



РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ ХОРДОВЫХ: ПТИЦЫ

лекция 9



Строение яйцеклетки

Яйцеклетка полилецитальная,
телолецитальная

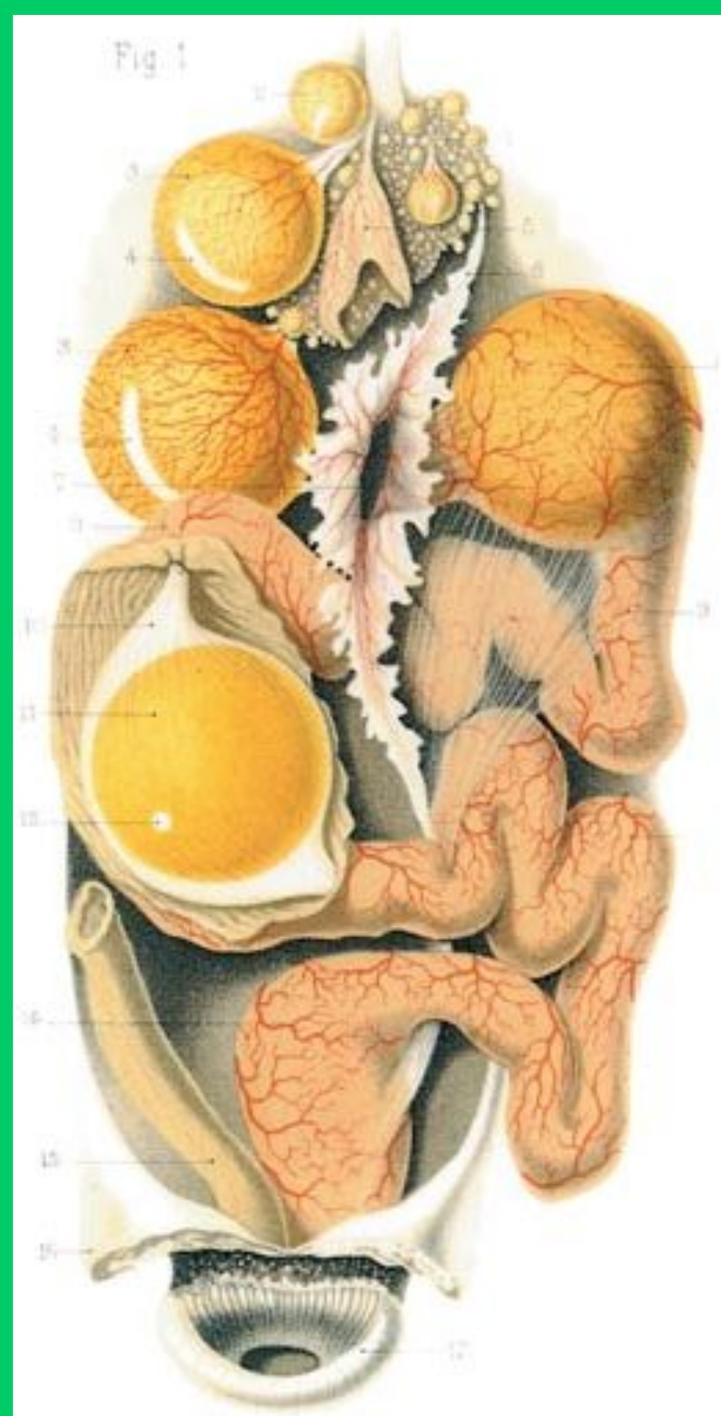
Тип питания фолликулярный

Диаметр яйца на ранних стадиях ~ 50 мкм, затем увеличивается до 6 мм. После скорость роста сильно возрастает – до 35 мм в диаметре к овуляции (за счет поступившего извне желтка).

Оогенез осуществляется в яичнике: незрелые яйца глубоко погружены в его ткань. По мере накопления в них желтка они поднимаются к поверхности яичника и выступают наружу (*овариальный фолликул*).

Основная масса зрелого яйца состоит из желтка: свободная цитоплазма вблизи ядра и покрывает желток тонким слоем.

- **первое деление созревания** совпадает с овуляцией
- **второе деление созревания** происходит после оплодотворения.



Оплодотворение

Оплодотворение **внутреннее** (в начальном отделе яйцевода), **моноспермное**.

В яйцеклетку одновременно проникает **много сперматозоидов**, но непосредственно в оплодотворении (слиянии с женским пронуклеусом) участвует **только один из них**.

Избыточные спермии образуют **мероциты (блуждающие ядра)**, участвующие в утилизации желтка.

Сперматозоиды хранятся в стенках яйцевода и на протяжении 3-х недель после осеменения постепенно выходят из его крипт по мере продвижения яиц.

Оплодотворение – сразу после попадания яйца в яйцевод. Путь яйца с момента выхода из яичника и до откладки – 25–26 часов.

Полное развитие зародыша происходит в течение **трех недель** при 38–39 °С.

Откладка яйца (при достижении клоачного конца):

- **сразу** – до середины дня
- **на следующий день** – во второй половине дня.

Яйцо к моменту кладки находится на **разных стадиях развития**.

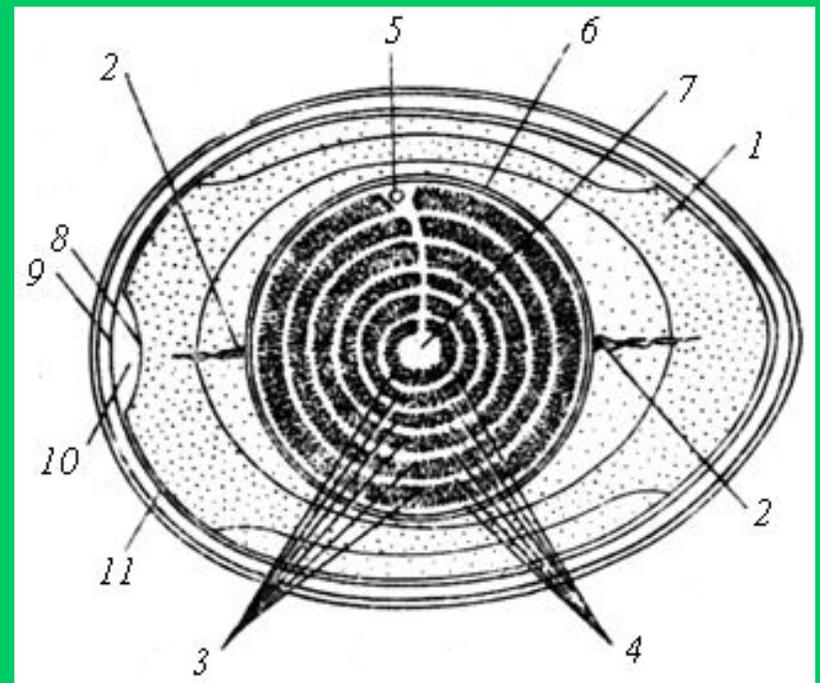
Строение яйца

По мере продвижения яйца к клоаке образуются:

- **вторичные** оболочки
- **третичные** оболочки

При попадании яйца в выводящие половые пути самки возникают **халазы** (спирально закрученные белковые тяжи, отходящие от желточной оболочки).

- **подскорлуповые оболочки**: два слоя спутанных органических волокон. Плотны примыкают друг к другу, за исключением участка на тупом конце яйца (**воздушная камера**);
- **скорлупа**: окружает яйцо в области **скорлуповых желёз** яйцевода. Содержит кальцит, пронизана порами (газообмен);
- **надскорлуповая оболочка**: тонкая белковая пленка, закрывающая поры скорлупы (образуется в клоаке).



Строение яйца курицы

(по Белоусову, 1993):

- 1 – белковый мешок;
- 2 – халаза;
- 3 – желтый желток;
- 4 – белый желток;
- 5 – бластодиск;
- 6 – желточная оболочка;
- 7 – латэбра (подвеска);
- 8, 9 – подскорлуповые оболочки;
- 10 – воздушная камера;
- 11 – скорлупа

Вращение яйца

В матке **яйцо вращается** вокруг длинной оси (10–15 оборотов/мин).

Правило Бэра:

- **переднезадняя ось** зародыша расположена всегда **перпендикулярно направлению движения яйца** по яйцеводу
- **направление** от хвоста зародыша к голове **совпадает** с направлением вращения яйца

Бластодерма смещается в направлении вращения так, что зародышевый диск располагается под некоторым углом к горизонтальной плоскости.

Скорлуповая и белковая оболочки вращаются вокруг желтка, положение которого относительно центра тяжести стационарно.

В области бластодиска, приподнятой относительно горизонтальной плоскости, образуется **задний конец зародыша**.

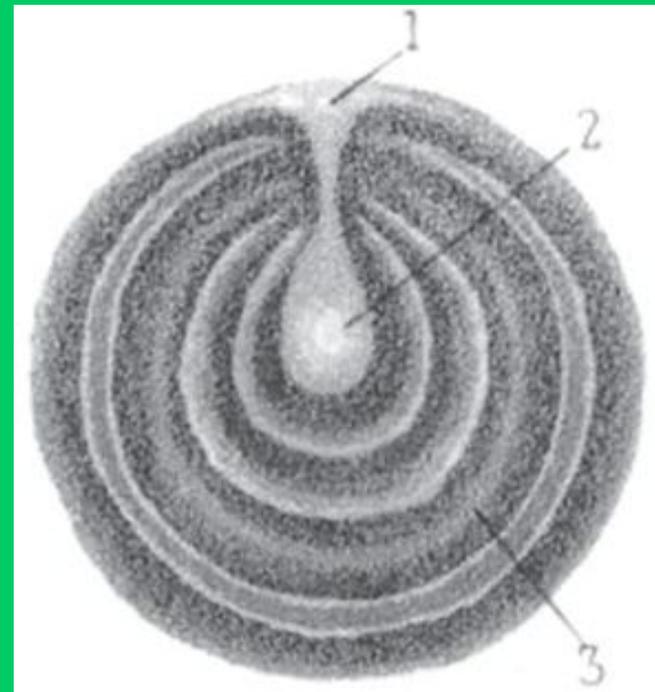
Скорость прохождения яйца по яйцеводу у разных видов птиц неодинакова.

Строение желтка

- **белый желток**: откладывающемся *поздно ночью*, небольшое содержание жира и высокое белка, гранулы мельче и менее однородны на вид. Под зародышевым диском образует скопление, вдающееся в массу желтого желтка – *латебра (подвеска)*
Пуркинье, простирается в сторону бластодермы, образуя под ней обширную массу (*ядро Пандера*).
- **желтый желток**: откладывается в *дневное время*, содержит много жира (желтая окраска из-за высокой концентрации каротиноидов).

В истинном желтке (вязкая жидкость) взвешены:

- **вода** (50 %): растворены соли натрия и кальция
- **жиры** (33 %): нейтральные жиры, фосфатиды, фосфолипиды, холестерин
- **белки** (16 %): *липовителлин* (связывают липиды), *фосфовитин* (связывает фосфор), *овальбумин* (основной альбумин яичного белка)
- **углеводы** (1 %)
- **витамины**: А, В₁, В₂, D и E



Тонкие слои белого желтка между **толстыми** слоями желтого желтка.

В течение последней недели перед овуляцией **ежедневно** добавляется **по одному слою** белого и желтого желтка.

Самый наружный слой всегда представлен **белым** желтком.

Дробление

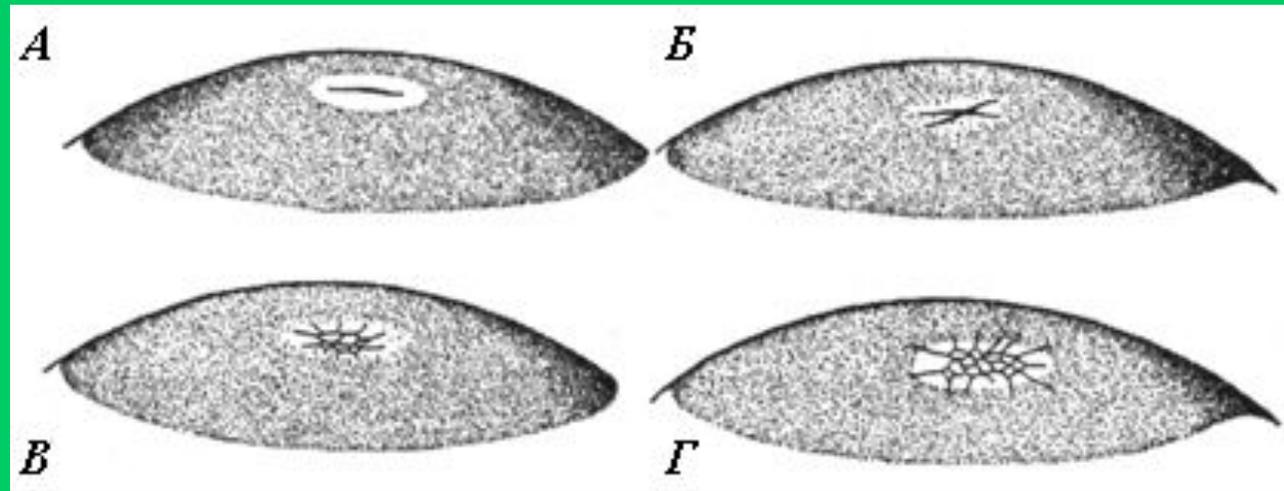
Проходят *одновременно* с окружением его третичными оболочками. Занимает 22 часа.

Дробление зиготы:

неполное,
резко неравномерное,
дискоидального типа.

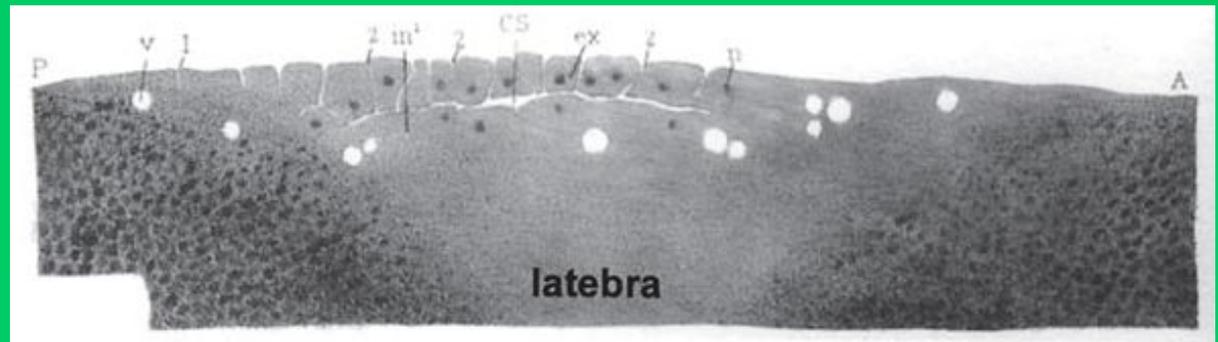
Перибласт – не полностью отделенные от желтка клетки на краю бластодиска.

К моменту откладки яйцо проходит приблизительно **14 делений зиготы,** (бластодерма отложенного яйца **насчитывает около 60 тыс. клеток**).



Дискоидальное дробление курицы (по Дондуа, 2005):
А – 2; Б – 4; В – 8; Г – 16 бластомеров

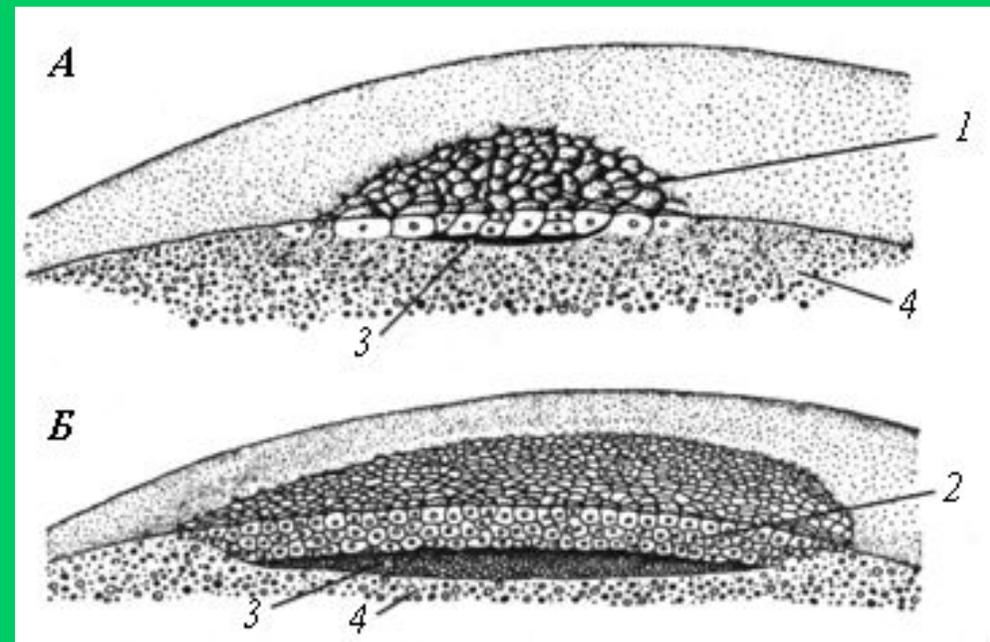
- **первые три борозды радиальные**
- **затем широтные и тангенциальные**
- **начиная с прохождения третьей и четвертой борозд** образуются клетки разной величины, без правильного и постоянного взаиморасположения.



Бластула

В итоге дробления образуется многослойный **бластодиск**, состоящий из клеток неправильной формы, вплотную прилежащих друг к другу и налегающих на нераздробившийся желток.

- **подзародышевая полость**: пространство, заполненное жидкостью (разжижение желтка под зародышевым диском под влиянием клеток бластодиска и мероцитов);



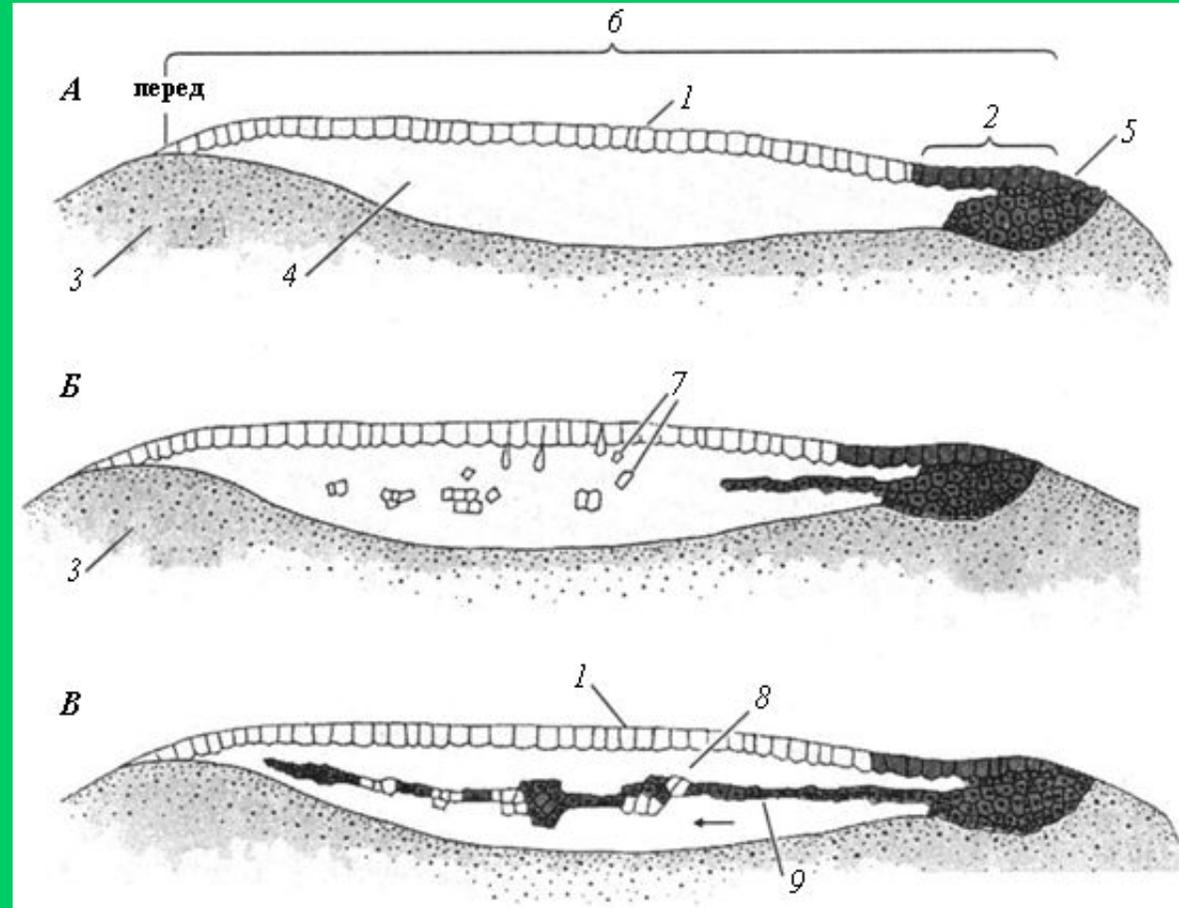
Формирование зародышевого диска:
А – поздняя стадия дробления; Б – перед началом гастрюляции: 1 – бластомеры; 2 – эпибласт; 3 – подзародышевая полость; 4 – желток

- **светлое поле** (*area pellucida*) : область в центре бластодиска
- **темное поле** (*area opaca*): область по периферии бластодиска

Бластула и предгаструляционные движения

Предгаструляционные движения начинаются до откладки яйца и завершаются с началом его насиживания.

- **гипобласт**: внутренний провизорный листок (внезародышевая энтодерма), образуется до гастрюляции:
 - **первичный гипобласт**: выселяющиеся клетки бластодермы
 - **вторичный гипобласт**: слой клеток, лежащий под эпибластом, выселяются из задней области зародыша (*серп Раубера – Коллера*)
- **эпибласт**: верхний слой клеток дискобластулы (все зародышевые листки)
- **бластоцель**: полость между эпибластом и гипобластом



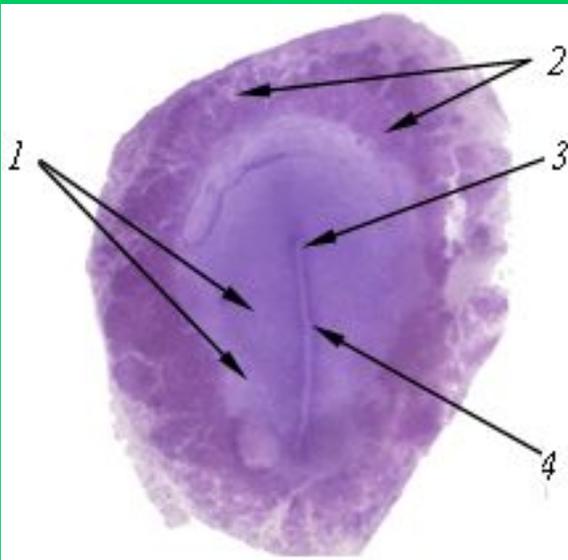
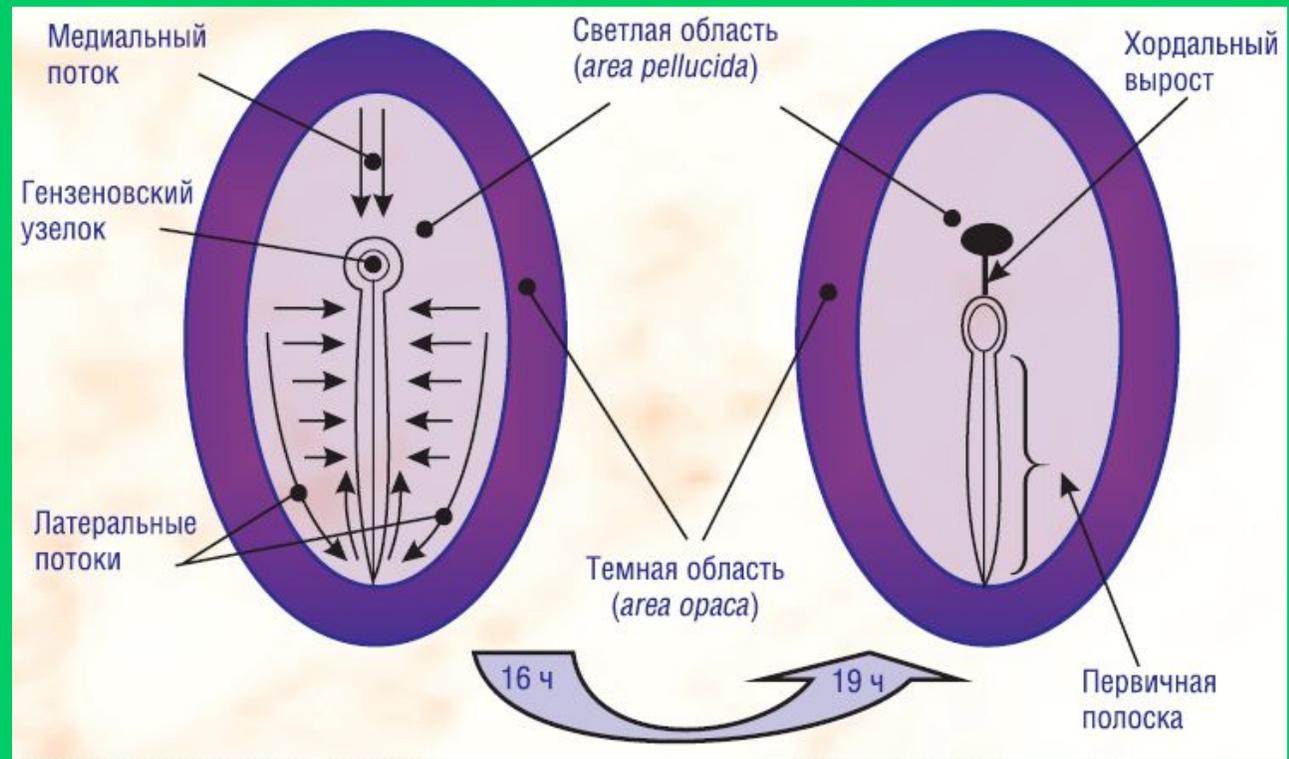
Вторичный гипобласт:

- **в центре**: клетки некрупные, небогатые желтком, округлой формы (энтодерма кишки)
- **на периферии**: клетки крупнее, богаче желтком, многогранны (желточная энтодерма)

Гастрюляция (1)

Центральная часть *area pellucida* делается толще – **зародышевый щиток** (тело зародыша).

Периферические участки *area pellucida* и вся *area opaca* – **внезародышевые части** бластодиска.



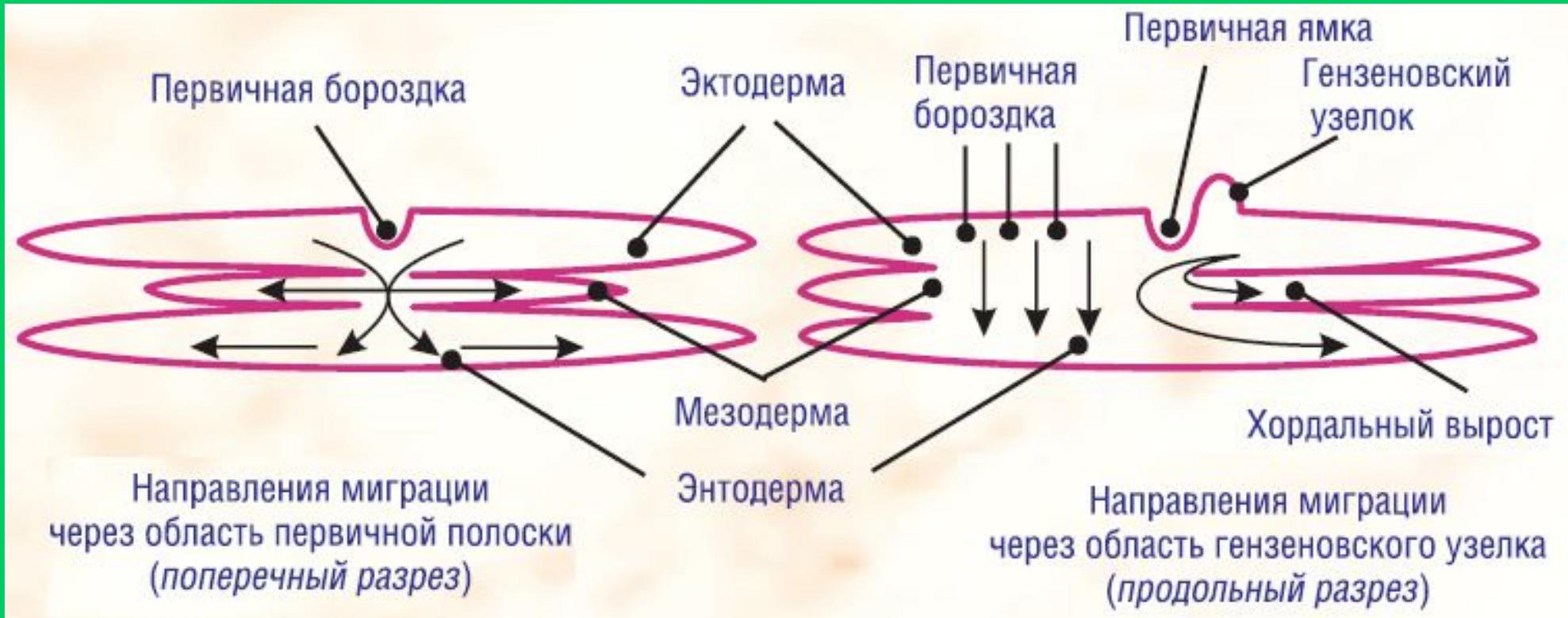
- **медиальный поток:** перемещение клеток от переднего края к заднему. В месте встречи с латеральным потоком возникает **первичный (гензеновский) узелок**
- **латеральные потоки:** движутся с большей скоростью, чем медиальный. Встретившись, образуют по средней линии зародыша **первичную полоску**.

1 – *area pellucida*;
2 – *area opaca*;
3 – гензеновский узелок;
4 – первичная полоска

Первичная ямка – углубление в области первичного узелка.



Гастрюляция (2): миграция клеток в подзародышевую полость



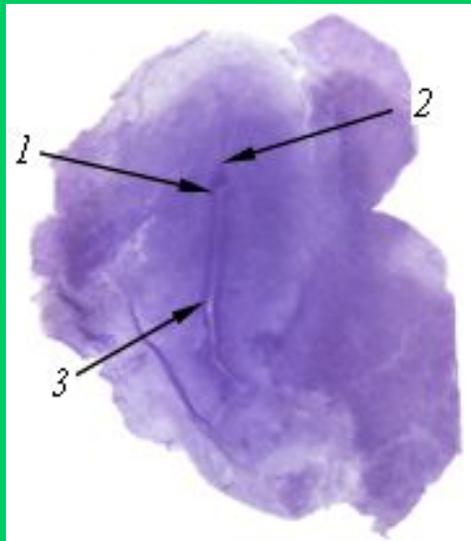
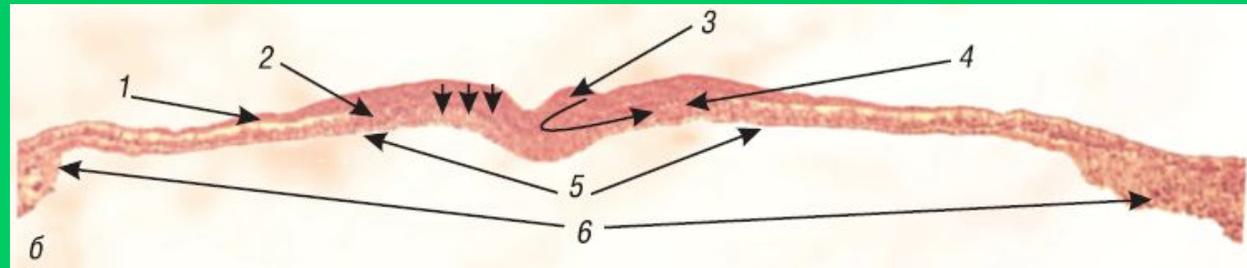
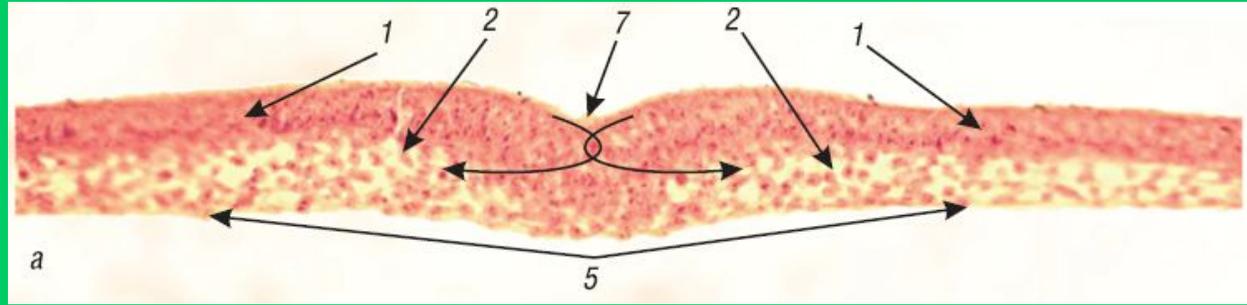
Эктодерма окружает желток, **энтодерма** замещает гипобласт, а **мезодерма** располагается между этими двумя областями

В результате гастрюляции у птиц и рептилий, как и у других позвоночных, двуслойный зародыш превращается в **трехслойный** со сформированным осевым комплексом зачатков.

Гастрюляция (3):

миграция клеток зародышевого щитка

- первыми погружаются клетки будущей энтодермы (передняя часть первичной полоски). Смещают вторичный гипобласт.
- материал спереди от первичного узелка подворачивается через передний край первичной ямки *головной* (хордальный) отросток.



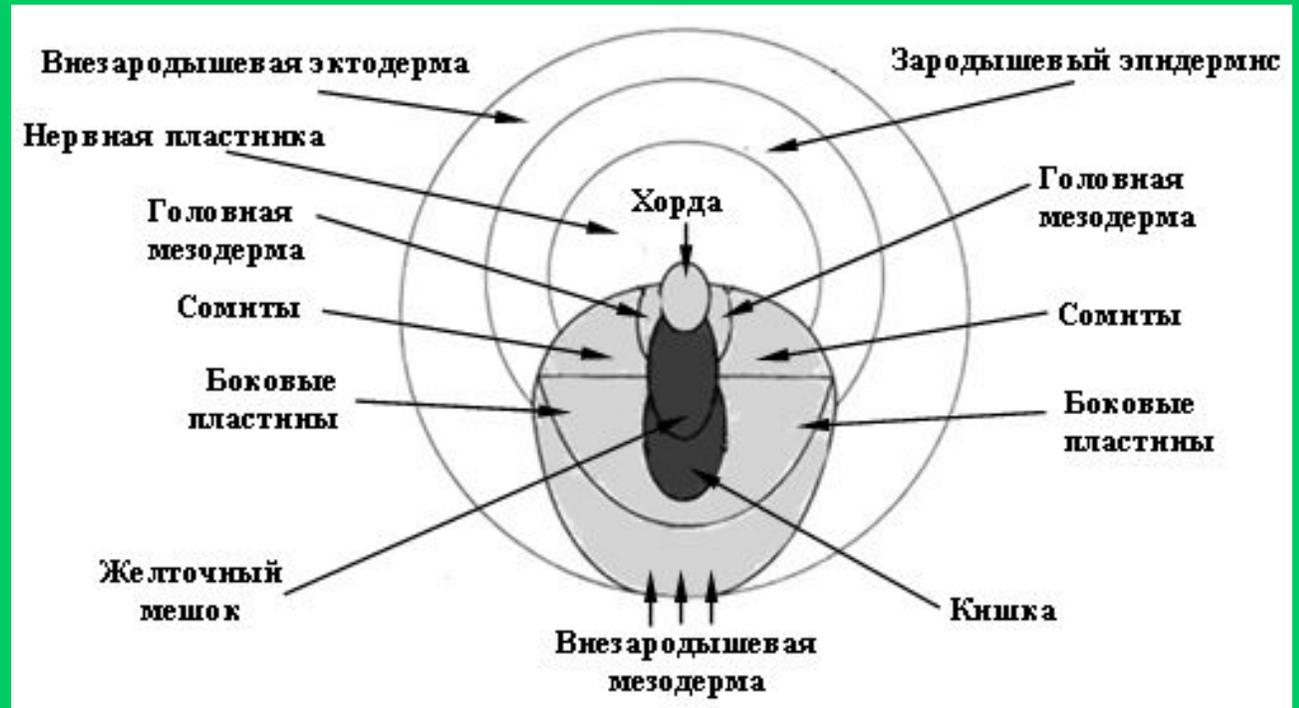
- 1 – гензеновский узелок;
- 2 – хордальный вырост;
- 3 – первичная бороздка;

- через центральную часть первичной бороздки подворачиваются клетки будущей мезодермы боковых пластинок (несегментированная мезодерма), мигрируют вперед, а через ее задний участок погружается внезародышевая мезодерма, мигрирует вплоть до края обрастания. Латеральная часть мезобласта дает начало дорсальной осевой мезодерме – сомитам.
- **снаружи остаются:** нервная пластинка и кожная эктодерма.

Карта презумптивных органов у птиц

Расположение материала презумптивных органов ограничивается *эпибластом*

Клетки *гипобласта* образуют часть внезародышевых оболочек органов.



- **первичная полоска** представляет презумптивный материал мезодермы.
- **вся остальная поверхность** наружного зародышевого листка представляет эктодерму.
- **энтодерма** при взгляде сверху на зародышевый диск **не видна**, т. к. к моменту откладки яйца она уже успела обособиться в виде отдельного внутреннего зародышевого листка.

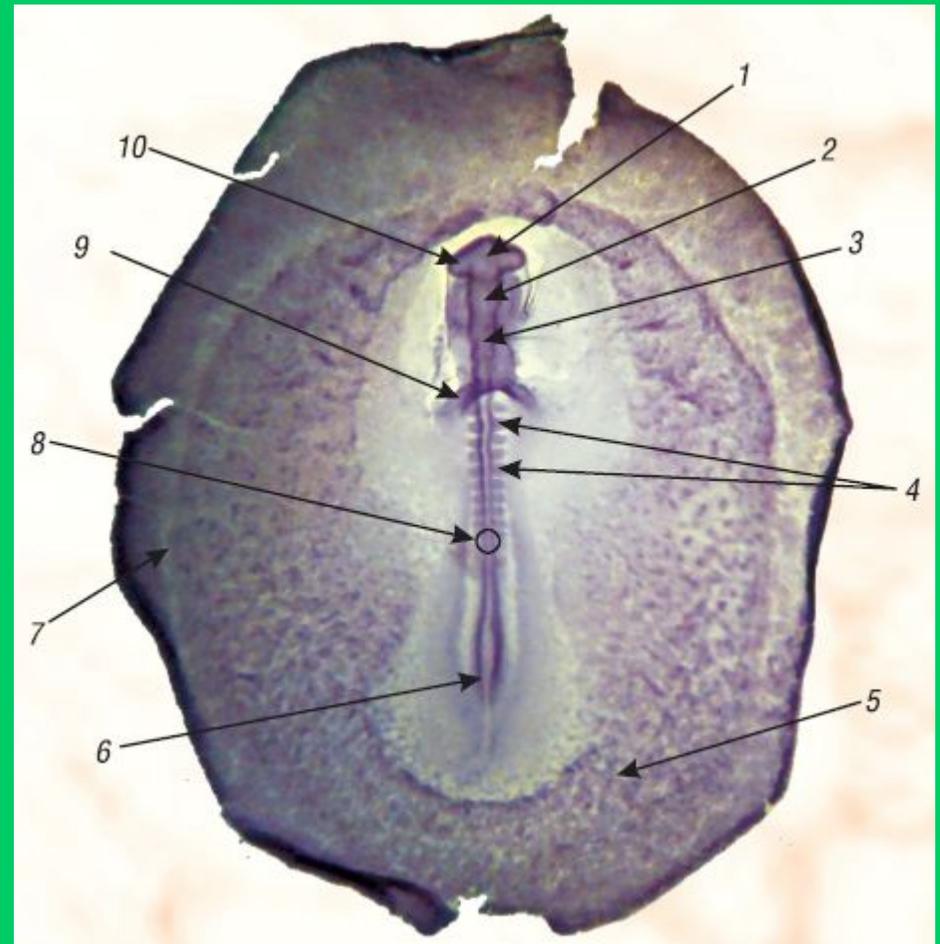
Нейруляция

Нейруляция начинается с конца вторых суток инкубации.

Хордальный материал индуцирует эктодерму, превращая её в **нервную пластинку**, а сам преобразуется в **хорду**.

Нервные валики срастаясь образуют **нервную трубку**, а часть материала нервной пластинки не включается в нервную трубку (**нервный гребень** или **ганглиозная пластинка**).

Замыкание нервной трубки и срастание нервных валиков **распространяется** от переднего конца тела **в каудальном направлении**.



- | | |
|---|-----------------------------|
| 1 — первичный передний мозговой пузырь; | 5 — кровяные островки; |
| 2 — первичный средний мозговой пузырь; | 6 — первичная полоска; |
| 3 — первичный задний мозговой пузырь; | 7 — край обрастания; |
| 4 — сомиты; | 8 — задний невропор; |
| | 9 — желточная вена (левая); |
| | 10 — глазной пузырь |



Mov 3

Формирование осевых органов

Мезодермальный материал:

- **сомиты** – дорсальная осевая часть: *склеротом, дерматом, миотом*
- **спланхнотомы** (боковые пластинки) – вентральная осевая часть (*висцеральный и париетальный листки, зародышевые и внезародышевые*)
- **нефротомы** – на границе между сомитами и спланхнотомами
- **целом** – вторичная полость тела



Энтодерма формирует **кишечный желобок** (кишечная трубка и вентральная стенка туловища к моменту закладки осевых органов отсутствует).

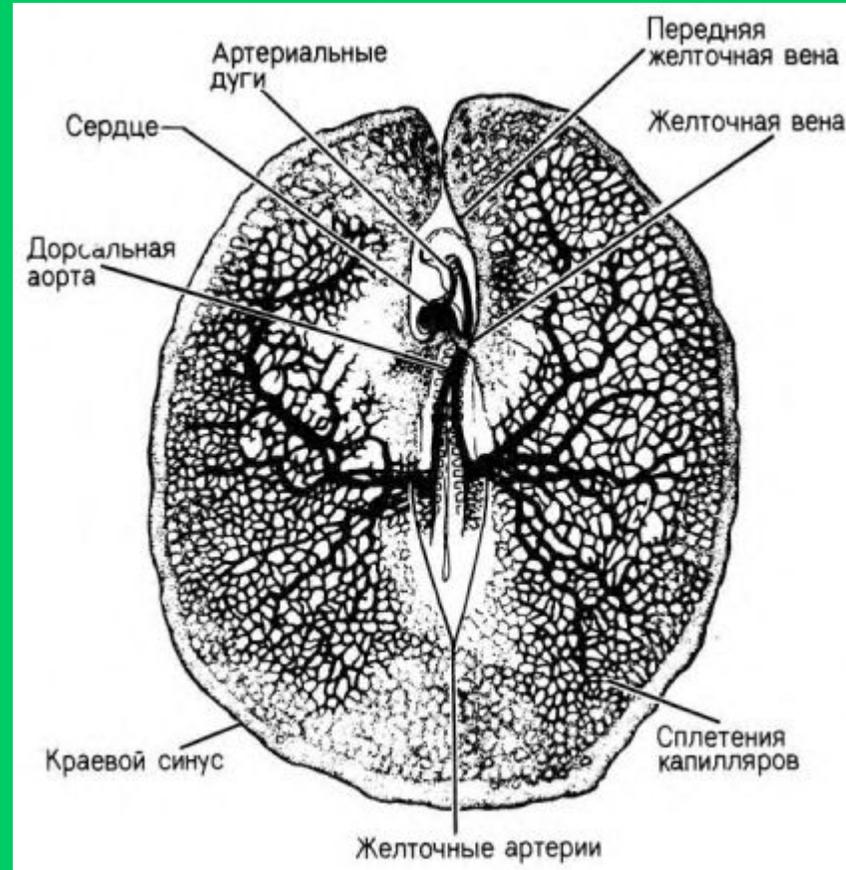
- | | |
|---------------------|---|
| 1 — нервная трубка; | 6 — аорта; |
| 2 — невроцель; | 7 — висцеральный листок несегментированной мезодермы; |
| 3 — сомит; | 8 — париетальный листок несегментированной мезодермы; |
| 4 — целом; | 9 — нефротом; |
| 5 — хорда; | 10 — эктодерма |

Формирование внезародышевых органов (1)

Провизорные

(внезародышевые) органы – структуры, необходимые для нормального развития, существуют временно.

- **туловищная складка:** из эктодермы и париетального листка мезодермы. Формирует вентральную стенку туловища и кишечную трубку (соединена с желточным мешком желточным (пупочным) стебельком).



- 1 — париетальный листок внезародышевой несеgmentированной мезодермы;
- 2 — зародышевая эктодерма;
- 3 — париетальный листок зародышевой несеgmentированной мезодермы;
- 4 — висцеральный листок зародышевой несеgmentированной мезодермы;
- 5 — зародышевая (кишечная) энтодерма;
- 6 — висцеральный листок внезародышевой несеgmentированной мезодермы;
- 7 — внезародышевая (желточная) энтодерма;
- 8 — внезародышевая эктодерма;
- 9 — амниотическая складка;
- 10 — нервный гребень;

Желточный мешок: из внезародышевой энтодермы и висцерального листка мезодермы (рассасывается к концу шестых суток после вылупления).

Принимает участие в питании. Сосудистая сеть спланхноплевры образует **желточный круг кровообращения**. Желток переводится в растворимую форму, попадает в сосуды и с током крови разносится по телу зародыша.

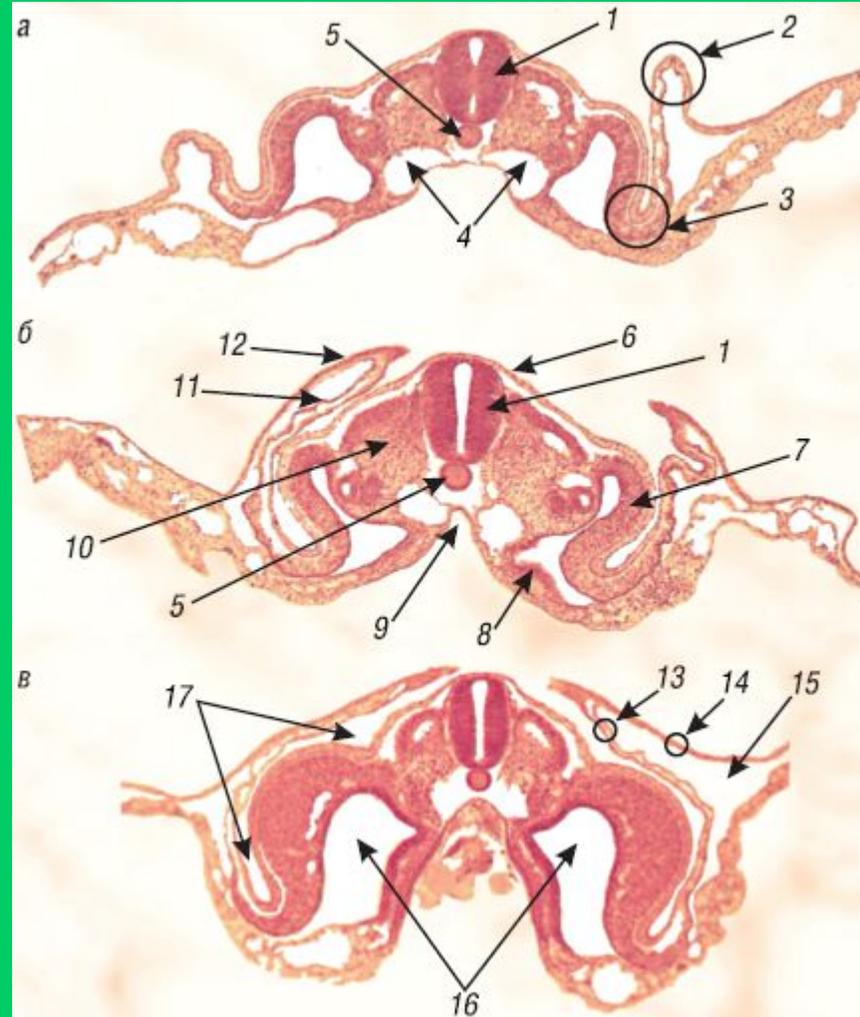
Формирование внезародышевых органов (2)

- **амниотическая складка:** головная и хвостовая, смыкающиеся над телом зародыша. Из эктодермы и париетального листка мезодермы.

Две оболочки:

- **амниотическая:** окружает одноименную полость
- **серозная:** ограничивает экзоцелом.

Амниотическая полость сообщается с экзоцеломом при помощи **серозо-амниотического канала** (в каудальном конце зародыша).



а, б, в — стадии образования туловищной и амниотической складок:

- 1 — нервная трубка;
- 2 — амниотическая складка;
- 3 — туловищная складка;
- 4 — аорта;
- 5 — хорда;
- 6 — зародышевая эктодерма;
- 7 — париетальный листок зародышевой мезодермы;
- 8 — висцеральный листок зародышевой мезодермы;
- 9 — полость кишки;
- 10 — сомит;
- 11 — париетальный листок внезародышевой мезодермы;
- 12 — внезародышевая эктодерма;
- 13 — амниотическая оболочка;
- 14 — серозная оболочка;
- 15 — экзоцелом;
- 16 — целом;
- 17 — амниотическая полость



Mov 4

Амниотическая жидкость омывает тело зародыша, не позволяет накапливаться на коже продуктам метаболизма, защищает от механических повреждений, растущие части не мешают развитию друг друга.

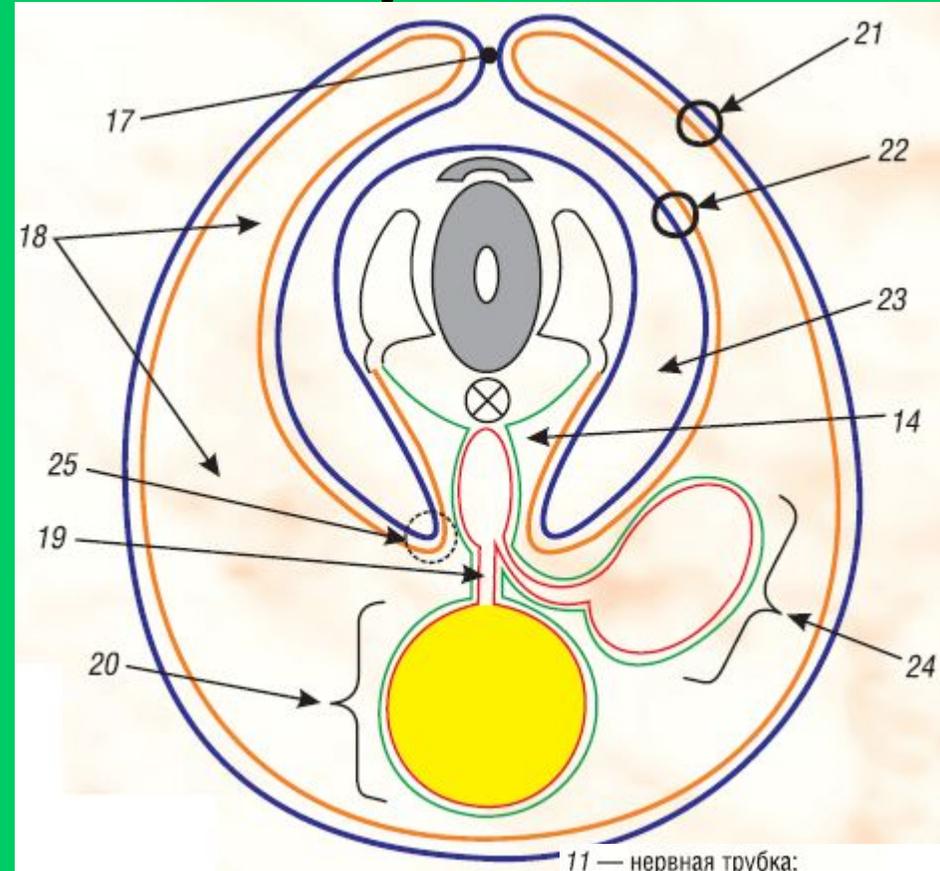
Формирование внезародышевых органов (3)

Аллантоис – слепой энтодермальный вырост вентральной стенки задней кишки (при вылуплении наружная часть аллантоиса отбрасывается, а внутренняя сохраняется в виде мочевого пузыря).

- **вместилище** конечных продуктов азотистого обмена (мочевина и мочева к-та);
- **участвует в газообмене** благодаря развитой сосудистой сети.

Серозная оболочка граничит с подскорлуповой и скорлуповой оболочками. Более тесно прилегает к подскорлуповой пленке на тупом конце яйца, где имеется воздушная камера.

Хориоаллантоис – обильно пронизанная кровеносными сосудами оболочка, возникающая в результате срастания стенок аллантоиса и серозной оболочки (иногда именуемой хорионом).



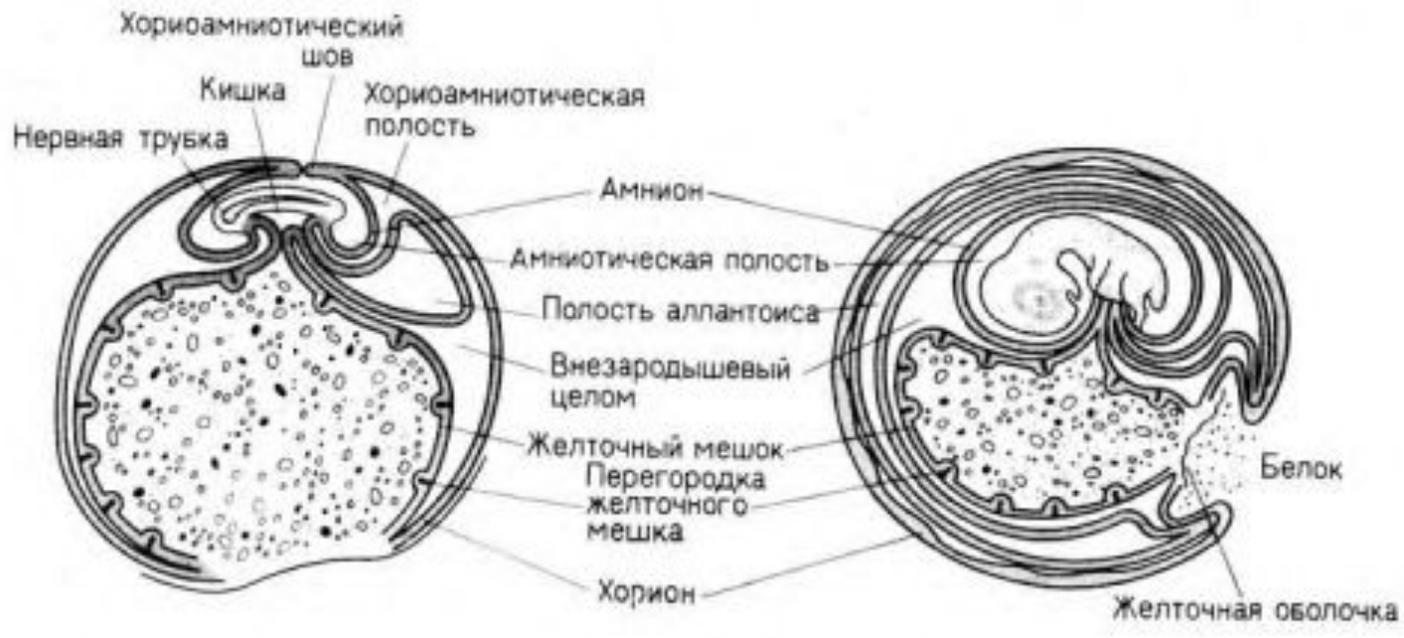
- 11 — нервная трубка;
- 12 — сомит;
- 13 — хорда;
- 14 — целом;
- 15 — кишечная трубка;
- 16 — желток;
- 17 — серозоамниотический канал;
- 18 — экзоцелом;
- 19 — желточный стебелек;
- 20 — желточный мешок;
- 21 — серозная оболочка;
- 22 — амниотическая оболочка;
- 23 — амниотическая полость;
- 24 — аллантоис
- 25 — туловищная складка



Окончание эмбриогенеза

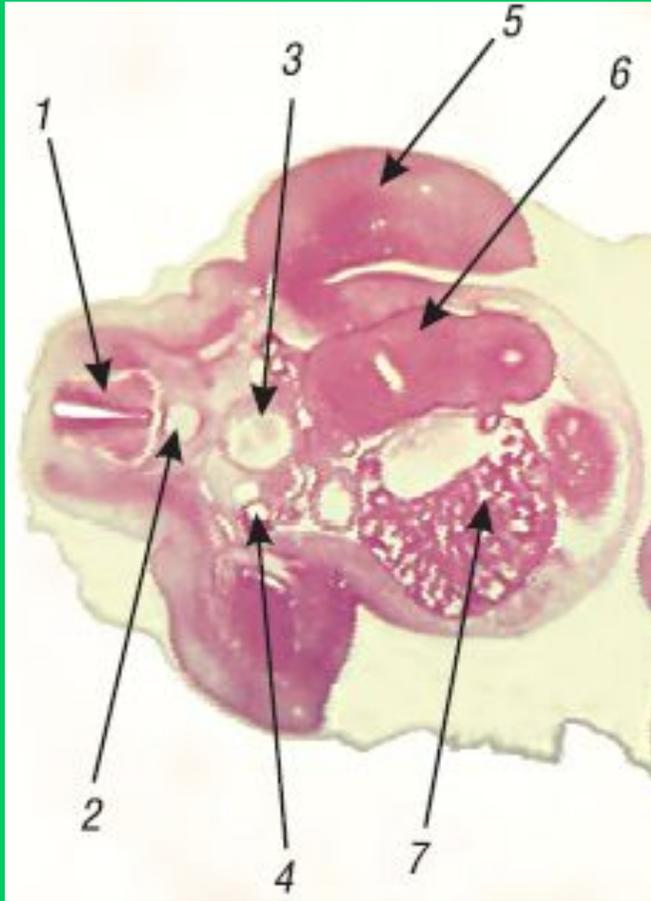
Белковая оболочка яйца отдает в ходе эмбриогенеза значительную часть содержащейся в ней воды желтку.

Белок загустевает, уменьшается в объеме и оттесняется к острому концу яйца, охватывается складками серозы – **белковый мешок** (складка серозы вместе с внутренней стенкой алантоиса).

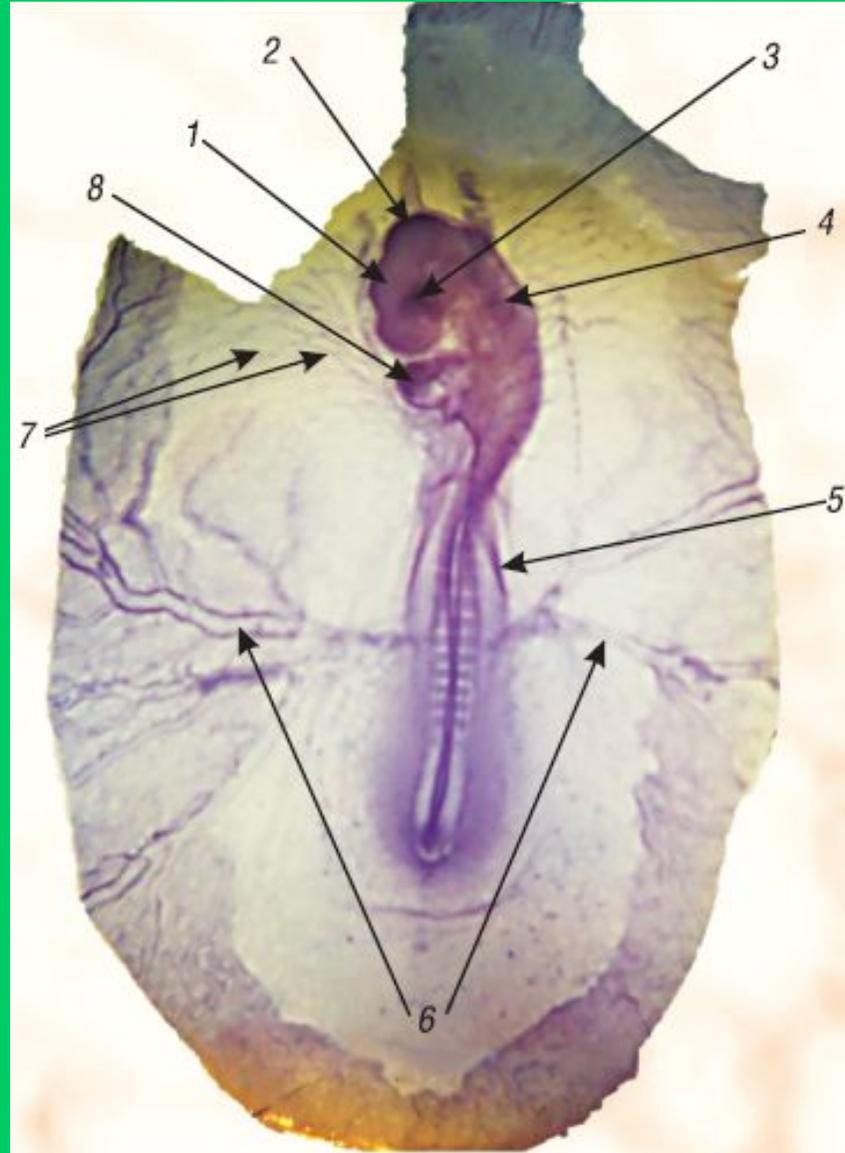


- **с 9-х суток** инкубации зародыш начинает заглатывать амниотическую жидкость (начало тканевой дифференцировки кишечного эпителия).
- **с 14-х по 16-е сутки** белок перемещается через серозо-амниотический канал в амниотическую полость и примешивается к амниотической жидкости.
- **к концу 18-х суток** инкубации зародыш полностью завершает заглатывание белка и амниотической жидкости, смешавшихся друг с другом.
- **к 20–21 дню** эмбриональное развитие цыпленка заканчивается.

Морфогенез



- 1 — нервная трубка;
- 2 — хорда;
- 3 — аорта;
- 4 — вольфово тело (первичная почка);
- 5 — зачаток передней конечности;
- 6 — зачаток сердца;
- 7 — желточные вены;



Развитие конечностей и внутренних систем



- 1 — промежуточный мозг;
- 2 — средний мозг;
- 3 — глазной бокал;
- 4 — слуховой пузырек;
- 5 — край амниотической складки;
- 6 — желточная артерия;
- 7 — желточные вены;
- 8 — зачаток сердца

Дополнительная литература по теме:

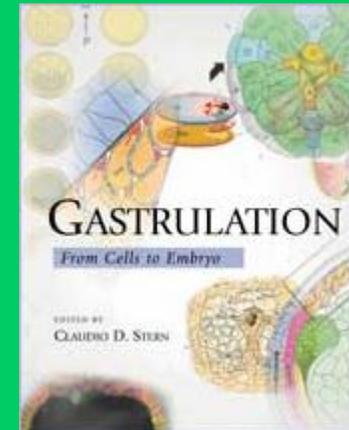
- *Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных.* Спб., 1995.

- **Gastrulation: From Cell to Embryo.**

Edited By Claudio D. Stern, University College London.

Electronic resource: [http:// www.gastrulation.org](http://www.gastrulation.org)

The web site provides supplementary data and movies to accompany the chapters in the book.



- *Рагозина М.Н. Развитие зародыша домашней курицы.* М., 1961.