

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования «Воронежский государственный аграрный  
университет имени императора Петра I»

Факультет ветеринарной медицины и технологии  
животноводства

Кафедра акушерства, анатомии и хирургии

Методические указания к самостоятельной работе по дисциплине  
«Онтогенез домашних животных» для обучающихся факультета  
ветеринарной медицины и технологии животноводства по специальности  
36.05.01 «Ветеринария» и направления 36.03.01 «Ветеринарно-санитарная  
экспертиза» очной и заочной форм обучения

**Воронеж  
2019**

Автор: профессор кафедры, доктор биологических наук Павленко Ольга Борисовна, ст.преподаватель кафедры Мозговая Елена Ивановна

**Рецензент:** профессор кафедры терапии и фармакологии, доктор ветеринарных наук Слободяник В.И.

Методические указания к самостоятельной работе по дисциплине «Онтогенез домашних животных» для обучающихся факультета ветеринарной медицины и технологии животноводства по специальности 36.05.01 «Ветеринария» и направления 36.03.01 «Ветеринарно-санитарная экспертиза» очной и заочной форм обучения рассмотрены и рекомендованы к изданию на заседании кафедры акушерства, анатомии и хирургии (протокол № 3 от 08.11.2019 г.)

Методические указания к самостоятельной работе по дисциплине «Онтогенез домашних животных» для обучающихся факультета ветеринарной медицины и технологии животноводства по специальности 36.05.01 «Ветеринария» и направления 36.03.01 «Ветеринарно-санитарная экспертиза» очной и заочной форм обучения рекомендованы к изданию на заседании методической комиссии факультета ветеринарной медицины и технологии животноводства (протокол № 4 от 21.11. 2019 г.)

© Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный аграрный университет имени императора Петра I», 2019.

## Общие методические указания

Изучение курса «Онтогенез домашних животных» предусматривает получение обучающимися теоретических основ для изучения последующих дисциплин (физиология, клиническая диагностика, хирургия, терапия, ветеринарное акушерство и др.), необходимых теоретических знаний, практических умений и навыков по профилактике, диагностике и лечению наиболее часто встречающихся болезней у сельскохозяйственных животных.

Цели дисциплины: усвоение обучающимися информации об онтогенезе организма и систем органов сельскохозяйственных животных, фундаментальное биологическое образование в соответствии с требованиями, предъявляемыми к высшим учебным заведениям биологического профиля.

Задачи дисциплины: изучить общие морфофункциональные закономерности онтогенеза; периоды пре- и постнатального онтогенеза; изучить возрастные особенности морфофункционального состояния органов и систем органов; закономерности развития органов и систем органов в онтогенезе; научить использовать информацию об изменении строения и функции органов в возрастном аспекте для научного обоснования мероприятий по воспроизводству поголовья, повышению продуктивности и сохранности животных.

Онтогенез – это процесс индивидуального развития организма от зиготы до смерти после периода старости. Онтогенез – это совокупность последовательных морфологических, физиологических, биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента его зарождения до конца жизни.

В результате изучения онтогенеза домашних животных студент факультета ветеринарной медицины и технологии животноводства должен:

- знать:
  - общие морфофункциональные закономерности онтогенеза организма млекопитающих;
  - периоды пренатального и постнатального онтогенеза;
  - структурные характеристики систем организма с учетом возрастных особенностей животных;
  - функциональные характеристики систем организма с учетом возрастных особенностей животных;
  - основные показатели возрастного соответствия массы, формы, консистенции и окраски органов у основных видов сельскохозяйственных животных по периодам и фазам онтогенеза;
- уметь:
  - определить возраст на живом объекте, трупе или отдельном органе;
  - иметь представление:
  - о современных методах анатомических и гистологических исследований.

## **СОДЕРЖАНИЕ**

1. ВВЕДЕНИЕ
2. КРАТКАЯ ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА О РАЗВИТИИ УЧЕНИЯ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

## 1. ВВЕДЕНИЕ

Онтогенез- определение, методы изучения, значение учения об онтогенезе для теории и практики животноводства.

Онтогенез (ontos- сущее, genesis- возникновение, развитие) индивидуальное развитие организма от зиготы до смерти после периода старости.

Зиготой называют клетку образующуюся после оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом (или сперматозоидами). Возможно развитие животного из неоплодотворенной клетки. Этот процесс называют девственным размножением - партеногенезом (греч. parthenos- девственница). Партеногенез закономерен у некоторых видов насекомых и редко происходит у млекопитающих.

Индивидуальное (individuum- неделимое, особь) указывает на развитие животного определенного вида, например одного из видов млекопитающих.

Онтогенез животного, как единого целого, включает развитие диалектически взаимосвязанных частей организма на различных уровнях морфофункциональной организации: систем органов, органов, тканей, клеток, внутриклеточных образований; биохимических и физиологических процессов обмена веществ внутри организма и с окружающей средой.

Для выявления достоверных закономерностей онтогенеза животных определенной породы, линии (потомства по отцу, семейства, потомства по матери) исследуют одновременно в каждом интервале онтогенеза нескольких животных взятых из их совокупности по правилам статистической выборки с последующим статистическим анализом.

О продолжительности онтогенеза дают представление ориентировочные сроки смерти животных после периода старости в условиях современного животноводства: для крупного рогатого скота - 25 лет, овец - 15 лет, коз - 20 лет, лошадей - 40 лет, собак - 15 лет, кошек - 10 лет. При соответствующем содержании и питании жизнь животных может быть более продолжительной. В большинстве случаев, животных убивают до периода старения, раньше названных сроков жизни, руководствуясь экономической целесообразностью содержания животных.

Основное содержание данного учебного пособия составляет морфофункциональная характеристика онтогенеза.

Морфология (morphе-форма, logos- понятие, учение) наука о закономерностях строения и процессах формообразования организма в целом и составляющих их органов, тканей, клеток, внутриклеточных образований. Функция (functio) деятельность организма и его частей. Форма и функция обуславливают друг друга: форма и структура являются материальной основой для функций, а функция - проявлением жизненных свойств формы и структуры.

Методы исследований онтогенеза: анатомические, гистологические, цитологические, функциональные, биохимические, клинические, структурной и статистической генетики. Зарисовками, фотографированием документируют изменение формы. Скоростной фотографией выявляют последовательность морфологических изменений. Морфометрией (metrum- мера, форма, наружный вид) в виде изменений длины, ширины, высоты, площади и взвешиванием объектов исследуют количественные характеристики роста и дифференцировки организма в целом и его частей.

При жизни форму и расположение внутренних органов изучают посредством ультразвуковой, радиоизотопной и рентгеноскопической томографии, осмотром и фотографированием органов при помощи видеоскопов. Прижизненно иссекают кусочки тканей (биопсия) для гистологических исследований. Непосредственно на

животных гистологические исследования проводят при помощи контактной микроскопии.

Исследуют пробы крови, костного мозга, синовии, цереброспинальной жидкости.

В эксперименте культивируют эмбрионы, их ткани и клетки вне организма в специальных питательных средах или помещают клетки внутрь вживленных в организм животных миллиметровых камер, через стенки которых происходит обмен газов, жидкостей, но внутрь камер не проникают лейкоциты.

Ценную теоретическую информацию и практические результаты получают пересадкой эмбрионов в полость матки другой самки.

Метят клетки и ткани пероксидазой хрена, коллоидным золотом, радиоактивными соединениями, флюоресцентными красителями, тушью и затем исследуют перемещение и дифференцировку клеток и тканей в развивающемся организме.

Взаимодействие развивающихся тканей и клеток изучают с применением иссечения (эксплантации) и пересадок (трансплантации) методами хирургии под микроскопом у зародышей и микроскопической и макроскопической хирургии в плодном периоде развития у животных после рождения.

Генотип определяют микроскопией хромосом и биохимически; биометрическим анализом и сопоставлением признаков и функций родителей и потомства.

Изменчивость формирования фенотипа животных выявляют в опытах по выращиванию животных на различных по количественному и качественному составу рационах, в различных климатических условиях и технологии содержания, различных функциональных нагрузках.

Значительную информацию о жизнедеятельности развивающихся организмов дают иммунологические исследования клеток, тканей, биологических жидкостей, ферментативных процессов, электрических зарядов, биотоков, гормональных процессов у животных в различные периоды, стадии и фазы онтогенеза в естественных условиях развития и в экспериментах.

Сравнение развития млекопитающих с развитием животных различных типов и классов позволяют выявить ряд важных закономерностей онтогенеза и в частности проявление у зародышей признаков развития возможных филогенетических предков. Учение об онтогенезе имеет существенное значение для теории и практики животноводства. Характеристики нормального развития животных до рождения и после рождения позволяют определить возможные нарушения в развитии и наметить мероприятия по предупреждению заболеваний животных. Изучение развития животных в различных условиях питания, содержания, климата, функциональных нагрузок позволяет выявить оптимальные условия жизни для наиболее полной реализации генотипа в фенотипе животных, повышения продуктивности животных и их устойчивости к заболеваниям; по генотипу и фенотипу новорожденных можно во многом прогнозировать продуктивность и устойчивость к заболеваниям растущих и завершивших рост животных; по показателям развития животных в онтогенезе обоснованно решают вопросы оптимального возраста для первого оплодотворения животных и плана воспроизводства численности животных в животноводческих хозяйствах; закономерности предзародышевого и раннего зародышевого развития используются для научного обоснования искусственного осеменения и пересадки зародышей от одной высокопродуктивной самки в матку других менее продуктивных самок с целью получения большего числа потомков высокопродуктивных родителей.

Информация об онтогенезе используется для ответов на ряд мировоззренческих вопросов о возникновении и развитии жизни на планете, взаимодействии животных с окружающей средой.

## 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА О РАЗВИТИИ УЧЕНИЯ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

Накопление фактов и философские теории о развитии животных и человека в человеческих сообществах древности и средневековья до XV века современного летоисчисления.

Наблюдение за жизнью животных, их одомашнивание в первобытных общинах и в древних государствах Китая, Индии, Вавилонии, Греции и Рима, сопровождалось накоплением фактов о половом процессе, зародышах, рождении, развитии животных и человека, готовности их к размножению, стареющих и погибающих. Смерть устанавливали клинически по остановке сердцебиения и дыхательных движений грудной клетки, прекращению выхода тепла из ноздрей и рта.

Философы и они же одновременно натуралисты, обобщая устные предания, зарисовки внешнего строения и рассеченных трупов животных и человека, собственные наблюдения за развитием животных, создали первые философские идеалистические и материалистические теории о сущности жизни, о развитии живых существ.

Греческий врач и философ Гиппократ (460-377 г. до современного летоисчисления) рассекал (анатомировал) животных. Он считал, что все части организма образуются в одно и то же время. Все части отделяются друг от друга одновременно и таким же образом растут. Части зародыша, более податливые внутреннему огню выгорают, на их месте образуются полости. Другие лишь уплотняются и из них получаются стенки полостей. Аристотель (384-322 г.) был противоположен Гиппократу в суждении о развитии организмов: "части зародыша возникают не одновременно", "одни части очевидно существуют, а других еще нет", "зародыши млекопитающих похожи на червя". Организм зарождается от соединения двух начал женского и мужского. Источником материи для развивающегося зародыша служат секреты женского организма, а мужской организм, выделяемая им жидкость (семя), определяет форму и развитие организма. В результате наблюдений за развитием цыпленка в яйце, Аристотель пришел к выводу, что зародыш развивается из желтка, а через скорлупу внутрь яйца проникает воздух. Аристотеля принято считать основоположником функциональной эмбриологии. Он рассматривал развитие органов в связи с их функциями, например, он считал, что "мочевой пузырь возникает вместе со способностями к выделению", "глаз без зрения не достигает совершенства".

Римский врач Гален (129-199 г. современного летоисчисления) препарировал трупы различных видов домашних и диких животных, экспериментировал с перерезкой нервных стволов, мышц у живых свиней, собак крупного рогатого скота. Классифицировал по функциям около 300 мышц, исследовал развитие животных, использовал литературные источники предшественников и написал несколько книг, которые были основными источниками информации по анатомии и развитию человека и животных до XVI века.

*XVI-XVII век. Развитие микроскопической эмбриологии.*

Открытие сперматозоидов, яйцеклеток. Сравнительное исследование эмбриогенеза различных видов позвоночных животных. Теории преформизма и эпигенеза в эмбриологии.

В 1553 г. Коломбо и Сорвет описывают сосуды малого легочного круга кровообращения. Фабриций (1537-1626 г.) в 1604 году характеризует развитие зародышей крупного рогатого скота, свиней, лошадей, собак, кошек, морских свинок; плаценту крупного рогатого скота. У. Гарвей в 1628 г. доказывает существование большого круга кровообращения. Он изучает детально развитие цыпленка в яйце и зародыша косули в матке, сравнивает яйцевидную форму плодного пузыря

млекопитающих с яйцом птицы и делает заключение "все живое из яйца". В 1669 г. Ренье де Граф описал в женских семенниках так называли до него яичники самок, пузырьки, которые он посчитал сходными по строению с яйцами птиц и рыб. Семенники самок он предложил называть яичниками. Но, не У. Гарвей и не де Граф не видели яйцеклеток млекопитающих. Первое описание яйцеклеток млекопитающих было сделано через 150 лет петербургским академиком К. Бером в 1827 г. В 1669 г. Антоний Левенгук обнаружил в семенной жидкости самцов множество подвижных телец и назвал их семенными животными - сперматозоидами. Он же описал строение зародыша овцы размером в 1/8 часть горошины. Нашел у него глаза с хрусталиком, спинной мозг, позвонки, кишечник. А. Левенгук умозрительно пришел к заключению, что в сперматозоидах находится детально сформированный организм животного части которого в процессе роста увеличиваются, а не образуются вновь. Его последователей называли анималькклистами. В противоположность анималькулитам, ученые овисты 'позвоночных животных. Теории преформизма и эпигенеза в эмбриологии.

В 1553 г. Коломбо и Сорвет описывают сосуды малого легочного круга кровообращения. Фабриций (1537-1626 г.) в 1604 году характеризует развитие зародышей крупного рогатого скота, свиней, лошадей, собак, кошек, морских свинок; плаценту крупного рогатого скота. У. Гарвей в 1628 г. доказывает существование большого круга кровообращения. Он изучает детально развитие цыпленка в яйце и зародыша косули в матке, сравнивает яйцевидную форму плодного пузыря млекопитающих с яйцом птицы и делает заключение "все живое из яйца". В 1669 г. Ренье де Граф описал в женских семенниках так называли до него яичники самок, пузырьки, которые он посчитал сходными по строению с яйцами птиц и рыб. Семенники самок он предложил называть яичниками. Но, не У. Гарвей и не де Граф не видели яйцеклеток млекопитающих. Первое описание яйцеклеток млекопитающих было сделано через 150 лет петербургским академиком К. Бером в 1827 г. В 1669 г. Антоний Левенгук обнаружил в семенной жидкости самцов множество подвижных телец и назвал их семенными животными - сперматозоидами. Он же описал строение зародыша овцы размером в 1/8 часть горошины. Нашел у него глаза с хрусталиком, спинной мозг, позвонки, кишечник. А. Левенгук умозрительно пришел к заключению, что в сперматозоидах находится детально сформированный организм животного части которого в процессе роста увеличиваются, а не образуются вновь. Его последователей называли анималькклистами. В противоположность анималькулитам, ученые овисты утверждали, что сформированный организм находится в яйцах. Анималькулисты и овисты были сторонниками преформизма - учения о предсуществовании готовых животных в сперматозоидах или яйцеклетках. Взгляды преформистов были сходны с теорией развития зародышей по Гиппократу.

В XVII веке развивались так же и эпигенетические теории (epi- после, genesis- происхождение), сходные с воззрениями Аристотеля и отрицающие предобразованность организмов в яйцеклетках и сперматозоидах. К. Дигби в 1644 г. писал, что "всякое зарождение происходит из однородного вещества, которое внешними силами ...превращается в другое вещество менее однородное, чем первое. Новые силы и условия вызывают следующие друг за другом изменения во все более разнообразные тела". У. Гарвей утверждал, что у всех животных одни части возникают раньше других, животные одновременно формируются и растут. Он ввел термин эпигенез для обозначения такого развития. В 17 веке большинство биологов придерживалось теории преформизма. Каспар Фридрих Вольф избранный в 1766 году академиком петербургской академии наук по кафедре анатомии в 1752 г. морфологически обосновал теорию эпигенеза в диссертации "Теория развития", в которой описал развитие органов пищеварения цыпленка из зачатка до полного

формирования кишечника и желудка. Он открыл существование первичных почек, обозначаемых и в наше время вольфовыми телами.

*Развитие учения о проявлении в онтогенезе эволюционного развития животных.* Формулировка основного биогенетического закона и теории филогенеза в XVIII-XIX веках. В XVIII веке оформляется учение о функциональной и сравнительной морфологии и развитии животных в виде лестницы живых существ, в основании которых находится общий прототип животных, а на вершине человек. (Шарль Бонне, 1764; Жан Робинетт 1761-1766; Жорж Бюфон, 1753; Петер Кампер, 1779). "Каждый вид животного происходит один от другого", писал Сент Илер в 1796 г.

Великий поэт и знаменитый ученый Иоганн Вольфганг Гете в 1796 г. вводит термин "морфология" для обозначения учения о форме образования и преобразования органических тел.

Жорж Кювье, в публикациях 1800, 1817 гг., развивает палеонтологию - науку об истории развития живой природы в геологическом происхождении земли. Он восстанавливает строение ископаемых животных на основе теории о координации строения органов с их функциями: "если кишечник животного устроен так, чтобы перерабатывать лишь мясо ... челюсти его должны быть устроены, чтобы пожирать добычу, его когти - чтобы ее захватить и разодрать, его зубы чтобы ее резать и делить, вся система органов движения - чтобы преследовать и настичь."

Петербургский академик Х. Пандер описывает существование у зародышей различных позвоночных тканей в виде зародышевых листков (1817, 1818 гг.).

К.М. Бер устанавливает соответствие между зародышевым развитием и строением животных различных типов: "... выше организованные животные проходят в своем индивидуальном развитии важнейшие ниже его стоящие этапы" (1828 г.). Позднее он уточняет: "... в зародыше позвоночного животного сначала закладываются признаки класса, к которому зародыш принадлежит ... например, признаки птицы, после этого начинают образовываться признаки водяной или наземной птицы, еще позже куриные признаки семейства, еще позже образуются признаки рода, а затем вида и наконец, позже всего появляются индивидуальные признаки данного цыпленка" (1876 г.). К. Бер показал, что по строению сердца зародыши птиц сходны с зародышами рыб.

В формировании животного по К. Беру проявляется закономерность возрастающего сходства зародышей разных позвоночных. Ч. Дарвин назвал эту закономерность законом зародышевого сходства.

Ч. Дарвин в происхождении видов, в 1859 г., утверждал, что "... мы видим в зародыше затемненный образ общего прародителя, во взрослом или личиночном его состоянии, всех членов одного и того же класса". А.О. Ковалевский в диссертации "История развития ланцетника" (1865 г.) показал, что при наличии сходства с беспозвоночными животными ланцетник обнаруживает в развитии признаки позвоночных: формирование нервной системы из эктодермы, наличие хорды, жаберных щелей и дуг. Исследуя асцидий, которых относили к червям, А.О. Ковалевский установил, что по типу дробления, гастрюляции и другим признакам развития асцидий близки к ланцетнику.

И.И. Мечников в 1866 г. публикует результаты детальных исследований эмбриогенеза низших кишечнополостных и обосновывает строение прототипа предка многоклеточных животных в виде шарообразной колонии одноклеточных фагоцитирующих существ. Работы А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова показали переходные формы развития бес-позвоночных животных к хордовым и позвоночным. И.И. Мечников создал учение о развитии внутриклеточного пищеварения и на этой основе гениальную теорию фагоцитарного иммунитета животных.

Исследуя развитие ракообразных Ф. Мюллер (1864 г.) приходит к заключению "сменяющиеся формы зародышей и личинок дают нам более или менее верную картину тех изменений, благодаря которым в течение тысячелетий вид достиг своего настоящего состояния".

На основании исследований предшественников и собственных наблюдений зоолог Эрнест Гекель (1834-1919 гг.) в 1872 г. формирует основной биогенетический закон (ряд биологов считают авторами закона Ч. Дарвина, К. Бера, Ф. Мюллера, Э. Гекеля). Гекель предложил названия "онтогенез", "филогенез", "палингенез", "ценогенез".

Биогенетический закон устанавливал, что: "Развитие зародыша (индивидуальный, или, онтогенетический ряд развития, онтогенез) есть сжатое, сокращенное повторение развития все группы форм, возникших из общего корня (т.е. повторение развития филогенетического или палеонтологического, филогенеза); это повторение тем полнее, чем больше сохраняется, благодаря постоянному наследованию первоначальное развитие предков (палингенез). Наоборот, повторение тем менее полно, чем больше благодаря различным приспособлениям было введено позднейших нарушений развития (ценогенез)" (перевод С.Г. Крыжановского). В соответствии с биогенетическим законом животные в онтогенезе рекапитулируют строение органов взрослых филогенетических предков.

Э. Гекель создает учение о родословном дереве. В основании он поместил предполагаемых филогенетических предков - бластему, подобную бластуре современных зародышей, и гастрю - подобную гастреле.

В XIX и XX веке биогенетический закон неоднократно подвергался анализу, уточнению и изменениям на основании исследований онтогенеза и филогенеза животных.

Алексей Николаевич Северцов (1866-1934 г.) в монографии "Морфологические закономерности эволюции" (на немецком языке издана в 1931 г., на русском опубликована после его смерти с 1939 г.) сопоставил результаты собственных наблюдений и многочисленные публикации по соотношению онтогенеза и филогенеза животных. Он критически рассмотрел основной биогенетический закон и сформулировал теорию филоэмбриогенеза. Филоэмбриогенезами он обозначил эмбриональные изменения отражающиеся на строении взрослого животного. Изменения в начале эмбрионального развития названы архалаксистом, в срединных стадиях - девиациями, на конечных стадиях - анаболии (надставки). Рекапитуляция признаков взрослых предков происходит только при анаболиях, при архалаксисте и девиациях рекапитуляция признаков взрослых предков не происходит. Повторение полного строения ряда взрослых форм филогенетических предков в онтогенезе не происходит, повторяются некоторые отдельные признаки; А.Н Северцов подчеркнул, что процесс формирования признаков взрослых животных находится под влиянием изменений в зародышевом развитии под воздействием внешней среды.

*Экспериментальное изучение закономерностей онтогенеза, контактной и дистантной взаимной индукции в процессах дифференцировки и росте клеток, тканей, органов, взаимодействия организма как единого целого с его частями (XIX-XX вв.).*

В конце XIX века и в XX веке сравнительно многочисленные экспериментальные исследования были направлены на выявление причин и закономерностей предопределения (детерминации), дифференцировки и роста организмов в онтогенезе, изменениям животных в онтогенезе под влиянием внешней среды (Ру В., 1888; Шабри Л., 1887; Дриш Г., 1891; Шпеман Г., 1916, 1938; Филатов Д.П., 1916, 1925; Завадовский М.М., 1922; Фогт В., 1929; Нидхем Дж., 1942; Максимов, 1935; Срудитский А.Н. ; Хлопин Н.Г., ; Заварзин А.А., Воронцова М.А., Лиознер Л.Д., Токин Б.П.). Это далеко не полный список ученых изучивших развитие животных в эксперименте. В

монографии "Экспериментальная морфология" (1934) ДжГексли и Г. де Бер цитируют свыше 600 статей и монографий посвященных изучению экспериментальной эмбриологии. В последующие годы экспериментальное изучение онтогенеза продолжалось в СССР и за рубежом. Результаты исследований опубликованы в статьях, монографиях, обсуждены на съездах и конгрессах. Сотни публикаций были сделаны в СССР.

Исследования выявили закономерности взаимной индукции, клеток, тканей, органов; смену формообразовательных процессов, функциональных систем в следующих друг за другом фазах, стадиях и периодах онтогенеза

Были определены количественные и качественные характеристики реакций животных на воздействия внешней среды и повышения жизнеспособности и продуктивности млекопитающих и птиц.

*Открытие закономерностей проявления генотипа и фенотипа животных по фазам, стадиям, периодам онтогенеза.*

В 1865 г. Грегор Мендель проводит статистический анализ наследования признаков при скрещивании растений в первом и втором поколениях. В этом же году Гальтон применяет статистический анализ для исследования наследования признаков у человека и млекопитающих. В конце XIX века выявляется роль ядра клетки, как носителя наследственности. В 20-х годах XX века обосновывается хромосомная теория наследственности. В 40-60 гг. и позднее были открыты делимость гена и воспроизводство генов в онтогенезе в специфической форме обмена веществ с определяющим участием нуклеиновых кислот, белков, ферментов входящих в состав генов. Было установлено, что комплекс генов зиготы определяет последовательность и время синтеза веществ в развивающемся организме, содержание и скорость биохимических реакций участвующих в развитии клеток; генотип определяет норму во взаимодействии организма с внешней средой в процессах дифференцировки и роста, ассимиляции и диссимиляции веществ, гены генома активизируются не одновременно, а последовательно по фазам, стадиям, периодам онтогенеза.

В СССР и за рубежом были проведены многочисленные исследования наследственных и ненаследственных изменений в онтогенезе домашних млекопитающих и птиц в зависимости от условий содержания, состава рационов, функциональных нагрузок, воздействий токсинов, радиоактивности среды обитания. Результаты исследований обобщены в многочисленных статьях, монографиях, учебниках.

#### **Рекомендуемая литература**

1. Аристотель. О возникновении животных / Пер. В.П.Карпова. М., 1940. 119с.
2. Аристотель. О частях животных / Пер. В.П.Карпова. М., 1937. 51 с.
3. Бер К.М. История развития животных. Т.1. 1828. 51 с.
4. Бер К.М. История развития животных. Т.2. 1837.
5. Бляхер Л.Я. Очерки истории морфологии животных. М., 1962.256с.
6. Боголюбский С.Н. Эмбриология сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1968. 255 с.
7. Cuvier G. Lesons d'anatomic comparee. T.I. Paris, 1800.
8. Wolff C.F. De fbrmatione intestinorum praecipue observationes, in ovis incubatis institutae // Novi comment. Acad. Sci. Petropolitanae. 1768.12; 1769.13.
9. Вольф К.Ф. Теория зарождения / Пер. С.В.Сапожникова. 1950.
10. Гарвей У. Анатомические исследования о движении сердца и крови у животных. М.-Л., 1948.
11. Гельфенбейн Л.Л. Русская эмбриология второй половины XIX века. Харьков, 1956. 351 с. 12. Гете И.В. Размышления о морфологии вообще:

- Избр. соч. по естествознанию / Пер. И.Н.Канаева. М., 1957. С. 104.
13. Geoffrey Saint-Hilaire. Philosophie anatomiquae. Т.І. 1818; Т.ІІ. 1822. Paris.
  14. Гиппократ. Гиппократовский сборник. М., 1936.
  15. Дарвин Ч. Происхождение видов. 1859 : Соч. Т.3., пер.1939.
  16. Дубинин Н.П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. Госатомиздат., 1963. 239 с.
  17. Дубинин Н.П. Общая генетика. М.: Наука, 1970. 487 с.
  18. Закономерности индивидуального развития сель-скохозяйственных животных. М.: Наука, 1964. 310с.
  19. Ковалевский А.О. Избранные работы. М., 1951.
  20. Ковалевский В.О. Палеонтология лошадей (1873). М.: Изд-во АН СССР, 1948.
  21. Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М., 1937.
  22. Жан Б.Ламарк. Избранные произведения. Изд-во АН СССР. Т.І. 1955; Т.ІІ. 1959.
  23. Мечников И.И. Избранные биологические произведения. М., 1950.
  24. Мюллер Ф., Геккэль Э. Основной биогенетический закон / Пер. М.-Л., 1940.
  25. Нидхем Д. История эмбриологии. М.: Иностранная литература, 1947. 342 с.
  26. Общие вопросы индивидуального развития сельско-хозяйственных животных // Тр. ин-та морфол. животных им. А.Н.Северцова. Вып.22. 1957. 254с.
  27. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М., 1939.
  28. Свечин К.Б. Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных. Киев, 1961. 406 с.
  29. Токин Б.П. Общая эмбриология. М.: Высшая школа, 1977. 508 с.
  30. Федоров В.Н. Рост, развитие и продуктивность животных. М.: Колос, 1973.
  31. Хлопин Н.Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Л., 1946.
  32. Шлатер Г.Г. Краткий курс эмбриологии. С.-Пб., 1913. 190с.
  33. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1938.
  34. Шмидт Г.А. Эмбриология животных. 4.1. Общая эмбриология. М.: Советская наука, 1951. 354с.

## 2. ОБЩИЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Развитие признаков и свойств животного в различные периоды, стадии и фазы онтогенеза происходит под воздействием активизирующихся генов, обуславливающих норму реакции в обмене веществ ядра с цитоплазмой клетки и под воздействием внешней среды на организм на всех уровнях морфологической организации.

Гены генома активизируются не одновременно, а группами или одиночно, последовательно по фазам, стадиям, периодам онтогенеза животного. Активизируемые гены (экспрессированные) определяют норму реакции в обмене веществ клеток, тканей, органов с окружающей средой, и как следствие, развитие формы, свойств клеток, тканей, органов и организма в целом.

Для полноценной реализации генотипа в организме животного необходимы определенные условия существования. Например, недостаток (дефицит) в рационе белков, витаминов, углеводов, минеральных веществ тормозит процессы развития и продуктивности животных.

Устранение дефицита создает условия для полноценного развития: поросята с начальным живым весом 15 кг за 62 дня полноценного кормления вырастали по 700 г

ежесуточно, а в другой группе поросят с неполноценным кормлением ежесуточное увеличение массы тела составило 45 г или в 14 раз меньше.

Под влиянием внешних и внутренних чрезвычайных воздействий могут произойти мутации (*mutio*- изменение) -изменения в биохимическом составе и строении хромосом и генов. В результате мутации в онтогенезе развиваются признаки и свойства организма отсутствовавшие у родителей. Мутации в яйцеклетках и сперматозоидах называют генеративными, они могут передаваться через зиготу потомству; мутации в неполовых клетках тканей различных органов называют соматическими, как правило они не передаются потомству. Исключение могут составить с соматические мутации, в результате которых в организме возникают вещества или биофизические процессы вызывающие мутации в половых клетках.

В онтогенезе происходят взаимосвязанные процессы дифференцировки, роста и интеграции в целом, составляющих его органов, тканей, клеток, внутриклеточных структур.

Ростом обозначают увеличение живой массы, объема, линейных размеров организма в целом и его частей. Не относят к росту ненормальное увеличение количества жировой ткани, увеличение полостей при наполнении содержимым, например, желудка кормом, мочевого пузыря мочой, желчного пузыря желчью, кишечника химусом и каловыми массами, серозных полостей жидкостями. Не относят к росту увеличение объема тканей при отеках.

**Рост** сопровождающийся размножением клеток называют пролиферационным. Зигота с массой 10<sup>-9</sup> г в результате 40 и более последовательных делений клеток и роста и развития тканей и органов превращается в организм с массой 100кг.

**Дифференцировка** (*differentia* - различие) возникновение в организме новых морфологических, функциональных и биохимических различий. В результате дифференцировки формируются различные клетки, ткани, органы, части тела.

**Интеграция** (*integratio* - целый, объединенный) объединение клеточных популяций в более сложные системы -ткани, тканей в органы, органов в аппараты, системы, части организма, в организм животного как единое целое, в котором части не могут нормально развиваться без взаимодействия и регуляции со стороны целого организма, а целый организм не может нормально существовать и развиваться без взаимодействия с частями.

В каждой фазе онтогенеза детерминируется (*determinas* - определяющий) соответствующая этой фазе дифференцировка, рост и интеграция клеток, тканей, органов и организма в целом и предопределяются потенции (*potentia* - возможность) процесса развития в следующей фазе.

В детерминации действуют: а) экспрессия части генов генома обуславливающих дифференцировку, рост, интеграцию клеток, тканей, органов и всего 'организма; б) внутренние и внешние корреляции (*correlatio* - взаимозависимость) частей организма на всех уровнях морфофункциональной организации.

Освобождение клеток от корреляции изменяет их развитие. Например, у раннего зародыша, на стадии морулы, устранение взаимодействия бластомеров выявляет тотипотентность каждого бластомера, его способность развиваться в полноценный организм животного.

В эксперименте, уничтожение одного из бластомеров и пересадка другого жизнеспособного бластомера в матку беременной крольчихи завершилась развитием нормального кролика. Даже в фазе дробления на 6-8 бластомеров, каждый из них при отделении от других тотипотентен и может развиваться в животное. В естественных условиях развития зародышей, разделение их на тотипотентные бластомеры, приводит

к развитию однойцовых близнецов, имеющих в геноме одинаковые гены, и похожих друг на друга, как зеркальные отражения

В эксперименте и даже в хозяйственных опытах на животных пересадка тотипотентных бластомеров используется для получения 2-х и более потомков из одного дробящегося зародыша.

В онтогенезе развиваются клоны клеток.

Клон (klonos - движение, потомство) это клетки размножающиеся, дифференцирующиеся из одной клетки прародительницы. Развитие клона клеток продолжается не только в одной, но и в последующих фазах, стадиях и периодах онтогенеза.

Например, клетки гоноциты в стенке желточного мешка зародыша перемещаются в зачаток половых желез и затем размножаются, дифференцируются в клоны оогоний, ооцитов, в яйцеклетки у самок, или, в сперматогонии, сперматоциты, сперматиды, сперматозоиды у самцов. При экспериментальном уничтожении гоноцитов в стенке желточного мешка половые железы развиваются без яйцеклеток у самок и сперматозоидов у самцов.

Клетки гемоцитобласты в очагах кроветворения являются родоначальниками клеток крови. При гибели их при отравлениях или при воздействии радиации, кроветворение прекращается. Кроветворение можно возобновить пересадкой в пораженный организм костного мозга, содержащего клоны клеток кроветворения.

В развивающемся организме взаимодействуют индукторы и индуцируемые к развитию клетки, ткани, органы.

Индуктор (inductor - возбудитель) вызывает дифференцировку и рост клеток, тканей, органов. Индуктор не может вызвать дифференцировку клеток, если они не подготовлены к этому процессу.

В процессе взаимной индукции клеток действуют: а) электростатические контакты клеток; б) стереохимические контакты оболочек клеток совпадающих по форме; в) ферменты; г) рибонуклеиновые кислоты передающие генетическую информацию из генома в цитоплазму клеток где формируются новые белки; д) гормоны материнского организма, а позднее, с формированием внутрисекреторных клеток и тканей, гормоны зародыша; ж) медиаторы выделяемые с нервных окончаний в виде субмикроскопических капель ацетилхолина, норадреналина, серотонина; е) последнее в перечислении, но ведущее по значению, регулирующее влияние организма в целом на его части.

Индуктор и индуцируемая ткань должны совпадать по своим потенциям, способностям к дифференцирующему взаимодействию: ткань хордомезодермы, дифференцирующаяся в хорду, индуцирует дифференцировку из эктодермы нервной пластинки зародыша в конце гастрюляции и начала развития осевых зачатков органов. При удалении участка хорды под эктодермой, из нее не дифференцируется нервная ткань, а дифференцируется кожная эктодерма. Индуцирующая хорда, пересаженная под эктодерму на боковые поверхности куриного зародыша, вызывала дифференцировку нервной ткани и дополнительных нервных трубок зачатков нервной системы. В более поздних фазах развития зародыша компетентность эктодермы исчезает. Так, с появлением у зародыша первой пары сомитов исчезает способность хорды вызывать образование нервной ткани.

При готовности компетентной ткани к воздействию индуктора, она может дифференцироваться и при воздействии мертвой ткани и даже неорганических веществ.

Индукция зависит от взаиморасположения клеток с частями зародыша: в экспериментах на мышах, бластомер помещенный на поверхность другого зародыша в

фазе развития 4 бластомеров дифференцируется в трофобласт. Если бластомер поместить в центр другого зародыша он дифференцируется в часть эмбриобласта - зачатка тела зародыша.

На стадиях бластулы и гаструлы трансплантация участка первичной полоски у кур и уток может вызвать дифференцировку дополнительного организма на теле зародыша. Подобные экспериментально вызванные процессы развития целых организмов из комплекса соматических клеток Б.П.Токин (1959) обозначил соматическим эмбриогенезом.

Часть тела, орган развиваются в следующей последовательности: на месте части тела или органа вначале возникает закладка из клонов клеток, из закладки развивается зачаток органа или части тела из дифференцирующихся и растущих тканей, из зачатка развивается орган соответствующий по строению животному определенного вида, а затем и определенной породы и индивидуальных особенностей.

Зародыши толерантны, в дословном переводе терпимы, совместимы с клетками, тканями зародышей этого же вида и даже животных других видов.

В постнатальном онтогенезе организм млекопитающих и птиц отторгает пересаживаемые клетки, ткани и органы.

У зародышей еще нет иммунологических реакций отторгающих клетки и ткани. Толерантность снижается, но сохраняется в плодный период развития.

В опытах на птичьих эмбрионах показано, что по толерантности к ауто- и ксено желтку от эмбрионов птиц этого же вида, или других видов они разделяются на три группы: 1) полностью совместимых; 2) совместимых до развития иммунологических реакций после вылупления из яиц и гибнущие после вывода с явлениями истощения организма; 3) несовместимые еще до вылупления из яиц в результате остановки развития, при явлениях торможения поглощения желтка в желточном мешке.

Можно предположить, что аналогичные три группы толерантности существуют и у других высших позвоночных, включая млекопитающих.

Толерантность и тотипотентность обусловили успешное экспериментальное создание химерных животных из соединения друг с другом зародышей на стадии морулы (\*химера в греческой мифологии организм с признаками строения трех видов животных: голова льва, тело козла, хвост дракона).

Один из способов создания химерных животных заключается в том, что две или больше морул (4, 8 или даже 16 клеточных зародышей) мышей после удаления блестящей оболочки подталкивают друг к другу при культивировании в питательной жидкости до тех пор пока они не слипнутся. Образовавшиеся эмбрионы пересаживаются в матку псевдо беременной мыши. Из химерных зародышей развиваются внутривидовые химерные мыши нормальных размеров, но с признаками 4-х или даже 6-ти родителей. Другой способ создания химерных животных это инъекции клеток эмбриобласта с полость бластоцисты.

В онтогенезе современных животных рекапитулируется (recapitulacia - повторение) в измененном виде развитие некоторых признаков и свойств филогенетических предков.

Примеры рекапитуляции: все многоклеточные, включая млекопитающих, развиваются из яйцеклеток; на стадиях бластулы и гаструлы проявляется сходство с признаками строения кишечнополостных филогенетических предков; у зародышей на стадиях нейрулы и сомитов проявляется сходство с хордовыми предками: на головном конце зародыша закладываются жаберные дуги и карманы, от головного конца к хвостовому развивается хорда; до образования лег-ких отсутствует малый круг кровообращения; в предплодном периоде, на шестой неделе развития жеребенка, на конечностях сформированы три пальца, каждый палец состоит из трех фаланг, на

подобие пальцев трехпалого ископаемого предка лошади мезогиппиуса. В плодном периоде развития боковые пальцы редуцируются.

К рекапитуляциям можно отнести толерантность зародышей птиц и млекопитающих к приживлению ауто-, гетеро-и ксенотканей и органов.

Развитие различных частей тела, органов, тканей асинхронно (а - отрицание, *synchronos* - одновременно) по времени образования зачатков, дифференцировки и роста и одновременно асинхронность соответствует физиологии и детерминации организма по интервалам онтогенеза.

Примером асинхронности может быть развитие тела зародыша и внезародышевых органов: кровеносная система, объем и площадь внезародышевых органов опережает рост зародыша и предплода; асинхронно развиваются органы: тонкая кишка растет и дифференцируется в плодном периоде интенсивнее толстой кишки; головная почка закладывается раньше промежуточной и индуцирует развитие промежуточной почки, промежуточная почка закладывается раньше постоянной и индуцирует ее развитие.

Рост и дифференцировка происходит с ритмичной сменой фаз, стадий, периодов морфофункционального развития и соответственно состояния клеток, тканей, органов и всего организма животного.

Различают ритмы циркадные или суточные, месячные, годовые, в годовых сезонные. Ритмы в организме эмбриона положительно или отрицательно коррелируют с ритмами в организме матери. Вес эмбрионов (в опытах на крысах) увеличивается в ночные часы более значительно, чем в дневные, соответственно повышению процессов ассимиляции в обмене веществ; объем ядер и форма клеток волнообразно увеличиваются и снижаются в течение суток; строение яичников у самок млекопитающих ритмично изменяются по фазам полового цикла в течение месяца; живой вес животных, например свиней, крупного рогатого скота волнообразно снижается и повышается по 9-18-дневным интервалам.

В ритмах проявляются закономерности: а) процессов возбуждения и торможения в нервных центрах; снижения и повышения активности желез внутренней секреции; колебания процессов ассимиляции и диссимиляции в обмене веществ; в) изменения среды обитания: освещенности в течение суток, месяцев, сезонов года; манометрического давления, влажности, температуры воздуха; ритма питания; радиоактивных воздействий окружающей среды.

### **Рекомендуемая литература**

1. Аршавский Э.И. Реактивность и ее особенности в онтогенезе // Тр. конф. по возрастным изменениям обмена веществ и реактив, организма. Киев, 1951. С. 173.
2. Астауров Б.Л. Исследования наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма // Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. С. 54-110.
3. Астауров Б.Л. Проблемы общей биологии и генетики. М.: Наука, 1979. 293 с.
4. Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М.-Л.: Изд-во ВИЭМ, 1935. 206с.
5. Биологические часы / Под ред. С.Э.Шноль. М.: Мир, 1964. 694с.
6. Белоусов Л.В. Проблемы эмбрионального формообразования. М.: Изд-во МГУ, 1971.
7. Белоусов Л.В. Проблемы эмбрионального морфогенеза // Математическая биол. развит. М.: Наука, 1982. С. 102-111.
8. Белоусов Л.В. Межуровневые отношения в онтогенезе // Ж. общ. биол. Т.44, N 1. 1983. С. 28-30.
9. Белоусов Л.В., Чернавский Д.С. Неустойчивость и устойчивость в биологическом морфогенезе // Онтогенез. Т.8, N2. 1977. С. 99-114.

10. Беляев Д.К. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих // Ж. общ. биол. Т.11, N 1. 1950. С. 39-50.
11. Боголюбский С.Н. Современные проблемы эмбриональной и возрастной морфологии сельскохозяйственных животных //Общ. вопр. индивид, развит, с/х жив.: Тр. ин-та морфол. жив. им. А.Н.Северцова. Вып.22. 1957. С. 7-15.
12. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Ван-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Ж. общ. биол. Т.44, N 1. 1983. С.31-42.
13. Газарян К.Г., Белоусов Л.В. Биология индивидуального развития животных // М.: Высшая школа, 1983. С. 287.
14. Газарян К.Г., Тарантул В.З. Геном эукариот. Моле-кулярная организация и экспрессия. М., 1993.
15. Галеева Л.С. Влияние голодания в разные сроки бе-ременности на рост и развитие кроликов // Физиол. ж. СССР. Т.36, N 6. 1950. С.734.
16. Гексли Дж., Г де Бер. Экспериментальная эмбриология. / Пер. под ред. Д.П.Филатова. М.-Л.: Биомедгиз, 1936. 467 с.
17. Гердон Дж. Регуляция функции генов в развитии животных. М.: Мир, 1977.
18. Грунц Х. Изоляция и способы действия морфогене-тических факторов в раннем эмбриогенезе // Онтогенез. Т.9, N 4. 1978а. С.323-332.
19. Грунц Х. Механизмы компетенции ранних эмбриональных тканей // Онтогенез. Т.9, N 5. 1978б. С.427-438.
20. Гурвич А.Г. Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944. 156 с.
21. Дьюкар Э. Клеточные взаимодействия в развитии животных. М.: Мир, 1978. 330 с.
22. Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология. Т.3. М.:Мир, 1982.342с.
23. Емельяненко П.А. Иммунология животных в период внутриутробного развития. М.: ВО и агропромиздат, 1987. 213с.
24. Иммунологические аспекты биологии развития / Ред. Н.Г.Хрущев. М.: Наука, 1984. 271 с.
25. Ковальский В.В., Плетнева М.Л. Влияние водной диеты беременной самки кроликов на водный обмен у эмбриона // Докл. отчет, сессии ин-та акушерства и гинекологии АН СССР. М.: Медгиз, 1951.
26. Красовская О.В. Трансплантация яйца кролика в матку другого животного // Арх. анат., гистол. и эмбриол. Т.6, Вып.2. 1936.
27. Кулешов П.Н. Влияние питания на формы животного тела и характер продуктивности // Избранные работы. М.: Сельхозгиз, 1949.
28. Лопашов Г.В., Хоперская О.А. Происхождение и способы распределения индуцирующих агентов в развитии // Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. М.: Наука, 1970. С.52-64.