**Основы эмбриологии.**

**Эмбриология** – наука о развитии зародыша.

Геккель – биогенетический закон – развитие зародыша есть сжатое, сокращённое повторение исторического развития всей группы форм животных, возникших от одного общего корня; онтогенез повторяет в краткой форме филогенез.

**Киематогенез** (киемагенез) – комплекс морфогенетических процессов пренатального онтогенеза. Включает 3 периода:

1. Прогенез (гаметогенез) – в организме родителей.
2. Эмбриогенез – развитие зародыша – у человека длится 8-9 недель.
3. Фетогенез – развитие плода.

**Прогенез.**

*Основная задача*: дифференцировка зрелых половых клеток (сперматозоидов и яйцеклеток) – гаплоидные клетки.

*Исходные клетки*: гонобласты (стволовые клетки гаметогенеза - СКГ).

*Свойства гонобласт*:

1. Полипотентность (неограниченная возможность дифференцировки)
2. Не имеют половых различий
3. Диплоидные
4. Формируются вне половых органов (где именно – пока неизвестно)
5. Способны к миграции, мигрируют в яичники и семенники.

В половых железах стволовые клетки дифференцируются в полустволовые (овогонии и сперматогонии). Это дифференцирование сопряжено с мейозом (2 последующих митоза, но с редуцированной интерфазой за счёт потери S-периода).

**Сперматогенез.**

Образуется *сперматогенный дифферон*. **Дифферон** – ряд от общей клетки до специализированной. Длится в течение 75 суток. Проходит в четыре стадии, на каждой дифференцируется новый класс:

1. Стадия размножения (сперматогонии делятся митозом)
2. Стадия роста (образование сперматоцита I и II порядков - мейоз)
3. Стадия созревания (образование сперматиды – гаплоидной клетки)
4. Стадия формирования (образование сперматозоидов).

**Овогенез.**

Образуется *дифферон яйцеклеток*. Выделяют 3 стадии, на каждой – новый класс:

1. Стадия размножения (овогонии делятся митозом)
2. Стадия роста (образование овоцита I и II порядков - мейоз)
3. Стадия созревания (образование яйцеклетки).

Половые клетки – *гаметы (гаметоциты)* – мужские и женские.

**Сперматозоиды** – подвижные высокодифференцированные клетки с гаплоидным набором хромосом. Длина у человека – 60 мкм. *Структурные части*:

1. Головка
   1. ядро с гаплоидным набором хромосом
   2. над ядром – акросома (видоизменённый комплекс Гольджи)
   3. на цитолемме головки – рецептор узнавания (фетильности, белок антифертилизин).
2. Шейка
   1. два базальных тельца
   2. начальная часть аксонемы
   3. элементы ЭПС
3. Жгутик
   1. тело жгутика – утолщённая часть жгутика (продолжение аксонемы, вокруг которой в виде спирали закручены митохондрии)
   2. хвостовая утончённая часть жгутика (конечный отдел аксонемы, вокруг которой закручены микрофиламенты, содержащие сократительные волокна – бичеобразное движение).

Всё покрыто цитолеммой. В цитолемме сперматозоида хорошо развит гликокаликс – структура иммунной защиты сперматозоида от лимфоцитов, как женщины, так и самого мужчины.

**Структурно-функциональные особенности сперматозоида:**

1. Гаплоидность (22 аутосомы + Х или У)
   1. гиносперматозоиды – содержат Х-хромосому
   2. андросперматозоиды – содержат У-хромосому
2. Высочайшая дифференцированность.
3. Крайне хорошо развит опорно-двигательный аппарат – скорость до 50 мкм/сек.
4. Хорошо развит энергетический аппарат (митохондрии используют короткие пути синтеза АТФ из фруктозы).
5. Есть специализированный рецепторный и синтетический аппарат.
6. Крайне хорошо развит фактор иммунной защиты – гликокаликс.
7. Не способен к делению.
8. Способен к анабиозу – длительному выживанию при низких температурах.

**Функции сперматозоида:**

1. Оплодотворение яйцеклетки
2. Двигательная функция
3. Способность выделять биологически активные вещества
4. При массовой гибели – выделяют фактор имплантации
5. Выделяют андрогамоны – обеспечение хемотаксиса
6. Функция пенетрации – прокалывание цитолеммы яйцеклетки
7. Внесение в яйцеклетку гаплоидного набора хромосом
8. Проникающий сперматозоид формирует ось полярности яйцеклетки и зиготы
9. Запускает программу генетической детерминации, в т.ч. и пола.

**Яйцеклетка** – огромная (120-130 мкм) неподвижная, высокодифференцированная клетка с гаплоидным набором хромосом.

**Структурно-функциональные особенности яйцеклетки**:

1. Гаплоидный набор хромосом (22 аутосомы + Х)
2. Цитоплазма содержит:
   1. желтковые гранулы (белок вителлин, синтезирующийся в печени)
   2. очень много рибосом (до 1012)
   3. очень много обычных митохондрий (до 400 000)
   4. в подмембранном слое – кортикальные гранулы (к. Гольджи) – способны к экзоцитозу – выбросу своего содержимого (ферментов и углеводов). Это содержимое окутывает яйцеклетку снаружи.
   5. развит к. Гольджи
   6. много лизосом
   7. хорошо развита ЭПС
3. В цитолемме есть выросты типа микроворсинок, на концах которых – белок узнавания фертилизин.

**Вспомогательные оболочки яйцеклетки:**

1. Блестящая (гликокаликс – иммунная защита)
2. Фолликулярная (специальные клетки – фолликулоциты, которыми яйцеклетка «одевается» в яичнике)
   1. Трофика
   2. Защита
   3. Продукция женских половых гормонов – эстрогенов
   4. Секреторная – синтез блестящей оболочки
3. Оболочка оплодотворения (между блестящей и цитолеммой).

**Классификация яйцеклеток:**

1. По количеству желтка:
   1. алецитальные
   2. олиголецитальные
      1. первичные (ланцетник)
      2. вторичные (млекопитающие)
   3. полилецитальные
2. По распределению желтка:
   1. изолецитальные
   2. телолецитальные
      1. мезолецитальные (умеренно телолецитальные) - амфибии
      2. резко телолецитальные - птицы
   3. центролецитальные

**Эмбриогенез** – стадийный процесс:

* + - 1. Оплодотворение (образование зиготы)
      2. Дробление (образование однослойного многоклеточного организма – бластулы, у человека - бластоцисты)
      3. Гаструляция – образование многослойного зародыша (экто-, энто-, мезодерма + зародышевая ткань мезенхима)
      4. Гистогенез (образование тканей), органогенез (образование органов).

**Морфогенетические механизмы эмбриогенеза:**

1. Детерминация – генетическое переопределение пути развития
2. Дифференцировка – специализация в G1-периоде
3. Эмбриональная индукция – влияние одного эмбрионального зачатка на развитие другого
4. Пролиферация – дробление, митоз
5. Клеточные перемещения
   1. свободное перемещение
   2. перемещение внутри пластов – деляминация (распластывание)
6. Агрегация – объединение клеток
7. Апоптоз.

**Оплодотворение** – слияние мужской и женской половых клеток, в результате чего восстанавливается диплоидный набор хромосом, резко возрастает метаболизм, и возникает качественно новая клетка – зигота. Оплодотворение внутреннее, состоит из 3-х фаз:

1. Дистантное взаимодействие (на основе хемотаксиса)
2. Контактное взаимодействие
3. Собственно оплодотворение

**Основные события собственно оплодотворения**:

1. проникновение головки сперматозоида вместе с ядром – пронуклеосом
2. формирование полярности и кранио-каудальной оси – оотипическая детерминация
3. редупликация ДНК пронуклеусов
4. синклиома – слияние пронуклеусов в метафазе II деления, формирование кариолеммы.
5. кортикальная реакция – образование оболочки оплодотворения
6. разблокирование гена пролиферации
7. формирование зиготы

**Дробление** – последовательное митотическое деление зиготы на клетки бластомеры, без последующего роста их до размеров материнской. Дробление зависит от количества желточных гранул. У человека длится 5 суток в маточных трубах.

**Особенности бластомеров:**

1. не расходятся
2. не растут
3. не дифференцируются
4. не функционируют
5. не умирают

**Типы дробления:**

1. полное/неполное (дискоидальное/поверхностное – меробластическое)
2. равномерное/неравномерное
3. синхронное/асинхронное

Первично олиголецитальные – полное, равномерное – целобластула - ланцетник

Умеренно полилецитальные - полное, неравн, асинхронное – амфибластула

Сильно полилецитальные – неполное – дискобластула или перибластула

Вторично олиголецитальные – полное, неравн, асинхронное – дискобластула - птицы

**Дробление у человека** характеризуется 3 характеристиками: полное, неравномерное, асинхронное

**Бластомерный уровень детерминации** – образование двух видов бластомеров:

1. тёмные – будущее тело зародыша
2. светлые – будущий вспомогательный аппарат

Образуется **бластоциста** с оболочкой из трофобластов.

трофобласты

внезародышевая мезенхима

эктодерма, эмбриобласт

Бластодерма (крыша – анимальный, дно – вегетат.), бластоцель, краевая зона.

**Гаструляция** – сложный процесс химических и морфогенетических изменений, сопровождающийся размножением, ростом, направленным перемещением и дифференцировкой клеток, результате чего образуются зародышевые листки (эктодерма, мезодерма и энтодерма) и зародышевая ткань мезенхима.

**Гаструляция протекает в 2 фазы:**

1. *Ранняя* – образование двух зародышевых листков. Способы:
   1. инвагинация
   2. эпиболия
   3. миграция
   4. деляминация – у человека (расслоение).
2. *Поздняя* – образование третьего зародышевого листка путём миграции, выселения клеток из активных зон:

эктодерма

активные зоны

энтодерма

**Основные события:**

1. Образование мезодермы
2. Дифференцировка мезодермы
3. Образование зародышевой мезенхимы
4. Формирование осевой организации зародыша.

**Зачатковый уровень детерминации.**

**Морфогенетические события**:

1. миграция клеток из активных зон
2. формирование двух первичных мезодермальных мешков, справа и слева.
3. формирование хорды
4. формирование нервной трубки – нейруляция над хордой из эктодермы
5. образование кишечной трубки из энтодермы
6. дифференцировка мезодермы
7. образование зародышевой мезенхимы.

**Осевой комплекс**: нервная трубка + хорда + кишечная трубка.

Затем дорсальная мезодерма зарастает, а вентральная – не зарастает, образуя полость – **целом.** Он ограничен 2 листками:

1. париетальный (у эктодермы)
2. висцеральный (у энтодермы)

**Сегментация дорсальной мезодермы:**

Каждый сомит имеет сегментную ножку, которой соединяется с целомом. Каждый **сомит** делится на 3 части:

1. дерматом – верхняя, у эктодермы
2. склеротом – часть, прилежащая к хорде
3. миотом – средняя часть

Висцеральная мезодерма – **спланхнотом.**

**Заканчивается зачатковый уровень детерминации. Начинается гистогенез.**

**Эмбриональный гистогенез** – образование тканей при эмбриогенезе. Формирование тканевого уровня организации материи – эволюционно обусловленный процесс.

**Ткань** – исторически сложившаяся жизнеспособная интеграция клеточных и неклеточных элементов, которые объединяются в целостном организме общностью происхождения, строения и функции. Существует 4 типа ткани:

1. эпителиальная
2. ткани внутренней среды
3. мышечная
4. нервная

**Дифференцировка зародышевых листков:**

1. **Дифференцировка эктодермы**
   1. *Нервная трубка*
      1. Нейроциты и нейроглия головного и спинного мозга
      2. Нейроциты и нейроглия сетчатки глаза
   2. *Ганглиозная пластинка*
      1. Нейроциты ганглиев
      2. Нейроглия ганглиев
      3. Хромаффинная ткань
   3. *Плакоды*
      1. Нейроциты и нейроглия ганглиев головы
      2. Нейроциты и нейроглия органов слуха и равновесия
   4. *Кожная эктодерма*
      1. Эпидермис и его производные
      2. Эпителий преддверия ротовой полости и его производные
      3. Эпителий анального отдела прямой кишки
      4. Эмаль и кутикула зуба
      5. Вторичная выстилка влагалища
   5. *Внезародышевая эктодерма*
      1. Эпителий амниона
      2. Эпителий пупочного канатика
   6. *Прехордальная пластинка*
      1. Эпителий ротовой полости и пищевода
      2. Эпителий трахеи, бронхов и лёгких
2. **Дифференцировка энтодермы**:
   1. *Кишечная*
      1. Эпителий желудка
      2. Эпителий кишечника
      3. Эпителий желёз желудка
      4. Эпителий желёз кишечника
      5. Эпителий печени
      6. Эпителий поджелудочной железы.
   2. *Желточная*
      1. Эпителий желточного мешка
3. **Дифференцировка мезодермы**
   1. *Сомит*
      1. Дерматом
         1. Соединительно-тканная основа
      2. Склеротом
         1. Хрящевая ткань
         2. Костная ткань
      3. Миотом
         1. Поперечно-полостатая скелктная мышечная ткань
   2. *Нефротом*
      1. Эпителий почек
      2. Эпителий семявыносящих путей
   3. *Парамезонефральный канал*
      1. Эпителий яйцевода
      2. Эпителий матки
      3. Первичная эпителиальная выстилка влагалища
   4. *Спланхнотом*
      1. Мезотелий
      2. Корковое вещество надпочечников
      3. Мышечная ткань сердца
   5. *Мезенхима спланхнотома*
      1. Клетки крови
      2. Соединительная ткань
      3. Сосуды
      4. Гладкая мышечная ткань
      5. Микроглия
   6. *Внезародышевая мезодерма*
      1. Соединительная ткань хориона
      2. Соединительная ткань амниона
      3. Соединительная ткань желточного мешка
      4. Экзоцеломический эпителий

Параллельно идёт **органогенез**. Органы бывают:

1. *основные*, постоянные
2. *провизорные*, временные:
   1. *желточный мешок* (энтодерма + мезодерма). Функции:
      1. трофическая
      2. кроветворная
      3. сосудообразовательная
      4. дифференцировка гонобластов
   2. *аллантоис.* Функции:
      1. выделительная
      2. организатор роста пупочных сосудов
   3. *амнион* (водная оболочка, стенка из эктодермы + мезодермы). Функции:
      1. создание водной среды
      2. амортизация
      3. накопление, резорбция продуктов выделения плода
      4. барьерная
      5. стимулятор родовой деятельности
   4. *хорион* (из трофобласта). Функции:
      1. трофическая
      2. обеспечивает имплантацию
      3. из него развивается плацента
   5. *плацента* (детское место). Функции:
      1. трофическая
      2. обменная
      3. иммунной защиты
      4. барьерная
      5. эндокринная

**Имплантация** – внедрение зародыша в стенку матки по интерстициальному типу на 7 сутки после оплодотворения. Продолжается 40 часов. Протекает в 2 стадии: *адгезия (прилипание) и инвазия (проникновение)*. При адгезии трофобласт дифференцируется на цитотрофобласт и симпластотрофобласт, который при инвазии разрушает слизистую оболочку матки, внедряется в неё, формирует гемотрофный тип питания.

Имплантация – критический период развития зародыша.

**В плаценте (гемохориальная) различают 2 части:**

1) зародышевая (плодная) часть = трофобластический эпителий + внезародышевая соединительная ткань. Хориальная пластинка и хориальные ворсины.

2) материнская (маточная) часть = основная отпадающая оболочка. Базальная пластинка + соединительные септы.

**Пупочный канатик** = мезенхима + аллантоис. 2 пупочные артерии и 1 пупочная вена. Много гиалуроновой кислоты (тургор и защита).