

591.3
Б-742

С. Н. Боголюбовский

**ЭМБРИОЛОГИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
ЖИВОТНЫХ**

182519



С. Н. Боголюбский

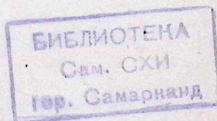
•

**Эмбриология
сельскохозяйственных
животных**

591.3
Б-742

Допущено Главным управлением высшего и среднего
сельскохозяйственного образования Министерства сель-
ского хозяйства СССР в качестве учебного пособия для
зоотехнических и ветеринарных факультетов сельско-
хозяйственных вузов

615281



Издательство «КОЛОС» ● МОСКВА — 1968

К

Боголюбский С. Н. Эмбриология сельскохозяйственных животных, 1968, 255 стр.

Настоящее издание предназначено как учебное пособие для студентов зоотехнических и ветеринарных факультетов сельскохозяйственных вузов. Его можно рекомендовать и зоотехникам, ветеринарным врачам и научным работникам.

В учебном пособии рассматривается сравнительное внутриутробное развитие крупного рогатого скота, овец и свиней. Изложение ведется как аналитически, так и синтетически по каждому роду.

В книге рассмотрены три периода: зародышевый, предплодный и плодный, а также период новорожденности. При написании книги использованы данные не только сравнительной, но и экспериментальной эмбриологии. В краткой форме говорится о связи эмбриологии с физиологией и биохимией. Косвенно затрагиваются вопросы, относящиеся к генетике.

Замечания и пожелания по книге просим сообщать в адрес издательства: Москва К-31, ул. Дзержинского, 1/19, издательство «Колос», редакция учебников по животноводству.

ВВЕДЕНИЕ

Эмбриология (от греческого слова «эмбрион» — зародыш и «логос» — понятие, учение) — наука о закономерностях развития живых существ с момента оплодотворения до образования сформированного организма.

Первоначальные сведения о развитии животных приобретались человеком путем наблюдений, которые передавались от поколения к поколению. Возникновение письменности способствовало распространению знаний и сохранению информации о тех примитивных представлениях развития живого, которые существовали в эпоху, отдаленную от нашей эры более чем на три тысячелетия.

В древней Греции естествознание достигло высокого уровня. Великие ученые Гиппократ (род. в 420 г. до н. э.) и Аристотель (род. в 385 г. до н. э.) оставили большое научное наследие, оказавшее заметное воздействие на последующее развитие биологии. Гиппократ описал развитие зародыша в курином яйце. По его представлениям, цыпленок возникает из желтка и развивается при насиживании яйца, используя белок как питательный материал; внутрь яйца через его поры проникает воздух. Гиппократ пытался понять процесс развития человеческого эмбриона. Питание зародыша он объяснял всасыванием крови из плаценты, дыхание — втягиванием воздуха через пуповину и т. д.

Если Гиппократ и его ученики только наблюдали процесс развития, то Аристотель старался не только описать изучаемые факты, но и объяснить их. Труды Аристотеля «О возникновении животных», «История животных», «О частях животных», «О дыхании» и другие содержат множество интересных наблюдений и гениальных обобщений. На основании исследования фактов Аристотель создал оригинальную классификацию яиц различных животных. Им правильно истолкована функция плаценты и пуповины, достаточно полно для того времени описан процесс развития внутренних органов в эмбриогенезе. Он различал первичные и вторичные половые признаки и находил половые различия у зародышей.

Уже в эпоху, когда жил Аристотель, существовали различные мнения о причинах развития — зачатки будущих теорий преформации и эпигенеза. Аристотель принадлежал к сторонникам эпигенетического понимания эмбриогенеза. Он отмечал, что в начальный период развития организма в нем проявляются общие черты, свойственные животным вообще, а затем частные признаки, характеризующие ту или иную форму животных.

В некоторых факторах, определяющих развитие, Аристотель различал конечную причину нематериального характера и ряд причин, обуславливающих изменения функционального порядка. Эта концепция Аристотеля импонировала религии, поэтому в эпоху расцвета христианства Аристотель считался непререкаемым авторитетом, а его учение в течение почти двадцати веков принималось как догма.

Эпоха Средневековья не выдвинула ни одного крупного ученого-эмбриолога. Для развития эмбриологии нужны были новые идеи, представления и методы. Лишь во второй половине XVI в. с изобретением в Голландии увеличительных приборов (микроскопов) эмбриология, как и многие другие отрасли биологии, получила новое мощное орудие исследования. Хотя первые микроскопы были несовершенными и неунифицированными, так как делались кустарно различными специалистами, все же их применение открыло перед исследователями новый изумительный мир.

Итальянский ученый Марчелло Мальпиги (1628—1694), пользуясь микроскопом, изучил эмбриональное развитие шелко-вичного червя и цыпленка. Благодаря прекрасным рисункам и доступному изложению наблюдений Мальпиги сделал эмбриологию понятной, сдвинул ее с мертвой точки; он описал начальные стадии развития нервной пластинки, сердца, позвоночника, сосудов цыпленка.

В XVII веке было сделано важное открытие, оказавшее большое влияние на развитие всех отраслей биологии, в том числе и эмбриологии: английский ученый Вильямс Гарвей в книге «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» (1628 г.) описал кровообращение. Гарвей расшифровал функцию отделов сердца и построил схему большого и малого кругов кровообращения. Схема Гарвея давала возможность понять особенности кровообращения и у эмбрионов животных. Кроме того, Гарвей, занимавшийся выяснением значения яиц в развитии животных, показал, что все животные, даже низшие и «несовершенные», происходят путем развития из яйца. Его положение «Все живое из яйца» нанесло удар широко распространенному в то время убеждению о существовании самопроизвольного зарождения живых существ.

Большое значение имело открытие спермиев Левенгуком (XVII в.); исследователь назвал их «анималькули», т. е. маленькие животные.

Современник Гарвея Грааф описал фолликулы в яичнике млекопитающих, приняв их за яйцеклетки. Лишь спустя 150 лет в фолликулах были обнаружены яйцеклетки. Грааф описал строение зародышей млекопитающих, высказав при этом предположение о предсуществовании в яйце закладок органов, проявляющихся и растущих при развитии яйца. Представления о существовании готовых закладок животных в половых гаме-

тах в яйце или спермии положили начало преформизму и теории о «вложении» живых форм в готовом уменьшенном виде в половые клетки. Ярким представителем преформизма был Галлер (середина XVIII в.). Преформисты не ставили вопроса об образовании, развитии сложного организма из яйца, они понимали развитие как рост уже готовых закладок.

В оформлении эмбриологии в самостоятельную науку большое значение имели труды ряда выдающихся ученых России. Каспар Фридрих Вольф (1733—1794), член Петербургской Академии наук, в труде «Теория генерации» показал, что процесс эмбрионального развития является не только увеличением массы тела, его ростом, но и новообразованием. Вольф тщательно изучил развитие оплодотворенного куриного яйца. Он описал образование кровеносных сосудов, кровяных островков, кишечника, почек. Он впервые отметил закладку зародышевых листков, из которых развиваются системы органов. Работы К. Ф. Вольфа, утверждавшие эпигенетические принципы индивидуального развития, создали эпоху в развитии эмбриологии. К. Ф. Вольф считается одним из основоположников этой науки.

Дальнейшее развитие эмбриологии связано с именами академиков Х. И. Пандера и К. М. Бэра, работавших в России в XIX в. Первому из них принадлежит честь открытия и описания бластодермы и зародышевых листков у эмбриона цыпленка. Х. И. Пандер внес новые представления в понимание развития пищеварительной и кровеносной систем («История развития цыпленка в яйце»).

К. М. Бэр (1792—1876), крупнейший эмбриолог, один из создателей сравнительной эмбриологии, впервые обнаружил и описал яйца млекопитающих («Об образовании яйца млекопитающих и человека», 1827 г.). Ученый исследовал яичники собаки, коровы, свиньи, овцы, кролика, ежа, дельфина, человека и обнаружил в них граафовы пузырьки; он тщательно изучил их структуру и описал находящиеся в них яйца. Заслугой К. М. Бэра явилось вскрытие закономерностей развития амниот; изложенное в двухтомном труде «История развития животных», в основу которого было положено исследование развития куриных зародышей. К. М. Бэр изучал их с помощью лупы в воде, извлекая тонкими иглами образующиеся части тела. Изучение развития проводилось в процессе насиживания яиц с промежутками в несколько часов. Такой подход позволил последовательно наблюдать смену стадий развития еще до образования зародышевых листков. К. М. Бэр описал появление первых признаков организации, относящихся ко времени возникновения «первичной полоски» в зародышевом диске: «она предшествовала закладке позвоночника и лежала вдоль продольной оси прозрачного плодового поля». Эту полоску Х. И. Пандер и другие эмбриологи не наблюдали. Все дальнейшее развитие цыпленка было очень подробно описано К. М. Бэром и снабжено рисун-

ками. Он впервые усмотрел периодизацию в эмбриональном развитии. Первый период развития, — писал он, — показывает, что «зародыш это часть зачатка, пробужденная к более высокой самостоятельности, и по мере развития этой самостоятельности выступает на сцену тип позвоночного животного, для которого характерно развитие вверх и вниз от одного общего ствола; в анимальной части обнаруживается членистость, характерная для типа членистых животных». Этот период длится первые два дня развития. Второй период начинается с третьего дня, когда зародыш содержит все существенные черты, присущие позвоночным животным. Тогда же образуется аллантоис и зародыш обнаруживает признаки наземных позвоночных. В третьем периоде зародыш приобретает признаки развития, позволяющие сказать, что «цыпленок становится птицей» в результате своеобразного развития дыхательных органов, конечностей и покровов. Таким образом, постепенно выясняется, что из эмбриона развивается наземная птица, позднее становится заметным, что это — птица из семейства куриных. «К концу развития выступает родовой характер благодаря наличию гребня на лбу, своеобразной форме клюва и т. д.» И уже после вылупления вырабатываются черты, характеризующие данный индивидуум. Свои блестящие исследования по развитию цыпленка К. М. Бэр сравнивал с данными о развитии других животных, особенно млекопитающих, все более убеждаясь в универсальном сходстве между ранними стадиями их эмбрионального развития. Ученый подробно исследовал особенности развития анамний — рыб и амфибий.

В кратком очерке невозможно изложить содержание всего научного наследия К. М. Бэра, его колоссального вклада в науку. Он по праву может считаться основоположником современной эмбриологии, одним из крупнейших естествоиспытателей XIX в.

В 1859 г. появилась книга Ч. Дарвина «Происхождение видов», создавшая эпоху в биологии и оказавшая мощное влияние на последующее ее развитие. Многие данные для доказательства теории эволюции были почерпнуты Дарвиным из арсенала эмбриологии. Утвердился исторический взгляд на развитие органического мира. В индивидуальном развитии — онтогенезе, и особенно в эмбриогенезе, стали искать факты рекапитуляции форм предков данной группы животных. Возникло представление о взаимосвязи филогенеза (исторического развития данной ветви животного мира) и онтогенеза (индивидуального развития особи). Утверждая феномен рекапитуляции, Ч. Дарвин показал возможность изменений, перестроек организма в онтогенезе. Теория Ч. Дарвина явилась стимулом для развития эволюционной эмбриологии. Биологи стремились установить степень родства между отдельными группами животного мира, а для этого было необходимо выяснить особенности онтогенезов; в их распоряжении имелся обширный материал по сравнительной анатомии, сравнительной эмбриологии, систематике, палеонтологии.

Вторая половина XIX в. — филогенетический период в истории морфологии. Из многих эмбриологов-эволюционистов особенно выдающимися были Ф. Мюллер (1822—1898), Э. Геккель (1834—1919), А. О. Ковалевский (1840—1901), И. И. Мечников (1845—1916), А. Н. Северцов (1866—1936).

Имя Э. Геккеля связано с созданным им «биогенетическим законом». Краткая формулировка этого закона может быть выражена фразой «онтогенез есть сжатое и быстрое повторение филогенеза», т. е. развивающиеся особи повторяют — рекапитулируют в развитии важнейшие этапы, пройденные их предками в длительном историческом процессе, в филогенезе. Понятие «онтогенез» трактовалось прежде как раннее развитие особей до достижения ими зрелости. Лишь позднее онтогенезом стали считать весь жизненный путь особи от оплодотворенного яйца до смерти или до такого возраста, когда ее признаки уже не могут быть переданы потомству. Под филогенезом Геккель и другие эволюционисты понимали историю развития органических форм, возникших из общего корня. Решающую роль в филогенетических исследованиях Геккель придавал рекапитуляции. Но уже в то время стала очевидной ограниченная роль рекапитуляций. Зародыши амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих ни на какой стадии развития не бывают похожими на своих предков-рыб. Зародыши млекопитающих отличаются не только от всех анамний, но и от рептилий; в то же время у всех амниот в эмбриогенезе возникают жаберные карманы-щели, у всех зародышей проявляется сегментация, как у кольчатых червей и у ланцетника. Многие органы (сердце, почки, сосуды, нервная система и т. д.) обнаруживают в развитии черты строения, свойственные предкам. Геккель вынужден был признать, что рекапитуляции бывают неполными. Однако в ряде органов повторение стадий, свойственных предкам, проявляется ясно. Эти явления Геккель назвал палингенезами и противопоставил им ценогенезы — явления, не носящие характера рекапитуляций. К палингенезам относятся такие структуры, как зародышевые листки, хорда, первичный хрящевой череп, переходящий затем в костный, жаберные дуги с их сосудами, первичные почки, однокамерное сердце и т. д. Признавая значение палингенетических явлений для онтогенеза, Геккель называл ценогенезы «изменениями, затемняющими наследственную картину палингенеза». Ценогенезы выражаются сдвигами рекапитуляций во времени, а также укорочением или выпадением отдельных стадий онтогенеза.

Создать единое родословное древо происхождения всех животных, удовлетворяющее положениям эволюционной теории Дарвина, было очень трудно. В зоологии сохранилось деление животного мира на резко обособленные типы. Ранние стадии развития беспозвоночных животных не были подробно изучены. Разрешение этой проблемы, т. е. установление связей между

различными типами и другими таксономическими группами животных, было осуществлено крупнейшими русскими биологами А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым.

А. О. Ковалевский, основатель сравнительной эволюционной эмбриологии, изучил многих беспозвоночных и некоторых хордовых (ланцетник, асцидии). Он установил общность признаков в раннем онтогенезе беспозвоночных и позвоночных животных и уничтожил искусственные рубежи между типами многоклеточных животных.

И. И. Мечников исследовал вопрос о происхождении многоклеточных животных. Одним из основных подходов для его решения был сравнительно эмбриологический, он заключался в детальном изучении ранних стадий развития многоклеточных животных. У большого количества разных их групп, включая губки и кишечно-полостные, в раннем развитии были найдены бластулы — шарообразные однослойные образования, возникавшие в результате дробления зиготы. Бластула переходила в стадию гастролы, имевшую два слоя, два «листка» клеток. Эти зародышевые листки были обнаружены еще Х. И. Пандером, К. М. Бэрм и другими эмбриологами. Теперь гомология этих листков у всех многоклеточных подтверждала теорию эволюции и единство животного мира. Исследованиями А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова было показано, что образование зародышевых листков (экто- и энтодермы) происходит у разных групп животных неодинаково. А. О. Ковалевский показал, что у ланцетника гастрала образуется путем инвагинации, т. е. впячивания стенки внутрь полости бластулы. Геккель считал этот способ образования двуслойного зародыша основным и выдвинул свою «теорию гастрен», согласно которой гипотетический предок многоклеточных животных состоял из двух слоев клеток и имел форму мешка с одним отверстием — «ротовым». Таким образом, по Геккелю, предки многоклеточных имели сходство с гидрой. Однако оказалось, что инвагинация не является единственным способом образования гастролы. И. И. Мечников установил, что у кишечнopolостных существует два типа обособления энтодермы: первый — вселение клеток внутрь бластулы с поверхности — иммиграция; второй — поперечное деление поверхностных клеток и образование двух слоев — деламинация; иногда сочетаются оба способа. И. И. Мечников представлял первичную форму многоклеточных в виде эпителиального шара, заполненного клетками, сходными с паренхимой, внутри которых образуется кишечная полость. Эту гипотетическую форму он назвал «паренхимеллой», или «фагоцителлой», поскольку для нее характерно внутриклеточное пищеварение. Несмотря на разные способы образования двуслойного зародыша у разных групп животных, оба слоя (экто- и энтодерма) у них гомогичны. Гомология проявляется в том, что каждый зародышевый листок дает начало определенным тканям и органам, например

эктодерма образует эпидермис, нервную систему с ее производными, а энтодерма — пищеварительный тракт с железами. Подавляющее большинство животных имеет и третий зародышевый листок — мезодерму, с которым связано образование вторичной полости тела. Закладка этого листка у разных групп многоклеточных происходит различным путем. То же самое относится и к развитию так называемой мезенхимы — источника клеток, идущих на построение органов, мало или вовсе не связанных с экто- и энтодермой. Трудность анализа источников возникновения мезодермы и мезенхимы заключается в том, что эти образования у разных групп многоклеточных подвергались различным эволюционным преобразованиям.

В конце XIX — начале XX вв. биогенетический закон был критически пересмотрен. Наряду с сравнительной и эволюционной эмбриологией возникла экспериментальная эмбриология с ее методами и новой постановкой вопросов развития. Изучение морфологических закономерностей эволюции, дальнейшее развитие проблемы взаимовлияния процессов онто- и филогенеза было осуществлено выдающимся русским советским морфологом-эволюционистом А. Н. Северцовым — создателем теории филэмбриогенеза. Основной принцип филэмбриогенеза заключается в том, что эволюционные изменения взрослых форм зависят от изменений хода их раннего онтогенеза. Поэтому теория филэмбриогенеза имеет непосредственное отношение к эмбриологии. Основана теория на данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии (тройной параллелизм), а у домашних животных и археологии. Филэмбриогенезы проявляются на разных стадиях развития и осуществляются различными способами (модусами). Изменения могут происходить на всех стадиях раннего развития и в различной степени затрагивать рекапитуляции. При изменении на ранних стадиях закладок органов происходит нарушение рекапитуляций; начальные изменения названы архаллаксисами. Изменения, возникающие на средних стадиях развития в виде отклонений прежней линии развития, называются девиациями, они сказываются в разной степени на изменении рекапитуляции. Если изменения проявляются на разных стадиях развития в виде добавления к конечным стадиям новых признаков, то они называются надставками (анаболиями).

Изменения могут выражаться в виде гетерохроний, т. е. изменений сроков закладок, гетеротопий или изменений мест закладок частей тела в развивающемся организме. Обнаружены и другие способы изменений: слияние смежных структур органа или части тела; разложение ранее целостного образования на части; заимствование одной развивающейся частью клеточного материала у другой соседней части; увеличение числа гомодинамных структур в органе; изменение функции органа, влияющее на изменение структуры, и т. д. Высшие представители

животного мира наиболее богаты как рекапитуляциями, так и филэмбриогенезами. Таким образом, их больше всего у млекопитающих и особенно у домашних животных. Знание закономерностей эмбриональных изменений дает возможность рационально использовать их для закрепления полезных признаков. Применение метода тройного параллелизма при изучении морфологических структур у животных привело к объяснению хода многих морфогенетических процессов. Примером могут служить преобразования слуховых косточек среднего уха (изложено в разделе об органах чувств), слияние метаподий III и IV пальцев у жвачных и другие изменения органов, относящихся к разным системам.

Проблема взаимосвязи онто- и филогенеза решалась А. Н. Северцовым комплексно: развитие организмов рассматривалось в связи со средой их обитания. Между тем за рубежом господствовала «органная теория», согласно которой изучали развитие отдельных органов в отрыве от организма. А. Н. Северцову и его ученикам удалось создать реконструкции первичных предков позвоночных животных: бесчерепных, первичных черепных, внешнежаберных и внутрижаберных. В его реконструкциях особенно ярко выступали этапы в эволюции, приведшие к образованию черепа и головы. Он рассматривал низшие группы систематического ряда не как предков современных животных, а как специализированные ветви. Северцов подчеркивал, что теория филэмбриогенеза является только началом разработки проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. Эту теорию в настоящее время продолжают развивать не только морфологи, но и физиологи, экологи, представители механики развития.

Успехи сравнительной и эволюционной морфологии способствовали постановке в начале XX в. вопроса о причинах формообразовательных процессов. Чтобы ответить на него, понадобился эксперимент. Основоположителем экспериментального направления в эмбриологии считается Вильгельм Ру. Он расчленил процесс развития на отдельные компоненты, зависящие от различных факторов. Факторы могут находиться как в самой системе организма, так и вне ее, т. е. во внешней среде по отношению к целому зародышу или к его отдельным частям. Наблюдение за развитием при исключении факторов, находящихся в самом организме, приводит к заключению об автономности развития, а при исключении внешних факторов — к выводу о «зависимости дифференцировок». Эти положения легли в основу экспериментальной эмбриологии или «механики развития». В разработке этой отрасли эмбриологии приняли участие многие крупные ученые (Ру, Дриш, Конклин, Бовери, Филатов, Шпеман и др.). Одним из ее положений было понятие о «проспективных потенциях» и «проспективном значении», когда организм и его части в развитии имеют не одно выражение, а много

возможных в виде потенций. Осуществляется лишь одна возможность, определяемая условиями развития.

Не входя в подробности этой теории, проиллюстрируем ее примером, заимствованным у Шпемана: при изъятии кусочка спинной эктодермы из гастролы амфибий и пересадке его на брюшную сторону другого зародыша пересаженный участок на новом месте развивался не в ту ткань, которая из него возникла бы на старом месте, а в кожу. Если такую операцию производили на стадии поздней гастролы, то пересаженный участок давал начало мозговой ткани. Из этого опыта видно, что верхняя губа бластопора (участок, откуда брались кусочки) обладает способностью воздействовать на окружающую эктодерму, превращая ее в мозговую ткань. Губа бластопора представлялась «организатором», распространяющим индуктивное влияние на окружающие части. Впоследствии в эмбриональном развитии амфибий и других групп животных было обнаружено много примеров подобных индукций, получалась последовательная цепь индукций, обуславливающих все раннее развитие. Опыты показали, что «первичный организатор» сохраняет свое индуцирующее влияние, даже если он умерщвлен; следовательно, индукция зависит от химических веществ. Было вскрыто значение и степень реактивности («компетенция») реагирующей ткани. Исходя из результатов пересадки организаторов, например слуховых пузырьков в разные места зародыша, Д. П. Филатов создал теорию «формообразовательных аппаратов», в которой он стремился объединить эволюционную эмбриологию с экспериментальной.

При сравнительном богатстве фактами истории эмбриологии в ней совершенно не представлена эмбриология сельскохозяйственных животных, хотя уже поднят вопрос о создании космической эмбриологии. Между тем потребности животноводства выдвигают перед биологами необходимость создания эмбриологии сельскохозяйственных животных.

Достаточно полно разработана эмбриология человека. Среди позвоночных подробно изучен процесс развития рыб, птиц (цыпленка). Эмбриология сельскохозяйственных животных изучена в гораздо меньшей степени. Данные о развитии различных сельскохозяйственных животных неодинаковы по последовательности и объему. В сводках и в учебниках по эмбриологии домашних животных (Цичман, Крёлинг) и млекопитающих (Старк) сельскохозяйственным животным уделены лишь отрывочные сведения. Поэтому дать полную картину развития каждого из трех родов сельскохозяйственных животных (овца, крупный рогатый скот, свиньи) при составлении данной книги не представлялось возможным. Материал, изложенный в этом пособии, нуждается в последующем пополнении. Автор надеется, что первый опыт издания пособия по эмбриологии послужит стимулом для получения новых данных.

В основу пособия положена теория периодизации.

Периодизация развития цыпленка в яйце была предложена еще К. Бэрм. В эмбриогенезе млекопитающих выделяют зародышевый период, плодный период и период новорожденности. Подразделение эмбрионального развития млекопитающих на два периода — зародышевый и плодный — вряд ли может встретить возражения, настолько зародыш и плод различаются как по отношению к среде, так и по степени развития внутренних органов. В настоящей книге использовано еще одно подразделение — предплодный (переходный) период, введенный Г. А. Шмидтом. Плодный период в эмбриогенезе животных появляется лишь у амниот, начиная с рептилий; у анамний его нет. У последних предплодному периоду амниот приблизительно соответствует личиночный период.

Дадим краткую характеристику трем названным периодам эмбриогенеза млекопитающих. Зародышевый период наступает после оплодотворения и образования зиготы. Сначала зародыш находится в яйцевом, он окружен яйцевыми оболочками и проходит стадию дробления, затем происходит его перемещение из яйцевода в рог матки; там он теряет яйцевые оболочки, образует трофобласт, через который получает питание — секрет маточных желез. В зародышевом пузыре образуются зародышевые листки, целомическая мезодерма, амнион, сероза и желточный мешок. Развивается примитивная кровеносная система. В зародыше возникают хорда, нервная трубка, сомиты. Устанавливается более тесный контакт с материнским организмом с помощью аллантоиса и хориона. Закладываются первичная кишка, ее застенные железы, головные (пронефрос) и туловищные (мезонефрос) почки, формируется центральная нервная система с зачатками органов чувств, система органов движения. Происходит закладка и дифференцировка многих органов. В хорионе появляются ворсинки. Все описанные процессы заканчиваются у овец в 29 суток после оплодотворения, у коров — в 34 суток, у свиней — около 26 суток. Зародышевый период характеризуется меняющимся отношением зародыша к материнскому организму и завершением имплантации его в слизистую оболочку матки. Наибольшее значение в формировании зародыша и его органов имеют наследственные геномные факторы, выражающиеся в дифференцировке клеточного материала и образовании зачатков органов. Особенно ясно выражена наследственность в проявлении рекапитуляций провизорных органов.

Наступление переходного (предплодного) периода характеризуется исчезновением жаберного аппарата и сегментации тела. У предплода образуются зачатки конечностей. У эмбрионов овец в предплодном периоде появляются породно-типовые признаки, например отличия в форме и длине хвоста. Внутренние органы выражены закладками разного размера и степени развития. Сердце расположено еще близко к голове. Обнаружива-

ется нарастание у эмбрионов признаков, свойственных определенному классу, отряду, семейству, роду, а у некоторых животных даже виду и породе. Все более проявляются коррелятивные связи между соседними тканями и органами, усиливается влияние нервной системы. В обмене веществ предплода основное значение приобретает хорион. Этот период у овец заканчивается на 45-е сутки после оплодотворения, у крупного рогатого скота — на 60-е сутки.

К началу плодного периода ясно выявляется род эмбриона: уже можно различить развивающихся теленка, ягненка, порося. В течение этого периода связь между плодом и матерью осуществляется через плаценту. В первой половине плодного периода эпителий слизистой матки обеспечивает всасывание и выделение продуктов распада, во второй половине эпителий эндометрия в значительной степени разрушается и обмен веществ происходит главным образом в хориальном эпителии. В это время завершаются процессы гистофизиологической дифференцировки (табл. 1).

Таблица 1

Длительность трех периодов внутриутробного развития у свиньи, овцы и коровы (в сутках) (по Г. А. Шмидту)

Вид животного	Периоды внутриутробного развития		
	зародышевый	предплодный	плодный
Свинья	1—22	23—38	39—114
Овца	1—29	30—45	46—150
Корова	1—34	35—60	61—284

В онтогенезе человека выделен период «новорожденности», имеющий определенные границы и характеристику. Необходимо ввести этот период и для сельскохозяйственных животных, уточнить признаки, которыми отличается состояние «новорожденности», и определить возрастной лимит его для отдельных видов. Знание закономерностей периода новорожденности необходимо для рационального содержания и сохранения молодняка сельскохозяйственных животных в раннем, наиболее ответственном, отрезке онтогенеза.

В течение внутриутробного развития эмбрион приобретает постепенно все большую автономность и меньшую зависимость от матери. Акт рождения в значительной степени определяется тем, что материнский организм перестает удовлетворять потребности растущего эмбриона. Рождение является переломным, критическим процессом, так как новорожденный попадает в новую среду; начальные этапы приспособления к ней — дыхание, питание и прочие жизненно необходимые функции неразрывно

связаны с последними стадиями эмбриогенеза. Это соображение заставляет считать периодом новорожденности последние стадии внутриутробного развития плода, акт рождения и первые недели постнатальной жизни. Однако вопрос о границах периода новорожденности еще требует уточнения.

Некоторые авторы в каждом из периодов эмбриогенеза выделяют еще ряд более мелких разделов: подпериоды, этапы, звенья. Отмечают также особые критические фазы, связанные с рассасыванием, мумификацией или другими патологическими процессами, вызывающими гибель эмбрионов.

Литературный и иллюстративный материал для данного пособия заимствован автором из ряда зарубежных книг (Бонне, Пэттена, Цичмана, Крелинга и др.). Много материала дали работы советских исследователей. Из них выделяются труды Института морфологии животных имени А. Н. Северцова АН СССР, особенно лаборатории проф. Г. А. Шмидта и его сотрудников, а также труды руководимого мною коллектива. Один из членов этого коллектива, Л. В. Давлетова, написала главу по развитию пищеварительных органов и является моим соавтором. Ценные материалы дали и другие члены коллектива: К. М. Курносов, Н. Н. Третьяков, Е. Ф. Поликарпова, Е. П. Панфилова. Особую благодарность выражаю А. В. Абуладзе, проведшей большую работу при подготовке моей рукописи к печати.

ПОЛОВОЙ АППАРАТ САМОК

Половой аппарат самок состоит из яичников, яйцеводов, матки, влагалища, наружных половых органов.

Яичники — парные органы, в которых образуются половые клетки. Кроме того, яичники выделяют ряд гормонов, обуславливающих вторичные половые признаки и цикличность функционирования полового аппарата самок. Яичники коров достигают величины грецкого ореха; у овец они значительно меньше; яичники свиньи гроздеобразны, так как в них синхронно созревает множество фолликулов — сферических полостей разной величины, в которых развиваются половые клетки, проходящие через ряд стадий — овогонии, овоциты, яйца (рис. 1).

Снаружи яичники покрыты однослойным эпителием, называемым зачатковым, под ним располагается плотная соединительнотканая (белочная) оболочка. На разрезе в яичнике различают две зоны: корковую, или фолликулярную, и мозговую, или сосудистую. В фолликулярной зоне располагаются фолликулы.

В зависимости от величины и строения фолликулов их подразделяют на первичные, или примордиальные, вторичные, или растущие, и полостные, или граафовы пузырьки (рис. 2).

Примордиальные фолликулы — многочисленные образования, состоящие из одного слоя уплощенных фолликулярных клеток. Они содержат внутри зачатковые яйцеклетки (овогонии). Растущие фолликулы образованы многослойным эпителием (зернистый слой фолликула) и окружающей его соединительнотканой оболочкой — тэкой. В растущих фолликулах расположены овоциты, окруженные плотной блестящей зоной и оолеммой. В более крупных фолликулах между зернистым слоем и тэкой обособляется ясно выраженная базальная мембрана, а в тэке дифференцируются два слоя — внутренний, сосудистый, и наружный, соединительнотканый.

Зернистый слой растущих фолликулов утолщается, его клетки митотически делятся и начинают секретировать. Их секрет — фолликулярная жидкость, накапливаясь между клетками, раздвигает их. Образуется полость, объем которой постепенно увеличивается. Фолликул становится полостным, внутри него, в фолликулярной жидкости, взвешен овоцит, окруженный

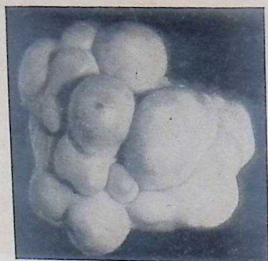


Рис. 1. Яичники свиноматки (пятые сутки после покрытия) (Е. Ф. Поликарпова).

слоем радиально расположенных фолликулярных клеток (лучистый венец) и соединенный с их помощью с участком внутренней поверхности зернистого слоя (яйценосный бугорок) (рис. 3). Полостные фолликулы (граафовы пузырьки) выпячиваются на поверхности яичника и могут быть обнаружены у крупных животных при ректальном обследовании. Диаметр граафова пузырька яичника коровы достигает 1,5 см, а диаметр яйцеклетки равен в среднем 125 μ ; у овцы соответственно 0,5 см и 124 μ ; у

свиньи — 1,0 см и 108 μ . Размеры яйцеклеток подвержены значительным индивидуальным колебаниям.

Фолликулярные клетки лучистого венца способны к активному обмену веществ. С помощью ауторадиографии установлено, что они синтезируют ряд веществ из субстанций, приносимых кровью. Отростки этих клеток внедряются в блестящую зону, обуславливая ее радиальную штриховку, заметную при микроскопическом наблюдении. Поверхностный слой цитоплазмы яйцеклетки образует многочисленные субмикроскопические выросты — микроворсинки, также проникающие в блестящую зону (рис. 4). Последняя состоит главным образом из мукополисахаридов. В развитых яйцеклетках в блестящей зоне различают два слоя: глубокий, содержащий преимущественно глюкотепиды, и поверхностный, состоящий из кислых полисахаридов. Значение блестящей зоны заключается в ее посредничестве между яйцеклеткой и окружающей средой. Она осуществляет в яичнике трофическую функцию, а после овуляции и оплодотворения яйцеклетки — защитную. При разрушении блестящей зоны, наступающем у разных видов животных в различные сроки после оплодотворения, создаются оптимальные условия для имплантации развивающейся зиготы на слизистую оболочку матки.

Цитоплазма яйцеклетки млекопитающих содержит липотепидные гранулы и немного желтка. Митохондрии в яйцеклетке немногочисленны, они не отличаются от митохондрий других клеток; рибосомы — размером до 150 $\text{\AA}$. Ядро яйцеклетки ограничено двуконтурной мембраной, пронизанной порами. В нем ясно различимо крупное ядрышко. После овуляции — разрыва стенки граафова пузырька яйцеклетка (овоцит) выбрасывается вместе с фолликулярной жидкостью в брюшную полость и попадает в норму в расширенный просвет яйцевода — воронку. В момент овуляции в результате кровенаполнения сосудов края

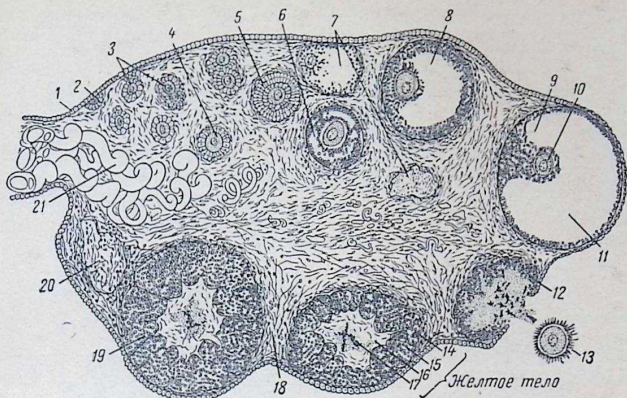


Рис. 2. Схематическое изображение яичника, показывающее различные этапы образования фолликулов (пузырьков) и формирование и регрессию желтого тела:

1 — зачатковый эпителий; 2 — яичниковые тяжи; 3 — яйценосные шары; 4 — первичный фолликул; 5 — двухслойный фолликул; 6 — начало образования полости; 7 — атретические фолликулы; 8 — почти созревший фолликул; 9 — созревший фолликул; 10 — яйцеклетка; 11 — полость, наполненная фолликулярной жидкостью; 12 — лютеиновые клетки; 13 — выделяющаяся из фолликула яйцеклетка (яйцо); 14 — соединительная ткань; 15 — лютеиновые клетки; 16 — фибрин; 17 — свернувшаяся кровь; 18 — соединительная ткань яичника; 19 — желтое тело; 20 — белое тело; 21 — кровеносные сосуды.

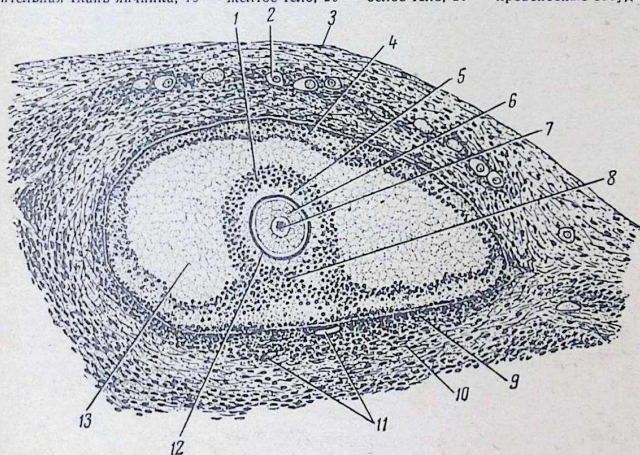


Рис. 3. Созревающая яйцеклетка в граафовом фолликуле:

1 — лучистый венец; 2 — овогоний; 3 — мезотелий; 4 — зернистый слой; 5 — блестящая зона; 6 — яйцо; 7 — ядро яйца; 8 — яйценосный бугорок; 9 — внутренняя перепонка; 10 — наружная перепонка; 11 — сосуды; 12 — желточная перепонка; 13 — жидкость фолликула.

воронки расправляются и охватывают значительную часть яичника. В яйцевом овците дважды делится на неравные по величине клетки, в результате чего количество дезоксирибонуклеопротеидов ядра и число хромосом уменьшается вдвое (редукционное деление) и образуется зрелое, способное к оплодотворению яйцо.

Количество граафовых пузырьков, созревающих синхронно, бывает разным. При этом правый и левый яичники функционируют не одновременно. У овец созревает несколько фолликулов, у коров — 1—2, у свиней — 15—20 и более. Значительная часть фолликулов подвергается естественной атрофии — атрезии.

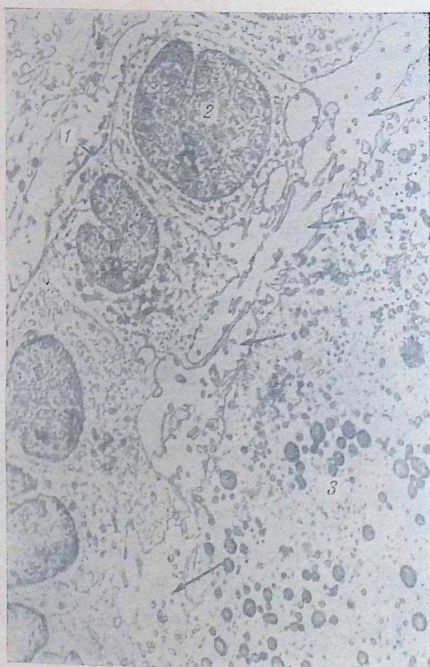


Рис. 4. Первичный фолликул кролика ($\times 10\,000$, по Меркеру):

1 — базальная мембрана; 2 — фолликулярные клетки; 3 — яйцеклетка; стрелками указано место образования блестящей зоны, здесь собирается мелко гранулированный материал.

После овуляции стенки граафова пузырька спадаются и путем длительных изменений, васкуляризации и трансформации фолликулярных клеток образуют временные органы (участки) внутренней секреции — желтые тела. Последние функционируют в течение разного срока, в зависимости от дальнейшей судьбы яйцеклетки. Различают желтые тела беременности и желтые тела периодические, временные. Инкреты клеток желтого тела, поступая в общую циркуляцию, вызывают специфические изменения слизистой оболочки матки, способствующие восприятию оплодотворенной яйцеклетки, и тормозят созревание фолликулов в яичнике.

Яйцеводы (маточные трубы) — извитые трубки, открывающиеся свободно в брюшную полость вблизи яичников расширенными концами — воронками с зубчатыми краями (бахромки, фимбрии). Стенка яйцевода состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка образует ряд высоких продольных складок. Передвижение яйцеклеток в сторону матки обеспечивается колебаниями ресничек эпителия, выстилающего слизистую оболочку, и перистальтическими движениями мышечной оболочки, состоящей из циркулярного и продольного слоев гладких мышечных клеток. Эпителий слизистой оболочки содержит также железистые клетки, выделяющие слизисто-серозный секрет. Маточные концы яйцеводов открываются в рога матки.

Матка у коровы, овцы и свиньи двурогая: ее средняя часть — тело продолжается в два хорошо развитых рога, особенно длинных, образующих многочисленные петли у свиньи (рис. 5).

Тело матки переходит каудально в суженную часть, или шейку, устье которой открывается во влагалище. Строение матки, яйцеводов и влагалища у самок описываемых видов гомологично. Стенка матки состоит из трех оболочек: слизистой (эндометрий), мышечной (миометрий) и серозной (периметрий).

Слизистая оболочка матки состоит из эпителия и соединительнотканной основы. Эпителий матки — однослойный призматический, содержит клетки двух типов — мерцательные, снабженные на свободной поверхности ресничками, движение которых направлено в сторону влагалища, и железистые, выделяющие слизисто-серозный секрет слабощелочного характера. Основа слизистой оболочки состоит из рыхлой неоформленной соединительной ткани, обильно васкуляризированной, содержащей множество макрофагов и ретикулярных клеток. В соединительнотканную основу слизистой со стороны эпителия врастают многочисленные и глубокие маточные крипты — простые слабо-разветвленные эпителиальные трубки.

Слизистая оболочка матки жвачных животных образует округлые утолщения — карункулы, увеличивающиеся и усложняю-

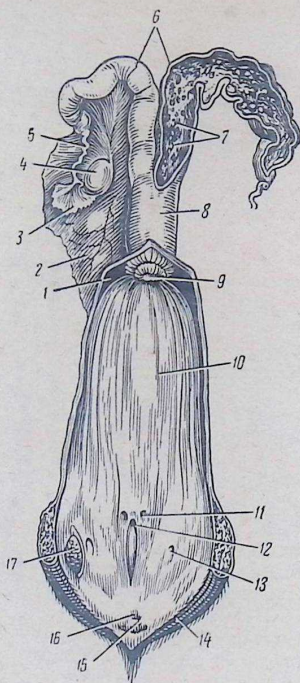


Рис. 5. Половые органы коровы:

- 1 — свод влагалища; 2 — брыжейка матки; 3 — фимбрия яйцевода; 4 — яичник; 5 — яйцепровод; 6 — рога матки; 7 — карункулы; 8 — тело матки; 9 — влагалищная часть шейки матки; 10 — влагалище; 11 — отверстие гартнерова протока; 12 — отверстие мочеиспускательного канала; 13 — выводное отверстие желез преддверия; 14 — половая губа; 15 — клитор; 16 — ямка для малых желез преддверия; 17 — железы преддверия.

щиеся во время беременности. В карункулы врастают ворсинки хориона—внезародышевого органа, обеспечивающего питание и дыхание эмбриона.

Мышечная оболочка матки состоит из гладкой мышечной ткани, располагающейся в три слоя: внутренний кольцевой, наружный продольный и средний, содержащий большое количество кровеносных сосудов и называемый поэтому сосудистым. Во время беременности мышечная оболочка матки сильно разрастается в результате деления, новообразования и гипертрофии мышечных клеток. Вес матки овцы возрастает при этом приблизительно в 10 раз, вес матки коровы — в 12 раз, а матки свиньи — в 20 раз. Особенно увеличиваются рога матки, так как в их полостях развиваются эмбрионы. Слои матки растягиваются, складки слизистой оболочки расправляются, эпителий карункулов и участков между ними разрыхляется.

Серозная оболочка матки состоит из соединительной ткани и покрывающего ее мезотелия.

Кровеносные сосуды (средняя маточная артерия) входят в матку из широких маточных связок и разветвляются между слоями миометрия.

Густая капиллярная сеть расположена в эндометрии. Маточные вены (передняя и задняя) выходят в широкую маточную связку. Иннервируется матка симпатическими и парасимпатическими нервными волокнами, в эндометрии обнаружено большое количество нервных окончаний.

Канал шейки матки выстлан складчатой слизистой оболочкой. У свиней при смыкании ее складок образуется винтообразный просвет канала. В основе слизистой оболочки расположены

крупные слизистые (цервикальные) железы. Эпителий слизистой оболочки шейки матки высокий, призматический, но влагалищная часть канала покрыта, как и влагалище, многослойным плоским эпителием.

Влагалище состоит из слизистой оболочки, мышечной оболочки и соединительнотканной адвентиции.

В состав слизистой оболочки входят многослойный плоский эпителий и соединительнотканная основа слизистой (собственная пластинка). Высота и состояние эпителия изменяются в зависимости от стадии полового цикла; основа слизистой оболочки содержит большое количество лимфоцитов. Слизистая оболочка влагалища образует высокие продольные складки.

Мышечная оболочка влагалища состоит из циркулярных и продольных пучков гладкой мышечной ткани.

Адвентиция — рыхлая соединительная ткань, содержащая кровеносные и лимфатические сосуды и нервные стволы. Преддверие влагалища, ограниченное поперечной складкой слизистой оболочки от собственно влагалища, относительно короткое у овцы и коровы и длинное у свиньи, имеет то же строение. В него открываются большие трубчатые железы преддверия, выделяющие влагалищную слизь. В преддверии влагалища открывается мочеиспускательный канал, ниже его отверстия расположен клитор — гомолог пениса. Наружные половые органы — валикообразные складки кожи, содержащие большое количество кожных желез и нервных окончаний.

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЯЙЦА И СПЕРМИЯ

Яйца сельскохозяйственных млекопитающих большей частью описаны в граафовых фолликулах, в которых они называются еще яйцеклетками, но размеры их сохраняются и после овуляции. Они так малы, что измеряются микронами (120—140 μ). Количество желточных включений в них ничтожно, что связано с малыми размерами яйца. Тело яиц состоит из ооплазмы и ядра, окруженного пористой мембраной. В нем имеется ядрышко. Под электронным микроскопом в ооплазме обнаружены такие материалы: аппарат Гольджи, агрегаты кругло-овальных телец и такие же отдельные тельца, митохондрии, состоящие из телец более крупного масштаба, и многопузырчатые тельца, большей частью округлой формы и пр.

Спермии, обладающие, так же как и яйца, исторической информацией, изучены не только под оптическими, но и под электронными микроскопами. Наблюдения в электронных микроскопах добавили к уже известным ряд деталей. Так, в строении спермия быка описаны все его части. Например, в головке еще лучше изучен чехлик, ранее называвшийся перфораторием, а теперь акросомой. Описаны перекрещивающиеся фибриллы головной мембраны, centrosома, базальная кольцевая связка, осевые фибриллы, двойные спирали связи частей, митохондрии, трехфибрилльная спираль хвоста (рис. 6). Значение всех этих деталей строения в функциональном отношении пока не выяснено. Но электронный микроскоп позволил обнаружить в так называемых хроматиновых телях хромосомы в гаплоидном числе. Уточнены место centrosомы и ее связь с центральной осевой нитью. В шейке обнаружены тельца, резко преломляющие свет. Установлены связи между собой всех спиральных элементов. Подробно исследована хвостовая спираль, обуславливающая подвижность спермиев. При сравнении спермиев быка, барана и хряка обнаружены некоторые различия по длине головки и всего тельца. Так, считают, что у быка оно имеет длину 65 μ , а длина головки 8 μ . По другим родам даются несколько иные цифры.

При рассмотрении живой спермы под микроскопом в ней видны массы спермиев, обладающих разной степенью подвижности и некоторой индивидуальной особенностью, даже в одном эякуляте. Подвижность в значительной мере зависит от движе-

ния хвостиков и вращения тела вокруг своей продольной оси. Скорость движения по половым путям в среднем равна: у быка и барана 4 мм в минуту, у кролика 2, у жеребца 5 мм. Образуясь непрерывно в семеннике, спермии могут длительное время сохраняться в его придатке. Запас спермы быка содержит их до 100 миллиардов, у баранов — до 150, у хряков — до 200 (табл. 2).

Приведенные в таблице цифры приблизительны, так как объем эякулятов значительно варьирует; другими авторами приводятся несколько иные цифры. Таблица показывает также степень разбавления спермы выделениями придаточных половых

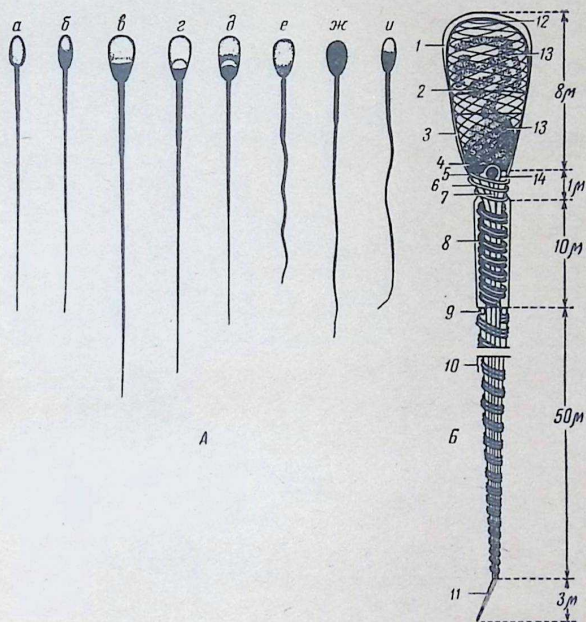


Рис. 6. Спермии:

А — разных домашних животных (по Шмальцу); Б — полусхема строения спермия быка (с учетом данных электронной микроскопии, по Бретгнейдеру): а — лошади; б — осла; в — крупного рогатого скота; г — барана; д — козла; е — хряка; жс — кобеля; и — кота; 1 — чехлик; 2 — перекрещенные фибриллы мембраны головки; 3 — оболочка бокала; 4 — базальное кольцо основания головки; 5 — центросома; 6 — спираль; 7 — центральная фибрилла; 8 — удвоенная спираль связующих частей; 9 — заключительное кольцо Енсена; 10 — три спиральных фибриллы хвоста; 11 — кончик хвоста; 12 — акросома; 13 — хромосомы; 14 — спинные и брюшные боковые опорные фибриллы.

Таблица 2

**Объем эякулята и содержание в нем спермиев
у различных животных**

Род животных	Весь эяку- лят (см ³)	Число сперматозоидов в 1 см ³ в миллионах
Бык	2—8	300—2000
Баран	1,0	800—6000
Хряк	200	250—1000
Жеребец	50—150	50—200
Козел	0,5—1	800—4000
Кролик	1—2	100—2000
Кобель	7—15	50—200

желез (предстательной, семенных пузырьков, луковичных желез, уретральных). У жвачных наиболее сильно развиты предстательные железы.

Развитие яиц и спермиев. В развитии яйцеклеток и спермиев многоклеточных животных (овогенез и спермиогенез) разли-

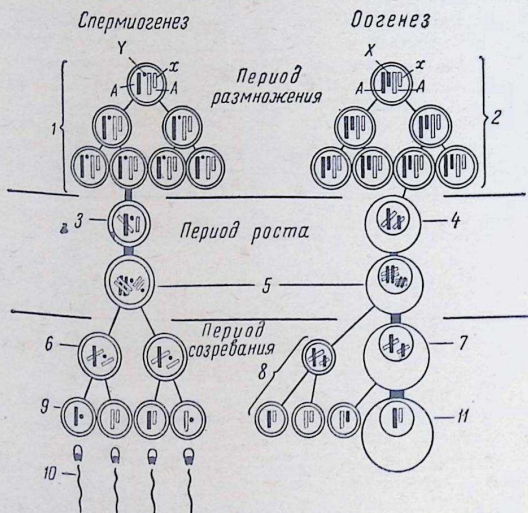


Рис. 7. Схема спермио- и овогенеза (по Гроссеру из Цичмана):

A — аутосомы; X и Y — половые хромосомы (отцовские — черные, материнские — белые); 1 — сперматогонии и 2 — овогонии; 3 — спермиды I порядка и 4 — овоциты I порядка (конъюгация хромосом); 5 — образование тетрад; 6 — спермиды II и 7 — овоциты II порядков; 8 — полярные тельца I и II порядков; 9 — спермиды; 10 — спермиды; 11 — зрелое яйцо (с гаплоидным набором хромосом).

чают три общих периода: период размножения, период роста и период созревания. В течение этих периодов происходит не только изменение формы половых клеток, но, что особенно важно, перестройка хромосомного аппарата их ядер. Известно, что в соматических клетках имеется двойной (диплоидный) набор хромосом, полученных поровну от матери и отца. Между тем в процессе геноза яйц и спермиев происходит уменьшение числа хромосом вдвое, и зрелые гаметы имеют половинный — гаплоидный набор. В период размножения родоначальные клетки, из которых развиваются яйца и спермии, — оогонии и спермиогонии имеют, как и все соматические клетки, диплоидный набор хромосом. При делении соматических клеток, имеющих диплоидный (отцовский и материнский) набор хромосом, дочерние клетки получают тот же набор, какой был у материнской клетки. Что же касается оогоний и спермиогоний, то они сначала размножаются обычным путем, а затем в результате так называемого редукционного, или мейотического, деления число хромосом, получаемых дочерними клетками, оказывается вдвое меньшим. Этот процесс легче всего наблюдать в тех оогониях и спермиогониях, у которых имеется небольшое количество хромосом (аскарида). В стадии профазы происходит движение хромосом и их конъюгация, в результате которой образуются две пары хромосом. В каждой паре одна из хромосом является материнской, а другая отцовской. Затем каждая хромосома расщепляется на две продольные половины. В результате образуются группировки из четырех хромосом — тетрады. Их образованием заканчивается период роста, овогонии переходят в овоциты первого порядка, а спермиогонии — в спермиоциты первого порядка.

Следующий период — период созревания — включает два деления половых клеток, следующих одно за другим. После редукции ядерной оболочки тетрады занимают экваториальную плоскость, затем происходит их расхождение к разным полюсам клетки (две диады). В результате деления каждая дочерняя клетка получает по две хромосомы. Образуются овоциты и спермиоциты второго порядка. При последующем делении овоцитов и спермиоцитов второго порядка образуются зрелые половые клетки — яйца и спермиды.

Таким образом, в итоге двух последовательных делений из спермиоцита первого порядка образуется четыре спермиды, а каждый овоцит первого порядка образует одно зрелое яйцо и три маленьких, абортивных, редукционных (направительных) тельца.

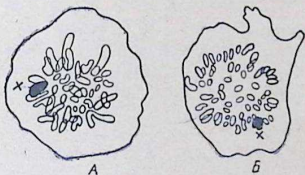


Рис. 8. Спермиогонии:

А — хрыка (38 хромосом); Б — быка (60 хромосом); X — X-хромосомы (по Крёллингу).

Превращение спермид в спермии совершается в четвертом периоде спермиогенеза—в периоде формирования. Овогенез заканчивается периодом созревания (рис. 7).

В оогониях и спермиогониях содержатся по две гетерохромосомы, определяющие пол потомства. В оогониях гетерохромосомы одинаковые (X и X), в спермиогониях гетерохромосомы неодинаковы (X и Y). В результате редукционного деления в половых клетках сохраняется по одной гетерохромосоме. Следовательно, при оплодотворении яйцо может получить либо X, либо Y-хромосому. В первом случае развивается зародыш женского пола, во втором — мужского.

Изложенная схема упрощена, но в своей основе применима и к тем родам животных, клетки которых содержат большое количество хромосом. У крупного рогатого скота диплоидный набор содержит 60, у овцы — 60, у свиньи — 38 хромосом (рис. 8).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Процессу оплодотворения предшествует осеменение. Под ним разумеется совокупность явлений, обуславливающих контакт между женскими и мужскими гаметам (яйцами и спермиями). Осеменение бывает наружным и внутренним. При первом — половой аппарат самцов обычно упрощен; при втором — необходимы специальные копулятивные органы. Они различны по строению у разных групп животных, достигая иногда, как у сельскохозяйственных животных, большой сложности.

Для осеменения и последующего оплодотворения необходимы согласованные действия самок и самцов, результатом которых является коитус. Процесс внутреннего оплодотворения заключается во встрече зрелого яйца со спермиями в половых путях самки и проникновении оплодотворяющего спермия внутрь яйца. Последующие процессы: поведение ядер спермия и яйца и изменение оболочек (зон) яйца и его цитоплазмы гораздо лучше изучены при наружном осеменении. Поэтому расшифровка этих процессов при внутреннем осеменении в значительной мере основана на аналогии с процессами, изученными при наружном осеменении. Процесс осеменения и оплодотворения у плацентарных млекопитающих, а следовательно, и у сельскохозяйственных животных более или менее выяснен, его началом можно считать выход яйцеклетки из граафова пузырька и попадание в фаллопиеву трубу (яйцевод). Этот процесс называется овуляцией. В этой стадии яйцеклетка окружена еще блестящей зоной и фолликулярными клетками (лучистая зона).

Яйцеклетка попадает в яйцевод в стадии овоцита. Там она выделяет направительные тельца, созревает и становится яйцом. Встреча яиц со спермиями происходит в яйцеводах или в рогах матки. Выделяющийся при половом акте эякулят попадает или во влагалище, или непосредственно в тело матки. Это различие зависит в большей степени от формы пениса. У лошадей, свиней и собак сперма впрыскивается в канал шейки матки. У жвачных и кроликов она изливается во влагалище.

В половых путях самки движение спермиев обусловлено не только их двигательным аппаратом, но и встречным током секрета матки (реотаксис) и ее перистальтическими сокращениями. В яйцеводах движению помогают колебания ресничек, которыми снабжены клетки эпителия, выстилающего их просвет.

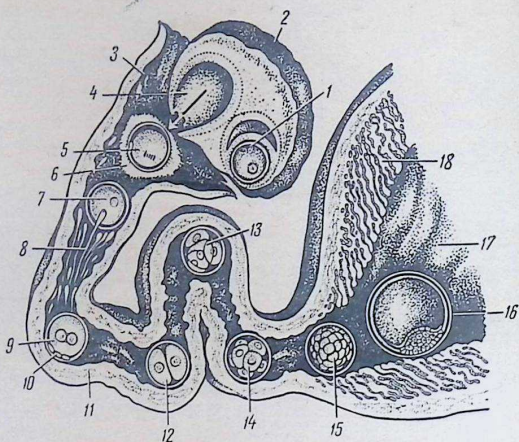


Рис. 9. Схематическое изображение оплодотворения и дробления яйца (по Крёллингу):

1 — граафов фолликул; 2 — яичник; 3 — воронка яйцевода; 4 — лопнувший фолликул; 5 — яйцеклетка с полярной клеткой; 6 — яйценосный бугорок; 7 — оплодотворение в ампуле; 8 — спермии; 9 — зигота; 10 — полярные клетки; 11 — рог матки; 12 — двухбластомерная стадия; 13 — четырехбластомерная стадия; 14 — восьмибластомерная стадия; 15 — морула; 16 — зародышевый пузырь; 17 — слизистая оболочка матки; 18 — железы матки.

У овец и коров из нескольких миллиардов спермиев, содержащихся в эякуляте, до яйцеводов доходят лишь сотни тысяч. Сохранение жизнеспособности спермиев в половых органах самки ограничено несколькими часами. Если возле яйца имеются лишь единичные спермии, то они не оплодотворяют: необходимо их скопление. По данным И. И. Соколовской, для оплодотворения нужно не менее тысячи спермиев, но лишь один из них проникает внутрь яйца и оплодотворяет его. Так как у большинства животных оболочки и зоны яйца не имеют специальных отверстий (микропиле), то спермии могут проникать в яйцо в любой точке.

Проникновение спермия в яйцо происходит благодаря сложному строению акросомного аппарата, находящегося на головке спермия, и содержанию в спермиях ферментов, в частности гиалуронидазы.

Многочисленные опыты по выяснению процесса проникновения спермия в яйцо показали, что главным звеном в оплодотворении является активация яйца; она вызывается не только внедрением спермия, большую роль играют процессы, происходящие в поверхностных (кортикальных) структурах яйца.

После проникновения спермия в яйцо вокруг последнего образуется оболочка оплодотворения, предотвращающая проникновение в него других спермиев.

В яйцо проникает не весь спермий, а лишь его головка и шейка, несущая центросому. Ядра гамет, называемые пронуклеусами (мужским и женским), приходят в соприкосновение и соединяются. В результате их соединения образуется зигота. В связи с оплодотворением в зиготе стимулируется процесс синтеза белка. Оплодотворение как бы выводит яйцо из анабиотического состояния, и рибосомы зиготы начинают белковый синтез. Об этом свидетельствует и начало деления (дробления) зиготы на клетки — бластомеры.

В результате соединения пронуклеусов набор хромосом отцовских и материнских становится диплоидным. Дробящаяся зигота продвигается по рогу в полость тела матки. В стадии морулы она еще не отличается по объему от зиготы, лишь в полости матки образуется зародышевый пузырек (рис. 9). У млекопитающих явление сближения пронуклеусов наблюдали у кролика (В. М. Хватов) и у свиньи (Н. Г. Питкянен).

Процессы сближения пронуклеусов, распределение их хромосом, роль центросом при этом и дальнейшее перемещение хромосом подробно описываются в других книгах, посвященных этому вопросу.

ПОЛОВОЙ ЦИКЛ

Половым циклом называют совокупность явлений, закономерно повторяющихся в половом аппарате, да и во всем организме половозрелой самки. Эти явления заключаются в гиперемии полового тракта, раскрытии шейки матки, выделении слизи в избыточном количестве из половых путей. Они нарастают, достигают высшей стадии, затем их интенсивность ослабевает; наступает состояние покоя (разной продолжительности у разных животных), после которого фаза половой активности повторяется вновь. Половой цикл обеспечивает благоприятные условия для оплодотворения яиц и развития зародышей. У крупных диких животных половая активность проявляется один раз в году, совпадая с определенным сезоном (это особенно ясно заметно у обитателей субарктической зоны). У диких овец и коз половая активность наступает осенью, у диких свиней — зимой, у крупного рогатого скота (зубров) — в середине лета. Сезонность половой активности обуславливает рождение потомства в наиболее благоприятное время года. Продолжительность фаз цикла неодинакова у представителей разных родов и видов. Спаривание чаще всего происходит в начале фазы половой активности. Понятно, что это зависит не только от состояния самок, но и от готовности самцов, у которых половая активность проявляется одновременно. Ее наступление связано и с внешними условиями, из которых особенно значимыми являются продолжительность светового воздействия, факторы питания и географический ландшафт.

У домашних животных, в том числе сельскохозяйственных и вообще у животных, разводимых человеком, характерны нарушения ритмов полового цикла, появляющиеся в разной степени. Эти нарушения можно рассматривать как доместикационные изменения. Они свидетельствуют о том, насколько зависит процесс размножения от внешних факторов. Так, зубры и бизоны, которые в природе имеют строго сезонный половой цикл, в условиях зоопарка спариваются в разные сезоны. Верблюды же, несмотря на давнее одомашнивание, сохранили сезонность размножения (весной). У коров и свиней произошло полное нарушение сезонности половой активности; у овец цикличность связана с породой.

Вполне понятно, почему у сельскохозяйственных животных половой цикл хорошо изучен. Знание его создает возможность управления им, а через него и плодovitостью. Показано, например, что искусственное удлинение светового дня обеспечило большую возможность осеменения подопытных овец по сравнению с контрольным (Е. Ф. Поликарпова и др.).

Кроме вышеуказанных факторов, на нарушение цикла влияют изменения, происходящие в высшей нервной деятельности при приручении животных.

У домашних животных половой цикл делят на четыре фазы.

Предтечковая фаза (проэструс) — в яичнике развиваются фолликулы, а желтые тела предшествующего цикла дегенерируют, усиливается гиперемия полового аппарата, повышается перистальтика матки, усиливается секреция желез, раскрывается шейка матки и выделяется слизь (рис. 10).

Собственно течка (эструс). Слизистая оболочка матки разрыхляется, карункулы (у жвачных) набухают. Во влагалищных мазках в результате прошедшей овуляции обнаруживается масса эпителиальных клеток, лейкоцитов и безъядерных клеток. Проявляется «охота». У свиней течка длится несколько дней, так как фолликулы овулируют неодновременно. У них, как и у собак, в одном помете может быть потомство нескольких отцов.

Послетечковая фаза (диэструс) — наступает в том случае, если не произошло оплодотворения. В яичнике образуются желтые тела. Слизистые выделения из половых путей прекращаются.

Межтечковая (метэструс) — фаза относительного покоя, сильнее выражена у животных с сезонным размножением. У сельскохозяйственных животных эта фаза менее отчетлива.

Для сельскохозяйственных животных разработана характеристика фаз полового цикла. Внешним выражением одной из

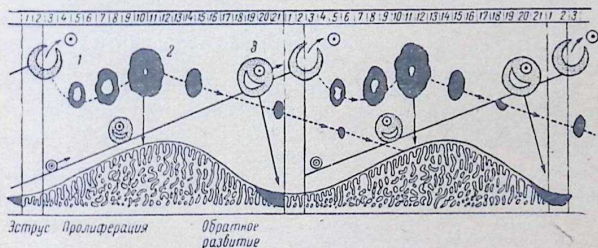


Рис. 10. Графическое изображение полового цикла коровы:

внизу — изменение слизистой оболочки матки; вверху — процесс овуляции, образование желтого тела и его рассасывание; цифрами по горизонтали обозначена продолжительность полового цикла в днях: 1 — овуляция; 2 — желтое тело (выделяет прогестерон, стимулирующий пролиферацию слизистой оболочки матки); 3 — граафов пузырек (выделяет эстроген).

Таблица 3

Продолжительность полового цикла у разных животных

Вид животного	Средняя продолжительность полового цикла (в днях)	Отклонения (в днях)	Средняя продолжительность течки (в часах)
Корова	21	18—24	17—20
Овца	17	14—19	24—36
Свинья	21	20—21	48—72

фаз эструса (течки) является беспокойство животных, усиление аппетита, изменение тембра голоса, отыскивание особей другого пола, прыгание друг на друга, повышение возбудимости. Местные симптомы выражаются в приливе крови (гиперемии) к половому тракту, раскрывается канал шейки матки, во влагалище выделяется прозрачная розовая слизь. Эструс у коров

длится в среднем 17—20 часов (от 2 до 30); у овец — 24—36 и более часов; у свиней — 48—72 часа. По количеству эструсов в течение года млекопитающих делят на моноэстричных, диэстричных и полиэстричных. К первым относятся дикие животные (в том числе дикие свиньи, овцы, козы), ко вторым — собаки, к третьим — подавляющее большинство домашних животных.

Не следует думать, что у одних и тех же животных половые циклы каждого года имеют полное сходство по проявлению и продолжительности. Этого не бывает, так как цикл зависит от возраста, питания животных, климатических условий и ряда других обстоятельств (табл. 3).

Половой цикл регулируется центральной нервной системой, регулирующей деятельность желез внутренней секреции.

Основной процесс, происходящий в женском половом аппарате в течение полового цикла, затрагивает главным образом яичники и матку. Циклические изменения в яичниках связаны с развитием граафовых фолликулов, с овуляцией, с образованием и атрезией фолликулов, с развитием желтых тел, проявляющих специфическое гормо-

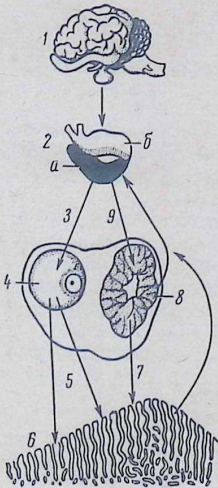


Рис. 11. Схема гормональных взаимоотношений, связанных с половым циклом:

1 — мозг; 2 — гипофиз (а — аденогипофиз; б — нейрогипофиз); 3 — фолликулостимулирующий гормон аденогипофиза; 4 — граафов фолликул; 5 — фолликулин (эстроген); 6 — слизистая оболочка матки (эндометрий); 7 — прогестерон; 8 — желтое тело; 9 — лютеинизирующий гормон гипофиза.

нальное действие. Развитие желтых тел обусловлено в основном изменениями гранулярных (фолликулярных) клеток. Желтые тела имеют большое значение в процессах оплодотворения, имплантации зародышей и вообще нормального течения беременности.

Изменения, происходящие в матке, сочетаются с процессами овогенеза. Слизистая оболочка матки подготавливается к прикреплению и развитию яйца.

У овец изменения слизистой оболочки матки сопровождаются появлением меланобластов, вызывающих ее пигментацию.

Закономерности указанных изменений органов во время полового цикла обусловлены гормональными влияниями и регулирующей функцией нервной системы, особенно области гипоталамуса. Эти связи представлены на рисунке 11.

Попадание оплодотворенного яйца на слизистую матки сигнализируется в гипофиз, а последний, в свою очередь, влияет на дальнейшее состояние матки. О значимости влияния нервной системы в половых процессах свидетельствует обильная иннервация яичников безмякотными и мякотными волокнами, проникающими в яичник при его закладке.

ЗАРОДЫШЕВЫЙ ПЕРИОД

Зародышевый период начинается с момента оплодотворения и продолжается до полной имплантации эмбриона, т. е. до формирования и функционирования плаценты. Для этого периода характерны процессы дробления, образования бластоцисты, «гастроуляции» с образованием первичной полоски, закладки зародышевых листков (дерм), невруляции, развития внезародышевых органов и обособления закладок основных осевых и периферических органов зародыша.

В раннем зародышевом периоде питание бывает гистотрофным, т. е. питательные вещества всасываются из маточной среды клетками трофобласта, а позднее — хориона. Это питание обеспечивается в основном «маточным молоком». По мере возникновения временных зародышевых органов и укрепления связи со слизистой оболочкой матки процесс питания становится гематотрофным. Его условием является функционирование кровеносных очагов и сосудов у зародыша.

Отличительной стороной раннего зародышевого периода является развитие зародыша без большинства постоянных органов, которые только закладываются и пока не функционируют так, как это будет им свойственно, согласно их назначению и структуре. Особенно значительным является процесс образования сосудистой системы. Сердце зародыша работает подобно сосудику некоторых беспозвоночных, оно строится и перестраивается во время работы.

Ранний зародышевый период развития характеризуется непрерывным движением клеток. Оно особенно бросается в глаза при взгляде на живую, незафиксированную первичную полосу.

Одна стадия очень быстро сменяет другую. Беспрерывно строятся новые ткани и органы в самом зародыше и в его временных органах. Вряд ли в течение стадий найдутся клетки, находящиеся в спокойном состоянии. Каждая клетка не только дышит, питается, делится, но и что-то выделяет и перемещается. Приостановка развития невозможна, она грозит гибелью зародыша, если не обусловлена закономерностью наследственности, выражающейся в задержке движения. О таких задержках мы знаем на примере оплодотворенных яиц птиц и ди-апауз у млекопитающих. Но у сельскохозяйственных животных

таких явлений нет, у них движения клеточных масс непрерывны, ритмичны и обусловлены стадиями развития, закономерными по своей последовательности.

На ранних стадиях процессы передвижения и размножения клеток зависят в основном от наследственных факторов. С развитием зародышей начинают проявляться факторы взаимодействия между образующимися структурами. Это взаимодействие носит название морфогенетических корреляций. Их наличием объясняются определенные соотношения в величине, форме и расположении органов и частей тела. Большое значение при этом имеют и функции отдельных органов, меняющиеся в эмбриогенезе. Примером морфогенетических корреляций являются взаимодействия мезодермальных закладок конечностей с эктодермальным эпителием, взаимозависимость сегментации спинномозговых ганглиев и мезодермальной метамерии, влияние зачатков органов обоняния и слуха на образование скелетных капсул и т. д. Изменение одного из звеньев в цепи взаимосвязанных процессов влечет за собой изменение всех последующих звеньев.

Корреляции определяют ход морфогенетических процессов, особенно между соседними тканями и органами. Органы приобретают ограничивающие их от соседних образований перепонки и оболочки, способствующие самодифференцировке. Однако гуморальные связи, поступающие первоначально от материнского организма, ограничивают самостоятельность развития. Результатом их взаимодействия является единство двух противоположных начал — дифференциации и интеграции.

Хотя все процессы развития в зародышевом периоде протекают непрерывно, этот период, как уже выше было показано, подразделяют на два подпериода — ранний и поздний (первый характеризуется процессами blastogenesis, второй — organogenesis). Кроме того, в зародышевом периоде можно проследить пять ясно выраженных фаз.

Первая фаза включает оплодотворение, образование зиготы, дробление, возникновение бластоцисты и трофобласта.

Вторая фаза характеризуется образованием первичной полоски энтодермы, мезодермы, образованием нервной пластинки, первичной кишки, сомато- и спланхноплевры, возникновением желточного мешка и амниона.

Третья фаза характерна функционированием желточного мешка и его быстрым ростом, появлением в нем сосудов и началом кроветворения; закладываются сердце, вся нервная система; образуются мезонефрос, печень, поджелудочная железа; появляются зачатки конечностей.

Четвертая фаза связана с началом редукции желточного мешка и развитием аллантоиса; органы, заложенные в предыдущей фазе, быстро развиваются; число метамеров мезодермы увеличивается.

Пятая фаза характерна редукцией метамерии и бранхиомерии. Образуются гонады, бранхиогенные и мозговые железы. В разных местах возникают скопления мезенхимы, из которой развивается прехондральная ткань. Возникают первые котиледоны и ареолы (у жвачных).

Особенности пяти фаз зародышевого периода развития относятся и к трем родам животных, описываемых в данном пособии. Но скорость течения отдельных периодов, фаз и стадий у них разные. Быстрее всего протекают процессы в эмбриогенезе свиней, затем овец и наиболее медленно — у крупного рогатого скота.

Ю. А. Магакян придерживается для свиней иной классификации. Он предложил выделить два зародышевых периода: ранний зародышевый период, или бластогенез, и собственно зародышевый период, или органогенез. В ранний зародышевый период входят две фазы: а) фаза дробления (3 суток) и б) фаза первичной дифференциации клеток (4—5 суток). Этот период определяется как «дососудистый» и «донервный». Питание осмотрофное. Период длится 10 дней. В собственно зародышевом периоде выделено четыре фазы: а) фаза закладки и развития зародышевых листков, целомической мезодермы и образования первичной пластинки; б) фаза примитивной дифференциации; в) фаза собственно органогенеза и г) фаза перехода от зародышевого периода к плодному периоду развития.

Представление об эмбриональной скороспелости двух родов животных дает предлагаемая таблица 4.

Таблица 4

Примерные сроки развития эмбрионов в зародышевый период

		Крупный рогатый скот	
1—6	суток	Дробление зиготы в яйцевом и в роге матки	
7—10	»	Образование бластоцисты, зародышевого диска, энтодермы	
10—13	»	Освобождение бластоцисты от яйцевых оболочек. Увеличение размеров зародышевого пузыря	
13—19	»	Образование вторичной полости тела. Появление амниона, желточного мешка, хориона, начало развития аллантоиса	
20	»	Начало функционирования сердца, закладка сосудов в желточном мешке	
21	сутки	Превращение нервной пластинки в трубку; начало бранхиомерии	
22	суток	Образование хорды, первых сомитов, кишечной трубки	
23	»	Образование легких, первичного желудка, закладка органов чувств, эндокринных желез, мезонефроса	
25	»	Закладка передних конечностей; увеличение числа сомитов до сорока	
27—28	»	Появление вторичной почки. Разделение желудочка сердца на две камеры. Распространение метамерии мезодермы (область хвоста)	
31—32	»	Исчезновение сомитов в передней части тела. Закладка ушной раковины. Конечности имеют форму лопаточек	
33—34	»	Редукция сомитов. Усиленный рост печени, сердца и мезонефроса. Закладка гонад. Развитие головы и глазных яблок. Образование у эмбриона лицевых частей. В конечностях намечаются первые лучи (пальцы)	

О в ц ы

3—4	суток	Дробление зиготы (в яйцеводах). Стадия морулы
5—7	»	Образование бластодермического пузырька и трофобласта
10	»	Редукция блестящей зоны (оболочки) на бластоцисте
12	»	Формирование энтодермы. Образование зародышевого диска, появление амниотических складок
13	»	Рост зародышевого пузыря в полости рогов матки. Выделение висзародышевой мезодермы. Начало формирования желточного мешка
15—16	»	Образование первичной полоски, нервной пластинки, пяти пар сомитов. Появление альбуминоидных телец в клетках трофобласта. Образование амниона
16—17	»	Продолжение сегментации. Образование сердца, хорды, мезонефроса, печени. Возникновение первых висцеральных жабберных дуг и карманов. Замыкание кишечной трубки. Развитие сети сосудов в желточном мешке и его обособление. Закладка аллантоиса
19	»	Прорыв стомодеума в первичную кишку и образование ротовой полости. Возникновение глазных пузырей и слуховых ямок. Появление крупных кровеносных сосудов в аллантоисе
20	»	Закладка передних конечностей, увеличение количества висцеральных карманов и образование миотомов
21	»	Образование трахей. Появление задних конечностей. Начало ветвления трахей. Рост аллантоиса
22	»	Закладка конечностей: в коже образуются эктодермические копачки, а в мезенхиме сосуды. Дифференциация пищевода, желудка и кишечника. Закладка поджелудочной железы и definitivo-вторых вторичных почек. Формирование хрусталика. Редукция желточного мешка
23—24	»	Закладка щитовидной железы. Срастание хориона с мезодермой. Появление первых котиленонов. Формирование пупочного стебля
25	»	Начало разделения конечностей на проксимальную и дистальную части; виден карман Ратке. Закладка парашитовидных желез и зубной железы. Дифференцировка мышц в почках конечностей. Закладка легких
26—27	»	Начало подразделения мышечных миотомов на спинную и брюшную части. Возникновение ушных раковин. Появление ареол в плаценте
29	»	Полная редукция сомитов и бранхиомеров. Образование мышечных трубочек. Дифференцировка пальцев

Ранний зародышевый подпериод

Дробление зиготы, трофобласт
и образование бластоцисты

Деление оплодотворенного яйца (зиготы) носит название дробления, а образующиеся при этом клетки называются бластомерами. С каждым новым делением бластомеры становятся мельче, так как увеличение роста, обычно наступающего после деления клеток соматических, при дроблении не происходит. У бластомеров нарушается ядерноцитоплазматическое отношение:

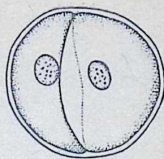
ядра благодаря процессу митоза сохраняют свой объем, а цитоплазма с каждым очередным делением уменьшается вдвое. Позднее, по окончании дробления и перехода зародыша в стадию морулы, соотношение между объемами ядер и цитоплазмы в бластомерах выравнивается, но наблюдается нарушение синхронности дробления и равенства величины бластомеров. Сроки и темп дробления до стадии бластулы (или бластоцисты) у животных разных родов различны, и это является одним из признаков, свидетельствующих о разной эмбриональной скороспелости.

Способы дробления зиготы различны; основной причиной этих различий является неодинаковое содержание желтка в яйцах. В зависимости от количества и распределения желтка различают три основные группы или типа яиц: а) безжелточные (алецитальные) и маложелточные (олиголецитальные); б) содержащие среднее количество желтка и в) многожелточные (полилецитальные), в зависимости от распределения желтка подразделяются на яйца с центральным положением желтка (центролецитальные) и яйца, содержащие желток в области вегетативного полюса (телолецитальные).

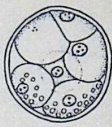
Плацентарные млекопитающие имеют яйца первой группы. Такой же тип яиц у беспозвоночных животных и ланцетника. Однако у ближайших по историческому родству к млекопитающим групп животных — рептилий и птиц яйца полилецитальные, как и у низших однопроходных млекопитающих. Олиголецитальные яйца характеризуются наличием полного, равномерного дробления. На стадиях развития, следующих за дроблением, у плацентарных млекопитающих проявляются признаки, унаследованные от древних амниот (образование первичной полоски и др.). Первые стадии дробления зигот крупного рогатого скота (по Г. А. Шмидту и другим авторам) происходят по кратным числам с более или менее равными по величине бластомерами. Но вскоре начинает проявляться неравенство их, что выражается в наличии мелких и крупных бластомеров. Первые четверо суток дробление происходит в яйцевом и осуществляется еще при наличии блестящей зоны. Уже на стадии 8 бластомеров обнаруживаются различия в их размерах (рис. 12). Вслед за неравенством бластомеров начинается асинхронность дробления, т. е. разные бластомеры дробятся не одновременно. При 14 бластомерах 4 из них, особенно крупные, занимают один полюс. Прочие же 10 хотя сохраняются мелкими, но изменчивы по размерам.

Рис. 12. Стадии дробления зиготы и образование бластоцисты крупного рогатого скота (от 2 до 10 суток) (по Г. А. Шмидту):

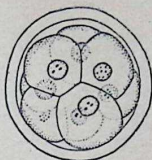
А — Ж — дробление зиготы; И — П — образование бластоцисты. 1 — трофобласт; 2 — клетки зародышевого узелка; 3 — блестящая зона; 4 — крупные бластомеры; 5 — мезенхима; 6 — энтодерма; 7 — полость бластоцисты.



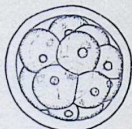
А



Б



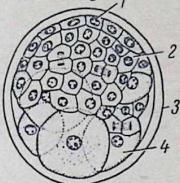
В



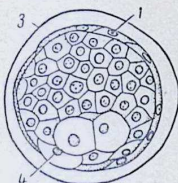
Г



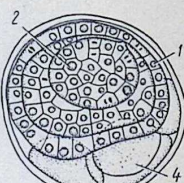
Д



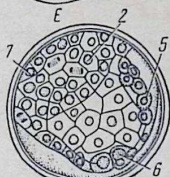
Е



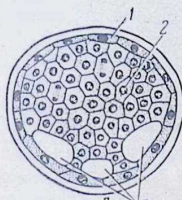
Ж



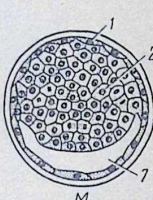
И



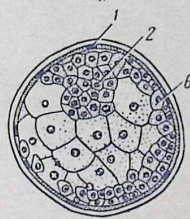
К



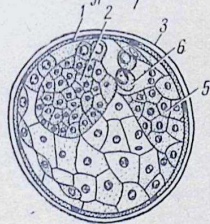
Л



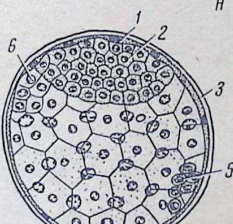
М



Н



О



П

С седьмых суток наблюдается ускоренное дробление. На поздних стадиях его на противоположном полюсе выделяются клетки в один ряд, отличающиеся более плоскими телами клеток и ядер. Они располагаются под блестящей зоной. Далее весь зародышевый шарик, называемый бластодермическим, охвачен трофобластом. Лишь на этом полюсе над скоплениями клеток, называемыми узелком, имеется вместо трофобласта измененный слой—рауберов. В это время диаметр пузырька (шарика) достигает 78—90 μ . Крупные бластомеры ассимилируются клетками трофобласта. Когда же редуцируется блестящая зона, трофобласт (иначе называемый трофодермом) имеет возможность питать зародыш выделениями маточных желез (молоком). Характерными стадиями в образовании бластоцисты (образование, характерное для плацентарных млекопитающих) являются стадии образования полости, образующие значительное пространство в бластодермическом пузырьке между трофобластом и клетками зародышевого пузырька. Скопления клеток в зародышевом пузырьке делаются неоднородными. В них происходит обособление на эктодермальные и энтодермальные клетки. Среди первых выделяют мезенхимную массу. Провести строгую грань между процессами дробления и образованием бластоцисты невозможно, так как процессы совершаются беспрерывно.

Дробление яйца овец и свиней почти такое же, как и у крупного рогатого скота. Однако сходство у всех трех родов касается только самых ранних стадий, а затем, как например, у свиней, происходит дифференцировка бластомеров на клетки собственно трофобласта и на клетки зародышевого узелка.

Что касается бластоцист овец и свиней, то они изучены довольно подробно.

У овец бластоциста возникает на 6-е сутки после оплодотворения, на 10-е сутки бластодермический пузырек освобождается от блестящей зоны и его диаметр начинает увеличиваться. В 12 суток зародышевый узелок превращается в зародышевый диск, который увеличивается и выпячивается над поверхностью трофобласта (рис. 13). На 14-е сутки начинается происходить обособление отдельных клеток из краев зародышевого диска. Так образуется мезодерма. Энтодерма некоторое время выстилает внутреннюю поверхность трофобласта, затем она отходит от него и начинает (на 14-е сутки) создавать желточный мешок. В течение этих же суток происходят изменения и в зародышевом диске: клетки концентрируются в зоне будущей первичной полоски. Интенсивное формирование важных новых признаков у зародыша связано с изменением условий его развития: начинается усвоение через трофобласт секрета слизистой оболочки матки.

Рост зародышевого пузыря отражается сильнее на дифференцировке зародыша, чем на его росте. Уже на 17-е сутки

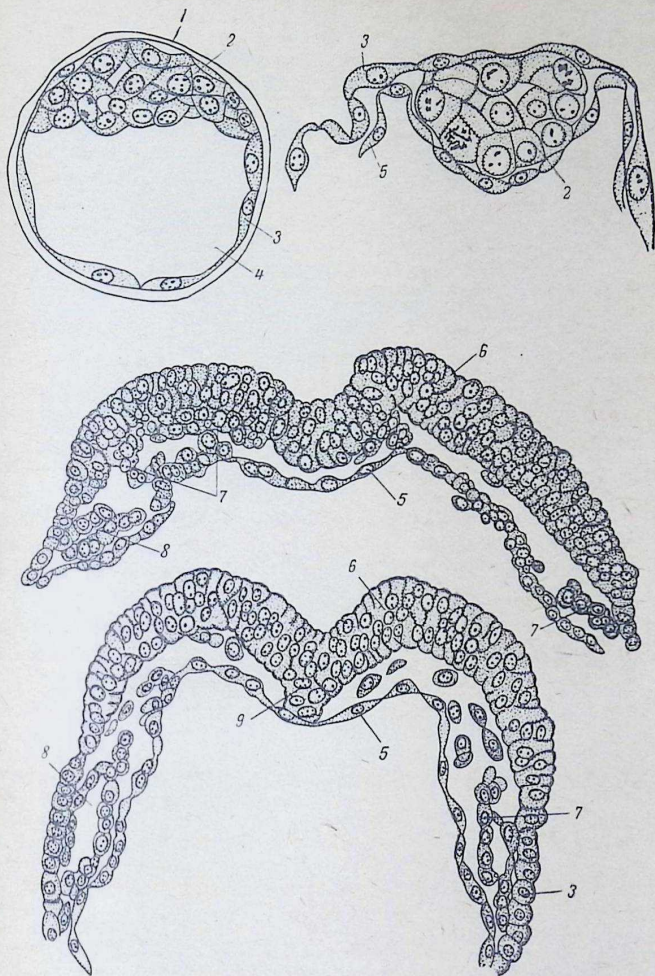


Рис. 13. Блaстоциста овцы (в разрезе; 6—13 суток) (по О. Б. Шумкиной):

1 — блестящая зона; 2 — зародышевый узелок; 3 — трофобласт; 4 — полость бластоцисты; 5 — энтодерма; 6 — зародышевый диск; 7 — внезародышевая мезодерма; 8 — полость во внезародышевой мезодерме; 9 — первичная полоска.

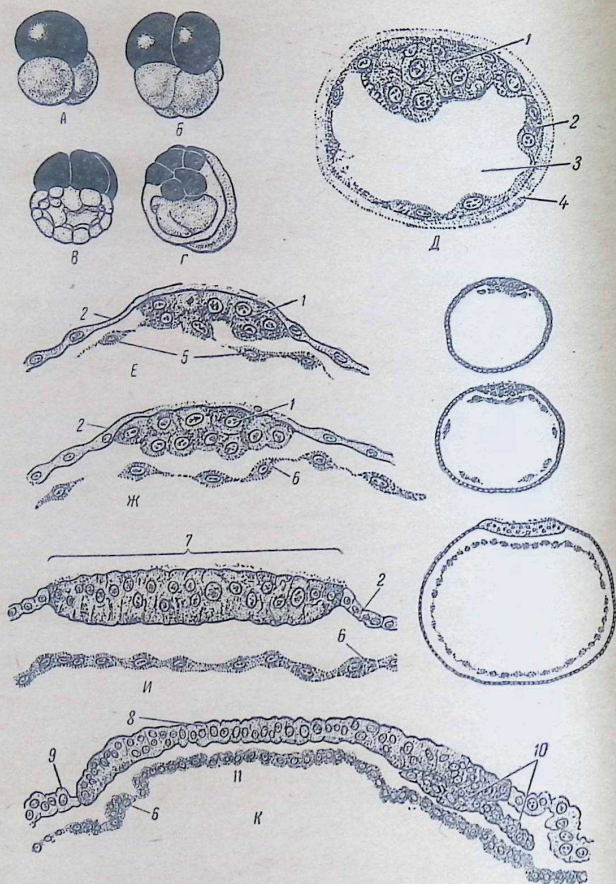


Рис. 14. Дробление зиготы и образование бластоцисты свиньи:

А — Г — последовательные стадии дробления (черным — blastомеры, из которых развивается тело зародыша; белым — blastомеры, из которых развивается трофобласт); Д — бластоциста; Е, И — развитие зародышевого диска и образование энтодермы; Ж — образование мезодермы и первичной кишки из энтодермы. 1 — зародышевый узелок; 2 — трофобласт; 3 — бластоцель; 4 — блестящая зона; 5 — клетки энтодермы; 6 — энтодерма; 7 — зародышевый диск; 8 — эктодерма зародышевого диска; 9 — трофобласт; 10 — мезодерма; 11 — первичная кишка (стенка) (по Пэттену).

длина зародышевого (трофобластического) пузыря измеряется не миллиметрами, а сантиметрами.

Дробление зиготы у свиней заканчивается образованием шарообразного пузыря, состоящего преимущественно из мелких клеток: это стадия морулы, которая быстро превращается в бластоцисту (рис. 14). Развитие бластоцисты у свиньи изучено довольно хорошо. В полости бластоцисты на 9-е сутки обнаружен зародышевый узелок, из которого затем образуется зародышевый диск.

Описанное развитие бластоцисты у трех родов сельскохозяйственных животных позволяет сделать вывод, что общие закономерности развития у них одинаковы. Имеются общие стадии, когда зародышевый пузырек окружен еще яйцевой оболочкой (блестящая зона) и имеет шарообразную форму, внутри него располагается зачаток зародыша в виде зародышевого щитка, а затем диска. У всех животных освобождение зародышевого пузырька от оболочек приводит в активное состояние трофобласт, который вскоре превращается в хорион. Находясь на слизистой оболочке матки, в условиях, близких к имплантации, зародышевый пузырек начинает быстро расти, превращаясь из шара в удлинённый прозрачный пузырь. Все это способствует резкому усилению обмена веществ зародыша и его мощным преобразованиям.

Рост зародышевых пузырей

У крупного рогатого скота зародышевый пузырь в возрасте 14 суток имеет форму овала (почти шара) с диаметром 2 мм. В 17 суток его диаметр достигает 20 см, в 21 сутки — 30, в 29 суток — 40, в 55 суток — 75 см (рис. 15). В этом возрасте котиледоны находятся в обоих рогах матки, но в небеременном роге они еще только начинают развиваться от центра к концам пузыря, на кончиках которого сохраняются лишь маленькие рудименты. После этой возрастной стадии наблюдается сильное разрастание котиледонов и изменение структуры альвеолярного пространства.

У овец еще в 12 суток зародышевый пузырек сохраняет шаровидную форму, внутри него заметен диск будущего зародыша. Уже через сутки зародышевый пузырек увеличивается в 50 раз, достигая длины 90 мм. На 16-е сутки он достигает 340 мм, а к 25 суткам — 500 мм (рис. 16). В этом возрасте удлинёвшийся зародышевый пузырек распространяется в оба рога матки; с 21 суток отмечается усиленный рост пузыря в ширину. Котиледоны образуются с 22 суток. Полость зародышевого пузыря заполняется разрастающимся аллантоисом.

Рост зародышевых пузырей у свиней представлен на рисунке 17. Верхний рисунок дает представление о семи пузырях,

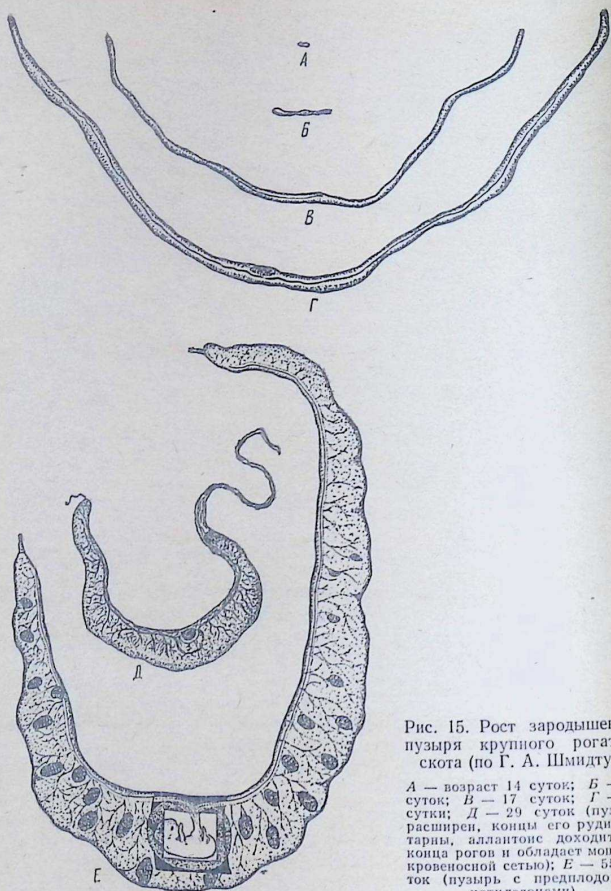


Рис. 15. Рост зародышевого пузыря крупного рогатого скота (по Г. А. Шмидту):

А — возраст 14 суток; Б — 15 суток; В — 17 суток; Г — 21 суток; Д — 29 суток (пузырь расширен, концы его рудиментарны, аллантоис доходит до конца рогов и обладает мощной кровеносной сетью); Е — 55 суток (пузырь с предплодом и котиледонами).

извлеченных из матки на восьмой день беременности; не все они находятся в одинаковой стадии развития. На нижнем рисунке шесть пузырей, извлеченных из матки на девятые сутки их развития. Только один пузырь имеет полностью развитые рога в виде очень тонких трубочек. Остальные пузыри отстают в развитии.

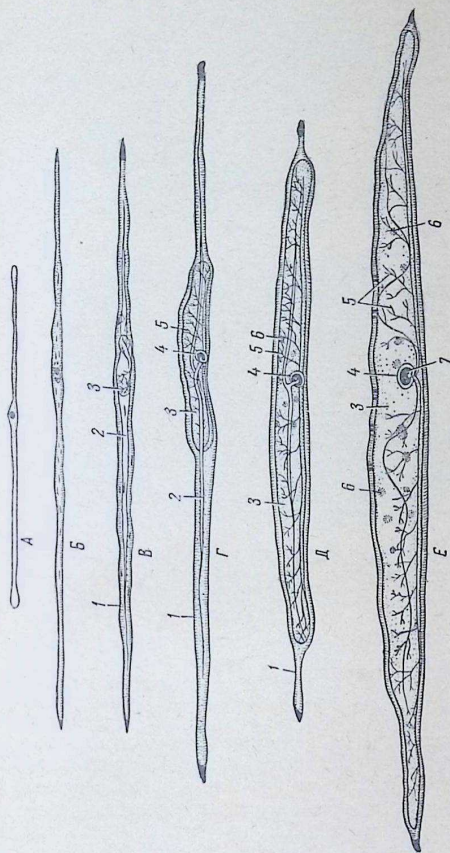


Рис. 16. Рост зародышевого пузыря овны (по О. Б. Шумкиной):

А — 15 суток; Б — 16 суток; В — 19 суток; Г — 20 суток; Д — 22 суток; Е — 25 суток; 1 — стенка пузыря; 2 — желтый мешок; 3 — аллантоис; 4 — аминокислоты; 5 — сосуды; 6 — котиледоны; 7 — зародыш.

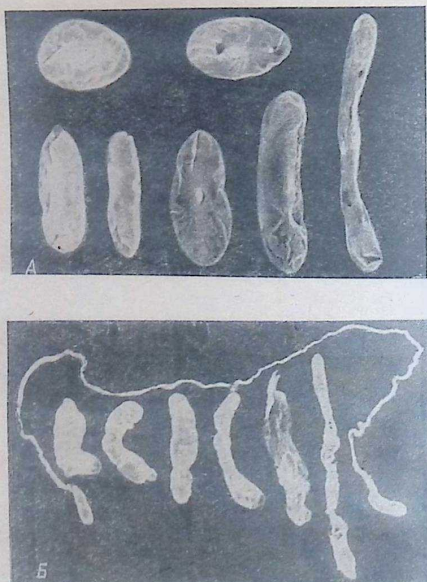


Рис. 17. Восьми- (А) и девятидневные (Б) зародышевые пузыри свиньи (пузыри группы взяты из одной матки) (по Пэттену).

Первичная полоска. Зародышевые листки (дермы). Полости тела

После дробления, когда зародыш имеет еще форму шарообразного пузыря, в нем начинаются сложные морфогенетические процессы. Эмбриогенез плацентарных млекопитающих, как уже отмечалось, отражает длительную историю их эволюции. Этот процесс осложнен рекапитуляциями признаков не только непосредственных предков млекопитающих — рептилий, но и более древних предков — анамний. Как и у других амниот, у млекопитающих нет стадии инвагинационной гастролы, так как последняя образуется иным способом. В наследство от древних амниот они получили зародышевый диск, первичную полоску с генезисом узелком и ямкой (рис. 18). В этих областях и возникают три зародышевых листка или дермы в результате быстрого размножения и интенсивного движения клеточных масс. Дифференцировка и специфические потенции новых структур прояв-

ляются, как мы увидим, в дальнейшем развитии. Возникновение первичной полосы и развитие ее производных лучше всего изучены в эмбриогенезе цыпленка. У млекопитающих, как и у птиц, из первичной полосы и ее производных развиваются тело зародыша и его внезародышевые органы. Наблюдения над ранним развитием цыпленка позволили проанализировать закономерности массовых передвижений клеток. Отмечено, что клеточный материал передвигается к центральной оси диска, где возникает «хордальная» пластинка, гензеновский узелок, первичная ямка, а от них назад первичная полоска с первичной бороздкой. Передвижение клеток, открытое на зародышах цыплят, наблюдается и у млекопитающих. Эмбриологам удалось показать общность явлений раннего развития амниот и анамниот при гомологизации первичной полосы с губами бластопора амфибий. При этом гензеновский узелок считают участком, соответствующим дорсальной губе бластопора амфибий, образующейся благодаря подворачивающемуся внутрь диска клеточному материалу. Передвижение клеточных масс и возникновение зародышевых листков у млекопитающих гомологично гастрюляции амфибий. У всех сельскохозяйственных животных на этой стадии эмбриогенеза возникают три зародышевых листка: эктодерма, энтодерма и мезодерма.

Дермы — первые организованные группы клеток эмбриона, отличающиеся внутренней спецификой и особым отношением к окружающей среде. Свойства каждой из них сходны у всех позвоночных животных. Это дает возможность использовать данные, полученные на амфибиях, птицах и представителях других классов, для выяснения роли отдельных дерм у млекопитающих.

Эктодерма образует кожный эпителий с его дериватами и нервную систему. Энтодерма дает начало первичной кишке и ее производным (рис. 19). Мезодерма обладает особенно широким диапазоном развития: она образует по обе стороны от осевых органов — хорды и нервной трубки — клеточные скопления, подразделяющиеся на мета-

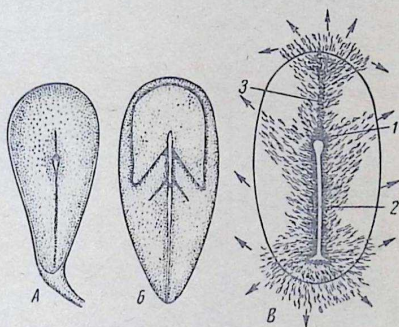


Рис. 18. Первичная полоска и гензеновский узелок у эмбрионов крупного рогатого скота (по Г. А. Шмидту и Шмальгаузену):

А — стадия 20 суток; зародышевый щит с первичной полоской и гензеновским узелком; Б — 21 сутки, образование нервной пластинки; В — схема перемещения клеток (указано стрелками) при образовании мезодермы (по Шмальгаузену). 1 — передняя губа; 2 — первичная полоска; 3 — осевая мезодерма.

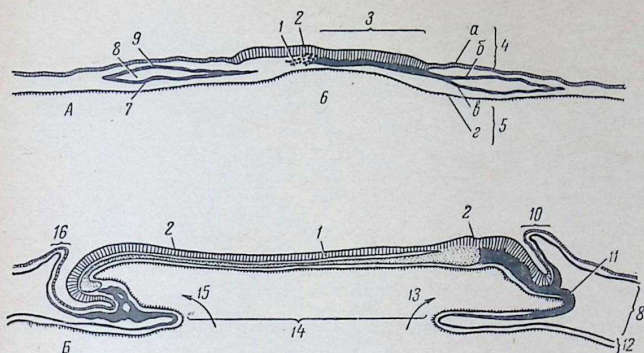


Рис. 20. Сагитальное сечение эмбриона свиньи (из Пэттена):

А — в стадии первичной полоски; Б — в начале образования сомитов: 1 — хорда; 2 — гензеновский узелок; 3 — первичная полоска; 4 — соматоплевра; а — трофоэктодерма, б — соматическая мезодерма; 5 — спланхноплевра (в — спланхническая мезодерма, г — энтодерма); 6 — первичная кишка; 7 — спланхническая мезодерма; 8 — внезародышевый целом; 9 — соматическая мезодерма; 10 — каудальная складка амниона; 11 — аллантоис; 12 — спланхноплевра желточного мешка; 13 — задняя, 14 — средняя и 15 — передняя кишки; 16 — краниальная складка амниона.

мерные участки — сомиты (см. раздел «Билатеральная симметрия и сегментация»). Продолжением сомитов в вентральном направлении являются сплошные рыхлые клеточные пластинки — спланхнотомы. На поперечном разрезе зародыша на этой стадии эмбриогенеза можно различить в каждом спланхнотоме два параллельно расположенных листка: один пристенный, прилегающий к эктодерме, — париэтальный, другой, обращенный к внутренностям, — внутренностный, или висцеральный. Между листками возникает полость — будущая вторичная полость тела. Париэтальный листок мезодермы называется также соматоплеврой, а висцеральный — спланхноплеврой (рис. 20). Из этих листков развиваются различные структуры. Соматоплевра дает начало пристеночному листку серозной оболочки, мускулатуре конечностей и некоторым участкам кориума (основа кожи). Из спланхноплевы развиваются гладкая мускулатура и соединительнотканые компоненты внутренних органов. Она образует серозные покровы внутренностей и брыжейки, поддерживающей внутренние органы.

Между сомитами и спланхнотомы располагается промежуточная мезодерма, дающая начало трем формам почек, сменяющим в эмбриогенезе друг друга.

У крупного рогатого скота мезодерма появляется между экто- и энтодермой на стадии первичной полоски, на 15—16-е сутки развития. Она врастает между трофобластом и энтодермой зародышевого пузырька в виде целомических мешков.

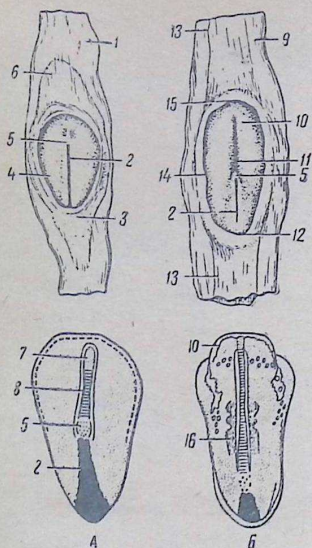


Рис. 21. Две стадии развития зародыша свиньи (из Пэттена):

А — 12 дней; Б — 13 дней (сверху — общий вид; внизу — схема). 1 — хорион; 2 — первичная полоска; 3 — мезодерма; 4 — зародышевый диск; 5 — генезовский узелок; 6 — граница мезодермы; 7 — прехордальная пластинка; 8 — хорда; 9 — внезародышевая соматоплеура; 10 — нервная пластинка; 11 — нервная бороздка; 12 — каудальная амниотическая складка; 13 — желточный мешок; 14 — латеральная амниотическая складка; 15 — краниальная складка амниона; 16 — мезодермальная пластинка.

свойственную им специфику, благодаря этому теория зародышевых листков в эмбриологии признавалась неизбежной, но в настоящее время после многочисленных исследований в области сравнительной и экспериментальной биологии этот ортодоксальный взгляд поколеблен.

Сказанное выше об образовании и функциях зародышевых листков или дерм касается ранней детерминации, которая осуществляется при естественном ходе процессов развития. Однако многочисленными опытами на низших позвоночных показано, что при пересадках фрагментов листков удавалось получать иные структуры, чем при естественном развитии. Определяющим фактором при этом оказывается местоположение развиваю-

Полагали, что мезодерма дает начало мезенхиме, однако последняя возникает и из других дерм. Таким образом, понятие «мезенхима» не означает генетического единства; оно чисто функциональное.

У эмбрионов позвоночных животных мезенхимные образования развиты главным образом в области туловища.

Межклеточная субстанция мезенхимы студенисто-волокнутого характера осуществляет обмен веществ между клетками еще до появления сосудистой системы.

Энтодерма у зародышей овец появляется на 12-е сутки развития на периферии зародышевого узелка, а мезодерма — на 13-е сутки путем выселения клеток из зародышевого диска.

У свиней (рис. 21) клетки энтодермы появляются выселением массы клеток из зародышевого узелка на 7—8-й день развития. Эмиграция клеток мезодермы начинается на 9-й день. При разных способах возникновения дермы сохраняют

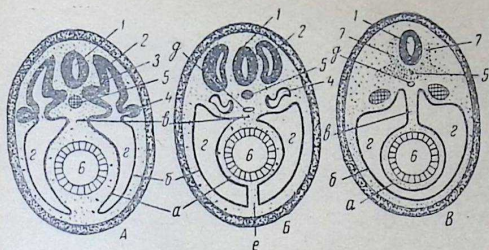


Рис. 22. Схема развития брюшной полости (поперечный разрез зародышей):

А — ранняя стадия; Б — последующая стадия; В — окончательная стадия; а — висцеральный и б — париетальный листки серозной оболочки; в — спиральная брыжейка; г — перитонеальная полость; д — аорта; е — брюшная брыжейка; 1 — нервная трубка; 2 — миотом; 3 — склеротом; 4 — закладка мочеполовых органов; 5 — хорда; 6 — кишечник; 7 — зачаток хрящевого позвонка.

щегося органа, а не происхождение его из определенной дермы.

С возникновением мезодермы у позвоночных животных образуются вторичные полости тела, или целомеры, расположенные между ее параэталым и висцеральным листками. Это — брюшная и грудная полости. Их стенки выстланы серозной оболочкой. Пристеночный листок серозной оболочки выстилает стенку тела, а внутренностный — покрывает лежащие в полостях органы. Оба листка примыкают друг к другу в области брыжеек и связок (рис. 22).

Между листками имеется серозная жидкость. Серозная оболочка брюшной полости называется брюшиной (peritoneum), серозная оболочка грудной полости — плеврой (pleura). Висцеральная плевра образует два приблизительно симметричных серозных мешка, в которых расположены легкие, и непарный мешок — околосердечную сумку — (перикардий). Таким образом, в грудной полости сформировываются две плевральные полости и непарная — сердечная (рис. 23). Внутренние органы брюшной полости прикрепляются к стенкам тела сначала двумя брыжейками — спинной и брюшной, затем последняя

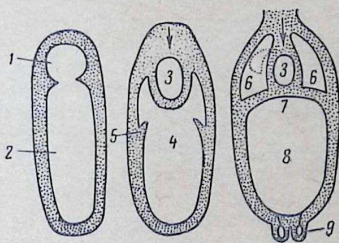


Рис. 23. Схема разделения первичной полости тела (фронтально):

1 — головная и 2 — туловищная первичные полости; 3 — перикардиальная полость; 4 — плевро-брюшинная полость; 5 — зачатки диафрагмы; 6 — плевральные полости; 7 — диафрагма; 8 — брюшинная полость; 9 — семенниковые мешки.

редуцируется. В результате этого образуется одна полость. От брюшной брыжейки сохраняется часть: связка между печенью и желудком — мезогастрий, образующий малый сальник, и часть брыжейки между печенью и стенкой тела — серповидная связка.

Дальнейшая судьба брыжейки брюшной полости связана со сложными процессами роста и дифференцировки внутренних органов, особенно желудка и кишечника.

Между грудной и брюшной полостями в эмбриогенезе млекопитающих животных постепенно развивается перегородка — диафрагма. Она заменяет временную «поперечную» перегородку и не сразу принимает положение, характерное для взрослых форм. Эта задержка объясняется передвижением в каудальном направлении сердца, которое первоначально находится в передней части туловища (как у рыб и амфибий).

Объем брюшной полости зависит от характера питания животных: он наименьший у хищных, наибольший — у травоядных. Различия в сравнительном объеме брюшной и грудной полости связаны с типом дыхания: у животных с меньшим объемом брюшной полости тип дыхания грудной, у животных с большим объемом — брюшной или грудобрюшной.

Образование полостей тела у зародышей совпадает с возникновением временных зародышевых органов.

Развитие тела ранних зародышей

Тела зародышей развиваются на основе первичной полоски, образовавшейся в зародышевом диске. Для того чтобы яснее себе представить эти важные стадии развития, ознакомимся с имеющимися исследованиями по рассматриваемым трем родам.

У крупного рогатого скота (по Г. А. Шмидту) в возрасте 20 суток большое место впереди первичной полоски занимает закладка нервной системы в виде широкой пластинки. Эта широкая пластинка представляет собой раннюю закладку переднего мозга. В то же время в будущей туловищной области происходит закладка нервной ткани в виде борозды с боковыми валиками. С правой и левой стороны около борозды возникают первые сомиты (две пары почти одновременно). Очень быстро, по-видимому, в течение тех же суток, в передней нервной пластинке намечаются закладки трех мозговых пузырей и одновременно увеличивается число сомитов (7 пар). Первичная полоска занимает заднюю часть данной первичной закладки. При 12 парах сомитов нервные валики уже смыкаются, за исключением передних и задних частей нервной системы (см. приложение I, фиг. I). К 22 дням зародыши образуют из нервной борозды нервную трубку; в передней части тела обнаруживаются, кроме мозговых пузырей, углубления органа слуха. Сформируют-

ся первые висцеральные дуги: челюстная и подъязычная. Эти процессы обнаружены у зародышей при 22 сомитах.

Из внутренних органов выделяются выпуклости сердца и печени. Просвечивают сквозь кожу первичные почки (мезонефрос). В возрасте 24 суток зародышей можно отнести к переходному состоянию от раннего к позднему зародышевому подпериоду.

У этих зародышей оформляется средняя кишка, поскольку желточный мешок около брюшной стенки сильно сжат.

Особенности, которые бросаются в глаза на ранних стадиях развития в теле крупного рогатого скота, присущи и другим родам. Как мы видели, главным образованием является закладка нервной системы, что дает право озаглавить несколько стадий в раннем зародышевом подпериоде, как у неврол.

Подобная неврола образуется у овец приблизительно с 15 суток. Также у зародышей овцы закладывается передний мозг и спинномозговые валики, еще нигде не сомкнувшиеся. По бокам валиков расположены две пары сомитов. Что же касается первичной полоски, то она занимает всю заднюю часть тельца зародыша. В 16 дней в головной нервной пластинке можно различить закладку переднего и заднего отделов головного мозга. Характерно, что сомиты просматриваются у самой задней части головного мозга. К 17 суткам количество сомитов сильно возрастает, доходя до 10. В этой стадии мозговые валики сближаются, и в некоторых местах начинается их слияние с образованием нервной трубки. К 18 суткам обозначается головка, на ней — слуховой пузырек, а с брюшной стороны закладываются первые висцеральные дуги и карманы. Рядом с ними находится сердце с перикардием (см. приложение I, фиг. 2). К 19 дням заметно очертание печени и мезонефроса. В конце тела зародыша еще сохраняются следы первичной полоски.

Стадия невролы у свиньи обнаруживается приблизительно на 14-й день развития эмбриона. В это время образована нервная пластинка с приподнятыми краями. Назад от нее идет нервная борозда с валиками. Около них заложены 3—4 пары сомитов. В задней части зародыша сохраняется первичная полоска с гензеновским узелком. В 15 дней тельце зародыша имеет до 18—20 сомитов, валики смыкаются, сохраняя невропоры. Сердце покрыто перикардом; имеются зачатки печени, поджелудочной железы и мезонефроса (см. приложение I, фиг. 3).

Временные зародышевые органы

К временным зародышевым органам, развивающимся в эмбриогенезе млекопитающих, относятся: амнион, желточный мешок, аллантоис, хорион и плацента. Первые четыре органа гомологичны органам древних амниот, у которых развитие происходило во внешней среде. Эти временные зародышевые органы

образуются в раннем зародышевом периоде и обеспечивают развитие зародыша и плода. У живородящих млекопитающих развивается еще один важнейший зародышевый орган, характерный для внутриутробного эмбриогенеза, — плацента.

Временные зародышевые органы имеют неодинаковую степень развития и возникают с разной последовательностью у плацентарных млекопитающих.

Каждый из органов имеет определенную функцию.

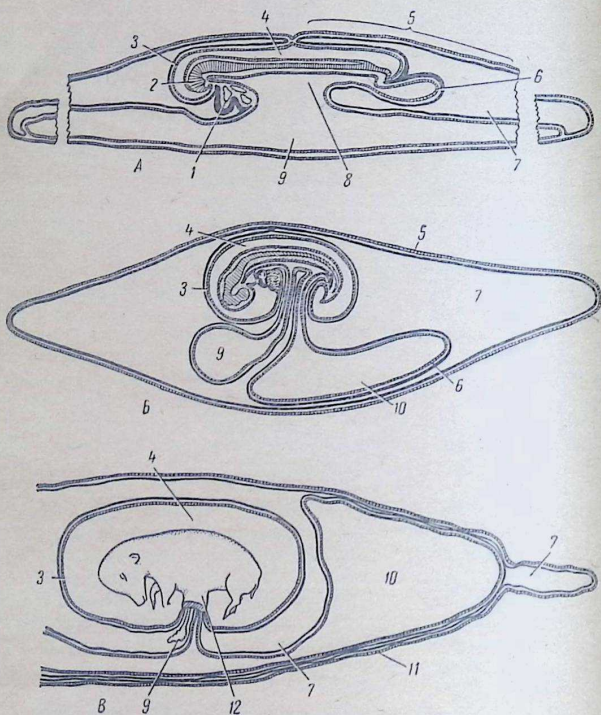


Рис. 24. Стадии развития временных зародышевых органов эмбриона свиньи (сагиттальное сечение) (по Пэттену):

А — 15—20 пар сомитов; складки амниона сомкнулись, зародыш прямой; Б — зародыш 4—6 мм, изогнут; В — 30 мм; сформирован пупочный канатик, образована хорио-аллантоисная плацента. 1 — сердце; 2 — голова; 3 — амнион; 4 — амниотическая полость; 5 — трофодерма и соматоплевра; 6 — аллантоис; 7 — внезародышевая полость (целом); 8 — полость первичной кишки; 9 — желточный мешок; 10 — полость аллантоиса; 11 — плодная часть плаценты; 12 — пупочный канатик

Амнион защищает развивающегося эмбриона, выделяет жидкость, в которой взвешен зародыш и которую впоследствии частично заглатывает плод. Само название «амнион» имеет двойное объяснение. Возможно, оно возникло от слова амнис — ягненок; другая его трактовка: амнион—чаша. Амнион млекопитающих сравнительно мало отличается от амниона рептилий. У первых он ускоренно развивается, что объясняется потерей желтка яйцеклеткой. Началом возникновения амниона является образование складок эктодермы вокруг зародыша. Складки быстро поднимаются над зародышем и сходятся, образуя как бы купол (рис. 24). При срастании складок между ними образуется временный тонкий канал, через который у эмбриона птиц поступает в полость амниона белок яйца. Внутренняя стенка амниона прикрывает зародыш в течение всего внутриутробного развития, полость между нею и зародышем заполнена амниотической жидкостью, неоднородной на разных стадиях развития эмбриона.

Желточный мешок. У рептилий и птиц этот орган играет основную роль в питании зародыша желтком. У плацентарных млекопитающих он либо срастается с хорионом, образуя желточную плаценту (однокопытные), либо соприкасается с ним (крупный рогатый скот, овцы, свиньи). Возникает желточный мешок из энтодермы, но в него проникают и мезодермальные клетки, обладающие способностью к гемопоэзу. Поэтому желточный мешок выполняет функцию эмбрионального органа кроветворения. Эта функция связана с образованием в нем сети сосудов. Когда желточный мешок достигает максимального развития, его двуслойная стенка соприкасается с трофобластом, через который он получает и передает эмбриону необходимые вещества. Начало формирования желточного мешка у эмбриона овец относится к концу 13 суток развития, а появление первых клеток крови в нем — к 17 суткам. Скопления форменных элементов крови — кровяные островки — локализованы в вентральной части мешка. В течение 16—17 суток из островков освобождаются клетки крови; эритропоэз — процесс кроветворения в желточном мешке — продолжается до 27—29 суток (рис. 25). В дальнейшем функции кроветворения осуществляет печень эмбриона.

Желточный мешок на 16—17-е сутки не ограничен еще от первичной кишки. На 20-е сутки развития стенка желточного мешка образует складки, в соединительный слой их врастает сосудистая сеть, эпителий желточного мешка из плоского превращается в цилиндрический. На 21-е сутки желточный мешок ограничивается от первичной кишки, соединяясь с ней лишь стебельком; рукава (рога) желточного мешка суживаются. У крупного рогатого скота этот процесс происходит к 22—26 суткам (рис. 26). В конце зародышевого периода желточный мешок совершенно редуцируется и превращается в брюшной стебелек.

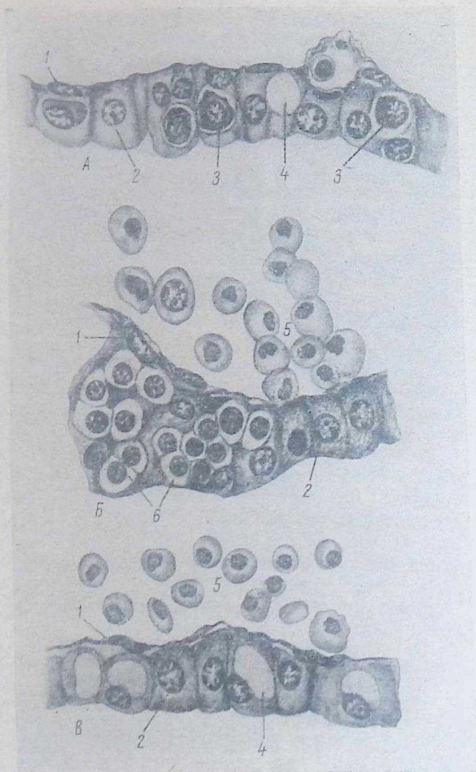


Рис. 25. Стенка желточного мешка зародыша овцы в период кроветворения (по Т. Б. Айзенштадт):

А — 22 суток; Б — 26 суток; В — 29 суток. 1 — эндотелий; 2 — клетки энтодермального эпителия; 3 — гемоцитобласты; 4 — полость в энтодермальном эпителии; 5 — эритробласты первой генерации (мегалобласты); 6 — эритробласты второй генерации.

Интенсивность процессов кроветворения, образование сосудистой сети в желточном мешке и продолжительность этой функции у представителей разных родов плацентарных животных не одинаковы.

В некоторых руководствах по эмбриологии (например, Пэт-тена) имеется схема миграции родоначальных гамет — прегаме-

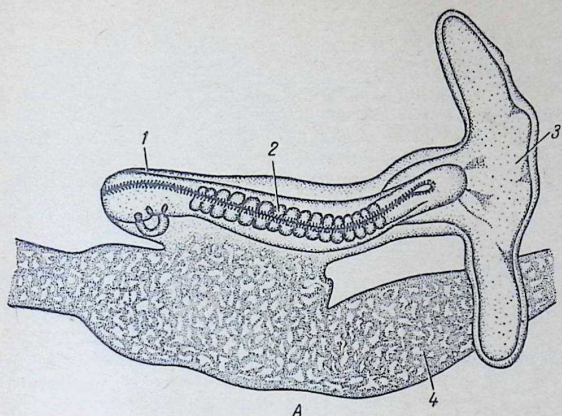
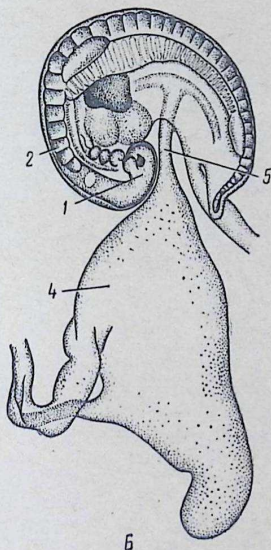


Рис. 26. Зародыши крупного рогатого скота (по Г. А. Шмидту):

А — 22 суток; Б — 26 суток, у зародыша полная сегментация и бранхиомерия. 1 — головной конец; 2 — сомиты; 3 — аллантоис; 4 — желточный мешок; 5 — желточный стелек.

тогоний из желточного мешка в развивающиеся гонады. Если допустить, что гипотеза об образовании в желточном мешке первичных гамет и миграции их в гонады правильна, то роль желточного мешка неизмерима возрастает.

Полагают, что желточный мешок выполняет и гормональную функцию. Наличием столь важных функций и объясняется длительное стойкое сохранение этого органа в эмбриогенезе высокоорганизованных форм позвоночных — млекопитающих. Можно утверждать, что его функции у плацентарных животных разных родов выражены в неодинаковой степени: наибольшее значение желточный мешок имеет у животных с более поздними сроками имплантации зиготы.



Аллантоис (в переводе с греческого слово «аллантоис» значит колбаса) развивается позднее из заднего отдела первичной кишки в тесной связи с зачатком мочевого пузыря. Аллантоис имеет разную форму у эмбрионов, относящихся к разным родам плацентарных млекопитающих. Стенка полости аллантоиса выстлана эпителием энтодермального происхождения, снаружи она покрыта висцеральной мезодермой. Аллантоис быстро растет и у эмбрионов разных животных принимает различную форму. У парнокопытных он имеет центральную часть и мощные боковые выросты — рога, у свиней напоминает сплюснутый шар, охватывающий заднюю часть тела. Цилиндрический эпителий внутреннего слоя аллантоиса при наполнении его уплощается. Мезенхимный слой образует губчатую аморфную студенистую массу с тонкими волокнами. Полости и щели аллантоиса, сливаясь, образуют сосуды. Клетки крови заполняют сначала мелкие и синусовидные сосуды, затем образуется развитая сосудистая сеть. Аллантоис примыкает к хориону и образует с ним дочернюю, или плодную, часть плаценты. В местах соприкосновения мелкие сосуды аллантоиса как бы впячиваются в хориальный эпителий. Крупные пупочные вены, направляясь от зародыша в аллантохорион, распадаются на более мелкие сосуды и капилляры в дочерней части плаценты. После обмена и обогащения кислородом и питательными веществами, поступившими из материнской плаценты, кровь возвращается в организм эмбриона по пупочным артериям. По мере роста зародыша, а потом плода вырастает и аллантоис.

У овец аллантоис появляется к 16 суткам эмбриогенеза. Зародыш имеет в этой стадии пять пар сомитов. К 17—18 суткам аллантоис сильно разрастается, образуя рогообразные выросты; его длина достигает 2,3 мм при длине тела зародыша, равной 4 мм. В 19 суток аллантоис соединяется с зародышем тонким стебельком, его выросты достигают 10—12 мм, в стенке появляются крупные кровеносные сосуды. В 22 дня сосуды аллантоиса и желточного мешка сближаются. Стебелек желточного мешка уменьшается, а стебель аллантоиса, наоборот, увеличивается за счет студенистой массы и становится основой пупочного канатика. Выросты аллантоиса в 23 суток достигают длины 27 мм и занимают почти всю полость зародышевого пузыря. В этой стадии появляются первые котиледоны. Смыкание аллантоиса и хориона заканчивается к концу зародышевого периода.

У зародышей свиньи, имеющих 20 сомитов, развиты все перечисленные временные органы. Над спиной зародыша сходятся складки амниона, желточный мешок длинный, но не отделен еще от первичной кишки; аллантоис — в виде выпячивания стенки задней кишки (рис. 27). У более поздних зародышей (6 мм) амнион охватывает большую часть эмбриона, стенка зародышевого пузыря двойная, она состоит из трофобласта и серозы. Аллантоис соприкасается с хорионом, желточный мешок сокращен

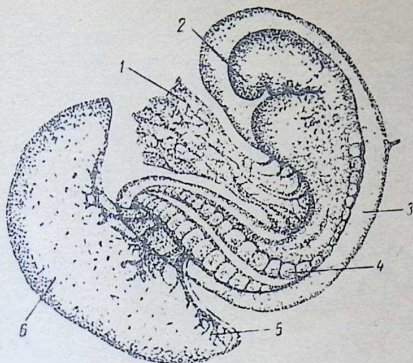


Рис. 27. Зародыш свиньи приблизительно 17-суточного возраста (по Пэттену); аллантоис крупный, имеется 28 сомитов:

1 — желточный мешок; 2 — голова; 3 — амнион; 4 — сомиты; 5 — сосуды аллантоиса; 6 — аллантоис.

и соединен с зародышем стеблем, расположенным рядом со стеблем аллантоиса.

Плацента возникает позднее названных органов и имеет огромное значение для эмбрионов высших плацентарных млекопитающих. Под плацентой в целом подразумевают две ее части: материнскую и зародышевую, или плодную. Степень и характер их соприкосновения положены в основу классификации плацент.

После кратковременного питания зародыша запасом желтка, имеющимся в яйцеклетке, устанавливается питание через трофобласт (трофоэктодерму) секретом желез матки («маточное молоко»). Затем, наряду с этим, возникает гемотрофный способ питания — через кровеносные сосуды. Последний имеется только у плацентарных млекопитающих.

Существует несколько типов классификации плацент. Один из них основан на принципе отхождения (*placenta decidue*) или неотхождения (*placenta adacidua*) материнской плаценты от матки при рождении плода. Другой тип классификации учитывает главным образом форму плацент, не затрагивая другие их характеристики. Руководствуясь этим, плаценты подразделяют на диффузные, зонарные, котиledonные (множественные) и дисковидные.

Наконец, существует классификация плацент, учитывающая состав тканевого барьера между кровеносными сосудами матери и плода. На основании различий в степени соприкосновения сосудов материнской и плодной части плацент последние

подразделяют на две группы — полуплаценты (три типа) и истинные плаценты (два типа).

Первый тип полуплаценты — эпителиохориальный (свинья, лошадь). В эпителиохориальных плацентах кровь зародыша отделена от крови матери слоями соединительной ткани, эпителия и эндотелия капилляров.

Второй тип полуплаценты — синдесмохориальный (жвачные), характеризуется разрушением эпителия слизистой оболочки матки.

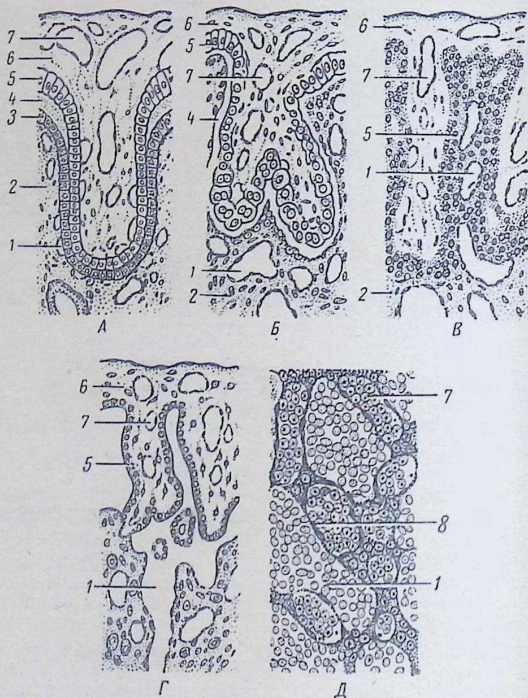


Рис. 28. Типы плацент по их гистологическому строению (по Гроссеру и Крёллингу):

А — эпителиохориальная; Б — синдесмохориальная; В — эндотелиохориальная; Г — гемоэндохориальная. 1 — капилляры матки; 2 — соединительная ткань матки; 3 — поверхностный эпителий матки; 4 — пространство между материнской и плодной плацентой; 5 — эпителий хориона; 6 — мезенхима плаценты плода; 7 — капиллярная сеть плаценты плода; 8 — эндотелий капилляров плаценты плода.

Третий тип полуплацент — эндотелиохориальный (хищные). Эндотелиохориальные плаценты отличаются нарушением целостности не только эпителия слизистой оболочки матки, но и соединительной ткани. Таким образом, трофобласт хориона контактирует с эндотелием сосудов матки.

Истинные плаценты подразделяются на гемохориальные (насекомые, грызуны, приматы), когда стенка материнских сосудов разрушается и ворсинки хориона непосредственно омываются материнской кровью, и гемоэндотелиальные (некоторые грызуны) — между кровью плода и кровью матери единственной преградой остается эндотелий капилляров плода, проникающих в синусы, в которых циркулирует кровь матери (рис. 28).

Истинные плаценты осуществляют эмбрио- и фетотрофию двумя путями: гематотрофным и гистотрофным. Гематотрофным путем поступают газы, вода, соли, питательные вещества; гистотрофным — клетки крови, экстравазаты и другие секреты.

Большую роль в плацентации играют отдельные клеточные формы, из которых наиболее изучена роль гигантских клеток хориона. У коров они появляются приблизительно на 16-е сутки эмбрионального развития; к 20 суткам они отличаются не только большими размерами, но и количеством ядер, а также amitotическим способом размножения. В их цитоплазме обнаружены развитый аппарат Гольджи, полярность в расположении органоидов, что, наряду с другими признаками, свидетельствует об их секреторной деятельности. Эти клетки находятся и в материнской части плаценты.

На втором месяце стельности была констатирована их миграция из аркад, т. е. из участков хориона, находящихся между ворсинками котиледонов. Предполагают, что гигантские клетки принимают участие в усвоении и передаче веществ, поступающих от матери к плоду, так как в эпителии ворсинок хориона они располагаются в непосредственном контакте с подэпителиальными и межэпителиальными капиллярами. В этих клетках обнаружена РНК, в них содержится сначала много гликогена, а позднее — мукополисахаридов. По-видимому, они способны фагоцитировать эритроциты, что связано с частым наличием в плаценте экстравазатов. Во второй половине стельности сгустки крови в смеси с «маточным молоком» обнаруживаются в полости матки.

Формирование плаценты у коров начинается с 27 суток после оплодотворения. Эта фаза плацентации связана с предыдущей фазой — хориальной. В 27 суток на участках аллантохориона появляются первые котиледоны* (сначала в области расположения зародыша).

* Котиледонами называются участки «множественной» плодной плаценты, соответствующие карункулам.

Почти одновременно с котиледонами, в конце первого месяца стельности, против устьев маточных желез развиваются «ареолы». Они, подобно котиледонам, являются выростами аллантохориона, но по сравнению с котиледонами более округлые и ворсинки их более короткие. Пространства между котиледонами и ареолами сначала тоже покрыты ворсинками, но в дальнейшем они редуцируются.

Дальнейшее усложнение зародышевой плаценты заключается во все большем сближении аллантохориона и слизистой оболочки матки. В ней уже с начала второго месяца беременности изменяются размеры, форма и строение карункулов. В последних появляются септы и крипты. Внутрь крипт входят ворсинки котиледонов. Процесс охватывания карункулов котиледонами,

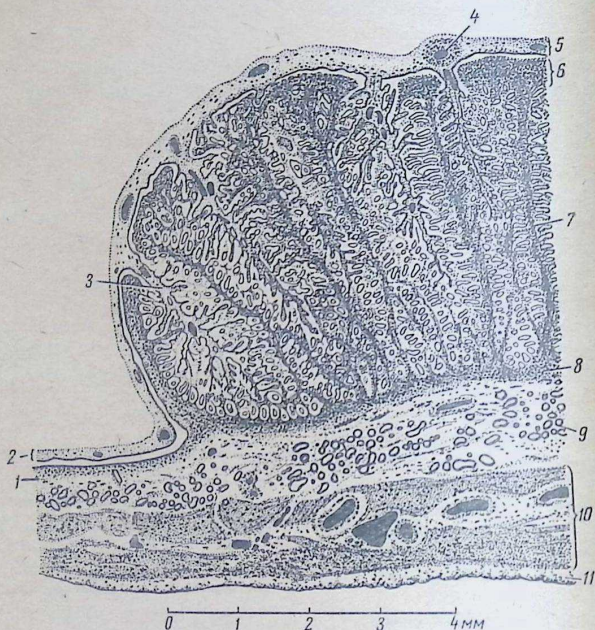
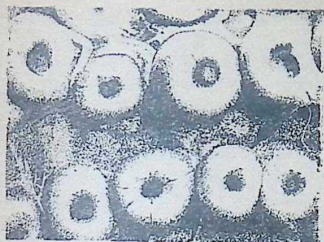
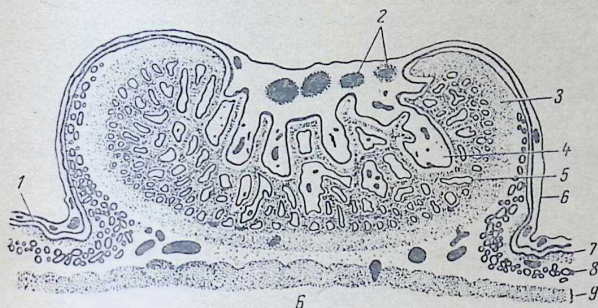


Рис. 29. Разрез через плаценту коровы (из Цичмана и Крёллинга):

- 1 — эпителий матки; 2 — хорин; 3 — ветвящаяся ворсинка плаценты плода; 4 — сосуд плаценты плода; 5 — аллантохорион; 6 — поверхностная часть маточной септы; 7 — маточная септа; 8 — промежуточный слой; 9 — железы матки; 10 — мышечная оболочка матки; 11 — серозная оболочка матки.



А



Б

Рис. 30. Карункулы овцы:

А — общий вид; Б — поперечное сечение: 1 — хорион; 2 — сосуды плода (фетальные); 3 — промежуточный слой; 4 — ворсинки хориона; 5 — эпителий хориона; 6 — эпителий аллантаиса; 7 — эпителий матки; 8 — железы матки; 9 — мышечная оболочка матки.

т. е. образование общих участков плаценты — плацентом, начинается у коров с третьего месяца стельности (в предплодном периоде), в это же время происходит ветвление ворсинок котиледонов (рис. 29). С половины третьего месяца и позднее происходит дополнительное образование котиледонов, общее число их доходит до сотни. Под многими из них образуются дополнительные карункулы. В то же время происходит и увеличение размеров ареол. Наиболее выражены эти процессы на пятом и шестом месяцах стельности, т. е. в половине плодного периода. На восьмом месяце развиваются крупные ареолы в межплацентомных пространствах. В карункулах же происходит истончение «ножек», соединяющих плацентомы со стенкой матки.

Итак, поскольку главной функцией плаценты является снабжение плода всем необходимым для его жизни и развития, то для осуществления этой функции и развиваются специальные структуры. Они появляются с конца зародышевого периода эмбриогенеза, особенно в предплодный и плодный периоды; у овец появление котиледонов отмечено в 20—28 дней (по разным авторам). Уже к 26 дням число их доходит до 30.

Строение плацентом у коровы и овцы различно. Различия проявляются не только в форме карункулов, имеющих у овец

углубления в центре, но и в большой сложности у них ветвления ворсинок, в более четком строении септ и в распределении маточных желез (рис. 30).

В плодный период происходит максимальное сближение капилляров плодной и материнской частей плаценты, т. е. усиление гемотрофного способа питания (рис. 31). Это обеспечивается рядом структурных перестроек: появлением межэпителиальных капилляров, дегенерацией эпителия на септах маточных крипт в карункулах под влиянием врастающих в них гигантских клеток хориона; ветвлением ворсинок хориона, образованием дополнительных карункулов и котиленонов у жвачных; появлением экстравазатов в плацентомных и в межплацентомных участках; образованием гликогена ареолярным эпителием, а также появлением гликогена в печени плода. У коров особенно мощные изменения плаценты наступают на 5-м месяце стельности. В результате перечисленных усложнений плацента становится синдесмохориальной. С 5-го месяца стельности уменьшается количество амниотической жидкости, что связано, возможно, с заглатыванием ее плодом. Сам плод в это время сильно увеличивается и начинает двигаться.

Начиная с 7-го месяца стельности в плаценте проявляются дегенеративные изменения, ранее всего в гигантских фагоцити-

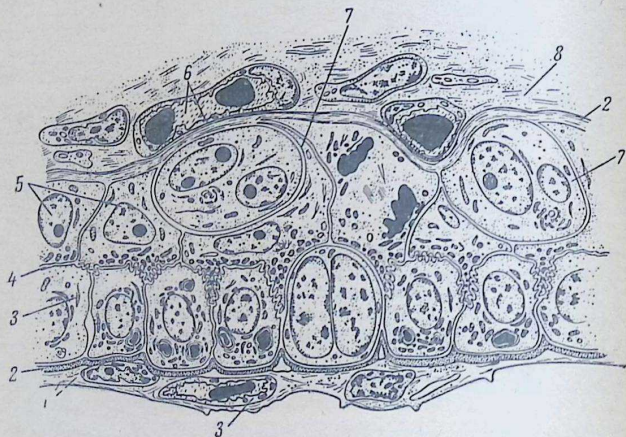


Рис. 31. Схема границы между материнской и плодной частями плаценты плода крупного рогатого скота (по Бьеркману и Блому):

1 — соединительная ткань матки; 2 — базальная мембрана; 3 — эпителий маточной крипты; 4 — граница между плодной и материнской частями плаценты; 5 — эпителий плаценты плода; 6 — капилляры плаценты плода; 7 — гигантские клетки; 8 — мезенхима плаценты плода.

рующих клетках аркад и ареол. На 9-м месяце дегенерирующие эпителиальные клетки аркад и ареол превращаются в бесформенную массу. К концу беременности запасы гликогенного депо зародышевой плаценты истощаются. Функции депо переходят к печени плода.

Отличия плаценты свиней от плаценты овец и коров заключаются в нелокализованном распределении ворсинок на поверхности хориона, благодаря чему плацента свиньи относится к плацентам диффузного типа. По степени контакта матки и хориона она является эпителиохориальной. Эпителий слизистой матки сохраняет свою непрерывность, ворсинки хориона не проникают в глубь слизистой оболочки матки, поэтому зародышевая и материнская части плаценты могут быть отделены друг от друга без повреждения последней (рис. 32).

Хорион у свиней простого строения. Энтодермическая выстилка полости аллантоиса тонкая, она формирует эпителиальную кожицу, покрывающую внутреннюю поверхность хориона. Мезодерма стенок аллантоиса соединяется с мезодермой хориона, и этот комбинированный слой дифференцируется в желатинообразную соединительную ткань. В нее проникают сосуды аллантоиса. При срастании аллантоисной мезодермы с мезодермой хориона сосуды входят в него и их древовидные ветвления замыкаются. Складчатость трофэктодермы соответствует складкам слизистой матки, так что хорионный и маточный эпителии разделены лишь тонким слоем секрета, выделяемого маткой. Под эпителием матки находится широкий слой соединительной ткани с материнскими сосудами. Таким образом, пространство между материнскими и плодными сосудами разделяется ограниченным количеством соединительной ткани и слоев эпителия. Через эти слои питательный материал и кислород попадают из материнских сосудов в сосуды плода, а «шлаки», образующиеся от обмена веществ, передаются в обратном направлении. Несомненно, что эпителиальные слои играют роль передатчиков названных веществ. Кажется правдоподобным, что эпителий хориона принимает участие в абсорбции, подобно тому, как эту роль выполняет эпителий желточного пузыря у рептилий. Ни тот, ни другой эпителий не является серьезным препятствием для ободного транспорта, что и является функцией плаценты.

Матка и плацента свиней приспособлены для вынашивания и развития большого количества эмбрионов. Каждый эмбрион находится в отдельном плодовом пузыре (рис. 33).

В добавление к сказанному уместно остановиться на характеристике околоплодной жидкости (плодных вод).

Количество околоплодной жидкости у крупного рогатого скота с возрастом плода увеличивается и доходит к концу стельности до 6000 см³. У овец оно колеблется около 100 см³. Околоплодная жидкость — производное двух органов (амниона и аллантоиса). При осторожном извлечении эмбриона обе жидкости

легко разделить: сначала отходит аллантоисная жидкость и остается амниотическая, заключенная в относительно хорошо отграниченной амниотической полости.

С определенного возраста (у 5-месячных плодов крупного рогатого скота и в конце 3-го месяца у плодов овец) амниотическая жидкость начинает поступать через рот в пищеварительный тракт, т. е. «заглатывается». В желудке и кишках органи-

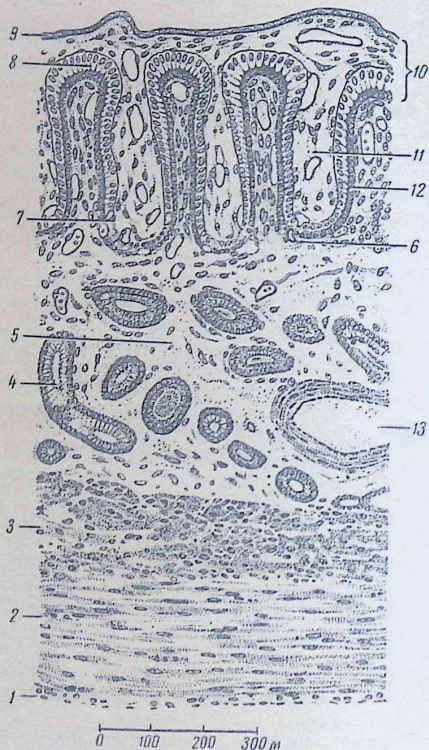


Рис. 32. Плацента свиньи (по Крёлингу):

1 — серозная оболочка матки; 2 — продольный и 3 — циркулярный слой мышечной оболочки матки; 4 — железы матки; 5 — основа слизистой оболочки матки; 6 — кровеносные сосуды матки; 7 — капилляры хориона; 8 — эпителий хориона; 9 — эпителий аллантоиса; 10 — аллантохорион; 11 — ворсинка хориона; 12 — эпителий матки; 13 — кровеносный сосуд.

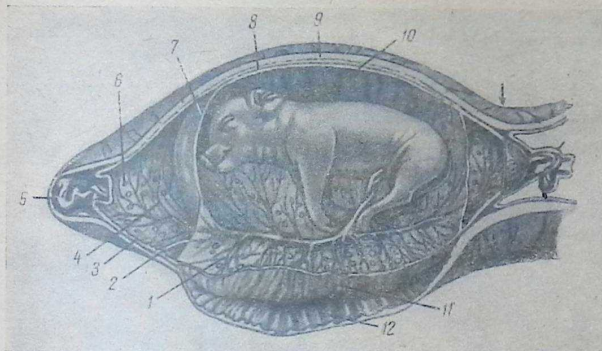


Рис. 33. Одна из камер матки свиный (длина плода 17 см; по Крëлину):

1 — граница центральной части промежуточного слоя; 2 — центральная часть аллантоиса; 3 — аллантоамнион; 4 — аллантоис; 5 — конец хориона; 6 — пузырьки на хорионе; 7 — амнион; 8 — промежуточный слой; 9 — материнская плацента; 10 — амниохорион; 11 — плодная (фетальная) плацента; 12 — складки слизистой матки.

ческие компоненты ее перевариваются, и к рождению образуются первородный кал — меконий. Однако меконий может образоваться и без заглатывания амниотической жидкости; он обнаружен и у плодов, лишенных ротового отверстия (Давлетова).

Билатеральная симметрия и сегментация

Характерной чертой в эмбриональном развитии всех позвоночных животных является билатеральная (двубоковая) симметрия и метамерия (сегментация) тела.

Симметрия правой и левой половины тела зародыша является при образовании первичной полоски. Она играет роль продольной оси развивающегося организма. Одновременно происходит закладка осевых органов, ориентирующих ход последующего развития: хорды и нервной трубки. По обеим сторонам оси тела скопления мезодермы образуют парные продольные образования, которые подразделяются на мезодермические метамеры, сегменты или сомиты.

Билатеральность проявляется полностью на самых ранних стадиях развития; сначала образуются правый и левый мезодермические листки (пластинки) (рис. 34). В течение эмбриогенеза в ряде систем органов происходит нарушение билатеральности. Так, в кровеносной системе первоначальные парные закладки сердца и аорты сливаются в одиночные. В других системах органов билатеральность сохраняется на протяжении онтогенеза

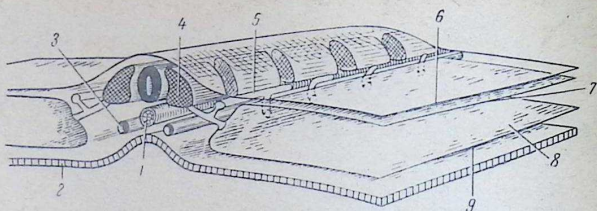


Рис. 34. Билатеральная симметрия у позвоночных (схема по Старку):

1 — хорда; 2 — энтодерма; 3 — аорта; 4 — сомит; 5 — проток предпочки; 6 — эпидермис; 7 — соматоплеура; 8 — полость тела; 9 — спланхиоплеура.

(конечности и их пояса, висцеральный аппарат, органы чувств и т. д.).

Скелет представлен большей частью парными органами, но некоторые части его из парных превращаются в непарные, например грудная кость. В черепе непарными оказываются лобная, теменные, затылочная и клиновидная кости. Прочно сохраняют непарность гипофиз, эпифиз, осевая нервная трубка и по существу весь пищеварительный тракт. Билатеральная симметрия, как и метамерия, унаследованы позвоночными животными от беспозвоночных предков.

Метамерия особенно ярко проявляется в образовании сомитов из скопления мезодермических клеток. Первые сомиты возникают примерно в средней части первичной полоски. Благодаря строгой последовательности в развитии сомитов можно использовать данные об их количестве для определения возраста зародышей, хотя быстрота их образования различна у эмбрионов разных сельскохозяйственных животных. Им соответствуют и метамеры эктодермы — дерматомы, видимые со стороны спины (рис. 35). В начале образования сомитов между ними существуют щели, позднее возникают сегментальные перегородки септы, содержащие в себе сосуды. В полностью сформированном сомите обнаруживается несколько частей: дерматом, дающий начало кориюму кожи; миотом, находящийся глубже; волокна корешков спинномозговых нервов; сосуды и нервы, проходящие в септах. Кроме названных частей, в сомите различают склеротомы, идущие на построение позвоночного столба (рис. 36).

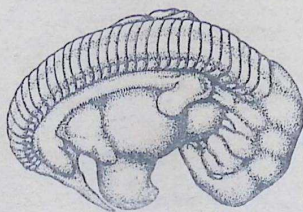


Рис. 35. Зародыш овцы мериноса 26 дней развития с выраженными дерматомами.

Из сомитов образуется большая часть осевой мускула-

туры, соединительнотканная основа кожи, мезенхима, идущая на построение сначала хрящевой, а позднее костной ткани. Сомиты претерпевают в раннем онтогенезе значительные изменения, в частности путем образования внутренних полостей — миоцелл, которые развиваются благодаря передвижению клеток из центра сомита к периферии. Между сомитами и спланхнотомной мезенхимой расположены нефротомы, дающие метамерные части почек: пронефрос и мезонефрос.

Наиболее крупные сомиты находятся в передней части тела, самые мелкие — в хвостовой. Количество сомитов соответствует числу позвонков с добавлением трех-четырех пар, расположенных в задней части головы. Это так называемые затылочные, или «заушные», сомиты. Степень развития затылочных сомитов у эмбрионов разных животных бывает разная. Материал, образуемый ими, идет на построение мышц шейной области. Число метамеров у взрослых животных (позвонки) определяется еще в зародышевом периоде, но переход от грудного отдела позвоночника к поясничному не всегда имеет строгую границу, так как и в постнатальном онтогенезе последний грудной позвонок может превратиться в поясничный, и наоборот. То же отмечено между соседними позвонками крестца и первыми позвонками корня хвоста. Наибольшая изменчивость числа позвонков, а следовательно, и сомитов наблюдается в свободной, не корневой, части хвоста. Количество сомитов в хвосте иногда превышает число позвонков. У овец число хвостовых позвонков имеет как породные, так и индивидуальные различия.

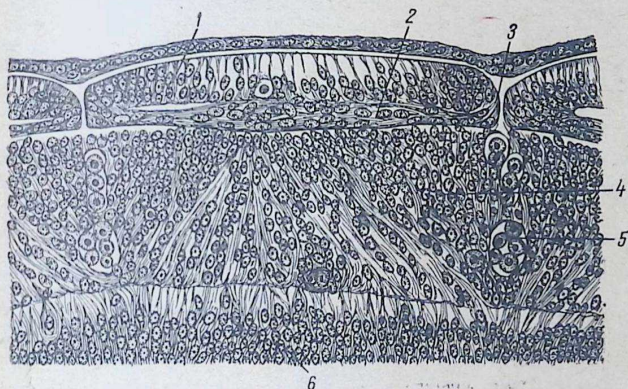


Рис. 36. Горизонтальный продольный срез через туловищный сомит зародыша лошади (6 мм длины) (из Цичмана и Крёллинга):

1 — дерматом; 2 — миотом; 3 — миосепта; 4 — склеротом; 5 — кровеносные сосуды, проходящие в септе; 6 — стенка нервной трубки.

Точного представления о дифференцировке частей сомита при его преобразованиях пока нет. Наиболее спорна судьба дерматомата. Как показывает само название (дерма — кожа), дерматом соответственно его топографическому положению дает начало кориуму — основе кожи. Однако не доказано, что дерматом «расходуется» на это целиком. Существуют разногласия и о судьбе миотомов в смысле их участия в построении отдельных мышц, особенно мышц конечностей. По-видимому, основное участие они принимают в построении спинных и межреберных мышц. Их роль в построении прочих мышц второстепенна. То же следует сказать и о склеротомах. Участвуют ли они в построении позвонков и ребер или также и других частей скелета — не вполне ясно.

Сложная проблема происхождения головы у позвоночных животных не может считаться вполне выясненной. До сих пор она решалась в основном зоологами, сравнительными анатомами, палеонтологами и эмбриологами. Ощутимые результаты получены морфологами-эволюционистами, которые осуществили комплексный биологический подход к этой проблеме (А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, Б. С. Матвеев и др.).

Современный этап развития этой проблемы характеризуется привлечением в нее представителей физиологии, экспериментальной морфологии, генетики, биохимии. Задачей изучения является углубленный подход к объяснению сегментации в целом, поскольку среди первичных хордовых животных сегментации, подобной сегментации ланцетника, нет.

Общепризнанным является факт наличия некоторого количества туловищных сегментов в задней части головы, но передняя граница их не бесспорна. Особенно это касается наличия преддушных сомитов.

В конце зародышевого периода происходит исчезновение сомитов. Редукция сомитов начинается в области головы и быстро распространяется назад.

Поздний зародышевый подпериод

Формирование телосложения зародышей

Поздний зародышевый подпериод изучен значительно лучше, чем ранний, и имеется возможность более детально сопоставить формообразование зародыша с развитием его временных зародышевых органов.

Крупный рогатый скот. Поздний зародышевый подпериод начинается с 24-суточного возраста. С этого дня у зародыша наступают значительные изменения в формировании тела и происходит нарастание его размеров. Зародыши начинают дугообразно сгибаться на всем протяжении. Сомитов 30 пар. Увеличи-

вается масса передних сомитов. В головной области виден мозг, закладываются уши и глаза. Ясными становятся висцеральные дуги. Продолжают развиваться сердце, печень и мезонефрос. В возрасте 25 дней у зародыша образуются стебли желточного мешка и аллантоиса. Висцеральный аппарат более оформлен: выделяются челюстная и жаберная дуги.

В стадии 27 дней появляются первые зачатки котиледонов и ареол. Их появлению предшествуют изменения, связанные с образованием аллантохориона. В этой же стадии обнаруживаются закладки обеих пар конечностей. Оформляется стебель пупочного канатика. Происходит значительное нарастание веса и уменьшается изгиб зародышей. Сомитов 50, и они сходны по своей конфигурации. Со стадии 30 дней в голове обозначаются отделы мозга. Начинают оформляться верхняя и нижняя челюсти. Резко выделяются подъязычные дуги, изменяются и жаберные дуги, хотя они скрыты в шейном синусе, т. е. в складке кожи.

Конец зародышевого подпериода (33—34 суток) характеризуется вентральным положением головы, на которой ясно видны глаза; происходит оформление слуховой раковины (см. Приложение II, фиг. 4). Висцеральные дуги и карманы редуцируются. В затылочной области выступает ромбовидная впадина. Шейный отдел еще отсутствует. Намечается расчленение конечностей на звенья, включая пальцы. Исчезают сегментация мезодермы и бранхиомерия. В связи с разрастанием сердца и печени у зародыша выделяется большой живот. К концу зародышевого периода происходит образование плаценты, так как к этому времени быстро разрастается аллантохорион и занимает оба рога матки. В пуповине эмбриона находятся четыре сосуда: центрально расположены артерии, периферически — вены. К концу подпериода зародыши значительно увеличиваются в весе (до 600 г).

Овцы. Поздний зародышевый подпериод у этих животных сходен в основных признаках с поздним зародышевым подпериодом крупного рогатого скота (см. Приложение II, фиг. 5). Изменения облика зародышей в 19—20 суток заключаются в выпрямлении боковых изгибов и в сгибании в сагиттальной плоскости. В тех же стадиях идет и некоторое изменение изогнутости, связанное с расширением пупочного стебля, увеличением размеров переднего отдела тела и образованием хвостового. На этих стадиях к выпуклостям сердца прибавляется выпуклость печени. Под эктодермой выступают сегментальные сети периферических сосудов. Конечности представлены прямыми зачатками. В висцеральной области развиваются дуги и карманы. Имеются невропоры и широкий желточный мешок. Сегментация тела выражена до хвостовой области. Сомиты спереди назад постепенно уменьшаются. Крупные передние сомиты начинаются с области плохо отграниченного головного отдела. Выражена одна висцеральная дуга — челюстная.

На следующие сутки челюстная дуга имеет бифуркацию в виде выроста верхней челюсти и далее назад выделяются подъязычная и две жаберные дуги. Между ними хорошо очерчены щели. Перекручивание тела еще выражено в заднем отделе.

С 23-го по 28-й день образуется один (аллантоидный) стебель, продолжается сегментация тела назад, преобразуются и редуцируются висцеральные щели и дуги. На 28-й день начинает исчезать сегментация и бранхиомерия. В 30 дней следов сегментации не остается, и эмбриона этого возраста можно причислить к началу переходного предплодного периода.

В дополнение к стадиям формирования тела зародышей останемся на процессах развития головы с лицевой стороны. В таком ракурсе лучше всего рассматриваются развитие рта и все лицевые части головы.

В 20-дневном возрасте в голове зародыша выдаются передний, промежуточный и средний мозг, слегка просвечивающие под эктодермой. По бокам переднего мозга и так называемой лобной пластинки хорошо заметны глазные пузырьки. Внутри от них находятся парные вздутия (носовые плакоды) — места формирования парного органа обоняния. Ниже (назад) от этих вздутий имеется первичная ротовая щель с еще не оформленными нижнечелюстными дугами и с выступами верхнечелюстных отростков. Далее назад расположены мощные подъязычные дуги, а за ними — две пары жаберных дуг. Все дуги упираются в Т-образную медиальную пластинку. Ее можно рассматривать как рекапитуляцию «копулы» рыб; она состоит из мезенхимы. Яснее здесь выражен верхнечелюстной отросток. Передняя часть «копулы» как бы образует нижнюю дугу. Выражены первая и вторая жаберные дуги. Над узкой ротовой щелью находятся вздутия органов обоняния.

В 25 дней возникают поздри благодаря назолатеральным и назомедиальным выростам мезенхимы. Обе поздри находятся на значительном расстоянии одна от другой благодаря мезенхимному лобному выросту. Ротовая щель широкая и подстилается сросшимися нижнечелюстными дугами. Верхнечелюстные отростки еще не сомкнулись.

В возрасте 28 дней поздри несколько сближены. Под ними — сформированная верхняя челюсть из обеих половин выростов челюстных дуг. Глаза сильно выдаются благодаря тому, что снаружи от хрусталиков образовались роговицы.

При значительном индивидуальном разнообразии зародышей на одной возрастной стадии все же удается выявить и породные особенности (каракуль, меринос). Так, закладки хвостов у зародышей курдючной породы и тонкорунных пород отличаются. У курдючных овец уже в возрасте 28 дней хвост короткий и с значительным расширением у своего основания. Еще раньше определяется длина хвостов и число их позвонков. Следовательно

в этих стадиях создается короткохвостьность диких и длиннохвостьность ряда домашних пород.

Свиньи. Поздний зародышевый подпериод у свиней начинается с 18-го дня развития. К этому времени у зародыша заметен изгиб тела в связи с наклоном головы к сердечной выпуклости; загнуты к брюшку широкий короткий зачаток хвоста и расширенный зачаток передней конечности. Рядом с зачатком конечности — выпуклость печени. Имеется выпуклость головы, что объясняется образованием переднего, среднего и заднего мозга. От нижнечелюстной дуги отходит верхнечелюстная ветвь; отчетливо видна гиоидная дуга. Обе эти дуги разделены карманом — щелью. Сзади гиоидной дуги располагаются второй карман — щель и третья дуга. За дугой — шейный синус, куда входят три последующие дуги с развитыми в разной степени карманами (см. Приложение II, фиг. 6).

У свиного зародыша в возрасте 18—19 дней (7,5 мм) видны те же изгибы тела, что и у предыдущего. Сегментацией охвачено все тело; от головы до хвоста отчетливо заметны закладки в виде лопаточек передней и задней конечностей; туловище кончается удлинненным хвостом. На туловище выделяется выпуклость сердца; между конечностями под кожей лежит удлиненное вздутие первичной почки (мезонефроса). Голова имеет зачатки ноздрей, глазные пузырьки, закладки челюстей, гиоидной и первой жаберных дуг и шейного синуса. Еще существуют остатки желточного мешка. Его как бы вытеснило и охватило новое образование — пупочный канатик, развивающийся с началом плацентарного кровообращения.

У зародыша 24 дней (15 мм) изгиб тела несколько сглажен. Сегментация слабо заметна. В зачатках конечностей видны контуры дистальных лучей, они лучше выражены на передних конечностях. Висцеральные дуги исчезли. На месте слухового пузырька, ушедшего в глубь головы, расположен наружный слуховой проход и заметно начальное обрамление ушной раковины (*auricula*). Брюшное вздутие обусловлено сердцем и большой печенью. С той же брюшной стороны имеются остатки желточного мешка, который тесно связан с пупочным канатиком. Снаружи, параллельно области расположения первичной почки, лежит кожная складка — закладка млечных желез.

Топография органов зародышей позднего подпериода

Изучение возрастных изменений топографии органов в данный подпериод проведено на срезах фиксированных зародышей. Срезы производятся поперечные и продольные (сагиттальные). Также бывают и срезы фронтальные. Полная картина расположения органов получается при сопоставлении срезов, сделанных во всех трех измерениях. Как фронтальные, так и сагиттальные сечения могут проходить через медиальную плоскость или

парамедиальную. На основе последовательных срезов выполняются графические и пластические реконструкции. При этом сагиттальные сечения могут быть сделаны на одном и том же зародыше. При поперечных, особенно при фронтальных, сечениях одной стадии необходимо иметь идентичных зародышей по их возрасту.

Наиболее полные исследования возрастных эмбриональных изменений органов выполнены на свиньях (Пэттен), начиная от зародышей длиной 5 мм до 15 мм. Они даны, как в сечениях, так и в реконструкции. Наиболее ясными внешними признаками данного подпериода является развитие обеих пар конечностей. В голове резко выражен теменной изгиб, благодаря чему передняя часть головы как бы прикрывает рот. На стадиях данного подпериода рот образовался благодаря разрыву ротовой перепонки. На сагиттальных сечениях ее следы сохраняются в виде маленьких конусов с верхней и нижней сторон ротовой полости. В головном мозге ясно выражены все пять отделов: конечный, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый мозг. В вентральной части последнего отдела выражена невромерия четырьмя небольшими конусами. В области среднего мозга, на дне его, еще заметны следы хорды. Вблизи нее выражены два кармана: Ратке и Сесселя, имеющих филогенетическое значение.

В пищеварительном аппарате ясно обозначены глотка, пищевод, желудок, закладка печени, желчного пузыря, поджелудочной железы. В среднюю кишку входит стебелек желточного мешка. Печень еще не имеет своего характерного очертания, а существует в виде гроздей. Имеется спинная закладка поджелудочной железы. Сердце относительно крупного размера и расположено в перикардии. Оно тесно примыкает к висцеральному аппарату. Спинная аорта имеет большой диаметр. Она расположена под спинномозговой трубкой и закладкой позвонков.

На парамедиальных срезах видны задние сомиты и части мезонефроса. Между сердцем и печенью заложена провизорная поперечная перегородка, состоящая из мезенхимы.

Более отчетливо выражены такие части, как мезонефрос, сердце, с желудочками и предсердиями, на сагиттальных реконструкциях. Хорошо выражены сомиты, расположенные вдоль всего тела по бокам спинного мозга, а также висцеральное образование в виде жаберных дужек с артериями. В голове имеются зачатки глаз и ушей.

На более поздней стадии при медиально сагиттальных срезах, помимо всех выше описанных органов, в голове обнаружена воронка, зрительная хиазма. Печень и поджелудочная железа получили ясное очертание. Имеются закладки языка, щитовидной железы. В сердце, еще прижатом к нижней челюсти, отмечаются конус аорты, дорзальная аорта, левая кардинальная ве-

на, закладки легкого. Поперечная перегородка еще существует. Выражена закладка надпочечников, гонад. Заметны редукция мезонефроса и зачаток метанефроса. Обозначены закладки тел позвонков и периферических нервов.

На стадии, близкой к предплоду, сердце с перикардием находится на прежнем месте, значительно увеличена печень, расширен желудок, видна одна петля кишки, нисходящая часть которой является толстой кишкой. Аорта представлена мощным стволом, как и некоторые из сосудов. Обозначены зачатки тел позвонков с еще не исчезнувшей в их центре хордой (см. Приложение II).

ПРЕДПЛОДНЫЙ ПЕРИОД

Развитие органов и изменение телосложения у предплодов

В предплодный период процессы гистогенеза и органогенеза настолько разнообразны и сложны, что описывать эмбриогенез организма в целом становится затруднительным. Поэтому целесообразно остановиться на развитии отдельных систем органов и описании экстерьерных особенностей плода в последовательности, отражающей в той или иной степени непрерывный процесс эмбриогенеза.

Говоря о гистогенезах и органогенезах, следует подчеркнуть неодновременность закладок органов и различия в темпах их последующего развития. Поэтому в эмбриологии соблюдается иной порядок изложения, чем в анатомии или гистологии. Эмбриологи придерживаются принципа описания, основанного на сроках закладки и развития систем органов. Органогенез излагается в исторической перспективе, определяемой биогенетическим законом. Знакомство с ним на конкретных примерах позволяет определить место рекапитуляций в каждой системе: одна категория рекапитуляций сохранилась от древних предков, другая — объединяет поздние рекапитуляции, подвергавшиеся и в настоящее время значительным изменениям.

У крупного рогатого скота предплодный период начинается с 35 суток эмбрионального развития и продолжается до 60 суток включительно, т. е. длится приблизительно 26 суток. С 35 до 50 суток продолжается ранний предплодный подпериод, с 50 суток до 60 — поздний предплодный подпериод.

У овец предплодный период длится 17—18 суток (с 30 по 45-е сутки).

Предплодный период у свиней не имеет вполне установленных границ. Руководствуясь положениями, примененными к двум указанным родам, можно полагать, что предплодный период у свиней начинается в возрасте приблизительно 25 суток и заканчивается на 32—38-е сутки.

Изменения в общем телосложении проявляются в выпрямлении шеи, формировании грудной клетки, увеличении головы, удлинении конечностей. Удлиняются пищевод, трахея, сосуды и нервы области шеи; сдвигаются каудально сердце, зобная железа. Увеличивается средний отдел головного мозга, образуются мозговые ядра, полосатые тела, зрительные бугры. В спинном мозгу вырисовываются очертания передних (вентральных)

рогов серого вещества, возникают невробласти. К концу предплодного периода образуются мозговые оболочки. Происходит дифференцировка органов чувств: появляются раковины в полостях органа обоняния, формируются полукружные каналы и улитка внутреннего уха, развиваются ушные раковины. Глаза сильно увеличиваются, прикрываются веками. Обособляются скелетные и мышечные закладки, мышечные трубочки превращаются в мышечные волокна, намечаются границы между отдельными мускулами. Продолжается дифференцировка вторичных почек и гонад. Кишечник растет в длину, образует изгибы.

Усложняется строение кожи, локализуются зачатки молочных желез, закладки вибрисс в коже головы, формируются первичные волосяные фолликулы. В лобной области у предплодов крупного рогатого скота и овец эпидермис образует уплотнения клеток — закладки рогов.

В предплодном периоде зародышевый пузырь становится мощным образованием, заполняющим полость рогов матки. Аллантоис, развиваясь, занимает большую часть зародышевого пузыря. У жвачных животных увеличивается количество ктиледонов и усложняется их структура.

У крупного рогатого скота к концу предплодного периода удлиняются и изменяют свое положение конечности. Закладываются зубы, образуется выстилка щек и губ. Формируются четыре камеры желудка. Полость клоаки делится на спинной (кишечный) и брюшной (мочеполовой) отделы. Образуется перегородка между желудочками сердца. Прехондральная ткань скелета в большинстве частей приобретает характер хряща, в конце периода появляются первые точки окостенений. В предплодном периоде эмбрионального онтогенеза проявляются признаки не только класса, но в некоторых случаях рода и даже породы (см. Приложение III, фиг. 7).

Последовательность стадий развития у овец очень близка к тому, что характерно для крупного рогатого скота. Существенным различием является темп развития. Это отмечено уже для зародышевого периода, где развитие овец опережало развитие крупного рогатого скота на срок около 5 дней. Предплодный период у овец протекает быстрее, чем у крупного рогатого скота, на 8 суток. У предплода овцы на 34-е сутки по сравнению с 30-суточным эмбрионом наблюдаются такие изменения, как образование складки сзади уха между головой и туловищем. Ушная раковина значительно увеличена. Конечности, особенно передние, удлинились, выйдя вершинами за линию живота. Передние конечности повернулись вперед, на задних более четко обособились пальцы. В 38 дней у предплода изменяется очертание глаз, которые значительно увеличились; вокруг них появился утолщенный кожный ободок. Удлинились лицевые части черепа. На передних конечностях ясно обозначились звенья: плечо, предплечье и кисть. На задних — звенья еще не выделились, но

обособились 4 пальца. В 42 дня определяются звенья на задних конечностях. На глаза надвигаются складки кожи — будущие веки, на которых заметны зачатки волосных фолликулов. Ротовая и носовая полости разграничены. Предплод овцы в 43 дня обладает удлинненными конечностями, кожные складки, ограничивающие орбиту, превратились в веки и сомкнулись. Между веками образовался шов. Около век в носовой области заметны закладки подглазничных желез. Лицевые части черепа приобрели очертания, свойственные ягненку. Шея ясно отграничена от туловища и сужена.

При изучении изменений лицевой части черепа у описанных выше предплодов овец можно отметить следующее: у 34-дневного предплода глазные яблоки как бы выходят из орбит. Первичные ноздри имеют округлые очертания и сближены. Верхняя и нижняя губы покрыли челюсти. Кончик языка слегка выдается. От брахиомерии остались подбородочные неровности. У 38-дневного предплода дефинитивные ноздри ограничены хрящом, но не имеют еще мягкого кожного покрова. Рот полуприоткрыт, и из него выдается язык. В 43 дня оформились губы, ноздри, веки. Форма головы и очертания лицевых частей характерны для ягненка (см. Приложение III, Фиг. 9).

У эмбрионов свиный размер 15—18 мм имеются признаки развития, характерные для перехода к предплодному периоду: у них отгибается голова и шея, происходит замена поперечной перегородки, отделяющей грудную полость от брюшной, диафрагмой. Образуются доли легких, удлиняется трахея, сердце отодвигается назад. Исчезает мезонефрос, и начинает функционировать метанефрос. Утолщаются стенки мозговых пузырей, развивается гипофиз. Сформируется хрящевой скелет, и возникают первые точки окостенения.

Согласно данным Кейбеля и Пэттена, предплоды свиные в 28 дней имеют ясно выраженный облик поросенка: у них уже оформились лицевые части и заметен характерный пяточок. Ясно выражены закладки вибрисс на губах и над глазами. Вдоль брюшной поверхности кожи заметны закладки сосков (см. Приложение 8).

РАЗВИТИЕ ОТДЕЛЬНЫХ СИСТЕМ ОРГАНОВ

Эмбриональный онтогенез млекопитающих животных (за исключением группы однопроходных) характеризуется развитием их в организме матери — в матке, где эмбрион через систему специальных, постепенно усложняющихся, временных зародышевых органов получает все необходимое для своего развития. Продолжительность эмбрионального развития неодинакова даже у особей, относящихся к разным породам одного и того же вида. У разных видов животных новорожденные имеют различную степень зрелости — матуронатности, поэтому и системы органов у них развиты неодинаково. Однако у всех видов животных, независимо от степени их матуронатности при рождении, наиболее развитыми оказываются системы органов, в первую очередь обеспечивающие самостоятельное существование новорожденного. Это органы пищеварения и дыхания. Кроме них, достаточно структурно и функционально развиты системы выделения, общей регуляции (нервная, сосудистая, эндокринная). Меньшее значение имеют система кожного покрова и половая система.

Значительным изменением подвергается в период новорожденности система органов движения — скелет и мышцы. Скелет, кроме опорной, выполняет интенсивную кроветворную функцию; мышцы испытывают новую гравитационную нагрузку, приспособление к которой особенно важно для животных, способных передвигаться сразу после рождения.

Нервная система, помимо трофического и регулирующего значения, обеспечивает закрепление врожденных (безусловных) рефлексов и приобретение новых — условных, совершенно необходимых для быстрой ориентации в окружающей среде.

Нервная система и органы чувств

Нервная система

Нервная система обеспечивает координацию функций различных частей животного организма и осуществляет связь последнего с окружающей средой. Адекватная реакция на различные факторы внешней среды является одним из важнейших

проявлений нервной системы — ее эволюционным приобретением. Нервная система ответственна за рефлекторные реакции безусловные и условные, познание которых позволило понять многие проявления организма. Учение И. П. Павлова о невризме обогатило физиологию данными о ее регулирующем действии на процессы обмена веществ. Гуморальная система организма, т. е. трофика в широком смысле слова, находится под контролем нервной системы.

В эмбриональном развитии нервная система обладает иными функциями, чем у взрослого животного. Она закладывается ранее всех других систем органов и начинает функционировать уже в зародышевом периоде (у зародышей крупного рогатого скота нервная система начинает оформляться на 18—19-е сутки, у зародышей овцы и свиньи — на 13—14-е сутки). Основная структурная и функциональная единица нервной системы — нейрон — возникает не сразу. В соответствии с развитием других систем органов и частей тела дифференцируются составные части нервной системы, отличающиеся строением клеток, воспринимающих (афферентных), передающих импульсы (ассоциативных) и отвечающих на раздражение (эфферентных), а также сопутствующих клеток — глиальных.

Процесс формирования нервной трубки из эктодермы и образование чувствительных нервных ганглиев представлены схематически на рисунке 37. В том участке, до которого доходит конец хорды, нервная трубка образует расширение, здесь прехордально развивается большая часть головного мозга. В нервной трубке временно существуют два отверстия — головной и хвостовой невропоры (рис. 38).

В результате формирования трубки клетки, бывшие на поверхности, оказываются заключенными в просвет мозгового канала; они секретируют жидкость, заполняющую канал нервной трубки и обеспечивающую определенный тургор. Протеолитический фермент, содержащийся в жидкости, препятствует склеиванию клеток, выстилающих трубку. При дифференцировке невральное эпителиальное эти клетки (эпенди-

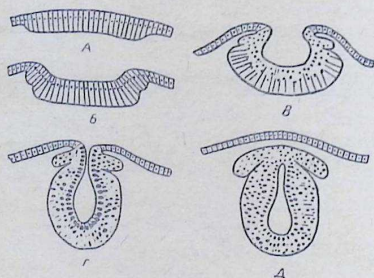


Рис. 37. Ранние стадии закладки центральной нервной системы млекопитающих (поперечное сечение):

А — слой эктодермы (нервная пластинка); Б — образование нервного желобка; В — возникновение валиков и ганглионарных пластинок; Г — образование нервной трубки путем сближения валиков; Д — окончание нервной трубки.

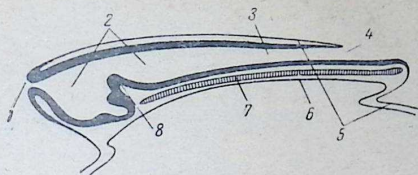


Рис. 38. Сагиттально-медиальный контур раннего зародыша с нервной системой (выделена черным цветом):

1 — головной невропор; 2 — закладка головного мозга; 3 — спинной мозг; 4 — задний хвостовой невропор; 5 — листок эпидермиса; 6 — спинная часть энтодермы (будущей первичной кишки); 7 — хорда; 8 — вентральная складка головного мозга.

мальные) благодаря длинным цитоплазматическим отросткам некоторое время связаны с наружной пограничной мембраной. Позднее эта связь нарушается. Клетки стенки трубки, первоначально однородные, дифференцируются и входят в состав разных компонентов нервной ткани. Дифференцировка клеток заключается и в образовании отростков, носящих название невритов и дендритов, в зависимости от направления нервного импульса: неврит проводит импульсы в центробежном, а дендриты — в центростремительном направлении (по отношению к нервной клетке). Сначала первичные нервные клетки — невробласты — образуют по два отростка (биполярность), затем один из отростков редуцируется, клетка становится одноотростчатой (униполярность), отросток охватывает в тангенциальном направлении нервную трубку. Позднее развиваются многоотростчатые (мультиполярные) нейроны. В их цитоплазме возникают специальные структуры — волокна (неврофибриллы) и глыбки — тигроид, или субстанция Ниссля).

Невроглия развивается из разных источников. Она подразделяется на макроглию, имеющую общее происхождение с нейронами и возникающую из нервной пластинки, и микроглию, которая образуется из мезенхимы. Макроглия подразделяется на эпендиму, астроглию и олигодендроглию. Эпендима выстилает центральный спинномозговой канал и полости желудочков головного мозга. На свободной поверхности клеток имеются реснички, противоположный конец клеток вытянут в отросток, пронизывающий радиально стенку трубки. Клетки эпендимы синтезируют белок и выделяют цереброспинальную жидкость.

Астроглия состоит из астроцитов (звездчатых клеток), цитоплазма которых образует ветвящиеся отростки. Различают коротколучистые (протоплазматические) и длиннотрубочистые

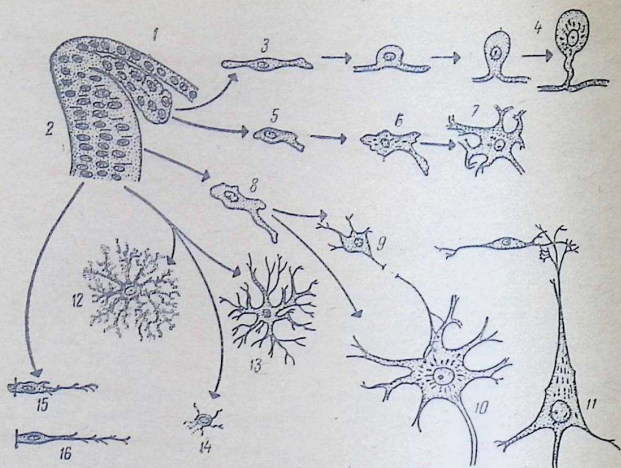


Рис. 39. Некоторые виды нервных клеток и клеток невроглии, образующихся из первичных клеток ганглионарной пластинки и из стенок нервной трубки (по Пэттену):

1 — ганглионарная пластинка; 2 — нервная трубка; 3 — первичный биполярный нейробласт; 4 — униполярная чувствительная клетка спинного ганглия; 5 и 6 — мигрирующие нейробласты; 7 — висцеральный эфферентный нейрон симпатического ганглия; 8 — мультиполярные нейробласты спинного и головного мозга; 9 — ассоциативные нейроны; 10 — нейрон из вентрального рога спинного мозга и 11 — нейрон из коры головного мозга (мультиполярные двигательные нейроны); 12 — протоплазматический и 13 — волокнистый астроциты; 14 — клетка олигодендроглии; 15 — эпендимный спонгиобласт; 16 — эпендимная клетка.

(волокнистые) астроциты. Астроглия расположена в сером и белом мозговом веществе.

Олигодендроглия происходит из невроэпителия, она состоит из клеток с короткими, слабоветвящимися отростками, примыкающих к телам нейронов и к их отросткам. Клетки выполняют разные функции, из которых основной является трофическая — обмен веществ нервных клеток.

Микроглия образуется из мезенхимы. Ее клетки, называемые клетками Гортгеа, имеют небольшие ветвящиеся отростки. Они встречаются в центральной нервной системе, роль их — защитная, они способны к фагоцитозу (рис. 39).

Спинной мозг. В стенке нервной трубки различают три слоя: краевой (периферический), плащевой и эпендимный. На дорсальной и вентральной поверхности развивающегося спинного мозга видны борозды. На поперечном сечении серое мозговое вещество, содержащее нейроны, имеет характерные очертания в виде бабочки с развернутыми крыльями. Различают

с каждой стороны в сером веществе вырасты — рога: спинные, боковые и брюшные. В центре располагается центральный спинномозговой канал, выстланный эпендимой. Белое мозговое вещество, располагающееся периферически, подразделяется с каждой стороны на участки — канатики: спинные, боковые и брюшные. Нервные волокна, отходящие от спинного мозга (центро-стремительные и центробежные), называются корешками — спинными и брюшными (рис. 40). В плащевой зоне можно различить дифференцирующиеся клетки: одни из них — невробласты — становятся в дальнейшем нейронами, другие — спонгиобласты — становятся предшественниками клеток опорной мозговой ткани. У невробластов и нейронов ядра крупнее, чем у спонгиобластов (рис. 41).

Дифференцировка структуры невробластов и спонгиобластов достигается постепенно с развитием функций нервной системы. Так, некоторые невробласты образуют отростки очень рано, другие еще продолжают размножаться, увеличивая массу серого вещества.

Белое вещество состоит из продольно расположенных отростков — нейронов, образующих проводящие пути между раз-

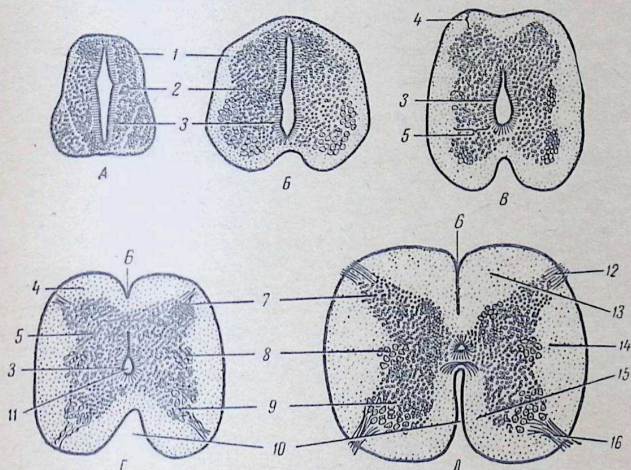


Рис. 40. Поперечные срезы спинного мозга свиных эмбрионов разных стадий (из Пэттена):

А — при длине эмбриона 10 мм; Б — 23 мм; В — 45 мм; Г — 100 мм; Д — при рождении: 1 — краевой; 2 — плащевой и 3 — эпендимный слои; 4 — белое вещество (из краевого слоя); 5 — серое вещество (из плащевого слоя); 6 — дорсальная щель; 7 — дорсальный рог; 8 — боковой рог; 9 — вентральный рог; 10 — вентральная щель; 11 — центральный канал; 12 — дорсальный корешок; 13 — дорсальный канатик; 14 — боковые и 15 — вентральные канатики; 16 — вентральный корешок.

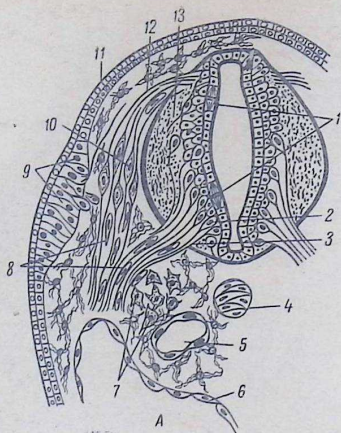
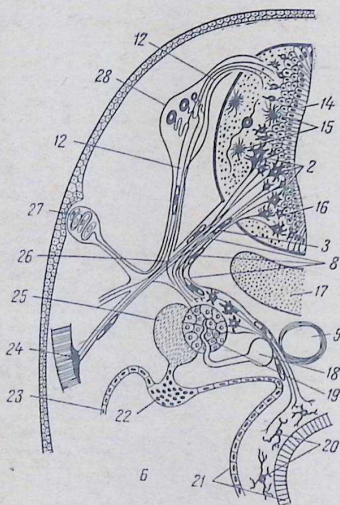


Рис. 41. Схема гистогенеза спинного мозга (из Старка по Да Коста):

А — строение спинномозговой трубки зародыша на стадии образования спинномозговых корешков в области туловища; Б — то же, на более поздней стадии. 1 — митозы в эпендиме; 2 — нейробласты; 3 — вентральный корешок; 4 — хорда; 5 — аорта; 6 — целомический эпителий; 7 — симпатикобласты; 8 — шванновские клетки; 9 — плакода; 10 — биполярные нейробласты; 11 — эпидермис; 12 — дорсальный корешок; 13 — плащевой слой; 14 — эпендима; 15 — астроциты; 16 — олигодендробласты; 17 — позвонок; 18 — вена; 19 — мозговая часть надпочечника; 20 — интрамуральное нервное сплетение; 21 — стенка кишки; 22 — гонада; 23 — эпителий целома; 24 — мышца; 25 — корковая часть надпочечника; 26 — спинномозговой нерв; 27 — чувствительное нервное окончание кожи; 28 — спинномозговой ганглий.



личными участками спинного и головного мозга. Белый цвет обусловлен степенью миелинизации проводящих путей. Отложение миелина в различных частях нервной системы осуществляется неодновременно. Раньше всего миелин появляется в спинномозговых корешках.

Головной мозг. Общая картина развития головного мозга более изучена на эмбрионах свиней. У зародышей свиной размером в 7 мм впереди первичной полостки расположена широкая нервноэпителиальная пластинка, посредине которой проходит продольный желобок. По бокам нервной пластинки уже намечены зачатки глаз; на вентральной ее стороне образуется зачаток непарной воронки. Стенки желобка на последую-

щих стадиях сближаются и срастаются, образуя нервную трубку. Первоначально прямой зачаток нервной системы в дальнейшем изгибается, что связано с образованием трех мозговых пузырей:

переднего, среднего и заднего. Очень рано обнаруживаются закладки слуховых пузырьков, а также некоторых крупных ганглиев. Затем образуются пять мозговых пузырей (передний и задний первичные пузыри подразделяются каждый на два вторичных пузыря, а средний пузырь остается неразделенным) и возникают все ганглии черепномозговых нервов (рис. 42).

В результате роста мозговых пузырей головной конец нервной трубки образует три изгиба: теменной — на уровне среднего мозгового пузыря, затылочный — в области заднего пузыря, на границе между продолговатым и спинным мозгом, и мостовой — в области мозжечкового пузыря и варолиева моста. Мостовой изгиб направлен в противоположную сторону по отношению к двум первым.

Вторичные мозговые пузыри, развившиеся из переднего первичного пузыря, называются конечным и промежуточным. Первый путем выпячивания передне-боковых стенок преобразуется в полушария большого мозга. Стенки полушарий по мере развития неравномерно утолщаются, полости, находящиеся внутри них, уменьшаются и становятся боковыми мозговыми желудочками, соединенными между собой Монроевым отверстием. На латеральных и медиальных поверхностях каждого полушария образуются складки. Одной из первых складок является Сильвиева ямка, разделяющая лобную и височную доли полушария и обуславливающая появление впячивания мозгового вещества

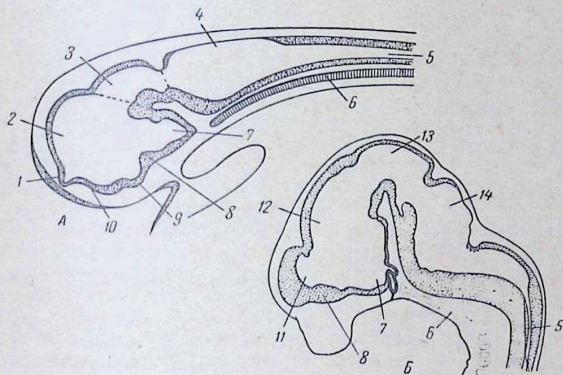


Рис. 42. Схема строения эмбрионального мозга млекопитающих (медиальный разрез):

А — стадия трех первичных пузырей; Б — образование пяти отделов мозга: 1 — отросток невратора; 2 — передний; 3 — средний и 4 — задний пузыри; 5 — спинной мозг; 6 — хорда; 7 — воронка; 8 — перекрест зрительных нервов; 9 — зрительная ямка; 10 — концевая пластинка; 11 — передний (конечный) мозг; 12 — промежуточный мозг; 13 — средний мозг; 14 — задний мозг.

в полость бокового мозгового желудочка, — полосатое тело. Полосатое тело каждого полушария продолжается в зрительный бугор, который, в свою очередь, переходит в четверохолмие, связанное с продолговатым мозгом. Все эти области, содержащие главные нервные центры, составляют основание головного мозга и носят название стволовой его части; обширная поверхность полушарий составляет так называемый плащ.

При формировании полушарий появляются борозды и мозговые извилины. Передняя часть каждого полушария образует обонятельную долю — начало обонятельного тракта.

Задний отдел первичного переднего мозгового пузыря развивается в промежуточный мозг, содержащий полость — третий мозговой желудочек. Боковые стенки промежуточного мозга образуют выпячивания, направленные вперед, — глазные пузыри, утолщенные участки у основания этих выростов формируют так называемые зрительные бугры. Из дорсальной стенки промежуточного мозга возникает эпифиз.

Вентральная конусообразная стенка промежуточного мозга образует «воронку», из нижнего конца которой развивается мозговая доля гипофиза. Рядом с ней расположена эпителиальная часть гипофиза — производное отшнуровавшегося выроста небной занавески (карман Ротке).

Средний первичный мозговой пузырь при развитии головного мозга отстает в росте, стенки его утолщаются, полость суживается и становится каналом (сильвиев водопровод), соединяющим полости третьего и четвертого желудочков мозга. Из вентральной стенки среднего мозга возникают мозговые ножки, а из дорсальной — четверохолмие.

Передний отдел заднего первичного мозгового пузыря образует мозжечок и варолиев мост. Мозжечок развивается из утолщений крыши заднего мозга, варолиев мост — из нижней части его переднего отдела.

Задний отдел первичного заднего мозгового пузыря дает начало продолговатому мозгу. Утолщение дна и боковых стенок продолговатого мозга связано с размножением нейронов и глиальных клеток и с ростом их отростков. Нервные клетки рано утрачивают способность к размножению. Образование отростков нервных клеток — нейритов и дендритов — усложняет структуру отделов мозга и способствует их утолщению (рис. 43).

Еще при ранних стадиях формирования головного мозга возникают черепномозговые нервы (12 пар) разного происхождения и функций, из которых многие (чувствительные) имеют свои ганглии.

Черепномозговые нервы (пары) следующие: обонятельные, зрительные, глазодвигательные, блоковые, тройничные, отводящие, лицевые, слуховые, языкоглоточные, блуждающие, добавочные, подъязычные.

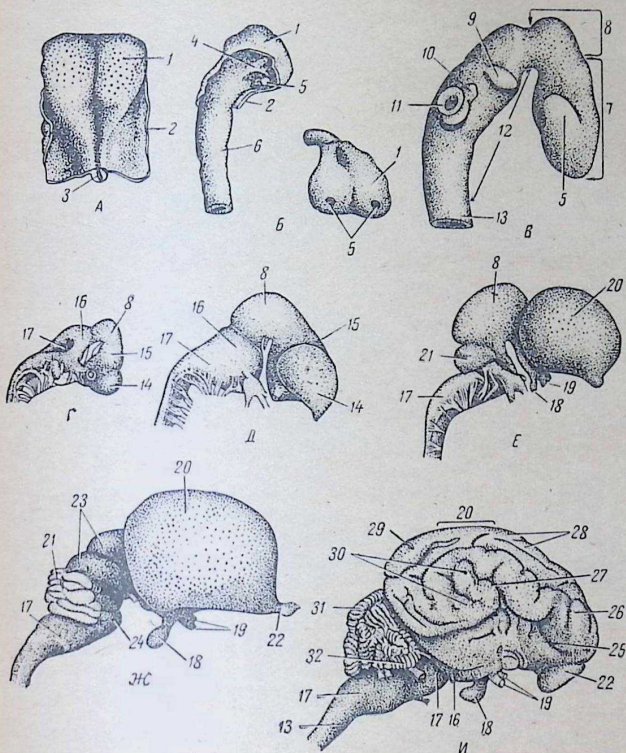


Рис. 43. Стадии развития головного мозга свиней (по Пэттену):

А — нервная пластинка (вид сверху; 7 сомитов); Б — нервная трубка (*сверху* — вид сверху, *справа* — вид спереди; 13 сомитов); В — стадия трех мозговых пузырей (вид сбоку; 17 сомитов); Г — стадия пяти мозговых отделов (длина эмбриона 12 мм); Д — головной мозг эмбриона длиной 18 мм; Е — 35 мм; Ж — 100 мм; И — 200 мм. 1 — открытая нервная пластинка; 2 — эктодерма; 3 — нервный желобок; 4 — область воронки; 5 — глазной пузырек; 6 — нервная трубка; 7 — передний мозг; 8 — средний мозг; 9 — ганглий V черепномозгового нерва; 10 — ганглий VII и VIII нервов; 11 — слуховой пузырек; 12 — задний мозг; 13 — спинной мозг; 14 — конечный мозг; 15 — промежуточный мозг; 16 — закладка мозжечка; 17 — продолговатый мозг; 18 — гипофиз; 19 — зрительный нерв; 20 — большие полушария; 21 — мозжечок; 22 — обонятельная луковица; 23 — четверохолмие; 24 — варолиев мост; 25 — обонятельная щель; 26 — лобная доля; 27 — силвиева борозда; 28 — теменная область; 29 — затылочная область; 30 — височная область; 31 — средняя доля мозжечка (червячок); 32 — полушария мозжечка.

I пара черепномозговых нервов образована отростками чувствительных клеток, расположенных в обонятельном органе.

II пара — зрительные нервы — развиваются как отростки стенок переднего мозгового пузыря. Их называют трактами; они состоят из нервных и опорных клеток.

В отношении прочих 10 пар нервов следует сказать, что в их возникновении можно обнаружить большое сходство с возникновением спинномозговых нервов.

Глазодвигательные нервы отходят от брюшной поверхности среднего мозга, направляются к трем глазным мышцам и к мышцам радужной оболочки; они развиваются из провизорных предчелюстных миотомов. Весьма вероятно, что они являются компонентами чувствительных нервов — тройничных. Четвертая пара (IV) — блоковые нервы — отходит от спинной поверхности продолговатого мозга и идет к верхним косым мышцам глаза, развившимся из второго (челюстного) миотома головы. Характерно, что ядра этих нервов помещаются не на спинной, а на брюшной поверхности мозга, т. е. в этом отношении они гомологичны брюшным корешкам. Нервы VI пары — отводящие — также отходят от брюшной поверхности продолговатого мозга и идут к наружным прямым мышцам глаза, развивающимся из III пары головных миотомов. Обнаружены следы связи этих нервов с чувствительными лицевыми.

Тройничные нервы (V пара) образовались из двух самостоятельных нервов, имеющих у низших позвоночных животных. Об этом говорит наличие в период развития парного ганглия, иногда сохраняющегося на всю жизнь. Первые из них — глубокие глазничные, вторые — собственно тройничные со своими ганглиями (глубоким и гассеровым). Глазничные нервы единые, собственно тройничные; они двойные: верхнечелюстной и нижнечелюстной. Глубокие глазничные нервы идут к коже и являются сенсорными, из собственно тройничных нервов сенсорные — верхнечелюстные, нижнечелюстные, направляющиеся к жевательным мышцам, двигательные.

Лицевые нервы (VII пара) также отходят от боковых отделов продолговатого мозга. По составу волокон это нервы смешанные, обладающие чувствительными и двигательными волокнами. К чувствительным относятся ветви, идущие в ротовую полость, а двигательные направляются в шейную и лицевую мимическую мускулатуру. От той же области продолговатого мозга отходят и слуховые нервы (VIII пара), чисто чувствительные, направляющиеся в соответствующие отделы внутреннего уха.

Языкоглоточные нервы (IX пара) отходят от боковых частей продолговатого мозга несколькими корешками; они имеют свои ганглии. Нервы иннервируют органы вкуса и глотку с ее мускулатурой.

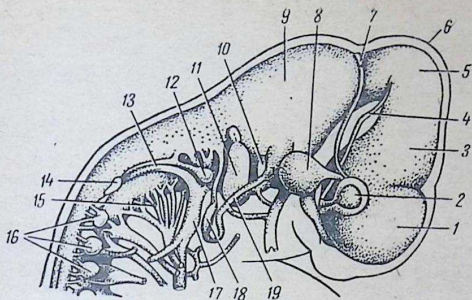


Рис. 44. Головной мозг эмбриона свиньи 12 мм
(по Майноту из Крёлинга и Цичмана):

1 — конечный мозг; 2 — зачаток глаза; 3 — промежуточный мозг; 4 — глазодвигательный нерв (III пара); 5 — средний мозг; 6 — кожа; 7 — блоковый нерв (IV пара); 8 — ганглий тройничного нерва (V пара); 9 — ромбовидный мозг; 10 — ганглий слухового нерва (VIII пара); 11 — слуховой пузырек; 12 — ганглий блуждающего нерва; 13 — добавочный нерв (XI пара); 14 — ганглий подъязычного нерва; 15 — подъязычный нерв (XII пара); 16 — ганглии I, II и III шейных спинномозговых нервов; 17 — блуждающий нерв (X пара); 18 — языкоглоточный нерв (IX пара); 19 — лицевой нерв (VII пара).

Блуждающие нервы (X пара) обладают крупными ганглиями; отходят многими корешками от продолговатого мозга. Они иннервируют значительные области висцерального аппарата и внутренние органы. Будучи гомодинамными спинным корешкам спинного мозга, они выполняют в основном чувствительную сенсорную функцию. Важно отметить, что блуждающие нервы несут в себе парасимпатические волокна.

Добавочные нервы (XI пара) лишь у млекопитающих оказались самостоятельными. У низших позвоночных их спинные корешки — гомологи задних корешков блуждающих нервов.

Подъязычные нервы (XII пара) — последние из головных нервов. Гомологи их у анималий отходят от брюшных корешков спинномозговой трубки. У млекопитающих они отходят двумя-тремя корешками от вентральной стороны продолговатого мозга. Эта пара нервов является комплексом нервов, принадлежащих по своему типу к спинномозговым. Их спинные корешки с ганглиями редуцированы, правда, иногда они появляются у эмбрионов, но с редукцией передних заушных мотомов исчезает и часть брюшных корешков, а сохранившиеся образуют нервы, идущие в язык и в подъязычный аппарат (рис. 44).

В течение плодного периода происходит увеличение клеточного материала в нервной системе и вокруг нее, все более воз-

растает дифференцировка спинного, головного мозга и всей периферической и вегетативной систем. По мере дифференцировки органов осуществляется прочная связь их с центральной нервной системой через нервы. В зародышевом периоде нервы имеют лишь шванновскую оболочку. Миэлиновая оболочка возникает в конце плодного периода и продолжает развиваться после рождения. Миэлиновая оболочка способствует быстрой передаче стимулов.

Хотя цитоархитектоника мозга некоторых взрослых сельскохозяйственных животных более или менее изучена, однако ее эмбриогенез до настоящего времени не исследован; он хорошо изучен в эмбриологии человека. Вторичный плащ у наших объектов исторически и индивидуально возникает на границе между обонятельными долями и первичным плащом. Вследствие сильного разрастания вторичный плащ оттесняет первичный и покрывает весь промежуточный и частью средний мозг. Разрастание идет благодаря развитию в нем центральных анализаторов и вхождению в него новых проекционных нервных волокон. В плаще головного мозга возникают складки в виде борозд, увеличивающих его поверхность при сохранении объема.

Борозды полушарий головного мозга (плаща) взрослых сельскохозяйственных животных более или менее изучены. Наиболее сложны они у лошади, наименее — у свиньи. Борозды, формирующие рисунок извилин мозга, развиваются в раннем плодном подпериоде. У плодов овец (породы каракуль) они начинают обнаруживаться в возрасте 53 суток; их формирование заканчивается в основном к 105 суткам. Позднее образуются лишь второстепенные ветви уже образовавшихся крупных борозд. Яснее всего борозды заметны на латеральной и дорсальной поверхности полушарий, меньше их на медиальной поверхности, которая появляется после деления плаща на правую и левую половину. В возрасте 53 суток на латеральной поверхности полушарий обнаруживается так называемая сильвиева борозда в виде ямки; далее появляются задняя обонятельная ямка и зачатки средней обонятельной борозды. Через 20 суток сильвиева борозда разрастается. Над нею образуется надсильвиева ямка, а около нее выделяется хвостовая и носовая ветви. Затем образуется пограничная базальная борозда, а также две новых: передняя и задняя обонятельные борозды. На стадии 84 суток к вышеназванным бороздам прибавляются новые: диагональная, венечная, височно-затылочная, эктосильвиева передняя и пресильвиева. В стадии 104 суток появляется передне-боковая, задняя наружная сильвиева. На медиальной поверхности полушарий значительно меньше борозд. В возрасте 53 суток имеются борозды мозолистого тела, гиппокампа и перепончатая щель. В стадии 74 суток к вышеназванным образованиям добавляются ножки мозга и борозды: генуаль-

ная, сплениальная и пограничная. В возрасте 84 суток имеются борозды: крестообразная, поперечная, затылочно-височная; на 104-е сутки — эктолатеральная, энтолатеральная, энтосплениальная, пресильвиева и ростральная. В этой стадии на латеральной поверхности мозга можно насчитать 30 борозд, а на медиальной 12 (рис. 45).

Млекопитающие со складчатыми полушариями плаща называются гиренцефалами в отличие от лиссенцефалов, какими являются мелкие зверьки, не имеющие мозговых складок.

У первой группы животных, в том числе у жвачных и свиней, в течение предплодного периода складки еще не образуются, они возникают позднее и развиваются сравнительно медленно. Пути развития извилин и борозд в разных группах млекопитающих своеобразны. Поэтому у всех гиренцефалов гомологии извилин и борозд установить не удастся; вопрос о гомологии извилин и борозд у сельскохозяйственных животных остается открытым. Развитие мозговых оболочек у них также мало изучено.

Вегетативная часть нервной системы. Эту систему часто называют автономной, так как она функционирует во многих случаях независимо от центральной нервной системы. Да и морфологически она имеет свои более или менее обособленные пути. Проследить за их развитием у зародышей труднее, чем за центральными и периферическими путями. В то время как эти пути в основном касаются соматических частей тела, например скелетной мускулатуры, эфферентные волокна вегетативной системы обслуживают всю произвольную мускулатуру внутренних органов и железы (сосуды, мышцы сердца, кожу и др.). Нейроны данной системы образуют застенные и внутриорганные ганглии и сплетения.

Много ганглиев расположено на телах позвонков. Связи данной системы осуществляются не одним, а двумя нейронами. Первые из них находятся в спинном или головном мозге, а вторые — в том или ином ганглии. Поэтому невриты первых называются преганглионарными, а вторых — постганглионарными. Положение тел нейронов локализовано. Тела преганглионарных нейронов, находящихся в головном мозге, имеются не во всех его отделах, а лишь в среднем и продолговатом; в спинном же мозге — в груднопоясничном и крестцовом отделах.

Высшие центры вегетативной системы расположены в коре полушарий, а подкорковые — в полосатом теле, в промежуточном и продолговатом отделах мозга.

Проводящие пути данной системы, составляющие афферентные чувствительные волокна, идут от рецепторов внутренних органов в мозг через дорсальные корешки спинного мозга и через соответствующие черепномозговые нервы. Поэтому сигналы могут восприниматься в головном мозге не только от всех

внутренних органов, но и от самой нервной системы. Возбуждения этой системы передаются не контактами нейронов, а через химические агенты (медиаторы).

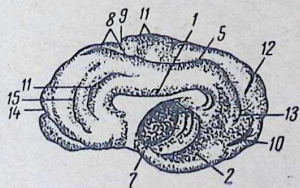
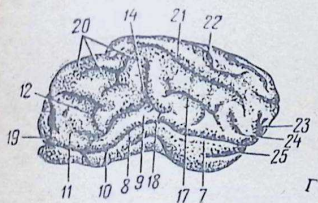
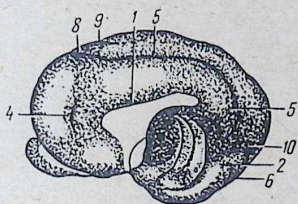
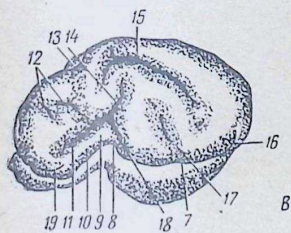
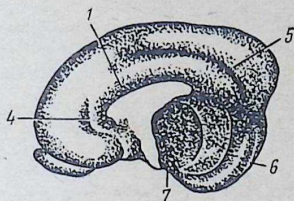
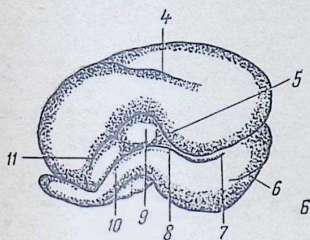
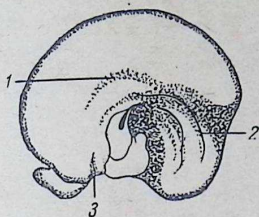
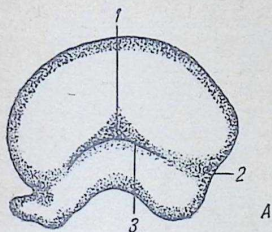
Вегетативная система делится на симпатическую и парасимпатическую части. Каждая из них имеет функциональные и морфологические особенности, до некоторой степени противоположные, судя по действию на органы. Например, симпатические нервы ускоряют работу сердца, суживают сосуды, замедляют перистальтику кишок, расширяют зрачок, а парасимпатические — проявляют обратное действие. Различно действие нервов и на процессы обмена (ассимиляцию и диссимиляцию). В симпатической системе медиатором оказывается адреналин, в парасимпатической — ацетилхолин. Различия состоят и в том, что симпатическая система имеет центры в груднопоясничном отделе спинного мозга, синапсы преганглионарных нейронов с постганглионарными находятся в экстраорганных ганглиях, нервные волокна идут обособленно от соматических волокон.

Парасимпатическая часть вегетативной нервной системы имеет центры в среднем отделе головного мозга, в продолговатом мозге и в крестцовом отделе спинного мозга (в грудном и брюшном отделах — во внутриорганных — интрамуральных ганглиях). Парасимпатические нервы во многих случаях включены в состав соматических нервов. К парасимпатическим относится X пара черепномозговых нервов — блуждающие.

Симпатическая часть вегетативной нервной системы образует нервный ствол с заключенными в нем позвоночными (verteбральными) ганглиями. Этот ствол образован преганглионарными волокнами, являющимися отростками центральных нейронов. Он простирается по вентральной поверхности грудных и поясничных позвонков, от затылочной части черепа до четвертого хвостового позвонка и разделяется на шейную, грудную, поясничную, крестцовую и хвостовую части.

Рис. 45. Полушария головного мозга эмбрионов овец каракульской породы (по Д. Н. Гофману):

А — полушария мозга плода в возрасте 53 суток; В — в возрасте 64 суток; Г — в возрасте 104 суток; левый ряд — латеральная сторона; правый — медиальная. Латеральная сторона: 1 — сильвиева ямка; 2 — задняя базальная бороздка; 3 — средняя обонятельная бороздка; 4 — надсильвиевая ямка; 5 — хвостовая ветвь сильвиевой ямки; 6 — пограничная бороздка; 7 — задняя обонятельная бороздка; 8 — средняя обонятельная бороздка; 9 — островок Рейли; 10 — передняя обонятельная бороздка; 11 — носовая ветвь сильвиевой бороздки; 12 — диагональная бороздка; 13 — венечная бороздка; 14 — передняя ветвь сильвиевой бороздки; 15 — надсильвиева средняя бороздка; 16 — височно-затылочная бороздка; 17 — эктосильвиева передняя бороздка; 18 — хвостовая ветвь сильвиевой бороздки; 19 — пресильвиева бороздка; 20 — супрасильвиева передняя бороздка; 21 — средняя супрасильвиева бороздка; 22 — наружно-боковая бороздка; 23 — затылочно-теменная бороздка; 24 — задняя наружная сильвиева бороздка; 25 — наружная задняя бороздка; Медиальная сторона: 1 — бороздка мозолистого тела; 2 — гиппокампальная бороздка; 3 — первая пограничная щель; 4 — генуальная бороздка; 5 — сплениальная бороздка; 6 — пограничная бороздка; 7 — ножки мозга; 8 — крестообразная бороздка; 9 — поперечная бороздка; 10 — затылочно-височная бороздка; 11 — энтолateralная бороздка; 12 — энтосплениальная бороздка; 13 — пресильвиева бороздка; 14 — ростральная бороздка.



Органы чувств (анализаторы)

Органы чувств по мере продвижения по зоологической лестнице от беспозвоночных и низших позвоночных к высшим—млекопитающим претерпели сложную эволюцию. Их индивидуальное развитие, за исключением самых ранних стадий, имеющих у разных представителей животного мира общие черты, протекает различно. Онтогенез отражает исторический путь развития каждого из этих органов, обнаруживая прогрессивное усложнение у высших форм по сравнению с низшими.

Самыми ранними и наиболее простыми в онто- и филогенезе позвоночных являются первично-кожные утолщения эпителия в разных участках организма. Некоторые из них, называемые плакодами, характерны для рыб; они представляют разные формы анализаторов—простые и сложные. Часть плакод, развивающихся около подрастающих нервов, погружается в глубь ткани и образует ямки, имеющие чувствующие и опорные клетки.

Специализация и усложнение органов чувств выражаются в изменении структуры чувствующих клеток—рецепторов и их иннервации. Усложнение строения и функции этих органов обуславливает и усложнение мозга в частях, связанных с этими анализаторами. В то время как низшие анализаторы локализовались повсеместно, высшие их отделы концентрировались в передних частях тела и обуславливали прогрессивное развитие головного мозга. К ним относятся древнейший орган химического анализа (орган обоняния); органы зрения и статико-акустический анализатор (орган слуха). Иннервация периферических органов чувств осуществляется черепномозговыми нервами.

Зрительный анализатор (глаз). Развитие парных глаз* и строение их у всех позвоночных животных в основном сходно. Рецепторный отдел глаз—сетчатка образуется из стенки головного мозга. Другие части глазных яблок возникают из мезенхимы и кожной эктодермы. Из мезенхимы образуется соединительная ткань склеры—оболочки глаза, которая обеспечивает его шарообразную форму и противодействует внутриглазному давлению. Из эктодермы создается хрусталик, роговица.

Важные приобретения в строении глаз возникли при переходе позвоночных животных из воды на землю. У млекопитающих создались приспособительные структуры, к которым можно отнести волокнистую склеру, подвижные веки, слезные железы, ресницы, ресничные мышцы, играющие роль в аккомодации глаз. Веки у плодов возникают из кожи уже после образования глазного яблока. Шесть глазных мышц образуются из провизорных предслуховых сомитов. С дифференцировкой

* Непарные теменные глаза имеются у некоторых рептилий.

частей глаза все сильнее становится взаимная зависимость между ними.

Появление первых, почти незаметных снаружи, зачатков глаз относится у зародышей ко времени появления сомитов и закладок головного мозга. Глазные пузыри как парные выпячивания переднего головного мозга становятся заметными у свиней приблизительно на 17-е сутки эмбрионального развития, у овец — на 19-е сутки, у крупного рогатого скота — на 24-е сутки.

Эмбриональное развитие глаза можно разделить на этапы. На первом из них в нервной пластинке головного мозга образуется из ямки пузырек. На втором этапе глазной пузырек приближается к эктодерме, в которой создается утолщение благодаря размножению клеток. На третьем этапе утолщенная эктодерма образует выпуклость — закладку хрусталика. На четвертом этапе зачаток хрусталика отшнуровывается от образовавшей его эктодермы. Дистальная внутренняя стенка бокала и часть стенки переднего мозгового пузыря сильно утолщаются. Проксимальная наружная стенка остается тонкой. Она образует дугу, параллельную дистальной стенке бокала, и, подойдя к нижней его стороне, сохраняя изгиб, переходит в стенку мозгового пузыря. На пятом этапе зачаток хрусталика образует полный шар. На шестом этапе внутренняя сторона хрусталика стала толще. Глазной бокал стал двуслойным, между стенками сохранилась щелевидная полость. Верхняя и нижняя части внешней стенки бокала сблизилась, сохраняя расположенный между ними зрительный канал, в котором проходит артерия (рис. 46).

Части первоначального выступа глазного бокала превращаются в зрительный тракт, а сторона, обращенная к хрусталику, — в сетчатку. Между сетчаткой и будущим хрусталиком образуется студенистая масса. Хрусталик при отпочковании от кожной эктодермы сначала имеет большое сходство с источником своего возникновения, а затем отшнуровывается и превращается в шарообразную массу с полостью внутри. Стенка хрусталика, обращенная внутрь бокала, сильно утолщается, клетки ее удлиняются и, разрастаясь, ликвидируют полость хрусталика. После этого еще некоторое время хрусталик имеет строение из нитевидных клеток с заметными ядрами, а затем все они превращаются в волокнистую массу. Между хрусталиком и эктодермой образуется полость, заполненная водянистой жидкостью, внешняя сторона которой превращается в роговицу.

Из деталей, которые требуют внимания, следует отметить наличие гиалоидной артерии, охватывающей хрусталик, обособление век и закладку глазодвигательных мышц. В задней камере образуется стекловидное тело. Усиливаются дифференцировка радужной и пигментной оболочек. Смыкание век у овец происходит на стадии 42-дневного предплода.

Для выяснения взаимодействий между развивающимися частями глаза и суждения о степени автономности их развития было осуществлено немало экспериментов. Благодаря им было доказано наличие индукционных воздействий на возникновение и формирование зачатков глаз со стороны окружающих тканей. Эксперименты выяснили, что зачатки глаз обладают индуктивными свойствами. Зачаток хрусталика возникает при соприкосновении глазного бокала и кожной эктодермы. Если бокал сместить так, чтобы он не касался эктодермы, то хрусталик не развивается. Пересадка бокала под кожу и в другие участки тела зародыша не задерживает его развития в необычных условиях локализации. Дифференцировка клеток хрусталика зависит от присутствия рядом внутренней стенки глазного бокала; утолщение хрусталика и образование прозрачных волокон связано с противоположной стенкой глазного бокала. Рост роговицы глаза, развивающейся из кожи, зависит от влияния глазного бокала. Однако образование хрусталика может быть стимулировано и другими тканями и экстрактами. Создание волокон хрусталика наступает не только от соприкосновения с ретиной, но и с чувствующими эпителиальными клетками слухового пузыря и других элементов нервной ткани.

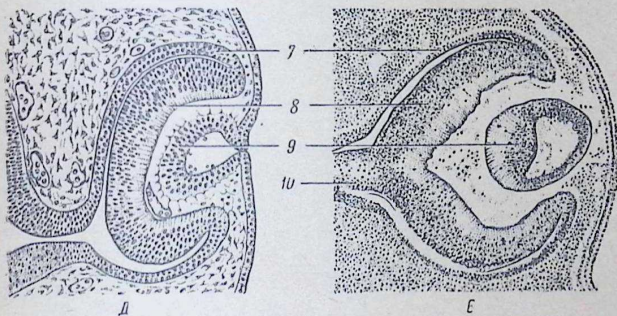
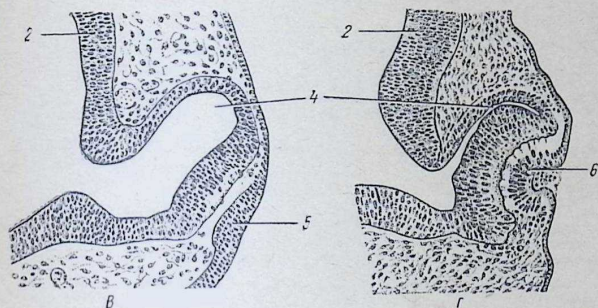
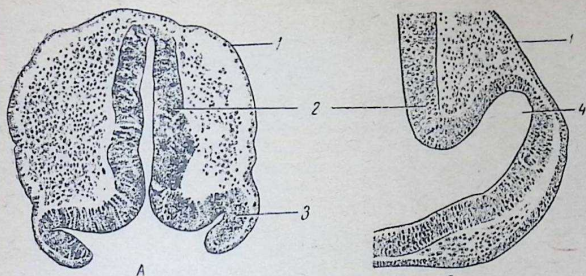
Детерминация тканей в развитии глаза обнаруживается лишь в общих чертах. Любая часть глазного зачатка может дать начало сетчатке или пигментной оболочке: направление развития зависит от условий, в которые попадают эти части.

На стадии глазного пузыря и раннего глазного бокала ткани стенок еще недетерминированы. Любой участок бокала может дать целый глаз. Исследователи замечали, что если в ретине есть пигментные клетки, то они всегда элиминируются — выталкиваются, являясь как бы чужеродным телом; после этого наступает детерминация. Судьба частей зачатков зависит от различий в обмене, особенно они чувствительны к кислородному голоданию и накоплению метаболитов.

Дифференцировка хрусталик — сетчатка зависит от их взаимодействий. В глазном пузыре стенки одинаковы, равнозначны; в бокале они находятся в разном (топографически) положении, и поэтому характер обмена в разных стенках становится специфическим. Растяжение внешней стенки глазного бокала способствует лучшему снабжению кислородом и свободному удалению метаболитов. В результате развивается пигментная

Рис. 46. Ранние стадии развития глазной чашы и хрусталика (по разным источникам) (из Пэттена).

А — эмбрион с 14 сомитами (по Хойзеру); Б — эмбрион 4 мм (по Фиделю); В — эмбрион 4,5 мм (по Мани); Г — эмбрион 5 мм (по Мани); Д — эмбрион 7 мм (по Мани); Е — эмбрион 10 мм (по Прентиссу). 1 — головная эктодерма; 2 — стенка переднего мозга; 3 — глазная борозда; 4 — глазной пузырь; 5 — хрусталиковая плакода; 6 — хрусталиковый пузырек; 7 — пигментный слой; 8 — чувствительный слой; 9 — хрусталик; 10 — глазной стебелек.



оболочка. Между нею и ретиной есть щелевидное пространство, содержащее жидкость, стимулирующую обмен. Это определяет развитие слоя зрительных рецепторов, обращенных к пигментной оболочке.

Наблюдение над «саморазвитием» системы глаза дают право говорить о влиянии клеточного обмена в его тканях на формирование глаза. Благодаря взаимному обмену в клетках создаются разные вещества (энзимы, нуклеопротейды). Они накапливаются в клетках данной ткани или же поступают в них извне из соседних тканей. Не исключается участие лучевого фактора при митозах. Дифференцировки идут полнее при наличии больших клеточных масс. С течением времени процессы нарастают и определяют компетенцию эмбриональной ткани, т. е. способность ее к определенным реакциям.

Стато-акустический анализатор (ухо). В историческом и индивидуальном развитии уха различают три этапа: образование внутреннего, среднего и наружного уха. Первым этапом развития в филогенезе является аппарат, состоящий из внутреннего перепончатого лабиринта. Только он один имеется у рыб, как хрящевых, так и костистых. В него входят полукружные каналы, ориентированные в трех взаимноперпендикулярных плоскостях, а также два вздутия под каналами, называемые маточником (*utricle*) и мешочком (*sacculus*). Первый из них связывает все три полукружных канала, оба вздутия образуют преддверие (*vestibulum*). От него отходит канал, связанный у некоторых рыб с внешней средой через кожу. У других позвоночных канал имеет несколько вздутий и тупой конец; это эндолимфатический проток. Все каналы и полости перепончатые и заполнены эндолимфой. Перепончатый лабиринт заключен в полость слуховой капсулы, построенной из хряща или из кости, в зависимости от строения скелета животного. Капсула повторяет у высших позвоночных сложную форму перепончатых стенок, образуя скелетный лабиринт, заполненный перелимфой. Стенки каналов перепончатого лабиринта выстланы эпителием, в котором выделяются скопления клеток, называемые «слуховыми пятнами» (*macula acustica*). Они состоят из чувствительных, или воспринимающих, клеток (рецепторов), снабженных короткими волосками, и вдаются во внутренние полости лабиринта в виде пластинок — слуховых гребней.

Чтобы иметь представление об эволюции внутреннего уха, обратим внимание на рисунок 47, на котором изображены «лабиринты» костистой рыбы, безхвостой амфибии, птиц и млекопитающих. Начиная с наземных позвоночных, в области «мешочка» происходят значительные изменения, он сокращается и изменяет конфигурацию, образуя удлинненный вырост — лагену. Вырост характерен для органа слуха рептилий и птиц; следовательно, на земле и в воздухе для анализа звуков создаются иные условия, чем условия водной среды. Дифференцированное

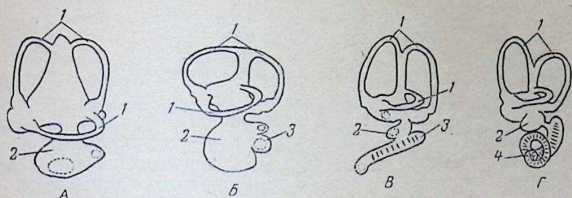


Рис. 47. Сравнительное строение внутреннего уха:

А — костистой рыбы; Б — амфибии; В — птицы; Г — млекопитающих (по Гессе). 1 — полукружные каналы; 2 — мешочек; 3 — лагена; 4 — улитка.

восприятие звуков обусловило усложнение лагены. У млекопитающих на месте лагены сформировывается сложное образование — улитка, в оборотах которой развиваются спиральные связки, перепонки, ганглии. Большим усложнениям подвергается Кортиев орган, где образуются клетки опорных столбов, ганглии и волокна слухового нерва.

Перепончатая улитка сообщается узким каналом с остальной частью лабиринта. При образовании улитки внутреннее ухо получает и двойную иннервацию, состоящую из нерва преддверия и нерва улитки. Таким образом, у млекопитающих слуховой аппарат усложнен, а орган равновесия (полукружные каналы) изменился сравнительно мало.

Другой этап эволюции органа слуха, связанной с выходом водных позвоночных на сушу, касается полости среднего уха — происходила редукция жаберного аппарата и упрощалось сочленение нижней челюсти с черепом. Первые висцеральные щели жаберного аппарата образуют полость среднего уха. В эту полость затем вошли элементы челюстного скелета рыб, именуемые подвесками. При упрощении челюстных сочленений у наземных форм животных подвесок потерял свое значение и приобрел другую функцию. Он стал посредником в передаче звуков от наружного уха внутреннему. Указанная полость, имеющая значение для определения степени колебаний воды у рыб, теперь приобрела другое значение — она стала воспринимать колебания воздуха окружающей среды. Колебания начали передаваться через подвесок, ставший столбиком, между наружным и внутренним ухом. Кожа, в которую упирался столбик, утончилась и образовала барабанную перепонку. Полость вместо жаберной стала барабанной и сохранила связь с ротовой полостью. Эта связь в виде щелевидного канала, называемого «евстахиевой трубой», есть и у млекопитающих (рис. 48). Сравнительные анатомические и эмбриологические исследования показали сложные преобразования «столбика», ставшего впоследствии «стремячком» (stapes) среднего уха. С некоторыми

видоизменениями среднее ухо в таком виде, как описано выше, существует у амфибий и рептилий. Но у последних, кроме «овального» окна между средним и внутренним ухом, есть еще «круглое» окно, ведущее из барабанной полости в перилимфатическое пространство. Оно передает колебания барабанной перепонки в перилимфу. У млекопитающих, кроме стремячка, образовались еще две косточки — молоточек (*malleus*) и наковальня (*incus*). Они произошли из других соседних косточек, изменившихся при вторичном существенном преобразовании нижнечелюстного сочленения. Как преобразовались кости этой области черепа у млекопитающих при происхождении их от рептилий, показано на рисунке 49. Внутри кости нижней челюсти (в зубной части) у зародышей млекопитающих лежит хрящ, называемый меккелевым. Это гомолог нижней челюсти

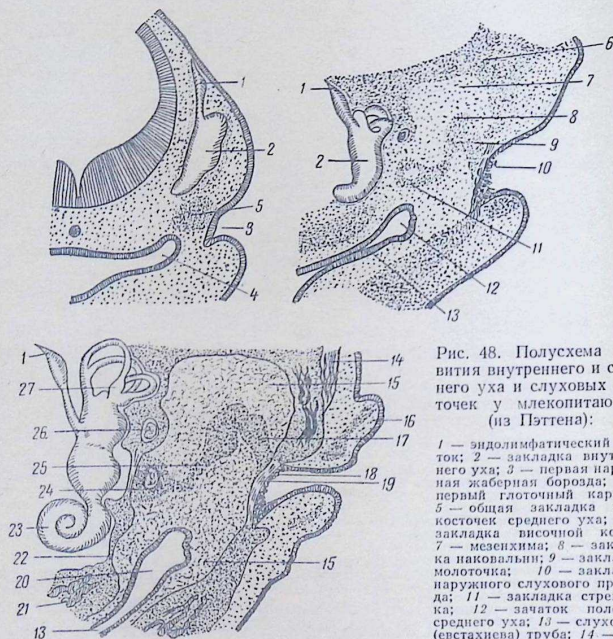


Рис. 48. Полусхема развития внутреннего и среднего уха и слуховых косточек у млекопитающих (из Пэттена):

1 — эндолимфатический проток; 2 — закладка внутреннего уха; 3 — первая наружная жаберная борозда; 4 — первый глоточный карман; 5 — общая закладка трех косточек среднего уха; 6 — закладка височной кости; 7 — мезенхима; 8 — закладка наковальни; 9 — закладка молоточка; 10 — закладка наружного слухового прохода; 11 — закладка стремячка; 12 — зачаток полости среднего уха; 13 — слуховая (евстахиева) труба; 14 — чешуйчатая часть височной кости; 15 — эмбриональная соединительная ткань; 15 — закладка наружного уха; 17 — молоточек; 18 — наружный слуховой проход; 19 — барабанная перепонка; 20 — барабанная полость; 21 — центр эндохондрального окостенения в височной кости; 22 — круглое окно; 23 — улитка; 24 — стремячко в овальном окне; 25 — наковальня; 26 — слуховой нерв; 27 — ампула переднего вертикального, полукружного канала.

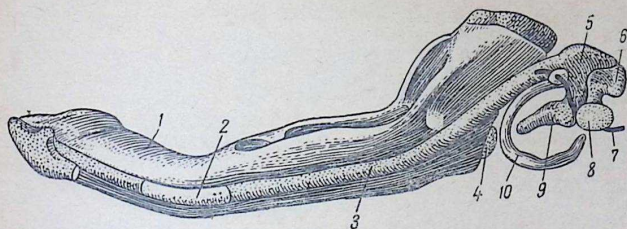


Рис. 49. Нижняя челюсть эмбриона кролика:

1 — зубная кость; 2 — окостенение меккелева хряща; 3 — меккелев хрящ; 4 — добавочный хрящ; 5 — молоточек; 6 — наковальня; 7 — нерв; 8 — стремячко; 9 — рукоятка молоточка; 10 — барабанное (тимпанальное) кольцо.

хрящевых рыб. Задняя часть меккелева хряща, сочленяющаяся с черепом, перешла в соседний участок — в барабанную полость и стала там молоточком; квадратная кость преобразовалась в наковальню. Благодаря системе этих трех косточек колебания барабанной перепонки передаются во внутреннее ухо, в котором соответственно произошло усложнение рецепции. Барабанная перепонка при помощи возникших двух мышц может уменьшать или усиливать свои колебания, в зависимости от силы звука.

У млекопитающих возникло и наружное ухо (*auricula*), имеющее в большинстве случаев вид подвижного рупора, улавливающего звуки для направления их на барабанную перепонку. Ушная раковина обрамляет снаружи слуховой проход, ведущий к барабанной перепонке.

У эмбрионов сельскохозяйственных животных первым из отделов органов слуха закладывается перепончатый лабиринт. Его предвестником оказываются утолщения поверхностной эктодермы по обеим сторонам от нервной пластинки. Эти утолщения превращаются в слуховые плакоды и принимают форму слуховых ямок. Постепенно они становятся все глубже, и отверстие их на поверхности замыкается. Таким путем образуется слуховой пузырек. В дальнейшем развитии он вытягивается, и у него образуется проток, называемый эндолимфатическим. В месте отхождения протока происходит развитие улитки. После этого происходит развитие полукружных каналов, которые находятся в плоскостях, расположенных под прямым углом к двум другим. Называются они: передним вертикальным, задним вертикальным и горизонтальным. Одновременно с их образованием сформировывается вестибулярная часть в форме маточки и мешочка. В местах соединения каналов с маточкой образуются ампулы, содержащие нейроэпителиальные клетки. Кортиев орган возникает в виде местного утолщения эпителия дна улиткового протока.

Одновременно с развитием данного аппарата, воспринимающего и анализирующего звуковые раздражения, развивается и аппарат среднего уха со всеми его разделами и тремя косточками. Эти косточки образуются сначала из мезенхимы, затем хряща и, наконец, кости. По-видимому, подвижность косточек приобретается постепенно перед рождением и после него. При этом большую роль играет барабанная перепонка, передающая колебания воздуха к мембране овального окна. Зачаток наружного уха возникает в конце зародышевого периода, когда исчезает висцеральный жаберный аппарат.

Вначале на месте будущего внешнего слухового прохода появляется ямка, на краях которой закладывается наружное ухо. Эта ямка со щелью является полостью первого жаберного кармана, находящегося между дугами нижней челюсти и подъязычной кости. Дальнейшие процессы образования наружного уха протекают в переходном и плодном периоде.

Орган обоняния и верхние дыхательные пути. У рыб орган обоняния — орган, анализирующий воду. Несмотря на различия, орган обоняния гомологичен у рыб и у млекопитающих. При переходе рыбообразных предковых форм из воды на сушу орган обоняния подвергается преобразованию. У ланцетника и у круглоротых рыб — это непарный орган, расположенный на переднем конце тела в медиально-сагиттальной плоскости. У рыб он парный. От каждой ноздри ко рту идет желобок, прикрытый складкой кожи и превращенный в трубку. Один конец ее — наружный — ноздри, а другой находится в ротовой полости — хоаны. Из ноздрей в хоаны перемещается вода, между ними расположены «обонятельные» мешки, имеющие складки, выстланные обонятельным эпителием.

У наземных позвоночных через ноздри в хоаны стал проходить воздух, который подвергался анализу в обонятельных мешках и поступал в легкие. Эти две функции — обонятельная и дыхательная — привели к изменению структуры носовой полости и разделению ее на обонятельную область, выстланную обонятельным эпителием, и дыхательную область, состоящую из покровного эпителия. У млекопитающих благодаря развитию костного и мягкого нёба хоаны открываются в глотку. Такая удаленность хоан от ротового отверстия делает возможным носовое дыхание, при этом во рту может находиться пища.

Передний дыхательный и задний обонятельный отделы носовой полости структурно усложнились и стали тесно связанными с ротовой, гортанной и глоточной областями. Закладка органа обоняния у млекопитающих начинается с плакodes — местного утолщения кожной эктодермы, затем происходит ее опускание вглубь с образованием на поверхности ямки. Этот процесс обусловлен как ростом эпителия, так и размножением клеток окружающей мезенхимы, образующей окаймляющее ямку воз-

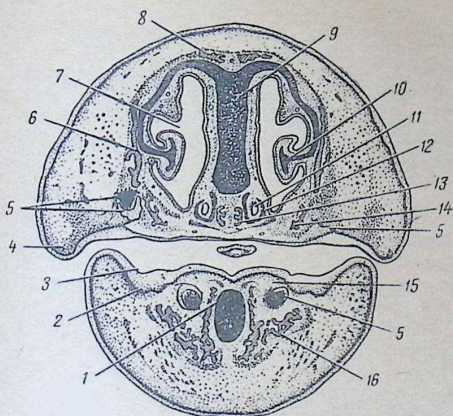


Рис. 50. Поперечное сечение обонятельной области и нижней челюсти (впереди) у плода свиный (длина эмбриона 71 мм) (по Пэттену):

1 — меккелев хрящ; 2 — губно-десневая пластинка; 3 — губно-десневая ямка; 4 — верхняя губа; 5 — зачатки зубов; 6 — носовой отросток межчелюстной кости; 7 — носовая полость; 8 — носовая кость; 9 — носовая перегородка; 10 — вентральная раковина; 11 — яacobсонов орган; 12 — боковой хрящ перегородки; 13 — сошник; 14 — верхняя челюсть; 15 — десна; 16 — нижняя челюсть.

вышение подковообразной формы; его отростки образуют дефинитивные ноздри.

Последовательные изменения лицевой области заключаются в сближении ноздрей, средние их отростки образуют центральную часть верхней губы и перегородку носа. Носовые ямки все более углубляются, достигают ротовой полости и прорываются в нее. Носовые ходы отгораживаются от ротовой полости и открываются лишь в область глотки (хоаны) (рис. 50).

В боковых стенках носовых ходов происходит закладка раковин, появляются возвышения, разрастающиеся в спиралевидные образования хрящей; количество раковин и сложность их структуры связаны с экологией животных и со степенью использования этих органов. Раковины делятся на три группы: передняя пара — верхнечелюстная, выстлана простым эпителием и иннервируется ветвью тройничного нерва; следующая пара раковин — носовая, расположена спереди, не имеет обонятельного эпителия; обе эти раковины имеют дыхательные функции. Обонятельными (третья пара) являются раковины, расположенные глубоко, в носовых хоанах. В свою очередь, в них различают две группы раковин — наружные и внутренние. Количество

внутренних раковин достигает пяти в каждой половине правой и левой носовой полости. Слизистая образует здесь довольно высокие выступы.

Иннервация органа обоняния своеобразна. Обонятельный нерв (I пара) состоит из волокон, являющихся отростками чувствующих клеток обонятельного эпителия. Нервы эти входят в обонятельные доли переднего мозга через луковичи, где вступают в связь с дендритами особых нервных клеток.

Сосудистая система

Закладка сердца и кровеносных сосудов у млекопитающих происходит в раннем эмбриогенезе, когда валики нервного желобка еще не сомкнулись в нервную трубку. Закладка сердца совпадает с изменением питания зародыша: в связи с увеличением его массы поступление питательных веществ из организма матери путем осмоса «маточного молока» становится недостаточным; развивается новая, сложная сосудистая система, осуществляющая через кровь процессы питания и дыхания эмбриона. Перестройка касается не только кровоснабжения самого зародыша: возникают специальные временные органы, обеспечивающие передачу необходимых веществ из крови матери тканям развивающегося организма. Первым из них является желточный мешок.

Собственная сосудистая система зародыша закладывается в короткий срок (3—4 суток) и уже начинает функционировать. Дальнейшее ее усложнение связано с гистогенезом и дифференцировкой ряда органов и с редукцией желточного мешка.

Закладка и развитие сердца

Сердце у эмбрионов млекопитающих закладывается в виде двух симметричных зачатков; между ними расположена первичная кишка, в которую открывается желточный мешок. Зачатки сердца развиваются из мезенхимы боковых частей эмбрионального зародышевого щитка. Мезенхима образует вытянутые клеточные тяжи, затем в них появляются щелевидные полости, выстланные эндотелием, и тяжи преобразуются в трубкообразные органы — эндокардиальные трубки.

Из краниальных участков трубок образуется аорта, из противоположных — вены. Висцеральная мезодерма формирует вокруг трубок эпимекардиальные сердечные мешки. Этот процесс совпадает с редукцией желточного мешка и обособлением кишечника. Трубки сближаются и соединяются в единый непарный орган — сердце (рис. 51). Сблизившиеся стенки двух трубок срастаются и образуют межсердечную перегородку, затем она редуцируется. Эндокард обрастает миокардом —

сердечной пластинкой, образующейся из миоэпикардиального слоя. Снаружи развивается серозный эпикард. Миокард и эпикард — производные висцеральной мезодермы, а эндокард более древнее образование, соответствующее по строению стенке сосуда.

Дальнейшее развитие сердца у высших млекопитающих является сложным и не во всех деталях известным процессом. Поэтому целесообразно выделить в нем черты, обусловленные филогенетическими факторами, с одной стороны, и вызванные прогрессивным развитием млекопитающих, с другой. Кроме того, некоторые особенности развития сердца зависят от окружающих его систем органов.

Сначала проанализируем влияние филогенетических факторов на развитие сердца, при этом нельзя рассматривать развитие сердца изолированно от кровеносной системы.

Кровеносная система у кольчатых червей замкнутая. Она состоит из спинного сосуда, по которому кровь движется к головному концу, и из брюшного, в котором она течет в обратном направлении. Оба сосуда имеют поsegmentные анастомозы, расположенные в стенках кишечника и в стенке тела. Движение

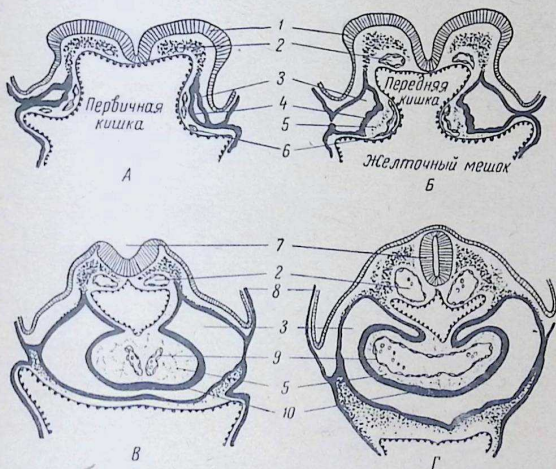


Рис. 51. Поперечное сечение через сердечную область эмбрионов свиньи в различных стадиях развития (по Пэттену):

А — 5 сомитов; Б — 7 сомитов; В — 10 сомитов; Г — 13 сомитов. 1 — нервная пластинка; 2 — парная дорзальная аорта; 3 — перикардиальный целом; 4 — закладка эпимиокарда; 5 — кардинальный гель (слизь); 6 — закладка эндокарда; 7 — нервный желоб и сечение нервной трубки; 8 — участки амниона; 9 — эндокард; 10 — эпимиокард.

крови осуществляется благодаря пульсации спинного и поперечных сосудов, точнее их расширенных участков. Эти расширения функционируют как сердце.

У членистоногих кровеносная система не замкнутая, сердце работает вне связи с сосудами, его можно рассматривать как укороченный сократимый спинной сосуд, от которого идут короткие артериальные стволы. Кровь из них изливается в пространство между органами, затем попадает в околосердечную полость и засасывается парными отверстиями сердца, снабженными клапанами.

У моллюсков кровеносная система также не замкнута, но содержит артерии и вены, а сердце имеет тонкостенное предсердие и толстостенный желудочек.

У низших хордовых (ланцетник) кровь течет по замкнутой системе, сходной с системой кольчатых червей. Имеются спинной и брюшной сосуды, соединенные сегментарными анастомами. Брюшной сосуд пульсирует, в печеночном выросте он распадается на капилляры. Капиллярная сеть выраста как бы делит брюшной сосуд на две части — переднюю, пульсирующую, простирающуюся в поджаберную область кишечника, и заднюю, по которой кровь попадает в ветви жаберных перегородок. Окисленная кровь по двум сосудам направляется вдоль спинной поверхности глотки, затем сосуды соединяются, образуя непарный сосуд — аорту, в которой кровь течет каудально.

Из печеночных капилляров, представляющих «воротную систему» печени, кровь собирается в сосуд, в который открываются также парные кардинальные передние и задние вены. Этот сосуд — резервуар пяти вен — носит название протока Кювье.

У всех краниот (черепных позвоночных) имеется сердце, усложняющееся по мере их эволюционного развития. Одновременно происходит и прогрессивное изменение сосудистой сети. Одним из важных факторов этого изменения является образование головы. Вместо небольших сосудов, идущих у ланцетника из области жабер в переднюю часть тела, у черепных развиваются мощные сонные артерии и яремные вены (передние кардинальные вены). Усложнение сосудистой сети обусловлено и образованием парных конечностей.

У круглоротых и хрящевых рыб сердце имеет относительно простую структуру, оно состоит из двух камер: предсердия и желудочка. В нем имеются добавочные отделы — венозная тонкостенная пазуха перед предсердием и мышечное утолщение — артериальный конус с рядом клапанов за желудочком.

Каждый из отделов пульсирует самостоятельно, обладая поперечнополосатой мускулатурой.

У амфибий предсердная часть делится перегородкой, имеющей отверстия, на правую — венозную и левую — артериальную части.

Венозная пазуха (синус) хорошо выражена и отделена от правого предсердия клапанами. Два клапана отделяют предсердия от желудочка и препятствуют смешиванию артериальной и венозной крови. Усложнен артериальный конус: в нем имеются клапаны — малый парный у основания и длинный спиральный непарный. Кровь, поступающая из легких в левую половину сердца, направляется артериальным конусом в сонные артерии и в спинную аорту.

Венозная кровь, поступающая в правую половину сердца через венозную пазуху, тем же клапаном конуса направляется к легким и к коже.

У амниот, начиная с рептилий, наблюдается более совершенное разделение тока крови: предсердия разделены полной перегородкой, желудочки — неполной (перегородка делит желудочки лишь при систоле). Венозный синус не отделен от правого предсердия, но входит в его состав, хотя и не утрачивает клапанов. Артериальный конус входит в состав желудочка, в нем сохраняется один ряд клапанов, отделяющий полость желудочка от артериального ствола. Последний разделен на три сосуда — на две дуги аорты и легочную артерию. Правая дуга аорты получает смешанную кровь. В самом сердце имеется два предсердно-желудочковых отверстия с клапанами.

У млекопитающих произошло полное разделение сердца на правую и левую части. Редуцирована правая дуга аорты, в которой текла смешанная кровь (рис. 52).

Филогенетическая история развития сердца делает понятной форму его ранней закладки в виде трубки. Оно возникло из той части продольного сосуда, которая имела сократительную функцию еще у кольчатых червей. Образование двух парных зачатков сердца у млекопитающих, как у амниот, объясняется нарушением целостности брюшной стенки желточным мешком. Обособление закладок эндокарда и эпимнокарда связано с тем, что сосудистая трубка у беспозвоночных и низших хордовых состоит из эндотелия, сохраняющегося, как стенка у млекопитающих, лишь в ранних закладках сердца, а постнатально — в капиллярах и синусах.

В эмбриогенезе млекопитающих происходит перемещение частей сердца, которые, несмотря на непрекращающуюся работу этого органа, связаны с глубокими преобразованиями его структуры. В результате перемещения артериальные и венозные сосуды оказываются рядом — у краниальной стороны (основания) сердца. Сначала рассасывается перегородка, образовавшаяся при слиянии двух сердечных трубок, образуется единый непарный сердечный мешок, заключенный в миоэпикардальную манжету. Между предсердием и желудочком образуется перехват, и в дальнейшем развиваются клапаны, в самом желудочке возникают утолщения. Между предсердиями образуется перегородка в виде серповидной складки, ее разра-

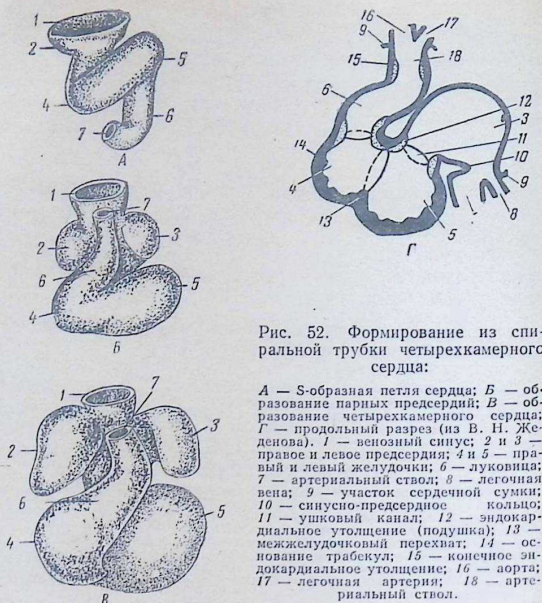


Рис. 52. Формирование из спиральной трубки четырехкамерного сердца:

А — S-образная петля сердца; Б — образование парных предсердий; В — образование четырехкамерного сердца; Г — продольный разрез (из В. Н. Жеденова). 1 — венозный синус; 2 и 3 — правое и левое предсердия; 4 и 5 — правый и левый желудочки; 6 — луковичка; 7 — артериальный ствол; 8 — легочная вена; 9 — участок сердечной сумки; 10 — синусно-предсердное кольцо; 11 — ушковый канал; 12 — эндокардиальное утолщение (подушка); 13 — межжелудочковый пережат; 14 — основание трабекул; 15 — конечное эндокардиальное утолщение; 16 — аорта; 17 — легочная артерия; 18 — артериальный ствол.

стояние разобщает венозный синус от устья легочной вены и постепенно разделяет предсердие на две части, но не до конца, поэтому кровь перетекает через первичное временное отверстие (над перегородкой).

Перегородка в желудочке формируется за счет мышечных губчатых перекладин. В ней некоторое время сохраняется межжелудочковое отверстие. Луковичка и остатки артериального конуса входят в состав желудочков, а перегородка луковички соединяется с перегородкой между желудочками. Луковичка подразделяется на аорту и легочную артерию (рис. 53).

При образовании клапана у плацентарных млекопитающих в сравнении с рептилиями, птицами и неплацентарными млекопитающими в овальном отверстии между предсердиями возникает «надставка». Первичная перегородка предсердий является рекапитуляцией по отношению к такой же у амфибий. Поглощение правым предсердием венозного синуса также является признаком, унаследованным от предков, обладавших независимыми синусами и протоком Кювье. Явление поглощения си-

нуса заключается в том, что правый рог синуса с его протоком опускается в стенку предсердия и образует здесь правую кра-ниальную полую вену. Левый рог синуса с протоком своей стороны преобразуется в венечный синус сердца. В результате клапаны правого синуса преобразуются или редуцируются, а левые синусные клапаны совершенно исчезают, входя в состав овального отверстия. Так путем сложных процессов формируются клапаны обоих атриовентрикулярных отверстий, овального отверстия и крупных сосудов.

Ушки сердца, характерные для млекопитающих, развиваются выпячиванием стенок предсердий.

После краткого описания развития сердца в зародышесом периоде перейдем к особенностям его функции в эмбриогенезе. Начальные фазы функционирования изучались на зародышах цыплят. Слияние зачатков сердца происходит у них в течение первых 12 часов инкубации, а ритмические сокращения трубчатого сердца, судя по микросъемкам, начинаются через 29 часов после начала инкубации, когда у цыпленка имеется всего лишь 9—10 сомитов и еще нет деления сердца на предсердия и желудочки.

Наблюдения над эмбрионами разных млекопитающих в культурах тканей показали, что сокращения сердца совпадают с фазами средней сегментации. Первые сокращения только что образовавшихся мышц сердца еще не означают начала движения крови; сердце как бы тренируется, движению крови предшествует движение тканевой жидкости. Затем наблюдается

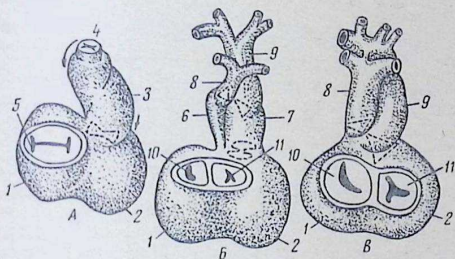


Рис. 53. Развитие желудочков и выходящих сосудов сердца (из В. Н. Жеденова):

А — начало продольного деления бульбуса (луковицы) при общем предсердно-желудочковом отверстии; Б — почти полное деление бульбуса на аорту и легочную артерию и деление предсердно-желудочкового отверстия; В — полное деление бульбуса и втягивание его частей в желудочки. 1 — левый желудочек; 2 — правый желудочек; 3 — бульбус; 4 — артериальный ствол; 5 — общее предсердно-желудочковое отверстие; 6 — часть бульбуса, относящаяся к правому желудочку; 7 — часть бульбуса, относящаяся к аорте; 8 — легочная артерия; 9 — аорта; 10 — левое и 11 — правое предсердные желудочковые отверстия.

передвижение крови в венах. Только после соединения вен и артерий в единую систему начинается кровообращение.

Располагается сердце внутри перикардия, к которому оно прикреплено с краниальной стороны, где вентральные ветви аорты сходятся под передней кишкой, и с каудальной, где в сердце входят большие вены. Перикардиальная полость до некоторой степени влияет на развитие конфигурации сердца. В длину оно растет быстрее, чем полость, в которой оно располагается. Некоторые исследователи полагают, что поэтому сердечная трубка сначала делает изгиб в сторону, а затем скручивается в петлю. При изгибах сердца в нем и образуются его основные отделы.

Для развития сердца млекопитающих характерными являются следующие процессы: полное разделение сердца на две половины — правую и левую и образование в нем четырех камер; полное поглощение правым предсердием венозного синуса (пазухи) и втягивание в левое предсердие устья легочной вены; развитие в предсердиях «ушек», увеличивающих их объем; образование в отверстиях между желудочками и предсердиями характерных створчатых клапанов с дифференцировкой сухожильных нитей и сосцевидных мышц; погружение в желудочки артериального конуса с образованием левой дуги аорты и легочной артерии с полулунными клапанами; формирование овального отверстия в стенке предсердий; развитие боталлова (артериального) протока, связывающего легочную артерию с аортой.

Полулунные клапаны в артериальном стволе закладываются в виде валиков, состоящих из студенистой массы. В дальнейшем валики превращаются в полулунные створки.

Клапаны между предсердиями и желудочками возникают из эндотелиальных подушечек, которые подразделяются на части на местах будущих клапанов. Из них в левом отверстии формируется двустворчатый, а в правом — трехстворчатый клапан. С подушечками связаны губчатые мышечные массы миокарда, образующие зачатки сосцевидных мышц с сухожильными струнами, и поперечные мышцы сердца.

Подробного изучения развития сердца у описываемых трех родов млекопитающих пока не осуществлено, но, поскольку у разных плацентарных животных стадии развития сходны с развитием человека и различаются лишь в тонких деталях, мы использовали данные ряда эмбриологов (Цичман, Тендлер, Крёлинг и др.) об эмбриональном развитии сердца человека.

Первая фаза развития сердца включает процессы возникновения и слияния его парных зачатков в одну трубку, ее изгибания и разделения на отделы.

Вторая фаза характеризуется разделением предсердий, появлением между ними первичной перегородки, ее разрушением и образованием дефинитивной перегородки — диафрагмы.

Третья фаза характеризуется приобретением сердцем его конечной формы: образованием овального отверстия и развитием клапанных аппаратов.

Четвертая фаза характерна окончанием развития внутренних структур, дифференцировкой клапанов между предсердиями и желудочками. Эта фаза включает плодный период перед рождением.

Деление процесса развития сердца на четыре фазы в значительной мере искусственно, но оно выделяет важнейшие этапы в развитии сердца.

Существуют и другие принципы деления гистогенеза сердца на стадии. Так, Пэттен нашел целесообразным, изучая развитие сердца свиньи, выделить шесть стадий, в которых отражены изменения конфигурации его наружных частей.

Развитие кровеносных сосудов

Кровеносные сосуды зародыша развиваются в первую очередь в тех органах и частях организма, которые обладают повышенной метаболической активностью. При временном ослаблении или редукции одного органа и прогрессивном развитии другого соответственно меняется и васкуляризация, что свидетельствует о большой лабильности сосудистой сети. Рост и развитие органов теснейшим образом связаны со степенью развития в них сосудистой сети. Случайные местные нарушения кровоснабжения могут привести к уродствам, а нарушения функций крупных сосудов — к смерти зародыша. Первыми очагами гемопоэза являются кровяные островки, образующиеся в желточном мешке; в них возникают не только гемоцитобласты, но и развиваются кровеносные сосуды, обеспечивающие циркуляцию крови. Кровяные островки развиваются из клеток мезодермы: наружные клетки островков образуют их стенки, а внутренние становятся гемоцитобластами. При этом клетки теряют свои отростки, округляются и образуют разные форменные элементы, но преимущественно эритробласты (рис. 54). Многие гемоцитобласты выходят из островков и делаются блуждающими клетками. Они попадают в другие эндотелиальные каналы или оседают в других островках, давая там начало клеткам крови. Еще при существовании желточного мешка и особенно после его редукции кровяные островки возникают и в других участках эмбриона, где имеются скопления мезенхимных клеток. Они образуются в первую очередь там, где уже существуют эндотелиальные сосудики и замедлен ток крови, например в синусах печени. Так создаются новые центры гемопоэза со все более дифференцирующимися кровяными тельцами.

Существуют две точки зрения на ранний гемопоэз. Одна из них рассматривает каждый тип кровяных клеток как независимую клеточную линию. Другая полагает, что исходные клетки

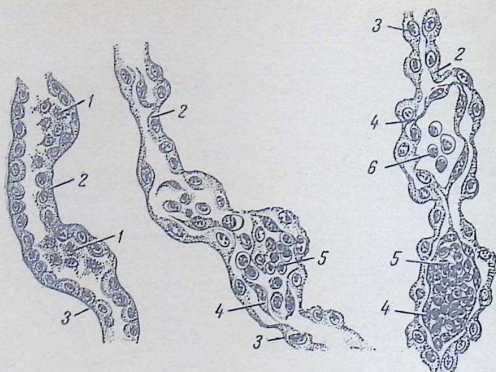


Рис. 54. Последовательность развития кровяных островков у эмбриона свиньи (из Пэттена):

1 — первичные кровяные островки; 2 — спланхическая мезодерма; 3 — энтодерма; 4 — эндотелиальные клетки; 5 — развивающиеся клетки крови; 6 — клетки крови.

всех типов кровяных клеток — это дифференцированные потомки первоначальных гемобластических клеток.

Гемопозз обнаружен и во временно существующей эмбриональной почке (мезонефросе). Родоначальной гемопозитической тканью является широко распространенная в организме ретикулярная ткань. Фагоцитарные свойства ее клеток, их полифункциональность, существование переходов между этой тканью и эндотелием сосудов дали основание называть эту ткань ретикулоэндотелиальной системой (РЭС). Эта жизненно важная система начинает функционировать в зародышевом периоде, и ее роль в процессах гемо-вазогенезов (образовании крови и сосудов) особенно велика.

В кровообращении зародышей можно обнаружить три отдельные, но связанные между собой группы сосудов. Первая группа образует внутризародышевую сеть; вторая группа — желточная — связана с желточным мешком и третья — «аллантоисная, или пупочная, — связана с хорионом. Все три группы сообщаются с сердцем и крупными сосудами зародыша, но сосуды желточной и аллантоисной групп расположены за пределами его тела, поэтому их называют внезародышевыми.

У предков млекопитающих в желточном мешке было значительное количество желтка, который доставлялся зародышу таким же способом, как у эмбрионов птиц; в яйцах плацентарных млекопитающих почти нет желтка, но желточное кровообращение сохранилось. Аллантоис помогает сосудам зародыша до-

стигать внутренней поверхности хориального пузыря, обеспечивая контакт между кровью эмбриона и кровью матери. Следовательно, по пупочной системе переносится большое количество крови.

Образование первых сосудов совпадает с образованием целома и желточного мешка.

Процесс развития сосудов разнообразен. Часть самых крупных сосудов возникает на концах сердца, когда оно имеет еще форму трубки; большинство же сосудов появляется самостоятельно.

Кровеносные сосуды возникают либо непосредственно из мезобластического синцития при втягивании отростков клеток внутрь их, либо неклеточным путем при исчезновении из клеток ядер. Первичный эндотелиальный слой стенок сосудов при их развитии обрастает соединительной тканью, в стенке более крупных сосудов развиваются гладкие мышечные клетки.

Развитые сосуды среднего и крупного калибра состоят из трех слоев: интимы (внутренний слой), меди (средний слой) и адвентиции (наружный соединительнотканый слой).

Боковые ветви крупных артерий возникают почкованием. В конечностях и некоторых других частях организма сначала образуются первичные капиллярные сети; они могут расширяться, что способствует более быстрому продвижению крови. В других случаях при начинавшейся редукции сосудов от них обособляются новые ветви, образующие коллатерали. Существуют слабоваскуляризованные или совсем свободные от сосудов области, в которые постепенно проникают вновь образованные сосуды. Быстрота их ветвления зависит от характера окружающих тканей. Так, нервная трубка очень рано и плотно обрастает капиллярной сетью, в то время как в предхрящевой ткани образование сосудов задерживается. Такие ткани, как хрящ, эпителий, роговица, кровеносных сосудов не имеют.

В теле ранних зародышей сосуды располагаются симметрично. Затем парные сосуды нередко становятся непарными, так аорта создается из слияния двух параллельных сосудов. Подобные изменения происходят вследствие топографического сближения, редукции сосудов, смещения органов или образования анастомозов, приводящих к исчезновению старых сосудов. Иногда сразу же после возникновения первичных артерий наступает их перестройка, например в кишечных ветвях аорты.

Своеобразие структуры стенок у одинаковых по величине сосудов позволяет классифицировать их на артериальные и венозные, пока без отношения к характеру протекающей в них крови.

Разобраться в особенностях развития кровеносной сети у зародыша свиньи поможет рисунок 55. Как видно на рисунке, первичная кишка соединена с желточным мешком. Артерии обозначены черным цветом, они несут кровь от сердца в тело

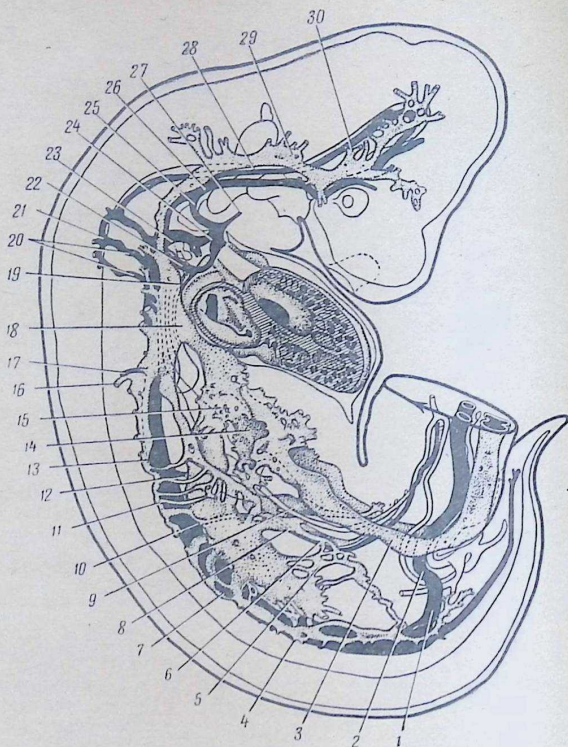


Рис. 55. Кровеносная система зародыша свиньи размером 9,4 мм (приблизительно 20—21 день развития); черным обозначена артериальная сеть, серым — венозная (по Пэттену):

1 — подвздошная артерия; 2 — пупочная (аллантоидная) артерия; 3 — пупочная (аллантоидная) вена; 4 — задняя кардинальная вена; 5 — медиальная поперечная вена мезонефроса; 6 — вентральная вена мезонефроса; 7 — аорта; 8 — желточно-брыжеечная артерия; 9 — желточно-брыжеечная (воротная) вена; 10 — субкардинальная вена; 11 — латеральные поперечные вены мезонефроса; 12 — кишечная артерия; 13 — задняя кардинальная вена; 14 — венозный проток; 15 — задняя полная вена; 16 — подключичная вена; 17 — подключичная артерия; 18 — проток кюльеров; 19 — легочная артерия; 20 — межсегментарные ветви аорты в шейной области; 21 — позвоночная артерия; 22 — шестая дуга аорты; 23 — пятая дуга аорты; 24 — четвертая дуга аорты; 25 — третья дуга аорты; 26 — внутренняя сонная артерия; 27 — наружная сонная артерия; 28 — основная артерия; 29 — передняя кардинальная вена; 30 — вена головы (продолжение передней кардинальной вены).

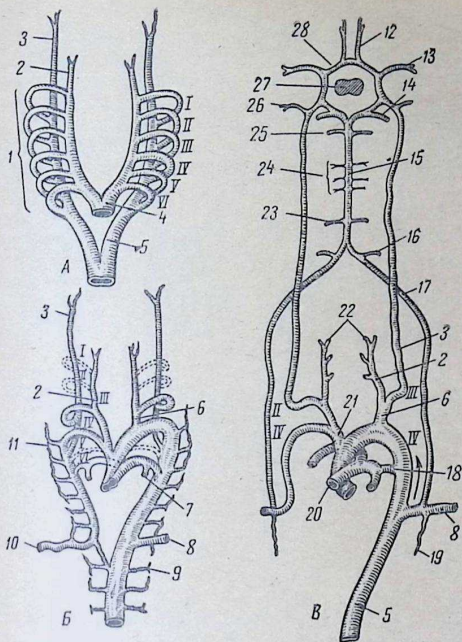


Рис. 56. Схема преобразования артериальной системы у эмбрионов млекопитающих:

А — схема всех дуг аорты; Б — ранняя стадия изменения дуг; В — definitive дериваты дуг аорты (стрелкой показано изменение в расположении места отхождения левой подключичной артерии, происходящее на последующих стадиях развития). 1 — дуги аорты; 2 — наружная сонная артерия; 3 — внутренняя сонная артерия; 4 — корень аорты; 5 — дорзальная аорта; 6 — общая сонная артерия; 7 — ветвь, отходящая от VI дуги к легкому; 8 — левая подключичная артерия; 9 — грудные межсегментные артерии; 10 — правая подключичная артерия; 11 — шейные межсегментные ветви корня дорзальной аорты; 12 — передняя мозговая артерия; 13 — средняя мозговая артерия; 14 — задняя мозговая артерия; 15 — основная артерия; 16 — задняя нижняя мозжечковая артерия; 17 — позвоночная артерия; 18 — артериальный проток; 19 — внутренняя артерия молочной железы; 20 — легочная артерия; 21 — плечеголовная артерия; 22 — артерия щитовидной железы; 23 — передняя нижняя мозжечковая артерия; 24 — артерия варолиева моста; 25 — верхняя мозжечковая артерия; 26 — глазничная артерия; 27 — гипофиз; 28 — артериальный круг Виллизия.

зародыша (парная аорта), а затем по пупочным артериям — в плаценту и в желточный мешок. По венам (серого цвета) кровь из плаценты и в меньшей степени из желточного мешка попадает в тело эмбриона; пупочные вены впадают в венозный синус сердца рядом с желточными.

Общий ствол аорты при выходе из сердца подразделяется на два сосуда, которые впереди и дорсальнее сердца загибаются назад, образуя по бокам хорды две спинные аорты. От спинных аорт отходят в дорсальном направлении сегментные артерии шеи, грудной и тазовой области; постепенно спинные аорты срастаются, образуя дефинитивную аорту, расположенную под хордой, от аорты отходят вентральные и латеральные артерии. Образованию кишечных ветвей предшествует изменение кишеч-

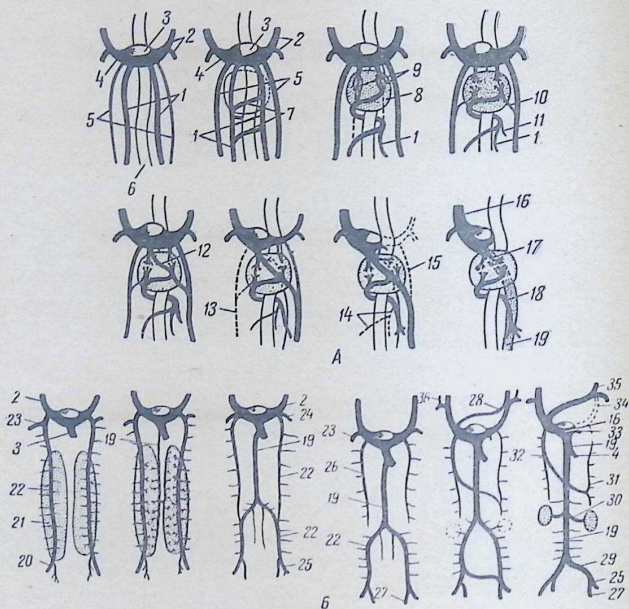
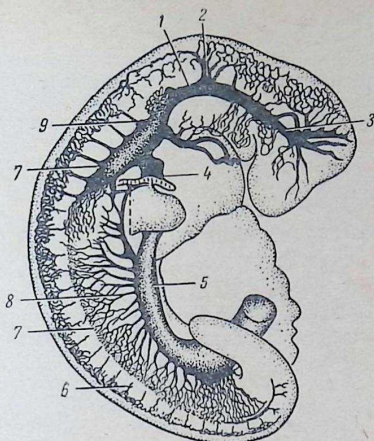


Рис. 57. Схема развития венозной сети млекопитающих:

А — с дорсальной стороны (по Гохштеттеру); Б — с вентральной стороны (по Колману); 1 — желточно-брюшечные вены; 2 — кардинальные вены; 3 — отверстие венозного синуса; 4 — кьюверов проток; 5 — пупочные вены; 6 — кишечник; 7 — анастомозы между желточно-брюшечными венами; 8 — печень; 9 — образование капиллярной сети в системе желточно-брюшечных вен; 10 — анастомоз между желточно-брюшечными и пупочными венами; 11 — кишечная вена; 12 — аранциев проток; 13 — запустевшая правая пупочная вена; 14 — запустевшие желточной и 15 — левой пупочной вен; 16 — передняя полая вена; 17 — печеночные вены; 18 — воротная вена; 19 — задняя полая вена; 20 — седалищная вена; 21 — мезонефрос; 22 — задняя кардинальная вена; 23 — подключичная вена; 24 — первичная яремная вена; 25 — внешняя подвздошная вена; 26 — грудная часть задней кардинальной вены; 27 — внутренняя подвздошная вена; 28 — образование анастомозов между левым и правым кьюверовыми протоками; 29 — общая подвздошная вена; 30 — почечная вена; 31 — полуяремная вена; 32 — непарная вена; 33 — коронарный синус; 34 — облитерация левой яремной вены; 35 — яремная вена; 36 — внешняя яремная вена

Рис. 58. Венозная сеть зародыша свиньи длиною 8 мм (по Смит):

1 — средняя (первичная) вена головы; 2 — мозговая аборальная вена; 3 — мозговая назальная вена; 4 — кювьеров проток; 5 — правая пупочная вена; 6 — межпозвоночные вены; 7 — кардинальная каудальная вена; 8 — вены туловища; 9 — кардинальная краниальная вена.



ного тракта в эмбриогенезе. С редукцией первичных почек запусевают отдельные каудальные ветви их сосудов, а оставшиеся направляются в яичники (семенники) и надпочечники.

Наибольшим изменениям подвергается сосудистая сеть передней части эмбриона. При этом у млекопитающих, как и у других амниот, особенно выражены рекапитуляции, связанные с их жабернодышащими предками. Эти водные животные имели по 5—6 пар жаберных (висцеральных) сегментов и столько же артериальных дуг. У эмбрионов млекопитающих образуется такое же количество парных аортальных дуг, отходящих от корня аорты и впадающих в парные спинные ее стволы (рис. 56). Аортальные дуги появляются у разных млекопитающих неодновременно и имеют разную степень развития.

Закладка вен не всегда связана с закладкой артерий. Одна часть венозных сосудов формируется как definitive вены, другая как временные, последние затем облитерируются. Венозные сосуды более изменчивы, чем артериальные. Закладка парных вен происходит не только в теле зародыша, но и вне его. Вены развиваются и самостоятельно и могут быть производными стенок предсердий, а также других более крупных вен.

Изучение развития венозных сосудов у млекопитающих связано с трудностями, обусловленными рядом причин: стенка вен тонка, ее границы неясно очерчены, расположение венозных сосудов подвержено значительным вариациям, не только возрастным, но и индивидуальным, проявляющимся даже у особей одного и того же вида. В эмбриогенезе млекопитающих веноз-

ная сеть подвергается более резким перестройкам, чем артериальная.

Основными венозными сосудами зародыша являются две задние и две передние (яремные) кардинальные вены. Кардинальные вены каждой стороны впадают в венозные (кьюьеровы) протоки, сливающиеся в венозный синус сердца.

Представление о развитии, перестройке и расположении вен в эмбриогенезе млекопитающих можно составить, проанализировав рисунки 57 и 58.

Особенности эмбрионального кровообращения

Эмбриональное кровообращение отличается от дефинитивного рядом особенностей. Во-первых, легкие эмбриона не функционируют как орган дыхания, поэтому легочный круг кровообращения развит слабо и обеспечивает лишь питание легочной ткани.

Во-вторых, кровь эмбриона можно подразделить по ее составу на богатую кислородом, богатую углекислотой и метаболитами и смешанную, т. е. совмещающую свойства артериальной и венозной.

Кровь, богатую кислородом, несут 1—2 пупочные вены, отходящие от плаценты; богатую углекислотой — передняя полая вена; все прочие сосуды эмбриона — смешанную кровь.

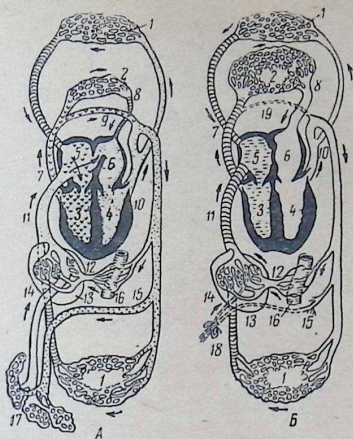
Третьим отличием является лабильность кровеносной системы эмбриона, способность ее к перестройкам, которые особенно выражены при нарушении первоначально симметричной системы тела. Сосудистые перестройки приводят к устранению прежних связей и созданию более коротких сосудистых путей между частями организма.

В-четвертых, развитие кровеносной системы в большей степени, чем развитие других систем млекопитающих, связано с рекапитуляцией признаков, характерных для отдельных этапов эволюции. На рисунке 59 представлена схема кровообращения млекопитающего во второй половине плодного периода и после рождения. Кровь в организм эмбриона поступает по пупочной (левой) вене, которая направляется в печень, где образует широкий анастомоз с задней полую веной — венозный, или аранциев проток. По аранциеву протоку избыточная кровь из пупочной вены попадает непосредственно в заднюю полую вену. В печень направляется также воротная вена, образованная из анастомозов между желточно-брыжеечными венами. В печени воротная вена разветвляется на капилляры, образующие сосудистый мост с системой пупочной вены (рис. 60). Таким образом, плацентарная кровь до поступления в заднюю полую вену проходит через печеночный барьер. Благодаря защитной роли печени ряд вредоносных факторов не попадает в тело эмбриона. Из печени кровь через печеночные вены по-

Рис. 59. Схема кровообращения млекопитающего перед и после рождения:

А — плацентарное и Б — постоянное кровообращение.

1 — большой и 2 — малый круги кровообращения; 3 — правый и 4 — левый желудочки сердца; 5 — правое и 6 — левое предсердия; 7 — легочная артерия; 8 — легочные вены; 9 — артериальный проток (боталлов); 10 — аорта; 11 — каудальная полая вена; 12 — воротная вена; 13 — печень; 14 — пупочная вена; 15 — желточно-брыжеечная вена; 16 — кишка; 17 — плацента; 18 — пуповина; 19 — облитерированный боталлов проток.



ступает в заднюю полую вену. Последняя впадает в правое предсердие, но так как между предсердиями имеется овальное отверстие, то часть крови устремляется из правого предсердия в левое, поэтому в правый желудочек попадает крови меньше, чем в левый. В желудочках кровь смешанная, но в правом она более богата углекислотой, так как в него попадает кровь и из передней кардинальной вены, обслуживающей область головы. Из правого желудочка часть крови поступает в легкие эмбриона, но значительное ее количество попадает через артериальный (боталлов) проток непосредственно в аорту. Аорта начинается из левого желудочка сердца; по этому сосуду смешанная кровь разносится по всему организму эмбриона: через восходящую аорту в систему сосудов передней и через нисходящую — задней частей тела. Из нисходящей аорты по пупочной артерии кровь поступает в плаценту.

Таким образом, смешение крови, содержащей кислород, с кровью, богатой углекислотой, происходит в нескольких участках организма эмбриона: при впадении пупочной вены в заднюю полую (через печеночные вены и аранциев проток), в предсердиях благодаря наличию между ними овального отверстия и при впадении боталлова протока в аорту.

У копытных животных овальное отверстие невелико, но в правом предсердии развит особый лимбус, направляющий часть крови в сторону этого отверстия. Однако некоторое количество крови (бедной кислородом) из передней и задней полых

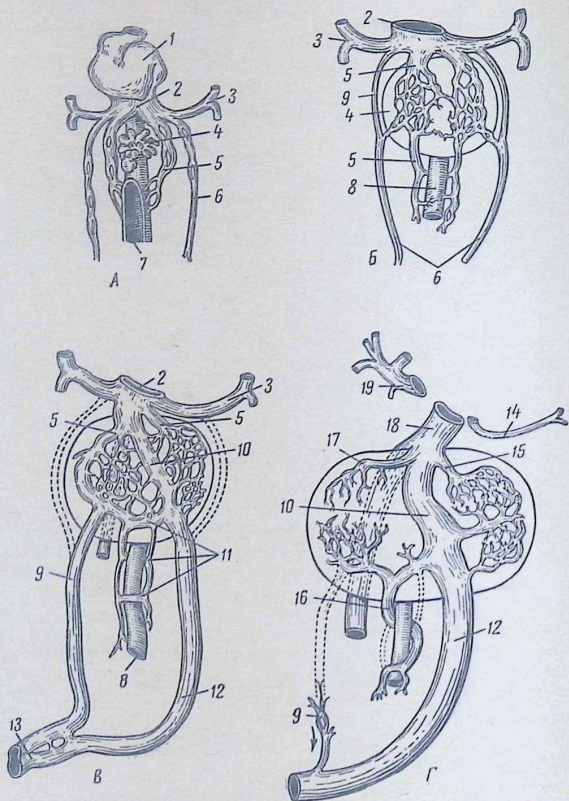


Рис. 60. Схема развития портальной (воротной) системы печени и других вен эмбрионов свиньи величины (по Пэттену):

А — 3—4 мм; Б — 6 мм; В — 8—9 мм; Г — свыше 20 мм. 1 — сердце; 2 — венозный синус; 3 — кювьеров проток; 4 — печень; 5 — желточно-брыжеечная вена; 6 — пупочная (аллантоидная) вена; 7 — желточный мешок; 8 — кишка; 9 — правая пупочная вена; 10 — венозный (аранциев) проток; 11 — анастомозы желточно-брыжеечных вен; 12 — левая пупочная вена; 13 — вены, сросшиеся в пупочном стебельке; 14 — коронарный синус сердца (левый кювьеров проток); 15 — левая печеночная вена; 16 — воротная вена; 17 — правая печеночная вена; 18 — задняя и 19 — передняя полые вены.

вен поступает в правый желудочек, откуда, как было сказано выше, направляется в боталлов проток и частично в легкие.

Из изложенного видно, что у плода существуют три провизорные структуры, которые быстро редуцируются или перестраиваются после рождения: это — овальное отверстие в межпредсердной перегородке, боталлов (артериальный) проток и аранциев (венозный) проток.

Первый вздох новорожденного расширяет легкие, увеличивает их объем. При этом в сосудах легких создается пониженное давление, в результате которого в них устремляется значительное количество крови; стенки боталлова протока спадаются, он запустевает и превращается затем в соединительнотканый тяж. Давление в правой половине сердца резко падает, а в левой благодаря притоку крови из легких повышается, поэтому клапан овального отверстия (со стороны левого предсердия) захлопывается и отверстие быстро зарастает. Сообщение между предсердиями прекращается. Закрытие клапаном овального отверстия наблюдается у разных животных в различные сроки после рождения. У свиней этот процесс часто бывает длительным и дефектным. Зарастание отверстия происходит в течение 3—5 недель, а в 17—20% случаев отверстие остается в течение всей жизни. У крупного рогатого скота зарастание может длиться до двух месяцев. У овец такая аномалия встречается реже. Длительность процесса закрытия овального отверстия является следствием одомашнивания: у диких форм млекопитающих этого не наблюдается.

С рождением животного прекращается кроветок от плаценты, пупочные вены редуцируются и превращаются в связки, запустевает аранциев проток. Срок прекращения его функции неодинаков у представителей разных видов. У лошади и свиньи система пупочной вены отличается развитой сетью капилляров в печени, и функция аранциева протока у них сохраняется дольше.

Лимфатические сосуды и узлы

Функциональное значение лимфатического аппарата заключается в собирании избытка межтканевой жидкости, в освобождении от инородных, подчас вредных элементов, распавшихся тканей и микрофлоры при прохождении лимфы через ретикуло-эндотелиальную ткань лимфатических узлов, во всасывании жировых веществ из кишечника.

Сосуды лимфатической системы делятся на крупные, средние, малые и капилляры. Лимфатические капилляры имеют тонкую эндотелиальную стенку, которая образует вздутия и бухтообразные выступы. Капилляры часто переплетаются друг с другом, образуя сплошные сети. Особенно много их там, где расположены скопления соединительной ткани — мезенхимы.

Много лимфатических сосудов находится в печени, селезенке, желудке, мозге, гаверсовых каналах костей.

Стенки лимфатических сосудов сходны по строению со стенками вен. Стенка крупных сосудов состоит из трех оболочек, она тонка и прозрачна. Число и расположение некрупных сосудов подвергается большим изменениям. Обычным явлением можно считать обилие анастомозов.

Главные лимфатические сосуды — это грудные протоки, расположенные возле аорты. Из них левый — особенно крупный, направляется в соответствующий венозный угол, между яремной и полой веной, где впадает в полую вену. Меньший сосуд — правый, направляется в правый венозный угол.

Лимфа — полупрозрачная жидкость, содержащая форменные элементы, в основном лимфоциты. Лимфа обладает способностью свертываться, но этот процесс в ней происходит значительно медленнее, чем в крови. Оттекая от кишечника во время пищеварения, лимфа приобретает молочно-белый цвет, так как вбирает много жира. Эта лимфа называется хилусом, или млечным соком. Движение лимфы зависит от поступления в нее тканевой жидкости, от подвижности окружающих сосудов и тканей.

Направлению движения способствуют многочисленные клапаны лимфатических сосудов. Иногда лимфа застаивается в тканях, и они отекают. На пути лимфатических сосудов располагаются лимфатические узлы и узелки. Все лимфатические узлы имеют более или менее сходное строение. В узле можно различить фиброзную капсулу, лимфоидную ткань, анастомозы между выносящими и приносящими сосудами. Выносящие сосуды выходят в области «ворот» узла. Построены узлы из ретикулярной ткани, которая формирует лимфоидные фолликулы, а соединительная ткань — остов узла, т. е. капсулу и трабекулы. Лимфатические щели, или синусы, выстланы эндотелием и содержат лимфоциты. Детальный анализ структуры лимфатических узлов приведен в учебниках по гистологии.

Лимфатические узлы обладают важной защитной функцией (фагоцитоз, образование антител, нейтрализация токсических веществ и др.).

Форма лимфатических узлов разнообразная, чаще округловытянутая, размещаются узлы в определенных областях тела. Некоторые из них имеют особенно удлиненную форму, похожую на плотно-рыхлые тяжи. Средняя величина узлов у крупного рогатого скота достигает 3 см. Мелкие узлы (узелки) часто образуют скопления, и в таком случае говорят о лимфатических центрах. Общее количество узлов у крупного рогатого скота исчисляется тремя сотнями. Наиболее крупные из них имеют постоянное наследственно обусловленное положение и обслуживают определенные области тела. Мелкие лимфатические узлы

не столь постоянны и могут заново образовываться в течение онтогенеза.

Зная, какую область контролирует тот или иной узел, можно по его патологическому изменению обнаружить источник инфекции. Регионарные участки лимфатических узлов иногда очень значительны, например подмышечные узлы контролируют всю грудную конечность. Некоторые группы мелких узлов, объединенные в агрегаты, образуют компактные образования, например миндалины в области глотки. Кроме обычных лимфатических узлов, встречаются «красные» лимфатические узлы, или гемолимфатические узлы, цвет которых объясняется наличием крови. Происходят они из лимфатических узлов, утративших связь с лимфатическими сосудами.

Эмбриональное развитие лимфатической системы у сельскохозяйственных животных почти не изучено; имеются лишь отрывочные сведения, касающиеся разных видов. Наиболее полно исследован эмбриогенез лимфатической системы у человека. Известно, что закладка ее происходит у эмбрионов в возрасте около двух месяцев. Вначале в определенных местах зародыша формируются мешкообразные расширения. Из них возникают лимфатические сосуды и лимфатические узлы. Одним из первых лимфатических узлов в эмбриогенезе является яремный. Начальная закладка этого узла представляет скопление небольших выстланных эндотелием сосудиков. Они являются частью первичного сосудистого сплетения, развивающегося из передних кардинальных вен. Затем сосудики теряют связь с веной и превращаются временно в слепые мешки, которые вторично вновь соединяются с венами. В течение седьмой недели эмбриогенеза мешки значительно расширяются, появляется много новых аналогичных образований, в том числе подмышечные и паховые. Грудной проток образуется из цепи мелких мешков, расположенных вдоль дорсальной стенки полости тела. На третьем месяце эмбриогенеза главные лимфатические сосуды закрепляют свое положение. В местах, где главные лимфатические сосуды впадают в вены, развиваются клапаны. Основное значение в росте мелких сосудов из первичных мешков приобретает разрастание эндотелиальных выростов, вначале сплошных, а затем становящихся полыми. Лимфатические узлы развиваются почти одновременно с сосудами.

Можно указать на два исследования по эмбриогенезу лимфатической системы у сельскохозяйственных животных: они выполнены на козах и крупном рогатом скоте. Первое принадлежит Л. А. Радеевой (1955). Ею было исследовано развитие поверхностных регионарных лимфоузлов у коз (подчелюстные, околоушные, заглоточные, шейные, подколенные). Залкадка их была обнаружена в первой половине утробного развития в форме полупрозрачных пузырьков, содержащих студенистую

ткань. Во второй половине внутриутробного развития, т. е. после 75 суток эмбриогенеза, узлы имели ясное очертание с гладкой выпуклой поверхностью. Длина их колебалась от 0,1 до 0,5 см. Весили они от 0,01 до 0,03 г. Наиболее развиты были шейные узлы. Консистенция узлов сначала рыхлая, по мере роста плода уплотняется. У плодов в возрасте 4 месяцев была сформирована капсула, содержащая коллагеновые волокна. В ряде узлов были довольно ясно развиты трабекулы и фолликулы.

У крупного рогатого скота прослежен эмбриогенез надвыменных узлов и узлов коленных складок (Л. М. Ворожцова, 1967). У плодов в 3—4 месяца названные узлы еще не оформлены и с трудом различались в окружающей ткани. К концу утробного развития лимфатические узлы приобретают специфическую форму. Консистенция их из студенистой переходила сначала в рыхлую, а затем становилась упругой. Наибольший рост узлов происходил у плода от 6 до 7 месяцев. Перед рождением плода вес лимфатических узлов снова несколько снижался. В это время происходило формирование капсулы, увеличивалось число трабекул, дифференцировалась лимфоидная ткань, намечались границы между корковым и мозговым веществом. В 9 месяцев обнаружены фолликулы. В лимфатических узлах в это время находятся клетки лимфоидного и миелоидного рядов. Недоразвитие щитовидных желез при развитии плодов нарушает эмбриогенез лимфатических узлов. У мертворожденных телят с недоразвитием щитовидных желез было обнаружено нарушение органогенеза лимфатических узлов, что проявлялось в падении их веса и замедлении формообразования.

Селезенка

Этот орган является производным спинного мезогастрия, образующегося при поворотах желудка.

В то время как селезенка взрослых животных является органом лимфоидного кроветворения, депонирования крови, разрушения эритроцитов и биологическим фильтром, в эмбриональном развитии этот орган выполняет иные функции.

У эмбрионов овец длиной около 2 см селезенка закладывается между обоими целомными листками мезенхимы вблизи дна желудка (сычуга).

Тканевая дифференцировка селезенки происходит в тесной связи с капиллярной синусообразовательной системой. В плодном периоде в этом органе происходит образование крови, но ко времени рождения эритропоэз редуцируется. В селезенке развиваются трабекулы, содержащие эластические и гладкие мышечные волокна, поэтому селезенка становится способной к сокращению (функция депонирования).

Пищеварительная система

В основу этой главы положено описание закладки и развития органов пищеварения у овец с привлечением сведений по развитию их у крупного рогатого скота и свиней. Сравнительное изучение развития органов пищеварения в течение утробной жизни дает возможность проследить становление и развитие различных, исторически сложившихся типов пищеварения сельскохозяйственных животных.

На протяжении филогенеза у жвачных животных (коровы, овцы, козы) сложился желудочно-кишечный тип пищеварения, при котором большое значение приобретает пищеварение в камерах сложного желудка.

Всеядные животные (свины) обладают кишечным типом пищеварения, в связи с этим у них большого развития достигают кишечник и поджелудочная железа.

Формирование различных типов пищеварения происходит у сельскохозяйственных животных уже в течение утробной жизни, поэтому к рождению телята, ягнята и поросята имеют пищеварительную систему определенного строения. Знание морфо-функциональных особенностей пищеварительных органов у новорожденных сельскохозяйственных животных необходимо для организации правильного кормления и воспитания молодняка.

В течение утробного развития пищеварительные органы, изменяясь морфологически, приобретают способность участвовать в обмене веществ между плодом и матерью, т. е. уже участвуют в процессах внутриутробного питания. Механизмы участия органов пищеварения плодов в процессах внутриутробного питания не являются в настоящий момент достаточно изученными. Для их расшифровки необходимо применение не только морфологических методов изучения, но биохимических и гистохимических, при помощи которых можно проникнуть в тайны обмена веществ, выявить состав секретов желудочных, кишечных и застенных желез, обнаружить появление пищеварительных ферментов, вскрыть механизмы проницаемости слизистых оболочек и ряд других процессов.

Некоторые из перечисленных методов приведены в настоящей главе.

Зародышевый период развития органов пищеварения

Образование пищеварительной системы начинается до формирования тела эмбриона на стадии поздней бластоцисты, когда зародыш имеет форму диска. Для образования первичной кишки необходимо наличие энтодермы и мезодермы. У зародышей овцы энтодерма формируется к началу 12 суток. В течение 13 суток происходит формирование мезодермы, которая

разделяется на соматический и висцеральный листочки. Энтодерма тесно прилегает к висцеральной мезодерме, образуя спланхноплеуру, из которой возникают желточный мешок и первичная кишка. Формирование желточного мешка у овец начинается с 14-го дня. В это время первичная кишка представлена только дорсальной стенкой, вентральная же стенка является желточным мешком. При формировании зародыша и образовании боковых складок первичная кишка включается в тело зародыша, постепенно отграничиваясь от желточного мешка. На 16-е сутки энтодерма замыкается на переднем конце, образуя переднюю кишку. Средняя кишка по-прежнему соединяется с желточным мешком и не имеет вентральной стенки. На 17-е сутки энтодерма замыкается на заднем конце, образуя заднюю кишку, от вентральной стенки которой отходит энтодермальный вырост аллантоиса. Он направлен вентрально и отделяется от кишки перехватом. Средняя кишка имеет широкое соединение с желточным мешком. Концы кишки заканчиваются слепо. При образовании ротового отверстия в головной части зародыша образуется стомодеальная ямка, имеющая эктодермальную выстилку и углубляющаяся по направлению к передней кишке. У овец соединение этих двух образований, т. е. вращение передней кишки в первичную ротовую полость, происходит на 19-е сутки развития. Образование анального отверстия начинается с возникновения в каудальной части зародыша «проктодеальной» ямки, также имеющей эктодермальную выстилку и углубляющейся по направлению к задней кишке. С последней тонким стебельком соединен аллантоис, имеющий вид уже вполне самостоятельного образования. На уровне отхождения аллантоидного стебелька открываются в заднюю кишку протоки вольфовых каналов. Образуется клоака, соединяющаяся с проктодеальной ямкой. Анальное отверстие на месте соединения является единым — клоачным, и только позже происходит его разделение. (Возникновение у зародышей высших млекопитающих клоаки является рекапитуляцией, или повторением в онтогенезе признаков низших млекопитающих). Анальное отверстие возникает не в конце задней кишки, а в области образования клоаки, поэтому за анальным отверстием продолжается тонкая трубка хвостовой кишки, заканчивающаяся слепо. Хвостовая кишка у овец хорошо выражена на 21-е сутки, редукция ее происходит на 26—28-е сутки.

В течение 18—19 суток происходит закладка печени. На вентральной стенке кишечной трубки за областью сердца, перед соединением кишки с желточным мешком, возникает глубокий желоб из энтодермальных клеток, вокруг которого концентрируются мезенхимные клетки. Энтодермальные клетки в виде лапчатых тяжей вырастают в мезенхиму, образуя закладку печени губчатого строения. У 20-дневного зародыша овцы, представленного на рисунке 64, закладка печени имеет уже опреде-



Рис. 61. Срез 20-дневного зародыша романовской овцы в области печени (по Давлетовой):

1 — просвет первичной кишки; 2 — энтодермальная выстилка первичной кишки, содержащая большое количество гликогена; 3 — мезенхима первичной кишки; 4 — закладка печени; 5 — камеры сердца; в стенках камер размещен гликоген; 6 — желточный мешок и гликоген в нем.

ленные очертания. На рисунке 61 показана средняя туловищная часть первичной кишки, вентральная стенка которой имеет широкое соединение с желточным мешком. Перед желточным мешком располагается закладка печени.

Соединение средней кишки с желточным мешком с возрастом сужается, превращаясь в желточный стебелек. С 22 суток у зародышей овцы начинается разделение средней туловищной кишки на пищевод, желудок и кишечник. При этом закладка печени четко оформлена, хорошо видна закладка желчного пузыря, соединенного протоком с полостью кишечника. Спереди от желчного пузыря возникает закладка поджелудочной железы.

Закладка желудка представлена вначале веретенообразным расширением кишечной трубки. Однако уже к 24-дневному возрасту желудок разделяется на две камеры. Первой за пищеводом следует камера рубца и сетки (единая), второй — камера, из которой возникнут книжка и сычуг. Кишечник в этом возрасте образует первую петлю с нисходящим и восходящим коленами (рис. 62).

В области перегиба между коленами кишечная трубка стебельком соединена с желточным мешком, в котором начинают

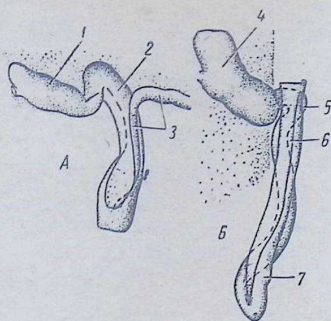


Рис. 62. Модель желудка и кишечника зародыша овцы:

А — 24-дневного; Б — 28-дневного (по Мартину): 1 — желудок двухкамерный; кишечник образует первую петлю с нисходящим — 2 и восходящим — 3 коленами; 4 — желудок четырехкамерный; 5 — нисходящее колено кишки делает первые изгибы; 6 — на восходящем колене возникает вырост слепой кишки (7).

совершаться дегенеративные процессы, приводящие к его редукции. К 28—30-дневному возрасту желудок зародыша овцы имеет все четыре камеры, расположенные цепочкой друг за другом. Нисходящее колено кишки в этом возрасте образует первые изгибы, в начале восходящего колена появляется вырост слепой кишки. С этого времени (30 дней) начинается предплодный период развития овцы.

Из описания видно, что формирование желудочно-кишечного тракта тесно связано с образованием внезародышевых органов, таких, как желточный мешок и аллантоис, имеющих непосредственное отношение

к процессам питания и обмена веществ зародыша. Первичная кишка при формировании также включается в обменные процессы. Она вместе с желточным мешком и аллантоисом принимает активное участие в углеводном обмене, так как ее энтодерма синтезирует и накапливает большое количество гликогена, необходимого в качестве энергетического материала для развития плода, в частности при формировании отделов желудочно-кишечного тракта.

По сравнению с овцой у крупного рогатого скота соответствующие стадии развития сдвинуты на более поздние сроки. Зародышевый период у крупного рогатого скота продолжается до 35-го дня эмбриогенеза. Формирование желточного мешка происходит на 17-е сутки развития, когда из энтодермальных клеток и мезенхимы образуется дорсальная стенка первичной кишки (рис. 63). В области вентральной стенки кишки формируется желточный мешок. Аллантоис появляется у зародышей крупного рогатого скота на 20 сутки. Печень закладывается на 22—23 сутки. До 27 суток образуется ротовая полость и клоака. К 28 суткам закладывается желудок.

Шульц (1964) описывает желудок зародыша крупного рогатого скота в этом возрасте как ампулообразное расширение первичной кишки, из которого в результате выпячивания отдельных участков образуются к 30 дням все четыре камеры. Фокин (1952) у зародышей крупного рогатого скота того же возраста описывает желудок, состоящий из двух камер, крани-

альная из которых дает начало рубцу и сетке, а каудальная — книжке и сычугу. Возникновение всех четырех камер он относит к 34—35-дневному возрасту.

Таким образом, к концу зародышевого периода у крупного рогатого скота желудочно-кишечный тракт оказывается на том же уровне развития, что и у овцы. Желудок разделен на четыре камеры, кишечник имеет восходящее и нисходящее колена с выростом слепой кишки, застенные железы заложены, причем печень достигла уже значительных размеров.

У свиней закладки пищеварительных органов происходят в более ранние сроки. К концу зародышевого периода, который у свиней завершается на 22—23-е сутки, органы пищеварения находятся на такой же стадии развития, как у овец и крупного рогатого скота в конце зародышевого периода, с той лишь разницей, что желудок у свиней закладывается и развивается, как однокамерный орган.

Таким образом, в течение зародышевого периода, имеющего различную продолжительность у разных представителей сельскохозяйственных животных, происходят закладка и анатомическое преобразование пищеварительных органов, в результате

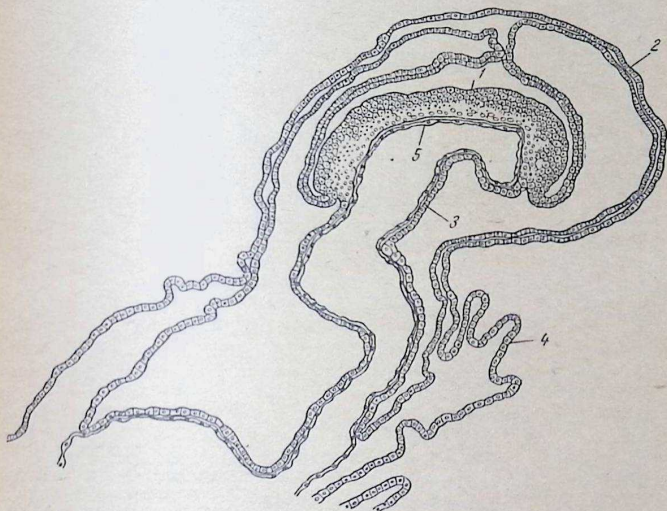


Рис. 63. 17-суточный зародыш коровы (по Шмидту):

1 — зародыш; 2 — амниотические складки; 3 — желточный мешок; 4 — трофобласт;
5 — дорзальная стенка первичной кишки.

чего к началу предплодного периода желудочно-кишечный тракт достигает одной и той же степени дифференцировки. В результате анатомических преобразований уже в зародышевом периоде выявляется родовая специфика органов пищеварения, проявляющаяся у жвачных формированием четырехкамерного желудка.

Рост и топография органов пищеварения у плодов

В течение предплодного и плодного периодов развития сельскохозяйственных животных продолжают дальнейшее формирование и рост отделов желудочно-кишечного тракта. Как уже отмечалось, у овец и крупного рогатого скота к началу предплодного периода желудок имеет все четыре камеры. Уже при закладке большей камерой оказывается рубец. Отделы желудка растут неравномерно. На рисунке 64 представлен график возрастных изменений относительного веса сычуга и рубца у плодов овец и коров, из которого видно, что в течение предплодного и в начале плодного периода интенсивно увеличиваются преджелудки, особенно рубец. Затем начинает увеличиваться сычуг, в силу чего в начале позднего плодного периода объем и вес рубца и сычуга сравниваются (у плодов овец в $3\frac{1}{2}$ —4 месяца, у плодов коров — около 7 месяцев). В течение позднего плодного периода продолжает интенсивно увеличиваться сычуг, становясь к рождению наибольшим отделом желудка. Соотношение между отделами желудка в пользу рубца еще раз изменяется после рождения в связи с переходом животных с молочной пищи на растительную.

В течение утробного развития многокамерный желудок жвачных изменяет топографию, совершая повороты, чему способствует неравномерный рост его отделов, а также рост кишечника, печени и других органов брюшной полости. Первый — горизонтальный — поворот желудка заканчивается у овец к началу плодного периода, второй — вентральный — завершается в позд-

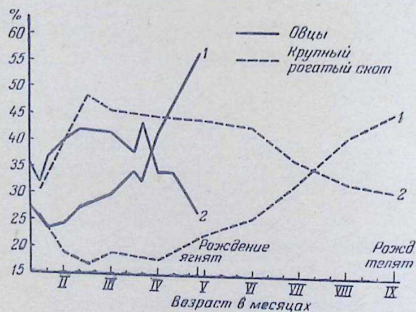


Рис. 64. График возрастных изменений относительного веса рубца и сычуга в процентах к весу желудка плодов (по Давлетовой и Васильеву):
1 — сычуг; 2 — рубец.

неплодном периоде (120 дней). При повороте желудка его отделы изменяют свое положение неодинаково. Рубец поворачивается вокруг своей оси спереди назад и вентрально. Угол его поворота составляет 140° . Сетка, следуя за рубцом, перемещается кранио-дорсально и в то же время делает поворот слева направо на $90-110^{\circ}$ вокруг своей продольной оси. Книжка и сычуг поворачиваются вентрально слева направо. Угол поворота оси равен $170-180^{\circ}$ (см. Приложение IV, фиг. 10).

Однокамерный желудок свиньи в течение предплодного периода тоже изменяет форму и совершает поворот вокруг своей продольной оси (см. Приложение IV, фиг. 11).

Значительные изменения у плодов претерпевает кишечник. Как уже отмечалось, к началу предплодного периода кишечник у овец, коров и свиней представлен одной петлей, в восходящем колене которой имеется вырост слепой кишки. Изменения начинаются с нисходящего колена, образующего витки тонкого отдела кишечника. У эмбрионов овец уже к 35—40 суткам петли тонкого кишечника собираются в клубочек. У эмбрионов крупного рогатого скота образование петель тонкого отдела начинается с 45 суток; собираются они в клубочек к 60 суткам. У свиней клубочек из петель тонкого отдела можно видеть уже у 30-суточного предплода. Образование толстого отдела из восходящего колена происходит позже. В эмбриогенезе овец формирование диска ободочной кишки начинается с 45—50 суток, коров — с 60 суток, у свиней лабиринт ободочной кишки образуется с 45 суток (см. Приложение IV, фиг. 12 и 13).

Одновременно с формированием отделов кишечника происходит и его рост. В течение предплодного периода у сельскохозяйственных животных наблюдается интенсивное увеличение веса и длины тонкого отдела. В раннеплодный период увеличивается толстый отдел, а в позднеплодный — опять несколько повышается интенсивность роста тонкого отдела (рис. 65).

В связи с формированием и ростом отделов желудочно-кишечного тракта происходит изменение топографии органов брюшной полости; большое влияние при этом оказывает печень. Печень у зародышей очень интенсивно увеличивается в размере, занимая у предплодов почти всю брюшную полость. Желудок и петли тонкого отдела кишечника помещаются между лопастями печени. С началом плодного периода рост печени начинает отставать от общего роста плода, и она уступает место растущим отделам желудка и кишечника. Из органов пищеварения наиболее равномерно растет поджелудочная железа. Увеличение ее веса идет параллельно нарастанию общего веса плода.

При сравнительном изучении формирования органов пищеварения у плодов крупного рогатого скота, овец и свиней, как уже было видно из сказанного, обнаруживается ряд общих закономерностей. К ним можно отнести закладку и образование первичной кишки и желточного мешка, последовательность

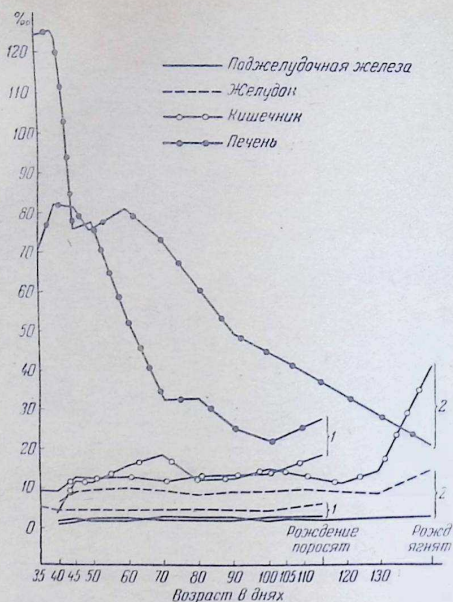


Рис. 65. График возрастных изменений относительного веса органов пищеварения в промиллях к весу плодов овец и свиней (по Давлетовой):

1 — свиньи; 2 — овцы.

формирования передней, средней и задней кишки, возникновение аллантоиса и формирование клоака, закладку печени и поджелудочной железы, последовательность образования желудка и кишечника. В результате закономерной смены формообразовательных процессов органы пищеварения сравниваемых животных к началу предплодного периода имеют много общего. Однако уже в этот ранний срок развития обнаруживается родовая специфика органов пищеварения. У жвачных к началу предплодного периода формируется четырехкамерный желудок.

Значительный рост органов пищеварения в предплодный период связан с формированием хорио-аллантоисной плаценты, обеспечивающей новые связи и увеличение обмена веществ между матерью и плодом. В плодном периоде продолжается рост органов и совершаются процессы их гистогенеза.

Родовая специфика проявляется также в различной интенсивности роста пищеварительных органов, возможно, связанной с формированием к рождению различных, исторически сложившихся, типов пищеварения.

У животных, обладающих желудочно-кишечным типом пищеварения (жвачных), к рождению усиливается интенсивность роста сычуга и кишечника, у животных с кишечным типом пищеварения (свиньи) к рождению интенсивно растут кишечник и поджелудочная железа.

Гистогенез желудочно-кишечного тракта

При закладке первичной кишки стенка ее состоит из двух слоев: энтодермы и мезенхимы. Уже у 20-дневного зародыша овцы энтодерма не однородна на протяжении кишечной трубки. В области будущего кишечника она формирует многорядный эпителий, а в области закладки желудка — многослойный и многорядный эпителий. Кишечная стенка у 20-дневного зародыша содержит большое количество гликогена, в основном располагающегося в энтодерме. Помимо кишечника, гликоген находится в клетках желточного мешка, амниона и аллантонса, в закладке печени и в стенке сердечных камер. Как уже говорилось, в конце зародышевого периода первичная кишка подразделяется на пищевод, желудок и кишечник. Стенка камер желудка и кишечника по-прежнему двухслойна. Внутренний слой — эпителий — содержит большое количество гликогена.

Вторым слоем является мезенхима; в ней происходит образование эмбриональной соединительной ткани и гладких мышечных клеток. Эти процессы начинаются в пищеводе и камерах желудка и постепенно распространяются на кишечник. По мере формирования соединительной ткани в мезенхиме происходит перераспределение клеточных элементов и появление волокнистости. Волокна соединительной ткани уже у предплодов содержат нейтральные мукополисахариды. Клеточные элементы соединительной ткани концентрируются ближе к эпителиальным клеткам.

В начале плодного периода стенка желудочно-кишечного тракта овец и крупного рогатого скота уже представлена тремя оболочками: слизистой, состоящей из эпителия и соединительной ткани; мышечной, представленной двумя слоями гладких мышечных клеток, внутреннего циркулярного и наружного продольного, и серозной оболочкой, состоящей из соединительной ткани и мезотелия, покрывающего желудок и кишечник со стороны брюшной полости (рис. 66).

В течение плодного периода развития основные морфологические изменения происходят в слизистой оболочке, что связано с формированием желез сычуга, сосочков рубца, ячеек сетки и листочков книжки, а также ворсинок, крипт кишечника и

бруннеровых желез двенадцатиперстной кишки. Соединительная ткань, располагающаяся вокруг формирующихся желез, крипт, составляющая основу ворсинок, сосочков, образует основу собственно слизистого слоя (*tunica propria*). Она содержит большое

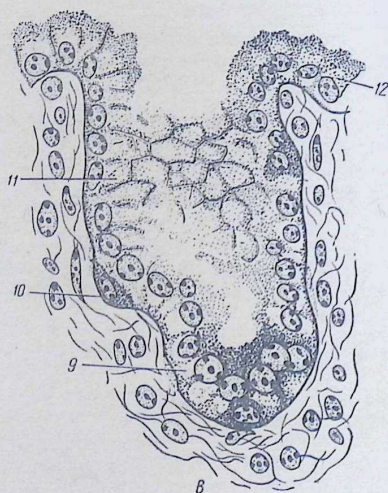
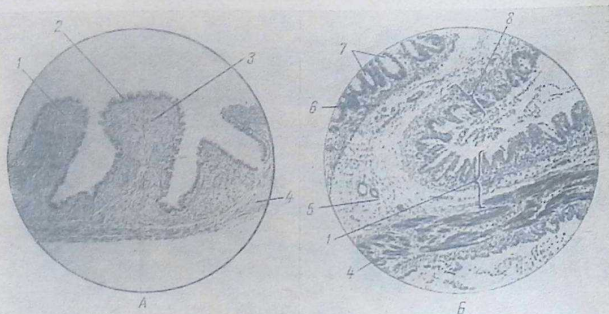
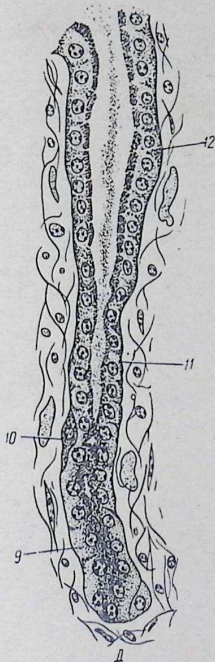
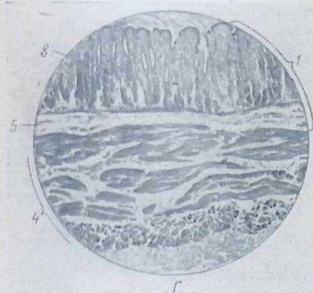


Рис. 66. Стенки сычуга пло

А — в возрасте 50 дней; Б — 90 дней; В — клеточный состав гастроны донной части сычуга новорожденного ягненка: 1 — слизистая оболочка; 2 — состав гастроны донной части сычуга новорожденного ягненка; 3 — слизистая оболочка; 4 — тельная ткань основы слизистой оболочки; 5 — мышечная оболочка, состоит из двух оболочек; 6 — гастроны; 7 — слизистый слой; 8 — главные клетки; 9 — об

количество клеточных элементов и мало волокнистых. Между собственно слизистым слоем и мышечной оболочкой соединительная ткань более рыхлая, содержит меньше клеточных элементов и больше волокон. Эта ткань формирует основу подслизистого слоя (*t. submucosae*). Мышечный слой слизистой оболочки (*t. muscularis mucosae*) возникает в сычуге и кишечнике у плодов овец к 3-месячному возрасту, а у плодов крупного рогатого скота на 5-м месяце, завершая этим образование слоев и оболочек данных органов. В преджелудках *t. muscularis mucosae* не образуется.

С возрастом у плодов в соединительной ткани стенки желудочно-кишечного тракта накапливаются мукополисахариды и появляются коллагеновые волокна, возникающие сначала в соединительной ткани серозной оболочки, затем — в межмышечной соединительной ткани и в подслизистом слое, а у поздних плодов и новорожденных ягнят — и в *t. propria* слизистой оболочки. Среди клеточных элементов соединительной ткани встречается много лейкоцитов. У ранних плодов это в основном лимфоциты, а у поздних в большом количестве появляются эозинофилы и редко базофилы. Лимфоциты между эпителиальными клетками проникают в просвет желудочно-кишечного тракта. В соединитель-



да овцы (по Давлетовой):

сычуга 90-дневного плода; Г — стенки сычуга новорожденного ягненка; Д — клеточный 2 — многослойный эпителий, в котором происходит закладка гастронов; 3 — соединительные слои гладких мышечных клеток; 5 — подслизистый слой; 6 — мышечный слой слизистой оболочки; 11 — добавочные клетки; 12 — клетки ямочного эпителия.

ной ткани стенки желудка и кишечника поздних плодов появляются также тучные клетки.

По мере дифференцировки оболочек стенки желудочно-кишечного тракта происходит их утолщение. В течение плодного периода развития наиболее интенсивно утолщается мышечная оболочка. Утолщение слизистой происходит медленнее, что, видимо, связано с процессами дифференцировки в ней железистого и всасывающего аппаратов. Только у поздних плодов, когда основная морфологическая дифференцировка завершается, толщина слизистой увеличивается, что продолжается и после рождения.

Параллельно формированию стенки желудочно-кишечного тракта происходит развитие ее интрамурального нервного аппарата. Нейробласты ауэрбаховского сплетения возникают одновременно с появлением миобластов, формирующих мышечную оболочку. В течение плодного периода нервные клетки ауэрбаховского сплетения отделов желудочно-кишечного тракта развиваются асинхронно. Более быстро дифференцируются нервные клетки в сычуге и двенадцатиперстной кишке, медленнее в преджелудках, особенно в рубце. К рождению интрамуральный нервный аппарат желудочно-кишечного тракта не достигает окончательной морфологической зрелости. Особенно отстает в развитии мейснеровское сплетение желудка и кишечника.

Кровоснабжение желудочно-кишечного тракта осуществляется ветвями чревной артерии. Основные магистральи желудка крупного рогатого скота закладываются в предплодном периоде, к началу плодного периода они сформированы, и дальнейшее их развитие идет в тесной взаимосвязи с развитием органа.

Дифференцировка железистого аппарата сычуга

К началу плодного периода развития слизистая оболочка сычуга образует продольные складки. К 50-дневному возрасту у плодов овец в сычуге насчитывается 14—15 валиковидных складок, идущих продольно от кардиальной к пилорической части сычуга в косом направлении. С возрастом количество их не увеличивается, но значительно изменяется конфигурация. Складки становятся высокими и тонкими. По мере своего роста они приобретают спиральную изогнутость, вторичную складчатость, имеющую направление от основания к верхушкам складок, а также извилистую неровность слизистой между складками. Так постепенно к рождению усложняется рельеф слизистой оболочки сычуга, увеличивающий его общую поверхность.

У плодов крупного рогатого скота в сычуге образуется 18 спиральных складок.

Начало плодного периода у овец и крупного рогатого скота знаменуется изменениями в эпителиальном слое сычуга, связанными с закладкой железистого аппарата. Эти изменения заклю-

чаются в том, что в многорядном эпителии возникают углубления. Основная мембрана при этом остается ровной. Углубления являются закладкой гастронов, т. е. морфо-физиологических образований желудка, в будущем состоящих из желудочных ямок и впадающих в них желез. Гастроны закладываются на вершинах образующихся складок слизистой оболочки. Раньше они появляются в пилорической и несколько позже в донной части сычуга. По мере закладки гастроны прогибают основную мембрану и начинают углубляться в подлежащую соединительную ткань. Эпителиальные клетки гастроны располагаются однослойно и имеют призматическую форму.

У плодов овец к 3—3½-месячному возрасту (90—105 дней) гастроны так глубоко проникают в подлежащую соединительную ткань, что почти достигают мышечного слоя слизистой оболочки, оставаясь при этом довольно широкими образованиями. Такой структуры у плодов крупного рогатого скота гастроны достигают лишь к 4—5-месячному возрасту.

В дальнейшем гастроны суживаются и постепенно приобретают форму желудочных ямок и впадающих в них трубчатых желез. Эти преобразования происходят в позднелюдном периоде: у плодов овец они выражены уже в 4-месячном возрасте, а у плодов крупного рогатого скота на 8-м месяце развития.

В момент закладки эпителиальные клетки гастроны заполнены гликогеном. Как только гастроны начинают внедряться в подлежащую соединительную ткань, в апикальной части их клеток, наряду с гликогеном, начинают накапливаться и выделяться в просвет сычуга нейтральные мукополисахариды. У плодов овец к 2-месячному, а у плодов крупного рогатого скота к 3-месячному возрасту эпителиальные клетки, расположенные в гастронах (поверхностно), приобретают цилиндрическую форму, образуя ямочный эпителий; глубже расположенные клетки становятся кубическими, превращаясь в донной части сычуга в добавочные, а в пилорической — в железистые клетки пилорических желез. Ядра эпителиальных клеток перемещаются из апикального положения в центральное, а затем в базальное, что связано с накоплением в апикальной части клеток секрета, содержащего нейтральные мукополисахариды. В секрете клеток ямочного эпителия, добавочных клеток донных желез и клеток пилорических желез нейтральные мукополисахариды сохраняются в течение всего онтогенеза. Кислые мукополисахариды появляются главным образом в клетках пилорических желез в позднелюдном периоде развития.

Гликоген в клетках гастроны убывает по мере их дифференцировки, сохраняясь в небольшом количестве до рождения.

В гастронах донной части сычуга одновременно с добавочными клетками возникают единичные обкладочные клетки. На протяжении людного периода развития обкладочные клетки малочисленны и не участвуют в выработке соляной кислоты:

в сычуге плодов овец и крупного рогатого скота она не обнаруживается. Функция их у плодов не выяснена, возможно, обкладочные клетки выполняют экскреторную роль. Кислотность желудочного сока у плодов обеспечивается молочной кислотой, получающейся при распаде гликогена, находящегося в клетках гастрона.

Главные клетки донных желез возникают из добавочных клеток у плодов овец к 3-месячному возрасту, а у плодов крупного рогатого скота на 6—7-м месяце. Их возникновение начинается с прекращения выработки в добавочных клетках нейтральных мукополисахаридов и накопления протоплазматической РНК. К этому времени в *t. proglia* появляются тучные клетки. Их гепарин служит ингибитором рибонуклеазы, что, видимо, способствует накоплению рибонуклеиновой кислоты в главных клетках, а это, в свою очередь, создает условия, необходимые для синтеза гранул пепсиногена. Биохимическими методами пепсин в гомогенатах стенки сычуга у плодов овец и крупного рогатого скота обнаруживается значительно раньше того срока, в котором гистохимически выявляются гранулы зимогена. Следы пепсина уже обнаруживаются у плодов овец в 2-месячном, а у плодов крупного рогатого скота в 3½-месячном возрасте. Вероятно, протеолитическое действие гомогената стенки сычуга ранних плодов связано не с пепсиногеном, а с протеазами, свойственными вообще живым тканям и, особенно, растущим эмбриональным тканям. Увеличение протеолитической активности гомогената у плодов овец после 100-го дня, а у плодов крупного рогатого скота после 5-го месяца эмбриогенеза, возможно, уже зависит от выработки собственно пепсиногена, так как последний начинает выявляться в главных клетках гистохимическими методами.

Наряду с пепсином в сычуге поздних плодов овец и крупного рогатого скота, как и у новорожденных ягнят и телят, выявляется химозин. До настоящего времени остается невыясненным, какими клетками сычужных желез синтезируется этот фермент.

Таким образом, у поздних плодов морфологическое развитие сычуга таково, что можно предположить функциональное значение этого органа в процессах внутриутробного пищеварения. Следует отметить, что к рождению железы сычуга являются еще не окончательно зрелыми. Наиболее развитыми оказываются пилорические железы; донные железы еще не закончили формирование. Они содержат очень мало обкладочных клеток и не вырабатывают соляной кислоты. В клетках желез, в том числе и главных, имеются глыбки гликогена, а гранулы пепсиногена содержат еще очень мало кислых мукополисахаридов, составляющих у взрослых животных биологический комплекс с белковой основой зимогена. Незавершенная дифференцировка главных клеток к рождению не снимает их функциональной значимости

у плодов и новорожденных животных. Незрелые гранулы пепсиногена новорожденных не могут переваривать растительный белок, но справляются с белками молозива и молока. У поздних же плодов гранулы пепсиногена, видимо, участвуют в усвоении белковых компонентов амниотической жидкости и веществ, поступающих в желудочно-кишечный тракт плода от плаценты гемотрофным путем благодаря экскреторной способности пищеварительных органов.

Дифференцировка слизистой преджелудков

Раньше всего слизистая оболочка начинает дифференцироваться в книжке. В начале плодного периода она уже образует листочки первого и второго порядка и начинает формировать листочки третьего порядка. У плодов крупного рогатого скота на 3-м месяце закладываются листочки четвертого порядка, а на 4-м месяце — пятого порядка (рис. 67). Сосочки на листочках формируются в течение 3—5-го месяца.

Образование ячеек на слизистой оболочке сетки наблюдается в начале плодного периода. У плодов крупного рогатого скота на 3-м месяце ячейки сетки 4-угольные, а на 4—5-м месяце возникают 5- и 6-угольные ячейки (рис. 68).

Наиболее поздно образуются сосочки в рубце. У плодов коров они проявляются в кранио-вентральной части рубца на 3—4-м месяце утробного развития, а в каудальных областях на 4½—5-м месяце. У плодов овец сосочки рубца возникают к 3-му месяцу. До этого возраста, т. е. в течение раннеплодного периода, слизистая оболочка рубца представлена соединительнотканной основой и эпителием. Последний состоит из базального, росткового слоя эпителиальных клеток, лежащих на основной мембране и имеющих многорядное расположение, и из пузырьчатых эпителиальных клеток, расположенных многослойно. Эпителиальные клетки содержат большое количество гликогена.

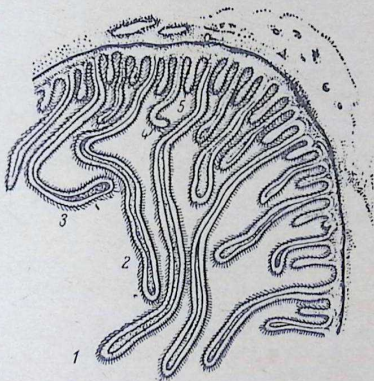


Рис. 67. Микрофото поперечного среза книжки 3½-месячного плода коровы (по З. А. Си-
линю):

1 — листочки I порядка; 2 — листочки II порядка; 3 — листочки III порядка; 4 — листочки IV порядка; 5 — закладка листочков V порядка.

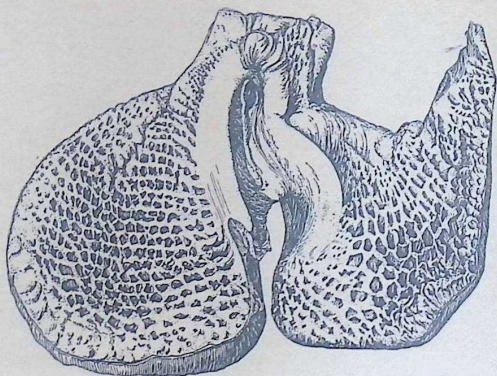


Рис. 68. Слизистая оболочка сетки и пищевого желудка плода коровы (по З. А. Силиня).

Образование сосочков рубца начинается с изменения росткового эпителия, который образует конусовидные бугорки, вдающиеся в слой пузырчатых эпителиальных клеток. Базальная мембрана под бугорками изгибается, увлекая за собой подлежащую соединительную ткань. Возникают сосочки, состоящие из многорядного эпителия, базальной мембраны и соединительной ткани. Сосочки растут, вдаваясь в слой пузырчатых клеток и как бы находясь под их защитой. На рисунке 69 можно видеть, что сосочки у $3\frac{1}{2}$ -месячного плода овцы выросли до половины эпителиального слоя. По мере роста многорядность росткового эпителия исчезает вначале на верхушке сосочка, затем по его склону и, наконец, у основания, где она сохраняется довольно долго, почти до рождения, создавая возможность для образования новых сосочков. Основная мембрана сосочков не остается ровной.

Клетки росткового слоя эпителия на базальной поверхности образуют выросты в виде язычков пламени, вдающиеся в соединительнотканную основу. С образованием сосочков из клеток росткового эпителия исчезает гликоген, а в пузырчатых клетках меняется его расположение.

К рождению сосочки рубца подрастают к самой поверхности эпителиального слоя и начинают от последнего «освобождаться». По мере их освобождения из эпителиальных клеток исчезает гликоген. Процесс «освобождения» сосочков, или «исчезновение» единого эпителиального слоя, не является достаточно изученным. Этот процесс начинается у плодов перед рождени-

ем, но в основном совершается в послеутробном развитии. У ягнят месячного возраста сосочки лежат свободно в полости рубца; они покрыты многослойным эпителием, состоящим из ряда базальных, призматических клеток, из крупных шиповатых клеток и из поверхностно расположенных клеток защитного слоя.

Формирование защитного слоя начинается у поздних плодов и заключается в накоплении в нем кислых и нейтральных мукополисахаридов; ороговения эпителия у плодов не наступает. После рождения в клетках защитного слоя рубца накапливается кератин, однако полного ороговения эпителиальных клеток не происходит.

Таким образом, у жвачных животных органогенез преджелудков не завершается к рождению. У новорожденных ягнят и телят наиболее дифференцированной оказывается книжка, затем сетка, ячейки которой уже видны на поверхности слизистой. Сосочки рубца начинают «освобождаться» от эмбрионального эпителиального слоя, на поверхности слизистой выступают лишь их верхушки. Степень дифференцировки преджелудков у жвачных к рождению связана с породностью, числом новорожденных животных в помете, а также с упитанностью матери.

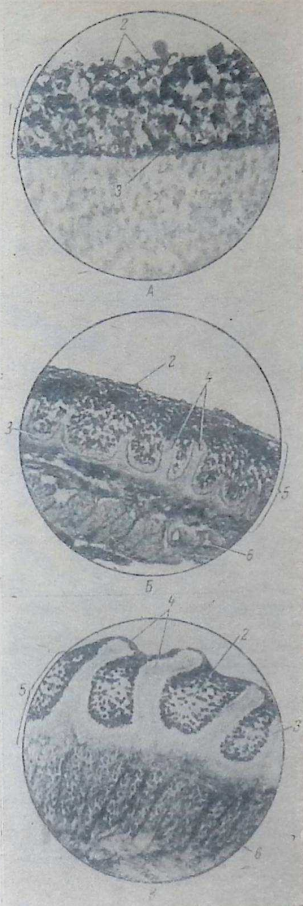


Рис. 69. Стенка рубца плодов овец (по Давлетовой):

А — слизистая оболочка рубца плода в возрасте 50 дней; Б — стенка рубца плода в возрасте 105 дней; В — новорожденного ягненка: 1 — эпителиальный слой; 2 — пузырчатые эпителиальные клетки с гликогеном; 3 — клетки росткового эпителия с гликогеном, который в дальнейшем исчезает; 4 — соединительнотканые сосочки; 5 — слизистая и 6 — мышечная оболочки.

Дифференцировка железистого аппарата желудка у плодов свиней

Процессы закладки и формирования железистого аппарата желудка у плодов свиней совершаются с той же последовательностью, что и в сычуге плодов овец и коров. Закладка гастронов желудка у свиней наблюдается в начале плодного периода и заключается в образовании углублений в многорядном эпителии. С возрастом эти углубления начинают вращаться в подлежащую соединительную ткань. Многорядность эпителиальных клеток постепенно исчезает, давая начало клеткам ямочного эпителия и добавочным клеткам желез донной части желудка, а в кардинальной и пилорической части — железистым клеткам соответствующих желез. Возникновение перечисленных клеток, обладающих признаками секреции, наблюдается у плодов свиней к 60-дневному возрасту. В этом же возрасте в донной части сычуга появляются обкладочные клетки; главные клетки возникают к 90-дневному возрасту на дне гастронов из добавочных. Признаки секреции в них наблюдаются лишь к рождению.

У новорожденных поросят активность пепсина и химозина желудочных желез значительно меньше, чем у новорожденных ягнят. У поздних плодов свиней и новорожденных поросят в желудочном соке отсутствует свободная соляная кислота.

Гистогенез слизистой оболочки кишечника

Как уже говорилось, в конце зародышевого периода у жвачных и всеядных кишечник образует первую петлю, разделяющуюся выростом слепой кишки на тонкий и толстый отделы. Стенка кишечника в это время двухслойная. Она состоит из мезенхимы и многорядного эпителия, клетки которого содержат большое количество гликогена.

В результате дифференцировки мезенхимы на эмбриональную соединительную ткань и гладкие мышечные клетки к началу плодного периода в кишечной стенке возникают слизистая, мышечная и серозная оболочки. Дифференцировка слизистой оболочки кишечника начинается в конце предплодного, начале плодного периода. Совершается она постепенно, начинаясь от двенадцатиперстной кишки и продолжаясь в кранио-каудальном направлении. Дифференцировка заключается прежде всего в изменении многорядного эпителия, связанном с закладкой важнейших микроорганов кишечника, составляющих всасывающий аппарат, — ворсинок. Закладки ворсинок представляют собой бугорки эпителиальных клеток, обращенные вершинами в просвет кишки. У овец эпителиальные закладки ворсинок появляются в начале тонкого отдела кишечника к 40-дневному возрасту, а в конечных его отделах — к 45-му дню. В толстом отделе кишечника ворсинки закладываются к 50-дневному возра-

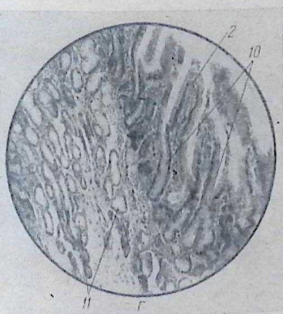
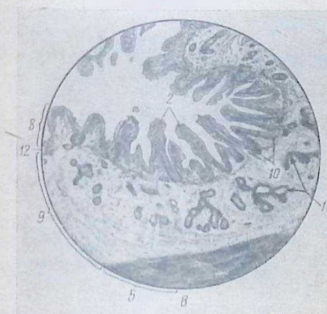
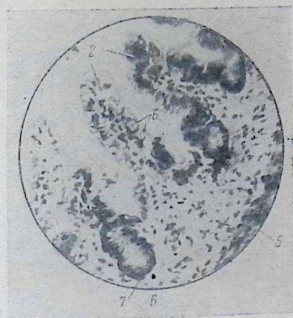
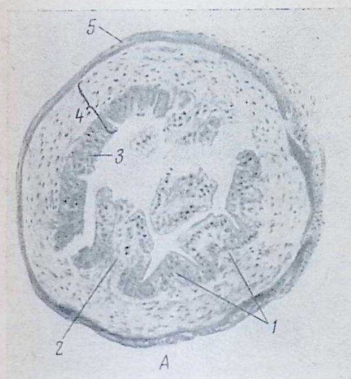


Рис. 70. Двенадцатиперстная кишка плода овцы (по Л. В. Давлетовой):

А — 44-дневного; Б — 58-дневного; В — 105-дневного; Г — новорожденного ягненок;
 1 — эпителиальные бугорки; 2 — ворсинки; 3 — эпителиальный слой; 4 — слизистая оболочка; 5 — мышечная оболочка; 6 — бокаловидные клетки; 7 — закладка бруннеровых желез; 8 — слизистый слой; 9 — подслизистый слой; 10 — крипты; 11 — бруннеровы железы; 12 — мышечный слой слизистой оболочки.

сту. Появление у плодов высших млекопитающих ворсинок в толстом отделе кишечника является рекапитуляцией. В течение раннеплодного периода (до трехмесячного возраста) развитие ворсинок у овец на протяжении всего кишечника идет одинаково и заключается в том, что в эпителиальный бугорок, раздвигая его клетки, начинает вращать подлежащая соединительная ткань. На рисунке 70, где показан срез двенадцатиперстной кишки 44-дневного плода овцы, можно видеть эпителиальный бугорок закладки ворсинки, начало проникновения в него соединительной ткани и ворсинку, уже достаточно вытянутую в результате вращаения в нее соединительной ткани. По мере роста ворсинки исчезает многорядность эпителия, клетки становятся цилиндрическими. Клетки, покрывающие ворсинки, рано приобретают четкую границу апикального края, а к 2-месячному возрасту они уже начинают образовывать каемку.

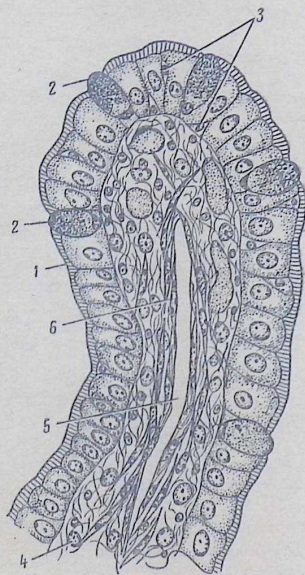


Рис. 71. Строение ворсинки двенадцатиперстной кишки:

1 — каемчатый эпителий; 2 — бокаловидные клетки; 3 — лейкоциты; 4 — соединительная ткань основы ворсинки; 5 — центральный лимфатический канал; 6 — гладкие мышечные клетки.

По мере преобразования многорядного эпителия в нем значительно убывает гликоген, заполнявший ранее всю цитоплазму клеток. Мукополисахариды накапливаются в бокаловидных клетках. Нейтральные мукополисахариды появляются в каемке эпителия, обеспечивая ее исчерченность. В дальнейшем увеличиваются плотность и поперечная исчерченность каемки, возрастает количество бокаловидных клеток. В соединительнотканной основе ворсинок увеличивается количество капилляров, появляются гладкие мышечные клетки и возникает центральный лимфатический канал. Ворсинки такого строения можно видеть в тонком отделе кишечника у овец в 3—3½-месячном возрасте. В дальнейшем, вплоть до рождения, ворсинки тонкого отдела кишечника почти не изменяются. В двенадцатиперстной кишке ворсинки относительно короткие (рис. 71). Они особенно коротки на вершухах складок слизистой, которые воз-

никают в кишечнике у плодов к $3\frac{1}{2}$ -месячному возрасту. Большой длины ворсинки достигают в подвздошной кишке, что можно видеть на рисунке 72. В толстом отделе кишечника ворсинки не достигают такого развития, как в тонком. В их основе не появляются гладкие мышечные клетки и центральный лимфатический канал. В $3\frac{1}{2}$ -месячном возрасте они относительно короткие и широкие. В дальнейшем ворсинки толстого отдела кишечника еще утолщаются и постепенно входят в состав крипт. К рождению слизистая оболочка толстого отдела становится безворсинчатой (рис. 73).

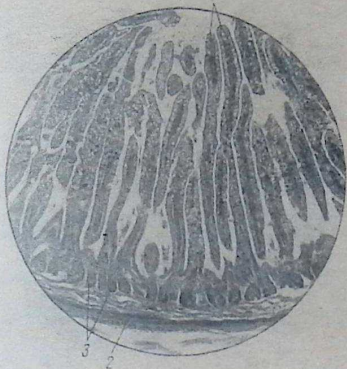


Рис. 72. Подвздошная кишка новорожденного ягненка (по Л. В. Давлетовой):

1 — ворсинки; 2 — мышечная оболочка; 3 — крипты.

Крипты возникают позже ворсинок. В тонком отделе кишечника у плодов овец они появляются к 2-месячному возрасту. Исключение представляет двенадцатиперстная кишка, в которой закладка бруннеровых желез тормозит возникновение крипт. Они появляются к 3-месячному возрасту. Закладка бруннеровых желез происходит в 2-месячном возрасте, когда эпителиальные клетки в области основания ворсинок отшнуровываются и опускаются в соединительную ткань слизистой оболочки. По мере углубления эпителиальные трубочки ветвятся, и к 3— $3\frac{1}{2}$ -месячному возрасту бруннеровы железы полностью вырастают в подслизистый слой. Их выводные протоки впадают в крипты или открываются непосредственно у основания ворсинок. Клетки бруннеровых желез у 3— $3\frac{1}{2}$ -месячных плодов овец вырабатывают и выделяют секрет, содержащий большое количество мукополисахаридов. У новорожденных ягнят увеличивается плотность расположения бруннеровых желез. Их ветвящиеся трубочки заполняют весь подслизистый слой. К рождению крипты двенадцатиперстной кишки достигают значительной длины.

В толстом отделе кишечника плодов овец крипты образуются у основания ворсинок после 2-месячного возраста. У $3\frac{1}{2}$ -месячных плодов крипты уже хорошо оформлены, их длина составляет почти половину длины ворсинок. В течение позднеплодного

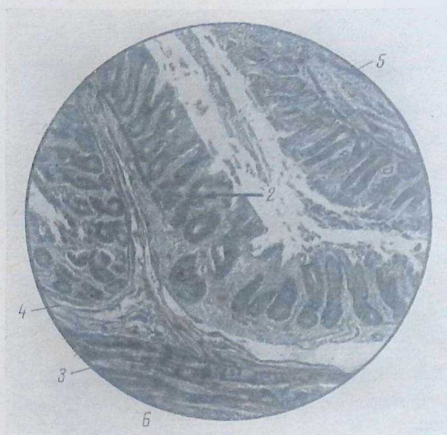
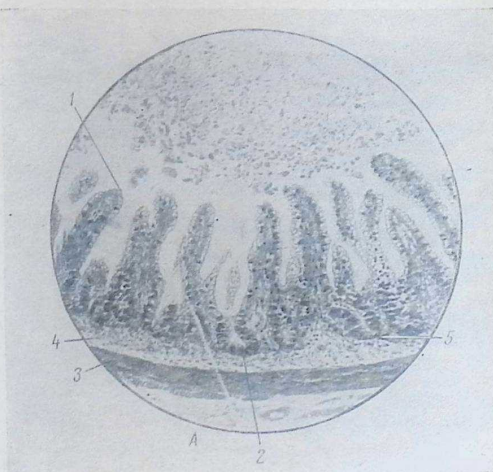


Рис. 73. Ободочная кишка (по Л. В. Давлетовой):
 А — 105-дневного плода овцы; Б — новорожденного ягненок;
 1 — ворсинки; 2 — крипты; 3 — мышечная оболочка; 4 — подсли-
 зистый слой; 5 — мышечный слой слизистой оболочки.

периода ворсинки толстого отдела кишечника изменяют свою конфигурацию и постепенно входят в состав крипт. В результате к рождению слизистая оболочка ободочной кишки не имеет ворсинок, но содержит крипты, которые по своей конфигурации несколько напоминают толстые и короткие ворсинки.

У крупного рогатого скота формирование железистого и всасывающего аппаратов слизистой кишечника также происходит в течение плодного периода. К 4-месячному возрасту в кишечнике плода имеются ворсинки, а в 5 месяцев появляются крипты.

У свиней закладка ворсинок начинается с 6 недель утробного развития. В $7\frac{1}{2}$ недель в тонком отделе уже имеются довольно длинные ворсинки, а в толстом начинается их образование. Крипты в тонком отделе и бруннеровы железы в двенадцатиперстной кишке возникают к $2\frac{1}{2}$ -месячному возрасту. С $3\frac{1}{2}$ -месячного возраста в результате мощного развития крипт начинается процесс перестройки ворсинчатой слизистой толстого отдела кишечника в безворсинчатую.

Таким образом, структура слизистой тонкого и толстого отделов кишечника поздних плодов жвачных и всеядных животных свидетельствует о возможности процессов секреции, экскреции и всасывания.

Содержимое желудочно-кишечного тракта

У новорожденных животных и человека толстый отдел кишечника заполнен содержимым — первородным калом, или меконием, от которого новорожденные освобождаются в течение первых дней жизни. Эмбриология располагает очень небольшими сведениями о том, что представляет из себя меконий, откуда он берется и какое значение имеет для развития плодов.

Содержимое в полости желудочно-кишечного тракта плодов появляется очень рано. У жвачных оно прежде всего возникает в преджелудках, а именно в рубце уже в течение предплодного периода. Содержимое рубца увеличивается по мере роста органа, достигая максимума у плодов крупного рогатого скота к 6 месяцам, а у овец к 3 месяцам. В дальнейшем содержимое рубца уменьшается, а в сычуге его становится больше.

В кишечнике содержимое обнаруживается в начале плодного периода. Оно накапливается прежде всего в подвздошной кишке, у плодов свиней с 40-го дня, а у плодов овец с 50-го дня. Затем его количество значительно увеличивается в тонком отделе кишечника. В толстом отделе кишечника содержимое появляется позже: у овец в 60—70 дней, а у свиней в 55—60 дней. Количество его здесь увеличивается в течение позднего плодного периода, когда происходит формирование собственно мекония, или первородного кала. На протяжении желудочно-кишечного тракта меняется качество содержимого. В желудке — это прозрачная, бесцветная или чуть желтоватая слизистая жидкость.

В кишечнике содержимое приобретает коричневый цвет, а в толстом отделе грязно-зеленый, что, видимо, связано с выделением в просвет кишечника желчи. Консистенция содержимого становится вязкой и плотной.

Принято считать, что меконий состоит из веществ самого пищеварительного тракта (эпителий, слизь, желчь) и из веществ, поступающих из амниотической полости при заглатывании плодом амниотических вод, содержащих эпителий амниона и эпидермис плода. Не отрицая сказанного, следует учесть, что содержимое желудочно-кишечного тракта начинает накапливаться задолго до того, как плод приобретает способность заглатывать амниотические воды (плоды овец становятся способными заглатывать амниотические воды после 3—3½ месяцев, а плоды крупного рогатого скота после 5—6 месяцев).

Содержимое пищеварительного тракта состоит не только из амниотической жидкости и продуктов пищеварительных органов, но, видимо, является и фильтратом веществ из крови и лимфы плода, проникающим в просвет желудочно-кишечного тракта благодаря экскреторной способности пищеварительных органов. Возможность проникновения веществ из крови плода в полость кишечника доказывается биохимическим анализом групповых веществ мекония*. Групповые вещества, обнаруженные в меконии телят и собак, соответствуют группе крови новорожденных (Стейси, Баркер, 1965).

Есть также и некоторые морфологические доказательства, вскрывающие механизм проникновения веществ из крови и лимфы плода в полость желудка и кишечника. Так, у ранних плодов овец в эпителии рубца образуются полости, возникающие вследствие сокращения мышечной оболочки и сжатия соединительной ткани подслизистого слоя (рис. 74). При сокращении и сжатии тканей стенки рубца вещества из кровеносных сосудов и лимфатических щелей поступают в эпителиальный слой, раздвигают эпителиальные клетки, образуют полость и попадают в просвет рубца, пополняя его содержимое. Наличие полостей в эпителии, являющихся временными микроскопическими образованиями, можно наблюдать до формирования сосочков, при появлении которых образование полостей затрудняется, и этот механизм выделения жидкости в просвет рубца сменяется другим, связанным с увеличением у поздних плодов пористости межэпителиальных пространств клеток рубца, обеспечивающей проницаемость эпителиального слоя.

Наличие содержимого в полости желудочно-кишечного тракта плодов свидетельствует об участии пищеварительных органов в межклеточном обмене, в который включены не только ткани плода, но и ткани плаценты, так как кровеносная система плода

* Групповые вещества — мукопротеиды, присутствующие в тканях и имеющие не только видовую, но и индивидуальную специфику.

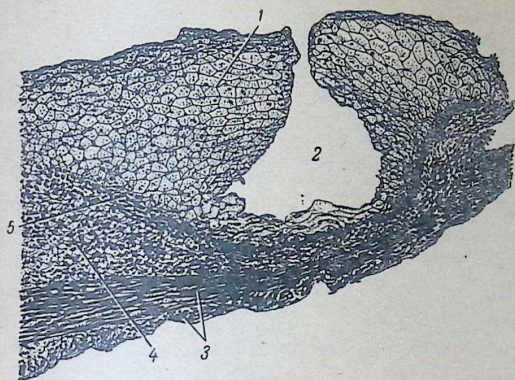


Рис. 74. Полость в эпителиальном слое рубца у 90-дневного плода овцы (по Л. В. Давлетовой):

1 — пузырчатые клетки эпителиального слоя; 2 — полость; 3 — мышечная оболочка; 4 — соединительная ткань слизистой оболочки; 5 — клетки росткового эпителия.

и дочерней части плаценты едины. В связи с этим можно предположить, что питательные вещества, поступающие из плаценты в кровь плода, а отсюда в просвет желудка и кишечника, накапливаются здесь как резервные, используемые по мере роста плода. В использовании питательных веществ содержимого желудочно-кишечного тракта большое значение имеют железы желудка и кишечника, достигающие определенного развития у поздних плодов, а также морфо-физиологическое состояние печени и поджелудочной железы.

Гистогенез поджелудочной железы

Поджелудочная железа — орган, обладающий двумя функциями: экзокринной и эндокринной. Выделяя в просвет кишечника ферменты, синтезируемые в ацинусах, она участвует в пищеварении и является крупной застенной железой пищеварительной системы. Одновременно она выделяет в кровь гормоны, вырабатываемые клетками островков, и является эндокринной железой, участвующей в углеводном обмене.

Закладывается поджелудочная железа у зародышей овец на 22-е сутки развития из дорсального и двух вентральных выпячиваний средней части первичной кишки. Дорсальная закладка дает начало телу и хвостовой части железы, вентральные — головке и главному выводящему протоку (рис. 75). Вначале клеточные массы энтодермальных зачатков врастают в подлежащую

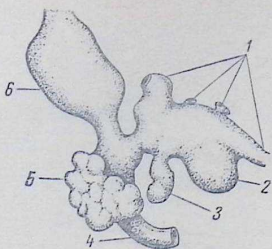


Рис. 75. Закладка поджелудочной железы и печени у зародыша свиньи (по Пэттену):

1 — печеночные протоки; 2 — желчный пузырь; 3 — вентральная закладка поджелудочной железы; 4 — двенадцатиперстная кишка; 5 — дорзальная закладка поджелудочной железы; 6 — желудок.

мезенхиму в виде сплошных эпителиальных тяжей. В предплодном периоде эти тяжи образуют однослойные неразветвленные эпителиальные трубочки. Клетки, выстилающие их, однотипны, не дифференцированы. Эпителиальные трубочки равномерно расположены среди мезенхимной ткани, из которой по мере развития образуется соединительнотканная основа поджелудочной железы. Постепенно трубочки начинают ветвиться. Количество их увеличивается, и они теснее прилегают друг к другу. В эпителии разветвленных трубочек происходит дифференцировка клеток, выражающаяся различным отношением цитоплазмы клеток к

краскам. Первыми развиваются эндокринные островки. У 30—40-дневного предплода овцы они представлены в виде клеточных почек, образующихся на стенках эпителиальных трубочек, или в виде уже отделившихся групп клеток (рис. 76). В плодном периоде образование островков происходит еще и путем дифференцировки и выселения отдельных клеток ацинусов и выводных протоков, а также превращением целых ацинусов в островковые клетки. В течение плодного периода в островках происходит дифференцировка клеток на клетки типа А и типа В. Клетки типа В занимают основную массу островка и являются поставщиками инсулина. Клетки типа А и В не имеют определенной системы в расположении, и только к рождению в более крупных островках клетки типа А в большинстве случаев располагаются в центральной части.

У плодов овец островки имеют различную форму и величину. Они компактны, четко отграничены от окружающей паренхимы тонкой соединительнотканной оболочкой. Расположены островки, как правило, внутри дольки, реже в междольковом пространстве. Вокруг и внутри них много кровеносных сосудов.

Первые секреторные (ацинозные) отделы появляются в начале плодного периода. Ацинусы представлены в виде единичных бобовидных выпячиваний эпителиальных трубочек или уже отделившихся групп клеток, замкнутых в колечки. Их клетки кубической формы имеют центрально расположенные шаровидные ядра. В цитоплазме ацинозных клеток вокруг ядра происходит накопление цитоплазматической РНК.

С возрастом размер ацинусов увеличивается. Клетки их приобретают коническую форму. В апикальной части появляются первые

гранулы зимогена, поэтому в клетках можно различить гомогенную — базальную и зимогенную — апикальную зоны (60 дней). В паренхиме железы обнаруживаются первые признаки дольчатости. Между дольками и отдельными ацинусами образуются соединительнотканые прослойки. С этого же времени в гомогенатах поджелудочной железы биохимически обнаруживаются трипсин и амилаза. С возрастом активность этих ферментов увеличивается. Липолитическая активность поджелудочной железы обнаруживается лишь у поздних плодов (130 дней), к рождению она усиливается.

К началу позднеплодного периода (90—105 дней) дольчатость поджелудочной железы ясно выражена. Ацинусы и островки расположены плотнее, количество окружающей их соединительной ткани уменьшается. Ацинозные клетки содержат много зимогена, вследствие чего ядро оттесняется в базальную часть.

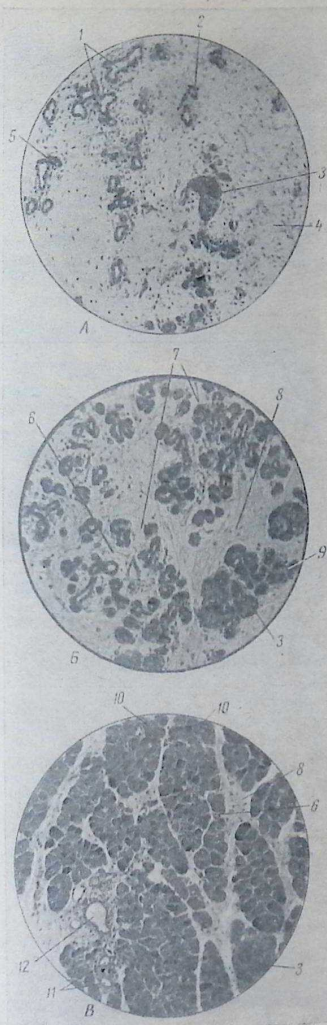


Рис. 76. Поджелудочная железа (по Л. Т. Капраловой):

А — 40-дневного плода овец; Б — 60-дневного плода; В — новорожденного ягнчика; 1 — разветвленные и 2 — неразветвленные эпителиальные трубочки; 3 — отделившиеся эндокринные островки; 4 — соединительная ткань; 5 — неотделившиеся эндокринные островки; 6 — внутридольковая соединительная ткань; 7 — дольки органа; 8 — междольковая соединительная ткань; 9 — образование ацинусов из эпителиальных трубочек; 10 — секреторные дольки железы; 11 — внутридольковые выводные протоки; 12 — междольковый выводной проток

Одновременно с появлением первых ацинусов происходит дифференцировка вставочных отделов и выводных протоков. Вставочными отделами начинается система выводных протоков. Они образованы плоскими эпителиальными клетками. К эпителию вставочных отделов относятся и центрoацинoзные клетки, появляющиеся в просветах ацинусов. Вставочные отделы собираются в систему внутридольковых выводных протоков, выстланных кубическим эпителием. Они, в свою очередь, сливаются в крупные междольковые протоки. Эпителий их образован однослойными призматическими клетками, среди которых встречаются бокаловидные клетки. Междольковые выводные протоки собираются в главный проток железы.

У новорожденных ягнят поджелудочная железа вполне сформирована. Дольки плотно прилегают друг к другу. Междольковая и межацинoзная соединительная ткань представлены тонкими прослойками. Клетки ацинусов заполнены зимогеном, содержащим трипсин, амилазу и липазу.

Кровоснабжение железы осуществляется при помощи ветвей чревной и верхней брыжеечной артерий. Венозная кровь поступает в воротную вену. От крупных кровеносных сосудов, расположенных в междольковой соединительной ткани, отходят в дольки железы мелкие ветви, распадающиеся на артериолы и капилляры, подходящие к ацинусам и островкам.

Иннервация железы осуществляется ветвями блуждающего и симпатического нервов. Мякотные и безмякотные нервные волокна подходят к сосудам, протокам, ацинусам и островкам.

Развитие поджелудочной железы у свиней совершается с такой же последовательностью, как и у овец. Разница заключается в сроках закладки и темпах развития. Закладывается железа у зародышей свиней на 15—16-е сутки. Первые ацинусы обнаружены у поздних предплодов (35 дней), островки — несколько раньше. Зимоген появляется в начале плодного периода (45 дней). С этого же времени установлено наличие трипсина и амилазы в гомогенатах железы. Липаза появляется в середине плодного периода (70 дней).

В результате ранней закладки и более интенсивной дифференцировки поджелудочная железа у поздних плодов свиней и новорожденных поросят в сравнении с овцами является более дифференцированной. Поскольку у свиней экзокринная паренхима железы занимает большую площадь органа, ацинусы у них крупнее и активность пищеварительных ферментов выше. Все это, видимо, обусловлено проявлением уже к рождению исторически сложившегося у них типа кишечно-желудочного пищеварения.

Сведений о дифференцировке поджелудочной железы крупного рогатого скота в литературе почти нет.

Гистогенез печени

У зародышей овец первичный клеточный вырост, из которого в дальнейшем образуются секреторные отделы и выводные протоки печени, возникает на вентральной стороне энтодермы первичной кишки на 18—19-е сутки. К 20-му дню закладка печени имеет определенные очертания и губчатое строение благодаря лапчатому разрастанию тяжей эпителиальных клеток. В процессе развития зачаток печени разделяется на две части: печеночную и пузырчатую, дающую начало желчному пузырю. У 22-дневных зародышей овец закладка желчного пузыря хорошо оформлена и соединена протоком с полостью кишки. Ко времени закладки печени у зародышей овец имеется хорошо развитый желточный мешок и желточный круг кровообращения. Желточные вены, одна из которых в будущем образует воротную вену, входят в закладку печени и разветвляются в мезенхиме. Помимо желточных вен, в закладку печени врастает печеночная артерия, идущая от брюшной аорты. Место вхождения этих сосудов формируется в ворота печени. В конце зародышевого периода при оформлении плацентарного круга кровообращения пупочные вены также подключаются к печеночному кровоснабжению, анастомозируя с воротной веной. Взаимодействие вошедших в закладку печени сосудов и роста эпителиальных тяжей определяет характер формирования и расположения печеночных балок и желчных протоков.

Процесс формирования печеночных балок совершается у овец в течение предплодного периода развития (30—45 дней). Печеночная артерия и воротная вена дают ветви, которые в будущем образуют междольковые сосуды. От этих попарно расположенных сосудов в дольки отходят синусоидальные капилляры, сливающиеся в центральную вену. Так образуется чудесная сеть печени, по мере формирования которой совершается процесс возникновения печеночных балок. Последние формируются из эпителиальных тяжей, состоящих из двух рядов клеток, анастомозирующих между собой и располагающихся радиально по ходу синусоидальных капилляров. Стенки капилляров состоят из эндотелиальных вытянутых клеток, прилегающих к печеночным балкам, — это звездчатые, или купферовские, клетки. Они являются посредниками между кровью и печеночными клетками, обладая способностью к фагоцитозу. Проксимальные концы печеночных балок, подходящие к центральной вене, заканчиваются слепо, а дистальные формируют желчные протоки, которые, сливаясь, дают начало междольковому желчному протоку, идущему рядом с междольковыми артерией и веной. Эти три элемента, объединенные соединительной тканью, образуют триады печени, которые у овец возникают в начале плодного периода развития (45—50 дней) (рис. 77). Триады являются междольковыми структурами, поэтому их появление знаменует форми-

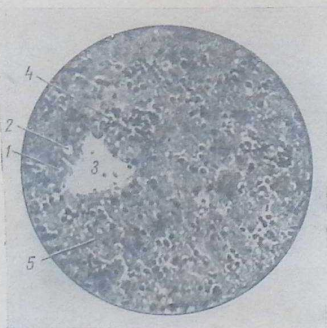


Рис. 77. Паренхима печени 50-дневного плода овцы (по М. Р. Мехтиеву):

1 — артерия триады; 2 — желчный проток триады; 3 — вена триады; 4 — гемопоэтический островок; 5 — печеночные клетки.

рование дольчатости печени. Помимо триад, в междольковой соединительной ткани располагаются собирательные вены, возникающие при слиянии центральных вен. В отличие от междольковой вены триады собирательные вены лежат единично и не содержат в своих стенках гладких мышечных клеток. Они образуют печеночные вены, выносящие кровь из печени и впадающие в заднюю полую вену. Процесс формирования дольчатой структуры печеночной паренхимы у овец продолжается до рождения, и кровеносные сосуды принимают в нем

непосредственное участие в течение всего эмбрионального развития.

Известно, что печень в течение эмбрионального развития обладает значительной кроветворной функцией. У зародышей овцы (20 дней) в мезенхиме, куда врстают эпителиальные тяжи печеночной закладки, диффузно размещаются кровяные элементы эритропозитического ряда. При формировании балочной структуры кроветворные элементы теряют диффузное расположение и концентрируются в виде эритропозитических островков, расположенных между печеночными балками. Эритропоз активно совершается в течение предплодного периода, в раннеплодном активность его снижается, а в течение позднего периода эритропоз постепенно затухает, уступая место лейкопозу, не достигающему, однако, в печени поздних плодов большой интенсивности. Таким образом, с возрастом наблюдается постепенное уменьшение количества кроветворных островков в печени, и к рождению ягнят ее кроветворная функция в основном прекращается.

Печень принимает активное участие в углеводном обмене. Гликоген в печеночных клетках виден уже с момента закладки, так как энтодермальные клетки первичной кишки, из которых развивается печень, содержат большое количество его. В течение зародышевого, предплодного и раннеплодного периодов развития количество гликогена в клетках печени невелико. Это объясняется, вероятно, тем, что значительное количество гликогена используется при росте и дифференцировке печеночной паренхимы. Начиная с позднего периода развития гли-

коген, депонированный в печени, расходуется для общих нужд растущего организма. Таким образом, у поздних плодов печень функционирует как орган углеводного обмена. К рождению количество гликогена в печеночных клетках несколько снижается, что, видимо, связано с расходом его плодом при акте рождения.

В течение эмбрионального развития в печени накапливается РНК, принимающая активное участие в синтезе белков, необходимых при росте и дифференцировке печеночных клеток. Наибольшее количество РНК наблюдается в раннем возрасте эмбриона, когда более интенсивно совершаются процессы роста и дифференцировки. С возрастом количество РНК в печеночных клетках снижается.

У новорожденных ягнят степень выраженности дольчатого строения печени и процессов кроветворения в ней связаны с породой. У гиссарских ягнят хорошо выражена дольчатость печеночной паренхимы и радиальное расположение балок в дольках. Наряду с этим у них отсутствуют островки кроветворения. У ягнят пород каракульская, советский меринос и казахская тонкорунная дольчатость печени выражена слабее. У новорожденных ягнят этих пород в печени еще сохраняются небольшие островки кроветворения. У романовских ягнят степень развития печени к рождению связана с пометностью. У одинок, двоен и троен печень развита в такой же степени, как у гиссаров, а у ягнят четверневых и пятерневых пометов печень имеет почти такую же степень развития, как печень ягнят казахской тонкорунной породы, а также пород советский меринос и каракульская.

Печень крупного рогатого скота и свиней в течение внутриутробного времени развивается с такой же закономерностью, как и у овец. Разница заключается в сроках морфо-функционального становления этого органа.

Печень крупного рогатого скота, так же как и печень овец, бедна соединительной тканью. Формирование балок в паренхиме печени у плодов крупного рогатого скота наблюдается в 3—4-месячном возрасте. Дифференцировка дольчатости паренхимы происходит со второй половины эмбрионального развития (5—6 месяцев). Гемопоэтическая функция печени у плодов крупного рогатого скота к рождению затухает. Островки кроветворения в ней у новорожденных телят наблюдаются очень редко.

Печень свиней богата соединительной тканью. В построении долек печени наряду с сосудами принимает участие и соединительная ткань. Формирование дольчатости у свиней происходит после рождения. У новорожденных поросят дольки печени еще не сформированы, и в ее паренхиме в значительном количестве сохраняются островки кроветворения, в которых активно происходят процессы гемопоэза.

Органы дыхания

Дыхательный аппарат млекопитающих начинается с носовой полости, затем следуют гортань, трахея, бронхи, бронхиолы и легочные альвеолы. Проводящие воздухоносные пути отличаются от собственно дыхательного органа — легких. Для того чтобы понять развитие дыхательного аппарата у млекопитающих, необходимо вспомнить его эволюционное развитие у позвоночных животных. Эволюционные преобразования аппарата тесно связаны с переходом водных животных на сушу, когда дыхание жабрами сменилось дыханием легкими. Как возник легочный дыхательный аппарат наземных позвоночных животных на основе жаберного дыхательного аппарата, можно установить, изучая двоякодышащих рыб, а также личинки амфибий. Зоологией и сравнительной анатомией отмечено у некоторых рыб большое сходство в возникновении плавательных пузырей и легких. Они возникают из одного и того же источника, каким является вентральная стенка первичной кишки. Плавательные пузыри такого типа имеют богатое кровоснабжение; они, так же как и легкие, по-видимому, произошли из последней пары жаберных карманов. Причиной перестройки их была смена функций. Она заключалась в том, что последние карманы задерживали заглатываемый из атмосферы воздух в тот период, когда происходило освоение рыбами прибрежных районов или при пересыхании водоемов. Длительное пребывание на берегу способствовало стабилизации такого дополнительного дыхания, позднее сделавшегося главным. Задние жаберные карманы утратили способность образовывать наружные щели и изменили направление роста на каудальное вместо латерального.

Среди костистых рыб существуют две группы: у одной плавательный пузырь утратил связь с глоткой, у другой эта связь сохраняется на всю жизнь в виде трубки (протока). Поэтому рыб по указанным признакам делят на открыто- и закрытопузырных. Открытопузырные обладают способностью выпускать избыточный газ из плавательного пузыря через проток и глотку; возможно, что некоторые рыбы могут заглатывать атмосферный воздух. Закрытопузырные регулируют объем газа в пузыре диффузией через кровеносную систему. У некоторых костистых рыб имеются в пузырях газовыделительные железы.

Хотя у большинства рыб плавательный пузырь непарный и снабжается кровью из кишечных сосудов, но существуют рыбы с парными пузырями, сообщающимися с брюшной стенкой пищевода. Кровь в эти пузыри поступает из четвертой пары жаберных артерий и попадает в сердце.

В связи со сказанным выше вполне допустима гомология таких органов, как плавательные пузыри и легкие.

Связь между легкими и глоткой у наземных позвоночных животных осуществляется через передние дыхательные пути

разной длины. Они обычно выстланы цилиндрическим мерцательным эпителием.

Легкие многих амфибий представлены мешками, сообщающимися с глоткой через гортанную щель. У хвостатых амфибий, обладающих длинным телом, от гортанной щели клегким идет трубка, в которой залегают хрящи, — это трахея. У рептилий трахея разделяется на два бронха, также имеющих хрящи в составе стенок. У них в легких можно выделить центральные части, выстланные цилиндрическим эпителием и являющиеся продолжением бронхов. Наряду с ними имеются собственно дыхательные отделы, выстланные плоским однослойным эпителием. Как у многих амфибий, так и у рептилий существуют зачатки гортани в виде хрящей около дыхательной щели. Они могут быть гомологизированы с черпаловидными хрящами, а у некоторых форм рептилий встречается и перстневидный хрящ.

Процесс развития трахей и легких из выроста вентральной стенки первичной кишки изучен хорошо. Развитие гортани происходит сложно и до настоящего времени выяснено не полностью. Дело в том, что гортань тесно связана с глоткой и с подъязычным аппаратом. В филогении млекопитающих этот орган приобрел важное значение.

Чтобы понять процесс развития гортани, следует рассмотреть вкратце ее строение. С первым кольцом трахей у млекопитающих граничит перстневидный хрящ (*cartilago cricoidea*). Он представляет собой неполное или полное хрящевое кольцо, состоящее из дорсальной пластинки и дужки, расположенное между первым кольцом трахей и щитовидным хрящом. К нему примыкают парные черпаловидные хрящи (*cart. arytaenoidea*). Они имеют вид неправильных треугольных пирамидок, связанных между собой поперечной связкой. Вентральные концы хрящей вытянуты и обращены внутрь щитовидного хряща (*cart. thyreoidea*) — непарного и самого крупного элемента гортани. Его углы вытянуты в рожки — передний и задний, которыми он сочленяется с концами больших рогов подъязычной кости (спереди) и с телом перстневидного хряща (сзади). На дне краиниального конца щитовидного хряща расположен надгортанный хрящ (*cart. epiglottis*). Он ограничивает собой широкий вход в гортань со стороны рта. Весь комплекс названных хрящей образует единый подвижный и прочный остов гортани. В нем расположены голосовые связки (струны), натянутые между выступающими голосовыми отростками черпаловидных хрящей и основанием щитовидного хряща. От их длины, толщины и напряжения зависит характер и тембр голоса. При связках имеется голосовой мускул. Снаружи на хрящах гортани расположены мелкие мускулы. От их действия зависит

сужение и расширение всего хрящевого остова гортани и в особенности голосовой щели.

В филогении наземных позвоночных от амфибий до плацентарных млекопитающих произошла эволюция гортани. У бесхвостых амфибий легкие примыкают к полости рта, трахеи нет. Но у хвостатых она существует в виде трубки с хрящами. У ротовых щели имеются обособленные хрящи, образованные жаберными дугами. Первая пара хрящей, называемых черпаловидными, ограничивает гортанную щель от глотки; другие пары расположены по трахее. У рептилий обособлен перстневидный хрящ. Гортань млекопитающих, кроме выше-

названных хрящей, имеет крупный щитовидный хрящ, лежащий краниальнее перстневидного, и надгортанник — клапанообразную складку слизистой, содержащую внутри хрящ. Гортань тесно связана с подъязычным аппаратом, что особенно ясно выражено у клоачных млекопитающих, у которых можно различить I—III жаберные дуги и копулу между дугами подъязычного аппарата. Щитовидный хрящ построен из трех пар хрящей, представляющих видоизмененные жаберные дуги. У прочих млекопитающих в основе щитовидного хряща лежат две пары жаберных дуг — вторая и третья, первая же составила основу подъязычного аппарата.

Возникновение гортани в эмбриогенезе млекопитающих начинается на стадиях наличия бранхиомерии вслед за образованием трахейно-легочного выроста первичной кишки. Процесс развития гортани лучше всего изучен на свиньях. На рисунке 78 изображена внутренняя полость висцерального аппарата зародыша свиньи

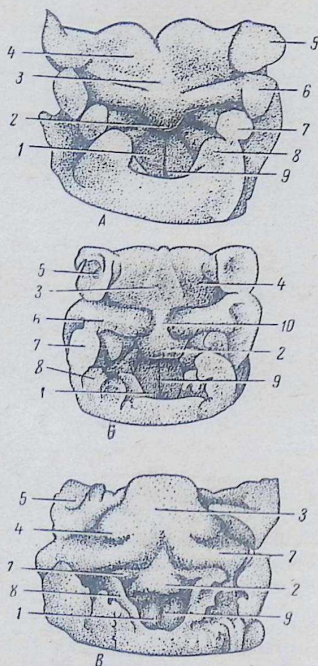


Рис. 78. Развитие гортани у эмбрионов свиньи (по Пэттену):

А — эмбрион длиной 7 мм; Б — 9 мм; В — 13 мм; 1 — черпаловидный гребень; 2 — надгортанник; 3 — непарный бугорок основания языка; 4 — зачаток боковой поверхности языка; 5 — первая, 6 — вторая, 7 — третья, 8 — четвертая жаберные дуги; 9 — глотка; 10 — копула.

трех стадий (7, 9 и 13 мм). Кроме гортани, видно образование языка, происходящего из непарного бугра, расположенного между первой и второй парой дуг. Каудальнее этого бугра между вторыми дугами виден зачаток копулы, который объединяет базальные части второй, третьей и четвертой пар дуг. Каудальнее заложен надгортанник. По обеим сторонам голосовой щели расположены черпаловидные хрящи, возникающие из черпаловидных бугорков и непосредственно связанные с четвертой и пятой парами жаберных дуг. Между черпаловидными хрящами находится голосовая щель. В медиальной части гортани имеется «слепое отверстие», расположенное сзади непарного бугра (корень языка). Это отверстие — след впячивания дна глотки, где срастаются первые и вторые жаберные дуги при образовании щитовидной железы. Щитовидный хрящ образуется с вентральной стороны. Материал для своего образования он получает от второй и третьей пар жаберных дуг. Передняя пара дуг, в которую упирается хрящ, принадлежит подъязычному аппарату.

Трахея и легкие, как совместный зачаток, возникают у млекопитающих в виде непарного выроста брюшной стенки передней первичной кишки за последними жаберными карманами. У эмбрионов овец их закладка отмечена на 18-е сутки, а у крупного рогатого скота — приблизительно на 23-е. В основе парности легких лежит бифуркация трахей. Закладываются трахея и легкие в зародышевом периоде одновременно с формированием жаберных карманов, с закладкой печени и поджелудочной железы. Первичная кишка в это время состоит только из энтодермы, поэтому и первоначальные закладки трахей и легких состоят из энтодермы. Позднее их покрывает окружающая мезенхима, которая срастается с энтодермой, и на основе энтодермального контура начинают образовываться все легочные элементы. Из энтодермальных выростов трахей — правой и левой почек — образуются первичные бронхи. Из них правый, более мощный, делится на три новых почки, а левый — на две почки. Этим предопределяется наличие в правом легком трех долей, а в левом — двух. Каждая из возникших почек, как и последующие, многократно ветвятся (рис. 79). Ветвление бронхов происходит по основным осям; позднее же, т. е. после образования основных бронхов, ветвление происходит дихотомически. При этом после дихотомии обе части растут одинаково. В результате многочисленного деления формируются бронхиальные ветви долей легкого. Энтодермальные выросты формируют эпителиальную выстилку воздухопроводящих и дыхательных путей. Мезенхимная ткань дифференцируется в межуточную соединительную ткань, в эластические волокна легких, а также в гладкие мускульные волокна и соединительнотканые элементы бронхиальных путей и кровеносных

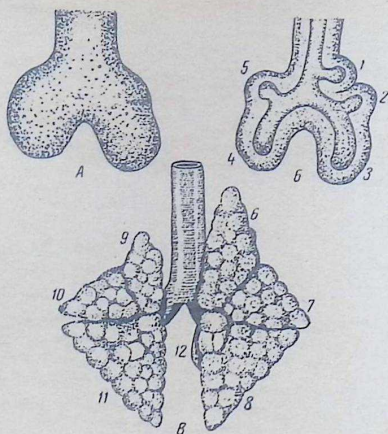


Рис. 79. Развитие легких у эмбрионов свиньи (по С. С. Бигдану):

А — стадия бифуркации трахейно-легочного выроста первичной кишки (зародыш 8 мм); Б — стадия формирования дольчатости (зародыш 11 мм); В — стадия легочных выбуханий левого и правого легкого (плод 26 мм): 1 — добавочный бронх правого легкого; 2 и 3 — энтодермические выросты (зачатки долей правого легкого); 4 и 5 — энтодермические выросты (зачатки долей левого легкого); 6 — верхушечная; 7 — сердечная и 8 — диафрагмальная доли левого легкого; 9, 10 и 11 — соответственные доли правого легкого; 12 — четвертая доли правого легкого.

сосудов. Каждая конечная (терминальная) бронхиола разветвляется на каналцы неправильной формы (альвеолярные протоки), заканчивающиеся мешком, состоящим из кубического или цилиндрического эпителия. Позднее эти мешки образуют многочисленные альвеолярные мешочки (альвеолы). Характерно, что эпителий альвеолярных мешочков становится все более тонким; параллельно этому усиливается развитие легочной кровеносной капиллярной сети. Проходящая по капиллярам кровь оказывается отделенной от полости альвеолярного мешочка лишь тончайшей пленкой цитоплазмы.

Во второй половине внутриутробного развития у эмбрионов про-

являются движения грудной клетки, подобные дыхательным.

Интересен факт частичного растяжения легочных долек, наблюдавшийся на срезах легких у эмбрионов и связанный с «вдыханием» амниотической жидкости. Основанием для такого утверждения служит опыт введения в амнион краски, которая оказалась затем в легких эмбриона. После первых вдохов в легкие проникает воздух, хотя и не во все их части.

Сложность дыхательного аппарата плацентарных млекопитающих основана на механизме их дыхания. Оно резко отличается от нижестоящих амниот. Наличие диафрагмы, а следовательно, оформленной грудной клетки играет большую роль в легочном дыхании млекопитающих. В связи с этим обстоятельством легкие приобрели дольчатость, т. е. в них образовались особые лопасти, или доли. Их появление связано с усилением активных движений грудных стенок и диафрагмы. Долевая структура легких способствует активизации акта дыхания и должна быть отнесена к прогрессивным явлениям в эволю-

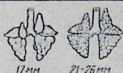
Периоды эмбрионального развития	Стадии развития легких	Вид животных		
		Крупный рогатый скот	Овца	Свинья
Зародышевый	Доболобая	 5-7мм	 5,6-7мм	 5-7мм
Предлодный	Исходная дольная	 13,5мм	 13,3мм	 13мм
	Промежуточная дольная	 20мм	 16,2мм 34мм	 17мм 21-26мм
Плодный	Типичная дольная	 12-14см	 43мм	 30мм
	Конечная дольная	 24-40см	 57мм	 11-19см
		 60-80см	 72мм	 19-26см

Рис. 80. Образование долей легких у сельскохозяйственных животных в процессе внутриутробного развития (числа на рисунке — показатели затылочно-кончиковой длины эмбриона). (по В. Н. Жеденову)

ционном развитии млекопитающих. Изменения в долях идут в соответствии с характером статики и динамики грудной клетки, которая сильно варьирует в зависимости от среды обитания и способа локомоции животных.

В образовании долей легких у крупного рогатого скота, овец и свиней наблюдается определенная последовательность (рис. 80).

Органы выделения

Органом выделения воды, солей и азотистых соединений у позвоночных животных являются почки. Кроме почек, органами выделения являются потовые железы кожи.

Чтобы понять развитие и особенности строения почек, нужно знать строение выделительных органов не только у низших позвоночных, но и у беспозвоночных. Различия в строении органов выделения последних связаны с наличием или отсутствием у них полости тела. Например, у круглых и плоских

червей нет полости тела; органами выделения у них является система каналов, разветвляющихся в паренхиме. Разветвления очень тонких каналов замыкаются клетками, обладающими жгутиками. Более крупные выводные стволы открываются наружу одним или несколькими отверстиями. Выделительный аппарат такого строения называется протонефридиальным. У червей, обладающих вторичной полостью тела (дождевые и др.), функционирует иная выделительная система — метанефридиальная. Для нее характерны связь с полостью тела, симметрия строения и сегментация. Воронки нефридиев — нефростомы имеют мерцательный эпителий. Его реснички облегчают течение жидкости внутрь канальца. У щетинконогих червей нефростомы с канальцами укреплены на задних стенках перегородок, делящих тело на сегменты. Каналы нефростом идут в следующий сегмент, где образуют витки, а отверстие канала открывается на боковой стенке тела. У ланцетника нефридиальные канальцы находятся в жаберной области, их количество доходит до 100 пар.

У низших позвоночных почки состоят из комплексов нефридий, открывающихся в проток канальцами. Нефридии объединены то в рыхлые, то в компактные органы — почки. Прогрессивное усложнение канальцев заключается в объединении их с сосудистыми клубочками, стенки которых образованы расширенной частью канальцев. Фильтрация жидкости происходит в этих клубочках — гломерулосах. Эволюция нефридиального аппарата у позвоночных в значительной мере проявляется в эмбриональном онтогенезе млекопитающих.

Строение почек у амниот более сложное, чем у низших позвоночных; особенно сложен эмбриогенез почек у млекопитающих.

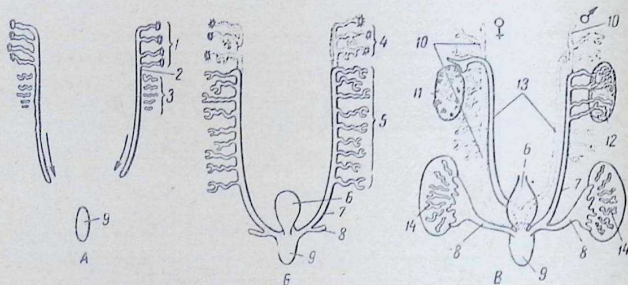


Рис. 81. Схема строения пронефроса, мезонефроса и метанефроса (по Пэттену):

А — пронефрос; Б — мезонефрос; В — метанефрос. 1 — канальцы пронефроса; 2 — проток пронефроса; 3 — закладка канальцев мезонефроса; 4 — канальцы мезонефроса с нефростомами и 5 — без нефростомов; 6 — аллантоис; 7 — проток мезонефроса (вольфов канал); 8 — метанефрический проток; 9 — клоака; 10 — дегенерирующие канальцы и проток мезонефроса; 11 — семенник; 12 — яичник; 13 — мюллеров канал; 14 — канальцы метанефроса.

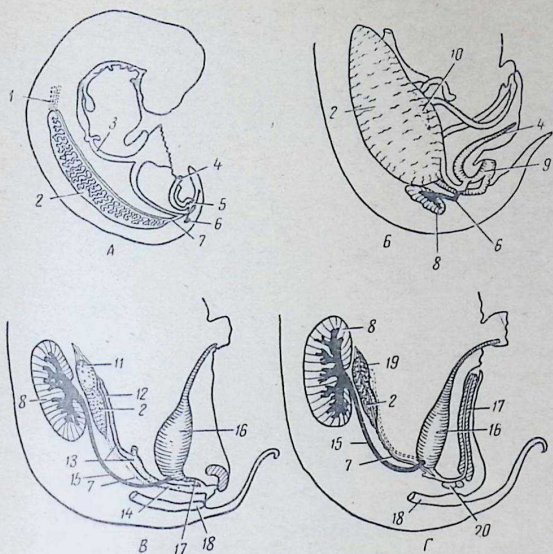


Рис. 82. Схема развития трех систем почек (с учетом их относительных размеров и расположения) (по Пэттену):

А — pronephros и mesonephros; Б — mesonephros и закладка метанефросы; В и Г — метанефрос и формирование женского (В) и мужского (Г) половых аппаратов. 1 — pronephros; 2 — mesonephros; 3 — кишка; 4 — аллантоис; 5 — клоака; 6 — проток метанефросы; 7 — проток мезонефросы; 8 — метанефрос; 9 — мочеполовой синус; 10 — половая складка; 11 — яичник; 12 — яйцевод; 13 — матка; 14 — влагалище; 15 — мочеточник; 16 — мочевой пузырь; 17 — мочеиспускательный канал; 18 — прямая кишка; 19 — семенник; 20 — предстательная железа.

ших. В зародышевом развитии плацентарные млекопитающие повторяют основные этапы онтогенезов предков. В их раннем эмбриогенезе последовательно сменяются три системы почек: предпочка (пронефрос), первичная почка (мезонефрос) и окончательная definitive почка (метанефрос) (рис. 81). Первыми возникают так называемые головные почки, или предпочки, топографически закладывающиеся у головы. У взрослых форм позвоночных предпочки существуют только у круглоротых. В эмбриональном развитии челюстноротых они закладываются лишь на короткий срок. У млекопитающих предпочки состоят из 2—3 пар канальцев (у низших позвоночных их насчитывают от 6 до 12 пар). Канальцы предпочек снабжены воронками, обращенными в полость тела эмбриона; их противопо-

ложные концы сливаются и образуют трубчатые протоки, идущие вдоль тела каудально. В некоторых случаях в предпочках обнаруживались сосудистые клубочки. При редукции предпочек нефридные воронки превращаются в воронки яйцеводов. Таким образом, часть данного провизорного органа используется для развития органов женского полового аппарата (рис. 82).

Первичная почка, или мезонефрос. Часто последние канальцы пронефроса с трудом отличимы от первых канальцев мезонефроса, поскольку в этой пограничной области в них встречаются нефростомы. Между тем типичные канальцы мезонефроса нефростомами не обладают, а оканчиваются чашеобразными расширениями — боуменовыми капсулами (капсула Шумлянского), в которых расположены сосудистые клубочки — мальпигиевы тельца, их количество впоследствии увеличивается, сегментация утрачивается, и образуются крупные первичные почки, или вольфовы тела, лежащие в туловищной области по бокам брыжейки (рис. 83). Протоки мезонефроса (пронефроса) — вольфовы каналы — доходят до клоака, из них

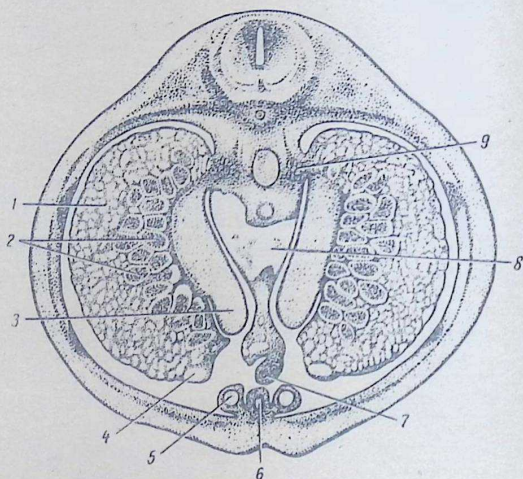


Рис. 83. Расположение первичных почек и закладок половых желез у эмбриона лошади (поперечное сечение, длина эмбриона 17 мм):

1 — первичная почка (вольфово тело); 2 — почечные клубочки; 3 — гонада; 4 — вольфов канал; 5 — пупочная артерия; 6 — урахус — остаток основания аллантаиса; 7 — кишка; 8 — задняя полая вена; 9 — закладка надпочечника.

еще в зародышевый период образуются метанефрические протоки — закладки окончательных, дефинитивных, почек (метанефрос). В вентрально-медиальном направлении от протоков мезонефроса закладываются гонады. В клоаку сначала из мезонефроса, а позднее из метанефроса по мочеточникам поступают мочевины и мочевая кислота, образуемые в организме зародыша в результате обмена веществ. Местом скопления этих продуктов служит аллантоис, выполняющий две функции: выделительную и сосудистую.

Источником образования почечных канальцев с их дериватами как в пронефросе, так и в мезонефросе являются нефротомы — сегментные ножки межуточной мезодермы. Нефротомы расположены на границе между сомитами и спланхнотомами (висцеральным и соматическим листками мезодермы). Каналец развивается из нефротомов постепенно: сначала он имеет вид пузырька, затем он удлиняется, превращаясь в каналец. Один конец канальца расширяется и впячивается, образуя почечную капсулу, а другой вытягивается и соединяется с вольфовым протоком. Быстрое развитие и рост мезонефроса приводит к редукции пронефроса, который рассматривают обычно, как звено рекапитуляции, необходимое для образования половых протоков и самого мезонефроса (головная почка играет при этом роль эмбрионального индуктора). К концу зародышевого периода функции вольфова тела (мезонефроса) затухают: происходят быстрый рост и дифференцировка дефинитивных почек.

Тазовая почка (метанефрос) возникает из двух источников. Первый из них — это каудальные протоки мезонефроса, второй — нефрогенная мезенхима, расположенная за мезонефросом.

В организме зародыша еще на стадии, определяемой по наличию жаберных карманов, на протоке мезонефроса с каждой стороны образуется дивертикул (вырост). Вокруг дистального конца дивертикула концентрируется мезенхима (нефрогенная ткань). Дивертикул расширяется и дает начало почечной лоханке. После образования лоханки развиваются ее выросты — большие почечные чашечки: краниальные и каудальные, которые разделяются на малые чашечки, образующие многочисленные тонкие выросты, радиально врастающие в нефрогенную мезенхиму; это — первичные прямые собирательные канальцы почки (рис. 84).

Зачатки метанефроса растут и сдвигаются в краниальном направлении, вытесняя задние части мезонефроса. В то же время в них происходят важные внутренние процессы дифференцировки.

Для метанефроса млекопитающих характерна сложность почечных канальцев. Каждый каналец, или нефрон, состоит из капсулы, извитой части главного отдела, прямой части главного

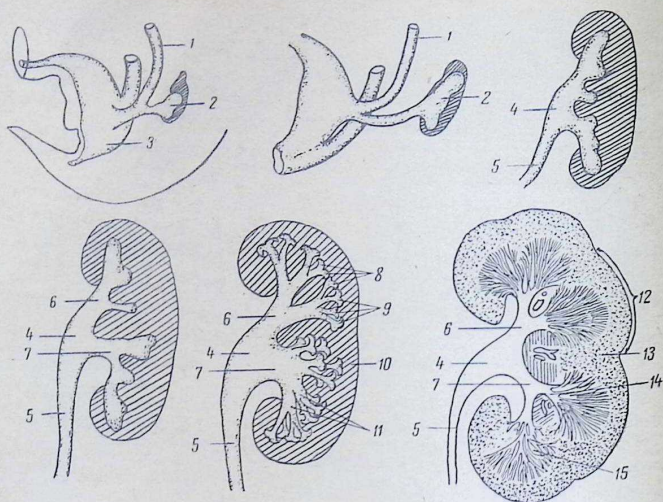


Рис. 84. Схема развития тазовой почки:

1 — проток мезонефроса; 2 — метанефрический дивертикул; 3 — клоака; 4 — почечная лоханка; 5 — мочеточник; 6 — краниальная и 7 — каудальная большие чашечки; 8 — извитые и 9 — прямые канальцы почки; 10 — метанефрос; 11 — развивающиеся малые чашечки; 12 — почечная доля; 13 — кортикальная колонка (столбик); 14 — малая чашечка; 15 — прямые собирающие канальцы.

отдела, нисходящего колена петли, восходящего колена петли, связующего отдела, собирательной трубки (рис. 85).

Такого сложного нефрона, как в метанефросе млекопитающих, у других позвоночных животных нет. Важно отметить, что петли канальцев оплетены сосудами, образованными выносящей артерией, выходящей из клубочка. Эта артерия значительно уже, чем приносящая. Высокое давление крови в клубочке способствует фильтрации жидкости из сосудов в просвет капсулы. Метанефрос содержит огромное количество нефронов; так, в почке крупного рогатого скота их насчитывается до 8 млн., в почке овец до 1 млн., у свиней до 1,4 млн. Но функция нефронов осуществляется не одновременно. В течение внутриутробного развития дефинитивные почки достигают большого совершенства, особенно в отношении увеличения числа нефронов; оно во много раз превосходит число нефронов мезонефроса.

Зачаток тазовых почек обнаружен у эмбрионов овцы на 23-е сутки развития. В 25 суток ткань метанефроса делится на

два слоя — внешний и внутренний; в начале предплодного периода появляются мальпигиевы тельца.

Понять эволюцию мочевых органов — от головных почек до туловищных и тазовых, от метамерных образований до плотных компактных органов — позволяет биогенетический закон recapитуляций и филэмбриогенезов. Можно полагать, что образование нефрогенной ткани является фактором, разрушающим сегментацию. Изменения происходят в ранние эмбриональные

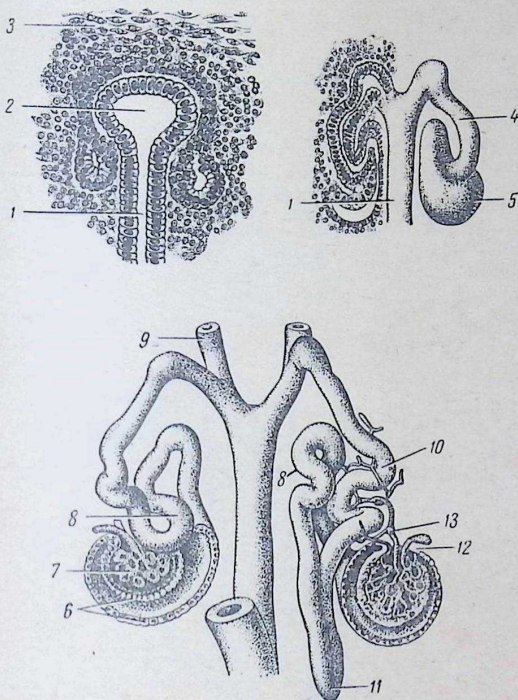


Рис. 85. Развитие нефрона definitivaльной почки:

1 — первичный собирательный канал; 2 — ампула канала; 3 — почечная капсула; 4 — почечный канал; 5 — почечное тельце; 6 — боуменова капсула; 7 — мальпигиев клубочек; 8 — извитой каналец первого порядка; 9 — прямая собирательная трубка; 10 — извитой каналец второго порядка; 11 — петля Генле; 12 — приносящая и 13 — выносящая артерии клубочка.

стадии (архаллаксис), но наряду с ними обнаруживается способ добавлений в нефронах новых структур к старым, более древним (анаболия).

С системой почек связано образование мочевого пузыря; он развивается из стенок клоаки зародыша. В начальных стадиях развития клоака бывает закрыта от внешней среды перепонкой, после прорыва перепонки клоака разделяется на две части: дорсальную, составляющую конец прямой кишки, и вентральную — полость мочеполового синуса. Оба мезонефрических протока впадают в полость мочеполового синуса, который продолжается в аллантоис.

Органы воспроизведения

Половая система млекопитающих находится в тесной генетической и топографической связи с мочевой.

Половые железы. Половые клетки — гаметы — развиваются в половых железах, или гонадах. По ранним закладкам гонад еще нельзя решить вопроса о том, что разовьется из них — яичники или семенники. Стадия «индифферентной» гонады продолжается короткое время. Ее зачаток тесно связан с мезонефросом. Закладки гонад возникают на медиальных краях обоих мезонефросов в виде складок, называемых гонадными, или половыми складками, или валиками (рис. 86). Они пост-

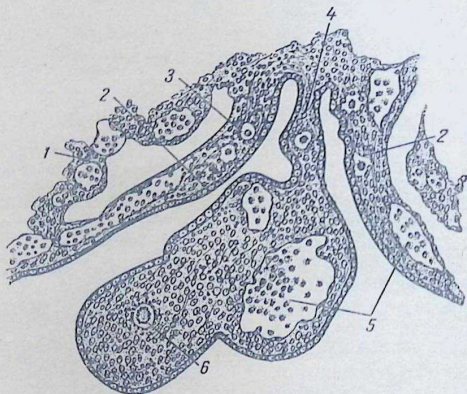


Рис. 86. Закладка гонады у эмбриона свиньи (поперечное сечение, длина эмбриона 9 мм) (по Крелингу):

1 — клубочек мезонефроса; 2 — зародышевый эпителий; 3 — первичные половые клетки; 4 — спинная брыжейка; 5 — кровеносные сосуды; 6 — кишка.

роены из мезенхимных клеток и покрыты мезотелием мезонефроса. Находясь на валике, мезотелий утолщается и приобретает вид цилиндрического эпителия (зачатковый эпителий). Валики превращаются в половую железу только в своей средней части. Из краниальных и каудальных частей развиваются связки гонады. Зачатковый, или герминативный, эпителий гонад мало отличается от глубоких частей мезенхимы: та и другая ткань имеет рыхло расположенные клетки. Там, где клетки эпителия граничат с мезенхимой, появляются более светлые округлые клетки с крупными ядрами; их рассматривают как прегаметы. В дальнейшем из них в яичниках образуются оогонии, а в семенниках спермиогонии.

У зародышей овцы породы советский меринос возникновение гонад, как отмечает Е. Ф. Поликарпова, относится к 18—20 суткам развития. Их закладка проявляется выростом на медиальной поверхности мезонефроса, состоящим из клеток с округлыми, интенсивно красящимися ядрами. У 34-суточных зародышей обнаружены гонады разной формы — одни более округлые, другие удлинённые; в гонадах округлой формы мезенхимная ткань, имеющая краевое положение, охватывает железу мощным слоем. В гонадах удлинённой формы мезенхима располагается по периферии железы более тонким слоем. Е. Ф. Поликарпова предполагает, что гонады округлой формы — это мужские, а удлинённой — женские. В 44 дня в предполагаемых гонадах самцов обнаруживаются закладки семенных канальцев. У самок гонады покрыты слабо выраженным эпителием с делящимися клетками. Углубляясь в ткань яичника, эпителий образует клеточные тяжи, в которых находятся группы светлых клеток с пузырчатыми ядрами, содержащими мелкозернистый хроматин. В 50 дней тяжи эпителиальных клеток принимают форму петель. В них располагаются светлые клетки, которые Е. Ф. Поликарпова считает предшественниками оогоний и называет «специфическими». В 58 дней в гонадах происходит отграничение зачаткового слоя, выделение корковой зоны и образование в центре их сосудистой зоны. В 69 дней обе эти зоны отчетливо дифференцированы. В корковой зоне наблюдается обильное деление клеток. Пузырчато-светлые «специфические» клетки находятся в разных фазах кариокинеза. Они располагаются поодиночке и группами вокруг сосудов. Е. Ф. Поликарпова считает их овогониями. В этом возрасте формируется волокнистая оболочка яичника (*tunica albuginea*). В 89 дней разросшаяся сосудистая зона оттесняет корковую к зачатковому эпителию. В корковой зоне образуются овоциты размером 9,7 μ , расположенные одиночно и группами (рис. 87). В некоторых местах они формируют скопления, окруженные эпителием, известные под именем пфлюгеровских мешков. Наибольшее количество овоцитов наблюдается в 92 дня. В 132 дня в яичнике выявляется сильное развитие сосудистой и нервной

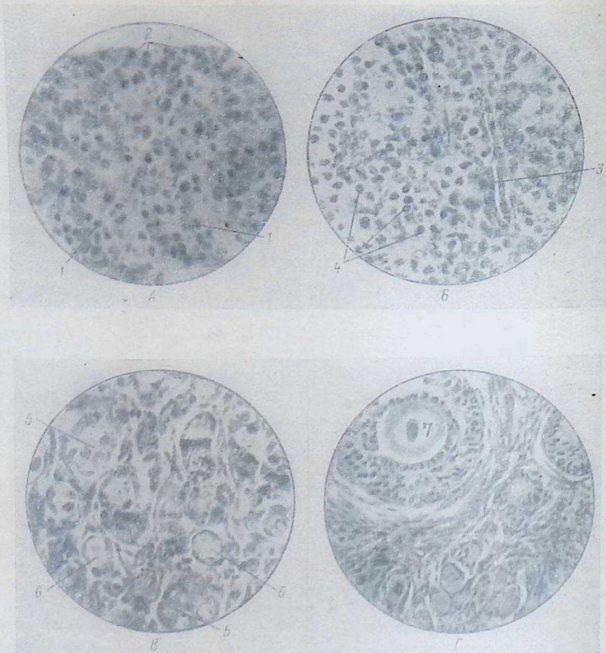


Рис. 87. Развитие яичника овец (по Е. Ф. Поликарповой):

А — предплод 44 дней; Б — плод 69 дней; В — плод 89 дней; Г — новорожденный ягненок. 1 — кортикальные тяжи; 2 — зачатковый эпителий; 3 — сосуды корковой зоны; 4 — овоциты; 5 — флюгерообразные массы клеток корковой зоны; 6 — овоциты; 7 — дегенерирующий фолликул.

сетей. Некоторые овоциты обнаруживаются и в сосудистой зоне. Вокруг них начинает образовываться фолликулярный слой. В периферической части сосудистой зоны новорожденных ягнят имеется значительное количество примордиальных (первичных) и полостных фолликулов, т. е. фолликулов, имеющих зачатки полости. У части их обнаруживаются признаки дегенерации.

Пэттен, изучавший развитие гонад в эмбриологии человека, считает, что предшественники гамет образуются в энтодерме желточного мешка и, мигрируя из него, оседают в гонадах и здесь размножаются. Эти наблюдения Пэттена и некоторых

других авторов подтверждают теорию так называемого зародышевого пути, которая основана на различии у некоторых беспозвоночных (аскарида) половых и соматических клеток. Уже первые бластомеры различимы по своим потенциям: одни являются родоначальниками телесных (соматических) клеток организма, а другие — половых. Однако многочисленные опыты показали, что соматические клетки могут создавать целые организмы. Это обстоятельство, а также факт наличия одинаковых аутосом в соматических и герминативных клетках противоречат данной теории. Дискуссия по этому вопросу еще не закончена. Приведенные примеры появления прегамет как стадий, предшествующих овогониям и спермиогониям, требуют дальнейшей разработки. «Специфические», или «особые», клетки в гонадах появляются внезапно. Кроме того, они обнаружены не только в энтодерме желточного мешка, но и в энтодерме первичной кишки, а также в мезенхиме и в эпителии гонад. Но тождественность всех этих клеток не доказана. Подавляющее большинство исследователей связывают возникновение гамет с мезодермой.

В таком виде в настоящее время нам представляется вопрос о развитии гонад и гамет. Вероятно, недалекое будущее внесет в этот вопрос большую ясность по сравнению с тем, что мы знаем теперь.

Проводящие половые пути. История происхождения проводящих путей полового аппарата самок и самцов млекопитающих была намечена в предыдущей главе. Возникновение этих путей связано с развитием всех трех систем почек. Женские половые пути, берущие начало из области нахождения пронефроса, называются мюллеровыми протоками. Мужские половые пути образуются из протоков мезонефроса и называются вольфовыми. Те и другие протоки направляются вдоль мезонефроса в клоаку. В стадиях еще индифферентных гонад существуют одновременно те и другие протоки (рис. 88). Правые и левые мюллеровы протоки перед клоакой сливаются и образуют расширенную полость и стенки будущей матки и ее производных. У передних концов мюллеровых протоков, из нейтральных гонад, развиваются яичники. Между ними и передними

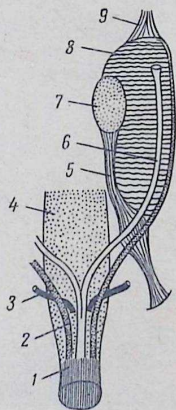


Рис. 88. Схема проводящих путей индифферентной гонады млекопитающего (по Цичману и Крелингу):

1 — мочеполовой синус; 2 — проток мезонефроса (вольфов проток); 3 — проток метанефроса; 4 — аллантоис; 5 — каудальная связка гонады; 6 — мюллеров проток; 7 — гонада; 8 — мезонефрос; 9 — передняя связка мезонефроса.

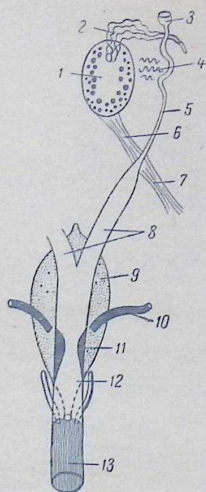


Рис. 89. Схема развития полового аппарата самок млекопитающих:

1 — яичник; 2 — эпоофорон; 3 — воронка яйцевода; 4 — пареоофорон; 5 — яйцевод; 6 — связка яичника; 7 — круглая связка матки; 8 — рога матки; 9 — мочевого пузыря; 10 — мочеточник; 11 — шейка матки; 12 — влагалище; 13 — преддверие влагалища.

концами мюллеровых протоков нет сращения, но яйца при овуляции беспрепятственно попадают в мюллеровы протоки, в их краниальные части, называемые яйцеводами. У некоторых животных расширенные раструбы яйцеводов имеют на краях ворсинки, называемые фимбриями, которые способствуют попаданию яиц в яйцеводы. У других животных раструб яйцевода, или фаллопиевой трубы, как бы охватывает яичник. Усиленный рост мюллеровых протоков связан с превращением индифферентной гонады в яичник. В краниальных отделах мюллеровых протоков некоторое время сохраняются волокнистые тельца: одно из них находится краниально и называется эпоофорон — это остаток половой складки мезонефроса; с боковой стороны обнаруживается второй — остаток каудальной части мезонефроса — пареоофорон. Эти остатки расположены в широкой связке яичника. В то время как каудальные части мюллеровых протоков, слившись, образуют матку, краниальные части их, кроме яйцеводов, формируют рога матки (рис. 89).

Яичник и яйцеводы расположены первоначально возле пронефроса, а затем происходит их передвижение в каудальном направлении.

При образовании проводящих путей полового аппарата самца устанавливается связь между извитыми семенными ка-

нальцами семенника и каналцами краниального отдела вольфова тела, образующими головку придатка семенника. При этом в средостении семенника развивается промежуточная сеть канальцев, от которой начинаются прямые каналцы, переходящие в головку придатка (рис. 90). Проток придатка и семявыносящий проток являются производным вольфова протока. Задний отдел вольфова тела редуцируется, от него сохраняется лишь ряд слепых канальцев придатка. У каудального отдела вольфова протока — семяпровода — развиваются придаточные железы полового аппарата самца: семенные пузырьки, предстательная железа и бульбоуретральные железы. Каудальнее их, но впереди мочеиспускательного канала имеется отверстие семяизвергательного протока. У всех сельскохозяйственных животных в плодном периоде происходит передви-

жение семенников — опускание их в мошонку. Опускание происходит через паховый канал приблизительно в половине плодного периода. У крупного рогатого скота этот процесс начинается у плода величиной 15,8 см, а у плода в 26 см семенники приближаются к мошонке. Паховый канал, через который происходит опускание семенника, суживается. Если сужение произошло раньше определенного срока, то семенник остается в полости тела. Это явление известно под названием крипторхизма. Крипторхизм может быть одно- и двухсторонним.

В развитии половых путей наблюдается период, когда существуют мюллеровы и вольфовы протоки. В связи с этим возникает вопрос — исчезают ли нацело мюллеровы протоки при образовании мужского пола. Оказывается, что мюллеровы протоки оставляют след в виде маленького дивертикула. Он находится в том месте, где сросшиеся мюллеровы протоки первоначально отрывались в мочеполовой синус.

Наружные половые органы, так же как гонады и проводящие пути полового аппарата, имеют индифферентную стадию, из которой позже развиваются у предплодов наружные половые органы самцов или самок. Рассмотрим ряд стадий развития наружных половых органов у свиней и овец. Индифферентные стадии лучше представлены у эмбрионов свиней, относящихся к раннему предплодному периоду. В это время удается наблюдать половые складки и половые выступы, между которыми выдается будущий орган — клитор или пенис. Область, где происходит развитие этих органов, располагается впереди анального отверстия между бедрами. Половые выступы преобразуются у самцов в мошонку, а у самок в наружные половые губы. Позднее клитор продвигается ближе к анальному отверстию, а пенис к пупочному канатику (рис. 91).

Развитие наружных половых органов у овец проявляется в стадии около 34 суток. К этому сроку (у каракуля) наступает дифференцировка гонад. У овец, как и у свиней, гомологичные органы самцов и самок (клитор, пенис) отличаются топографическим положением. У самцов промежность длинная, ясно очерченная швом. У самок благодаря сближению половых

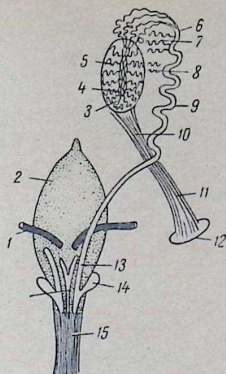


Рис. 90. Схема развития полового аппарата самцов млекопитающих:

1 — мочеточник; 2 — мочевой пузырь; 3 — семенник; 4 — сеть семенника; 5 — канал семенника; 6 — придаток семенника; 7 — каналы придатка; 8 — слепые каналы придатка; 9 — проток придатка; 10 — связка семенника; 11 — паховое кольцо; 12 — семявыводящий проток; 13 — семенной пузырек; 14 — мочеиспускательный канал.

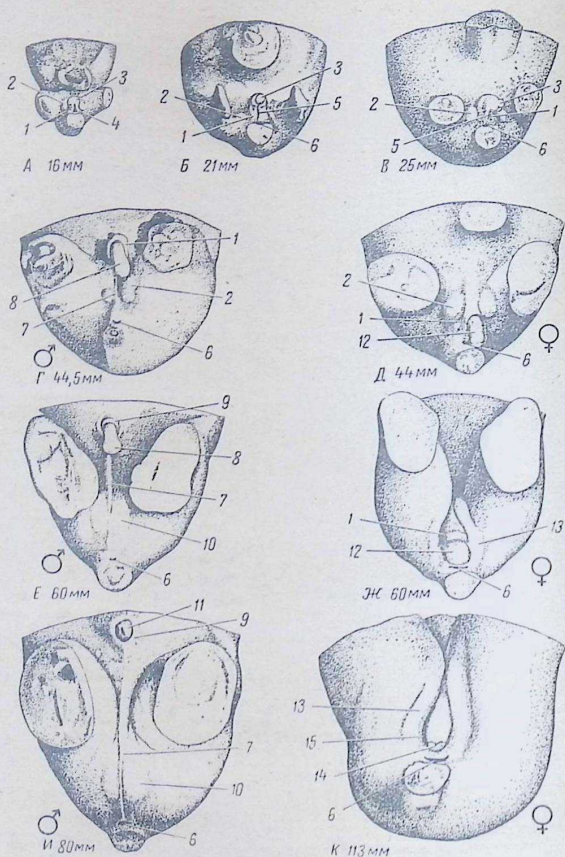


Рис. 91. Развитие наружных половых органов у эмбрионов свиньи (по Пэттену):

А, Б, В — индифферентные стадии; Г, Е, И — самцы; Д, Ж, К — самки.
 1 — половая складка; 2 — половое возвышение; 3 — половой бугорок;
 4 — проктодеум; 5 — мочеполовое отверстие; 6 — анус; 7 — шов; 8 — пенис;
 9 — препуций; 10 — мошонка; 11 — головка пениса; 12 — клитор; 13 — большие половые губы; 14 — головка клитора; 15 — малые половые губы.

губ с анальным отверстием промежности почти нет. Гомология губ и половин мошонки ясно выявляется у плодов свиней и овец.

Развитие наружных половых органов у крупного рогатого скота происходит на более поздних возрастных стадиях, чем у овец. Наличие индифферентных стадий в развитии органов полового аппарата и сравнение первых стадий их развития у разных полов свидетельствуют о ряде гомологичных частей полового аппарата самок и самцов. Особенно отчетливо это выражается в развитии пениса и клитора. Подобная гомология может приводить при некоторой гетерохронии в развитии наружного полового аппарата к ложному гермафродитизму. Чаще это бывает у свиней, когда зачатки органов одного пола отстают в развитии, а зачатки другого пола опережают или, наоборот, почти редуцируются. Что касается гонад, то они при этих процессах могут сохранять свои основные признаки. Если признаки того и другого пола сохраняются в гонадах и отражаются на строении наружных половых органов, то возникает истинный гермафродитизм. Известны случаи, когда одна из гонад была яичником, а другая развивалась в семенник. Подобные случаи чаще наблюдаются у плодов при отдаленной гибридизации.

Железы внутренней секреции

Эти железы морфологически и топографически весьма своеобразны. При описании их либо объединяют в одну группу (как и в данной книге), либо рассматривают одновременно с теми системами органов, с которыми они связаны по топографическому или функциональному признаку. По своему происхождению и локализации железы внутренней секреции могут быть подразделены на следующие группы: 1) группа производных глоточно-жаберной области, 2) группа мозговых придатков, 3) группа надпочечника. В некоторых органах имеются, кроме того, специальные эндокринные очаги, например, в поджелудочной железе — островки Лангерганса, в семеннике и в яичнике так называемые интерстициальные клетки. Железы внутренней секреции не имеют протоков и выделяют свои инкреты (гормоны) непосредственно в лимфу или в кровяное русло. Гормоны отличаются от других секретов тем, что они имеют постоянный химический состав и оказывают специфическое избирательное действие. Значительная иннервация и васкуляризация желез внутренней секреции еще раз свидетельствуют о наличии тесной взаимосвязи между гуморальными и нервными факторами.

Несмотря на то, что функции подавляющего большинства желез внутренней секреции выявлены, остается несколько спорной роль одной из больших желез жаберно-глоточной области (браниогенных), тимуса, вилочковой, или зобной, железы. Ее

часто включают в раздел лимфо-эпителиальных органов. Мы относим ее к группе желез внутренней секреции глоточного происхождения, во-первых, по принципу ее возникновения и развития, во-вторых, в связи с отсутствием в ней выводных протоков и в третьих, по целостности влияния на развитие плодов.

Железы глоточно-жаберной области

Эмбриональные преобразования глоточно-жаберной области, в результате которых возникает ряд важных органов у млекопитающих, представляют большой интерес. В закладке этих органов проявляются рекапитуляция, цепь сложных последовательных процессов.

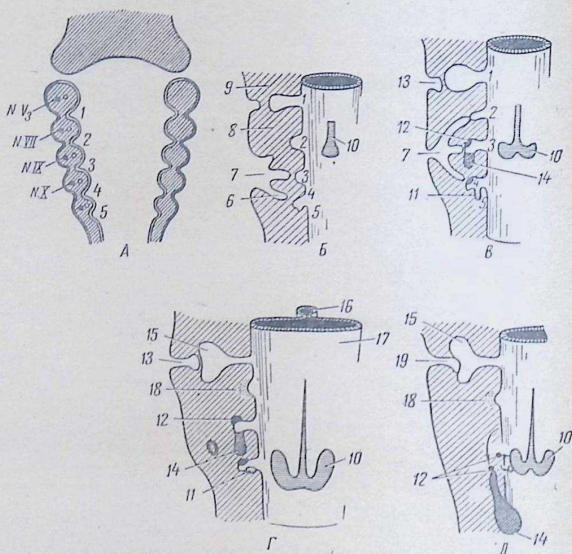


Рис. 92. Схема развития дериватов жаберной области передней кишки:

А — стадии жаберных карманов и жаберных дуг; Б — стадия закладки щитовидной железы и образования шейного синуса; В — стадия закладки тимуса и парацистовидных желез; Г — закладка кармана Ратке, образование полости среднего уха и евстахиевой трубы; Д — развитие тимуса, парацистовидных желез ульtimoбронхиальных желез. 1—5 — пять пар жаберных карманов; NV₃, NVII, NVIII, NX — черепномозговые нервы соответствующих пар; 6 — четвертый жаберный наружный карман; 7 — шейный синус; 8 — подъязычная и 9 челюстная дуги; 10 — щитовидная железа; 11 — ульtimoбронхиальное тельце; 12 — парацистовидная железа; 13 — наружный слуховой проход; 14 — тимус; 15 — барабанная полость; 16 — карман Ратке; 17 — передняя кишка; 18 — миндалина; 19 — барабанная перепонка.

В энтодерме глоточной области млекопитающих, как и всех позвоночных животных, образуются жаберные карманы. Навстречу им образуются ямки кожной эктодермы. Число пар карманов доходит до пяти, при этом последняя пара имеет большей частью рудиментарный характер. Уплотненная мезенхима образует между карманами жаберные дуги, в которых расположены ветви черепно-мозговых нервов и кровеносных сосудов (рис. 92). Глоточные карманы у животных, дышащих жабрами, открываются наружу, образуя жаберные щели. У животных, дышащих легкими, латеральные части карманов прикрыты энто- и эктодермическими перепонками, которые открываются наружу у млекопитающих сравнительно редко.

Жаберные дуги образуют челюсти, подъязычный аппарат и гортань, а из стенок глотки и жаберных карманов развиваются парные производные. Ими являются щитовидные и парашитовидные железы, крайние жаберные тельца и крупная железа — тимус.

Щитовидная железа образуется раньше других глоточных желез, как непарный вырост вентральной стенки глотки. У некоторых низших позвоночных (личинки круглоротых) выросты на брюшной стенке глотки напоминают эндостиль ланцетника, состоящий из желобка, покрытого мерцательным эпителием, служащим для передвижения пищевых частиц внутрь. Желобок простирается вперед от места закладки в виде непарной борозды. Ко времени метаморфоза личинки желобок превращается в пузырек, имеющий внутри фолликулы — зачаток щитовидной железы. У прочих позвоночных стадия желобка выпала, но сохранился непарный вырост глотки. Вырост развивается в специфическую ткань и образует парные доли — крылья. У некоторых млекопитающих эти доли железы связаны перемычкой, у других они отшнуровываются друг от друга. На рисунке 93 показана последовательность развития ткани щитовидной железы.

Фолликулярные клетки железы выделяют коллоид — сложный, содержащий йод гликопротеид. Щитовидная железа образует несколько гормонов, из которых наиболее изучен тироксин. В зародышевый период фолликулы в железе не образованы, и ранние эмбрионы получают гормон от матери. В предплодном и плодном периодах происходит рост и дифференцировка щитовидной железы. Ее весовой рост иллюстрируется таблицей 5.

Интересны данные графы, касающиеся изменений относительного веса железы. За срок от 53 дней эмбриогенеза и до рождения относительный вес железы падает. Максимальный показатель абсолютного веса обнаружен у 4-месячных плодов; в 5½ месяцев и некоторое время после рождения вес бывает меньшим. Поскольку аналогичное явление наблюдается и при развитии других (несельскохозяйственных) животных, то

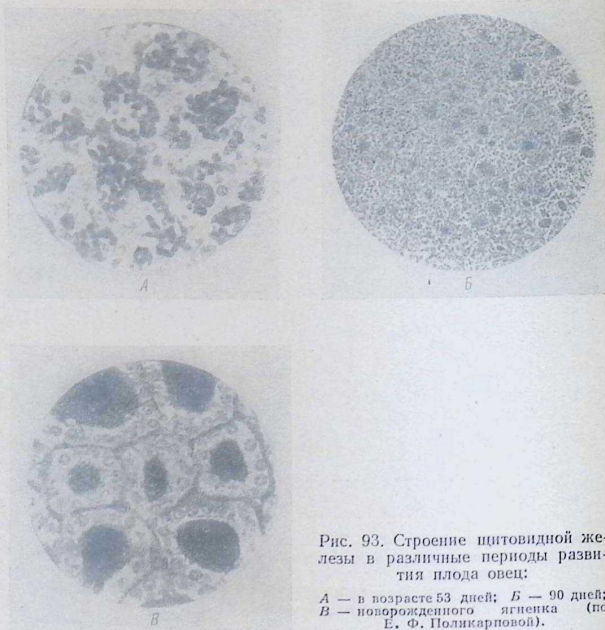


Рис. 93. Строение щитовидной железы в различные периоды развития плода овец:

А — в возрасте 53 дней; Б — 90 дней;
В — новорожденного ягненка (по
Е. Ф. Поликарповой).

надо полагать, что для плодного периода характерна функциональная активность железы.

Преобразование эпителиальных клеток в зачатке железы начинается уже у двадцатидневного зародыша овцы. У плодов каракульских овец в конце предплодного и начале плодного периода (42—45 дней) ткань железы заполняется плотными эпителиальными тяжами. Цитопlasма многих клеток содержит многочисленные вакуоли, свидетельствующие о начале секреторной функции. На 53-й день внутри тяжей и скоплений эпителиальных клеток появляется пенистое содержимое, а в клетках — капли коллоида. В этой стадии вся железа пронизана сетью капилляров, а клетки находятся в состоянии интенсивного деления. У 2-месячных плодов из эпителиальных тяжей образуются ясно очерченные фолликулы разных размеров, выстланные кубическим или цилиндрическим эпителием. У плодов 3-месячного возраста диаметр фолликулов достигает 53 микронов, они состоят из кубического и отчасти цилиндрического

Таблица 5

Вес щитовидной железы у эмбрионов овец и новорожденных ягнят
(по М. С. Мицкевичу)

Возраст эмбрионов и ягнят	Вес тела (в г)	Вес щитовидной железы	
		абсолютный (в мг)	относительный (к весу тела, в %)
Эмбрионы			
53 дня	23,8	11,9	0,462
3 месяца	534,0	318,8	0,597
4 >	2019,0	918,0	0,459
4 ¹ / ₂ >	2200,0	650,0	0,295
Ягнята			
2—3 дня	4833,0	836,0	0,173

эпителия с крупными ядрами. Многие фолликулы наполнены оксифильным или базофильным коллоидом. У плодов в 4—5 месяцев при максимальной относительной массе железы фолликулы становятся более крупными, секретирующими (М. С. Мицкевич). Оксифильный коллоид из клеток поступает в просвет фолликулов (Е. Ф. Поликарпова). Введение его внутрь фолликулов преобладает над выведением его из фолликулов в кровеносные сосуды.

Тимус (вилочковая, или зубная, железа). Зачатки тимуса возникают из эпителия стенок третьих, иногда четвертых пар жаберных карманов. У рыб этот орган остается на месте своего возникновения, а у наземных форм позвоночных он разрастается вдоль шеи и достигает области сердца. У низших позвоночных зачатки железы образуются большим числом пар жаберных карманов. Таков же процесс образования этой железы и у птиц, у цыплят она прощупывается в виде четкообразных вздутий. У млекопитающих эта железа возникает преимущественно из энтодермального эпителия спинной части жаберных карманов. Из двух отделов железы — шейного и сердечного — у разных млекопитающих бывают развиты либо оба, либо один — сердечный отдел. Дифференцировка ткани тимуса происходит в плодном периоде, и ее значение в развитии организмов более всего проявляется в этот период, а также в ранний период постнатального онтогенеза. Особенность эмбриональной дифференцировки зубной железы заключается в том, что сначала она имеет вид клеточных тяжей, затем становится дольчатой. Каждая долька дифференцируется на корковую зону, обильно инфильтрированную лимфоцитами, и мозговую. Ткань железы богата специфическими клетками — тимоцитами, имеющими сходство с лимфатическими клетками. Особенно

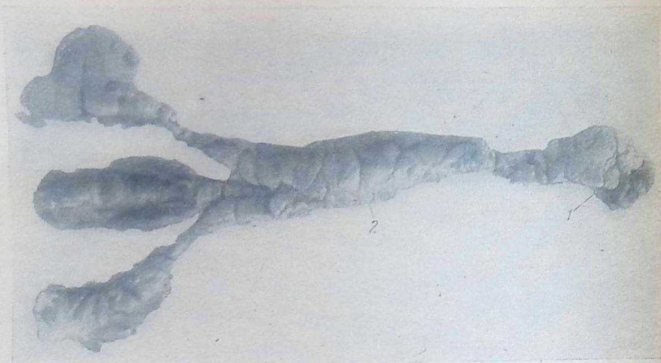


Рис. 94. Общий вид зобной железы плода овцы в возрасте 95 дней (по Н. Н. Жуковскому):

1 — грудная и 2 — шейные доли.

много тимоцитов содержит корковое вещество долек тимуса. В мозговом веществе долек образуются своеобразные эпителиальные структуры — тельца Гассалья.

У эмбрионов овец и других жвачных животных в конце плодного периода зобная железа массивная и подразделяется на парную шейную и грудную доли. Ее непарная грудная доля образуется из слияния разрастающихся правой и левой каудальных частей железы (рис. 94).

Имеется много работ, в которых обсуждается вопрос об эндокринной функции зобной железы. Существует предположение о значении этого органа в процессах иммуногенеза плодов и новорожденных. Ранняя экстирпация тимуса приводит животных к истощению и смерти. Этот факт говорит о ее большом значении для жизнестойкости организма, особенно в плодном и раннем постнатальном периоде. Загадочными образованиями до сих пор остаются тельца Гассалья, хотя процесс ороговения, которому они подвергаются, позволяет отрицать их большое значение.

Стенки жаберных карманов образуют также мелкие парные железы и тельца. К первым относятся парашитовидные железы. Они возникают чаще всего из эпителия четвертых пар жаберных карманов; их можно обнаружить около вентрально-латеральной стенки глотки, если они, что часто бывает, не вошли в состав щитовидных желез. Парашитовидные железы выделяют также коллоид, образующий мелкие капли, величиной с просыное зерно. Удаление этих желез приводит к резким

функциональным нарушениям, связанным в первую очередь с нарушением кальциевого обмена.

Задние, рудиментарные, жаберные карманы образуют более мелкие тельца, называемые ультимобранхиальными (крайними жаберными). Их функция не установлена.

Группа мозговых придатков (эпифиз и гипофиз)

Эпифиз, пинеальная, или шишковидная, железа развивается как вырост крыши промежуточного мозгового пузыря. Интересно, что в этом месте промежуточного мозга у некоторых современных и ископаемых рептилий располагается добавочный третий «теменной» глаз. При образовании эпифизарного выроста в нем образуются эпителиальные тяжи, содержащие фолликулы, объединенные соединительной тканью. Время появления этой железы в эмбриогенезе, судя по развитию ее у свиней, довольно позднее. Наибольшего развития она достигает у молодых животных. Однако функции железы до сих пор недостаточно выяснены. Предполагают, что она влияет на развитие полового аппарата и на некоторые обменные процессы.

Гипофиз имеет двойственное происхождение: передняя часть образовалась вследствие выпячивания (карман Ратке) крыши первичного рта (стомодеума) в сторону основания головного мозга; задняя — вырост промежуточного мозга. Обе части составляют целостный орган, прилегающий к воронке промежуточного мозга (рис. 95). Этот орган имеется у всех позвоночных животных, начиная с круглоротых, у которых железа выражена мешковидным выростом, идущим от ротовой полости к воронке мозга. Ее положение у некоторых круглоротых, например у миксин, является одним из доказательств того, что в этом месте у предков позвоночных было ротовое отверстие (палеостомы). И теперь у позвоночных сохранилась эмбриональная связь стомодеума с промежуточным мозгом.

Исследования закладок гипофиза проведены на зародышах человека и очень мало на сельскохозяйственных животных. Образование гипофиза у зародышей свиньи происходит при длине зародыша 1,6 мм. Ротовой вырост продвигается между передним концом хорды и стенкой первичного мозгового пузыря. Его подсти-

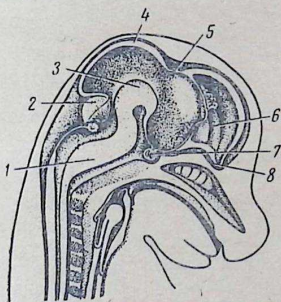


Рис. 95. Сакитальное сечение головы эмбриона свиньи размером 35 мм (возраст около 32 дней):

1 — продолговатый мозг; 2 — мозжечок; 3 — ножки мозга; 4 — средний мозг; 5 — эпифиз; 6 — полосатое тело; 7 — гипофиз; 8 — обонятельная доля.

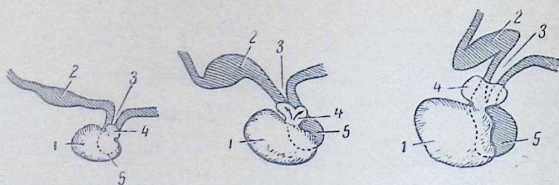


Рис. 96. Схема образования туберальной части гипофиза:

1 — передняя доля гипофиза; 2 — перекрест зрительных нервов; 3 — воронка; 4 — туберальная часть гипофиза; 5 — задняя доля гипофиза.

дает мезенхима. Из нее в этом месте закладывается основная клиновидная кость с углублением — турецким седлом, в котором и расположен гипофиз. Стомодеальная часть гипофиза около воронки образует двуслойную чашу. Передняя часть наружного слоя утолщается и приобретает железистое строение. Так создается передняя доля. Задний слой стомодеальной части сливается с нервной долей, образуя на границе промежуточную долю. Между промежуточной и передней долями сохраняется узкая остаточная полость, являющаяся остатком кармана Ратке. Задняя доля гипофиза мозгового — нейроглиального происхождения, она состоит из небольших клеток — питуицитов и их отростков, образующих сложное сплетение.

Помимо названных трех долей, в том месте, где воронка соприкасается с передней и задней долями железы, развивается туберальная часть гипофиза (рис. 96). Рост и дифференцировка всех долей гипофиза происходят в течение плодного периода.

Абсолютный вес гипофиза повышается в эмбриональном развитии (если не принимать во внимание небольшого понижения между 4 и 4½ месяцами); что касается относительного веса, то происходит его понижение, продолжающееся и после рождения (табл. 6).

При сравнении таблиц роста гипофиза и щитовидной железы выявляется сходство в колебаниях показателей. Строение и функции передней доли гипофиза изучены лучше, чем других его долей: она построена из плотных тяжелей эпителиальных клеток, разделенных тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани, в которых разветвляются капилляры. Тяжи состоят из трех различных групп клеток: главных (хромофобных), ацидофильных и базофильных. Самая многочисленная группа представлена главными — мелкими, плохо окрашивающимися клетками. Две другие группы клеток характеризуются отношением их цитоплазмы к красителям. Цитоплазма ацидофильных клеток содержит крупные гранулы, окрашивающиеся кислыми красками; базофильные клетки имеют мелкие гранулы, окрашивающиеся основными красками. Все три группы клеток являют-

Таблица 6

**Абсолютный и относительный вес гипофиза у плодов,
ягнят и овец каракульской породы**
(по М. С. Мицкевичу)

Возраст эмбрионов, ягнят и овец	Число	Вес тела (в г)	Вес гипофиза	
			абсолютный (в мг)	относительный (к весу тела, в %)
Эмбрионы				
2 месяца	2	49,5	3,5	0,070
3 »	5	712,0	48,7	0,068
4 »	6	2 380,8	104,1	0,044
4 ¹ / ₂ »	13	2 630,8	101,9	0,039
Ягнята				
2 суток	23	4 813,0	141,0	0,029
Овцы				
4—7 лет	11	47 564,0	840,5	0,017

ся железистыми. Об их активности судят по состоянию отдельных клеток и их численности, но многообразие функций передней доли не может быть определено морфологическими отличиями клеток. Функция гипофиза связана с выделением клетками ряда гормонов.

Гормоны передней доли гипофиза влияют на функцию гипоталамуса, на процесс роста, на другие эндокринные железы (щитовидные и надпочечники), на молочные железы (пролактин) и на обменные процессы.

У эмбрионов овец признаки дифференцировки клеток передней доли гипофиза обнаруживаются начиная с двух месяцев эмбриогенеза. Это выражается в появлении гранул в цитоплазме клеток. Базофильные клетки, гранулы которых имеют мукотропную природу, выделяют тиреотропный и гонадотропные гормоны; ацидофильные клетки, по-видимому, — соматотропный и лютеотропный гормоны. У плодов овец к трем месяцам развития заметно возрастает активность передней доли, судя по окраске и плотности гранул ее клеток.

Трудность изучения эмбрионального развития гипофиза связана с различиями в его дифференцировке у разных родов животных. У одних форм стомодеальная ткань продвигается на большее расстояние по отношению к задней стороне нервной доли, у других — на меньшее. Промежуточная часть либо закрывает нервную долю целиком, либо только часть ее. Сильно варьирует величина остаточной полости между долями — от узкой щели до относительно широкой полости.

В задней доле гипофиза аккумулируется нейросекрет клеток гипоталамуса, содержащий гормоны — вазопрессин и окситоцин. Первый суживает кровеносные сосуды, второй вызывает сокращение миометрия.

Надпочечники

Надпочечники — парные железы, расположенные в брюшной полости краниальнее почек. Их происхождение и эмбриональное развитие двойственны. Каждый надпочечник состоит из мозгового вещества и коры, представляющих собой самостоятельные эндокринные органы. У рыб они обособлены. У амфибий и рептилий они хотя и взаимосвязаны, но в слабой степени. Зато у млекопитающих надпочечники являются внешне целостной железой. Филогенетически обусловленная двойственность происхождения проявляется в эмбриогенезе млекопитающих: кора надпочечника является продуктом целомного эпителия, а мозговое вещество — продуктом симпатической нервной системы. Эти исходные ткани сближаются, и ткань симпатического ганглия врастает внутрь целомного эпителия, образуя мозговое вещество надпочечника (рис. 97). После этого наступает дифференцировка коры с образованием трех характерных зон. Сначала образуется краевая клубочковая зона, затем — более глубокие пучковая и сетчатая зоны. Сближение тканей происходит у эмбриона свиньи величиной 7 см, преобразование нервных клеток в так называемые хромаффиновые клетки мозгового вещества — у эмбриона длиной 11 см. Сформированные надпочечники состоят из коркового и мозгового вещества. В корковом веществе выделяют клубочковую, или ароч-

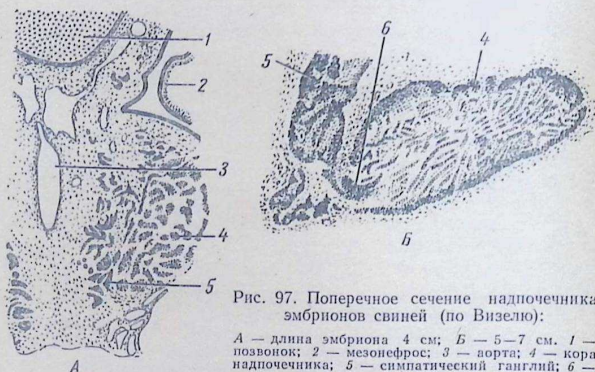


Рис. 97. Поперечное сечение надпочечника эмбрионов свиней (по Визелю):

А — длина эмбриона 4 см; Б — 5—7 см. 1 — позвонок; 2 — мезонефрос; 3 — аорта; 4 — кора надпочечника; 5 — симпатический ганглий; 6 — мозговое вещество надпочечника.

ную, зону, за ней следует пучковая зона, а глубже — сетчатая зона.

Корковая часть образует ряд гормонов — стероидов, функции которых многообразны; мозговая часть выделяет адреналин и параадреналин, действие которых аналогично действию симпатической нервной системы. Наблюдение над строением надпочечников у новорожденных ягнят каракульской породы показало, что толщина капсулы надпочечника варьирует в зависимости от конституции ягненка; то же относится и к развитию клубочковой зоны. По-видимому, степень срастания двух частей надпочечника может служить критерием степени развития новорожденных животных.

Скелет

Функции скелета многочисленны, они находятся в тесной связи с функциями других систем, в первую очередь мышечной. К функциям скелета относятся: опорная, двигательная, функция сопротивления, защитная, минерального депо, кроветворения и жиронакопления.

Скелет представляет систему, изменяющуюся в историческом и индивидуальном развитии животного под влиянием условий окружающей среды и отражающую видовые, половые, конституциональные и кондиционные особенности.

Из сказанного видно, что знание закономерностей нормального развития скелета в эмбриогенезе дает материал как для создания теории индивидуального развития, так и для постановки исследований по управлению развитием.

Закладка скелета. Первым скелетным образованием у всех хордовых, в том числе и у позвоночных животных, является хорда, или спинная струна (*chorda dorsalis*). Она подстилает нервную трубку и дает ей опору. Спинная струна одна составляет осевой скелет ланцетника. У многих низших позвоночных, например у круглоротых и хрящекостных рыб, она существует в течение всей жизни. У ланцетника хорда начинается перед нервной трубкой и кончается в хвостовой части. Хорда сначала не сегментирована, но на ней развиваются метамерно позвонки или их части.

У высших позвоночных с развитием позвоночника хорда почти редуцируется, как провизорный орган. С развитием конечного отдела головного мозга он выходит за пределы хорды, разделяясь на прехордальную и хордальную части.

Хорда при своей провизорности является все же неотъемлемым элементом эмбрионального онтогенеза всех позвоночных животных. Она имеется у зародышей свиней, овец и крупного рогатого скота. Передний конец ее находится там, где головной мозг изгибается в брюшную сторону и где развивается гипофиз.

Возникновение хорды у зародышей разных систематических групп происходит не единообразно, например у ланцетника в ее возникновении участвует энтодерма первичного кишечника, у других форм принимает участие в той или иной стадии мезодерма, что позволяет говорить в целом о хордомезодерме, и, наконец, известны данные о том, что в развитии хорды принимает участие и эктодерма (экдохорда).

У эмбрионов млекопитающих хорда представлена клеточным шнуром, одетым оболочкой. При проникновении в нее мезодермальных клеток склеротома начинают развиваться первичные тела позвонков. Разная степень замещения хорды образующимися позвонками обусловлена первичным развитием либо невральных дужек, либо тел позвонков, но во всех случаях мезодермальные (мезенхимные) клетки, скопясь вокруг хорды, образуют все элементы позвонков. Одновременно развиваются и ребра, связанные в своем развитии с септами, разделяющими сомиты.

При образовании головного мозга за счет переднего конца нервной трубки и развитии новообразований впереди хорды развивается и передняя часть скелета. По бокам хорды закладываются расширяющие ее «балки», называемые паракордальными, а впереди них — «балки», называемые трабекулами черепа. В трабекулах нет следов сегментации. При изгибании головного мозга передние балки изменяют свое горизонтальное положение.

Биогенетический закон, проявляющийся в онтогенезе позвоночных наличием хорды, определяет историческое преобразование скелета. У хрящевых рыб скелет хрящевой, пропитывающийся известью. Но у хрящекостных и костистых рыб обнаруживаются стадии замены хряща костью. Эта замена осуществляется развитием кости непосредственно из хряща или же окостенением соединительной ткани (мезенхимы). Поэтому кости классифицируются на первичные, или хрящевые, и вторичные, или покровные. Разные способы образования костей у млекопитающих объясняются тем же биогенетическим законом. В то время как хрящевые кости возникли непосредственно из хрящей, покровные — из кожного чешуйчатого покрова предков. В основном покровные кости сосредоточены в черепе. Скелет (хрящевой и костный) делится на два отдела: осевой, состоящий из позвоночника, грудной клетки и черепа, и периферический — конечности и их пояса.

Первым закладывается позвоночник с ребрами, затем — пояса конечностей и сами конечности, позднее — части черепа.

Закладка позвоночника, как и всех других частей скелета, начинается со склеробластемной стадии. Бластема строит элементы позвоночника и ребер, как бы подготавливая формы (модели) для будущего хрящевого отлития, т. е. формирования элементов костного скелета.

Закономерности развития окостенений

Первые точки окостенения возникают у предплодов овец приблизительно в 30-суточном возрасте в мезенхиме плечевого пояса в том месте, где должны быть ключицы. Эти окостенения существуют лишь несколько дней, затем они исчезают. Окостенения хрящевых элементов верхней и нижней челюстей отмечены у предплодов овец приблизительно в 37 суток. В 40 суток появляются окостенения в хрящевых закладках конечностей, а на 44-е сутки во многих других местах хрящевого скелета (рис. 98).

Очаги окостенений возникают постепенно в течение предплодного и плодного периода до 4—4½ месяцев эмбриогенеза. Их развитие протекает сходно у эмбрионов разных пород овец: исследованы эмбрионы пород советский меринос, гиссарская, романовская, казахская тонкорунная, казахский архаромеринос, каракульская.

Отклонения от этого порядка не нарушают общей закономерности, заключающейся в том, что на некоторые этапы эмбриогенеза падает большее число точек окостенений, чем на другие этапы.

Первый этап длится от 30 до 60—70 суток, второй — от 60—70 до 90—105 суток и третий — от 95—105 суток до рождения. На первый этап падает 40—44% общего количества точек окостенений, одновременно идет их рост. На втором месяце эмбриогенеза многие элементы черепа в основном состоят из костной ткани; к трем месяцам костная ткань почти замещает хрящевую в дугах и телах позвонков, в ребрах и лопатках. В трубчатых скелетных элементах окостенения диафизов у овец к 100 дням практически достигают метафизарных зон.

В третьем этапе окостеневают в основном эпифизы и апофизы. Эти окостенения растут менее быстро. Их закладка начинается в 3½ месяца, а к пяти месяцам окостенение охватывает почти все эпифизы.

На третьем и в начале четвертого месяца наступает некоторое ослабление в интенсивной закладке очагов окостенений (16—17% общего количества).

К рождению число заложенных очагов окостенения составляет 91—92% от общего числа. Таким образом, окостенения, возникающие после рождения, составляют лишь малую часть от общего их количества.

У крупного рогатого скота ребра, грудная кость, позвоночный столб (с первыми хвостовыми позвонками), лопатки, таз и диафизы костей конечностей (черепа не исследован) окостеневают в течение первого этапа (до 70 суток эмбриогенеза). Затем, как и у овец, наступает ослабление в развитии

окостенений (второй этап). Третий этап продолжается от 165 суток эмбриогенеза до рождения (до 270 суток). Он включает в основном процессы окостенения эпифизов, апофизов, запястья и заплюсны. Небольшое количество элементов скелета окостеневают после рождения.

У свиный диафизы конечностей, лопатки и тазовые элементы окостеневают до 60 суток эмбриогенеза, затем наступает резкое замедление процесса окостенения — до 90 суток, после чего окостенение касается в основном эпифизов, апофизов, запястья и заплюсны.

Эмбрион свиный длиной 35 мм соответствует по развитию 44-суточному эмбриону овцы, что обнаруживается по признакам окостенения черепа, позвоночника, лопаток, таза и конечностей.

В отношении окостенения ребер сходство обнаруживается у плода свиный длиной 65 мм и плода овцы с 44-суточного возраста. Плод свиный длиной 90 мм наиболее сходен с 95-суточным плодом овцы.

Окостенение элементов осевого скелета. У предплодов высших позвоночных в каждом сегменте закладывается пара верхних и пара нижних дуг. За счет этих дуг развиваются и другие части позвоночника. Верхние невральные дуги, образующие крышу спинномозгового канала, имеют на своей дорсальной поверхности остистые отростки; нижние дуги разрастаются в стороны в виде боковых отростков. В хвостовой области позвоночника боковые отростки образуют под телами позвонков дужки, составляющие гемальный канал, в котором расположены кровеносные сосуды — хвостовые артерия и вены. Между телами позвонков залегают межпозвоночные диски (мениски). У основания невральных дужек развиваются суставные отростки. В шейной области рудименты ребер образуют поперечные отростки.

Грудина. У высших наземных позвоночных грудина развивается в виде парных зачатков, образующихся при слиянии брюшных концов ребер (рис. 99). Парные полоски хряща сливаются в одну непарную пластинку. При окостенении грудины следы ее парного происхождения проявляются возникновением в некоторых сегментах двусторонних центров окостенения. В передних хрящевых сегментах грудины окостенения появляются непарными островками; на V и VI члениках нередко возникают парные окостенения, сохраняющиеся и во взрослом состоянии. Эта парность возникает в результате замедленного слияния правой и левой пластинок грудины и чаще наблюдается у скороспелых пород овец.

Череп распадается на два отдела: осевой (неврокраний) и висцеральный (спланхнокраний). Осевой череп без нижней челюсти — кальварий служитместилищем головного мозга, органов обоняния, зрения и слуха. Висцеральный череп является

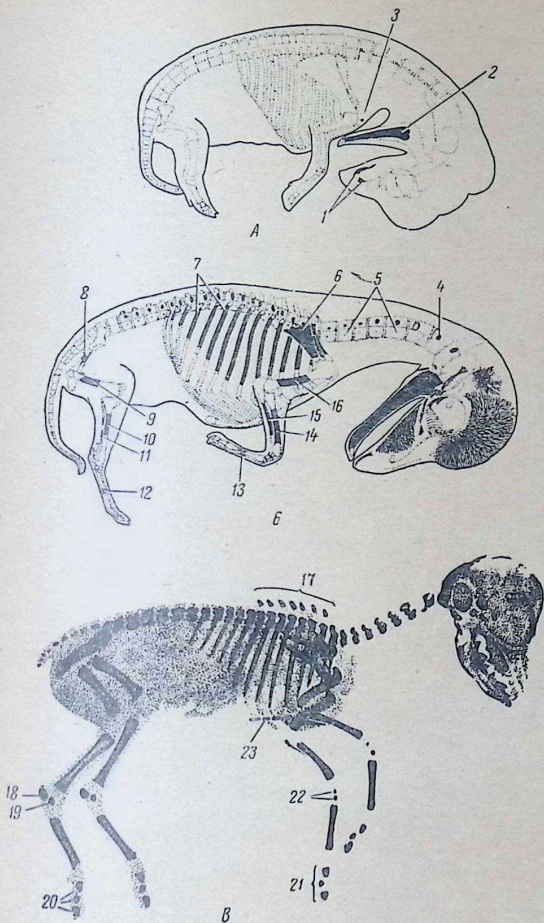


Рис. 98. Последовательность окостенения скелета в разные периоды развития эмбриона овцы:

А — эмбрион в возрасте 37 дней; Б — 44 дня; В — 95 дней (пунктиром показаны контуры будущих частей скелета в мезенхимной и хрящевых стадиях; черным — места окостенения). 1—2 — кости челюстей; 3 — ключица; 4 — дуга позвонка; 5 — тела позвонков; 6 — лопатка; 7 — ребра; 8 — подвздошная; 9 — бедренная, 10 — большеберцовая; 11 — малоберцовая и 12 — плюсневые кости; 13 — пястные; 14 — лучевая, 15 — локтевая и 16 — плечевая кости; 17 — остистые отростки грудных позвонков; 18 — пяточная и 19 — таранная кости; 20 — первая, вторая и третья фаланги задней конечности; 21 — первая, вторая и третья фаланги передней конечности; 22 — кости запястного сустава; 23 — грудина.

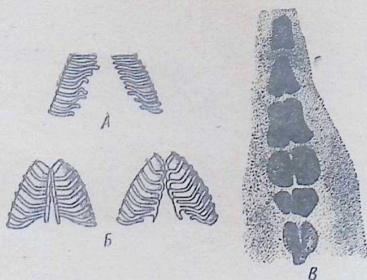


Рис. 99. Последовательность развития грудной у эмбриона свиньи (из Дичмана и Крёлинга):

А — хрящевые концы ребер у эмбриона длиной 4 см; Б — эмбрион в возрасте 4,5 и 5 см (образовались парные пластины грудины); В — окостенение грудины у 15-недельного плода.

скелетом передней части пищеварительной трубки. Он состоит из ряда висцеральных дуг, передние дуги преобразовались в органы захватывания пищи — челюсти и подъязычный аппарат, а задние участвуют в построении гортани.

В костном черепе млекопитающих число первичных костей сократилось путем срастания в типичные комплексы.

Четыре затылочные кости почти всегда срастаются в одну. В слуховой капсуле развивается несколько окостенений,

очень рано срастающихся в одну каменистую кость. С этой костью соединяются еще две кости — барабанная, ограничивающая снаружи полость среднего уха, и большая чешуйчатая; все они срастаются в височную кость.

При анализе развития черепа у плодов свиней от кабанов до современных культурных пород можно наблюдать задержку в развитии лицевых частей у последних. Поэтому голова новорожденного поросенка особенно породы беркшир и других пород отличается от головы поросят диких пород укороченными лицевыми частями.

Древними частями неврокраниума являются кости его основания, с которыми связаны капсулы органов чувств. К более молодым структурам относятся свод черепа и лицевые части. Первые в своей основе имеют хрящи, из которых возникают кости, а вторые развиваются из мезенхимных перепонки, т. е. филогенетически из чешуй кожного покрова. Но в своем развитии те и другие части неврокраниума срастаются и перекрывают друг друга, сливаясь в одно целое образование — череп (рис. 100).

Характерной чертой млекопитающих следует считать образование твердого неба, отделяющего ротовую полость от носовой. Оно необходимо детенышам млекопитающих для сосания молока, а взрослым для пережевывания пищи и возможности одновременного дыхания.

Начальные стадии появления очагов окостенений не сразу определяют форму и границы будущих костей, поскольку у млекопитающих срастаются кости черепа, бывшие отдельными у их предков. Во многих костях образуется по несколько центров

окостенений. В основании неврокраниума по средней линии располагаются главные будущие кости: затылочная, клиновидные и решетчатая. В хряще первой из них имеются четыре центра окостенения, возникающих не одновременно. В клиновидном элементе бывает до шести центров: в малых крыльях, в больших, в передней и в задней части тела кости. В решетчатом элементе происходит особенно сложный процесс окостенения, поскольку этот элемент состоит из разных частей, включая носовую перегородку и перпендикулярную пластинку. Височные элементы (кости) сформировываются из капсул внутреннего уха, имеющих хрящевое строение, и из перепончатой части, происшедшей из покровной чешуйчатой кости, связанной со скуловой. Формирование покровных костей лица и свода черепа упрощено, это кости лобные, теменные, носовые и др. Наиболее изменчивыми из них, особенно у крупного рогатого скота, являются теменные. Это видно из того, что родничок между ними и лобными костями может зарастать за счет межтеменной кости, всех теменных или только боковых их частей. Кроме упомянутых, к покровным костям неврокраниума относятся: спинная часть затылочной кости (надзатылочная кость), носовые, барабанные части височных, скуловые, слезные, сошник, резцовая (межчелюстная), верхнечелюстные со многими точками окостенений, крыловидные и небные.

Из частей спланхнокраниума сложной является нижняя челюсть. В большей своей части каждая ее половина состоит из

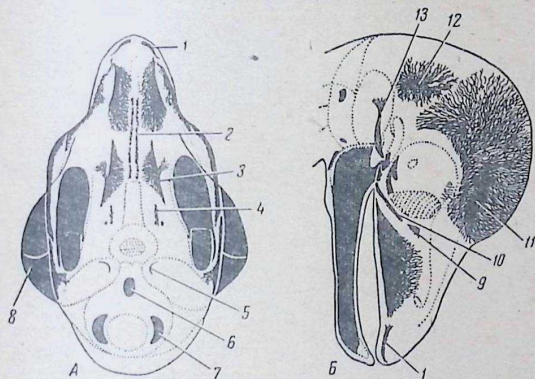


Рис. 100. Окостенения черепа эмбриона овцы (44 дня):

А — вид снизу; Б — вид сбоку (пунктиром показаны контуры хрящевого скелета; черным — места окостенения). 1 — резцовые кости; 2 — сошник; 3 — небные; 4 — крыловидные и 5 — барабанные кости; 6 — основная кость; 7 — боковые части затылочной кости; 8 — кости черепной коробки; 9 — слезные; 10 — скуловые, 11 — лобные, 12 — теменные и 13 — височная кости.

покровной зубной кости, возникающей над меккелевым хрящом и образующей зачатки зубов. Меккелев хрящ (гомологичный хрящевой челюсти акулых рыб) постепенно редуцируется и после рождения не обнаруживается. В ряду костистых рыб и наземных позвоночных вокруг него образуется комплекс покровных костей; их особенно много у рептилий.

Уже в эмбриональном развитии определяется характерная форма черепа для каждого рода, вида и породы. Постэмбрионально череп изменяется под влиянием разных воздействий: расположения жевательных мышц, числа и формы зубов, образования рогов и т. д.

Скелет свободных конечностей и их поясов. В поясе передней конечности интересны провизорные окостенения мезенхимы, образующие кратковременные ключицы. Они описаны у овец как первые окостенения скелета. Эти образования свидетельствуют о том, что предками овец и других жвачных были животные, обладающие постоянными ключицами. Описаны многочисленные случаи существования маленьких изменчивых рудиментов ключиц в плечеголовных мышцах у лисиц и собак.

Интересны также рекапитуляции коракоидных костей у жвачных. Эти кости закладываются самостоятельно, но постепенно сливаются с лопатками, образуя лишь незначительные коракоидные отростки. Между тем у рептилий и низших млекопитающих это были самостоятельные, значительной величины кости. Следовательно, в эволюции жвачных произошло сильное упрощение грудного пояса. В свободных конечностях прослеживаются образования метаподий III и IV пальцев. У свиней они вполне самостоятельны, а у овец и крупного рогатого скота закладываются в виде парных хрящей с самостоятельными окостенениями. В течение внутриутробного развития эти элементы сближаются и срастаются, но следы их парности можно найти еще и у молодняка в раннем возрасте.

Подводя итог развитию окостенений у овец, крупного рогатого скота и свиней, можно констатировать, что они возникают периодически. Первый этап окостенений у всех указанных видов животных в основном осуществляется в течение второго месяца эмбриогенеза.

Процесс окостенения поясов конечностей у представителей трех родов сходен: раньше всего очаги окостенения появляются в лопатке, в подвздошном элементе таза, затем в седалищном элементе и, наконец, в локтевом; срастание обеих половин таза происходит после рождения (рис. 101). В передних конечностях почти одновременно появляются окостенения в диафизах плечевых, лучевых, локтевых и пястных костей. Пястных элементов на ранних стадиях у овец четыре, из них хорошо развиты третий и четвертый, а два крайних — слабо. У свиней центральные элементы пясти имеют более мощные окостенения, чем боковые. После окостенения диафизов названных костей появляются

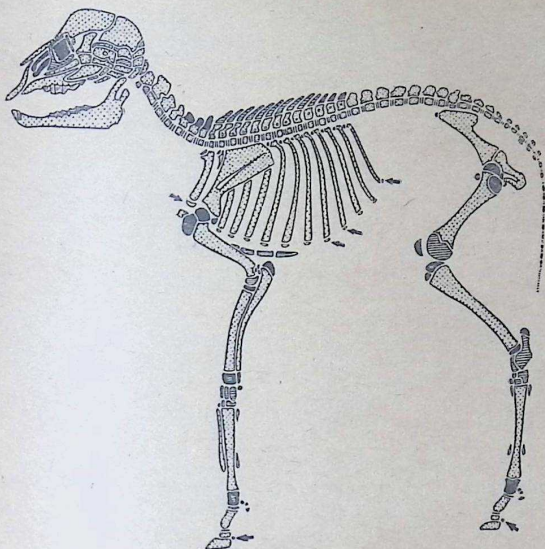


Рис. 101. Схематическое изображение скелета ягненка:

точками показаны элементы скелета, окостенение которых начинается во втором месяце развития эмбриона; *штрихом* — начало окостенения на третьем месяце и в первой половине четвертого месяца; *черным* — с половины четвертого месяца и на пятом месяце; *стрелками* — элементы скелета, окостеневающие после рождения (по Н. Н. Третьякову).

точки окостенения на фалангах пальцев. Последними окостеневают запястные элементы. В задних конечностях окостенения диафизов бедренных хрящевых элементов появляются несколько ранее окостенений в берцовых костях. Но у свиней окостенения малой берцовой кости разрастаются, а у овец они останавливаются в развитии или исчезают. Окостенение плюсневых элементов сходно с окостенением пястных, но слабее выражены окостенения боковых элементов. Почти одновременно создаются очаги в фалангах; заплюсневые элементы у овец (пяточная и астрагал) выражены резче запястных.

В условиях нормального развития состояние скелета у новорожденных ягнят не зависит от их числа в помете. Дифференцировка и относительный рост окостенения у плодов в многоплодных пометах (романовская порода) происходят в основном одинаково с одиночками. Однако плоды из разных помётов существенно различаются по абсолютной величине очагов окостенения, уменьшающейся в пометах с большим числом плодов, осо-

бенно с начала 4-го месяца, когда усиливается рост скелета и мускулатура. Эти различия указывают на необходимость лучшего питания ягнят из многоплодных пометов после рождения для увеличения их размеров и веса.

Рост скелета

Наиболее подробно изучен весовой рост скелета, начиная с третьего месяца, у овец по нескольким породам (каракульская, советский меринос, гиссарская, романовская). Исследован рост скелета в целом, обоих его отделов (осевого и периферического), отдельных костей и их естественных комплексов, как по абсолютным показателям, так и по относительным. Выяснены отношение роста скелета в целом к общему весу плодов, а также рост обоих отделов и частей скелета к весу всего скелета. На указанных материалах выясняли общие закономерности, которые, по-видимому, характерны для всего рода *Ovis*.

Быстрый рост скелета начинается у овец с конца третьего месяца, а у крупного рогатого скота — с пятого. Относительный рост скелета у овец значительно повышается с четвертого месяца (рис. 102).

Наибольший интерес представляют различия в росте осевого и периферического отдела. У всех выше названных пород овец в возрасте двух месяцев разница в весе отделов достигает 60%. Высшая цифра веса принадлежит осевому отделу.

Если сопоставить эмбриональный рост обоих отделов с весом всего скелета, то обнаруживается, что вес осевого отдела уменьшается, а периферического — повышается (рис. 103). Благодаря этому наступает стадия равенства веса обоих отделов

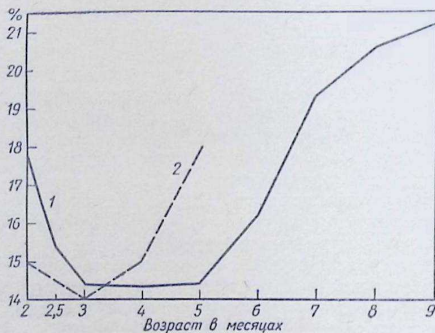


Рис. 102. Диаграмма относительного веса скелетов плодов (к общему весу):

1 — телата; 2 — ягнята.

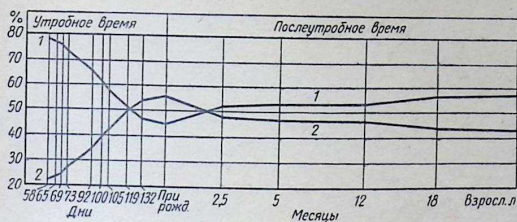


Рис. 103. Диаграмма роста осевого (1) и периферического (2) отделов скелета овец породы советский меринос в утреннее и послеполуденное время (в процентах от веса всего скелета).

скелета. Но эта стадия (по срокам времени от зачатия) бывает, вероятно, у разных пород различной и индивидуальной, в зависимости от состояния плодов, по их кондициям. Наиболее ранние выравнивания (на рисунке — перекресты кривых) наступают у каракульских пород овец и у мериносов к 120 дням, у гиссаров — к 115, у карачаевских позднее. Срок выравнивания веса зависит от веса плодов; так, он запаздывает у неполновесных особенно при многоплодии или плохой упитанности. После рождения рост осевого отдела преобладает над периферическим, и наступает второй перекрест в возрасте от трех недель до 2—2½ месяцев. Варьирование в этом случае зависит от экологических условий породы. После перекреста кривых обоих отделов различия в интенсивности их роста сглаживаются.

Описанная закономерность роста лежит в основе изменения телосложения. После рождения, как показано выше, происходит второе выравнивание веса обоих отделов. При перекрестах кривых, обозначающих оба промера, плоды и ранний молодняк имеют квадратную форму. Она нарушается вследствие гетерохронного роста обоих отделов.

Закономерности роста обоих отделов скелета в такой же степени характерны и для роста естественных комплексов и отдельных костей. Для примера можно сравнить рост скелета передних и задних конечностей. Оказывается, после ранних уравненных исходных масс скелет задних конечностей растет более интенсивно. Почти одинаково интенсивно растут кости бедра и голени, плеча и предплечья. Возможно, что у длинноногих гиссаров рост голенных костей и предплечья превышает рост проксимальных звеньев конечностей. Дистальные же звенья (метоподии и фаланги) более интенсивно растут до рождения. Оба пояса конечностей (лопатка и тазовые кости) растут почти с такой же скоростью, как и осевой отдел (позвоночник), а не периферический, хотя они и относятся к последнему. Сами же конечности имеют рост, преобладающий над ростом позвоночника за эмбриональное время.

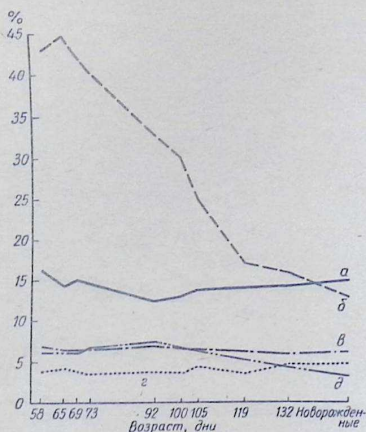


Рис. 104. Рост частей отдела скелета в процентах к общему его весу:

а — грудная клетка; б — кальварий; в — шейные позвонки; г — поясничные позвонки; д — нижняя челюсть.

меньших приростов. То же самое отмечено у свиней (Якушев). Периодически изменяющийся рост присущ организмам и не может быть снят воздействием факторов среды, которые могут лишь изменить длину периода и величину прироста. Абсолютный среднесуточный прирост черепа у овец породы советский меринос и гиссар наибольшей величины достигает во втором и третьем месяцах. Максимальные приросты позвоночного столба увеличивались до третьего месяца и затем в четвертом снижались. Абсолютные среднесуточные приросты лопатки и таза этих овец начинают увеличиваться в третьем и четвертом месяцах. Прирост конечностей длится до 105—110 дней. Таким образом, наибольшей величины абсолютный среднесуточный прирост у обеих пород ранее всего достигается в черепе (до 105-го дня) и в позвоночном столбе, а затем (с пятого месяца) в поясax и свободных конечностях.

Можно предположить, что наиболее ранний рост черепа вызван ранним развитием мозга, а также функцией засасывания амниотической жидкости, стимулирующей, в свою очередь, раннее окостенение челюстей. Увеличение прироста поясцов конечностей и крестцового отдела позвоночного столба свидетельствует о новом увеличении роста скелета осевого отдела в пятом

У всех пород рост кальвария (череп без нижней челюсти) имеет наибольшую интенсивность во втором месяце эмбрионального развития, а затем до рождения постепенно снижается (рис. 104).

Направление кривых роста отделов скелета у крупного рогатого скота сходно с овцами. Но перекрест происходит много позднее. К сожалению, пока еще нет по этому вопросу достаточно точных данных.

Абсолютный линейный рост скелета характеризуется абсолютным среднесуточным приростом (Третьяков). У овец (советский меринос и гиссар) он происходит периодически, с ритмичным чередованием больших и

месяце, а также поясов конечностей в конце плодного периода. То же самое наблюдается у крупного рогатого скота. Длинноность особенно проявляется в период большего весового роста тела. Костный мозг, количество которого в это время в трубчатых скелетных элементах свободных конечностей млекопитающих огромно, представляет мощный очаг кроветворения. Таким образом, значительный рост туловища происходит одновременно с усиленным ростом трубчатых элементов конечностей, которые обеспечивают организм в это время большим количеством крови, необходимым для удовлетворения возрастающей потребности развивающегося плода в кислороде и питании.

Функциональное значение скелета в эмбриогенезе

Закладка очагов окостенения у овец во внутриутробной жизни происходит, вероятно, под влиянием функции движения и напряжения. Эти функции имеют существенное значение для гистогенеза костной ткани и особенно формирования грубоволокнистой периостальной кости. Степень сокращения мышц, обеспечивающих скорость кровообращения у плода, не очень велика, поэтому внутриутробные движения в начале не являются основным фактором закладки очагов окостенения и их быстрого роста. Почти одновременно с действием этой функции начинает проявляться влияние функции кроветворения, являющейся причиной синхронности закладок очагов окостенения в большинстве элементов скелета в течение второго месяца эмбриогенеза. В это время функция кроветворения переходит к костному мозгу и является причиной быстрого роста очагов окостенения, что обеспечивает преобладание костномозгового кроветворения к третьему месяцу эмбриогенеза. Рост элементов скелета свободных конечностей в конце третьего и на четвертом месяце эмбриогенеза совпадает с быстротой роста скелета туловища. В элементах конечностей в это время происходит увеличение костной ткани, содержащей костный мозг. В эритроблестах образуется гемоглобин, количество которого нарастает в последующих стадиях развития этих клеток. Кроветворение в печени начинает медленно редуцироваться. Уже на ранних стадиях эмбрионального развития печень принимает на себя пищеварительную функцию; так, у эмбрионов овец печеночное кроветворение уменьшается с середины второго месяца.

Кроветворение в красном костном мозге эмбрионов крупного рогатого скота начинается с 56-го дня, а с 98-го дня оно уже очень значительно. Снижение кроветворения в печени эмбрионов крупного рогатого скота начинается с 2-месячного возраста, к пятому месяцу эмбриогенеза кроветворная функция печени почти прекращается.

С развитием эмбрионов млекопитающих поступление кислорода от крови матери становится недостаточным, а при значительном росте их, как, например, у копытных, требуется большое количество крови (гемоглобина). Относительный вес элементов скелета у них в 2—3 раза больше, чем у взрослых форм. Чем выше требования организма наземных позвоночных к поступлению кислорода, тем больше у них относительный вес скелета и объем крови.

Во второй половине четвертого и в течение пятого месяца утробного развития у овец начинается окостенение главным образом вторичных очагов — эпифизов и апофизов, а также сесамовидных и некоторых других элементов. Все эти элементы тесно связаны с функцией опоры и движения. У свиней окостенение эпифизов начинается около трех месяцев внутриутробной жизни и к рождению уже почти заканчивается; в первый месяц послеутробной жизни очаги окостенения обнаруживаются в большинстве апофизов. Есть много данных о зависимости скорости окостенения от движения плода. Потребность в кислороде и питательных веществах у растущих эмбрионов очень возрастает, в то же время усиливаются двигательные реакции конечностей, обуславливающие ускорение тока крови и влияющие на закладку очагов окостенений. Так как к концу внутриутробного развития значительная величина плодов у овец и свиней препятствует активности движения, то обеспечение организма кислородом и питание осуществляются, вероятно, путем увеличения количества крови, т. е. развития органов кроветворения. Стимуляция кроветворения и усиление опорно-двигательной функции обуславливают наличие выраженной периодичности в закладке очагов окостенения.

Скелетные мышцы

Источники формирования мышц зависят от характера мышечной ткани и от топографического положения мышц. Различают два основных типа мышечной ткани: гладкую и поперечнополосатую, последняя подразделяется на сердечную и соматическую скелетную мускулатуру. В подавляющем большинстве поперечнополосатую мышечную ткань образует мезодерма; в меньшем числе случаев ее источником является эктодерма. Различаются мышцы и по функции: произвольного и непроизвольного сокращения. Первые (к ним относится скелетная мускулатура) иннервируются спинномозговыми нервами, а вторые (к ним относятся гладкие мышцы ряда органов и сердечная мускулатура) — вегетативными. Из эктодермы возникают мышцы потовых желез и радужной оболочки глаза. Гладкая мускулатура развивается из клеток мезенхимы. Сначала мезенхима имеет характер синцития, затем в нем формируются удлинённые вер-

тенообразные клетки, которые размножаются делением и отличаются наличием нежных гладких фибрилл.

Скелетная мускулатура млекопитающих возникает из двух источников; первый из них — сомиты, образующие миотомы; миотомы дают начало спинной мышечной ткани. Второй источник — особая бластема, образующаяся преимущественно из соматоплевры. Бластема является специализированной мезенхимой. Иногда удается среди клеток бластемы обнаружить выросты клеток от миотомов.

Клетки бластемы, как и клетки, возникающие из миотомов, дают начало миобластам. Сначала клетки становятся биполярными, затем превращаются в веретенообразные. В них возникают фибриллы, связанные с митохондриями. Вначале миофибриллы единичны, в дальнейшем происходят их продольное расщепление и дифференцировка. При увеличении количества фибрилл последние становятся более тонкими. Число первичных одноядерных клеток — миобластов — увеличивается путем митотического, а затем и амитотического деления. Из них образуются многоядерные симпласты, в которых ядра занимают центральное положение, а цитоплазма — периферическое. Так возникают мышечные трубочки. Их цитоплазма носит название саркоплазмы (саркос — мясо), а оболочка — сарколеммы.

Наблюдения за начальным процессом развития мышц у разных млекопитающих свидетельствуют о том, что у разных родов животных он протекает неодинаково. Особенно это касается мышц, удаленных от миотомов, поэтому нельзя утверждать, что существует единый способ их образования. Согласно исследованиям, проведенным Крёлингом и Цичманом, из миотомов развиваются длиннейшие мышцы спины, многораздельные, подвздошно-реберные, а также некоторые грудные и даже брюшные мышцы. Спинные мышцы, образующиеся непосредственно из миотомов, ясно сегментированы. Чем далее отстоят мышцы от миотомов, тем труднее обнаружить в них сегментацию, особенно это касается мышц конечностей и их поясов. Метамерия наблюдается и в брюшной мускулатуре, в которой обнаружено существование миосепт. Хорошо сохранена сегментация в межреберных мышцах, где ребра соответствуют миосептам. В брюшных мышцах септы являются провизорными и исчезают вследствие слияния сегментов в целостные пласты. У низших позвоночных миосепты сохраняются всю жизнь. Мышцы с соответствующими (по сегментам) нервами носят название мономерных. У разных видов и родов млекопитающих они иннервируются гомодинамными сегментальными нервами. Образованные миотомами мышечные зачатки, особенно в области передней части позвоночника, отодвигаются от места их возникновения назад и на периферию. С ними передвигаются и соответствующие спинномозговые зачатки, это обстоятельство облегчает гомологизацию мышц у разных родов животных. Но иногда развиваю-

щиеся мышцы иннервируются из более далеких сегментов. Интересными примерами этого являются мышцы трапецевидные и плечеголовные, которые иннервируются затылочными нервами. Это связано с образованием шейной области, отсутствующей у низших позвоночных, у которых гомологичные мышцы располагаются вблизи затылочной части черепа.

Мы уже упомянули о втором источнике образования мускулатуры — о бластеме. Она обнаруживается в различных частях тела зародышей в виде скопления клеток, мало отличающихся от окружающей обычной мезенхимы. Происхождение таких участков относится ко времени возникновения соматоплевры. Она наравне с клетками сомитов образует на периферии тела закладки мышц и частей скелета.

Среди топографически различных бластем выделяют бластемы подъязычной области (мышцы лестничные, зубчатые, иннервируемые от задних затылочных и шейных источников). Особая бластема создается из первых головных метамеров, дающих начало всем глазным мышцам. Существуют бластемы для мышц ротовой полости и языка, связанные с подъязычными нервами (XII пара).

Из 3—4 затылочных миотомов образуется общая бластема для черепных мышц. Бластема иннервируется двигательными ветвями тройничного нерва; в подъязычной области зародыша

шейные и лицевые мышцы иннервируются лицевым нервом. От области висцеральных карманов бластема распространяется к гортани, зеву, а также к пищеводу. Эта область иннервируется языкоглоточным и блуждающим нервами. Мышцы конечностей и их поясов у млекопитающих образуются из боковых бластем; они иннервируются вентральными ветвями спинномозговых нервов. У млекопитающих, по данным Крёлинга и Цичмана, еще при закладке передних конечностей из миотомов (от 5 до 8) выделяются блуждающие миообласти. Этот факт свидетельствует о том, что в образовании мышц

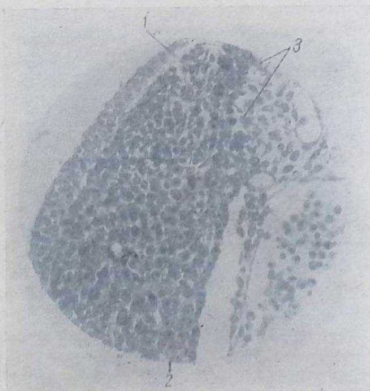


Рис. 105. Вертикальный срез через закладку передней конечности эмбриона крупного рогатого скота (22 суток) (по К. М. Курносову).

1 — эктодерма; 2 — соматоплевра; 3 — миообласти.

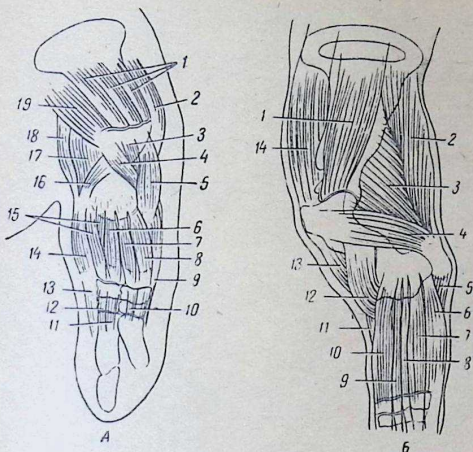


Рис. 106. Мышечные закладки левой передней конечности эмбриона крупного рогатого скота (по К. М. Курносову):

А — медиальная поверхность конечности 36-суточного предплода: 1 — подлопаточный; 2 — предостный; 3 — клювовидно-плечевой; 4 — плечевой и 5 — двуглавый мускул; 6 — поверхностный пальцевый сгибатель; 7 — лучевой сгибатель запястья; 8 — лучевой разгибатель запястья; 9 — закладка сухожилия лучевого разгибателя запястья; 10 — сухожилие лучевого сгибателя запястья; 11 — сухожилие межкостного мускула; 12 — сухожилие глубокого пальцевого сгибателя; 13 — сухожилие поверхностного пальцевого сгибателя; 14 — локтевой сгибатель запястья; 15 — глубокий пальцевый сгибатель; 16 — локтевой мускул; 17 — медиальная головка трехглавого мускула; 18 — его же длинная головка; 19 — большой круглый мускул. Б — латеральная поверхность конечности 45-суточного предплода: 1 — дельтовидный мускул; 2 — медиальная головка; 3 — длинная головка; 4 — латеральная головка трехглавого мускула; 5 — глубокий пальцевый разгибатель; 6 — локтевой разгибатель запястья; 7 — боковой пальцевый разгибатель; 8 — общий пальцевый разгибатель; 9 — специальный разгибатель 3-го пальца; 10 — лучевой разгибатель запястья; 11 — лучевой сгибатель запястья, 12 — плечевой мускул; 13 — двуглавый мускул; 14 — предостный мускул.

конечностей частично участвуют и миотомы. Начальное развитие отдельных мышц происходит автономно, а позднее их развитие зависит от входящих в зачаток конечностей двигательных нервов. Сухожилия возникают из мезенхимы самостоятельно, как непрерывный переход к мышечным фибриллам.

Как образуются мышцы, можно показать на примере закладки мышц передних конечностей у эмбрионов крупного рогатого скота. Начиная с 22 суток (17—18 сегментов) у них можно обнаружить на поперечных разрезах в области закладки конечности утолщение наружной эктодермы (кожицы), состоящей из четырех слоев клеток. Под утолщением эктодермы расположена мезенхима соматоплевры, в которой заметно передвижение клеток, их пролиферация и формирование мышечных клеток (рис. 105).

К. М. Курносов отмечает наличие взаимодействия между экто- и мезодермой при закладке конечностей. На 23-е сутки в мезенхиме образуются сосуды, заметны множественные митозы. Для этой же стадии характерно усиленное выселение миобластов из вентральных частей миотомов, направляющихся в зачатки (почки) конечностей. Эти клетки отличаются от клеток местного мезенхимного происхождения. У 27-суточного зародыша с законченной сегментацией и с обособившимися зачатками конечностей наблюдалось образование плечевого нервного сплетения. Его ветви проникали в основание зачатка ко-

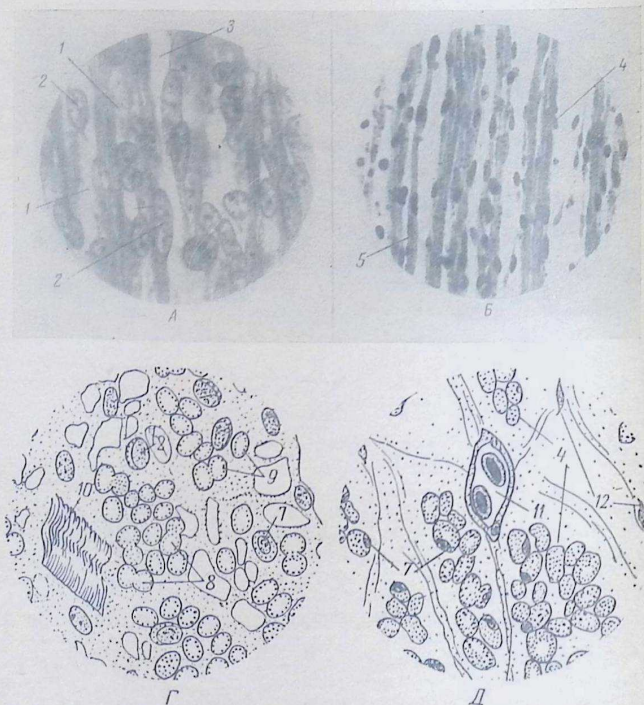


Рис. 107. Развитие скелетных мышц у плодов крупного рогатого
 верхний ряд — продольные срезы (микрофото); нижний ряд — поперечные срезы (схемы).
 суток; В — 270 суток; Г — 41 сутки; Д — 90 суток; Е — 240 суток. 1 — формирующиеся
 3 — мезенхима; 4 — пучки мышечных трубочек; 5 — отщепление мышечной трубочки;
 локна; 7 — мышечные ядра; 8 — делящиеся мышечные трубочки; 9 — миофибриллы мы
 но; 11 — кровеносный сосуд; 12 — соединительнотканная

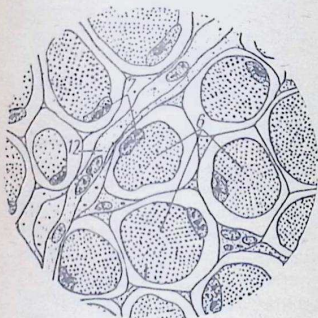
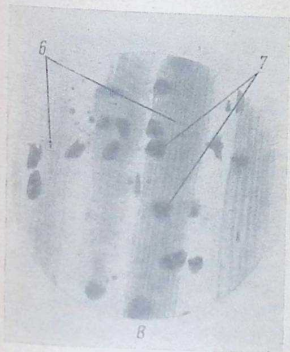
нечностей. Многослойная эктодерма, играющая свою роль в закладке почек конечностей, позднее сохраняется лишь в виде колпачков на их концах. Клеточные выросты из миотомов заметны в зачатках конечностей в виде отдельных миобластов и их островков. Их наличие связано с проникновением в зачатки конечностей нервных ветвей и с началом дифференцировки скелетной и мышечной тканей, формирующих все звенья конечностей.

У зародышей 32-суточного возраста отмечается начало образования мышц, а у 36-суточных предплодов уже происходит

разделение передней конечности на три звена: плечо, предплечье и кисть. Основу скелета составляет хрящобразная ткань, а дистальные части конечностей состоят еще из уплотненной мезенхимы. В таком же «мезенхимном» состоянии находится и ранняя закладка мышц, возникшая из предмышечной бластемы: в ней образуются миобласты, ядра их вытягиваются, а сами миобласты сливаются, располагаясь в параллельные ряды, к которым подходят нервные ветви. В области плечевого пояса закладка мышц обнаруживается на 32-е сутки развития, а в свободной конечности мышцы развиваются позднее (на 34—35-е сутки).

С 35 суток у зародышей крупного рогатого скота в почках конечностей образуются мышечные трубочки и начинают формироваться отдельные мышцы. До этого возраста мышечные трубочки находились только в туловищной мускулатуре.

У 36-суточных эмбрионов крупного рогатого скота (предплодный период) выделяются закладки трехглавых, двуглавых, предостных, заостных, плечевых, дельтовидных и других мышц в области плечевого пояса и плечевого элемента (рис. 106). Дистальная часть передней конечности отстает в развитии.



Е

скота (по К. М. Курносову):

А — плод в возрасте 37 суток; Б — 60 мышечные трубочки; 2 — их ядра; 6 — поперечнополосатые мышечные вощенных трубочек; 10 — нервное волокно-прослойка.

Формирование почек задних конечностей у крупного рогатого скота относится к 34 суткам зародышевого периода. В этот срок начинает функционировать аллантоис. Почка конечности представляет собой как бы утолщение, заполненное массой мезенхимных клеток, выселяющихся из соматоплеры; в это же время происходит вращение в почку нервов. Следует подчеркнуть, что как и в передней конечности, так и в каждой эктодерме образуется значительное утолщение, выполняющее, по-видимому, роль индуктора, так как мышечная закладка конечности возникает напротив закладки скелетных элементов из той же мезенхимы. Нервная ткань начинает оказывать влияние на закладку и развитие мышц в период, когда зачатки мышц состоят из миобластов. Развитие мышц идет в проксимально-дистальном направлении. Иннервация осуществляется вращением смешанных нервов в закладку конечности.

Останавливаясь на гистогенезе мышц конечностей, следует подчеркнуть наличие в их развитии следующих стадий: 1) ранняя закладка в мезенхиме — бласты; 2) образование миобластов; 3) объединение миобластов в симпласты; 4) появление миофибрилл; 5) превращение тяжей миобластов в мышечные трубочки; 6) превращение трубочек в мышечные волокна; 7) образование мышечных пучков.

Описанные процессы иллюстрируются рисунком 107. Резких границ между отдельными стадиями развития мышц нет. Количество миофибрилл увеличивается постепенно. Образование мышечных трубочек происходит двумя способами. В зародышевом периоде и частично в предплодном они возникают из миобластов путем их слияния, а в плодном периоде — путем расщепления самих трубочек. При переходе от предплодного к плодному периоду встречаются оба способа. Переход от стадии мышечных трубочек к мышечным волокнам происходит в плодном периоде после трех месяцев утробного развития. Рыхлая мезенхимная сеть между пучками трубочек начинает преобразовываться в соединительную ткань, хотя внутри пучка она сохраняет эмбриональное строение. Возможно, что возникновение новых мышечных трубочек происходит через преобразование мезенхимных клеток в миобласты. Мышечные ядра занимают периферическое положение в волокнах, уменьшается количество саркоплазмы, образуются миофибриллы и развивается сарколемма. Полная дифференцировка заканчивается к концу 7-месячного возраста плода. Увеличение площади мышечных закладок происходит присоединением к ним вновь образующихся волокон. В мускулатуре появляются сформированные мышечные волокна, покрытые сарколеммой и объединенные в пучки эндомизием, т. е. мускулатура оказывается сформированной и способной функционировать задолго до рождения теленка. Устанавливаются нервно-мышечные связи.

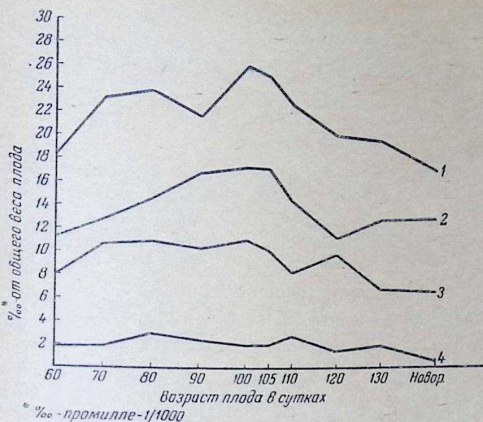


Рис. 108. Диаграмма роста отдельных мышечных групп у плода овцы романовской породы:

1 — мышцы, соединяющие тазовый пояс с туловищем; 2 — мышцы позвоночного столба; 3 — мышцы брюшной стенки; 4 — жевательные мышцы.

В излагаемом вопросе мы встречаемся с интересной закономерностью. В эволюции амниот произошло изменение источников образования мышц конечностей. У рыб в парных конечностях (плавниках) каждый отдельный мускул развивается из определенной части миотома, врастающей в конечность в виде почки. Уже у некоторых костистых рыб миотомные почки врастают вне связи с каким-либо определенным мускулом, и в формировании мышц конечностей принимает участие соматоплевра. То же наблюдается и у амфибий. Что касается млекопитающих, то у них отмечается диффузное выходение небольшого количества клеток из вентральных частей сомитов.

Описанные факты уменьшения роли сомитов в формировании мышц конечностей от рептилий к млекопитающим могут быть рассмотрены в двух аспектах: в филогенезе мы видим осуществление принципа субституции, т. е. замены функции миотомов функцией соматоплекры. Однако и сомиты принимают в этом процессе участие, несмотря на большую роль в нем соматоплекры.

Изложение процесса развития мышечной ткани будет неполным, если не остановиться на росте мышц.

Рост (вес) мышц изучался у эмбрионов разных пород овец. В плодный период рост мышц происходит быстрее, чем рост скелета, и к концу эмбрионального развития вес мышц превышает

шает вес скелета. Интересно сопоставить вес мышц на разных стадиях развития по отношению к общему весу плодов. Наибольший рост мышц у эмбрионов четырех пород овец был зарегистрирован в возрасте 90—100 дней. По-видимому, это связано с прекращением образования мышечных волокон из мышечных трубочек (табл. 7).

Таблица 7

Относительный вес мышечной массы у плодов овец
породы советский меринос

Показатели	Возраст плода			
	2 месяца	3 месяца	4 месяца	при рождении
Средний вес	21,2	34,1	27,6	25,6
Показатели минимального и максимального веса	17,6—25,7	28,6—42,1	24,3—30,3	22,7—28,7

Что касается отдельных групп мышц (тазобедренные, позвоночного столба, брюшной стенки, голени, жевательные и др.), то каждая из них имеет свою кривую роста (рис. 108). Рост отдельных мышц осевого отдела туловища неодинаков; так, длиннейшая мышца спины усиленно растет по сравнению с другими мышцами туловища на четвертом-пятом месяце, трапецевидная — на пятом и т. д.

Разнообразие темпа роста мышц в плодном периоде связано с их функцией. Известно, что у плодов в утробе матери наблюдаются движения, которые связаны с потребностью усиления тока крови по сосудам. Трудно допустить, чтобы эти движения были последовательными и производились всеми мышцами. Движения эмбрионов происходят в амниотической жидкости, и они подобны плавательным. После рождения на развитие определенных мышц будут влиять атмосферное давление, функция сосания, сила притяжения и пр.

Кожный покров

В течение зародышевого и предплодного периодов кожный покров формируется довольно медленно. Его эпителиальный слой возникает из эктодермы после обособления из нее нервной пластинки. В конце зародышевого периода кожа утолщается благодаря подстилающей ее мезенхиме, соматоплевры и дерматомов сомитов. Расположенная под эпителиальным слоем мезенхима образует дерму (корнум, кутис). Наружный эпителиальный слой кожи становится эпидермисом. В зародышевом периоде в эпидермисе можно различить два слоя: поверхностный, состоящий из уплощенных клеток, и глубокий — из кубических клеток,

располагающихся на дерме. В течение предплодного периода эпидермис становится многослойным, в нем появляются полигональные клетки, которые участвуют в образовании придатков кожи: волос, потовых и сальных желез. Больше клеточных слоев в эпидермисе образуется там, где на него влияет механическое или иное раздражение.

Питание и дыхание эпидермиса происходят благодаря капиллярным сосудам кориума. Слои эпидермиса дифференцируются начиная с самых глубоких. При делении клетки эпидермиса продвигаются к поверхности. В безволосых местах (особенно в коже человека) в эпидермис сосочками вдвигается кориум, что способствует при ороговении эпидермиса лучшему его питанию.

При ороговении в эпидермисе образуется ряд слоев. Самый глубокий слой, соприкасающийся с дермой, называется производящим или ростковым.

В его клетках образуются тонофибриллы; клетки соединены друг с другом межклеточными цитоплазматическими мостиками. Над этим слоем располагается зернистый (*stratum granulosum*). Клетки его (2—4 ряда) содержат зерна кератогиалина. Они еще жизнеспособны, хотя обмен веществ в них несколько задерживается. Соседним с ним, более поверхностным слоем является блестящий (*s. lucidum*). В нем трудно различимы границы клеток. Благодаря накоплению зерен кератогиалина цитоплазма клеток пропитывается белковым веществом — эледином. Самый поверхностный слой — роговой (*s. corneum*) — образован роговыми чешуйками, содержащими кератин, происшедшими из глубже расположенных клеток и постепенно слущивающимися. Такое строение эпидермиса кожи имеет лишь на голых, безволосых участках. На коже, покрытой волосами, эпидермис тонкий, состоящий чаще всего из двух слоев.

Кориум, дерма, или собственно кожа, подразделяется на следующие слои: сосочковый слой (*papillare*) — на голых или подэпидермальный — на волосистых местах, слой состоит из рыхлой соединительной ткани, в нем много кровеносных капилляров и нервов с их окончаниями; и сетчатый, или ретикулярный, слой (*s. reticulare*), который состоит из плотной соединительной ткани, волокна которой переплетаются друг с другом и образуют «вязь». Клеток на нем мало.

Имеется иная классификация: слой дермы, в котором расположены фолликулы волос, называется пилярным (*s. pilare*). В свою очередь, в нем различают зоны: подэпидермальную, граничащую с эпидермисом, а в глубине — с областью расположения сальных желез, и промежуточную, простирающуюся от донных частей сальных желез до дна волосяных луковиц. Ниже располагается ретикулярный слой (*s. reticulare*), состоящий преимущественно из коллагеновых пучков.

Дифференцировка мезенхимных клеток в кориуме происходит у овец, начиная со второго месяца эмбрионального развития. Наиболее интенсивно она осуществляется на третьем месяце и продолжается в четвертом. В это время изменяются клетки и формируется межклеточное вещество.

В межклеточном веществе возникают аргирофильные волокна, создающие мембрану под эпителием и сетевидные структуры внутри кориума. Возникают сначала преколлагеновые, а затем коллагеновые волокна. Они располагаются как в виде отдельных фибрилл, так и в виде косицеобразных сплетений и пучков. Свободные клетки соединительной ткани — фибробласты участвуют в образовании волокон. К началу третьего месяца развития кориум можно разделить на пилярный и ретикулярный слои.

Клетки у поверхности пилярного слоя расположены свободно в горизонтальной плоскости, а в ретикулярном слое — группами. У эмбриона к 100-суточному возрасту развивается мощная кровеносная капиллярная сеть, распространенная в подэпидермальной зоне. В указанной зоне, а также и в промежуточной увеличивается число клеточных элементов, среди которых можно различить гистиоциты и лимфоциты. В этом возрасте можно уже считать сформированными эпидермис, пилярный слой кориума с подэпидермальной и промежуточной зонами и ретикулярный слой. Происходит усиленный рост кожи в толщину.

Мы придерживаемся здесь не изложения процесса образования кожи и ее производных, характерного для всех млекопитающих, а останавливаемся на конкретных объектах. Так, из трех родов описываемых сельскохозяйственных животных овца заслуживает наибольшего внимания по хозяйственной значимости кожного покрова и особенно шерсти.

Развитие кожи и шерсти особенно подробно изучено у овец (Н. А. Диомидова и соавторы). Исследования велись в сравнительном аспекте у овец разных пород. Наибольшее внимание уделено породам тонкорунным и каракульской. Знание эмбрионального развития кожи и шерсти каракульской овцы имеет исключительно большое значение, так как ценнейшие качества ее смушка создаются именно в эмбриогенезе. В данном руководстве полностью осветить этот вопрос невозможно.

Дифференцировка эпидермиса начинается у овец с 41 суток эмбрионального развития, т. е. с конца предплодного периода. Кожа в этот период представлена одним слоем эпидермальных клеток кубической формы и единичных, подстилающих этот слой, уплощенных соединительнотканых клеток. Эпидермальные клетки отличаются по величине, форме и содержанию хроматина в ядрах. На 51-е сутки обнаруживается трехслойность эпидермиса, состоящего из базального, или росткового, слоя и двух поверхностных. На 60-е сутки в эпидермисе насчитыва-

ется пять слоев клеток, так как в ростковом слое дифференцируется два типа клеток: мелкие, с компактным ядром и малым количеством цитоплазмы, и крупные, округлые, с большими глыбообразными ядрами и резко выделяющимися ядрышками. В 86 суток эпидермис наиболее дифференцирован: в нем насчитывается семь слоев. Это типичный многослойный плоский эпителий эпидермального типа. Поверхностные его слои представляют последовательные стадии кератинизации и соответствуют блестящему и роговому слоям эпидермиса взрослых животных. В 98—105 суток происходит разрушение всех слоев эпидермиса, лежащих над ростковым слоем. Поверхностные клетки отслаиваются, как чешуйки. К 120 суткам эпидермис состоит лишь из двух слоев клеток. Процессы увеличения толщины эпидермиса, ороговения и слущивания слоев клеток протекают параллельно возникновению и развитию волосяного покрова. Слущивание поверхностных слоев эпидермиса происходит тогда, когда волосы из фолликулов начинают пробиваться наружу. В это время в онтогенезе происходит смена ороговения кожи процессом развития волосяного покрова. Данное явление соответствует в филогенезе процессу замены чешуйчатого рогового покрова рептилий шерстным покровом млекопитающих.

Закладка волос происходит чаще на стадии трехслойного эпидермиса, под которым имеется мезенхимная малодифференцированная соединительная ткань. У всех млекопитающих первыми закладками волос являются закладки вибрисс. Они видны на лицевой части эмбрионов еще в начале переходного (предплодного) периода и закладываются в виде заметных снаружи утолщений эпидермиса. Позднее их развитие связано с подрастанием к фолликулам кровеносных сосудов и нервов. Вибриссы являются органами осязания, их функции отличны от функций кроющих волос. У разных пород овец время появления кроющих волос — второй месяц эмбрионального развития. В участках с утолщенной кожей зачатки волос появляются раньше, поэтому распространение волосяного покрова на поверхности кожи идет неравномерно. Первые фолликулы появляются в области головы. Затем отдельными участками они распространяются в каудальном направлении, чаще всего по спине и на конечности.

Волосяной зачаток формируется сначала как уплотнение клеток в ростковом слое эпидермиса, под которым концентрируются соединительнотканые клетки кориума. По мере размножения клеток эпидермальный зачаток врастает в глубь дермы в виде стержня, иногда наклонного под углом к поверхности кожи (рис. 109). Этот стержень называется волосяным фолликулом. В результате дифференцировки клеток фолликула формируются два волосяных влагалища — наружное и внутреннее. Фолликулы достигают ретикулярного слоя дермы, из которого

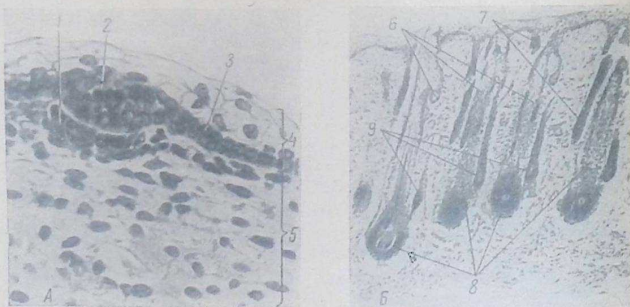


Рис. 109. Развитие волос у плода овцы (по Н. А. Диомидовой):

А — 69 суток; Б — 105 суток. 1 — соединительнотканная часть фолликула; 2 — эпителиальная часть фолликула (закладка); 3 — базальный (ростковый) слой эпидермиса; 4 — эпидермис; 5 — дерма; 6 — сальные железы; 7 — вторичные волосные фолликулы; 8 — луковичи первичных фолликул; 9 — потовые железы.

в расширенную часть фолликула — волосную луковицу — врастает соединительнотканый сосочек, имеющий кровеносную сеть. Он питает окружающие эпителиальные клетки, которые энергично размножаются, проталкиваются к узкой части луковицы — шейке, где и происходит формирование стержня волоса, располагающегося внутри фолликула. От луковицы и до выхода наружу, т. е. в области корня, волос охвачен внутренним и внешним неороговевающим эпителиальным влагалищем. Снаружи от волосного влагалища располагается соединительнотканная волосная сумка. Наиболее грубые волосы, кроющие, находятся на голове и на дистальных частях конечностей, они коротки и жестки. Мягкие волосы называются рунными. Фолликулы тонких волос (пуховых) у грубошерстных и всех рунных волос у тонкорунных пород овец не имеют ясно ограниченных влагалищ.

У эмбрионов овец грубошерстных, полутонкорунных и тонкорунных пород сначала закладываются наиболее толстые остевые волосы. У эмбрионов тонкорунных пород эти волосы бывают временными. Ранние закладки более толстых волос называются первичными, закладки тонких пуховых волос — вторичными.

Первичные закладки часто бывают тройными — «триадами». Для триад характерны крупные закладки сальных и одной потовой желез. У каждого из трех фолликулов имеется мускул, поднимающий волос. Триады сохранились, по-видимому, от предков млекопитающих — рептилий как первые зачатки волос, расположенные сзади роговых чешуек. Это приспособление способствовало сохранению тепла телом предков млекопитающих,

становившихся «теплокровными» (одна из наиболее вероятных гипотез филогенетического возникновения волос). В развитии шерстного покрова триады сохранились далеко не полностью, хотя они обнаружены у многих групп млекопитающих. Полнее сохранилось деление волос на первичные и вторичные. Вторичные фолликулы закладываются позже, они меньшей величины, и их луковицы обычно располагаются ближе к поверхности кожи, чем у луковицы первичных фолликулов. Вторичные волоски в разных количествах располагаются около первичных, которые называются «направляющими».

На поверхностных срезах кожи первичные фолликулы выделяются внутри волосных групп, состоящих из многих вторичных, или групповых волос.

При выведении смушковых и шерстных пород, например каракульской и мериносовой, селекционеры преследовали разные цели. У овец каракульских пород наибольшую роль в создании завитков играют первичные волосы, у мериносовых пород — вторичные. Поэтому у каракульских овец ценным качеством является густота первичных волос, а у мериносовых — вторичных. У тонкорунных овец первичные волосы ослаблены и редки. Они более тонки, чем соответствующая группа волос у грубошерстных, но все же они нарушают уравнивание руна; самые грубые из них носят название песиги. После рождения песига выпадает, а в фолликулах вместо этих волос развиваются тонкие волоски, подобные вторичным.

У грубошерстных овец закладываются волосы, промежуточные между остью и пухом по строению, толщине и расположению. Таким образом, создается три фракции волос. Первичные волосы имеют сердцевидный слой, вторичные волосы или вовсе его не имеют или же он бывает прерывистым. У грубошерстных на один первичный волос приходится 3—5 вторичных, а у мериносов на один первичный — 10—15 вторичных.

У мериносовых ягнят к рождению пробивается лишь 25—30% волос. Остальные развиваются в разное время после рождения в зависимости от условий содержания ягнят. Между тем закладка как первичных, так и вторичных волос происходит лишь в эмбриональный период и заканчивается на пятом месяце; новорожденные обладают полным набором фолликулов, часть которых еще не развилась. Все что заложено до рождения представляет собой тот запас шерстных волокон, который определяет шерстную продуктивность животного. На основании подсчета числа фолликулов с еще не развившимися волосами у новорожденных можно сделать прогноз о густошерстности, которую будут иметь овцы во взрослом состоянии. Количество фолликулов и разное их строение влияют на настриг и качество шерсти. Поэтому установить у овец биологические особенности и потенциальные возможности в развитии шерстных фолликулов крайне важно.

При сравнении количества фолликулов у новорожденных ягнят и у взрослых овец было обнаружено, что плотность фолликулов на единицу поверхности кожи у ягнят в 5 раз больше, чем у взрослых овец, но общее отношение вторичных фолликулов к первичным у одной и той же породы с возрастом не изменяется.

Сложны онтогенетические преобразования шерстного покрова в плодном периоде у овец каракульской породы. Триадная фаза у них длится до 75 суток. Потовые и сальные железы в каждой триаде развиваются приблизительно в 80-суточном возрасте. В некоторых участках кожи триады имеют отклонения в расположении членов. Вторичные фолликулы закладываются суток на 15 позже первичных. К 115 суткам начинают пробиваться волосы из первичных фолликулов. После 120 суток формируются группы первичных и вторичных фолликулов, объединенные соединительноткаными прослойками. Организация групп заметнее всего выражена на уровне сальных желез. Соотношение количества вторичных и первичных фолликулов в разных участках тела разное.

Количество фолликулов на единице поверхности кожи с возрастом животного уменьшается в связи с ростом кожи и прекращением закладки новых фолликулов.

В эмбриональном образовании каракульского смушка качество его определяют разные факторы. Первым из них является установление «потоков» волос (рис. 110). Еще до пробивания их можно различить разные наклоны фолликулов — конвергентные и дивергентные. В некоторых участках тела имеются центры, к которым ориентированы все фолликулы, отстоящие от центра на расстоянии в 20—30 рядов. После пробивания волос при встрече их потоков образуются гривки. При чередовании гривок с местами, где потоки волос ориентированы в одном направлении (ласы), образуется рисунок, характерный для «каракульчи». Вторым фактором следует считать локализацию однооформленных завитков. По форме и длине — завитки на шее, туловище, голове, конечностях, особенно на крестце и на ляжках, — разные, их рисунок придает красоту смушку.

Фотографии плодов мериносовых и каракульской пород овец дают представление о том, насколько различны стадии развития шерстного покрова этих ценных животных. У представителей мериносовых пород почти нет первичных шерстинок, тело покрыто коротким рунным белым волосом, каракульские имеют более толстые волосы — производные первичных фолликулов. Эти наследственные различия свидетельствуют о значении селекционной деятельности человека, меняющей генотип. Нельзя отрицать и воздействия внешней среды, это особенно хорошо знают каракулеводы: уровень и тип кормления, условия содержания влияют на качество шерсти и смушка.

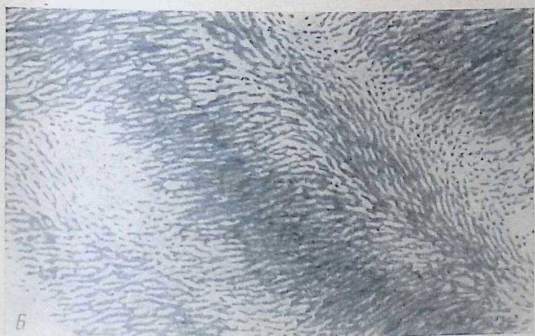
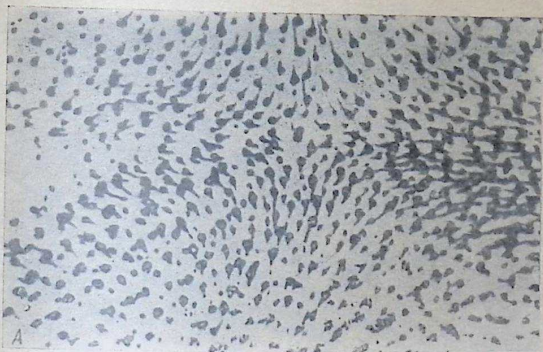


Рис. 110. Ориентация волосяных фолликулов и образование «потоков» волос у плода овцы каракульской породы:

А — 110 суток; Б — 132 суток.

В последнее время были поставлены специальные эксперименты (А. Л. Падучева и др.). Препараты, содержащие S-35, которые давали с пищей суягным овцам, вызывали сходное состояние маток и плодов. Поэтому опыты дали возможность проводить изучение роста волос у плодов в разные сроки без убоя матерей. Установлена синхронность и периодичность развития волос разных категорий, показаны породные различия скорости роста волос: оказалось, что наименьшая скорость характерна для каракульских, наибольшая — для романовских овец.

Наряду с улучшением качества и количества шерстных волокон, большое значение имеет прочность и легкость овчины.

Толщина кожи и отдельных ее слоев в течение внутриутробной жизни овцы изменяются неравномерно. Толщина увеличивается после того, как процессы дифференцировки в тканях кожи в основном заканчиваются.

При изучении гистогенеза кожи у плодов овец и ягнят разных пород (Диомидова, Пасечник, Михайлова) было установлено, что формированию коллагеновых волокон в пиллярном и ретикулярном слоях дермы предшествуют специфические чистогенетические процессы в соединительнотканых клетках: по мере роста кожного покрова плотность размещения клеток уменьшается. Коллагеновые пучки в своем развитии проходят 3 этапа: образование пучков I порядка (90—100 суток эмбриогенеза), формирование пучков II порядка, состоящих из 2—3 пучков I порядка (115 суток), и образование пучков III порядка, происходящее в основном после рождения.

Вмешательство биологов в процессы эмбрионального развития кожи и шерстного покрова у плодов овец пока сводится к выявлению потребности животных к химическим элементам и соединениям, необходимым для развития. Большую роль играет срок дачи препаратов суягным овцам, для чего необходимо точное знание особенностей эмбрионального развития кожи и ее производных.

Остановимся на особенностях развития кожи и ее дериватов у крупного рогатого скота (изучали кожу боковой поверхности туловища). Излагаемый по этому роду животных материал не отличается столь точными возрастными и породными характеристиками, какие отмечались по овцам. В данном случае автор (Н. А. Диомидова) определял возраст эмбрионов по их длине и уточнял его по косвенным сравнениям. Эмбрионы крупного рогатого скота длиной 1,5—1,7 см относили к концу зародышевого или началу предплодного периода. Кожа у зародышей состоит из тонкого слоя эпидермиса, под которым находится недифференцированная мезенхима. У эмбрионов длиной 4—7 см, отнесенных к предплодам, эпидермис двухслойный и намечается дифференцировка мезенхимы. В ней заметны кровеносные сосуды, а также фибробласты. У эмбрионов 10—14 см (приблизительно 80—90 дней) имеется явная дифференцировка корнума. Обособился подэпидермальный слой. На месте сетчатого слоя наблюдаются фибробласты, распределяющиеся под углом друг к другу. Густая сеть сосудов концентрируется на границе между сетчатым и промежуточным слоями. У эмбрионов длиной от 16 до 30 см (четыре месяца беременности) имеются типичные пучки коллагеновых волокон, которые, перекрещиваясь друг с другом, образуют вязь. Появившиеся на более ранних стадиях зачатки волос в этом возрасте образуют довольно глубокие фолликулы,

среди которых расположены протоки потовых желез. У эмбрионов длиной 45—57 см (шесть месяцев беременности) толщина кожи достигает 1448 μ , из них 55 μ падает на эпидермис. В дальнейшем наступает стадия отслаивания ороговевших поверхностных слоев эпидермиса. При этом эпидермис теряет 4—5 слоев. На этих же стадиях происходит пробивание волос, корни которых уже имеют луковички. В стадиях несколько более ранних стержни волос наклонены к поверхности кожи. В данной же стадии волосы принимают вертикальное положение. Длина их корней достигает 538 μ . Потовые железы, находящиеся между волосными фолликулами, достигают уровня базальной части фолликулов и образуют секреторные отделы. Сальные железы появляются позднее потовых.

Эмбриогенез кожи свиней изучался у зародышей и предплодов, достигших длины 1,5 см (Н. А. Дюмидова). В этой стадии развития кожа эмбриона состоит из однослойного эпидермиса и недифференцированной мезенхимы. У эмбрионов длиной 6—8 см эпидермис состоит из 3—4 рядов клеток. Обнаруживается возникновение слоев в корнуме, что заметно по характерному расположению фибробластов и появлению тончайших предколлагеновых волокон в межклеточном веществе. У плодов размером 14 см, относимых к первой половине плодного периода, эпидермис имел наибольшую толщину, он состоял из 6—7 рядов клеток, из которых поверхностные начали ороговевать. В этой стадии в корнуме обнаруживались коллагеновые сплетения. У плодов длиной 17 см на поверхности эпидермиса образуется роговая кайма и происходит ее слущивание. После слущивания ороговевшей каймы эпидермис сохраняет свою многослойность, в нем различимы ростковый, зернистый и роговой слои. Особенностью ретикулярного слоя дермы является его рыхлость. У свиней имеются отличия по сравнению с крупным рогатым скотом и овцами в развитии корней волос — щетинок: закладки их крупнее, чем у других родов животных, и расположены они реже. В сумках закладок заметно много сосудистых скоплений и подвижных клеток соединительной ткани типа гистиоцитов. Луковички и их сосочки отличаются большей величиной.

И. Я. Шихов, изучавший развитие волосных фолликулов у свиней породы ландрас, показал, что щетинные волосные фолликулы и сопутствующие им сальные и потовые железы формируются в коже с 50-х суток внутриутробного развития до рождения.

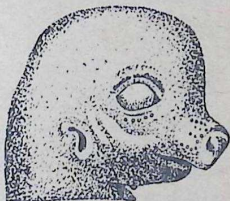


Рис. 111. Закладки вибрисс в коже головы плода свиньи (длина плода 3,1 см; возраст приблизительно 30 суток) (по Цичману).

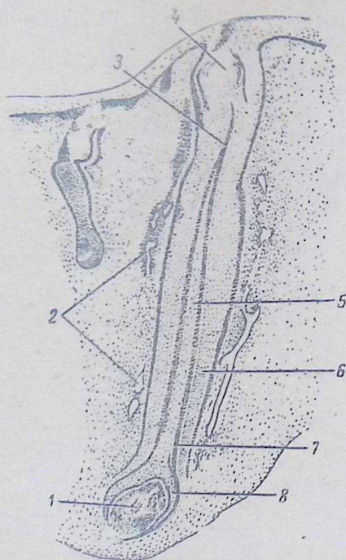


Рис. 112. Фолликул с растущей вибриссой (плод свиньи длиной в 14 см) (по Эггерману):

1 — соединительнотканый сосочек; 2 — сосудистый синус; 3 — роговая верхушка вибриссы; 4 — канал вибриссы; 5 — конус вибриссы; 6 — наружное и 7 — внутреннее корневое влагалище; 8 — луковица вибриссы.

Основные процессы дифференцировки волосяного фолликула происходят в срок от 90 до 100 суток, когда над поверхностью кожи появляются волосы. Протоки потовых и сальных желез открываются в воронку, образованную в устье фолликула.

Сальные железы, как и потовые, располагаются с внешней стороны угла, образуемого волосным фолликулом и поверхностью кожи. Вторичные волосяные фолликулы к рождению остаются в форме неразвитых эпителиальных зачатков.

Толщина эпидермиса до 90-суточного возраста плода увеличивается, а затем редуцируется.

Волосяной покров разных пород свиней однороден и отличается лишь разной плотностью. Зато у диких свиней ясно выражены не только первичные, но и вторичные фолликулы. В волосах своеобразно распределен пигмент, обуславивший продольную полосатость диких поросят. Интересно,

что у гибридов диких свиней иногда пигментация волос не сохраняется, но тем не менее при определенном падении лучей света пигментные полосы просматриваются.

Закладки вибрисс в коже головы появляются раньше, чем волосяные фолликулы кроющих волос. Они возникают вокруг глаз до образования век, а на подбородке и на рыльце появляются одновременно с развитием лицевых частей у предплодов (рис. 111). Зачатки вибрисс являются мощными эпителиальными скоплениями, окруженными мезенхимными подэпидермальными клетками.

На препаратах фолликулов с пробивающимися вибриссами четко обозначаются слои фолликула, конус волоса и волосяной канал (рис. 112).

Даже отрывочные материалы по эмбриональному развитию кожи представителей всех трех родов позволяют сделать некоторые обобщения. Несмотря на разную степень общей скороспелости рассматриваемых родов животных и на недостаточную датировку эмбрионов, удастся сделать общие выводы. Прежде всего формирование кожи, волос и кожных желез происходит в разном возрасте у эмбрионов крупного рогатого скота, овец и свиней, но в одну и ту же стадию определенного периода эмбрионального развития. Это установлено на основании анализа материала по овцам, который содержал датированные данные об эмбрионах разных пород. Общие закономерности формирования кожи заключаются в сходстве строения кожного покрова в конце зародышевого и в начале предплодного периода. В течение предплодного и раннего плодного периода происходит дифференцировка всех слоев кожи. Она заключается в формировании многослойного эпидермиса и разных слоев корнума. Заложка и рост волосяных фолликулов в глубь корнума у всех эмбрионов происходят одновременно с формированием потовых желез; сальные железы развиваются позднее. Процесс увеличения числа рядов эпидермиса и ороговения его поверхностного слоя заканчивается слущиванием последнего. Это совпадает коррелятивно с выходом волос на поверхность кожи. Характер строения эпидермиса, его толщина и способ слущивания у каждого рода животных имеют свои особенности. При появлении волос на поверхности кожи сетчатый слой корнума состоит из плотной коллагеновой вязи, но толщина его разная: у плодов телят она составляет 64,6% от толщины кожи, у плодов овец — 35,2%, у свиней же этот слой отличается рыхлостью и малой толщиной — 26,8%. Закономерность слущивания эпидермиса и однотипность пробивания волос у эмбрионов всех трех родов, а также других млекопитающих заставляет предполагать в этом факте наличие филогенетической обусловленности.

Известно, что приспособление рептилиеобразных предков млекопитающих к новым экологическим условиям существования сопровождалось значительными морфологическими перестройками. По всей вероятности, новые условия характеризовались пониженной температурой, что обусловило выживание таких форм, которые могли обеспечить сохранение постоянной температуры тела. Замена рогового чешуйчатого панциря шерстным покровом была одним из тех ценных эволюционных приобретений, которые способствовали упрочению независимости организма от температурных колебаний окружающей среды. Напрашивается мысль о закономерности одновременного слущивания рогового покрова и появления волоса на поверхности кожи. Одновременное развитие желез потовых и сальных заставляет думать, что предками млекопитающих были рептилии, приближающиеся к стегоцефалам, сохранявшие способность к образованию желез, свойственную амфибиям.

Применяя теорию периодизации, удалось установить наличие общих стадий развития у описываемых представителей трех родов животных, характеризующихся определенными корреляциями с развитием элементов кожного покрова. Выяснилось, что формирование кожи и ее дериватов происходит у плодов крупного рогатого скота в течение 4 месяцев, у плодов овец — $2\frac{1}{2}$ месяца, а у плодов свиньи — несколько меньше.

Молочные железы. Закладка молочных желез и их развитие у высших млекопитающих однотипны; независимо от того, являются ли железы единичными или комплексными. Молочные железы по существу представляют модификацию потовых желез, что обнаруживается как в их первичных закладках, так и в строении их у клоачных млекопитающих. Подобно фолликулам волос и потовым железам, в эпидермисе возникают скопления клеток — парные млечные валики, которые углубляются в рыхлую мезенхиму вентральной поверхности брюха. У жвачных и лошадей они образуются только в паховой области.

Первые закладки молочных желез у месячных зародышей крупного рогатого скота симментальской породы располагаются в виде парных утолщений эпидермиса по сторонам брюшка сзади пупочного канатика. Эпидермис подстилает недифференцированная мезенхима. К полутора месяцам на млечных линиях обособляются четыре сосковых участка (очага), имеющие вид линз. У 2-месячных зародышей линзы превращаются в тип колбочек, окруженных базальной мембраной и многоядным эпителием и заполненных эпителиальными клетками различной формы. Над ними развит слой пузыревидных эпидермических клеток. В подстилающей мезенхиме заметны закладки жировых островков и кровеносных сосудов.

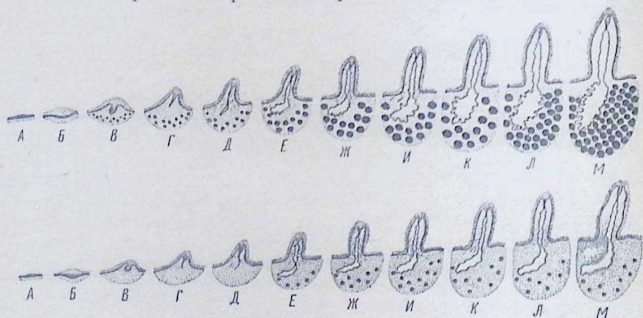


Рис. 113. Схема развития молочных желез у эмбрионов крупного рогатого скота (по Г. Г. Тинякову):

верхний ряд — молочные железы самок; нижний — самцов; А — 1 месяца; Б — $1\frac{1}{2}$; В — 2; Г — $2\frac{1}{2}$; Д — 3; Е — 4; Ж — 5; И — 6; К — 7; Л — 8; М — 9 месяцев. (Черным обозначена жировая ткань).

В 2 $\frac{1}{2}$ месяца колбовидные зачатки сильно изменяются: расширяется поверхностная часть колбочки — горлышко, благодаря этому эпителиальный зачаток становится похожим на широкую воронку. От вершины воронки в глубь мезенхимы врастает эпителиальный тяж. Под закладкой соска расположены лимфатические сосуды, имеющие эндотелиальные клапаны. Жировые островки укрупняются, в их клетках появляются мелкие жировые капельки. У эмбрионов 3-месячного возраста массу соска составляет мезенхима, состоящая из фибробластов. Кровеносные сосуды, в основном капилляры, направлены к эпидермису. Под зачатками сосков кровеносных сосудов больше, чем в окружающей их ткани.

У 4-месячного плода эпителиальный тяж делится на участки. В результате расширения канала в первичном эпителиальном тяже образуется сосковая цистерна, в связи с которой глубже образуются цистерны вымени. На 5—7-м месяцах развития разрастаются все части эпителиального зачатка, разрастается и мезенхима жировых островков. В сосковой цистерне обнаруживаются временные продольные соединительнотканые тяжи, которые затем резорбируются, образуя в цистерне полость. Известны случаи, когда они сохраняются; по-видимому, это обуславливает тугодойность коров. Цистерна вымени расширяется благодаря боковым углублениям. На 8—9-м месяцах эпителиальная воронка становится сосковым каналом, вокруг которого развивается кольцевой слой гладких мышц. Эпителиальные тяжи и ходы соединяют цистерну вымени с жировыми островками. Последние становятся крупными и составляют основную массу развивающегося вымени (рис. 113).

В связи с изучением развития молочных желез у крупного рогатого скота был поставлен вопрос о породных различиях, проявляющихся в эмбриональном онтогенезе (В. М. Горбунов). Было проведено изучение развития вымени у плодов молочной бурой латвийской и мясной калмыцкой (астраханской) пород с трех месяцев эмбрионального развития. Оказалось, что у плодов латвийской породы от указанного возраста эмбриона и до рождения развитие железистого зачатка шло более интенсивно, богаче была развита сосудистая сеть и иннервация. Обнаружено большое количество нервных окончаний в коже сосков и большое количество аксонов.

Таким образом, в эмбриональном развитии молочной железы имеются определенные породные различия, которые заключаются в более интенсивном развитии железистого зачатка, обильном его ветвлении, в меньшем содержании жировой ткани, в более мощном кровоснабжении и иннервации и в несколько большем весе молочной железы у плодов молочных пород по сравнению с мясными породами.

ПЛОДНЫЙ ПЕРИОД И ПЕРИОД НОВОРОЖДЕННОСТИ

После ознакомления с процессом внутриутробного развития остановимся еще раз на характеристике каждого из трех периодов эмбриогенеза. Этот итог необходим для обоснования важности последнего периода эмбриональной жизни — переходного к постэмбриональному онтогенезу.

В основе деления эмбриогенеза на периоды положены различия во взаимосвязях между эмбрионом и матерью, которые последовательно усложняются. После оплодотворения яйцозарывается за счет имеющихся в нем запасов; затем возникает трофобласт (трофэктодерм); образуется сосудистое поле желточного мешка; развиваются аллантоис и хорион-аллантоис; образуется примитивная хорион-аллантоидная плацента, а у жвачных животных — эпителио-хориальная котиледонная плацента; усложняются отношения между материнской и плодной частями плаценты; начинают активно функционировать органы плода; затем происходит рождение и переход к легочному дыханию и молочивно-молочному питанию.

Зародышевый и предплодный периоды эмбриогенеза были охарактеризованы выше. Зародышевый период является периодом строящегося организма; предплодный — временем, когда наиболее интенсивно происходят процессы органобразования.

Признаками наступления плодного периода можно считать преобладание процесса роста над процессом дифференцировки органов и становление собственных функций органов, необходимых как при рождении, так и в постнатальной жизни. Степень интенсивности этих процессов связана с продолжительностью беременности. При короткой беременности рост идет быстрее, чем при более длительной. Но во всех случаях нельзя не подметить создания приспособлений, необходимых новорожденным, особенно тем, которые настолько развиты, что могут сразу после рождения следовать за матерью. Наличие плодного периода у плацентарных млекопитающих является важным эволюционным достижением: новорожденные имеют относительно крупные размеры и высоко организованы.

Для изучения факторов скороспелости плодный период имеет существенное значение, поскольку именно в этот период происходит нарастание массы тела. Отмечена гетерохронность

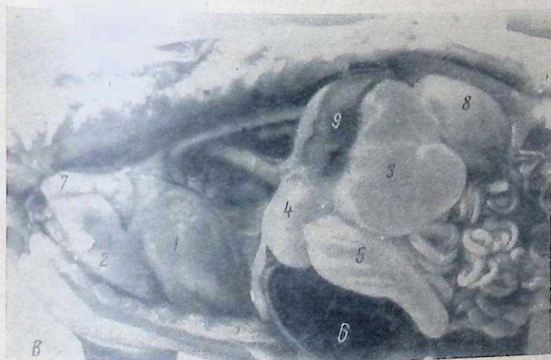
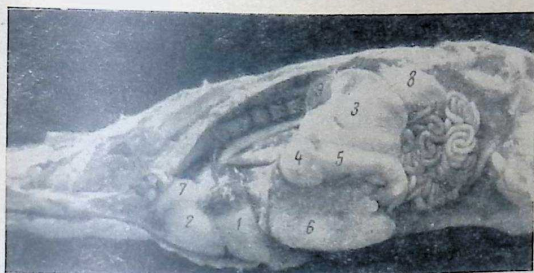
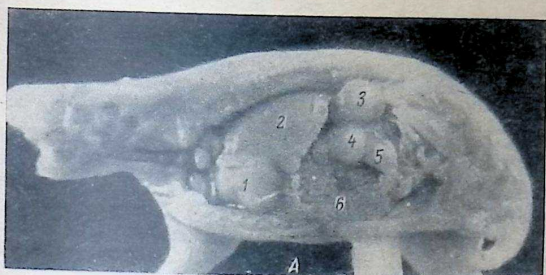


Рис. 114. Топография внутренних органов у плодов овец:

А — в возрасте 47—50 суток; Б — 70 суток; В — 90 суток. 1 — сердце; 2 — легкое; 3 — рубец; 4 — сетка; 5 — слепой; 6 — печень; 7 — грудная доля тимуса; 8 — почка; 9 — селезенка.

развития органов в эмбриогенезе, поэтому их можно соответственно классифицировать. Первая группа органов в эмбриогенезе функционирует так же, как в постнатальном онтогенезе. Вторая группа органов проявляет специфические функции только в эмбриогенезе. Значительная часть органов еще недостаточно изучена в этом отношении, но для всех них общим является постепенное становление автономности, ведущее к уменьшению зависимости плода от матери. Степень дифференцировки оказывается наибольшей в тех системах органов, которые в первую очередь обеспечивают возможность самостоятельного существования новорожденного.

В плодном периоде выделяют два подпериода: ранний и поздний. Ранний длится у крупного рогатого скота с 60 суток эмбриогенеза до 6 месяцев; у овец — с 45 суток до 3—3½ месяцев; у свиней — с 28 суток до 2½ месяцев. Он характеризуется ферментативной активностью плаценты; ее протеолитические, гликолитические и липолитические ферменты расщепляют питательные вещества, поступающие от матери к плоду. В этот подпериод происходит развитие железистого и всасывающего аппарата желудка и тонкого отдела кишечника, наблюдается рост толстого отдела кишечника, усиливается дифференцировка печени и поджелудочной железы. Происходит дефинитивное топографическое распределение органов (рис. 114).

Поздний плодный подпериод начинается у крупного рогатого скота с 6 месяцев эмбриогенеза, у овец — с 3½ месяцев, у свиней — с половины третьего месяца и продолжается до рождения. В этот подпериод ферментативная активность плаценты и, следовательно, ее роль в подготовке питательных веществ, поступающих в плод, уменьшается, зато усиливается деятельность органов самого плода, особенно кровеносной и пищеварительной систем. Заканчивается дифференцировка ротоглоточной области. Плод заглатывает амниотическую жидкость, железы желудка продуцируют пепсиноген и химозин, в двенадцатиперстной кишке функционируют бруннеровы железы, в тонком отделе кишечника оформляются ворсинки и крипты, а в толстом ворсинки редуцируются. Плод продолжает пользоваться как амниотрофным, так и хемотрофным снабжением. В эмбриологии сельскохозяйственных животных наиболее полный материал имеется по развитию овец. Органы настолько интенсивно созревают, что при соблюдении соответствующих условий удастся воспитывать недоношенные плоды овцы вне организма матери. Это имеет существенное значение в каракулеводстве для изучения закономерностей образования смушка.

Благодаря упражнению органов движения и частей тела идет как бы подготовка их к постнатальному функционированию. Для некоторых систем органов такая подготовка к рожде-

нию пока не ясна, это касается в первую очередь половой системы и органов чувств.

Важнейшим актом, изменяющим ход кровообращения, при переходе плода к состоянию новорожденности является поступление воздуха в легкие при первом вдохе и разделение кровяного русла на артериальное и венозное.

Органы выделения — почки, мочеточники, мочевой пузырь и мочепускательный канал — начинают функционировать вне связи с аллантоисом. Эндокринная система плода постепенно заменяет гормоны матери собственными, поэтому регуляция процессов роста и дифференцировки еще в эмбриогенезе в значительной мере зависит от них.

Период новорожденности включает не только акт рождения, но и первые дни постнатальной жизни; границы этого периода не установлены точно. Большое значение в нем имеют новые факторы развития, появляющиеся после рождения: питание молозивом, приобретение условных рефлексов, налаживание терморегуляции и др.

Для организмов, рождающихся способными к передвижению и даже к бегу, какими являются жвачные животные, очень важна способность приспосабливаться к условиям гравитации. Это влияет на развитие ряда органов, особенно мышц, скелета, связочного аппарата, нервной системы и т. д.

Продолжительность эмбрионального развития неодинакова не только у особей, относящихся к разным породам одного и того же вида, но и у особей одной и той же породы. Разные роды, виды и породы имеют различную степень общей и частной зрелости новорожденных, или матурантности. Этот термин принято относить к плацентарным животным. С оговоркой его можно применить и для разных родов млекопитающих.

Таким образом, изменение ряда систем органов к периоду новорожденности имеет большое значение. Знание этих закономерностей необходимо для рационального питания и содержания новорожденных в раннее постнатальное время.

Телосложение и рост плодов

Телосложение. Рассматривая извлеченные из матки эмбрионы любого животного, их можно по внешнему виду отнести к определенному периоду и подпериоду. Это деление основано на телосложении эмбрионов: оно с возрастом изменяется. Но каждый род млекопитающих имеет в этом отношении свою закономерность. Так, и у рассматриваемых трех родов констатируются большие различия между свиньями и жвачными и малые — между крупным рогатым скотом и овцами. У последних в общих закономерностях возрастных изменений телосложения нет различий, но они значительны по календарному возрасту,

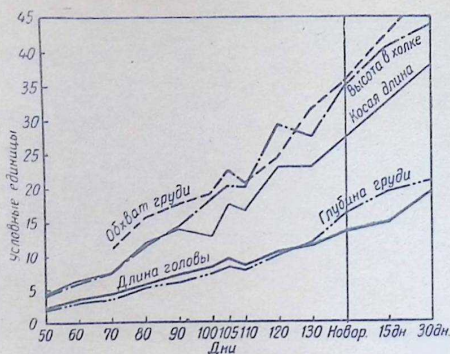


Рис. 115. Изменение промеров (статей) у овцы в эмбриональном развитии:

1 — обхват груди; 2 — косая длина; 3 — высота в холке; 4 — глубина груди; 5 — длина головы.

поскольку овцы развиваются много быстрее, чем крупный рогатый скот.

Кроме сравнения визуальных (зрительных) различий в телосложении, выражающихся в изменении соотношений между туловищем и головой, туловищем и конечностями, используются еще промеры эмбрионов.

Обычно измеряют лентой и штангенциркулем абсолютные размеры отдельных частей тела, а затем их соотношения. Промеряют в таких случаях общую длину тела — от кончика носа до корня хвоста или от затылка до хвоста; измеряют косую длину туловища от плечелопаточного сочленения и до самой задней части таза. Измеряют длину и ширину головы, длину ног и их частей, обхват груди и брюшка, высоту в холке, глубину груди от холки до грудины по вертикали и т. д. Абсолютный рост их за время утробного развития увеличивается, но в разной степени. На рисунке 115 видно, что такие промеры, как высота в холке, обхват груди, увеличиваются быстрее, чем длина головы и других частей туловища. Применяя индексы, наблюдаем, что одни из них снижаются, другие возрастают, третьи почти не изменяются. К первым относятся $\frac{\text{обхват груди}}{\text{косая длина}}$; ко вторым — $\frac{\text{высота в холке}}{\text{косая длина}}$; к третьим $\frac{\text{глубина груди}}{\text{косая длина}}$ (рис. 116).

Рост. В основу исследования общего роста рассматриваемых трех родов животных положены данные некоторых авторов

и наши собственные по крупному рогатому скоту и овцам. Вполне понятно, что цифры по росту эмбрионов неотъемлемо связаны с календарным возрастом животного и с определенной породой. Большая часть данных не согласована между собой, так как измерения проводились в разные сроки утробного развития: по месяцам, декадам, неделям или просто по отдельным случайным дням. В качестве примеров по крупному рогатому скоту мы даем здесь помесячные веса эмбрионов крупного рогатого скота двух пород: калмыцкой и остфризской (табл. 8).

Таблица 8

Вес плодов (в г) двух пород крупного рогатого скота

Месяц стельности	Калмыцкая порода (по Г. А. Шмидту)	Остфризская порода (по Эсскухену)	Месяц стельности	Калмыцкая порода (по Г. А. Шмидту)	Остфризская порода (по Эсскухену)
2	14	24,4	6	7 000	6 771
3	160	262,7	7	15 000	10 104
4	800	1078,8	8	25 000	16 500
5	2750	2703,8	9	35 000	47 100

В приведенной таблице наибольшие расхождения имеются в 7- и 8-месячной стельности. Конечный результат у новорожденных не вызывает сомнений, поскольку телята у остфризов рож-

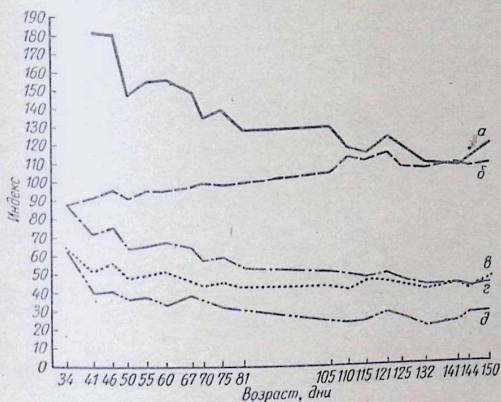


Рис. 116. Индексы телосложения предплодов и плодов овец:

а — $\frac{\text{обхват груди}}{\text{косая длина}}$; б — $\frac{\text{высота в холке}}{\text{косая длина}}$; в — $\frac{\text{глубина груди}}{\text{косая длина}}$;
 г — $\frac{\text{длина головы}}{\text{косая длина}}$; д — $\frac{\text{ширина в плечелопаточном суставе}}{\text{косая длина}}$.

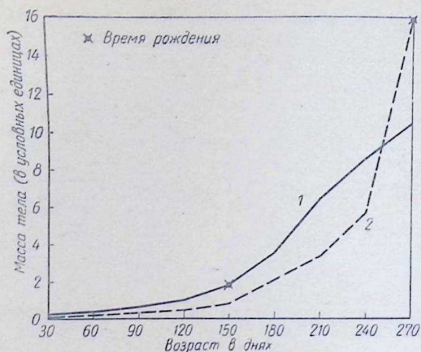


Рис. 117. Сравнительный рост плодов крупного рогатого скота и овцы:

1 — ягненок; 2 — теленок.

даются более полновесными. Различия весов эмбрионов зависят как от породы, так и от упитанности и состояния матерей во время беременности.

Сопоставив рост ягнят и телят в одинаковые отрезки эмбриогенеза, можно видеть, что плод-теленка растет интенсивнее плода-ягненка, особенно в последний месяц беременности (рис. 117). Если же сравнить не одинаковые отрезки эмбриогенеза, то получается картина совершенно иная, так как за короткий срок беременности, конечно, интенсивнее растут плоды овец. Возникает вопрос, почему между двумя довольно близкими ро-

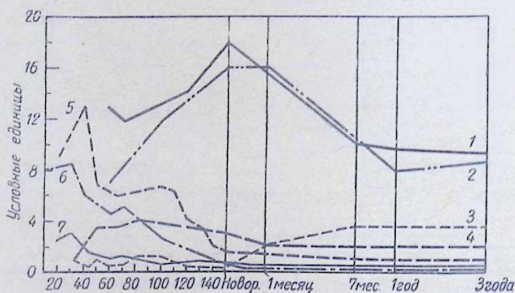


Рис. 118. Рост органов в течение всего онтогенеза у плодов овец каракульской породы:

1 — скелет; 2 — кожа; 3 — желудок; 4 — легкие; 5 — печень; 6 — мозг; 7 — сердце.

дами *Bovis Ovis* имеются большие различия в сроках беременности. Причем дело здесь вовсе не в крупных размерах новорожденных телят по сравнению с ягнятами, а в чем-то другом, потому что крупные овцы рожают ягнят почти таких же размеров, какие рожают мелкие коровы. Следовательно, мы здесь имеем дело с родовой скороспелостью; расшифровка биологических причин ее важна в хозяйственном отношении.

Рассматривая изменение роста плода в целом, необходимо учитывать скорость роста и внутренних органов (рис. 118). Так, из рисунка видно, что мозг, печень и сердце усиленно растут в раннем периоде, а затем рост их снижается; обратный процесс наблюдается у скелета и кожи. Исходя из гетерогенности развития разных органов и частей тела, были высказаны закономерности эмбрионализма (фетализма) и инфантилизма. В первом случае новорожденные отличаются от нормальных задержкой роста частей тела и органов в эмбриональном развитии, преимущественно в плодном периоде, а во втором — телосложение взрослых животных сходно с новорожденными.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Основным принципом сравнительной эволюционной эмбриологии является вскрытие взаимосвязи исторического и индивидуального развития (фило- и онтогенеза). Эта взаимная связь выражается неразрывностью рекапитуляций и филэмбриогенезов.

Эволюционная эмбриология широко использует многие общие эволюционно-морфологические понятия: понятие о гомологии например, парные конечности рыб и всех наземных животных); гомодинамией (повторяющиеся в одном ряду образования: передние и задние конечности, туловищные, шейные и головные сомиты и др.); гомотипией (симметрия расположения органов правой и левой стороны); аналогии (жаберный аппарат и легкие). При желании можно легко подобрать и другие примеры.

Эволюционная эмбриология использует установившиеся в эволюционной морфологии принципы: смену функций органов, взаимосвязь строения и функции органов и пр. Смена функций органов происходит в течение эмбриогенеза органа. Такие явления, как смена системы почек, можно отнести к категории субституции органов. В ряд тех же явлений можно отнести замену мест кроветворения: желточный мешок, печень, скелет. Постоянно приходится встречаться с явлениями усиления и ослабления функций органов.

Широко распространено явление взаимного влияния развивающихся частей эмбриона друг на друга. Например, при закладках конечностей из мезенхимы в месте их формирования увеличивается количество рядов эктодермальных клеток. Известно влияние хорды на закладку окружающих ее частей органов чувств и мозга, на формирование мезенхимного и хрящевого черепа и т. д.

Выяснению упомянутых соотношений способствует анализ аномалий и уродств, возникающих на разных стадиях развития эмбрионов.

Однако сравнительная эмбриология не может осветить некоторые очень важные стороны эмбриогенеза. Одной из них является представление о движущих силах эмбриогенеза и факторах детерминации тканей и клеток. Эта и многие другие

проблемы эмбриологии потребовали разработки новых методов, которыми располагают экспериментальная эмбриология, фенетика, динамика развития.

Экспериментальная эмбриология настолько расширила и углубила свои методы, что приобрела самостоятельное значение.

Наиболее ценными из ее моделей оказались среди позвоночных животных амфибии, особенно хвостатые (аксолотль, тритон и др.), и многие беспозвоночные животные.

Методами экспериментальной эмбриологии являются трансплантация, экстирпация и другие приемы, используемые на ранних стадиях развития животных. Еще мало сделано на высших группах позвоночных, и зачастую приходится результаты, выполненные на амфибиях, условно переносить на млекопитающих.

Из высших классов позвоночных удобным объектом оказались птицы, на зародышах которых выполнены сложные эксперименты. Однако закономерности их развития сильно отличаются от таковых у плацентарных животных, поэтому данные, полученные на птицах, не могут полностью удовлетворить требования маммологов.

Известны опыты по пересадке кусочков ткани из «губ» blastopora амфибий в другие части организма. В естественных условиях из этих кусочков образуются хорда и мезодерма. При пересадках было выяснено, что участки blastopora влияют на образование нервной пластинки, на расчленение ее на головной и спинной мозг, дают начало ганглионарной пластинке и ганглиям периферической нервной системы, пигментным клеткам и висцеральному скелету головы. Передний край нервной пластинки индуцирует в прилежащей ткани образование органов обоняния.

Промежуточный мозг развивает зачатки глаз, задний мозг влияет на образование слуховых пузырьков.

Позднее выяснилось, что представление об индукторе, как об «организаторе» формообразования, не точно. Роль индуктора заключается в активировании латентных возможностей развития индуцируемого материала. Он стимулирует некоторые возможности развития и затормаживает другие. Многочисленными опытами было показано, что индукционное влияние осуществляется не только клетками области губ blastopora, но и химическими веществами, например белками и нуклеопротеинами.

Рибонуклеиновые кислоты, полученные из разных тканей и органов, вызывают в эмбриональных тканевых культурах образование гомологичных органов. Удавалось вызывать образование нервной пластинки кусочками печени. Участки губы blastopora, растертые и фиксированные спиртом, также вызывали образование нервной пластинки.

В культурах эмбриональных тканей можно получить не только адекватные образования, возникающие в развивающемся организме, но и иные. Так, участки тела раннего эмбриона, из которых развивается хорда, в культурах тканей могут образовывать мышцы, эпидермис, нервную ткань. Нервная пластинка, образующаяся под влиянием хордомезадермы, оказывает свое воздействие на крышу первичной кишки; в свою очередь, крыша кишки способствует образованию из мезенхимы мышечных сегментов, влияющих на образование нервных узлов. Таким образом воздействует не только индуктор, но и реагирующая ткань — реактор, хотя и в более слабой степени.

Экспериментальная эмбриология выяснила и уточнила степень детерминации различных тканей; оказалось, что в стадии ранней гаструлы эктодерма спинной части не детерминирована; в стадии средней гаструлы из эктодермы развиваются небольшие части нервных образований; в поздней стадии эктодерма дает начало зачаткам головного и спинного мозга.

При удалении у ранних эмбрионов частей хорды нарушается расчленение на сегменты спинных осевых органов (сомитов, позвонков, спинных мышц). При отсутствии хорды происходит слияние туловищных сомитов.

У зародышей амфибий при удалении кусочка хорды, но сохранении нервной трубки, лежащей ниже оперированного участка, при регенерации развивается хрящевая масса без расчленения на позвонки.

После обработки гаструлы хлоридом лития удавалось получать личинки, лишенные хорды. У них не происходило образования расчлененного позвоночника, и нервная трубка оказывалась



заключенной в цельную хрящевую трубку с боковыми отверстиями для нервов. Таким образом, индуктивное воздействие хорды и нервной трубки обуславливает нормальное развитие осевого скелета и осевых органов.

От учения об индукторах, как организаторах с односторонним действием, экспериментальная эмбриология перешла к выяснению значения обратных связей.

О том, как представлял себе обратные связи И. И. Шмальгаузен, свидетельствует его небольшая схема (см. стр. 230).

В центре большого квадрата имеется малый квадрат, иллюстрирующий воздействие цитоплазмы на ядро и ядра. Основу большого квадрата составляют нервная и эндокринная системы. Первая воспринимает внешние и внутренние воздействия от эндокринной системы. Они влияют прежде всего на «активирующую ткань» (индуктор). Это упрощенная схема, но в ней намечены очень важные элементы обратных связей.

Примеры обратных воздействий между передней долей гипофиза и половым аппаратом уже приводились нами выше.

Используя описанные факты, удастся в некоторой степени вскрыть движущие силы ранних стадий развития у млекопитающих. Исследуя их, невольно задаешься вопросом, почему одна и та же стадия последовательно сменяет другую? Чем объясняется такой закономерный, постоянно из поколения в поколение повторяющийся порядок смен стадий развития в эмбриогенезе, для которого характерны массовые передвижения клеток и принятие ими новых, измененных форм?

У разных животных бластомеры в разных стадиях развития теряют полноту потенций, свойственную зиготе. Клетки делаются неспособными создать целое, а образуют лишь его части: нервную пластинку, хорду, кишечную энтодерму, сомиты, кровеносную систему и т. д.

Имеются две теории, объясняющие эту закономерность. Одна идеалистическая, виталистическая, признающая наличие в эмбрионах нематериальной, «жизненной силы» или «поля». Другая — материалистическая, объясняющая развитие наличием постоянно действующих факторов наследственности, материальных клеточных факторов. Материалистическое объяснение неотделимо связано со строением исходных половых клеток и их функциями.

В половых клетках — яйцах и сперматозоидах — накапливалась в филогенезе, т. е. историческом развитии, информация далеких и более близких предков. Отдельные онтогенетические изменения влияли на историческую преемственность, вводя в нее новые факторы, но основная линия развития сохранялась. Некоторые, особенно коренные изменения экологических условий жизни организмов, например переход животных из воды на сушу, откладка во внешнюю среду яиц с обильным желтком, вынашивание эмбрионов в сумках и, наконец, внутриутробное

развитие, вызывали эволюционные изменения онтогенезов, которые как бы нарушали биогенетический закон. Но следы филогенеза сохранялись и проявлялись в потомстве. Исторические изменения максимально отражены в развитии высших млекопитающих, как последней ветви филогенетического дерева. От зиготы бластомерам, а от них массе клеток передавались потенции, необходимые для онтогенеза. Возможно, что при митозах дочерние клетки отличались от материнских, т. е. в первых возникали новые ядерные факторы.

О ТЕРАТОЛОГИИ

Учет ненормальностей эмбрионального развития составляет содержание науки тератологии. В одних случаях причины происхождения уродств ясны, в других они остаются еще не выясненными. Многочисленные случаи уродств человека описаны в известной книге Пэттена «Эмбриология человека». Для сельскохозяйственных животных подобные сводки неизвестны.

Цель изучения развития уродов заключается в том, чтобы обнаружить факторы, вызывающие уродства. Одни из них являются наследственными и повторяющимися в потомстве, другие зависят от тех или иных вредных условий эмбрионального развития. Как явно наследственные, так и приобретенные изменения возникают на разных эмбриональных стадиях. Определив начальную стадию патологического развития и сравнив ее с аналогичной нормальной стадией, можно в ряде случаев найти причину возникновения данного уродства.

Возникновение тератологии относится к началу XIX века и связано с именами Этьена и Исидора Сент-Илеров. До них собирали факты уродств как курьезы природы, но только эти исследователи серьезно занялись анализом причин появления ненормальных форм. Оказалось, что существуют переходы между мало бросающимися в глаза отклонениями развития от нормы, аномалиями и уродствами.

Возникновение любых слабых или сильных отклонений от нормы в эмбриогенезе рассматривают как мутации. Современная генетика считает, что возникновение мутаций обусловлено проявлением генов. В случае появления полуметальных генов измененные особи при соответствующих условиях могут оказаться не только жизнеспособными, но и полезными. К мутантным изменениям относится коротконогость овец, крупного рогатого скота и собак. Редкими мутациями являются карликовость, характерная для многих пород, имеющих как пропорциональное, так и непропорциональное телосложение. Особенно заметна непропорциональность головы, поскольку у карликовых пород головной мозг и глаза бывают обычно непропорционально крупными. Аномалией является отсутствие шерстного покрова: фолликулы волос отмирают до их формирования. Аномалия бесшерстности возникает чаще в эмбриогенезе, реже после него.

Но характер закладки волос определяется до рождения. Голые формы известны у овец, коз, лошадей, свиней, собак. В разведении они сохранились у свиней. В природе существует не мало бесшерстных родов: слоны, носороги, гиппопотамы, китообразные. Результатом аномалий развития являются формы с укороченными челюстями (мопсообразность, бульдожистость), создающиеся в эмбриогенезе благодаря задержке развития челюстей. Животные с уродливыми головами (бульдогообразные) существуют не только в домашнем состоянии, но и в природе (пещерные медведи). Полулетальными и даже летальными аномалиями отличаются альбиноидные серые каракульские овцы, у которых неправильно развиваются камеры желудка. Аномалии у преков — «старчак» выражаются в неподвижности шеи. Мутации, обнаруживающиеся в эмбриогенезах, многочисленны, разнообразны и могут иметь вредное, полезное и индифферентное значение.

Существует параллелизм между мутациями, имеющими явно наследственный характер, и модификациями. Благодаря этому возможно анализировать многие эмбриональные отклонения, включая резко выраженные уродства. Во многих случаях эмбриология уже показала, каким образом и по каким причинам создаются уроды. Зная последовательность периодов и стадий развития, можно с большой вероятностью сказать, что, например, циклопоцефальное (одноглазое) уродство зародыша возникает после раннего нормального развития как следствие травмы от давления, в результате чего смещаются передние части головы, нарушается целостность (интеграция) развития и остается лишь способность частей тела к самодифференцировке. Слияние зачатков глаз в один (циклопы) — явление среди уродств не очень редкое, бывают случаи слияния и слуховых пузырьков. Известно много случаев гетеротопии, т. е. перемещения закладок органов с обычного нормального места на новое. Например, утят волосы были обнаружены на костях нижней челюсти, внутри гаверсовых каналов костей, на перикарде и т. д.

Описано много уродств срастания тела или его частей у близнецов при нарушении нормальной изоляции зародышей друг от друга. Довольно широко распространено недоразвитие какого-либо органа, или он полностью исчезает.

Некоторые аномалии происходят в результате задержки дифференцировки или роста органов, а также запаздывания их нормальных перемещений (крипторхизм у сельскохозяйственных животных и пр.).

Проверку правильности предположения о причинах тех или иных уродств можно осуществить экспериментально на свободно развивающихся зиготах и личинках, но она затруднена у млекопитающих. Все же анализ многочисленных случаев повреждения одиночных эмбрионов и целых пометов привел к некоторым результатам.

Сходные типы аномалий могут быть вызваны разными агентами, а различная степень выраженности уродства — действием одного и того же агента на разные стадии развития эмбрионов. Изучение ряда уродств помогло установить «критические стадии» в эмбриогенезе, на которые чаще всего приходится отклонение от нормы, уродства, гибель, рассасывание или мумификация особей. Эмбрионы в целом или их развивающиеся части обладают в критические стадии наибольшей чувствительностью, интенсивным метаболизмом и большой скоростью протекающих процессов. Регуляторная деятельность эмбрионов в эти стадии бывает ослаблена, следовательно, облегчена возможность для отклонений в развитии, скорости реакций и проявления других деструктивных процессов. Опыт отравления эмбрионов крыс ипритом путем его инъекции матери показал, что введение яда на 12-й день эмбриогенеза вызывает гибель всех эмбрионов, введение на 14-й день — гибель части эмбрионов и патологическое изменение уцелевших особей.

Кислородное голодание беременных мышей приводило к гибели всех эмбрионов на самых ранних стадиях их развития: на 8-й день беременности — к патологии в строении головы, на 14-й день — к дефектам в строении неба. В случае перегрева беременных крыс эмбрионы погибают скорее при деиннервации матки, чем при сохранении нормальной иннервации.

Некоторые опыты, проведенные на свиньях, позволили выявить защитное влияние эндокринной системы матери.

О ВОЗМОЖНОСТЯХ УПРАВЛЕНИЯ ПРОЦЕССОМ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Первым русским исследователем, показавшим значение для животноводства познания законов раннего онтогенеза сельскохозяйственных животных, был Н. П. Чирвинский. Он придавал значение не только знанию нормы развития, но и ее сдвигам, вызванным изменением внешних условий развития, особенно факторов питания. В многочисленных работах по проблеме онтогенеза он уделил большое внимание вопросам эмбрионального развития овец и поставил на разрешение некоторые вопросы. К ним в первую очередь относится выяснение причин явлений эмбрионализма и инфантилизма. Под эмбрионализмом понимается недоразвитие организма, связанное с задержкой роста частей тела и органов в эмбриогенезе; под инфантилизмом — недоразвитие, связанное с задержкой роста в постнатальный период онтогенеза. Эмбрионалами называются половозрелые животные, сохранившие «черты сходства и пропорции плода», инфантилами — животные, сохранившие во взрослом состоянии юношеские пропорции тела. О последних можно сказать, что это стереометрически увеличенные новорожденные.

Появление эмбрионализма зависит от недостаточного питания беременной матери или от ее общей недоразвитости в результате систематического недокорма ее предков. В силу этого у эмбрионов задерживается в первую очередь развитие органов, обладающих наибольшей скоростью роста. К таким органам у жвачных животных относятся конечности, поэтому у эмбрионалов трубчатые кости оказываются утонченными, суставы утолщенными. Головы эмбрионалов относительно велики. У эмбрионалов свиней сохраняются признаки, относящиеся в основном не к периферическому, а к осевому отделу скелета. У них укорачивается туловище, наблюдается узкогрудость. Эмбрионалы сохраняют черты ранних стадий утробного развития.

В задачу современной эмбриологии животных входит уточнение времени проявлений эмбрионализма, выяснений оптимальных сроков усиленного питания беременных животных. Животноводу важно знать, какие моменты в развитии, каким образом и почему вызывают рассасывание зародышей и плодов, возникновение уродств, нарушение функций органов, темпов роста и т. д. Указанные явления вызваны как условиями эмбрионального развития, так и степенью реакции развивающихся организ-

мов на эти условия и на факторы, сознательно применяемые человеком.

Для практики животноводства существенное значение имеет закономерность, показанная в работах Н. П. Чирвинского и А. А. Малигонова и подтвержденная другими исследователями. Они установили, что наиболее реактивными по отношению к факторам питания являются, как сказано выше, органы, находящиеся в стадии высшей интенсивности роста. При улучшенном питании эти части тела развиваются особенно хорошо; наоборот, ухудшение питания резко тормозит их рост. Знание этой закономерности дает в некоторых случаях возможность управлять эмбриональным развитием через мать путем изменения (качественного и количественного) питания, поения, введения гормонов и витаминов, охлаждения и согревания, изменения дыхательного коэффициента и применения ряда других факторов.

Для наглядности приведем еще пример различия в сравнительном развитии одиночных и плодов из многоплодных пометов у овец. Остановимся на двух опытах школы Дж. Хэммонда (заимствовано из работ Уоллеса, Палссона, Верже и др.) по переменному питанию беременных овец. В них намечена возможность управления индивидуального развития разными условиями питания: высокого, низкого и переменного. Одна группа суягных маток была переведена с высокого уровня питания на низкий, а другая — с низкого уровня питания на высокий. Наиболее ценные результаты были получены в группе, переведенной с низкого уровня питания на высокий. Двойневые плоды во всех группах на 91-й день были одинаковы по развитию с одинаковыми. Следовательно, до указанного возраста двойневые плоды развивались одинаково как при высоком, так и при низком уровне питания маток. Что же касается новорожденных, то на них значительное влияние оказало состояние упитанности маток.

При высоком уровне питания двойневые ягнята были сходны с одиночными, и, наоборот, двойневые ягнята, родившиеся от маток, находившихся постоянно на низком уровне питания, оказались сильно недоразвитыми.

Опыт Уоллеса свидетельствует о необходимости повышения уровня кормления беременных маток с 90-го дня суягности, а при многоплодии усиленное кормление маток должно начинаться в более ранний срок.

Опыт по переменному питанию маток Верже (1939) начал с 91-го дня суягности. С этого срока маток, разделенных на две группы, кормили по-разному. Маток одной группы содержали на высоком, а другой — на низком уровне питания. Соответственно группам овец содержали и родившихся ягнят до 42-го дня. Затем половину ягнят первой группы перевели на низкий уровень питания, а остальных оставили на высоком. Вторую группу тоже разделили на две равные части. Первую из них перевели на высокий уровень питания, вторую — оставили на низком.

Оценку опыта проводили по скорости достижения ягнятами 30 кг веса. В опыте было установлено, что ягнята, находившиеся на высоком уровне питания, достигли веса 30 кг (убойного 13,6 кг) к 60-му дню жизни. Обе переведенные группы достигли живого веса 30 кг в возрасте 105 дней. Ягнята, содержащиеся только на низком уровне питания, достигли этого веса за 270 дней. Наиболее высокий убойный вес — 48,9% — оказался в группе животных, получавших высокий уровень кормления, а самый низкий — 42,9% — был у ягнят низкого уровня кормления. Обе переводные группы заняли по убойному весу промежуточное положение.

В 1955 г. были сообщены результаты опыта (Палссон и Верже), показывающие дифференцированный рост различных органов и частей тела в каждой из четырех опытных групп. Оказалось, что вес головы ягнят зависит от их возраста, а не уровня питания овец. Вес сердца во всех группах был одинаковым. Относительный вес зубной железы, печени, селезенки, почек, кишечника и крови зависел от уровня питания; он был большим в группе, находившейся на высоком уровне питания, а также в группе, переведенной с низкого на высокий уровень питания.

Данные опыты позволяют учесть степень рентабельности затраты кормов, уточнить возможность управления развитием через фактор питания, получать определенное соотношение мяса, костей и жира в туше и определять наиболее рентабельные сроки убоя.

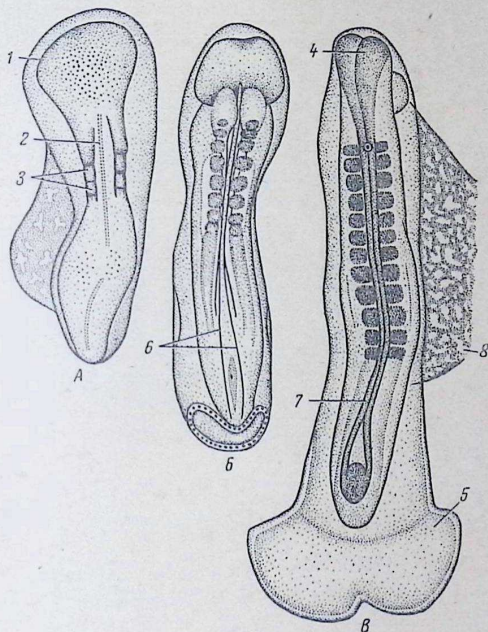
В связи с вопросами недоразвитости, или незрелости, новорожденных животных возникает вопрос о возможности компенсации развития в дальнейшем онтогенезе. Удовлетворительного решения данного вопроса пока нет. Однако известно, что компенсация веса наступает, поскольку неполновесные животные при хорошем кормлении становятся упитанными. Что касается изменения телосложения и веса различных органов, то этот вопрос более сложен. Н. П. Чирвинский отмечал, что компенсации развития скелета при депрессии эмбрионального развития не происходит. Еще хуже компенсируются недостатки телосложения, а от последнего зависят такие качества, как мясность, молочность, да, вероятно, и шерстность.

Учитывая строгую последовательность стадий развития, можно ясно себе представить, что многие из систем органов после рождения животного компенсироваться не могут, так как стадия их закладки давно закончена и наследственные темпы роста уже реализованы.

Большое значение в повышении продуктивности имеет скрещивание (метизация и гибридизация), но, к сожалению, эмбриология почти не касалась этой проблемы, особенно у домашних животных. А в этой области можно открыть много ценного для теории и практики пороодообразования и повышения продуктивности.

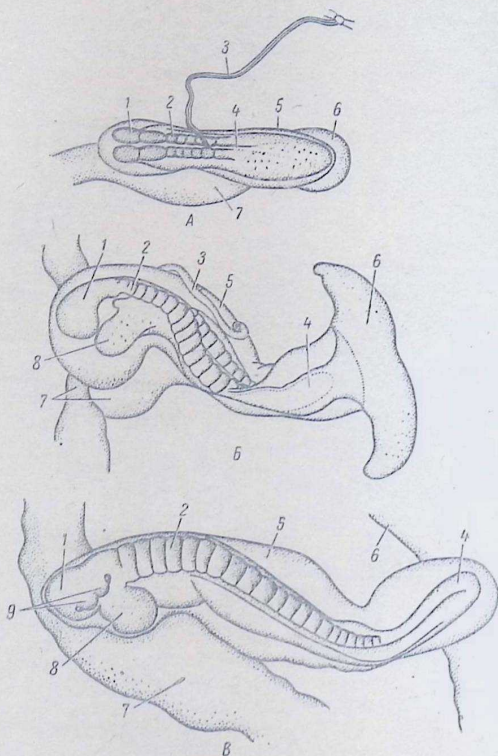
ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение I



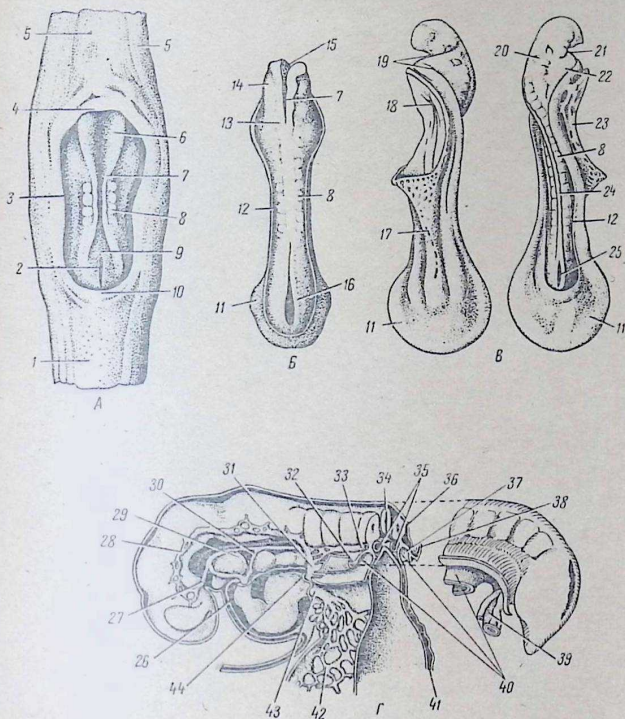
Фиг. 1. Эмбрионы крупного рогатого скота в ранний зародышевый период (по Г. А. Шмидту):

А — 20 суток; Б — 20½ суток; В — 21 сутки. 1 — нервная пластинка; 2 — первичная полоска; 3 — сомиты; 4 — мозговые пузыри; 5 — закладка аллантоиса; 6 — нервные складки; 7 — сомкнувшиеся нервные валики; 8 — желточный мешок.



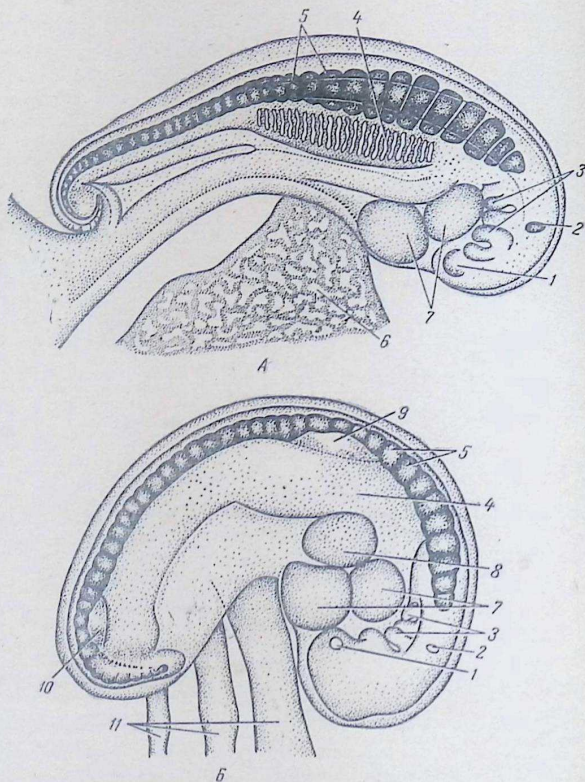
Фиг. 2. Эмбрионы овец в ранний зародышевый период
(по О. Б. Шумкиной):

А — 16 суток; Б — 17 суток; В — 18 суток. 1 — головной отдел нервной борозды; 2 — сомиты; 3 — серозно-амниотический канал; 4 — первичная полоска; 5 — амнион; 6 — аллантоис; 7 — желточный мешок; 8 — сердце; 9 — висцеральные дуги.



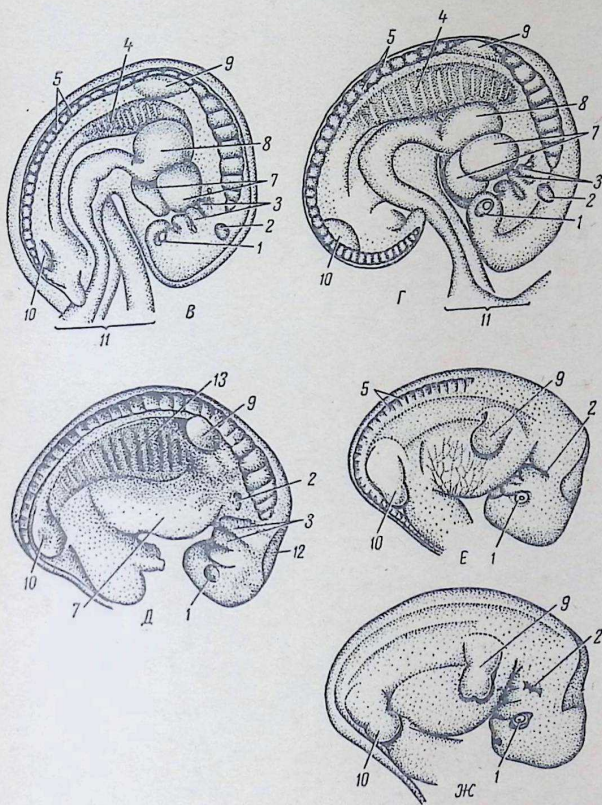
Фиг. 3. Эмбрионы свиней в ранний зародышевый период (по Пэттену):

А — 14 суток; Б — 15 суток; В — 16 суток (с брюшной и спинной стороны); Г — эмбрион 3—4 мм длины (сагиттальное и поперечное сечение): 1 — желточный мешок; 2 — остатки первичной полоски; 3 — боковая и 4 — головная складки амниона; 5 — внезародышевая соматоплевра; 6 — нервная пластинка; 7 — первая борозда; 8 — сомиты; 9 — гензеновский узелок; 10 — каудальная складка амниона; 11 — головной конец; 12 — амнион (срезан); 13 — первый валик (складка); 14 — головной конец; 15 — передний невротоп; 16 — ромбоидальный синус; 17 — задняя кишка; 18 — передняя кишка; 19 — ротовое впячивание (стомодеум); 20 — слуховой пузырек; 21 — висцеральные дуги; 22 — сердечная выпуклость; 23 — стенки желточного мешка; 24 — нервная трубка; 25 — задний невротоп; 26 — перикардиальная полость целома; 27 — внутренние сонная артерия; 28 — передняя кардинальная вена; 29 — глоточный мешочек; 30 — вторая дуга аорты; 31 — общая кардинальная вена; 32 — пупочная вена; 33 — кардинальная вена; 34 — нервная трубка; 35 — спинная аорта; 36 — сомит; 37 — соматическая мезодерма; 38 — отрезок амниона; 39 — аллантоидный стебель и сосуды; 40 — целом; 41 — спланхноплева желточного мешка; 42 — желточное сосудистое сплетение; 43 — желточно-брыжеечная вена; 44 — спланхическая мезодерма (срезана).



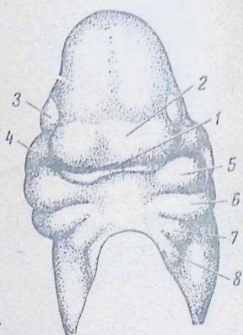
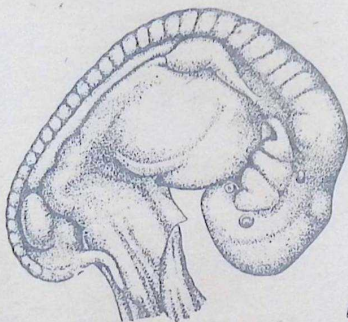
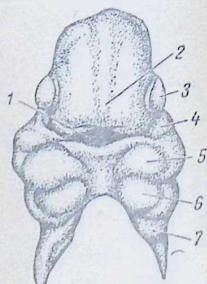
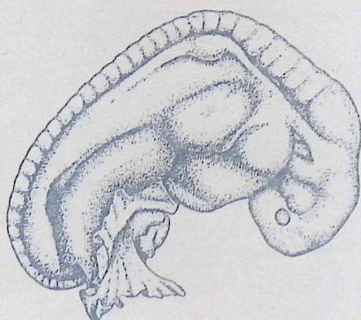
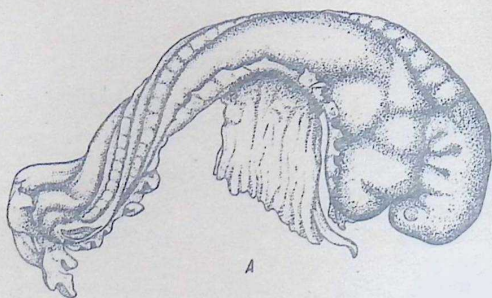
Фиг. 4. Эмбрионы крупного рогатого скота

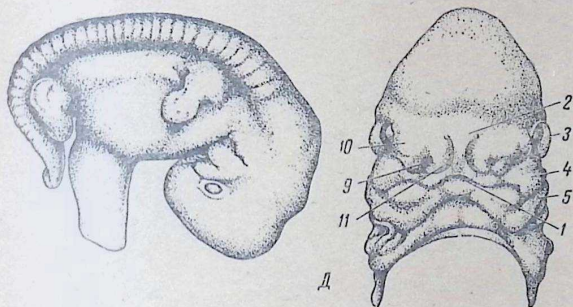
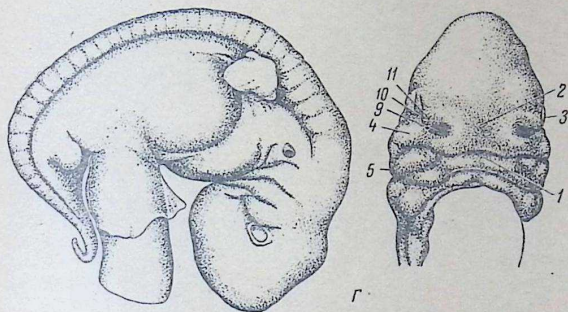
А — 24 суток; Б — 25 суток; В — 26 суток; Г — 27 суток; Д — 30 суток; Е — 33 суток;
 2 — закладка уха; 3 — висцеральный аппарат; 4 — мезонефрос; 5 — сомиты; 6 — жел
 и 10 — задней конечностей; 11 — стебли желточного меша



в поздний зародышевый период в возрасте:

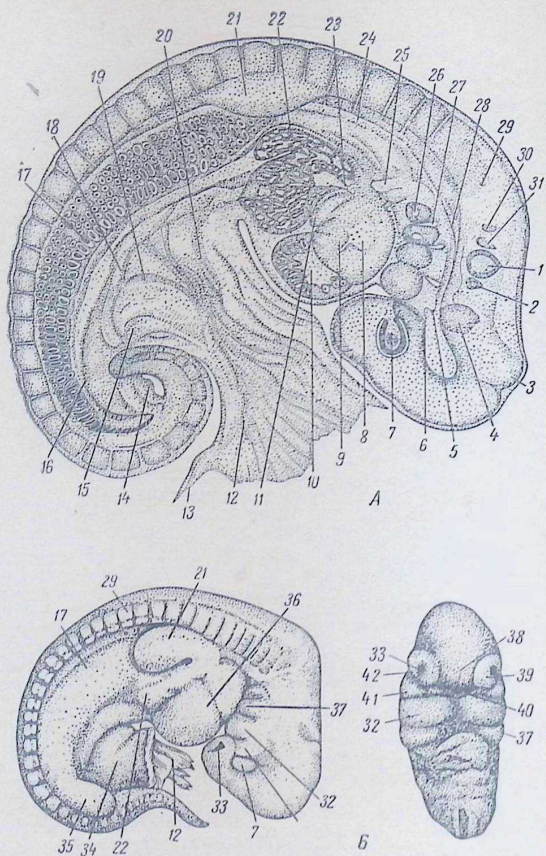
Ж — 34 суток (по Г. А. Шмидту, К. М. Курносову, Крёллингу). 1 — закладка глаза; точный мешок; 7 — сердечная и 8 — печеночная выпуклости; 9 — закладка передней ка и аллантаиса; 12 — ромбовидная впадина; 13 — ребра.





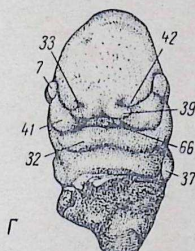
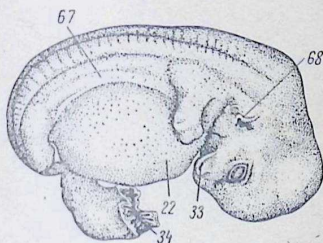
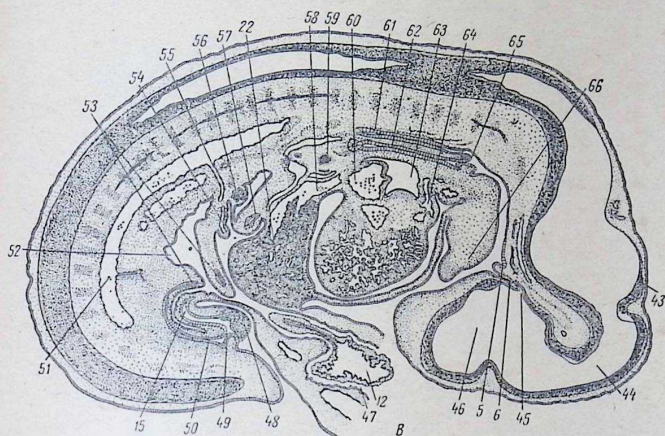
Фиг. 5. Эмбрионы овец в поздний зародышевый период в возрасте:

А — 19 суток; Б — 20 суток; В — 23 суток; Г — 25 суток; Д — 28 суток (справа от зародышей помещены их головки) (по С. Н. Боголюбскому и Д. И. Гофману): 1 — первичное ротовое отверстие; 2 — лобный выступ; 3 — закладка глаза; 4 — верхнечелюстной отросток; 5 — гиоидная дуга; 6 — первая; 7 — вторая и 8 — третья жаберные дуги; 9 — глотка; 10 — ноздлатеральный и 11 — нозомедиальный отростки; обозначения частей тела у эмбрионов овец, как у эмбрионов крупного рогатого скота.



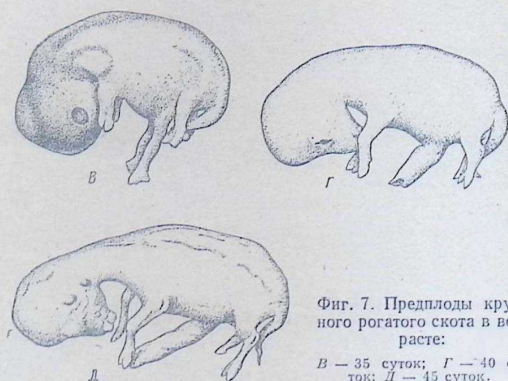
Фиг. 6. Эмбрионы свиней в поздний

А — 17—18 суток (длина 5 мм, сагитальное сечение); Б — 19 суток (7,5 мм); В — эмбрионы VII и VIII пары нервов; 3 — задний мозг; 4 — ганглий V нерва; 5 — карман; 9 — эндокард; 10 — межжелудочковое отверстие сердца; 11 — общая кардинальная вена; аллантоиса; 16 — задняя кишка; 17 — мезонефрос; 18 — желточная вена; 19 — каптередней конечности; 22 — печень; 23 — общая возвратная вена печени; 24 — задняя точный карман; 28 — передняя кардинальная вена; 29 — сомит; 30 — яремный ганглий 34 — пупочный канатик; 35 — закладка задней конечности; 36 — сердце; 37 — гноидная 41 — верхнечелюстной отросток; 42 — назолатеральный отросток; 43 — мозжечок; 48 — половой бугорок; 49 — клоака; 50 — прямая кишка; 51 — аорта; 52 — брюшина 56 — поджелудочная железа; 57 — желудок; 58 — задняя полая вена; 59 — закладка 64 — дуга аорты; 65 — гортань; 66 — язык; 67 —



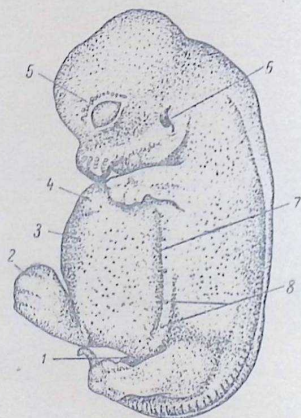
зародышевый период в возрасте:

брион 10 мм (сагитальное сечение); Г — 24 суток (15 мм). 1 — слуховой пузырек; 2 — Сессели; 6 — карман Ратке; 7 — закладка глаза; 8 — отверстие между предсердиями; 12 — желточный мешок; 13 — отрезок амниона; 14 — половой бугорок; 15 — стебель удаленная часть кишечной петли; 20 — головная часть кишечной петли; 21 — закладка кардинальная вена; 25 — общая кардинальная вена; 26 — дуга аорты; 27 — третий гло-Х пары нервов; 31 — ганглий IX пары нервов; 32 — челюстная дуга; 33 — ноздря; дуга; 38 — лобный отросток; 39 — носомедиальный отросток; 40 — ротовая полость; 44 — средний мозг; 45 — воронка; 46 — передний мозг; 47 — внезародышевый целом; полость; 53 — петля кишечника; 54 — воротная вена; 55 — желточно-брыжеечная вена; легкого; 60 — правое предсердие; 61 — пищевод; 62 — трахея; 63 — полость перикардия; закладка молочных желез; 68 — наружное ухо.



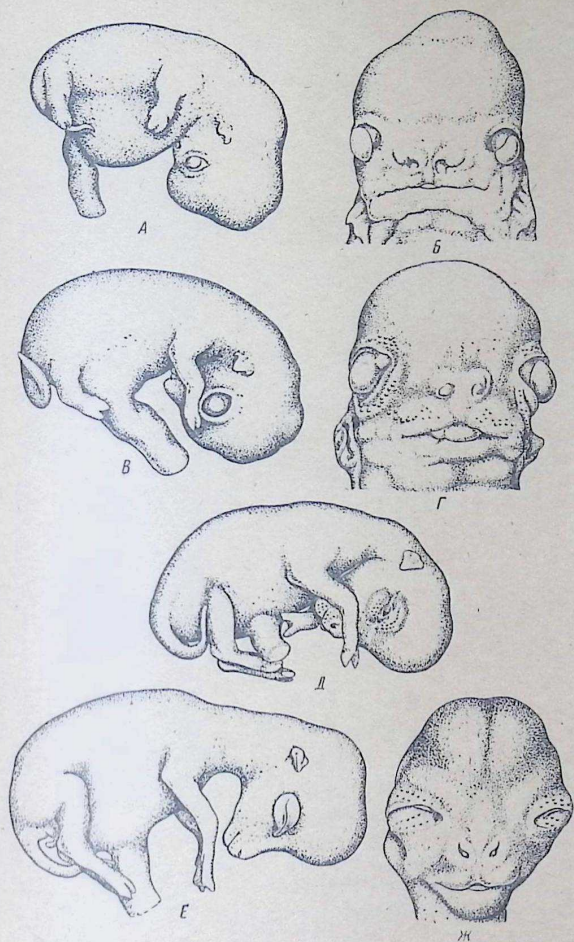
Фиг. 7. Предплоды крупного рогатого скота в возрасте:

В — 35 суток; Г — 40 суток; Д — 45 суток.

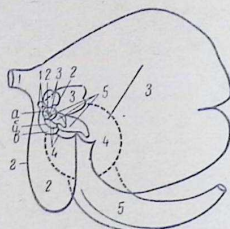


Фиг. 8. Предплод свиньи 28 суток (по Майноту):

1 — половой бугорок; 2 — пупочный канатик; 3 — выпуклость печени; 4 — выпуклость сердца; 5 — волосяные фолликулы (закладка вибрисс); 6 — ухо; 7 — молочная складка; 8 — соски.

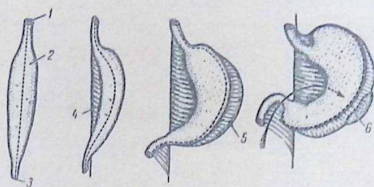


Фиг. 9. Предплоды овец (по С. Н. Боголюбскому и Д. Н. Гофману):
 А — предплод прекоса 34 суток; Б — головка предплода прекоса 35 су-
 ток; В — предплод и Г — головка мериноса 38 суток; Д — предплод мери-
 носа 42 суток; Е — предплод и Ж — головка прекоса 43 суток.



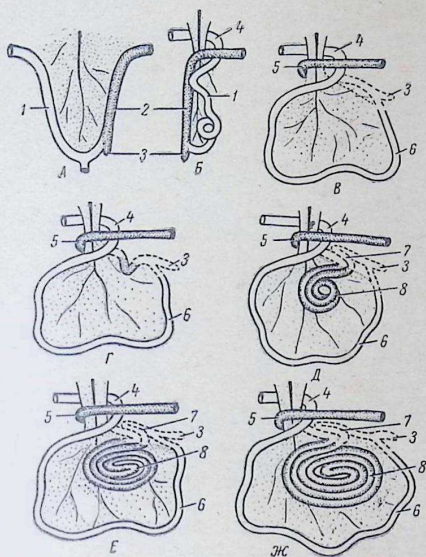
Фиг. 10. Схема поворота желудка крупного рогатого скота в процессе развития (из работы Шульца);

а — зародыша 30 суток; б — предплода 50 суток; в — плода 55 суток; г — плода 105 суток.
1 — пищевод; 2 — сетка; 3 — рубец; 4 — книжка; 5 — сычуг.



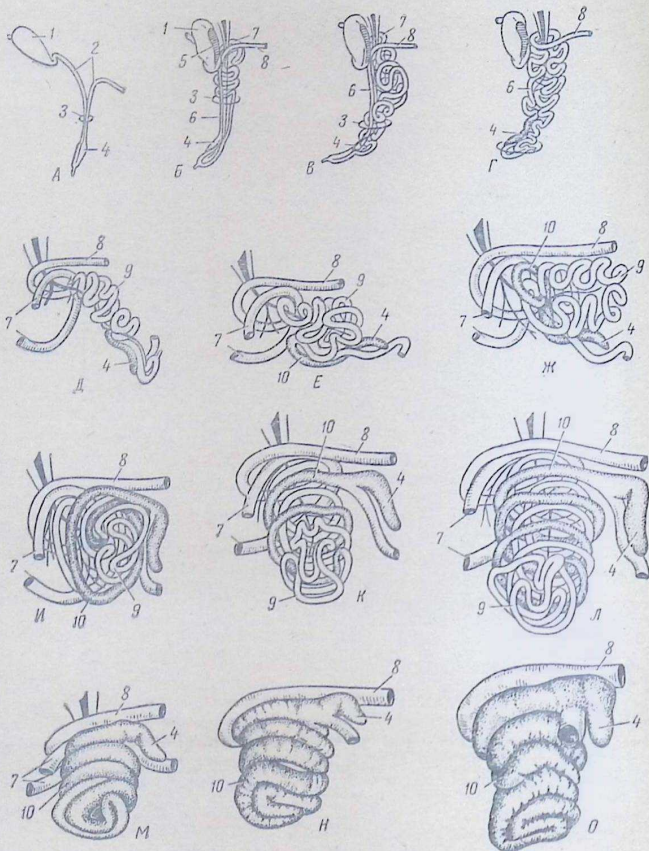
Фиг. 11. Схема изменения формы и положения желудка свиньи (по Пэттену):

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — двенадцатиперстная кишка; 4 — связка, прикрепляющая желудок к стенке тела; 5 — селезенка; 6 — селезенка.



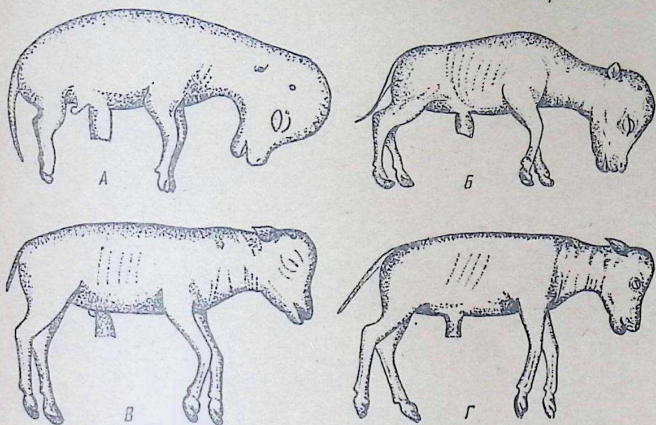
Фиг. 12. Развитие кишечника крупного рогатого скота (по К. А. Васильеву):

А — исходное положение; Б — плод длиной 3 см (45 дней); В — 4,8 см (50 дней); Г — 6 см (60 дней); Д — 7 см (70 дней); Ж — новорожденный теленок. 1 — нисходящая и 2 — восходящая петли; 3 — слепая и 4 — двенадцатиперстная кишки; 5 — конечная петля ободочной кишки; 6 — тощая кишка; 7 — начало и 8 — спираль ободочной кишки.

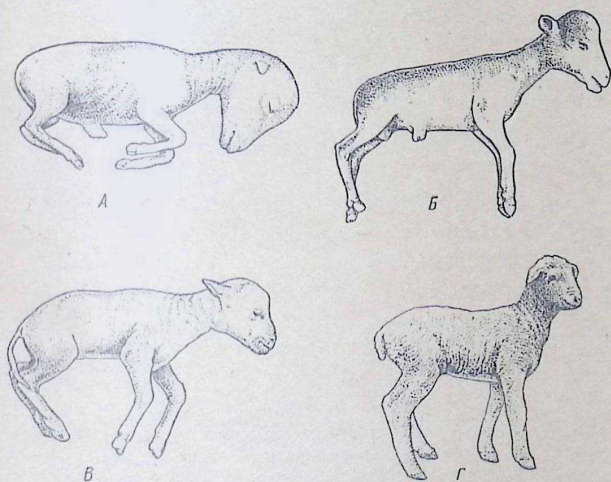


Фиг. 13. Схема последовательного поворота кишечника и развитие лабиринта ободочной кишки свиньи (вид слева; по Малову):

А — зародыш 12 мм длины; Б и В — 27 и 28 мм (30 дней); Г — 41 мм (32 дня); Д — 45 мм (35 дней); Е — 54 мм (40 дней); Ж — 82 мм (50 дней); И — 85 мм (50 дней); К — 92 мм (55 дней); Л — 97 мм (55 дней); М — 122 мм (60 дней); Н — 186 мм (90 дней); О — 275 мм (новорожденный поросенок); 1 — желудок; 2 — восходящее и нисходящее колена кишки; 3 — пупочное кольцо; 4 — слепая кишка; 5 — селезенка; 6 — ободочная кишка; 7 — двенадцатиперстная и 8 — прямая кишки; 9 — «центрипетельная» петли ободочной кишки; 10 — «центрифугальные».



Фиг. 14. Плоды крупного рогатого скота в возрасте:
А — 60 суток; Б — 90 суток; В — 120 суток; Г — 150 суток.



Фиг. 15. Плоды овец в возрасте:
А — 53 суток; Б — 75 суток; В — 120 суток; Г — новорожденный.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Половой аппарат самок	15
Строение и развитие яйца и спермия	22
Оплодотворение	27
Половой цикл	30
Зародышевый период	34
Ранний зародышевый подпериод	37
Дробление зиготы, трофобласт и образование бластоцисты	37
Рост зародышевых пузырей	43
Первичная полоска. Зародышевые листки (дермы). Полости тела	46
Развитие тела ранних зародышей	52
Временные зародышевые органы	53
Билатеральная симметрия и сегментация	67
Поздний зародышевый подпериод	70
Формирование телосложения зародышей	70
Топография органов зародышей позднего подпериода	73
Предплодный период	76
Развитие органов и изменение телосложения у предплодов	76
Развитие отдельных систем органов	79
Нервная система и органы чувств	79
Нервная система	79
Органы чувств (анализаторы)	94
Сосудистая система	104
Закладка и развитие сердца	104
Развитие кровеносных сосудов	111
Особенности эмбрионального кровообращения	118
Лимфатические сосуды и узлы	121
Селезенка	124
Пищеварительная система	125
Зародышевый период развития органов пищеварения	125
Рост и топография органов пищеварения у плодов	130
Гистогенез желудочно-кишечного тракта	133
Дифференцировка железистого аппарата сычуга	136
Дифференцировка слизистой преджелудков	139
Дифференцировка железистого аппарата желудка у плодов свиней	142
Гистогенез слизистой оболочки кишечника	142
Содержимое желудочно-кишечного тракта	147
Гистогенез поджелудочной железы	149
Гистогенез печени	153

Органы дыхания	156
Органы выделения	161
Органы воспроизведения	168
Железы внутренней секреции	175
Железы глоточно-жаберной области	176
Группа мозговых придатков (эпифиз, гипофиз)	181
Надпочечники	184
Скелет	185
Закономерности развития окостенений	187
Рост скелета	194
Функциональное значение скелета в эмбриогенезе	197
Скелетные мышцы	198
Кожный покров	206
Плодный период и период новорожденности	220
Телосложение и рост плодов	223
Сравнительная и экспериментальная эмбриология	228
О тератологии	233
О возможностях управления процессом эмбрионального развития сельскохозяйственных животных	236
Приложения	239

Боголюбский Сергей Николаевич

ЭМБРИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ. М., «Колос», 1968.
255 с. (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).

УДК 636 : 611—013(075.8)

Редактор *В. С. Зелепукин*

Художественный редактор *Н. М. Коровина*

Технический редактор *В. И. Просвирина*

Корректор *Р. Д. Пронман*

Сдано в набор 4/IV 1968 г. Подписано к печати 3/IX 1968 г. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага
тип. № 3. Печ. л. 16. Уч.-изд. л. 16,50. Изд. № 279. Т. п. 1968 г. № 291. Тираж 18 000 экз.

Заказ № 1794. Цена 76 коп.

Издательство «Колос», Москва, К-31, ул. Дзержинского, д. 1/19.

Ордена Трудового Красного Знамени Ленинградская типография № 1 «Печатный
Двор» им. А. М. Горького Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Ми-
нистров СССР, г. Ленинград, Гатчинская ул., 26.