

Медицинская академия имени С. И. Георгиевского

Презентация на тему:  
«Что такое онтогенез? Представления об онтогенезе: эпигенез,  
преформизм, современное.»

Егорова Екатерина Николаевна

группа: 210(1)

Лечебное дело -1 медицинский факультет

1 курс

Преподаватель: Смирнова Светлана Николаевна

г. Симферополь

2020

Онтогенез (от греч. *ontos* — существо, *genesis* — развитие) — это полная история (цикл) развития индивидуального организма (животного или растения), начинающаяся с образования давших ему начало половых клеток и заканчивающаяся его смертью. Представления об онтогенезе (индивидуальной истории развития организма) основаны на данных о росте организма, дифференцировке его клеток и морфогенезе. Следовательно, онтогенез есть категория индивидуальная.

В противоположность онтогенезу видовой категорией является филогенез (от греч. *phyle* — племя, *genesis* — развитие) под которым со времен Э. Геккеля, впервые обосновавшего этот термин, понимают историю возникновения и развития вида (животных или растений). Между онтогенезом и филогенезом существует тесная связь, которая отражена в так называемом биогенетическом законе (Э. Геккель, Ф. Мюллер), который, как показали исследования, в принципе справедлив. Поскольку онтогенез индивидуума определяется определенными чертами филогенетического развития вида, к которому принадлежит данный индивидуум, то можно сказать, что онтогенез является основой филогенеза, с одной стороны, и результатом филогенеза — с другой.

Изучение фундаментальных основ онтогенеза имеет важное значение для понимания биологии и эволюции организмов. Однако, чтобы лучше узнать современное состояние учения об онтогенезе, рассмотрим вначале, как понимали рост и развитие организма в прошлые времена на примере организма человека.

Первые представления о росте и развитии восходят ко временам античного мира. Еще Гиппократ (460-377 гг. до н. э.) предполагал, что яйцеклетки уже содержат полностью сформированный организм, но в очень уменьшенном виде. Это представление затем нашло продолжение в учении о преформизме (от лат. *preformatio* — предобразование), которое особенно популярным оказалось в XVII—XVIII вв. Сторонниками преформизма были Гарвей, Мальпиги и многие другие видные биологи и медики того времени. Для преформистов спорный вопрос заключался лишь в том, в каких половых клетках преформирован организм — женских или мужских.

придавал мужским половым клеткам, называли анималькулистами.

## **Преформизм**

Преформизм (лат. *praeformare* заранее образовывать) — биологическое учение, согласно которому половые клетки содержат материальные структуры, однозначно предопределяющие индивидуальное развитие и признаки организма. В узком значении к Преформизму относят концепции, предполагающие наличие в половых клетках в миниатюре сформированного организма, который в процессе индивидуального развития лишь увеличивается в размерах.

Истоки Преформизма можно обнаружить уже в античной философии, в форме представлений о «семенах вещей», содержащих в себе всю бесконечность существующих в природе качеств («все во всем»). Так, Анаксагор считал, что в человеческом семени заложены в невидимо малых размерах волосы, почки, сосуды, сухожилия и кости, которые в ходе развития лишь соединяются и вырастают. Сходные мысли высказывал и Гиппократ. С критикой подобных воззрений выступил Аристотель, создавший учение об эпигенезе (см.), согласно к-рому отдельные органы зародыша развиваются из бесструктурной субстанции оплодотворенного яйца путем последовательного ряда преобразований.

В биологии в 17 и в первой половине 18 в. Преформизм занимает доминирующее положение. Его сторонниками были такие известные ученые, как А. Левенгук, Сваммердам (J. Swammerdam), М. Мальпиги, А. Галлер, Бонне (Ch. Bonnet) и др. Философское обоснование П. пытались дать Лейбниц (G. W. Leibniz) и Мальбранш (N. Malebranche). Идейной основой преформистских концепций явилось господствовавшее в естествознании того времени механистическое понимание идеи развития как чисто количественного увеличения (роста) частей без их качественной перестройки. С другой стороны, распространению преформизма способствовал низкий уровень знаний в области эмбриологии. Действительно, не имея детальных данных о развитии зародыша, трудно представить, каким образом идет формирование чрезвычайно сложного организма из казавшегося «бесформенным» для наблюдателя-микроскописта зародышевого зачатка. Поэтому процесс индивидуального развития от стадии зародыша до стадии зрелого организма, согласно преформистской доктрине, заключался в увеличении и уплотнении прозрачных на ранних этапах эмбриогенеза и невидимых под микроскопом частей тела, полностью сформированных уже в половых

В свою очередь, для объяснения «механизма» образования зародыша в половой клетке использовалась теория «вложения», в соответствии с которой уже первые организмы, созданные якобы богом, несли в себе зачатки зародышей всех будущих поколений. В зависимости от того, где по их представлениям был преформирован зародыш (в яйцеклетке или сперматозоиде) преформисты делились на так наз. овистов и анималькулистов.

Влияние П. не ограничивалось пределами эмбриологических исследований. В общебиологическом плане его идеи использовались в качестве подтверждения господствовавшей в 17—18 вв. идеи неизменности жизненных форм, которые были якобы сотворены богом (см. Креационизм).

Трудности объяснения с позиций П. факта передачи по наследству индивидуальных признаков как от отца, что противоречило взглядам овистов, так и от матери, что не укладывалось в концепцию анималькулистов, а также результатов гибридизации и феномена регенерации серьезно подорвали его научные позиции. Последнее обстоятельство способствовало распространению в биологии со второй половины 18 в. эпигенетической концепции (см. Эпигенез), детальное экспериментальное обоснование которой дал К.-Ф. Вольф. Для доказательства ошибочности преформистской доктрины К.-Ф. Вольф показал, что кишечный канал образуется у цыпленка вследствие отделения от брюшной поверхности зародыша слоя ткани, сначала имеющего форму желобка, а в дальнейшем смыкающегося в замкнутую трубку. Следовательно, кишечник не существует на ранних стадиях эмбрионального развития, а формируется на определенном этапе заново из недифференцированных тканей зародыша, т. е. в соответствии с концепцией эпигенеза. Исходя из этого наблюдения как отправной точки, К.-Ф. Вольф выдвинул эпигенетическую теорию, распространив ее на все органы. В своей примитивной форме Преформизм был опровергнут в связи с успехами эмбриологии 19 в., особенно после работ К. М. Бэра, открывшего бластулу и описавшего развитие систем органов позвоночных из зародышевых листков. Раскрытие во второй половине 19 в. сущности процессов оплодотворения (см.), мейоза (см.) и митоза (см.) сделали очевидной и несостоятельность эпигенетических представлений о зародышевом развитии из бесструктурной субстанции яйцеклетки под влиянием внешних воздействий, что способствовало возрождению некоторых преформистских идей, но уже в существенно переосмысленном виде.

Ланкестер (L. R. Lankester), Уитмен (Ch. Whitman), Рабль (K. Rabi) и другие эмбриологи выдвигают ряд гипотез, согласно которым развитие зародыша однозначно детерминируется какими-либо материальными структурами, локализованными в яйце. Например, Гис (W. His) рассматривал определенные участки яйцеклетки в качестве зачатков тех или иных органов.

В тесной связи и практически одновременно с преформистскими концепциями в эмбриологии идеи П. получают распространение в гипотетических теориях наследственности (см.), а также аутогенетических эволюционных теориях, исходящих из представления о чисто внутренних (т. е. локализованных в половых клетках) причинах как индивидуального, так и исторического развития организмов. Примером преформистской попытки истолкования эволюции является гипотеза «присутствия — отсутствия» Бэтсона (W. Bateson), согласно которой эволюционное развитие организмов сводится к постепенной утрате генов, которые якобы были уже заключены в генотипе первых появившихся на земле организмов.

Развитие биологических и медицинских наук, прежде всего генетики (см.), молекулярной биологии (см.) и эмбриологии, фактически устранило Преформизм из научного обращения. Экспериментальная разработка принципов зарождения и развития живых организмов привела к представлениям о чрезвычайно сложной структуре наследственного материала — генов, о неоднозначно детерминированном процессе роста и развития организма на всех стадиях онтогенеза. Использование данных генетических исследований в познании органической эволюции, синтез данных генетики с идеей эволюционизма существенно ограничило распространение преформистских концепций. Тем не менее и сегодня можно обнаружить влияние П. на разработку некоторых проблем индивидуального развития и тесно связанных с ними проблем эволюции в виде одностороннего преувеличения роли «внутренних» (генетических) факторов. Концепции ортогенеза и финалистские теории эволюции — наглядное свидетельство последствий влияния преформистского мышления (см. Эволюционное учение). Современная теория органического развития, допуская существование преформированных структур (генома), учитывает и эпигенетические факторы реализации генетической информации.

## Эпигенез

ЭПИГЕНЕЗ (греческий epi- на, после, вслед за + genesis зарождение, происхождение) — учение о зародышевом развитии организмов, согласно которому ткани и органы зародыша последовательно образуются из бесструктурного вещества оплодотворенного яйца. Эпигенез исключает существование в яйце и сперматозоиде каких-либо материальных структур, предопределяющих индивидуальное развитие и признаки организма. Противоположен преформизму (см.), который рассматривает развитие зародыша как простое увеличение в размерах полностью сформированного микроскопического организма, предсуществующего в половой клетке.

Концепции эпигенеза и преформизма в истолковании эмбрионального развития существовали уже во время античности. Так, Аристотель на основании своего учения о дуализме материи и формы создал виталистическую теорию, согласно которой части зародыша возникают в определенной последовательности под нематериальным воздействием мужского семени, а не предсуществуют в невидимо малых размерах в «семенах вещей», согласно преформистским воззрениям античных философов-материалистов Анаксагора (Anaxogoras), Эмпедокла (Empedokles) и Демокрита (Demokritos).

В 17 веке эпигенетические идеи развивал У. Гарвей. Он же ввел в 1651 году термин «эпигенез». В качестве основного принципа развития животных У. Гарвей выдвинул принцип «все из яйца» (ex ovo omnia). Развитие, по его мнению, происходит «путем прибавления частей, отделяющихся одна от другой». Для животных, у которых У. Гарвей не находил яиц, он допускал самозарождение. Так же как и Аристотель, У. Гарвей рассматривал развитие с виталистических позиций.

В 17 — первой половине 18 века господствующее положение в биологии занимает преформизм. Утверждению преформизма способствовали первые микроскопические исследования зародышей. Несовершенство микроскопической техники не позволяло наблюдать начальные стадии развития зародыша, а детальное изучение зародышей животных на поздних стадиях давало основания предполагать предсуществование в зародыше всех частей зрелого организма. Лишь в середине 18 в. под влиянием теории Ньютона (I. Newton) о всемирном тяготении Мопертюи (P. L. M. Maupertuis, 1744) и Бюффон (G. L. L. Buffon, 1749) пытались создать эпигенетические концепции на основе представлений о притяжении и отталкивании гипотетических частиц, или «органических молекул», содержащихся в семенных жидкостях самца

Попытку разработать механическую теорию эпигенеза предпринял Р. Декарт, полагавший, что движущей силой развития является «теплота», выделяющаяся при «брожении» двух жидкостей, смешивающихся при оплодотворении.

В конце 18 века эпигенетические концепции привлекли к себе внимание биологов в связи с работами К. Ф. Вольфа. Наблюдая ранние стадии развития куриного эмбриона, он описал образование из якобы бесструктурных жидких веществ листовидных пластинок, которые преобразуются в полости и трубки, дающие начало различным системам органов (1759). Эти исследования в дальнейшем послужили основой для создания теории зародышевых листков (см.). Причиной развития зародыша К. Ф. Вольф считал особую «существенную силу», обеспечивающую передвижение жидких соков и растворившихся желточных зерен, из которых образуются клетки и сосуды зародыша, и отождествляемую им с силами притяжения — отталкивания. Таким образом, «существенная сила» не имела ничего общего с «жизненной силой» сторонников витализма (см.). Однако в дальнейшем эпигенетические концепции широко использовались виталистами для подтверждения идеи «жизненной силы» как источника развития.

Сторонниками эпигенеза были И. Блюменбах, И. Прохаска и немецкие натурфилософы. С середины 19 века после работ Х. И. Пандера (1817), К. М. Бэра (1827, 1837) и Р. Ремака (1855) получает развитие описательная эмбриология, а попытки дать объяснение онтогенеза (см.) как с преформистских, так и с эпигенетических позиций отходят на второй план.

С возникновением в конце 19 века механики развития (см.), предметом которой стал причинный анализ явлений онтогенеза, борьба между преформизмом и эпигенезом возрождается вновь. Преформистские позиции отстаивали сторонники ядерной теории наследственности, рассматривавшие ядро как носитель наследственных свойств организмов (см. Ядро клетки). Сторонники же эпигенеза, как, например, Дриш (H. Driesch), все более скатывались к витализму. В 20 веке на основании достижений генетики (см. Генетика) было доказано, что в половых клетках присутствуют материальные структуры, ответственные за передачу потомству видовых и индивидуальных признаков родительских организмов (см. Хромосомная теория наследственности). Таким образом, эпигенетические идеи оказались несостоятельными. Тем не менее предпринимаются ошибочные попытки создать эпигенетические концепции, рассматривающие развитие с позиций кибернетики.

Формирование и рост организма как в эмбриональном, так и в постэмбриональном периоде обеспечивается синтезом белков, закодированных в структурах ДНК (см. Генетический код). Регуляция этих процессов осуществляется путем взаимодействия частей зародыша, природа которых еще полностью не выяснена, а на более поздних этапах онтогенеза — на основе гуморальных, гормональных и нервных связей. Необходимым условием реализации внутренних процессов развития является наличие строго определенных факторов окружающей среды.

Таким образом, антитеза преформация — эпигенез снята современной биологией, так как утверждения о полной преформированности процессов развития, так же как и об их абсолютной эпигенетичности, ошибочны. Современная биология рассматривает закономерности процессов развития в единстве и взаимодействии преформированных факторов (наследственной информации) с эпигенетическими факторами онтогенеза.

**Современное понимание развития** зародыша отвергает взгляды как преформистов, так и эпигенетиков. Представление, что развитие – это простое развертывание предшествующих зачатков, ненаучно. Исследованиями эмбриологов доказано, что в процессе развития происходит новообразование тканей и органов. Развитие идет от простого к сложному. Взрослый организм с его системами органов несравнимо сложнее яйцеклетки. Строго определенный путь развития яйца детерминирован наследственными факторами – генами ядра зиготы.

В наше время рост организма понимают в качестве постепенного увеличения его массы в результате увеличения количества клеток. Рост можно измерить, построив на основе результатов измерений кривые размеров организма, массы, сухой массы, количества клеток, содержания азота и других показателей. Что же касается дифференциации клеток, то это процесс, благодаря которому одни клетки становятся морфологически, биохимически и функционально отличными от других клеток. Размножение и дифференцировка одних клеток всегда координированы с ростом и дифференцировкой других. Оба эти процесса происходят на протяжении всего жизненного цикла организма. Поскольку дифференцирующиеся клетки изменяют свою форму, а в изменения формы вовлекаются группы клеток, то это сопровождается морфогенезом, представляющим собой совокупность процессов, определяющих структурную организацию клеток и тканей, а также общую морфологию организмов. Таким образом, рост является результатом количественных изменений в виде увеличения количества клеток (масса тела) и качественных — в виде дифференцировки



Понятия о росте организмов (размножении клеток), дифференцировке клеток и о морфогенезе позволяют сформулировать заключение о развитии как основополагающей особенности онтогенеза.

Развитие — это качественные изменения организмов, которые определяются дифференцировкой клеток и морфогенезом, а также биохимическими изменениями в клетках и тканях, обеспечивающими в ходе онтогенеза прогрессивные изменения индивидов. В рамках современных представлений развитие организма понимают в качестве процесса, при котором структуры, образовавшиеся ранее, побуждают развитие последующих структур. Процесс развития детерминирован генетически и теснейшим образом связан со средой. Следовательно, развитие определяется единством внутренних и внешних факторов. Онтогенез в зависимости от характера развития организмов типизируют на прямой и не прямой, в связи с чем различают прямое и не прямое развитие.

Прямое развитие организмов в природе встречается в виде не личиночного и внутриутробного развития, тогда как не прямое развитие наблюдается в форме личиночного развития.

Под личиночным развитием понимают не прямое развитие, поскольку организмы в своем развитии имеют одну или несколько личиночных стадий. Личиночное развитие широко распространено в природе и характерно для насекомых, иглокожих, амфибий. Личинки этих животных ведут самостоятельный образ жизни, подвергаясь затем превращениям. Поэтому это развитие называют еще развитием с метаморфозами (см. ниже).

Не личиночное развитие характерно для организмов, развивающихся прямым образом, например для рыб, пресмыкающихся и птиц, яйца которых богаты желтком (питательным материалом). Благодаря этому в яйцах, откладываемых во внешнюю среду, проходит значительная часть онтогенеза, метаболизм зародышей обеспечивается развивающимися провизорными органами, представляющими собой зародышевые оболочки (желточный мешок, амнион, аллантоис).

Внутриутробное развитие также характерно для организмов, развивающихся прямым путем, например для млекопитающих, включая человека. Поскольку яйцеклетки этих организмов очень бедны питательными веществами, то все жизненные функции зародышей обеспечиваются материнским организмом посредством образованных из тканей матери и зародыша провизорных органов, среди которых главным является плацента. Эволюционно внутриутробное развитие является самой поздней формой, однако оно наиболее выгодно для зародышей, т. к. наиболее эффективно обеспечивает их выживание.

Онтогенез подразделяют на проэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды. В случае человека, а иногда и высших животных, период развития до рождения часто называют пре-натальным или антенатальным, после рождения — постнатальным. В пределах пренатального периода выделяют начальный (первая неделя развития), зародышевый и плодный периоды. Развивающийся зародыш до образования зачатков органов называют эмбрионом, после образования зачатков органов — плодом.

## Периоды

Проэмбриональный (от греч. pro — до, embryo — зародыш) период в индивидуальном развитии организмов связан с образованием половых клеток в процессе гаметогенеза. Как отмечено выше, мужские половые клетки животных по своей структуре не имеют существенных отличий от других (соматических) клеток, тогда как яйцеклетки характеризуются важной отличительной чертой, заключающейся в том, что они содержат очень много желтка. Учитывая количество желтка и топографию его в яйцеклетках, последние классифицируют на три типа, а именно:

1. **Изолецитальные клетки.** Эти яйцеклетки содержат немного желтка, который локализован равномерно по всей клетке. Изолецитальные яйцеклетки продуцируются иглокожими (морскими ежами), низшими хордовыми (ланцетниками), млекопитающими.
2. **Телolecитальные яйцеклетки.** Эти яйцеклетки содержат большое количество желтка, который сосредоточен на одном из полюсов — вегетативном. Такие яйцеклетки продуцируются моллюсками, земноводными, рептилиями, птицами. Например, яйцеклетки лягушки состоят из желтка на 50%, яйцеклетки кур (в обиходе куриные яйца) — на 95%. На другом полюсе (анимальном) телolecитальных яйцеклеток сосредоточены цитоплазма и ядро.
3. **Центрolecитальные яйцеклетки.** В этих яйцеклетках желтка немного, но он занимает центральное положение. Периферию таких яйцеклеток занимает цитоплазма. Примером центрolecитальных яйцеклеток являются яйцеклетки, продуцируемые членистоногими. Для проэмбрионального периода характерно также то, что в этот период в гаметах происходят метаболические процессы, связанные с накоплением интенсивно синтезируемых молекул РНК.

Эмбриональный период или эмбриогенез (от греч. embryo — за-родыш, genesis — развитие), начинается со слияния ядер мужской и Женской половых клеток, который представляет собой процесс оплодотворения яйцеклеток. У организмов, для которых характерно внутриутробное развитие, эмбриональный период заканчивается рождением потомства, а у организмов, для которых характерны личиночный и неличиночный типы развития, эмбриональный период завершается выходом потомства из яйцевых или зародышевых оболочек соответственно.

В пределах эмбрионального периода различают стадии зиготы, дробления, бластулы, гастролы, образования зародышевых листков, гистогенез и органогенез. Как отмечено выше, с учетом фактора времени у млекопитающих и человека зародыш до момента формирования зачатков органов называют эмбрионом, а после этого вплоть до рождения называют плодом. У человека развитие эмбриона (зародыша) заканчивается к концу второго месяца. Начиная с 9-й недели, следует плодный период, характеризующийся дальнейшим ростом и развитием организма (плода) во внутриутробном состоянии вплоть до рождения.

**Зигота.** У млекопитающих зигота образуется в результате оплодотворения, начинающегося с того, что одна из мужских половых клеток достигает яйцеклетки и инициирует ее развитие. В активированной мужской половой клеткой яйцеклетке происходит ряд физических и химических процессов, включая перемещение протоплазмы, что ведет к установлению билатеральной симметрии яйцеклетки, а также перестройку плазматической мембраны, что исключает слияние с яйцеклеткой других (дополнительных) мужских половых клеток. Затем следует слияние плазматических мембран яйцеклетки и спермия с последующим разрушением ядерных мембран, что обеспечивает слияние ядер двух клеток. Ядра клеток сливаются, при этом восстанавливается диплоидный набор хромосом. Оплодотворение яйцеклетки сопровождается активированием в ней синтеза белков. Таким образом, образуется по существу одноклеточный организм.

**Дробление.** Образование морулы. Дробление представляет собой начальный период развития зиготы (оплодотворенного яйца). Поскольку яйцеклетки обладают центриолями, то оно заключается в делении зиготы путем митоза, которое начинается, например у человека, через 30 часов после осеменения. У человека деление начинается с движения оплодотворенной яйцеклетки по фаллопиевой трубе и заключается в появлении на поверхности яйцеклетки борозды. Первая борозда приводит к образованию двух клеток — двух бластомеров, вторая — четырех бластомеров, третья — восьми бластомеров и т. д. (рис. 88). Группа клеток, образовавшаяся в результате последовательных дроблений зиготы, получила название морулы (от греч. *morum* — тутовая ягода).

Стадию морулы проходят все многоклеточные животные, размножающиеся половым путем. В зависимости от видовой принадлежности деление идет по-разному. Различают радиальное (позвоночные, иглокожие), билатеральное (грибневики, некоторые хордовые) и спиральное дробление (немертины, кольчатые черви, многие моллюски), причем эти формы дробления зависят от плоскостей дробления. Поэтому их морулы состоят из разного количества клеток. Кроме того, из части клеток образуется структура, называемая трофобластом, клетки которого питают зародыш, а благодаря ферментам обеспечивают также внедрение последнего в стенку матки. У человека прикрепление морулы к стенке матки происходит на 7-й день после оплодотворения. Позднее клетки трофобласта отслаиваются от зародыша и образуют пузырек, который заполняется жидкостью тканей матки.

Характерная особенность дробления заключается в том, что при нем значительного роста клеток не происходит. Поэтому биологическое значение этой стадии заключается в том, что из крупной клетки, которой является яйцеклетка, образуются более мелкие клетки, в которых уменьшено отношение цитоплазмы к ядру. В результате этого происходит изменение топологии цитоплазматических комплексов в бластомерах, что создает новое цитоплазматическое окружение для ядер.

Дробление зиготы завершается образованием многоклеточной структуры, получившей название бластулы (от греч. blastos — росток). Эта структура имеет форму пузырька, состоящего из одного слоя клеток, называемого бластодермой. Теперь эти клетки называют эмбриональными. По размерам бластула сходна с яйцеклеткой. В период дробления увеличивается количество ядер, возрастает общее количество ДНК. В конце стадии бластулы синтезируется также небольшое количество мРНК и тРНК, но новые рибосомы и рибосомная РНК до начала гаструляции еще не обнаруживаются, либо если обнаруживаются, то в ничтожных количествах.

**Гаструляция.** Гаструляция (от греч. gastre — полость сосуда) — это следующий за образованием бластулы процесс движения эмбриональных клеток, который сопровождается формированием двух или трех (в зависимости от вида животных) слоев зародыша или так называемых зародышевых листков (рис. 89).

## Гастрюляция.

Гастрюляция (от греч. *gastre* — полость сосуда) — это следующий за образованием бластулы процесс движения эмбриональных клеток, который сопровождается формированием двух или трех (в зависимости от вида животных) слоев зародыша или так называемых зародышевых листков (рис. 89).

Гастрюляция характеризуется увеличением интенсивности обмена по сравнению с дроблением в 2-3 раза. Резко возрастает синтез мРНК, рРНК, рибосом и белков.

Развитие (гастрюляция) изолецитальных яиц происходит путем инвагинации (впячивания) вегетативного полюса внутрь бластулы, в результате чего противоположные полюса почти сливаются, а бластоцель (полость бластулы) почти исчезает либо полностью исчезает. Внешний слой клеток зародыша получил название эктодермы (от греч. *ectos* — снаружи, *derma* — кожа) или наружного зародышевого листка, тогда как внутренний — энтодермы (от греч. *entos* — внутри) или внутреннего зародышевого листка. Образующаяся при этом полость получила название гастрюцели, или первичной кишки, вход в которую называют бластопором (первичным ртом).

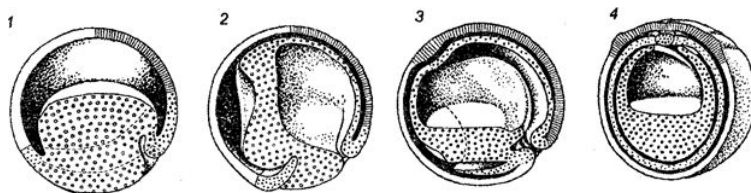


Рис. 89  
Гастрюляция:  
1, 2, 3 — ранние стадии, 4 — поздняя стадия

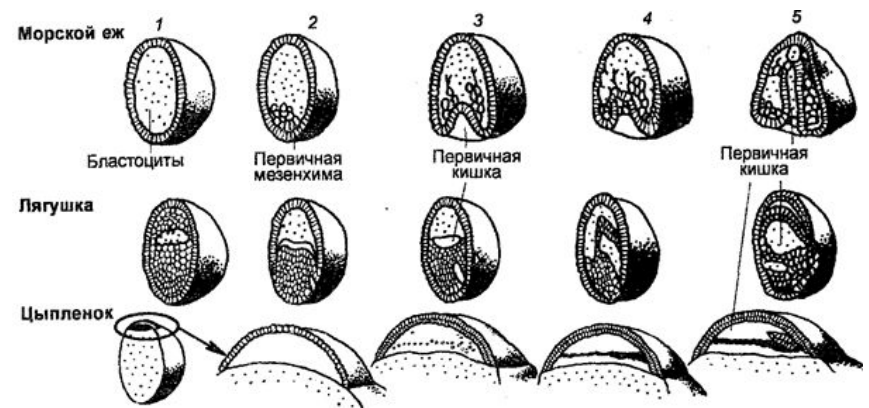


Рис. 90  
Гастрюляция у разных организмов:  
1 — бластула, 2 — инвагинация вегетативного полюса внутрь бластулы, 3, 4, 5 — формирование первичной кишки

Развитие двух зародышевых листков характерно для губок и кишечнополостных. Однако для хордовых в период гаструляции характерно развитие третьего зародышевого листка — мезодермы (от греч. mesos — средний), образующегося между эктодермой и энтодермой (рис. 90).

Гаструляция является необходимым пререквизитом для последующих стадий развития, поскольку она приводит клетки в положение, открывающее возможность формировать органы. Дифференцированный на три эмбриональных закладки зародышевый материал дает начало всем тканям и органам развивающегося зародыша.

Источники: [https://studopedia.ru/4\\_120927\\_periodi.html](https://studopedia.ru/4_120927_periodi.html),

<https://studfile.net/preview/5243125/page:16/>,

<https://xn--90aw5c.xn--c1avg/index.php/%D0%AD%D0%9F%D0%98%D0%93%D0%95%D0%9D%D0%95%D0%97>,

<https://xn--90aw5c.xn--c1avg/index.php/%D0%9F%D0%A0%D0%95%D0%A4%D0%9E%D0%A0%D0%9C%D0%98%D0%97%D0%9C>

Спасибо  
за  
внимание.