

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Северо-Осетинская государственная медицинская академия» Министерства здравоохранения Российской Федерации

Кафедра биологии и гистологии

СТАДИИ ЭМБРИОГЕНЕЗА.

ОРГАНОГЕНЕЗ.

**МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ СТУДЕНТОВ
ЛЕЧЕБНОГО, ПЕДИАТРИЧЕСКОГО, МЕДИКО-
ПРОФИЛАКТИЧЕСКОГО И СТОМАТОЛОГИЧЕСКОГО
ФАКУЛЬТЕТОВ**



ВЛАДИКАВКАЗ 2019 год

СОСТАВИТЕЛИ :

- доцент Л.А.Акоева
- доцент Л.С. Таболова
- старший преподаватель Л.А. Гиреева

Методическое пособие предназначено для подготовки к практическим занятиям и самостоятельной работы студентов лечебного, и педиатрического, медико-профилактического факультетов. Структура и содержание пособия соответствуют типовой и рабочей программам по гистологии, цитологии и эмбриологии, полностью отражают объем требований при изучении дисциплины.

Рецензенты:

Заведующая кафедрой акушерства и гинекологии № 1, профессор
Л.В.ЦАЛЛАГОВА

Доцент кафедры нормальной физиологии. к.м.н. Н.ВА.БОЦИЕВА

Содержание

Предисловие	4
Периоды и этапы эмбриогенеза	5-8
Половые клетки. Сперматогенез и овогенез	9-21
Оплодотворение	21-23
Дробление и бластуляция	24-27
Гастрюляция. 2 и 3 неделя развития	28-35.
Образование первичных сегментов. 4 неделя развития	36-41
Органогенез	42
а. Развитие лица	43-49
б. Пищеварительная система	50-77
в. Дыхательная система	78-82
г. Мочеполовая система	83-95
д. Развитие скелета и мышц	96-111
е. Сердечно – сосудистая система	112-121
ж. Нервная система	122-131
з. Органы чувств	132-145
и. Кожа	146-148
Признаки доношенности плода	149-150
Критические периоды онтогенеза	151-155
Вопросы для самоконтроля	156
Тестовые задания и ситуационные задачи	156-160
Литература	161

Предисловие

Процесс эмбрионального развития человека является результатом длительной эволюции и в определенной степени отражает черты развития других представителей животного мира. До сих пор стадии развития человека являются во многом мало изученными.

Представление о гистоструктуре в динамике дает ключ к пониманию не только особенностей физиологии детского организма в разные возрастные периоды (особенно в период новорожденности), но и многих процессов патологии. Высокая смертность в раннем детском возрасте, частота заболеваний детей нередко связаны с отклонениями от нормального хода развития. Нарушения нормального эмбриогенеза приводят к появлению аномалий, пороков и уродств.

Знание условий и эмбрионального развития позволяет врачам решать такие практически важные проблемы, как искусственное оплодотворение женщин при бесплодных браках, цитодиагностика патологии беременности и других факторов оплодотворения.

Данное пособие предназначено для оказания помощи студентам лечебного, педиатрического, медико-профилактического факультетов в самостоятельной подготовке во внеаудиторное время и в работе на практических занятиях, содержит набор материалов для самоконтроля полученных знаний.

Каждая особь в отдельности, каждый живой организм во время своей индивидуальной жизни претерпевает определенные процессы развития. Все живое, все что развивалось и развивается – живая материя, клетки, организмы, целые виды животных, а также и весь живой человеческий мир как единое целое непрерывно развивается. Развитие является одним из основных признаков жизни.

Каждый индивидуум претерпевает процесс развития, начинающийся возникновением, закладкой новой особи, и заканчивающийся его смертью. Это развитие, ограниченное во времени длительностью жизни отдельной особи, называется онтогенезом, или индивидуальным развитием.

Онтогенетическое, индивидуальное развитие человека включает в себя процессы развития, начиная с оплодотворения яйцевой клетки и кончая смертью индивидуума. Поэтому онтогенез делится на два периода:

1. эмбриональный — от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек;
2. постэмбриональный — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

Эмбриология – наука о развитии зародыша.

Медицинская эмбриология изучает закономерности развития зародыша человека, причины возникновения уродств и других отклонений от нормы, возможные пути и методы влияния на эмбриогенез.



В ходе эмбриогенеза выделяют **три периода:**

1. Предзародышевый (прогенез)
2. Зародышевый (собственно эмбриогенез)
3. Ранний послезародышевый (постнатальный)

пять этапов:

1. Оплодотворение
2. Дробление
3. Гастрюляция
4. Обособление внезародышевых органов
5. Гистогенез и органогенез

В процессе эмбрионального развития человека сохраняются общие закономерности развития и стадии, характерные для позвоночных животных. Вместе с тем появляются особенности, отличающие развитие человека от развития других представителей позвоночных; знание этих

особенностей необходимо врачу. Процесс внутриутробного развития зародыша человека продолжается в среднем 280 суток (10 лунных месяцев).



Собственно онтогенезу предшествуют процессы развития, происходящие в родительских организмах и ведущие к образованию двух отличающихся видов клеток – *сперматозоида*, мужской половой клетки, и *яйцеклетки*, женской половой клетки. Развитие этих клеток происходит в половых железах. При слиянии обеих половых клеток в процессе оплодотворения возникает импульс к началу онтогенеза.

Прогенез – процессы предшествующие собственно онтогенезу.

К данному периоду развития относится как развитие собственно половых клеток (гаметогенез) так и процесс их взаимного слияния (оплодотворения), при котором возникает оплодотворенное яйцо (зигота) как основа будущей особи.

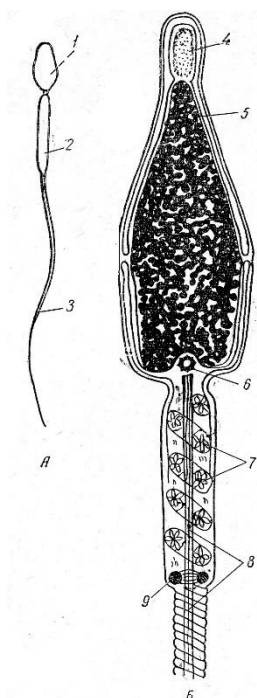
Гаметогенез – процесс развития и формирования половых клеток гамет.

Зрелые половые клетки, в отличие от соматических содержат одиночный (*гаплоидный*) набор хромосом. Все хромосомы гаметы, за исключением одной половой, называются *аутосомами*. В мужских половых клетках у млекопитающих содержатся *половые хромосомы* либо X, либо Y, в женских половых клетках – только хромосома X. Дифференцированные гаметы обладают невысоким уровнем метаболизма и неспособны к размножению.

Половые клетки.

Сперматозоид. Сперматогенез.

Сперматозоид – мужская половая клетка. Сперматозоиды образуются в течение всего активного полового периода в больших количествах. Продолжительность развития зрелых сперматозоидов из родоначальных клеток — сперматогоний — составляет около 72 дней. Сформированный сперматозоид имеет размер около 70 мкм и состоит из *головки, шейки и хвоста*.

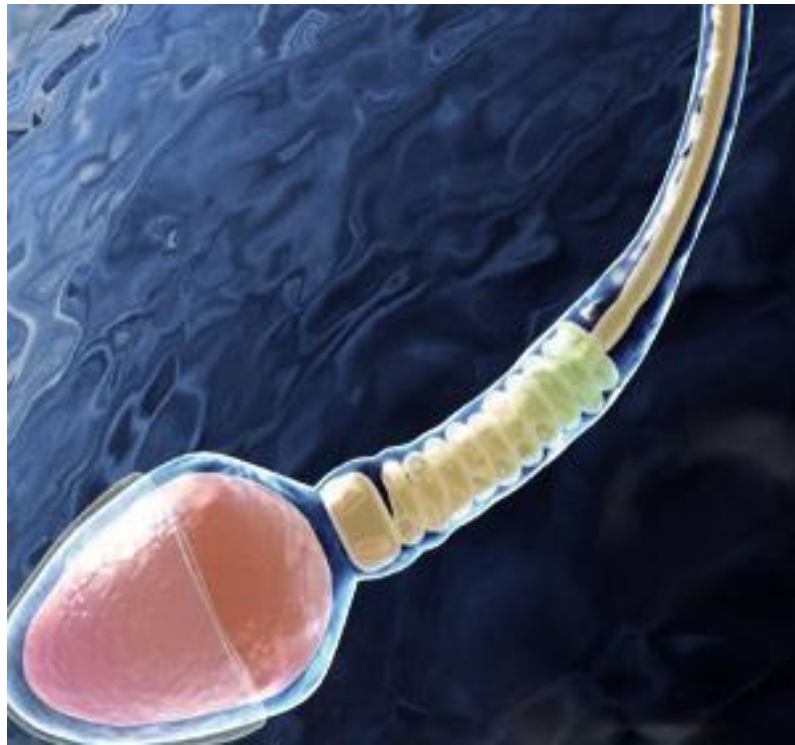


1 – головка, 2 – шейка, 3 – хвост,
4 – акросома, 5 – ядро, 6 – проксимальная
центриоль, 7 – митохондрии, 8 – осевая
нить, 9 – дистальная центриоль

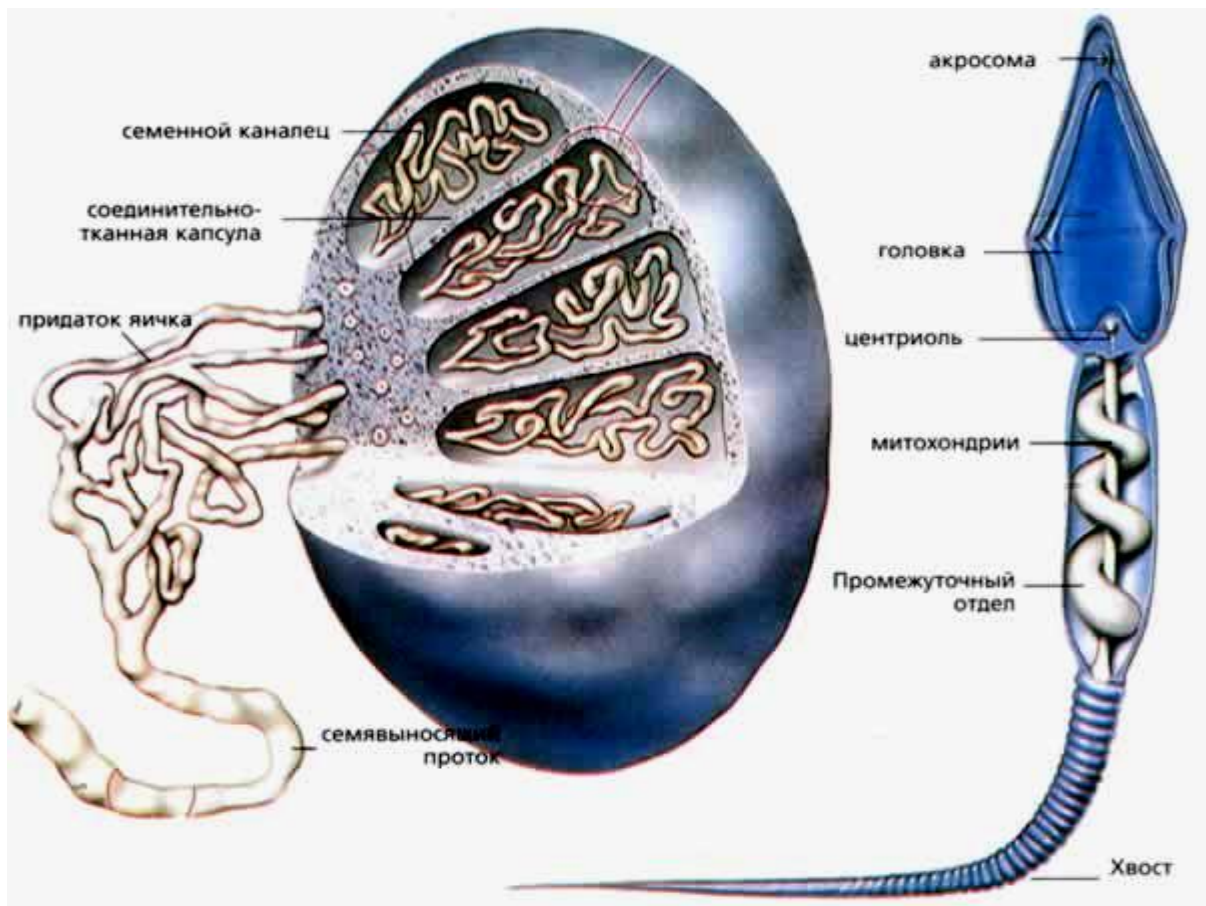
Головка включает небольшое плотное ядро, окруженное тонким слоем цитоплазмы. Ядра сперматозоидов характеризуются высоким содержанием нуклеопротаминов и нуклеогистонов. Передняя половина ядра покрыта плоским мешочком, составляющим «чехлик» сперматозоида. В нем у переднего полюса располагается акросома. Чехлик и акросома являются производными комплекса Гольджи. Акросома содержит набор ферментов, среди которых важное место принадлежит гиалуронидазе и протеазам, способным растворять оболочки покрывающие яйцеклетку.

Шейка сперматозоида представляет собой короткую, более узкую часть, образованную мягким, гомогенным плазматическим веществом. Мягкое вещество шейки обуславливает сравнительную подвижность головки по отношению к хвосту и ее наклон под определенным, почти прямым углом. В шейке сперматозоида у заднего полюса ядра расположена проксимальная центриоль, а вслед за ней – дистальная, от которой начинается осевая нить, проходящая в хвостовой отдел сперматозоида. Вторая половина дистальной центриоли имеющей вид кольца, располагается каудальнее.

Хвостовой отдел сперматозоида состоит из начального отдела, главного и концевого. В начальном отделе вокруг осевой нити по спирали располагаются митохондрии. Здесь выявляется высокая активность окислительных ферментов, фруктоза, фосфолипиды, большое количество АТФ. Именно митохондрии обеспечивают энергией двигательную активность сперматозоидов, нарушение которой нередко связано с поражением процесса энергообразования в митохондриях. Главный отдел хвоста состоит из осевой нити, покрытой тонким слоем цитоплазмы, которая в конечном отделе полностью исчезает. Благодаря движениям хвоста сперматозоиды самостоятельно передвигаются.



У человека объем эякулята в норме составляет около 3 мл; в нем содержится в среднем 350 млн. сперматозоидов. Для обеспечения оплодотворения общее количество сперматозоидов в сперме должно быть не менее 150 млн., а концентрация их в 1 мл — не менее 60 млн. В половых путях женщины после копуляции их число уменьшается по направлению от влагалища к дистальному концу маточной трубы. Благодаря высокой подвижности сперматозоиды при оптимальных условиях могут через 30 мин — 1ч достигать полости матки, а через 1½—2 ч находиться в дистальной (ампулярной) части маточной трубы, где происходят встреча с яйцеклеткой и оплодотворение. Спермии сохраняют оплодотворяющую способность до 2 сут.



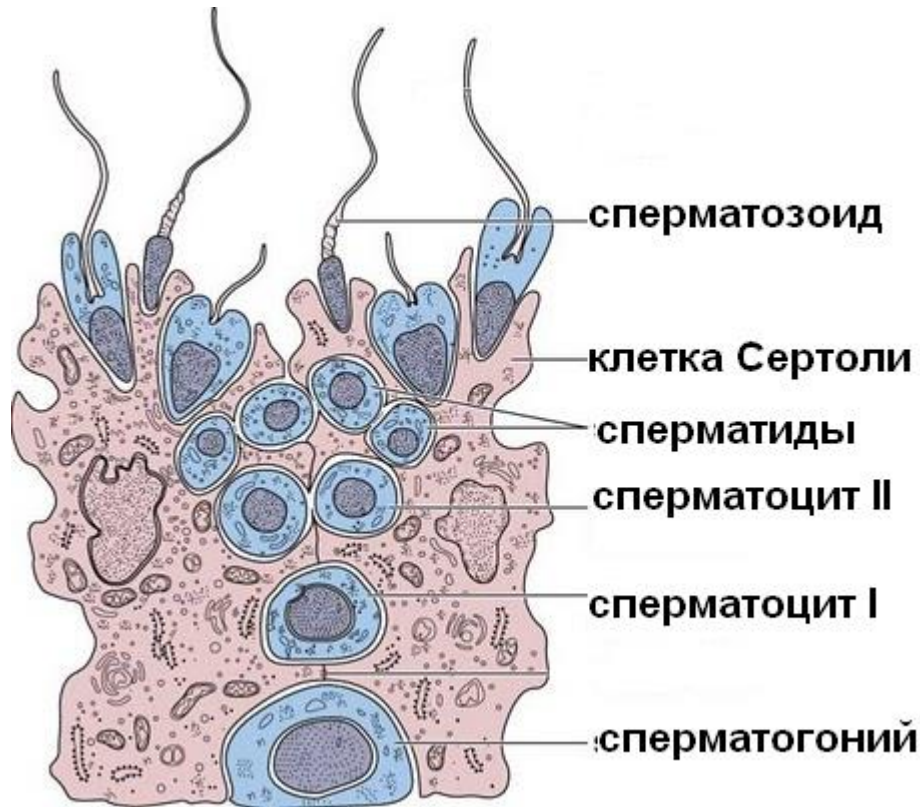
Сперматогенез – это развитие и формирование мужских половых клеток. Сперматогенез протекает в извитых канальцах семенников, и его средняя продолжительность от 68 до 75 суток. Развитие сперматозоидов происходит в извитых канальцах яичек.

Паренхима яичек состоит из долек, разделенных между собой соединительнотканными перегородками. В каждой дольке имеется один или несколько извитых семяобразующих канальцев. Собственно стенку канальцев образуют несколько клеточных слоев. Среди этих клеток различают два вида: собственно половые клетки, которые у взрослого мужчины при полной половой активности встречаются в различных стадиях развития, и поддерживающие их клетки, или клетки Сертоли.

В процессе сперматогенеза различают следующие стадии:

1. размножение
2. рост
3. созревание

4. формирование



Период размножения. Начальной фазой сперматогенеза является размножение *сперматогоний* путем митоза. Сперматогонии представляют собой шаровидные клетки небольших размеров, расположенные по периферии извитых канальцев непосредственно у собственной мембраны между основаниями клеток Сертоли. Они имеют светлую цитоплазму, содержащую многочисленные митохондрии и две центриоли. Их ядро имеет шаровидную форму со сравнительно большим количеством рассеянного порошкообразного хроматина. Уже перед наступлением периода полового созревания сперматогонии заполняют стенки извитых канальцев и путем митотического деления интенсивно в них размножаются. Затем размножившиеся сперматогонии остаются вплоть до наступления периода полового созревания в состоянии относительного покоя.

Период роста. С наступлением периода полового созревания митотическое деление сперматогоний начинает изменяться, причем новые клетки, возникающие при этом делении, кажутся как бы неравноценными.

Одна из вновь возникших клеток по-прежнему похожа на исходный сперматогоний и занимает в стенке канальца его место. Наоборот, вторая дочерняя клетка начинает увеличиваться в размерах, достигая почти что, четырехкратного объема, причем в ее ядре происходят специфические цитологические изменения. Таким образом увеличенная клетка, возникшая из сперматогония, называется сперматоцитом первого порядка. Эти клетки в стенке канальца находятся ближе к просвету и образуют более или менее непрерывный слой, располагающийся над слоем сперматогониев. Период роста длится около недели.

Период созревания.

Сперматоцит первого порядка претерпевает два быстро чередующихся деления (первое и второе деления созревания). После первого деления клетка называется сперматоцитом второго порядка. Второе деление созревания наступает вскоре после первого деления созревания. В результате деления сперматоцита второго порядка возникают две новые клетки, называемые сперматидами, или преспермиями. Эти клетки гораздо меньше сперматоцитов, характеризуются шаровидной формой и содержат шаровидное ядро.

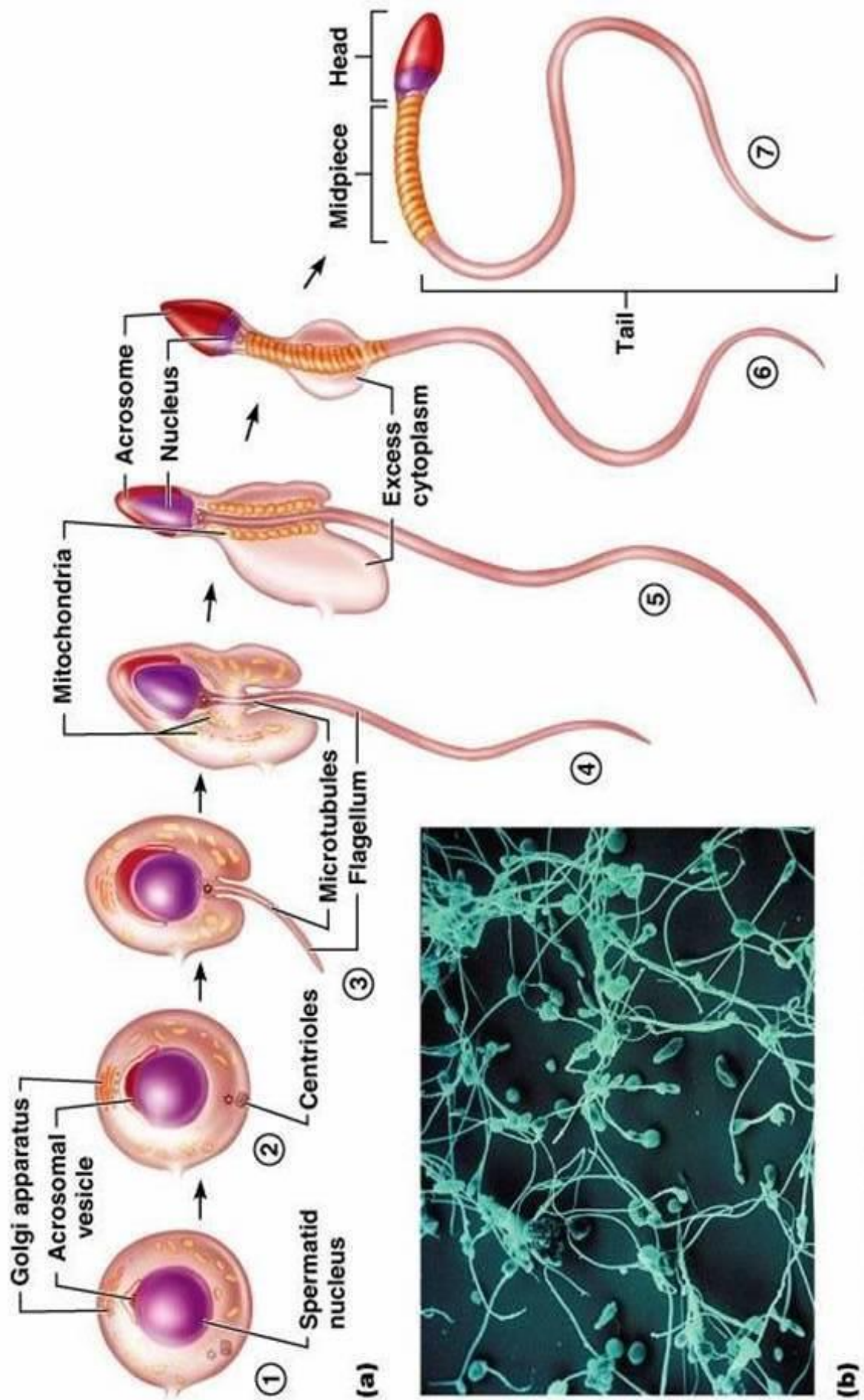
Период формирования.

В стенке извитого канальца сперматиды располагаются на внутренней поверхности, обращенной в просвет канальца. Здесь они претерпевают ряд цитологических изменений, в результате которых из сперматид образуются зрелые мужские половые клетки. Клеточное тело сперматид начинает удлиняться. Ядерный хроматин постепенно сгущается, ядро сдвигается к одному из полюсов клетки. Центриоль также подвергается радикальным изменениям. Одна ее часть располагается вблизи ядра в виде проксимальной центриоли, а вторая перемещается ближе к периферии клетки – это дистальная центриоль. Из проксимальной центриоли начинает вырастать тонкое волокнище, образующее основу будущего хвоста спермия. Дистальная центриоль делится на две части, причем одна ее часть остается

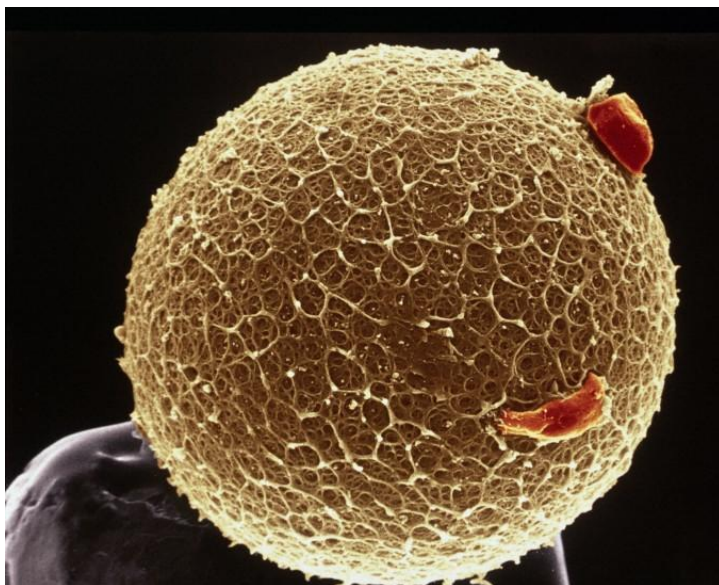
вблизи проксимальной центриоли, а другая несколько отдалается от проксимальной части и превращается в кольцевидное образование, через которое проникает закладка хвоста. Таким образом, обе части дистальной центриоли ограничивают размеры будущей средней части сперматозоида. Комплекс Гольджи мигрирует к верхушке головки сперматозоида и образует чехлик и акросому. Акросома содержит сперматолизины (трипсин, гиалуронидаза). Из митохондрий вокруг обеих центриолей возникает спиралевидное волокно, которое несколько раз обвивается вокруг осевого волокна хвоста в средней области.

Следовательно, из каждой исходной материнской клетки (сперматогония) в процессе сперматогенеза возникают четыре зрелые мужские половые клетки – сперматозоиды.

Из извитых канальцев семенной железы, благодаря своему самостоятельному движению, передвигаются в прямые семенные каналы, переходящие в средостение яичка. В этих канальцах их активная подвижность прекращается. В результате пассивного транспорта они далее попадают в придаток яичка, в котором задерживаются и смешиваются с возникшим здесь секретом. Далее они переходят в семявыносящий проток и к семенным пузырькам. Секрет этой железы присоединяется к жидкой среде, содержащей спермию. В мочеиспускательном канале к семени присоединяется секрет простаты, возвращает спермиям их способность к активному движению.

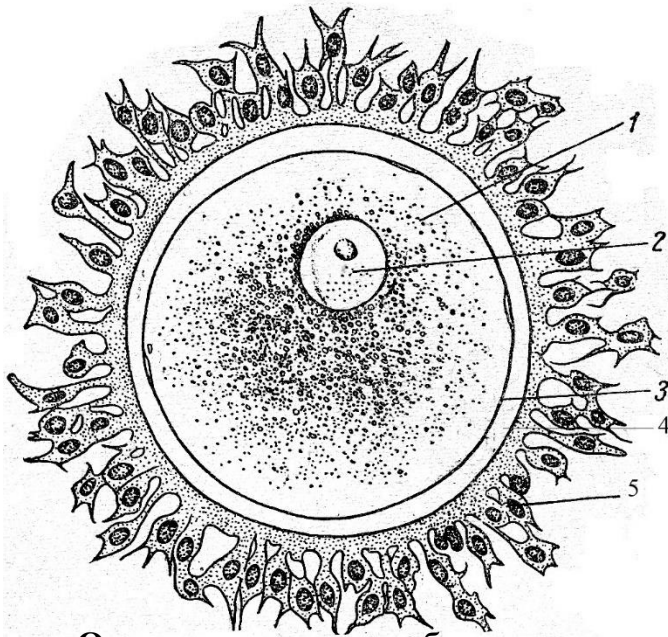


Яйцеклетка. Овогенез.



Яйцеклетка – женская половая клетка, относится к наиболее крупным клеткам человеческого организма (их размер составляет около 130–160 мкм.). Яйцевая клетка имеет правильную шаровидную форму. Большую часть составляет цитоплазма, которая называется ооплазмой. Ооплазма представляет собой мягкое, прозрачное, зернистое вещество. Ядро – шаровидное, располагается эксцентрично, в нем мало хроматина. В цитоплазме яйцеклетки содержатся почти все органеллы. Центриоль отсутствует, поскольку исчезает в процессе развития. Яйцо человека можно отнести ко вторично олиголецитальным и изолецитальным яйцеклеткам (изолецитальные с равномерным распределением желтка; олиголецитальные - маложелтковые).

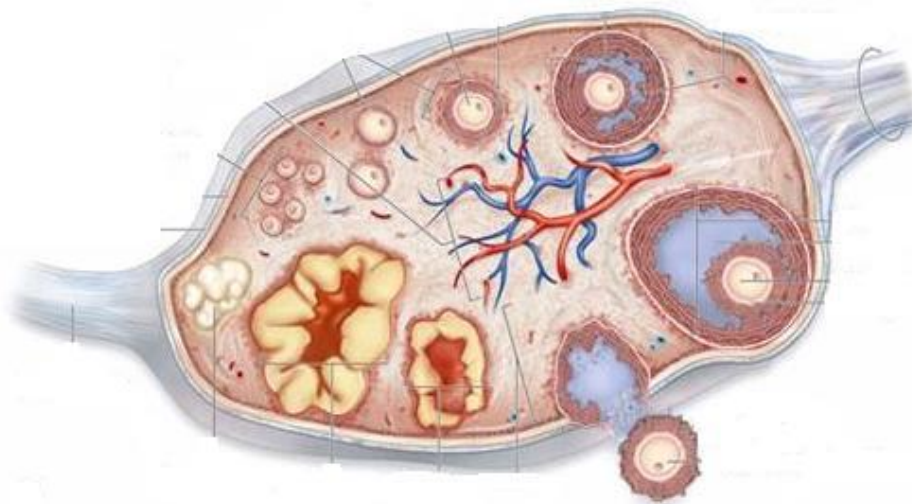
Снаружи яйцеклетка покрыта 3-я оболочками, у человека имеются следующие: оволемма, блестящая оболочка, и оболочка образуемая фолликулярными клетками – «лучистый венец». Блестящая оболочка представляет собой в химическом отношении гликозаминогликаны и протеогликаны, которые являются продуктом жизнедеятельности яйцеклетки и фолликулярных клеток.



*1 – цитоплазма, 2 – ядро, 3 –
оволецелла, 4 – блестящая
оболочка, 5 – лучистый венец*

Овогенез – процесс образования женских половых клеток, яйцеклеток.

Образование и созревание яйцеклеток в яичнике представляет собой периодический процесс, повторяющийся через 28-дневные промежутки времени.



Овогенез представляет собой процесс трех переходящих одна в другую фаз развития:

Период размножения. Этот период представляет собой митотическое деление овогоний – основных клеток в развитии яйцеклеток. Он происходит в еорковом веществе яичника. Размножение овогоний происходит уже во время внутриутробной жизни и заканчивается еще до рождения, так что у

новорожденной девочки в каждом яичнике находится приблизительно 140000 овогоний. Значительная часть этих клеток в последние месяцы внутриутробной жизни проходит и вторую стадию развития – период роста.

Период роста. Овогонии проходят процесс развития, и превращаются в овоциты первого порядка, то есть значительно увеличиваются в объеме. Овоциты первого порядка представляю собой довольно крупные шаровидные клетки. Каждая такая клетка окружена одним слоем низких небольших клеток. Такие образования, состоящие из овоцита и окружающего его слоя фолликулярных клеток, представляют собой первичные, или примордиальные, фолликулы (пузырьки) яичников. В процессе этого развития многие из овоцитов дегенерируют (атрезия фолликулов), так что первоначальное большое количество яйцеклеток, заложенных в яичнике, постепенно уменьшается. Считается, что в период пубертаты в каждом яичнике содержится только 10 000 фолликулов. В основном погибают те фолликулы, которые располагаются в строме яичника более центрально, в связи с чем во взрослом яичнике фолликулы располагаются только в корковом веществе яичника. Начиная с третьего месяца жизни и до полового созревания, примордиальные фолликулы претерпевают радикальные изменения. Из исходных плоских фолликулярных клеток возникают цилиндрические клетки. Между ними и поверхностью овоцита возникает вторичная, блестящая оболочка. Овоцит постепенно увеличивается в объеме, так что целый фолликул значительно увеличивается. Далее среди фолликулярных клеток сначала образуется маленькая полость, которая увеличивается и затем она наполняется жидкостью. В результате растущий фолликул превращается в юный вторичный (граафов) фолликул, в котором уже может созревать яйцеклетка.

Период созревания. С наступлением полового созревания в граафовых фолликулах начинаются два деления созревания. При развитии граафова фолликула из овоцита первого порядка возникают не две полноценные и одинаковые клетки, а два различных по величине и физиологически

неравноценных элемента. Одна из клеток остается крупной – овоцит второго порядка. Вторая является рудиментарной, она остается недоразвитой – первое полярное тельце, а позднее она погибает. Между тем графов фолликул все больше и больше выдается над поверхностью яичника. Под давлением фолликулярной жидкости, наконец, происходит разрыв стенки граафова пузырька: фолликулярная жидкость изливается из него струей, увлекая с собой и яйцеклетку. Этот процесс называется овуляцией. Лишь после овуляции одновременно с оплодотворением яйцеклетки происходит второе деление созревания, при котором овоцит первого порядка снова делится на одну полноценную – зрелую яйцеклетку и на маленькую рудиментарную клетку – второе полярное тельце, которое тоже погибает.

Таким образом, при овогенезе из одной овогонии возникает только одна яйцевая клетка, которая является уже зрелой, способной после оплодотворения к дальнейшему развитию.

Яйцеклетка, освободившись из яичника и будучи захвачена яйцеводом, передвигается далее по его просвету к маточной полости. Однако иногда яйцеклетка при овуляции не выбрасывается из фолликулярной полости, а остается в ней. Здесь может произойти оплодотворение и дальнейшее развитие. В таком случае возникает яичниковая беременность. В другом случае оплодотворенная яйцеклетка может быть не захвачена яйцеводом. В брюшной полости она может привиться в брюшине и развивается в ней. Это внутрибрюшная беременность. Гораздо чаще наблюдаются случаи, когда оплодотворенная яйцеклетка не может передвигаться по яйцеводу и прививается прямо в слизистой оболочке трубы яйцевода. В таком случае речь идет о трубной беременности. Все эти случаи представляют собой опасность для здоровья и жизни женщины и должны быть своевременно устранены хирургическим способом. Лишь в редких случаях наблюдается донашивание плода, развивающегося на таких ненормальных местах.

За весь период половой активности женщины созревает только небольшое количество яйцеклеток (около 400), остальная масса яйцеклеток, первоначально громадная, погибает.

Оплодотворение.



Оплодотворением называется процесс слияния мужской половой клетки с женской, приводящее к образованию зиготы. Оплодотворение происходит в дистальном отделе маточной трубы и *проходит 3 стадии:*

I стадия – дистантное взаимодействие, включает в себя 3 механизма:

- хемотаксис
- реотаксис

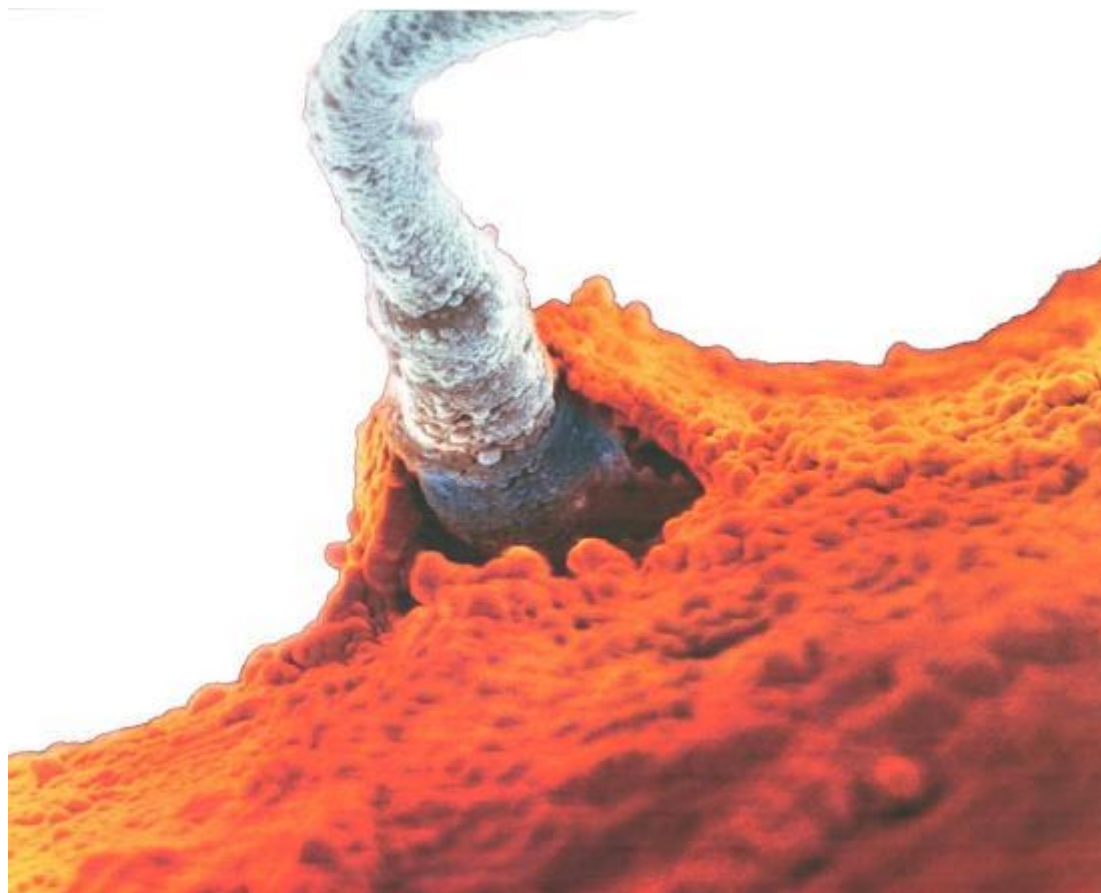
Сперматозоиды в результате хемотаксиса в условиях слабощелочной среды очень быстро перемещаются по направлению к яйцеклетке. Смещение pH в кислую сторону, наоборот, парализует сперматозоиды. Сперматозоиды также обладают реотаксисом – способностью двигаться против тока жидкости, направленного из яйцевода, где происходит оплодотворение, в матку. Продвижение сперматозоидов облегчается сокращениями мускулатуры половых путей. Сближению половых клеток способствует

определенная разность потенциалов между положительной электрозарядностью для семенной жидкости и отрицательного для яйцеклетки.

II стадия – контактное взаимодействие, за 1,5–2 ч сперматозоиды приближаются к яйцеклетке, окружают ее и приводят к вращательным движениям, со скоростью 4 оборота в минуту. В процессе взаимодействия мужской и женской половых клеток в них происходит ряд изменений. Для спермиев характерны явления капацитации и акросомальная реакция. Капацитация представляет собой процесс активации спермиев, который происходит в яйцеводе под влиянием слизистого секрета его железистых клеток. После капацитации следует акросомальная реакция, при которой происходит выделение из сперматозоидов ферментов – гиалуронидазы и трипсина, играющих важную роль в процессах оплодотворения. Сперматозилины расщепляют гиалуроновую кислоту и белки, содержащиеся в блестящей зоне и лучистом венце. В том месте, где оболочка яйцеклетки истончается максимально происходит оплодотворение, оволецма выпячивается и головка сперматозоида проникает в цитоплазму яйцеклетки, занося с собой центриоли, но оставляя снаружи хвостик.

III стадия – проникновение, самый активный сперматозоид проникает головкой в яйцеклетку, сразу после этого в цитоплазме яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует *полиспермии*. Головка спермия поворачивается на 180 градусов таким образом, что центриоли, оказываются между ядром яйцеклетки и головкой спермия. Центриоли постепенно расходятся к противоположным полюсам, а между ними образуются нити веретена деления. Головка спермия увеличивается в размерах пока не достигнет приблизительно объема ядра яйцеклетки. Затем происходит слияние мужского и женского пронуклеусов, этот процесс носит название *синкарион*. Этот процесс (сингамия) и есть собственно

оплодотворение, появляется *диплоидная зигота* (новый организм, пока одноклеточный).



Дробление и бластуляция.

ПЕРВАЯ НЕДЕЛЯ РАЗВИТИЯ.

Бластогенез, или стадия первичного, примитивного развития, является первой стадией развития юного зародыша после оплодотворения яйцеклетки. Эта стадия включает процессы, происходящие с момента оплодотворения до образования зародышевых листков.

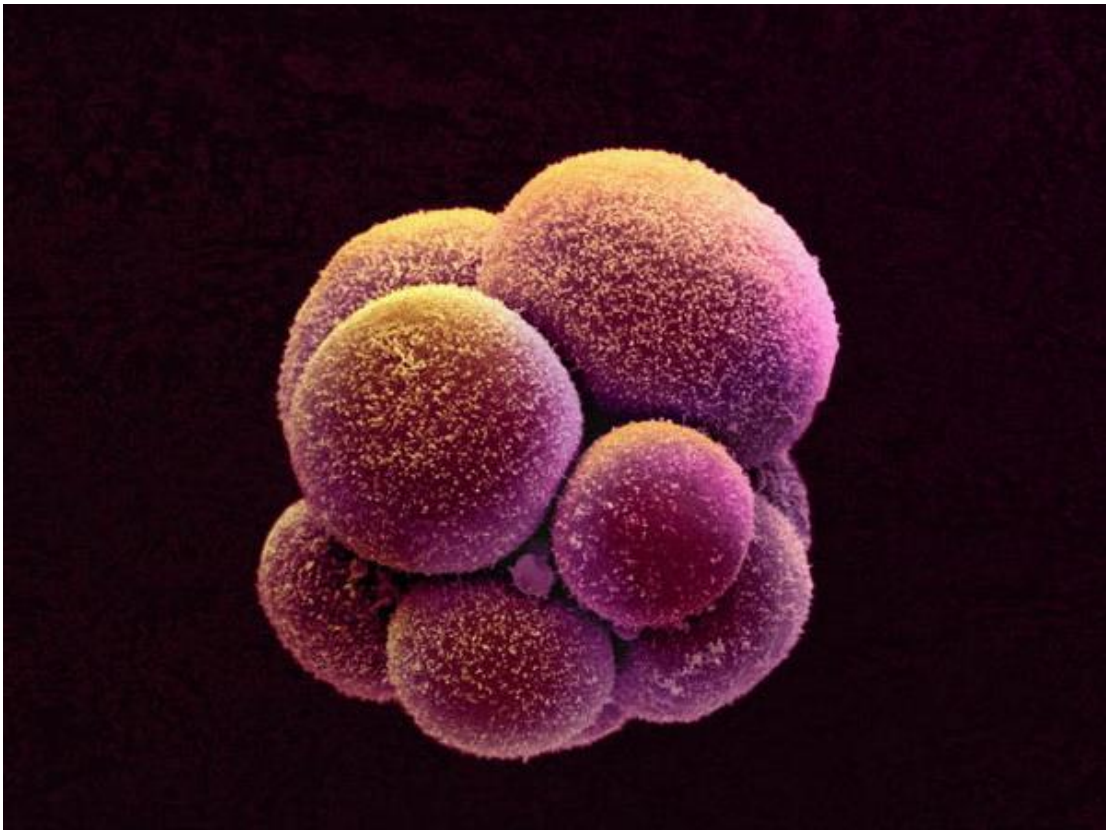
После оплодотворения зигота начинает митотически делиться, причем возникающие в результате этого деления клетки (*бластомеры*) не отходят друг от друга, а остаются вместе, связанными между собой. Морфологически этот процесс проявляется так, что на поверхности зиготы образуются более или менее глубокие борозды. Поэтому этот процесс называется **дроблением**, или сегментацией, яйцеклетки. Дочерние клетки, возникающие в результате этих делений, называются бластомерами.

Дробление людей является полным и неравномерным, дробящие деления не происходят всех бластомеров равномерно и синхронно. Первое деление совершается через 30 ч. Первая борозда охватывает меридионально окружность шаровидной яйцеклетки, проходя через оба ее полюса, и оба бластомера являются одинаковыми. Однако уже вторая борозда не разделяет оба бластомера одновременно, сначала делится один бластомер, и лишь после него – второй. Таким образом, наряду с парным количеством бластомеров, наблюдаются и непарные числа.



Первый период blastogenesis (50-60 ч) ведет к образованию морулы. Морула представляет собой узелок шаровидной формы, поверхность которого покрыта бороздами и бугристая. Морула по объему лишь немного больше яйцевой клетки.

Более поверхностно располагающиеся бластомеры организуются на поверхности морулы, в то время как другие начинают образовывать центральный клеточный узелок. Поэтому уже на ранней стадии развития зародыш разделяется на две части: поверхностный, равномерно расположенный слой клеток – трофобласт и центральный клеточный узел – эмбриобласт. Позднее из трофобласта образуется одна из плодовых оболочек – хорион. Из клеток эмбриобласта образуется не только тело эмбриона, но и другие экстраэмбриональные органы (амнион, желточный мешок).



Второй период бластогенеза – образование более крупной по объему стадии развития, которая характеризуется возникновением внутри морулы полости бластоцеля, и ограничением этой полости клеточной стенкой – бластодермой. В этот период развития возникает – бластула. Поэтому эта стадия называется бластуляцией.

У всех млекопитающих между поверхностным трофобластом и внутренним эмбриобластом постепенно накапливается жидкость, образующая затем небольшую полость. При этом клеточный узелок эмбриобласта эксцентрически выступает на одной стороне зародыша, не теряя при этом связи с поверхностным трофобластом, который разрастается, и клетки его становятся более плоскими. Возникает бластоциста – шаровидное пространство с эксцентрически расположенной полостью.

У человека уже в очень ранней фазе развития полость бластоцисты наполняется особой, подобной мезенхиме, рыхлой, сетевидной тканью, из которой позднее образуется основная часть экстраэмбриональной

мезодермы. Именно возникновение этой мезодермы является характерной чертой развития человека. Она возникает в результате миграции и преобразования клеток трофобласта.

Путь яйцеклетки по просвету яйцевода после овуляции и его перемещение в полость матки длится в общем 4 – 5 дней. На 2 – 3 день яйцо в результате дробления превращается в морулу, которая достигает полости матки и здесь в течение последующих 2 – 3 дней превращается в бластоцисту. Бластоциста в течение шестого дня после овуляции начинает прививаться, имплантироваться в слизистую оболочку матки, в которой происходит ее дальнейшее развитие.



Гаструляция и образование зародышевых листочков.

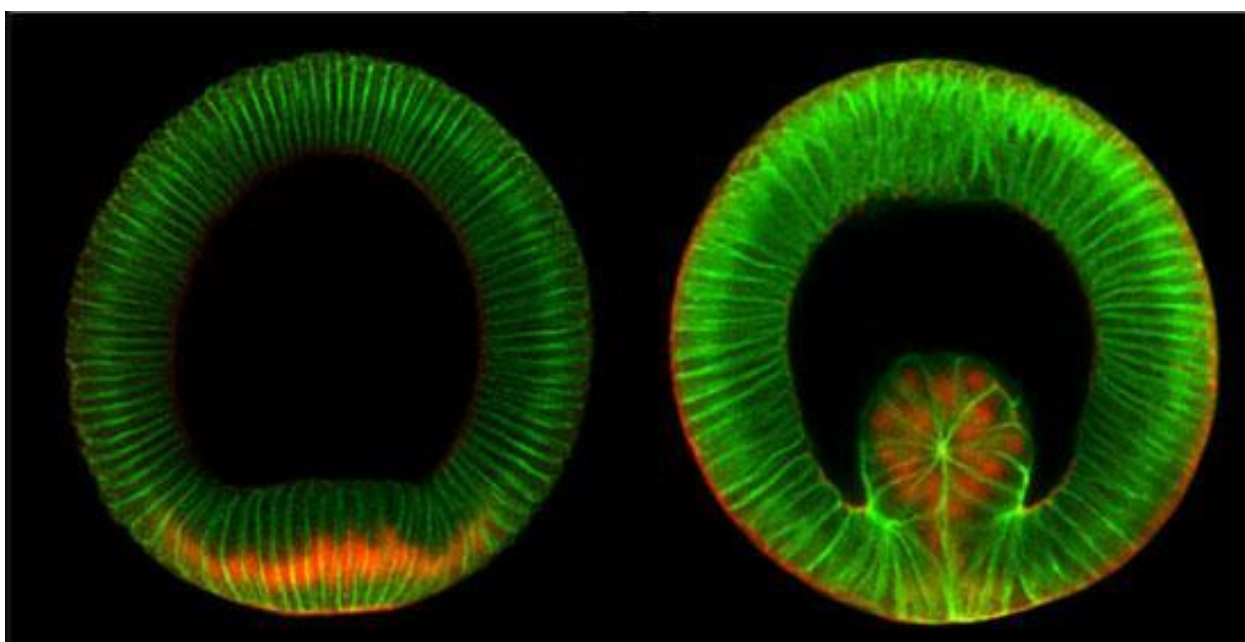
ВТОРАЯ И ТРЕТЬЯ НЕДЕЛЯ РАЗВИТИЯ.



Одновременно с процессом имплантации, в зародыше начинается *гаструляция*. Сущностью процесса является законченное перемещение бластомеров с образованием 3-х зародышевых листков. У человека зародышевые листки возникают значительно скорее, они закладываются

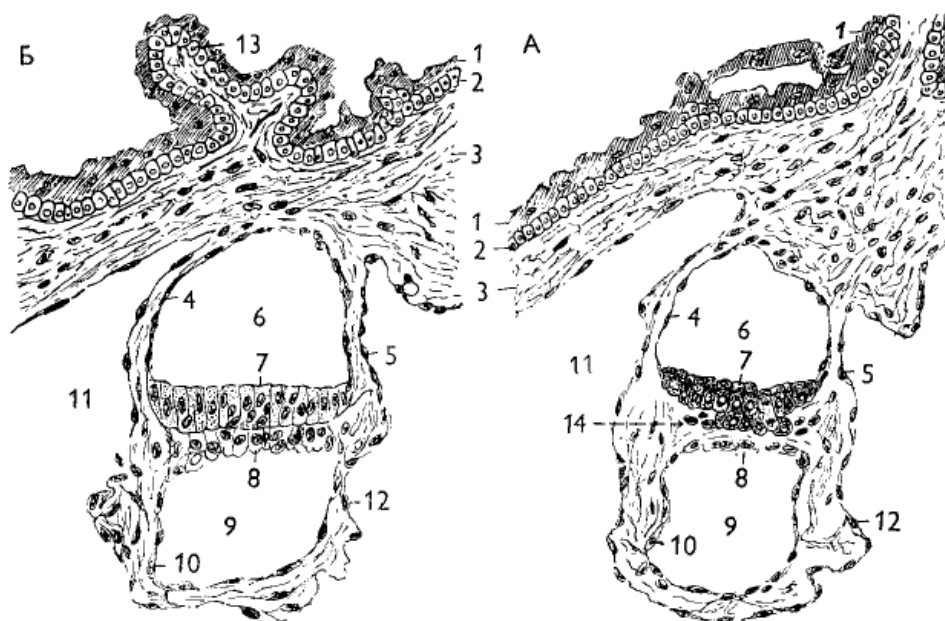
одновременно с зачатком экстраэмбриональных образований и оболочек зародыша.

Клеточный узелок эмбриобласта при дальнейшем развитии начинает быстро дифференцироваться. Между его клетками и клетками цитотрофобласта, к которому он прилегает, в результате расхождения клеток образуются небольшие щели, которые постепенно сливаясь, дают начало простой полости, располагающейся в первоначальном эмбриобласте. Полость все более увеличивается, снаружи она сначала покрыта цитотрофобластом. Некоторые клетки цитотрофобласта отделяются и проникают в стенку мешочка в качестве крыши возникшей полости. В результате расхождения клеток эмбриобласта, при участии клеток отделившихся от цитотрофобласта из первоначального эмбриобластического узелка образуется так называемый амниоэмбриональный карман, мешок, содержащий внутри закладку будущей амниотической полости. Своей более тонкой стенкой этот карман как бы приклеен к внутренней поверхности цитотрофобласта. Из его стенки возникает, во-первых, эктодерма зародышевого щитка, а во-вторых, экстраэмбриональная эктодерма амниотической мембраны.



Уже на первых стадиях имплантации, одновременно с образованием амниоэмбрионального кармана, от нижней поверхности эмбриобласта по направлению к полости бластоцисты отщепляется клеточный слой, который становится зачатком энтодермы зародышевого щитка (следовательно, зародыш человека и млекопитающих возникает по способу деляминации).

Между тем, в результате расщепления ткани первичной мезодермы в полости бластоцисты под деляминированной энтодермальной пластинкой образуется шаровидная полость, обособленная от окружающей первичной мезодермы тонкой оболочкой (мембрана Геузена). Клетки энтодермальной пластинки размножаются, слой энтодермы растет и передвигается вдоль внутренней поверхности этой мембранки до тех пор, пока не возникнет закрытый карман с экстраэмбриональной энтодермальной стенкой, так называемый энтодермальный карман.

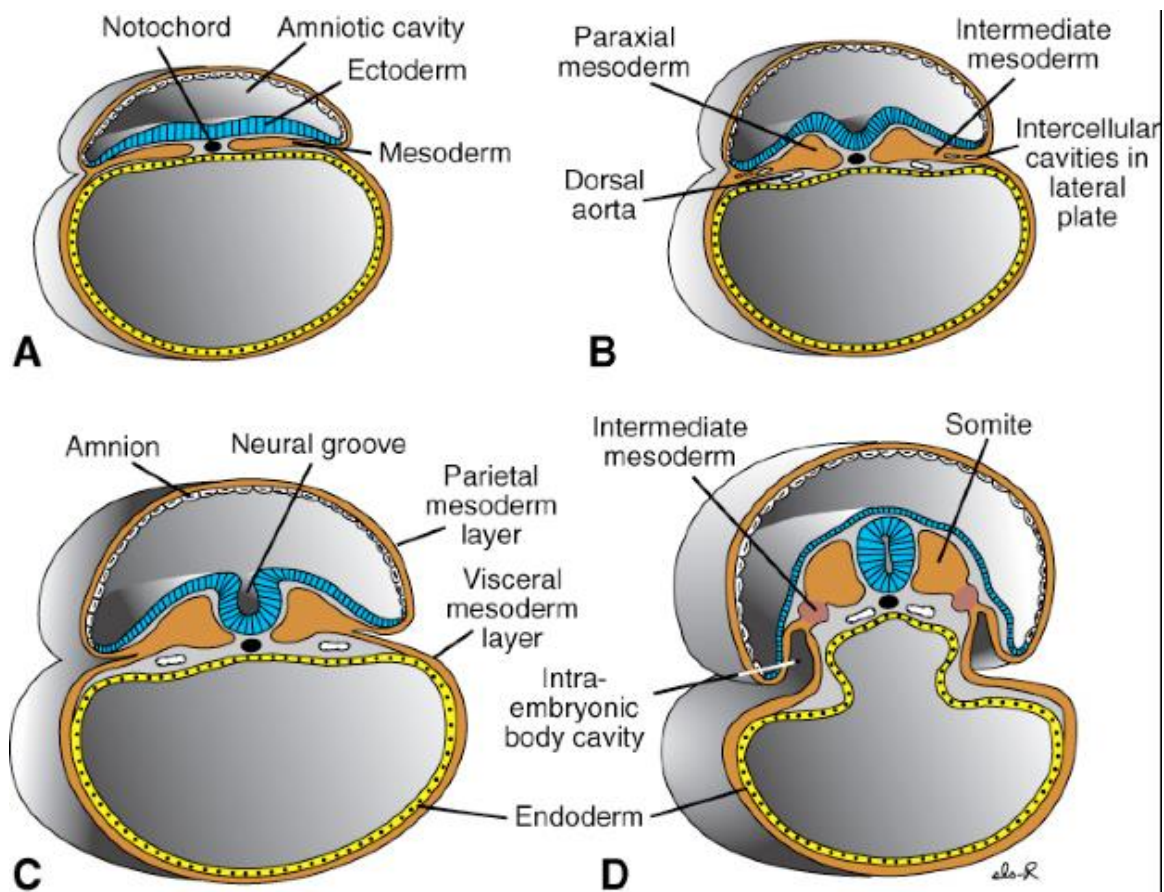


Поперечные разрезы человеческого зародыша в возрасте 14 дней (эмбрион Эдварда — Джонса — Бревера).

А — разрез в передней области, Б — разрез в области возникающей первичной полоски, 1 — плазмодиотрофобласт, 2 — цитотрофобласт, 3 — экстраэмбриональная мезодерма хориона, 4 — эктодерма амниона, 5 — мезодерма амниона, 6 — амниотическая полость, 7 — эктодерма зародышевого щитка, 8 — энтодерма зародышевого щитка, 9 — полость желточного мешка, 10 — экстраэмбриональная энтодерма желточного мешка, 11 — экзоцелом, 12 — мезодерма желточного мешка, 13 — ворсинка хориона, 14 — начавшееся образование мезодермы в области первичной полоски.

На этой стадии развития зародыш уже имплантируется в слизистую матки. Имплантация (нидация) – внедрение зародыша в стенку матки. Различают две стадии имплантации: адгезия (прилипание) и инвазия (проникновение). Первоначальный трофобласт дифференцируется на активную и плазмодную ткань плазмодиотрофобласта, разъедающую слизистую оболочку матки, и на более внутренний слой цитотрофобласта. Таким образом, зародыш состоит из двух наружных слоев, которые в своей полости заключают два кармана – амниоэмбриональный и энтеродермальный. Амниоэмбриональный карман прилегает к стенке цитотрофобласта на том полюсе зародыша, который первым начинает при имплантации погружаться в эндометрий. Основание этого кармана образует пластинка из более высоких и даже цилиндрических клеток, представляющая собой эктодерму собственного зародыша, в то время как остаток стенки и крыша амниоэмбрионального кармана, образованные из более низких клеток, являются закладкой экстраэмбриональной эктодермы амниотической оболочки, которая замыкает в себе первичную амниотическую полость. К эктодермальной пластинке зародыша снизу прилегает крыша энтодермального кармана, которая в этой части является более плоской и которая образует энтодерму собственно эмбриона. Остаток стенки энтодермального кармана является зачатком экстраэмбриональной энтодермы желточного мешка.

Благодаря этому, на стычной поверхности между амниоэмбриональным и энтодермальным карманами, то есть в том месте, где оба кармана прилегают друг к другу, образуется уплощенная двухслойная пластинка, состоящая из поверхностного слоя более высоких цилиндрических эктодермальных клеток и из слоя более низких энтодермальных клеток.



Эта двухслойная пластинка, состоящая из эктодермы и энтодермы, представляет собой зародышевый щиток, из которого в будущем происходит развитие собственно тела эмбриона. В этой стадии зародыш соответствует гастрале с двумя первыми развившимися зародышевыми листками.

По своим краям эктодерма зародышевого щитка незаметно переходит в эктодерму амниона, которая возникает из крыши амниоэмбрионального кармана и распространяется над зародышевым щитком. Подобным образом энтодерма зародыша своими краями связана с экстраэмбриональной энтодермой желточного мешка, позднее вторично соединяется с мезодермой зародыша. В первичной мезодерме, которая сначала заполняет пространство между цитотрофобластом и обоими карманами, постепенно начинают образовываться небольшие полости, которые, сливаясь, объединяются в единую полость – экзоцелом. В ходе этого процесса ткань первичной мезодермы сгущается и оттесняется к наружной поверхности

стенки амниотической полости и желточного мешка, покрывая оба эти образования сплошной мантией экстраэмбриональной мезодермы.

Благодаря цитолитической деятельности плазмодиотрофобласта, эмбрион в этих стадиях развития сравнительно глубоко погружается под поверхность слизистой оболочки матки.

Если смотреть на зародышевый щиток эмбриона на второй неделе развития сверху, то видно, что в разрезе зародышевый щиток имеет вид круглого диска, позднее он приобретает более овальную форму. На эктодермальной поверхности, обращенной к амниотической полости, в этой фазе еще не обнаруживается никаких признаков развития первичной полоски.

Лишь в конце второй или начале третьей недели начинает ясно вырисовываться закладка первичной, примитивной, полоски. Первичная полоска человека образуется из будущего каудального края зародышевого щитка. Вдоль первичной полоски, по ее середине возникает идущий продольно желобок, а на его конце в результате скопления клеток и утолщения образуется первичный, примитивный узелок (узелок Гензена), который по своему значению соответствует потенциальной передней губе бластопора. В этом узелке появляется маленькая ямка.

Между тем, в экстраэмбриональной части постепенно растущего зародыша, покрытого трофобластом, расширяется полость экзоцелома, а первоначально широкая связь амниона с трофобластом сужается, превращаясь в сравнительно еще широкую мезодермальную связь, которая, однако, уже перемещается в каудальном направлении, связывая область будущего хвостового конца эмбрионального тела с трофобластом. Эта связь называется зародышевым стволом. В начале третьей недели от каудального отдела желточного мешка в этот зародышевый ствол впячивается небольшой пальцевидный, слепо заканчивающийся вырост, являющийся закладкой аллантоиса. В каудальной от первичной полоски области эктодерма зародышевого щитка непосредственно и прочно связана с его

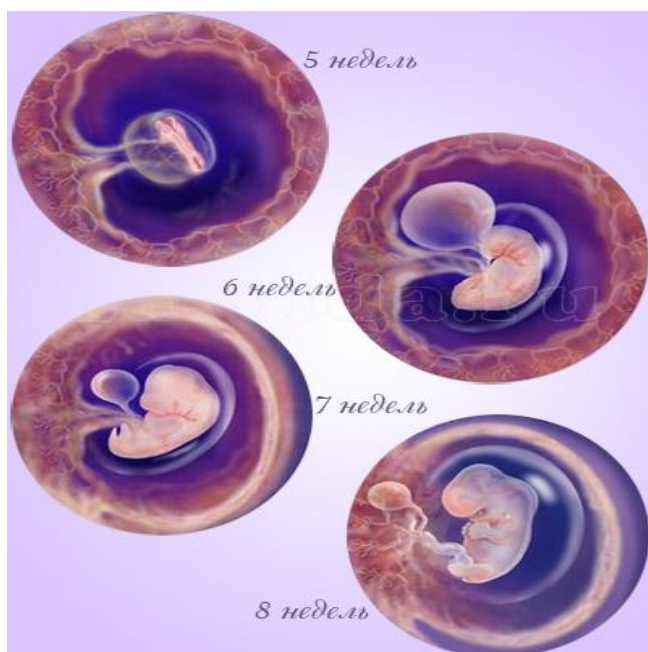
энтодермой, таким образом, в этом месте уже очень скоро определяется закладка так называемой клоакальной мембраны. По краям между эктодермой и энтодермой зародышевого щитка отчасти проникает окружающая экстраэмбриональная мезодерма, покрывающая экстраэмбриональные части зародыша.

На зародышевом щитке восемнадцатидневного зародыша уже можно идентифицировать развивающийся хордомезодермальный отросток, из которого развивается хорда и мезодерма. Презумптивный мезодермальный материал, расположенный в основном вокруг первичной полоски, в результате размножения и типичного перемещения по потенциальным боковым губам бластопора, представленным первичной полоской, попадает в щель между эктодермой и энтодермой и в виде тонкой клеточной пластинки выступает латеральнее первичной полоски. При этом он связан с как с эктодермой, так и с энтодермой зародышевого щитка. Однако мезодермальная пластинка расширяется не только латерально от первичной полоски, но она растет и в краниальном направлении, постепенно распространяясь, таким образом, по обеим сторонам хордальной закладки. При этом она сначала связана с хордой, а также и с энтодермой, но не имеет связи с эктодермой зародышевого щитка.

В процессе развития эмбриональный щиток растет в длину, приобретая более или менее удлинённый, овальный и несколько суженный на каудальном конце вид. Первичная полоска, довольно длинная в начальной стадии, в процессе быстрого развития хордомезодермального отростка и мезодермы и при одновременном удлинении зародышевого щитка, сравнительно укорачивается, отставая в своем развитии от хордомезодермального отростка и ограничиваясь, наконец, каудальным концом зародыша. Затем вдоль почти что всего зародышевого щитка посередине распространяется хордомезодермальный отросток с соответствующей парахордальной мезодермой.

Первичная ямка в гензеновском узелке углубляется и переходит в маленький каналец, располагающийся в хордомезодермальном отростке. Этот либеркюнов каналец идет по направлению к голове, на краниальном конце он поворачивает к эктодерме, лежащей под ним, и вначале на этом месте слепо заканчивается. Либеркюнов каналец является остаточным образованием развития полости хордомезодермального кармана. Несколько позже в энтодерме, образующей дно либеркюнова канала, возникает отверстие, то есть образуется прямое сообщение амниотической полости с полостью желточного мешка.

У девятидневного эмбриона над закладкой хорды наблюдается образование утолщенной эктодермальной полосы, которая представляет собой медуллярную, или нервную, пластинку. В ней начинает вырисовываться продольная борозда – медуллярный желобок. Начиная с этого дня, на спинной стороне эмбриона начинается формирование закладки типичных дорсальных первичных органов - хорды, медуллярной трубки и дорсальной мезодермы, иными словами начинается нотогенез. Кроме того, в этой стадии уже наблюдаются первые признаки формирования первичной кишки и закладок сердца. Первичные сегменты у зародыша конца третьей недели развития еще отсутствуют.



ОБРАЗОВАНИЕ ПЕРВИЧНЫХ СЕГМЕНТОВ. ЧЕТВЕРТАЯ НЕДЕЛЯ РАЗВИТИЯ.

На четвертой неделе развития с эмбрионом происходит целый ряд последовательных, быстро сменяющихся и значительных изменений. Помимо формирования основных закладок первичных эмбриональных органов, как, например, медуллярной трубки, хорды, первичного кишечника и первичных сегментов, происходит постепенное ограничение вентральной стенки эмбриона. Благодаря этому постепенно формируется продолговатая цилиндрическая форма тела эмбриона. В первых стадиях обособление зародыша от окружающей среды проявляется в виде относительного приподнимания зародыша над первоначальным уровнем зародышевого щитка.

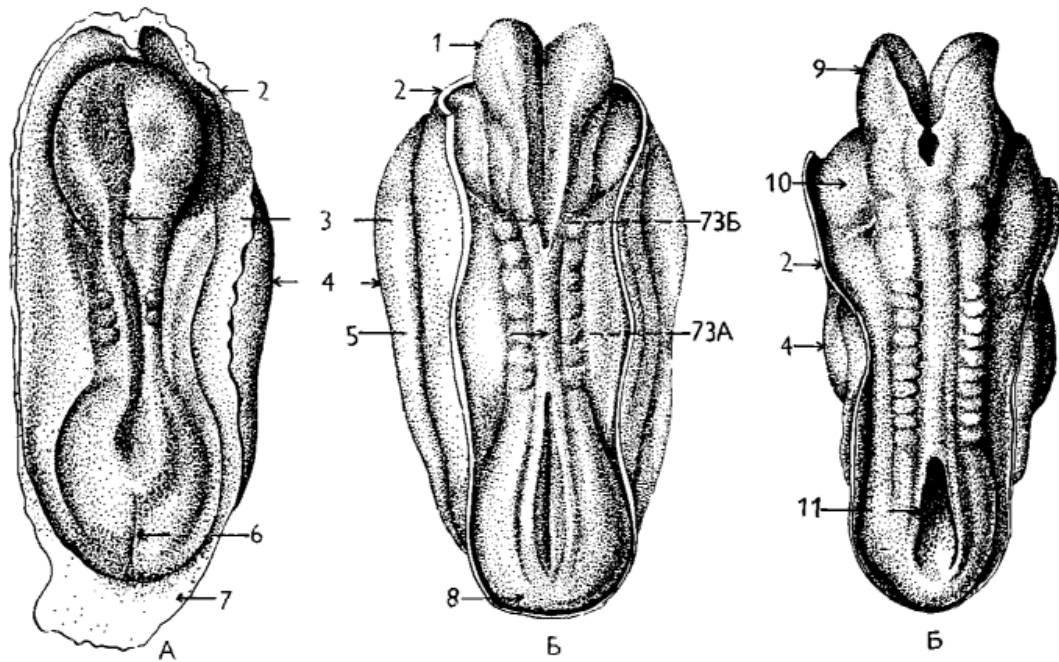
С четвертой недели развития начинается образование медуллярной, нервной трубки, которое происходит таким образом, что боковые края углубленной медуллярной пластинки начинают по средней линии смыкаться, срастаясь сначала в средних отделах спинной стороны зародыша. Это смыкание постепенно распространяется далее к головному и к хвостовому концам эмбрионального тела до тех пор, пока не возникает сплошная медуллярная трубка, открывающаяся на каудальном конце в виде расширенного переднего нейропора, а на каудальном конце – отверстием – задним нейропором. Уже на этой стадии краниальный, головной, отдел медуллярной трубки более расширен, он является закладкой будущего мозга. При своем формировании медуллярная трубка полностью обособляется от окружающей ее поверхностной эктодермы, которая перерастает и перекрывает ее. Позднее оба нейропора срастаются, и нервно-кишечный канал исчезает. Медуллярная трубка, таким образом, становится аксиальным (осевым) органом спинной стороны зародыша и на обоих концах имеет вид слепо заканчивающейся, замкнутой трубки, краниальный конец которой оказывается более расширенным и постепенно превращается

в мозговой карман. Мозговой карман располагается во фронтальном, переднем, отростке головного конца эмбриона и значительно выделяется вперед. Из него и из остальной медуллярной трубки в процессе органогенеза развивается центральная и периферическая нервная система.

Другим осевым, опорным органом эмбриона является спинная струна. Она представляет собой клеточную полосу, проходящую вдоль спины зародыша и располагающуюся под медуллярной трубкой. В процессе своего развития она теряет первоначальные связи с энтодермальной крышей первичного, примитивного, кишечника и с дорсальной мезодермой. Хорда как предшественник позвоночника закладывается аналогичным образом при развитии всех позвоночных, в ходе дальнейшего развития она замещается системой костных позвонков, возникающих из окружающей мезенхимной бластемы (склеротома), которая, в свою очередь, возникает из мезодермы первичных сегментов. У взрослых организмов она сохраняется в виде маленького рудимента в межпозвоночной хрящевой пластинке.

Следующим характерным первичным органом эмбриона являются первичные сегменты, которые в течение четвертой недели развития постепенно формируются из паракордальной мезодермы, начиная с центральной части, и располагаются по бокам хорды и медуллярной трубки. Сначала образуется лишь несколько первичных сегментов, но затем количество увеличивается как в краниальном, так и в каудальном направлениях, достигая к концу четвертой недели приблизительно сорока.

В процессе дальнейшего развития из первичных сегментов образуется прежде всего закладка осевого скелета (позвоночника), и именно из их среднебрюшных, вентромедиальных, отделов (склеротомов) из которых возникает мезенхимная, а позднее хрящевая бластема. Кроме того, из среднеспинной, дорсомедиальной, части (миотомов) развивается закладка спинных поперечнополосатых мышц, а из боковых отделов первичных сегментов возникает закладка соединительнотканых (мезенхимных) компонентов кожи в спинных отделах тела.

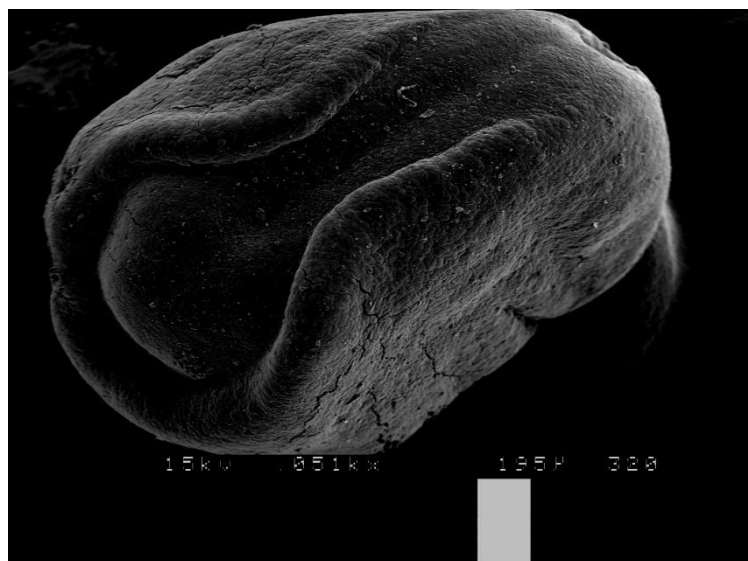


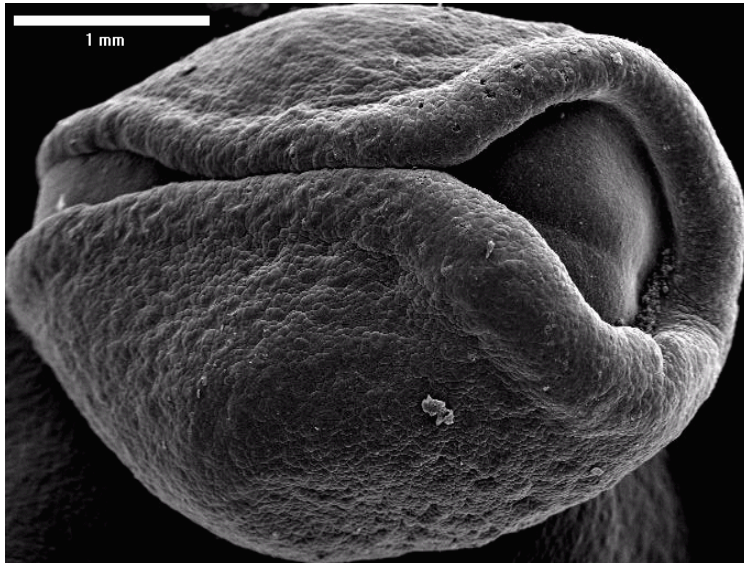
Пластические реконструкции человеческих зародышей в первые дни четвертой недели. А — эмбрион Ингалиса с тремя первичными сегментами длиной 1,4 мм в возрасте приблизительно 21 дня (по Стритеру), Б — эмбрион Пейна с семью первичными сегментами в возрасте приблизительно 22 дней, В — эмбрион Корнера с десятью первичными сегментами в возрасте приблизительно 23 дней, длиной 1,7 мм (по Стритеру), 1 — передний конец медуллярной трубки, расширяющийся в еще незамкнутый зачаток мозга, 2 — поверхность среза амниона, 3 — раскрытая борозда медуллярной трубки, 4 — желточный мешок, 5 — замкнутая медуллярная трубка, 6 — первичная полоска, 7 — зародышевый ствол, 8 — хвостовой бугорок, 9 — еще незамкнутый мозг, 10 — закладка перикардиальной области, 11 — незамкнутый хвостовой конец медуллярной трубки (задний нейропор).

Пока тело эмбриона еще плоско, первичные сегменты переходят в латеральном направлении в латеральные мезодермальные пластинки. Когда вентральное обособление тела достигает соответствующей степени развития и эмбрион приобретает цилиндрическую форму, боковые мезодермальные пластинки попадают на боковую и брюшную стороны тела. Мезодерма этих пластинок состоит из двух пластов, из париетального и висцерального мезобластов, прилежащих как к наружной эктодерме боковых стенок тела, так и к энтодерме первичного кишечника. Благодаря этому возникают соматоплевра и спланхноплевра. Между париетальным и висцеральным мезобластом находится первичная полость тела (целом). Целомическая полость эмбриона, когда эмбрион еще плосок, свободно сообщается с экстраэмбриональной полостью (экзоцеломом)

мезодермальные пласты, выстилающие изнутри целом, соединяются вторично с экстраэмбриональной мезодермой амниона и желточного мешка, образовавшейся гораздо раньше. Parietalный мезобласт переходит непосредственно в мезодермальный слой амниона, а висцеральный – в мезодерму желточного мешка (экстраэмбриональная спланхноплеура и соматоплеура переходят непосредственно в эмбриональную спланхноплеуру и соматоплеуру).

Боковая мезодерма уже с самого начала не сегментирована. Между ней и первичными сегментами находятся маленькие мезодермальные пластинки, отходящие от первичных сегментов к боковой мезодерме в виде так называемых мезодермальных стебельков первичных сегментов, то есть нефротомов. Мезодермальный эпителий нефротомов является источником формирования закладки первичных выделительных органов.



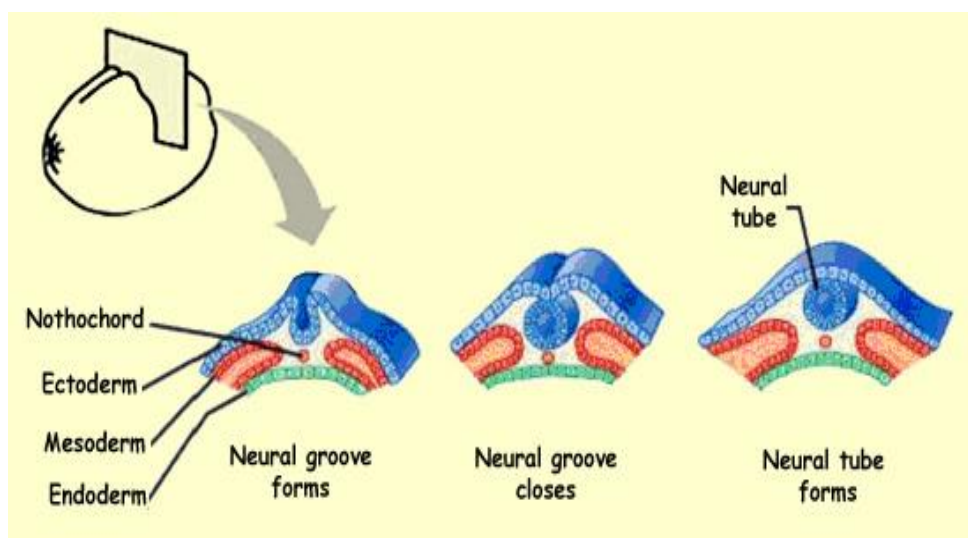


Первичная кишка в этот период дорсально (сверху) уже замкнута, но вентрально (снизу) она еще широко сообщается с желточным мешком. В краниальный и каудальный концы эмбрионального тела первичный кишечник отдает два слепо заканчивающихся пальцевидных впячивания. Средняя кишка располагается над областью коммуникации с желточным мешком и является, таким образом, еще открытым.

В месте остатка первичной полоски, на каудальном конце зародыша образуется хвостовой бугорок, из которого вырастает хвост, хорошо

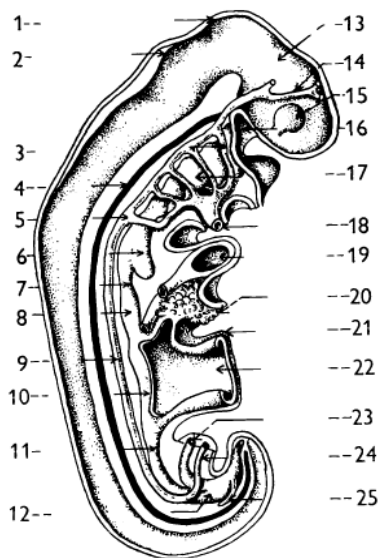
развитый на данной стадии развития. До него доходят и осевые органы эмбриона, вырастающие из хвостового бугорка, и наконец задней кишки, называемый хвостовой кишкой. Хвост в дальнейшем дегенерирует и исчезает.

В интердермальных щелях между первичными закладками эмбриона и между отдельными зародышевыми пластами образуется характерная эмбриональная ткань мягкой консистенции – мезенхима. Ее образуют сетевидно соединенные звездчатые клетки. Межклеточные пространства между ними заполнены слизистым внутриклеточным веществом с нежными мезенхимными фибриллами и тканевой жидкостью. Эта наполняющая и соединяющая ткань заполняет пространство разрастающихся производных зародышевых пластов и обволакивает первичные органы. Таким образом, мезенхима является предшественником развивающейся впоследствии соединительной ткани, она дает начало всем основным группам взрослых соединительных тканей. Она возникает в основном из мезодермы путем освобождения, расчленения и миграции ее клеток в интердермальные щели между зародышевыми пластами, причем первоначальная эпителиевидная форма клеток превращается в звездчатую. Мезенхима развивается непосредственно на месте мезодермальной ткани, которая может в нее преобразоваться. В ее образовании в значительной степени участвуют и клетки эктодермы и энтодермы. В шейной области из этой мезенхимы образуется парная закладка сердца и парная закладка сосудистой системы. Возникновение этих образований является основой для развития всех главных органов и систем органов.



ОРГАНОГЕНЕЗ

В начале второго лунного месяца у человеческого эмбриона уже развиты закладки первичных органов, из которых в ходе дальнейшего процесса развития формируются окончательные дефинитивные органы. Некоторые из этих зачатков, будучи заложены раньше, в своем развитии несколько опережают иные зачатки, как, например, зачатки сердца и основных сосудов, спинного и головного мозга, закладка глазного яблока и т.д. другие зачатки возникают постепенно в последующие месяцы развития. В течение второго месяца в общих чертах также формируются и внешние очертания человеческого зародыша, эмбрион начинает походить на взрослого человека. Период развития, во время которого формируются окончательные внешние очертания всех органов и устанавливается их функция, называется органогенезом, иными словами, развитием органов. Дефинитивные органы возникают как из своих первичных закладок, так и непосредственно из зародышевых листков, пластов. При описании их развития из определенного зародышевого листка имеется в виду развитие только их исходной эпителиальной части, поскольку остальные придаточные элементы могут возникать из иных зародышевых листков, причем, в основном из мезенхимной ткани.



Продольный разрез четырехнедельного зародыша человека (длина приблизительно 4 мм).

1 — средний мозговой пузырь и изгиб головы, 2 — задний мозг, 3 — первая аортальная дуга, 4 — спинная хорда, 5 — пятая аортальная дуга, 6 — закладка трахеи и легких, 7 — закладка пищевода, 8 — закладка желудка, 9 — нисходящая аорта, 10 — средняя кишка, 11 — задняя кишка, 12 — клоака, 13 — промежуточный мозг, 14 — внутренняя сонная артерия, 15 — глазной мешок, 16 — первичная ротовая полость, 17 — вторая внутренняя жаберная борозда (мешок), 18 — вентральная аорта, 19 — закладка сердечного предсердия, 20 — закладка печени, 21 — висцеральный мезобласт, 22 — пуповино-кишечный проток, 23 — пуповинная артерия, 25 — вольфов проток (по Гису).

Развитие лица.

В конце первого в начале второго месяца развития голова эмбриона опущена вентрально и прижата к большому выступу вентральной стенки тела, обусловленному сравнительно большой закладкой сердца. На головном конце кпереди больше всего выдается его лобный отдел, а именно лобный отросток, содержащий мешкообразно расширенный головной конец медуллярной трубки, которая представляет собой первичную закладку мозга. По обеим сторонам головного конца зародыша наблюдаются дугообразно проходящие подушковидные выступы, так называемые жаберные дуги, которые у человека закладываются в количестве пяти, причем пятая имеет малые размеры и рудиментарна. Между ними проходят желобки, борозды, отделяющие жаберные дуги друг от друга. Это так называемые жаберные борозды (карманы).

В области лобного отростка, на его боковых сторонах уже очерчиваются закладки органа зрения (глазного бокала и пластинки хрусталика), а спереди уже намечаются умеренные углубления носовых ямок. Первая жаберная дуга на этой стадии развития при помощи своего желобка делится на две части – на верхнечелюстную и нижнечелюстную дуги, которые спереди еще не объединены в единую закладку нижней и верхней челюстей.

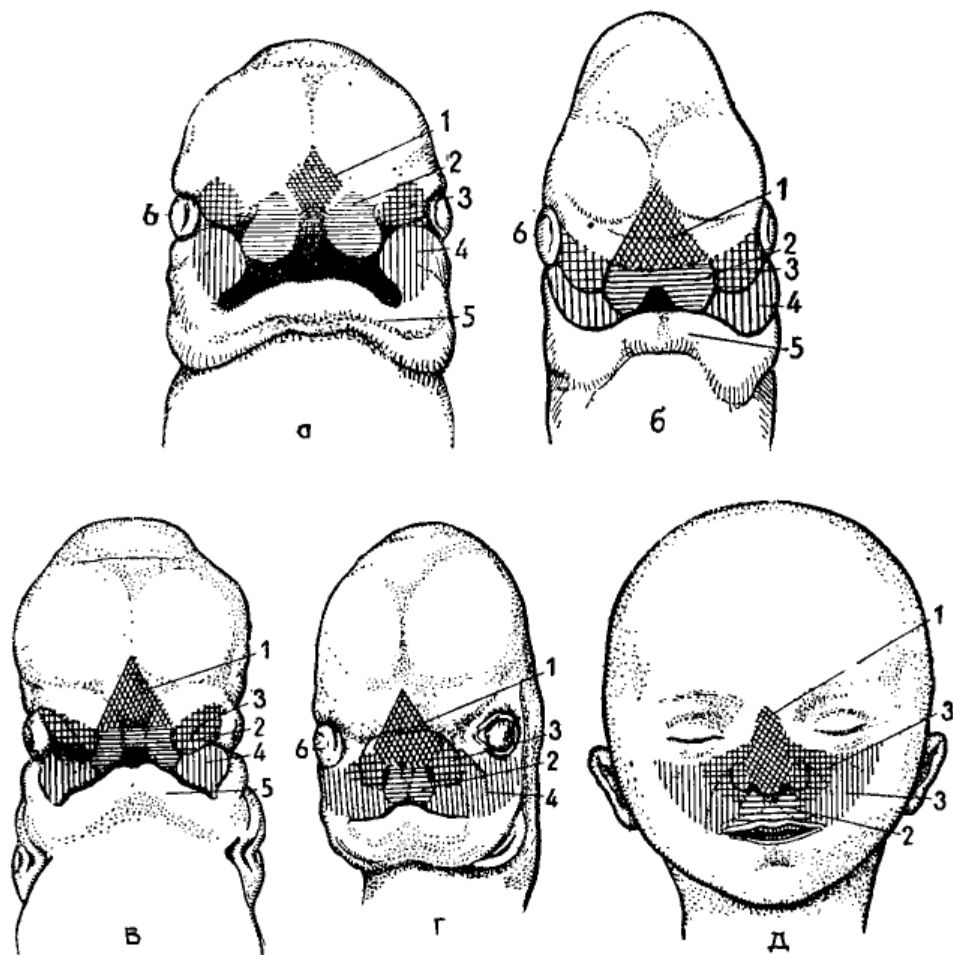
Жаберные дуги, внешние и внутренние жаберные борозды являются у человека лишь переходными образованиями. В процессе дальнейшего развития они преобразуются в целый ряд важных органов, возникающих как из жаберных дуг, так и из энтодермальной выстилки внутренних жаберных борозд, а в меньшей степени – из эктодермы наружных жаберных борозд.

Если смотреть на вентральную поверхность головного конца зародыша, достигающего величины приблизительно 3,5 мм, то можно заметить, что значительная часть этой поверхности занята большим выступом лобной области. Под этим выступом располагается широкая полость, возникшая в результате впячивания наружной эктодермы между

обеими частями разделенной надвое первой жаберной дуги, то есть между закладками будущей верхней и нижней челюстей. Эктодерма выстилающая дно этой полости, направляется к слепому окончанию головного кишечника и примыкает к нему, образуя вместе с ним фарингеальную мембрану. Со временем эта мембрана перфорируется, благодаря чему возникает сообщение с внешней средой. Впячивание наружной эктодермы по направлению к головному кишечнику и его полость служат закладкой первичной полости рта.

Первичная ротовая полость ограничивается с боков двумя парами отростков, еще не соединенных вентрально и медиально, которые проникают сюда, выйдя из боковых стенок головного конца эмбриона. Речь идет о верхнечелюстном и о нижнечелюстном отростках лежащих над и под ней. Обе пары этих отростков образуются в результате расчленения первой (челюстной) жаберной дуги. Третья и четвертая жаберные дуги на этой стадии развития не достигают вентральной стенки головы эмбриона.

Отверстие первичной ротовой полости в этой стадии развития имеет по окружности пять бугорков, так называемых отростков: сверху непарный лобный отросток, с боков отверстие ограничивается парными верхнечелюстными отростками, а нижний край ротового отверстия ограничивают парные нижнечелюстные отростки, которые, срастаясь по средней линии, образуют закладку для нижней челюсти.



Схематическое изображение развития лица

1 — треугольное поле, 2 — средний носовой отросток, 3 — боковой носовой отросток, 4 — верхнечелюстной отросток, 5 — нижнечелюстной отросток, 6 — закладка глаза. Область треугольного поля заштрихована в косую клетку, боковой носовой отросток заштрихован в сеточку, средний носовой отросток заштрихован горизонтальными линиями, верхнечелюстной отросток заштрихован вертикальными линиями.

В переднебоковых отделах лобного отростка образуются закладки носовых ямок, в связи с чем происходит разделение лобного отростка на среднюю, непарную часть и на две боковые части, лежащие рядом с закладкой глаза, которая в свою очередь, располагается полностью латерально. Средняя часть лобного отростка, средний носовой отросток, удлиняется, прорастая по направлению к отверстию первичной ротовой полости. Носовые ямки при этом углубляются, а их полость посередине ограничивается шаровидно утолщенными боковыми частями носового отростка. Боковые края носовых ямок образует боковая часть лобного отростка. Плоский средний отдел между обоими шаровидными отростками

называется нижненокосовой плоскостью. На ней в среднем носовом отростке имеется треугольное маленькое поле, из которого позднее образуется спинка и крылья носа. Между боковыми носовыми отростками и закладкой глаза располагается зияющая щель (глазо-нососвая щель). Между нижненокосовой плоскостью, шаровидным отростком и верхнечелюстными отростками, с одной стороны и нижнечелюстными отростками с другой стороны, располагается первичное ротовое отверстие, ведущее в первичную полость рта. Уголки первичного ротового отверстия заходят далеко к бокам, чуть ли не доходя до латерально располагающейся закладки наружного уха.

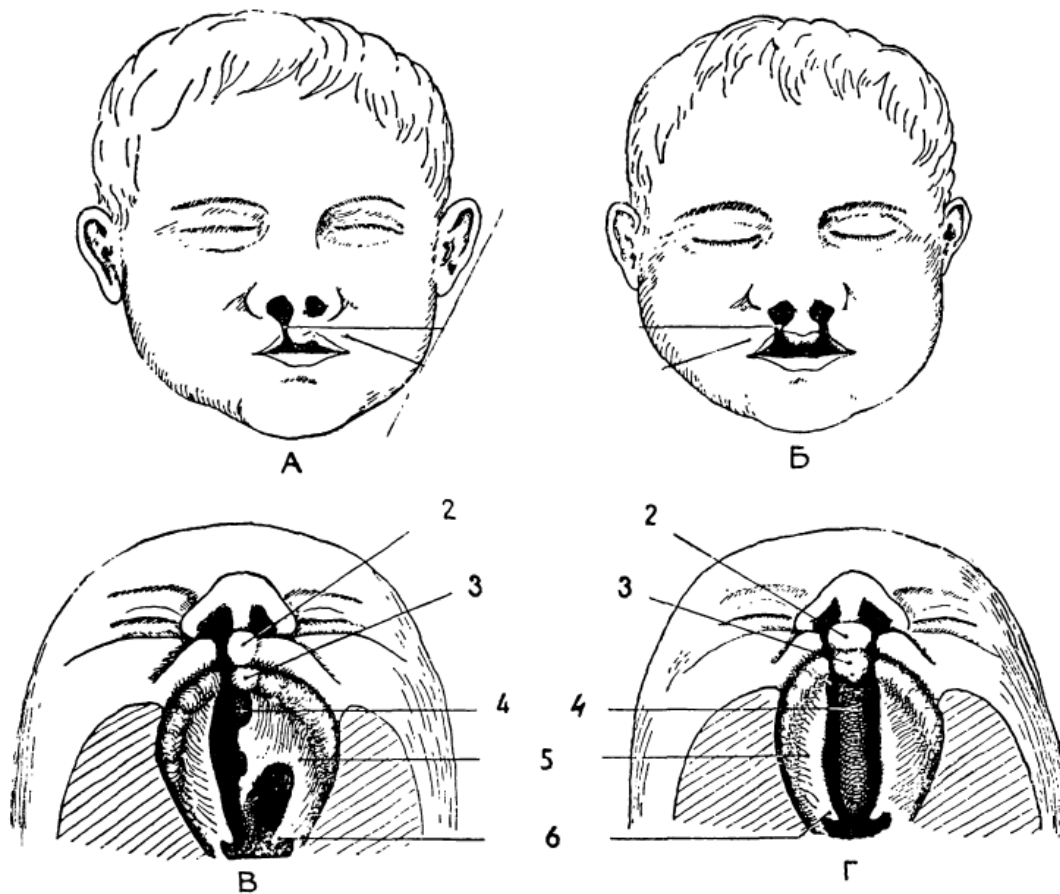
В результате постепенного сращения перечисленных элементов в течение второго месяца происходит формирование внешних очертаний лица эмбриона, и зародыш постепенно начинает походить на человека. Одновременно зачатки глаза, лежащие первоначально по бокам, в результате более быстрого роста задних отделов головы перемещаются кпереди, располагаясь, наконец, вентрально на передней поверхности лица. Боковые носовые отростки срастаются с верхнечелюстными отростками, тем самым, замыкая глазо-нососвую щель и формируя края глазной ямки. Шаровидные отростки срастаются с верхнечелюстными отростками, благодаря этому образуются края отверстия будущей нососвой дырки, и возникает единая верхняя губа и верхняя челюсть. Середина верхней губы образуется из нижненокосовой плоскости. Расположенная над ней треугольная площадка приподнимается над уровнем лица, из нее образуются спинка и крылья носа. Остаток лобного отростка дает начало лобной области головы.

Нос сначала растянут в ширину и плосок, ноздри обращены кпереди. В более поздние месяцы развития область носа приподнимается, а ноздри после формирования кончика и спинки носа обращаются вниз. Одновременно с возникновением верхнего края ротового отверстия образуется закладка единой верхней челюсти. Уголки рта, лежащие



сначала выражено латерально, начинают постепенно сращиваться, формируя лицо и отверстие рта по направлению у середине сужается. Подбородок образуется в том месте, где уже до этого произошло сращение двух нижнечелюстных отростков.

Таким образом, лицо развивается в результате сложных «сращений» различных отростков. В действительности истинного сращения не происходит. Отдельные бугорки, образованные мезенхимой, отделяются друг от друга более глубокими бороздками, в которых мало мезенхимы. В результате сглаживания этих борозд и трансформации бугорков формируется окончательная конфигурация лица. В связи с этим в данной области в процессе развития возникает возможность сравнительно частого возникновения различных аномалий. Среди них наиболее часто наблюдается врожденная расщелина губы («заячья губа»). Еще реже эта аномалия комбинируется с зияющей глазо-носовой щелью. Очень редко встречаются такие аномалии развития, как незаращенный подбородок, или неполное сращение уголков рта. Также встречается незаращение верхнечелюстной кости, твердого и мягкого неба, при этом ребенок после родов не может сосать в связи с наличием сообщения носовой полости с полостью рта («волчья пасть»)

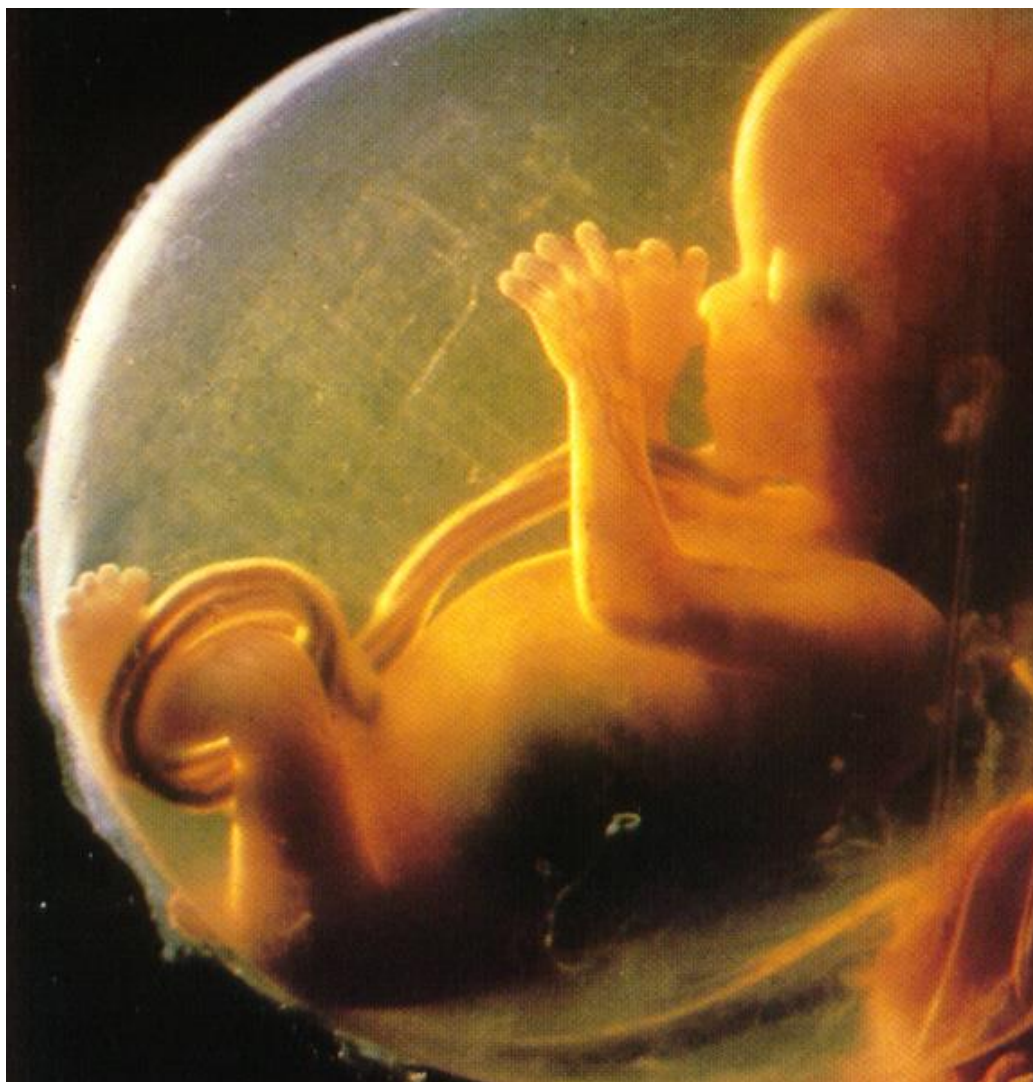


Наиболее частые аномалии развития в области лица и неба
 А — односторонняя заячья губа (cheiloschisis), Б — двусторонняя заячья губа, В, Г — cheilognatopalatoschisis (расщелина губы, челюсти и твердого неба), 1 — незамкнутая щель между шаровидным и верхнечелюстным отростками, 2 — подносовой желобок (цедилка), 3 — предверхнечелюстное поле (межчелюсть), 4 — носовая перегородка, 5 — незамкнутая щель между небными отростками, 6 — язычок.

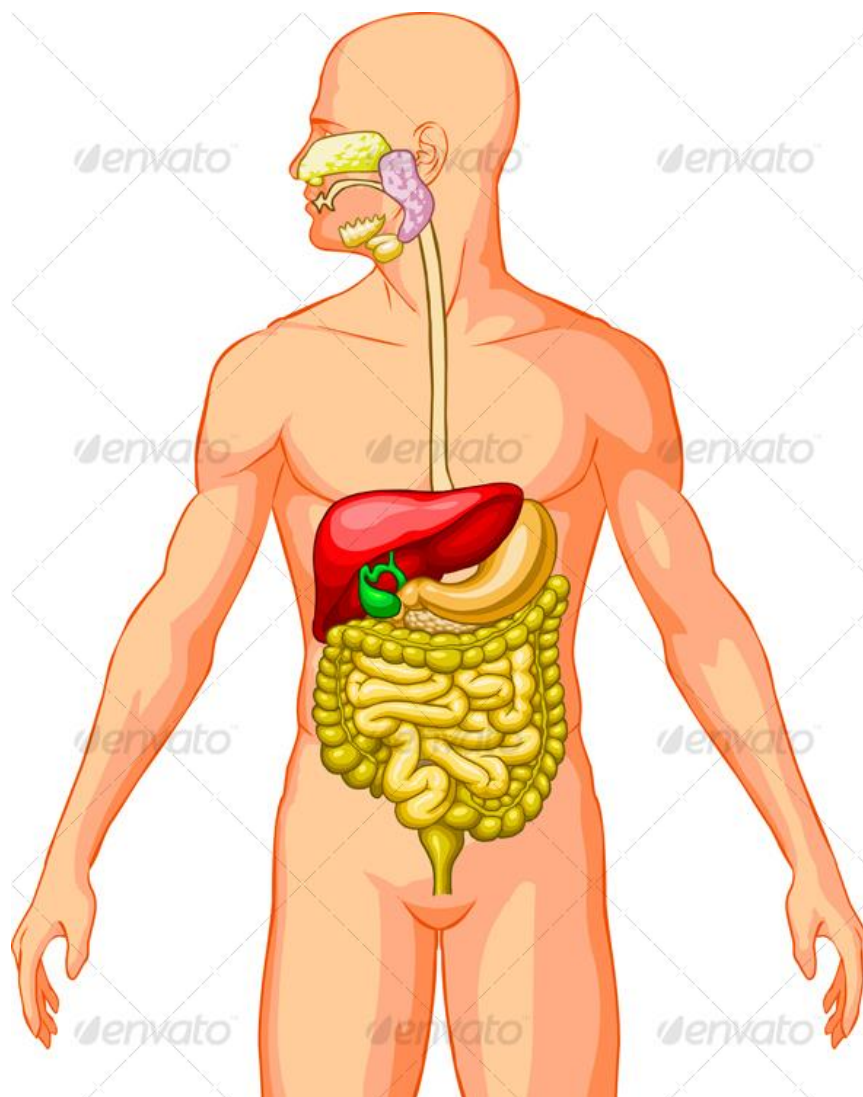
В процессе развития лицевого отдела головы не только первая жаберная дуга, но и остальные дуги отстают в своем развитии. На шестой неделе вторая жаберная дуга перекрывает третью и четвертую дуги, закрывая их. При этом под данным покрытием, образованным из второй дуги, возникает ямка – шейная пазуха, в дне которой располагаются третья и четвертая жаберные дуги. Наружные жаберные борозды в этом месте исчезают полностью. Из мезенхимы жаберных дуг образуются различные кости, мышцы и сосуды шейной области, которая постепенно формируется и ясно обособляется от более широкого головного отдела тела. Вторая и третья жаберные дуги участвуют в формировании вентральной стенки шеи.

Вторая жаберная дуга дает начало подъязычной кости, поэтому называется подъязычной дугой. Остальные три дуги являются более или

менее рудиментарными и участвуют главным образом в конфигурации шеи, причем в основном при помощи мышц и сосудов, которые в них закладываются.



ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА



Большинство органов пищеварительной системы возникает из внутреннего зародышевого листка (энтодермы), а именно из энтодермальной закладки первичной кишечной трубки, или канала. Лишь меньшая часть пищеварительной системы, располагающаяся в области головного конца тела эмбриона, возникает из эктодермальной части первичной ротовой полости.

В начале второго лунного месяца развития вентральная стенка первичного кишечника сравнительно широко сообщается с полостью желточного мешка, таким образом, полного замыкания вентральной стенки еще не произошло. Тот его участок, который располагается выше полости

желточного мешка, называется средней кишкой. По направлению к головному и хвостовому концам эмбриона полость первичного кишечника выдается в виде двух слепых карманов, называемых передней и задней кишкой. Слепое окончание на головном конце кишечника прямо, без посредничества мезенхимы примыкает к впяченной эктодерме, вдавленной снаружи внутрь ямки, которая представляет собой будущую первичную полость рта. Благодаря этому на границе между первичной полостью рта и головным концом кишечника возникает перегородка, состоящая из слоя эктодермы и энтодермы и называемая глоточной, фарингеальной, мембраной. На противоположном хвостовом конце кишечника энтодерма мешкообразно расширенной задней кишки вентрально и прямо примыкает к наружной эктодерме, образуя здесь подобную пластинку, которая называется клоакальной мембраной. В результате разрыва глоточной мембраны возникает сообщение между полостью рта и полостью кишечника, при разрыве клоакальной мембраны возникает сообщение задней кишки с наружной, а также вывод мочеполовых путей наружу.

Развитие полости рта.

Первым зачатком ротовой полости является эктодермальная впадина – ротовая ямка. Ротовая ямка является закладкой не только дефинитивной ротовой полости, но и закладкой полости носа. Сверху она ограничена сводом, который распространяется вплоть до основания черепа, по бокам ее ограничивают внутренние поверхности нижнее- и верхнечелюстных отростков, а дно ямки образовано основанием нижнечелюстной закладки, которая кзади незаметно переходит в вентральную стенку фарингеального кишечника. Непосредственно перед местом, из которого в своде первичной ротовой полости начинается фарингеальная перепонка, по направлению к

основанию черепа отходит пальцевидный отросток, так называемый карман Ратке, который является зачатком аденогипофиза.

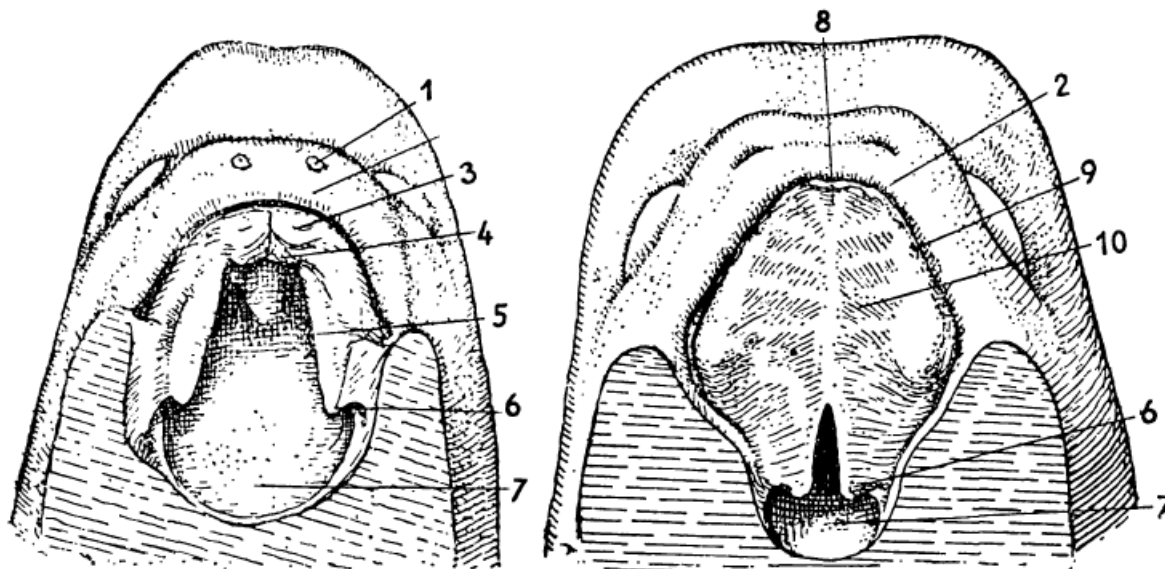
Первоначально единая первичная ротовая полость со временем делится горизонтальной перепонкой на вторичную полость рта и носовую полость. От обоих верхнечелюстных отростков начинают расти плоские отростки (боковые небные отростки), которые направляются к середине и по средней линии срастаются между собой. Вместе с срединными поднебными пластинками, вырастающими от шаровидных отростков по направлению кзади и расположенными в медиальной области, они образуют закладку твердого и мягкого неба и язычка. Линия срединного сращения боковых небных пластинок называется небным швом.

Костная ткань в небных отростках образуется только в области твердого неба. Оба медиальных небных отростка дают начало средней части верхней челюсти, однако они срастаются не полностью, и между ними остается несросшееся, так называемое резцовое отверстие.

Носовая полость сначала представлена обеими носовыми ямками, которые затем все более углубляются и удлиняются, превращаясь в каналы. Впоследствии между ними и первичной ротовой полостью возникает непосредственная коммуникация, благодаря чему образуются первичные хоаны. Между обеими хоанами находится закладка носовой перегородки, которая, начиная от лобного отростка, растет по направлению кзади и вниз, соединяясь, наконец, с закладкой неба. Благодаря этому образуются дефинитивные хоаны, а дефинитивная носовая полость обособляется от собственно ротовой полости.

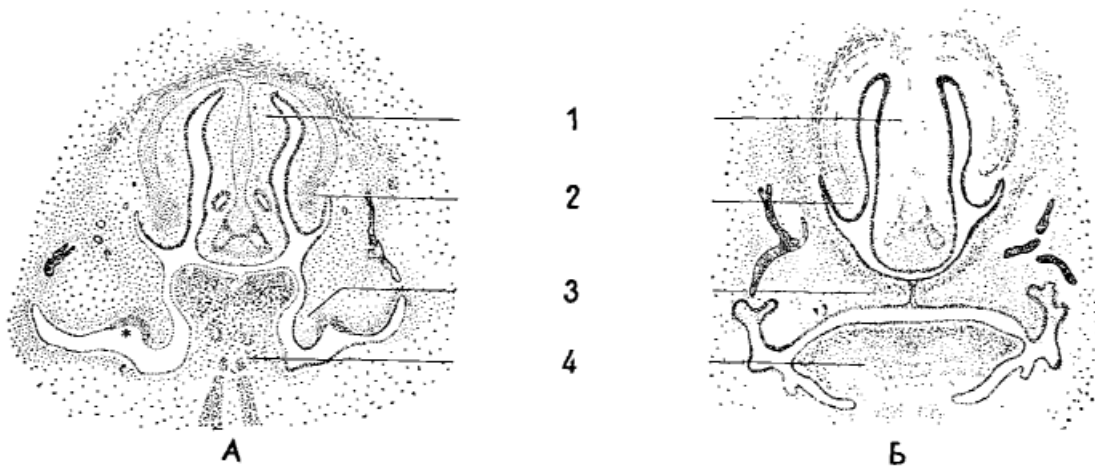
Первичная ротовая полость спереди заканчивается первичным ротовым отверстием. По краям отверстия, которое постепенно сужается благодаря смыканию уголков рта и образованию щек, закладывается полоска эпителиального утолщения подковообразного вида. Эта полоска представляет собой губно-десневую полосу. В ней образуются впадинка в виде желобка, которая отделяет область губ от десневой области, а также

слизистую щек от десны. Из полости этого желобка образуется преддверие рта. В мезенхиму десневой области начинает врастать вторая, также подковообразно проходящая утолщенная эпителиальная полоска, из которой берут начало эпителиальные элементы зубов.



Развитие неба у человеческого зародыша в начале третьего лунного месяца.

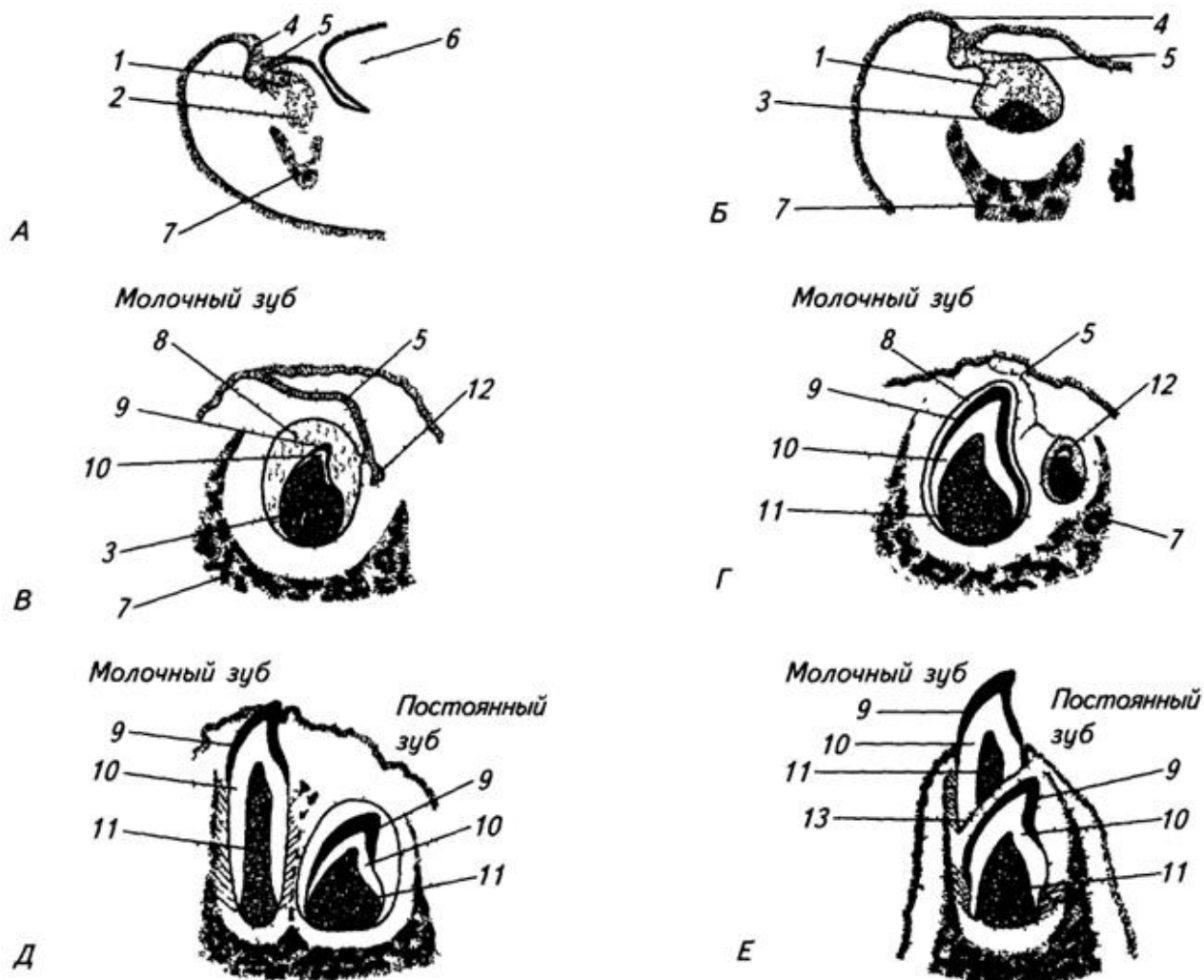
— закладка ноздрей, 2 — верхняя губа, 3 — шаровидный отросток, 4 — небные отростки, берущие начало из лобного отростка, 5 — боковые небные отростки, берущие начало из верхнечелюстного отростка, 6 — закладка язычка. — свод глотки, 8 — часть неба, возникающая из средних носовых отростков, 9 — зубная полоска, 10 — боковые небные пластинки (по Петеру, заимствовано у Франкенбергера).



Возникновение неба на передних разрезах головного конца эмбриона.

А — у восьминедельного зародыша (по Кэйбелу), Б — у десяти недельного зародыша (по Каллиусу), 1 — закладка осевой перегородки, 2 — нижняя носовая раковина, 3 — боковые небные пластинки, берущие начало из верхнечелюстного отростка, 4 — закладка язычка.

Развитие зубов.



А-Е - последовательные стадии; 1 - закладка молочного зуба; 2 - участок конденсированной мезенхимы; 3 - зубной сосочек; 4 - нижняя губа; 5 - зубная пластинка; 6 - язык; 7 - нижняя челюсть; 8 - эмалевый орган, 9 - эмаль; 10 - дентин; 11 - пульпа; 12 - закладка постоянного зуба; 13 - остеокласты

Зубно-десневая, или зубная, пластинка представляет собой утолщенную эпителиальную полосу подковообразной формы, располагающуюся в десневой области челюстей. Обычно на седьмой неделе

развития эпителий этой полоски врастает в мезенхиму челюстных закладок и, приподнимаясь в виде зубных валиков, выдается в полость рта. Вскоре на поверхности этого эпителиального зубного валика над зубной полоской появляется углубление – зубная бороздка.

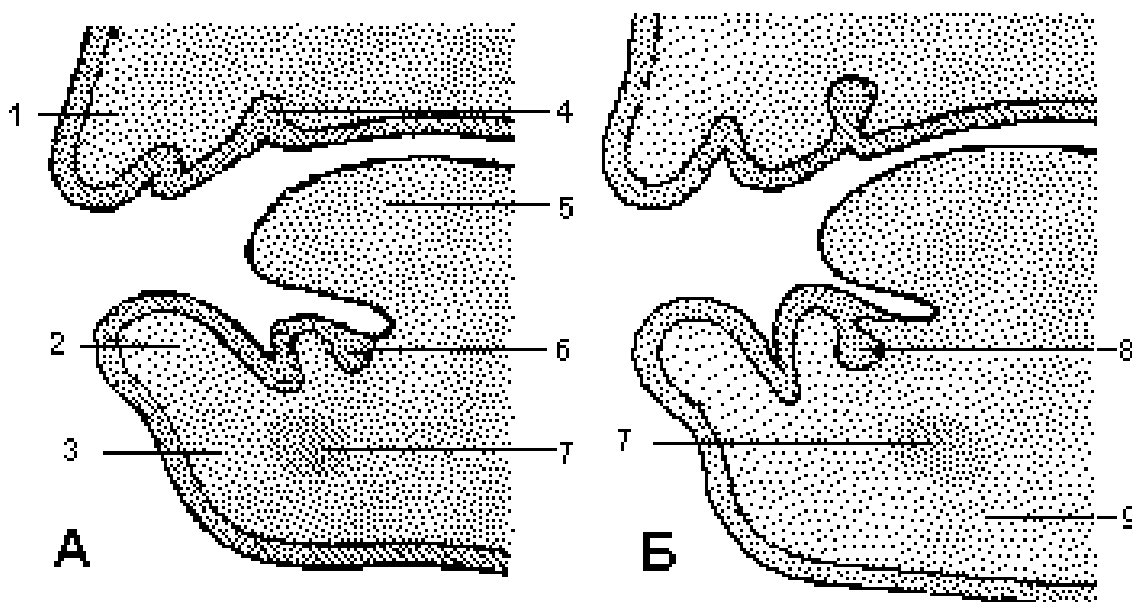


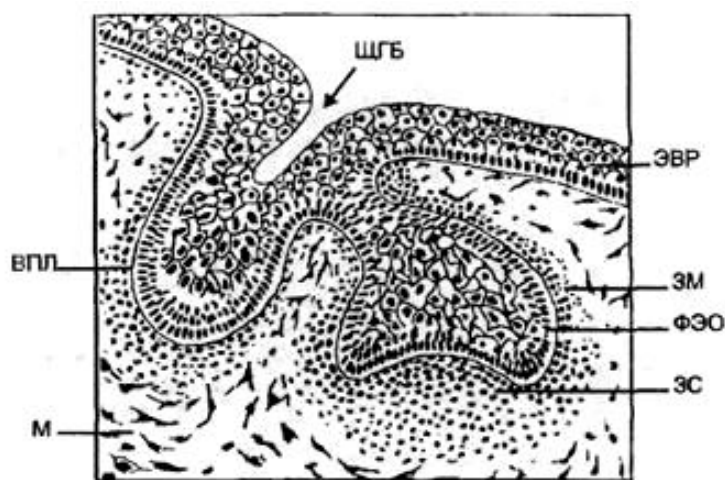
Схема сагитальных срезов через развивающиеся челюсти. А - начало 6-й недели, показано формирование зубных полосок. Б - конец 6-й недели, показано возникновение зачатков зубов из зубных полос.

1 - верхняя губа, 2 - нижняя губа, 3 - мезенхима, 4 - зубные полоски, 5 - язык, 6 - хрящ первой бранхиальной дуги, 7 - зачаток зуба, 8 - нижняя челюсть

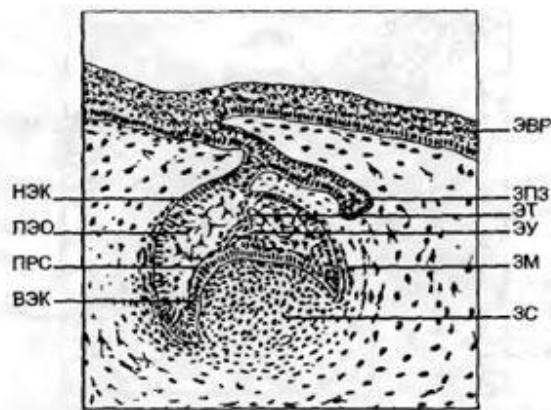
Эпителий, врастающий из зубной полоски в мезенхиму, образует полосы идущие в язычном направлении. На их наружной, губной поверхности, на одинаковых расстояниях начинают вырастать эпителиальные выступы, образованные узловатыми скоплениями клеток, выпуклость которых при помощи эпителиальной полоски связана с зубной полоской. В процессе дальнейшего развития колпачки эмалевых узлов приобретают вид колокольчиков, причем их выпуклость обращена к поверхностному эпителию ротовой полости. Эти колокольчики называются

эмалевыми органами. Вокруг них располагается мезенхима челюстных закладок. Каждый эмалевый орган является закладкой отдельного зуба. Он весь покрыт нежной и сгущенной мезенхимной тканью, из которой образуется зубной мешочек, или перидентальная мембрана. Зубной мешочек увеличивается, а мезенхима в нем сгущается. Из его коренного отдела впоследствии возникает периодонт, соединительнотканная перепонка, соединяющая корень зуба со стенкой альвеолы.

Эмалевый орган состоит из двух слоев клеток. Наружный слой образуют более низкие клетки, называемые наружными амелобластами, или эмалобластами. Внутренний листок образуют более высокие, цилиндрические клетки – внутренние амелобласты. Между этими слоями образуется организованная ткань, состоящая из звездчато трансформированных эпителиальных клеток. Эта ткань называется эмалевой пульпой, мякотью.

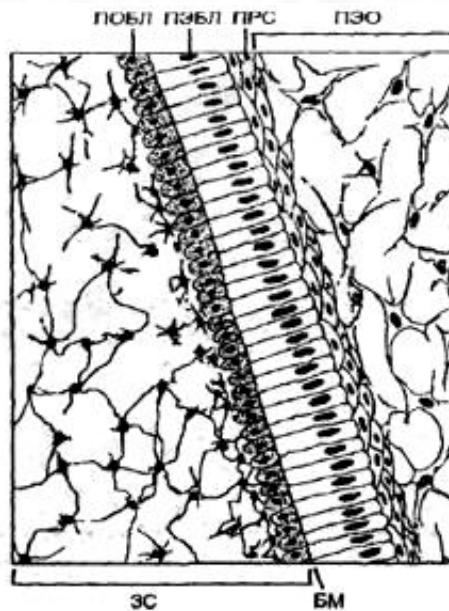


*Начало формирования зубного зачатка
(ранняя стадия «шапочки»):*



Начало дифференцировки зубного зачатка (переход от стадии «шапочки» к стадии «колокольчика»):

ЭВР — эпителий выстилки полости рта; ЭПЗ — закладка постоянного зуба; НЭК — наружные эмалевые клетки; ВЭК — внутренние эмалевые клетки; ПРС — промежуточный слой (эмалевого органа); ПЭО — пульпа эмалевого органа; ЭУ — эмалевый узелок; ЭТ — эмалевый тяж; ЗС — зубной сосочек; ЗМ — зубной мешочек



Участок зубного зачатка на стадии «колокольчика»

ПЭО — пульпа эмалевого органа; ПРС — промежуточный слой (эмалевого органа); ПЭБЛ — преэмалобласты; ПЭОБЛ — предонтобласты; ЗС — зубной сосочек; БМ — базальная мембрана

Слой наружных амелобластов в процессе развития приближается к слою внутренних амелобластов. При этом ткань эмалевой пульпы подвергается обратному развитию, и, наконец, полностью исчезает, а оба слоя амелобластов плотно примыкают друг к другу. Мезенхима зубного сосочка, расположенная в выпуклости эмалевого органа, со временем дифференцируется в рыхлую соединительную ткань зубной пульпы, в

которую врастают сосудики и нервы. Наиболее периферический слой мезенхимных клеток зубной мякоти преобразуется в слой одонтобластов – высокие, призматические клетки.

В выпуклости эмалевого органа между одонтобластами и слоем внутренних амелобластов начинает образовываться дентин. Его возникновение является результатом активной деятельности одонтобластов. Со временем он пропитывается кальциевыми и другими неорганическими солями. В возникший дентин от одонтобластов отходят тонкие цитоплазматические отростки – томсоновы волокна, которые располагаются в тонких дентинных канальцах, сохраняющихся и во взрослом зубе.

Слой внутренних амелобластов начинает вырабатывать вещество зубной эмали по направлению к дентинному колпачку, возникшему в верхушке эмалевого органа. Сначала тонкий эмалевый слой образуется в высшей точке выпуклости, причем происходит его пропитывание неорганическими солями. Слой эмали постепенно откладывается между внутренними амелобластами и дентином, распространяясь по направлению к корням, причем лишь в объеме будущей коронки зуба. Когда процесс образования зубной эмали заканчивается и начинается прорезывание зубов, слой амелобластов сначала сохраняется в течение некоторого времени на зубной поверхности в виде кожицы зуба. Однако после окончания прорезывания зуба, эта кутикула нарушается и подвергается обратному развитию.

Таким образом, сначала образуется коронка зуба. Сразу после ее образования эмалевые орган, особенно его края удлиняются по направлению к будущим альвеолярным отросткам. По мере накопления дентина и утолщения зубной стенки пространство зубной пульпы постепенно превращается в узкую щелевидную полость, которая на верхушке корней сообщается с внешней средой через отверстие верхушки зуба. Между тем эпителиальный стебелек, соединяющий эмалевый орган с

поверхностным эпителием зубной полоски, исчезает. На отростках зубной пластинки, от которых отщепились эмалевые органы, глубже мест отхождения эмалевых органов молочных зубов, образуются закладки новых эмалевых органов, предназначенные для постоянных зубов.

Развитие корней начинается после рождения. Края эмалевых органов, в которых происходит переплетение внутренних и наружных амелобластов, растут и удлиняются в виде эпителиального влагалища, направленного к будущему зубному корню. Под эпителиальным влагалищем на стороне зубной пульпы образуется слой одонтобластов, которые затем вдоль нее выделяют шейный и коренной дентин. Клетки внутреннего слоя зубного фолликула дифференцируются в цементобласты, которые образуют зубной цемент.

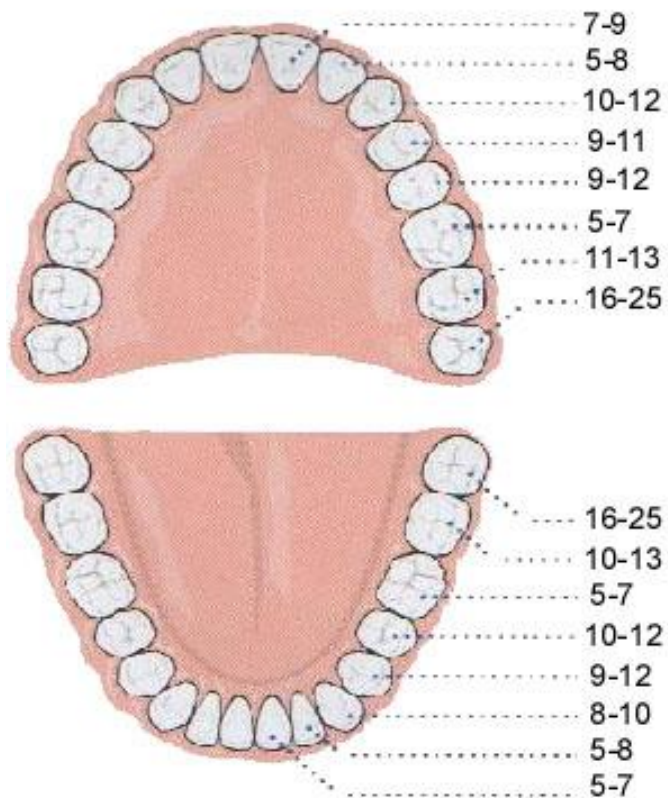
Как у молочных зубов, так и у зубов постоянных, зачатки закладываются уже во время внутриутробной жизни, а именно в удлиненных отростках зубной полоски под эмалевыми органами молочных зубов. Зачатки постоянных зубов располагаются ближе к языку, чем зачатки молочных.

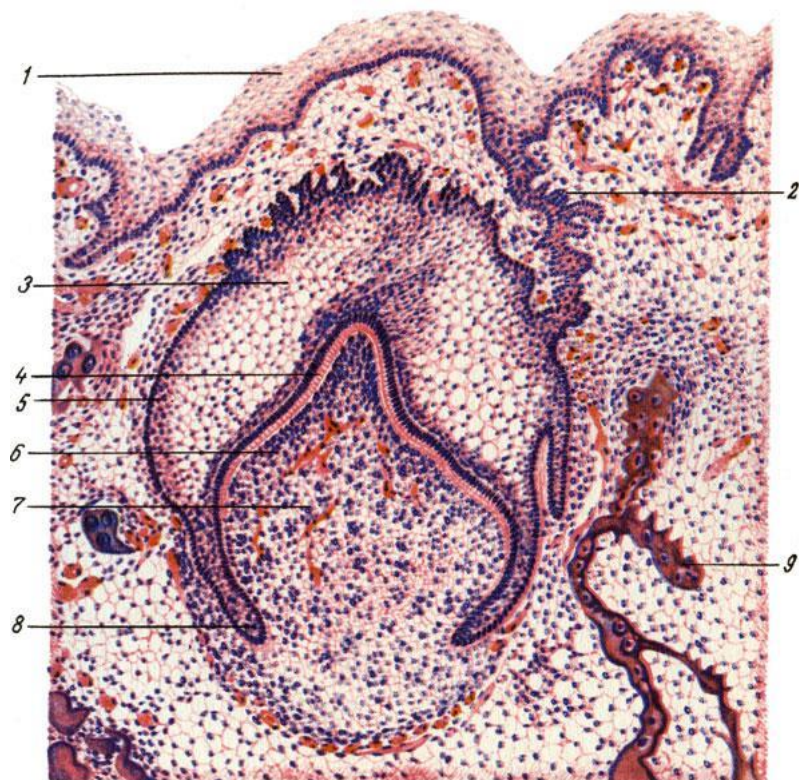
Таким образом, человек является существом с двумя последовательными сменами зубов – *дифидодонтом*. Первая, так называемая молочная (лактальная) смена сохраняется только в детском возрасте и в процессе созревания замещается дефинитивной сменой зубов, то есть постоянными, или перманентными, зубами.

Молочных зубов у человека 20. Сначала прорезаются медиальные нижние резцы, а именно на 6 – 8-ом месяце внеутробной жизни, когда ребенок уже в состоянии принимать более твердую пищу, чем материнское молоко. Полного развития молочная дентиция достигает к концу второго года жизни. Перед прорезыванием второй, перманентной дентиции корни молочных зубов разрушаются под действием остеокластов, а оставшиеся коронки вытесняются прорезывающимися постоянными

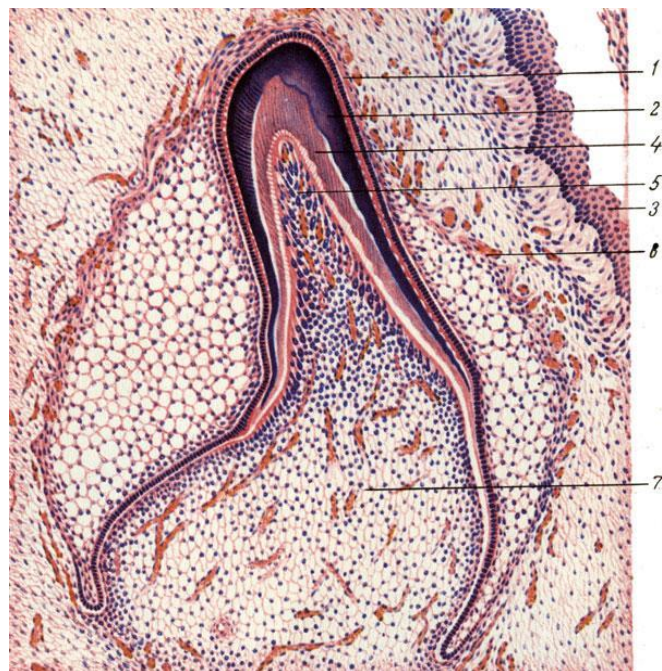
зубами. Сначала прорезывается первый большой коренной зуб (моляр), который является двадцать первым зубом.

Сроки прорезывания постоянных зубов (возр.)





Зачаток зуба в периоде дифференцировки (эмбрион человека 3 1/2 месяцев): 1 — эпителий полости рта, 2 — зубная пластинка, 3 — пульпа эмалевого органа, 4 — внутренние клетки эмалевого органа, 5 — наружные клетки эмалевого органа, 6 — слой одонтобластов. 7 — зубной сосочек, 8 — край эмалевого органа, 9 — костная альвеола



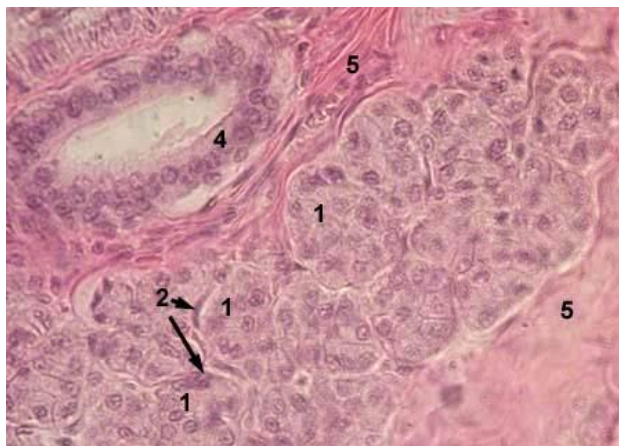
Зачаток верхнего резца в период гистогенеза (эмбрион человека 5 месяцев): 1 — адамантобласты, 2 — эмаль, 3 — эпителий полости рта, 4—дентин, 5 — слой одонтобластов, 6 — кровеносные сосуды зубного мешочка, 7 — зубной сосочек (окраска гематоксилин-эозином, по Л. И. Фалину).

Развитие слюнных желез

Большие слюнные железы, открывающиеся в ротовую полость, закладываются в течение второго лунного месяца из эпителиальной выстилки переднего отдела полости рта и, таким образом, имеют эктодермальное происхождение. Сначала они закладываются в виде прочных эпителиальных канатиков, которые врастают в субэпителиальную мезенхиму, где и начинают разветвляться. На концах этих канатиков образуются утолщения как зачатки будущих ячеек. Лишь несколько позже в этих канатиках происходит образование просвета, возникновение секреторных трубочек и ячеек, а также системы выводных канальцев. Мезенхима окружающей среды образует вокруг всей железы соединительнотканную капсулу, врастая между отдельными дольками железы в виде рыхлой интерстициальной ткани. Полная дифференцировка желез наступает вскоре после рождения ребенка.

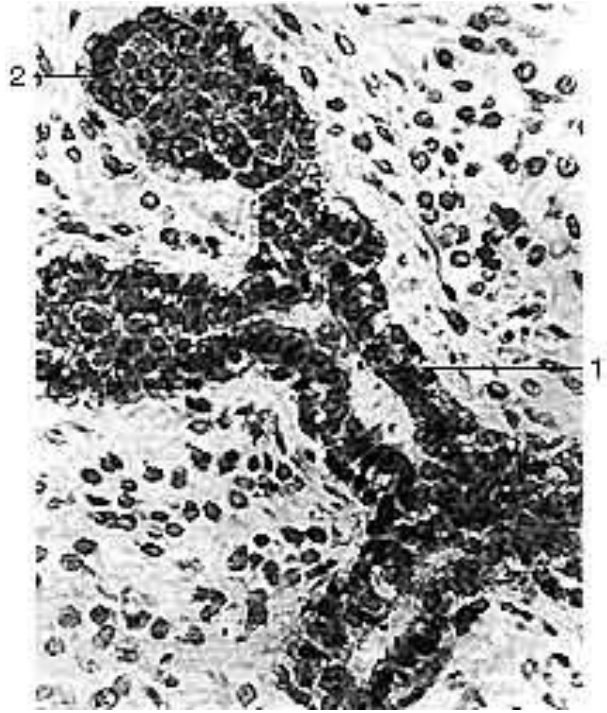
Околоушная слюнная железа. Возникает из эпителия ротовой полости в отделе первичных уголков рта, где сначала образуется эпителиальная борозда, которая позднее замыкается в трубочку, располагающуюся в мезенхиме. Эта трубочка является зачатком выводного протока околоушной железы. Она растет в мезенхиме щек по направлению к наружному уху, где из нее сначала образуются плотные эпителиальные узлы. В результате их разветвления, а позднее и образования просвета, формируется секреторная часть железы, а из протока околоушной железы возникает выводной проток, открывающийся в преддверие рта. Аденомеры

околоушной железы постепенно расчлняются, разветвляются и в них образуются просветы. Иногда от протока околоушной железы отщепляется небольшой добавочный околоушной слюнной проток, из которого может возникнуть добавочная околоушная железа.



1 - белковые концевые отделы, 2 - вставочный выводной проток, 3 - исчерченный выводной проток, 4 - междольковый выводной проток, 5 - междольковая соединительная ткань

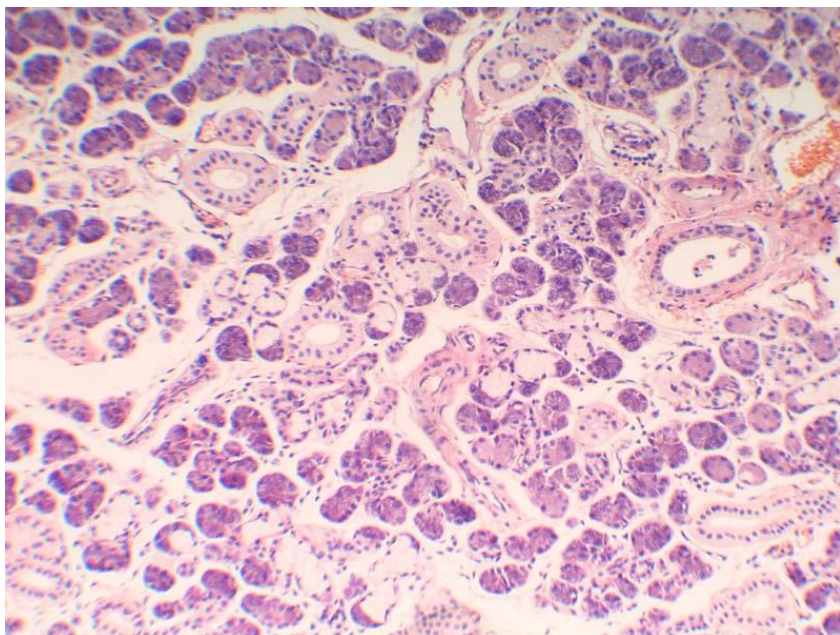
Поднижнечелюстная железа – возникает в виде эпителиального желобка в пространстве между закладкой языка и нижней челюсти (в альвеолярно – язычной борозде). Каудальный конец желобка очень скоро отделяется от эпителия и прорастает к нижней челюсти, где начинает ветвиться на железистые аденомеры. После образования просвета желобок превращается в выводной проток, который открывается по бокам уздечки языка в ротовую полость.



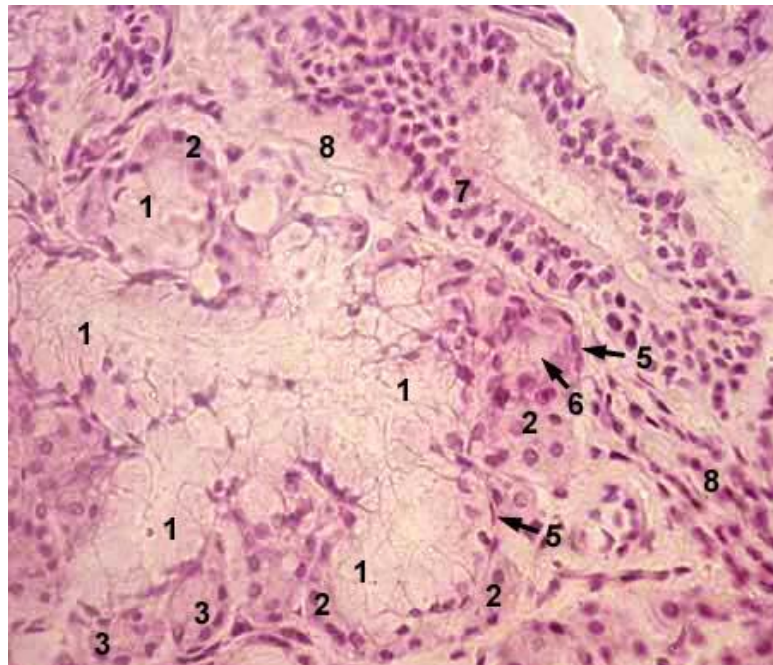
Выводные протоки и концевые отделы подчелюстной слюнной железы.

Плод длиной 44 мм.

1 - выводной проток; 2 - концевой отдел.



Подъязычная железа. Закладки подъязычной слюнной железы возникают на восьмой неделе в виде нескольких плотных узлов, врастающих в мезенхиму в области щели, находящейся между зачатком языка и нижней челюсти. Они располагаются латеральнее зачатков поднижнечелюстных слюнных желез. Из одного эпителиального узла формируется большая подъязычная слюнная железа с протоком, открывающимся латеральнее выводного протока поднижнечелюстной слюнной железы. Из остальных узлов образуются малые подъязычные слюнные железы.



1 - слизистая часть смешанного конечного отдела, 2 - белковая часть смешанного конечного отдела (белковое полулуние), 3 - белковый конечной отдел, 5 -миоэпителиальные клетки, 6 - вставочный выводной проток, 7 - междольковый выводной проток, 8 - междольковая соединительная ткань

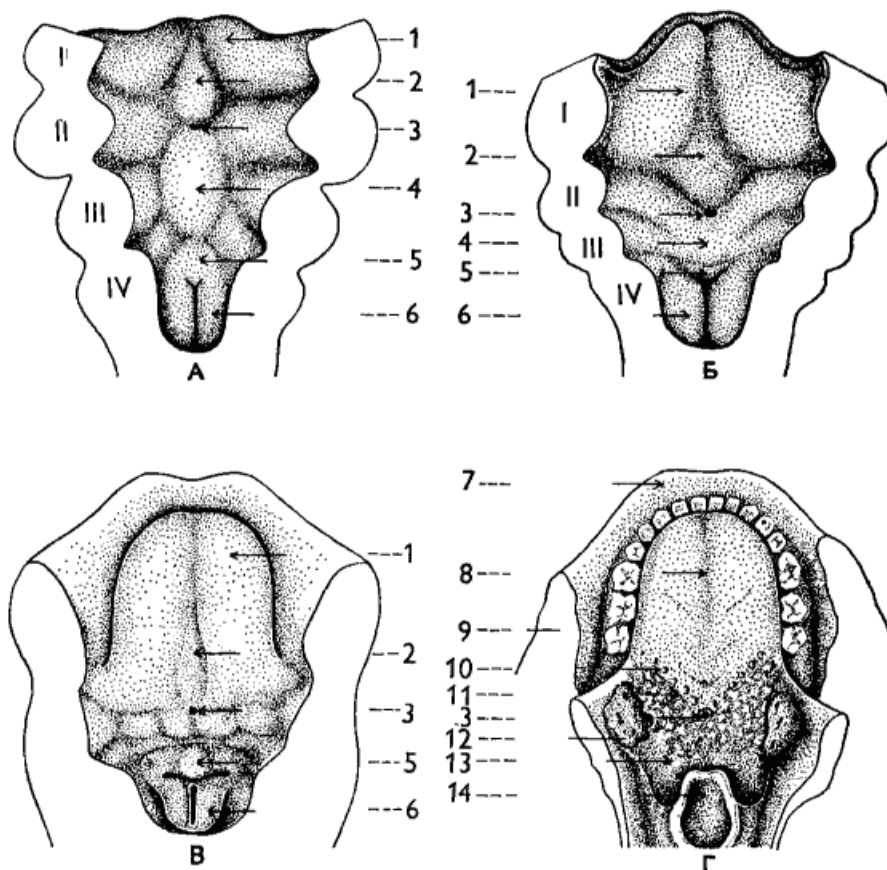
Малые железы ротовой полости (губные, щечные, небные) возникают из малых эпителиальных узелков в месте окончательной локализации этих желез приблизительно на третьем месяце развития.

Развитие языка.

Язык развивается из двух зачатков, различных по своему происхождению. Верхушка и тело языка возникают из эктодермальной части дна ротовой полости, то есть из эпителия, располагающегося перед местом отхождения фарингеальной перепонки, в то время как корень языка имеет энтодермальное происхождение и развивается из вентральной стенки глоточной кишки. Эти закладки наблюдаются уже у четырехнедельного эмбриона.

Передняя закладка располагается на внутренней поверхности вентральной стороны обеих соединенных частей первой жаберной дуги. Она состоит из трех бугорков. Два из них располагаются парно, с левой и правой стороны на внутренней поверхности правого и левого нижнечелюстных отростков. Они называются правым и левым язычными бугорками. Несколько каудальнее по средней линии между ними располагается третий – средний язычный бугорок. Развитие этих бугорков обуславливается накоплением мезенхимы под поверхностным эпителием.

Между обоими элементами обоих зачатков языка начинается процесс, ведущий к их сращению и взаимному слиянию. Боковые язычные бугорки передней закладки языка, срастаясь вместе, заключают между собой непарный бугорок. Благодаря этому возникает единое тело языка.



Развитие языка.

Вид изнутри на основание глоточной области и части первичной ротовой полости после удаления дорсального отдела.

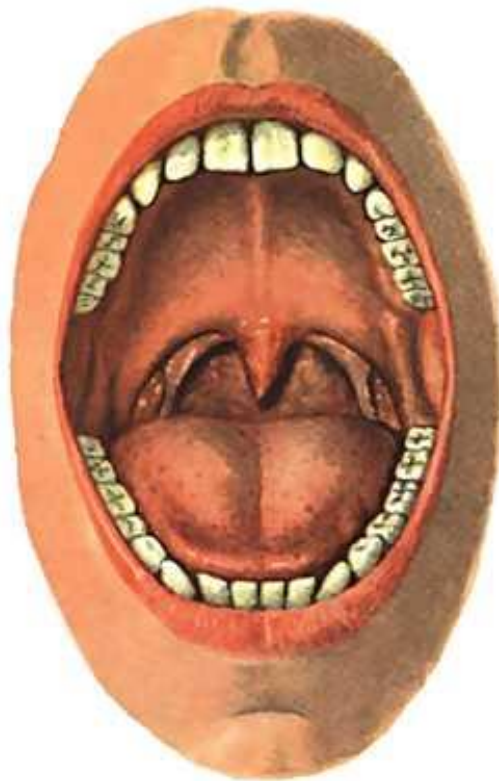
А — зародыш в возрасте около пяти недель, Б — шестинедельный зародыш, В — соотношения у взрослого, Г — семинедельный зародыш, 1 — язычный боковой бугорок 2 — язычный средний бугорок (непарный бугорок), 3 — слепое отверстие, 4 — сорула, 5 — закладка надгортанника, 6 — черпаловидные бугорки, 7 — нижняя губа, 8 — срединная борозда языка 9 — плоскость среза, 10 — желобовидные сосочки, 11 — пограничная борозда, 12 — небная миндалина, 13 — корень языка с язычной миндалиной, 14 — надгортанник.

Задняя закладка языка и примыкающие к ней боковые отделы второй и третьей жаберных дуг, утолщаются и срастаются в единый корень языка, обе закладки, передняя и задняя, затем соединяются вместе. В месте их соединения сохраняется желобок в виде латинской буквы V – конечная борозда языка. Вокруг этой борозды в эпителии развиваются желобоватые сосочки, имеющие энтодермальное происхождение.

Единая закладка языка, возникшая в результате соединения переднего и заднего зачатков, растет, утолщаясь, затем в длину и ширину. Язык имеет сложную систему иннервации, что объясняется тем, что он развивается из материала нескольких жаберных дуг, каждая из которых иннервируется своим собственным нервом.

Сосочки языка образуются на поверхности слизистой уже в третьем месяце развития. Желобоватые сосочки обособляются от эпителия в течение четвертого месяца развития. Одновременно с ними возникают эбнеровы железы языка. Приблизительно на восьмой неделе развития в эпителии языка уже наблюдается возникновение зачатков вкусовых почек или бокалов.

Язычная миндалина развивается в закладке корня языка приблизительно на пятом месяце благодаря тому, что в его мезенхиму мигрируют лимфоциты.



Развитие кишечной трубки.

Если смотреть на продольный разрез человеческого эмбриона в возрасте приблизительно четырех недель и на модель его желудочно-кишечного тракта, то видно, что в данной стадии развития первичный кишечник имеет, в общем, прямую конфигурацию за исключением умеренного искривления, соответствующего искривлению всего тела, а также изгиба, в котором каудальный конец кишечной трубки загибается в хвостовой конец зародыша. В диаметре просвета кишечной трубки еще не наблюдается значительных отклонений, за исключением веретенообразного расширения, представляющего закладку желудка, и менее значительного расширения, представляющего закладку желудка, и менее значительного расширения в области задней кишки, называемого клоакой. Средний отдел кишки еще сообщается через сравнительно широкое отверстие с энтодермой желточного мешка.

На последующих стадиях развития происходят сложные изменения, касающиеся как самой кишечной стенки, так и ширины просвета и хода кишечной трубки. В результате этих просветов формируются отдельные части переваривающего отдела пищеварительной трубки и большой железы брюшной полости.

Пищевод. Прямым продолжением каудальной части фарингеальной кишки является трубковидная закладка пищевода. Пищеводная трубка растет в длину, однако удлиняется незначительно. Приблизительно на шестой неделе развития стенка пищевода становится двухслойной. Его закладка располагается в широкой полосе мезенхимы висцерального мезобласта в области будущего средостения.

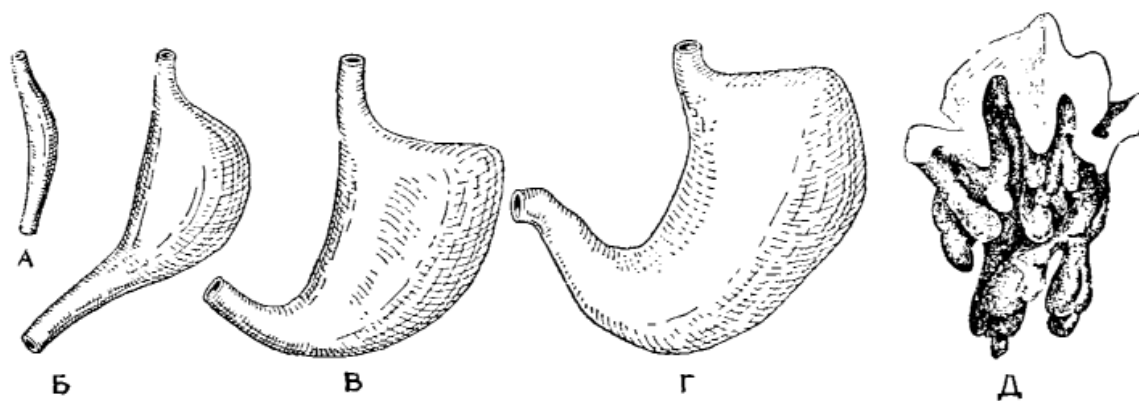
Двухслойный эпителий пищевода впоследствии превращается в типичный складчатый плоский эпителий. Пищеводные железы

закладываются, начиная приблизительно с четвертого месяца, а первоначально круглый просвет пищевода приобретает звездчатый на поперечном разрезе вид. Соединительнотканые и мышечные элементы пищеводной стенки развиваются из окружающей мезенхимы.

Желудок. Трубка пищевода каудально переходит в веретенообразный мешок, расширение кишечной трубки, являющийся закладкой желудка, как это можно наблюдать у четырехнедельного эмбриона. Закладка желудка фиксируется к дорсальной стенке тела посредством дорсальной брыжейки желудка, а к вентральной – посредством вентральной брыжейки.

Вся закладка желудка растет в длину, причем сравнительно больше удлиняется ее дорсальная стенка, благодаря чему мешкообразный желудок искривляется таким образом, что возникает обращенная дорсально большая кривизна желудка, а малая кривизна, обращенная вентрально, отстает в росте. Все процессы роста обуславливают поворот желудка приблизительно на 90 градусов по часовой стрелке направо.

Приблизительно на седьмой неделе развития положение желудка изменяется также в том отношении, что весь орган, вместе с закладкой сердца и легких смещается несколько вниз. На третьем месяце развития эпителий закладки желудка начинает пролиферировать в окружающую мезенхиму, сгущенную вокруг кишечной трубки, а на четвертом месяце из первоначально плотных эпителиальных тяжей образуются желудочные железы. Мускулатура и соединительнотканые компоненты желудочной стенки возникают из мезенхимы висцерального мезобласта.



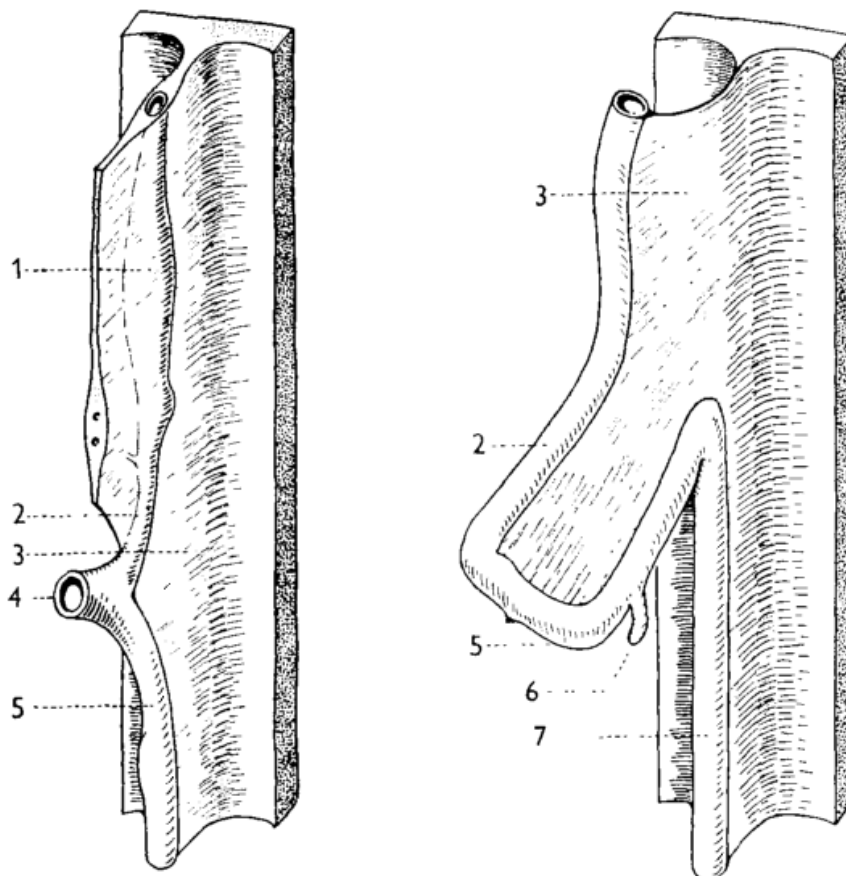
Развитие формы и положения желудка (А—Г) и модель развития желудочных желез (Д) (по Арею).

Кишечник. У четырехнедельного эмбриона кишка, начиная от желудка и вплоть до клоаки, представляет собой простую трубку, характеризующуюся на всем своем протяжении почти одинаковой шириной просвета, в которой отдельные участки кишечной трубки еще отчетливо не распознаются. Исключение составляет двенадцатиперстная кишка, которая уже на данной стадии характеризуется тем, что из ее энтодермальной стенки исходят закладки печени и поджелудочной железы. Вентральная стенка кишки в определенном объеме еще открыта в кишечном пупке в желточный мешок.

Двенадцатиперстная кишка представляет собой сначала ровную трубку, являющуюся продолжением желудка. На этой трубке позже возникает обращенная в вентральном направлении петля, которая при ротации кишечной трубки поворачивает направо. Из вентральной стенки выступает эпителиальная закладка печени, из дорсальной стенки – закладка дорсальной поджелудочной железы.

Остальные части кишечника, лежащие ниже двенадцатиперстной кишки, образуют первичную кишечную петлю, располагающуюся в сагиттальной плоскости. Она представляет собой обычный изгиб кишки, выпуклость которой, вначале умеренная, а со временем все более выраженная, обращена к кишечному пупку, причем от нее отходит пупочно-

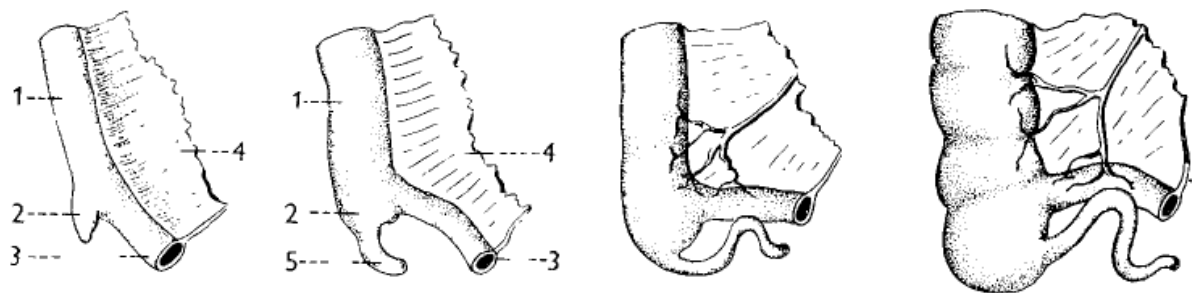
кишечный проток. Это так называемая первичная пупковая петля кишечника, которая имеет два плеча. Одно плечо проходит краниально от устья пупочно-кишечного протока, а второе – каудальнее него. В каудальном направлении плечо идет вниз и одновременно к задней стенке тела, открываясь, наконец, в мешкообразное расширение клоаки, которая в данной стадии посредством передней перегородки уже начинает делиться на более дорсальную, прямокишечную часть и более вентральную – мочеполовую. Каудально подвздошно-ободочное плечо переходит в прямокишечный отдел клоаки, который впоследствии превращается в прямую кишку. Пупочно-кишечный проток со временем полностью отделяется от кишки и облитерируется при одновременном замыкании вентральной стенки кишки и вентральной стенки тела.



Схематическая модель первичной кишечной петли.

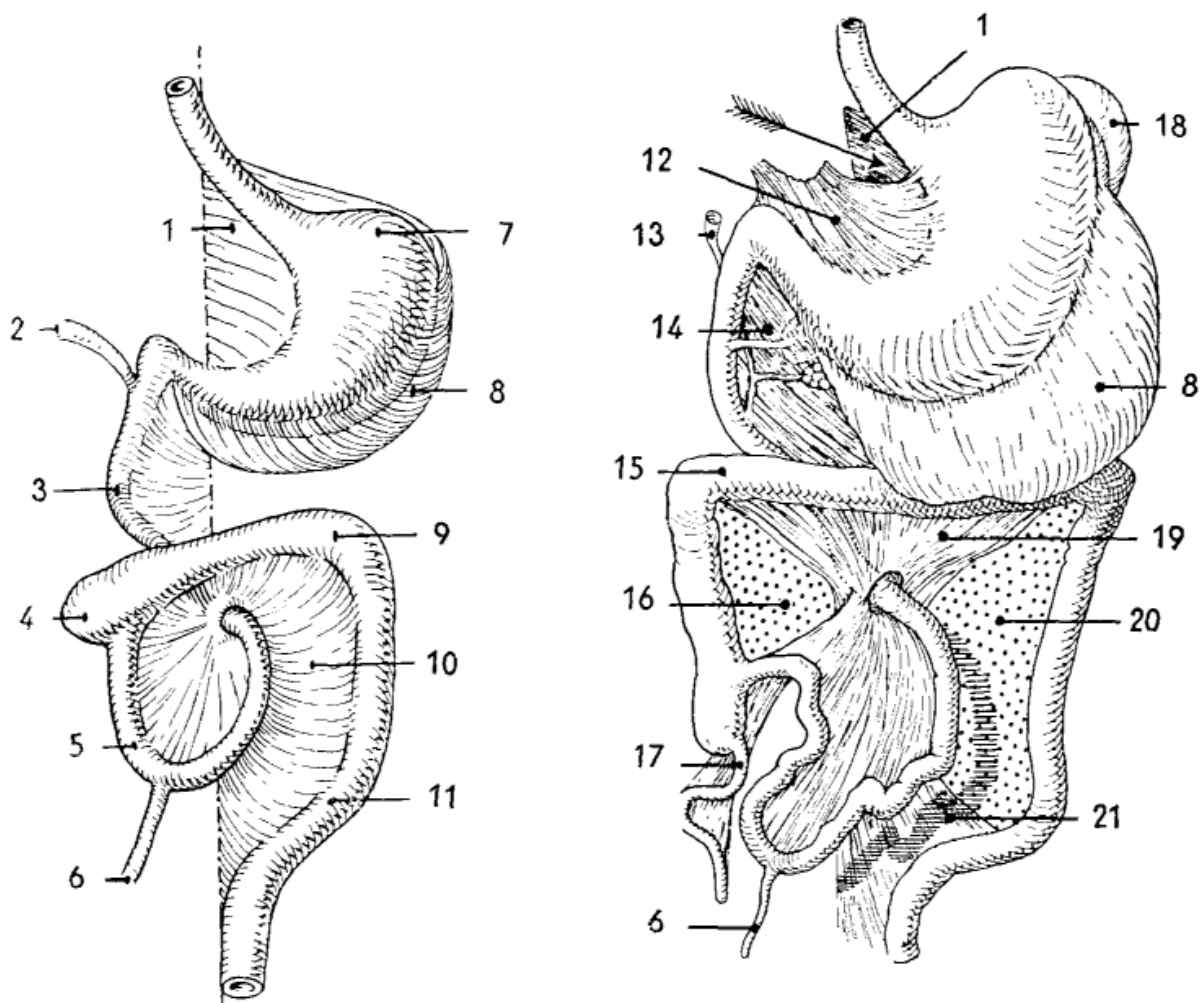
1 — закладка желудка, 2 — краниальное, тоще-подвздошное плечо, 3 — дорсальная брыжейка, 4 — пупочно-кишечный проток, плоскость среза, 5 — каудальное подвздошно-ободочное плечо, 6 — закладка червеобразного отростка, 7 — закладка толстой кишки.

В течение третьего месяца на подвздошно-ободочном плече пупочной петли образуется умеренное утолщение, которое является закладкой будущей слепой кишки. Закладки слепой кишки вырастает в конусообразный отросток и впоследствии смещается на правую сторону брюшной полости. Вся закладка кишечника затем начинает интенсивно расти в длину, особенно его тоще-подвздошное плечо, в результате чего наступают существенные изменения его расположения. Область тонкой кишки начинает интенсивно расти, в то время как отдел будущего толстого кишечника сравнительно отстает в росте. Длина кишки значительно увеличивается и она начинает укладываться в петли, образуя сначала три, а затем семь кишечных петель. Эти петли не помещаются в брюшной полости, и поэтому они проникают в экзоцелом. Таким путем образуется так называемая физиологическая пупочная грыжа. Приблизительно на десятой неделе объем брюшной полости вновь сравнительно увеличивается, и кишечные петли постепенно возвращаются в абдоминальную полость (физиологическая пупочная грыжа исчезает).



Развитие слепой кишки и червеобразного отростка.

1 — восходящая часть ободочной кишки, 2 — закладка слепой кишки, 3 — подвздошная кишка и ее вход в толстую кишку, 4 — брыжейка ободочной кишки, 5 — червеобразный отросток.



Развитие кишечного тракта и брыжейки (по Коллману),

1 — дорсальная брыжейка желудка, 2 — печеночный проток, 3 — двенадцатиперстная кишка и брыжейка двенадцатиперстной кишки, 4 — слепая кишка, 5 — тонкая кишка с брыжейкой, 6 — пупочно-кишечный проток, 7 — большая кривизна желудка, 8 — сальниковая сумка, 9 — ободочная кишка, 10 — брыжейка ободочной кишки, 11 — сигмовидная кишка, 12 — печеночно-желудочная часть малого сальника (печеночно-желудочная связка). 13 — желчный проток, 14 — брыжейка двенадцатиперстной кишки, 15 — поперечная часть ободочной кишки, 16 — брыжейка восходящей части ободочной кишки, приросшая к дорсальной стенке, 17 — червеобразный отросток, 18 — селезенка, 19 — брыжейка поперечной части ободочной кишки, 20 — брыжейка нисходящей части ободочной кишки, приросшая к дорсальной стенке, 21 — брыжейка сигмовидной кишки. Стрелка обозначает вход в сальниковую сумку.

Перистальтические движения желудка появляются приблизительно на четвертом месяце. Начиная с четвертого месяца, в просвете кишечника накапливается зеленовато — черная кашеобразная масса, так называемый меконий. Меконий обычно выделяется из желудочно-кишечного тракта на третий или четвертый день после родов. Поскольку до рождения в кишечном просвете плода бактериальная флора отсутствует, то его

содержимое является стерильным. Однако сразу же после рождения в желудочно-кишечный тракт новорожденного проникают бактерии.

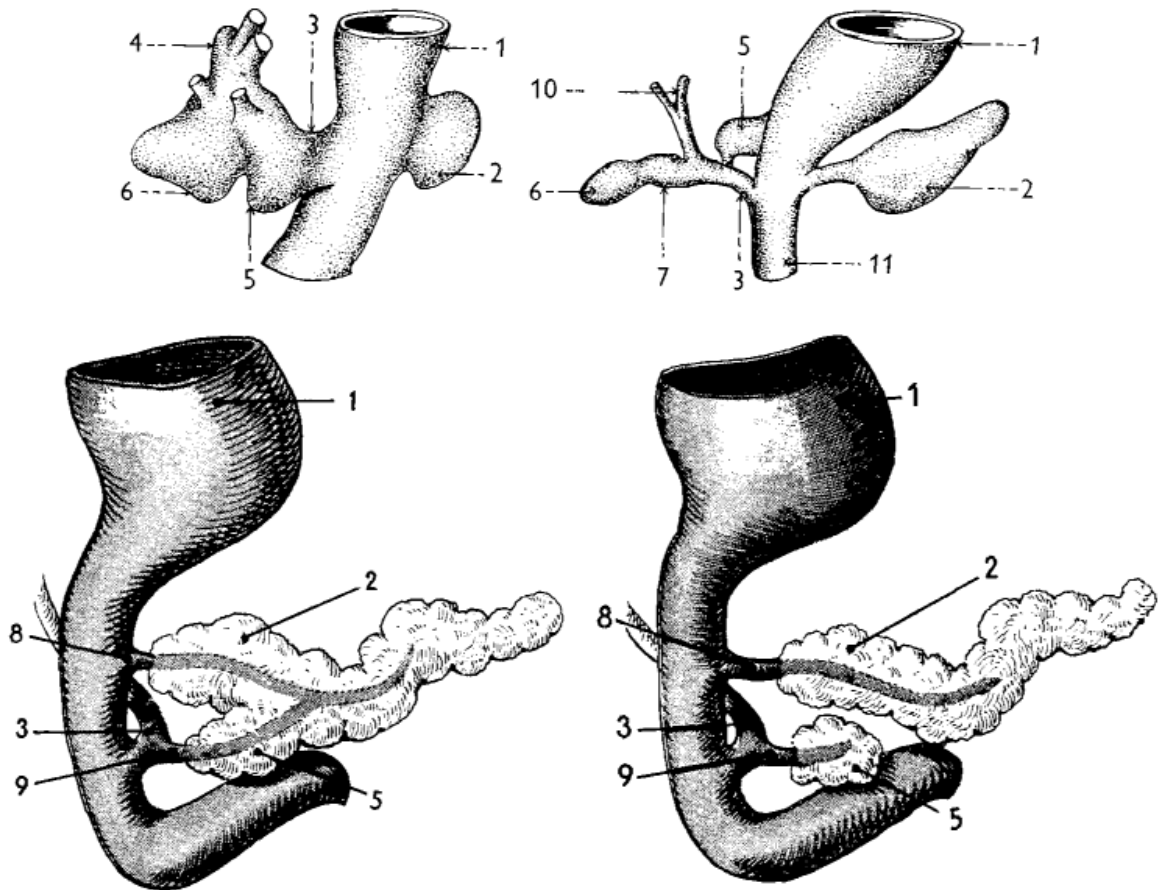
Печень. Печень закладывается в конце первого месяца эмбрионального развития в виде небольшого выпячивания энтодермы кишечной трубки в месте будущего развития двенадцатиперстной кишки. Закладка печени постепенно увеличивается и вместе с кишечником смещается в каудальном направлении. Растущая и делящаяся печень изгибается затем дорсальнее закладки двенадцатиперстной кишки, врастая между двумя плечами в дорсальный отдел полости тела и в виде латинской буквы U окружая спереди кишечную трубку. Таким образом, закладка печени делится на две первичные доли. Окончательная конфигурация печени возникает позже. Хвостовая доля образуется приблизительно на шестой неделе, а квадратная обособляется при отделении желчного пузыря от закладки печени. Начиная с конца второго месяца, левая доля печени сравнительно уменьшается, а на боковой поверхности отчасти также и атрофируется. Правая доля продолжает интенсивно расти, занимая при этом значительную часть брюшной полости плода и выпячивая вентральную стенку тела. На третьем месяце развития она почти, что достигает паховой области.

Уже на ранней стадии развития от каудальной части печеночного узла отделяется закладка желчного пузыря. Желчь в нем начинает накапливаться приблизительно с конца третьего месяца.

Интерстициальная соединительная ткань печени образуется из мезенхимы, в которую врастает закладка печени в процессе своего развития. В течение первого месяца в мезенхиме происходит образование кровяных островков и первичных клеток крови, которое, однако, превращается в более поздние месяцы. Из поверхности вентральной брыжейки двенадцатиперстной кишки образуется перитонеальное покрытие печени.

Поджелудочная железа. Из энтодермальной стенки двенадцатиперстной кишки в конце первого месяца начинают развиваться два эпителиальных узла, которые являются закладками поджелудочной железы. Дорсальный зачаток поджелудочной железы растет сравнительно быстрее и в виде плотных эпителиальных балок и узлов проникает в мезенхиму дорсальной брыжейки желудка и брыжейки двенадцатиперстной кишки. Приблизительно на шестой неделе закладка представляет собой вытянутое плотное образование, посередине которого проходит центральный проток. Вентральная поджелудочная железа сравнительно меньше и посредством своей соединяющей ножки связана с зачатком желчного протока, который выходит из печени и удлиняется.

На седьмой неделе развития обе закладки поджелудочной железы прочно срастаются между собой. При этом из дорсальной поджелудочной железы образуются ее тело и хвост, а из вентрального зачатка возникает самая большая ее часть – головка поджелудочной железы. Соединение этих частей происходит настолько прочно, что на поджелудочной железе взрослого человека уже невозможно распознать обе первоначальные закладки.



Схематические модели развития печени и поджелудочной железы.

1 — желудок, 2 — дорсальная поджелудочная железа, 3 — желчный проток, 4 — закладка печени, 5 — вентральная поджелудочная железа, 6 — закладка желчного пузыря, 7 — пузырьный проток, 8 — малый проток поджелудочной железы (Санторини), 9 — большой проток поджелудочной железы (Вирсунги), 10 — печеночный проток, 11 — двенадцатиперстная кишка.

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.

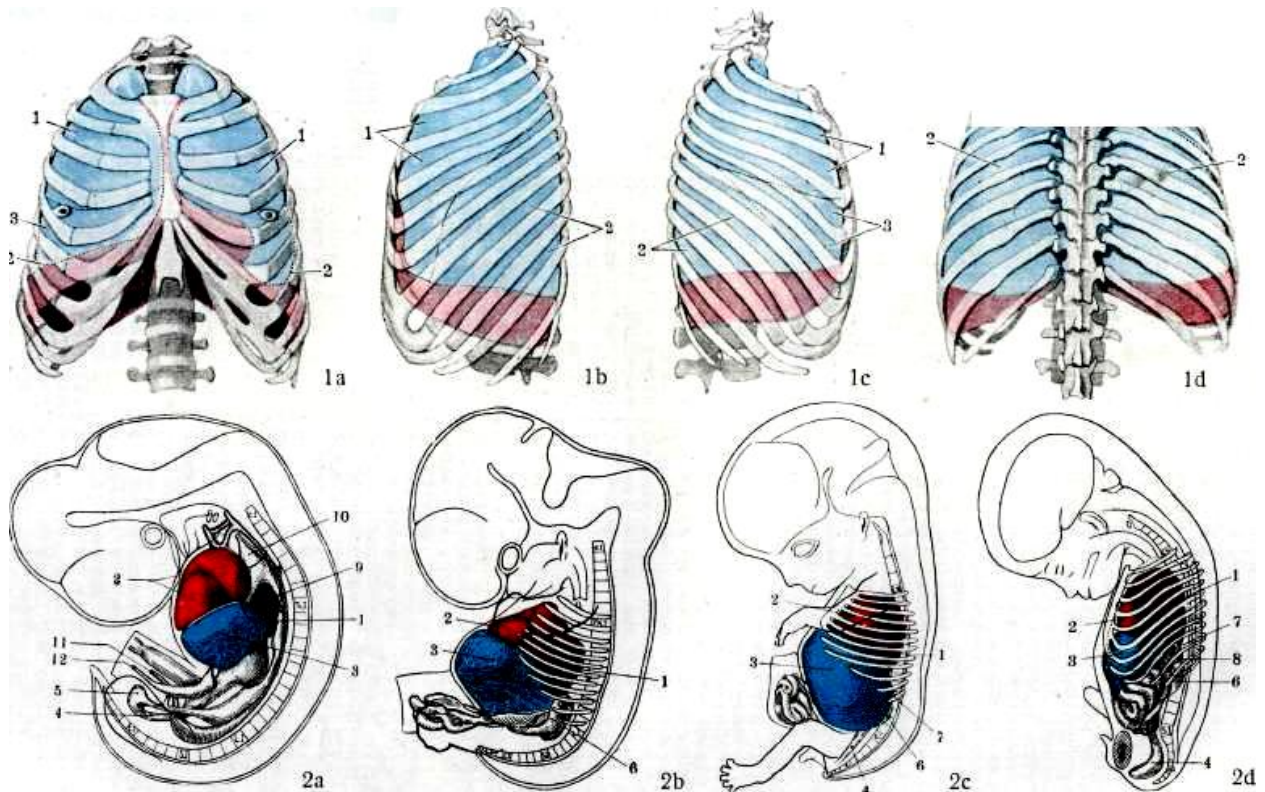
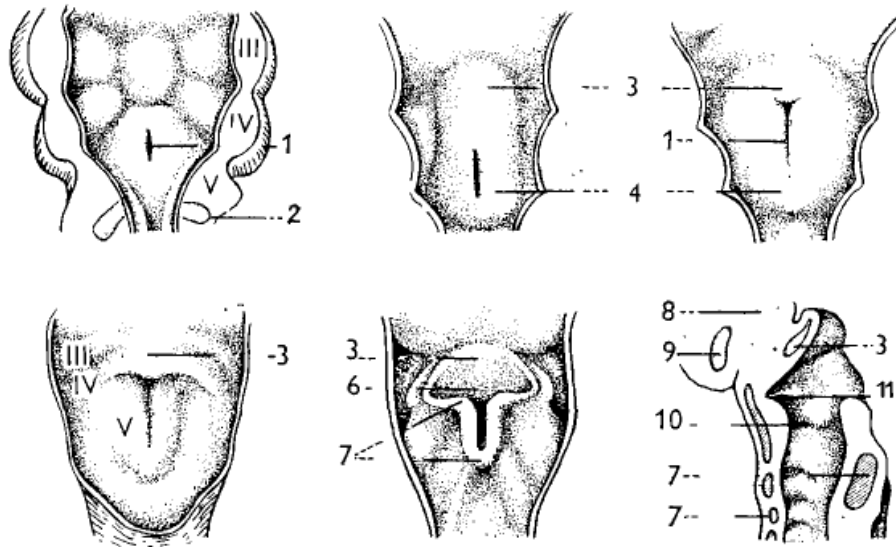


Рисунок 1 а—d. Соотношение междолевых борозд и краев легких к грудной стенке; 1— верхняя доля; 2— нижняя доля; 3—средняя доля.

Рисунок 2. Эмбриональное развитие легких в соотношении с другими органами: 1—легкое, 2—сердце, 3—печень, 4—rectum; 5—клоака; 6 в рис. а и б- мочевая система, в рис. с и d—почка, 7—селезенка, 8—надпочечник, 9-v. cardinalis, 10— v. jugularis, 11—a. umbilicalis, 12- v. umbilicalis; а, б, с и d—эмбрионы 11 мм/, 17 мм/, 31 мм/, 65 мм.

Дыхательные органы возникают в результате выпячивания из вентральной стенки энтодермальной трубки первичной кишки. Закладка дыхательных органов вырастает в более краниально расположенный отдел полости тела, из которого впоследствии образуется плевральная полость. Развитие органов дыхания начинается приблизительно в конце четвертой недели. Их первая закладка возникает в месте нижней границы глоточной кишки, сразу же под последней жаберной бороздой. В этом месте из вентральной стенки кишки, перед кишечной трубкой выпячивается наружу эпителиальный бугорок, который затем каудально удлиняется. На каудальном конце гортанно-трахеальной закладки уже на четвертой неделе образуется расширение, которое является закладкой бронхов и всего разветвления бронхиального дерева легких. Первоначально единый концевой мешок легочной закладки с двумя боковыми выпячиваниями делится на две закладки первичных бронхов и первичных легочных долей.

Область первичного гортанного входа и первичного надгортанника начинает формироваться на краниальном конце гортанно-трахеальной закладки. Она находится на внутренней поверхности вентральной стенки фарингеальной кишки, между четвертой и пятой жаберными дугами, непосредственно под закладкой языка. Каудальным продолжением эпителиальной трубки гортани является трубка, представляющая собой закладку трахеи. Трахея заканчивается разветвлениями первичных бронхов и легочных альвеол. Закладка трахеи, располагаясь перед закладкой пищевода, удлиняется каудально, а ее просвет расширяется. Сгущенная мезенхима около вентральной и боковых стенок трахеи утолщается, и из нее дифференцируются гиалиновые хрящи трахеальных колец. В дорсальной области из мезенхимы возникают пучочки гладких мышц и соединительнотканые компоненты трахеальной стенки. Хрящевидные кольца развиваются в конце второго месяца.



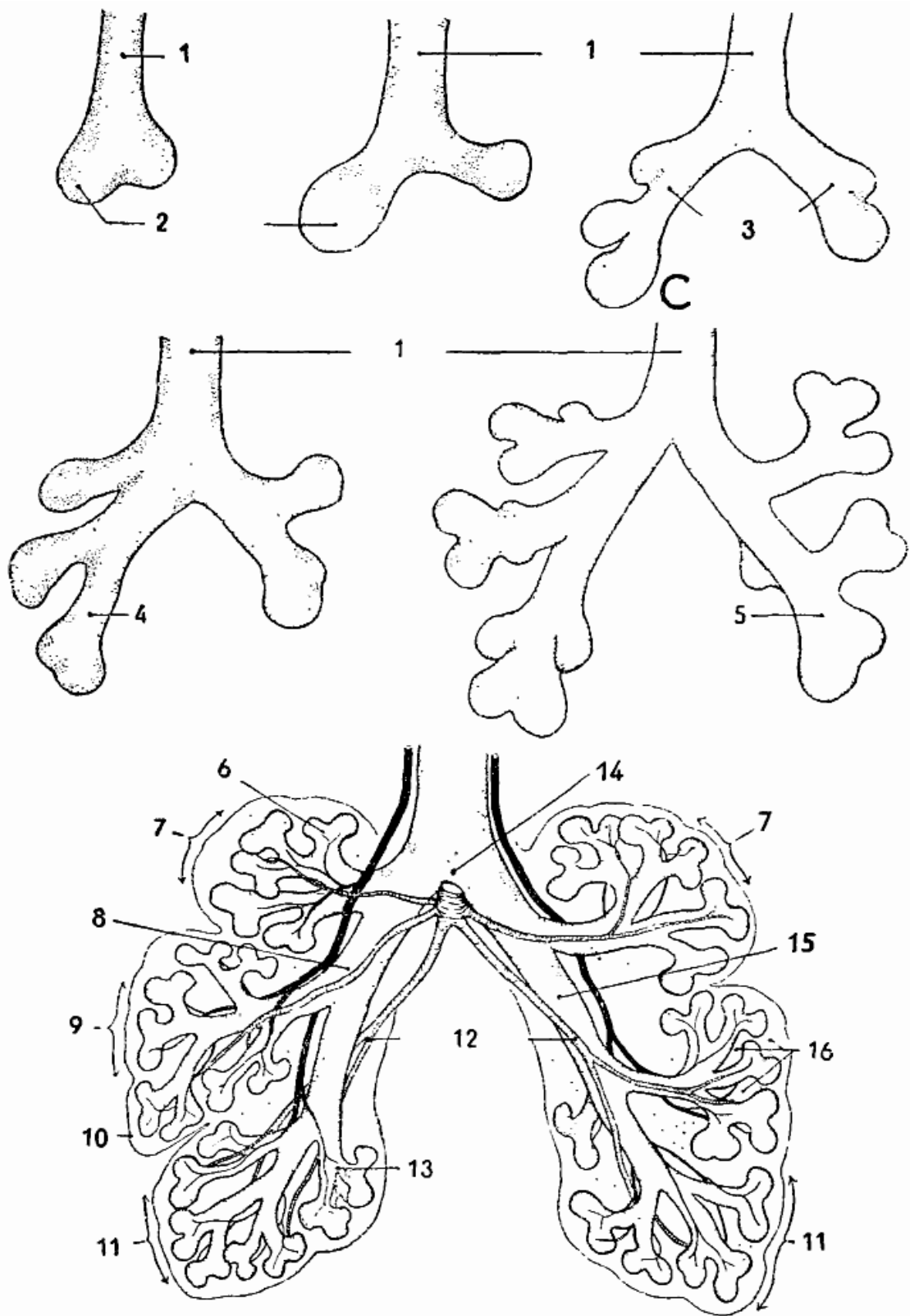
Развитие гортани

Область входа в гортань у восьми-десятидневного человеческого зародыша, вид сзади. На последнем рисунке изображен сагиттальный разрез гортани новорожденного.

1 — шель гортано-трахеального входа, 2 — легочный мешочек, 3 — надгортанник, 4 — черпаловидные бугорки, 5 — голосовая связка, 6 — вход в гортань, 7 — хрящи гортани, 8 — язык, 9 — подъязычная кость, 10 — голосовая складка, 11 гортанный желудочек и желудочковая складка.

Трахеальные железы закладываются в конце четвертого месяца в виде отростков эпителия, которые разветвляются в окружающей мезенхиме трахеальной стенки, а позже в них образуется просвет.

Обе закладки бронхов, а также зачатки правого и левого отделов легких вырастают из каудального конца трахеальной трубки и проникают в окружающую мезенхиму спланхноплевры, образующую здесь дорсальный мезопульмонум. Их дальнейшее развитие и рост происходит затем ассиметрично.



Развитие бронхиального дерева и легких

1 — трахея, 2 — легочный мешочек, 3 — первичный бронх, 4 — правый главный бронх, 5 — левый главный бронх
 6 — верхушечный бронх, 7 — верхняя доля легких, 8 — правый бронх, 9 — средняя доля легких, 10 — закладка висцерального листка плевры, 11 — нижняя доля легких, 12 — легочные вены, 13 — сердечный бронх, 14 — вилочковое раздвоение трахеи, 15 — левый бронх, 16 — мезенхима легочной стромы.

На втором месяце развития из правого первичного бронха вырастают два идущих латерально отростка, таким образом, на правой стороне образуются три закладки основных бронхов, а в связи с этим и закладка для трех правых легочных долей. На левом первичном бронхе возникает только один латеральный бугорок, то есть на левой стороне имеются две закладки основных бронхов, которые одновременно являются зачатками левых легочных долей.

Все пять основных закладок бронхов растут в длину, причем на правой стороне они растут быстрее, чем на левой. По мере роста основные бронхи дихотомически делятся и ветвятся, в связи с чем, вскоре возникает разветвленная закладка бронхиального дерева с веточками, идущими в разные стороны.

В течение седьмого месяца заканчивается формирование основной структуры бронхиального дерева. В мезенхиме, окружающей его веточки, размножаются сосуды, и капиллярная сеть окружает конечные альвеолы. Размножение конечных отделов бронхиального дерева затем продолжается вплоть до рождения плода и даже в первые месяцы после родов. Возникают все новые и новые альвеолярные ходы с конечными альвеолами, которые, однако, в течение внутриутробной жизни находятся в спавшемся состоянии и не содержат воздух.

Сразу же после рождения, при первом крике новорожденного происходит вдох, и легкие наполняются воздухом. Альвеолы расправляются, приобретают губчатую консистенцию и значительно увеличиваются в объеме, заполняя всю плевральную полость. С первым вздохом ребенка легкие всасывают в свои сосуды значительное количество крови, благодаря чему их вес увеличивается.

МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА.

Мочевые и половые органы образуют в анатомическом и генетическом отношении единую систему. Они закладываются из мезодермальной ткани, и лишь в развитии некоторых частей выводных путей принимает участие также энтодерма каудального конца кишечной трубки.

Развитие мочеполовой системы представляет собой сравнительно сложный процесс, причем особенно потому, что при нем возникают стадии, явно соответствующие экскреторным органам филогенетически более низших животных, которые, однако, частично редуцируются или же преобразуются в иные элементы окончательного мочеполового тракта взрослого.

Развитие мочевых органов. Закладка мочевых органов у человека происходит раньше, чем закладка полового аппарата. У человеческого зародыша последовательно закладываются пронефрос, мезонефрос и, наконец, метанефрос.

Все три последовательно сменяющиеся стадии развития образуются из мезодермы, в области между первичными сегментами и латеральными пластинками мезодермы, из так называемых стебельков первичных сегментов, которые поэтому называются также нефротомы. Эта ткань у человека располагается между первичным сегментом и латеральной несегментированной пластинкой мезодермы, то есть в дорсальной мезодермальной выстилке целомической полости (сплахноцеля). В выше расположенных отделах тела она еще сегментируется на отдельные мезодермальные «нефротомы». Именно из этой части происходит закладка пронефроса, наиболее старого в филогенетическом отношении органа, который у человека закладывается в пространстве между вторым и четырнадцатым первичными сегментами. Ниже этой области сегментация

нефротомов вторично исчезает, так что здесь располагается непрерывная (эпителиальная) полоска, называемая нефрогенной бластемой. Из ее части, лежащей между девятым и двадцать шестым первичным сегментом (сомитом), дифференцируется мезонефрос. Из наиболее каудального отдела нефрогенной бластемы, в области между двадцать шестым и двадцать восьмым сомитом, возникает метанефрогенная ткань, которая позднее обособляется от остальной нефрогенной бластемы и образует закладку для дефинитивной почки (метанефроса). Характерными основными элементами всех трех последовательных стадий развития выделительных органов является образование секреторного отдела с сосудистым клубочком, в который приводится кровь для выделения из нее продуктов распада, и образование выводного отдела (примитивного мочеточника), по которому затем отводятся продукты метаболизма.

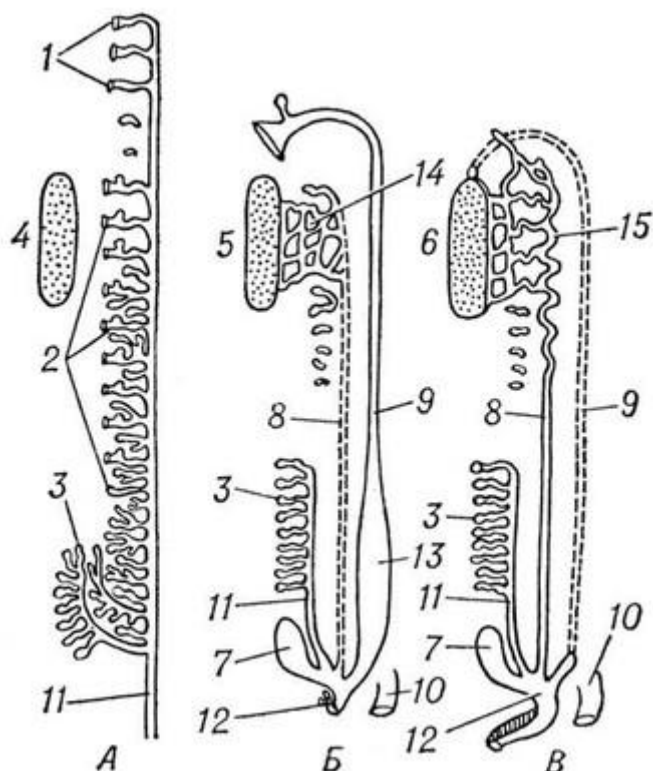


Схема развития мочеполовой системы у высших наземных позвоночных (А — исходная стадия; Б — мочеполовой аппарат самки; В — мочеполовой аппарат самца): 1 — предпочка(пронефрос); 2 — первичная

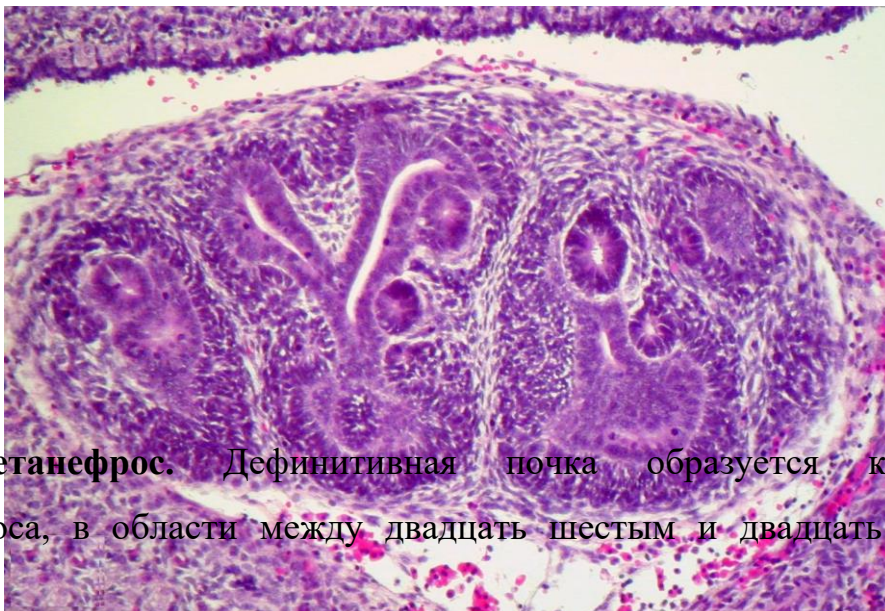
почка (мезонефрос); 3 — вторичная почка (метанефрос); 4 — гонады; 5 — яичник; 6 — семенник; 7 — мочевого пузыря; 8 — вольфов канал; 9 — мюллеров канал; 10 — прямая кишка; 11 — мочеточник; 12 — мочеиспускательный канал; 13 — матка; 14 — придаток яичника (остаток первичной почки); 15 — придаток семенника (видоизмененная первичная почка).

Пронефрос. Первой фазой развития уропоэтических органов является пронефрос, формирующийся очень рано – на третьей неделе развития. У человека пронефрос развивается в недостаточной степени и не способен функционировать. Пронефрос закладывается по обеим сторонам в области между вторым и четырнадцатым первичным сегментом. Пронефросы, располагающиеся более краниально, то есть те, которые образуются первыми, по мере послевательного развития ниже расположенных пронефросов подвергаются постепенно обратному развитию и распадаются, таким образом, к концу первого месяца все образовавшиеся каналы пронефросов исчезают, и по обеим сторонам тела сохраняется только выделительный проток пронефроса. Этот выделительный проток располагается в дорсолатеральных отделах эмбрионального тела, дорсальнее полости тела и проходит в каудальном направлении вплоть до клоаки.

Мезонефрос. В течение четвертой недели в той же области, то есть между первичными сегментами и латеральной мезодермой, однако несколько ниже отдела, в котором произошло образование пронефроса начинается формирование канальцев мезонефроса, то есть первичной почки. Его краниальные отделы сначала отчасти перекрываются с нижележащими канальцами пронефроса. Ткань, из которой возникает мезонефрос, уже не сегментирована на нефротомы. Она представляет собой непрерывную мезодермальную, идущую в краниокаудальном направлении полосу (нефрогенную бластему).

Мезонефрос так же, как и пронефрос, состоит, в сущности, из сосудистого клубочка и из секреторного канальца, S – образно изогнутого. Секреторный каналец посредством соединяющего канальца сообщается с просветом выделительного протока пронефроса. Этот выводной проток затем называется выводным каналом мезонефроса, или вольфовым каналом. При первичной почке нефростом уже не образуется, таким образом, отсутствует непосредственная связь секреторного канальца с жидкостью тела, а сосудистый клубочек перемещается внутрь, к слепому концу канальца.

Увеличивающиеся и расширяющиеся канальцы и гломерулы мезонефроса со временем не помещаются в мезенхиме спинной стороны тела зародыша, и поэтому дорсальная стенка полости тела начинает впячиваться внутрь в виде продольно идущего валика, располагающегося по обеим сторонам тела латеральнее места прикрепления дорсальной брыжейки. Этот валик носит название мочеполовой складки. Вскоре после своего образования мочеполовая складка расчленяется продольным желобком на более латерально расположенную мезонефросную складку, содержащую мезонефрос (вольфово тело), и на более медиальный, располагающийся ближе к месту отхождения дорсальной брыжейки половой валик. Мезодермальный эпителий и находящаяся под ним мезенхима полового валика являются зачатком для половых желез.



Метанефрос. Дефинитивная почка образуется каудальнее мезонефроса, в области между двадцать шестым и двадцать восьмым

сомитом. Ее кора и нефронные элементы развиваются из метанефрогенной ткани, располагающейся в нижнем отделе нефрогенной бластемы. Система выводных канальцев и мочеточник возникают из выпячивания вольфова канала. Секреторные отделы (нефроны) затем посредством соединяющих канальцев соединяются вторично с выводящими путями.

Приблизительно в конце четвертой недели из дорсальной стенки вольфова канала несколько выше того места, где он открывается на латеральной стенке клоаки, по направлению к метанефрогенной ткани, располагающейся дорсальнее него, начинает расти малый отросток. Сначала он растет в дорсальном направлении, а позднее поворачивается краниально. Затем в этом отростке вольфова канала возникает просвет, на своем слепом конце он мешкообразно расширяется. Из этого расширения формируются: почечная лоханка, почечные чашечки, сосочковые протоки и собирательные канальцы, в то время как из более узкой трубочки, отходящей непосредственно от вольфова канала, возникает мочеточник.

Область метанефрогенной ткани, из которой развивается definitiva почка, первоначально располагается между двадцать шестым и двадцать восьмым первичными сегментами (то есть на уровне четвертого и пятого поясничного сегмента). В течение шестой недели в связи с относительно более быстрым ростом туловищной части эмбриона и в связи с его распрямлением закладка почки перемещается кверху, и почка занимает окончательное положение на уровне первого или второго поясничного сегмента, позадибрюшинно и дорсальнее мезонефроса (вольфово тело).

Развитие половых органов. В дорсальной стенке полости тела возле места прикрепления дорсальной брыжейки, в области мезонефроса, образуется мочеполовая складка, которая делится на лежащую латерально складку первичной почки и расположенную медиально половую складку. Из мезодермального эпителия и из утолщенной мезенхимы, расположенной под ним, дифференцируются закладки внутренних органов, которые таким

образом, развиваются на уровне мезонефроса и в процессе развития вступают с ним в узкий контакт.

Область будущих половых желез локализуется в половой складке приблизительно на уровне четвертого и пятого поясничного сегмента, от складки первичной почки и от дорсальной брыжейки она отделяется продольным желобком. Поверхностный мезодермальный эпителий полости тела в этом месте начинает утолщаться и пролиферировать в мезенхиму половой складки, под ее поверхностный слой, в виде клеточных тяжей и полосок, которые, располагаясь в мезенхиме, обособляются от эпителия в виде разбросанных клеточных совокупностей и узелков. Таким образом, закладка половых желез на шестом месяце развития состоит как из поверхностного, так называемого зародышевого эпителия, так и из эпителиальных узелков, расположенных в мезенхимной основе. На этой стадии развития между клетками зародышевого эпителия встречаются крупные, круглые клетки, носящие название первичных половых клеток. Вместе с пролиферирующим зародышевым эпителием эти клетки также попадают в мезенхимную строму закладки половых желез и располагаются здесь между клетками эпителиальных полосок и узелков.

В результате образования всех описанных компонентов (приблизительно на седьмой неделе) внутренние половые органы достигают стадии развития, при которой еще нельзя распознать пол будущей особи. Половые железы носят еще индифферентный характер и не различаются по полу. Для индифферентной стадии развития внутренних половых органов характерны следующие компоненты: две индифферентные половые железы, два вольфова тела, два вольфова выводных канала и два мюллерова канала.

В конце второго и в начале третьего эмбрионального месяца ранее индифферентные стадии развития внутренних половых органов начинают разделяться по женскому или по мужскому виду.

Изменения по мужскому виду.

Закладка половой железы увеличивается и полностью обособляется от окружающих образований. Эпителиальные полосы, вросшие внутрь органа из поверхностного зародышевого эпителия, располагаются радиально, направляясь к месту прикрепления брыжейки половых органов, которая теперь обозначается уже как брыжейка яичка. В месте прикрепления брыжейки под поверхностью закладки семенных желез (яичек) накапливаются эпителиальные клетки, совокупность которых в начальной фазе превращается в сеть плотных, клеточных шнурков – тяжей. После возникновение в них просветов тяжи превращаются в сетевидно связанные каналы – сеть семенной железы, располагающиеся в соединительной ткани средостения семенной железы. В радиальных клеточных полосках, лежащих между их индифферентными эпителиальными клетками, разбросаны крупные первичные половые клетки, которые на данной стадии уже можно называть первичными семенными клетками, или архиспермиоцитами.

Впоследствии каждая первичная клеточная полоса расщепляется на три и даже четыре новые, идущие радиально эпителиальные полоски, которые являются закладкой для семяобразующих канальцев яичек. На периферии органа, под его поверхностью эти полоски извиваются по своему ходу, образуя закладку извитых канальцев.

Мезенхимная основа яичек сгущается по поверхности в соединительнотканную сумку – белочную оболочку яичка. Поверхностный зародышевый эпителий становится плоским и полностью погибает еще во время внутриутробной жизни. Между первичными закладками семяобразующих канальцев из мезенхимы образуются перегородочки, которые, с одной стороны, связаны с соединительной тканью поверхностной белочной оболочки, а с другой стороны, - со скоплением мезенхимы в области средостения семенной железы. Таким образом, весь орган делится на дольки: каждая из них содержит три или четыре извитых

семяобразующих канальца, возникших в результате расщепления из первичной закладки. На поверхности семяобразующих канальцев мезенхима сгущается в собственную перепонку, а остаток мезенхимы между отдельными канальцами дифференцируется в неплотную интерстициальную соединительную ткань. Некоторые мезенхимные клетки, увеличиваясь и закругляясь, превращаются в интерстициальные клетки (клетки Лейдига).

Приблизительно на третьем месяце развития сохранившиеся канальцы мезонефроса, расположенные в области, противоположной средостению яичек, соединяются вторично с канальцами сети семенной железы, преобразуясь далее в выносящие канальцы семенной железы, которые располагаются в головке придатка яичка. Канальцы идущие из более нижнего отдела мезонефроса, не соединяются с сетью семенной железы; заканчиваясь слепо, они продолжают существовать в виде так называемых отклоняющихся канальцев. Их совокупность называется прибавочной частью придатка.

Из верхнего отдела вольфова канала развивается извитой проток придатка, в то время как нижние отделы в процессе изменений по мужскому типу преобразуются в почти что на всем протяжении ровный семявыносящий проток и в семяизвергательный проток, открывающийся в предстательной части мочеиспускательного канала. Непосредственно перед его устьем стенка вольфова канала расширяется в ампулу и из этого расширения выступает закладка для семенных пузырьков. Семенные пузырьки возникают приблизительно в начале четвертого месяца. Мюллеров канал подвергается обратному развитию.

Изменения по женскому виду.

В отличие от развития мужской половой железы совокупности эпителиальных клеточных тяжей, первоначально отходят от

пролиферирующего поверхностного зародышевого эпителия и врастающих внутрь органа, не преобразуются в радиально идущие тяжи, а отстаются в виде диффузно разбросанных полосок и узелков в мезенхимной основе будущего яичника. Между этими эпителиальными клетками разбросаны первичные половые клетки, которые в данном случае называются первичными яйцевыми клетками, или архицитовыми клетками. Приблизительно на восьмой неделе развития в органе распознается более поверхностно расположенное корковое вещество и мозговое вещество, занимающее его центральную часть. Мезенхимная и эпителиальная клеточная масса, берущая начало из мозгового вещества, идет по направлению к двойной складке брыжейки половых органов, давая здесь гомологичное образование, соответствующее сети семенной железы. Брыжейка половых органов в этот период уже называется брыжейкой яичника, которая фиксирует закладку яичника к стенке тела.

В течение третьего месяца развития первичные яйцевые клетки размножаются и превращаются в овогонии. Эти овогонии затем покрываются тонким слоем эпителиальных клеток. В каждом яичке они образуются приблизительно в количестве 140 000.

От поверхностного зародышевого эпителия в корковый слой проникают половые клетки, ткань коры размножается и утолщается. Благодаря этому образуется дефинитивная кора яичников, и орган в целом значительно увеличивается в размерах. На его поверхности из сгущенной мезенхимы образуется соединительнотканый слой – белочная оболочка яичника.

При развитии женских половых органов важную роль играет мюллеров канал. Уже на индифферентной стадии его каудальные концы сливаются в единый маточно-влагалищный канал, из которого возникает шейка матки и значительная часть влагалища. Более краниальные отделы мюллеровых каналов принимают участие в образовании дна матки, которая

по этой причине имеет у некоторых млекопитающих двойное строение (двуорогая матка).

Краниальные отделы мюллеровых каналов не срастаются. Их брюшное воронкообразное устье превращается в абдоминальное отверстие маточной трубы, окаймленной бахромками, а из собственно краниального отдела возникают яйцеводы.

На третьем месяце около закладки матки и влагалища начинает сгущаться слой мезенхимы, причем особенно выражено в области матки. Из этого сгущения возникают мышцы и соединительнотканые элементы маточной стенки. Затем матка под влиянием фолликулярного гормона (эстрина) увеличивается в объеме.

Из краниального отделов половой складки, расположенной над закладкой яичника, развивается прочный фиброзный тяж – подвешивающая складка яичника. Подобным образом из каудальной части половой складки образуется маточно-яичниковая струна или собственная связка яичника, которая соединяет каудальный конец яичника с маткой. Каудальные концы половой складки, связанные в единый половой тяж, окружающий маточно-влагалищную закладку, дают начало образованию широкой связки матки.

Наружные половые органы.

Наружные половые органы развиваются из вентральной части каудального отдела брюшной стенки, лежащая в области клоакальной перепонки. В этой области возникает конусообразный бугорок, который в течение шестой недели делится на две части. Его удлиненная или даже цилиндрическая часть, выступающая вперед, называется половым бугорком. Этот бугорок имеет закругленный, утолщенный конец, который получил название желудка. По бокам от его основания лежат половые валики (губно-мошоночные валики). В половой бугорок от мочеполовой пазухи вклинивается его половая часть, которая на восьмой неделе в упомянутом желобке в мочеполовой мембране открывается наружу в виде первичного, примитивного, мочеполового отверстия. Таким образом, это отверстие располагается в виде продольной щели на нижней поверхности полового бугорка. В конце второго месяца эта закладка находится еще в индифферентной стадии развития, при которой еще невозможно распознать будущий пол плода.

Изменения по мужскому виду.

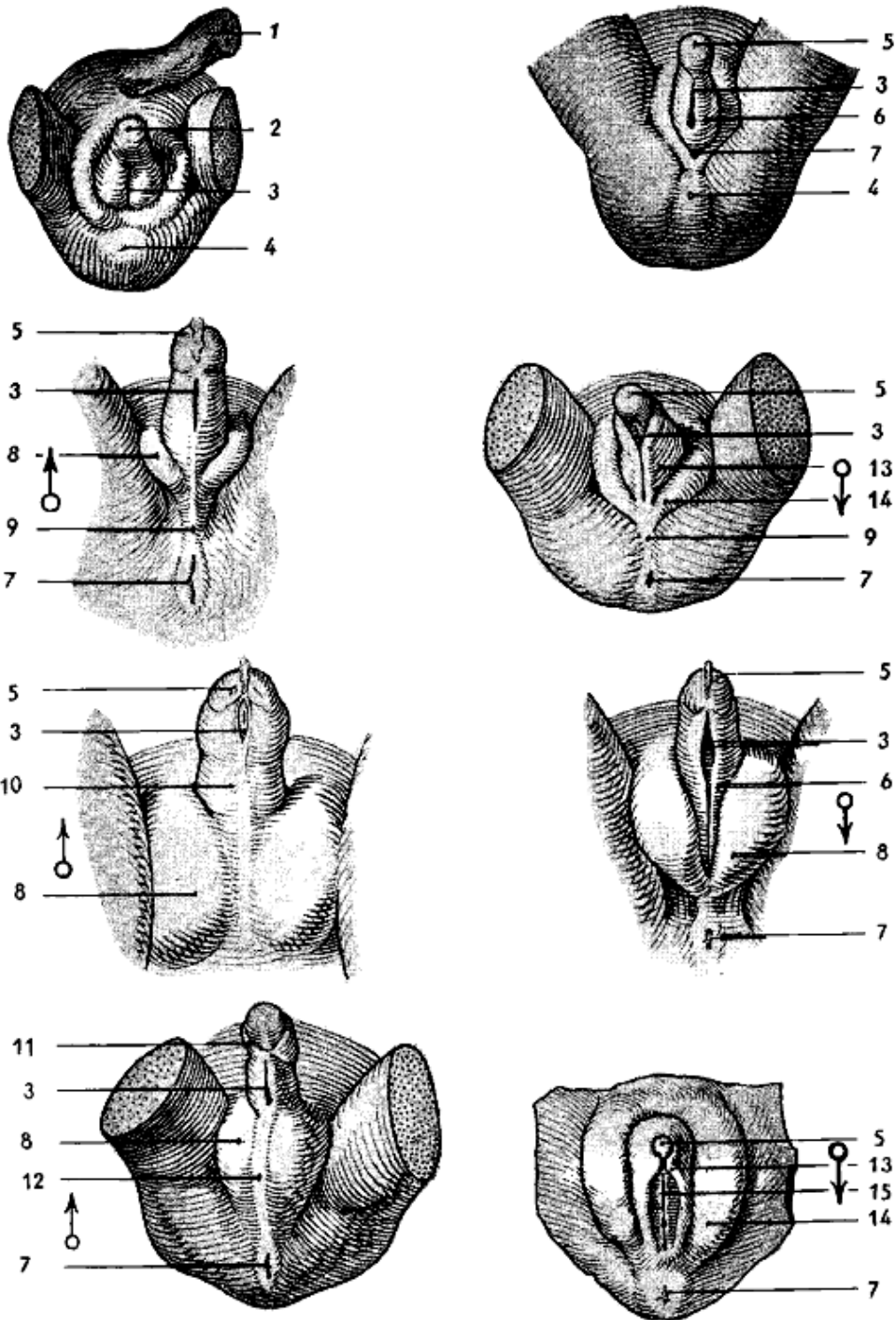
В начале третьего месяца начинается формирование наружных мужских половых органов. Половой бугорок удлиняется, а вместе с ним удлиняется также проходящее продольно по его основанию первичное, примитивное, мочеполовое отверстие. Половая часть мочеполовой пазухи, которая сначала представляет собой сравнительно широкую полость, достигающую до полового бугорка, вытягивается затем в трубкообразную пещеристую часть мочеиспускательного канала. Пещеристые тела и пещеристое тело мочеиспускательного канала возникают из мезенхимы полового бугорка, окружающего закладку мочеиспускательного канала.

Кожный покров полового члена начинает расти в дистальном направлении от основания желудка в виде двойной складки, которая затем охватывает головку полового члена. Эта закладка носит название крайней плоти головки полового члена. Одновременно с моделированием полового члена и мочеиспускательного канала утолщаются оба боковых губно-мошоночных валика. Они растут в каудальном направлении под основанием полового члена и, соединившись по средней линии, образуют мошонку. Приблизительно на восьмом месяце внутриутробной жизни происходит опущение яичек в обе половины мошонки.

Изменения по женскому виду.

При развитии женских наружных половых органов половой бугорок сначала тоже растет в длину, подобно тому, как это наблюдается при развитии мужских половых органов, однако вскоре его рост прекращается, и он остается коротким. Расположенное на его основании примитивное мочеполовое отверстие не следует при этом за ростом полового бугорка, оно остается лежать на основании, около его корня. Таким образом, половой бугорок преобразуется в клитор, на конце которого формируется головка клитора и крайняя плоть клитора.

Из примитивного мочеполового отверстия образуется наружное устье – преддверие влагалища. В полость преддверия влагалища открываются совместно краниально расположенное небольшое отверстие женского мочеиспускательного канала и наружное устье влагалища. Оба половых валика дают начало большим половым (срамным) губам.

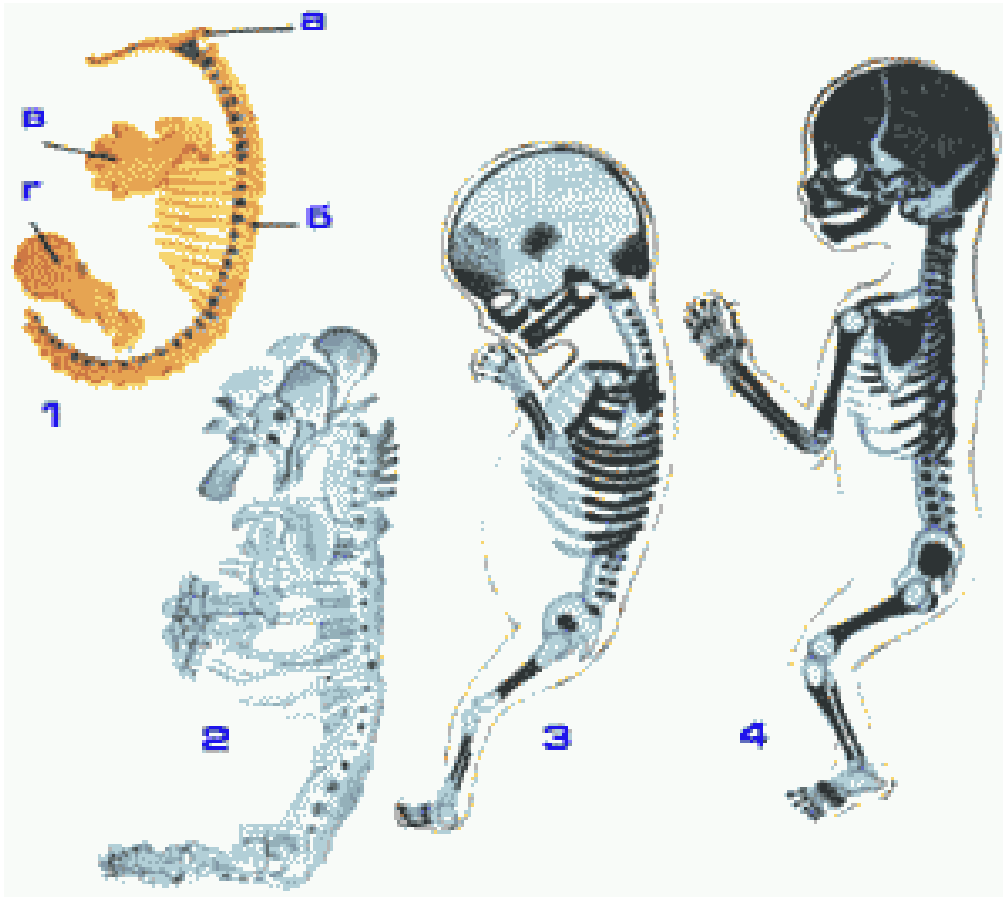


Развитие наружных половых органов.

На первых двух рисунках изображена индифферентная стадия развития; остальные рисунки иллюстрируют, на-
лево — изменения по мужскому типу, направо — изменения по женскому типу (по Коллману).

1 — пупочный канатик, 2 — половой бугорок, 3 — желобок на клоачной перепонке, позднее — первичное моче-
половое отверстие, 4 — область копчика, 5 — головка полового члена или клитор, 6 — края первичного мочепо-
лового отверстия, 7 — заднепроходное отверстие, 8 — половые (тубно-мошоночные) валики, 9 — промежность,
10 — половой член, 11 — крайняя плоть полового члена, 12 — шов промежности, 13 — малые губы, 14 —
большие губы, 15 — срамная щель.

РАЗВИТИЕ СКЕЛЕТА И МЫШЦ.



Развитие скелета у зародыша человека

- 1 - скелет 1-4 недельного зародыша, образованный мягкой (перепончатой) соединительной тканью (а - пластинка основания черепа, б - зачаток позвоночника, в - зачаток руки, г - зачаток ноги)*
- 2 - хрящевой скелет 8-9 недельного зародыша*
- 3 - костный скелет двухмесячного зародыша*
- 4 - костный скелет четырехмесячного зародыша*

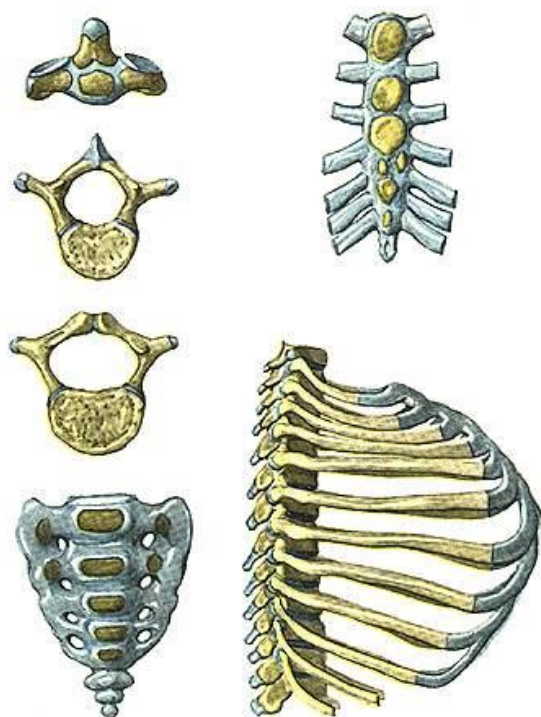
Осевой скелет.

В процессе развития спинная струна постепенно замещается более сложной системой осевого скелета состоящего из сегментно располагающихся костей – позвонков, совокупность которых образует позвоночный столб. Позвоночный столб образуется из мезодермальных, позднее – из мезенхимных областей первичных сегментов (сомитов), располагающихся вентролатерально от медуллярной трубки и хорды, то есть из так называемых склеротомов.

Отдельные склеротомы в качестве компонентов первых сегментов располагаются метаметрически, друг за другом в краниокаудальной последовательности. Их мезенхимная бластема начинает прилифферировать, причем особенно выражено в краниальной области каждого склеротома, так что данную половину образует сгущенная мезенхима. Вскоре после этого каудально расположенная половина каждого склеротома, образованная рыхлой, перепончатой мезенхимной тканью, соединяется с краниальной половиной последующего склеротома, образованного более сгущенной мезенхимой. Таким путем из двух сросшихся половин соседних склеротомов возникает единая закладка каждого позвонка. Затем между этими первичными позвонками возникает вторичная межпозвоночная щель. В нее вступает мезенхимная ткань из обоих соседних позвонков, далее сюда врастает веточка аорты, а мезенхима впоследствии сгущается в закладку межпозвоночной пластинки. Таким образом, миотомы, располагающиеся рядом с соответствующими склеротомами, после образования единого позвонкового зачатка переходят, исходя из двух соседних половин склеротомов, на две располагающиеся рядом закладки позвонков, иными словами, они чередуются с ними и прикрепляются всегда к двум соседним позвонкам.

Медиально, по направлению к хорде, из склеротомов начинает пролифферировать мезенхимная ткань, которая затем покрывает хорду со

всех сторон. Из этой области формируемся закладка тела позвонка. При этом располагающиеся рядом зачатки тел позвонков разделяются между собой упомянутыми закладками межпозвонковых пластинок.

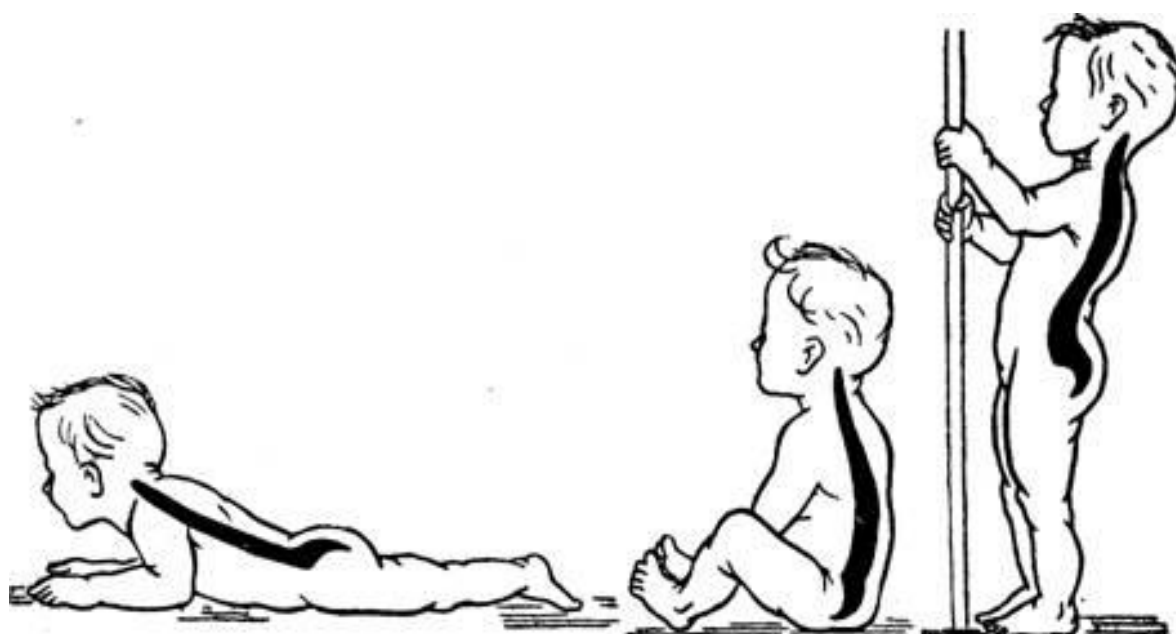


По обеим сторонам медуллярной трубки из сгущенной краниальной половины склеротома в дорсальном направлении движется поток мезенхимной ткани, давая начало образованию закладок дуги позвонков, которые впоследствии замыкаются дорсально, по средней линии; в связи с этим, развивающийся мозг оказывается заключенным в сгущенную мезенхиму позвоночной закладки. Из дуги позвонка затем вырастает остистый отросток и поперечный отросток. Наконец, из мезенхимы склеротомией закладки позвонков в вентролатеральном направлении вырастают мезенхимные тяжи, представляющие собой закладки реберных отростков, то есть будущих ребер.

Тело первого шейного позвонка, атланта, теряет связь с дугами и срастается с телом второго шейного позвонка, превращаясь при этом в его зубовидный отросток. Обе дуги первого шейного позвонка вентрально и дорсально соединяются, благодаря чему атлант приобретает форму кольца.

У крестцовых и копчиковых позвонков реберные отростки, идущие латерально, редуцированы, причем они особенно недоразвиты у копчиковых позвонков, у которых являются рудиментарными уже с самого начала. В крестцовой области тела позвонков в период полового созревания вторично срастаются в единую кость - крестец, причем окостенение захватывает также и межпозвонковые пластинки. Однако окончательное костное соединение крестцовых позвонков заканчивается приблизительно лишь на двадцать пятом году жизни. Копчиковые позвонки также могут вторично срастаться, образуя более или менее единую копчиковую кость.

Позвоночный столб плода еще значительно искривлен умеренной выпуклостью, обращенной кзади в виде буквы С. Когда ребенок после рождения начинает учиться сидеть, а позднее - ходить, позвоночный столб в процессе внутриутробного развития вынужден приспособиться к измененным обстоятельствам, связанным с выпрямлением тела и переносом центра тяжести в область таза. Следствием такого приспособления является возникновение физиологического S-образного искривления позвоночника, наблюдаемого во взрослом состоянии.





Череп.

Кости черепа можно разделить на три различные по своему развитию группы:

1. кости, возникающие из примордиального черепа и окостеневающие на хрящевой основе (хондрогенно).

2. кости, возникающие в качестве вторичных образований при конфигурации черепного покрытия (черепной коробки — покровные кости), они окостеневают на соединительнотканной основе (десмогенно).

3. кости, возникающие из жаберных дуг или же в их области: это так называемый висцеральный скелет.

Примордиальный череп.

Примордиальный череп образуется у человека в виде хрящевой закладки для костей основания черепа и для костных капсул, окружающих органы чувств.

Первым признаком развития примордиального черепа является скопление сгущенной мезенхимы, которое на шестой и седьмой неделе образуется вокруг головного конца спинной струны и которое вместе с хордой движется вперед. На седьмой неделе из этой мезенхимной бластемы возникают хрящи хрящевого черепа.

По обеим сторонам головного конца хорды образуются две хрящевые пластики, которые у человека, однако, уже с самого начала обычно закладываются в виде единой пластинки (основной пластинки). Они являются предшественниками затылочной кости. Несколько выше их развиваются две иные хрящевые пластики, перекладки, предназначенные для закладки основной кости. Обе эти первоначально парные хрящевые закладки основания черепа взаимно срастаются, оставляя между собой отверстие только в области трабекулярных хрящей. Несколько позже к данной, уже единой хрящевой пластинке присоединяются также и мезодермальные закладки затылочных сомитов.

Помимо упомянутых первичных компонентов, хрящ образуется также и в области зачатков для органов чувств. Для глаз, расположенных латеральнее трабекулярных хрящей, не образуется специальной сумки, но зато спереди для органа обоняния закладывается хрящевая носовая капсула, а несколько ниже, латеральнее паракордального хряща, — футляр для органа слуха и равновесия. Эти хрящи также сливаются с единой основной пластинкой.

Из данной единой закладки хрящей черепа затем, при одновременном окостенении, моделируется основная часть основания черепа. В зависимости от места возникновения в ней различаются четыре основные области:

1. Решетчатая область. Она охватывает переднюю, краниальную часть примордиального черепа, из нее развивается решетчатая кость и прилежащие отделы. Ее наиболее краниальный отдел не окостеневаает даже у взрослого, и из него образуется хрящевая часть носовой перегородки. Окостеневаает только верхний отдел, дополняя затем носовую перегородку в виде перпендикулярной пластинки. Боковые отделы в результате энхондрального окостенения дают начало возникновению собственно решетчатой кости (лабиринту решетчатой кости). В средних отделах хрящевой закладки замыкаются обонятельные нити, которые после окостенения данного отдела проходят через отверстия решетчатой пластинки.

2. Глазничная область. Она образована хрящевой закладкой основной кости, на которой у юных зародышей в области будущего турецкого седла виден малый каналец, при помощи которого здесь прирастает карман Ратке, образующий закладку аденогипофиза. Этот каналец носит название черепно-глоточного канала. В глазничной области образуется десять центров окостенения. Латерально окостеневаают большие крылья и малые крылья. Из средней области, расположенной между малыми крыльями (из пресфеноида), из области, лежащей между большими крыльями (из базисфеноида), и из язычка основной кости возникает единое тело основной, или клиновидной, кости. Височные и глазничные отделы больших крыльев, а также крыловидный отросток возникают в результате десмогенного окостенения.

3. Лабиринтная область. Из хряща исходной ушной капсулы развивается каменистая часть височной кости с полной структурой костного лабиринта и сосцевидная часть височной кости. Остальные отделы височной кости относятся к десмогенному покрытию черепа, из которого, следовательно, развиваются височная чешуя и барабанная часть височной кости. Височная часть еще у новорожденного отграничивает барабанную перепонку в виде полукольца, незамкнутого в краниальной части. Кроме

того, она также дает начало возникновению костного отдела слухового прохода. Шиловидный отросток берет начало из второй жаберной дуги.

4. Затылочная область. Ее закладкой является задняя часть примордиального черепа. Из этой хрящевой закладки в результате образования четырех центров окостенения сначала формируются четыре самостоятельных костных отдела. Из вентрального отдела возникает базальная часть затылочной кости, из латеральных центров возникают боковые отделы, на которых вырастают два отростка, суставные выступы. Между этими двумя латеральными областями замыкается большое затылочное отверстие. Из дорсальной области возникает нижняя часть — чешуйчатая, которая несколько позже дополняется десмогенной костью (интерпариетальная часть). В результате сращения сначала самостоятельных, отдельных костных отделов происходит формирование единой затылочной кости.

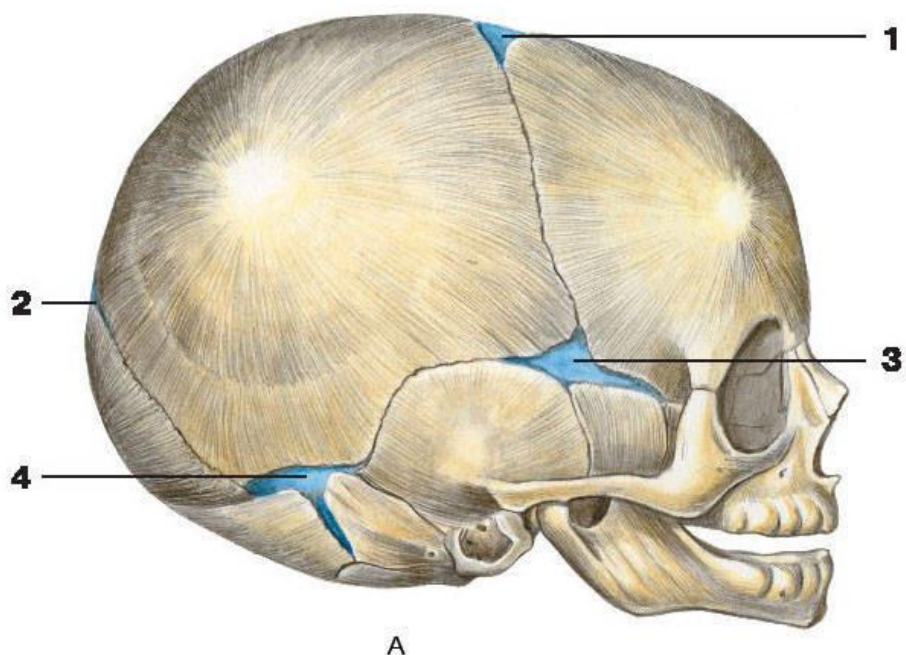
Окостенения преобладающей части хрящевого примордиального черепа на третьем месяце развития еще не произошло. Лишь большие крылья основной кости, центральный отдел затылочной кости и небольшие участки в ее латеральной части образованы костью. И у новорожденного сращены еще не все части, окончательное сращение происходит в течение нескольких лет в процессе внеутробной жизни.

Покровные кости десмогенного происхождения.

Соединительнотканые кости черепа закладываются в виде одиночных или же парных центров в сгущенной мезенхиме в латеральных областях и в задней части черепа, где из них возникают добавочные элементы к примордиальному черепу. Соединительнотканое происхождение имеют и некоторые небольшие кости черепа в данной области. В нижней части перпендикулярной пластинки решетчатой кости из соединительной ткани развивается сошник. Соединительнотканое происхождение имеет также и носовая кость, слезная кость и скуловая

кость. Вторично десмогенным путем развиваются: верхнечелюстная кость, нижняя челюсть и твердое небо.

Помимо упомянутых костей, из соединительнотканной бластемы в виде парной закладки возникает и все покрытие черепа, образованное теменными костями и лобной костью. В лобной области возникает парная закладка лобной кости, на темени головы правая и левая теменные кости, причем каждая из них развивается из двух отдельных центров. В затылочной области развивается верхняя часть чешуи затылочной кости, латерально — чешуя височной кости. Все эти образования в результате десмогенного окостенения разрастаются из соответствующих центров в плоскости, а их края взаимно сближаются, соединяясь, наконец, узкими соединительнотканными полосками, из которых между ними развиваются швы. Однако это соединение и у новорожденного еще не совершенно, кости у него еще не подходят вплотную одна к другой. Таким образом, между костями возникают неокостеневшие перепончатые, мягкие спайки, как называемые роднички. В месте пересечения чешуи затылочной кости с обеими теменными костями располагается малый, или затылочный, родничок. Несколько впереди на месте пересечения сагиттального шва со швом венечным, между лобной костью и теменными костями, располагается большой родничок, который полностью зарастает лишь на третьем году жизни. Лобные кости срастаются приблизительно в течение второго года жизни в единую, лобную кость. Между нижним отделом чешуи затылочной кости и с другой стороны чешуи височных костей находится сосцевидный родничок, который также закрывается на втором году жизни. Подобным образом между вентролатеральной частью теменной кости и большими крыльями основной кости располагается основной, или клиновидный, родничок, исчезающий в результате сращения костей на третьем году жизни.



A

Череп новорожденного

*1 — большой родничок; 2 — малый родничок;
3 — клиновидный родничок; 4 — сосцевидный родничок*

Висцеральный скелет

висцеральный скелет представляет собой образующую базу для костей лица, особенно для костей верхней и нижней челюстей и для костей твердого неба, кроме того, также базу для костей шеи и для слуховых косточек. Висцеральный скелет развивается из хрящевой закладки жаберных дуг.

Первая жаберная дуга (челюстная дуга) делится на две части - на закладку верхней и закладку нижней челюстей. В верхнечелюстных отростках хрящ не закладывается, а оба латеральных отдела верхней челюсти возникают десмогенным путем, непосредственно из мезенхимной бластемы. Средняя часть верхней челюсти возникает из нижне носового поля, которое является нижней частью лобного отростка. В результате сращения этих закладок формируется единая верхняя челюсть. Области сращения (швы) между межверхнечелюстной частью и обеими латеральными частями верхней челюсти представляют собой так называемые резцовые швы, наиболее дорсальной, расположенной по средней линии точкой которых является резцовое отверстие. Небные пластинки, вырастающие из верхнечелюстных отростков, окостеневают каждая из отдельного центра окостенения, образуя затем твердое небо, которое также имеет десмогенное происхождение. Между его обеими частями еще и во взрослом состоянии сохраняется видимый костный шов. Если в процессе развития не происходит полного сращения обеих небных закладок, то возникает врожденное расщепление неба, которое обычно комбинируется с расщеплением челюсти и губы. После образования межчелюстной области в своде первичной ротовой полости образуется продолжение хрящевой носовой перегородки, основание которой в виде костной части носовой перегородки после окостенения присоединяется к костям неба.

В закладке нижней челюсти сначала из мезенхимы развивается хрящевая нижнечелюстная кость. Ее дорсальные концы соединяются с хрящом исходной ушной капсулы и заходят вплоть до барабанной полости, где

преобразуются в молоточек. Часть хряща, прилежащая к молоточку с вентральной стороны, преобразуется в хрящевой длинный отросток молоточка. В этом пространстве из части меккелева хряща возникает и другая слуховая косточка — наковальня. Хрящевой длинный отросток молоточка впоследствии дегенерирует, и вместо него в результате десмогенного окостенения возникает новый вторичный отросток. Вокруг остатков меккелева хряща соединительнотканым путем образуется нижняя челюсть, причем из двух закладок — левой и правой. Обе закладки приблизительно на первом или же втором году жизни соединяются сначала соединительнотканной, позднее окостеневающей спайкой. Сам меккелев хрящ не окостеневаает, а, наоборот, постепенно подвергается обратному развитию и, в конце концов, полностью исчезает.

Вторая жаберная дуга (подъязычная дуга) также характеризуется хрящевой закладкой (рейхертов хрящ), дорсальный конец которой доходит до области исходной ушной капсулы примордиального черепа. Из этого конца формируется третья слуховая косточка — стремя. Из вентральной части закладывается шиловидный отросток, который присоединяется к височной кости. Средняя часть рейхертова хряща замещается соединительнотканым шило-подъязычным сухожилием, которое связывает шиловидный отросток с малыми рожками подъязычной кости. Малые рожки возникают из лежащих наиболее вентрально отделов рейхертова хряща. Слуховые косточки позднее замыкаются в энтодермальной среднеушной полости, происходящей из дорсального конца первой внутренней жаберной борозды. Хрящевая ушная капсула окружает данную область, замыкая ее в каменистую часть височной кости, которая из нее возникает.

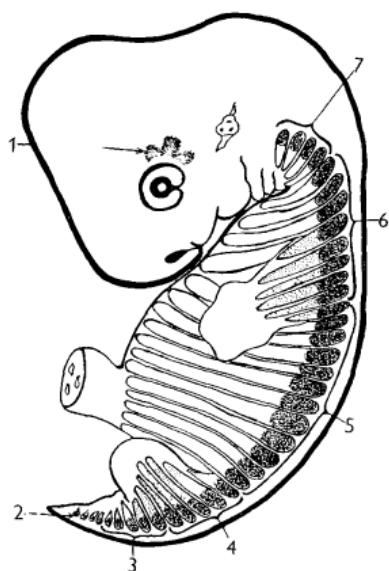
Хрящ третьей жаберной дуги окостеневаает в своих вентролатеральных отделах, образуя с каждой стороны большие рожки подъязычной кости. Эти большие рожки соединяются с непарным телом

подъязычной кости, возникающим в результате окостенения мезенхимы в области копулы, в области вентральных отделов третьей жаберной дуги.

Из четвертой и пятой жаберных дуг берут начало гиалиновые хрящи и эластические хрящи гортани, а именно из их более вентральных отделов.

Развитие мышц.

Гладкие мышцы возникают из мезенхимы спланхноплевры, которая примыкает к энтодермальной закладке кишечной трубки, но может развиваться и в иных областях тела, где имеется мезенхима. Лишь некоторые небольшие гладкие мышцы берут начало непосредственно из эктодермы. Гладкие мышечные клетки возникают благодаря тому, что первоначально звездчатые клетки мезенхимы сгущаются и изменяют свой внешний вид, превращаясь в веретенообразные миобласты, в которых дифференцируются пучочки гладких мышечных волокон, миофибрилл. Ядро клетки при этом по-прежнему располагается центрально. Новые гладкие мышечные клетки впоследствии могут возникать и в результате деления уже ранее возникших клеток.



- 1 – закладки глазных мышц,*
- 2 – хвостовые миотомы,*
- 3 – крестцовые миотомы,*
- 4 – поясничные миотомы,*
- 5 – грудные миотомы,*
- 6 – шейные миотомы,*
- 7 – затылочные миотомы.*

Сердечная мышца возникает из висцерального мезобласта, окружающего первичную эндотелиальную трубку сердечной закладки. Поперечнополосатые мышцы возникают из миотомов, которые образуют дорсолатеральные отделы первичных сегментов (сомитов), за исключением мышц головы, а отчасти и мышц шеи. Эти мышцы развиваются из мезенхимы жаберных дуг. В то время, когда происходит дифференциация мезенхимной бластемы склеротомов, миотомы локализируются между данной бластемой и пластинкой для кожи (дермотомом), которая представляет собой тонкий мезенхимный слой, прилежащий к наружной эктодерме дорсолатеральных отделов тела. Миотомы в отличие от соседних склеротомов и дермотомов, сохраняют свое эпителиальное строение. В вентральном направлении из них между эктодермой и висцеральным мезобластом вырастают вентральные отростки, являющиеся закладкой для вентральной группы мышц, в то время как из исходных миотомов возникает дорсальная группа мышц. Дорсальная часть миотомов иннервируется дорсальными ветвями спинномозгового нерва, а вентральные части - вентральными ветвями.

Эпителиальные мезодермальные клетки миотомов дифференцируются в миобласты в результате того, что эти элементы удлиняются и приобретают веретенообразный вид. Они располагаются параллельно друг другу, послойно. Ядра миобластов сначала располагаются в центре клеток, их окружает зернистая цитоплазма, в которой начинают дифференцироваться миофибриллы, мышечные волокна. При этом миобласты удлиняются, и из каждого затем развивается мышечное волокно. Миофибриллы, которые размножаются продольным расщеплением, на третьем месяце развития начинают приобретать свою типичную поперечную полосатость, причем их ядра оттесняются к периферии. Волокна поперечнополосатых мышц во время внутриутробного развития размножаются путем продольного расщепления, которое, однако, связано с удлинением и увеличением объема волокна. Соединение мышечных волокон с концевыми веточками нервов и образование двигательной пластинки происходит на четвертом месяце развития.

Поперечнополосатые мышцы называются также скелетной мускулатурой, поскольку они прикрепляются к составным частям скелета. Скелетные мышцы начинают дифференцироваться из миотомов приблизительно на пятой неделе развития. Их отдельные пучочки объединяются в более крупные мышечные совокупности, которые характеризуются особым месторасположением на развивающихся закладках костей.

Закладки скелетной мускулатуры первоначально располагаются метаметрически в соответствии с первыми сегментами. В связи с этим первичные мышечные единицы обозначаются как миомеры. На закладку аксиального (осевого) скелета, то есть закладки позвонков, миомеры насаждаются после разделения склеротомов и после их вторичного объединения в тело позвонка. Отдельные миомеры отделяются друг от друга посредством простых фронтальных перегородок, состоящих из мезенхимы, так называемых миосептов. В дорсальной области отдельные миомеры сливаются в более крупные многосегментные мышечные комплексы, а сегментация, за исключением межпозвоночных мышц в области позвоночника, постепенно стирается, переставая быть явно видимой. Сохраняется только первоначальная сегментная иннервация отдельных мышечных совокупностей, которая часто является единственным признаком аутохтонного дорсального происхождения этих мышц и их первоначальной сегментации. Из более поверхностного слоя дорсальных мышц развиваются длинные мышцы спины и шеи, в которых уже не проявляется сегментация.

Вентральное удлинение первоначальных миотомов дает начало возникновению мускулатуры грудной клетки и брюшной стенки. Здесь, как и в дорсальной области, сначала сливаются отдельные сегментные закладки в более крупные комплексы, причем сегментированная структура сохраняется только у межреберных мышц.

В образовании мускулатуры конечностей участвуют исходные мезенхимные компоненты самих закладок конечностей. Мышцы проксимальной

конечности начинают образовываться скорее, чем мышцы дистальной конечности (приблизительно в начале второго месяца).

Мускулатура головы и шеи развивается из области мезенхимы, которая в этом месте, видимо, соответствует сегментированным миотомам. Большинство мышц области головы и шеи берет начало из мезенхимы жаберных дуг и сохраняет свою связь с их хрящевыми закладками и свою первоначальную иннервацию.

Из первой жаберной (челюстной) дуги, которая иннервируется ветвями тройничного нерва, а именно из ее нижнечелюстной области, закладывается жевательная мускулатура, кроме того, также мышца, напрягающая барабанную перепонку и мышца, растягивающая мягкое небо. Из второй жаберной (подъязычной) дуги возникает вся область лицевой (мимической) мускулатуры, иннервируемая ветвями лицевого нерва, кроме того, также подкожная мышца шеи, мышца стремени (и шило-подъязычная мускулатура. Мезенхима третьей жаберной дуги дает закладку мышцам, которые иннервируются языкоглоточным нервом, а именно, головноглоточной мышце и шилоглоточной мышце. Из мышечных закладок в четвертой и пятой дугах дифференцируются группы мышцы, иннервируемых блуждающим нервом и прибавочным нервом.

СЕРДЕЧНО - СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА.

Первые закладки сосудистой системы и кровяных клеток начинают образовываться уже очень рано, когда у эмбриона еще не развиты первичные сегменты, а именно в экстраэмбриональной области. Эти закладки берут начало из мезенхимы (экстраэмбриональной мезодермы) и называются кровяными островками. Это локальные скопления мезенхимных клеток, клеточных узелков, в них в результате расхождения образуются сначала маленькие щели, которые, постепенно сливаются в будущий просвет сосуда. Краевые клетки распределяются в один слой плоских клеток (эндотелиальных), в то время как центральные клетки превращаются в первичные, примитивные, кровяные клетки (гематогонии). Мезенхимные клетки кровяных островков, которые постепенно округляются, носят также название ангиобластов. Первые кровяные островки появляются в мезодермальном слое трофобласта, а вскоре и в мезодерме желточного мешка. Образованная таким образом, сначала очень несложная сеть первичных сосудов в приведенных областях впоследствии вторично соединяется с кровеносными сосудами, образованными в теле самого эмбриона. При этом кровяные островки и сеть взаимно связанных сосудов образуются позднее также в области зародышевого ствола (в мезодерме аллантоиса), а из них затем возникает закладка пуповинных сосудов. Область желточной сосудистой системы впоследствии лишь отчасти участвует в образовании кровообращения эмбриона, и собственно желточное кровообращение очень скоро прекращается.

Первые сосуды в собственном теле эмбриона также начинают образовываться в области мезенхимы, в то время, когда в теле эмбриона дифференцируются первые сомиты. Несколько позже, после возникновения замкнутого кровообращения, новые сосуды во время внутриутробной

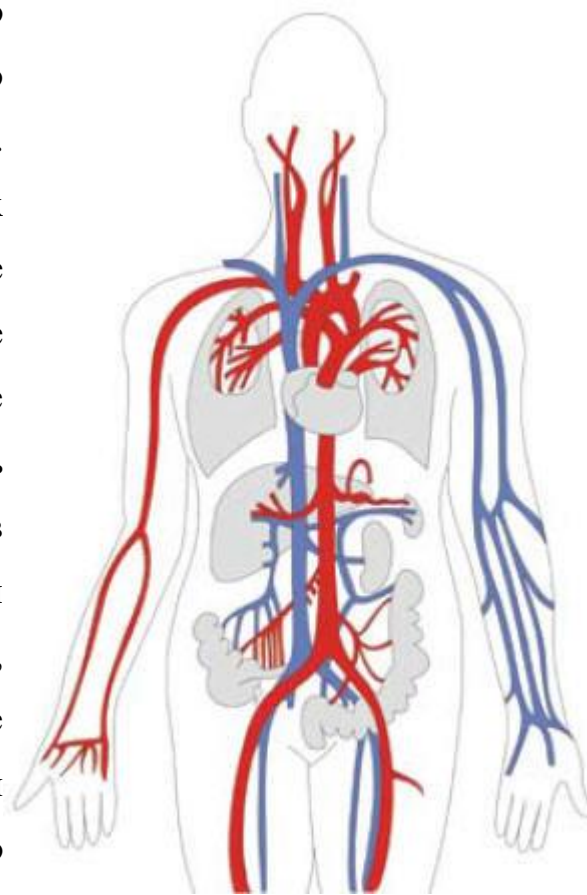
жизни могут возникать только в виде отростков из уже существующих сосудов, причем эта способность, хотя и в ограниченной мере, сохраняется вплоть до взрослого состояния.

Кроветворение (гемопоз) во время внутриутробной жизни происходит на различных местах. Сначала первичные кровяные клетки (гематогонии), из которых дифференцируются простые эритроциты с ядрами, образуются только в экстраэмбриональных областях. Кроветворение в мезодерме желточного мешка начинается приблизительно на четвертой неделе развития, а в конце второго месяца прекращается.

Во время внутриутробной жизни гемопоз совершается в следующих органах: в печени кроветворение начинается приблизительно на шестой неделе и длится почти что до рождения плода; в селезенке, в вилочковой железе и в лимфатических узлах гемопоз происходит, начиная со второго и кончая четвертым месяцем. Наконец, на третьем месяце развития возникает ткань красного костного мозга, которая как окончательный гемопоэтический орган замещает все остальные места эмбрионального и фетального кроветворения.

В тот период, когда уже возникли первые сомиты эмбриона, главные закладки сосудов образуются также и в самом теле эмбриона. В этот период в головной части эмбриона находятся две сердечные, еще не соединенные трубки, две дорсальные аорты, проходящие в мезенхиме дорсальной части целомической полости, и закладки двух вентральных аорт, которые открываются в обе сердечные трубки. Из дорсальных аорт отходят желточные артерии к желточному кругу и две пупочные артерии к зародышевому стволу, по направлению к области ветвистого хориона, где впоследствии образуется плацента. В этом месте уже наблюдаются парные желточные вены и парные пупочные вены, по которым кровь отводится из соответствующей области и которые открываются на каудальном конце обеих сердечных трубок.

Несколько позже обе дорсальные аорты начинают объединяться в единую нисходящую аорту, причем сначала это происходит в каудальных отделах. Образуются две пары главных эмбриональных вен: передние кардинальные вены, собирающие кровь из более краниальных областей, и задние кардинальные вены, по которым кровь поступает в сердце из каудальных отделов тела. На каждой стороне обе вены объединяются в единую кардинальную вену, которая открывается на каудальном конце закладки сердца, которая на данной стадии развития представляет собой уже единую сердечную трубку. В краниальной части еще не произошло соединение обеих нисходящих и восходящих (первоначально дорсальных и вентральных) аорт, однако в конце четвертой недели между ними на каждой стороне образуется шесть примитивных первичных, аортальных дуг, предназначенных для кровоснабжения жаберных дуг. Шестая аортальная дуга развита не полностью и рудиментарна. Из нисходящей аорты, которая каудальнее сердца является уже единой, отходят боковые ветви к закладкам отдельных органов и дорсальные ветви (межсегментные артерии).



Развитие сердца.

Сердце первоначально имеет парную закладку, оно появляется у человека в той стадии развития, когда зародыш еще распростерт в плоскости. В это время сердце представляет собой парно заложённый большой сосуд. У животных с меньшим содержанием желтка в яйце сердце с самого начала закладывается в виде единой эндотелиальной трубки. Однако в тех случаях, когда зародыш развивается из плоского зародышевого щитка, закладка сердца в связи с большим количеством желтка в яйце должна быть двойной, ее слияние в единую сердечную трубку происходит вторично.

Основой сердца у человека является область так называемой кардиогенной пластинки, которая наблюдается уже у распростёртых в плоскости зародышей под краниальным, головным концом тела эмбриона в сгущенной мезодерме спланхноплевры. Сначала дорсальнее этой пластинки возникает несколько щелей неправильной формы, которые со временем сливаются в непрерывную единую полость закладки будущей перикардиальной (околосердечной) полости. Она вообще является первой частью закладываемойся эмбриональной полости тела. Область кардиогенной пластинки и закладок околосердечной полости, расположенных по обеим сторонам тела, после обособления краниального конца зародыша от окружающей среды перемещается на его вентральную сторону, располагаясь затем вентральнее головной кишки. При этом закладка сердца поворачивается таким образом, что ее отделы, лежащие сначала краниально, оказываются расположенными каудально, а закладка околосердечной полости перемещается вентральнее закладки сердца.

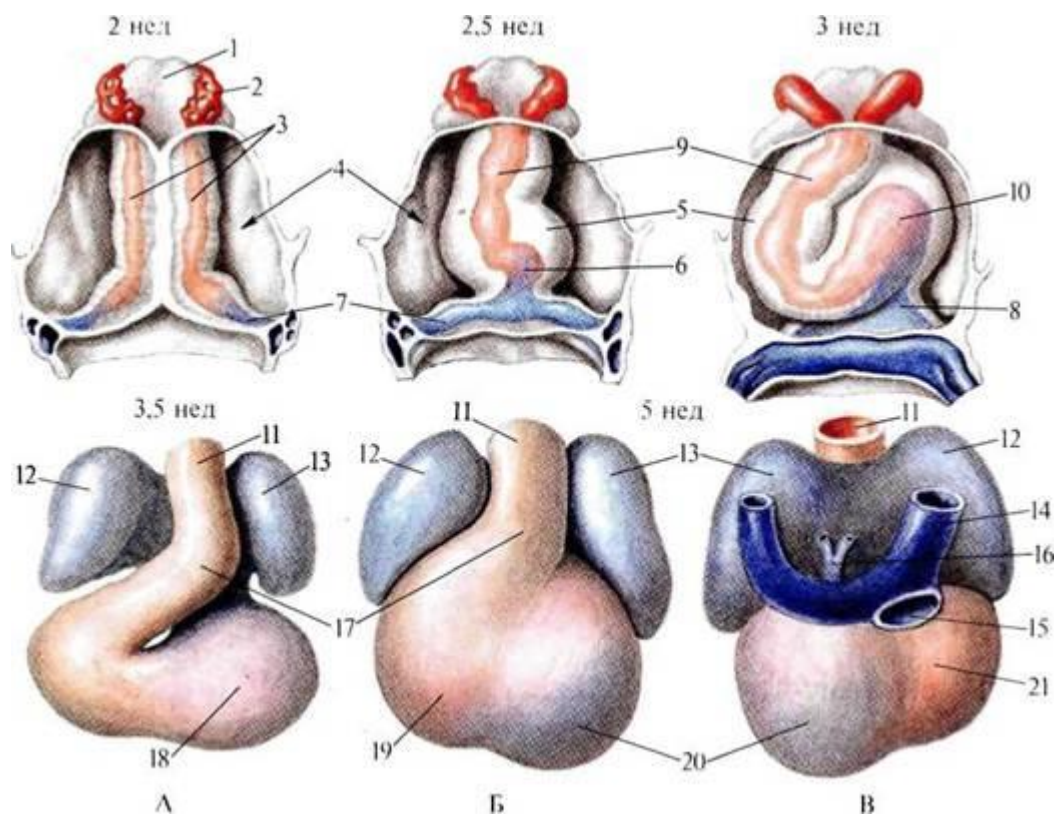
Первой закладкой сердечной трубки является совокупность сгущенных мезенхимных клеток, лежащих в области кардиогенной пластинки. Эти клетки по обеим сторонам тела распределяются в две продольно проходящие полосы, в которых впоследствии возникают

просветы. Таким образом, возникают две идущие продольно и латерально эндотелиальные трубки, располагающиеся по обеим сторонам головной кишки в двух складках мезенхимы, выпячивающихся в закладку окологердечной полости. По мере сближения обеих закладок между собой обе трубки по средней линии постепенно сливаются друг с другом, образуя единую гердечную трубку, причем слияние сначала происходит в более краниально расположенной области. При этом их мезенхимная оболочка также сливается в единую, так называемую миоэпикардальную трубку, которая является зачатком для гердечных мышц и эпикардия. Сначала каудальные отделы гердечной трубки еще не соединены. Они являются двойными и представляют собой закладки обеих будущих предсердий. В процессе слияния обе закладки окологердечной полости сливаются в единую перикардальную полость. Первичная гердечная трубка в этой полости прикрепляется к ее задней стенке посредством двойной складки мезенхимы, которая называется гердечной. Наконец объединяются и каудальные отделы гердечной трубки, благодаря чему возникает единая, в общем идущая еще прямо гердечная трубка. Эта стадия развития образуется в течение четвертой эмбриональной недели. С самого начала отсутствует закладка вентральной гердечной брыжейки, а дорсальная гердечная брыжейка впоследствии исчезает почти что полностью.

В конце четвертой недели на единой гердечной трубке уже различаются три основных отдела, разделяющихся между собой неглубокими желобками и сужениями своего просвета. Краниальная часть гердечной трубки называется луковицей сердца, которая краниально переходит в артериальный ствол. Он разветвляется на две вентральные (восходящие) аорты. Эти аорты в головном конце эмбриона дугообразно загибаются в дорсальном направлении и переходят в две дорсальные (нисходящие) аорты. Каудальнее луковицы сердца располагается отдел, который представляет собой будущие желудочки сердца, а за ним — закладка будущих предсердий, сначала еще парная. Когда затем оба

предсердных отдела срастаются в единую трубку, то на ее каудальном конце образуется еще четвертый отдел, так называемая венозная пазуха, расширенная и обособленная от предсердного отдела сужения. Венозная пазуха находится в мезенхиме поперечной перегородки, где она фиксируется и где в нее впадают все первичные вены. Венозная пазуха частично отделяется от предсердного отдела двумя первичными заслонками — правой и левой венозными заслонками.

В конце четвертой недели, после того как произойдет обратное развитие дорсального мезокардия, сформировавшаяся таким образом сердечная трубка прикрепляется в окологердечной полости только своим краниальным и каудальным концами. Затем сердечная трубка начинает расти в длину, в связи с чем, окологердечная полость, растущая медленнее и сравнительно меньше увеличивающаяся в своих размерах, становится для нее слишком узкой. По этой причине сердечная трубка в процессе своего роста изгибается и сигмовидно закручивается. При этом самый большой изгиб образуется между луковичным и желудочковым отделами, причем его выпуклость обращена направо и каудально. Этот изгиб растет, увеличивается и постепенно перемещается в каудальном и вентральном направлении, располагаясь перед остальными частями сердца. Стенка луковицы, располагающаяся рядом со стенкой вентрикулярного отдела, плотно примыкает к ней. Одновременно предсердный отдел вместе с венозной пазухой и частью поперечной перегородки, к которой этот синус фиксируется, смешается в каудальном направлении и располагается дорсально по отношению к луковично-желудочковому изгибу. Поперечная перегородка в соответствующей части следует за описанным движением венозной пазухи, так что затем она проходит уже не горизонтально, а косо вверх и кзади по направлению к кишке. Таким образом, сердечная луковица и венозная пазуха сближаются и располагаются в краниальных областях сердечной закладки. Предсердный отдел разрастается в ширину, и постепенно от него отделяются боковые закладки обоих сердечных ушек.



Стадии развития сердца.

А, Б — с вентральной стороны. В — с дорсальной стороны; 1 — глотка; 2 — первая дуга аорты; 3 — эндокардиальные трубки; 4 — перикард и его полость; 5 — эпимиокард (закладка миокарда и эпикарда); 6 — эндокард желудочка; 7 — закладка предсердий; 8 — предсердие; 9, 11 — артериальный ствол; 10 — желудочек; 12 — правое предсердие; 13 — левое предсердие; 14 — верхняя полая вена; 15 — нижняя полая вена; 16 — легочные вены; 17 — артериальный конус; 18 — желудочек; 19, 21 — правый желудочек; 20 — левый желудочек

При этом процессе вращения предсердный отдел смещается краниально, располагаясь затем дорсальнее краниальной части луковичи артериального ствола и окружая его с дорсальной стороны в виде латинской буквы U. Правая и левая части предсердного отдела разграничиваются между собой сужением, которое внешне проявляется в виде межпредсердной борозды. Венозная пазуха, отделяющаяся от предсердного

отдела умеренным сужением, которое на наружной поверхности проявляется в виде желобка — конечной борозды, также разрастается в латеральном направлении и расчленяется на правый и левый рог синуса. Из них правый рог разрастается в ширину. Позднее значительная часть этих рогов входит в стенку предсердия и отчасти подвергается обратному развитию.

Разграничение между предсердным и желудочковым отделами сужается в предсердно-желудочковый канал, в единое сообщение между отделом будущих предсердий и желудочков. Луковично-желудочковый изгиб продолжает расти и расширяться. Как уже было упомянуто выше, стенка луковицы и соседняя стенка желудочкового отдела плотно примыкают друг к другу, подвергаясь затем на шестой неделе обратному развитию, так что из обеих первоначально разделенных полостей возникает единая полость, являющаяся закладкой для будущих сердечных камер. В месте первоначальной стенки между луковичным и желудочковым отделами сердечной трубки на наружной поверхности сердца сохраняется желобок — луковично-желудочковая борозда. Из соответствующей ей области, на внутренней поверхности единой желудочковой полости, впоследствии вырастает закладка первичной межжелудочковой перегородки. От предсердного отдела желудочковая закладка отделяется сужением, которому снаружи соответствует венечная борозда. Таким образом, в конце шестой недели формирование сердца в основном уже закончено.

В этот период закладка сердца располагается на вентральной стороне шейного отдела тела, перед глоткой. Закладка имеет большие размеры и в значительной степени выпячивает переднюю стенку эмбрионального тела. В результате удлинения глоточной области кишки происходит сравнительное смещение сердца в более каудальные отделы тела, грудную область — опущение сердца. При этом опускании за закладкой следуют оба возвратных нерва и соответствующие сердечные

нервы. Позже, после того как диафрагма займет свое окончательное положение, сердце совершает частичный поворот, причем таким образом, что область желудочков, которые сначала по отношению к предсердиям располагались вентрально, теперь занимают к ним каудальное положение.

В конце четвертой недели сердечная полость представляет собой уже единую полость, расчлененную, однако, сужениями на три основных отдела:

1. полость будущих предсердий, располагающуюся по обеим сторонам предсердного отдела сердца; обе закладки предсердий сообщаются между собой посредством еще широкого проходного канала, который их одновременно соединяет с единой желудочковой полостью;

2. полость венозной пазухи, которая дорсокаудально открывается в закладку правого предсердия;

3. общую закладку полости обоих желудочков, возникшую в результате слияния первоначального желудочкового отдела сердечной трубки с луковицей сердца.

В процессе дальнейшего развития затем происходит разделение сердечных полостей на две, у взрослого человека полностью обособленные, половины сердца — правую и левую, каждая из которых состоит из предсердия и желудочка. Такая дефинитивная организация, в общем заканчивается приблизительно в начале третьего месяца.

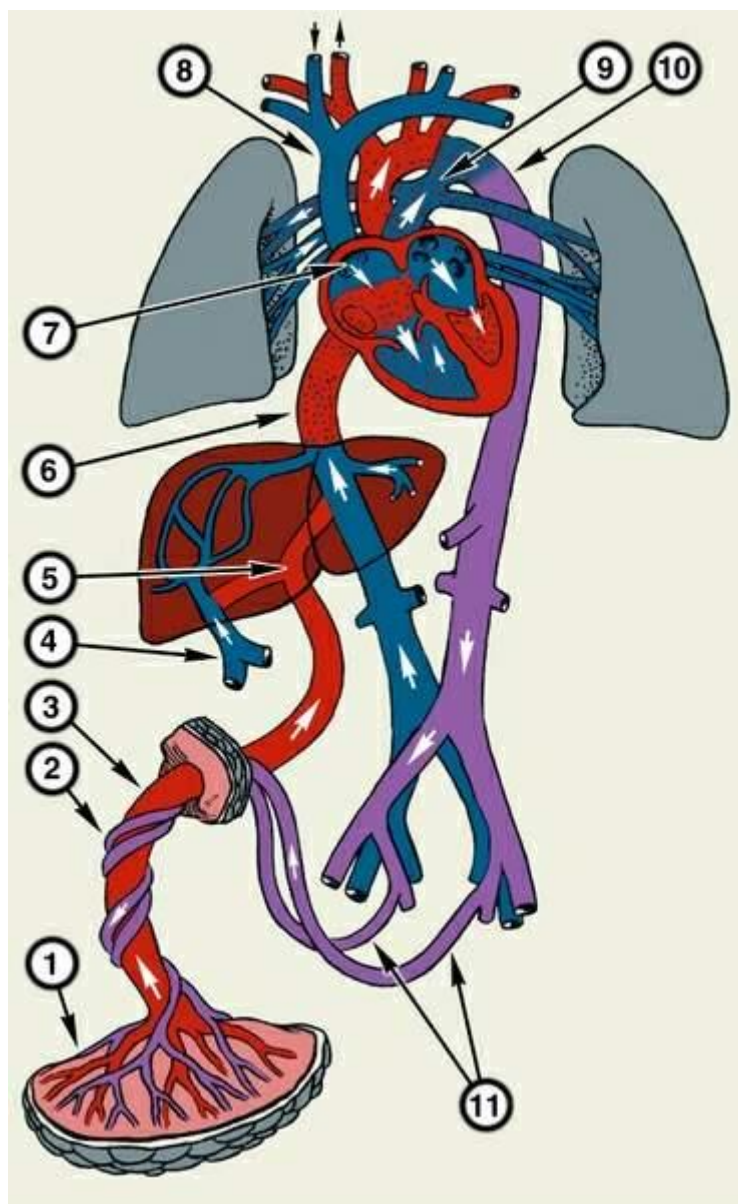


Схема кровообращения плода: 1 — плацента; 2 — пупочные артерии; 3 — пупочная вена; 4 — воротная вена; 5 — венозный проток; 6 — нижняя полая вена; 7 — овальное отверстие; 8 — верхняя полая вена; 9 — артериальный проток; 10 — аорта; 11 — подчревные артерии. Красным цветом обозначена артериальная кровь; синим — венозная; красным с синими точками — смешанная кровь, близкая по составу к артериальной; синим с красными точками и сиреневым — смешанная кровь, близкая по составу к венозной (содержание двуокиси углерода несколько меньше в крови, обозначенной сиреневым цветом).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА.

Развитие спинного мозга

Медуллярная (нервная) трубка в области будущего спинного мозга представляет собой сначала сравнительно тонкостенную трубку. В краниальных отделах она имеет приблизительно одинаковый диаметр, причем только ее каудальный конец постепенно утончается. В результате размножения клеток стенка спинномозгового отдела медуллярной трубки начинает вскоре утолщаться, особенно в своих латеральных отделах, и в конце четвертой недели она представляет собой довольно толстый канатик с утолщенными боковыми стенками и с еще сравнительно широким центральным каналом, простирающимся в виде продольных желобков в стороны. Эта борозда делит закладку спинного мозга на дорсальную часть, на протяжении которой в оболочечном слое впоследствии образуются дорсальные столбы, и на вентральную, сначала более широкую, часть, в которой закладываются вентральные столбы. Дорсальные и вентральные границы спинного мозга более тонки, и клетки в этих частях размножаются медленнее. Обе они образованы только одним эпендимным слоем и представляют собой вентральную (базальную) и дорсальную (сводную) пластинки.

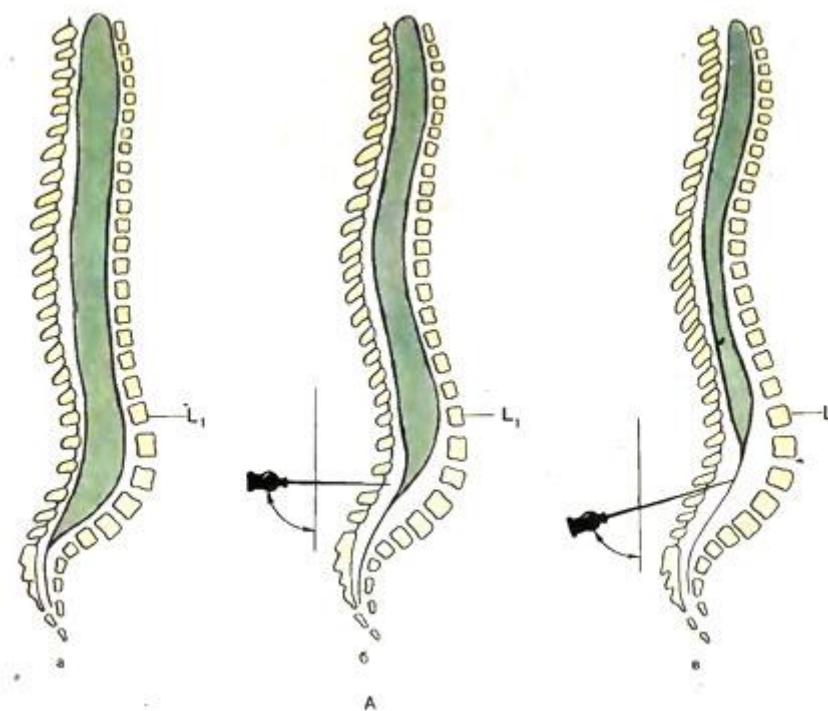
В конце четвертой недели уже и в латеральных отделах распознаются три основных слоя, а именно эпендимный внутренний, средний оболочечный и наружный краевой слой. Центральный канал в результате утолщения латеральных стенок превращается в сравнительно узкий просвет, оставаясь расширенным только в самой каудальной части спинномозговой закладки.

Латеральные стенки в связи с размножением клеток разрастаются быстрее, чем дорсальная и особенно вентральная (базальная) пластинки, которые отстают от них в своем росте. В результате такого неравномерного

роста возникает состояние, характеризующееся тем, что в дорсальном отделе спинного мозга стенки спинномозгового канала примыкают одна к другой, а эпендимные слои сливаются между собой. Линию этого слияния можно видеть еще и во взрослом состоянии, она обозначается как срединная дорсальная перегородка. Правая и левая половины латеральных стенок в вентральной области спинного мозга значительно утолщаются, в то время как вентральная пластинка остается тонкой, в связи, с чем боковые стенки включают ее в себя. При этом на вентральной стороне спинного мозга возникает продольная бороздка — вентральная срединная щель. Остаток эпендимного слоя затем дифференцируется на эпендимную выстилку собственно центрального спинномозгового канала, который в ходе описываемых процессов значительно уменьшается, занимает приблизительно срединное положение в спинном мозгу и имеет в общем треугольное поперечное сечение. Из эпендимного слоя базальной и сводчатой пластинок отходят клетки, которые идут в оболочечный слой латеральных стенок и здесь принимают участие в дальнейшей дифференциации.

Из оболочечного слоя (из невробластов и спонгиобластов) сначала в вентральной, а несколько позже и в дорсальной частях спинного мозга по обеим сторонам дифференцируются вентральные и дорсальные (задние и передние) столбы. Из вентральных столбов в результате миграции клеток латерально возникают боковые, латеральные, столбы. В вентральных столбах из отдельных группировок невробластов возникают совокупности больших мультиполярных (многоотростчатых) клеток вентральных рогов спинного мозга и скопления остальных нервных элементов. Из этих клеток вырастают осевые волокна (аксоны), которые в виде общего пучка выходят из спинного мозга и образуют двигательные волокна спинномозгового нерва. В дорсальной области дифференцируются нервные клетки дорсальных (передних) рогов (дорсальный корешок), по направлению к которым в закладках спинномозговых узлов от невробластов растут и

заканчиваются в них осевые волокна. Впереди и позади центрального спинномозгового канала оболочечный слой формируется в полоски серого вещества, известные под названием задней и передней серых спаек. Приблизительно в конце третьего месяца дифференцированное таким образом серое вещество спинного мозга распределяется в виде буквы Н, как это можно наблюдать на поперечных разрезах спинного мозга взрослого человека. Дорсальные корешки в шейном и поясничном отделах, то есть в тех местах, где отходят комплексы спинномозговых нервов для верхних и нижних конечностей, являются более толстыми, в связи с чем, в данных областях возникают утолщения спинного мозга.



Топография спинного мозга в позвоночном канале в различные возрастные периоды: а — эмбрион 5 мес; б — новорожденный; в — ребенок 6 лет.

Осевые волокна из невробластов оболочечного слоя врастают в краевой слой, образованный отростками эпендимных клеток и спонгиобластами, которые дифференцируются на глийные клетки и глийный ретикул. Вокруг этих осевых волокон образуется миелиновая оболочка, что обуславливает существенное утолщение первоначально тонкого краевого слоя и превращает его в так называемое белое вещество

спинного мозга. Пучки волокон, входящих в спинной мозг в виде дорсальных корешков, и пучки вентральных корешков образуют границу, разделяющую пучки миелинизированных аксонов (белое вещество мозга) на дорсальные, латеральные и вентральные пучки. Вентральное серой вентральной спайки белое вещество образует слой, в котором нервные волокна перекрещиваются с одной стороны на другую сторону, которая называется спайкой. Приблизительно на пятом месяце развития в пучках волокон обособляются и образуются отдельные пучочки. В дорсальной части белого вещества спинного мозга таким образом дифференцируется более медиально расположенная часть дорсального пучка (нежный пучок). В латеральной и вентральной областях образуются нисходящие и восходящие пучки, тяжи, соединяющие мозговые отделы со спинным мозгом и наоборот. Миелинизация этих волокон начинается приблизительно в половине срока внутриутробного развития, а заканчивается в некоторых областях лишь в первые годы внеутробной жизни.

Спинной мозг первоначально доходит до хвостового отдела тела, где образует расширение — конечный желудочек, и затем сливается с исходной наружной (кожной) эктодермой. После отмирания, исчезновения хвостового конца эмбриона исчезает и этот отдел спинного мозга, а рудиментарный остаток может сохраняться в виде малого эпителиального кармана, в эпидермисе новорожденного ему соответствует маленькое углубление — копчиковая ямка. На третьем месяце развития рост спинного мозга начинает отставать от роста туловища плода. Поскольку хвостовое окончание спинного мозга является фиксированным, то при таком неравномерном росте происходит вытягивание каудального отдела спинного мозга в тонкий тяж — концевую нить, а собственно хвостовой конец спинного мозга, заканчивающийся конусовидно у взрослого человека перемещается несколько выше, приблизительно на уровень первого поясничного позвонка. Спинномозговые нервы, которые первоначально

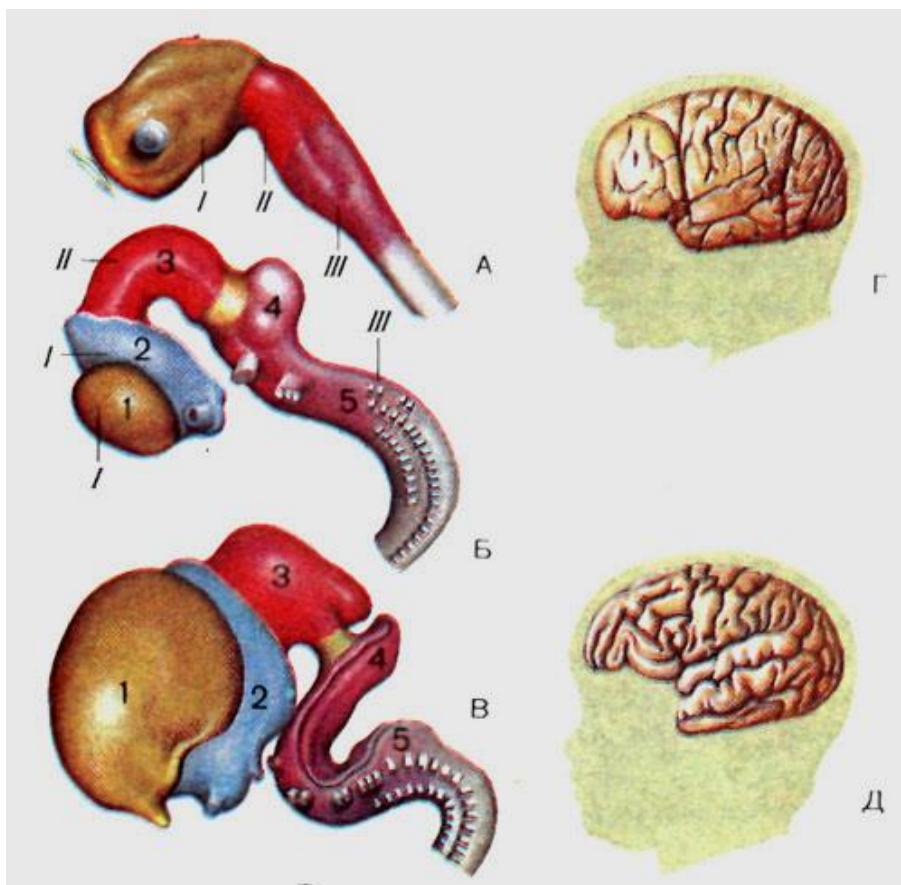
выходили из спинного мозга приблизительно на уровне соответствующих позвонков, в этих каудальных областях удлиняются и проходят в спинномозговом канале определенное расстояние в виде пучка нервов, называемого конским хвостом.

Развитие головного мозга

Как уже было описано выше, краниальный, головной, отдел медуллярной (нервной) трубки в конце третьей недели развивается в мешкообразное расширение, с дорсальной стороны полностью еще не замкнутое и открывающееся на поверхность тела в виде переднего нейропора. В начале четвертой недели в этом расширении в результате неравномерного роста образуются три основных отдела, или три первичных мозговых пузыря. Лежащий наиболее краниально пузырь заходит в лобный выступ головного конца эмбриона и называется первичным, примитивным, передним мозгом. Средний отдел меньше, он представляет собой первичный средний мозг и, наконец, третий пузырь, который каудально переходит непосредственно в закладку спинного мозга, называется первичным задним мозгом. Вскоре после этого, в течение четвертой недели, первичный передний и задний мозг, в свою очередь, каждый делится на два пузыря, которые отделяются друг от друга сужениями, в то время как средний мозг не расчленяется. Первоначально передний мозг, в латеральных отделах которого начинают дифференцироваться закладки глазных бокалов, расширяется по бокам. Из этого переднего отдела переднего мозга отделяется новый мозговой пузырь, называемый конечным мозгом, который в процессе дальнейшего развития очень быстро растет, расширяясь сначала по бокам, причем с каждой стороны образуется примитивный выступ как закладка будущих полушарий мозга. Остаток переднего мозгового пузыря после отделения конечного мозга представляет собой так называемый второй мозговой пузырь. Закладки глазных бокалов при данном расчленении переднего мозга смешаются в области промежуточного мозга. Средний мозговой пузырь не делится, зато задний мозговой пузырь делится на две части, а именно на более краниально и вентрально расположенный мозговой пузырь, или задний мозг и на лежащий каудальнее и дорсальнее — пятый мозговой пузырь, который

непосредственно связан со спинным мозгом и представляет собой будущий продолговатый мозг. Эти мозговые пузыри разделяются между собой сужениями, среди которых особенно хорошо распознается сужение между конечным мозгом и мозгом промежуточным, которое на поверхности мозга проявляется в виде щели.

Первоначальная полость данного головного конца медуллярной трубки в отдельных мозговых пузырях также делится на отдельные части. Эти отделы представляют собой расширенные или суженные части будущих мозговых полостей, взаимно связанных. В боковых быстро растущих выступах конечного мозга образуются две латерально лежащие полости — закладки будущих боковых желудочков мозга. Полость промежуточного мозга и средняя часть конечного мозга образуют третий желудочек, суженный просвет среднего мозга формируется в проходной канал, являющийся закладкой для силвиева водопровода среднего мозга. Наконец, полости среднего мозга и пятого мозгового пузыря образуют вместе четвертый желудочек.



Развитие головного мозга человека в онтогенезе. А, Б, В — стадии развития мозга эмбриона, Г — мозг новорожденного, Д — мозг ребенка в возрасте 1 год 3 мес. 3 первичных мозговых пузыря: I — передний, II — средний, III — задний. Передний и задний мозговые пузыри (Б, В) делятся каждый еще на 2 пузыря, в результате образуется 5 пузырей. Из первого пузыря формируется кора больших полушарий (1), из второго — промежуточный мозг и глазные пузыри (2), из третьего — средний мозг (3), из четвертого — мост и мозжечок (4), из пятого — продолговатый мозг (5).

Сначала мозговая область лишь незначительно искривлена вентрально. Однако впоследствии, в связи с неравномерными процессами роста в области мозговой закладки, а также в связи с изгибом туловища эмбриона, особенно его головного конца, в вентральном направлении, происходит сильный изгиб и области мозговой закладки. При вентральном наклонении головного конца зародыша изгибается и мозговая закладка. В результате этих процессов в дорсальной части (в своде) среднего мозга возникает сильно выпуклый изгиб. На наружной поверхности тела ему соответствует общий теменной изгиб головного конца эмбриона. При этом между промежуточным мозгом и конечным мозгом, с одной стороны, и средним мозгом, с другой стороны, возникает острый угол, открытый вентрально. На месте перехода пятого мозгового пузыря в спинной мозг образуется подобный изгиб, обращенный выпуклостью дорсально — шейный изгиб. Этот изгиб также сопровождается соответствующим изгибом поверхности эмбрионального тела. Несколько позднее в результате роста мозговой закладки в вентральном направлении значительно выдается область основания заднего мозга. Таким путем возникает третий изгиб мозговой.

Из пяти описанных основных мозговых пузырей развиваются отдельные части человеческого мозга, а именно в результате дифференцирующих процессов, которые в общем можно считать

последствиями неравномерного роста различных областей мозговой закладки. Стенки исходных мозговых пузырей на некоторых местах утолщаются, изгибаются и перегибаются, образуя местные утолщения и бугорки. Как в стенке спинного мозга, так и в стенке мозговых пузырей сначала образуются три основных слоя: внутренний — эпендимный, средний — оболочечный и наружный — краевой, а их клеточные, сначала эпителиальные элементы характерным образом дифференцируются на два основных вида клеток (на невробласты и спонгиобласты). Помимо трех исходных слоев, рассмотренных при описании развития спинного мозга, в головном мозгу развивается еще четвертый слой, располагающийся на поверхности. Этот слой возникает благодаря тому, что невробласты и спонгиобласты, размножаясь, перемещаются через маргинальный (краевой) слой на поверхность мозговой закладки и образуют здесь серое вещество коры головного мозга. В области исходного оболочечного слоя при последовательном развитии мозговых пузырей образуются островки серого вещества, так называемые мозговые ядра, которые в местах своего расположения обуславливают утолщение стенок.

Из отдельных мозговых пузырей в процессе дальнейшего развития образуются следующие основные мозговые части:

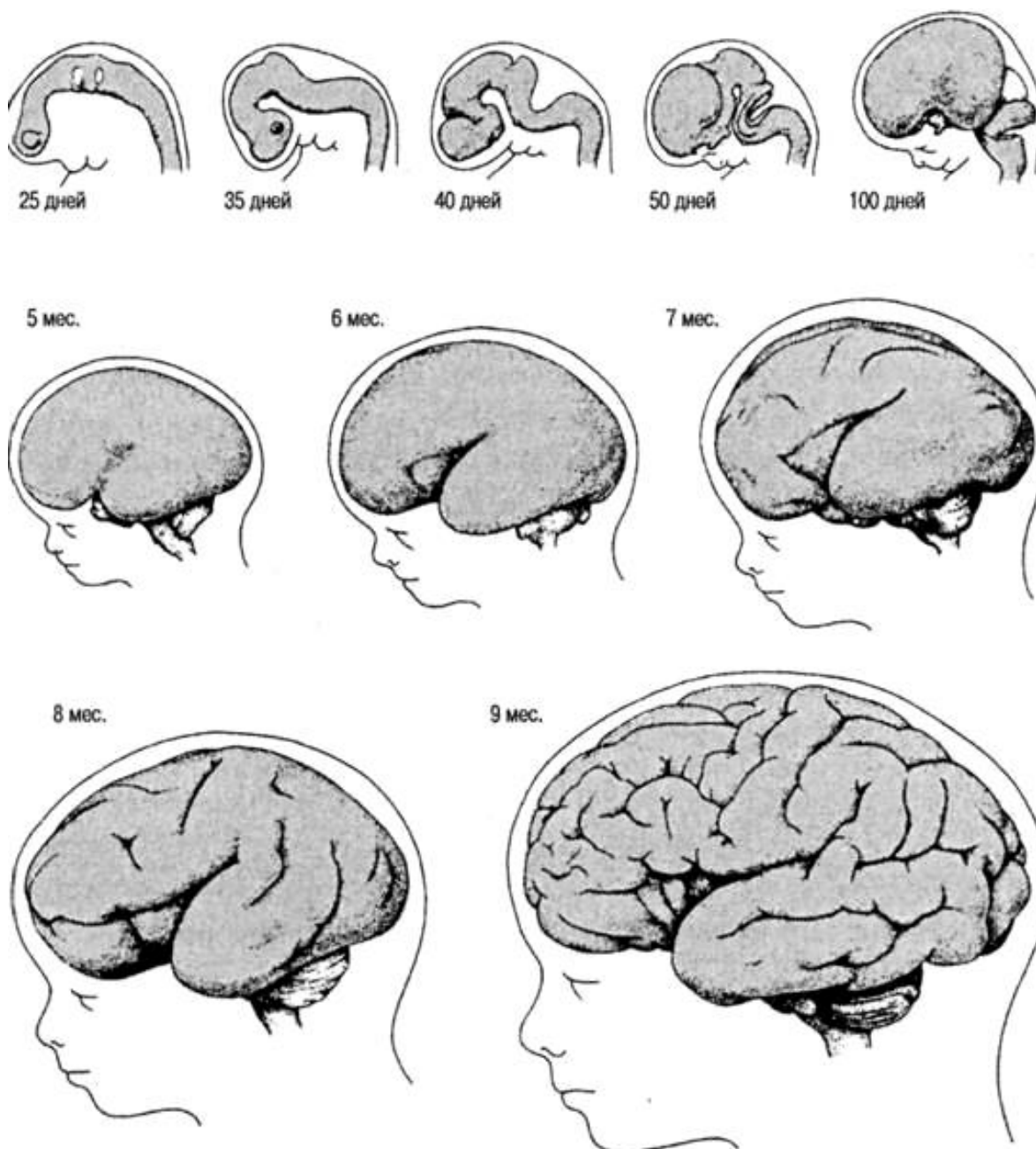
Из конечного мозга формируются оба мозговых полушария с полостями боковых желудочков мозга, полосатое тело, обонятельный мозг и кора мозга.

Промежуточный мозг дифференцируется на зрительные бугры, надбугорную и подбугорную части, зрительный перекрест, придаток мозга, воронку, серый бугор и сосковые тела. Из полости промежуточного мозга образуется третий желудочек.

Из крыши среднего мозга развивается четверохолмие и покрывка, из его основания развиваются ножки мозга. Полость мозгового пузыря преобразуется в силвиев водопровод мозга.

Задний мозг в своей дорсальной части превращается в мозжечок, в вентральной части — в варолиев мост. Из его полости возникает передний отдел четвертого желудочка мозга.

Пятый мозговой пузырь дает начало продолговатому мозгу, а из его полости возникает часть четвертого желудочка мозга.



ОРГАНЫ ЧУВСТВ.

Органы чувств при помощи центральной нервной системы осуществляют связь организма с внешним миром. Эти органы состоят, с одной стороны, из специализированных нервных (чувствительных) рецепторных элементов, имеющих эктодермальное происхождение, а, с другой стороны, из целого ряда дополнительных образований, служащих в качестве оболочки и опорных компонентов собственно чувствительных элементов органов чувств.

Развитие органа обоняния.

Закладкой ноздрей (носовых дырок) и будущей носовой полости является небольшая зона в эпидерме (обонятельная плакода), которая несколько позже углубляется, превращаясь в так называемую носовую ямку. Закладки ноздрей с медиальной стороны ограничиваются средней частью лобного отростка, с боковых сторон — боковыми отделами лобного отростка, а на основании - верхнечелюстными отростками. Средние носовые отростки утолщены и закруглены и впоследствии соединяются с верхнечелюстными отростками. В результате сращения отдельных элементов будущей лицевой области происходит формирование первичной области наружного носа и первичных ноздрей. Средняя поверхность боковых носовых отростков, ограничивающих с боковой стороны первичное носовое отверстие, формируется затем в так называемые крылья носа и в боковую стенку носовой полости. Из треугольной зоны в средней части лобного отростка формируется спинка носа, причем из тупого валика на его нижнем краю впоследствии моделируется кончик носа. Из подносковой зоны возникает нижняя поверхность наружного носа, на которую со временем перемещаются и носовые отверстия, средняя часть

верхней губы и верхней челюсти вместе с передней частью носовой перегородки. В процессе жизни плода нос постепенно сужается, приобретая, однако, свою окончательную форму лишь во время внеутробной жизни.

Обе обонятельные ямки постепенно углубляются, пока, наконец, не произойдет их превращение в слепо законченные обонятельные мешки, которые прорастают по направлению к первичной ротовой полости. В течение некоторого промежутка времени они отделяются от нее тонкой щечно-носовой перепонкой. Несколько позже, приблизительно на седьмой неделе, эта эпителиальная перепонка перфорируется, и обонятельные мешки, в которых находится закладка первичных носовых полостей, начинает сообщаться с первичной ротовой полостью. Обе коммуникации, происходящие из первичных полостей обонятельных мешков, представляют собой первичные отверстия (хоаны).

В соответствии с постепенным сужением наружного носа и в соответствии с его приподниманием над уровнем лица одновременно происходит и сужение перегородки между обеими первичными хоанами и носовыми отверстиями, которая сначала является весьма широкой. На своде первичной ротовой полости возникает закладка носовой перегородки, которая прорастает вниз, соединяясь по средней линии с небными отростками: эти отростки вырастают с боков из верхнечелюстных отростков, а также из передней части носовой перегородки, образованной в нижненокосовой зоне. После формирования неба первичная ротовая полость делится на дефинитивную (вторичную) полость рта, а верхняя часть вместе с первичными хоанами обособляется в виде самостоятельной вторичной носовой полости, разделенной носовой перегородкой на две симметричные половины, сообщающиеся сзади с ротовой полостью через область носоглотки (посредством вторичных хоан).

На всей поверхности этой носовой полости образуется слизистая оболочка, покрытая, за исключением самых верхних отделов, —

дыхательным реснитчатым эпителием, характерным для верхних дыхательных путей (многослойным цилиндрическим эпителием, снабженным ресничками и рюмковидными клетками). Лишь в самом верхнем отделе, в области будущей верхней хоаны, слизистый эпителий специфически дифференцируется в обонятельный эпителий. Его эктодермальные эпителиальные клетки дифференцируются как на опорные клетки, так и на первоначально аполярные, соответствующие невробластам, элементы будущего чувствительного эпителия. Из этих клеток по направлению к поверхности вырастает сравнительно толстый, короткий отросток, а с базальной поверхности от них отходит тонкий отросток, который в виде обонятельной нити идет через дырчатую пластинку решетчатой кости в обонятельный тракт и далее в обонятельную луковицу, где вступает в обонятельный клубочек, в котором соединяется с нейроном митральных (двустворчатых) клеток.

На боковых стенках носовой полости образуются носовые раковины, представляющие собой утолщенные продольные валики, в которых из мезенхимы образуются хрящи, а впоследствии и соответствующие кости. Носовые раковины служат для увеличения поверхности носовой полости. Закладкой для носовых раковин являются проходящие по боковым стенкам носовой полости продольные валики. В виде отщеплений от исходной носовой полости приблизительно в конце третьего и в начале четвертого месяца закладываются околоносовые полости: верхнечелюстная пазуха, лобная пазуха и решетчатые клетки. Они закладываются в мезенхимной бластеме соответствующих лобных костей в виде малых полостей, в которые впячивается и мешкообразно расширяется эпителиальная выстилка носовой полости. Исключение составляет полость клиновидной кости, которая образуется в результате прямого обособления носовой полости.

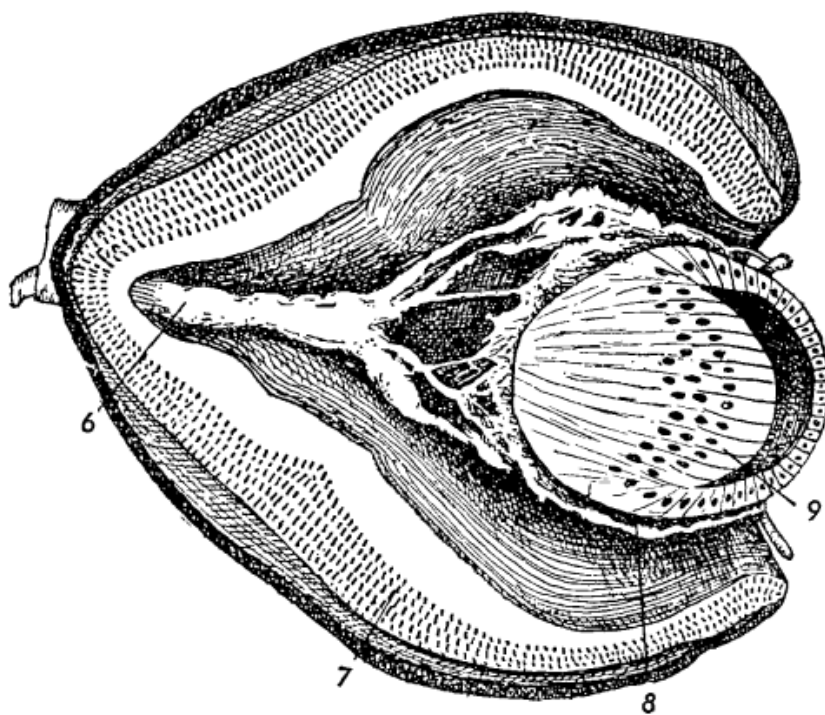
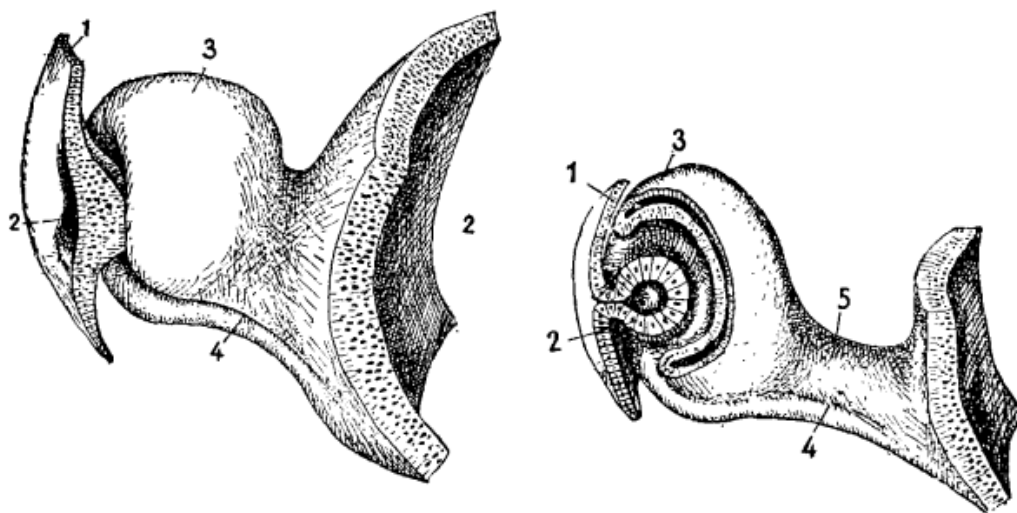
Развитие глаза

Закладка глаза возникает уже у очень юных зародышей (в течение четвертой недели), медуллярная трубка которых впереди еще полностью не замкнута, и поэтому ее передняя часть распростерта в плоскости в виде первичной закладки мозга. Уже в этой стадии в области переднего мозгового пузыря наблюдается умеренно углубленное поле, так называемая глазная ямка, которая охватывает значительную поверхность внутреннего еще зияющего мозгового отдела медуллярной трубки. Когда в конце четвертой недели происходит смыкание краев трубки и, таким образом, закрытие мозга, обе глазные ямки оказываются лежащими латерально по бокам, причем своей вогнутостью они открываются в полость первичного мозгового пузыря. Их выпуклость выпячивается по бокам и в виде глазных пузырей направляется к наружной эктодерме головной области.

Глазной пузырь расширяется, увеличивается и одновременно все более отдаленно от собственно стенки переднего мозгового пузыря, оставаясь сначала соединенным с ним широким глазным стебельком. Вскоре стенка глазного пузыря на нижней поверхности начинает впячиваться, инвагинировать внутрь глазного пузыря, благодаря чему формируется шапочковидное образование, называемое глазным бокалом. Внутренняя впячивающаяся стенка глазного бокала постепенно приближается к наружной стенке. Между обеими стенками сначала имеется замкнутое пространство, берущее начало из первоначальной полости глазного пузыря (переднего мозгового пузыря), которое по мере приближения внутреннего листка глазного бокала к его наружному листку все более уменьшается и, наконец, после того как произойдет смыкание обоих листков глазного бокала, полностью исчезает. Таким образом, глазной бокал оказывается ограниченным двуслойной стенкой, а по его краям оба листка нервной эктодермы первоначального глазного пузыря без резкой границы переходят друг в друга.

Между тем передний мозговой пузырь делится на конечный мозг (первый мозговой пузырь) и промежуточный мозг (второй мозговой

пузырь), причем стебелек глазного бокала попадает в область промежуточного мозга. Глазной стебелек удлиняется и становится тоньше. Одновременно глазной бокал приближается к поверхностной эктодерме боковых стенок головного конца зародыша. Поверхностная эктодерма в этом месте утолщается, превращаясь в хрусталиковую пластинку (плакodu), которая при помощи тонких плазматических спаек соединяется с нервной эктодермой глазного бокала. Хрусталиковая пластинка начинает проникать внутрь глазного бокала, а в его вогнутости образуется хрусталиковый карман. Этот карман сначала связан с поверхностной эктодермой, но впоследствии она полностью отшнуровывается от нее и проникает в полость закладки глаза. Затем происходит восстановление слоя поверхностной эктодермы над глазным бокалом, который содержит закладку хрусталика.



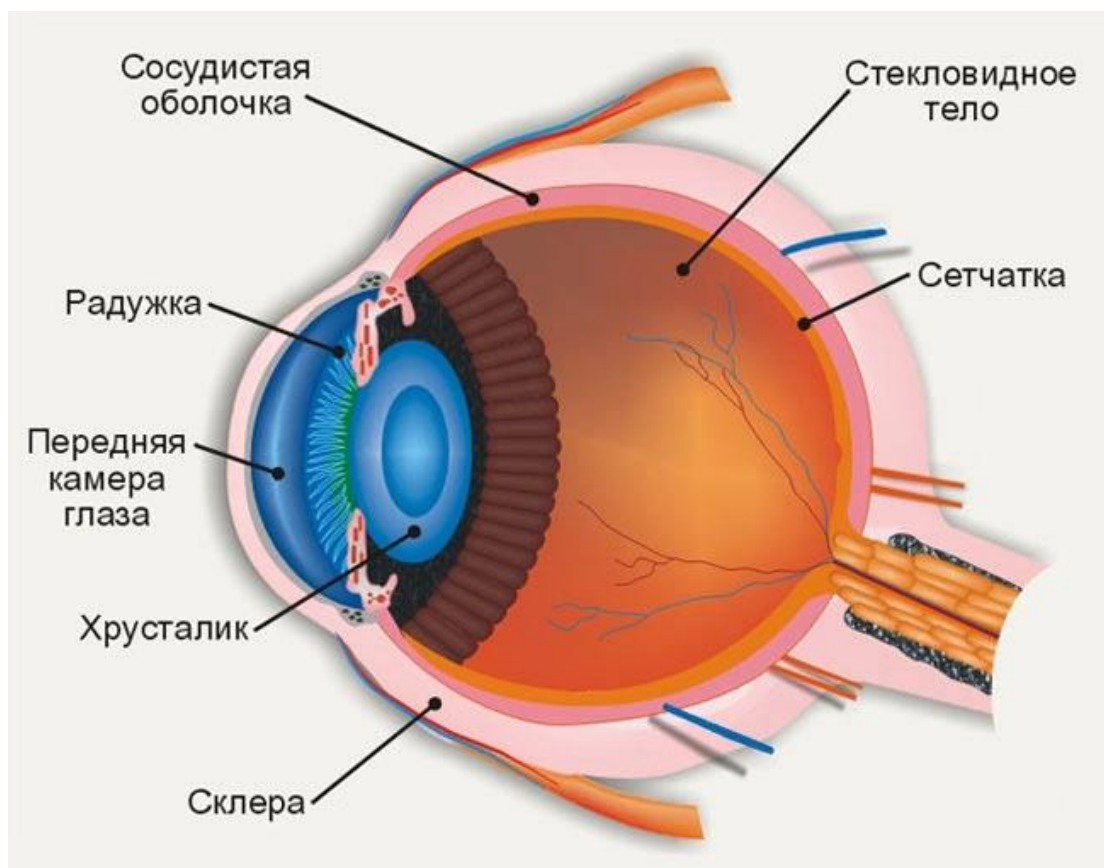
Модели развития глазного бокала у эмбрионов в течение пятой недели и в начале седьмой недели (по Манновой, заимствовано у Франкенбергера).

1 — поверхностная эктодерма головного конца зародыша, 2 — хрусталиковая ямка, 3 — глазной бокал, 4 — бороздка на основании глазного бокала и его стебелька, 5 — стебелек глазного бокала (закладка для зрительного пучка и для его оболочек), 6 — стекловидная артерия, 7 — сетчатая оболочка, 8 — сосудистая капсула хрусталика, 9 — хрусталиковый мешок.

Уже в процессе инвагинации глазного бокала его двойная стенка образуется не полностью, на его нижней стороне возникает меридиональное впячивание, захватывающее оба листка глазного бокала. Это впячивание распространяется проксимально, в глазной стебелек, на котором благодаря этому возникает продольная бороздка, проходящая по его нижней стороне и связанная непосредственно с полостью глазного бокала. Проход бороздки в эту полость называется эмбриональной глазной щелью. В бороздку, проходящую по главному стебельку, уже в ранней стадии проникает мезенхимная ткань из окружающей среды, а в самой бороздке располагается первичная центральная артерия сетчатки. Впоследствии края бороздки смыкаются полностью, так что она превращается в двустенную трубку, в которой проходит центральная артерия сетчатки, замкнутая в мезенхимной ткани, несколько позднее в эту трубку начинают вращать аксоны (невриты) узловых клеток сетчатки, представляющие нервные волокна зрительного нерва. После закрытия бороздки в глазном стебельке зарастает и меридиональный дефект в стенке глазного бокала (сосудистая щель), что происходит приблизительно на седьмой неделе.

Вокруг закладки глазного бокала мезенхимная ткань, окружающая его, сгущается в два слоя. Внутренний слой дает начало для средней (сосудистой, васкулярной), а наружный слой — для наружной (фиброзной) оболочки глазного яблока. Глазные бокалы сначала обращены почти, что полностью латерально, однако впоследствии, в связи с ростом задних отделов головы, они все больше сдвигаются на переднюю сторону, сближаясь между собой и достигая, наконец, еще во время эмбриональной жизни, приблизительно такого положения, какое наблюдается у взрослого человека.

Из закладки глазного бокала дифференцируется сетчатка, из хрусталиковой закладки возникает хрусталик, а из глазного стебелька возникает зрительный пучок. Остальные части глазного яблока развиваются из окружающей мезенхимы.



Развитие уха

Развитие отдельных частей уха (внутреннего, среднего и наружного) происходит из трех самостоятельных закладок, взаимный контакт которых в процессе развития наступает лишь вторично. Внутреннее ухо берет начало из наружной эктодермы, а нервное снабжение — из заднего мозгового пузыря. Среднее ухо берет начало из энтодермы первой внутренней жаберной борозды, слуховые косточки развиваются из первой и второй жаберных дуг. Наружное ухо имеет кожное происхождение, оно возникает из наружной эктодермы, а именно в области первой наружной жаберной борозды.

Внутреннее ухо

Первые закладки внутреннего уха распознаются уже в начале четвертой недели в виде утолщенной площадки наружной эктодермы (слуховая плакода), расположенной дорсальнее первой наружной жаберной борозды, сразу же возле нее. Эта утолщенная эпителиальная площадка углубляется, превращаясь в слуховую ямку, а затем впячивается по направлению к утолщенной боковой стенке заднего мозгового пузыря. Слуховая ямка продолжает углубляться, из нее образуется замкнутый слуховой мешочек-пузырь, который сначала связан с поверхностной эктодермой, а со временем от нее полностью отделяется, располагаясь затем между задним мозговым пузырем (приблизительно на уровне пятой невромеры) и наружной эктодермой в мезенхимной основе. Между тем на латеральной стенке заднего мозгового пузыря возникает утолщение, являющееся закладкой для слухо-лицевого узла. К закладке этого узла слуховой мешочек, имеющий эллипсоидную форму, прилегает своей медиальной стенкой.

То место на слуховом мешочке, из которого первоначально исходит спайка, соединяющая слуховой мешочек с поверхностной эктодермой,

перемещается на медиальную стенку, где из него в дорсальном направлении начинает расти полый отросток, называемый эндолимфатическим протоком. Между тем слуховой мешочек как целое увеличивается и удлиняется в дорсо-вентральном направлении. Его вентральная часть является более широкой и образует закладку для улиткового протока, средняя часть со временем превращается в эллиптический мешочек и в сферический мешочек, а в дорсальном отделе уже на пятой неделе проявляются первые признаки формирования полукружных канальцев.

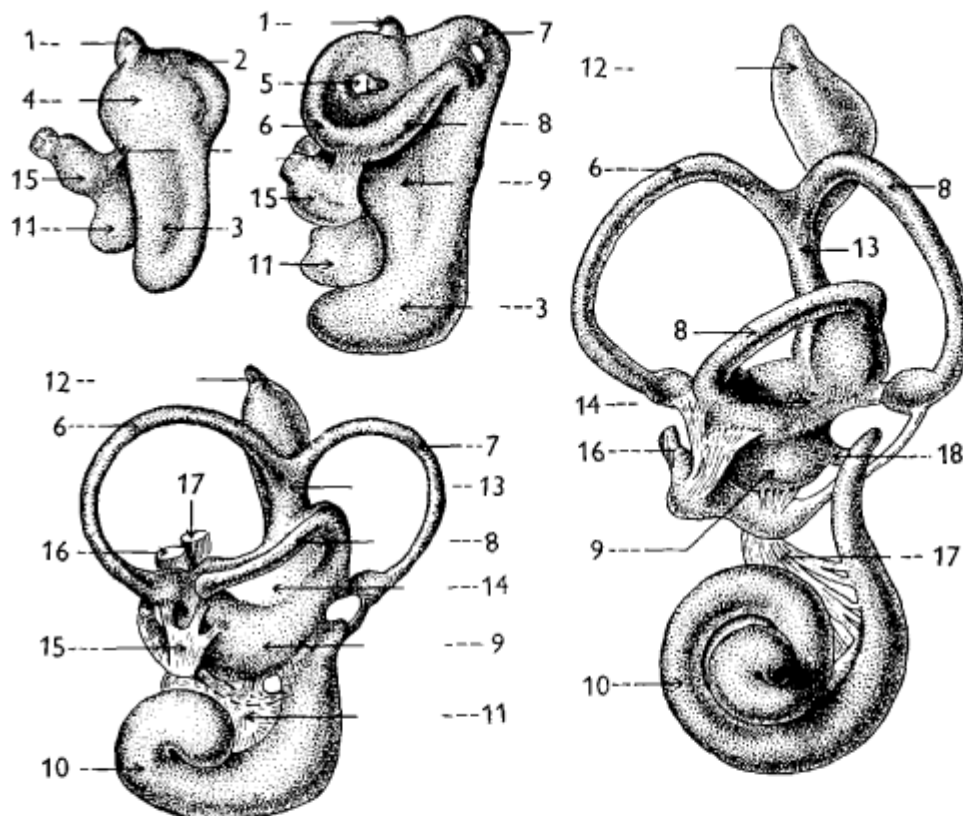
Из латеральной стенки слухового мешочка начинают расти два сумчатых расширения. Дорсально расположенное расширение дает начало возникновению верхнего и заднего полукружного каналов. Из латерального расширения, лежащего почти что горизонтально, возникает боковой полукружный канал. Стены этого выступа слухового мешочка в центральных отделах соединяются в эпителиальную мембрану, в то время как периферические полукружные части остаются расширенными, а их полость на обоих концах всегда сообщается с полостью слухового мешочка. Центральная эпителиальная мембрана в течение шестой недели подвергается обратному развитию, благодаря чему все три полукружных канальца обособляются, превращаясь в полукружные трубочки, на которых возникают соответствующие расширения. Верхний и задний полукружные каналы открываются в средней части слухового мешочка посредством общего ствола.

Между тем, остаток слухового мешочка в средней области дифференцируется на сферический и эллиптический мешочки. Эллиптический мешочек возникает из его дорсального отдела, и в него затем открываются все три полукружных канальца. Вентральная часть мешочка в результате сужения отделяется от эллиптического мешочка и становится закладкой для мешочка сферического. Глубокий желобок, который с латеральной стороны отделяет эллиптический мешочек от мешочка сферического и направляется к месту отхождения

эндолимфатического мешка, сужает сообщение между этими двумя мешочками. У взрослого человека эти обе части отделены одна от другой, но между ними сохраняется сообщение в виде узких канальцев, которые их одновременно связывают также и с эндолимфатическим мешком. Эти канальцы представляют собой, собственно, рогаткообразное разделение основного отдела эндолимфатического протока, называемого протоком из эллиптического в сферический мешочек.

Приблизительно на восьмой неделе начинается преобразование вентральной части слухового мешочка в улитковый проток. Из вентрального отдела вырастает слепой каналец, который спиралевидно закручивается на два с половиной оборота по типу раковины улитки. Его разрез имеет сначала круглую, а затем треугольную форму. Полость улиткового протока посредством суженного канальца, называемого соединительным протоком, связана со сферическим мешочком.

Таким образом, слуховой мешочек формируется в перепончатый лабиринт со всеми его составными компонентами. В течение всего своего развития, слуховой мешочек своей медиальной стороной прилегает к закладке слухо-лицевого узла, который несколько позже делится на меньший отдел — коленный узел и на большой отдел, который, в свою очередь, делится на узел преддверия для сферического и эллиптического мешочков и для полукружных канальцев, и на спиральный узел, который растет вместе с улитковым протоком и, следуя его ходу, приобретает спиралевидную форму. Периферические веточки, отходящие от спирального узла, иннервируют Кортиев орган, расположенный в улитковом протоке, центральные волокна, образуют улитковую часть слухового нерва. Центральные волокна, отходящие от узла преддверия, присоединяются к ним в виде вестибулярной части слухового нерва, в то время как периферические волокна иннервируют гребешки расширения в полукружных канальцах и пятна в эллиптическом и сферическом мешочках.



Развитие перепончатого лабиринта в течение пятой — восьмой недель

1 — закладка для эндолимфатического мешка, 2 — закладка для полукружных канальцев, 3 — закладка улитки, 4 — закладка преддверия, 5 — перфорирование центральной части мембраны, 6 — верхний полукружный канал, 7 — задний полукружный канал, 8 — боковой полукружный канал, 9 — сферический мешочек, 10 — улитка, 11 — улитковая часть узла 12 — эндолимфатический мешок, 13 — общая ножка, 14 — эллиптический мешочек, 15 — преддверная часть узла, 16 — нерв преддверия, 17 — улитковый нерв, 18 — соединительный проток.

Гребешки и пятна как равновесные органы чувств возникают на седьмой неделе. Клетки в этой области утолщаются и дифференцируются на чувствительные и опорные клетки, которые на гребешках образуют студневидный купол. Спиральный (кортиев) орган — развивается на

базальной поверхности улиткового протока. Его эпителий утолщается и делится на два продольно проходящих валика. Внутренний, более крупный валик располагается ближе к оси улитки и представляет собой край спиральной пластинки. Клетки меньшего наружного валика дифференцируются как на чувствительные элементы кортиева органа, так и на его опорные элементы. Кортиев туннель возникает в результате частичного нарушения и частичного расхождения опорных клеток. С самого начала оба валика покрыты утолщением, являющимся закладкой покровной пластинки и возникающим в виде кутикулярного (кожистого) образования эпителиальных клеток. Покровная пластинка присоединяется к эпителиальному покрытию края спиральной пластинки. Клетки, расположенные снаружи от края спиральной пластинки, распадаются, благодаря чему в этом месте возникает, выстланный низким кубическим эпителием. В наружной спиральной борозде опорные клетки кортиева органа переходят в эпителий периферической стенки улиткового протока.

Вокруг перепончатого лабиринта находится скопление сгущенной мезенхимы, из которой дифференцируется, во-первых, непосредственно основная мембрана, то есть соединительнотканная оболочка перепончатого лабиринта, а во-вторых, хрящевая бластема, которая в виде ушной капсулы покрывает весь перепончатый лабиринт. Слой этого хряща в непосредственной близости перепончатого лабиринта дифференцируется на рыхлую ткань, подобную мезенхиме. Периферический слой образует перихондрий будущей каменистой кости, которая в данной стадии развития имеет еще хрящевую закладку. В результате растворения ткани между перихондрием и основной мембраной лабиринта образуется перилимфатическое пространство. Окостенение собственно каменистой кости (костного лабиринта) происходит в пятом месяце.

Улитковый проток подвешен в перилимфатическом пространстве таким образом, что его латеральная стенка прилежит к стенке костного лабиринта. В основной стенке улиткового протока находится спиральный

(кортиев) орган, в то время как покрышка улиткового протока истончается и образует преддверную перепонку. Ниже и выше улиткового протока возникают перилимфатические пространства. Нижнее пространство образует лестницу барабана, а верхнее — лестницу преддверия, которые на вершине улитки переходят друг в друга. Мезенхима в оси улитки окостеневаает в ее стержень. Из стержня под основную перепонку отходит пластинка с веточками улиткового нерва, берущего начало из спирального узла; пластинка эта, сначала соединительнотканная, позже окостеневаает, превращаясь в костную спиральную пластинку.



КОЖА.

Кожа как общий покров тела развивается из двух закладок. Ее поверхностный слой вместе с различными эпителиальными производными кожи (ногтями, волосами и железами) возникает из поверхностного эктодермального покрытия эмбриона. Соединительнотканые компоненты собственно кожи вместе с соответствующими сосудами и подкожной клетчаткой берут начало из мезодермы (мезенхимы), которая в дорсолатеральных отделах тела в виде пластинки для кожи, происходящей из ткани первичных сегментов, прилегает с внутренней стороны к поверхностной эктодерме, а в вентролатеральных областях — как наружный слой париетального, пристеночного, мезобласта.

Поверхностная эктодерма будущего эпидермиса образована сначала одним слоем кубических или цилиндрических клеток. В течение пятой недели на поверхности образуется еще один слой плоских клеток, благодаря чему закладка эпидермы становится двуслойной. Поверхностные плоские клетки образуют так называемый эпитрихиальный слой, или перидерму; под ним располагается нижний слой, состоящий из кубических клеток. С третьего по пятый месяц в результате размножения клеток нижнего кубического слоя, который представляет собой закладку для росткового, производящего слоя, сначала образуется третий слой, расположенный между перидермой и основным слоем, так называемый промежуточный слой. Впоследствии в результате размножения клеток данного слоя развиваются все слои эпидермы, причем поверхностные слои клеток начинают ороговеть (кератинизироваться). При ненормальных обстоятельствах может наблюдаться чрезмерная кератинизация (ороговение), в таком случае ороговевший слой несоразмерно утолщается и покрывается трещинками (ихтиоз).

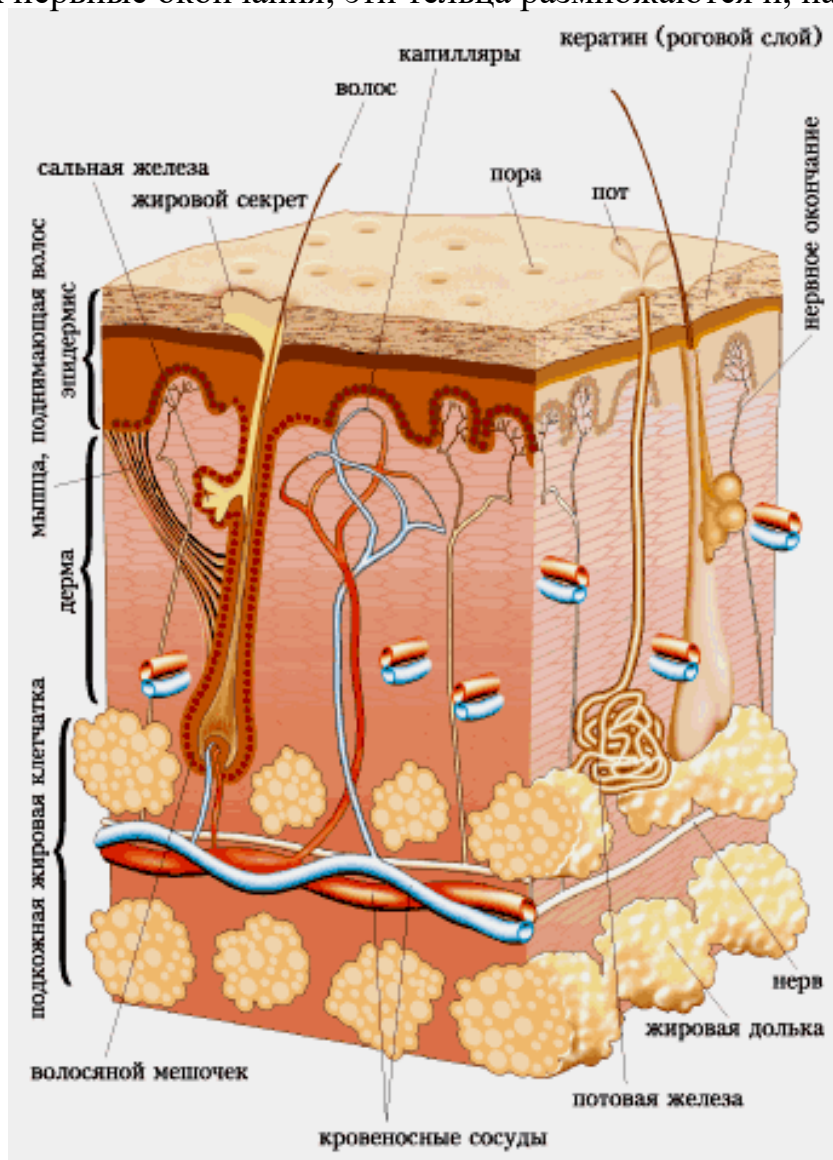
Поверхностная перидерма слущивается вместе с нежными волосками — пушком: вместе со слущенными клетками эпидермы она примешивается к секрету сальных желез, образуя на поверхности тела плода творожистую смазку, которая защищает тело плода от мацерирующего (размачивающего) действия околоплодной жидкости.

Собственно кожа — соединительнотканый слой кожи начинает дифференцироваться на втором месяце развития из мезенхимы пластинок для кожи (дерматомов) и из мезенхимы париетального мезобласта. Приблизительно в третьем месяце образуются пучочки плотных коллагеновых, а несколько позже — и эластических волокон, которые постепенно приобретают свое характерное двуслойное распределение. Из сосочкового слоя к основанию эпидермиса, на котором сосочковый слой непосредственно расположен, отходят конические сосочки. В течение второй половины внутриутробной жизни плода образуется характерная поверхностная структура (рельеф) кожи. Пигментные зернышки (гранулы) в клетках основного слоя эпидермы появляются только после рождения. В некоторых случаях пигмент может полностью отсутствовать; эта аномалия развития называется альбинизмом.

Подкожная клетчатка возникает из сравнительно рыхлого мезенхимного слоя, расположенного под слоем, который дает начало собственно коже. Оба эти слоя отчетливо различаются между собою уже на пятом месяце развития. Впоследствии в подкожной клетчатке начинается образование совокупностей жировых клеток, которые, размножаясь, сглаживают в течение второй половины внутриутробной жизни морщины и складки плода.

Иннервация кожи осуществляется сегментно проходящими спинномозговыми нервами, в связи с чем, на коже определяются сегментные области, иннервируемые определенными спинномозговыми нервами. Свободные нервные окончания врастают между клетками эпидермы к концу третьего месяца. Осязательные и иные тельца,

расположенные в собственно коже, развиваются из мезенхимных клеток, окружающих нервные окончания; эти тельца размножаются и, начиная с



четвертого по восьмой месяц, преобразуются в дощечковые образования (тельца Фатер-Пачини). Подобным образом развиваются и осязательные тельца Мейснера, лишь с той разницей, что их мезенхимные клетки не трансформируются в дощечки.

Признаки доношенности плода

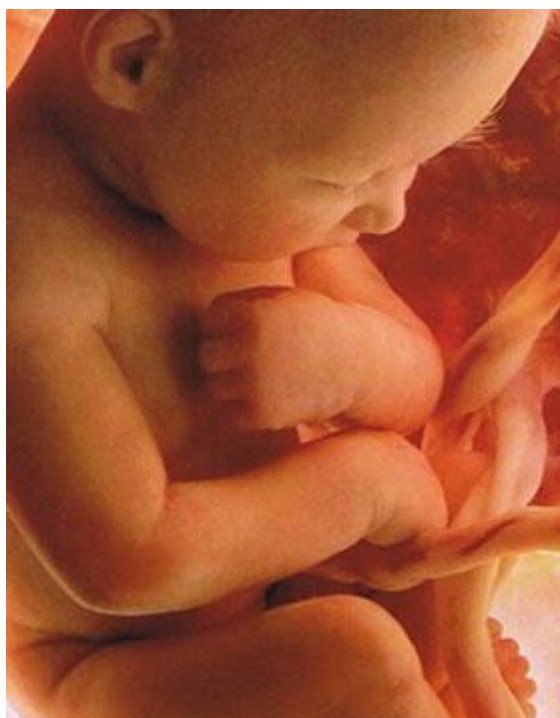
Беременность и развитие плода вплоть до его рождения (родов) продолжаются в норме в среднем десять лунных месяцев, то есть 280 дней, считая от первого дня последней менструации (приблизительно девять календарных месяцев и десять дней). В конце периода беременности происходит извержение плода и его оболочек (плодного мешка) по половым путям (по родовому каналу) из матки. Это извержение называется родами.

Если роды наступают в нормальные сроки, то есть приблизительно по истечении десяти лунных месяцев, то новорожденный считается доношенным плодом. Однако отклонения от этих средних величин на несколько дней, когда роды происходят за несколько дней до срока или же после срока, являются весьма частым явлением. Сравнительно часто роды по тем или иным причинам, подробно описываемым в учебниках акушерства, происходят гораздо раньше нормальных. Если роды наступают на восьмом или же на девятом месяце, то их считают преждевременными. Недоношенный новорожденный может выжить, однако для этого необходимо соблюдать строгие условия обращения и ухода за ребенком (содержание в так называемых инкубаторах). Рождение плода еще раньше, в более ранние периоды развития, то есть в течение первых семи месяцев беременности называется выкидышем. Такой плод не жизнеспособен и после выкидыша погибает. Иногда наблюдаются случаи, когда ребенок рождается по истечении нормального срока. Такой новорожденный считается переносным плодом, а роды считаются запоздалыми.

По практическим соображениям важно знать признаки, совокупность которых позволяет считать новорожденного доношенным ребенком.

1. Длина (рост) новорожденного достигает приблизительно 50 см (длина девочек несколько меньше).

2. Вес новорожденных мальчиков колеблется около 3300 г, вес новорожденных девочек несколько меньше.
3. Ширина плеч новорожденного несколько больше максимальной ширины головки.
4. Ногти у доношенного плода ороговевшие и выступают за кончики пальцев.
5. Длина волос на голове новорожденного не меньше одного сантиметра.
6. Брови и ресницы развиты, пушок исчез.
7. В дистальном эпифизе бедренной кости ясно различается ядро окостенения (остеофикации).
8. Кости черепа твердые, хрящи носа и ушных раковин развиты и плотны.
9. Яички у мальчиков опущены в мошонку, у девочек большие половые губы перекрывают малые половые губы.
10. Кожа эластичная, достаточной толщины, розовая, подкожно-жировая клетчатка хорошо развита.





КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ ОНТОГЕНЕЗА

Эмбриональное развитие возможно лишь при оптимальном сочетании внутренних и внешних условий. Каждая последующая стадия развития эмбриона или плода вытекает из предыдущей и из имеющихся в данный момент условий развития. Если какого-либо внешнего или внутреннего условия недостаточно, или если возникает необычный внешний фактор, способный кардинально повлиять на ход развития плода, эмбриогенез может отклониться от нормального пути. Результаты классических исследований указали на два критических периода в развитии плацентарных млекопитающих, связанных с периодом имплантации и плацентации. Однако этими двумя периодами не исчерпывается проблема критических периодов. В процессе закладки каждого органа также существуют особо чувствительные периоды, когда воздействие неблагоприятных факторов среды может вызвать то или иное отклонение в его развитии (то есть аномалию). В критические периоды зародыш или плод становится высоко реактивным и лабильным по отношению к действию внешних факторов. Аномалии развития возникают при этом в силу того, что борьба организма

с разрушительными процессами (то есть, регуляторная функция органов и систем плода) в эти периоды может быть ослаблена. Непосредственной причиной аномалии может послужить либо остановка развития той или иной системы организма в критический период, либо нарушение координации в скорости компенсаторных ответных реакций систем развивающегося плода. Чем на более ранней стадии своего развития находится эмбрион, тем его ответная реакция на действие патогенного фактора более отличается от реакции систем взрослого организма.

В онтогенезе человека к критическим периодам относят:

- оплодотворение;
- имплантацию (7 - 8-е сутки эмбриогенеза);
- развитие осевого комплекса зачатков органов и плацентацию (3 - 8-я недели);
- развитие головного мозга (15 - 20-я недели);
- формирование основных систем организма, в том числе половой (20 - 24-я недели);
- рождение;
- период до 1 года;
- половое созревание (11 - 16 лет).

К наиболее частым факторам, нарушающим нормальный эмбриогенез, принадлежат:

1. Перезревание женской половой клетки, нарушения обмена вещества у матери, гипоксия, содержание в крови матери токсических веществ (например, лекарственных препаратов, наркотических веществ, никотина, алкоголя и др.), инфекция, особенно вирусная.
2. Для развития теплокровных животных и человека большое значение имеет температура тела. Длительное перегревание организма матери приводит к аномалиям развития плода.

3. Рентгеновское облучение опасно в связи с возможными мутациями, так как клетки эмбриональных зачатков особенно чувствительны к радиации.

Гибель эмбрионов в различные периоды онтогенеза неравномерна среди зародышей мужского и женского полов: чем ближе к началу беременности, тем больше среди погибших зародышей мужского пола. Это связано с тем, что в эмбриогенезе возникает больше зародышей мужского пола, чем женского. Так, соотношение количества эмбрионов мужского и женского полов в 1-й месяц беременности составляет 600:100, а на 5-ом месяце - 140:100. Если считать, что в среднем на 1000 беременностей погибает 300 плодов, то величина внутриутробной смертности представляется следующими показателями: в 1-й лунный месяц погибает 112 эмбрионов, во 2-й - 72, в 3-й - 43, а затем показатели снижаются до единичных. То есть, на первые два месяца беременности приходится около 2/3 всех случаев гибели эмбрионов. Точное число аномально развивающихся беременностей на стадии зиготы неизвестно, поскольку на этой стадии беременность сложно диагностировать. Приблизительно подсчитано, что из числа беременностей, заканчивающихся спонтанными абортами, половина сопровождается хромосомными дефектами зародыша. Подобные аборты расцениваются как “естественное средство” элиминации зародышей с генетическими дефектами и уменьшения числа врожденных уродств. По современным прогнозам, за счет спонтанного аборта генетически неполноценных зародышей число новорожденных с врожденными генетическими дефектами снижается с 12% до 2 - 3%.

Патологические процессы, протекающие в организме матери в течение первых 7-и суток после оплодотворения, могут привести к эктопической (внематочной) беременности. Последняя составляет 0.8 - 2.4 случая на 100 доношенных беременностей (около 6% стационарной гинекологической патологии). В 98 - 99% случаев зародыш прикрепляется

в маточной трубе. Яичниковая, шеечная и абдоминальная формы беременности встречаются редко. Летальность при эктопической беременности составляет около 7% всех смертей беременных женщин. Наличие эктопической беременности в анамнезе является частой причиной вторичного бесплодия. Действие разнохарактерных патологических факторов в раннем эмбриогенезе человека может вызвать предлежание плаценты и пузырный занос. При продолжающемся влиянии неблагоприятных факторов в патологическое формирование вовлекаются многие органы зародыша, в первую очередь - ЦНС, сердце и др. Только с 63 дня беременности опасность развития аномалий эмбриогенеза начинает уменьшаться. Все представленные выше факты накладывают большие обязательства на будущих родителей в плане предупреждения действия на организм беременной женщины вредных факторов среды и эмоционального стресса, особенно в период, когда зародыш находится в ранней фазе развития, и женщина не знает о своей беременности.

Таким образом, гибель зародыша возможна с самых ранних стадий развития, в результате спонтанных аборт (до 30% зародышей) и внематочной (эктопической) беременности.

Следующим после оплодотворения наиболее чувствительным периодом к действию тератогенов является период с 3-й по 8-ю недели развития. Именно в раннем эмбриогенезе человека закладывается большая часть аномалий и уродств развития (таблица). Статистика утверждает, что у 2.5% новорожденных регистрируются резко выраженные аномалии развития. Около 10% причин смерти детей после рождения обусловлено врожденной патологией. Существующие данные о сроках возникновения некоторых видов аномалий суммированы в таблице.

Сроки возникновения некоторых аномалий развития эмбрионов и плодов человека

Форма аномалии	Сутки развития
Анэнцефалия - отсутствие головного мозга, свода костей черепа.....	26
Менингомиелоцеле - выбухание оболочек и тканей спинного мозга сквозь дефект в позвоночнике.....	28
Экстрофия мочевого пузыря - отсутствие нижней части передней брюшной стенки и передней стенки мочевого пузыря. Дефект брюшной стенки замещен задней стенкой мочевого пузыря с отверстиями мочеточников...	30
Губа расщепленная (заячья) - дефект развития верхней губы.....	36
Атрезия и свищи прямой кишки, возникновение диафрагмальной грыжи, дефект межжелудочковой перегородки сердца.....	6 недель
Расщелина верхней челюсти и неба.....	9 - 10 недель
Грыжа пуповинная (омфалоцеле) - из-за дефекта брюшной стенки наружу выходят внутренние органы, покрытые истонченными тканями пуповины.....	10 недель
Гипоспадия - отсутствие у детей мужского пола дистальной части мочеиспускательного канала, а его наружное отверстие находится в мошонке или промежности; у детей женского пола - отверстие мочеиспускательного канала открывается во влагалище.....	12 недель
Крипторхизм - задержка опущения яичек в мошонку.....	7 - 10 месяцев

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Что такое критический период эмбриогенеза? Какие критические периоды Вам известны и в какие стадии эмбриогенеза они происходят?

2. Какие факторы нарушают нормальный эмбриогенез?
3. В течение какого времени яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению? В течение какого времени сперматозоиды сохраняют оплодотворяющую способность?
4. Какие фазы включает в себя оплодотворение? Когда и где оно происходит?
5. В какой период эмбрионального развития происходит дробление? Где оно протекает и в какие сроки? Какой тип дробления у человека?
6. На какой стадии развития образуются бластомеры? Чем отличаются светлые бластомеры от темных. Что они образуют?
7. Что такое имплантация? В какие сроки и где она происходит? Какие стадии имплантации Вам известны?
8. Чем отличается гистиотрофный тип питания от гематотрофного?
9. Когда, где и каким способом протекает 1 фаза гастрюляции? Что образуется в результате этой фазы.
10. Когда, где и каким способом протекает 2 фаза гастрюляции? Что образуется в результате этой фазы.
11. Что формирует амниотический пузырек и желточный мешок? Какую роль играют эти образования в развитии эмбриона?
12. Как дифференцируется мезодерма? Сколько пар сомитов образуется?
13. Что такое органогенез?
14. Как происходит развитие лица?
15. Источники развития органов пищеварительного тракта.
16. Источники развития органов мочеполовой системы.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

1. **Назовите конечные стадии эмбриогенеза:**
 1. Дробление.
 2. Гастрюляция.
 3. Гисто- и органогенез.
 4. Нейруляция.
 5. Системогенез.
 6. Оплодотворение.
2. **Какие производные образуются из кожной эктодермы зародыша?**
 1. Поперечно-полосатая мышечная ткань.
 2. Эпителий кожи.
 3. Эпителиальная выстилка амниона.
 4. Эпителий ротовой полости.
 5. Эпителий анальной бухты.
3. **Указать, что образуется при дифференцировке зародышевой мезодермы?**
 1. Сомиты.

2. Эпителий желудочно-кишечного тракта.
 3. Спланхнотом.
 4. Нефрогонатом.
 5. Нервная ткань.
- 4. Указать производные зародышевой энтодермы?**
1. Эпителий желточного мешка.
 2. Эпителий желудка.
 3. Эпителий кишечника.
 4. Железы желудочно-кишечного тракта.
 5. Эпителий аллантоиса.
 6. Выделительная система.
- 5. Какие эмбриональные зачатки возникают во время гастрюляции?**
1. Мезодерма.
 2. Эктодерма.
 3. Органы.
 4. Энтодерма.
- 6. Дайте название процессу, при помощи которого зародыш устанавливает связь с телом матери.**
1. Гастрюляция.
 2. Имплантация.
 3. Гистогенез.
 4. Оплодотворение.
 5. Плацентация.
- 7. Каковы обычные сроки имплантации у человека после оплодотворения?**
1. 1-3 сутки
 2. 3-5 сутки
 3. 5-6 сутки
 4. 7-8 сутки
 5. 10-12 сутки
- 8. Когда заканчивается зародышевый и начинается плодный период внутриутробного развития человека?**
1. В конце первого месяца.
 2. В начале третьего месяца.
 3. В конце третьего месяца.
 4. В начале четвертого месяца.
- 9. Назовите эмбриональные зачатки, развивающиеся из мезодермы.**
1. Сомиты.
 2. Кишечная трубка.
 3. Мезенхима.
 4. Нефротомы.
 5. Спланхнотом.
- 10. Укажите, какие ткани и органы развиваются из кишечной энтодермы:**

1. Головной мозг.
 2. Эпителий печени.
 3. Эпителий поджелудочной железы.
 4. Почки.
 5. Эпителий желудочно-кишечного тракта.
- 11. Укажите, какие ткани и органы развиваются из кожной эктодермы:**
1. Эпидермис.
 2. Селезенка.
 3. Потовые и сальные железы.
 4. Эпителий преддверия ротовой полости.
- 12. Какие ткани и органы развиваются из нейроэктодермы?**
1. Нервная ткань.
 2. Нейроциты и нейроглия головного и спинного мозга.
 3. Нейрогипофиз.
 4. Сетчатка глаза.
 5. Орган обоняния.
- 13. Укажите, какие ткани и органы развиваются из дерматомов сомитов мезодермы:**
1. Эпидермис.
 2. Почки.
 3. Мезотелий.
 4. Соединительная ткань кожи (дерма).
 5. Желудок.
- 14. Укажите, какие ткани и органы развиваются из склеротомов сомитов мезодермы:**
1. Поперечнополосатая (скелетная) мышечная ткань.
 2. Спинной мозг.
 3. Костные ткани и кости.
 4. Оболочки глаза.
 5. Хрящевые ткани и хрящи.
- 15. Какие функции выполняет амниотическая оболочка у млекопитающих?**
1. Трофическую.
 2. Дыхательную.
 3. Выделительную.
 4. Кроветворную.
 5. Создание водной среды для зародыша.
- 16. Погружение зародыша человека в слизистую оболочку матки происходит на 7-е сутки развития, потому что эта оболочка разрушается под действием ферментов децидуальных клеток.**
- 17. Связь зародыша с хорионом осуществляется на ранних стадиях развития за счет амниотической ножки, потому что через нее сосуды зародыша прорастают к хориону**

18. При беременности у матери происходят изменения интенсивности дыхания, уровня артериального давления, *потому что* находящиеся в эндометрии матки хемо-, механо- и терморецепторы воспринимают информацию о состоянии плода.
19. Пупочные сосуды никогда не сдавливаются, *потому что* пупочный канатик состоит из студенистой соединительной ткани, содержащей большое количество гиалуроновой кислоты.
20. Дробление у зародыша человека называют полным асинхронным и неравномерным, *потому что* образующиеся бластомеры содержат мало желтка.
21. У млекопитающих при оплодотворении в яйцеклетку может проникать несколько сперматозоидов, потому что ферменты их акросом разрушают лучистый венец и блестящую оболочку яйцеклетки.
22. У зародыша человека рано формируются внезародышевые органы, потому что они обеспечивают необходимые условия для развития зародыша.
23. Дорсальная мезодерма разделяется на сомиты, потому что вентральная мезодерма расщепляется на листки спланхнотома.

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

1. При дроблении зиготы образовались темные и светлые бластомеры. Светлые бластомеры дробятся и обрастают одним слоем темные. Какая плодная оболочка образуется из светлых бластомеров?
2. В зародыше человека образуется полость и происходит дифференцировка бластомеров. На какой стадии развития находится зародыш? Где это происходит? Какие образования являются результатом дифференцировки?
3. Для развития человека характерно развитие трофобласта, который на второй неделе дифференцируется на два слоя. Как называются эти слои, и какими гистологическими структурами они образованы?
4. Зарегистрировано начало имплантации зародыша человека. На какой стадии находится зародыш? Каково число бластомеров и возраст зародыша?
5. На препарате разрез 14-дневного зародыша человека, где в полости плода видны два пузырька. Как называются эти пузырьки? Какие зародышевые листки образуют контактирующие стенки?
6. На препарате материнская часть плаценты, в слизистой оболочке которой расположены крупные клетки со светлой цитоплазмой и округлым ядром. Как называются эти клетки, и какую функцию они выполняют?
7. Клеточный материал эмбриобласта зародыша человека становится двухслойным. Какой механизм образования слоев, стадия эмбриогенеза, возраст зародыша?
8. При развитии человека образуется желточный мешок, который не содержит желтка. Какую функцию выполняет этот орган?

ЛИТЕРАТУРА

1. Брюхин Г.В. Основы общей и сравнительной эмбриологии. – Челябинск, 2006.
2. Кнорре А. Г. Эмбриональный гистогенез. Л. «Медицина», 1971 г.
3. Волкова О. В., Пекарский М. И. Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека. М., «Медицина». 1976 г.
4. Гистология, комплексные тесты. Под редакцией С.Л. Куцнецова, М., 2001 г.

5. Гистология человека в ответах на вопросы / под ред. П.А. Мотавкина, Н.Ю. Матвеевой.- Владивосток: ВГМУ, 2005.- 245 с.
6. Молдавская А.А., Федорова Н.Н.. Развитие производных парамезонефральных каналов в раннем онтогенезе человека. Асрахань,2000 г.
7. Программированные контроли по частному курсу гистологии и эмбриологии / Сост. С. В. Логвинов, Сост. В. П. Костюченко, Сост. А. В. Герасимов- Томск, 2002 -Выпуск 2. - 2002. - 138 с.
8. Соколов В.Д. и др.Цитология, гистология, эмбриология.— КолосС, 2004. — 351 с.
9. Гистология, цитология, эмбриология: учебник под ред. Ю.И.. Афанасьева М.: ГЭОТАР- Медиа, 2016,
- 10.Быков В.Л., Юшканцева С.И. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас М.: ГЭОТАР- Медиа, 2013
11. Сайт морфологов www.alexmorph.narod.ru.
12. Сайт www.morphology.dp.ua.