

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии

**А.А. Лешко, С.П. Коханская,
Г.А. Лешко**

Предзародышевое развитие

*Методические указания к изучению темы
«Биология индивидуального
развития»*

*Витебск
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»
2011*

УДК 591.3(075.8)
ББК 28.03я73
Л53

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 6 от 24.10.2011 г.

Авторы: доцент кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **А.А. Лешко**; старшие преподаватели кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **С.П. Коханская, Г.А. Лешко**

Рецензенты:

доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук *Н.И. Олехнович*;
доцент кафедры анатомии и физиологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,
кандидат биологических наук *Г.Г. Сушко*

Лешко, А.А.

Л53

Биология индивидуального развития: ранние стадии развития : методические рекомендации / А.А. Лешко, С.П. Коханская, Г.А. Лешко. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2011. – 50 с.

Издание содержит изложение современных представлений о ранних стадиях эмбрионального развития животных. Предназначено для студентов биологического факультета УО «ВГУ им. П.М. Машерова».

УДК 591.3(075.8)
ББК 28.03я73

© А.А. Лешко, С.П. Коханская, Г.А. Лешко, 2011
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биология индивидуального развития – область науки, изучающая закономерности онтогенетического развития организмов. Учебно-методическое пособие по данной дисциплине написано в соответствии с типовой программой ТД-Г 292/тип от 30.06.2010 г. При написании пособия авторы придерживались сочетания описательного, сравнительного и экспериментального подходов эмбрионального развития организмов. Задача учебно-методического пособия – помочь студентам приобрести знания о закономерностях индивидуального развития животных в тесной связи с их историческим развитием, определить место этой науки среди других биологических дисциплин.

Необходимость издания учебно-методического пособия обусловлена тем, что оно изучается студентами двух специальностей биологического факультета: «Биология (научно-педагогическая деятельность)» ДО и «Биоэкология» ДО и ЗО. Между тем учебники по данной дисциплине (Голиченков В.А. и др., Дондуа А.К., Газарян А.К., Белоусов Л.В. и т.д.) имеются или в единичных экземплярах, или вообще отсутствуют, или не соответствуют типовой программе. Курс лекций Масловой Г.Т. издан для внутреннего пользования в БГУ.

В данном учебно-методическом пособии изложение материала основывается, главным образом, на примере хордовых животных. Раздел «Биологии индивидуального развития: предзародышевое развитие» начинается со знакомства с историей развития и ее места среди биологических наук. Далее рассматриваются вопросы гаметогенеза и строения половых клеток и желез, оплодотворения, дробления, гастрюляции и нейруляции.

Авторы выражают благодарность лаборанту I категории кафедры зоологии Барбачевой Н.Д. за помощь в наборе и подготовке данного пособия к изданию.

ВВЕДЕНИЕ

1. Биология индивидуального развития, ее место в системе биологических наук.
2. Основные этапы становления и концепции биологии индивидуального развития.
3. Методы и основные направления исследований в биологии индивидуального развития.
4. Типы размножения животных.
5. Онтогенез и его периоды. Типы онтогенеза.
6. Практическое значение биологии индивидуального развития.

1. Биология индивидуального развития, ее место в системе биологических наук

Биология индивидуального развития является разделом биологии, изучающим причинные механизмы и движущие силы индивидуального развития (онтогенеза) животных и растений. Это область биологии, формирующаяся путем синтеза ряда биологических дисциплин – эмбриологии, генетики, цитологии, биохимии, молекулярной биологии и др. Возникает вопрос: есть ли у такой многоплановой науки единая методология и единство в понимании целей и задач? Дискуссии по этому поводу будут продолжаться до тех пор, пока не произойдет объединение методов и знаний различных дисциплин вокруг общей задачи – познания принципов и механизмов онтогенеза организмов всех уровней организации и не будут разработаны методы управления воспроизводством и онтогенетическим развитием. Методология, основные цели и задачи биологии индивидуального развития формировались главным образом в области эмбриологии. На современном этапе эмбриология остается основой биологии развития, поскольку она привнесла в эту дисциплину основные методологические принципы и объединила вокруг себя аналитические науки, направляя их достижения на решение главных фундаментальных задач изучения:

- способов реализации генетической информации в индивидуальном развитии организмов;
- молекулярно-генетических основ дифференцировки клеток, тканей и органов;
- механизмов клеточных взаимодействий и регуляторных процессов, обеспечивающих целостность развивающегося организма;
- молекулярных механизмов нормального и опухолевого роста.

2. Основные этапы становления и концепции биологии индивидуального развития

Понять будущее науки помогает анализ истории ее становления, выявление истоков, роли и вклада в нее отдельных дисциплин. Как уже

указывалось, методология, основные цели и задачи биологии индивидуального развития формировались, главным образом, в области эмбриологии, поэтому рассмотрим основные этапы истории эмбриологии.

Эмбриология – одна из наиболее древних наук. На протяжении длительной истории эта наука вызывала живейший интерес к тайнам зарождения живых существ. Вопросы развития новых особей были предметом многочисленных легенд и мифов.

Впервые научные высказывания о развитии эмбрионов были сделаны Гиппократом (460–370 гг. до н.э.). Он считал, что зародыш строится под воздействием «внутреннего огня». Части, податливые огню, выгорают, и образуются полости. Другие лишь ссыхаются, уплотняются и образуют стенки полостей. Так, по мнению Гиппократа, образуется пищеварительная система. В своих трудах он предвосхищает теорию *преформизма*, которая господствовала в науке в XVII–XVIII веках. Согласно этой теории, в половой клетке заложен уже сформированный зародыш, который в последующем только растет. В будущем среди преформистов сформировалось два течения: *анималькулисты* и *овисты*. Анималькулисты считали, что миниатюрный зародыш находится в сперматозоиде, а овисты – что он заложен в яйцеклетке.

Аристотель (384–322 гг. до н.э.) в сочинении «О возникновении животных» почти полностью описал развитие куриного зародыша, но только то, что можно увидеть невооруженным глазом и без специальной обработки. В противоположность Гиппократу, Аристотель считал, что органы возникают не все сразу, а постепенно из бесструктурной массы. Это представление сделало Аристотеля основателем *эпигенеза* – противоположного преформизму учения о постепенном развитии, связанном с усложнением организации.

Средние века ничем существенным не дополнили историю эмбриологии, и только в конце XVI века наблюдения за развитием зародыша цыпленка представили итальянские натуралисты У. Альдрованди (1522–1605), В. Койтер (1534–1576) и Д. Фабриций (1533–1619). Д. Фабриций описал зародыши многих животных, но его работы имели аналитический характер и не давали представлений о последовательности в развитии.

С необозримым миром микроскопических объектов ученые познакомились только после усовершенствования микроскопа в 1659 году английским физиком Х. Гюйгенсом. Первыми исследователями, применившими микроскоп для эмбриологических исследований, были А. ван Левенгук (1632–1723), Я. Сваммердам (1637–1680) и М. Мальпиги (1628–1694). А. ван Левенгук в 1677 году открыл сперматозоиды и изучал партеногенетическое развитие тлей. Я. Сваммердам изучал метаморфоз насекомых, а М. Мальпиги – органогенез зародыша курицы. Р. де Грааф в 1672 году описал строение половых желез самца и самки и в яичнике открыл пузырек, который впоследствии назвали его именем. Но он ошибочно принял его за яйцеклетку.

Быстрое накопление фактического материала привело к стремлению

осмыслить полученные факты. В результате на протяжении более 200 лет шла борьба между сторонниками преформизма и эпигенеза.

Решительный поворот в эмбриологических исследованиях осуществил К.Ф. Вольф (1734–1794). В диссертации «Теория зарождения» он показал, что все трубчатые зачатки (нервная и пищеварительная системы) представлены клеточными пластами, и только в процессе эмбрионального развития они сворачиваются в трубки. К.Ф. Вольф открыл формообразование и тем самым дал неопровержимый аргумент в пользу теории эпигенеза.

Дальнейший прогресс в эмбриологии связан с именами М. Ратке (1793–1860), Х. Пандера (1794–1865) и К. Бэра (1792–1876). Х. Пандер в 1817 году впервые описал зародышевые листки. Он указывал, что зародыш цыпленка на определенной стадии эмбрионального развития состоит из трех пластов: серозного (наружного), слизистого (внутреннего) и кровяного (промежуточного). К. Бэр распространил этот принцип на всех позвоночных, однако у птиц он насчитал четыре листка, ошибочно посчитав за отдельные те листки, на которые в ходе развития расслаивается мезодерма. К. Бэр установил единство плана строения зародышей всех позвоночных, что привело к открытию закона зародышевого сходства. Согласно этому закону сначала в развитии появляются черты типа, потом класса и т.д. и только в конце развития – черты вида.

К. Бэр – автор многих открытий. Он впервые правильно описал яйцеклетку млекопитающих и человека (1827), хорду зародышей позвоночных. Хотя К. Бэр и поддерживал выводы К.Ф. Вольфа, он был против бесструктурности ранних закладок. По К. Бэру, развитие – не новообразование, а преобразование, что полностью было подтверждено последующим ходом развития науки.

После выхода в свет в 1859 году труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» закон К. Бэра получил эволюционное толкование. Это положение привело к открытию биогенетического закона Мюллера–Геккеля: «онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза». Эволюционное толкование развития было мощным стимулом к эмбриологическим исследованиям. В результате в короткие сроки было выяснено развитие многих ранее не изученных групп организмов. В этой связи необходимо отметить работы русских эмбриологов А.О. Ковалевского (1840–1901) и И.И. Мечникова (1845–1916). Работы А.О. Ковалевского по развитию ланцетника и асцидий продемонстрировали сходные черты в развитии позвоночных и беспозвоночных животных. Он является одним из основоположников теории зародышевых листков.

В 70–80 годах XIX века зародилась экспериментальная эмбриология, основателями которой были В. Гис (1831–1904) и В. Ру (1850–1924). В. Гис создал аналитическое направление в эмбриологии, задачей которого был анализ ранних стадий развития органов и тканей, выявление их еще не оформившихся зачатков. В. Ру считал, что для раскрытия механизмов развития недостаточно аналитического описания нормаль-

ного развития, а необходимы эксперименты, чтобы выявить факторы, которые определяют пути развития частей зародыша и их дифференцировку. В. Ру считал, что факторы, влияющие на развитие, могут находиться как внутри зачатка (самодифференциация), так и вне его (зависимая дифференциация). По мнению В. Ру, нужно выяснять не только локализацию фактора, но и время его действия, для чего необходимо искусственно изменять окружение зачатка. Таким образом, В. Ру разработал теоретические основы проблем дифференциации.

В дальнейшем экспериментальное направление В. Ру нашло отражение в работах Г. Шпемана (1869–1941). Г. Шпеман после проведения широких экспериментов на земноводных обосновал явление эмбриональной индукции (1924 г.), что явилось одним из крупнейших открытий в биологии первой половины XX века.

Новый этап в изучении механизмов развития связан с именем М.М. Завадовского, создавшего направление, названное динамикой развития, в котором придавалось большое значение физиологическим аспектам развития, гуморальной среде, гормонам.

Постепенно формировалось направление «химической эмбриологии», интенсивно развивались цитология и генетика, которые внесли значительный вклад в изучение различных сторон индивидуального развития организмов.

Д.П. Филатов (1876–1943) обосновал сравнительно-морфологический подход в экспериментальной эмбриологии. Он ввел представление о «формообразовательном аппарате» как системе двусторонних взаимодействий между индуктором и реагирующей тканью.

В 1884 году ботаник К. Негели предложил концепцию «идиоплазмы» – гипотетической субстанции, определяющей наследственность. Согласно этой гипотезе существуют два типа веществ:

- идиоплазма, определяющая наследственность, и ее количество одинаково в яйцеклетке и сперматозоиде;
- трофоплазма, осуществляющая питание клетки, и ее количество в разных клетках различно.

В последующем открытый в ядре хроматин стали считать материальным носителем «идиоплазмы». В частности, В. Ру, изучая процесс митоза, указывал, что деление – это механизм распределения ядерного материала, но он допускал, что деление может приводить как к равному, так и к не равному распределению хроматина.

В дальнейшем идея, что хроматин является носителем наследственных потенций (идиоплазмы), нашла отражение в работах О. Гертвига, Э. Страсбургера, Г. де Фриза и А. Вейсмана. А. Вейсман, обобщив все данные, предложил теорию «зародышевой плазмы». В этой теории была обоснована идея о неравноценности половых и соматических клеток, согласно которой зародышевая плазма содержится только в половых клетках, а со-

матические клетки являются продуктом ее реализации. Особое место в теории А. Вейсмана занимает идея о «непрерывности» зародышевой плазмы. Он считал, что зародышевая плазма сосредоточена в хромосомах половых клеток и только часть зародышевой плазмы реализуется в течение индивидуального развития в соматических клетках, а остальная часть передается половым клеткам новой особи и т.д. Однако, А. Вейсман, как и В. Ру, считал, что в соматических клетках наследственный материал распределяется неравномерно. Эти идеи А. Вейсмана в своей основе оказались неверными, но они оказали огромное влияние на последующие поколения исследователей в этой области.

Значительный вклад в выяснение роли хромосом в наследственности внес Т. Бовери. Он сформулировал теорию индивидуальности и непрерывности хромосом, установил постоянство числа хромосом у видов и указал, что зигота и соматические клетки содержат наборы материнских и отцовских хромосом.

Окончательную роль хромосом как носителей генов утвердил в хромосомной теории наследственности П. Морган. Однако, в начале носителями наследственных свойств клетки считали белки. В последующем, к 40-м годам XX столетия, были открыты все аминокислоты, из которых состоят белки.

В 1953 году Г. Уотсон и Ф. Крик предложили модель строения ДНК, после чего окончательно было установлено, что не белки, а нуклеиновые кислоты служат материалом, из которого построены гены.

В 50–60 гг. XX века началось целенаправленное исследование роли ядерно-цитоплазматических отношений в развитии. Разработка методов микрохирургии позволила пересаживать ядра соматических клеток в яйцеклетки и изучать их потенции в новом окружении.

В 60-х годах XX века произошел синтез экспериментально-эмбриологических, цитологических, генетических и физико-химических направлений в развитии организмов и появилась самостоятельная наука – биология индивидуального развития.

3. Методы и основные направления исследований в биологии индивидуального развития

Как ранее указывалось, биология индивидуального развития базируется на эмбриологии, а, следовательно, в основе исследований лежат методы, применяемые в эмбриологии. Вначале в эмбриологии применялся *описательный* метод, который состоит в наблюдении изменений, происходящих при развитии особи. Описание этих изменений было необходимой предпосылкой возникновения двух других методов, а именно: сравнительно-морфологического и экспериментального.

Сравнительно-морфологический метод состоит в сопоставлении эмбриональных стадий развития разных животных. С его помощью устанавливается сходство между этапами развития различных видов животных, чем значительно расширяется значение описательного метода.

Экспериментальный метод заключается в изучении развития особи в искусственно измененных условиях или в условиях нарушения типичных соотношений между ее частями. Последнее осуществляется путем пересадок (трансплантаций) зачатков органов в необычные для них области зародыша. Экспериментальное исследование открывает широкие возможности для направленного изменения формообразовательных процессов в интересах человека.

В ходе развития эмбриологии сложились следующие *направления*, основанные на соответствующих методах исследования:

- *описательное* – установление фактов применительно к одному и тому же организму (Гиппократ, К.Ф. Вольф);
- *сравнительное* – сопоставление подобных фактов применительно к разным организмам (Аристотель, К.М. Бэр);
- *эволюционное* – изучение эмбриогенеза с учетом истории развития организмов (А.О. Ковалевский, И.И. Мечников);
- *экспериментальное* – изучение механики развития, основанное на опыте и наблюдении фактов и видимых процессов (В. Ру, Г. Дриш, Г. Шпеман);
- *эволюционно-экспериментальное* – сочетание двух предыдущих методов (А.А. Заварзин, А.Г. Кнорре и др.);
- *экологическое* – изучение развития зародыша в зависимости от среды обитания (В.С. Матвеев, А.А. Машковцев, С.Г. Крыжановский, И.И. Шмальгаузен, П.Г. Светлов);
- *биохимическое* – освещающее химические основы дифференцировки и детерминации развивающегося зародыша (Дж. Нидхем, Ж. Браше);
- *иммунологическое* – раскрывающее механизмы процессов развития и, конкретно, взаимоотношение организма матери и плода (О.Е. Вязов, Р.Ф. Аверкина, И.И. Титова и др.).

4. Типы размножения организмов

Способность организмов к воспроизводству себе подобных, к продолжению своего вида является характерной чертой любой живой системы. Процессы, связанные с размножением, чрезвычайно разнообразны, но среди них можно выделить два основных типа размножения: половое и бесполое.

Бесполое размножение осуществляется без участия половых клеток. Новому организму дают начало соматические клетки. Различают следующие *формы* бесполого размножения:

- *деление* – одноклеточный организм разделяется на две части, которые затем превращаются в новые организмы (бактерии, протисты);
- *почкование* – небольшая часть тела родительской особи отпоч-

ковывается, затем отшнуровывается и развивается в новый организм (дрожжевые грибы, кишечнополостные);

– *фрагментация* – тело родительского организма распадается на множество частей, или фрагментов, каждый из которых развивается в новый организм (плоские черви);

– *спорообразование* – формирование спор, которые представляют собой одноклеточные, реже двухклеточные или многоклеточные зачатки растительных и животных организмов, которые служат для размножения и сохранения вида в неблагоприятных условиях (споровики, грибы, растения, бактерии);

– *полиэмбриония* – по биологическому механизму близко стоит к бесполому размножению (кишечнополостные, губки, черви, асцидии, членистоногие, амфибии и др.) и может считаться одной из форм бесполого размножения, хотя и весьма своеобразной (эмбрион распадается на группы клеток, каждая из которых в последующем развивается в новый организм). Фактически это бесполое размножение организмов на стадии эмбрионального развития.

Половое размножение организмов осуществляется путем слияния половых клеток. Различают следующие *типы* полового размножения:

– *копуляция* – слияние двух гамет (женские и мужские). В зависимости от формы, относительной величины и подвижности гамет выделяют: *изогамию* (одинаковые по величине гаметы), *гетерогамию* (разные по величине гаметы) и *оогамию* (женские гаметы намного крупнее мужских); копуляция характерна для одноклеточных и многоклеточных организмов;

– *конъюгация* – временное взаимодействие двух клеток, при котором они обмениваются наследственным материалом (бактерии, инфузории);

– *гермафродитизм* – когда в одной особи созревают женские и мужские половые клетки (кишечнополостные, многие черви, моллюски, некоторые рыбы). У гермафродитов наблюдается самооплодотворение (ленточные черви), перекрестное оплодотворение (дождевой червь) и попеременное оплодотворение, когда один организм в разное время бывает то мужским, то женским (устрицы);

– *партеногенез* – особая форма полового размножения, когда происходит развитие организма из неоплодотворенного яйца (растения, моллюски, низшие ракообразные, некоторые насекомые, рыбы и др.).

Таким образом, большинство организмов размножается половым путем. Биологическая роль полового размножения чрезвычайно велика. Во-первых, обеспечивается обмен наследственной информацией между особями внутри вида. Во-вторых, благодаря этому возрастает жизнестойкость потомков и их способность приспосабливаться к изменяющимся условиям внешней среды.

5. Онтогенез, его периоды. Типы онтогенеза

Онтогенез – это индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи). Термин «онтогенез» введен Э. Геккелем в 1866 г. В ходе онтогенеза происходят развитие, рост, дифференцировка и интеграция частей развивающегося организма. Согласно современным представлениям, в клетке, с которой начинается онтогенез, заложена определенная программа дальнейшего развития организма в виде кода наследственной информации. В ходе онтогенеза эта программа реализуется в процессах взаимодействия между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками и между клеточными комплексами. Наследственный аппарат, кодируя синтез специфических белков, определяет лишь общее направление морфогенетических процессов, конкретное осуществление которых зависит от воздействия внешних условий, но в пределах наследственно закрепленной нормы реакции. У разных групп организмов степень жесткости наследственной программы онтогенеза и возможности ее регуляции варьируют в широких пределах.

Онтогенез у животных делится на три периода:

- *предзародышевый (проэмбриональный)* – развитие половых клеток (гаметогенез) и оплодотворение;
- *эмбриональный (зародышевый)* – развитие зародыша до выхода организма из яйцевых оболочек или до рождения детеныша;
- *послезародышевый (постэмбриональный)* – жизнь организма от рождения до старости и смерти.

Переход к взрослому организму может осуществляться прямым или косвенным путем. В связи с этим различают три типа онтогенеза:

– *личиночный (непрямой)* тип развития с наличием личиночных стадий (кишечнополостные, черви, моллюски, насекомые, ланцетник, некоторые рыбы, амфибии и др.). Личинки ведут активный образ жизни, добывают пищу. У них есть провизорные органы, которые резорбируются при *метаморфозе* (превращение). Последний протекает у разных животных по-разному. Например, у насекомых наблюдается полный (яйцо → личинка → куколка → имаго) и неполный (яйцо → личинка → имаго) метаморфоз;

– *неличночный (яйцекладный)* тип представляет собой форму прямого развития (рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие). При этом отсутствуют личиночные стадии. Яйцеклетки богаты желтком. Закладка органов взрослого животного в основном происходит в эмбриональный период. Для питания, дыхания и выделения у зародышей этого типа развития образуются провизорные внезародышевые органы (желточный мешок, амнион, аллантоис, серозная оболочка);

– *внутриутробный* тип – также является прямым, наиболее поздним в филогенетическом отношении типом развития (высшие млекопитающие, человек). Яйцеклетки бедны желтком, развитие зародыша осуществляется в особом органе материнского организма (матке) с образованием провизорных внезародышевых органов и важнейшего из них – *плаценты*.

6. Практическое значение биологии индивидуального развития

В настоящее время в биологии индивидуального развития создаются предпосылки для решения многих прикладных проблем медицины и сельского хозяйства.

Большой вклад внесла эта наука в решение проблем регенерации костей и внутренних органов. Сотни и тысячи людей излечены методом Г.А. Илизарова от переломов и врожденных дефектов конечностей.

Неоценим вклад биологии индивидуального развития в разработку методов искусственного размножения животных. Искусственное осеменение в рыбоводстве и животноводстве – это лишь первые шаги на пути создания технологий, которые позволят не только воспроизводить, но и управлять размножением животных. Это важно для решения задач животноводства, увеличения численности диких животных, а также редких и вымирающих видов.

Суть этих подходов заключается в умении стимулировать созревание большого количества яйцеклеток в тех случаях, когда их число в норме ограничено, что приведет к увеличению численности вида.

Другая проблема, которую решает эмбриология, – это создание генетических копий, или *клонов* животных, выдающихся по своим природным качествам. Однако, у животных это связано с преодолением научных и технических трудностей. Тем не менее, уже разработаны некоторые методы клонирования тутового шелкопряда. Эти методы позволяют иметь генетические копии и одновременно регулировать пол животного.

Однояйцевые близнецы также являются точными генетическими копиями, но в природе довольно редки. В связи с этим разрабатываются подходы к их искусственному получению в больших количествах. Одним из наиболее перспективных подходов к клонированию является удаление ядра из яйцеклетки и трансплантация в нее ядра соматической клетки.

Важным медицинским аспектом работы с яйцеклетками является оказание помощи женщинам при некоторых формах бесплодия. Культивирование эмбрионов вне организма позволило исследовать малоизвестный предимплантационный период развития человека и более эффективно выяснять причины бесплодия, связанные с нарушением функции яйцеводов, а также возможность раннего определения пола.

С помощью методов эмбриогенетической инженерии можно ре-

шать и задачу терапии дефектных генов. Избавиться от дефектного гена можно только путем его замены нормальным геном, что уже реализуется на микроорганизмах.

Следовательно, биология индивидуального развития открывает большие возможности для решения прикладных задач, но осуществление их зависит от прогресса фундаментальных исследований.

Вопросы для самоконтроля

1. Что изучает биология индивидуального развития и каково ее место в системе биологических наук?
2. В чем заключается суть теорий преформизма и эпигенеза? Какие ученые являются основоположниками этих теорий?
3. Назовите выдающихся ученых, которые внесли значительный вклад в развитие эмбриологии.
4. Какие методы применяются в биологии индивидуального развития? Назовите основные направления исследований в эмбриологии.
5. Назовите и охарактеризуйте типы и формы размножения организмов.
6. Дайте понятие об онтогенезе. Охарактеризуйте типы и периоды онтогенеза.
7. Каково практическое применение данных биологии индивидуального развития в различных областях науки и хозяйственной деятельности человека?

ГАМЕТОГЕНЕЗ. МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ГАМЕТ

1. Половые и соматические клетки.
2. Происхождение первичных половых клеток (гоноцитов) в онтогенезе.
3. Строение сперматозоидов.
4. Строение семенников. Сперматогенез.
5. Яйцеклетки. Их строение. Типы яйцеклеток.
6. Строение яичника. Оогенез.
7. Регуляция полового цикла млекопитающих.

1. Половые и соматические клетки

Большинство животных и растений размножается половым путем при участии 2-х типов половых клеток: мужских – сперматозоидов (sperma – семя, zoo – животное, eidos – вид) и женских – яйцеклеток. Развиваются они в половых железах.

Половые клетки отличаются от соматических по следующим признакам:

1. Половые клетки имеют гаплоидный набор хромосом, соматические – диплоидный.

2. У половых клеток, по сравнению с соматическими, резко изменено ядерно-плазменное отношение (NP). В яйцеклетках сильно преобладает цитоплазма, даже в том случае, если в ней нет желтка. Например, у пиявки ядерно-плазменное соотношение яйцеклетки составляет 0,15 : 428, а у соматических клеток – 0,3 : 3 (т.е. NP яйцеклетки снижен примерно в 300 раз).

У сперматозоидов объем ядер меньше, чем у соматических клеток, а цитоплазмы очень мало, поэтому ядерно-плазменное отношение высокое.

Впоследствии при развитии зародыша ядерно-плазменное отношение делящихся клеток восстанавливается до свойственного соматическим клеткам. Это происходит у разных животных в неодинаковое время, но большей частью к 5–7 делению яйца.

3. Вследствие таких нарушений ядерно-плазменных отношений уровень метаболизма (ассимиляция и диссимиляция) в половых клетках минимален. В половых железах и половых протоках половые клетки находятся как бы в анабиотическом состоянии.

4. Яйца и спермии – высокодифференцированные клетки, обладающие многими специальными, выработавшимися в процессе эволюции приспособлениями для выполнения специфических функций: встречи мужских и женских половых клеток, защиты зародыша от инфекций и вредных абиотических факторов. К таким приспособлениям можно отнести жгутик сперматозоида, оболочки яйцеклеток и т.д.

5. Вследствие измененного обмена веществ, наличия специальных структур половые клетки потеряли способность к нормальному делению. Делящихся сперматозоидов никто еще не наблюдал. Яйцеклетки также не могут делиться без влияния особых внешних факторов, а именно: если не состоится оплодотворение или если яйцо не будет активировано к развитию партеногенетическими агентами.

6. Половые клетки *тотипотентны*, т.е. они сохраняют способность формировать любые (все) органы и ткани организма.

2. Происхождение первичных половых клеток (гоноцитов) в онтогенезе

У ряда животных половые клетки образуются из соматических клеток на протяжении всего онтогенеза (у губок – из амебоцитов и хоаноцитов, у кишечнополостных – из интерстициальных клеток, у плоских червей – из необластов).

Для полихет и олигохет характерно раннее обособление зачатка половых клеток, которые образуются из соматических.

Половые клетки остальных групп животных, в том числе позвоночных, формируются из особого зачатка первичных половых клеток (*гоноцитов*). Этот зачаток у разных животных обособляется на разных стадиях эмбриогенеза, но *всегда отдельно и независимо* от зачатка половой железы.

Гоноциты обладают характерными морфологическими признаками:

- более крупными размерами, чем размеры окружающих клеток;
- крупным ядром;
- более выраженной базофилией;
- некоторыми гистохимическими показателями (реакция на щелочную фосфатазу).

В цитоплазме гоноцитов были обнаружены характерные ультраструктуры, названные *эктосомы*. В дальнейшем именно их присутствие стало признаком гоноцитов. В их составе обнаружена РНК, кислые белки. Эктосомы не встречаются в соматических клетках, за исключением низших животных, у которых они обнаружены в клетках, способных превратиться в половые (архециты, интерстициальные клетки).

Многочисленные опыты над животными показали, что *единственный источник половых клеток у позвоночных и у беспозвоночных, исключая губок, кишечнополостных, плоских и кольчатых червей, – первичные гоноциты, обособляющиеся на ранних стадиях развития*. Иными словами, клетки зародыша дифференцируются на половые и соматические *однократно*, на ранних стадиях развития.

Зачатки гонад возникают значительно позже, чем гоноциты. Гоноциты до этого блуждают в теле эмбриона. Так, гоноциты куриного зародыша часть пути проходят вместе с током крови по эмбриональным кровеносным сосудам. Позднее, оказавшись поблизости от места возникновения зачатка гонады, они начинают двигаться активно, проползая через стенки сосудов и зачатка половой железы (амебоидное движение). Их привлекают химические вещества белковой природы, выделяемые зачатками гонад.

Первоначально гоноциты присутствуют в зародыше в небольшом количестве, затем делятся, но, начав мигрировать, прекращают делиться. После оседания в зачатке гонады и по мере развития последней гоноциты путем активного деления превращаются в *гонии*, число которых сильно возрастает. В мужских и женских половых железах возникают различия в локализации гоноцитов. Уже на ранних этапах гоноциты в мужской железе вместе с зачатками семенных канальцев перемещаются во внутреннюю зону (мозговой слой), в женской – остаются на периферии, в так называемой корковой зоне. Превращение гоноцитов в гонии сопровождается рядом изменений: они становятся крупнее, приобретают округлую форму, теряют амебоидную подвижность и начинают активно размножаться.

В яичнике деление оогониев скоро прекращается. У 5-месячного плода человека имеется приблизительно 6 800 000 женских половых клеток. Позже наступает их массовая дегенерация, и к моменту рождения остается примерно 1 млн, а к 7-летнему возрасту – 400–450 тыс.

Размножение сперматогониев происходит в течение всего периода половой зрелости мужского организма непрерывно или с сезонной ритмикой.

В дальнейшем половые клетки до их созревания находятся в гонадах.

3. Строение сперматозоидов

Сперматозоиды открыты А. ван Левенгуком и Н. Хартсекером в 1677 г. Первоначально их считали паразитическими животными, живущими в сперме. Роль, выполняемая спермием в процессе оплодотворения, была выяснена только в XIX столетии.

Сперматозоид – своеобразная клетка, маленькая и подвижная. Размеры сперматозоидов различны у разных организмов: у человека – 0,06–0,07 мм (масса $5 \cdot 10^{-9}$ г); крокодила – 0,02 мм; быка – 0,065 мм; морской свинки – 0,1 мм, воробья – 0,2 мм. В день продуцируется: у человека и кролика – 10^8 сперматозоидов, у лошади и свиньи – более 10^{10} сперматозоидов.

Сперматозоид включает в себя три отдела: головку, шейку и хвостик (который, в свою очередь, состоит из промежуточного, или среднего, главного и концевого отделов).

В **головке** находятся акросома и ядро. **Акросома** является производным пластинчатого комплекса и содержит ферменты (гиалуронидаза и трипсин), способствующие проникновению спермия через наружные покровы яйца. Гиалуронидаза растворяет блестящую оболочку яйцеклетки, трипсин нарушает целостность фолликулярной оболочки. **Ядро** содержит гаплоидный набор хромосом, ДНК его уплотнено. Плазмолемма головки имеет фибриллы, придающие ей прочность. У животных с наружным оплодотворением головка симметрична, с внутренним – асимметрична.

В **шейке** находятся центриоли: **проксимальная** и **дистальная**. Проксимальная центриоль лежит параллельно оси сперматозоида и выполняет функцию клеточного центра. Дистальная центриоль расположена перпендикулярно оси сперматозоида и играет роль базального тела жгутика (хвостика).

Хвостик состоит из трех отделов. **Промежуточный (средний)** отдел содержит аксонему, митохондриальную спираль, образованную 12–15 витками митохондрий, цитоплазму и наружную мембрану. В цитоплазме много АТФ и гликогена.

Главный отдел включает аксонему, цитоплазму, содержащую много фибрилл и наружную мембрану.

В **концевом** отделе сперматозоида аксонема неполная и отсутствует цитоплазма.

Главная двигательная основа жгутика – **аксонема**. В ее состав входят 9 парных микротрубочек, расположенных по кругу, и 2 непарные – в центре. Центральные и периферические микротрубочки связаны между собой структурами, которые называются спицами. Парные микротрубочки устроены следующим образом: одна из них имеет законченное строение и содержит 13 протофиламентов белка **тубулина**, тогда как вторая состоит только из 11 протофиламентов. С микротрубочками связан белок **динеин**. Он обладает способностью расщеплять АТФ, которую выраба-

тывают митохондрии. В результате этого химическая энергия преобразуется в механическую, за счет которой осуществляется движение спермиев. Скорость движения сперматозоидов составляет 2–5 мм/мин.

4. Строение семенников. Сперматогенез

Мужские половые железы плацентарных млекопитающих и человека развиваются в брюшной полости в виде парных органов. Незадолго до рождения человека или вскоре после рождения они выходят из брюшной полости через паховый канал и располагаются в мошонке, которая представляет собой выпячивание стенки тела.

Семенники покрыты оболочкой, состоящей из мезотелия и белочной оболочки. От последней в глубь органа отходят радиальные соединительнотканые перегородки, делящие семенник на *дольки*, заполненные *извитыми семенными канальцами*. Эти канальцы заканчиваются *прямыми канальцами*, которые продолжают в *сеть семенника*. От последней берут начало *выносящие канальцы*, которые переходят в *канал придатка* семенника. Этот канал дает начало *семяпроводу*, который открывается в *мочеполовой канал*.

Стенка извитых семенных канальцев состоит из тонкой соединительнотканной основы (базальной мембраны) и крупных поддерживающих клеток (*клетки Сертоли*). Внутри канальца находятся мужские половые клетки на разных стадиях развития. Клетки Сертоли имеют сложную трехмерную конфигурацию, не выявляющуюся с помощью световой микроскопии. Они обладают цилиндрической формой, большим количеством длинных цитоплазматических отростков и занимают пространство от соединительнотканной основы извитого семенного канальца до его просвета. Их ядро располагается у базальной мембраны, а цитолемма имеет глубокие инвагинации. Мужские половые клетки вдавлены в клетки Сертоли, причем последние выполняют по отношению к ним трофическую и опорную функции, а также упорядочивают их расположение. Клетки Сертоли у взрослого человека относятся к неделящимся клеткам. Свою митотическую активность они прекращают, по-видимому, еще внутриутробно и в дальнейшем не делятся ни при каких условиях. Половые клетки располагаются в стенке извитого семенного канальца в несколько слоев: самые молодые – *сперматогонии* – располагаются по периферии, в зоне локализации ядер клеток Сертоли; ближе к центру расположены *сперматоциты I порядка*, затем *сперматоциты II порядка*, еще ближе к центру находятся овальной формы *сперматиды*, около самого просвета канальца – *сперматозоиды* (хвостом в сторону просвета канальца).

У большинства животных размножение связано с определенным сезоном года, и семенники функционируют именно в этот период. У человека и некоторых животных (собаки, морские свинки, крысы и др.)

развитие мужских половых клеток осуществляется на протяжении всего года. На функционирование семенников оказывают неблагоприятное воздействие голодание, авитаминоз, отравление ядовитыми веществами, алкоголь, наркотики и т.д. Под действием лучей Рентгена развитие половых клеток может совсем останавливаться.

Сперматозоиды, находясь в просвете извитого канальца, не способны к оплодотворению и не обладают подвижностью. Подвижность они приобретают тогда, когда смешиваются с секретом мужских половых желез (предстательная железа, семенные пузырьки, бульбоуретральная железа).

Сперматогенез – это процесс развития мужских половых клеток. В нем различают 4 периода: размножение, рост, созревание и формирование.

Период размножения мужских половых клеток – сперматогоний – у человека идет на протяжении всей жизни организма и к старости постепенно затухает. У плода человека размножается часть сперматогоний, но массовое их размножение наблюдается с наступлением половой зрелости. Сперматогонии имеют округлую форму, относительно большое ядро, богатое хроматином, и большое количество цитоплазмы, которая плохо заметна на фоне цитоплазмы клеток Сертоли. В результате серии митотических делений количество сперматогоний может стать очень большим. Особенности этих делений заключаются в том, что в их ходе цитокинез не доходит до конца и в результате незавершенных делений формируется синцитий, в котором клетки сообщаются друг с другом посредством цитоплазматических мостиков (образуются клоны взаимосвязанных клеток). Такие мостики обнаружены в семенном эпителии почти у всех животных от кишечнополостных до млекопитающих и остаются до самого конца дифференцировки спермиев, т.е. до того момента, когда отдельные сперматозоиды переходят в просвет канальцев. Хромосомный набор сперматогоний составляет $2n2c$.

Некоторая часть сперматогоний перестает делиться, ядра их округляются, в них увеличивается содержание хроматина, и они переходят в следующий период развития – период роста.

Период роста мужских половых клеток характеризуется тем, что масса их ядер и цитоплазмы увеличивается примерно в 4 раза. Эти клетки в связи с непрекращающимся размножением других сперматогоний оттесняются ближе к центру извитого семенного канальца. Клетки, закончившие период роста, называются сперматоцитами I порядка. Они имеют самые крупные ядра, более светлую, по сравнению со сперматогониями, окраску. В ядрах происходит редупликация ДНК и образуются тетрады хромосом ($2n4c$).

В этом же периоде в ядре мужских половых клеток происходят изменения, характерные для профазы I мейотического деления: гомологичные хромосомы сближаются, выпрямляются и плотно прилегают друг к другу (**конъюгация**). Между гомологичными хромосомами про-

исходит обмен генами (*кроссинговер*). Сперматоцит I порядка, в котором произошли описанные изменения гомологичных хромосом, заканчивает период роста и вступает в период созревания, ранняя стадия которого им уже пройдена.

Период созревания заключается в двух последовательных делениях мейоза. В результате первого мейотического деления из одного сперматоцита I порядка образуются два сперматоцита II порядка ($n2c$), из которых в процессе второго деления получается четыре сперматиды (nc).

Образовавшиеся сперматиды имеют гаплоидный набор хромосом, ядро их маленькое, в нем наблюдается очень много хроматина, но эти клетки не способны к самостоятельному движению, так как не имеют характерной для сперматозоида формы. Поэтому они переходят в следующий период сперматогенеза.

Сущность **периода формирования** состоит в том, что сперматиды превращаются в сперматозоиды. Этот процесс носит название **спермиогенеза**. В начале спермиогенеза клетки все еще связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками и продолжают оставаться в составе синцитиального клона. Затем ядро уплотняется и утрачивает синтетическую активность (блокируется синтез нуклеиновых кислот). Пластинчатый комплекс оказывается на апикальном конце клетки, где образует акросому. Ниже ядра располагаются центриоли (проксимальная и дистальная). Дистальная центриоль становится базальным телом жгутика, от нее растет аксонема, по которой «стекает» небольшая часть цитоплазмы. Большая часть цитоплазмы отбрасывается, зрелый сперматозоид практически ее лишен.

При сперматогенезе из одной первичной половой клетки образуются четыре зрелых сперматозоида с гаплоидным набором хромосом. Причем в результате сперматогенеза у млекопитающих и человека образуется 50% сперматозоидов, несущих женскую наследственность (X-хромосомы), и 50% – мужскую (Y-хромосомы).

Время, необходимое для полного превращения сперматогония в сперматозоид, у человека составляет 74 дня (10,5 недель). Завершение сперматоцитом мейоза и превращение его в сперматиду занимает у человека немногим более 3-х недель, и еще 5 недель требуется на превращение сперматиды в сперматозоид.

Общие черты сперматогенеза, характерные для всех животных:

1. Мужские половые клетки никогда не развиваются в одиночку, а растут в виде клонов синцитиально связанных клеток, где все клетки оказывают друг на друга влияние.

2. У большинства животных в процессе сперматогенеза принимают участие вспомогательные соматические клетки (это клетки фолликулярного эпителия, которые могут фигурировать в литературе под разными названиями: «опорные», «питающие», клетки Сертоли).

3. Половые клетки и связанные с ними вспомогательные клетки на ранней стадии развития отделяются от клеток сомы (тела) слоем пограничных клеток, выполняющих барьерную функцию (т.е. образуется гонада). Внутри самой гонады образуются цисты или каналы.

4. Первичные мужские половые клетки (гоноциты) у многих животных могут быть идентифицированы задолго до образования гонады (иногда на очень ранних стадиях развития).

Как и все цитодифференцировки, дифференцировка сперматозоида осуществляется под генетическим контролем.

5. Яйцеклетки, их строение. Типы яйцеклеток

Яйцеклетка у млекопитающих и человека была описана К. Бэрром в 1827 году.

Яйцеклетка – это специально дифференцированная клетка, приспособленная к оплодотворению и дальнейшему развитию.

Все эти клетки обладают довольно однообразной формой – округлой, реже овальной.

Размеры женских половых клеток превосходят размеры мужских. Так, яйцеклетка человека имеет диаметр 0,15 мм, массу – $3 \cdot 10^{-6}$ г. У страуса диаметр яйцеклетки составляет 100 мм, а всего яйца – 20 см. У селёдочной акулы яйцеклетка еще крупнее – 22 см.

В яйцеклетке содержится большое количество цитоплазмы, все общие органоиды, а также белковое включение – желток. Цитоплазма яйца представляет собой огромную кладовую запасов, которые включают в себя белки, рибосомы, транспортную и матричную РНК, морфогенетические факторы (это молекулы, направляющие процессы дифференцировки клеток, необходимые для образования различных тканей и органов; они рассеяны по всему яйцу и распределяются между разными клетками при дроблении). Внутри этого огромного объема цитоплазмы располагается большое ядро с гаплоидным набором хромосом.

Желток – сложный комплекс, состоящий из липофосфопротеидов, которые, кристаллизуясь, откладываются в ооплазме в виде крупных гранул или пластинок.

Рассмотрим в качестве примера состав желтка у амфибий. Структурной единицей желтка является комплекс из 2-х соединений: **липovitтелина** и **фосвитина**. Липовиттелин – это липопротеид с молекулярной массой 400 000, в состав которого входит приблизительно 20% липидов. Фосвитин – это фосфопротеин с молекулярной массой 40 000, состоящий из белка и фосфата (8,4%). Одна молекула липовиттелина и две молекулы фосвитина образуют комплекс, представляющий собой структурную единицу желточной пластинки.

У рыб желток оформлен в виде гранул примерно такого же строения, но с меньшим количеством фосфата.

По количеству желтка и его распределению в цитоплазме выде-

ляют следующие **типы яйцеклеток**:

1. Алецитальные – не содержат желтка (плоские черви, плацентарные млекопитающие, человек).

2. Гомолецитальные (изолецитальные) – мало желтка, который распределен равномерно в цитоплазме (ланцетник, моллюски, иглокожие).

3. Телолецитальные:

а) среднетелолецитальные – содержат среднее количество желтка, расположенного на вегетативном полюсе (круглоротые, амфибии);

б) крайнетелолецитальные – содержат большое количество желтка на вегетативном полюсе (рептилии, птицы, головоногие моллюски, костистые рыбы).

4. Центролецитальные – содержат большое количество желтка в центре яйцеклетки, цитоплазма расположена тонким слоем по периферии (членистоногие).

Наличие желтка обуславливает полярность яйцеклетки: верхняя часть, лишенная желтка, называется **анимальный полюс**, нижняя часть, содержащая желток, – **вегетативный полюс**.

Ось яйца – мысленная линия, соединяющая анимальный полюс с вегетативным и проходящая через центр яйцеклетки.

Слой цитоплазмы, расположенный непосредственно под плазматической мембраной, называется **кортикальным слоем (кортекс)**. В его состав входят микрофиламенты, состоящие из актина (придает высокую вязкость), и кортикальные гранулы (содержат кислые или нейтральные мукополисахариды, различные структурные белки и ферменты). Ферменты и мукополисахариды участвуют в защите яйца от проникновения многочисленных спермиев (предотвращают полиспермию). Каждое яйцо содержит приблизительно 15 000 кортикальных гранул, в формировании которых принимает участие пластинчатый комплекс.

Поверх плазматической мембраны яйцеклетка может быть окружена еще несколькими оболочками. Различают три **типа оболочек**:

1. **Первичная** (или желточная) – выделяется самим яйцом. Она образуется в процессе оогенеза, контактирует с мембраной яйца и присутствует яйцеклеткам почти всех животных (за исключением губок и большинства кишечнополостных).

2. **Вторичная** – возникает за счет фолликулярных клеток яичника (либо из самих клеток, либо путем секреции ими специфических веществ). Она есть не у всех яиц, но наиболее развита у насекомых.

В первичной и вторичных оболочках бывают одно или несколько **микрониле**.

3. **Третичная** – образуется при прохождении яйца по яйцеводам за счет секреторной деятельности желез в стенках яйцевода или желез, расположенных за пределами полового тракта.

Примерами третичных оболочек могут служить: а) галлерта у яиц моллюсков; б) студенистые оболочки яиц амфибий; в) белковая, две подскорлуповые и скорлуповая оболочки яйца птицы; г) коконы червей и моллюсков.

Функции яйцевых оболочек:

1. Обмен веществ между яйцеклеткой и внешней средой.
2. Предотвращение полиспермии.
3. Сохранение формы зародыша (на ранних этапах развития).
4. Питание зародыша на определенных этапах развития.
5. Защитная функция (механическая, химическая, защита от инфекций).

6. Строение яичника. Оогенез

Яичник у большинства животных представляет собой парную половую железу, в которой развиваются яйцеклетки. У птиц яичник непарный, что связано с приспособлением к полету. У некоторых животных он располагается в полости тела (рыбы), у млекопитающих и человека – в области малого таза. Яичники состоят из соединительнотканной основы – *стромы*. В ней различают внутреннюю – *мозговую часть* и наружный *корковый слой*. Мозговой слой богат кровеносными сосудами и нервами, а в корковом слое располагается очень много женских половых клеток – ооцитов, находящихся на стадии роста. Снаружи железа покрыта однослойным зачатковым эпителием.

В процессе развития яичника в корковом веществе обособляются группы первичных половых клеток, которые заключены в *пфлюгеровские мешки*. Мешок образован плоскими фолликулярными клетками и содержит внутри несколько делящихся *оогоний*. К рождению девочки оогонии делятся прекращают и превращаются в *ооциты*. Ооциты выходят из мешков и лежат в строме яичника. У новорожденной девочки в яичниках содержится около 1 млн ооцитов, но превращаются в зрелые половые клетки только приблизительно 500 штук.

Ооциты окружаются плоскими фолликулярными клетками и образуют *первичный фолликул*. С наступлением половой зрелости первичные фолликулы превращаются в *граафовы пузырьки*. Плоские фолликулярные клетки, окружающие ооцит, сначала превращаются в кубические, затем в высокопризматические. За счет размножения фолликулярных клеток однослойный эпителий превращается в многослойный, и образуется *вторичный*, или *растущий, фолликул*. В это время ооцит окружается *блестящей оболочкой* и сильно увеличивается в размерах. Фолликулярный эпителий также разрастается, за счет чего фолликул значительно увеличивается в объеме, так как фолликулярные клетки выполняют трофическую функцию. Затем в некоторых местах происходит растворение фолликулярных клеток, и внутри вторичного фоллику-

ла образуются полости. В последующем они сливаются в общую полость, заполненную фолликулярной жидкостью. Таким образом, компактный фолликул превращается в граафов пузырек. Стенка пузырька многослойна, там, где расположено яйцо, образуется **яйценосный бугорок** (утолщение стенки пузырька).

С поверхности пузырек покрыт соединительнотканной оболочкой – **текой**. Ооцит окружен фолликулярными клетками, которые образуют **лучистый венец**.

К этому моменту граафов пузырек располагается на поверхности яичника, яйценосным бугорком он обращен к зачатковому эпителию. За счет механических причин стенка пузырька истончается и лопается. Ооцит, окруженный лучистым венцом, выпадает в брюшную полость. Затем он подхватывается воронкой яйцевода и вместе с током слизи, благодаря работе ресничек, передвигается по направлению к матке. В яйцеводах ооцит претерпевает два мейотических деления и превращается в яйцеклетку. Оплодотворение также происходит в яйцеводе.

Выпадение яйцеклетки из граафова пузырька называется **овуляцией**. У большинства млекопитающих она происходит на стадии метафазы второго деления созревания ооцита. Завершение второго деления созревания, при котором образуется яйцеклетка, и образование второго редукционного тельца происходит только в процессе оплодотворения.

Лишь некоторые из вступивших в рост ооцитов и фолликулов созревают, вступают в фазу второго деления созревания и могут быть оплодотворены. Большинство ооцитов в растущих фолликулах в разные периоды своего роста претерпевают обратное развитие (**атрезию**). Для таких фолликулов характерны прогрессирующее уплотнение яйцеклетки, утолщение прозрачной зоны, регрессия фолликулярного эпителия, лизис органелл, кортикальных гранул, сморщивание ядра. Блестящая зона утрачивает свою шаровидную форму и становится складчатой, утолщается и гиалинизируется.

Характерный признак **атретического тела** – наличие в его центре блестящей оболочки ооцита. В центре атретического тела может быть расположен погибающий ооцит, либо только остатки уплотненной прозрачной зоны, либо соединительнотканый рубец (на конечной стадии развития).

Завершающие этапы периода большого роста ооцита и фолликула, созревание и овуляция происходят периодически и зависят от циклической деятельности системы гипоталамус–гипофиз–яичники.

Помимо указанных структур в яичнике млекопитающих находятся различные виды **желтых тел**. Под влиянием лютеинизирующего гормона, вызвавшего овуляцию, элементы стенки лопнувшего пузырька претерпевают изменения, приводящие к формированию желтого тела. Клетки фолликулярного эпителия гипертрофируются, и в них накапливается жел-

тый пигмент *лютеин* – образуются лютеиновые клетки. К стенке граафова пузырька подходят кровеносные сосуды, которые способствуют сохранению и росту соединительной ткани. Существует два типа желтых тел.

Овариальное желтое тело существует в течение второго периода менструального цикла (с 14–16 по 26–28 день). В различные периоды овариального цикла оно обладает гормональной активностью – выделяет *прогестерон* (гормональная активность снижается к концу цикла).

Желтое тело беременности формируется в случае оплодотворения яйцеклетки и наступления беременности. Оно существует гораздо дольше, более активно в функциональном плане и имеет большие размеры (более 5 см), чем овариальное желтое тело (1,5–2 см). Начиная с 3–4 месяцев беременности функцию образования прогестерона берет на себя плацента. До этого момента нарушение деятельности желтого тела и, как следствие, низкий уровень прогестерона может вызвать прерывание беременности (выкидыш). В последующем желтое тело беременности подвергается обратному развитию.

Также обратному развитию подвергается и овариальное желтое тело. В обоих случаях железистые клетки атрофируются, а соединительная ткань центрального рубца разрастается. В результате на месте бывшего желтого тела формируется *белое тело*. Оно сохраняется в яичнике на протяжении нескольких лет, а затем практически полностью рассасывается.

После инволюции овариального желтого тела (если оплодотворение не произошло) слизистая оболочка матки отпадает, нарушается целостность кровеносных сосудов и наблюдается обильное кровотечение, вместе с которым яйцеклетка выводится во внешнюю среду. Это явление называется *менструацией* (*menstruus* – месячный). После прекращения менструации начинает развиваться новый граафов пузырек. Пузырьки созревают регулярно с наступлением половой зрелости женщины, и овуляция происходит примерно через 28 дней. К 45–50 годам жизни граафовы пузырьки прекращают развиваться и прекращаются менструации.

Оогенез – это развитие женских половых клеток (яйцеклеток). Он включает три периода: размножения, роста, созревания. Здесь, в отличие от сперматогенеза, отсутствует период формирования, так как яйцеклетка не изменяет свою форму.

В **периоде размножения** происходит размножение первичных половых клеток оогоний обычным митозом. Но, в отличие от сперматогенеза, деление оогоний происходит в первой половине внутриутробной жизни девочки и затем прекращается. Накапливается большое количество оогоний (хромосомный набор – $2n2c$). В последующем часть их рассасывается. С наступлением половой зрелости они вступают в период роста и превращаются в *ооциты I порядка*.

Период роста в оогенезе продолжительнее, чем при сперматогенезе.

Различают периоды малого, или цитоплазматического, роста (*превителлогенез*) и большого, или трофоплазматического, роста (*вителлогенез*).

В периоде превителлогенеза ооцит растет за счет собственного синтеза: увеличивается количество РНК, белков, рибосом, митохондрий. Масса ядра и цитоплазмы увеличивается пропорционально, и ядерно-плазменное отношение не изменяется. В это время хромосомы ооцита удваиваются и образуют тетрады ($2n4c$).

В периоде вителлогенеза ядерно-плазменное отношение резко меняется. Масса цитоплазмы нарастает за счет поступления веществ извне. Процесс вителлогенеза приходится на стадию диплотены профазы I деления мейоза. В этот период образуются хромосомы типа «ламповых щеток»; их петли – это деспирализованные участки ДНК, с которых активно считывается информация для синтеза белков. В ооците происходит накопление запасных питательных веществ: белков (желток), углеводов, жиров, витаминов, минеральных солей. Все эти запасы затем используются на ранних стадиях развития зародыша.

Механизм роста ооцита неодинаков у разных животных и зависит от следующих **типов питания яйцеклеток**:

1. *Фагоцитарный тип* (губки, кишечнополостные) – отсутствуют половые железы, ооциты ползают по межклеточному пространству и фагоцитируют соматические клетки организма. Желточные гранулы не образуются, зато много лизосом, которые переваривают захваченные клетки, и ооцит растет.

2. *Солитарный тип* (колониальные гидроидные полипы, иглокожие, ланцетник, некоторые черви, бескрылые насекомые). Ооцит получает все необходимые исходные вещества из целомической жидкости и из половой железы, а затем желточные белки синтезируются в ЭПС, а формирование желточных гранул происходит в пластинчатом комплексе. Таким образом, запасание желтка происходит за счет эндогенных синтезов в самом ооците.

3. *Алиментарный тип*, т.е. осуществляемый с помощью вспомогательных клеток. Этот тип подразделяется на два **способа**: а) нутриментарный; б) фолликулярный.

Нутриментарный способ (черви, членистоногие). Ооцит в яичнике окружен **трофоцитами** – сестринскими клетками, с которыми он связан цитоплазматическими мостиками. Трофоциты синтезируют вещества, которые по этим мостикам поступают в ооцит. Весь комплекс представляет собой клон или группу половых клеток с незавершенной цитотомией. Соотношение числа трофоцитов к числу оогониев колеблется у разных животных: у кольчатый червей – 25 : 1, у дрозофилы – 2000 : 1.

Из такого синцития оогинальных клеток ооцитом становится та, которая контактирует с большим числом сестринских клеток.

Фолликулярный способ питания (головоногие моллюски, члени-

стоногие, хордовые). Вспомогательными клетками служат соматические клетки (фолликулярные) в составе яичника. Фолликулярный эпителий может быть плоским, кубическим или столбчатым.

Ооцит I порядка вступает в *период созревания*, в котором происходят два мейотических деления. После первого мейоза образуется одна крупная клетка – *ооцит II порядка*, в которую отходит основная масса цитоплазмы, и мелкая клетка – первое *редукционное тельце*, или *полоцит*. В нем содержится незначительная часть цитоплазмы. Распределение наследственного материала идет одинаково в обе клетки, т.е. в каждую из этих клеток идет по гомологичной хромосоме, состоящей из двух хроматид ($n2c$). После второго деления созревания из ооцита II порядка вновь образуются две клетки: одна крупная – *оотида* и второе направительное тельце. Первое направительное тельце также делится, и образуются два полоцита. При этом делении в каждую из образующихся клеток идут отдельные хроматиды гомологичных хромосом. В результате образуются гаплоидные клетки (nc).

Оотида является зрелой яйцеклеткой, способной к оплодотворению. Образовавшиеся три полоцита нежизнеспособны, погибают из-за нарушения ядерно-плазменного отношения. В результате оогенеза образуется только одна яйцеклетка, которая у млекопитающих и человека несет женскую наследственность (X-хромосому).

В оогенезе мейоз завершается только у морских ежей и некоторых кишечнополостных. У этих животных развитие яйцеклеток останавливается на стадии образования женского пронуклеуса и возобновляется только после оплодотворения.

У остальных животных мейоз, не доходя до конца, блокируется, и развитие яйцеклетки останавливается на специфической для данного вида стадии (*блок мейоза*). В соответствии со стадией, на которой наступает блок мейоза, животные распределяются следующим образом:

1. Мейоз останавливается на стадии *диакинеза профазы I* (губки, некоторые плоские и круглые черви, моллюски, щетинкочелюстные, а из позвоночных животных – лиса и собака).

2. Блок мейоза происходит на стадии *метафазы I* (губки, немертины, кольчатые черви, моллюски, почти все насекомые).

3. Мейоз блокируется на стадии *метафазы II* (почти все хордовые, кроме летучих мышей, у которых блок мейоза происходит в *анафазе II*).

И только после оплодотворения созревание яйцеклетки завершится, и образовавшаяся зигота продолжит развитие.

7. Регуляция полового цикла млекопитающих

Рост фолликулов начинается еще в яичниках зародыша. Первичный (малый) рост не зависит от гормонов гипофиза и приводит к возникновению фолликулов с небольшой полостью. Для дальнейшего роста (большого) необходимо стимулирующее влияние *аденогипофизарно-*

го фолитропина, направленного на выработку фолликулярными клетками *эстрогенов*, и добавочное влияние небольшого количества *лютропина*, который активизирует интерстициальные клетки.

К окончанию роста фолликула возрастающее содержание лютропина в крови вызывает овуляцию и образование желтого тела. Фаза расцвета желтого тела, в течение которого оно продуцирует *прогестерон*, усиливается и удлиняется благодаря добавочному влиянию *аденогипофизарного пролактина*. Прогестерон подготавливает матку для последующей имплантации зародыша и ингибирует рост новых фолликулов. Наряду с выработкой прогестерона в желтом теле сохраняется в слабой степени выработка эстрогенов. Поэтому в конце фазы расцвета желтого тела вновь отмечается поступление небольших количеств эстрогена в циркуляторное русло. Наконец, в фолликулярной жидкости растущих фолликулов в зрелых пузырьках наряду с эстрогенами обнаруживается еще и белковый гормон *гонадокринин* (идентичный ингибину семенников), который угнетает рост ооцитов и их созревание. Гонадокринин, как и эстрогены, вырабатывается клетками зернистой оболочки граафова пузырька. Очевидно, он действует на другие фолликулы, вызывает в них гибель ооцита и дальнейшую атрезию этого фолликула. Атрезию следует рассматривать как механизм, направленный на предотвращение образования избыточного количества яйцеклеток. Если же овуляция зрелого фолликула по какой-либо причине не происходит, то выработанный гонадокринин обеспечит его собственную атрезию.

В отличие от семенника, непрерывно вырабатывающего огромное количество сперматозоидов, половозрелый яичник только раз в 28 дней выделяет зрелую яйцеклетку, созревающую из ооцитов, заложенных на ранних стадиях эмбриогенеза.

Таким образом, чем выше возраст женщины, тем больше вероятность повреждения генетического материала ее яйцеклеток мутагенными факторами. У мужчин наблюдается постоянное обновление, а в некоторых случаях и репарация генетического материала сперматогониев благодаря интенсивно протекающим митозам. Поэтому возраст мужчин существенно не влияет на частоту наследственных заболеваний у потомства.

Несмотря на то, что молекулярные механизмы, лежащие в основе важнейших моментов в процессе развития и созревания ооцитов, по всей видимости, весьма сходны у всех позвоночных, временные параметры этих процессов и характер запускающих их внеклеточных сигналов могут варьировать весьма значительно.

Процессы созревания яйцеклеток могут нарушаться при ненормальном питании, инфекционных заболеваниях, при отравлении наркотиками, ядами, алкоголем.

У животных овуляция сопровождается течкой, при которой лопается один, а у много родящих животных, рождающих одновременно не-

сколько детенышей, лопаются несколько пузырьков, причем в каждом из них могут созревать несколько яиц.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите отличия половых и соматических клеток.
2. Что такое гооциты?
3. Опишите строение сперматозоида.
4. Какое строение имеют семенники плацентарных млекопитающих?
5. Назовите и охарактеризуйте основные типы яйцеклеток.
6. Какое строение имеют яичники позвоночных животных?
7. Назовите отличия сперматогенеза и оогенеза.
8. Какие вы знаете типы питания яйцеклеток?
9. Какие гормоны участвуют в регуляции полового цикла млекопитающих?

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ПАРТЕНОГЕНЕЗ

1. Осеменение, его типы.
2. Общая характеристика процесса оплодотворения. Стадии оплодотворения. Дистантное взаимодействие гамет.
3. Контактные взаимодействия сперматозоида и яйцеклетки.
4. Сингамия.
5. Изменения в яйцеклетке, связанные с оплодотворением.
6. Партеногенез.

1. Осеменение, его типы

Совокупность явлений, благодаря которым происходит контакт между женскими и мужскими половыми клетками, называется **осеменением**. Осеменение бывает:

а) *внешнее* – мужские и женские половые клетки выделяются во внешнюю среду (характерно для водных животных и тех, кто тесно связан с водной средой в период размножения);

б) *внутреннее* – мужские половые клетки вводятся в половые пути самки (характерно для наземных животных). Этот способ требует согласованных действий самца и самки, и поэтому у многих видов выработались сложные формы поведения, которые обеспечивают такую согласованность.

У некоторых видов животных (саламандра) способы осеменения очень сложные и являются как бы комбинацией внешнего и внутреннего способов (сперматофорное осеменение).

Человеком разработаны методы искусственного осеменения. Работы по искусственному осеменению были начаты еще в XVII веке. Вначале эти процессы изучались на лягушке, жабе, а затем и на тепло-

кровных животных. В настоящее время метод искусственного осеменения применяется животноводами очень широко. Он позволяет рационально использовать сперму ценных производителей, что имеет большое народнохозяйственное значение. Благодаря разработке метода искусственного разбавления спермой одного производителя можно осеменить сотни и тысячи самок. Легкость транспортировки дает возможность использовать сперму ценных производителей в отдаленных районах. Успех этой работы зависит от получения стерильной спермы и способов ее сохранения, не снижающих жизнеспособность сперматозоидов.

Соответственно типу осеменения, оплодотворение также бывает *наружное* и *внутреннее*. При наружном типе оплодотворение происходит в воде, и развитие зародыша также происходит в водной среде (ланцетник, рыбы, земноводные). При внутреннем типе оплодотворение происходит в половых путях самки, а развитие зародыша может происходить или во внешней среде (рептилии, птицы), или внутри организма матери в особом органе – матке (плацентарные млекопитающие, человек).

2. Общая характеристика процесса оплодотворения.

Стадии оплодотворения. Дистантное взаимодействие гамет

Оплодотворение – это процесс слияния ядер половых клеток, в результате которого возникает **зигота**, способная в дальнейшем развиться в новый организм.

Стадии оплодотворения:

1. Сближение гамет (дистантное взаимодействие).
2. Активация сперматозоида и яйцеклетки (контактное взаимодействие).
3. Сингамия.

Дистантное взаимодействие гамет выражается в различных приспособлениях у половых клеток к оплодотворению. Эти приспособления следующие:

1. Зрелость половых клеток, т.е. их одновременное созревание и гаплоидность.

2. Сперматозоиды обладают хемотаксисом, реотаксисом и стереотаксисом. **Хемотаксис** – способность сперматозоидов двигаться по градиенту концентрации веществ, выделяемых яйцеклеткой. **Реотаксис** – способность двигаться против тока жидкости в половых путях самки. **Стереотаксис** – способность двигаться по направлению к более крупному, чем сам сперматозоид, объекту, т.е. к яйцу.

3. Яйцеклетки и сперматозоиды вырабатывают химические вещества, которые обеспечивают их сближение и взаимодействие, – **гамоны** (гормоны гамет). Яйцеклетка выделяет гиногамоны I и II, а сперматозоид – андрогамоны I и II. **Гиногамоны I** – низкомолекулярные вещества

небелковой природы, которые выделяются яйцевыми оболочками. Они активируют движения сперматозоидов. *Гиногамоны II* (фертилизины, изоагглютинины) – видоспецифичные вещества белковой природы, которые вызывают склеивание сперматозоидов в результате реакции с *андрогамоном II* (антифертилизин, встроен в оболочку сперматозоида). *Андрогамон I* – небелковое вещество, антогонист гиногамона I (подавляет подвижность сперматозоидов).

4. Количество сперматозоидов должно быть значительно большим по сравнению с количеством яйцеклеток. Например, у человека для нормального оплодотворения концентрация сперматозоидов должна быть не менее 60 млн в 1 см³ спермы, а общее их количество – 150 млн.

Сроки жизни сперматозоидов зависят от многих факторов: концентрации спермы, pH среды (нужна слабощелочная), температуры, концентрации CO₂. Например, у рыб сперматозоиды живут несколько минут, в половых путях свиньи они сохраняют активность в течение 22–30 часов, у овцы – 36 часов. Во влагалище женщины сперматозоиды активны в течение 2,5 часов, но в матке они сохраняют жизнеспособность до 48 часов, однако у летучих мышей неразбавленная сперма сохраняет оплодотворяющую способность несколько месяцев, а у пчел самки имеют семяприемники, в которых сперматозоиды могут сохраняться в течение нескольких лет.

В общем, способность к оплодотворению у яйцеклетки и сперматозоида человека сохраняется в течение 24–36 часов. Погибшие гаметы фагоцитируются лейкоцитами.

Действие неблагоприятных факторов приводит к тому, что даже у млекопитающих с внутренним осеменением до верхней трети яйцеводов, где происходит оплодотворение, добирается очень мало сперматозоидов (например, у крыс при спаривании выделяется около 70 млн спермиев, а спустя 12 часов в яйцеводе на месте оплодотворения их насчитывается приблизительно 50 штук).

3. Контактные взаимодействия сперматозоида и яйцеклетки

Вещества, выделяемые гаметами (фертилизины и антифертилизины), вызывают агглютинацию сперматозоидов и прикрепление их к яйцеклетке. Далее начинается реакция активации, которая присуща как сперматозоидам, так и яйцеклеткам.

Реакция активации сперматозоидов называется *акросомной*. Эта реакция начинается, даже если сперматозоид столкнется с любым твердым объектом. Стадии акросомной реакции:

1. Наружная мембрана акросомы разрывается, и высвобождаются ферменты (гиалуронидаза, трипсин), которые быстро растворяют яйцевые оболочки.

2. Образуется акросомная трубочка (выпячивание внутренней мембраны акросомы), которая вступает в контакт с плазмалеммой яйца.

3. Плазматические мембраны в месте контакта сливаются, образуется цитоплазматический мостик, и происходит объединение цитоплазм обеих гамет (*плазмогенез*).

4. По цитоплазматическому мостику в цитоплазму яйца переходят ядро и проксимальная центриоль сперматозоида.

5. Мембрана сперматозоида встраивается в мембрану яйцеклетки.

Реакция активации яйцеклетки называется *кортикальной*. Стимулирует ее прикосновение сперматозоида к поверхности яйца. Если через несколько секунд сперматозоид удалить, то кортикальная реакция все равно протекает до конца.

Рассмотрим этапы кортикальной реакции на примере оплодотворения у морского ежа:

1. Сразу после завершения акросомной реакции через участок мембраны сперматозоида в яйцо начинается приток ионов Na^+ .

2. Это приводит к изменению на несколько секунд мембранного потенциала из отрицательного (-70 мВ) на слабо положительный ($+10$ мВ).

3. Через 10 секунд после начала активации яйца увеличивается содержание ионов Ca^{2+} в цитоплазме (эти ионы высвобождаются из агранулярной ЭПС, которая является внутриклеточным депо ионов Ca^{2+}).

4. Через 60 секунд концентрация ионов Ca^{2+} падает до прежнего уровня, и начинается экзоцитоз кортикальных гранул, распространяющийся волной во все стороны от точки вхождения сперматозоида. Вследствие этого поверхность мембраны клетки увеличивается более чем в 2 раза.

В состав кортикальных гранул входят:

а) *виттелиновая деламиназа* – протеолитический фермент,рывающий связи между желточной оболочкой и плазмалеммой яйца;

б) *сперморецепторная гидралаза* – протеолитический фермент, который освобождает поверхность яйца от осевших на ней сперматозоидов;

в) *гликопротеид*, втягивающий воду в пространство между желточной оболочкой и плазмалеммой, в результате чего возникает *перивиттелиновое пространство*;

г) фактор, вызывающий затвердение желточной оболочки и превращающий ее в *оболочку оплодотворения*, которая становится непроницаемой для других сперматозоидов;

д) структурный белок *гиалин*, участвующий в формировании гиалинового слоя, расположенного над плазмалеммой.

5. Через 6–8 минут после соприкосновения гамет начинается активация синтеза белка в цитоплазме яйцеклетки.

При оплодотворении в яйцеклетку могут проникать один или несколько сперматозоидов. Если в яйцеклетку проникает один сперматозоид, то такое явление называется *моноспермией* (кишечнополостные, аннелиды, иглокожие, костистые рыбы, земноводные, человек). Если

проникает несколько сперматозоидов, то это – **полиспермия** (рептилии, птицы, насекомые). Как правило, моноспермия характерна для яйцеклеток, не имеющих плотных оболочек, полиспермия – для яйцеклеток с плотными оболочками. В случае полиспермии оплодотворение яйцеклетки также происходит только одним сперматозоидом, остальные растворяются и принимают участие в разжижении желтка.

4. Сингамия

После проникновения сперматозоида в яйцеклетку его ядро не изменяется до тех пор, пока в яйцеклетке не завершится процесс мейоза и из нее не будет удален с направительными тельцами один набор хромосом.

После завершения мейоза ядра сперматозоида и яйцеклетки начинают набухать, хроматин в них разрыхляется, и образуются **мужской** и **женский пронуклеусы**. Эта стадия называется **стадией двух пронуклеусов**.

Затем оба пронуклеуса перемещаются к центру зиготы и подходят друг к другу. В это время у них происходит репликация ДНК (хромосомный набор – $n2c$). Центриоли сперматозоида удваиваются, расходятся к полюсам, образуется веретено деления, мембраны пронуклеусов распадаются, а их хромосомы располагаются в центре клетки. Эта стадия называется **синкарион**.

Затем хромосомы образуют на экваторе метафазную пластинку первого деления зиготы. Этот процесс характерен для тех животных, у которых сперматозоид проникает в незрелую яйцеклетку, вызывая ее созревание. А у морских ежей сперматозоид проникает в полностью зрелую яйцеклетку и, сливаясь с ней, образует интерфазное ядро зиготы.

5. Изменения в яйце, связанные с оплодотворением

При оплодотворении в яйцеклетке происходят биохимические изменения, а также преобразование цитоплазмы.

Биохимические изменения:

1. Изменяется характер дыхания яйцеклетки: у морских ежей, асцидий, аннелид возрастает потребление кислорода; у моллюсков, наоборот, потребление кислорода снижается; а у амфибий – остается неизменным.

2. Происходит усиление углеводного обмена, наблюдается заметное потребление гликогена (в первые 10 минут).

3. Увеличивается содержание свободных аминокислот вследствие вероятного усиления диссимиляции.

4. Резко возрастает фосфатный обмен (в 100 раз и более), также возрастает калийный и кальциевый обмен (в 10 раз и более).

5. Изменяется активность протеолитических ферментов.

6. Возрастает проницаемость мембран.

Преобразование цитоплазмы яйцеклетки носит название ооплазматической сегрегации. **Ооплазматическая сегрегация** – перемещение,

расслоение составных частей ооплазмы, которые сопровождают активацию яйца. Она протекает у разных видов неодинаково.

В результате этих процессов в различных участках яйца оказываются локализованы особые факторы, специфически влияющие на функции ядер и определяющие последующее развитие тех или иных участков. В ходе этого процесса намечаются основные, хотя далеко не все, элементы пространственной организации зародыша. Поэтому данный этап называют *проморфогенезом*, так как именно тогда расставляются вехи для будущих морфогенетических процессов.

У некоторых кишечнополостных сегрегация ограничивается процессом деления ооплазмы на внешний ободок эктоплазмы и внутреннюю массу эндоплазмы. Уже такое достаточно простое расслоение влияет на последующие процессы развития, определяя радиальный тип дробления яйцеклетки. Реорганизации цитоплазмы зиготы способствуют микротрубочки спермия (при добавлении колхицина, разрушающего микротрубочки, перемещения цитоплазматических масс не происходит). В большинстве случаев ооплазматическая сегрегация влияет не на конечную дифференцировку клеток, а на ближайшие этапы развития – дробление и гастрюляцию.

6. Партеногенез

У многих животных происходит развитие яйца без оплодотворения. Такую форму полового размножения называют *партеногенезом*. Впервые это явление было описано у тлей. В настоящее время различают естественный и искусственный партеногенез.

Естественный партеногенез подразделяют на:

- факультативный – самка откладывает как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца (пчелы, осы, муравьи); из оплодотворенных яиц развиваются самки, из неоплодотворенных – самцы;
- облигатный – яйца развиваются только партеногенетически (низшие ракообразные);
- периодический – чередование партеногенетических и двуполовых поколений (тли, ракообразные, коловратки).

Искусственный партеногенез вызывается у животных, которые в обычных условиях размножаются с оплодотворением. Впервые опыты по искусственному партеногенезу у тутового шелкопряда были выполнены А.А. Тихомировым в 1886 году. Он обрабатывал яйцеклетки концентрированной серной кислотой, воздействовал изменением температуры, потиранием щеточкой, что приводило к развитию гусениц. В последующем больших успехов в области искусственного партеногенеза у шелкопряда достиг Б.Л. Астауров. Искусственный партеногенез можно вызвать комбинацией различных факторов: потирание яиц щеточкой, воздействие на них слабой серной кислотой, сывороткой крови, жиром-

растворителями, электрическими воздействиями и т.д.

Партеногенез может существовать в двух формах:

1. **Андрогенез** – при экспериментальном удалении женского пронуклеуса, когда развитие зародыша может осуществляться только за счет мужского пронуклеуса (табак, кукуруза, иногда тутовый шелкопряд).

2. **Гиногенез** – это форма партеногенеза, при которой сперматозоид активизирует яйцеклетку, побуждая ее к развитию, но его ядро не сливается с женским и в развитии не участвует. Например, яйца серебряного карася могут быть стимулированы к развитию спермой сазана, плотвы, обыкновенного карася, но их ядра в образовании зиготы не участвуют, и икра серебряного карася развивается партеногенетически.

В указанных случаях потомки целиком наследуют либо признаки матери (при гиногенезе), либо отца (при андрогенезе). Это лишний раз свидетельствует о том, что наследственные свойства особей определяются в основном ядром, а не цитоплазмой.

В отличие от большинства животных, у млекопитающих невозможен ни андрогенез, ни гиногенез, т.е. нормальное развитие возможно только при совместном функционировании материнского и отцовского геномов в зародыше.

При андрогенезе, когда зародыш развивается на основе диплоидного ядра зиготы, образовавшегося из 2-х мужских пронуклеусов, сам зародыш не формируется, но усиленно развивается ткань плаценты, приводящая к образованию опухоли матки. При экспериментально вызванном партеногенезе у мышей развитие зародыша продолжалось до 11 суток, затем он погибал.

При естественном партеногенезе получается либо гаплоидная особь, либо происходит диплоидизация, и тогда развивается диплоидная особь. Существует несколько способов диплоидизации и два основных **механизма диплоидизации**:

1. **Амейотический** – состоит в том, что под влиянием тех или иных условий в ходе мейоза яйцеклетки выпадает стадия редукции числа хромосом, в результате чего формируется яйцеклетка с диплоидным пронуклеусом.

2. **Мейотический** – мейоз протекает нормально, стимулируется развитие неоплодотворенных яиц, и диплоидизация происходит во время первого деления зиготы.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое осеменение? Практическое применение искусственного осеменения.
2. Каковы приспособления половых клеток к оплодотворению?
3. В чем заключаются контактные взаимодействия сперматозоида и яйцеклетки? Охарактеризуйте акросомную и кортикальную реакции.
4. Что такое сингамия?

5. Какие изменения в яйце происходят после оплодотворения? Что такое ооплазматическая сегрегация?

6. Что такое партеногенез? Охарактеризуйте его разновидности и формы.

7. Дайте характеристику основным механизмам диплоидизации.

ДРОБЛЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ БЛАСТУЛ

1. Общая характеристика дробления. Правила клеточного деления Гертвига–Сакса.

2. Типы дробления.

3. Основные типы бластул.

4. Влияние среды на дробление.

1. Общая характеристика дробления.

Правила клеточного деления Гертвига–Сакса

Как мы уже знаем, в результате оплодотворения образуется зигота, способная к дальнейшему развитию. Деление зиготы называют дроблением. Дробление – это многократное деление зиготы после оплодотворения, в результате которого образуется многоклеточный зародыш. Деления дробления имеют ряд общих свойств:

1. Разделившиеся клетки не растут, т.е. в промежутке между делениями их масса не увеличивается.

2. Количество ДНК в ядрах удваивается после каждого деления, как при обычном митозе (таким образом, количество ДНК, приходящееся на зародыш, постоянно увеличивается). В результате постоянно возрастает отношение количества ДНК к количеству цитоплазмы и ядерно-плазменное отношение, нарушенное в оогенезе, постепенно выравнивается. Например: ядерно-плазменное отношение яиц морского ежа перед оплодотворением равно 1 : 550, а на стадии бластулы – 1 : 6.

Зигота делится очень быстро, клетки уменьшаются в размерах и не успевают расти. Поэтому зародыш не увеличивается в объеме. Клетки, образующиеся в результате дробления, называются *бластомерами*, а перегородки, отделяющие их друг от друга, называются *бороздами дробления*. Дробление завершается формированием *бластулы*.

По направлению различают следующие борозды дробления:

- *меридиональные* борозды делят зиготу от анимального к вегетативному полюсу;

- *экваториальная* борозда разделяет зиготу по экватору;

- *широтные* борозды проходят параллельно экваториальной борозде;

- *тангенциальные* борозды проходят параллельно поверхности зиготы.

Экваториальная борозда всегда одна, а меридиональных,

широтных и тангенциальных может быть много. Направление борозд дробления всегда определяется положением веретена деления.

Порядок дробления определяется так называемыми правилами Гертвига–Сакса (немецкий эмбриолог О. Гертвиг сформулировал их по аналогии с правилами Ю. Сакса для растительных меристем):

1. Клеточное ядро стремится расположиться в центре свободной от желтка цитоплазмы.

2. Веретено клеточного деления вытянуто в направлении наибольшей протяженности свободной от желтка цитоплазмы.

3. Каждая новая борозда дробления врезается под прямым углом к предыдущей.

4. Скорость прохождения борозд обратно пропорциональна содержанию желтка в яйцеклетке, т.е. в той части клетки, где желтка мало, борозды будут проходить с большей скоростью, а в той части, где желтка больше, скорость прохождения борозд дробления замедляется.

2. Типы дробления

Дробление зависит от количества и местоположения желтка в яйцеклетке. При небольшом содержании желтка дробится вся зигота, при значительном количестве дробится только часть зиготы, свободная от желтка. В связи с этим яйцеклетки разделяют на *голобластические* (дробящиеся полностью) и *меробластические* (с частичным дроблением). Следовательно, дробление зависит от количества желтка и с учетом ряда признаков подразделяется: по полноте охвата процессом материала зиготы – на полное и неполное; по отношению размеров образующихся бластомеров – на равномерное и неравномерное и по согласованности делений бластомеров – на синхронное и асинхронное.

Полное дробление может быть равномерным и неравномерным. **Полное равномерное** дробление характерно для яйцеклеток с небольшим количеством желтка и его более или менее равномерным расположением в яйцеклетке (гомолецитальные). Таким типом дробится яйцеклетка ланцетника. В этом случае первая борозда проходит от анимального к вегетативному полюсу, образуется два бластомера; вторая борозда тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой, образуются четыре бластомера. Третья борозда – экваториальная, образуются восемь бластомеров. После этого идет чередование меридиональных и широтных борозд дробления. Количество бластомеров после каждого деления увеличивается кратно двум (2; 4; 16; 32 и т.д.). В результате такого дробления образуется шарообразный зародыш, который называется *целобластулой*. Клетки, которые образуют стенку бластулы, называют *бластодермой*, а полость внутри – *бластоцелью*. Анимальная часть бластулы называется – крышей, а вегетативная часть – дном бластулы.

Полное неравномерное дробление характерно для яйцеклеток со

средним содержанием желтка, расположенным в вегетативной части (среднетелolecитальные). Такие яйцеклетки характерны для круглоротых и земноводных. При этом типе дробления образуются бластомеры неодинаковых размеров. В анимальном полюсе образуются мелкие бластомеры, которые называются *микромерами*, а в вегетативном полюсе – крупные – *макромеры*. Первые две борозды, как и у ланцетника, проходят меридионально; третья борозда соответствует экваториальной борозде, но сдвинута от экватора к анимальному полюсу. Поскольку в анимальном полюсе находится свободная от желтка цитоплазма, то здесь дробление происходит быстрее и образуются мелкие бластомеры. В вегетативном полюсе содержится основная масса желтка, поэтому борозды дробления проходят медленнее и образуются крупные бластомеры. В результате такого дробления образуется *амфибластула*.

Неполное дробление характерно для крайнетелolecитальных и центрolecитальных яйцеклеток. В дроблении принимает участие только часть яйца, свободная от желтка. Неполное дробление делится на дискоидальное (костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы) и поверхностное (членистоногие).

Неполным дискоидальным дроблением делятся крайнетелolecитальные яйцеклетки, у которых большое количество желтка сконцентрировано в вегетативной части. У этих яйцеклеток безжелтковая часть цитоплазмы в виде зародышевого диска распластана на желтке в анимальном полюсе. Дробление происходит только в области зародышевого диска. Вегетативная часть яйцеклетки, заполненная желтком, участия в дроблении не принимает. Толщина зародышевого диска незначительна, поэтому веретёна дробления при первых четырех делениях располагаются горизонтально, а борозды дробления проходят вертикально. Образуется один ряд клеток. После нескольких делений клетки становятся высокими и веретёна дробления располагаются в них в вертикальном направлении, а борозды дробления проходят параллельно поверхности яйца. В результате зародышевый диск превращается в пластинку, состоящую из нескольких рядов клеток. Между зародышевым диском и желтком возникает небольшая полость в виде щели, которая аналогична бластоцели. Такая бластула носит название *дискобластулы*.

Неполное поверхностное дробление наблюдается в центрolecитальных яйцеклетках с большим количеством желтка в середине. Цитоплазма в таких яйцеклетках располагается по периферии и незначительная ее часть – в центре около ядра. Вся остальная часть клетки заполнена желтком. Через массу желтка проходят тонкие цитоплазматические тяжи, соединяющие периферическую цитоплазму с околоядерной. Дробление начинается с деления ядер, в результате

количество ядер увеличивается. Они окружаются тонким ободком цитоплазмы, передвигаются к периферии и располагаются в свободной от желтка цитоплазме. Как только ядра попадают в поверхностный слой, он делится соответственно их количеству на бластомеры. В результате такого дробления вся центральная часть цитоплазмы перемещается к поверхности и сливается с периферической. Снаружи образуется сплошная бластодерма, из которой развивается зародыш, а внутри находится желток. Такая бластула называется *перибластулой*. Поверхностное дробление свойственно яйцеклеткам членистоногих.

На характер дробления оказывают влияние и свойства цитоплазмы, которые определяют взаимное расположение бластомеров. По этому признаку выделяют радиальное, спиральное, билатеральное и анархическое дробления.

При *радиальном* дроблении каждый верхний бластомер располагается точно под нижним (кишечнополостные, иглокожие, ланцетник и др.). При *спиральном* дроблении каждый верхний бластомер смещен относительно нижнего наполовину, т.е. каждый верхний бластомер располагается между двумя нижними. В этом случае бластомеры располагаются как бы по спирали (ресничные и кольчатые черви, моллюски). Если бластомеры смещаются вправо (по часовой стрелке), то дробление называется *декситропным*, если влево – *лейотропным*. При *билатеральном* дроблении через зиготу можно провести только одну плоскость, по обеим сторонам которой будут наблюдаться одинаковые бластомеры (круглые черви, асцидии). При *анархическом* дроблении наблюдается отсутствие закономерности в расположении бластомеров (кишечнополостные, паразитические плоские черви, плацентарные млекопитающие). Позже бластомеры объединяются в компактную стадию – *морулу*.

3. Основные типы бластул

Дробление завершается образованием *бластулы* – многоклеточной структуры с более или менее выраженной полостью внутри (бластоцель).

Если образуется сплошной шар без полости внутри, то такой зародыш называют *морулой*. Образование бластулы или морулы зависит от свойств цитоплазмы. Бластула образуется при достаточной вязкости цитоплазмы, морула – при слабой вязкости. При достаточной вязкости цитоплазмы бластомеры сохраняют округлую форму и только в местах соприкосновения слегка сплюсчиваются. Вследствие этого между ними появляется щель, которая по мере дробления увеличивается, заполняется жидкостью и превращается в бластоцель. При слабой вязкости цитоплазмы бластомеры не округляются и располагаются тесно друг возле друга, щели

нет и полость не образуется.

Бластулы различны по своему строению и зависят от типа дробления. Различают целобластулу, амфибластулу, стерробластулу, дискобластулу, перибластулу, плакулу и бластоцисту.

Целобластула образуется при полном равномерном дроблении из яйцеклеток гомолецитального типа (ланцетник). Бластодерма целобластулы состоит из одного ряда более или менее одинаковых бластомеров, внутри находится крупная полость – бластоцель.

Бластодерма **амфибластулы** состоит из нескольких рядов клеток. Бластодерма в анимальной части тоньше, чем в вегетативной. Бластоцель меньших размеров, чем у ланцетника, и смещена к анимальному полюсу. Такого типа бластула образуется при полном неравномерном дроблении и характерна для круглоротых и земноводных.

Стерробластула состоит из одного ряда крупных бластомеров, которые глубоко заходят в полость бластулы, бластоцель в связи с этим или очень мала, или отсутствует (некоторые членистоногие, кишечно-полостные, моллюски). Такая бластула образуется из яйцеклетки, у которой среднее количество желтка равномерно распределено по всей цитоплазме. Дробление полное, но очень медленное.

Дискобластула образуется при неполном дискоидальном дроблении. Бластоцель в виде узкой щели находится между зародышевым диском и желтком. Крыша бластулы представлена бластодермой, а дно – желтком. Такая бластула характерна для костистых рыб, пресмыкающихся и птиц.

Бластодерма **перибластулы** состоит из одного ряда клеток, которые окружают желток. Полость в ней отсутствует. Перибластула образуется при неполном поверхностном дроблении из централецитальных яйцеклеток и характерна для некоторых насекомых.

Зародышевое развитие некоторых червей, асцидий, известковых губок приводит к образованию **плакулы**. Она имеет вид двухслойной пластинки, образованной однородными клетками, между слоями располагается полость дробления.

Бластоциста характерна для млекопитающих. Образуется после прохождения стадии морулы. Она имеет вид пузырька, в составе которого различают две части: стенку формирует один слой клеток – **трофобласт** (светлые клетки), другая часть – **эмбриобласт** (темные клетки). Трофобласт обеспечивает питание, а эмбриобласт идет на построение тела зародыша.

Между бластомерами бластулы нет различий, связанных с дифференциальной активностью их генов. Бластомеры различаются величиной, количеством желтка, качеством цитоплазматических включений и своим местоположением в зародыше. Все эти различия связаны с работой материнского генома в период оогенеза, типом яйцеклетки, процес-

сами сегрегации цитоплазмы при оплодотворении, характером дробления, расположением бластомеров и в итоге типом бластулы. Первые различия между клетками, основанные на дифференциальной активности зиготических генов, возникают в ходе гастрюляции. В процессе гастрюляции зародыш дифференцируется на зародышевые листки. Заключается **цитотипический** период развития (дробление) и начинается **органотипический** (со стадии гастрюлы).

Различают два типа яйцеклеток: *мозаичные*, определяющие мозаичный, и *регуляционные*, обуславливающие регуляционный типы развития.

В мозаичных яйцах РНК, синтезированная в оогенезе, жестко определяет дифференцировку бластомеров, в которые она попадает при дроблении (в основном у животных со спиральным дроблением).

В регуляционных яйцах материнских РНК недостаточно для однозначного определения судьбы бластомеров. Их дифференцировка в эмбриогенезе определяется сложными взаимоотношениями частей зародыша.

4. Влияние среды на дробление

Развитие каждого организма происходит в тесной связи с окружающей средой. К незначительным отклонениям от нормы развивающийся организм приспосабливается, а от резких изменений погибает. К основным условиям среды, влияющим на развитие организма, относят: *свойства жидкости*, в которой происходит развитие (химический состав, осмотическое давление), *температуру* и *содержание кислорода*.

Небольшие отклонения среды от нормы сказываются на темпе и характере дробления. При значительных отклонениях оно нарушается или совсем прекращается. Повышение содержания солей на ранних стадиях развития может сказываться на форме дробления. В гипертоническом растворе цитоплазма теряет воду, что приводит к повышению ее вязкости. В такой среде полное дробление яиц может происходить как неполное. При недостаточном количестве ионов кальция в среде бластомеры не соединяются и расходятся.

Повышение температуры приводит к ускорению скорости дробления, а понижение вызывает замедление дробления и всего развития в целом. Температура может оказывать и местное воздействие на дробление. Те части зародыша, которые попадают в условия более высокой температуры, развиваются быстрее.

На дробление оказывает влияние и наличие в среде кислорода. При его отсутствии дробление не происходит. Яйца некоторых животных (земноводные, форель) могут дробиться и в бескислородной среде, но это развитие идет только до стадии бластулы, дальнейшее развитие в такой среде не происходит, а в случае дальнейшего развития

наблюдаются уродства, которые приводят к гибели зародыша. У рыб, например, при недостатке кислорода происходит гибель икры.

Следует отметить, что во время дробления зародыш оказывается менее чувствителен к изменениям среды. Гораздо более резкие нарушения в развитии наблюдаются при воздействии тех же факторов на стадии нейрулы, когда начинается морфологическая дифференцировка материала.

Вопросы для самоконтроля

1. Охарактеризуйте процесс дробления зиготы.
2. Сформулируйте правила клеточного деления Гертвига–Сакса.
3. Типы дробления, их характеристика.
4. Основные типы бластул, их характеристика.
5. Какие основные факторы оказывают влияние на процесс дробления?

ГАСТРУЛЯЦИЯ. НЕЙРУЛЯЦИЯ. ОБРАЗОВАНИЕ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ

1. Общая характеристика процесса гастрюляции. Основные способы гастрюляции.
2. Способы образования мезодермы.
3. Нейруляция. Закладка осевых органов.
4. Производные зародышевых листков.

1. Общая характеристика процесса гастрюляции.

Основные способы гастрюляции

После образования бластулы или морулы в результате перемещения клеточного материала образуется двухслойный зародыш или *гаструла* (gaster – желудок). Процесс, который приводит к образованию гаструлы, называется *гаструляцией*. Характерной особенностью этого этапа эмбрионального развития является интенсивное перемещение клеток, в результате которого будущие зачатки тканей перемещаются в места, предназначенные для них в соответствии с планом структурной организации организма. В процессе гастрюляции возникают клеточные слои, которые называются *зародышевыми листками*. Вначале образуется два зародышевых листка. Наружный из них получил название *эктодермы* (ectos – вне, derma – кожа), а внутренний – *энтодермы* (entos – внутри). У позвоночных животных в процессе гастрюляции образуется и третий, средний зародышевый листок – *мезодерма* (mesos – средний). Мезодерма образуется всегда позже экто- и энтодермы, поэтому ее называют вторичным зародышевым листком, а экто- и энтодерму – первичными зародышевыми листками. Эти зародышевые листки

вследствие дальнейшего развития дают начало эмбриональным зачаткам, из которых будут образовываться различные ткани и органы.

Во время гастрюляции продолжают изменения, начавшиеся на стадии бластулы, и поэтому разным типам бластул соответствуют и различные способы гастрюляции. Переход из бластулы в гастрюлу может осуществляться 4-мя основными способами: инвагинацией, иммиграцией, деламинацией и эпиволией.

Инвагинация, или впячивание, наблюдается в случае целобластулы. Это наиболее простой способ гастрюляции, при котором вегетативная часть впячивается в бластоцель. Вначале появляется небольшое углубление на вегетативном полюсе бластулы. Затем клетки вегетативного полюса все больше и больше впячиваются в полость бластоцеля. В последующем эти клетки доходят до внутренней стороны анимального полюса. Первичная полость, бластоцель, при этом вытесняется и видна только с двух сторон гастрюлы в местах изгиба клеток. Зародыш принимает куполообразную форму и становится двухслойным. Его стенка состоит из наружного листка – эктодермы и внутреннего – энтодермы. В результате гастрюляции образуется новая полость – **гастроцель**, или полость первичной кишки. Она сообщается с внешней средой с помощью кольцеобразного отверстия – **бластопора**, или первичного рта. Края бластопора называются **губами**. Различают спинную, брюшную и две боковых губы бластопора.

По последующей судьбе бластопора всех животных разделяют на две большие группы: первично- и вторичноротых. К **первичноротым** относят животных, у которых бластопор остается постоянным или дефинитивным ртом у взрослой особи (черви, моллюски, членистоногие). У других животных (иглокожие, хордовые) бластопор или превращается в заднепроходное отверстие, или зарастает, а ротовое отверстие возникает заново на переднем конце тела зародыша. Таких животных называют **вторичноротыми**.

Иммиграция, или вселение, является наиболее примитивной формой гастрюляции. При этом способе происходит перемещение отдельных клеток или группы клеток из бластодермы в бластоцель с образованием энтодермы. Если вселение клеток в бластоцель происходит лишь со стороны одного полюса бластулы, то такая иммиграция называется **униполярной**, а с различных участков бластулы – **мультиполярной**. Униполярная иммиграция свойственна некоторым гидроидным полипам и медузам. В то время как мультиполярная иммиграция является более редким явлением и наблюдается у некоторых гидромедуз. При иммиграции внутренний зародышевый листок – энтодерма может образовываться сразу в процессе проникновения клеток в полость бластоцеля. В других случаях клетки могут заполнять полость сплошной массой, а затем выстраиваться

упорядоченно возле эктодермы и образовать энтодерму. В последнем случае гастроцель появляется позднее.

Деляминация, или расслаивание, сводится к расщеплению стенки бластулы. Клетки, которые отделяются внутрь, образуют энтодерму, а наружные – эктодерму. Такой способ гастрюляции наблюдается у кишечнополостных, а также высших позвоночных животных (костистые рыбы, рептилии, птицы, яйцекладущие и плацентарные млекопитающие).

У некоторых животных в связи с увеличением количества желтка в яйцеклетке и уменьшением полости бластоцеля гастрюляция только путем инвагинации становится невозможной. Тогда гастрюляция происходит способом **эпиболии**, или обрастания. Этот способ состоит в том, что мелкие анимальные клетки усиленно делятся и обрастают вокруг более крупных вегетативных. Мелкие клетки образуют эктодерму, а клетки вегетативного полюса формируют энтодерму. Такой способ гастрюляции наблюдается у круглоротых и земноводных.

Однако, все описанные способы гастрюляции редко встречаются отдельно, обычно они комбинируются. Например, вместе с обрастанием может происходить впячивание (земноводные). Расслаивание может наблюдаться вместе с инвагинацией и иммиграцией (рептилии, птицы и др.).

Следовательно, в процессе гастрюляции часть клеток из наружного слоя бластулы перемещается внутрь. Это вызвано тем, что в процессе исторического развития одни клетки приспособились к развитию в непосредственной связи с внешней средой, а другие – внутри организма.

На причины гастрюляции единого взгляда не существует. Согласно одним взглядам, гастрюляция происходит благодаря неравномерному росту клеток в разных частях зародыша. Л. Румблер (1902) объяснял процесс гастрюляции изменением формы клеток внутри и снаружи бластулы. Он считал, что клетки имеют клиновидную форму, внутри бластулы шире, а снаружи уже.

Существуют взгляды, что гастрюляцию может вызывать резкая интенсивность поглощения воды отдельными клетками. Но наблюдения показывают, что эти различия очень невелики.

И. Гольтфрегер (1943) считал, что анимальный полюс бластулы прикрыт тончайшей пленкой (coat) и поэтому клетки связаны в единую массу. Клетки вегетативного полюса не связаны между собой, имеют бутылковидную форму, удлиняются и втягиваются внутрь. В передвижении клеток могут играть роль степень слипания и характер межклеточных пространств. Существует также мнение, что клетки могут передвигаться благодаря их способности к амебoidalному движению и фагоцитозу.

2. Способы образования мезодермы

В процессе гастрюляции на поверхности зародыша образовалась

эктодерма. Материал, который погрузился внутрь зародыша, только у кишечнополостных представляет собой чистую энтодерму. У всех высших систематических групп животных этот материал содержит еще и материал мезодермы. У высших позвоночных животных трехслойное строение зародышей возникает уже в процессе гаструляции, а у низших хордовых и у всех других типов в результате собственно гаструляции образуется двухслойный эмбрион.

Образование третьего зародышевого листка в процессе эмбрионального развития животных осуществляется четырьмя способами: телобластическим, энтероцельным, эктодермальным и смешанным.

У многих беспозвоночных животных (первичноротые) мезодерма образуется из двух клеток – *телобластов*. Эти клетки обособляются рано, еще на стадии дробления. В процессе гаструляции телобласты располагаются на границе между экто- и энтодермой, начинают активно делиться, и образующиеся при этом клетки врастают тяжами между наружным и внутренним листками, образуя мезодерму. Такой способ образования мезодермы называется *телобластическим*. В дальнейшем, вследствие расслаивания клеток мезодермы, образуется вторичная полость тела – *целом*.

При *энтероцельном* способе мезодерма образуется в виде карманообразных выростов по бокам энтодермы после гаструляции. Эти выпячивания располагаются между экто- и энтодермой, образуя третий зародышевый листок. Полость мешковидных выростов является целомом. Такой способ образования мезодермы характерен для иглокожих, ланцетника.

У пресмыкающихся, птиц, млекопитающих и человека мезодерма образуется из эктодермы во время второй фазы гаструляции. В течение первой фазы образуется экто- и энтодерма путем деляминации. Во время второй фазы наблюдается иммиграция клеток эктодермы в пространство между экто- и энтодермой. Эти клетки и образуют третий зародышевый листок – мезодерму. Этот способ образования мезодермы называется *эктодермальным*.

У земноводных наблюдается *смешанный*, или переходный, способ образования мезодермы. У них мезодерма формируется в процессе гаструляции одновременно с экто- и энтодермой, и в ее образовании принимают участие оба зародышевых листка.

3. Нейруляция. Закладка осевых органов

Вслед за стадией гаструляции у зародышей всех позвоночных без существенного перерыва наступает стадия *нейруляции*. В этот период формируются осевые органы позвоночных, образующие основу их строения: нервная трубка (отсюда и название данной стадии развития), хорда и мезодермальные сомиты. Одновременно с этим идет превраще-

ние первичной кишки во вторичную.

Нервная трубка как зачаток ЦНС формируется на стадии нейрулы из эктодермы. Клетки эктодермы, расположенные над хордой, образуют *медуллярную*, или нервную пластинку. По бокам ее образуются 2 *нервных валика* (сначала на переднем конце, а затем распространяются назад). Пластинка прогибается, и образуется *нервный желобок*. Затем нервные валики смыкаются, и образуется нервная трубка.

У бесчерепных (ланцетник) нервная трубка на всем протяжении одинакова, она превращается в спинной мозг. У позвоночных и человека передний отдел нервной трубки образуется позднее за счет смыкания более высоких нервных валиков, вследствие чего он оказывается расширенным и из него впоследствии развиваются мозговые пузыри, а затем головной мозг.

Хорда и мезодерма. В процессе нейруляции клетки мезодермы образуют 4 скопления, которые дают начало следующим эмбриональным зачаткам: хорда (спинная струна), сомиты (сегментированная мезодерма), нефротомы (сегментные ножки), спланхнотомы (несегментированная мезодерма).

Хорда располагается между энтодермой и нервной трубкой и имеет вид нерасчлененного сплошного клеточного тяжа. У большинства хордовых и у человека она существует лишь у зародышей. На протяжении всей жизни хорда сохраняется у аппендикулярий, ланцетника, круглоротых и некоторых рыб (цельноголовые, осетровые, двоякодышащие).

Сомиты – это скопление клеток мезодермы по бокам от хорды. Этому эмбриональному зачатку свойственна метамерия, т.е. расчленение на сегменты вдоль оси тела. Это характерный признак всех хордовых животных. Впоследствии центральная часть сомита дифференцируется в *миотом* (мышечный листок), из которого впоследствии образуется поперечно-полосатая мышечная ткань скелетного типа. Часть сомита, прилегающая к хорде и нервной трубке, называется *склеротом* (скелетный листок), из него образуется осевой скелет и скелет конечностей. Верхнебоковая часть сомита, прилегающая к эктодерме, называется *дерматом* (кожная пластинка), в последующем он дает основу кожи.

Спланхнотомы расщепляются на 2 листка: *париетальный* (наружный, пристеночный), который прилегает к эктодерме, и *висцеральный* (внутренний) – прилегает к энтодерме. Пространство между париетальным и висцеральным листками спланхнотома представляет собой вторичную полость тела (целом).

Нефротомы – некоторое время связывают между собой сомиты и спланхнотом, но скоро эта связь прерывается. Впоследствии нефротомы участвуют в образовании почечных канальцев.

В процессе образования многослойного зародыша последовательно формируются 3 полости: *бластоцель*, *гастроцель* и *целом*. После об-

разования гастроцеля и целома в процессе гастрюляции и нейруляции бластоцель либо сливается с гастроцелем (у амфибий), либо настолько уменьшается, что приобретает вид узких щелей, которые преобразуются в полости кровеносной системы. Гастроцель в процессе развития превращается в полость кишечника, а целом является вторичной полостью тела.

4. Производные зародышевых листков

С момента возникновения зародышевых листков их клеточный материал специализируется в направлении образования определенных эмбриональных зачатков, а также разнообразных тканей и органов. Уже на стадии образования зародышевых листков наблюдаются различия в их клеточном составе. Так, клетки эктодермы всегда меньше по размерам, более правильной формы и делятся быстрее, нежели клетки энтодермы.

Различия, возникающие в процессе эмбриогенеза в первично однородном материале, а также между клетками зародышевых листков, называются *дифференцировкой*. Это заключительный этап эмбриогенеза.

Большую роль в дифференцировке клеточного материала играют первичные организаторы, или индукторы. *Индукторы* – это химические вещества, которые выделяются группами клеток и влияют на другие группы клеток, изменяя их путь развития. В результате дифференцировки зародышевых листков образуются различные органы и ткани. При исследовании этих процессов у разных животных было установлено, что судьба каждого зародышевого листка у всех многоклеточных, как правило, одинакова.

Рассмотрим производные зародышевых листков у позвоночных животных и человека.

Эктодерма в процессе развития дает следующие эмбриональные зачатки: нервную трубку, ганглиозную пластинку, плакоды (локальные утолщения эктодермы), эктодерму кожи, внезародышевую эктодерму.

Из этих зачатков возникают различные ткани и органы.

Из *нервной трубки*: нейроны и макроглия головного и спинного мозга, хвостовая мускулатура зародышей амфибий, сетчатка глаза.

Из *ганглиозной пластинки*: нейроны и макроглия ганглиев соматической и вегетативной нервной систем, макроглия нервов и нервных окончаний, хроматофоры низших позвоночных, птиц и млекопитающих, адреналовые клетки, мозговой слой надпочечников, скелетные закладки челюстной, подъязычной, жаберных дуг, хрящей гортани, а также эктомезенхима.

Из *плакод*: нейроны и макроглия некоторых ганглиев головы, органы равновесия, слуха, хрусталик глаза.

Из *кожной эктодермы*: эпидермис кожи и его производные (кож-

ные железы, волосы, ногти и т.д.), эпителий слизистых оболочек преддверия ротовой полости, влагалища, прямой кишки и его железы, зубная эмаль, мышечные волокна волосяных сумок, радужная оболочка глаза.

Из *внезародышевой эктодермы*: эпителий амниона, хориона и пупочного канатика, а у зародышей пресмыкающихся и птиц – эпителий серозной оболочки.

Энтодерма в процессе развития образует следующие эмбриональные зачатки: кишечную энтодерму и желточную энтодерму.

Из этих зачатков развиваются ткани и органы.

Из *кишечной энтодермы*: эпителий желудочно-кишечного тракта и желез (печень, поджелудочная железа, слюнные железы), эпителий органов дыхания и их желез.

Из *желточной энтодермы*: эпителий желточного мешка.

Мезодерма в процессе эмбрионального развития дает следующие эмбриональные зачатки: хордальный зачаток, сомиты (дерматом, миоцитом, склеротом), нефротомы, вольфовы (мезонефрические) каналы, мюллеровы (парамезонефрические) каналы, спланхнотом, мезенхиму, выселяющаяся из спланхнотома, внезародышевую мезодерму.

Из этих зачатков развиваются различные органы и ткани.

Из *хордального зачатка*: хорда (у низших хордовых – на всю жизнь, а у позвоночных затем заменяется скелетогенными тканями).

Из *дерматома*: соединительнотканная основа кожи.

Из *миотома*: поперечно-полосатая мышечная ткань скелетного типа.

Из *склеротома*: скелетные ткани (хрящевая и костная).

Из *нефротома*: эпителий почек, мочевыводящих путей.

Из *вольфовых каналов*: эпителий семявыносящих путей.

Из *мюллеровых каналов*: эпителий яйцеводов, матки, первичный эпителиальный покров влагалища.

Из *спланхнотома*: целомический эпителий (мезотелий), корковый слой надпочечников, мышечная ткань сердца, фолликулярный эпителий половых желез.

Из *мезенхимы, которая выселяется из спланхнотома*: кровь, соединительная ткань, сосуды, гладкая мышечная ткань полых внутренних органов и сосудов.

Из *внезародышевой мезодермы*: соединительнотканная основа хориона, амниона, желточного мешка.

Образование некоторых эмбриональных зачатков происходит раньше формирования зародышевых листков. К ним относятся *трофобласт* и *гонобласт*. Трофобласт у плацентарных млекопитающих и человека образуется еще при дроблении. Гонобласт (половой зачаток) также возникает до образования 3-х зародышевых листков и поэтому не может быть производным какого-либо из них.

Современные методы исследования эмбрионального процесса позволили установить, что зародышевые листки не имеют значения примитивного органа и не повторяют какую-то стадию филогенетического развития. Их следует рассматривать как материал определенного комплекса будущих органов, которые находятся на одном уровне развития и морфологически сходны. Процесс образования зародышевых листков означает определенную стадию в развитии органов, которую проходит подавляющее большинство животных.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие зародышевые листки возникают в процессе гастрюляции?
2. Основные способы гастрюляции, их характеристика.
3. Охарактеризуйте способы образования мезодермы. Что такое целом?
4. Опишите процесс закладки осевых органов у хордовых животных.
5. Как происходит дифференциация мезодермы?
6. Какие органы и ткани возникают в процессе развития из эктодермы, энтодермы, мезодермы?

ЛИТЕРАТУРА

Основная

Белоусов, Л.В. Основы общей эмбриологии / Л.В. Белоусов. – М.: МГУ, 1993.

Голиченков, В.А. Эмбриология / В.А. Голиченков, Е.А. Иванов, Е.Н. Никерясова. – М.: Academia, 2004.

Голиченков, В.А. Практикум по эмбриологии / В.А. Голиченков, М.Л. Семенова. – М.: Academia, 2004.

Лешко, А.А. Биология индивидуального развития: практикум / А.А. Лешко, Г.А. Лешко. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009.

Маслова, Г.Т. Биология развития: ранние стадии: курс лекций / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2009.

Маслова, Г.Т. Биология развития: основы сравнительной эмбриологии: курс лекций / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2009.

Токин, Б.П. Общая эмбриология / Б.П. Токин. – М.: Высш. школа, 1987.

Дополнительная

Алмазов, И.В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И.В. Алмазов, Л.С. Сутулов. – М.: Медицина, 1978.

Антипчук, Ю.П. Гистология с основами эмбриологии / Ю.П. Антипчук. – М.: Просвещение, 1973.

Белоусов, Л.В. Основы общей эмбриологии / Л.В. Белоусов. – М., 2005.

Волькович, Э.И. Общая и медицинская эмбриология / Э.И. Волькович и [др.]. – Ростов н/Д: Феникс, 2008.

Дондуа, А.К. Биология развития / А.К. Дондуа. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – Т. 1, 2.

Иванова-Казас, О.М. Практикум по эмбриологии / О.М. Иванова-Казас. – Л., 1986.

Кноррэ, Б. Краткий очерк эмбриологии человека / Б. Кноррэ. – М.: Медицина, 1967.

Лешко, А.А. Общая гистология с основами эмбриологии / А.А. Лешко, Г.А. Лешко. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2008.

Мануилова, Н.А. Гистология с основами эмбриологии / Н.А. Мануилова. – М.: Просвещение, 1973.

Маслова, Г.Т. Краткий атлас по биологии индивидуального развития (с приложением CD) / Г.Т. Маслова, А.В. Сидоров. – Минск: БГУ, 2008.

Новиков, А.И. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии / А.И. Новиков, Е.С. Святенко. – М.: Просвещение, 1984.

Рябов, К.П. Гистология с основами эмбриологии / К.П. Рябов. – Минск: Вышэйшая школа, 1990.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ	4
ГАМЕТОГЕНЕЗ. МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ГАМЕТ ...	13
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ПАРТЕНОГЕНЕЗ	28
ДРОБЛЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ БЛАСТУЛ	35
ГАСТРУЛЯЦИЯ. НЕЙРУЛЯЦИЯ. ОБРАЗОВАНИЕ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ	41
ЛИТЕРАТУРА	49

Учебное издание

ЛЕШКО Александр Антонович
КОХАНСКАЯ Светлана Петровна
ЛЕШКО Галина Аркадьевна

**БИОЛОГИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ:
РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ**

Методические рекомендации

Технический редактор	<i>Г.В. Разбоева</i>
Корректор	<i>Ф.И. Сивко</i>
Компьютерный дизайн	<i>Т.Е. Сафранкова</i>

Подписано в печать 22.12.2011. Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 2,96. Уч.-изд. л. 2,86. Тираж 65 экз. Заказ 143.

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

ЛИ № 02330 / 0494385 от 16.03.2009.

Отпечатано на ризографе учреждения образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.