

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**  
**Кафедра физиологии человека и животных**

# **РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ: МЛЕКОПИТАЮЩИЕ**

**Методические указания  
по курсу «Биология индивидуального развития»  
для студентов биологического факультета  
специальности 1-31 01 01 «Биология»**



---

---

**МИНСК**  
**2009**

УДК 611.06  
ББК 28.706  
Р 17

**Авторы - составители :**  
**Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров**

Рекомендовано Ученым советом  
биологического факультета  
12 мая 2009 г., протокол № 9

**Рецензент**  
кандидат биологических наук, доцент  
*С. В. Глушен*

**Развитие** высших позвоночных: млекопитающие : метод.  
Р 17 указания / авт.-сост.: Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров. – Минск :  
БГУ, 2009. – 19 с.

В данном издании изложены методические указания по курсу «Биология индивидуального развития». Предназначено для студентов биологического факультета специальности 1-31 01 01 «Биология».

**УДК 611.06**  
**ББК 28.706**

© БГУ, 2009

Класс Млекопитающих подразделяют на две большие группы: *низшие* (однопроходные и сумчатые) и *высшие* (плацентарные) млекопитающие. Млекопитающие, произойдя от яйцекладущих рептилий, перешли в процессе эволюции к живорождению, сопровождаемому вынашиванием развивающихся зародышей в специальном органе – *матке* (за исключением однопроходных, откладывающих яйца). В связи с этим отпала необходимость в снабжении яйцеклетки большим количеством желтка. Яйца млекопитающих вновь приобрели микроскопические размеры, подобно яйцеклеткам ланцетника. Вследствие этого дробление стало полным, однако происхождение от предков с богатыми желтком яйцами не прошло бесследно: в развитии млекопитающих сохранились и развились многие черты, обусловленные происхождением от рептилий, и, несмотря на возврат к полному дроблению, развитие млекопитающих происходит по меробластическому типу.

Связь зародыша с материнским организмом у плацентарных млекопитающих осуществляется посредством специального органа – плаценты, образуемой как тканями зародыша, так и материнского организма. Благодаря тесной связи с материнским организмом зародыш млекопитающих рождается более крупным и более развитым. Весь период эмбрионального развития (за исключением самых ранних стадий) он вынашивается в матке. В результате необходимость в большом запасе желтка отпадает.

## Оплодотворение и дробление

Яйца у плацентарных млекопитающих очень маленькие (~ 200 мкм в диаметре) и почти лишены желтка. Как следствие, у них произошел возврат к более простому типу дробления, по сравнению с меробластическим дроблением полилецитальных яиц.

Для млекопитающих характерно полное, чередующееся, асинхронное дробление (рис. 1).

Оно протекает гораздо медленнее, чем у большинства других позвоночных. Обычно первое деление занимает более 24 часов, а последующие несколько делений по 12 часов каждое. После стадии двух бластомеров последовательно наблюдаются стадии 3, 4, 5, 7, 9, и 11 бластомеров. При дроблении путем экзоцитоза происходит выталкивание желтка из бластомеров.

У млекопитающих очень рано, по сравнению с низшими позвоночными и беспозвоночными, уже на стадии 2–4 бластомеров начинает функционировать геном зародыша и со стадии 8 бластомеров трансляция белков идет уже полностью на зародышевых, а не на материнских матрицах.

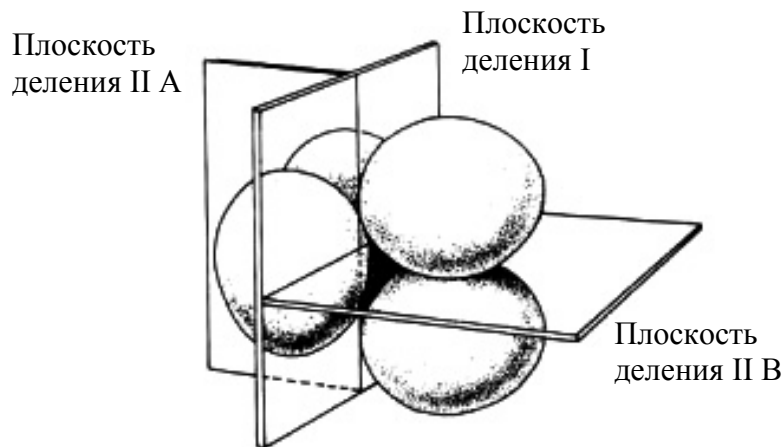


Рис. 1. Ранние стадии дробления у млекопитающих (по Гилберту, 1993)

Клетки эмбрионов млекопитающих до стадии 8 бластомеров сохраняют *тотипотентность*, т. е. способность сформировать все ткани и органы. На 8-клеточной стадии бластомеры располагаются рыхло, между ними остаются большие пространства. Однако сразу после третьего деления они сближаются, площадь контакта между ними максимально увеличивается. В результате образуется плотный клеточный шар. Процесс его формирования обусловлен образованием специализированных контактов между бластомерами и называется *компактизацией* (рис. 2).

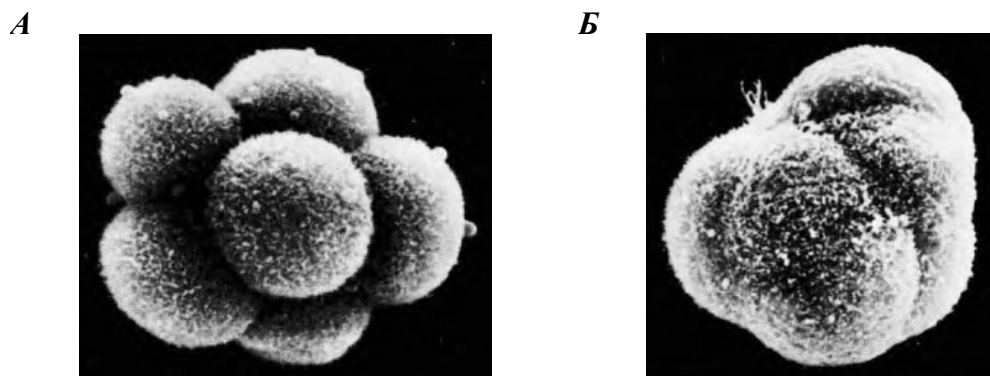


Рис. 2. Компактизация у мыши (по Гилберту, 1993):  
 А – до компактизации; Б – после компактизации

В результате зародыш состоит из небольшого числа внутренних клеток (будущий эмбриобласт), окруженных слоем наружных бластомеров (будущий трофобласт) и называется *морулой*. Между клетками трофобласта образуются *плотные* контакты. Они изолируют лежащие внут-

ри клетки эмбриобласта, между которыми существуют *щелевые* контакты, обеспечивающие обмен низкомолекулярными веществами и ионами.

Возникновение различий между бластомерами трофобласта и эмбриобласта является важным этапом дифференцировки в развитии млекопитающих. До завершения 8-клеточной стадии разные бластомеры не отличаются друг от друга по биохимии, морфологии или потенциалам. Но после того, как в результате компактизации клетки занимают положение на поверхности или внутри зародыша, они начинают различаться по многим свойствам и со стадии 64 бластомеров ни трофобласт, ни эмбриобласт не поставляют клетки друг другу. Именно компактизация создает условия, обеспечивающие первые шаги к дифференцировке млекопитающих (до стадии 16 бластомеров переход еще возможен). Участие клетки в образовании трофобласта, или тканей зародыша, определяется тем, где оказалась клетка после компактизации: на поверхности или внутри морулы.

Когда морула попадает в проксимальный отдел маточной трубы и далее в полость матки, через ее прозрачную зону начинает проникать содержащаяся в них жидкость. Сначала она накапливается между клетками, а затем проникает в полость внутри морулы. С момента появления полости зародыш именуется *бластоцистой* (рис. 3).

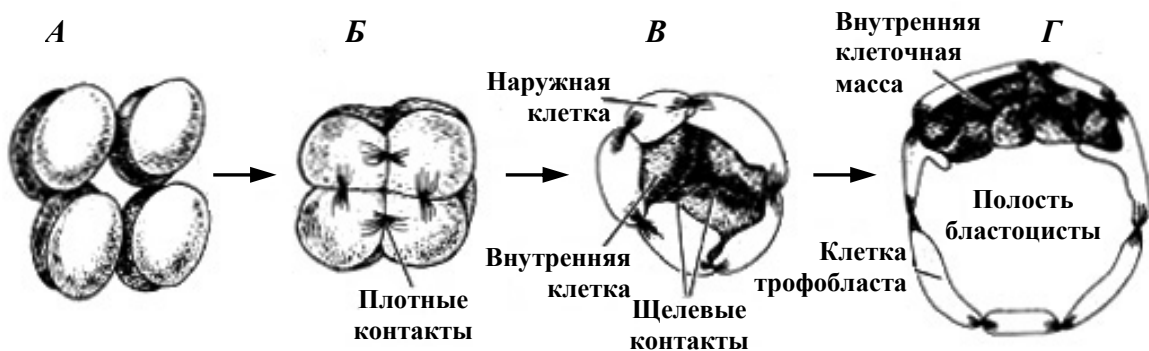


Рис. 3. Формирование бластоцисты (по Гилберту, 1993):  
 А – ранняя 8-клеточная стадия; Б – компактный 8-клеточный зародыш;  
 В – 32-клеточная стадия; Г – бластоциста

Бластомеры *внутренней клеточной массы* локализованы на одном из полюсов бластоцисты. *Клетки наружной клеточной массы* уплощаются и формируют трофобласт. Увеличению объема бластоцисты способствует наличие  $\text{Na}^+$ -насосов на внутренней мембране клеток трофобласта. Накопление  $\text{Na}^+$  в бластоцеле вызывает поступление в полость бластоцисты воды по осмотическому градиенту и увеличение её объема.

Различие между бластулами млекопитающих и человека заключается в том, что эмбриобласт млекопитающих входит в состав бластодермы, а у человека он полностью покрывается трофобластом и не контактирует с окружающей средой. Участок трофобласта, к которому прилегает эмбриобласт, называется *рауберовым слоем*. После расслоения зародышевого узелка на внутренний и наружный зародышевые листки он редуцируется и отпадает. Внешний слой зародышевого щитка теперь переходит в наружное положение и своими краями смыкается с уцелевшими частями трофобласта в один непрерывный слой, следовательно трофобласт соответствует внезародышевой эктодерме.

Необычайно раннее обособление внезародышевой эктодермы в виде трофобласта начинается уже в ходе первых делений дробления. Трофобласт в ходе эволюции появляется только у млекопитающих. Клетки трофобласта похожи на эпителиальные клетки. Функция их заключается в том, что они могут накапливать жидкость и вызывать специфические изменения слизистой оболочки матки при имплантации зародыша. Для млекопитающих, таким образом, характерно то, что разделение клеточного материала на зародышевую и незародышевую части происходит значительно раньше, чем у низших амниот, – уже в раннем дроблении.

При перемещении по маточной трубе прозрачная оболочка яйцеклетки предотвращает прилипание зародыша к стенкам яйцевода, пока зародыш не попадет в матку. Здесь он освобождается от прозрачной оболочки и начинает имплантироваться. При этом один из бластомеров трофобласта образует вырост цитоплазмы, выделяется трипсиноподобная протеаза, разрушающая прозрачную зону, и бластоциста как бы выдавливается в это отверстие.

## Имплантация

На стадии бластулы (5–5,5 суток развития) или в начале гаструляции зародыш попадает из яйцевода в матку и здесь *имплантируется* (у человека она происходит на стадии 107 бластомеров и на 7-е сутки). Имплантация длится 40 часов и состоит из двух фаз: *адгезии*, или прилипания трофобласта к слизистой оболочке матки, и *инвазии* (проникновения).

На первой стадии трофобласт прикрепляется к слизистой оболочке матки и в нем дифференцируется два слоя: *клеточный трофобласт* или *цитотрофобласт* (внутренний слой) и *синцитиотрофобласт* (наружный слой). Синцитиотрофобласт представляет собой классический синцитий, образующийся, когда деление ядер не сопровождается цитокинезом. Именно он вмуровывает зародыш в слизистую. Обычно имплантация происходит в том участке матки, где залегают крупные кровеносные сосуды. Синцитиотрофобласт выделяет протеолитические ферменты, ко-

которые лизируют ткани эндометрия матки. Он образует выросты, внедряющиеся в ее слизистую оболочку или входящие в ее углубления. За счет этого происходит инвазия – внедрение зародыша в слизистую оболочку. Образуется *имплантационная ямка* (рис. 4).

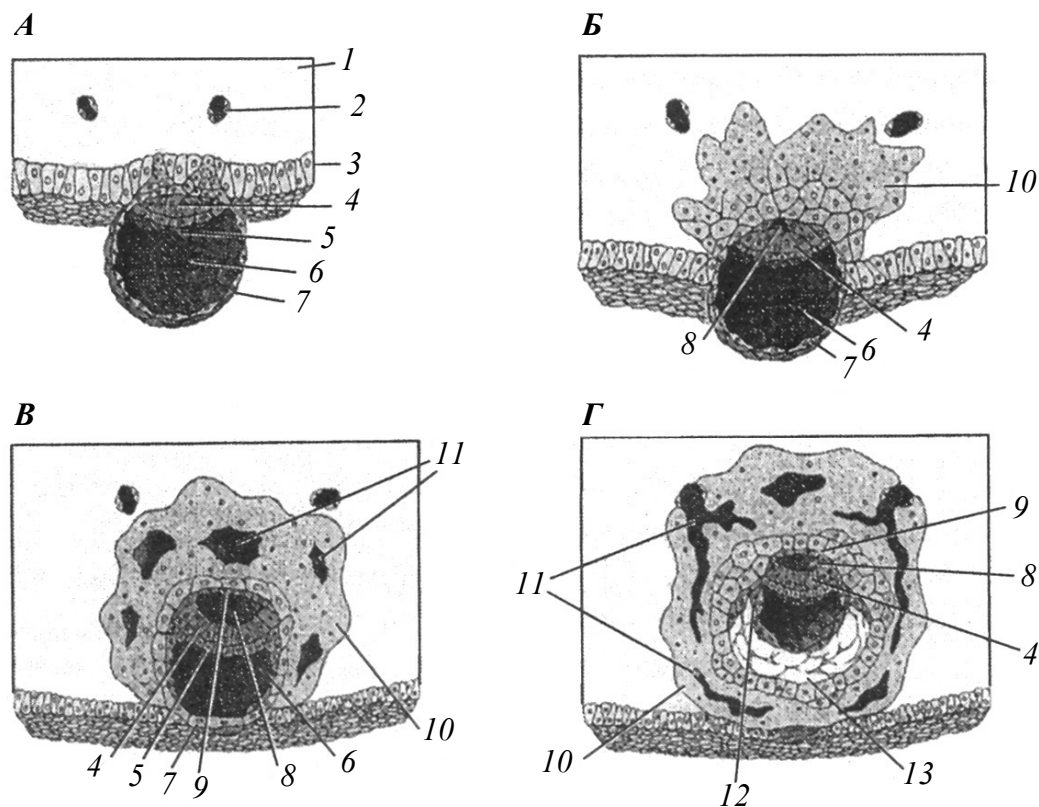


Рис. 4. Имплантация зародыша человека (по Дондуа, 2005):

А – адгезия бластоцисты; Б – инвазия бластоцисты;

В, Г – разрастание синцитиотрофобласта и образование лакун трофобласта.

1 – стенка матки; 2 – материнские капилляры; 3 – эпителий матки (эндометрий);  
4 – эпибласт; 5 – гипобласт; 6 – полость бластоцисты; 7 – трофобласт; 8 – полость амниона;  
9 – клетки амниона; 10 – синцитиотрофобласт; 11 – кровеносные лакуны;  
12 – внезародышевая мезодерма; 13 – желточный мешок

Выросты, состоящие только из эпителиальных клеток трофобласта называются *первичными ворсинками*. Позднее образуются ворсинки, покрытые снаружи трофобластом, а внутри содержащие мезодермальную мезенхиму – *вторичные ворсинки*. Когда в ней появляются кровеносные сосуды, врастающие сюда из мезодермы аллантаоиса, – образуются *третичные ворсинки*. Ворсинчатая оболочка (трофобласт с ворсинками) называется *хорионом* (эволюционное усложнение серозной оболочки рептилий и птиц).

В ходе имплантации изменяется тип питания зародыша. В течение короткого времени после оплодотворения зародыш использует неболь-

шие запасы питательных веществ, содержащихся в яйцеклетке (*ауто-трофный тип питания* зародыша). После израсходования материала желточных включений зародыш переходит на *гистiotрофный тип питания*, используя секрет слизистых клеток эпителия яйцевода, матки, а также маточных желез и продукты распада тканей в начальные фазы имплантации. Наконец, после разрушения сосудов эндометрия устанавливается *гемотрофный тип питания* зародыша (питательные вещества и кислород поступают от материнского организма). После того как зародыш полностью погрузился в имплантационную ямку, дефект слизистой покрывается регенерирующим эпителием. Период имплантации является первым критическим периодом развития зародыша.

## Гастрюляция

Первая фаза гастрюляции идет одновременно с имплантацией, а вторая начинается на 14–15 сутки развития. В период между ними активно формируются внезародышевые органы.

Первая фаза осуществляется путем деламинации. Клетки эмбриобласта расщепляются на два листка, образуя зародышевый щиток: *эпибласт* и *гипобласт* (рис. 5).

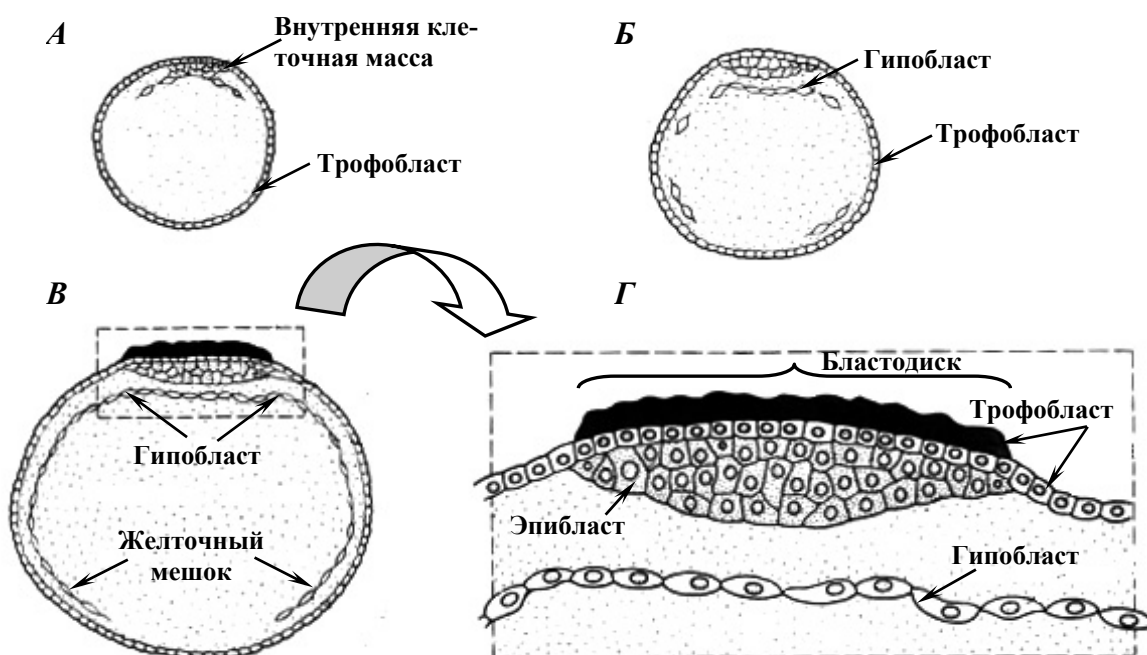


Рис. 5. Начало гастрюляции у млекопитающих (по Гилберту, 1993):  
 А–В – последовательные стадии процесса; Г – строение бластодиска

Гипобласт образуется за счет деламинации внутренней клеточной массы и представляет собой первичную энтодерму, которая полностью расходуется на образование внезародышевой энтодермы, выстилающей полость трофобласта, образуя вместе с ним желточный мешок млекопитающих. Часть энтодермы, относящаяся к зародышевому щитку, представляет собой кишечную энтодерму, а выстилающая внутри трофобласт – желточную. У человека гипобласт разрастается по внутренней поверхности трофобласта и формирует тонкую экзоцеломическую мембрану, которая окаймляет полость, известную как первичный желточный мешок.

К концу второй недели развития клетки крыши первичного желточного мешка, мигрируя и пролиферируя, формируют новую полость – вторичный желточный мешок, значительно меньших размеров, чем первый. К этому моменту полость первичного желточного мешка спадается и остается лишь в виде экзоцеломического пузырька.

Одновременно с образованием желточного мешка или вскоре вслед за ним начинает формироваться полость амниона. Лишь у немногих млекопитающих она образуется примерно так же, как у низших амниот, т. е. путем смыкания краев трофобласта над зародышевым узелком. У большинства видов млекопитающих полость амниона возникает кавитационным, или шизоцельным, путем, т. е. благодаря расхождению клеток зародышевого узелка (рис. 6).

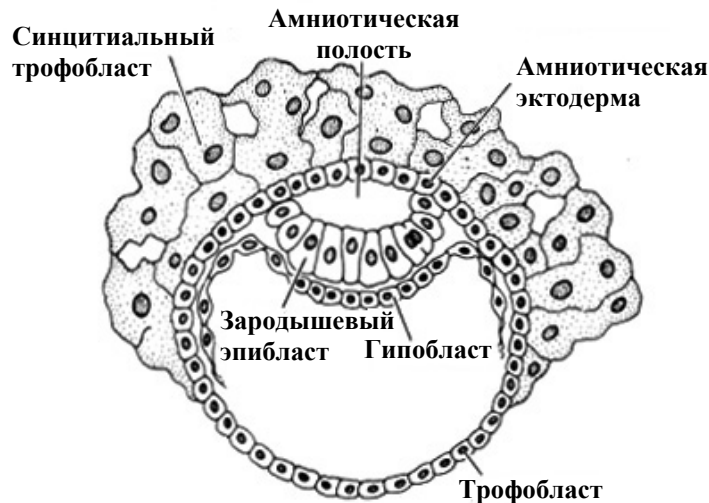


Рис. 6. Схема формирования амниона у человека (по Гилберту, 1993)

Между клетками эпибласта появляются мелкие полости, которые сливаясь образуют будущую амниотическую полость. Вследствие расхождения клеток крыши полости в стороны участок трофобласта оказы-

вается временно ее крышей. Затем боковые участки разрастающегося эпибласта образуют направленные вверх складки (амниотическая эктодерма), которые сливаясь формируют полость – образуется *амниотический пузырек*. Крыша его внезародышевая амниотическая эктодерма, дно представляет собой эпибласт, из которого образуются все три зародышевых листка.

К 13–14 суткам зародыш имеет следующее строение: трофобласт вместе с подстилающей его мезодермой образует хорион. В части зародыша, обращенной вглубь стенки матки, прилегают друг к другу амнион и желточный пузырек. Они прикрепляются к хориону при помощи амниотической ножки, образованной внезародышевой мезодермой. Прилежащие друг к другу дно амниотического пузырька (эпибласт) и крыша желточного мешка (гипобласт) образуют зародышевый щиток. Таким образом, у человека в ранние периоды эмбриогенеза хорошо развиты внезародышевые части: хорион, амнион, желточный мешок.

В период между 9–14 сутками в эпибласте зародыша уже начинается видимый процесс дифференцировки и перемещения клеточных элементов. Он вступает во вторую фазу гастрюляции (14-е сутки), ассоциируемую с образованием первичной полоски и гензенского узелка. Из материала первичной полоски выселяется зародышевая энтодерма. Ее клетки, сдвигая клетки гипобласта, занимают крышу желточного мешка. В это же время выселяется и внезародышевая мезодерма. Как и у зародыша птиц, клетки, мигрирующие между слоями гипобласта и эпибласта, покрыты гиалуроновой кислотой, синтез которой начинается с момента формирования первичной полоски.

Итогом гастрюляции является возникновение трехслойного зародыша и формирование осевого комплекса зачатков. Зародыш приобретает трехслойное строение и почти не отличается от зародыша птиц на сходной стадии эмбриогенеза (рис. 7).

Мигрируя, внезародышевая мезодерма тонким слоем окружает амниотический и желточный пузырьки. Кроме того, она занимает пространство между трофобластом и первичным желточным мешком (экзоцеломической мембраной). Здесь в ее массе появляются лакуны, которые, затем сливаясь, сформируют полость хориона. В области будущей каудальной части зародыша внезародышевая мезодерма обрастает образующийся, за счет раздвигания клеток эмбриобласта, амниотический пузырек и желточный мешок, формируя *соединительную ножку* – плотный тяж клеток, связывающий амниотический и желточный пузырьки с трофобластом. Начиная с 15 суток в амниотическую ножку из заднего отдела кишечной трубки вырастает небольшой пальцевидный вырост – *аллантоис*.

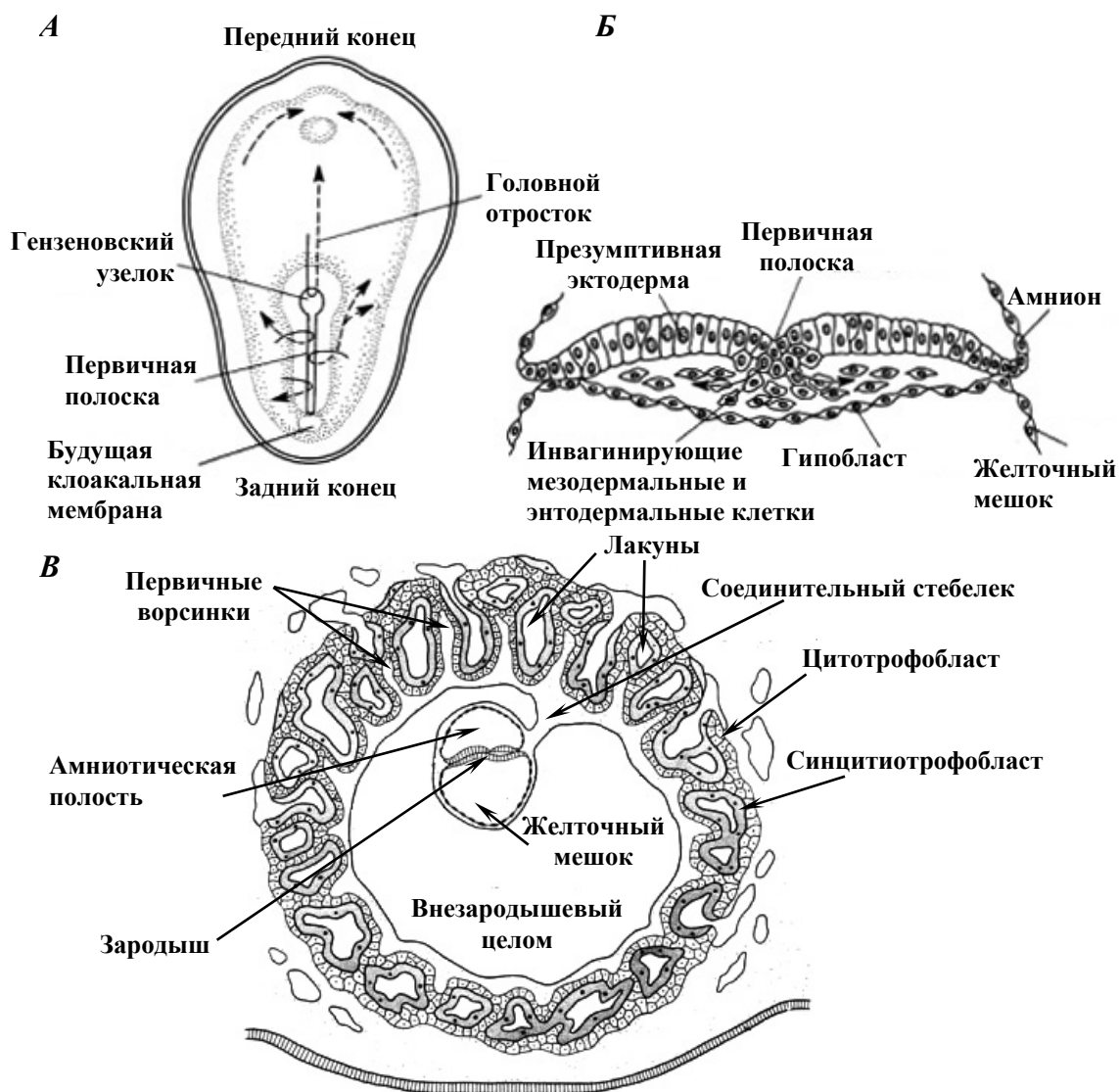


Рис. 7. Клеточные движения в период гастрюляции (А, Б) и схема строения зародыша на стадии поздней гастрюлы (Б) у млекопитающих (по Гилберту, 1993):  
 А – вид с дорсальной поверхности; Б – поперечный срез

Связь тела зародыша с хорионом осуществляется за счет сосудов, прорастающих в стенку аллантаоиса и ворсинки хориона. Начиная с 20–21 суток происходит обособление тела зародыша от внезародышевых органов и окончательное формирование осевых органов, дифференциация мезодермы. Обособление происходит путем образования туловищной складки. Эмбрион приподнимается над желточным мешком, левый и правый край щитка подворачиваются книзу так, что энтодермальная крыша желточного мешка втягивается в тело зародыша и формируется зачаток кишки. Связующим звеном выступает *желточный стебелек*.

Процессы обособления основных эмбриональных зачатков (нервная трубка, хорда, дифференциация мезодермы) идут так же, как и у других позвоночных.

## Внезародышевые органы

**Желточный мешок** у млекопитающих это рудиментарное образование, утратившее функцию хранилища питательных веществ. Он образован первичной или желточной энтодермой и внезародышевой мезодермой. В мезодермальном слое желточного мешка развиваются кровяные островки. Позднее из них формируется сеть сосудов желточного круга кровообращения. Первое время эти сосуды обеспечивают дыхание и питание зародыша, так как посредством трофобласта и его выростов они связаны со слизистой оболочкой матки.

Сосуды желточного круга кровообращения связывают желточный мешок с сосудами самого зародыша и играют большую роль в установлении связи с материнским организмом. У млекопитающих нет запасов желтка и сохранение желточного мешка связано с важными вторичными функциями. Энтодерма желточного мешка служит местом образования первичных половых клеток, мезодерма дает форменные элементы крови зародыша. На третьей неделе эмбрионального развития в мезенхиме желточного мешка образуются первичные клетки крови. Кроме того, желточный мешок млекопитающих заполнен жидкостью, отличающейся высокой концентрацией аминокислот и глюкозы, что указывает на возможность обмена белков в желточном мешке.

**Амнион.** Одновременно с образованием желточного мешка или вскоре вслед за ним начинает формироваться полость амниона. Сам амнион образуется у зародышей всех млекопитающих, но различными способами. В простейшем случае – возникает как у рептилий и птиц в форме двух амниотических складок внезародышевой эктодермы и париетального листка внезародышевой мезодермы. У других – на стадии зародышевого узелка: среди его клеток появляется небольшая полость и узелок приобретает вид пузырька с более тонкой верхней наружной стенкой и более толстой нижней, прилегающей к энтодерме. Этот способ формирования амниона путем раздвигания клеток зародышевого узелка (у приматов и человека) называется шизоцельным или кавитационным. Амнион заполнен жидкостью (*околоплодные воды*), представляющей оптимальную среду для развития зародыша.

**Аллантоис.** В то время когда пупочный стебелек еще широкий (15–16-е сутки развития), из вентральной стенки задней кишки возникает

слепой энтодермальный вырост, покрытый висцеральным листком мезодермы, который растет между амнионом и желточным мешком, вырастает в амниотическую ножку и постепенно трансформируется в пупочный канатик, покрытый снаружи мезенхимой амниотической ножки. Дистальная часть аллантоиса быстро растет и превращается в соединенный с кишкой при помощи ножки мешок.

У человека аллантоис существует до второго месяца эмбриогенеза. При формировании пупочного канатика он включается в его состав, где затем подвергается редукции.

У большинства млекопитающих аллантоис хорошо развит, несмотря на то что его функция мочевого мешка за ненадобностью отпала вследствие установления связи с материнским организмом. Продукты обмена (углекислый газ, азотистые продукты белкового распада) из крови зародыша через посредство хориона переходят в кровь матери.

Аллантоис сохраняет свое участие в газообмене и питании зародыша, причем и то и другое осуществляется исключительно его сосудами, которые разрастаются в мезодерме хориона и отдают тонкие веточки во все вторичные ворсинки. *Аллантоидальный* (пупочный) круг кровообращения приходит на смену желточному, так как желточный мешок со своей сосудистой сетью у млекопитающих развит слабо и лишь на ранних стадиях развития, пока сам зародыш невелик. Затем желточный круг кровообращения отстает в развитии, а сосуды аллантоиса, разрастаясь в мезодерме хориона и его ворсинках, начинают обеспечивать зародыш как кислородом, так и питательными веществами из материнской крови.

У приматов, включая и человека, зачаток эпителиальной выстилки аллантоиса хотя и возникает в виде выпячивания задней кишки, однако остается недоразвитым, не разрастается, как это имеет место у других млекопитающих и у птиц, не обрастает желточный мешок. Его роль сводится к проведению сосудов в направлении к хориону, после чего он еще в ходе внутриутробного развития почти редуцируется.

По мере развития зародыша у млекопитающих рано редуцируются желточный мешок и аллантоис, а амниотическая полость, напротив, увеличивается с ростом зародыша, постепенно занимая все пространство, ограниченное хорионом.

## Плацента

Плацента осуществляет связь зародыша с материнским организмом. Различают *зародышевую* и *материнскую* часть плаценты.

Зародышевая часть представлена ворсинками хориона, имеющими большую площадь соприкосновения с тканями матери и высасывающи-

ми питательные вещества, которые поступают в ткань зародыша. Материнская часть это слизистая матки, где имплантировался зародыш. Из крови матери в ткани плода диффундирует кислород, а продукты обмена зародыша диффундируют через ткани плаценты в кровь матери. В норме у всех млекопитающих кровь зародыша и кровь матери нигде не смешиваются, будучи отделены друг от друга стенками сосудов зародыша и тканями хориона.

Существует две классификации типов плацент. Согласно *морфологической классификации* (предложена О. Гертвигом) различают (рис. 8) следующие типы плацент:

- *Диффузная* плацента. Для нее характерно образование ворсин по всей поверхности хориона (свиньи).
- *Островная (котиледонная)* плацента. Ворсинки хориона собраны в группы (котиледоны), между которыми поверхность хориона гладкая (жвачные).
- *Поясная (зонарная)* плацента. Ворсинки хориона сосредоточены внутри небольшого участка, опоясывающего плодный пузырь (хищные).
- *Дискоидальная* плацента. Имеет вид диска, ворсинки хориона распределены по всей ее поверхности равномерно (у человекообразных обезьян и человека, у мартышек и макак – бидискоидальная).

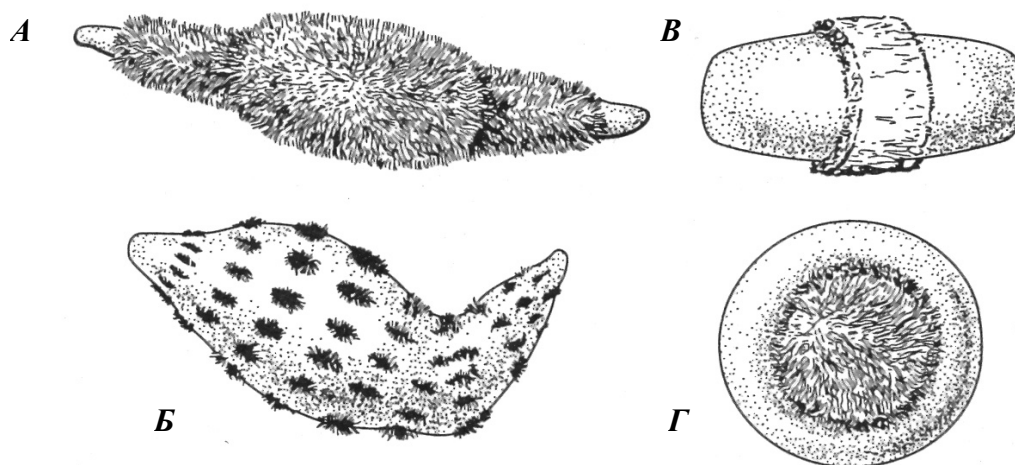


Рис. 8. Типы плацент (морфологическая классификация)

(по Голиченкову и др., 2004):

*A* – диффузная плацента свиньи; *Б* – котиледонная плацента коровы; *В* – зонарная плацента собаки; *Г* – дискоидальная плацента человека

По глубине погружения ворсинок хориона зародыша и степени их проникновения в слизистую оболочку матки (*гистологическая классификация*, рис. 9) различают следующие типы плацент:

- *Эпителиохориальная* плацента. Наиболее примитивная плацента. Характерна для некоторых видов сумчатых, свиньи, лошади, верблюда, лемуру, бегемота, китообразных. Характеризуется тем, что ворсинки хориона не прободают даже эпителиальной выстилки матки, а лишь погружаются в складки ее слизистой оболочки как пальцы в перчатку. Нет контакта между ворсинками хориона и материнской частью. Маточные железы секретируют маточное молоко (*эмбриотроф*), которое всасывается ворсинками хориона. При родах ворсинки хориона отъединяются от эндотелия матки без ее разрушения.

- *Десмохориальная* (соединительно-тканная) плацента. Устроена так, что ворсинки хориона в месте контакта разрушают слизистую оболочку матки и внедряются в ее соединительнотканый слой, но не достигают стенки кровеносных сосудов матки, образуя контакт по типу десмосом. Характерна для жвачных.

- *Эндотелиохориальная* плацента. Характеризуется тем, что в данном случае устанавливается контакт между сосудами плода и матери. Ворсинки хориона разрушают не только эпителий слизистой оболочки матки, но и проникают через весь соединительнотканый слой матки, отделяясь от ее сосудов только эндотелиальной стенкой последних. Характерна для хищных.

- *Гемохориальная* плацента. Для нее характерна наиболее тесная связь сосудов плода и матери (человек, грызуны, приматы, летучие мыши). Ворсинки хориона прободают также и эндотелий кровеносных сосудов слизистой оболочки матки и погружаются в кровяные лакуны, заполненные кровью матери. Кровь плода отделена от крови матери лишь тонкой наружной оболочкой хориона и стенками сосудов зародыша.

Тем не менее существует плацентарный барьер, препятствующий проникновению некоторых вредных веществ. У обезьян и человека ворсинки хориона сложно ветвятся. В результате площадь соприкосновения ворсинок с кровью резко увеличивается. Такая плацента называется *ворсинковой*. У грызунов увеличение поверхности достигается путем сильного разветвления выпячиваний трофобласта. Образуется сложный лабиринт каналов, по которым течет материнская кровь – *лабиринтная* плацента.

Степень развития плода не стоит в связи с типом плаценты. Так, у жвачных плацента десмохориальная, а детеныши рождаются развитыми, зрячими и подвижными.

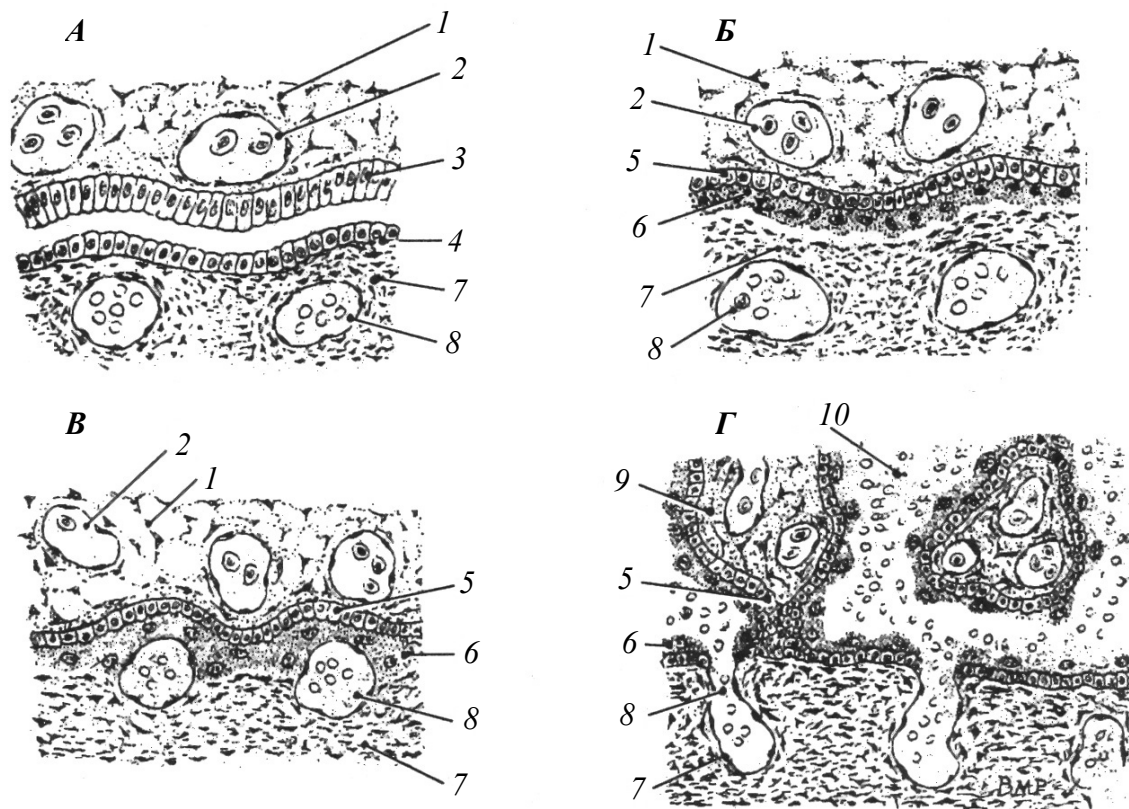


Рис. 9. Типы плацент (гистологическая классификация)

(по Дондуа, 2005):

- А – эпителиохориальная плацента; Б – десмохориальная плацента;  
 В – эндотелиохориальная плацента; Г – гемохориальная плацента.  
 1 – соединительная ткань хориона; 2 – кровеносные сосуды хориона;  
 3 – эпителий хориона; 4 – эпителий матки; 5 – цитотрофобласт;  
 6 – синтрофобласт; 7 – соединительная ткань матки;  
 8 – кровеносные сосуды матки; 9 – ворсинки хориона;  
 10 – лакуна с материнской кровью

Напротив, у крольчих плацента гемохориальная, однако детеныши рождаются недоразвитыми, слепыми и голыми, с развитыми сосательными движениями. У человека и обезьян также, несмотря на довольно длительный внутриутробный период и наличие гемохориальной плаценты, детеныши рождаются мало приспособленными к жизни в новых условиях.

## Пуповина

Зародыш остается связан с плацентой при помощи *пупочного канатика* (пуповины) в котором проходят пупочные сосуды – пупочная вена, несущая артериальную кровь из плаценты к телу зародыша, и две пупочные артерии, по которым венозная кровь от зародыша переносится к

плаценте. Источники развития пуповины – мезенхима амниотической ножки и желточного мешка, а также аллантаоис и растущие по нему сосуды. После образования туловищных складок пупочный кантик оказывается покрытым с поверхности амниотической эктодермой.

В последующем желточный мешок и аллантаоис постепенно редуцируются. Пуповинные сосуды окружены студенистым веществом (*вартонов студень*) т. е. мезенхимой, содержащей много основного вещества и соединительнотканьные клетки (рис. 10).

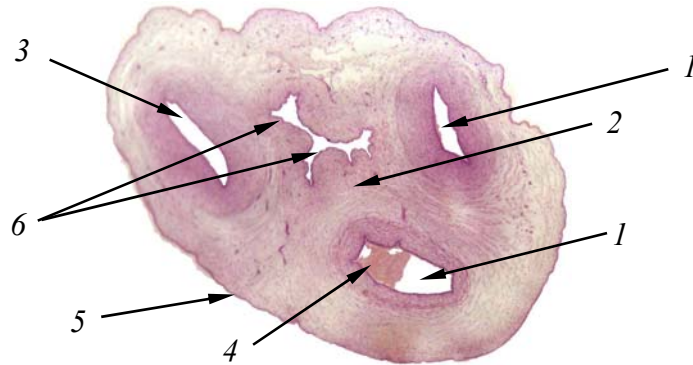


Рис. 10. Пуповина свиньи (поперечный срез):  
1 – просвет пупочной артерии; 2 – соединительная ткань пуповины (вартонов студень); 3 – просвет пупочной вены; 4 – кровяные тельца;  
5 – амниотическая эктодерма; 6 – остатки аллантаоидной ножки

В основном веществе содержится большое количество обладающей гидрофильными свойствами гиалуроновой кислоты. В результате из-за аккумуляции большого количества воды студенистая масса пупочного канатика имеет выраженные упругие свойства, что препятствует ее сжатию. Ход сосудов пуповины извилистый, поэтому пупочный канатик как бы скручен по длине.

Длина пуповины и ее толщина изменяются в соответствии с возрастом внутриутробного плода. Длина пупочного канатика доношенного плода составляет 40–50 см, а диаметр около 1,5 см.

## РЕКОМЕНДАЦИИ К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАДАНИЯМ

При выполнении практического задания предполагается рассмотреть и зарисовать ряд микропрепаратов. Рассматривать данные препараты рекомендуется на малом увеличении микроскопа (объектив x 10), либо воспользоваться бинокулярной лупой (объектив x 4).

Препарат *Сагиттальный срез зародыша крысы*. Окраска – гематоксилин–эозин. Препарат представляет собой сагиттальный срез заро-

дыша крысы (*Rattus norvegicus f. domesticus*). Для млекопитающих характерны все виды провизорных органов, обнаруженные у группы высших позвоночных (*Anamnia*): амнион, желточный мешок, аллантоис и хорион, формирующиеся между первой и второй фазами гастрюляции.

Препарат **Амнион человека** (*тотальный препарат*). Окраска – гематоксилин–эозин. Амниотическая оболочка у зародыша человека образуется в результате расхождения клеток эпибласта. При большом увеличении микроскопа заметны многочисленные клетки с крупными темно-окрашенными ядрами, мембраны которых плотно прилегают друг к другу.

Препарат **Ворсинка хориона** (*тотальный препарат*). Окраска – кармин. Препарат изготовлен из последа человека, отошедшего при родах. К этому времени клетки цитотрофобласта почти полностью редуцируются, а хорошо заметные ядра становятся частью синцитиотрофобласту. При малом увеличении микроскопа хорошо различимы третичные ворсины хориона (плодные капилляры). Их в свою очередь можно подразделить на две группы: *якорные*, или ствольные, и *конечные*. Первые из них, как правило, более толстые, прикреплены к базальной децидуальной оболочке. Вторые – более тонкие, они отходят от ствольных и свободно лежат в межворсинчатом пространстве, омываясь кровью материнского организма.

Препарат **Плацента**. Окраска – гематоксилин–эозин. На препарате плаценты человека различают две поверхности – плодную и материнскую. Первая является ворсинчатым хорионом и обращена к плоду, а вторая – стенкой матки. В случае гемохориальной плаценты человека слой синцитио-трофобласта вырабатывает протеолитические ферменты, которые разрушают стенки кровеносных сосудов, пронизывающих эндометрий матки. В результате ворсинки хориона непосредственно контактируют с кровью материнского организма.

Препарат **Пуповина свиньи**. Окраска – гематоксилин–эозин. Препарат представляет собой поперечный срез пупочного канатика зародыша свиньи (*Sus scrofa f. domesticus*). Описание представлено выше (стр. 17).

#### Контрольные вопросы

1. *Оплодотворение и дробление у плацентарных млекопитающих.*
2. *Компактизация и строение бластулы плацентарных млекопитающих.*
3. *Импантация и ее механизмы.*
4. *Гастрюляция у плацентарных млекопитающих.*
5. *Образование амниона, желточного мешка и аллантоиса.*
6. *Типы плацент.*
7. *Строение пуповины.*

## ЛИТЕРАТУРА

### *Основная*

- Белоусов, Л. В.* Основы общей эмбриологии / Л. В. Белоусов. М. : МГУ, 1993.  
*Голиченков, В. А.* Эмбриология / В. А. Голиченков, Е. А. Иванов, Е. Н. Никерясова. М. : Academa, 2004.  
*Голиченков, В. А.* Практикум по эмбриологии / В. А. Голиченков, М. Л. Семенова. М. : Academa, 2004.  
*Токин, Б. П.* Общая эмбриология / Б. П. Токин. М. : Высш. шк., 1987.

### *Дополнительная*

- Алмазов, И. В.* Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, Л. С. Сутулов. М. : Медицина, 1978.  
*Волкова, О. В.* Гистология, цитология и эмбриология: Атлас / О. В. Волкова, Ю. К. Елецкий. М. : Медицина, 1996.  
*Гилберт, С.* Биология развития / С. Гилберт. М. : Мир, 1993. Т. 1–3.  
*Дондуа, А. К.* Биология развития. / А. К. Дондуа. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. Т. 1, 2.  
*Карлсон, Б.* Основы эмбриологии по Пэттену / Б. Карлсон. М. : Мир, 1983. Т. 1, 2.  
*Кноррэ, Б.* Краткий очерк эмбриологии человека / Б. Кноррэ. М. : Медицина, 1967.  
*Маслова, Г. Т.* Краткий атлас по биологии индивидуального развития : учеб. пособие / Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров. Минск : БГУ, 2008.  
*Фаллер, Дж.* Молекулярная биология клетки / Дж. Фаллер., Д. Шилдс. М. : БИНОМ-Пресс, 2003.  
*Ярыгин, В. Н.* Биология. / В. Н. Ярыгин. М. : Высш. шк., 1997. Кн. 1, 2.

## СОДЕРЖАНИЕ

Оплодотворение и дробление.....	3
Имплантация.....	6
Гастрюляция.....	8
Внезародышевые органы.....	12
Плацента.....	13
Пуповина.....	16
Рекомендации к практическим занятиям.....	17
Контрольные вопросы.....	18
Литература.....	19

Учебное издание

**РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ  
ПОЗВОНОЧНЫХ:  
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ**

**Методические указания  
по курсу «Биология индивидуального развития»  
для студентов биологического факультета  
специальности 1 – 31 01 01 «Биология»**

**А в т о р ы - с о с т а в и т е л и**  
**Маслова** Галина Трофимовна  
**Сидоров** Александр Викторович

В авторской редакции

Ответственный за выпуск  
*А. В. Сидоров*

---

Подписано в печать 20.05.2009. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.  
Усл. печ. л. 1,16. Уч.-изд. л. 1,12. Тираж 50 экз. Зак.

Белорусский государственный университет.  
ЛИ №02330/0494425 от 08.04.2009.  
220030, Минск, проспект Независимости, 4.

Отпечатано с оригинала-макета заказчика  
на копировально-множительной технике  
биологического факультета  
Белорусского государственного университета.  
220064, Минск, ул. Курчатова, 10.