**Краткий обзор истории эмбриологии. Представления об эмбриональном развитии в античные времена. Эмбриология в средние века. Преформизм и эпигенез. Работы К.Ф.Вольфа и К.М.Бэра. Развитие эмбриологии в XIX веке. Влияние дарвинизма на эмбриологию. Сравнительно-эволюционное направление (А.С. Ковалевский, Э. Геккель, И.И. Мечников). Исторические корни экспериментальной эмбриологии, ее современные задачи. Основные направления и задачи современной описательной, экспериментальной, сравнительной и теоретической биологии индивидуального развития. Ее связь с цитологией, генетикой и молекулярной биологией. Прикладное значение биологии индивидуального развития.**

Эмбриология, как основа биологии индивидуального развития, является одной из самых старых биологических наук. Проблемы зарождения растений, животных и человека всегда вызывали интерес у самых разных людей. Пожалуй, ни в одной из отраслей биологии не было столько мистицизма, загадочности, домыслов и спекуляций, как в эмбриологии.

Первые знания об эмбриональном развитии животных связаны, и это естественно, с центрами древней цивилизации - Египтом, Вавилоном, Ассирией, Грецией, Римской империей, Индией и Китаем. Эти эмбриологические исследования до 5 в. до н. э. в значительной мере отражали религиозно-философские учения.

Согласно древнеиндийским (за несколько веков до нашей эры) представлениям развитие зародыша начинается с соединения мужского воспроизводительного вещества (понятие, соответствующее понятию семени), которое берет начало от всех членов тела (в 19 веке мысль о связи семени со всеми членами тела была повторена в знаменитой теории "пангенезиса" Ч. Дарвина) с женским воспроизводительным веществом, которое, по-видимому, идентифицировалось с менструальной кровью. Полагали, что пол плода зависит от соотносительного количества "семени" и "крови" при зачатии. В целом, эти представления были весьма материалистичны. В индийских медицинских сочинениях VI-I вв. до нашей эры проводилась мысль о наличии у живых существ неизменных наследственных качеств, которыми объяснялось сходство детей с родителями.

Особый интерес представляют теоретико-философские воззрения и практические сведения по эмбриональному развитию животных в античной Греции. Так, философ-натуралист Эмпедокл (ок. 490-430 гг. до н.э.) считал, что зародыш образуется в результате смешения мужского семени с женским, причем, пол зародыша зависит от температуры, при которой он развивается (!). Демокрит (460-370 гг. до н.э.) выдвинул теорию о выделении семени не мозгом, как считалось в то время, а всем телом, т.е., допускал наличие в семени частиц от всех органов и частей тела. Величайший врач античного мира Гиппократ (ок. 460-377 гг. до н.э.) поддерживал идею о происхождении семени из всех частей тела и полагал, что у родителей, получивших какое-либо повреждение, дети могут родиться как вполне здоровыми, так и унаследовать болезнь родителей. Плод образуется в результате смешения мужского и женского семени. Вокруг плода образуется оболочка и формируется пуповина, через которую он дышит. Все части зародыша образуются одновременно, то-есть, в зародыше имеются уже все органы, которые при последующем развитии просто увеличиваются в размерах. Это представление Гиппократа в принципе совпадает с общепринятой в XVII-XVIII веках теорией **преформизма**, согласно которой любой зародыш - это миниатюрная копия взрослого организма и в процессе развития он просто растет без дифференциации. Но по Гиппократу в самом начале развития все-таки идет образование органов.

Большой интерес представляют взгляды на развитие животных одного из величайших мыслителей древности Аристотеля (384-328 гг. до н.э.), в творчестве которого вопросы биологии занимали важное место.

Согласно представлениям Аристотеля зародыш образуется из смешения семени самца с выделениями самки и именно последние образуют материю, т.е. возможность возникновения зародыша, но реализация этой возможности происходит только при воздействии на материю формы, происходящей из семени самца. В семени, таким образом, заложен принцип развития (душа), объясняющий целесообразность строения и жизнедеятельности организма.

В знаменитом трактате "О возникновении животных" Аристотель обобщил данные по эмбриологии животных и человека. Им были подробно описаны половые различия у животных, различные способы размножения у яйцекладущих и живородящих животных и, особо, размножение у человека. Аристотель наблюдал за сроками спаривания у животных, писал о половом размножении и самопроизвольном зарождении, о постройке гнезд, откладке яиц, об особенностях развития рыб и птиц, о течке и беременности. В развитии куриного эмбриона он описал все детали, которые только можно видеть без специальной окраски невооруженным глазом. Им были рассмотрены также вопросы, связанные с происхождением пола, наследованием признаков, возникновением уродств, многоплодия и с формированием признаков в процессе постэмбрионального развития.

Об уровне практических знаний Аристотеля можно судить по тому, что среди главнейших признаков, характеризующих млекопитающих, он выделил то, что они живородящие, выкармливают детенышей молоком, что плод прикреплен к матке посредством пуповины и органа, который впоследствии был назван последом. Исходя из этого, Аристотель отделил от группы рыб китов и поместил их рядом с млекопитающими. Считавшееся ошибочным наблюдение Аристотеля о том, что у акулы Галеоса яйца прикрепляются к стенке матки с помощью органа, сходного с последом млекопитающих, было подтверждено лишь в середине XIX века Иоганном Мюллером. Значение работ Аристотеля состоит прежде всего в том, что они символизируют переход от домыслов к наблюдению и описанию. Но из-за микроскопических размеров ранних зародышей и их частей глубокое изучение долгое время, до появления увеличивающих оптических систем, было невозможным.

В отличие от Гиппократа Аристотель считал, что органы зародыша возникают постепенно, друг за другом, из однородной массы, а не преформированы изначально. Впоследствии эта идея легла в основу теории **эпигенеза** о постепенном развитии организма, сопровождающимся усложнением его организации.

Римлянин Клавдий Гален (130-200 гг.), получивший всеобщее признание как великий врач, анатом и физиолог, достаточно подробно изучил строение зародышей человека на поздних стадиях развития.

Период с V по XV вв., именуемый "средними веками" ("средневековьем"), ознаменован возникновением и развитием феодализма, резким расслоением общества, всесилием знати и бесправием простого люда, что сопровождалось глубоким упадком науки, культуры, техники и резким усилением церковной идеологии. Представления о природе в этот период носили на себе глубокий отпечаток религиозных догм и канонов феодального общества.

Дальнейшее расширение и систематизация биологических знаний произошли лишь в XV-XVIII вв., в эпоху Возрождения. Лучшее из культурного достояния античного мира стало в XV-XVIII вв. образцами для подражания. Началась ломка канонов схоластического, догматического мышления средневековья.

Более прогрессивный буржуазный строй, связанный с бурным ростом материального производства и отказа от большинства старых представлений во всех областях духовной жизни, вызвал подъем всех отраслей естествознания. Целью науки стали не обоснования догм теологии и схоластики, а объективное познание законов природы и овладение ее силами. В области биологии, по сути дела, многое приходилось начинать с нуля, занимаясь накоплением и систематизацией огромного фактического материала.

Развитию биологических наук в эту эпоху способствовали, во-первых, использование новых приборов (микроскопа, термометра, барометра и т.д.), а во-вторых, многочисленные путешествия, давшие огромный новый фактический материал. В XVI-XVIII вв. определенные успехи были достигнуты и в области эмбриологии животных. В XVI в. Леонардо да Винчи выполнил очень интересные рисунки зародышей. Итальянский ученый У. Альдрованди (1522-1605 гг.), впервые после Аристотеля попытался систематически проследить за этапами развития куриного яйца. Он подложил под наседку два с небольшим десятка яиц, а затем, вынимая их по одному через определенные промежутки времени, последовательно описал формирование цыпленка в яйце.

Еще более тщательно эмбриогенез цыпленка был исследован учеником У. Альдрованди В. Койтером (1534-1576 гг.).

Соотечественник и ученик У. Альдрованди Д. Фабриций (1533-1619 гг.) изучал зародыши человека и самых разнообразных животных: кролика, морской свинки, мыши, собаки, кошки, овцы, свиньи, лошади, коровы и других, сравнивая зародышевое развитие разных видов животных. Однако его работы страдали определенной поверхностностью и бессистемностью, что понятно, учитывая громадный объем материала...

Следует также упомянуть небольшой трактат выдающегося французского ученого, одного из основателей рационализма Рене Декарта (1596-1650 гг.) "О формировании животного" (1648г.), в котором на основании собственных наблюдений над полученными с бойни зародышами животных были высказаны соображения о последовательности и способе образования отдельных органов: сердца, кровеносных сосудов, позвоночника, головного мозга, органов чувств и т.д. Кроме того, в данном труде Р. Декарт подробно изложил свои умозрительные представления о движении частиц "семени", участвующих в формировании зародыша.

Важной вехой в истории эмбриологии стала книга В. Гарвея "О зарождении животных" (1651 г.). Материалом для которой послужило изучение развития цыплёнка и млекопитающих. Гарвей обобщил представления о яйце как источнике развития всех животных, однако, как и Аристотель, считал, что развитие позвоночных происходит в основном путём эпигенеза, утверждал, что ни одна часть будущего плода «не существует в яйце актуально, но все части находятся в нём потенциально»; впрочем, для насекомых он допускал, что их тело возникает путём «метаморфоза» изначально предшествующих частей. Гарвей показал несостоятельность некоторых старых представлений об эмбриогенезе (в частности, утверждение о том, что зародыш образуется из семени отца и материнской крови). Хотя, ввиду их микроскопических размеров, яиц млекопитающих Гарвей не видел, но именно он сформулировал знаменитый афоризм: "все живое из яйца", смелость и глубина которого особенно понятны, учитывая господствовавшие в то время представления о возможности самопроизвольного зарождения. Итальянский врач и естествоиспытатель Ф. Реди в 1668 году точным экспериментом показал, что личинки мух не зарождаются в гниющем мясе, а выводятся из отложенных на него яиц. Много данных, также свидетельствующих против самопроизвольного зарождения было получено из наблюдений Я. Сваммердама (1637-1680 гг.).

Интересные описания эмбрионального развития были сделаны такими учеными как Р. де Граф (в 1672 году описал фолликулы яичника), М. Мальпиги (1628-1694 гг.) в этом же году с помощью микроскопа обнаружил органы на тех стадиях развития цыплёнка, на которых ранее не удавалось видеть сформированные части зародыша. Исходя из этих данных, Мальпиги примкнул к преформистским представлениям*,* господствовавшим в эмбриологии почти до конца 18 в.; главными их защитниками выступали швейцарские учёные А. Галлер и Ш. Бонне.

Необходимо отметить, что многие представления того времени в области эмбриологии носили умозрительный и наивный характер. В качестве примера можно привести взгляды на процесс оплодотворения. Считалось, что оплодотворение сводится к слиянию двух сортов "семени" - мужского и женского или даже к нематериальному влиянию семени на яйца ("оплодотворяющие испарения" и т.п.). Роль открытых в 1677 году С. Гамом и А. Левенгуком в семени человека сперматозоидов не была понята, их рассматривали как особые живые тельца, подобные инфузориям, паразитирующим в семенной жидкости.

Несколько ранее, в 1672 году, голландец Ренье де Грааф описал в яичниках многих млекопитающих фолликулы (пузырьки разной величины, наполненные жидкостью) и предложил называть их яйцами, поскольку они очень походили на яйца в яичнике птиц. Исследуя половые органы самок кролика через известные промежутки времени после совокупления, Грааф обнаружил, что пузырьки в яичнике лопаются и опустевают, а в яйцеводе одновременно оказывается примерно такое же число гораздо более мелких яиц. Грааф ошибочно принимал за яйцо в составе яичника более сложную, состоящую из сотен клеток, структуру, которая в наше время называется "граафовым пузырьком", а истинное яйцо находится внутри этого пузырька. Но именно Грааф впервые увидел яйцо млекопитающего в яйцеводе, показал, что яйца образуются в яичнике и позднее дают начало зародышам в матке. Согласно представлениям Р. Граафа, поддержанного многими учеными, зародыши животных происходят из яиц, возникающих в яичнике, а мужское семя после совокупления в матке самки отсутствует, и до нее доходит только "аура", или "дух"" семени.

Антониус ван Левенгук (1632-1723 гг.), описавший с помощью изготовленных им микроскопов (с увеличением до 270 раз) сперматозоиды у ряда беспозвоночных и позвоночных животных, обнаружил, что в матке и яйцеводах собаки после спаривания имеется огромное число живых сперматозоидов. Основываясь на этом, он предположил, что зародыш образуется в матке из сперматозоидов. Таким образом, Грааф недооценил значение сперматозоидов, а Левенгук – значение яйца для развития зародыша.

В эпоху Возрождения окончательно оформились **преформистская и эпигенетическая** концепции. Сторонники **преформизма** (Д. Альдрованди, Я. Сваммердам, А. Левенгук, Лейбниц, Боннэ, Галер и др.) полагали, что зародышевое развитие сводится к росту вполне сформированного зародыша, уже предсуществующего в яйце (Сваммердам, Валисниери) или сперматозоидах (Левенгук, Либеркюн и др.) **(**рис. 1**)**. Самый выдающийся представитель школы анималькулистов (адептов теории о том, что готовый организм заключен в спермии) Н. Андри писал, что яйцо имеет строение шара с люком, а спермии – вид миниатюрных человечков. Из огромной толпы человечков лишь немногие (привилегия первых!) проникают в яйца, запираются там и начинают расти.

Крайние преформисты, например Боннэ, придерживались концепции “вложенных зародышей”, утверждая, что в яичнике зародыша уже содержатся зародыши следующего поколения, а в них зародыши последующих и т.д. Считалось, что в яичниках Евы уже были зачатки всего будущего человечества.

Как ни странно на первый взгляд, но успеху преформистских воззрений в ту эпоху способствовало начавшееся широкое использование микроскопической техники. В первых же исследованиях микроскопистов обнаружилась огромная сложность в структуре эмбрионов даже на самых ранних этапах их развития



Рис.1. Спермий по представлениям и описаниям древних авторов.

1-по Гартсокеру, 2-по Даленвацию, 3-5-по Левенгуку, 6-по Пуше.

.

Только соединение клеточной теории с эмбриологией в 19 веке показало полную бессмысленность этих построений.

Противоположные взгляды высказывались **эпигенетиками.** Эпигенетическую точку зрения в ее механистической интерпретации сформулировал в XVII веке Р. Декарт. Эпигенетические взгляды Гарвея носили более виталистический характер.

Сущность эпигенетического подхода заключалась в том, что развитие рассматривалось как своего рода неизбежная реакция в составленной в предшествующем поколении “микстуре” из подходящих веществ - яйце, причем реакция, направляемая некоей особой “силой развития”. Стоит должным образом смешать набор определенных материалов и придать силу развития, как они начинают взаимодействовать, формируя этап за этапом зародыш. Опять-таки, до появления клеточной теории онтогенеза, не могло существовать представление о клеточной природе яйца, т.е. о сложнейшей его внутренней интегрированной структуре, включающей ядро, другие органоиды, их взаимодействие, т.е. о клетке как интегрированной единице жизни.

Нужно сказать, что к тому времени в самых разных областях биологии был накоплен фактический материал, который было невозможно объяснить с позиций преформизма. Так, например, молодой французский ученый Мопертюи, который провел ряд весьма интересных экспериментов по гибридизации различных видов животных, резонно поставил вопрос о том, что если зародыш преформирован либо в яйце, либо в сперматозоиде, то почему же мул - (гибрид осла и кобылы), похож на обоих родителей?!

Интересно, что Мопертюи сочетал учение об эпигенезе с учением о пангенезисе. Суть последнего - в "семени" собираются особые частицы от всех органов и частей тела. В этом он видел основу наследственности и считал, что благодаря этому приобретаемые признаки "отражаются" в семени и передаются потомству.

Важнейшее значение в споре между эпигенетиками и преформистами, а главное в формировании эмбриологии как науки имела магистерская диссертация будущего российского академика Каспара Фридриха Вольфа (1734-1794 гг.) "Теория зарождения" (1759г.). Микроскопически исследуя форму отдельных органов зародыша и время их возникновения, он пришел к выводу, что органы не преформированы, а возникают и развиваются в процессе эмбриогенеза. При этом органы развиваются не одновременно, а в известной последовательности из бесструктурной, неорганизованной субстанции. То есть, процесс развития является **эпигенезом** - **подлинным новообразованием,** а не просто ростом. Например, кишечник, вначале представляет собой пласт, который лишь позже сворачивается в трубку.

Весьма изящные доводы в пользу эпигенеза привел немецкий профессор И.Ф. Блюменбах (1752-1840 гг.), указавший на несовместимость с преформизмом фактов регенерации некоторых организмов (гидры, например) из любого фрагмента тела, в основе которых лежит типичное формообразование, а не рост. Время после работ Вольфа и Блюменбаха отмечено распространением натурфилософии, придававшей значение не столько эмпирическому изучению явлений природы, сколько интуиции и суждениям по аналогии.

Дальнейший прогресс эмбриологии, когда она оформилась в самостоятельную отрасль биологии, связан с трудами X. Пандера (1794-1865 гг.), К. Бэра (1792-1876 гг.), М. Ратке (1793-1860 гг.). В работах Пандера и, особенно, Бэра учение о развитии зародыша впервые стало на почву твердо установленных фактов и в эмбриологию был введен, наряду со сравнением отдельных стадий, метод описания всего процесса развития зародыша на всех его стадиях, начиная с яйца.

Важнейшим итогом наблюдений Пандера за развитием цыпленка (1818г.) явилось открытие, что на определенном этапе куриный зародыш состоит из трех слоев: наружного - серозного, внутреннего - слизистого и среднего - сосудистого. Из этих слоев бластодермы впоследствии образуются все органы и оболочки зародыша. Например, из серозного слоя развивается стенка тела и амнион, а из слизистого и сосудистого - кишечный канал и брыжейка.

Российский академик К.М. Бэр имел возможность непосредственно следить за исследованиями X. Пандера, они его заинтересовали, но сам он взялся за работу в этой области лишь через несколько лет. В 1927 году он впервые описал яйца (как небольшие тельца в Граафовом пузырьке) в яичнике человека и других млекопитающих.

В своем классическом труде "История развития животных. Наблюдения и размышления" (I том вышел в 1828г., II том - в 1837 г.) К. Бэр проследил в деталях развитие куриного зародыша и описал возникновение из первоначально гомогенной массы зачатков, а затем формирование из них органов.

Вклад К.М. Бэра в мировую эмбриологическую науку трудно переоценить. Он описал "первичную полоску", процесс нейруляции, сегментацию мезодермы у куриных зародышей, образование хорды у зародышей позвоночных животных. На основании изучения огромного материала им было сделано важное обобщение о сходстве между зародышами, относящихся к разным классам позвоночных ("закон зародышевого сходства" по терминологии Ч. Дарвина). Бэр показал, что у эмбрионов высших позвоночных формируются органы, свойственные взрослым низшим формам (например, жаберные щели и дуги у птиц и млекопитающих). Интересные данные были получены им при изучении процесса дробления яйца лягушки.

Намеченное К. Вольфом и установленное X. Пандером положение о том, что ранний зародыш образован лежащими друг поверх друга слоями, К. Бэром было детально разработано и распространено на всех позвоночных (учение о зародышевых листках). К. Бэр различал два первичных листка - анимальный и вегетативный. Анимальный листок впоследствие дает два слоя: кожный и мускульный, а вегетативный - сосудистый и слизистый слои. В свою очередь, кожный слой дифференцируется на покровы, нервную систему и органы чувств; мускульный - на мышцы и кости; сосудистый - на мезентерии и сосуды; слизистый дает стенки кишечника.

В ожесточенном споре преформистов и эпигенетиков К. Бэр долгое время занимал нейтральную позицию, а затем, в результате тщательного анализа всех аргументов и фактов, пришел к выводу, что развитие является преформированным эпигенезом.

Применительно к беспозвоночным животным теория зародышевых листков была плодотворно использована немецким анатомом и эмбриологом Г. Ратке (1793-1860 гг.). Являясь одним из крупнейших биологических обобщений, теория зародышевых листков стала одной из основ эволюционной теории Ч. Дарвина.

Заслугой выдающегося итальянского эмбриолога М. Рускони (1776-1840 гг.) явилось очень точное описание дробления яйца лягушки (1826г.). Судя по рисункам, он наблюдал и последующие этапы развития - гаструляцию и нейруляцию.

Процесс дробления яйца у различных видов животных был описан также Э. Вебером, А. Грубе, К. Бергманом, Р. Келликером и Д. Бишофом.

В последующие годы стали появляться одна за другой работы, посвященные изучению происхождения сперматозоидов и их морфологии у разных животных. В этой связи можно отметить труды Р. Вагнера (1805-1864 г.), Ф. Дюжардена (1801-1860 г.), К. Лаллемана (1790-1854 гг.), Р.А. Келликера (1817-1905 гг.), Дж. Ньюпорта (1803-1854 гг.).

Общеизвестно, что крупнейшими открытиями биологии в XIX веке было создание клеточной теории и эволюционного учения. Теория Ч. Дарвина совершила переворот в науке о живой природе. При этом среди многих отраслей биологии, на которые оказало влияние учение Дарвина, была эмбриология

Сам Ч. Дарвин создал знаменитую гипотезу “пангенезиса”, объясняющую одновременно и наследственность и развитие. Он считал, что сходство органов родителей с таковыми детей обусловлено поступлением через кровь в половые клетки родителей (сперматозоиды или яйцеклетки) микрочастиц (“геммул”) всех их органов, которые потом, в ходе эмбрионального развития потомков, "развертываются” в органы потомков со спецификой, в том числе и приобретенной при жизни (рис.2). Поскольку организм родителей в конце концов погибает, то сперматозоиды и яйцеклетки представляются своего рода библейским “Ноевым ковчегом”, на котором спасаются от “потопа” (смерти многоклеточного организма) “семь пар чистых и семь пар нечистых” представителей сухопутного животного мира ( т.е. геммулы от всех органов тела родителей) , которые вновь “размножаются” после потопа (т.е. формируют органы в сумме составляющие организм следующего поколения).

 Принципиальная ошибка гипотезы пангенезиса заключается в том, что хотя клетки всех тканей многоклеточного организма наследуют геном оплодотворенной яйцеклетки - зиготы (т.е. единственной клетки), из которой они развиваются, но **не существует** **механизма наследования половыми клетками** организма (а, следовательно, и зиготой следующего поколения) каких бы то ни было **свойств или изменений соматических (неполовых) тканей** многоклеточного организма. Наследственность - свойство клеточного уровня.

В свою очередь, открытия в области сравнительного изучения эмбрионального развития имели немаловажное значение для теории эволюции, так как дали убедительные доказательства филогенетического родства далеких по своей организации групп животных.

|  |  |
| --- | --- |
|  | Рис. 2. Потоки генетической информации в ходе смены поколений, согласно гипотезе пангенезиса Ч.Дарвина. Органы взрослого организма посылают представляющие их геммулы в сперматозоиды или яйцеклетки. С ними геммулы попадают в зиготу, которая развивается в следующее поколение. Органы следующего поколения формируются путем “развертывания” соответствующих геммул. Изменения органов во взрослом организме приводят к изменению геммул, а, следовательно, и органов следующего поколения. |

Сам Ч. Дарвин живо интересовался эмбриологическими работами, особенно теми, которые демонстрировали единство закономерностей эмбрионального развития позвоночных и беспозвоночных, в частности, трудами А.О. Ковалевского.В те годы, однако, еще не были найдены общие черты в эмбриогенезах у животных, относящихся к разным типам. Поэтому эволюционная эмбриология как наука, основывающаяся на историческом принципе, не могла еще возникнуть. Своим рождением эволюционная эмбриология обязана русским ученым А.О. Ковалевскому (1840-1901 гг.) и И.И. Мечникову (1845-1916 гг.).

Перед зоологами того времени стояла задача установить истинное систематическое положение, а, следовательно, филогенетические отношения с остальным животным миром, некоторых групп такого сборного типа, как черви, сомнительных в историческом отношении форм - бесчерепных, оболочников, мшанок, плеченогих, щетинкочелюстных, губок, кишечнополостных, кольчецов, боконервных, лопатоногих и головоногих моллюсков, ракообразных, паукообразных и насекомых.

Изучению закономерностей эмбрионального развития указанных форм Ковалевский и Мечников отдали 20 лет упорного труда. Уже в своей магистерской диссертации, посвященной развитию ланцетника, 25-летний А. Ковалевский обнаружил общие черты развития беспозвоночных и позвоночных. Причем ранние этапы онтогенеза ланцетника оказались чрезвычайно сходными с соответствующими этапами развития многих беспозвоночных, включая низших, например, кишечнополостных, а более поздние, как выяснилось, идут по типу развития позвоночных.

Через год (1866г.) А. Ковалевский опубликовал статью по эмбриологии асцидий, в которой впервые показал сходство в развитии нервной системы у асцидий и позвоночных, описал хорду у личинок асцидий. Тем самым было установлено родство асцидий, которых в то время причисляли к моллюскам, с позвоночными.

А.О. Ковалевский первым выявил зародышевые листки у беспозвоночных и доказал, что развитие всех животных происходит по единому плану. Обоснованная Ковалевским и Мечниковым идея гомологии зародышевых листков явилась эмбриологическим доказательством единства происхождения всех Metazoa.

Вслед за описательным и сравнительным этапами в эмбриологической науке в 70-80 гг. XIX века возникло аналитическое или экспериментальное направление. Целью использования в эмбриологических исследованиях экспериментальных методов явилось выяснение причин, механизмов развития и изучение возможностей целенаправленного влияния на процессы эмбриогенеза. Формирование нового направления, в первую очередь, связано с именами немецких ученых Г. Дриша (1867-1941 гг.), В. Гиса (1831-1904 гг.), В. Ру (1850-1924 гг.), Г. Шпемана (1869-1941 гг.).

Вильгельм Ру главной задачей экспериментальной эмбриологии, названной им "механикой развития", считал выявление причинных факторов, механизмов, определяющих развитие. Он полагал, что развитие строго детерминировано, и все части развивающегося зародыша тесно связаны между собой на всех этапах эмбриогенеза. В качестве средства для выявления механизмов развития В.Ру рассматривал эксперимент. Большой интерес представляют его взгляды на факторы дифференцировки различных зачатков органов. Если факторы, детерминирующие зачаток, находятся внутри него, то при наличии внешних благоприятных условий, имеет место "самодифференцировка", а если эти факторы лежат вне зачатка, то дифференцировка - "зависимая" и невозможна без воздействия фактора извне. Для выяснения пространственно-временных параметров действия факторов, определяющих развитие, В.Ру экспериментально изменял окружение зачатка. Им были разработаны теоретические основы проблем детерминации и дифференцировки. Громадное значение для понимания зависимого характера развития частей зародыша имел эксперимент В. Ру над дробящейся яйцеклеткой лягушки на стадии двух бластомеров. Он убил один из бластомеров горячей иглой и увидел, что второй продолжает развиваться, но формирует лишь половину зародыша лягушки. Из этого эксперимента им сделаны два вывода: 1)о независимом развитии первых двух бластомеров; 2) о том, что зародыш - это мозаика из готовых зачатков.

Выдающийся эмбриолог и анатом В. Гис по праву считается основоположником аналитической эмбриологии. Он первым провел глубокий, с использованием физико-химических методов, анализ процессов морфогенеза на ранних стадиях развития зародыша. По его мнению, еще неоформленные предшественники будущих органов локализованы в яйце или в еще недифференцированном зародыше упорядочено и их возможно картировать. То есть, изначально, еще в неоформленном зародыше существуют **органобразующие участки**. Методологически данные взгляды можно классифицировать как умеренно **неопреформистские**.

Эпигенетических воззрений придерживался другой крупнейший эмбриолог- экспериментатор Г. Дриш. Им была показана способность зародыша восстанавливать естественный ход развития после экспериментально вызванного нарушения. Разделив волосяной петлей ранний зародыш морского ежа на два отдельных бластомера, он обнаружил, что каждый из них способен развиваться в полноценный организм. Отсюда он сделал вывод об эквипотенциальности клеток зародыша. Позднее, другими исследователями была показана возможность нормального развития каждого из нескольких бластомеров. Способность части зародыша восстанавливать нормальный процесс развития и давать полноценный организм Г. Дриш назвал эмбриональной регуляцией. Основываясь на способности зародышей к эмбриональной регуляции, Г. Дриш сформулировал закон о том, что "путь развития части зародыша есть функция положения этой части относительно целого".

Огромный вклад в экспериментальную эмбриологию внес Г. Шпеман. Модифицируя и углубляя эксперименты своих предшественников, он получил новые, совершенно оригинальные данные. Повторяя эксперименты Г. Дриша по разделению ранних зародышей тритона, он показал в 1901 г., что последующая судьба разделенных частей зависит от того, в какой плоскости разделяется зародыш, а точнее, каким образом распределяется материал т.н. серого серпа. Продолжив направление исследований В. Ру и Г. Дриша, Ганс Шпеман показал, что ведущую роль в детерминации будущей дифференцировки различных частей зародыша играют процессы взаимодействия частей между собой. Анализируя открытый им факт полного отсутствия осевых органов: нервной трубки, хорды и т.д. в тех разделенных частях зародыша, которые не содержали материал серого серпа, Г. Шпеман высказал идею, что нервная система формируется из индифферентной эктодермы под индуцирующим воздействием материала презумптивной (предполагаемой) хордомезодермы. Для проверки этого предположения Г. Шпеман в 1924г. пересадил зачаток хордомезодермы от зародыша гребенчатого тритона под брюшную эндодерму зародыша обыкновенного тритона и обнаружил, что пересаженная хордомезодерма действительно индуцировала превращение клеток хозяина в нервную трубку. Это явление было названо первичной эмбриональной индукцией. Следует отметить, что в формообразовательных явлениях при воздействии эмбрионального индуктора имеют место и процессы регуляции.

Последующие исследования индукционных взаимодействий, проведенные в 50-60 гг. С. Тойвоненом, Л. Саксеном, П. Ньюкупом и К. Гробстайном, позволили выявить целый ряд вторичных индукций. С.Тойвонен и его ученик Л. Саксен в 1954-1968 гг. обосновали модель ранних индукционных процессов в нейрогенезе под влиянием двух индукторов, распределенных в зародыше по двум градиентам и действующих либо изолированно, либо в различных сочетаниях. Ими было показано, что нейрогенез идет в два этапа: вначале под действием нейрализирующего фактора идет собственно нейрализация, а на втором этапе происходит регионализация ЦНС на отделы под действием производных мезодермы.

Таким образом, процесс индивидуального развития обусловлен индивидуальными взаимодействиями частей зародыша посредством внутренних и внешних факторов химической природы.

Совершенно иной механизм интегрированности процессов развития был предложен советским биологом и математиком А.Г. Гурвичем (1874-1954 гг.). Это был человек ярких, разносторонних дарований, смелый теоретик и прекрасный экспериментатор. В 1944 г. им была создана "теория биологического поля", включающая понятие "поле клетки". По его представлениям взаимовлияние клеток друг на друга осуществляется посредством их полей, объединенных в единое "актуальное поле". В ходе развития конфигурация и анизотропные свойства "биополя" постепенно меняются, но именно оно обеспечивает интеграцию зародыша в целостную систему.

Актуальными остаются идеи А. Гурвича о **"митогенетическом излучении",** об устойчивом неравновесии биологических систем, о возможности математического описания морфогенетических процессов.

Вообще идея о существовании "биологического поля" всегда являлась привлекательной для некоторых исследователей (Дж.С. Гексли, Г.Р. де Бер, К. Уоддингтон, П. Вейс, Н.К. Кольцов и др.).

Значительный вклад в экспериментальную эмбриологию внес советский ученый М.М. Завадовский, который попытался выяснить механизмы становления различных признаков, особенно половых, у птиц и млекопитающих, как результат взаимодействия "частей". Например, петушиный гребень развивается из тканей покровов головы под влиянием половых гормонов семенника. Удаление семенника ведет к редукции гребня, а ампутация гребня, в свою очередь, влечет гипертрофию семенников. Завадовский экспериментально нашел еще ряд **взаимодействующих систем** (яичник-матка; гипофиз-яичник и др.) в развивающемся организме. Его труды положили начало многочисленным исследованиям гормональных регуляций гаметогенеза, эмбриогенеза, метаморфоза, регенерации и других морфогенетических процессов.

Большой интерес представляют работы по изучению вегетативного и полового размножения, а также восстановительного морфогенеза (Т. Морган, А. Вейсман, П.П. Иванов, А.А.Браун, М.А. Воронцова, Л.Д. Лиознер, Б.П. Токин и др.).

Под влиянием трудов Дж. Нидхема сформировалось новое направление "химическая эмбриология", в котором всё больший удельный вес стали иметь генетические и молекулярнобиологические работы.

Уже в конце XIX века в результате интенсивных исследований строения клетки было установлено, что материальным носителем наследственности является ядро, а еще точнее - хроматин ядра (О. Гертвиг, Э. Страсбургер, Г. де Фриз, А. Вейсман). В 1888 году Т. Бовери установил закон постоянства числа хромосом у каждого вида, показал, что хромосомы являются постоянными структурами, сохраняющими свою индивидуальность в период между клеточными делениями, сформулировал положение о том, что зигота и все соматические клетки содержат наборы отцовских и материнских хромосом. В 1900 г. Г. де Фриз, К. Корренс и К. Чермак заново открыли законы наследования дискретных признаков, впервые описанные еще в 1865г. Грегором Менделем, но остававшиеся неизвестными широкой научной общественности. В 1909 г. В. Иогансен ввел понятие **ген** как единицы наследственности. Формирование и дальнейшее развитие цитологических основ генетики, в результате чего были открыты следующие фундаментальные принципы: линейность расположения генов в хромосомах, сцепление, кроссинговер, аллельность, связаны с именами Т.Моргана (1866-1945 гг.) и его учеников К. Бриджеса (1889-1938 гг.), Г.Миллера (1890-1967 гг.), А. Стёртеванта (1891-1970 гг.). В результате многочисленных экспериментов на политенных хромосомах личинок дрозофил у них сложилось представление о жесткой детерминированности проявления гена в признаке. Однако многие факты свидетельствовали о том, что фенотипическое проявление признака конкретного гена является весьма сложным, многоступенчатым процессом, в определенной степени зависящим от внешних условий. В 1925 году Н.В. Тимофеев -Ресовский ввел понятия "пенетрантность" (процент особей в потомстве, несущих признак) и "экспрессивность" (степень выраженности признака). Позднее было показано, что проявление каждого отдельного признака является результатом совместного действия множества генов (теория генного баланса К. Бриджеса, 1930 г.).

Открытые ещё в 1868 году И. Ф. Мишером в клетках богатых ядерным материалом нуклеиновые кислоты лишь в конце 30-х - начале 40-х годов стали рассматриваться как химическая субстанция генов. Ранее, в 1928 году, Ф. Гриффитс открыл явление **трансформации** - передачу генетических признаков убитых пневмококков живым. Но лишь много позднее из пневмококков было выделено вещество, ответственное за трансформацию и показано, что оно представляет собой ДНК.

Трехмерная структура ДНК была установлена в 1953г. генетиком Г. Уотсоном и физиком Ф. Криком.

Большой вклад в решение проблемы взаимодействий ядра и цитоплазмы как основы функционирования генетического аппарата, внес академик Б.Л. Астауров (1904-1974 гг.). Ещё в 30-х годах он одним из первых высказал мысль о сложном, зависимом от многих факторов, характере реализации генетической информации. Разработанные им методы искусственного получения партеногенетического (на основе генов только яйцеклетки), андрогенетического (на основе генов только сперматозоида) потомства имели важное прикладное значение и могут быть смело квалифицированы, как вклад в мировую науку.

Современная научная эмбриология появилась, прежде всего, в результате развития клеточной теории. Ее главные представления могут быть сформулированы следующим образом:

- живые организмы представлены исключительно клетками (не считая вирусов);

- есть организмы, представляющие собой единственную клетку, и организмы, составленные многими клетками;

- все многоклеточные организмы развиваются из единственной клетки (яйцеклетки или зиготы), группы отдельных клеток (споры, дающие начало гифам, образующим плодовое тело грибов и родственных форм) или от групп клеток, происходящих, в конечном счете, из одной клетки при соматическом эмбриогенезе;

- диплоидная клетка - зигота, представляющая собой начальную одноклеточную стадию развития большинства видов организмов, является результатом слияния сперматозоида и яйцеклетки. Это часто очень необычные по форме и размеру образования, которые однако формируются путем модификации клетки вполне “обычного” облика;

- новый многоклеточный организм формируется из зиготы путем многократного митотического деления ее ядра и *немедленного или отложенного деления ее цитоплазмы* с образованием многоклеточной структуры и последующей дифференцировки многоклеточной структуры на органы и ткани эмбриона;

- при формировании из диплоидных клеток сперматозоидов и яйцеклеток одно из двух последовательных делений, необходимых для формирования этих гамет из обычной диплоидной клетки, протекает без репликации ДНК и после второго деления содержание наследственного материала в гаметах оказывается в 2 раза ниже (гаплоидные клетки), чем в обычных диплоидных клетках. При слиянии гамет при оплодотворении нормальное количество ДНК, характерное для диплоидных клеток, восстанавливается.

Достаточно очевидно, что ***происхождение онтогенеза*** Metazoa в ходе эволюции тесно связано с происхождением самой многоклеточности. Каждый организм Metazoa при наиболее обычном варианте размножения, включающего половой процесс, первоначально представлен единственной клеткой - зиготой (оплодотворенной яйцеклеткой). Первый этап онтогенеза - дробление представляет собой форму перехода от единственной клетки к многоклеточному организму. От обычного деления клеток в ходе *размножения* одноклеточных Protozoa дробление отличается тем, что клетка ***вырастает*** до гораздо больших размеров, чем обычная клетка (*малый и большой рост овоцита первого порядка*), а потом многократно делится ***без дорастания до прежнего размера после каждого деления*** *(палинтомия),* в результате чего размеры дочерних клеток уменьшаются, по сравнению с материнской (*зиготой,* т.е. оплодотворенной яйцеклеткой). В результате дробления получается сначала “куча” более или менее одинаковых клеток (*клон*, *или колония клеток),* которая лишь позднее подразделяется на : 1) клетки разных типов (клеточная дифференцировка), 2) на разные органы (голова, хвост, конечности), которые могут включать наборы сходных и несходных клеточных типов (органная дифференцировка). При этом большинство клеток “кучи” утрачивает способность производить путем деления таких потомков, которые превратятся в сперматозоиды или яйцеклетки, и следовательно, непосредственно не участвуют в формировании следующих поколений, т.е. в размножении организма. Это удел лишь клеток, дифференцирующихся как клетки “зародышевого пути” (рис.3).

Сама эта схема онтогенеза подсказывает, как в ходе филогенеза могла развиться многоклеточность, а с ней и неотделимый ее спутник онтогенез Metazoa:

1) продукты деления зигот (половой процесс свойственен, как известно и одноклеточным Protozoa) не расходятся, образуя колонию из группы клеток;

2) клетки колоний в ходе эволюции специализируются на половые и вегетативные (соматические, питающие), что является важным рубежом, отделяющим колонию равноправных клеток от целостного организма, способного обеспечить размножение лишь как целостное образование половых и питающих клеток;