

В. А. ГОЛИЧЕНКОВ, Е. А. ИВАНОВ, Е. Н. НИКЕРЯСОВА

ЭМБРИОЛОГИЯ

Рекомендовано

*Учебно-методическим объединением по классическому
университетскому образованию в качестве учебника
для студентов университетов, обучающихся по направлению
510600 «Биология» и биологическим специальностям*

2-е издание, исправленное



Москва
Издательский центр «Академия»
2006

УДК 577.218(075.8)

ББК 28.03я73

Г60

Рецензенты:

чл.-кор. РАН, проф. *Л. И. Корочкин* (Институт биологии гена РАН);
д-р биол. наук *Ю. К. Доронин* (зав. сектором клеточной биологии
развития и старения биологического факультета Московского
государственного университета им. М. В. Ломоносова)

Голиченков В. А.

Г60 Эмбриология : учебник для студ. университетов / В. А. Голиченков, Е. А. Иванов, Е. Н. Никерясова. — 2-е изд., испр. — М. : Издательский центр «Академия», 2006. — 224 с., [8] с. цв. ил. : ил.

ISBN 5-7695-3501-6

В учебнике изложены фундаментальные основы современной эмбриологии. Материал дается в соответствии со стадиями развития — от процесса развития гамет через процессы оплодотворения, дробления, гастрюляции, нейруляции до процесса органогенеза. Раскрыты особенности развития млекопитающих, проблемы регенерации и старения. Приведены сведения по сравнительной и экспериментальной эмбриологии, генетике развития.

Для студентов университетов, обучающихся по биологическим специальностям.

УДК 577.218(075.8)

ББК 28.03я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», воспроизведение его любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

© Голиченков В. А., Иванов Е. А.,
Никерясова Е. Н., 2004

© Издательский центр «Академия», 2004

ISBN 5-7695-3501-6

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. История эмбриологии	5
Глава 2. Предзародышевое развитие — гаметогенез	18
Теория непрерывности зародышевой плазмы	18
Основные положения теории А. Вейсмана	18
Происхождение половых клеток	20
Оогенез	23
Типы питания яйцеклеток	26
Сперматогенез	33
Общая характеристика сперматогенеза	33
Строение и функции фолликулярного эпителия семенников позвоночных	38
Фолликулярный, или ампульный, тип	39
Фолликулярно-цистный тип	41
Канальцево-цистный тип	42
Канальцевый тип	43
Глава 3. Оплодотворение	49
Реакция активации сперматозоида	50
Активация яйцеклетки	55
Поведение мужского и женского ядер в цитоплазме яйцеклетки	60
Ооплазматическая сегрегация	61
Партеногенез	62
Глава 4. Дробление	65
Общая характеристика процесса дробления	65
Классификация яиц	68
Классификация типов дробления	68
Классификация бластул	69
Характеристика процесса дробления у некоторых хордовых	71
Оболочники	71
Бесчерепные	73
Позвоночные	75
Дополнения к характеристике дробления	86
Глава 5. Гастрюляция	95
Процессы, осуществляющие гастрюляцию	96
Особенности гастрюляции бесхвостых амфибий	101
Глава 6. Нейруляция	104
Образование осевых структур и реализация плана строения	104

Ход нейруляции у амфибий	117
Нейруляция у других позвоночных	119
Молекулы адгезии	123
Генетический контроль развития нервной системы	126
Глава 7. Эмбриональная индукция	129
Классический период работы школы Шпемана	129
События раннего развития и процесс индукции	132
Свойства первичного организатора	133
Работы П. Ньюкупа по эмбриональной индукции	136
Современные представления об индукционном процессе	139
Глава 8. Органогенез	144
Общая характеристика процесса органогенеза	144
Морфогенетические процессы, включенные в органогенез	148
Развитие конечности	150
Механизмы развития конечности	153
Оси конечности	154
Развитие выделительной системы	155
Глава 9. Регенерация	164
Общие сведения о процессе регенерации	164
Эпиморфная регенерация конечности тритона	170
Компенсаторная регенерация печени млекопитающих	173
Морфаллактическая регенерация гидр	174
Глава 10. Особенности развития первичноназемных животных	180
Развитие признаков, приведших к выходу позвоночных на сушу	180
Эмбриональное развитие млекопитающих	183
Особенности развития плацентарных млекопитающих	185
Механизмы компактизации	188
Образование внутренней клеточной массы	189
Выход зародыша из zona pellucida и имплантация	190
Близнецы	190
Плацента	192
Приложение. Вероятностная модель управления клеточными дифференцировками	195
Многоуровневая организация структуры управления дифференцировками	195
Случайность как закономерность в процессах детерминации клеточных структур	199
Нелинейность механизма управления дифференцировками	200
Вероятностная модель клеточных дифференцировок. Основные понятия теории вероятностей в применении к объекту исследования	203
Бейсовская модель процесса детерминации зародышевых структур	210
Список литературы	214
Словарь терминов	216

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эмбриологию сегодня называют биологией развития, т.е. это молекулярная биология и генетика онтогенеза прежде всего. Однако описательный и сравнительный подходы не потеряли своего значения. Например, дидактический раздел эмбриологии, посвященный гаметогенезу, основан на данных, полученных на исчезающе малом (в сравнении с общим количеством видов) числе объектов. Между тем в недавнем исследовании у нескольких видов рыб, обитающих в Ниле, обнаружены амебоидные по форме и способу передвижения сперматозоиды с некомпактизированным ядром. Не исключено, что не использованы ценнейшие сведения, возможно, даже более значимые, чем те, которые могут быть получены в эксперименте. Ничто не может сравниться с созданным природой био-разнообразием. Но таковы и, видимо, неизбежны пути развития науки. Развивается в ней только методически самое передовое.

Существуют три способа подачи материала об основах эмбриологии. Первый — изложить материал максимально полно, используя всю базу данных и все новейшие достижения. Этот путь неосуществим по многим понятным причинам. Второй — рассказать обо всех сторонах и составляющих предмета, рассматривая его с расстояния, позволяющего увидеть эту науку в целом, но опуская детали. И наконец, третий — авторский вариант сочетания первого со вторым, т.е. выборочный подход к предмету и способу его описания.

Ранее, когда в эмбриологии доминировали описательные и сравнительные подходы к развитию организмов, создавались такие руководства, как «Сравнительная эмбриология» П. П. Иванова, «Сравнительная эмбриология позвоночных» С. Е. Нельсона, многотомная сравнительная эмбриология беспозвоночных О. Т. Ивановой-Казас. Все эти работы уже вошли в золотой фонд науки, став частью ее фундаментальной библиотеки. Классическим руководством по экспериментальной эмбриологии стала книга Дж. С. Гексли и Г. Р. Д. де Бира. Классическими университетскими учебниками по общей эмбриологии служат книги Б. П. Токина, Б. И. Балинского, Л. В. Белоусова. Новейшим руководством по эмбриологии считается книга С. Ф. Гилберта, а по генетике онтогенеза — монография Л. И. Корочкина, изданная, правда, ничтожным тиражом. Все они прекрасно дополняют друг друга.

При написании настоящего учебника авторы придерживались принципа сочетания описательного, сравнительного, эксперимен-

тального и молекулярно-генетического подходов к развитию организмов. Собственно сочетания такого рода обусловлены адекватностью методологии исследования, особенностями изучаемого периода развития. При этом выбраны объекты и способы его освещения, наиболее ярко проявляющие существо процессов на определенных этапах развития. Так, для изложения материала о гаметогенезе наиболее адекватен описательный (на клеточном уровне) метод, об эмбриональной индукции — молекулярно-генетический и т. д. Описание становления плана строения организма с предопределением будущих органогенезов завершено стадией нейруляции — сегментации. В то же время процессы органогенеза подробно изложены на примерах развития конечности и почки, иллюстрирующих основные принципы этого этапа онтогенеза. В виде эксперимента вниманию читателя предлагается глава, посвященная математической интерпретации эмбриональной дифференцировки, подготовленная канд. физ.- мат. наук Н. Ф. Пытьевой. Авторы благодарны чл.- кор. РАН, проф. Л. И. Корочкину, проф. Л. В. Белоусову, чл.-кор. РАН, проф. В. В. Малахову, О. В. Бурлаковой, Л. А. Слепцовой, Ю. К. Миронову, Е. А. Супруненко, М. В. Голиченкову, С. М. Падалке, Е. Н. Ахматовой, а также всем сотрудникам кафедры эмбриологии МГУ им. М. В. Ломоносова за помощь в подготовке рукописи.

ИСТОРИЯ ЭМБРИОЛОГИИ

Эмбриология — наука, изучающая индивидуальное развитие многоклеточного организма, а также закономерности изменений его морфофункционального состояния на протяжении всего онтогенеза. Название науки носит скорее исторический характер, так как акцентирует внимание лишь на периоде развития организма от момента установления его генетической идентичности до выхода из яйцевых оболочек или рождения. Название «эмбриология» отражает начальный этап становления этой науки, ее исторически приоритетный интерес. Теперь ясно, что игнорирование именно эмбриологией всей дальнейшей жизни организма ведет к искусственному расчленению единого процесса, а значит, и предмета. Непрерывность морфофункциональных событий в процессе индивидуального развития (онтогенеза) определяется генетическим единством цитологического материала. Следствием работы единых механизмов генетики онтогенеза являются сначала период становления организма, затем период его самоподдержания (физиологическая регенерация) постэмбриональный период и, наконец, период угасания, предусмотренный жизненным циклом организма.

Синонимом названия «эмбриология» служит понятие «биология развития». Эмбриология находится в особых отношениях с историей человечества, его интересами и мировосприятием. Важнейшее событие — рождение человека — всегда привлекало внимание людей. Акушерская практика, по-видимому, была одной из первых форм медицинской помощи и одним из начал будущей эмбриологии. Другое начало этой науки — мировоззренческое. Обычная хозяйственная практика показывала, что сложный живой организм появляется из яйца, семени, раскрывающегося бутона цветка. Наблюдения подсказывали идею общего начала мира из яйца, сопоставимого с миром, наводили на мысль о его преобразовании и изменении.

Можно сказать, что эмбриология как будущая наука в своей предыстории сочетала два начала:

- эмпирическое — накопление фактов и движение от факта к факту;



Рис. 1. Вылупление из «мирового» яйца Амура и возникновение Космоса из Хаоса

- теоретическое — общее представление о появлении, зарождении, изменении и развитии организма.

В истории эмбриологии это отчетливо прослеживается в античный период. В древних космогониях Египта, Индии, Персии и Финикии, в орфических космогониях Древней Греции (VIII—VII вв. до н. э.)¹ фигурирует космическое яйцо, из которого были созданы все вещи и «...в кружение летящих годов объявился Эрот сладострастный, ...это он сочелся в тумане и тьме, в безднах Тартара с Хаосом-птицей» (рис. 1).

Эмпедокл (444 г. до н. э.) утверждал, что человек начинает формироваться после 31-го дня и оказывается совершенно сформированным к 50-му дню, а зародыш получает свой состав из четырех сосудов: двух вен и двух артерий, доставляющих зародышу кровь. Он полагал, что сухожилия образуются из равных частей земли и воздуха, кости — из равных частей воды и земли и т. п. Уроды и близнецы происходят под влиянием воображения матери, которое может направлять и изменять процесс оплодотворения зародыша. При этом он допускал, что зародыш — живое существо, которое начинает дышать с момента рождения.

Диоген Аполлонийский (V в. до н. э.) высказал мысль о последовательности появления структур в развивающемся организме (сначала образуется мясо, а затем дифференцируются кости и нервы) и считал плаценту органом питания зародыша.

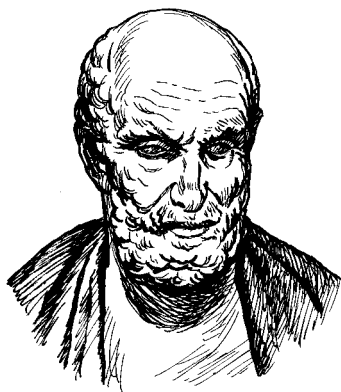
В этой архаической эмбриологии можно найти суждения, которые выглядят как опережающие время прозрения, и такие, появление которых сегодня трудно объяснить. Так, Плутарх замечает, что, по утверждению Алкмеона, «прежде всего образуется голова, являясь местообитанием разума. Врачи хотят считать, что первым появляется сердце, от которого идут артерии и вены. Некоторые считают, что большой палец ноги образуется прежде всего, другие — что пупок». Воззрения этих мыслителей материалистические: неживая и живая материи не противопоставляются друг другу — живая возникает из неживой. Таким образом, причины научных разногласий того времени заключались в следующем: что появляется в развитии первым: голова, сердце, большой палец ноги или

¹ Опыт библиографического свода космогонических поверий и сказаний о яйце. Киев, 1909 (из примеч. переводчика книги Джозефа Нидхэма «История эмбриологии». — М.: Изд-во иностранной литературы, 1947).

пупок? Многие наши недавние (вчерашние) представления и даже сегодняшние — того же порядка.

Первые регулярные знания в области эмбриологии связывают с именем Гиппократ (460—370 гг. до н. э.). Эмбриологические знания ученого связаны главным образом с акушерством и гинекологией. Самые важные для истории эмбриологии книги Гиппократ — «О диете», «О семени», «О природе ребенка». В них он высказывает идеи, согласно которым каждому телу присущи три первичных свойства — тепло, сухость и влажность. Данные свойства никогда не встречаются раздельно. При этом каждое тело способно привлекать себе подобное. Жизнь заключается в одновременном высушивании влаги огнем, в увлажнении огня влагой, в поглощении огнем пищи, поступающей в тело, и поэтому требуется новая пища. Процессы, происходящие в организме, Гиппократ сравнивает с процессами в неорганических телах — небесных и земных, а также с трудовой деятельностью. В духе этих механистических представлений он предлагает свое объяснение развития зародыша, где взаимодействие трех названных качеств формирует зародыш. При этом Гиппократ предвосхитил идею преформации: «Все части зародыша образуются в одно и то же время. Все члены отделяются друг от друга одновременно и таким же образом растут. Ни один не возникает раньше или позже другого, но те, которые по природе своей толще, появляются прежде тонких, не будучи сформированы раньше».

В IV в. до н. э. работал другой величайший ученый античной древности — Аристотель (384—322 гг. до н. э.). Он положил начало общей и сравнительной биологии, а его главный труд по эмбриологии назывался «О возникновении животных». Аристотель вскрывал куриные яйца, анатомировал и изучал всевозможных зародышей холоднокровных животных и млекопитающих и даже, возможно, абортивных зародышей человека. Выдающиеся заслуги Аристотеля в области эмбриологии заключаются в следующем:



ГИППОКРАТ



АРИСТОТЕЛЬ