

ЛЕКЦИЯ 10

ОБЗОР РАННЕГО ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ НИЗШИХ ХОРДОВЫХ И ЗЕМНОВОДНЫХ

1 Развитие ланцетника

2 Дробление, гастрюляция, нейруляция и обособление основных зачатков органов и тканей

3 Развитие амфибий. Оогенез, дробление, гастрюляция, карта презумптивных органов, нейруляция, образование осевых органов

1 Развитие ланцетника

Индивидуальное развитие ланцетника представляет собой простейшую исходную схему эмбриогенеза, путем постепенного усложнения которой в ходе эволюции возникли более сложные системы развития хордовых животных, включая человека.

Строение яйцеклетки. Оплодотворение. Яйца ланцетника бедны желтком и микроскопически малы (100-120 мкм), относятся к изолецитальному типу. Желточные зерна невелики и распределены в цитоплазме почти равномерно. Тем не менее, в яйцеклетке выделяют анимальный и вегетативный полюс. В области анимального полюса при созревании яйцеклетки происходит отделение редуccionных телец. Ядро в оплодотворенной яйцеклетке находится ближе к анимальному полюсу в силу не совсем равномерного распределения желтка, располагаясь в свободной от желточных включений части клетки. Созревание яйцеклетки происходит в воде. Первое редуccionное тельце отделяется на анимальном полюсе ооцита еще до оплодотворения. Оно смывается водой и погибает.

Самки ланцетника выметывают яйца в воду, сюда же самцы выпускают сперматозоиды – оплодотворение наружное, моноспермное. После проникновения сперматозоида вокруг яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению в яйцо других избыточных спермиев. Вслед за этим происходит отделение второго редуccionного тельца, которое располагается между желточной оболочкой и яйцеклеткой.

Все дальнейшее развитие проходит также в воде. Через 4-5 дней из яйцевой оболочки вылупливается микроскопическая личинка, которая переходит к самостоятельному питанию. Сначала она плавает, а затем оседает на дно, растет и совершает метаморфоз.

2 Дробление, гастрюляция, нейруляция и обособление основных зачатков органов и тканей

Дробление. Бластула. Малое количество желтка объясняет простоту дробления и гастрюляции. Дробление полное, почти равномерное, радиального типа, в результате образуется целобластула.

Анимальный полюс приблизительно соответствует будущему переднему концу тела личинки. Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) целиком дробится на бластомеры в правильной геометрической прогрессии. Бластомеры почти одинаковой величины, анимальные лишь несколько мельче вегетативных. Первая борозда дробления – меридиональная, проходит через анимальный и вегетативный полюс. Она разделяет шаровидное яйцо на две совершенно симметричные половины, но бластомеры округляются. Они шаровидные, имеют малую площадь соприкосновения. Вторая борозда дробления также меридиональная, перпендикулярна первой, а третья – широтная.

По мере увеличения количества бластомеров они все больше расходятся от центра зародыша, образуя посередине большую полость. В конце концов зародыш принимает форму типичной целобластулы – пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток – бластодермой и с полостью, заполненной жидкостью – бластоцелом.

Клетки бластулы, вначале округлые и потому не плотно сомкнутые, затем приобретают форму призм и плотно смыкаются. Поэтому позднюю бластулу, в противоположность ранней, называют эпителиальной.

Стадия поздней бластулы завершает период дробления. К концу этого периода размеры клеток достигают минимума, а общая масса зародыша не увеличивается по сравнению с массой оплодотворенной яйцеклетки.

Гастрюляция. Гастрюляция происходит путем инвагинации – впячивания вегетативного полушария бластулы внутрь, по направлению к анимальному полюсу. Процесс протекает постепенно и заканчивается тем, что все вегетативное полушарие бластулы уходит внутрь и становится внутренним зародышевым листком – первичная энтодерма зародыша. Фактор, обуславливающий инвагинацию – разница темпов деления клеток в краевой зоне и в вегетативной части бластулы, приводящей к активному перемещению клеточного материала. Анимальное полушарие становится наружным зародышевым листком – первичная эктодерма. Зародыш приобретает вид двуслойной чаши с широко зияющим отверстием – первичным ртом или бластопором. Полость, в которую ведет бластопор, называют гастрюцель (полость первичного кишечника). Бластоцель в результате впячивания низводится до узкой щели между наружным и внутренним зародышевыми листками. На данной стадии зародыш носит название гастрюлы.

Первичный кишечник (архентерон), представленный внутренним зародышевым листком, окружающим полость гастрюлы, является зачатком не только пищеварительной системы, но и других органов и тканей личинки. Бластула, как и яйцеклетка, плавает анимальным полюсом вверх в силу большего веса вегетативного полушария.

В результате инвагинации центр тяжести зародыша перемещается, и гастрюла поворачивается бластопором вверх.

Бластопор окружен дорсальной, вентральной и боковыми губами. Далее происходит концентрическое смыкание краев бластопора и удлинение зародыша. У ланцетника, представителя вторичноротых, бластопор соответствует не ротовому, а заднепроходному отверстию, обозначая задний конец зародыша. В результате смыкания краев бластопора и выпячивания тела в переднезаднем направлении, зародыш удлиняется.

При этом поперечник гастрюлы уменьшается – общая масса составляющих зародыш клеток не может увеличиваться, пока развитие идет под покровом яйцевых оболочек. Зародыш приобретает билатеральную симметрию.

Расположение зачатков в поздней гастрюле лучше всего видно на поперечном разрезе зародыша.

Наружную стенку его образует эктодерма, неоднородная в своем составе. В дорсальной части эктодерма утолщена и состоит из высоких цилиндрических клеток. Это зачаток нервной системы, которая остается еще на поверхности и образует так называемую медуллярную или нервную пластинку. Остальная эктодерма состоит из мелких клеток и является зачатком покрова животного.

Под нервной пластинкой во внутреннем зародышевом листке располагается зачаток хорды, по обеим сторонам которого в виде двух тяжей находится материал мезодермы. В брюшной части располагается энтодерма, образующая основание первичной кишки, крышу которой составляют зачатки хорды и мезодермы.

Материал будущих внутренних органов, находясь в бластуле снаружи, в процессе гастрюляции перемещается внутрь зародыша и располагается на местах, развивающихся из них органов. Только зачаток нервной системы остается еще на поверхности. Он погружается внутрь зародыша на стадии, следующей за гастролой.

Нейруляция и образование осевых органов. По окончании гастрюляции начинается следующий этап в развитии зародыша – дифференцировка зародышевых листков и закладка органов.

Наличие комплекса спинных органов: нервной трубки, хорды и осевой мускулатуры, известных также под именем осевых, является одной из их характерных черт типа хордовых.

Стадия, на которой происходит закладка осевых органов, называется нейрулой. Внешне она характеризуется изменениями, происходящими с зачатком нервной системы. Они начинаются с нарастания эктодермы по краям нервной пластинки. Образующиеся нервные валики растут навстречу друг другу и затем смыкаются. Пластика же погружается внутрь и сильно прогибается.

Это приводит к образованию желобка, а затем нервной трубки, которая в передней и задней части зародыша некоторое время остается открытой (указанные изменения удобнее всего проследить на поперечном разрезе зародыша). Вскоре, в задней части тела эктодерма нарастает на бластопор и отверстие нервной трубки, закрывая их таким образом, что нервная трубка остается сообщенной с кишечной полостью – образуется нервно-кишечный канал.

Одновременно с формированием нервной трубки существенные изменения происходят и во внутреннем зародышевом листке. Из него постепенно обособляются материалы будущих внутренних органов. Зачаток хорды начинает выгибаться, выделяется из общей пластинки и превращается в обособленный тяж в виде сплошного цилиндра. Одновременно происходит обособление мезодермы. Этот процесс начинается с появления небольших карманообразных выростов по двум сторонам внутреннего листка. По мере роста они отделяются от энтодермы и в виде двух тяжей с полостью внутри располагаются по всей длине зародыша. Кроме продольных желобков от переднего конца первичного кишечника последовательно отчленяются еще две пары целомических мешков.

Таким образом, в развитии ланцетника имеется стадия, характеризующаяся наличием трех пар сегментов и свидетельствующая об эволюционном родстве ланцетника с трехсегментарными личинками полухордовых и иглокожих. У ланцетника ярко выражен энтероцельный способ образования целома – его отшнуровка от первичного кишечника. Этот способ является исходным для всех вторичноротых животных, но почти ни у кого из вышестоящих позвоночных, за исключением круглоротых, с такой ясностью не представлен. После отделения хорды и мезодермы края энтодермы постепенно сближаются в спинной части и в конце концов смыкаются, образуя замкнутую кишечную трубку.

В ходе дальнейшего развития мезодерма сегментируется: тяжи разделяются поперечно на первичные сегменты или сомиты. Из них образуются три основные закладки:

- дерматом формируется из наружной, обращенной к эктодерме стенке сомита, – из его клеток впоследствии возникает соединительная часть кожи, представленная преимущественно фибробластами;

- склеротом образуется из внутренней части сомита, примыкающей к хорде (нижние позвоночные) или к хорде и нервной трубке (высшие позвоночные) – представляет зачаток осевого скелета;

- миотом представляет часть сомита, расположенную между дерматомом и склеротомом – является зачатком всей поперечно-полосатой мускулатуры.

Дифференцировка сомитов у ланцетника протекает иначе, чем у позвоночных. Это различие выражается в том, что у позвоночных сегментируется только спинная часть мезодермальных тяжей, тогда как у ланцетника они полностью распадаются на сегменты. Последние вскоре разделяются на спинную часть – сомиты, и брюшную – спланхнотом.

Сомиты, из которых развивается туловищная мускулатура, остаются обособленными друг от друга, спланхнотомы же сливаются на каждой стороне, образуя левую и правую полости, которые затем объединяются под кишечной трубкой в общую вторичную полость тела (целом).

В развитии ланцетника, с одной стороны, ясно представлены черты типичных позвоночных (характерное расположение зачатков при гастрюляции, формирование хорды из дорсальной стенки первичной кишки и нервной пластинки из дорсальной эктодермы), а с другой – черты беспозвоночных вторичноротых животных (целобластула, инвагинационная гастрюла, трехсегментная стадия, энтероцельная закладка мезодермы и образования целома).

В дальнейшем, в связи с образованием хвоста нервно-кишечный канал исчезает. В головной части кишечной трубки прорывается ротовое отверстие, а на заднем конце, под хвостом, образуется анальное – путем вторичного прорыва стенки тела животного на месте закрывшегося бластопора. Зародыш переходит в стадию свободноплавающей личинки.

3 Развитие амфибий. Оогенез, дробление, гастрюляция, карта презумптивных органов, нейруляция, образование осевых органов

Дробление. Дробление у амфибий голобластическое (полное), неравномерное и асинхронное. Первая борозда дробления меридиональная, проходит от анимального полюса к вегетативному. Поскольку у амфибий вегетативный полюс перегружен желтком, то чем ближе к нему, тем скорость врезания борозды становится меньшей. Она еще не успевает дойти до вегетативного полюса, как начинает врезаться 2-я борозда.

Вторая борозда тоже меридиональная, проходит перпендикулярно первой. После прохождения первой борозды образуется два, после второй – четыре бластомера. На стадии 4-х бластомеров два анимальных бластомера получают по $\frac{1}{2}$ материала серого серпа, а в 2-х вегетативных бластомерах материала серого серпа нет.

Третья борозда дробления широтная, проходит ближе к анимальному полюсу. В результате ее прохождения образуются 8 бластомеров: 4 анимальных и 4 вегетативных, существенно различающихся своими размерами. Далее следуют две меридиональные борозды. Из-за разницы в размерах бластомеров и количества желтка вначале делятся 4 анимальных (кратковременная стадия 12 бластомеров), а затем 4 вегетативных бластомера (стадия 16 бластомеров).

Следующие две одновременно возникающие борозды - широтные. Более быстрое прохождение верхней широтной борозды обуславливает кратковременную стадию 24 бластомеров. Завершение прохождения нижней широтной борозды приводит к образованию 32 бластомеров. После стадии 64 бластомеров несмотря на то, что последовательность борозд сохраняется, геометрическая последовательность ряда (2 - 4 - 8 - 12 - 16 - 24 - 32 - 64) нарушается. Параллельно с прохождением меридиональных и широтных борозд дробления образуется и тангенциальная борозда, в результате чего зародыш приобретает многослойность. Зародыш амфибий, содержащий от 16 до 64 клеток, обычно называют морулой из-за отдаленного внешнего сходства с тутовой ягодой (лат. *morum*). На 128-клеточной стадии появляется хорошо различимый бластоцель и принято считать, что в это время зародыш достигает стадии бластулы, хотя образование бластоцеля прослеживается с самого первого деления дробления.

Бластула. Бластула амфибий (амфибластула) характеризуется целым рядом отличительных особенностей. Бластоцель имеет меньший, по сравнению с бластоцелем целобластулы, объем и он заметно смещен к анимальному полюсу. Наличие бластоцеля обеспечивает сохранение клетками, предназначенными для образования покровного эпителия и нервной системы, своих исходных свойств. В амфибластуле выделяют 3 составные части: крышу, краевую (промежуточную) зону и дно.

В области крыши насчитывается 2-4 слоя самых мелких клеток (микромеров), краевая (промежуточная) зона состоит из 5-7, а дно из 10 и более слоев средних (мезомеры) и крупных (макромеры) бластомеров, соответственно. В пределах краевой зоны выделяют поверхностный слой клеток и расположенный ниже пласт – глубокие клетки краевой зоны.

На стадии бластулы составляют карты презумптивных органов зародыша амфибий. Это предварительно маркированные витальным красителем участки амфибластулы, определяющие расположение клеточного материала, из которого позднее развиваются определенные зачатки органов и тканей взрослого организма. Карта презумптивных органов бесхвостых амфибий имеет следующий вид. В области крыши бластулы расположен материал эпидермальной и нейроэктодермы, дающий, соответственно, начало кожному покрову (эпидермис) и нервной системе. Дно бластулы представлено материалом энтодермы и прехордальной пластинки. В краевой зоне, в глубоком слое, находится материал хорды, сегментированной и несегментированной мезодермы.

У хвостатых амфибий, материал хорды, сегментированной и несегментированной мезодермы находится в поверхностном слое бластулы. Участок промежуточной зоны, содержащий будущий материал хорды, соответствует спинной, а материал несегментированной мезодермы – брюшной стороне зародыша. Линия, отделяющая материал крыши бластулы от материала краевой зоны, определяет границу перехода зародышевого материала внутрь в ходе гастрюляции.

Гастрюляция. Подготовка клеток к гастрюляции осуществляется уже в период дробления. У амфибий на стадии перехода к средней бластуле происходит перестройка клеточного цикла - он замедляется в результате появления G1 и G2 периодов. Деления клеток становятся асинхронными, клетки приобретают способность перемещаться и впервые в жизни животного в ядрах клеток происходит транскрипция новых м-РНК. Цель гастрюляции – привести внутрь зародыша области, предназначенные для образования энтодермальных органов, окружить зародыш клетками, способными к формированию эктодермы и поместить между ними в надлежащие места

мезодермальные клетки. У лягушки вегетативная половина бластулы очень массивна и инертна вследствие перегрузки желточными включениями, а бластоцель имеет слишком малые размеры, чтобы вместить вегетативную половину. Вместе эти факторы препятствуют вворачиванию (инвагинации) клеточного материала внутрь.

У зародыша лягушки гастрюляция начинается с концентрации пигмента в виде полосы ниже линии экватора в области серого серпа, т.е. в краевой зоне вблизи экватора. Расположенные здесь энтодермальные клетки не столь велики и не содержат так много желтка, как большинство вегетативных бластомеров. Клетки этой области сокращают свою наружную апикальную поверхность и значительно увеличивают площадь базолатеральных мембран. Они приобретают колбовидную форму и начинают погружаться вглубь зародыша, сохраняя при этом связь с его поверхностью. В результате на будущей дорсальной стороне зародыша образуется щелевидный бластопор. Его анимальный край получил название дорсальной губы бластопора. Щель бластопора продолжает углубляться и удлиняться, охватывая дугой вегетативную массу желточных клеток – образуются боковые или латеральные губы бластопора. Возникающая полость носит название гастроцель (полость первичной кишки или архентерон). Когда бластопор замыкается в кольцо на брюшной стороне зародыша, образуется вентральная губа бластопора. Клетки вегетативной желточной массы внутри кольцевого бластопора получили название желточной (рускониевой) пробки.

Следующая фаза гастрюляции включает подворачивание (инволюцию) и миграцию клеток краевой зоны зародыша. Первые колбовидные клетки на дорсальной стороне зародыша, погрузившись внутрь, начинают активно двигаться в анимальном направлении, увлекая за собой клетки краевой зоны, в том числе и колбовидные, образующиеся в области латеральных губ. Клетки анимальной области в это время распространяются вследствие интенсивных клеточных делений к бластопору (эпиболия). Более активная анимальная половина бластулы начинает как бы нарастать, натягиваться на сравнительно инертную вегетативную половину.

Эпиболия идет не сразу по всей окружности, а сначала лишь в определенном участке на границе между серым серпом и вегетативным полюсом, распространяясь латерально в обе стороны и завершая образование бластопора.

Основной механизм эпиболии заключается в увеличении числа клеток посредством делений и в одновременной интеграции нескольких глубоких слоев клеток в один. За время гастрюляции клетки трижды успевают пройти митотический цикл. Вследствие этого их количество увеличивается примерно в 8 раз и соответственно уменьшаются их размеры. К концу гастрюляции глубокие клетки крыши бластоцеля, а также подповерхностные клетки краевой зоны из пластов, содержащих 3-4 слоя клеток, интегрируются в однослойный пласт большей площади.

Клетки поверхностного слоя и подповерхностные клетки краевой зоны сначала смещаются в вегетативном направлении к щели бластопора, а достигнув ее, подворачиваются внутрь и продолжают двигаться единой массой уже в анимальном направлении, вдоль внутренней поверхности крыши бластоцеля.

Первые клетки, обнаруживающиеся в составе спинной губы бластопора – энтодермальные, представляющие материал прехордальной пластинки, которые инвагинируя образуют ведущий край архентерона. Эти клетки позже становятся клетками глоточного отдела передней головной кишки. Следующие клетки, вворачивающиеся через спинную губу бластопора, называются клетками хордомезодермы. Эти клетки будут формировать хорду – временный мезодермальный

позвоночник, который имеет существенное значение для инициации дифференцировки нервной системы.

По мере перехода новых клеток внутрь зародыша бластоцель оттесняется на сторону противоположную спинной губе бластопора. Тем временем сам бластопор смещается в вегетативную область и расширяется, образуя боковые губы и, наконец, брюшную губу, через которые проходят внутрь дополнительные мезодермальные и энтодермальные клетки-предшественники. Крупные энтодермальные клетки при этом еще остаются на поверхности (желточная пробка). Эпиболия в сочетании с конвергентным растяжением дорсальной стороны зародыша, а также инволюцией клеток желточной пробки приводят к постепенному сокращению диаметра кольцевого бластопора (губы бластопора смыкаются). В итоге все предшественники энтодермы оказываются внутри зародыша, эктодерма окружает ее поверхность, а мезодерма располагается между ними. Хотя колбовидные клетки, возможно, и ответственны за образование начального углубления бластопора, однако движущая сила инволюции заключена, по-видимому, в глубоком слое краевых клеток. Кроме того, они, вероятно, определяют продолжающуюся миграцию клеток внутрь зародыша. По-видимому, инволюирующие клетки-предшественники мезодермы мигрируют к анимальному полюсу по фибронектиновой сети, секретируемой клетками крыши бластоцеля.

Фактор или факторы, инициирующие гастрюляцию, первоначально содержатся в глубокой цитоплазме, а не в кортексе серого серпа. Известно, что у зародыша шпорцевой лягушки на стадии 64 бластомеров три наиболее дорсально расположенных вегетативных бластомера способны индуцировать образование спинной губы бластопора и полного комплекса осевых структур. Эта маленькая группа вегетативных бластомеров ответственна за появление в прилегающих к ним краевых клетках способности инвагинировать и формировать дорсальные мезодермальные структуры зародыша.

Со стадии средней гастрюлы (образование кольцевого бластопора) возникает дополнительное направление движения пластов. Клетки всех слоев краевой зоны начинают смещаться из более латеральных областей (справа и слева) к дорсальной медиальной плоскости зародыша (латерально-медиальная миграция) и здесь встраиваются друг между другом (конвергентное растяжение). Это латерально-медиальное смещение и интеркаляция на дорсальной стороне зародыша приводит к значительному растяжению всех пластов в продольном (анимально-вегетативном направлении), также способствуя эпиболии клетками анимального полюса вегетативного дна бластулы. Таким образом, дорсальная сторона зародыша вытягивается, архентерон сильно удлиняется в анимальном направлении.

Гастрюляция завершается, когда кольцо бластопора сокращается до точки, вся желточная пробка погружается внутрь зародыша, а клетки анимального полушария покрывают всю поверхность вегетативного.

Таким образом, клетки в губах бластопора постоянно обновляются. Подворачивание и миграция активнее совершаются на дорсальной стороне зародыша. Гастральное впячивание также значительно глубже на дорсальной стороне. Через дорсальную губу бластопора подворачивается материал будущей хорды. Вместе с ним, через боковые губы, подворачивается материал сегментированной мезодермы. Инвагинация несегментированной мезодермы происходит через вентральную губу, замыкающую кольцо бластопора. Так как энтодерма не способна полностью перемещаться внутрь гастрюлы из-за большого количества желтка, она закрывает вход

в гастрюлю в виде желточной пробки. Клетки эктодермы, размножаясь, постепенно обрастают энтодерму, в результате материал энтодермы оказывается внутри гастрюлы. Как следствие, снаружи остается лишь темнопигментированный материал анимальной части бластулы, который собственно и образует наружный зародышевый листок - эктодерму.

Внутренний зародышевый листок (энтодерма) образован материалом серого серпа (крыша первичной кишки) и материалом непигментированных клеток бывшей вентральной губы (дно первичной кишки).

В ходе гастрюляции у лягушки происходит обособление среднего зародышевого листка (мезодермы). Подворачиваясь через дорсальную губу бластопора, материал медиальной части серого серпа сворачивается в плотный цилиндрический тяж клеток - зачаток спинной струны (хорду). Латеральные сужающиеся к концу части серого серпа подворачиваются внутрь через боковые губы не входят в состав первичной кишки, а с самого начала врастают в промежуток между эктодермой и стенкой первичной кишки. Это и есть образующийся средний зародышевый листок мезодерма.

После обособления хордального тяжа и мезодермы остальной материал первичной кишки смыкается под хордальным тяжом, образуя зачаток кишечной трубки (эпителий вторичной кишки). Ее материал происходит из массивной вегетативной половины (дна бластулы) и представляет энтодерму. Таким образом, у амфибий идет дифференциация энтодермы на желточную и кишечную части.

Нейруляция и дифференциация мезодермы. Ранняя гастрюла лягушки имеет шарообразную форму, поздняя несколько вытягиваясь в длину, приобретает форму овала благодаря образованию нервных (медуллярных) валиков. Это парные утолщенные гребневидные складки эктодермы, возникающие по бокам дорсальной стороны тела зародыша. Нервные валики ограничивают широкую дорсальную полосу эктодермы, именуемую нервной пластинкой.

Нервная пластинка является зачатком спинного и головного мозга, представляя собой нейроэктодерму. Остальная часть эктодермы становится кожной (эпидермальной) эктодермой.

Приподнимаясь все выше, нервные валики начинают сближаться друг с другом, срастаются и образуют непарную ганглиозную пластинку или нервный гребень. Одновременно нервная пластинка сворачивается в трубку.

Нервная трубка и ганглиозная пластинка погружаются под кожную эктодерму, последняя смыкается над ними в непрерывный слой и дифференцируется в эпидермис. После срастания кожной эктодермы ганглиозная пластинка оказывается зажатой между нею и нервной трубкой.

Мезодерма, образующая вначале однородный слой клеток между экто и энтодермой, затем дифференцируется на дорсальные участки – спинные сегменты (сомиты), сегментные ножки (нефротомы), расположенные вентрально боковые пластинки (спланхнотом). Сомиты и нефротомы сегментируются, подразделяясь на все большее количество парных метамерных участков. Спланхнотомы правой и левой стороны тела срастаются друг с другом под кишечной трубкой, так что целомическая полость становится общей для всех сегментов и обеих сторон тела.

Висцеральный листок прирастает к кишке и другим внутренним органам и образует серозную оболочку. Париетальный прирастает изнутри к стенке тела, образуя пристеночную брюшину. Часть клеток мезодермы, выселяясь в промежутки между эмбриональными зачатками образует рыхлую клеточную массу – мезенхиму.

Сегментированная мезодерма делится на склеротом, прилегающий к хорде и нервной трубке, дерматом, прилегающий к эпидермальной эктодерме и находящийся между ними миотом. Из склеротома развивается осевой скелет и все виды соединительной ткани, из миотома – мышечная ткань, из дерматома – собственно кожа. Нефротомы – это материал мочеполовой системы. Из мезодермы происходит выселение клеток, которые формируют мезенхиму, заполняющую пространство между всеми закладками.

Ганглиозная пластинка разделяется на две части, которые лежат по бокам нервной трубки, образующие их клетки мигрируют в разных направлениях, а затем две части опять срастаются в одну общую пластинку.

Из ганглиозной пластинки образуются спинальные ганглии (спинномозговые узлы), ганглии вегетативной нервной системы, хромаффинная ткань (мозговое вещество надпочечников). В головном отделе потомки клеток нервного гребня обнаруживаются в составе костей, хрящей и гладкой мускулатуры лицевой части, косточек среднего уха, одонтобластов зубных зачатков, щитовидной и слюнных желез, дифференцируются в периферические нейроны и глию. В туловищном отделе они образуют пигментные клетки кожи (меланоциты).

На заднем конце тела зародыша кожная эктодерма нарастает как на задний невропор, так и на сильно сузившийся бластопор и прикрывает оба эти отверстия. Под сросшейся над ними кожной эктодермой невропор и бластопор оказываются соединенными друг с другом нервно-кишечным каналом. Он существует недолго и вскоре зарастает. На заднем конце зародыша образуется плотный вырост из малодифференцированных клеток - хвостовая почка, представляющая собой зачаток хвоста.

На переднем конце тела слепо замкнутая энтодермальная кишечная трубка прилегает к кожной эктодерме. В этом месте эктодерма и передний конец кишечной трубки истончаются, прорываются и образуется ротовое отверстие. Таким же образом у основания хвостовой почки происходит прорыв и образование анального отверстия. Зародыш приступает к формированию отдельных органов и систем организма (органогенезу).