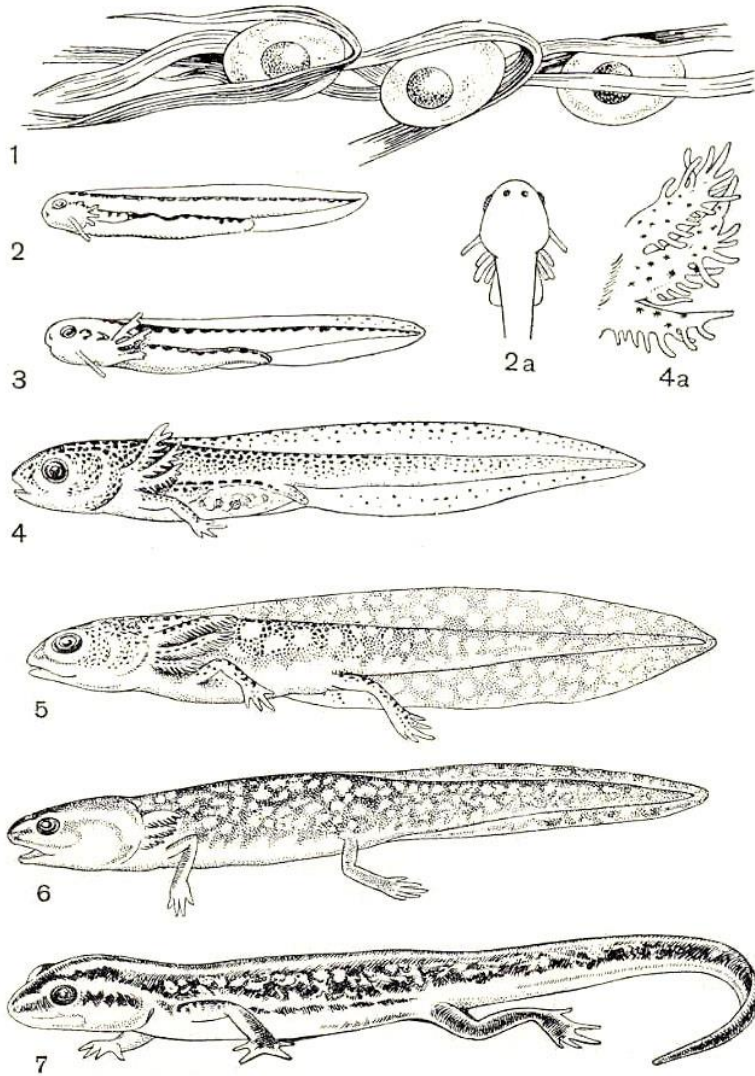
**Метаморфоз** (от греч. metamórphōsis – *превращение*).

У животных метаморфоз или *метаболия* – это глубокие преобразования морфологии, биохимии и функций организма, в результате которых личинка превращается во взрослую особь. В ходе метаморфоза осуществляются самые разнообразные **морфогенетические процессы**, а именно:

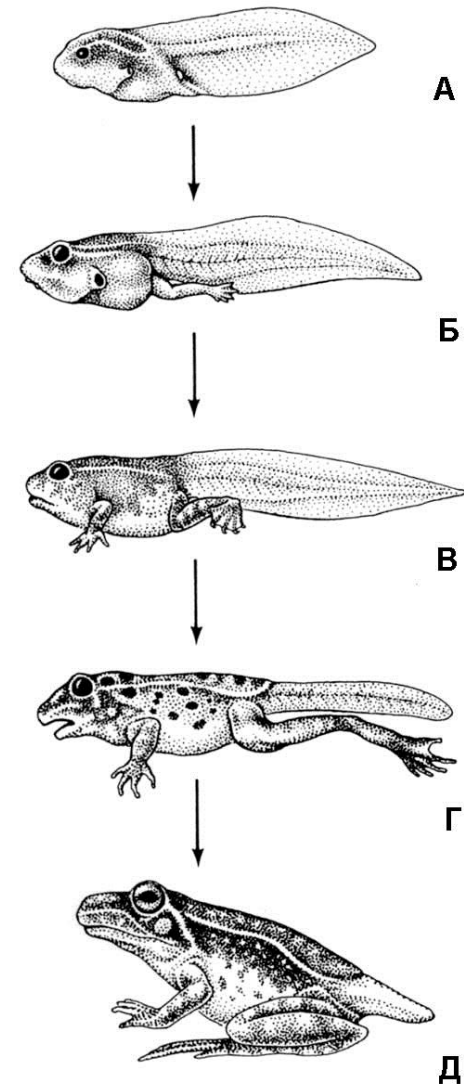
1. *Разрушение и исчезновение временных (провизорных) органов, частичное (а иногда и полное) разрушение и перестройка других органов и даже систем, функционирующих как в личиночном, так и во взрослом состоянии.*
2. *Восстановление билатеральной симметрии тела, нарушенной в личиночном периоде.*
3. Метаморфоз завершает личиночный период развития и присущ большинству групп беспозвоночных и некоторым позвоночным – *миногам*, ряду рыб (например, *Осетровым, Двоякодышащим, Костистым*) и *Земноводным*.
4. Метаморфоз обычно связан с резкой сменой образа жизни (условий жизни) животного в онтогенезе. Например, *свободноплавающий → прикрепленный; водный → наземный; скрытый в грунте → (воздушный).*



# Метаморфоз у земноводных



Эволютивный (Caudata)



Некробиотический (Acaudata)

Таблица 1. Основные отличия организации личинки (головастика) и взрослой бесхвостой амфибии

Система органов	Личинка (головастик)	Взрослое животное
Локомоторная	Водная среда; хвостовой плавник	Наземное существование; бесхвостое четвероногое
Респираторная	Жабры (жаберные щели), кожа, лёгкие. Личиночные гемоглобины (присоединяют O <sub>2</sub> быстро, а отдают медленно не зависимо от уровня pH)	Кожа, лёгкие. Гемоглобины взрослого животного (отдают O <sub>2</sub> быстро, присоединение зависит от повышения pH – эффект Бора).
Кровеносная	Дуги аорты; аорта; передняя, задняя и общая кардинальные вены	Сонная дуга, яремные вены
Пищеварительная	Вегетарианский рацион, длинный спиральный кишечник, симбионты; небольшой рот, роговые челюсти и губные зубы	Плотоядное животное; короткий кишечник, протеазы, большой рот, длинный язык
Опорно-осевая	Хорда	Позвоночный столб. Костный скелет
Нервная, органы чувств	Отсутствие мигательной перепонки; фотопигмент сетчатки – <i>порфиросин</i> – комплекс белка опсина с альдегидом витамина A <sub>2</sub> ; система боковой линии и нейроны Маутнера	Глазные мышцы, мигательная перепонка; пигмент сетчатки – <i>родопсин</i> – комплекс белка опсина с альдегидом витамина A <sub>1</sub> , дегенерация нейронов Маутнера; барабанная перепонка
Выделительная	Мезонефрос; <i>аммониотелический принцип</i> выделения (аммоний)	Мезонефрос; <i>уротелический принцип</i> выделения (мочевина)

Ювенильный период

( рост и половое созревание )

• *Ювенильный период* (от латинского juvenilis – юный) – промежуток онтогенеза от завершения метаморфоза до полового созревания особи. У позвоночных без периода свободной личинки начало ЮП совпадает с моментом рождения, как это происходит у живородящих форм и, в частности у Млекопитающих. Правда, у некоторых Млекопитающих особь в момент рождения находится на очень низких ступенях морфофизиологической зрелости, как например, у некоторых Marsupialia (Сумчатых), у которых рождение совершается на предплодных стадиях (сл. Слайд), а у некоторых мышевидных грызунов на плодных стадиях.

Следовательно, для этих Млекопитающих момент рождения не может рассматриваться как начало ЮП. В этих случаях началом ЮП принято считать момент раскрытия век, указывающий на завершение метаморфоза





Детеныш обыкновенного поссума или щеткохвоста (*Trichosurus vulpecula*) в сумке матери вскоре после рождения. Рождаются детеныши этого поссума, как, впрочем, почти всех Сумчатых, «недоношенными» на предплодных стадиях развития и уже на этих стадиях переходят к питанию молоком матери

Напротив, у некоторых живородящих Костистых рыб из семейства Embiotocidae отряда Окунеобразных (Perciformes) самцы становятся половозрелыми сразу после рождения. В этом случае следует допустить, что у этих форм *ювенильный период, по существу, выпадает из онтогенеза мужских особей* (Бочаров, 1988).

Своеобразие питания – характернейшая биологическая особенность ювенильного периода, прежде всего, у высших позвоночных, проявляющаяся в специфике поведения и детенышей, и родителей в моменты лактации.

*Морфологически ЮП характеризуется:*

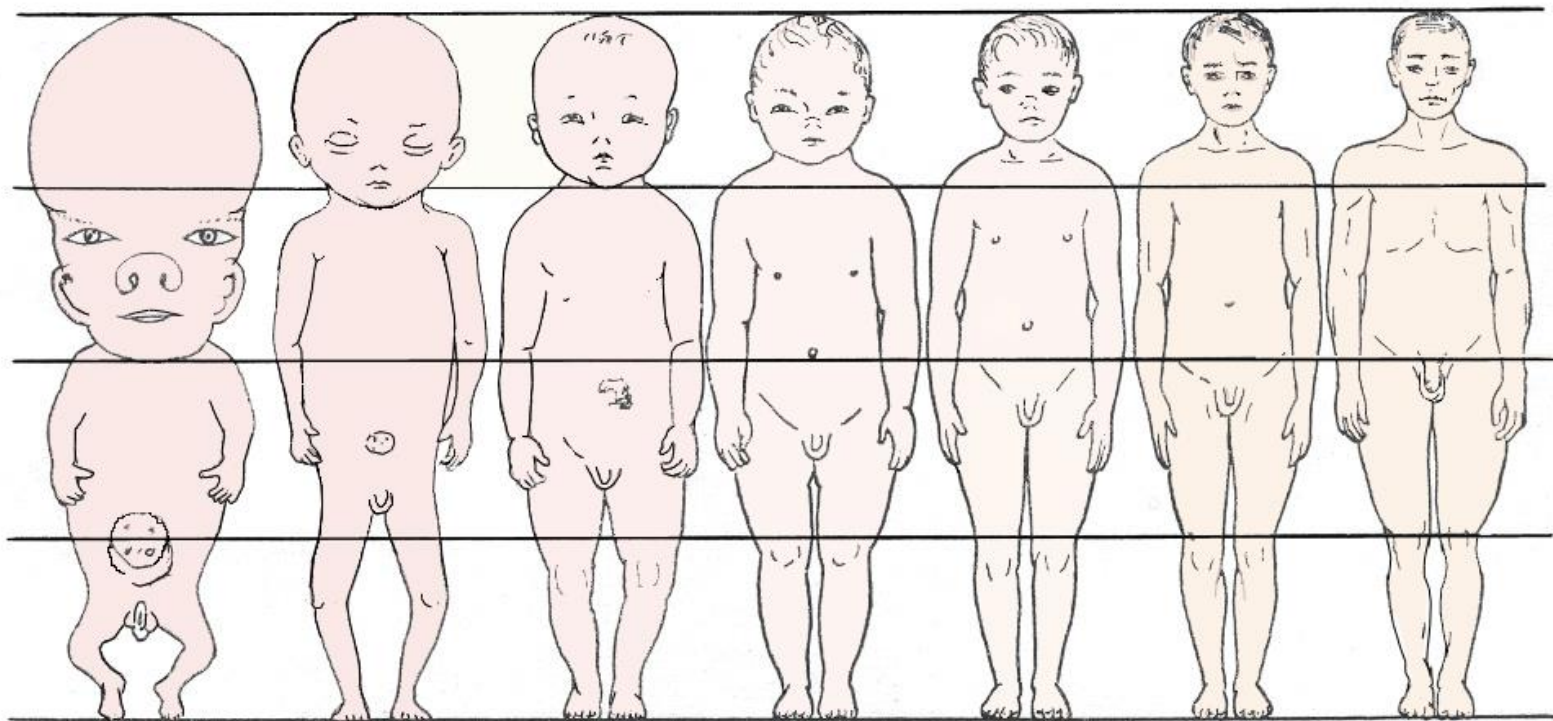
*интенсивным ростом, установлением окончательных пропорций между отделами тела (см. следующий слайд)*

*завершением развития скелета, кожных покровов;*

*сменой зубов у дефиодонтных животных;*

*завершением развития половых желез и установлением присущих взрослому организму эндокринных регуляций.*

Ювенильный период в онтогенезе человека.  
Неравномерный (аллометрический) рост и установление  
окончательных пропорций тела



эмбрион  
2 месяца

эмбрион  
4 месяца

новорож-  
денный

2 года

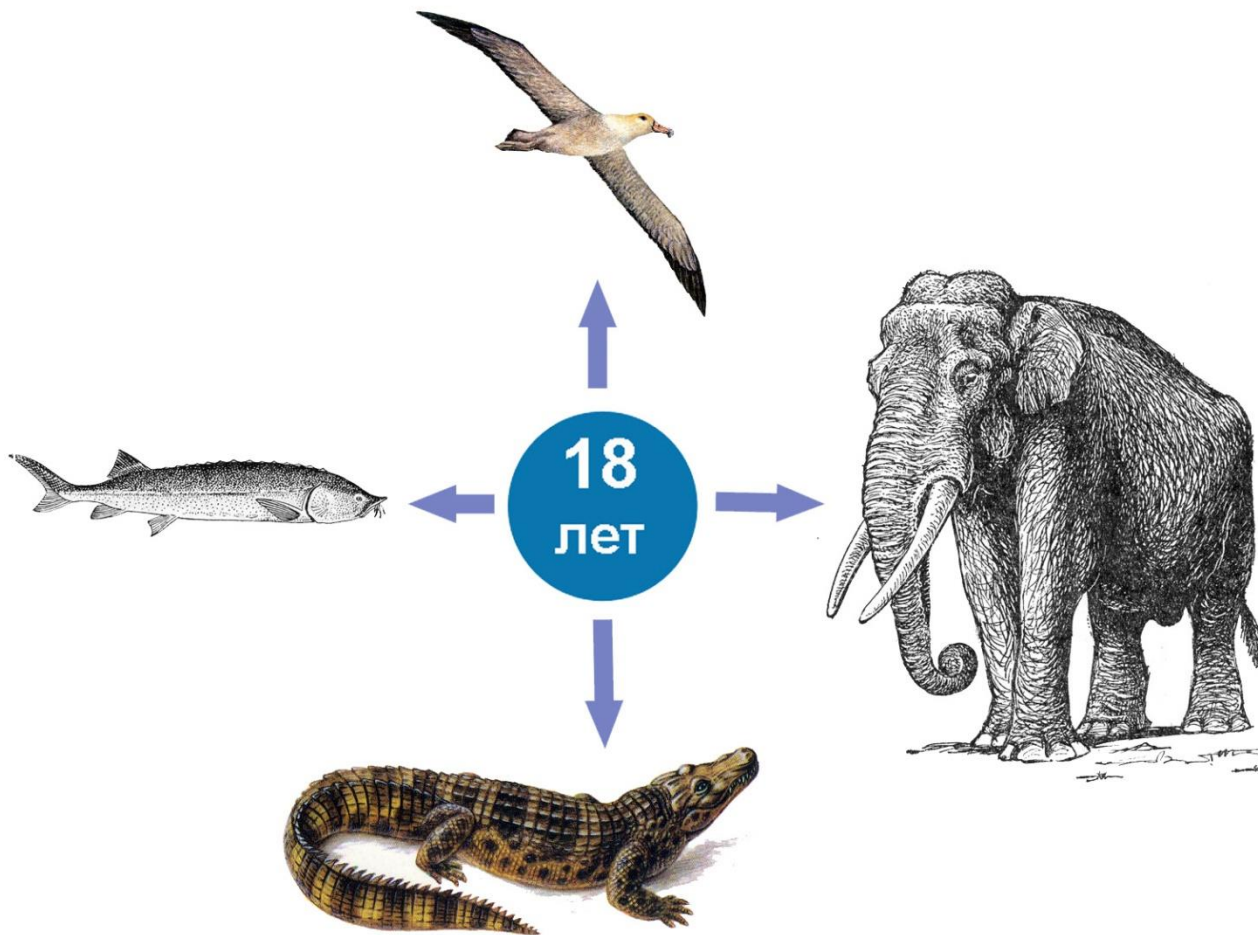
6 лет

12 лет

25 лет



# Ювенильный период



Возраст достижения половозрелости у позвоночных-гигантов

## Период зрелости (период размножения) и репродуктивная стратегия вида

- Начавшись с наступлением половой зрелости, период размножения у подавляющего большинства Позвоночных прекращается вместе со *смертью особи*. Только в исключительных случаях, главным образом под опекой человека, прекратившая размножение особь продолжает жить; и в этих случаях можно говорить о наличии дополнительного периода – ***периода старения***.
- Плодовитость вида обычно находится в обратном отношении к длительности его жизни или, говоря иными словами, чем больше величина помёта тем меньше продолжительность жизни вида (С.А. Северцев, 1941)

# Период зрелости (период размножения)

**Виды, размножающиеся  
однократно**

Нерка, *Oncorhynchus nerka*



**Виды, размножающиеся  
множественно**

Микижа (Камчатская радужная форель),  
*Parasalmo mykiss*. Длительность жизни 11-  
12 лет



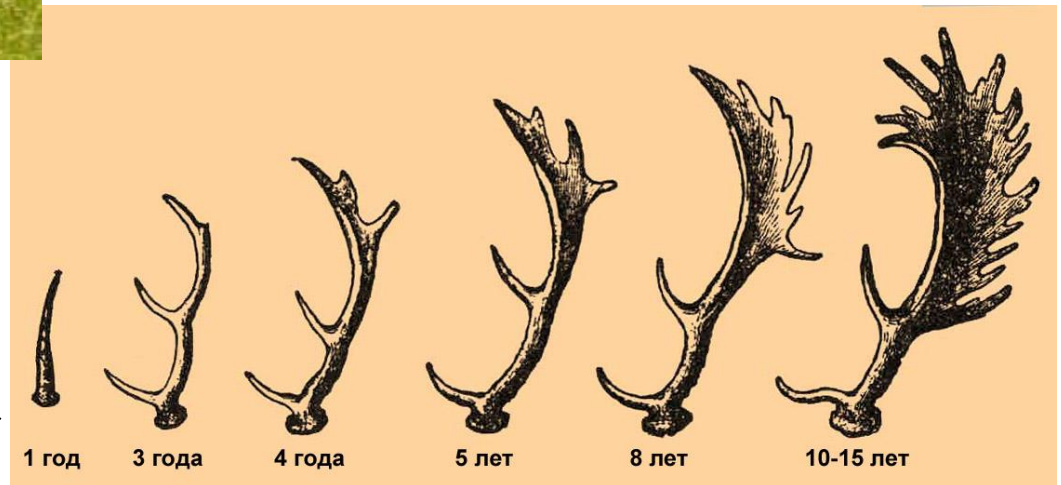
# Период зрелости. Циклические морфогенезы



Из формообразовательных процессов, характерных для периода размножения, можно выделить те, что связаны с *половой функцией* и обусловлены *гормональными циклами*. Например, цикл развития рогов у оленей, у которых в первый год на лобной кости отрастают неветвящиеся рога. Эти рога затем опадают и на второй год замещаются рогами с одним отростком. Далее число отростков на вновь отрастающих рогах увеличивается.

Лань (*Corvus dama*)

«Ветвление» рогов самца лани по годам



Выпадение ювенильного периода  
и  
периода половозрелости

Эволюционное значение педоморфоза

# Эволюционное значение педоморфоза

При любом фиксированном размере помета *репродуктивный потенциал вида* может быть увеличен с помощью сокращения периода полового созревания. Возможно, именно в силу этого обстоятельства, в эволюции многих групп Позвоночных наблюдается тенденция к более раннему началу полового размножения и, соответственно, к укорочению, а иногда и полному выпадению ювенильного периода и периода зрелости (п е д о м о р ф о з).

**Педоморфоз** (от греч. pais, род. падеж paídos — дитя и morphe — форма), *тип эволюционных изменений организмов, характеризующийся полной утратой взрослой стадии и соответствующим укорочением онтогенеза, в котором последней становится стадия, бывшая у предков личиночной.* Термин «П.» введён У. Гарстангом (1922).



# НЕОТЕНИЯ



Классическим примером гетерохроний типа пedomорфоза служат некоторые хвостатые амфибии, у которых половозрелые особи сохраняют жабры и другие личиночные признаки. А – половозрелая личинка *Ambystoma mexicanum* (аксолотль) белой расы; Б – definitiva особь после искусственно вызванного метаморфоза

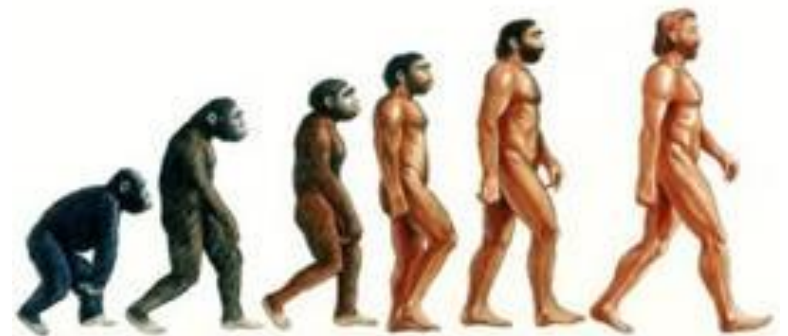




*Gavin De Beer*

Ряд биологов, в их числе Де Бир (De Beer, 1954), придают явлению **неотении** большое эволюционное значение, полагая, что эволюция ряда крупных таксонов животных могла идти путем преобразования личиночных стадий, как наиболее пластичных отрезков онтогенеза при утрате взрослых стадий.

**Неотения** явилась, вероятно, основным направлением эволюции некоторых хвостатых амфибий, бескилевых бегающих птиц и эволюции человека.



**КОНЕЦ ПРЕЗЕНТАЦИИ**

*Спасибо за внимание*