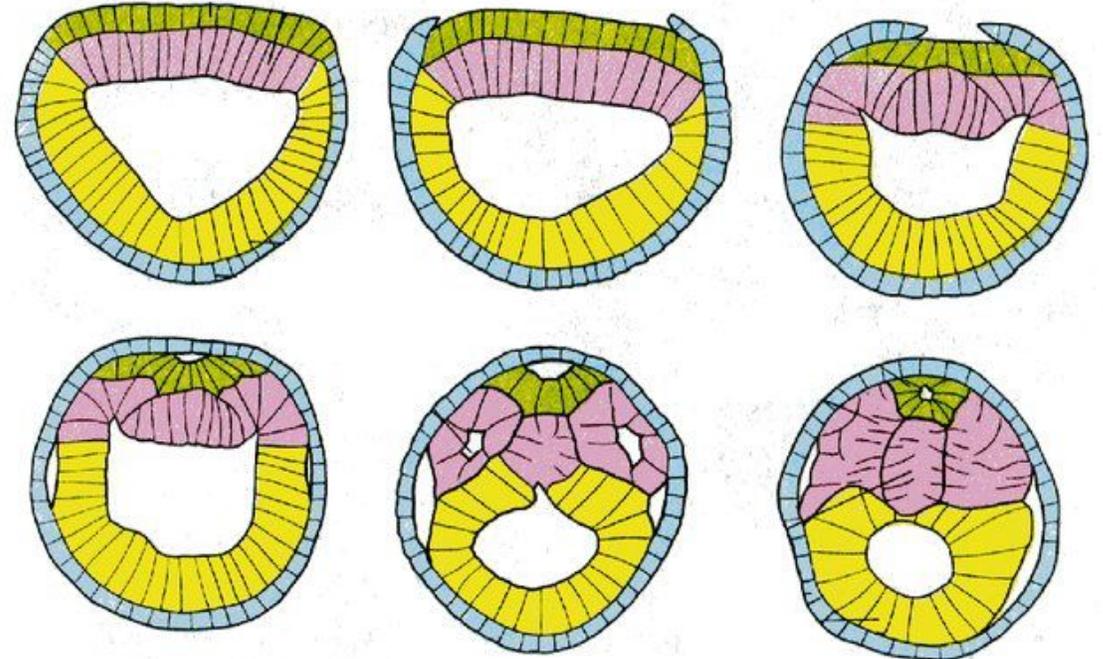


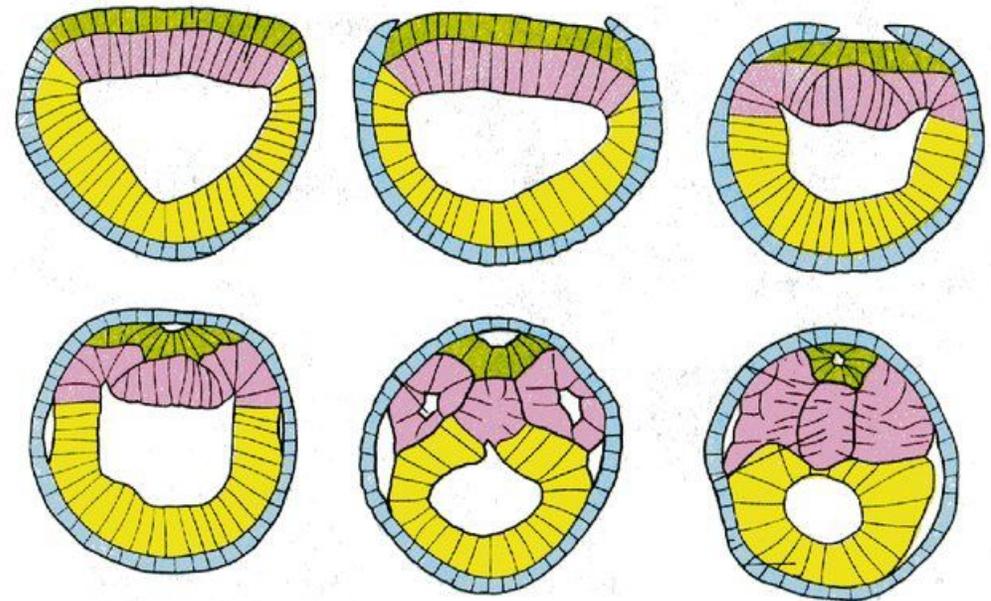
Нейруляция

- Самый продолжительный период эмбриогенеза - **органогенез**. Его начальный этап у хордовых животных называется **нейруляцией**.
- **Нейруляция** - процесс образования осевых органов зародыша –
 - **нервной трубки,**
 - **вторичного кишечника или метентерона,**
 - **мезодермальных комплексов,**
 - **хорды.**

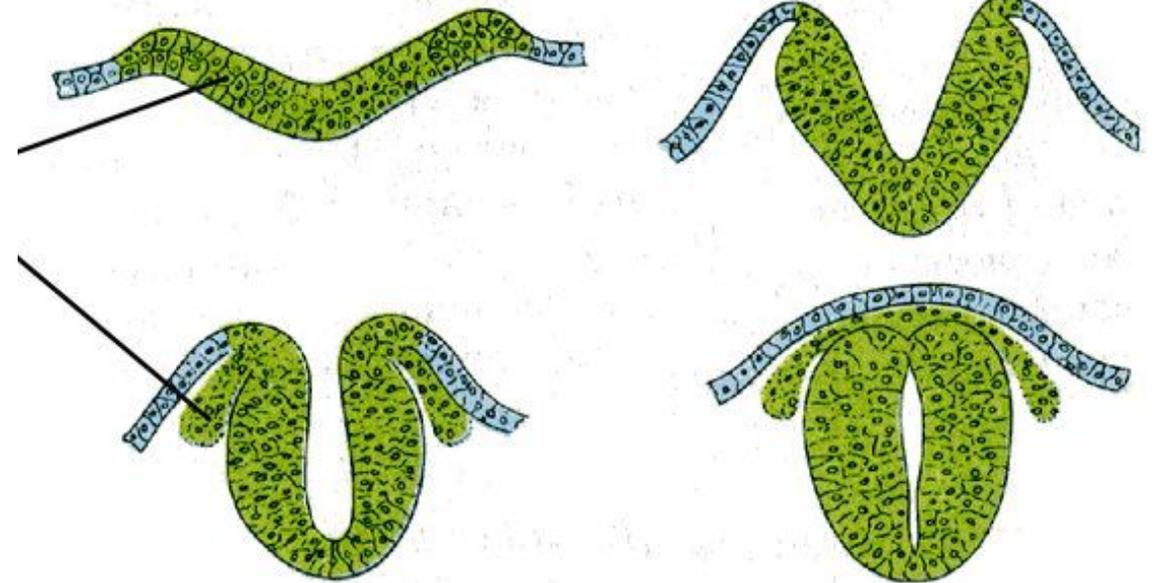
- **Нервная система** развивается из участка эктодермы (**нейроэктодермы**), расположенного на спинной стороне зародыша.
- В начале нейруляции **нейроэктодерма** имеет вид утолщенной по сравнению с кожной эктодермой пластинки.



- У ланцетника кожная эктодерма нарастает на края нервной пластинки, которая прогибается по средней линии, превращаясь в **нервный желобок**. Края его плотно смыкаются, полностью не срастаясь.
- Нервная трубка сообщается некоторое время с внешней средой через передний **невропор** и задний **нейрокишечный канал**.



- **У позвоночных** нейроэктодерма ограничена по краям нервными (медуллярными) валиками. Нервные валики сближаются и срастаются, образуя **ганглионарную пластинку**, а нервная пластинка принимает вид желобка и сворачивается в трубку (**центральную нервную систему**).
- Кожная эктодерма смыкается над ними в непрерывный слой.



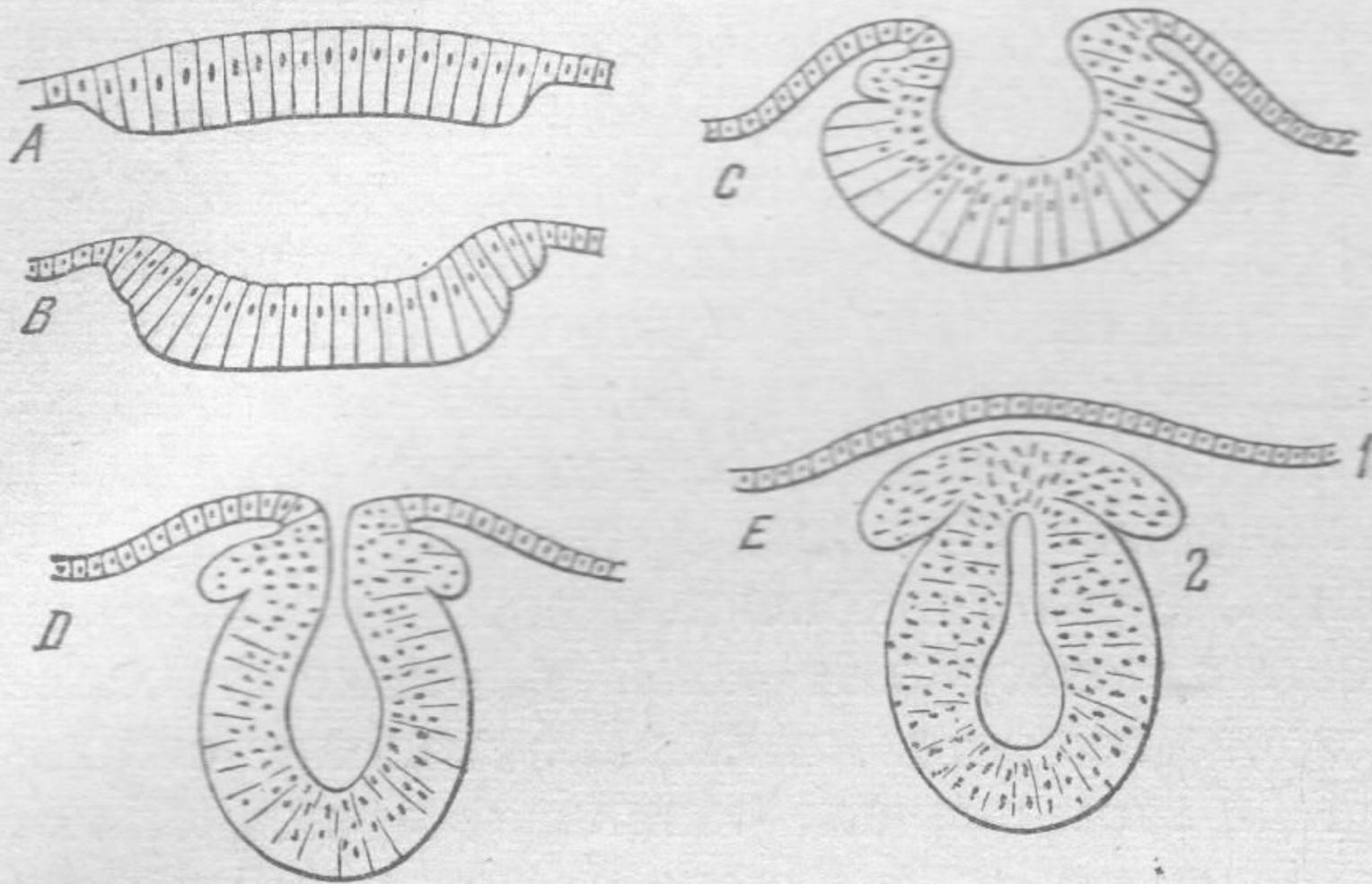
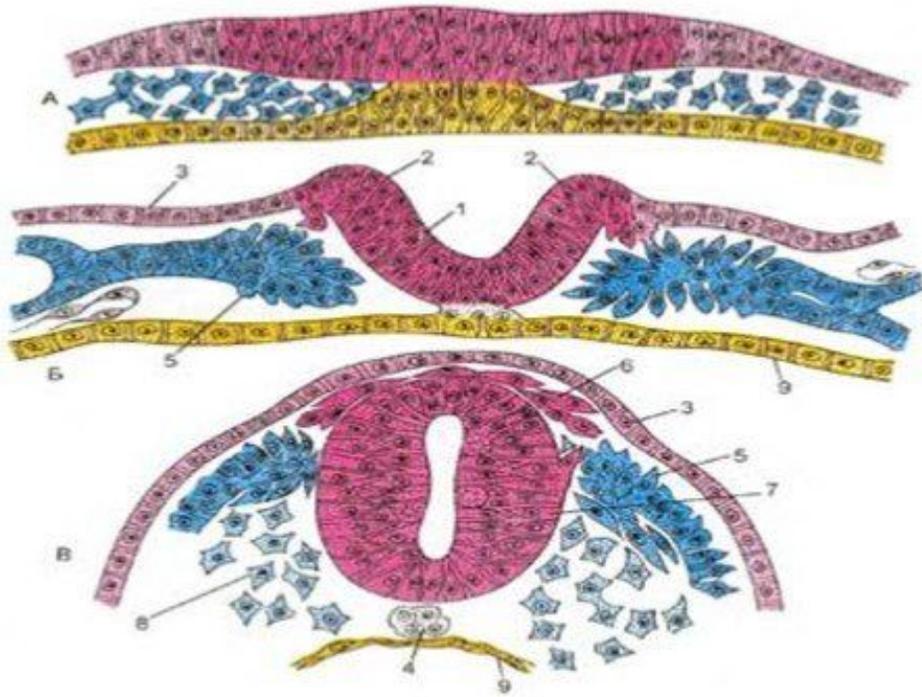


Рис. 266. Стадии эмбриогенеза нервной системы в поперечном схематическом разрезе.

A — медуллярная пластинка; *B* и *C* — медуллярная бороздка; *D* и *E* — мозговая трубка; 1 — роговой листок (эпидермис); 2 — ганглиозный валик.

Нейруляция

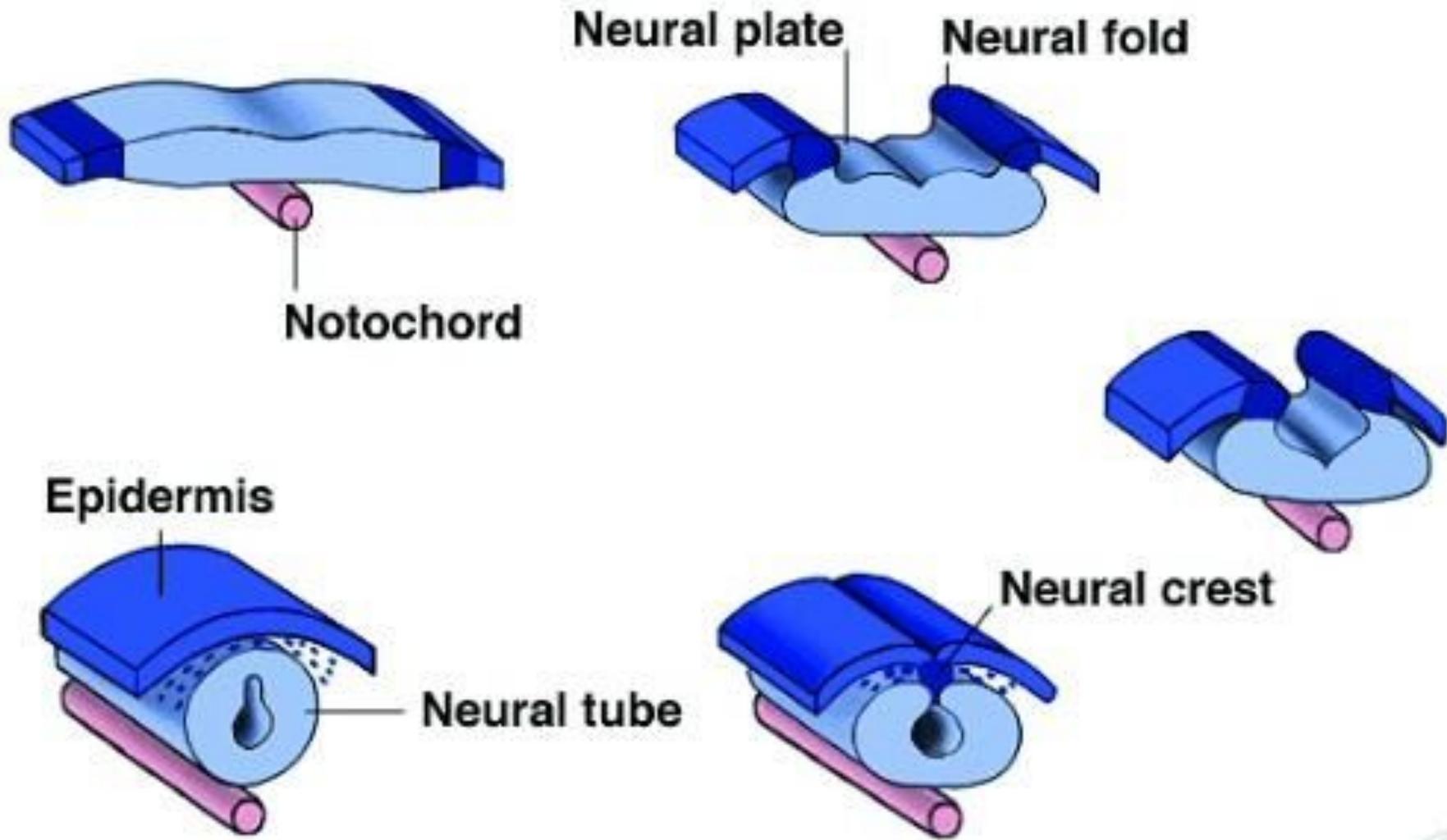
- Стадии нейруляции – индукция (первичная эмбриональная индукция) нервной пластинки → приподнимание краев нервной пластинки и образование нервного желобка → появление нервных валиков → формирование нервного гребня и начало выселения из него клеток → смыкание нервных валиков с образованием нервной трубки → срастание эктодермы над нервной трубкой. Некоторые структуры нервной ткани развиваются из нейрогенных плакод.



А — стадия нервной пластинки; Б - стадия нервного желобка; В - стадия нервной трубки.
1 - нервный желобок; 2 - нервный валик; 3 - кожная эктодерма; 4 - хорда; 5 - сомитная мезодерма; 6 - нервный гребень (ганглиозная пластинка); 7 - нервная трубка; 8 - мезенхима; 9 - эндодерма.

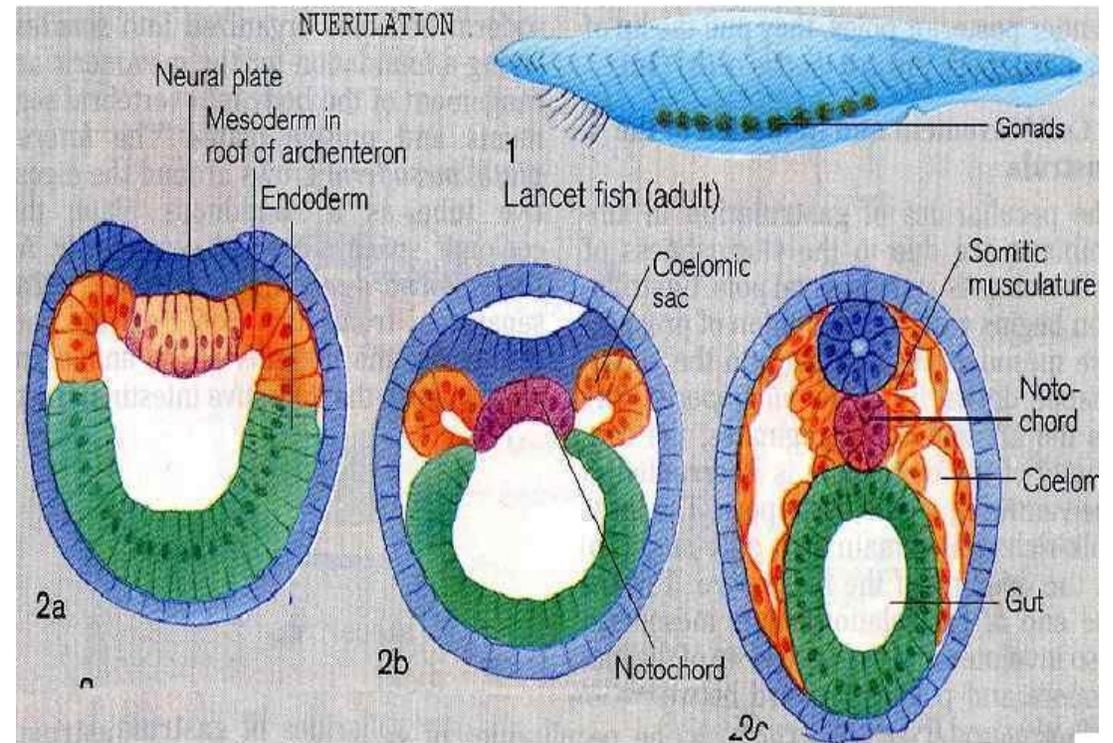
- Клетки **нервного гребня** или **ганглионарной пластинки** **мигрируют** во всех направлениях и образуют следующие производные :
 - **ганглии** периферической нервной системы;
 - пигментные клетки кожи (хроматофоры);
 - мозговое вещество **надпочечников**;
 - висцеральный череп;

Neurulation

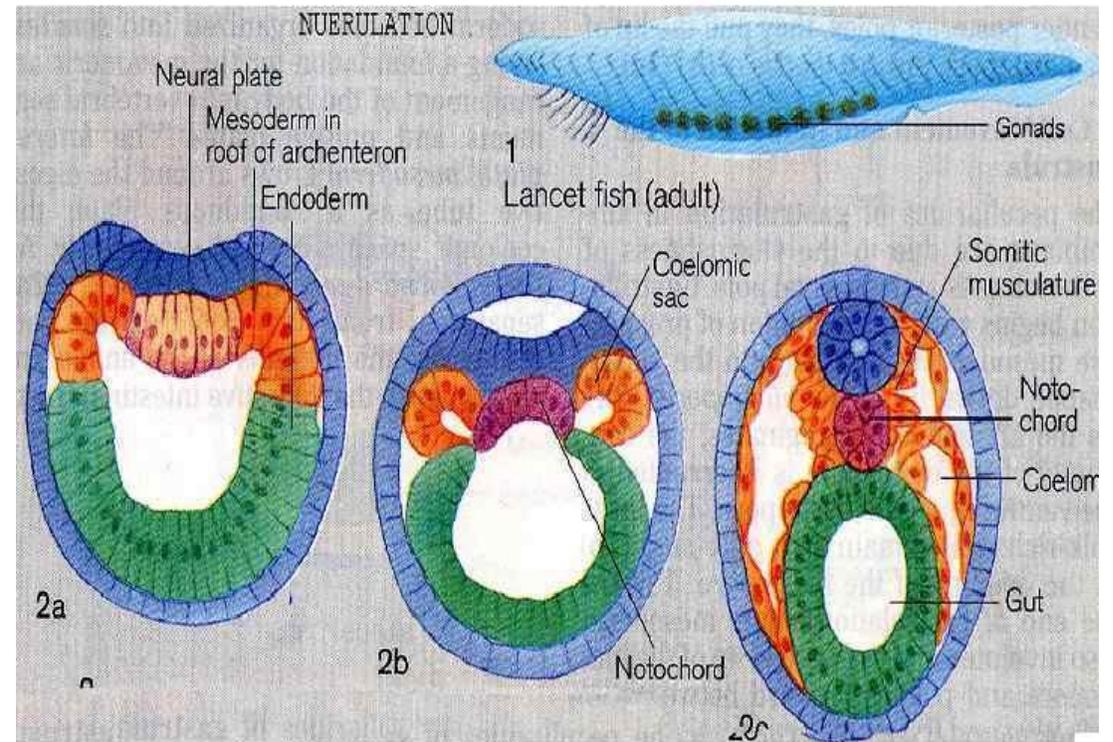


Handwritten signature

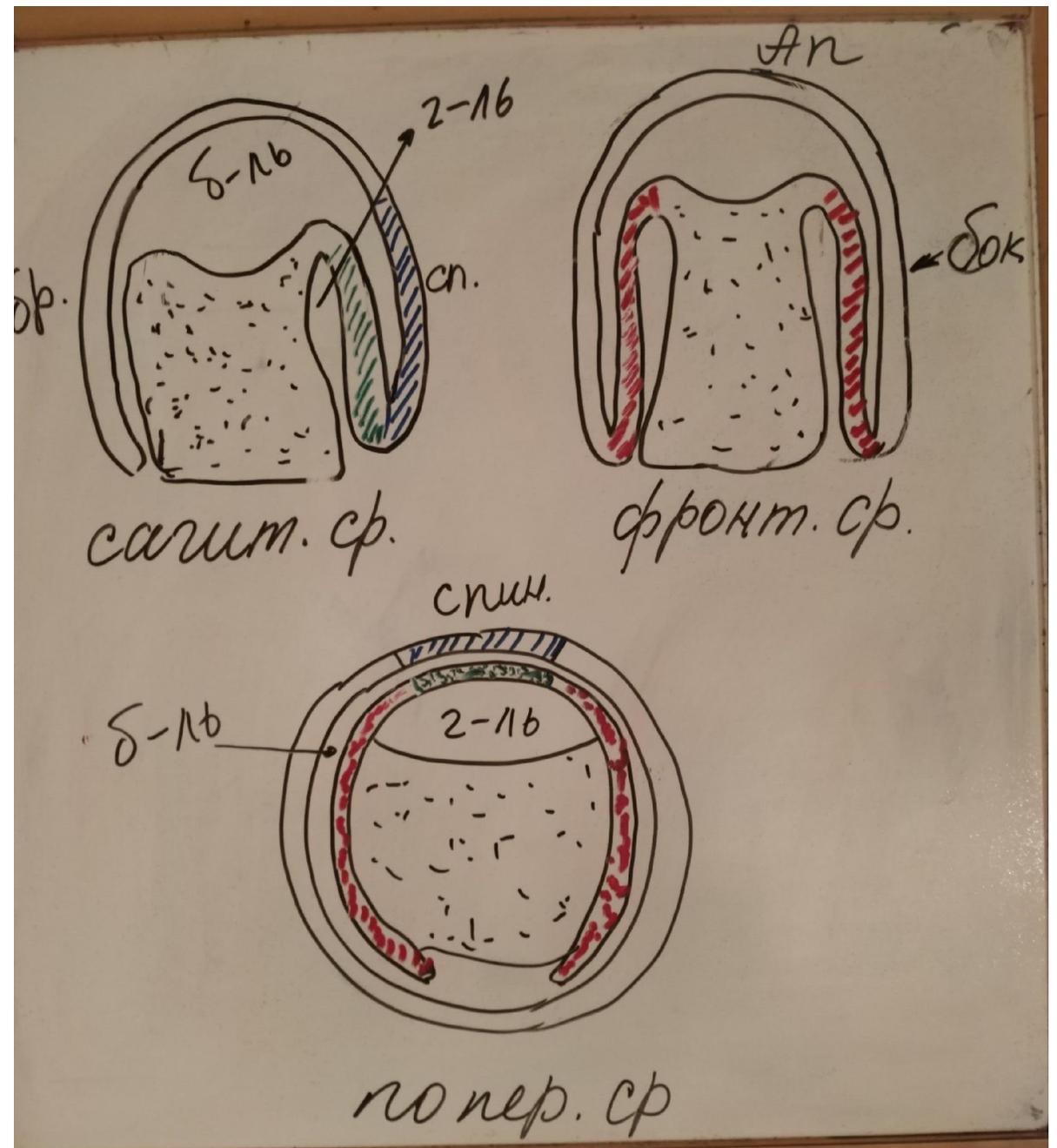
- Параллельно с образованием нервной трубки у ланцетника обособляется мезодерма из латеральных участков первичного кишечника энтероцельным способом (внутри мезодермальных зачатков имеются целомические полости).



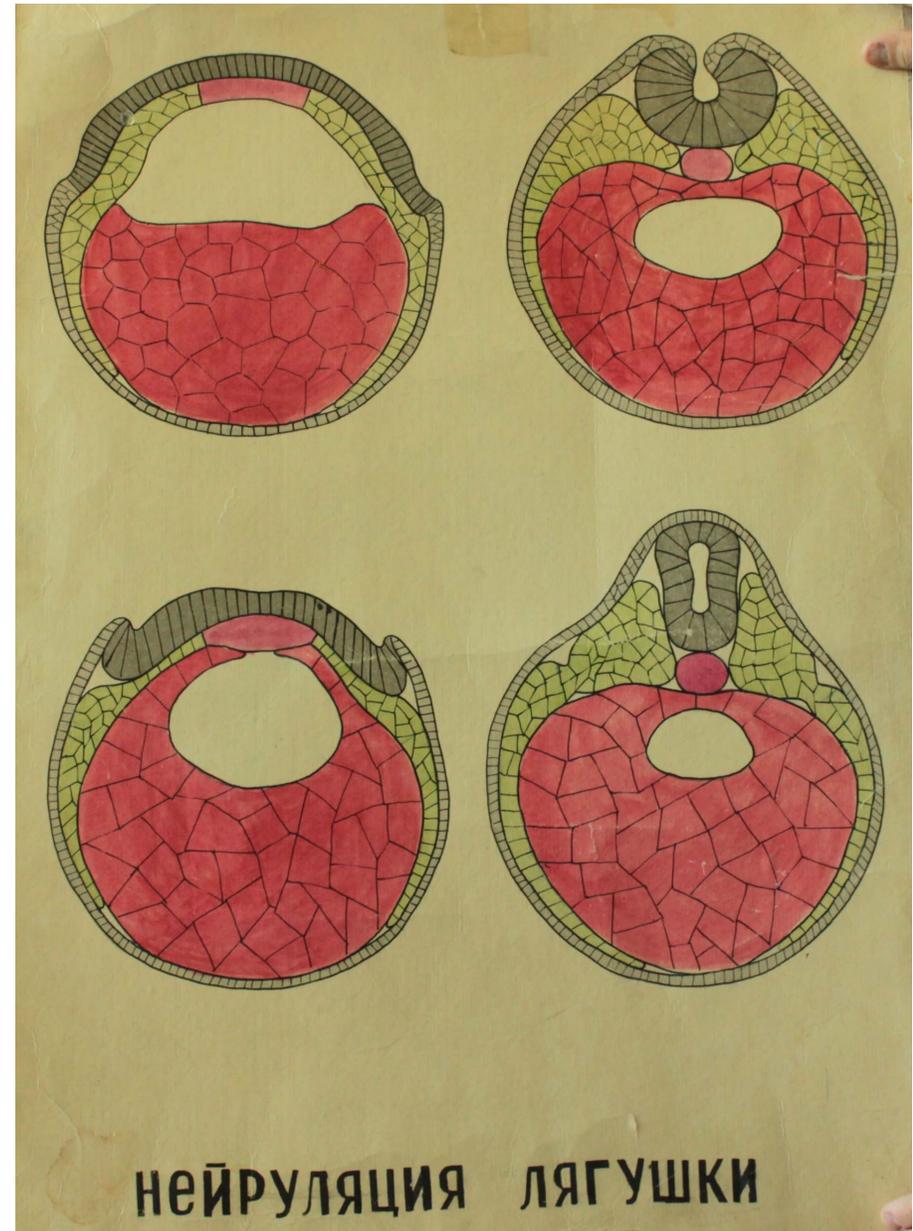
- Медиальная часть **крыши архентерона** сворачивается в трубку, а затем в плотный цилиндрический тяж без полости - **зачаток хорды**.
- **Кишечная энтодерма**, составляющая дно первичной кишки, тоже сворачивается в трубку, являющуюся **вторичной кишкой**.



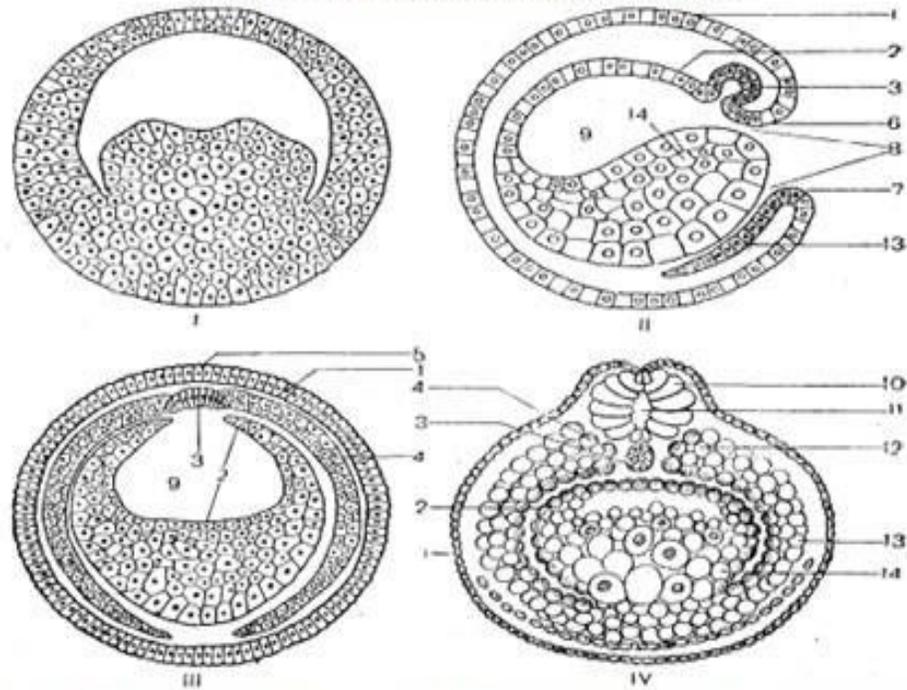
- **У позвоночных** мезодерма частично (у амфибий) или полностью (у птиц) обособляется уже в ходе гаструляции.



- Обособление хорды и дорзальных участков мезодермы от стенки первичного кишечника у **амфибий** происходит в самом начале нейруляции, когда края кишечной энтодермы подрастают вверх и срастаются, образуя **вторичный кишечник – метентерон**.

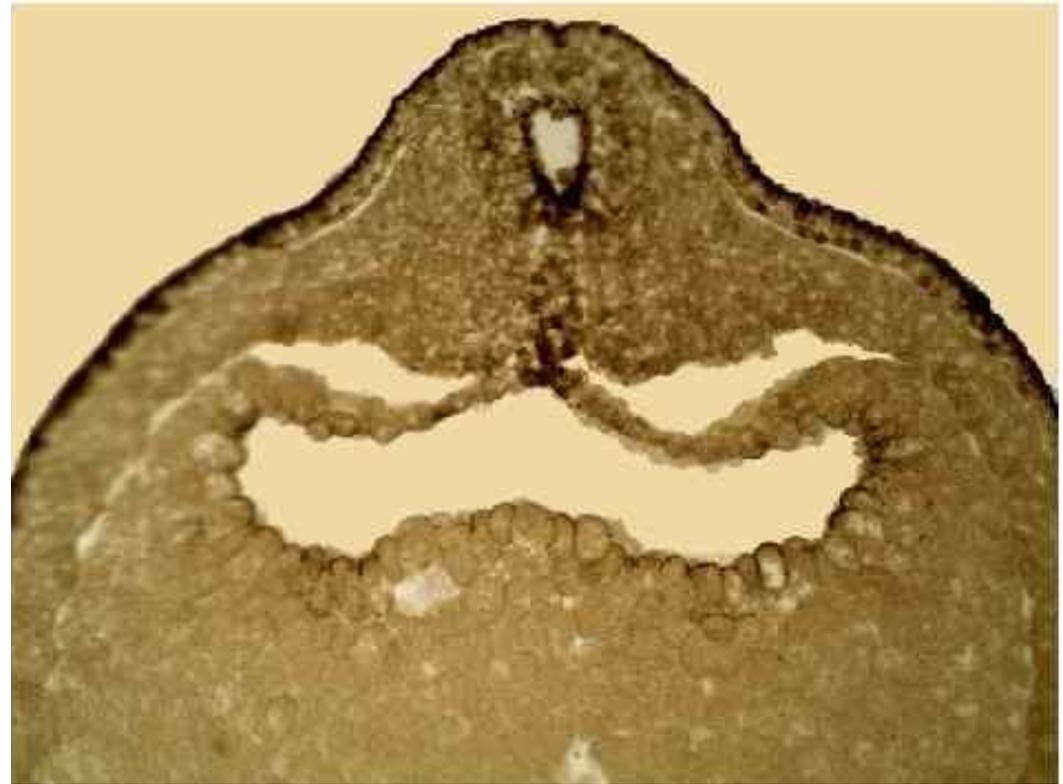


Основные этапы эмбриогенеза земноводных.

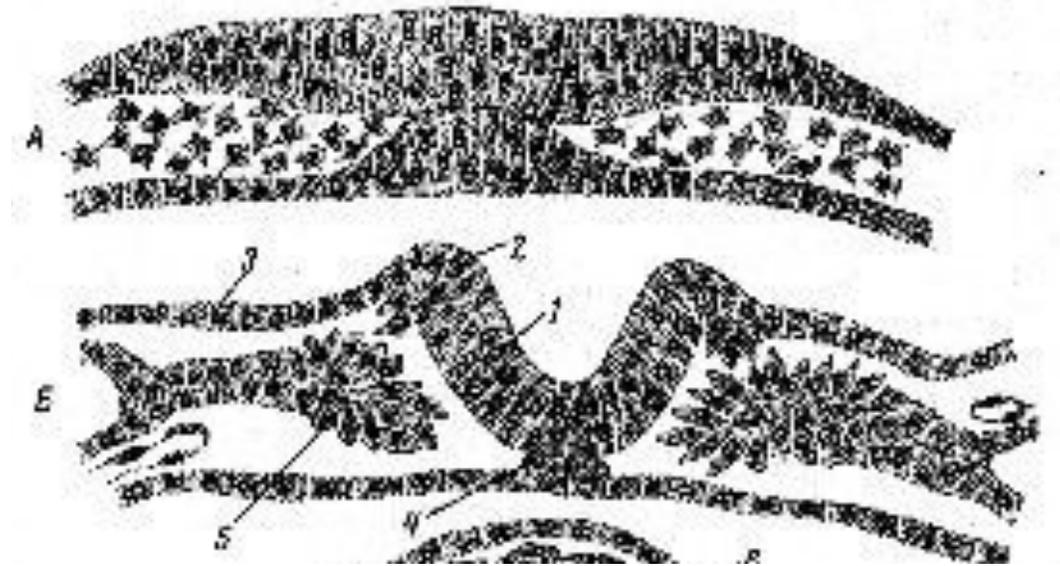


I — амфибластула; II - III — гастрюляция; IV — нейрула; 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — хорда; 4 — мезодерма; 5 — нервная пластинка; 6 — верхняя и 7 — нижняя губа бластопора; 8 — бластопор; 9 — гастроцель; 10 — нервная трубка; 11 — нервный канал; 12 — сегментированная мезодерма; 13 — несегментированная мезодерма; 14 — желточная энтодерма (желточная пробка).

oadk.at.ua Ivolg@



- У птиц мезодерма и хорда к началу нейруляции оказываются уже сформированными, а энтодерма представлена распластанным над желтком слоем клеток .



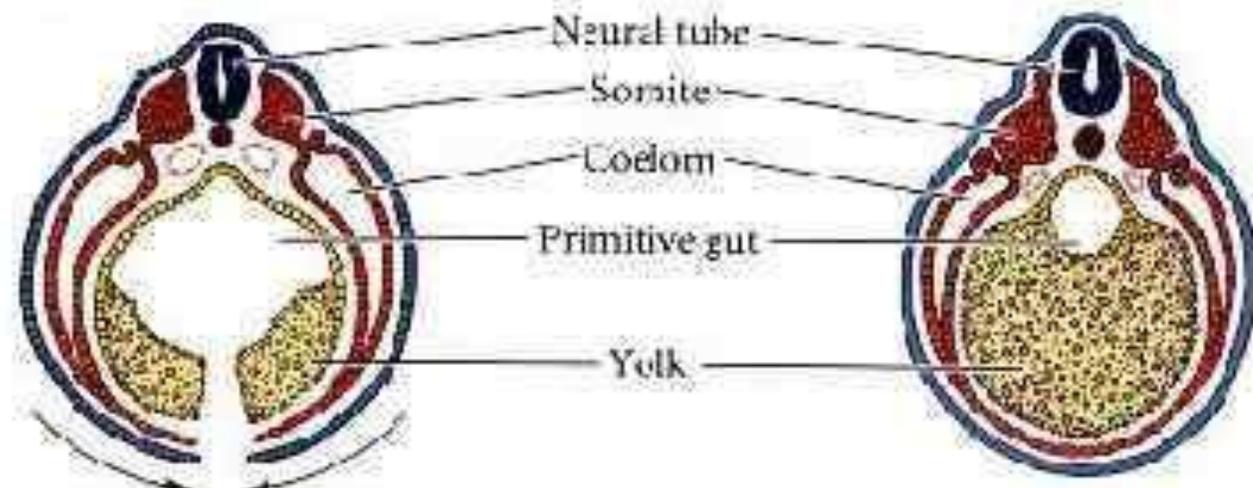
Птица

Ы
П
Л
С



Цыпленок, с удаленным желтком почти не отличим от лягушки

О
К

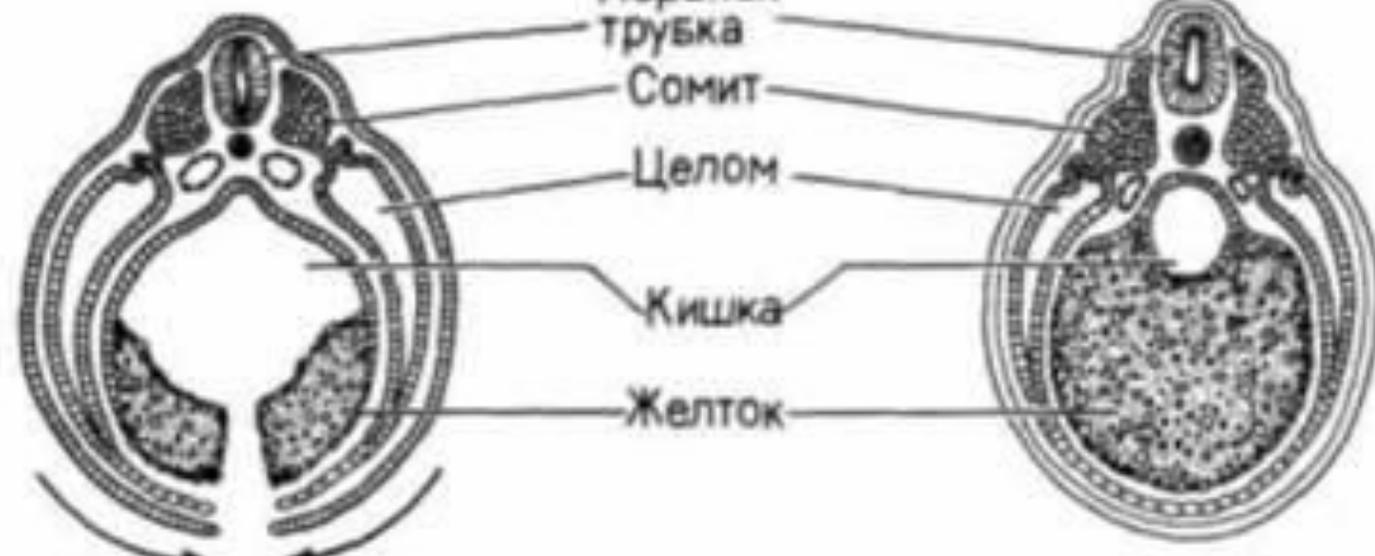


CHICK EMBRYO
(removed from yolk,
edges pulled together)

FROG EMBRYO

Б

Разрезы для удаления зародыша

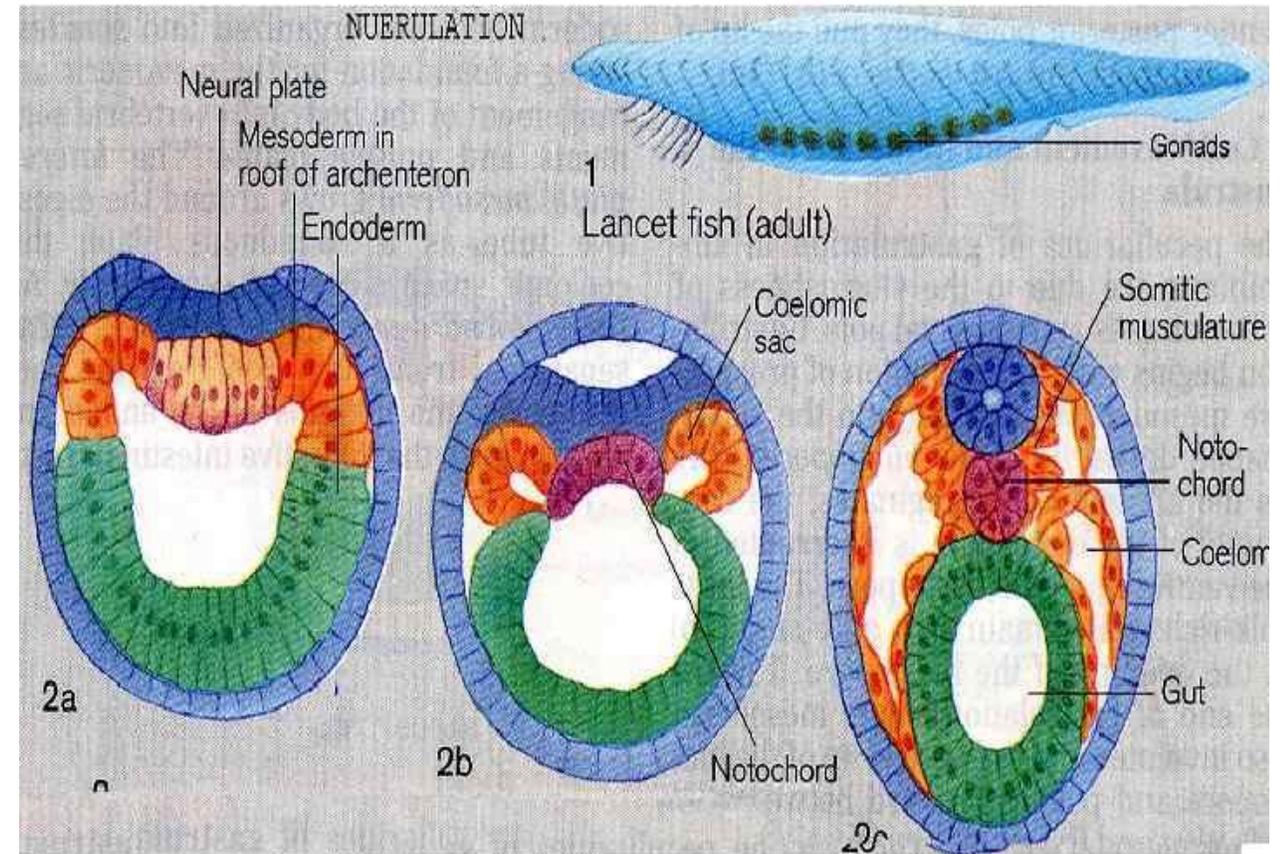


КУРИНЫЙ ЗАРОДЫШ (отделен от желтка и края отрыва сближены)

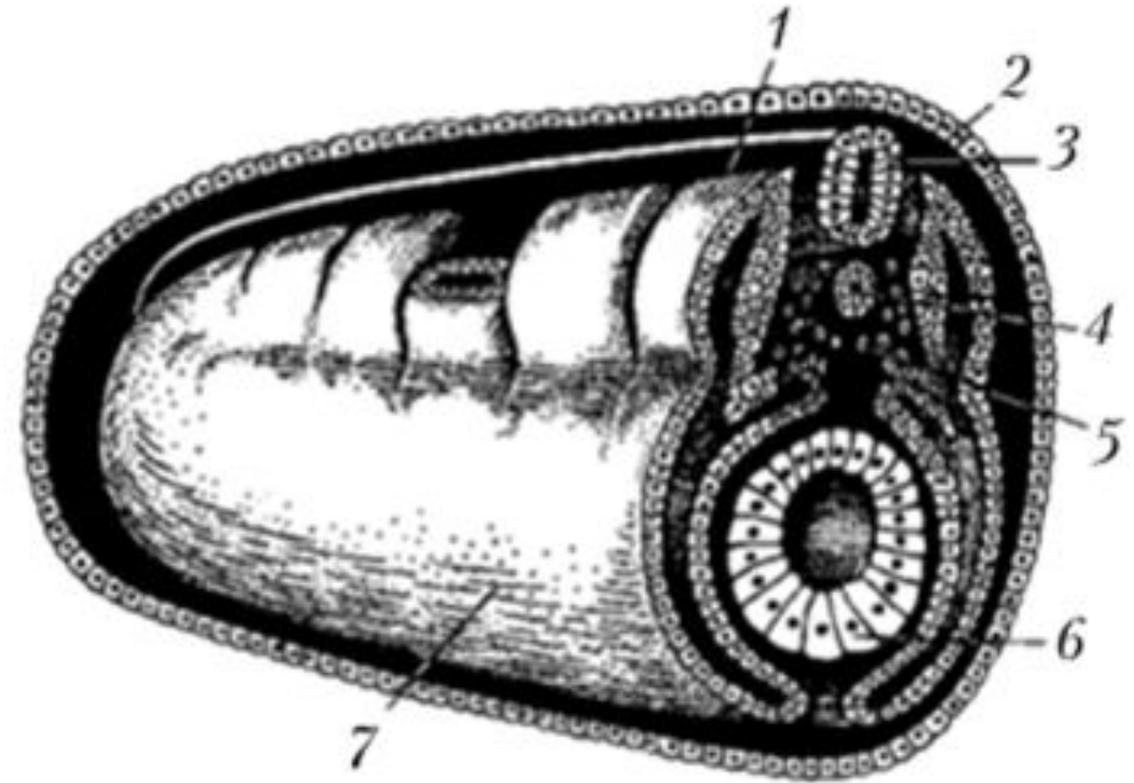
ЗАРОДЫШ ЛЯГУШКИ

Дифференцировка мезодермы

- Обособившаяся тем или иным способом мезодерма, представляющая изначально однородную массу клеток между экто- и энтодермой, затем дифференцируется.



- У ланцетника мезодерма сегментируется в передне-заднем направлении.
- Сегменты подразделяются на дорзальные участки - сомиты (в них исчезает полость) и вентральные участки - боковые пластинки или спланхнотомы, сохраняющие полость.
- Метамерия **спланхнотомов** позже исчезает.

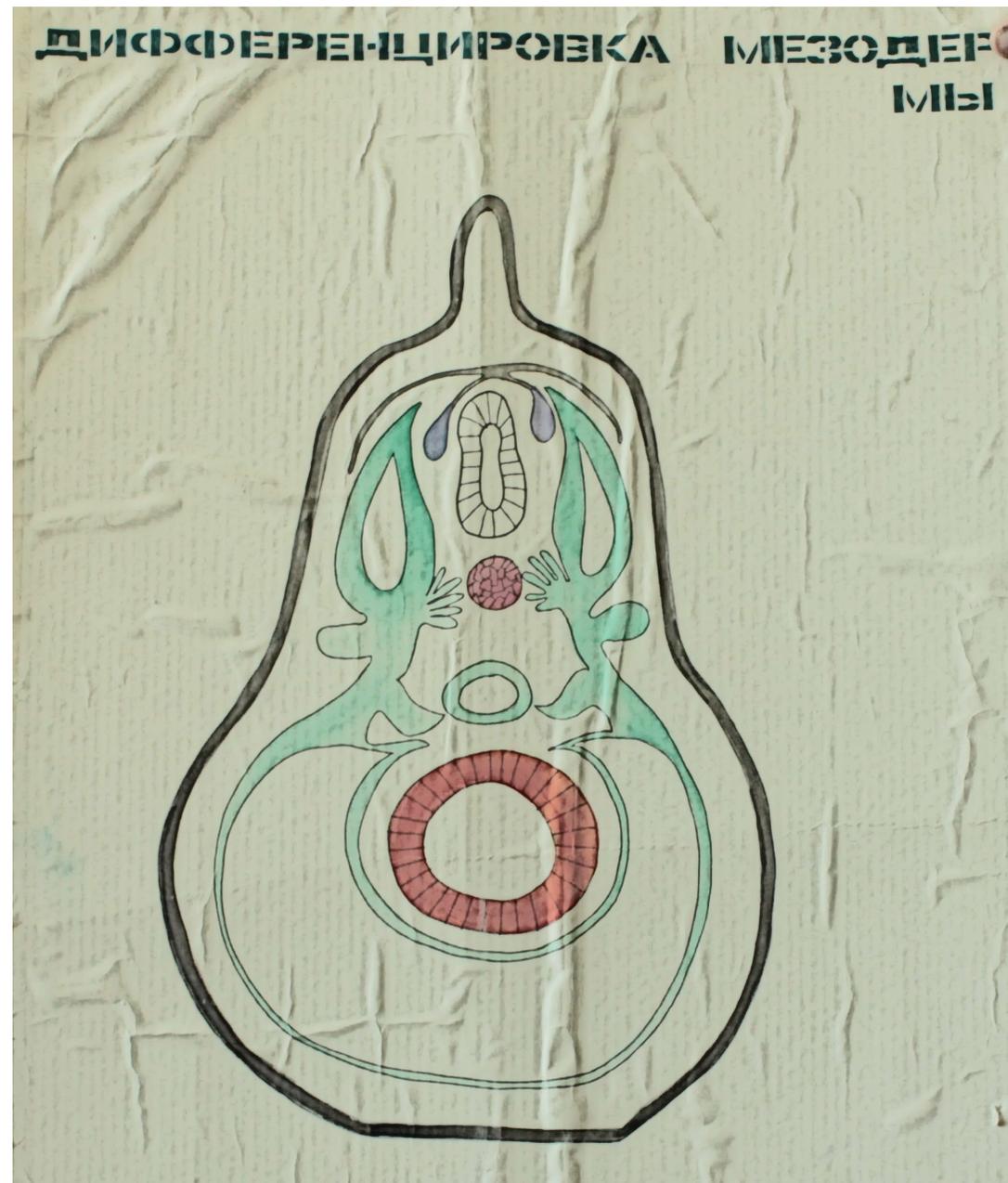


• У позвоночных дифференцируются следующие участки мезодермы:

1) **сомиты** - дорзальные сегменты, подразделяющиеся на дерма-, мио- и склеротомы;

2) сегментарные **ножки сомитов** (нефрогонотомы);

3) **спланхнотомы** - вентральные участки несегментированной мезодермы, расслаивающиеся на два листка - наружный париетальный (**соматоплевру**) и внутренний висцеральный (**спланхноплевру**), между которыми образуется окончательный целом.



• Мезодерма образует :

- дерму кожи (из **дерматомов** сомитов),
- скелетную мускулатуру (из **миотомов** сомитов),
- скелет (из **склеротомов** сомитов),
- выделительную систему (почечные канальцы) из **нефротомов**,
- половую систему из **гонотомов**,
- **кровеносную систему**,
- выстилку целома.

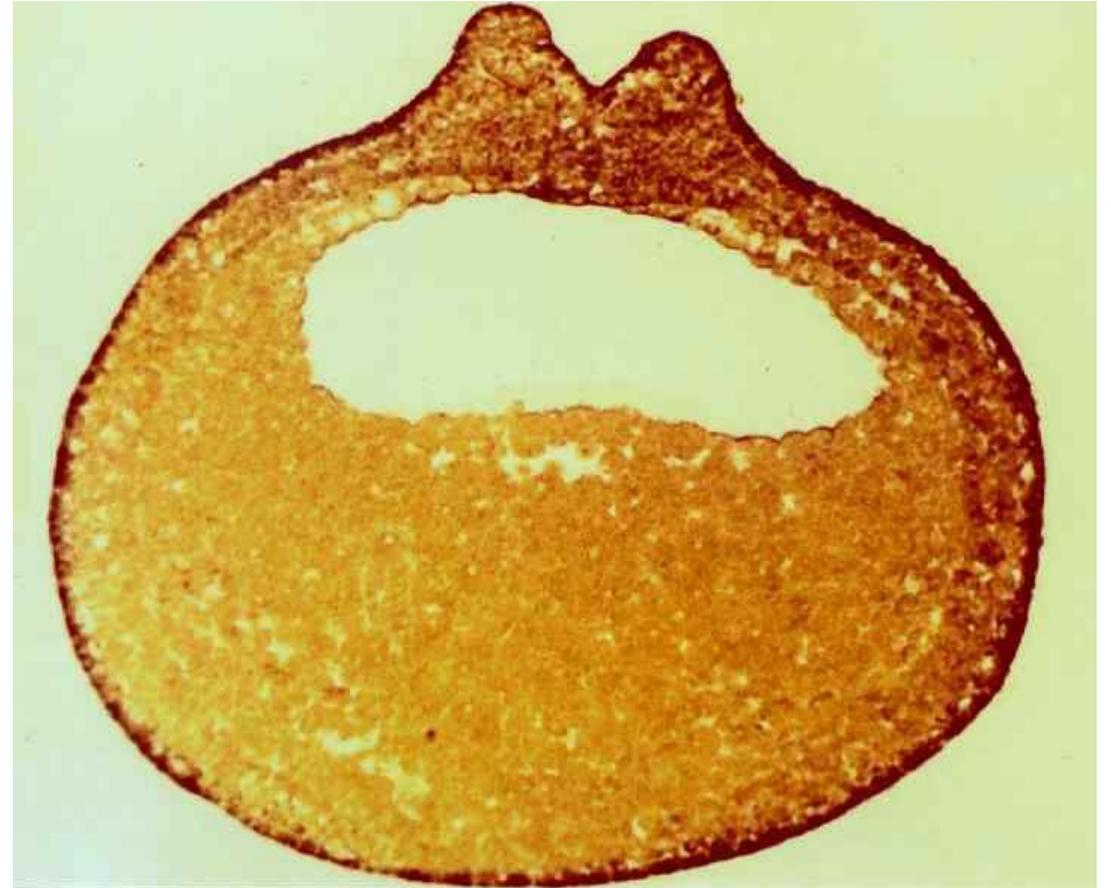
Ранняя нейрула Птиц



- Процессы дифференцировки ряда зачатков распространяются в направлении спереди назад. Это относится к замыканию нервной пластинки в трубку и срастанию нервных валиков, к образованию и дифференцировке сомитов и нефротомов. Поэтому более каудальные участки зародыша в каждый данный момент являются менее дифференцированными, чем краниальные.

Практическая часть. Нейрула лягушки

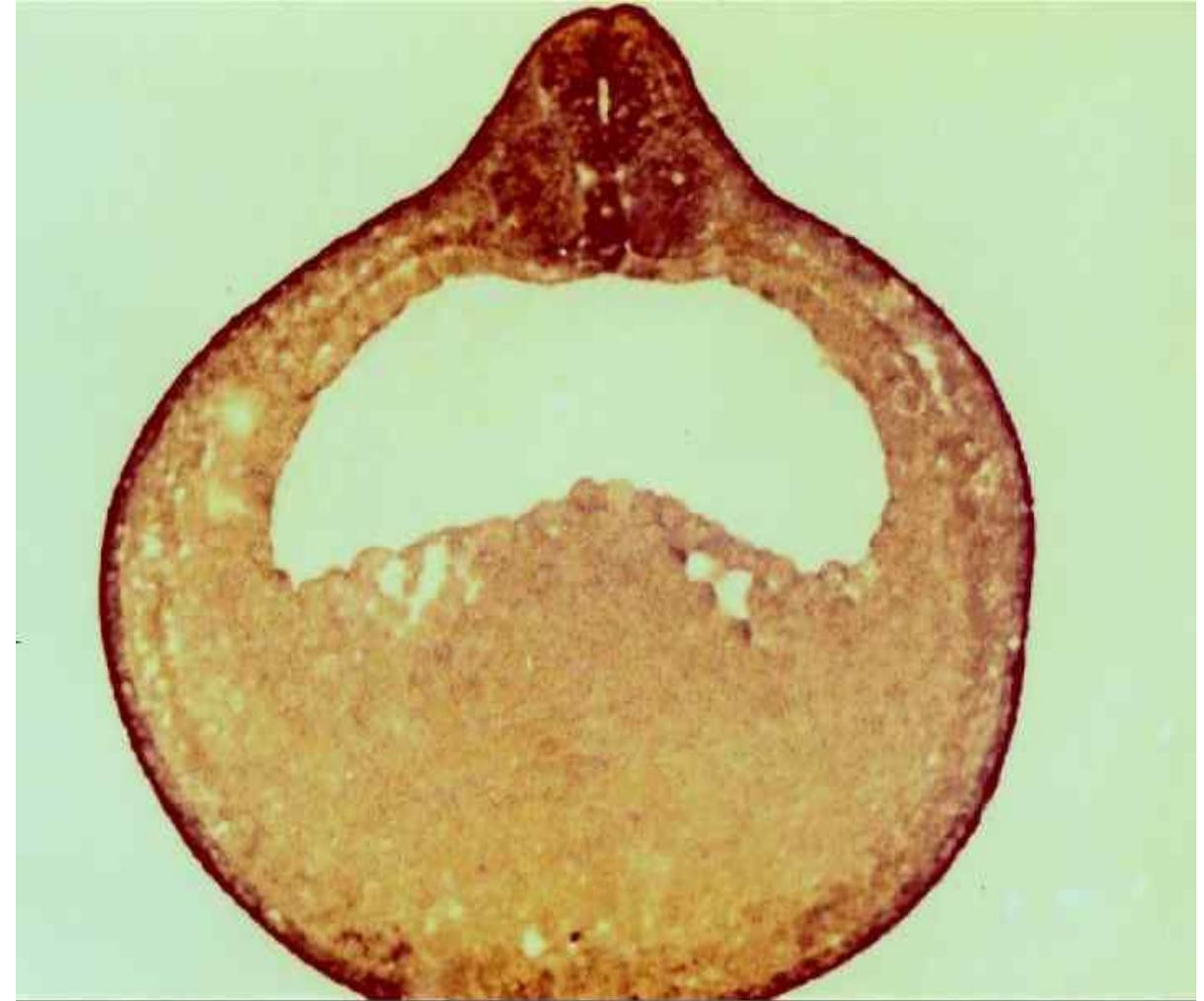
- **Эктодерма** дифференцирована на кожный эпителий, представляющий тонкий слой пигментированных с поверхности клеток (пигмент хорошо виден по краю среза), и постепенно сворачивающуюся в трубку нервную пластинку.
- **Нейроэктодерма** изначально заметно толще кожной эктодермы; это различие сохраняется в течение всего процесса нейруляции. На препаратах можно обнаружить разные стадии формирования нервной трубки - от стадии нервного желобка с постепенно сужающейся **невроцелью** до стадии нервной трубки с полным смыканием и срастанием краев нервной пластинки.



- **Хорда** представляет собой тяж из округлых клеток, лежащих между нервной трубкой и вторичной кишкой.



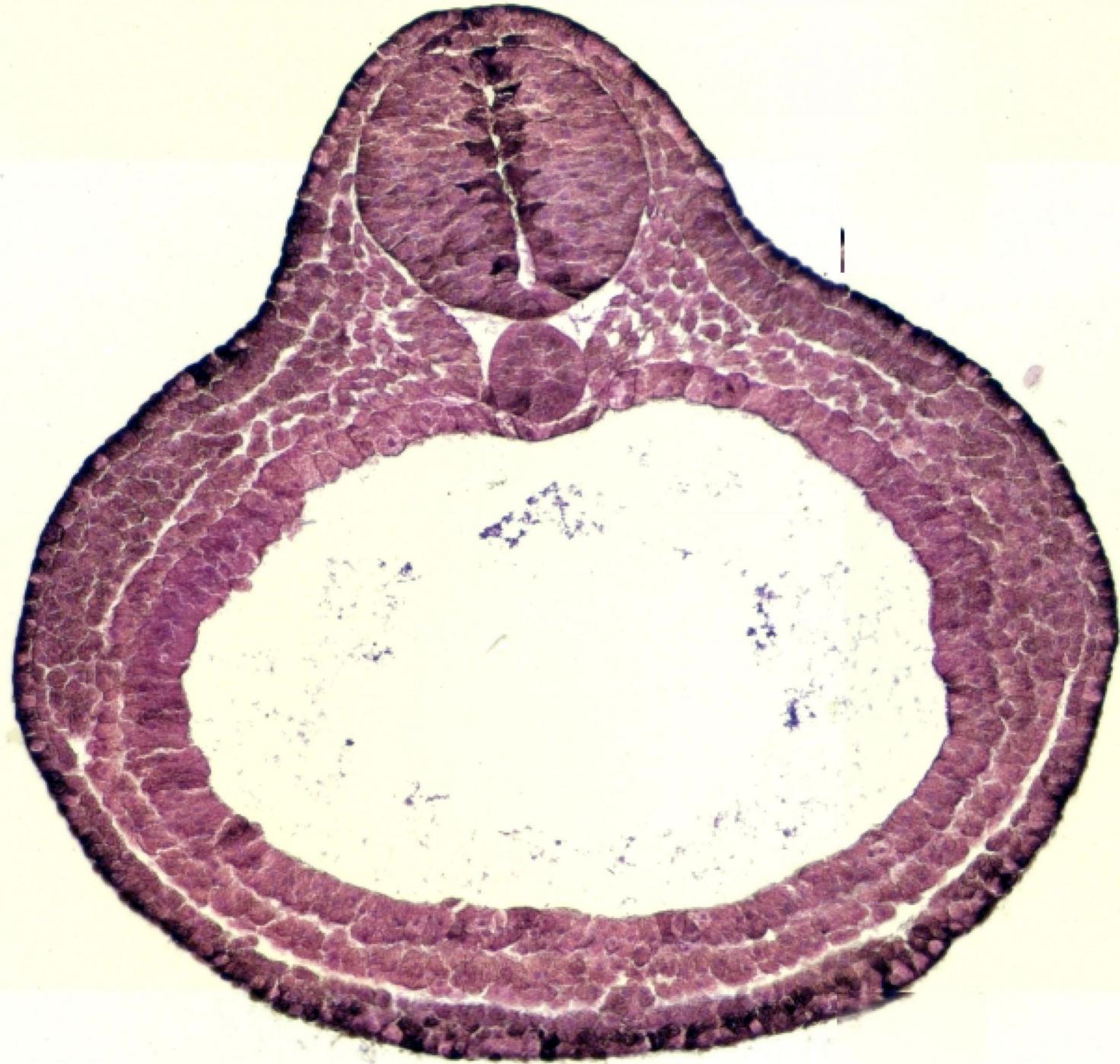
- Справа и слева от перечисленных осевых органов, плотно прилегая к ним, лежат **мезодермальные комплексы**. Они дифференцированы на дорзально лежащие **сомиты** и вентральные боковые пластинки (**спланхнотомы**), несколько сужающиеся на вентральной стороне и срастающиеся под кишечником.



- **Вторичный кишечник** на большинстве препаратов уже сформирован. Дно вторичной кишки заметно толще крыши, состоит из богатых желточными гранулами округлых клеток, лежащих в несколько слоев. Крыша вторичной кишки состоит из одного ряда клеток.







Ранняя нейрула курицы.

- Дорзально располагается вполне сформированная **нервная трубка**, самый крупный из осевых органов, с отчетливой невроцелью и толстой стенкой из многорядного эпителия.
- **Хорда** лежит под нервной трубкой и представляет округлый тяж из радиально расположенных клеток с крупными ядрами по периферии хорды.
- Под хордой располагается **энтодерма** в виде очень узкой длинной полоски из одного ряда плоских клеток с малым количеством цитоплазмы и крупными ядрами.



- По бокам от нервной трубки и хорды расположены мезодермальные комплексы, дифференцированные на три отдела:

1) медиально, примыкая к осевым органам, лежат **сомиты**, состоящие из более или менее однородных клеток, более рыхло расположенных в центре сомита;

2) заметно суженные части сомитов - **ножки (или шейки) сомитов**;

В области ножки сомита дорзально располагается дифференцированный ее участок - **нефротом** в виде небольшой овальной формы группы клеток. Это - зачаток **мезонефрического** протока.

Вентральнее ножки сомита лежит **кровеносный сосуд** с кровяными клетками в его просвете — зачаток **спинной аорты**.

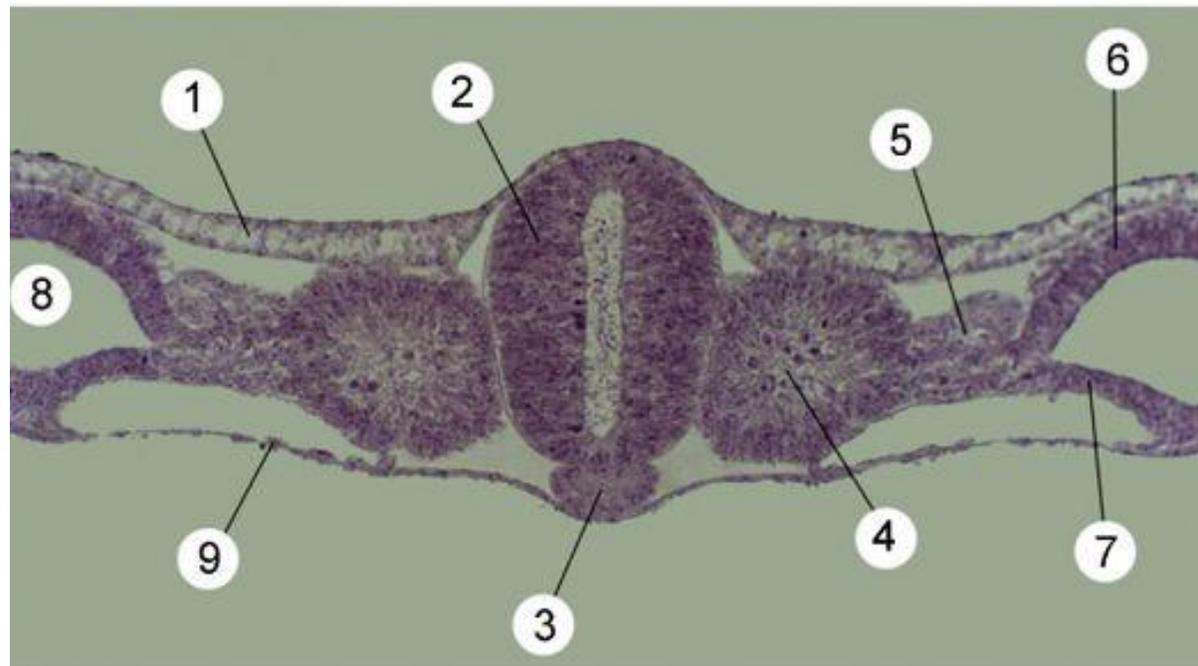
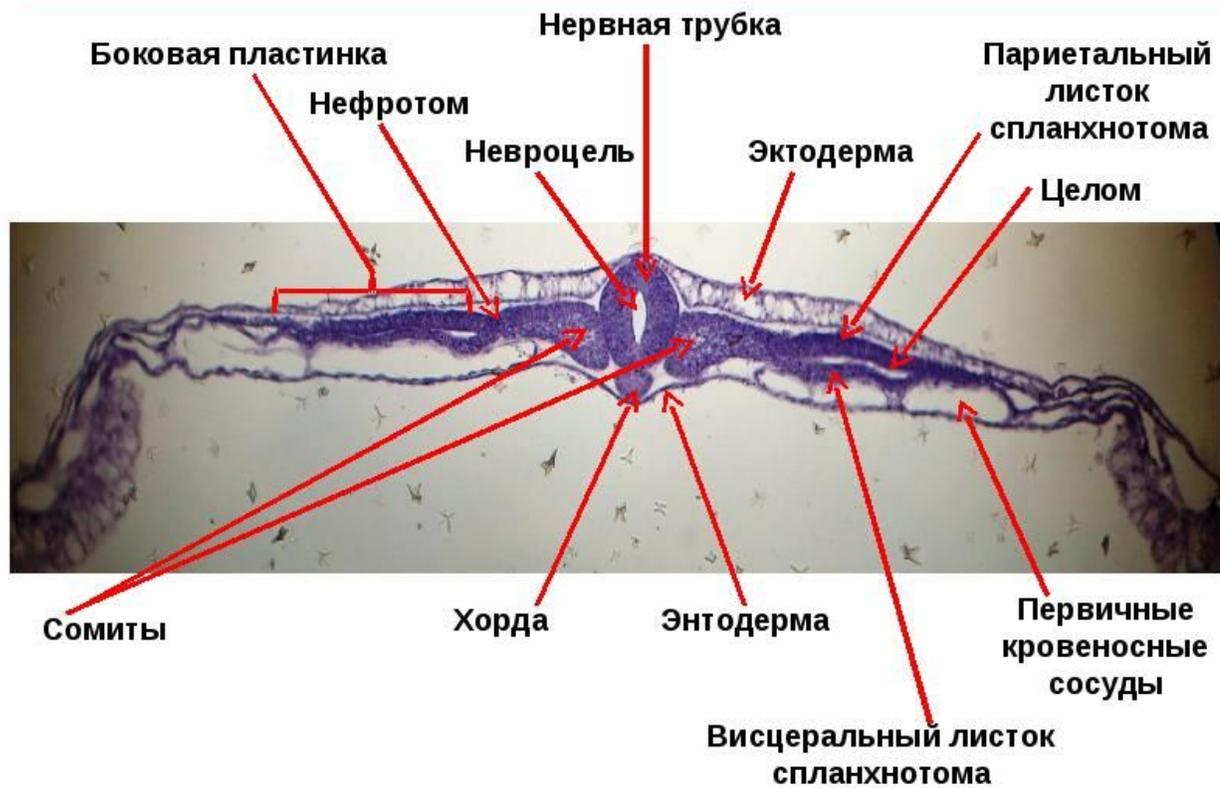


- 3) латерально лежат боковые пластинки, дифференцированные на два листка - наружный, **париетальный листок (соматоплевру)** и внутренний, **висцеральный листок (спланхноплевру)**.
- Между ними находится целом в виде узкой полости, продолжающийся латерально в обширный внезародышевый целом (**экзоцелом**).



- Эктодерма, энтодерма и оба листка мезодермы продолжаютя латерально во внезародышевую часть в виде тонких однослойных эпителиев из уплощенных клеток.
- Во внезародышевой **спланхноплевре** находится много **кровеносных сосудов**; в некоторых из них видны кровяные клетки. Это сосуды желточного мешка.





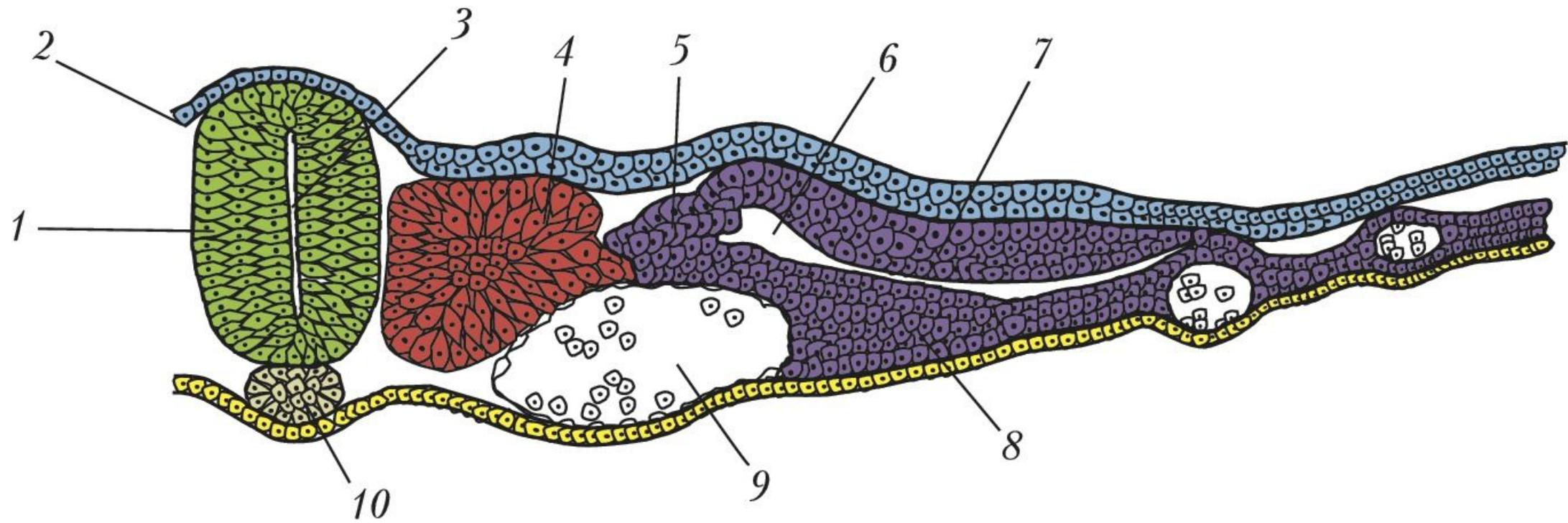
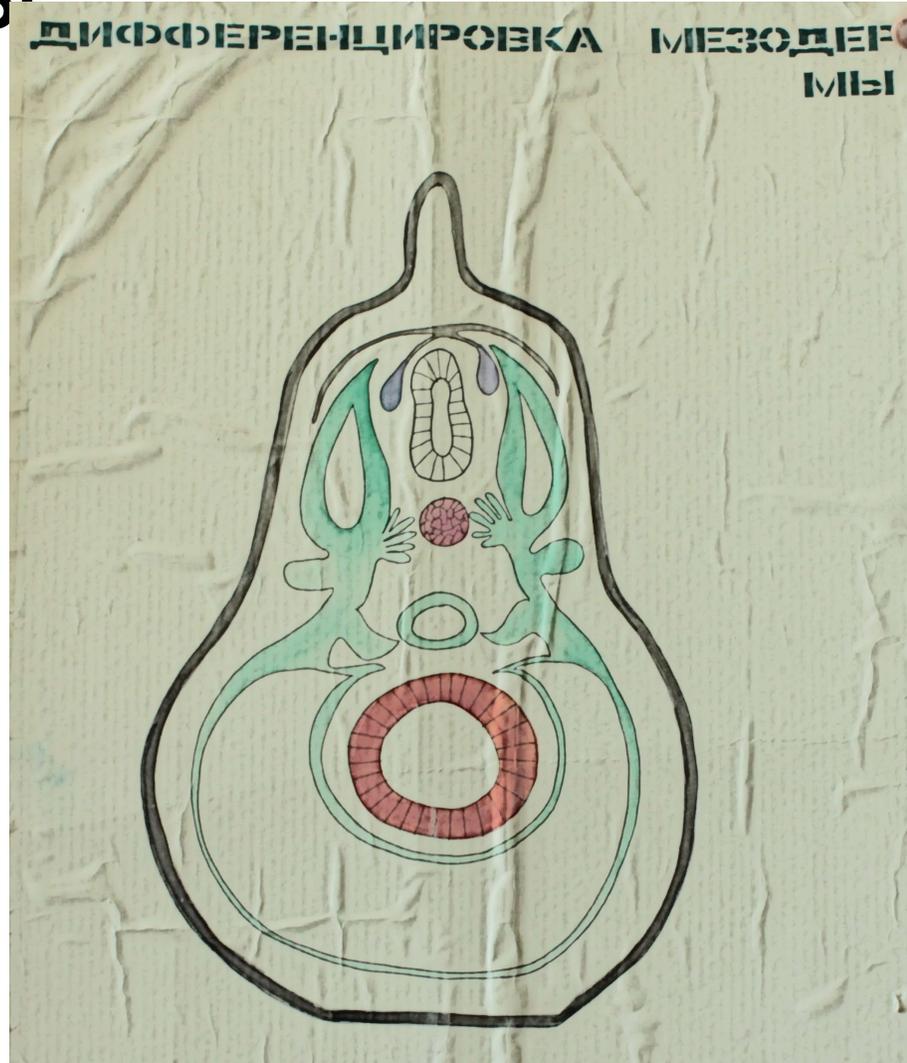
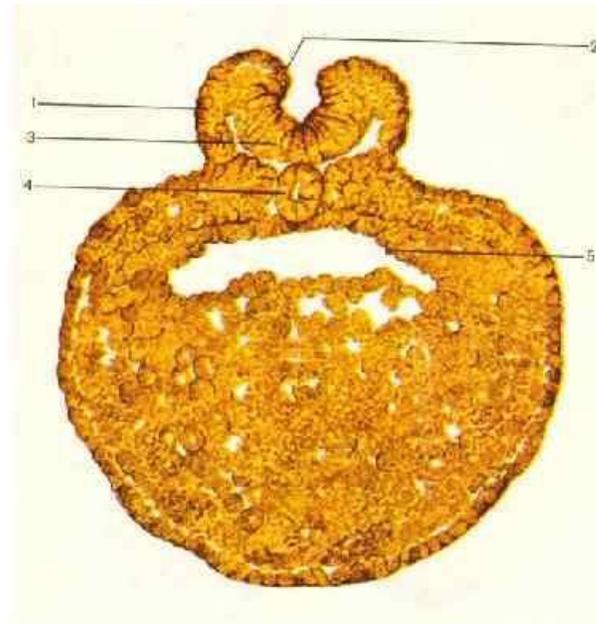


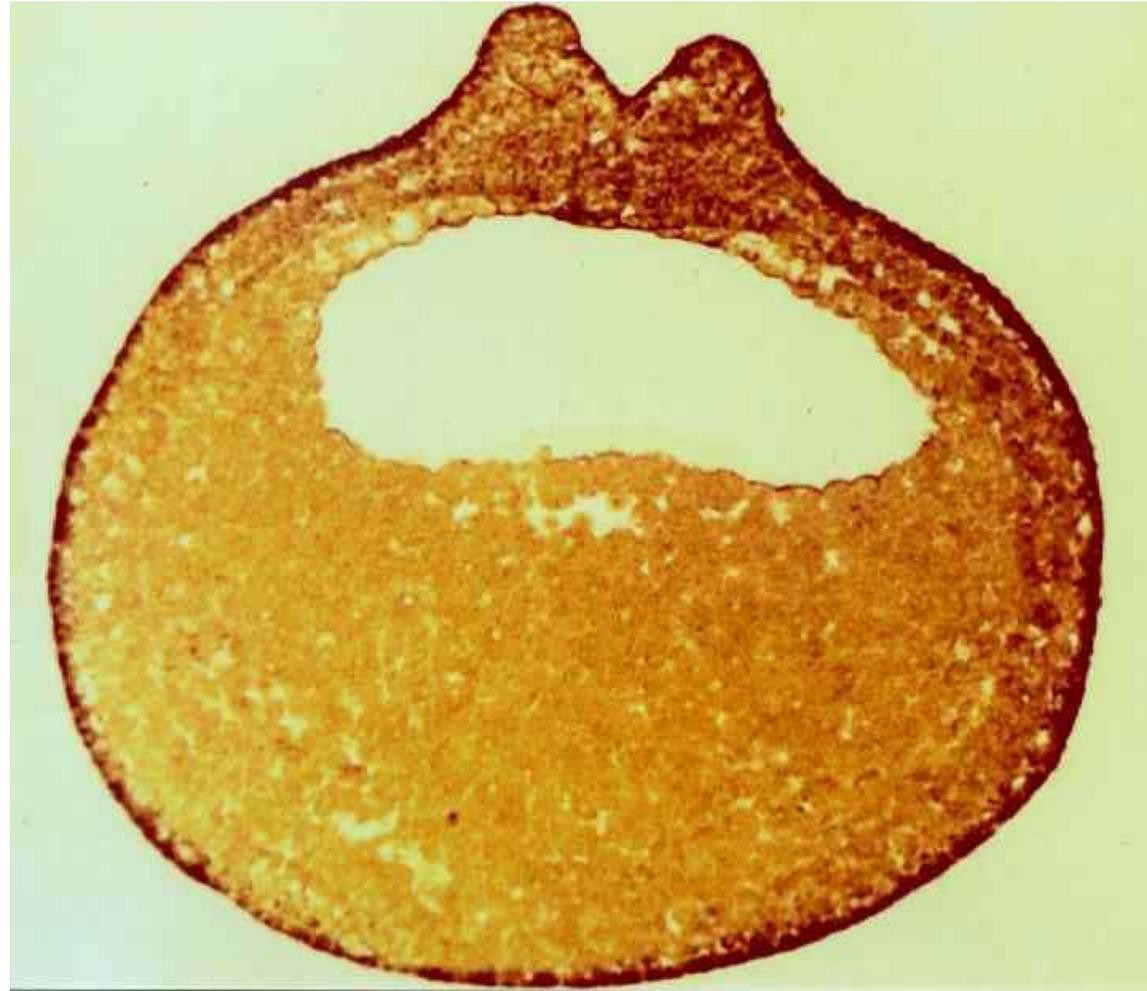
Схема дифференцировки мезодермы



Нейрула лягушки.
Окрашен гематоксилин-пикрофуксином.



- 1 – эктодерма
 - 2 – нервный валик
 - 3 – медулярная пластинка
 - 4 – хорда
 - 5 – энтодерма
- Какие части определяются в изучаемой структуре?
- Каждый элемент уметь определять в препарате при помощи указателя.



Ранняя нейрула лягушки (поперечный срез). Обозначить: нервная пластинка, хорда, эктодерма, мезодерма, вторичная кишка, энтодерма.

