

ЛЕКЦИЯ 11

ОБЗОР РАННЕГО ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ПТИЦ

- 1 Развитие птиц. Особенности строения яйцеклетки птиц
- 2 Карта презумптивных органов. Механизмы гастрюляции у птиц
- 3 Особенности органогенеза. Образование туловищных и амниотических складок
- 4 Формирование и функциональное назначение провизорных органов

1 Развитие птиц. Особенности строения яйцеклетки птиц

Полилецитальные овоциты I порядка, попав при овуляции в яйцевод, быстро проходят стадию созревания и сразу оплодотворяются присутствующими в нем сперматозоидами (период сохранения их оплодотворяющей способности длится до 40 дней). Таким образом, по яйцеводу продвигается уже зародыш на этапе дробления зиготы. В этот отрезок времени он одевается третичными оболочками.

Яйцо может находиться в яйцеводе от 4 до 27 часов. Поэтому в снесенных яйцах степень развития зародышей бывает разной. Чаще всего они пребывают в стадии бластулы или ранней гастрюлы. Вследствие попадания снесенных яиц во внешнюю среду процессы эмбрионального развития в них временно, до начала инкубации или насиживания, приостанавливаются.

2 Карта презумптивных органов. Механизмы гастрюляции у птиц

У полилецитальных и резко телolecитальных яйцеклеток птиц анимальный полюс тонкий, занимает крайнее верхнее положение и имеет форму диска. Борозды дробления в начальном периоде проходят и сменяются так же, как у ланцетника или амфибий, т.е. сначала идут две меридианные, потом широтная, затем опять меридианные и широтные. Но эти борозды дробят только анимальную часть зиготы. Желток, упакованный в ее вегетативном полюсе в виде плотно наложенных светлых и темных пластов, в дробление не вовлекается. Следовательно, дробление зиготы у птиц частичное (меробластическое) дискоидальное. Меридианные борозды в этом дробящемся диске выглядят как радиальные линии, широтные – как окружности. На конечных стадиях дробления появляются еще тангенциальные борозды, проходящие в касательной плоскости. Естественно, что описываемое дробление является неравномерным.

В результате частичного дискоидального дробления зиготы птиц формируется дискобластула, лишенная бластоцеля. Лишь позднее, вследствие использования некоторого количества желтка, под зародышем появляется небольшая щелевидная полость.

Центральная часть такой дискобластулы многослойная. В ее периферических зонах продолжающиеся делиться бластомеры образуют однослойную пластинку (*lamina*).

Чтобы сформировать у эмбриона два зародышевых листка, бластомеры из срединной области дискобластулы должны переселиться (мигрировать) преимущественно в верхний клеточный ряд (более обширная выпуклая часть диска), в меньшей степени – в нижний, а в периферической однослойной пластинке каждой ее клетке надо разделиться во фронтальной плоскости. Вследствие сочетания обозначенных процессов и возникает двухслойная гастрюла, в центральной зоне которой имело место явление миграции клеток, а в краевой – самоликвидации пластинки с трансформацией ее в экто– и энтодерму, что принято обозначать термином деламинация, понимая как расщепление одинарного пласта бластомеров на два листка.

Между появившимися двумя зародышевыми листками образуется и полость – своеобразный гастрощель, но не связанный с внешней средой и лишенный поэтому бластопора.

Внутренний зародышевый листок у гастрюлы птиц представлен уплощенными клетками, плотно прилегающими к расположенному под ними желтку. Поэтому они используются в качестве трофического аппарата и в дальнейшем, вместе с присоединяющимся к ним висцеральным листком мезодермы, будут служить основой для формирования первичной кишки и временного внезародышевого органа – желточного мешка.

Таким образом, основные процессы дифференцировки для обеспечения органогенеза у зародыша птиц переносятся в эктодерму, в ее центральную часть, имеющую форму древней защиты воина – боевого щита. Это и послужило основанием для присвоения этой части эктодермы наименования зародышевого щитка. Его передний (головной) конец расширен, задний сужен, что в целом придает щитку грушевидную форму.

3 Особенности органогенеза. Образование туловищных и амниотических складок

Чтобы обеспечить последующие процессы дифференцировки зачатков хорды, нервной трубки и мезодермы, а главное, перемещение их клеточного материала под эктодерму на постоянное местоположение, у зародыша птиц образуются вспомогательные провизорные структуры, заменяющие губы бластопора, в форме первичной полоски и первичного (гензеновского) узелка.

Образуются они за счет усиленного размножения клеток в области широкого головного конца зародышевого щитка и активного их перемещения в виде двух мощных потоков в узкую заднюю его часть. Там они сталкиваются, меняют свое движение в обратном направлении и, подворачиваясь под эктодерму, продолжают двигаться вперед как хорошо выраженный многослойный клеточный тяж, который соединяет теперь в срединной плоскости экто– и энтодерму. Это и есть первичная полоска.

Вследствие постепенного замедления энергии и скорости перемещения клеток на переднем конце полоски формируется утолщение под названием первичного узелка.

После полной остановки миграционных потоков впереди гензеновского узелка остается еще достаточно выраженное (около трети всей длины) свободное пространство между наружным и внутренним зародышевыми листками. Сюда и будет перемещаться зачатковый материал для образования хордальной и нервной пластинок. Боковые же промежутки между эктодермальным и энтодермальным листками будут заполняться выселяющимися клетками будущей мезодермы.

Так как хорда занимает вентральное по отношению к нервной трубке положение, ее зачатковый материал дифференцируется первым и занимает область эктодермы, размещенную непосредственно над первичным узелком и в прилегающих к нему близлежащих зонах.

Следующая круговая зона представлена дифференцирующимися зачатковыми клетками будущей нервной трубки. По обеим сторонам центральной эктодермы, лежащей над первичной полоской, появляются зачатковые мезодермальные клетки.

Зачатковые хордальные клетки первыми начинают перемещаться под эктодерму, проходя через центральную часть гензеновского узелка на его дно и, двигаясь вперед над эктодермой, формируют хордальный вырост (пластинку). В узелке теперь появляется первичная ямка.

В последующем, через освободившийся первичный узелок, таким же путем перемещаются под наружный зародышевый листок зачатковые клетки нервной трубки. Выйдя из узелка, они занимают верхнее над хордальным выростом положение, образуя вначале нервную пластинку.

Зачатковые мезодермальные клетки, используя длину первичной полоски, уходят в боковые пространства между зародышевыми листками, формируя многослойные, рыхлые вначале пласты клеток, расположенных слева и справа от осевых органов зародыша. Как результат эмиграции части клеток посередине самой первичной полоски появляется первичная бороздка.

4 Формирование и функциональное назначение провизорных органов

Для дальнейшего успешного развития зародыш нуждается в формировании первичной кишки и обособлении центральных собственно зародышевых частей листков от периферических внезародышевых их зон, используемых для построения временных (провизорных) органов – плодных оболочек.

Плодные оболочки появляются в связи с наземными условиями эмбрионального развития птиц и обеспечивают надежную защиту зародыша от неблагоприятного воздействия факторов внешней среды, предупреждают обезвоживание организма и выполняют трофические функции (расщепление и всасывание в кровь питательных веществ, обеспечение развивающихся тканей кислородом, удаление продуктов обмена).

В процессе обособления зародышевых и внезародышевых частей у эмбриона птиц оформляется его тело (туловище), которое приобретает окончательную трубкообразную форму.

Туловище у зародыша формируется вследствие активного размножения клеток всех трех зародышевых листков в зонах, окаймляющих зародышевый щиток. Бурный прирост клеток вынуждает их смещаться внутрь и изгибать листки, что обеспечивает формирование все более углубляющейся в направлении центра туловищной складки. Начинается описываемый процесс в головной части зародышевого щитка, постепенно распространяясь каудально. По мере углубления туловищной складки ее диаметр уменьшается, она все больше обособляет и округляет зародыш, который, скручиваясь в трубку, начинает возвышаться над желтком.

К этому времени дифференцируется мезодерма, в ней появляется целомическая полость, ограниченная париетальным и висцеральным листками.

Висцеральный листок мезодермы срастается с энтодермой, продолжающей обрастать желток. Париетальный же ее листок присоединяется к эктодерме, лежащей за пределами зародышевого щитка достаточно свободно.

Туловищная складка, углубляя энтодерму с висцеральной мезодермой, обособляет в дорсальной их части первичную кишку, сообщаемую через узкий пупочный канал с желтком, окруженным периферическими зонами этих листков. В совокупности желток и охватывающие его листки энто– и мезодермы образуют временный трофический аппарат зародыша – желточный мешок, расположенный под его туловищем.

В стенках желточного мешка появляются стволовые клетки крови, первичные половые клетки и первая сосудистая система зародыша.

Свободно лежащие периферические зоны эктодермы и париетальной мезодермы вследствие формирования туловищной складки образуют круговую амниотическую складку, каковая по мере углубления туловищной надвигается на обособляющееся в центре тело зародыша. В результате эмбрион оказывается сидящим на дне своеобразной чаши, боковые стенки которой и составляет упомянутая складка, от подобия на чашу получающая свое название (amnion – чаша).

При завершении процесса обособления туловища амниотическая складка полностью смыкается над ним и срастается. В результате сращения внутренних листков (скатов) складки образуется самая внутренняя амниотическая плодная оболочка, или амнион. Сращение внешних листков складки обеспечивает формирование наружной плодной оболочки – серозы.

Амнион замыкает вокруг зародыша амниотическую полость, заполненную амниотической жидкостью, продуцируемой его клетками. Таким образом, зародыш с этой поры развивается в водной среде, как и его филогенетические предки. Амнион поэтому получает название водной оболочки плода, а в совокупности с произведенной жидкостью формирует вокруг последнего первый плодный пузырь, который защищает развивающийся организм от травматических повреждений, от обезвоживания и участвует в его питании путем периодического заглатывания амниотической жидкости.

Сероза прилегает к подскорлупным оболочкам и скорлупе. Она тоже выполняет защитную функцию и активно участвует в ферментативном расщеплении белка и передаче продуктов его распада в кровь сосудов аллантоиса вместе с поступающим через нее атмосферным кислородом.

Только что упомянутая третья оболочка – аллантоис формируется из энтодермы и висцерального листка мезодермы путем слепого выпячивания через пупочный канал вентральной стенки первичной кишки. Сильно разрастаясь, это выпячивание внедряется между амнионом, желточным мешком и серозной оболочкой. Получает эта средняя по положению оболочка свое название от первоначального подобия ее на полукольца домашней колбасы (allantoides – колбасовидный).

В аллантоисе, имеющем прямую связь с телом зародыша, быстро развиваются кровеносные сосуды, которые и обеспечивают доставку к его органам питательных веществ и кислорода. Это и послужило основанием для присвоения аллантоису по функциональному признаку названия сосудистой оболочки.

Имеет место и другое название – мочевой мешок в силу того, что в полости средней оболочки накапливаются избытки воды с продуктами обмена веществ (формируется второй плодный пузырь).

Однако, эта функция является вторичной, обусловленной как раз активным функционированием сосудистой системы, отчего и необходимо в обозначении жизненной роли аллантоиса отдавать приоритет первому наименованию.

Плодные оболочки функционируют у плодов птиц почти до полного истечения сроков эмбрионального развития. Лишь в последние два – три дня они подвергаются процессу усыхания и отмирают.

Желточный же мешок вторично обеспечивает плод питанием в дни, предшествующие вылуплению.

В течение первого адаптационного периода постнатальной жизни животных (1–10 дней) оставшийся желток активно расходуется организмом путем внутрикишечного его усвоения. Зародышевые листки в результате постепенно сокращаются, укорачиваются и включаются в общую стенку кишечника.

Глубокий анализ особенностей эмбрионального развития птиц позволяет установить определенную стадийность в течении морфогенетических преобразований в организме зародыша, напрямую связанных с разными типами его питания и дыхания. Временные отрезки перехода эмбриона от одного типа питания и дыхания на другой являются всегда в его развитии наиболее ответственными и критическими для жизни. Поэтому знание стадийной периодизации эмбрионального развития зародышей птиц имеет не только теоретическое, но и важное практическое значение для контроля процессов этого развития и создания наиболее оптимальных условий в течение всего инкубационного периода.

Учитывая изложенные особенности, Н.П. Третьяков и М.Д. Попов предложили строгую, наиболее раскрывающую сущность проблемы классификацию стадий развития куриного зародыша:

1. Стадия латерального питания – от начала до 30–36 часа инкубации;
2. Стадия питания желтком при посредстве сосудов желточного мешка – с 36 часа до 7–8 дня инкубации;
3. Стадия питания белком и дыхания атмосферным кислородом при посредстве сосудов аллантоиса – 8 – 18–19 день инкубации;
4. Стадия дыхания кислородом воздушной камеры и питания желтком путем его внутрикишечного усвоения – с 19 дня до вылупления;
5. Стадия вылупления – 20–21 день инкубации.

В первую стадию продолжают процессы раннего эмбриогенеза (гастроляция, формирование осевых органов, дифференциация мезодермы, обособление зародышевых и внезародышевых частей). Они еще не требуют значительных затрат кислорода. В зародыше отсутствуют кровеносные сосуды. Источником энергии ему служат углеводы и простые белки, сосредоточенные в столбикообразной или колбовидной внутренней части желтка – латекте.

На следующей стадии развития усиливаются процессы дифференциации клеток зародышевых листков для появления тканей и первых зачатков дефинитивных органов систем. Полным ходом уже используются сложные органические компоненты желтка, усваиваемые эндотелиальными клетками в только что образовавшихся стенках желточного мешка кровеносных сосудов. В кровь сосудов поступает также, хотя и в ограниченном объеме, атмосферный кислород.

В течение следующего периода развития у зародыша осуществляются основные процессы становления всех органов систем, требующие усиленного притока питательных веществ и кислорода. Зародыш поэтому, еще не израсходовав до конца запасы желтка, переходит на питание белком, продукты расщепления которого всасываются в кровь, циркулирующую по системе хорошо развившихся к этому времени сосудов в средней плодной оболочке – аллантоисе. Аллантоис достаточно плотно прилегает к серозной и подскорлуповым оболочкам. Через поры в скорлупе и названных плодных оболочках кровь сосудов аллантоиса в большом количестве обогащается атмосферным кислородом, что стимулирует органо- и гистогенез. Отсюда и возникает у наседок инстинктивная потребность в периодических сошествиях с гнезда и ворошении яиц. В инкубаторах лотки имеют приспособления для изменения плоскости их положения, следовательно, и перекачивания яиц. Естественным является и требование строгого поддержания определенного температурного и влажностного режима инкубации, также искусственной аэрации яиц.

К концу эмбрионального развития несколько затормаживаются в клетках зародыша дифференцировочные процессы и ускоренно набирают темпы ростовые, вследствие чего быстро нарастает масса его тела. Плодные оболочки растущим телом прижимаются к скорлупе, кровеносные сосуды сдавливаются. Уже практически сформированный птенец начинает испытывать недостаток в кислороде, отчего он вводит клюв в воздушную камеру и переходит на легочный тип дыхания с включением в работу малого круга кровообращения.

Оставшийся желточный мешок сокращением мышц брюшной стенки втягивается внутрь. Цыпленок переходит теперь на внутрикишечный тип питания.

Такая же периодизация эмбрионального развития лишь с некоторым сдвигом сроков смены стадий существует и для представителей других видов используемой в сельском хозяйстве птицы.