

Лекция 1

Введение. Предмет и методы изучения БИР.

Биология индивидуального развития – область науки, изучающая закономерность организмов. Предметом изучения БИР являются:

Предзародышевый период развития – формирование половых клеток

Зародышевый период развития – от оплодотворения до выхода

Постэмбриональный период – развитие после рождения, метаморфоз личности

Так же в области рассмотрения современной БИР находятся такие проблемы, как регенерация, бесполое и вегетативное размножение, уродливые патологические.

Биология развития является интегральной наукой о развитии многоклеточных организмов, включающей в качестве составных частей описательную, экспериментальную и сравнительную эмбриологию, молекулярную биологию и генетику развития, а также вопросы эволюции геномов и отдельных генов многоклеточных в связи с преобразованиями развивающихся форм и структур. Биология развития изучает не только ранние этапы развития яйца, но также формирование личинок с прямым развитием или метаморфозом, постнатальное развитие, а также болезни развития.

Основные методологические подходы в биологии развития. Они достигаются благодаря широкому и комплексному применению методов исследования: 1) экспериментальной эмбриологии (умерщвление, удаление, трансплантация частей зародыша и зачатков тканей или отдельных клеток); 2) культивирование эмбриональных стволовых клеток, клеточных линий (их маркировка) зачатков тканей и органов с целью прослеживания их судьбы в дальнейшем развитии; 3) генетических, молекулярно-генетических и молекулярно-биологических методов, включая методы переноса генов, их

частей, получения трансгенных и нокаутированных животных; 4) компьютерные методы (*in silico*) моделирование развития.

Экспериментальная биология 19-20 веков как провозвестник современной биологии развития. От наблюдения к эксперименту, от экспериментов с бластомерами, тканями и органами к экспериментам со специализированными клетками и макромолекулами. От клонирования генов к клонированию животных. Генотерапия и клонирование эмбриональных стволовых клеток на службе у медицины будущего.

Эмбриология – наука об индивидуальном развитии организма. В переводе с греческого языка *embrio* (в оболочках) – означает зародыш или утробный плод. Т. о. эмбриология это наука о закономерностях образования и развития зародыша.

В зависимости от задач и методов исследования внутриутробного развития различают:

- описательную эмбриологию
- сравнительную эмбриологию (изучение зародыша путем сопоставления различных видов животных)
- эволюционную эмбриологию (развитие организмов для выяснения закономерностей онтогенеза)
- биохимическую эмбриологию (направление, изучающее биохимические аспекты развития зародыша)
- гистологическую эмбриологию (изучение процессов развития на тканевом и клеточном уровнях)
- экспериментальную эмбриологию (изучение эмбриогенеза в условиях эксперимента путем искусственного перемещения клеток и тканей, изменения материала эмбриональных зачатков для целенаправленного воздействия на него)
- медицинскую эмбриологию (изучение закономерностей эмбрионального развития человека, а также причин нарушений развития и возникновения

пороков развития, влияния факторов внешней среды на эмбриогенез, механизмы регуляции эмбриогенеза.)

В последние десятилетия на стыке эмбриологии с цитологией, генетикой и молекулярной биологией возникла БИР – наука, изучающая причинные механизмы и движущие силы онтогенеза растений и животных. БИР это новый этап в изучении закономерностей онтогенеза. Она возникла на основе синтеза эмбриологии, молекулярной биологии, гистологии, биохимии, цитологии, иммунологии и др. Но в отличие от этих наук, которые изучают статические и циклические процессы (т.е. неизменные и необратимые) - БИР это наука, изучающая становление процессов развития сложных и совершенных природных систем.

Каждый живой организм в процессе индивидуального развития от зачатия до смерти проходит следующие этапы:

- Формирование фенотипа
- Период активного функционирования
- Период инволюционных возрастных изменений

Все многоклеточные организмы на первом этапе онтогенеза проходят 2 стадии:

1. Стадии эмбрионального развития, которая начинается моментом оплодотворения и заканчивается выходом и яйцевых оболочек, т.е. рождением
2. Стадия постэмбрионального развития. У человека стадия эмбрионального развития или стадия эмбриогенеза делится на 3 периода, которые называются акушерскими периодами эмбриогенеза:
 - 2.1. Начальный период – I-ая неделя эмбрионального развития
 - 2.2. Зародышевый (эмбриональный) период – 2-8-я недели эмбрионального развития
 - 2.3. Плодный (фетальный) период – 9-40-я неделя эмбрионального развития

В акушерстве зародышем или эмбрионом называется организм в течение первых 8-ми недель развития, а начиная с 9-ой недели – плодом.

Существует также **эмбриологическая периодизация эмбриогенеза**:

1. Стадия оплодотворения – с образованием одноклеточного зародыша – зиготы.
2. Стадия дробления – с образованием многоклеточного зародыша – бластулы.
3. Стадия гаструляции – с образованием гаструлы, образованием зародышевых листков и комплекса осевых зачатков органов.
4. Стадии гистогенеза и органогенеза – с образованием тканей и органов из зародышевых листков.
5. Стадия системогенеза – формирование систем организма.

Таким образом, начальный период эмбриогенеза (I-ая неделя развития включает стадии оплодотворения и дробления), зародышевый период (2-8-я неделя) – гаструляцию, гистогенез, органогенез и образование внезародышевых (проvisorных органов). В плодном периоде (9-40 недель) продолжаются процессы гистогенеза, органогенеза и системогенеза, которые у человека завершаются в постэмбриональном периоде.

Жизнь человека начинается с момента слияния двух половых клеток, мужской и женской, при этом образуется новая клетка - зигота. В ее ядре объединяются 23 материнские и 23 отцовские хромосомы.

Они являются носителями наследственной информации, которая будет управлять всем ходом индивидуального развития организма человека. В течение некоторого времени (от 15 мин до нескольких часов) новый организм остается одноклеточным, затем начинается дробление зиготы. На этом этапе все клетки зародыша плотно прилегают друг к другу, он становится похожим на тутовую ягоду (лат. тутовая ягода - *morus*) и называется морулой. В течение недели морула продвигается по маточной трубе в полость матки, к концу недели внутри зародыша состоящего из

множества клеток появляется полость, наполненная жидкостью, и он превращается в пузырек – бластулу. Внутренняя масса клеток образует узелок – эмбриобласт, который дает начало развитию эмбриона. Наружный слой клеток – трофобласт в дальнейшем даст начало плаценте.

К концу первой недели зародыш полностью расходует весь питательный материал, который был в яйцеклетке и начиная прикрепляться к стенке матки, чтобы получить все необходимое из организма матери. Процесс прикрепления зародыша к стенке матки – имплантация – осуществляется за счет наружных клеток зародыша (трофобласта), которые, разрастаясь, формируют плаценту. На протяжении всего периода внутриутробного развития через плаценту, плод получает необходимые питательные вещества и кислород. Одновременно с плацентой формируется пуповина, по ее кровеносным сосудам кровь зародыша течет к плаценте. Между зародышем и окружающей его оболочкой находятся околоплодные воды. Всасываясь и образуясь вновь, они способствуют обмену веществ зародыша, а также охраняют его от неравномерного давления стенок матки.

В течение второй недели после оплодотворения клетки зародышевого узелка – эмбриобласта разделяются на 2 слоя, на 3-ей неделе между ними появляется третий слой. Это так называемые зародышевые листки, из которых впоследствии будут развиваться строго определенные органы и ткани, они закладываются в виде трубок – кишечная, нервная. Вдоль спинной стороны зародыша закладывается хорда, на основе которой в дальнейшем формируется позвоночник. Эти органы идут вдоль оси тела и называются осевыми.

В середине третьей недели возникают первые кровеносные сосуды, затем формируется сердце, у 23-х суточного зародыша оно имеет форму трубки. К концу первого месяца функционирует артериальная и венозная системы.

На втором месяце эмбриональной жизни из клеток наружного зародышевого листка закладывается спинной и головной мозг. Из наружного листка образуются также органы чувств, кожный покров, и придатка кожи (волосы, ногти). Клетки среднего зародышевого листка идут на образование скелета, скелетных мышц, внутренних органов, сердца и сосудов. Клетки внутреннего зародышевого листка образуют выстилку органов пищеварительной системы, эпителий печени и поджелудочной железы. На 5-6-ой неделях внутриутробного развития развиваются конечности, формируется лицо. На 7-ой неделе начинается окостенение скелета.

На третьем месяце внутриутробной жизни начинают функционировать мышцы, и плод делает первые движения. С 9-12-ую неделю плод обретает пол – формируются наружные половые органы. На 9-ой неделе у мальчиков формируются половые железы. У девочек этот процесс начинается несколько позже. В конце третьего месяца с помощью УЗИ можно определить пол ребенка. Половую принадлежность можно определить еще на стадии бластоциста. Впервые 4-х дневная бластоциста человека была описана отечественным эмбриологом Хватовым в первой половине 20 века, и был установлен ее пол по наличию XX хромосом. Это открытие вошло в историю эмбриологии под названием «крымской девочки».

На 4-ом месяце происходит быстрый рост плода, что связано с развитием скелета и значительным развитием органов брюшной полости. Функционирует красный костный мозг (с 5-20 неделю основным органом кроветворения являлась печень). Начинают функционировать почки, которые к концу 4-ого месяца выделяют мочу.

Происходит формирование коры головного мозга, появляются борозды и извилины. К нервной регуляции присоединяется эндокринная. К 16-ой неделе функционирует гипофиз, устанавливается его связь с гипоталамусом.

В начале 5-ого месяца мать впервые ощущает движения плода, продолжает развиваться ЦНС, функционируют практически все эндокринные

железы, начинает функционировать селезенка как кроветворный орган. К концу 5-ого месяца длина плода достигает 20-25 см, а масса 250-350 гр.

К 6-му месяцу хорошо сформированы все отделы пищеварительной системы плода. Печень начинает синтезировать гликоген, кроветворные функции переходят к красному кроветворному мозгу. В 6 месяцев начинает формироваться интеллект, ребенок слышит множество звуков и активно реагирует на них. Установлено, что основные характеристики мозга зависят не только от наследственности, но и от качества контактов плода с окружающей средой. Отрицательные эмоции – страх, испуг, негативизм по отношению к будущему ребенку передается плоду от матери в виде соответствующих гормонов и может оказать непредсказуемое влияние на его интеллект.

В 7 месяцев появляется мимика – выражение плача, гнева, крика, удовольствия. В этот период плод способен к самостоятельной жизни вне организма матери. Но он еще мал – его рост 35,5, масса тела 1300 гр. 8-ой месяц помогает стать ему больше, а на 9-ом его тело принимает окончательный вид. К моменту рождения ребенок уже имеет немалый житейский опыт и знает и умеет достаточно много.

В Римской национальной библиотеке хранится книга, изданная в 18 в. «История гипотез о происхождении человека», в которой сказано, что в формировании различных взглядов на развитие организмов принимали участие свыше 18 тыс. естествоиспытателей – медиков, биологов и философов. Первые упоминания о происхождении человека встречаются в Книге жизни древних индусов, которые считали, что для возникновения жизни необходимы 4 стихии: огонь, вода, земля, воздух. Избыток мужского начала дает жизнь мальчику, женского – девочке. Все твердые части у зародыша от отца, мягкие - от матери. Но несмотря на мистические и наивные взгляды на происхождение человека, даже древние греки были

твёрдо убеждены, что сознание и разум у ребенка формируются с 4-ого месяца внутриутробной жизни.

Первые наиболее верные представления об эмбриогенезе человека были сформированы Гиппократом и его современником Аристотелем в IV в. до н. э. Но Гиппократ ошибочно считал, что в половых клетках содержатся структуры в уже готовом виде, тогда как Аристотель представлял развитие зародыша как процесс, осуществляющийся путем последовательных преобразований от одной стадии к другой. Первый взгляд называется преформистским (от лат. *preforme* – заранее образовать); второй – эпигенезом (*epigenesis* – образование после). Приверженцами теории эпигенеза были Гален (I в. н. э.), Авиценна (I-II в. н. э.) В эпоху средневековья вплоть до 17 в. господствовала теория Самозарождения всего живого (Например: мышей – из муки и тряпок, мух – из мяса, человека – из спермы помещенной в лошадиный желудок и т. д.)

Только в 17 в. английский придворный врач Вильям Гарвей опроверг теорию самозарождения жизни. Имея уникальную по тем временам возможность препарировать животных он доказал свою теорию – “все” живое – из яйца, при этом не одна часть будущего плода не существует в яйце актуально, а только “потенциально”, т. е. он был эпигенетиком.

Несмотря на абсурдность, – преформизм просуществовал вплоть до наших дней, т. к. у эпигенетиков не хватило аргументов доказать, что зародыш формируется постепенно, а не заложен в яйце в готовом виде.

Новая эпоха развития эмбриологии началась в 18 в. в России, во времена петровских реформ. Толчком послужило создание знаменитой Кунсткамеры из необычных экспонатов животных и человека на разных стадиях развития. Именно в этой коллекции были впервые собраны все стадии развития зародыша от первых дней зачатия до рождения. Фундамент современной эмбриологии был заложен ученым-эмбриологом Петербуржцем А.Н. Вольф в его труде “Теория зарождения”, в котором он обосновал, что

развитие жизни происходит под действием внутренних сил. Так появился виталистический взгляд на происхождение жизни (витализм – жизненная сила). Его последователь – Пандер обосновал стадии 3-х зародышевых листков, которые проходят в своем эмбриональном развитии все животные. Отечественный эмбриолог Бэр в своей “Истории развития животных” впервые установил 3 формы дифференцировки – образование зародышевых листков, образование клеток и образование полостей.

Уже в 19 в. Мечников и Ковалевский доказали единство происхождения позвоночных и беспозвоночных. На примере развития насекомого и ланцетника они доказали, что зародышевое развитие всех многоклеточных от кишечнополостных до хордовых идет одинаково, тем самым, подтвердив верность эволюционной теории Дарвина.

Одновременно в Германии Геккель и Мюллер, работая независимо друг от друга, пришли к заключению, что у каждого зародыша можно найти признаки, воспроизводящие состояние предков. Т. о. был сформулирован биогенетический закон Мюллера-Геккеля о принципе повторяемости: онтогенетическое развитие вида должно отражаться в филогенезе его индивидуального развития, а индивидуальное развитие зародыша есть сжатое, сокращенное повторение филогенетического развития.

Иными словами онтогенез повторяет в краткой форме филогенез. Так было положено начало эволюционной эмбриологии. Дальнейшая разработка биогенетического закона была продолжена в начале 20 в. А.Н. Северцевым, который сформулировал теорию филэмбриогенеза. Согласно этой теории эволюционный процесс совершается не путем накопления изменений признаков взрослых животных, как считал Ч. Дарвин и Э. Геккель, а путем суммирования изменений, появляющихся у зародышей. Иными словами, перемена в условиях существования данного вида животных является стимулом к изменению его организации, характер же изменений среды, количественное и качественное соотношение между изменением среды и

морфофункциональными изменениями организма определяет направление, в котором будет происходить эволюция изменяющегося вида в данную эпоху. Вплоть до 20 в. эмбриология была относительной наукой и только с развитием микроскопической техники становится. Техники становятся экспериментальной. Начало экспериментальной эмбриологии было положено Вильгельмом Ру, который, изучая развитие половинок зародышей, пришел к выводу, что эмбриональное развитие характеризуется самодифференцировкой и зависит от взаимодействия его различных частей, от факторов внешней и внутренней среды.

В 19 в. появляется самостоятельное направление – эмбриология человека. Самый ранний 12-ти дневной зародыш человека (на стадии бластоцисты) был изучен ученым Бэра и немецким эмбриологом Рейхертом. Уже в 1910 г. был издан первый учебник по эмбриологии человека американским эмбриологом Франклином Моллом. За 25 лет до издания книги он начал создавать коллекцию зародышей человека, позднее ставшей частью современной коллекции Института Карнеги в Вашингтоне. В настоящее время она насчитывает свыше 600 экземпляров – это нормальные зародыши человека на серийных срезах. Сделанные в 3-х плоскостях указанием стадии развития и автора его. Коллекция Карнеги постоянно пополняется. В сводках выходящих из ИК вымогают зародышей человека из различных лабораторий мира.

Для современного периода развития эмбриологии характерно развитие экспериментальной эмбриологии и изучение тератогенеза (воздействие повреждающих факторов на плод) т. е. Стремление использовать теоретические достижения эмбриологии в практике.

1. Методы эмбриологического исследования:
2. наблюдение за живыми зародышами с применением кино- и видеосъемки (используется в основном в эксперименте). Для этого применяется специальная микрофотоустановка, соединяющаяся с термокамерой, в

которой развивается зародыш. Данный метод позволяет проследить и уточнить динамику изменения формы и размеров зародышей в процессе развития.

3. метод изучения фиксированных срезов зародышей с помощью световой и электронной микроскопии – позволяет анализировать тканевые и внутриклеточные изменения в динамике развития частей зародыша.

4. метод маркировки позволяет изучать перемещение клеток в развивающемся зародыше.

5. методы микрохирургии:

- трансплантация как разновидность микрохирургии используется для выявления путей миграции клеток и источников развития тканей.

- Эксплантация – иссечение небольшого участка зародыша и выращивание его в искусственной среде. С помощью этого метода можно получать информацию об источниках развития тканей из данного участка зародыша и выявлять гистогенетические закономерности развития.

- Трансплантация ядер – метод получения генетической копии особи. Например, пересадка ядер из клеток эпителия кишки головастика шпорцевой лягушки в яйцо, ядро которого было инактивировано ультрафиолетовым лучом, привела к появлению новых особей (опыты Ж. Гердон). Данные опыты заложили основу клонирования высших позвоночных и способствовали появлению (в 1997 г.) знаменитой овцы Долли. Подобные эмбриологические эксперименты убедительно показали, что ядра соматических клеток содержат полный набор информации для развития нового организма.

Новейшим достижением экспериментальной эмбриологии явилась разработка метода экстракорпорального оплодотворения.

Пересадка зародышей, зачатых в пробирке, в матку составляет основу лечения бесплодных браков. В 1973 г. Л. Шеттлз (США) извлек предовулярную яйцеклетку из яичника бесплодной женщины и

оплодотворил ее сперматозоидами мужа. Так было положено начало технике пересадки зародышей человека с целью лечения бесплодия. Но только в 1978 г. в Великобритании в результате успешной пересадки в матку бесплодной женщины зародыша человека на стадии 8 бластомеров после 2,5 суток культивирования (Р. Эдвардс и П. Стептоу) родился путем кесарева сечения первый в мире «пробирочный» ребенок весом 2700 г – Луиза Браун.

Лекция 2

1. Предмет и название науки

Приступая к изучению курса биологии индивидуального развития, студент должен, прежде всего, дать определение предмета, уяснить его положение среди других биологических.

Со времени становления биологии как науки одной из важнейших ее задач было познание закономерной развития живых существ. Развитие, как заметил еще Ч. Дарвин, является удивительной загадкой естественной истории. биология индивидуальный развитие наука

Представьте себе, из одной единственной клетки (зиготы), в ходе развития, постепенно и последовательно формируется сложнейший организм, состоящий из многих млрд. клеток различных по строению и функциям.

Становлением и развитием объективных процессов, лежащих в основе развития, занимается эмбриология - наука о зародышевом развитии. Однако, современный уровень развития биологических наук значительно расширил наши представления о содержании предмета эмбриологии. Эмбриология изучает не только закономерности зародышевого развития, но и предзародышевого и послезародышевого развития. Этот широкий круг вопросов выходит за пределы понятия эмбриологии, как науки о зародышевом развитии. Точнее определить ее как науку об индивидуальном развитии организмов или об онтогенезе.

В последние годы эта наука о процессах индивидуального развития - процессах еще далеко не познанных стала одним из самых интенсивных участков биологических исследований во всем мире. В эту область знания устремились биологи самых разных специальностей - генетики, цитологии, биохимики, физиологи и молекулярные биологи. Это открыло путь к сближению ранее разобщенных биологических дисциплин и дало новые возможности для углубленного и всестороннего изучения процессов развития.

Все выше изложенное и позволило в последние годы дать разделу, занимающемуся изучением закономерностей индивидуального развития, новое более емкое название - биология индивидуального развития. Однако, ключевой наукой, которая легла в основу биологии индивидуального развития, является эмбриология. Поэтому многие биологи и сейчас пользуются термином эмбриология, хотя и вкладывают в него более широкое содержание, характерное для биологии индивидуального развития.

При изучении, изложенного выше, может возникнуть вопрос, чем же отличается эта наука от других биологических наук?

Биология индивидуального развития в противовес биохимии, физиологии и цитологии изучает в основном необратимые (ациклические) процессы онтогенеза. Выделяют три основных категории ациклических процессов - клеточную дифференцировку, рост и морфогенез (формообразование). Клеточная дифференцировка определяется как ациклическое изменение химического состава и внутренней структуры. В более широком смысле под дифференцировкой можно понимать возникновение любых различий между частями, ранее по этому признаку неразличимыми. Рост определяется как необратимый процесс поступательного увеличения массы или размеров организма. Морфогенез - ациклическое изменение формы организма или его части.

Таким образом, биологию индивидуального развития можно определить как науку о закономерностях клеточной дифференцировки, роста и формообразования в онтогенезе.

2. Основные понятия об индивидуальном развитии

Индивидуальное развитие (онтогенез) условно можно разделить на два периода: эмбриональный (зародышевый) и постэмбриональный (послезародышевый), индивидуальное развитие предшествует предзародышевый период. В каждом из них развитие характеризуется своими особенностями.

В предзародышевом периоде происходит развитие и формирование половых клеток. В это время в половых клетках происходит уменьшение хромосом вдвое: накопление в цитоплазме женских половых клеток (яйцеклеток) питательных веществ, поляризованное распределение в ней органелл; изменение формы мужских половых клеток (сперматозоидов), обеспечивающих их активное движение. Вследствие всех этих изменений половые клетки (гаметы) приобретают способность к оплодотворению и дают начало новому одноклеточному организму (зиготе).

Эмбриональный период онтогенеза начинается с момента оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом и заканчивается рождением нового организма у живородящих или вылуплением из яйцевых оболочек у яйцекладущих животных. В процессе эмбрионального развития из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) образуется многоклеточный организм с различными тканями и органами. Эмбриональное развитие можно разделить на ряд последовательных этапов или стадий: образование зиготы - дробление и образование бластулы - гаструляция - нейруляция - органогенез и гистогенез.

Необходимо помнить, что в эмбриогенезе параллельно с дифференцировкой идут также процессы интеграции, т.е. объединение частей в одно гармонично развивающееся целое.

Второй постэмбриональный или послезародышевый период онтогенеза начинается с рождения или вылупления и заканчивается старением и смертью. Он характеризуется завершением морфологической и функциональной дифференцировкой нервной и половой системы. К постэмбриональным процессам развития относятся также рост, регенерация, метаморфозы и бесполое размножение.

3. Историческое становление проблемы развития и подходы к ее решению

Приступая к изучению биологии индивидуального развития необходимо обратить особое внимание на историю развития взглядов на сущность индивидуального развития. Это поможет более правильно понимать современные представления о закономерностях индивидуального развития и грамотно решать ее проблемы.

Всю историю учения об онтогенезе до начала XX века пронизывает борьба двух противоположных философских трактовок сущности индивидуального развития организма: преформизм и эпигенез. Преформистские идеи онтогенеза строились на предположении, что в исходной для развития организма клетке предобразованы и преформированы все структуры взрослого организма. Процесс онтогенеза сводится только к росту предобразованных зачатков органов и тканей без дифференцировки.

В противоположность преформизму теория эпигенеза исходит из полного отрицания какой-бы то ни было предопределенности развития, выдвигая положение, что не только структуры и функции организма, но все то, что чем они определяются, возникает заново в процессе индивидуального развития организма как следствие воздействия внешней среды на организм.

По мере становления индивидуального развития как науки и появления новых методов исследования менялось истолкование этих процессов.

Эмбриология в древности

Первые отчетливые знания в области эмбриологии принято связывать с именем Гиппократом. Так, уже в «Гиппократовском сборнике» представляющем собрание сочинений греческих врачей, жившим в V - IV веках до нашей эры, дается не только описание строения и развития человека и птиц, но делается попытка сравнительного анализа развития человека и птиц. Явления развития объяснялись ими теми же причинами, что и неорганического мира. Основной движущей силой развития они считали огонь. На этих рассуждениях лежит явно механистический отпечаток. Врачи древности считали, что зародыш образуется в результате смешения в чреве матери отцовского семени и материнской крови. При этом уточняли, что из семени образуются все внутренние органы, а из крови - мышцы. Врачи древности развивали теорию пангенеза., суть которой заключалась в том, что в природе ничто не может возникнуть заново. В развивающемся организме может происходить только простое увеличение тех частей семени, которые происходят от тела в целом и от важнейших частей материнского организма. Они считали, что части образуются в одно и то же время и растут. Таким образом. Теория пангенеза отрицала всякое развитие. В последствии идеи теории пангенеза вошли в преформистские теории онтогенеза, которые господствовали до конца XVIII века.

Но уже в древности преформистские идеи развития подвергались резкой критике со стороны Аристотеля (IV век до нашей эры). Наблюдения эмбрионального развития птиц привели Аристотеля к выводу, что части развивающегося организма не предобразованы изначально в семени, а возникают путем последовательного новообразования. При этом Аристотель впервые формирует эпигенетический принцип развития. Эта теория эпигенеза сыграла огромную роль в дальнейшем развитии не только эмбриологии, но и всей биологической науки.

Возникшие в античный период две трактовки сущности развития будут волновать научную мысль на протяжении последующих столетий и вокруг,

которых, в разных формах, опираясь на различный фактический материал, сторонники эпигенеза и преформации ожесточенно спорили, эти споры отражали материалистические и идеалистические установки ученых.

Эмбриология в XVII - XIX вв.

Начиная со времени Аристотеля, эмбриология не ознаменовалась никакими достижениями. Сколь незначительным и медленным был прогресс этой науки в течение многих столетий, видно из того, что только в 1600 году появились описания и рисунки развития куриного и человеческого зародышей, принадлежащие Д. Фабрицию.

Новый шаг вперед в познании тайн индивидуального развития удалось сделать лишь после открытия микроскопа.

В середине XVII в. Я. Саммердам исследовал развитие и превращение насекомых и лягушки. В том же столетии А. Левенгук и Гам с помощью микроскопа открыли мужские половые клетки различных животных. М. Мальпиги описал развитие зародыша птиц, начиная с первых часов инкубации. Однако эти исследования привели к усилению преформационного представления о зарождении. В XVIII веке теория преформации получила свое полное завершение. Она стала опираться не только на ошибочные выводы Мальпиги, Саммердама, но и других исследователей, утверждавших, что, рассматривая половые клетки животных под микроскопом, они видели в них миниатюрных зародышей с головой, конечностями и всеми другими органами.

Однако спорным в теории преформации оказался вопрос, в какой из половых клеток, мужской или женской, заложен готовый организм. Одна часть ученых утверждала, что зародыш находится в женской половой клетке (их называли овистами), а другая (анималькулисты) верили, что он заложен в мужской половой клетке. Этот спор продолжался длительное время и надолго затормозил развитие эмбриологии.

Преформистские теории развития XVII - XVIII вв. не отражали объективных процессов развития, эти идеи были ничем иным, как выражением креационизма во взглядах на живую природу. Были в то время и эпигенетические представления индивидуального развития. Однако эти взгляды оставались без внимания. К сторонникам теории эпигенеза причисляют великого английского физиолога У. Гарвея, автора книги «Эпигенез», французского натуралиста Бюффона и других. Однако они не могли противопоставить преформизму ничего, кроме общих рассуждений, а накапливаемый фактический материал не получил должного признания, так как слишком низким был теоретический уровень науки. Следует отметить. Что эпигенетические теории этого периода, хотя и в грубой форме, но отражали процессы развития. Поэтому эпигенетические взгляды данного периода истории учения об онтогенезе были более прогрессивными.

Важнейшей вехой в истории эмбриологии явилась теория развития, сформулированная в 1759 г. Петербургским академиком К.Ф. Вольфом (1734-1794). В своей диссертации под названием «Теория зарождения», он на основе наблюдений над ростом и развитием зародыша курицы, смело выступил против господствующей в то время теории преформации, и обосновал теорию эпигенеза. Исследования по развитию кишечника и других органов куриного эмбриона привели Вольфа к обнаружению, что кишечник, а также зачаток нервной системы представляют собой пласты, которые лишь позже скручиваются в трубки. Другими словами, в процессе развития образуются новые формы. Он показал на фактическом материале новообразования в процессе развития и тем самым дал первый неопровержимый аргумент в пользу эпигенеза. Вольф отмечал, что развитие начинается из бесструктурной субстанции, в которой только после некоторого периода появляются 2пузырьки», дающие начало зародышевым слоям, из которых и развиваются различные органы. Процесс развития, по Вольфу, включает образование новых структур, повышение организации.

Ошибочным в этих выводах является утверждение, что «организованные» части животного возникают из «неорганизованных». Перед нами абсолютный эпигенез. Но, тем не менее, принципы развития высказанные

Вольфом, показали несостоятельность преформистских идей.

К основным заслугам К.Ф. Вольфа можно отнести следующее:

1. Он обосновал теорию эпигенеза.
2. Вольф впервые установил основной принцип образования частей зародыша из листовидных пластов.
3. Он является пионером тератологических исследований, т.е. занимался изучением уродств.

Прогрессивная теория эпигенеза Вольфа получила дальнейшее развитие и обоснование в трудах Петербургского академика К.М. Бэра (1792-1870). Труд Бэра «История развития животных» является одним из классических сочинений по эмбриологии. Бэр является основателем современной эмбриологии. Исследования на зародышах птиц и млекопитающих позволили Бэру обосновать основные принципы эпигенетического развития. Он определяет развитие, как движение от общего к сложному, дифференцированному. Согласно представлениям Бэра, способом осуществления развития являются последовательно развертывающиеся процессы дифференцировки яйцеклетки. Рассматривая развитие как дифференциацию, Бэр возражал против грубого учения о новообразовании (абсолютного эпигенеза Вольфа). Развитие, по мнению, Бэра, связано с преемственностью. «Нигде не образуется нового, которое не было бы связано с ранее образованным - напротив оно примыкает к нему». Поэтому сущность индивидуального развития состоит не в абсолютном новообразовании и не в росте предсуществующих зачатков, а в цепи преобразований. Однако, подчеркивая момент дифференцировки структур в процессе развития, Бэр недооценивал другой весьма сложный момент - интеграцию, объединение дифференцирующих частей организма в одно

целое. Моменты интеграции он относил к проявлению «более общих и высших отношений», которыми считал «господствующую сущность живого» или его идею. Идея по мысли Бэра управляет развитием организма. Эти телеологические взгляды Бэра являются как пример того, насколько было трудно в то время даже корифеям естествознания освободиться от идеалистических взглядов на процессы развития.

Вклад К.М. Бэра в понимание зародышевого развития очень велик, его основные заслуги можно суммировать следующим образом:

1. Он впервые дал полное описание онтогенеза и является основателем современной эмбриологии.

2. Бэр обосновал эпигенетическое представление о развитии в гораздо более глубокой форме, чем это было сделано Вольфом.

3. Он создал учение о зародышевых листках и проследил, что из какого листка развивается.

4. Им сформулирован закон зародышевого сходства.

5. Бэр был первым ученым, увидевшим яйцеклетки млекопитающих и человека.

Творчество Бэра завершает доклеточный и додарвинский периоды в развитии онтогенеза.

Сравнительно-эволюционное направление в эмбриологии

Во второй половине XIX века, благодаря эволюционному учению Дарвина и клеточной теории, учение об индивидуальном развитии было поставлено на подлинно научные рельсы.

Особого внимания этого периода заслуживают работы замечательных русских биологов А.О. Ковалевского (1840-1901) и И.И. Мечникова (1845-1916). Многочисленные сравнительные исследования по развитию беспозвоночных и хордовых позволили Ковалевскому и Мечникову обнаружить общую сходную стадию в развитии - зародышевые листки, через которую проходят почти все многоклеточные организмы. Они

распространили учение о зародышевых листках на все типы животных и тем самым заложили прочную основу в эволюционно-сравнительной эмбриологии.

Особенно важными были исследования А.О. Ковалевского по развитию ланцетника и асцидий, позволившие ему заметить сходство между развитием хордовых и беспозвоночных животных и тем самым доказать кровное родство позвоночных с беспозвоночными и дать эволюционное истолкование единства типов развития животных.

Дальнейшие исследования онтогенеза были направлены на изучение эволюционных вопросов, тесно переплетающихся с гистологическими исследованиями зародышевых листков и возникающих из них органов и тканей.

Особое внимание уделялось вопросам соотношения индивидуального и исторического развития организмов.

Следует отметить, что идеи о взаимосвязи между онто - и филогенезом возникли еще в додарвинском периоде. И.Меккель (1811) отметил в развитии органов у зародышей высших позвоночных стадии, на которых они сходны с окончательно сформированными органами взрослых низших животных. Так, у зародышей птиц и млекопитающих образуются жаберные щели и артериальные дуги, чем зародыши этих животных напоминают взрослых рыб.

К. Бэр (1829), сравнивая развитие некоторых позвоночных, обнаружил, что зародыши их, особенно на ранних стадиях развития, очень сходны между собой.

Ч. Дарвин придавал большое значение явлениям зародышевого сходства различных животных. Закон Бэра Дарвин считал одним из доказательств общности происхождения животного мира.

Под влиянием эволюционной теории Дарвина, работ Меккеля И. Мюллером и Э.Геккелем был сформулирован биогенетический закон (1866).

В формулировке авторов этот закон гласит: «Развитие зародыша есть сжатое, сокращенное повторение развития всей группы форм, возникших из одного общего корня». Иначе онтогенез является кратким и быстрым повторением филогенеза. Согласно этому закону зародыш вышестоящих животных похож на взрослых нижестоящих предков. Этот закон сыграл большую роль в борьбе за дарвинизм.

Однако эмбриологические исследования выявили множество исключений из закона Мюллера-Геккеля. Обнаружены факты, противоречащие универсальности биогенетического закона. Установлено, что многие органы закладываются в онтогенезе животных совершенно не на тех стадиях, на которых они появились в филогенетическом развитии вида. Примером может служить образование мозга и некоторых других органов, которые в онтогенезе высших позвоночных развиваются раньше, чем они появляются в филогенезе. Обнаружились сдвиги и в положении закладок органов. Установлены упущения и сокращения в развитии, обусловленные выпадением целого ряда стадий. Вследствие этих сдвигов и изменений ни одна стадия зародыша не обнаруживает достаточно полного сходства с тем нижшим животным, которому она должна соответствовать. Например, зародыши птиц и человека на стадии закладки жабр совсем не соответствуют строению рыб, от которых они наследовали этот признак. Биогенетический закон, хотя и был орудием борьбы за дарвинизм, противоречил основному положению эволюционного учения о зависимости формообразования организмов от среды, в которой происходит их развитие.

По Геккелю, развитие организма определяется только тем, что ему передается от предков, он провозгласил, что филогения является механической причиной онтогении. Нет смысла, по Геккелю искать объективные, действующие причины процесса развития - его ход полностью обусловлен историческим развитием вида. Поэтому биогенетический закон в

формулировке Геккеля подвергся резкой критике со стороны морфологов, генетиков и представителей экспериментальной эмбриологии.

По-новому поставил вопрос о соотношении между онтогенезом и филогенезом А.Н. Северцов (1866-1935). В 1910 году Северцов выступил с морфологической теорией эволюции, осуществляющейся путем изменения хода онтогенеза.

Исследования изменений, возникающих у зародыша, привели Северцова к выводу о том, что признаки крупных систематических групп возникают путем образования и суммирования отклонений (изменений) в ходе эмбрионального развития. Такие изменения в развитии, имеющие филогенетическое значение, Северцов назвал филэмбриогенезами. Он выделил несколько типов фиоэмбриогенезов. Изменения (филэмбриогенезы), которые возникают вначале зародышевого развития были названы архаллаксисом, изменения возникающие на средних стадиях эмбрионального развития были названы девиацией и, наконец изменения, возникающие на конечных стадиях развития эмбриона, как надставки к конечным этапам развития, называются - анаболией.

Все это свидетельствует о том, что онтогенез не повторяет филогенез, а творит его. Процессы онтогенеза первичны, а ход эволюции вторичен и зависит от них, тогда как Геккель утверждал прямопротивоположное.

Дальнейшим важным шагом в разработке классификации филэмбриогенезов было введение принципов гетерохроний.

Под гетерохронией понимают изменения в сроках закладки, а также в темпах развития органов и систем органов.

В настоящее время теория филэмбриогенеза самой разработанной морфологической концепцией соотношения индивидуального и исторического развития. Однако в изучении в вопросах о взаимоотношении между онто- и филогенезом встречаются большие трудности и разработка его остается пока не завершенной.

Экспериментальное направление в эмбриологии

Сравнительно-эволюционные исследования процессов развития поставили новые вопросы, выходящие за пределы простого описания, хода онтогенеза. Такими явились вопросы о причинах формообразовательных процессов, т.е. процессов, в результате которых происходит усложнение организации развивающегося организма. Ответы на эти вопросы могли дать только экспериментальные исследования.

Поэтому, в конце XIX века все большее число биологов занимается экспериментальным изучением закономерностей индивидуального развития. Возникает экспериментальное направление в эмбриологии под названием «Механика развития». Основателем этого направления был видный немецкий биолог В. Ру (1850-1924).

Задачей «механики развития» было раскрытие причин онтогенеза. Ру считал, что для понимания причин онтогенеза необходимо знание всех компонентов и условий, обеспечивающих жизненный процесс, на базе которого протекает развитие организма. Он пытается определить причины развития как «совокупность» факторов и компонентов, обуславливающих развитие. Следовательно «полная» причина развития по Ру, есть не что иное, как сумма «частных» причин. Для решения этой задачи Ру использовал казуально-аналитический метод, т.е. метод экспериментального расчленения системы на причинно-следственные звенья. Этим методом пытались выяснить все ли причины для развития данной части заключены в ней самой, или же она требует воздействия внешней среды. В первом случае говорили о само-дефференцировке, во втором - о зависимой дифференцировке. Выяснение этих зависимостей осуществлялось путем пересадки зародышевых зачатков органов тому или другому зародышу. Эти исследования позволили Ру обосновать положение, что причинами развития зародыша являются не только внешние условия, но и то, что он несет в себе детерминирующие факторы сохранения и развития. Этими опытами Ру

противопоставляет виталистическим взглядам о созидющем и регулирующем нематериальном начале, материальную организацию «самоопределяющиеся и самоподдерживающиеся системы».

По Ру, факторами, ответственными за формообразование, являются структуры ядра и цитоплазмы зародышевой клетки, а также факторы внешней среды. Однако, отсутствие конкретных представлений о роли ядра в развитии привело к тому, что исследователи того времени, проблему развития сводили только к анализу и выяснению формообразовательных факторов цитоплазмы зародышевой клетки.

Экспериментальное направление получило дальнейшее развитие в работах немецкого биолога Г. Шпемана (1869-1941). Которым было установлено, что участок наибольшей физиологической активности цитоплазмы яйцеклетки идет на образование «первичного организатора» участка верхней губы бластопора гастролы. Многочисленные эксперименты пересадки этого участка позволили установить его влияние на дифференцировку окружающих зачатков развивающегося зародыша. Причинные зависимости между зачатками были вскрыты и при многих других органогенезах.

Особого внимания заслуживают опыты Г. Дриша (1867-1941) по разделению бластомеров зародыша. Он отделил друг от друга два первых бластомера простым встряхиванием и обнаружил, что из каждого бластомера развилась целая личинка без всяких морфологических дефектов. Позже, сходные результаты были получены на множестве других объектов, в том числе и на яйцеклетках лягушки. Такое явление - развитие целого из части было названо Дришем эмбриональной регуляцией. Эмбриональные регуляции поставили под сомнение применимость казуально-аналитического метода к эмбриональному развитию. Действительно, этот метод исходит из возможности однозначного расчленения процессов развития на совершенно определенные причинно-следственные звенья, связанные с определенными

структурами. Однако эмбриональные регуляции показали, что, по крайней мере, на ранних стадиях развития однозначные связи между структурами и тем, что из них разовьется, отсутствуют. Например, из одного бластомера яйца морского ежа в норме получается половина зародыша, а после отделения - целый зародыш. Это показывает, что ни с одной частичкой бластомера еще не связана какая-либо определенная причинно-следственная цепь, т.е. судьба частей зародыша еще не определена. Это затрудняет приложение казуально-аналитического метода к регуляционным процессам.

Несомненно, что применение экспериментального метода исследования было весьма ценным, поскольку позволило обнаружить те явления, которые не могли быть вскрыты описательными методами. За многовековую историю исследования закономерностей развития были вскрыты основные особенности эпигенеза - развитие от факторов среды, наличие причинных зависимостей между структурами и функциями развивающегося организма.

Следует отметить, что в рамках механики развития были направления, которые стремились преодолеть ограниченность этой науки. Так, против такого подхода к решению проблемы развития решительно выступил Д.П. Филатов (1876-1943). Многочисленные исследования Филатова и его учеников по развитию глаза, слухового и обонятельного органов, а также выявленные ранее механикой развития зависимости между структурами развивающегося организма, позволили ему вскрыть широко распространенную в онтогенезе общую закономерность, которую он назвал формообразовательным аппаратом. Под формообразовательным аппаратом Филатов понимал совокупность непосредственно взаимодействующих зародышевых частей, участвующих в создании органов или системы.

В связи с накоплением экспериментальных данных о развитии животных вновь был поставлен вопрос о сущности развития. На новой почве столкнулись сторонники преформизма и эпигенеза. Вновь развиваемые

теории онтогенеза в определенной степени отражали уже идеи и получили название неопреформизма и неопигенеза.

Теория неопреформизма развивалась В. Гисом и Р. Ланкастером. Гис высказывал мысль, что каждый орган имеет свой преформированный зачаток в совершенно определенном участке яйца и в основе развития лежит «сращение» преформированных зачатков. Ланкастер далее развил гипотезу «молекулярной преформации». Он писал: «Вполне возможно и даже очевидно, что цитоплазма яйцеклетки может содержать уже сформированные и обладающие определенной индивидуальностью разнообразные физиологические молекулы».

В противоположность неопреформизму, сторонники неопигенеза считали, что развитие совершается *de novo* из бесструктурного яйца и дифференцировка определяется теми условиями, в которых оказываются разные части зародыша. Отрицая какую бы то ни было структуру в яйце, сторонники неопигенеза не в состоянии были объяснить сущность процессов развития. Оставалось непонятным первоначальное возникновение взаимодействующих частей, если яйцо, по их мнению не содержит никаких структур.

Наряду с представлениями о детерминации развития эпигенетическими факторами, биологи XX в. явления развития ставили в причинную зависимость и от наследственных факторов.

Феногенетические исследования, проводимые в 30-е годы, показали, что условия среды могут изменить появление того или иного признака, но только в пределах, в которых это допускается особенностями наследственности, заложенной в ядре. Гены влияют не только на фенотипические признаки клетки, организма, но и сами испытывают влияние целостной организации клетки, организма, факторов среды.

Современный период учения об индивидуальном развитии

Современные исследования проблемы онтогенеза показывают, что индивидуальное развитие организма в одно и то же время определяется наследственностью зародышевой клетки и теми причинными связями, которые заново возникают в ходе развития при взаимодействии организма со средой. Ни одна часть не существует в яйце в том же виде, что у взрослого, но в яйце заложены предпосылки к развитию всех частей. Эти предпосылки развития вырабатывались в процессе исторического развития организмов и фиксировались в его генотипе в форме унаследованной программы развития.

Основная задача биологии индивидуального развития по Б.Л. Астаурову в выяснении соотношения наследственности и среды, генетических и эпигенетических моментов в развитии. Следует отметить, что для современной науки характерен синтетический подход к решению проблемы развития. Наиболее ярко синтетическая направленность современной науки проявилась в установлении тесных связей между эмбриологией и генетикой, а также цитологией, молекулярной биологией. Для объяснения процессов развития биология индивидуального развития вступает в плодотворные контакты с математикой и физикой.

Направления, проблемы и методы биологии индивидуального развития

В настоящее время исследования закономерностей развития ведутся по трем основным направлениям: описательному, сравнительно-эволюционному и экспериментальному. Особое внимание отводится экспериментальному направлению.

Характерным для биологии индивидуального развития является то, что закономерности онтогенеза изучаются на разных уровнях развития: молекулярном, клеточном, тканевом, органном и организационном.

Внимание биологии развития сосредоточено на ряде проблем. Основные усилия направлены на познание процессов клеточной дифференцировки, детерминации, эмбриональной индукции, межклеточных взаимодействий и морфогенеза.

Кроме того, биологию индивидуального развития продолжают волновать множество неясных вопросов, связанных с ростом животных, интеграцией, регуляцией и регенерацией.

Для решения выше названных основных проблем биология индивидуального развития использует методы классической описательной, сравнительной и экспериментальной эмбриологии. Широкое применение получили электронная, ультрафиолетовая, флуоресцентная и интерференционная микроскопия, автордиография, цитохимия и др. Особенно широко применяются методы экспериментальной эмбриологии - удаление и пересадка ядер клеток и зародышевых зачатков, соматическая гибридизация и большой набор методов исследования, связанных с областью биохимии и молекулярной биологии.

4. Значение биологии индивидуального развития для решения практических задач

Теоретические разработки и методы биологии индивидуального развития нашли широкое применение в рыбоводстве, птицеводстве, шелководстве, скотоводстве, устричном хозяйстве. Следует подчеркнуть, что в ряде этих отраслей именно эмбриологические достижения сыграли решающую роль в повышении продуктивности. На основе изучения физиологии половых клеток и процесса оплодотворения широко используется искусственное осеменение различных животных. Это метод позволил не только увеличить поголовье во много раз, но и получить высокопродуктивных животных.

Знание закономерностей эмбрионального развития позволило широко внедрить промышленную инкубацию яйцеклеток. Этот метод стал основным при воспроизведении поголовья птиц и рыб.

Достижения экспериментальной эмбриологии позволили разработать приемы инкубирования яйцеклеток ценных пород скота в матке самок малоценных пород. Подобные «живые инкубаторы» вошли в практику

сельского хозяйства многих стран. Этот прием позволяет в короткие сроки создать высокопродуктивное стадо.

Значительные перспективы перед биологией индивидуального развития открывают работы, связанные с экологией и охраной природы. Известно, что эмбриональные и личиночные стадии развития гораздо чувствительнее к неблагоприятным воздействиям среды, чем взрослые животные. Поэтому эмбриологические исследования должны неотъемлемой частью любых предохранительных мероприятий, связанных с преобразованием морской, пресноводной и сухопутной фауны.

Эмбриологические знания и приемы также используются в мероприятиях по борьбе с паразитами и вредителями сельскохозяйственных животных и растений.

Особое значение эмбриологические знания имеют для решения медицинских проблем. Одной из важнейших является проблема врожденных аномалий и уродств. Аномалии внутриутробного развития человека беспокоят ученых всего мира, так как они проявляются в более или менее опасных формах у 1% новорожденных. В происхождении врожденных уродств, наряду с генетическими факторами, большую роль играют условия внешней среды. Установлено повышение числа дефектов под влиянием радиации, инфекционных агентов, некоторых лекарственных веществ, промышленных и сельскохозяйственных ядов, гипоксии, перегревов и других факторов. Одним из самых мощных факторов, действующих на зародыш, является ионизирующее излучение.

Лекция 4

1. Предмет и название науки

Приступая к изучению курса биологии индивидуального развития, студент должен, прежде всего, дать определение предмета, уяснить его положение среди других биологических.

Со времени становления биологии как науки одной из важнейших ее задач было познание закономерной развития живых существ. Развитие, как заметил еще Ч. Дарвин, является удивительной загадкой естественной истории. биология индивидуальный развитие наука

Представьте себе, из одной единственной клетки (зиготы), в ходе развития, постепенно и последовательно формируется сложнейший организм, состоящий из многих млрд. клеток различных по строению и функциям.

Становлением и развитием объективных процессов, лежащих в основе развития, занимается эмбриология - наука о зародышевом развитии. Однако, современный уровень развития биологических наук значительно расширил наши представления о содержании предмета эмбриологии. Эмбриология изучает не только закономерности зародышевого развития, но и предзародышевого и послезародышевого развития. Этот широкий круг вопросов выходит за пределы понятия эмбриологии, как науки о зародышевом развитии. Точнее определить ее как науку об индивидуальном развитии организмов или об онтогенезе.

В последние годы эта наука о процессах индивидуального развития - процессах еще далеко не познанных стала одним из самых интенсивных участков биологических исследований во всем мире. В эту область знания устремились биологи самых разных специальностей - генетики, цитологии, биохимики, физиологи и молекулярные биологи. Это открыло путь к сближению ранее разобщенных биологических дисциплин и дало новые возможности для углубленного и всестороннего изучения процессов развития.

Все выше изложенное и позволило в последние годы дать разделу, занимающемуся изучением закономерностей индивидуального развития, новое более емкое название - биология индивидуального развития. Однако, ключевой наукой, которая легла в основу биологии индивидуального

развития, является эмбриология. Поэтому многие биологи и сейчас пользуются термином эмбриология, хотя и вкладывают в него более широкое содержание, характерное для биологии индивидуального развития.

При изучении, изложенного выше, может возникнуть вопрос, чем же отличается эта наука от других биологических наук?

Биология индивидуального развития в противовес биохимии, физиологии и цитологии изучает в основном необратимые (ациклические) процессы онтогенеза. Выделяют три основных категории ациклических процессов - клеточную дифференцировку, рост и морфогенез (формообразование). Клеточная дифференцировка определяется как ациклическое изменение химического состава и внутренней структуры. В более широком смысле под дифференцировкой можно понимать возникновение любых различий между частями, ранее по этому признаку неразличимыми. Рост определяется как необратимый процесс поступательного увеличения массы или размеров организма. Морфогенез - ациклическое изменение формы организма или его части.

Таким образом, биологию индивидуального развития можно определить как науку о закономерностях клеточной дифференцировки, роста и формообразования в онтогенезе.

2. Основные понятия об индивидуальном развитии

Индивидуальное развитие (онтогенез) условно можно разделить на два периода: эмбриональный (зародышевый) и постэмбриональный (послезародышевый), индивидуальному развитию предшествует предзародышевый период. В каждом из них развитие характеризуется своими особенностями.

В предзародышевом периоде происходит развитие и формирование половых клеток. В это время в половых клетках происходит уменьшение хромосом вдвое: накопление в цитоплазме женских половых клеток (яйцеклеток) питательных веществ, поляризованное распределение в ней

органелл; изменение формы мужских половых клеток (сперматозоидов), обеспечивающих их активное движение. Вследствие всех этих изменений половые клетки (гаметы) приобретают способность к оплодотворению и дают начало новому одноклеточному организму (зиготе).

Эмбриональный период онтогенеза начинается с момента оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом и заканчивается рождением нового организма у живородящих или вылуплением из яйцевых оболочек у яйцекладущих животных. В процессе эмбрионального развития из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) образуется многоклеточный организм с различными тканями и органами. Эмбриональное развитие можно разделить на ряд последовательных этапов или стадий: образование зиготы - дробление и образование бластулы - гаструляция - нейруляция - органогенез и гистогенез.

Необходимо помнить, что в эмбриогенезе параллельно с дифференцировкой идут также процессы интеграции, т.е. объединение частей в одно гармонично развивающееся целое.

Второй постэмбриональный или послезародышевый период онтогенеза начинается с рождения или вылупления и заканчивается старением и смертью. Он характеризуется завершением морфологической и функциональной дифференцировкой нервной и половой системы. К постэмбриональным процессам развития относятся также рост, регенерация, метаморфозы и бесполое размножение.

3. Историческое становление проблемы развития и подходы к ее решению

Приступая к изучению биологии индивидуального развития необходимо обратить особое внимание на историю развития взглядов на сущность индивидуального развития. Это поможет более правильно понимать современные представления о закономерностях индивидуального развития и грамотно решать ее проблемы.

Всю историю учения об онтогенезе до начала XX века пронизывает борьба двух противоположных философских трактовок сущности индивидуального развития организма: преформизм и эпигенез. Преформистские идеи онтогенеза строились на предположении, что в исходной для развития организма клетке преобразованы и преформированы все структуры взрослого организма. Процесс онтогенеза сводится только к росту преобразованных зачатков органов и тканей без дифференцировки.

В противоположность преформизму теория эпигенеза исходит из полного отрицания какой-бы то ни было предопределенности развития, выдвигая положение, что не только структуры и функции организма, но все то, что чем они определяются, возникает заново в процессе индивидуального развития организма как следствие воздействия внешней среды на организм.

По мере становления индивидуального развития как науки и появления новых методов исследования менялось истолкование этих процессов.

Эмбриология в древности

Первые отчетливые знания в области эмбриологии принято связывать с именем Гиппократом. Так, уже в «Гиппократовском сборнике» представляющем собрание сочинений греческих врачей, жившим в V - IV веках до нашей эры, дается не только описание строения и развития человека и птиц, но делается попытка сравнительного анализа развития человека и птиц. Явления развития объяснялись ими теми же причинами, что и неорганического мира. Основной движущей силой развития они считали огонь. На этих рассуждениях лежит явно механистический отпечаток. Врачи древности считали, что зародыш образуется в результате смешения в чреве матери отцовского семени и материнской крови. При этом уточняли, что из семени образуются все внутренние органы, а из крови - мышцы. Врачи древности развивали теорию пангенеза., суть которой заключалась в том, что в природе ничто не может возникнуть заново. В развивающемся организме

может происходить только простое увеличение тех частей семени, которые происходят от тела в целом и от важнейших частей материнского организма. Они считали, что части образуются в одно и то же время и растут. Таким образом. Теория пангенеза отрицала всякое развитие. В последствии идеи теории пангенеза вошли в преформистские теории онтогенеза, которые господствовали до конца XVIII века.

Но уже в древности преформистские идеи развития подвергались резкой критике со стороны Аристотеля (IV век до нашей эры). Наблюдения эмбрионального развития птиц привели Аристотеля к выводу, что части развивающегося организма не предобразованы изначально в семени, а возникают путем последовательного новообразования. При этом Аристотель впервые формирует эпигенетический принцип развития. Эта теория эпигенеза сыграла огромную роль в дальнейшем развитии не только эмбриологии, но и всей биологической науки.

Возникшие в античный период две трактовки сущности развития будут волновать научную мысль на протяжении последующих столетий и вокруг, которых, в разных формах, опираясь на различный фактический материал, сторонники эпигенеза и преформации ожесточенно спорили, эти споры отражали материалистические и идеалистические установки ученых.

Эмбриология в XVII - XIX вв.

Начиная со времени Аристотеля, эмбриология не ознаменовалась никакими достижениями. Сколь незначительным и медленным был прогресс этой науки в течение многих столетий, видно из того, что только в 1600 году появились описания и рисунки развития куриного и человеческого зародышей, принадлежащие Д. Фабрицию.

Новый шаг вперед в познании тайн индивидуального развития удалось сделать лишь после открытия микроскопа.

В середине XVII в. Я. Саммердам исследовал развитие и превращение насекомых и лягушки. В том же столетии А. Левенгук и Гам с помощью

микроскопа открыли мужские половые клетки различных животных. М. Мальпиги описал развитие зародыша птиц, начиная с первых часов инкубации. Однако эти исследования привели к усилению преформационного представления о зарождении. В XVIII веке теория преформации получила свое полное завершение. Она стала опираться не только на ошибочные выводы Мальпиги, Саммердама, но и других исследователей, утверждавших, что, рассматривая половые клетки животных под микроскопом, они видели в них миниатюрных зародышей с головой, конечностями и всеми другими органами.

Однако спорным в теории преформации оказался вопрос, в какой из половых клеток, мужской или женской, заложен готовый организм. Одна часть ученых утверждала, что зародыш находится в женской половой клетке (их называли овистами), а другая (анималькулисты) верили, что он заложен в мужской половой клетке. Этот спор продолжался длительное время и надолго затормозил развитие эмбриологии.

Преформистские теории развития XVII - XVIII вв. не отражали объективных процессов развития, эти идеи были ничем иным, как выражением креацинизма во взглядах на живую природу. Были в то время и эпигенетические представления индивидуального развития. Однако эти взгляды оставались без внимания. К сторонникам теории эпигенеза причисляют великого английского физиолога У. Гарвея, автора книги «Эпигенез», французского натуралиста Бюффона и других. Однако они не могли противопоставить преформизму ничего, кроме общих рассуждений, а накапливаемый фактический материал не получил должного признания, так как слишком низким был теоретический уровень науки. Следует отметить. Что эпигенетические теории этого периода, хотя и в грубой форме, но отражали процессы развития. Поэтому эпигенетические взгляды данного периода истории учения об онтогенезе были более прогрессивными.

Важнейшей вехой в истории эмбриологии явилась теория развития, сформулированная в 1759 г. Петербургским академиком К.Ф. Вольфом (1734-1794). В своей диссертации под названием «Теория зарождения», он на основе наблюдений над ростом и развитием зародыша курицы, смело выступил против господствующей в то время теории преформации, и обосновал теорию эпигенеза. Исследования по развитию кишечника и других органов куриного эмбриона привели Вольфа к обнаружению, что кишечник, а также зачаток нервной системы представляют собой пласты, которые лишь позже скручиваются в трубки. Другими словами, в процессе развития образуются новые формы. Он показал на фактическом материале новообразования в процессе развития и тем самым дал первый неопровержимый аргумент в пользу эпигенеза. Вольф отмечал, что развитие начинается из бесструктурной субстанции, в которой только после некоторого периода появляются «пузырьки», дающие начало зародышевым слоям, из которых и развиваются различные органы. Процесс развития, по Вольфу, включает образование новых структур, повышение организации. Ошибочным в этих выводах является утверждение, что «организованные» части животного возникают из «неорганизованных». Перед нами абсолютный эпигенез. Но, тем не менее, принципы развития высказанные

Вольфом, показали несостоятельность преформистских идей.

К основным заслугам К.Ф. Вольфа можно отнести следующее:

1. Он обосновал теорию эпигенеза.
2. Вольф впервые установил основной принцип образования частей зародыша из листовидных пластов.
3. Он является пионером тератологических исследований, т.е. занимался изучением уродств.

Прогрессивная теория эпигенеза Вольфа получила дальнейшее развитие и обоснование в трудах Петербургского академика К.М. Бэра (1792-1870). Труд Бэра «История развития животных» является одним из

классических сочинений по эмбриологии. Бэр является основателем современной эмбриологии. Исследования на зародышах птиц и млекопитающих позволили Бэру обосновать основные принципы эпигенетического развития. Он определяет развитие, как движение от общего к сложному, дифференцированному. Согласно представлениям Бэра, способом осуществления развития являются последовательно развертывающиеся процессы дифференцировки яйцеклетки. Рассматривая развитие как дифференциацию, Бэр возражал против грубого учения о новообразовании (абсолютного эпигенеза Вольфа). Развитие, по мнению, Бэра, связано с преемственностью. «Нигде не образуется нового, которое не было бы связано с ранее образованным - напротив оно примыкает к нему». Поэтому сущность индивидуального развития состоит не в абсолютном новообразовании и не в росте предсуществующих зачатков, а в цепи преобразований. Однако, подчеркивая момент дифференцировки структур в процессе развития, Бэр недооценивал другой весьма сложный момент - интеграцию, объединение дифференцирующих частей организма в одно целое. Моменты интеграции он относил к проявлению «более общих и высших отношений», которыми считал «господствующую сущность живого» или его идею. Идея по мысли Бэра управляет развитием организма. Эти телеологические взгляды Бэра являются как пример того, насколько было трудно в то время даже корифеям естествознания освободиться от идеалистических взглядов на процессы развития.

Вклад К.М. Бэра в понимание зародышевого развития очень велик, его основные заслуги можно суммировать следующим образом:

1. Он впервые дал полное описание онтогенеза и является основателем современной эмбриологии.

2. Бэр обосновал эпигенетическое представление о развитии в гораздо более глубокой форме, чем это было сделано Вольфом.

3. Он создал учение о зародышевых листках и проследил, что из какого листка развивается.

4. Им сформулирован закон зародышевого сходства.

5. Бэр был первым ученым, увидевшим яйцеклетки млекопитающих и человека.

Творчество Бэра завершает доклеточный и додарвинский периоды в развитии онтогенеза.

Сравнительно-эволюционное направление в эмбриологии

Во второй половине XIX века, благодаря эволюционному учению Дарвина и клеточной теории, учение об индивидуальном развитии было поставлено на подлинно научные рельсы.

Особого внимания этого периода заслуживают работы замечательных русских биологов А.О. Ковалевского (1840-1901) и И.И. Мечникова (1845-1916). Многочисленные сравнительные исследования по развитию беспозвоночных и хордовых позволили Ковалевскому и Мечникову обнаружить общую сходную стадию в развитии - зародышевые листки, через которую проходят почти все многоклеточные организмы. Они распространили учение о зародышевых листках на все типы животных и тем самым заложили прочную основу в эволюционно-сравнительной эмбриологии.

Особенно важными были исследования А.О. Ковалевского по развитию ланцетника и асцидий, позволившие ему заметить сходство между развитием хордовых и беспозвоночных животных и тем самым доказать кровное родство позвоночных с беспозвоночными и дать эволюционное истолкование единства типов развития животных.

Дальнейшие исследования онтогенеза были направлены на изучение эволюционных вопросов, тесно переплетающихся с гистологическими исследованиями зародышевых листков и возникающих из них органов и тканей.

Особое внимание уделялось вопросам соотношения индивидуального и исторического развития организмов.

Следует отметить, что идеи о взаимосвязи между онто - и филогенезом возникли еще в додарвинском периоде. И.Меккель (1811) отметил в развитии органов у зародышей высших позвоночных стадии, на которых они сходны с окончательно сформированными органами взрослых низших животных. Так, у зародышей птиц и млекопитающих образуются жаберные щели и артериальные дуги, чем зародыши этих животных напоминают взрослых рыб.

К. Бэр (1829), сравнивая развитие некоторых позвоночных, обнаружил, что зародыши их, особенно на ранних стадиях развития, очень сходны между собой.

Ч. Дарвин придавал большое значение явлениям зародышевого сходства различных животных. Закон Бэра Дарвин считал одним из доказательств общности происхождения животного мира.

Под влиянием эволюционной теории Дарвина, работ Меккеля И. Мюллером и Э.Геккелем был сформулирован биогенетический закон (1866). В формулировке авторов этот закон гласит: «Развитие зародыша есть сжатое, сокращенное повторение развития всей группы форм, возникших из одного общего корня». Иначе онтогенез является кратким и быстрым повторением филогенеза. Согласно этому закону зародыш вышестоящих животных похож на взрослых нижестоящих предков. Этот закон сыграл большую роль в борьбе за дарвинизм.

Однако эмбриологические исследования выявили множество исключений из закона Мюллера-Геккеля. Обнаружены факты, противоречащие универсальности биогенетического закона. Установлено, что многие органы закладываются в онтогенезе животных совершенно не на тех стадиях, на которых они появились в филогенетическом развитии вида. Примером может служить образование мозга и некоторых других органов,

которые в онтогенезе высших позвоночных развиваются раньше, чем они появляются в филогенезе. Обнаружились сдвиги и в положении закладок органов. Установлены упущения и сокращения в развитии, обусловленные выпадением целого ряда стадий. Вследствие этих сдвигов и изменений ни одна стадия зародыша не обнаруживает достаточно полного сходства с тем низшим животным, которому она должна соответствовать. Например, зародыши птиц и человека на стадии закладки жабр совсем не соответствуют строению рыб, от которых они наследовали этот признак. Биогенетический закон, хотя и был орудием борьбы за дарвинизм, противоречил основному положению эволюционного учения о зависимости формообразования организмов от среды, в которой происходит их развитие.

По Геккелю, развитие организма определяется только тем, что ему передается от предков, он провозгласил, что филогения является механической причиной онтогении. Нет смысла, по Геккелю искать объективные, действующие причины процесса развития - его ход полностью обусловлен историческим развитием вида. Поэтому биогенетический закон в формулировке Геккеля подвергся резкой критике со стороны морфологов, генетиков и представителей экспериментальной эмбриологии.

По-новому поставил вопрос о соотношении между онтогенезом и филогенезом А.Н. Северцов (1866-1935). В 1910 году Северцов выступил с морфологической теорией эволюции, осуществляющейся путем изменения хода онтогенеза.

Исследования изменений, возникающих у зародыша, привели Северцова к выводу о том, что признаки крупных систематических групп возникают путем образования и суммирования отклонений (изменений) в ходе эмбрионального развития. Такие изменения в развитии, имеющие филогенетическое значение, Северцов назвал филэмбриогенезами. Он выделил несколько типов фиоэмбриогенезов. Изменения (филэмбриогенезы), которые возникают вначале зародышевого развития были названы

архаллаксом, изменения возникающие на средних стадиях эмбрионального развития были названы девиацией и, наконец изменения, возникающие на конечных стадиях развития эмбриона, как надставки к конечным этапам развития, называются - анаболией.

Все это свидетельствует о том, что онтогенез не повторяет филогенез, а творит его. Процессы онтогенеза первичны, а ход эволюции вторичен и зависит от них, тогда как Геккель утверждал прямопротивоположное.

Дальнейшим важным шагом в разработке классификации филэмбриогенезов было введение принципов гетерохроний.

Под гетерохронией понимают изменения в сроках закладки, а также в темпах развития органов и систем органов.

В настоящее время теория филэмбриогенеза самой разработанной морфологической концепцией соотношения индивидуального и исторического развития. Однако в изучении в вопросах о взаимоотношении между онто- и филогенезом встречаются большие трудности и разработка его остается пока не завершенной.

Экспериментальное направление в эмбриологии

Сравнительно-эволюционные исследования процессов развития поставили новые вопросы, выходящие за пределы простого описания, хода онтогенеза. Такими явились вопросы о причинах формообразовательных процессов, т.е. процессов, в результате которых происходит усложнение организации развивающегося организма. Ответы на эти вопросы могли дать только экспериментальные исследования.

Поэтому, в конце XIX века все большее число биологов занимается экспериментальным изучением закономерностей индивидуального развития. Возникает экспериментальное направление в эмбриологии под названием «Механика развития». Основателем этого направления был видный немецкий биолог В. Ру (1850-1924).

Задачей «механики развития» было раскрытие причин онтогенеза. Ру считал, что для понимания причин онтогенеза необходимо знание всех компонентов и условий, обеспечивающих жизненный процесс, на базе которого протекает развитие организма. Он пытается определить причины развития как «совокупность» факторов и компонентов, обуславливающих развитие. Следовательно «полная» причина развития по Ру, есть не что иное, как сумма «частных» причин. Для решения этой задачи Ру использовал казуально-аналитический метод, т.е. метод экспериментального расчленения системы на причинно-следственные звенья. Этим методом пытались выяснить все ли причины для развития данной части заключены в ней самой, или же она требует воздействия внешней среды. В первом случае говорили о само-дефференцировке, во втором - о зависимой дифференцировке. Выяснение этих зависимостей осуществлялось путем пересадки зародышевых зачатков органов тому или другому зародышу. Эти исследования позволили Ру обосновать положение, что причинами развития зародыша являются не только внешние условия, но и то, что он несет в себе детерминирующие факторы сохранения и развития. Этими опытами Ру противопоставляет виталистическим взглядам о созидающем и регулирующем нематериальном начале, материальную организацию «самоопределяющиеся и самоподдерживающиеся системы».

По Ру, факторами, ответственными за формирование, являются структуры ядра и цитоплазмы зародышевой клетки, а также факторы внешней среды. Однако, отсутствие конкретных представлений о роли ядра в развитии привело к тому, что исследователи того времени, проблему развития сводили только к анализу и выяснению формообразовательных факторов цитоплазмы зародышевой клетки.

Экспериментальное направление получило дальнейшее развитие в работах немецкого биолога Г. Шпемана (1869-1941). Которым было установлено, что участок наибольшей физиологической активности

цитоплазмы яйцеклетки идет на образование «первичного организатора» участка верхней губы бластопора гастрюлы. Многочисленные эксперименты пересадки этого участка позволили установить его влияние на дифференцировку окружающих зачатков развивающегося зародыша. Причинные зависимости между зачатками были вскрыты и при многих других органогенезах.

Особого внимания заслуживают опыты Г. Дриша (1867-1941) по разделению бластомеров зародыша. Он отделил друг от друга два первых бластомера простым встряхиванием и обнаружил, что из каждого бластомера развилась целая личинка без всяких морфологических дефектов. Позже, сходные результаты были получены на множестве других объектов, в том числе и на яйцеклетках лягушки. Такое явление - развитие целого из части было названо Дришем эмбриональной регуляцией. Эмбриональные регуляции поставили под сомнение применимость казуально-аналитического метода к эмбриональному развитию. Действительно, этот метод исходит из возможности однозначного расчленения процессов развития на совершенно определенные причинно-следственные звенья, связанные с определенными структурами. Однако эмбриональные регуляции показали, что, по крайней мере, на ранних стадиях развития однозначные связи между структурами и тем, что из них разовьется, отсутствуют. Например, из одного бластомера яйца морского ежа в норме получается половина зародыша, а после отделения - целый зародыш. Это показывает, что ни с одной частичкой бластомера еще не связана какая-либо определенная причинно-следственная цепь, т.е. судьба частей зародыша еще не определена. Это затрудняет приложение казуально-аналитического метода к регуляционным процессам.

Несомненно, что применение экспериментального метода исследования было весьма ценным, поскольку позволило обнаружить те явления, которые не могли быть вскрыты описательными методами. За многовековую историю исследования закономерностей развития были

вскрыты основные особенности эпигенеза - развитие от факторов среды, наличие причинных зависимостей между структурами и функциями развивающегося организма.

Следует отметить, что в рамках механики развития были направления, которые стремились преодолеть ограниченность этой науки. Так, против такого подхода к решению проблемы развития решительно выступил Д.П. Филатов (1876-1943). Многочисленные исследования Филатова и его учеников по развитию глаза, слухового и обонятельного органов, а также выявленные ранее механикой развития зависимости между структурами развивающегося организма, позволили ему вскрыть широко распространенную в онтогенезе общую закономерность, которую он назвал формообразовательным аппаратом. Под формообразовательным аппаратом Филатов понимал совокупность непосредственно взаимодействующих зародышевых частей, участвующих в создании органов или системы.

В связи с накоплением экспериментальных данных о развитии животных вновь был поставлен вопрос о сущности развития. На новой почве столкнулись сторонники преформизма и эпигенеза. Вновь развиваемые теории онтогенеза в определенной степени отражали уже идеи и получили название неопреформизма и неоэпигенеза.

Теория неопреформизма развивалась В. Гисом и Р. Ланкастером. Гис высказывал мысль, что каждый орган имеет свой преформированный зачаток в совершенно определенном участке яйца и в основе развития лежит «сращение» преформированных зачатков. Ланкастер далее развил гипотезу «молекулярной преформации». Он писал: «Вполне возможно и даже очевидно, что цитоплазма яйцеклетки может содержать уже сформированные и обладающие определенной индивидуальностью разнообразные физиологические молекулы».

В противоположность неопреформизму, сторонники неоэпигенеза считали, что развитие совершается *de novo* из бесструктурного яйца и

дифференцировка определяется теми условиями, в которых оказываются разные части зародыша. Отрицая какую бы то ни было структуру в яйце, сторонники неопигенеза не в состоянии были объяснить сущность процессов развития. Оставалось непонятным первоначальное возникновение взаимовлияющих частей, если яйцо, по их мнению не содержит никаких структур.

Наряду с представлениями о детерминации развития эпигенетическими факторами, биологи XX в. Явления развития ставили в причинную зависимость и от наследственных факторов.

Феногенетические исследования, проводимые в 30-е годы, показали, что условия среды могут изменить появление того или иного признака, но только в пределах, в которых это допускается особенностями наследственности, заложенной в ядре. Гены влияют не только на фенотипические признаки клетки, организма, но и сами испытывают влияние целостной организации клетки, организма, факторов среды.

Современный период учения об индивидуальном развитии

Современные исследования проблемы онтогенеза показывают, что индивидуальное развитие организма в одно и то же время определяется наследственностью зародышевой клетки и теми причинными связями, которые заново возникают в ходе развития при взаимодействии организма со средой. Ни одна часть не существует в яйце в том же виде, что у взрослого, но в яйце заложены предпосылки к развитию всех частей. Эти предпосылки развития вырабатывались в процессе исторического развития организмов и фиксировались в его генотипе в форме унаследованной программы развития.

Основная задача биологии индивидуального развития по Б.Л. Астаурову в выяснении соотношения наследственности и среды, генетических и эпигенетических моментов в развитии. Следует отметить, что для современной науки характерен синтетический подход к решению проблемы развития. Наиболее ярко синтетическая направленность

современной науки проявилась в установлении тесных связей между эмбриологией и генетикой, а также цитологией, молекулярной биологией. Для объяснения процессов развития биология индивидуального развития вступает в плодотворные контакты с математикой и физикой.

Направления, проблемы и методы биологии индивидуального развития

В настоящее время исследования закономерностей развития ведутся по трем основным направлениям: описательному, сравнительно-эволюционному и экспериментальному. Особое внимание отводится экспериментальному направлению.

Характерным для биологии индивидуального развития является то, что закономерности онтогенеза изучаются на разных уровнях развития: молекулярном, клеточном, тканевом, органном и организационном.

Внимание биологии развития сосредоточено на ряде проблем. Основные усилия направлены на познание процессов клеточной дифференцировки, детерминации, эмбриональной индукции, межклеточных взаимодействий и морфогенеза.

Кроме того, биологию индивидуального развития продолжают волновать множество неясных вопросов, связанных с ростом животных, интеграцией, регуляцией и регенерацией.

Для решения выше названных основных проблем биология индивидуального развития использует методы классической описательной, сравнительной и экспериментальной эмбриологии. Широкое применение получили электронная, ультрафиолетовая, флуоресцентная и интерференционная микроскопия, автордиография, цитохимия и др. Особенно широко применяются методы экспериментальной эмбриологии - удаление и пересадка ядер клеток и зародышевых зачатков, соматическая гибридизация и большой набор методов исследования, связанных с областью биохимии и молекулярной биологии.

4. Значение биологии индивидуального развития для решения практических задач

Теоретические разработки и методы биологии индивидуального развития нашли широкое применение в рыбоводстве, птицеводстве, шелководстве, скотоводстве, устричном хозяйстве. Следует подчеркнуть, что в ряде этих отраслей именно эмбриологические достижения сыграли решающую роль в повышении продуктивности. На основе изучения физиологии половых клеток и процесса оплодотворения широко используется искусственное осеменение различных животных. Это метод позволил не только увеличить поголовье во много раз, но и получить высокопродуктивных животных.

Знание закономерностей эмбрионального развития позволило широко внедрить промышленную инкубацию яйцеклеток. Этот метод стал основным при воспроизведении поголовья птиц и рыб.

Достижения экспериментальной эмбриологии позволили разработать приемы инкубирования яйцеклеток ценных пород скота в матке самок малоценных пород. Подобные «живые инкубаторы» вошли в практику сельского хозяйства многих стран. Этот прием позволяет в короткие сроки создать высокопродуктивное стадо.

Значительные перспективы перед биологией индивидуального развития открывают работы, связанные с экологией и охраной природы. Известно, что эмбриональные и личиночные стадии развития гораздо чувствительнее к неблагоприятным воздействиям среды, чем взрослые животные. Поэтому эмбриологические исследования должны неотъемлемой частью любых предохранительных мероприятий, связанных с преобразованием морской, пресноводной и сухопутной фауны.

Эмбриологические знания и приемы также используются в мероприятиях по борьбе с паразитами и вредителями сельскохозяйственных животных и растений.

Особое значение эмбриологические знания имеют для решения медицинских проблем. Одной из важнейших является проблема врожденных аномалий и уродств. Аномалии внутриутробного развития человека беспокоят ученых всего мира, так как они проявляются в более или менее опасных формах у 1% новорожденных. В происхождении врожденных уродств, наряду с генетическими факторами, большую роль играют условия внешней среды. Установлено повышение числа дефектов под влиянием радиации, инфекционных агентов, некоторых лекарственных веществ, промышленных и сельскохозяйственных ядов, гипоксии, перегревов и других факторов. Одним из самых мощных факторов, действующих на зародыш, является ионизирующее излучение.

Лекция 5

Гаметогенез, морфология и физиология гамет.

Гаметы, или половые клетки, — репродуктивные клетки, имеющие гаплоидный (одинарный) набор хромосом и участвующие, в частности, в половом размножении. При слиянии двух гамет в половом процессе образуется зигота, развивающаяся в особь (или группу особей) с наследственными признаками обоих родительских организмов, произведших гаметы.

У некоторых видов возможно и развитие в организме одиночной гаметы (неоплодотворенной яйцеклетки) — партеногенез.

□ Морфология гамет и типы гаметогамии

Морфология гамет различных видов достаточно разнообразна, при этом продуцируемые гаметы могут отличаться как по хромосомному набору (при гетерогаметности вида), так и по величине и подвижности (способности к самостоятельному передвижению), при этом гаметный диморфизм у различных видов варьирует в широких пределах — от отсутствия диморфизма в виде изогамии до своего крайнего проявления в форме оогамии.

Изогамия

Если сливающиеся гаметы морфологически не отличаются друг от друга величиной, строением и хромосомным набором, то их называют изогаметами, или бесполоыми гаметами. Такие гаметы подвижны, могут нести жгутики или быть амёбовидными. Изогамия типична для многих водорослей.

Анизогамия (гетерогамия)

Гаметы, способные к слиянию, различаются по размерам, подвижные микрогаметы несут жгутики, макрогаметы могут быть как подвижны (многие водоросли), так и неподвижны (лишённые жгутиков макрогаметы многих протистов).

Способные к слиянию гаметы одного биологического вида резко различаются по размерам и подвижности на два типа: малые подвижные мужские гаметы — сперматозоиды — и крупные неподвижные женские гаметы — яйцеклетки. Различие размера гамет обусловлено тем, что яйцеклетки содержат запас питательных веществ, достаточный для обеспечения нескольких первых делений зиготы при её развитии в зародыш. Мужские гаметы — сперматозоиды — животных и многих растений подвижны и обычно несут один или несколько жгутиков, исключением являются лишённые жгутиков мужские гаметы семенных растений — спермии, которые доставляются к яйцеклетке при прорастании пыльцевой трубки, а также безжгутиковые сперматозоиды (спермии) нематод и членистоногих.

Хотя сперматозоиды несут митохондрии, при оогамии от мужской гаметы к зиготе переходит только ядерная ДНК, а митохондриальная ДНК (а в случае растений и пластидная ДНК) обычно наследуется зиготой только от яйцеклетки.

Эволюция гамет

В связи с полом эволюция гамет шла по их размеру и типу гаметности.

Изогамия и анизогамия

Первый раз, когда существовала изогамия на уровне клеток, возникли конфликтные требования к их размерам. Чтобы произошло оплодотворение, гаметам необходимо найти друг друга. Необходимо также обеспечить зиготу достаточным запасом питательных веществ и защитными оболочками. При изогамии каждая гамета выполняет и консервативную (обеспечение зиготы ресурсами) и оперативную (поиск партнёра) функции. Имея одинаковые средние (с) размеры, изогаметы и то, и другое делают посредственно. Дифференциация по размеру позволяет мелким (м) гаметам лучше осуществлять поиск, а крупным (к) — обеспечение ресурсами, и сочетание к-м становится выгоднее, чем с-с. Поэтому эволюция гамет происходила, как правило, от изогамии к анизогамии.

Теория дисруптивного отбора Паркера. Если размер зиготы является достаточно важным для её выживания (у организмов с внешним оплодотворением), то эволюционно стабильной стратегией будет анизогамия. В таких случаях популяция, состоящая из самцов (производителей мелких гамет) и самок (производителей крупных гамет) будет стабильной. Теория дисруптивного отбора позволяет объяснить возникновение и поддержание раздельнополости у многих растений и некоторых животных с внешним оплодотворением.

Тип гаметности и пол

Понятие пола связано с дифференциацией по размеру гамет, то есть к мужскому полу мы относим особей, которые производят мелкие подвижные гаметы, а к женскому — тех, которые производят крупные. При этом дифференциация по типу гаметности (гомо — ХХ или гетерогаметная конституция — ХУ) у некоторых видов может не совпадать с дифференциацией по размеру.

В процессе эволюции у большинства видов малые гаметы и гетерогаметная конституция ХУ оказались у мужского пола, а крупные гаметы и гомогаметная конституция ХХ — у женского. Это виды с

гаметностью типа *Drosophila*. Напротив, у видов с гаметностью типа *Abraaxas* (англ.)русск. (птицы, бабочки, моль, некоторые виды рыб и др.) направления этих дифференциаций не совпали. Яйцеклетки у женского пола гетерогаметны, а сперматозоиды у мужского — гомогаметны.

Виды гамет

Гаметы кроссоверные — гаметы, несущие хромосомы, потерпевшие кроссинговер в первом мейотическом делении.

Гаметы некроссоверные — гаметы, несущие хромосомы, которые не потерпели кроссинговера в первом мейотическом делении.

Гаметы сбалансированные — гаметы без дупликаций и нехваток, образовавшийся у особей, гетерозиготных по транслокации.

Лекция 6

Гаметогенез. Морфология и физиология гамет. Общая характеристика половых клеток

У высших млекопитающих существует половое размножение, которое происходит с помощью половых клеток. Бесполое (вегетативное) размножение – это размножение без участия половых клеток, в данном случае новый организм развивается из соматических клеток, сохраняющих свойства модифицированных клеток.

Основные отличительные признаки половых клеток от соматических:

1. Половым клеткам на определенном этапе развития свойственен специфический, только им присущий, вид деления – мейоз.
2. В результате мейоза половые клетки сохраняют лишь половинный набор хромосом, характерный для соматических клеток данного вида животного.
3. У половых клеток, по сравнению с соматическими, изменен ядерно-цитоплазматический индекс (соотношение ядра и цитоплазмы).
4. Интенсивный рост женских половых клеток обеспечивается последовательным развитием запаса цитоплазматических компонентов, в т.

4. нуклеиновых кислот и специфического для яйцеклеток включения – желтка.
5. Яйцеклетки окружены более сложными оболочками, чем соматические клетки.
6. У зрелых половых клеток процессы диссимиляции и ассимиляции минимальны, т. е. заторможен обмен веществ.
7. Для большинства сперматозоидов свойственно активное перемещение во внешней среде.
8. Половые клетки – это высоко дифференцированные клетки, выполняющие специфические функции.

Происхождение половых клеток.

В конце XIX в. *Вейсман* выдвигает *теорию о непрерывности зародышевой плазмы*. По этой теории существует две плазмы:

1. Соматическая, которая участвует в развитии тела организма;
2. Зародышевая, которая передается непосредственно от половых клеток одного поколения к половым клеткам каждого нового поколения.

Теория Нусс-Баума, которая считает, что существует ранняя неравноценность бластомеров. Из одних бластомеров с ограниченными потенциями развиваются соматические клетки, а другие бластомеры – полипотентные – являются источниками половых клеток. Доказательство этой теории привел *Бовери* в 1939 г., он обнаружил, что уже первые 4 бластомера яйца лошадиной аскариды неравноценны, и один из бластомеров является родоначальником будущих внутренних органов и половых клеток.

В 1967 – 1968 гг. *Вудлен и Мориц* подтверждают это положение и доказывают, что этот процесс ранней дифференцировки половых клеток находится под цитоплазматическим контролем.

На свето- и электронно-микроскопическом уровнях доказано, что в одном из бластомеров определяется небольшой участок плотных образований, которые были названы *половыми детерминантами*,

или *эктосомами*. Предполагается, что эти структуры определяют, или детерминируют, развитие половых клеток в окончательные.

По другой теории, источником половых клеток является *герментатический эпителий* (эпителий половых желез).

По следующей теории, помимо половых желез существуют в тех или иных местах латентные половые зачатки. При некотором условии эти резервные гоноциты оказываются способными развиться в гаметы.

Большинство современных исследователей склоняются к мысли, что *первичные половые клетки образуются на ранних этапах эмбриогенеза из соматических клеток различных зародышевых листков, но определенных для каждого вида животных.*

Гаметогенез.

Появление половых клеток и гаметогенез являются следствием роста, возникает эпигенетически. Их возникновение соответствует особому физиологическому состоянию, которое в норме приобретает развивающийся организм.

Проигенез – развитие половых клеток – происходит в половых железах. Наступившее гаметогенное физиологическое состояние организма распространяется на все ткани, в особенности на те из них, в которых находятся гоноциты. Сами по себе гоноциты сексуально индифферентны, внутри них не содержится факторов, детерминирующих пол гамет.

Детерминация пола гамет исходит, наоборот, из тканей, в которых гаметогенные клетки находятся и дифференцируются. Эта лабильность половых клеток снижается у более специализированных форм, где пол детерминирован более жестко.

Различают нескольких форм гаметогенеза:

1. Диффузный гаметогенез (у губок).
2. Локализованный гаметогенез. У большинства животных развитие половых клеток происходит в гонадах: в семенниках или яичниках.

3. Солитарный гаметогенез. Развитие и питание половых клеток осуществляется без участия специализированных вспомогательных элементов. Кишечнополостные, черви.

4. Алиментарный гаметогенез. В развитии половых клеток участвуют специализированные клетки, например, трофоциты насекомых, фолликулярный эпителий гонад позвоночных.

Диффузный и локализованный гаметогенез может происходить как по солитарному, так и по алиментарному типу.

Суть гаметогенеза состоит в образовании из диплоидных стволовых предшественников половых клеток, высокодифференцированных клеток – сперматозоидов и яйцеклеток – с гаплоидным набором хромосом.

Развитие мужских половых клеток и сперматогенез.

В результате сперматогенеза возникают клетки – сперматозоиды, содержащие X- и Y-хромосому. Сперматогенез включает 4 стадии:

1. **Размножение.** Фаза размножения сперматогоний контролируется естественными мутагенами – гормонами аденогипофиза (фоллитропин, интерлекин-1) и гормонами, вырабатываемыми клетками Сертоли и клетками Лейдига. В мужском организме фаза размножения начинается после полового созревания, в репродуктивном возрасте.

2. **Рост.** Фаза роста выделяется условно в мужском организме, т. к. не связана с накоплением питательных веществ, характерных для овогенеза. Её часто объединяют с третьей фазой созревания в одну – мейотическую – фазу. В мейотической фазе сперматоцит I порядка проходит длинную профазу I деления мейоза, которая у человека продолжается около двух суток. Рост характеризуется увеличением объема сперматоцита в 4 раза.

3. **Созревание.** В сперматогенезе профазу непосредственно продолжает следующие стадии I деления мейоза.

4. **Формирование.** Образование хвостиков.

Развитие женских половых клеток и овогенез.

В результате оогенеза возникают клетки – ооциты (яйцеклетки), содержащие X-хромосому. Оогенез включает 3 стадии:

1. **Размножение.** В женском организме фаза размножения инициируется и завершается еще в эмбриогенезе. К окончанию данной фазы в каждом яичнике плода заключено 6 – 7 млн овогоний.

2. **Рост.** В овогенезе фаза роста более продолжительна и включает в себя малый и большой рост. Малый рост происходит в эмбриогенезе, а большой рост – после полового созревания, в репродуктивном периоде. В фазе роста женские половые клетки увеличивают свои размеры в результате синтеза и накопления желтка (вителлина) – вителлогенез.

3. **Созревание.** В овогенезе половые клетки останавливаются в стадии диакинеза под влиянием мейозингибирующей субстанции, и могут прибывать в ней несколько лет – стационарная стадия профазы I деления мейоза. Женские половые клетки выходят из стационарного состояния и продолжают своё развитие в разные периоды репродуктивного возраста. Многие из них погибают. Фактором, стимулирующим продолжение мейоза является мейозстимулирующая субстанция, вырабатываемая фолликулами яичников.

В **период размножения** исходные половые клетки в ходе клеточного цикла синтезируют ДНК и митотически делятся, их размножение протекает на основе общих закономерностей, характерных для соматических клеток.

Фаза созревания – мейоз. Перед вступлением в мейоз диплоидные клетки с генетическим набором $2c2n$ в синтетическом периоде клеточного цикла увеличивают количество ДНК и, соответственно, количество субъединиц хромосом. Собственно мейоз включает в себя два последовательных деления созревания:

1. Редукционное.
2. Эквационное.

Профаза I деления мейоза в сперматогенезе и оогенезе включает 5 стадий:

1. *Лептотена*. Реплицированные хромосомы деспирализуются и принимают вид длинных и спутанных нитей.
2. *Зиготена*. Гомологичные по отцовской и материнской линиям хромосом сближаются, соединяются попарно – конъюгируют, образуются биваленты. При конъюгации контактируют друг с другом строго гомологичные хромосомы.
3. *Пахитена*. Хромосомы обмениваются геномами и группами генов – кроссинговер.
4. *Диплотена*. Гомологичные хромосомы, образующие бивалент, отходят друг от друга, но между ними сохраняется связь в области центромеры благодаря хиазмам.
5. *Диакинез*. Заключительная стадия профазы I деления мейоза, характеризуется спирализацией и укорочением хромосом.

Метафаза I деления мейоза. Тетрады хроматид выстраиваются по экватору. Распределение отцовских и материнских хромосом абсолютно случайно. Исчезает ядерная мембрана. Возникает веретено деления.

В процессе анафазы и телофазы в каждую дочернюю клетку расходуется по одной гомологичной двойной хромосоме от каждого бивалента. Это происходит потому, что при I делении мейоза центромера каждого бивалента не расцепляется, и каждый бивалент имеет собственные кинетохоры, которые контактируют с веретеном деления.

Таким образом, каждая дочерняя клетка получает гаплоидный набор хромосом, в связи с чем деление названо редукционным.

II деление мейоза – это мейотическое деление удвоенного набора хромосом.

Лекция 7

Современные представления о происхождении первичных половых клеток в онтогенезе.

При описании процессов эмбрионального развития можно говорить, конечно, о линии половых клеток, не вкладывая в это выражение метафизического содержания, не противопоставляя «бессмертную половую плазму» «смертной соме».

У некоторых животных половой зачаток действительно образуется очень рано, но столь же рано обособляются и зачатки других органов и систем. На той же стадии развития аскариды, а именно на стадии бластомеров, на которой обособляется подовой зачаток, не менее отчетливо и обособление зачатка энтодермы (средней кишки).

Таким образом, нет оснований придавать какое-то особое значение понятию «зародышевый путь» в отличие от «пути на эктодерму», от «пути на сточодеум» или от «пути на глаз».

Столь ранних случаев обособления полового зачатка, какое наблюдается у аскариды, очень немного (Sagitta, циклоп, некоторые насекомые). У большинства животных (у всех позвоночных) половой зачаток развивается сравнительно поздно. Формирование половых клеток и половых желез — семенников у самцов и яичников у самок — является не более таинственным, чем любой другой органогенез.

Еще в XIX в. появились различные взгляды на вопрос о том, из каких клеток происходят половые клетки, являются ли они новыми и новыми поколениями исходных первичных половых клеток, которые обособляются на определенных этапах эмбрионального развития, или они могут развиваться из клеток каких-либо тканей половых желез.

Как уже говорилось, вопросы происхождения половых клеток у животных связаны с конкретными, неодинаковыми для разных животных вопросами развития половых желез — семенников и яичников.

Зачаток половых желез у животных возникает по-разному. Во многих случаях он образуется вместе с перитонеальными стенками целомических мешков. У животных с ранним обособлением первичных половых клеток

(оно происходит еще до возникновения мезодермы) перитонеальные клетки, покрывая слоем половые клетки, также принимают участие в развитии половой железы, являясь, в частности, источником образования фолликулярных клеток.

Нет оснований думать, что вопрос о происхождении половых клеток может быть решен однозначно для всех организмов. В современной биологии имеются две точки зрения. Одни исследователи считают, что формирование половых клеток тождественно процессам дифференциации клеток в любых иных направлениях. Другие стоят на точке зрения непрерывности линии половых клеток, считая это особым процессом, не имеющим подобия с другими явлениями дифференциации. Считают даже, что «процесс зародышевого пути» — это не дифференциация, а сохранение первоначального генома клетки без какой-либо существенной активации его частей.

У губок нет непрерывности зародышевой плазмы: первичные половые клетки могут развиваться у них из амебоцитов или хоаноцитов. О. Тюзе (1962) утверждает, что половые клетки происходят у известковых и кремниевых губок или из хоаноцитов сформированной губки или из археоцитов (из амебоцитов с крупным ядром). Процессы оогенеза и сперматогенеза происходят у губок также, как и у других многоклеточных.

В отношении кишечнополостных также нет оснований говорить о «линии половых клеток». У гидр и других кишечнополостных нет постоянных семенников и яичников. Их половые клетки могут возникать из интерстициальных клеток, а также из зимогенных клеток гастродермиса (А. Вернет и др., 1966). Развившиеся (в экспериментальных условиях) из фрагмента гастродермиса целые гидры нормально почкуются; через 7 недель в популяциях подобных гидр появляются и особи с гонадами.

У полипа *Clava squamata* все половые клетки концентрируются в гонофорах.

Если отрезать зону гонофора «с гроздьями» половых клеток под гипостомом, то при регенерации нового гипостома со щупальцами восстанавливается и весь половой аппарат за счет присутствующих в теле полипа интерстициальных клеток.

Л. М. Лосева (1970) доказала, что женские половые клетки у актинии *Bunodactis stella* образуются заново в каждый период половой активности непосредственно из эпителиальных клеток гастродермиса (септ). В оогенезе отсутствует стадия оогониальных делений. Зародыши и молодые животные не содержат клеток, которые можно было бы считать половыми. Созревание половых клеток происходит асинхронно; в одной мезентерии можно встретить ооциты, находящиеся на разных стадиях развития.

У некоторых червей возможна регенерация гонад из участков тела, в которых отсутствуют половые элементы. Это наблюдается у планарий, а среди полихет — у серпу- лид; наблюдается это и у многих олигохет. Принципиальный интерес представляет то, что у этих животных половые клетки, обособляются на ранних стадиях эмбрионального развития; можно говорить о «линии половых клеток», но соматические клетки способны восстанавливать половые элементы, которые, безусловно, утрачиваются в результате ампутации.

Д. Бьерн (1962) исследовал регенерацию гонад у немертины *ruber*. У животного отрезали передние фрагменты на уровне передней кишки (позади рта). На 7-й день после операции у регенерирующих фрагментов *L. ruber* появлялись оогонии и сперматогонии. Источником их служат свободные клетки паренхимы.

У мшанок «обособление половых клеток» происходит на поздних стадиях развития. При бесполом размножении и регенерации из соматических клеток у них возникают половые клетки.

Членистоногие дают нам многочисленные и яркие примеры раннего обособления линии половых клеток.

В поверхностном слое цитоплазмы (периплазме), в области заднего полюса имеется морфологически отличимый участок — «оосомы». При делении ядер, перемещении их в периплазму и формировании бластодермы особая судьба выпадает на долю тех ядер, которые окажутся в оосоме. Окружающая их цитоплазма разрастается, затем отделяется от остальной части яйца, образуя полярные клетки. У *Drosophila melanogaster* образование полярных клеток происходит на этапе развития зародыша, когда он состоит уже из 256 клеток и более. В цитоплазме заднего полюса яйца имеются какие-то условия, способствующие формированию гоноцитов (т. е. первичных половых клеток).

Пока не установлены надежные признаки первичных половых клеток у рыб, их происхождение остается неясным. Большинство авторов в настоящее время считают, что в течение всей жизни рыбы в половой железе сохраняются потомки первичных половых клеток, являющихся основным источником новых генераций как оогоний, так и сперматогоний.

Невозможно сомневаться в наличии линии половых клеток у всех позвоночных, однако споры по этому вопросу не прекращаются, к тому же эмбриология не располагает достаточными фактическими данными, например о рыбах.

Многие эмбриологи придерживаются «дуалистических» взглядов на развитие половых желез у позвоночных. Они считают, что соматические ткани яичника и семенника всегда мезодермального происхождения, а первичные половые клетки являются дериватами различных зародышевых листков и впоследствии мигрируют к зачатку половой железы (часто благодаря амебоидным движениям). Об этом имелись данные еще в 30-х годах.

У амфибий первичные половые клетки, окруженные мезенхимой, могут быть обнаружены в микроскопических участках над формирующейся брыжейкой, откуда они перемещаются в мезодермальный эпителий,

участвующий в развитии половой железы. У птиц и рептилий первичные половые клетки были найдены на ранних стадиях развития, перед началом сегментации мезодермы во внезародышевой желточной энтодерме. Клетки эпителиального типа обрастают здесь нераздробившуюся массу желтка. Они крупнее, чем обычные мезодермальные, содержат большое, более или менее вакуолизированное ядро, их протоплазма отличается от таковой окружающих клеток своим отношением к красителям, форма их близка к сферической. Сам по себе факт присутствия первичных половых клеток во внезародышевой желточной энтодерме еще не доказывает, что именно они или их потомки окажутся позднее составной частью функционирующей половой железы.

Считается, однако, доказанным, что «первичные половые клетки» мигрируют в мезенхиме и по кровеносным сосудам в область целомической мезодермы, где происходит закладка гонад. В. Данчакова в 1932 г. выжигала у куриного эмбриона зачатковый серп. В результате операции в закладке гонады развивающегося эмбриона пролиферация зачаткового эпителия не обнаруживалась. Располагаются ли «первичные половые клетки» в пределах зачаткового эпителия или во всей толще гонады? Гибнут ли вскоре все эти клетки, сыграв свою роль при формировании половой железы, или часть их становится родоначальником будущих половых клеток? Эти вопросы в достаточной степени еще не выяснены. Наиболее точными данными экспериментальная эмбриология располагает в отношении птиц и амфибий, и нет сомнений в том, что без мигрирующих в зачаток гонады «первичных половых клеток» яйца или спермин не формируются.

Несмотря на обилие исследований о развитии яичников и семенников у млекопитающих, вопрос о происхождении половых клеток у них далеко еще не ясен.

Согласно данным одних авторов с момента прекращения митотического размножения первичных половых клеток у плода

новообразования яйцевых клеток не происходит. Другие исследователи утверждают, что оогенез продолжается в течение всего репродуктивного периода жизни самки. Подсчитано (Т. Бэкер, 1963), что число половых клеток у двухмесячного плода человека около 600 000. К пятому месяцу развития — 6 800 000. Позднее происходит "массовая дегенерация клеток, так что ко времени рождения остается около 1 млн. нормальных ооцитов. Из этого количества примерно 300 000 сохраняется к семилетнему возрасту ребенка.

Многие ученые уверены в том, что первичные половые клетки полностью или частично дегенерируют и происходит формирование половых клеток из клеток герминативного эпителия. Описано новообразование яйцевых клеток из герминативного эпителия в разные периоды жизни (после рождения) у мышей, крыс, морских свинок, кошки, собаки, обезьяны и человека. Некоторые исследователи уверены в том, будто все клетки герминативного эпителия являются потенциальными яйцеклетками.

Однако, по данным многих авторов, после закладки половых желез ооциты не могут образовываться из клеток герминативного эпителия, и абсолютно все ооциты происходят в результате размножения первичных половых клеток. Оогенез у млекопитающих, согласно мнению этих авторов, заканчивается на поздних стадиях развития зародыша или вскоре после рождения.

Исследования А. Г. Кнорре и А. Г. Семеновой-Тян-Шанской (1972, 1973 и др.) на позвоночных, зародышах человека позволили с полной уверенностью говорить о внегонадном возникновении первичных половых клеток у высших позвоночных, о миграции их в закладку гонады. Вследствие этого, по мнению авторов, в отношении позвоночных надо отбросить понятие «зачатковый эпителий» и отказаться от мысли, будто есть эпителий — источник образования половых клеток. Имеет место раннее

«обособление» линии половых клеток. Можно говорить о специальном половом зачатке — гонобласте.

Действительно, существуют многочисленные данные о миграции первичных половых клеток, об активном движении гоноцитов через массу мезенхимных клеток (движение амебоидного характера), а также достоверные данные о переносе половых клеток с кровотоком.

Местом первичной локализации гоноцитов эмбриона человека служит краниальная зона зародышевого щитка (А. Г. Семенова-Тян-Шанская, 1973). Первичные половые клетки на разных стадиях развития человека оказываются в разных частях зародыша — они попадают в мезодерму первичной полосы, оказываются в составе кровяных островков, желточных сосудах, впоследствии в выстилке задней кишки, эндотелиальной закладке сердца, и других образованиях.

В гонадах позвоночных гонии располагаются скоплениями — «гнездами». Позже вокруг каждой половой клетки за счет соматических элементов гонады формируется фолликул (от лат. *folliculus* — мешочек). Стенка фолликула состоит из фолликулярного эпителия, прилегающего к поверхности половой клетки и соединительнотканной теки, в которой разветвляются кровеносные капилляры, питающие заключенную в фолликуле половую клетку. В оогенезе фолликул формируется по завершении гониальных делений и, как правило, содержит одну половую клетку — ооцит I порядка. В сперматогенезе формирование фолликула происходит задолго до завершения гониальных делений, продолжающихся внутри сформированного фолликула, благодаря чему семенной фолликул содержит большое количество мужских половых клеток. Кроме того, группы половых клеток внутри семенного фолликула могут быть заключены в сперматоциты; стенка каждой сперматоцита образована одной или несколькими фолликулярными клетками. Гомологом семенных фолликулов низших позвоночных у Amniota являются семенные каналцы. Находясь в

контакте с половыми клетками, фолликулярный эпителий выполняет роль посредника в их взаимоотношениях с родительским организмом:

На определенных этапах гаметогенеза фолликулярный эпителий несет гормональную функцию; в случае гибели половых клеток осуществляет их фагоцитоз; продуцирует вторичные яйцевые оболочки.

Особенно велика роль фолликулярного эпителия в оогенезе в связи со значительным ростом ооцита и формированием яйцевых -оболочек. В юных фолликулах фолликулярный эпителий состоит из одного слоя сильно уплощенных, функционально малоактивных клеток. На протяжении оогенеза фолликулярный эпителий позвоночных претерпевает значительные морфофизиологические превращения. Предложено различать четыре вида фолликулярных эпителиев у позвоночных (Н. С. Габаева, 1970)— однослойный статически плоский, в ходе оогенеза почти не изменяющийся (бесхвостые амфибии); трансформирующийся изоморфный, приобретающий в ходе оогенеза строение кубического, столбчатого или ложномногорядного (акулы, костистые рыбы, птицы); трансформирующийся анизоморфный, клетки которого в ходе оогенеза дифференцируются в двух направлениях— на собственно эпителиальные и железистые (скаты, чешуйчатые рептилии), и многослойный изоморфный — примером его служит фолликулярный эпителий плацентарных млекопитающих. Предполагается, что наиболее примитивным, исходным в эволюционных изменениях фолликулярного эпителия можно считать статически плоский, свойственный низшим вторичноротым. При овуляции стенка фолликула разрывается и яйцо освобождается в полость гонады либо в полость тела, откуда попадает в выводные пути половой системы.

Лекция 8

Строение мужской половой железы, сперматогенез и его периоды.

Сперматогенез осуществляется в извитых канальцах семенников и подразделяется на четыре периода:

- 1) период размножения – I;
- 2) период роста – II;
- 3) период созревания – III;
- 4) период формирования – IV.

Процесс сперматогенеза будет обстоятельно рассмотрен при изучении мужской половой системы. Сперматозоид человека состоит из двух основных частей: головки и хвоста.

Головка содержит:

- 1) ядро (с гаплоидным набором хромосом);
- 2) чехлик;
- 3) акросому;
- 4) тонкий слой цитоплазмы, окруженный цитолеммой.

Хвост сперматозоида подразделяется на:

- 1) связующий отдел;
- 2) промежуточный отдел;
- 3) главный отдел;
- 4) терминальный отдел.

Главные функции сперматозоида – хранение и передача яйцеклеткам генетической информации при их оплодотворении. Оплодотворяющая способность сперматозоидов в половых путях женщины сохраняется до 2 суток.

Сперматогенез включает 4 периода.

- период размножения заключается в митотическом делении первичных половых клеток с образованием большого количества сперматогоний;

- в периоде роста сперматогонии растут и превращаются в сперматоциты I порядка;

- в периоде созревания сперматоциты I порядка вступают в первое редукционное деление мейоза. в результате возникают два сперматоцита II

порядка. Из них при втором эквационном делении мейоза образуется по две сперматиды;

- в периоде формирования сперматиды превращаются в сперматозоиды. В это время:

1) ядро сильно уплотняется, хроматин конденсируется и становится синтетически инертным;

2) аппарат Гольджи прижимается к ядру, формирует акросому, которая смещается на апикальный конец клетки;

3) формируется две центриоли, одна из которых (проксимальная) смещается на противоположный от аппарата Гольджи полюс ядра, а другая (дистальная) отодвигается в связующую часть;

4) от дистальной центриоли отрастает жгутик;

5) практически вся цитоплазма отторгается.

Если сперматогенез протекает довольно одинаково во всех классах позвоночных, то овогенез гораздо более разнообразен в зависимости от биологии развития животного.

Лекция 9

Строение мужской половой железы, сперматогенез и его периоды.

Что такое сперматогенез?

Сперматогенез – это процесс развития мужских половых клеток (сперматозоидов) под воздействием гормонов. Он происходит в мужских половых железах, которые называются семенниками, в семенных канальцах.

Стадии сперматогенеза и их продолжительность

Сперматогенез состоит из четырех стадий. Каждая стадия занимает примерно по 16 дней.

Фаза размножения

Незрелые клетки, находящиеся в семенниках, под воздействием гормонов делятся и превращаются в сперматогонии, клетки обычной формы с ядром внутри. В сперматогониях содержится двойной набор хромосом.

Часть клеток остается на «скамье запасных», в резерве, а некоторые начинают расти и делиться, переходя во вторую фазу.

Фаза роста

Сперматогонии сильно увеличиваются в размерах. Изменяясь, они превращаются в сперматоциты первого порядка, которые все еще содержат двойной набор хромосом. Эти клетки смещаются ближе к просвету канальца.

Фаза созревания

После деления клетки становятся двумя сперматоцитами второго порядка, делятся вторично и превращаются в четыре сперматиды. В этих клетках содержится уже одинарный, а не двойной набор хромосом.

Фаза формирования

В последней фазе из сперматид формируются сперматозоиды, имеющие характерное, знакомое всем строение. Таким образом, из одной изначальной клетки, которая имела двойной набор хромосом, формируется четыре сперматозоида с одинарным набором хромосом, который характерен для половых клеток.

Что происходит в процессе сперматогенеза?

Стадии сперматогенеза поэтапно показывают, что в этом процессе под воздействием гормонов из незрелых (так называемых стволовых) клеток через рост и деление образуются мужские половые клетки – сперматозоиды.

Клетка постепенно меняется, вытягивается, растет, делится. В результате ядро превращается в головку сперматозоида, а телом и хвостом его становятся цитоплазма и оболочка клетки. Все питание – кислород, углеводы, аминокислоты, витамины и другие полезные вещества в обязательном порядке поступают к созревающим сперматозоидам через поддерживающие клетки Сертоли, и продукты обмена тоже уходят через них. На последней фазе сперматозоид примыкает к питающим его клеткам Сертоли и остается так до полного развития, получая необходимые для его

роста и созревания полезные вещества. Продолжительность сперматогенеза составляет 73-75 суток.

Как происходит сперматогенез?

Когда начинается сперматогенез? Клетки, из которых будут образовываться сперматозоиды, образуются в семенниках еще во время эмбрионального развития. Но процесс сперматогенеза запускается только во время полового созревания (10-14 лет) и происходит у большинства мужчин вплоть до самого конца жизни под воздействием определенных гормонов.

В ткани между семенными канальцами находятся клетки Лейдига, синтезирующие мужской половой гормон тестостерон. Но для того, чтобы клетки Лейдига начали его вырабатывать, после полового созревания гипоталамус должен синтезировать гормон, под воздействием которого гипофиз будет производить вырабатывать фолликулостимулирующий гормон. Иными словами, регуляция сперматогенеза происходит по принципу домино – гипоталамус запускает процессы в гипофизе, гипофиз – в клетках Лейдига и клетках Сертоли.

Выброс мужских гормонов у мужчин происходит постоянно, на протяжении всей жизни, циклично и регулярно. Соответственно, постоянно и регулярно продолжается и процесс созревания сперматозоидов. В мужском организме всегда есть сперматозоиды в разных стадиях созревания.

Клетки сперматогенеза в спермограмме

Для того, чтобы проверить качественные показатели спермы, существует специальный анализ – спермограмма. На спермограмме оценивается качество спермы по следующим параметрам:

- количество сперматозоидов;
- подвижность сперматозоидов;
- морфологические характеристики сперматозоидов (то есть, характеристики их строения);

- количество и типы лейкоцитов (возможно, указывают на текущее воспаление);
- количество и типы незрелых клеток (указываются просто по традиции, количество ни на что не влияет).

Таким образом, чаще всего оценивается именно качество и количество зрелых клеток сперматогенеза – сперматозоидов, ведь именно от их качества, количества, подвижности и строения зависит зачатие ребенка.

Нормальными считаются показатели, при которых в сперме:

- объем эякулята от 1,5 мл и более;
- общее количество сперматозоидов – от 39 млн и более;
- подвижность сперматозоидов – от 40 % и более;
- жизнеспособность – от 58 % и более;
- морфология (строение) – 4 % и более.

Но если показатели спермограммы оказались далеки от нормы, не стоит делать поспешных выводов. Это повод посетить специалиста, проконсультироваться и следовать рекомендациям: начать вести здоровый образ жизни, принимать витаминно-минеральные комплексы для повышения фертильности, устранить воспаление или другие причины ухудшения сперматогенеза.

Где образуются сперматозоиды?

Для образования и созревания сперматозоида требуется 72 дня.

В яичках есть целая система крошечных трубок - извитых **семенных канальцев**. Эти трубки заполнены зародышевыми круглыми клетками, которые под действием тестостерона начинают делиться и превращаться в сперматозоиды прямо внутри стенки такой трубки. Всё это время их питают и защищают клетки Сертоли. Как только у сперматозоида формируется голова и хвост (жгутик), он проходит сквозь клетки Сертоли (гематотестикулярный барьер) и попадает в просвет трубки (канальца) и уже по нему начинает движение к **придатку (эпидидимис)**.

В придатках (а их у мужчины 2 - по одному у каждого яичка) сперматозоиды накапливаются и хранятся в течении почти 5 недель. Параллельно с этим, предстательная железа и семенные пузырьки производят семенную плазму - беловатую жидкость, с которой смешиваются сперматозоиды и плавают в ней, попадая в **семявыносящие протоки** непосредственно перед эякуляцией.

Мужчина возбуждается, стимулирует половой член (мастурбация или половой акт), мышцы члена сжимаются и проталкивают эту смесь в уретру. Так мужчина эякулирует спермой - т.е. смесью семенной плазмы и сперматозоидов. В каждой порции спермы может быть до 500 миллионов сперматозоидов.

Сперматогенез начинается в головном мозге

Мы только что кратко описали весь процесс образования сперматозоидов, который происходит в яичках. Но на самом деле, правы и те, кто скажет вам, что сперматогенез начинается в головном мозге. В самом начале сперматогенеза, зародышевые клетки начинают деление из-за действия на них гормона тестостерона. Тестостерон синтезируется прямо в яичках между трубочками семенных канальцев. В головном мозгу гипоталамус постоянно отслеживает уровень тестостерона в организме и если он снижается, гипоталамус отправляет сигнал в гипофиз, заставляя его синтезировать лютеинизирующий гормон (ЛГ) и фолликулостимулирующий гормон (ФСГ).

Лютеинизирующий гормон из гипофиза перемещаются в яички и заставляя специальные клетки Лейдига синтезировать тестостерон. А фолликулостимулирующий гормон распределяет тестостерон по семенному каналцу, где под его воздействием и начинается деление круглых зародышевых клеток и превращение их в сперматозоиды. Тестостерон из семенного каналца поглощают клетки Сертоли, чтобы потом "кормить" спермии до созревания.

Зачем сперматозоид стремится оплодотворить яйцеклетку? Чтобы передать свою часть ДНК. В головке сперматозоида хорошо упакована одна молекула ДНК, в которой хранится не просто точный дубликат ваших генов, а какая-то уникальная их комбинация.

Что влияет на процесс образования спермы и может его нарушить? Из факторов, влияющих на сперматогенез, наибольшее воздействие оказывают температура, гормональный баланс, иммунная система, интоксикации, питание и образ жизни.

Лекция 10

Механизмы морфогенетических движений в период гаструляции

Гаструляция — это процесс образования зародышевых листков. Гаструляция у человека происходит в два этапа. Первый этап идет путем деляминации (расщепления), а второй — путем миграции.

В процессе первого этапа образуются два зародышевых листка (экто- и энтодерма), два провизорных органа (амнион и желточный мешок). Кроме того, непосредственно перед началом первого этапа происходит образование такого провизорного органа, как хорион. Формирование хориона — это второй этап в образовании плаценты.

Во время второго этапа образуется еще один зародышевый листок — мезодерма и его производное — мезенхима, провизорный орган — аллантоис и идет дальнейшее образование еще одного провизорного органа — плаценты: формируются третичные ворсинки хориона, которые в последующем соединяются с decidua basalis и формируют плаценту. Образуются осевые органы — хорда, нервная трубка, кишечная трубка, мезодерма.

Первый этап гаструляции

Клетки эмбриобласта подразделяются на две части (Рис. Д. Т3). Одна часть представляет собой пласт клеток, расположенных в один ряд. Эта

группа клеток получает название зародышевого диска (щитка). Все остальные клетки эмбриобласта превращаются во внезародышевую мезенхиму (внезародышевую мезодерму).

Образование хориона Внезародышевая мезенхима подрастает к трофобласту, и получают вторичные ворсинки хориона. Хорион — это трофобласт + внезародышевая мезенхима. Вторичные ворсинки хориона состоят из трофобласта и внезародышевой мезенхимы (Рис. Д).

Образование эктодермы и энтодермы Клетки зародышевого диска делятся в тангенциальной плоскости, то есть происходит его расщепление (деляминация) на два слоя (Рис. Е, Т4). В результате этого зародышевый диск уже состоит из двух слоев клеток. Верхний слой клеток — это эктодерма (эпибласт), нижний слой — энтодерма (гипобласт).

Образование желточного мешка Под энтодермой скапливается жидкость, которая отодвигает внезародышевую мезенхиму. В результате этого образуется пузырек, заполненный жидкостью, называемый желточным пузырьком (Рис. Ж, Т4). Энтодерма разрастается за пределы зародышевого диска, обрастает поверхность желточного пузырька и получается желточный мешок (Рис. З, И, Т5). Его стенка состоит из внезародышевой энтодермы и внезародышевой мезенхимы. Внезародышевая энтодерма называется внезародышевой, так как она вышла за пределы зародышевого диска.

Образование амниона Клетки эктодермы выселяются из зародышевого диска, отодвигая внезародышевую мезенхиму (Рис. З, Т4). Между клетками эктодермы скапливается жидкость. Она раздвигает выселившиеся из зародышевого диска клетки эктодермы. В результате образуется одна заполненная жидкостью полость, по периферии которой располагаются клетки внезародышевой эктодермы и внезародышевой мезенхимы (Рис. З, И, Т5). Это — амнион. Стенка амниона состоит из внезародышевой эктодермы и внезародышевой мезенхимы. Внезародышевая

эктодерма называется внезародышевой потому, что она находится за пределами зародышевого диска.

Второй этап гаструляции

В эктодерме клетки начинают двигаться (мигрировать) с двух сторон от головного конца зародыша к каудальному (хвостовому). В области каудального конца клеточные потоки встречаются и начинают двигаться кпереди. При движении клеток эктодермы в срединной части образуется нагромождение клеток, которое получает название первичной полоски. В средней части эктодермы движение клеток останавливается, и в передней части этой полоски имеется еще большее нагромождение клеток, которое получает название первичного узелка.

Образование мезодермы происходит из клеток первичной полоски. Клетки первичной полоски, образовавшейся в эктодерме, прорастают в пространство между экто- и энтодермой и там разрастаются, образуя мезодерму (Рис. К, Тб).

Образование хорды происходит из клеток первичного узелка. Клетки первичного узелка, образующегося в эктодерме, прорастают в пространство между экто- и энтодермой, там разрастаются вперед и назад и образуют хорду

Образование нервной трубки Уже после образования мезодермы и хорды в срединной части эктодермы образуется углубление — нервная пластинка. Нервная пластинка погружается под эктодерму, а края эктодермы смыкаются, и образуется нервная трубка.

Образование кишечной трубки происходит в процессе формирования туловищной складки. Туловищная складка формируется путем подгибания всех имеющихся зародышевых листков под тело зародыша. В результате этого кишечная (зародышевая) энтодерма отделяется от желточного мешка (желточная энтодерма). Кишечная трубка остается связанной с желточным мешком только в одном небольшом участке — желточном протоке

(стебельке). Часть желточного протока может остаться после рождения в виде дивертикула подвздошной кишки.

Дифференцировка мезодермы и образование мезенхимы Сразу после своего образования мезодерма подразделяется на два главных отдела: сомиты — спинной отдел и спланхнотом — брюшной отдел. Между сомитами и спланхнотомом имеется еще один отдел — сегментная ножка, с помощью которой они соединяются (Рис. С). Сомиты разделяются на три части: дерматом, склеротом, миотом. Дерматом дает начало мезенхиме дерматома, из нее образуется дерма — собственно кожа. Миотом является источником поперечнополосатых мышц. Из склеротома образуется мезенхима склеротома, которая дает начало костям и хрящам. Спланхнотом делится на висцеральный и париетальный листки, между которыми находится вторичная полость тела — целом (Рис. С). Висцеральный и париетальный листки дают начало висцеральным и париетальным серозным оболочкам. Кроме того, из висцерального листка спланхнотома выселяются клетки, которые дают начало мезенхиме спланхнотома. Из нее развивается соединительная ткань. Таким образом, мезенхима образуется как минимум из трех источников — висцерального листка спланхнотома, дерматома, склеротома. Из мезенхимы развивается вся соединительная ткань. Из сегментных ножек, находящихся в грудном отделе зародыша (первые 8–10 сегментов), закладывается предпочка и мезонефральный (вольфов) проток, из которого образуются каналец придатка семенника и семявыносящий проток. Из сегментных ножек, находящихся в туловищных отделах зародыша, развивается первичная почка, которая сначала функционирует у зародыша, а потом из канальцев первичной почки образуются прямые канальцы, канальцы сети семенника, выносящие канальцы придатка семенника. Сегментные ножки каудального отдела зародыша не отделяются одна от другой (не сегментируются), а формируют нефрогенный тяж, из которого развивается окончательная почка.

Образование аллантаоиса Аллантаоис образуется как вентральный вырост передней части задней кишки. Он растет кпереди, дорастает до желточного стебелька, и в этой области выходит из тела зародыша (Рис. П, Т8). Стенка аллантаоиса состоит из энтодермы и внезародышевой мезенхимы. Урахус и верхушка мочевого пузыря — это остатки аллантаоиса.

Образование плаценты (III этап) По аллантаоису к вторичным ворсинкам хориона подрастают кровеносные сосуды, и такие ворсинки, состоящие уже из трофобласта, внезародышевой мезенхимы и кровеносных сосудов, называются третичными ворсинками хориона (Рис. Р, Т8). Хорион прикрепляется к подлежащему участку слизистой оболочки матки — *decidua basalis* и вместе с ним формирует плаценту. Таким образом, плацента в буквальном смысле представляет собой соединение третичных ворсинок хориона (плодная часть) и *decidua basalis* (материнская часть).

Лекция 11

Оогенез и строение яичников.

Овогенез осуществляется в яичниках и подразделяется на три периода:

- 1) период размножения (в эмбриогенезе и в течение 1-го года постэмбрионального развития);
- 2) период роста (малого и большого);
- 3) период созревания.

Яйцеклетка состоит из ядра с гаплоидным набором хромосом и выраженной цитоплазмы, в которой содержатся все органеллы, за исключением цитоцентра.

Оболочки яйцеклетки:

- 1) первичная (плазмолемма);
- 2) вторичная – блестящая оболочка;
- 3) третичная – лучистый венец (слой фолликулярных клеток).

Овогенез состоит из 3 периодов:

- период размножения представляет собой митотические деления первичных половых клеток с формированием овогоний. У низших позвоночных популяция овогоний сохраняет способность к делению на протяжении всего репродуктивного периода. Причем у видов с наружным оплодотворением деление идет весьма активно, так как число зрелых яиц, выметываемых самкой за один раз, колеблется от нескольких сотен до сотен тысяч. Животные с внутренним оплодотворением продуцируют половые клетки более экономно. У млекопитающих размножение овогоний протекает только в эмбриональном периоде и к концу внутриутробного развития прекращается;

- овогонии вступают в период роста, который делится на периоды малого и большого роста. Замечательной особенностью периода малого роста является его необычайная длительность: от нескольких дней до нескольких десятков лет (у млекопитающих).

Овогонии незначительно увеличиваются в размерах, превращаются в овоцит I порядка, который вступает в первое деление мейоза, в профазе которого овоциты I порядка существуют столь длительное время. Самые значительные события этого периода протекают в ядре овоцита и связаны с процессами амплификации генов и синтетической активности хромосом типа ламповых щеток. Амплификация генов - это образование многочисленных копий с тех участков ДНК, где расположен код рРНК. на законченных копиях возникают новые и процесс идет как нарастающий каскад. Отделившиеся копии обособляются в виде ядрышек, на которых происходит синтез рРНК. Хромосомы типа ламповых щеток похожи на ерши, которыми когда-то чистили керосиновые лампы, и их "ершистость" связана с наличием деспирализованных участков ДНК. На этих участках идет синтез иРНК. Рибосомальная и информационная РНК заготавливаются впрок - они будут использоваться после оплодотворения.

Затем овоцит вступает в период большого роста, когда заканчивается первое деление мейоза, образуется овоцит II типа и первое редукционное тельце. В этот период отмечается быстрое увеличение объема клетки за счет отложения в цитоплазме запасных питательных веществ: жира, гликогена, желтка. Желток - это совокупность нескольких классов химических веществ (белков, жиров, углеводов), запасаемых в цитоплазме яйцеклетки для снабжения развивающегося зародыша питательными веществами. Количество желтка, отлагающегося в яйцеклетках, сильно варьирует в разных группах животных. У амфибий, рептилий, птиц компоненты желтка синтезируются в печени, с током крови поступают в яичник, проходят через фолликулярный эпителий и поступают в овоцит микропиноцитозом, где происходит их окончательное морфологическое структурирование;

- в периоде созревания происходит второе эквационное деление мейоза, отделяется второе редукционное тельце, и овоцит превращается в яйцеклетку.

Среди всех отличий ово- и сперматогенеза особо следует подчеркнуть количество формирующихся клеток: из одной сперматогонии образует четыре сперматозоида, а из одной овогонии - одна яйцеклетка. Биологический смысл этого понятен: при овогенезе важно сохранить в клетке весь запас питательных веществ, а при сперматогенезе - увеличить число сперматозоидов.

Классификация яйцеклеток по количеству желтка. Количество желтка зависит от того, развивается ли зародыш в материнском организме или вне его и от продолжительности развития. Выделяют:

- полилецитальные яйцеклетки (рыбы, птицы, большинство членистоногих);
- мезолецитальные (амфибии, осетровые рыбы);
- олиголецитальные (черви, моллюски, ланцетник, млекопитающие). Желток распределен по клетке неравномерно. Чем больше желтка, тем большая неравномерность в его распределении наблюдается.

Классификация яйцеклеток по распределению желтка.

- изолецитальные - равномерно распределен желток (ланцетник, морской еж).

У млекопитающих яйцеклетка вторично изолецитальная, так как происходит ее трансформация в процессе эволюции в связи с потерей желтка.

- телolecитальные - желток распределен неравномерно, скапливаясь у одного полюса яйцеклетки, который называется вегетативным. Другой полюс, в котором располагается ядро и другие органеллы и включения, называется анимальным. Кроме того, яйцеклетки могут умеренно телolecитальными (амфибии) или резко телolecитальными (рыбы, птицы).

- центролецитальные - когда желток скапливается в центре (насекомые).

Лекция 7(2)

Оогенез и строение яичников.

Процесс развития женских половых клеток (или дифференцировки половых клеток по женскому типу) называют **оогенезом**.

Структура оогенеза примерно одинакова у всех животных. Гоноцит попадает в яичник и становится оогонием. Оогонии – незрелые половые клетки, способные к митозу. Оогенез совершается в 3 этапа (периода):

- 1) период размножения;
- 2) период роста;
- 3) период созревания.

Оогонии осуществляют первый период оогенеза – период размножения. Они делятся митотически, а затем переходят к стадии роста и становятся ооцитами I порядка. Они уже теряют способность к митотическому делению и вступают в профазу I мейоза. В период роста одновременно идут 2 процесса: в ядре происходит профазу мейоза, а в цитоплазме растущего ооцита I накапливаются органеллы, питательные вещества, источники энергии для зародыша. Вначале рост незначителен, и пропорционально увеличиваются объёмы ядра и цитоплазмы. В цитоплазме накапливаются РНК, белки, рибосомы, органеллы. Это малый рост

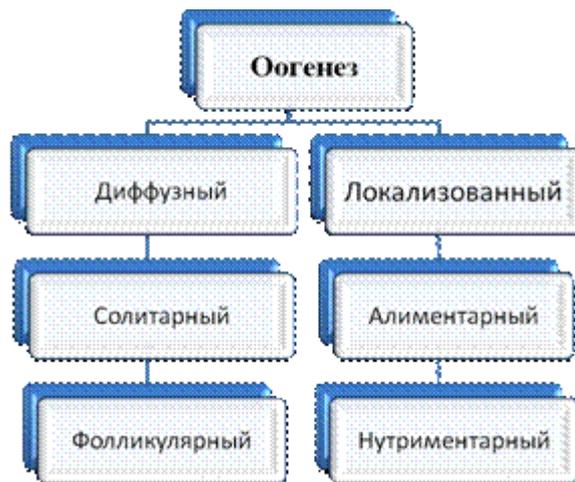
(превителлогенез). Он совпадает с моментом вступления ооцита в профазу мейоза и продолжается до середины диплотены.

Профаза I деления – это очень ответственный этап мейоза. И в оо-, и в сперматогенезе она включает стадии лептотены, зиготены, пахитены, диплотены и диакинеза. В лептотене реплицированные хромосомы деспирализуются и принимают вид длинных, спутанных нитей. В зиготене гомологичные по отцовской и материнской линиям хромосомы сближаются и конъюгируют (соединяются попарно), образуя биваленты. В пахитене хромосомы обмениваются генами и группами генов (происходит кроссинговер). Конъюгация – настолько важное событие в развитии организмов, что если он не произойдет, например, при отсутствии гомологичной хромосомы, не образуются и гаметы. Именно поэтому оказываются бесплодными межвидовые гибриды с несовпадающими наборами хромосом. В диплотене гомологичные хромосомы, образующие бивалент, расходятся, но между ними сохраняется связь в области центромер. Диакинез заключительная стадия профазы I деления мейоза. Хромосомы спирализуются и укорачиваются. Примерно с середины диплотены ооциты I вступают в период большого роста (вителлогенез). При этом резко увеличивается объем цитоплазмы (в сотни тысяч раз), и она постепенно заполняется желточными включениями. Желток – смесь белков, жиров и углеводов, основной из них – вителлогенин (синтезируется в печени).

Заключительный этап оогенеза – период созревания. Он осуществляется в виде двух последовательных делений созревания. В результате первого деления мейоза реплицированные гомологичные хромосомы расходятся в дочерние ядра, каждое из которых содержит половину исходного числа хромосом. В результате второго деления созревания в сестринских клетках оказывается гаплоидное число одиночных хроматид.

Особенностью делений созревания в оогенезе является асимметричное разделение цитоплазмы: при каждом делении почти вся она остаётся в одной из сестринских клеток. При первом делении образуются большой ооцит второго порядка (ооцит II) и маленькое первое редукционное тельце. В цитоплазме ооцита содержится практически всё, что накоплено в период роста. При втором делении созревания образуется зрелое яйцо с тремя редукционными тельцами, которые впоследствии обычно дегенерируют.

Существуют следующие типы оогенеза: диффузный и локализованный. Диффузный оогенез: развитие женских гамет может осуществляться в любом участке тела (губки, кишечнополостные, ресничные черви). При диффузном типе ооциты не синтезируют и не накапливают желточные включения, а растут за счёт низкомолекулярных соединений из фаголизосом. Это фагоцитарный тип питания.



Локализованный оогенез: развитие женских гамет локализовано в личинках. При локализованном оогенезе ооцит может развиваться без участия вспомогательных питающих клеток (солидарный тип) или при участии специальных клеток (алиментарный тип).

Алиментарный тип оогенеза может быть фолликулярным или нутриментарным.

При фолликулярном оогенезе растущий ооцит окружен фолликулярными клетками и образует фолликул. Фолликулярные клетки не

участвуют в синтезе белков желтка, все виды РНК синтезируются в самом ооците (у всех хордовых)

При нутриментарном оогенезе ооцит окружен трофоцитами (клетками-кормилками, абортивными половыми клетками).

Яйцеклетка – крупная и неподвижная, размеры её у млекопитающих 100-200 мкм. Она содержит запас трофических соединений, необходимых для раннего развития зародыша, а так же запас цитоплазматических структур для формирования бластомеров. Количество желтка варьирует у животных разных групп.

На ультрамикроскопическом уровне яйцеклетка имеет крупное округлое ядро с эухроматином и цитоплазму с митохондриями, рибосомами и полисомами. В цитоплазме есть окаймлённые везикулы (свидетельства активных транспортных процессов) и мультиламеллярные тельца (значение до конца не выяснено). Кроме того, в цитоплазме разбросаны немногочисленные скопления вителлиновых гранул (это коллекторы трофических включений).

У человека и у высших плацентарных млекопитающих женские гаметы не существуют изолированно. Кроме самых ранних стадий развития (овогонии), они находятся в тесном контакте с соматическими клетками яичника, которые формируют вокруг каждой яйцеклетки эпителиальную и соединительнотканную оболочки. Комплекс «половая клетка – соматические оболочки» именуется овариальным фолликулом. Его строение постепенно усложняется в процессе овогенеза.

Яйцевые оболочки – защитные образования различного строения, окружающие яйца у подавляющего большинства животных. Лишь у немногих животных, яйца которых способны к амёбоидному движению, например у губок и некоторых кишечнополостных, поверхность яйца не защищена оболочкой. По происхождению различают три типа яйцевых оболочек.

Первичную, или желточную, оболочку вырабатывает само яйцо в период роста (ооцит). Нередко она представлена тонким прозрачным слоем, иногда (например, у аскариды, некоторых позвоночных) достигает значительной толщины и может быть многослойной. У большинства позвоночных желточная оболочка пронизана многочисленными радиальными каналами, за что получила название *zona radiata*; у млекопитающих её называют блестящей оболочкой — *zona pellucida*. Каналы возникают при формировании оболочки в тех местах, где располагаются отходящие от поверхности ооцита микроворсинки, направленные навстречу выростам окружающих его фолликулярных клеток. Некоторые исследователи полагают, что образование *zona radiata* осуществляется за счёт веществ, секретиремых не только ооцитом, но и фолликулярными клетками, поэтому её нельзя считать первичной в строгом смысле слова. Желточная оболочка образуется почти всегда; многие яйца имеют, кроме того, оболочку другого типа (обычно вторичную), а иногда — оболочки всех трёх типов.

Вторичная оболочка, или хорион, выделяется вспомогательными клетками яичника или формируется путём преобразования этих клеток в материал оболочки. Большой прочности достигает хорион у насекомых и других членистоногих, у которых он пропитывается хорионином — веществом, по составу близким кератину. Третичные оболочки секретируются клетками полового тракта самки во время продвижения овулировавшего яйца по яйцеводу.

К **третичным оболочкам** относятся студенистые оболочки яиц иглокожих, моллюсков, рыб и земноводных, а также более плотные белковые оболочки, одетые роговой скорлупой у головоногих моллюсков и акулообразных рыб, волокнистой и известковой у пресмыкающихся или подскорлуповыми оболочками и известковой скорлупой у птиц. У многих беспозвоночных прочная третичная оболочка окружает несколько яиц и называется яйцевым коконом. Кокон содержит белковую жидкость, которая

является жидкой третичной оболочкой. Если плотные оболочки формируются до соединения яйца и сперматозоида, в них образуются особые каналы (микропиле), по которым оплодотворяющий сперматозоид может беспрепятственно достигнуть цитоплазмы яйца. Яйцевые оболочки защищают яйца от механических повреждений, от проникновения микроорганизмов и паразитов, от высыхания и т. п. Белковая оболочка куриного яйца обладает бактерицидными, фунгицидными свойствами. У многих животных клейкие оболочки или их придатки служат также для прикрепления яиц к субстрату. Материал жидких белковых оболочек используется развивающимися зародышами как питательный материал. Отделение оболочки от поверхности яйца при оплодотворении играет важную роль в его защите от проникновения сверхчисленных сперматозоидов.

Лекция 12

Регуляция оогенеза. Оплодотворение и её типы.

Оогенéз или овогенéз (др.-греч. ὄν — яйцо + γένεσις — возникновение) — развитие женской половой клетки — яйцеклетки (яйца). Одна из форм гаметогенеза.

Во время эмбрионального развития организма гоноциты вселяются в зачаток женской половой гонады (яичника), и всё дальнейшее развитие женских половых клеток происходит в ней.

Периоды оогенеза

Оогенез совершается в три этапа, называемых периодами.

Период размножения

Попав в яичник, гоноциты становятся овогониями. Овогонии осуществляют период размножения. В этот период овогонии делятся митотическим путём. У млекопитающих животных (в том числе у человека) этот процесс происходит только в период эмбрионального развития самки.

Период роста

Половые клетки в этом периоде называются ооцитами первого порядка. Они теряют способность к митотическому делению и вступают в профазу I мейоза. В этот период осуществляется рост половых клеток.

В периоде роста выделяют 2 стадии:

Стадия малого роста (превителлогенез) — объём ядра и цитоплазмы увеличивается пропорционально и незначительно. При этом ядерно-цитоплазматическое отношение не нарушается. На этой стадии происходит активный синтез всех видов РНК — рибосомных, транспортных и матричных. Все эти типы РНК синтезируются преимущественно впрок, то есть для использования уже оплодотворенной яйцеклеткой.

Стадия большого роста (вителлогенез) — объём цитоплазмы ооцита может увеличиться в десятки тысяч раз, в то время как объём ядра увеличивается незначительно. Таким образом, ядерно-цитоплазматическое отношение сильно уменьшается. На этой стадии в ооците I порядка образуется желток. По способу образования желток принято разделять на экзогенный и эндогенный. Присущий большинству видов животных экзогенный желток строится на основе белка-предшественника вителлогенина, который поступает в ооцит извне. У позвоночных вителлогенин синтезируется в печени матери и транспортируется к содержащему ооцит фолликулу по кровеносным сосудам. Попадая затем в пространство, непосредственно окружающее ооцит (периооцитное пространство), вителлогенин поглощается ооцитом путём пиноцитоза.

Период созревания

Созревание ооцита — это процесс последовательного прохождения двух делений мейоза (делений созревания). Как уже говорилось выше, при подготовке к первому делению созревания ооцит длительное время находится на стадии профазы I мейоза, когда и происходит его рост.

Из двух делений созревания первое у большинства видов является редукционным, так как именно в ходе этого деления гомологичные

хромосомы расходятся по разным клеткам. Таким образом, каждая из разделившихся клеток приобретает половинный (гаплоидный) набор хромосом, где каждый ген представлен лишь одним аллелем.

Поскольку первому делению созревания предшествовала S-фаза, каждая из разошедшихся хромосом содержит двойное количество ДНК (две хроматиды). Эти генетически идентичные хроматиды и расходятся по сестринским клеткам во втором делении созревания, которое является эквационным (как и обычное деление соматических клеток). После двух делений созревания число хромосом в каждой из клеток оказывается гаплоидным ($1n$), а общее количество хроматина в каждом клеточном ядре будет соответствовать $1c$.

Типы оогенеза

Оогенез

|
|

Диффузный <----|-----> Локализованный

|
|

Солитарный <-----|-----> Алиментарный

|
|

Нутриментарный <-----|-----> Фолликулярный

Диффузный оогенез — развитие яйцеклеток может происходить в любой части тела (губки, кишечнополостные, ресничные черви). При диффузном оогенезе ооциты являются фагоцитирующими клетками, не синтезируют и не накапливают желточные включения, а растут за счёт поступления низкомолекулярных соединений из фаголизосом. В этих

ооцитах вырабатываются в большом количестве гидролитические ферменты, необходимые для переваривания фагоцитируемых структур.

Локализованный оогенез — развитие яйцеклеток происходит в женских гонадах — яичниках.

Солитарный оогенез — ооцит может развиваться без участия вспомогательных питающих клеток (некоторые кишечнополостные, черви, моллюски). При этом растущие половые клетки лишены вспомогательных элементов, желточные белки и РНК синтезируются ими самостоятельно. Все необходимые для макромолекулярных синтезов ооцит получает из окружающей среды (полости гонады) в виде простых низкомолекулярных соединений.

Алиментарный оогенез — развитие ооцита происходит при участии вспомогательных питающих клеток.

Нутриментарный оогенез — ооцит окружён трофоцитами (клетками-кормилками, питающими, или *nursery cells*), связанными с ним цитоплазматическими мостиками (высшие черви, насекомые). Трофоциты — абортированные половые клетки, то есть имеющие общее происхождение с ооцитом. На один ооцит приходится огромное количество клеток-кормилок, снабжающих половую клетку РНК. В вителлогенезе[⇒] трофоциты участия не принимают: желток образуется за счёт поступлений высокомолекулярных веществ извне.

Фолликулярный оогенез — растущий ооцит окружён фолликулярными (соматическими по происхождению) клетками, которые вместе с ним образуют функциональную структуру — фолликул (подавляющее число животных, в том числе все хордовые). Фолликулярные клетки не участвуют в синтезе белков желтка, все виды РНК синтезируются в самом ооците. Исключение составляют фолликулярные клетки птиц и ящериц, синтезирующие РНК для ооцита.

Лекция 13

Регуляция оогенеза. Оплодотворение и её типы.

Размножение – это процесс, который позволяет живым существам иметь потомство, непрерывно воспроизводить себе подобных, и следовательно, существовать виду. Оно бывает половым и бесполом. Простые клеточные организмы размножаются обычным делением клеток.

Половое размножение подразумевает слияние женских и мужских половых клеток различными способами. Для его осуществления необходимо предварительное созревание гамет (половых клеток), а затем требуются определенные условия для их встречи и слияния. Вследствие слияния половых клеток образуется зародыш (зигота), дальнейший рост и развитие которой дает возможность образоваться новому организму (потомству).

Виды полового размножения

Половое размножение осуществляется двумя способами: оплодотворение внутреннее и оплодотворение внешнее (наружное).

Оплодотворение внешнее

Оплодотворение внешнее предусматривает слияние половых клеток за пределами организма женской особи (самки). Ярким примером может служить оплодотворение у рыб, при котором самка мечет яйцеклетки (икру), а самец сперму (молоку) непосредственно в водоем и там же происходит их слияние.

Оплодотворение внешнее присуще большинству беспозвоночных водных животных и некоторым позвоночным (земноводные, моллюски, черви и пр). Оно требует для эффективности стечения многих внешних факторов, ведь сперматозоиды и яйцеклетки должны выбрасываться во внешнюю среду в одно время и в одном месте. Именно поэтому природа предусмотрела половые поведенческие реакции особей одного вида (например, сбор в определенных местах и время на нерест).

Кроме всего выше перечисленного, оплодотворение внешнее требует образования в организме самки и самца большого количества половых клеток для обеспечения успешного их слияния. Это обусловлено тем, что во внешней среде происходят большие их потери и расточительство, ведь большинство из них никогда не встретятся и просто погибнут. К примеру, лягушка озерная постоянно откладывает порядка 11 000 яйцеклеток (яиц), а рыба-луна около 30 миллионов.

Оплодотворение внутреннее

Любое дополнительное приспособление, которое может повысить вероятность встречи половых клеток особей разного пола, обеспечивает виду большую плодовитость, а следовательно, и выживаемость всего вида. Кроме того затраты, которые производит организм на выработку и созревание половых клеток в значительной мере снижаются.

Оплодотворение внешнее уступает внутреннему типу оплодотворения. Свое название внутреннее оплодотворение получило в связи с тем, что половые клетки мужского пола вводятся непосредственно в организм особи женского пола. Такой тип оплодотворения присущ видам, которые стоят на более высокой ступени эволюционного развития. Внутреннее оплодотворение предусматривает наличие у особей разных полов специальных приспособительных (половых) органов.

Чем выше ступень развития и эволюции, на котором стоит вид животных, тем больше дополнительных половых органов у них имеется. Это и дополнительные половые железы, органы (яйцеводы и пр.).

Примечателен тот факт, что количество образуемых половых клеток у самки напрямую зависит от степени её привязанности к потомству. Чем она выше, тем меньше яйцеклеток и, следовательно, потомков. На примере трески и африканской рыбы теляпии можно отследить эту закономерность наглядно. Первая мечет около 10 миллионов икринок за один раз и никогда больше не возвращается к месту кладки. Теляпия же во рту вынашивает икру

в количестве не больше, чем 100 штук. Большинство млекопитающих вообще имеют всего несколько потомков, а их родительское поведение обеспечивает длительную заботу.

Оплодотворение у человека

Человек относится к видам, которым присуще только внутренне оплодотворение. Процесс оплодотворения происходит в маточных трубах, а оплодотворенная половая клетка, в дальнейшем продвигается по маточным трубам в полость матки.

Партеногенез – оплодотворение без оплодотворения

Еще один вид размножения – партеногенез. Его еще называют оплодотворением без оплодотворения. Он заключается в том, что дочерний организм развивается из генетического материала самой особи (неоплодотворенная яйцеклетка). Таким способом могут образоваться особи только одного пола. Партеногенез присущ пчелам, тле, некоторым низшим ракообразным, даже птицам (индейки) и скальным ящерицам.

В заключение обзорной статьи можно сделать выводы, что оплодотворение внешнее значительно уступает внутреннему оплодотворению и присуще низшим видам. Вместе с эволюционным развитием живых существ на земле и в воде происходило постепенное усовершенствование способов репродукции (продолжения рода). Ведь, как известно, чем больше здорового потомства производит на свет вид, тем больше у него шансов на выживание.

Лекция 14

Особенности деления клеток в период дробления.

Дробление – это деление оплодотворенной яйцеклетки (уже зародыша) митозом. Дочерние клетки называются *бластомерами*, они не расходятся. При дроблении очень короткие интерфазы, поэтому бластомеры не успевают расти, а, наоборот, с каждым делением становятся размерами все меньше и меньше, т.е. количество бластомеров увеличивается, а объем каждого

отдельного бластомера уменьшается. Тип дробления зависит от типа яйцеклетки, т.е. от количества и распределения желтка, а также от взаимного расположения дробящихся клеток.

Выделяют следующие типы дробления зиготы.

Полное дробление – голобластическое (holos – весь, blastos – зачаток) – в дроблении участвуют все участки зародыша. Это деление может быть:

равномерным (синхронным) – когда все бластомеры дробятся с одинаковой скоростью и поэтому количество их увеличивается по правильной прогрессии, т.е. происходит кратное увеличение бластомеров (1, 2, 4, 8 и т.д.). Характерно для яйцеклеток с малым количеством желтка, при этом образуются бластомеры примерно одинакового размера (ланцетник);

неравномерным (асинхронным) – когда количество бластомеров увеличивается по неправильной прогрессии (1, 2, 3, 5 и т.д.). Характерно для яйцеклеток со средним содержанием желтка (круглоротые, хрящевые рыбы, земноводные). При этом образуются бластомеры неодинакового размера. Сначала в результате первых двух дроблений образуются бластомеры примерно одинакового размера, а затем на анимальном полюсе деление происходит быстрее, чем на вегетативном. В результате на анимальном полюсе образуется большее количество бластомеров, и они меньшего размера, чем на вегетативном полюсе. В дальнейшем эти бластомеры дифференцируются по-разному – из одних образуется тело зародыша, а другие выполняют трофическую функцию.

Неполное дробление (частичное) – меробластическое – дробление идет только на анимальном полюсе, вегетативный полюс перегружен желтком и в дроблении не участвует. Это дробление может быть:

поверхностное – дробится поверхностная часть зиготы, а центральная часть, богатая желтком не делится (членистоногие);

дискоидальное – дробится небольшой участок зиготы, где мало желтка, а остальная часть, богатая желтком, не делится (костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы).

В зависимости от расположения делящихся клеток различают три типа дробления:

радиальное – когда верхний ряд бластомеров располагается точно над нижним рядом (кишечнополостные, иглокожие, низшие хордовые);

спиральное – когда верхний ряд бластомеров располагается между клетками нижнего ряда (большинство червей, моллюски);

двусимметричное (билатеральное)– когда делящиеся клетки располагаются симметрично по бокам от исходного бластомера (круглые черви, асцидии);

анархическое – отсутствие закономерности в расположении бластомеров у организмов одного вида.

В процессе деления зиготы часто сочетаются различные типы дробления. В процессе дробления развивающийся зародыш проходит последовательно три стадии развития – **бластула, гастрюла, нейрула**.

Развитие зародыша на стадии бластулы

На ранней стадии развития сначала образуется однослойный зародыш – **бластула** в форме шара с полостью внутри. Клетки, образующие стенку бластулы, называются **бластомеры**, а сама стенка зародыша – **бластодерма**. Полость внутри бластулы (первичная полость тела) называется **бластоцель**. При формировании бластулы бластоцель может и не образовываться. Различают 7 типов бластул, которые составляют 2 группы – имеющие бластоцель и не имеющие ее. На рис. 7 представлены различные типы бластул хордовых животных.

1. Бластулы, имеющие бластоцель:

целобластула – типичная бластула, бластодерма состоит из одного слоя бластомеров; бластоцель располагается в центре (ланцетник);

амфибластула – бластодерма на вегетативном полюсе состоит из нескольких рядов клеток; бластоцель смещена к анимальному полюсу (круглоротые, хрящевые рыбы, земноводные);

дискбластула – бластоцель в виде узкой щели располагается под клетками бластодермы, образующей зародышевый щиток (костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы).

2. Бластулы, *не имеющие бластоцель*:

морула (*morula* – ягода шелковицы) – шаровидный зародыш, похож на ягоду шелковицы (плацентарные млекопитающие);

стерробластула (*sterros* – плотный) – крупные бластомеры глубоко заходят в полость бластоцели и заполняют ее (некоторые членистоногие);

перибластула – бластомеры располагаются по периферии недробящегося желтка (некоторые насекомые);

плакула – бластула в виде пластинки, раздробленной с двух сторон (дождевые черви).

На процесс дробления влияют условия внешней среды – температура, содержание кислорода, освещенность, химический состав и pH среды, влажность, радиация, ультрафиолетовое излучение, количество питательных веществ. Под влиянием этих факторов процесс дробления может ускоряться или замедляться, либо развивающийся зародыш погибает.

Гастрюляция (от лат. *gaster* – желудок) – сложный процесс химических и морфологических изменений, который сопровождается размножением, ростом, направленным перемещением и дифференцировкой клеток, в результате чего образуются зародышевые листки – источники зачатков тканей и органов, и комплексы осевых органов.

На этой стадии развития организмов образуется двухслойный зародыш – **гаструла**. При этом образуется два зародышевых листка – **эктодерма** (наружный) и **энтодерма** (внутренний). Гастрюле соответствуют по

строению современные кишечнополостные животные. На поздней стадии гастрюляции образуется третий зародышевый листок – *мезодерма* (средний). Эти листки в последствии дают начало эмбриональным зачаткам, из которых формируются ткани и органы.

Различают четыре типа гастрюляции.

Иммиграция (вселение) – самая примитивная, исходная форма гастрюляции. Все остальные типы гастрюляции являются производными от нее. В этом случае происходит перемещение клеток бластодермы в бластоцель, где они оседают на внутренней поверхности и образуют *энтодерму*, а наружные клетки образуют *эктодерму*. При этом формируется гастральная полость – *гастроцель* – полость первичной кишки (кишечнополостные).

Инвагинация (впячивание) – бластодерма на вегетативном полюсе прогибается внутрь бластоцели и достигает клеток анимального полюса. При этом образуется гастроцель, которая сообщается с внешней средой отверстием – *бластопором* – первичным ртом.

С развитием бластопора животных разделяют на две группы:

первичноротые – бластопор превращается в настоящий рот (черви, моллюски, членистоногие);

вторичноротые – первичный рот превращается в анальное отверстие на заднем конце туловища, а на переднем – заново возникает ротовое отверстие (плеченогие, иглокожие, хордовые).

Эпиболия (обрастание) – на анимальном полюсе бластулы клетки делятся быстрее и наползают на крупные клетки вегетативного полюса. Из клеток анимального полюса образуется *эктодерма*, а из клеток вегетативного полюса – *энтодерма*. Такой тип гастрюляции характерен для животных, у которых яйцеклетка содержит повышенное количество желтка (круглоротые, земноводные).

Деламинация (расслоение) – клетки бластодермы делятся, дочерние клетки перемещаются в бластоцель, образуя *энтодерму*, а наружные клетки образуют *эктодерму*. При этом бластопор не формируется, поэтому гастрощель не сообщается с внешней средой. Такой тип гастрюляции характерен животным, утратившим большие запасы желтка в яйцеклетках (кишечнополостные, высшие плацентарные).

На поздней стадии гастрюляции начинает формироваться третий зародышевый листок – *мезодерма*. Он может формироваться четырьмя различными способами.

Телобластический – мезодерма образуется за счет нескольких крупных клеток на заднем конце зародыша – *телобластов*, которые располагаются между эктодермой и энтодермой. За счет расслоения клеток мезодермы образуется вторичная полость тела – *целом*. Такой способ образования мезодермы характерен для первичноротых животных.

Энтероцельный – мезодерма образуется из клеток энтодермы одновременно с формированием целома. Характерно для вторичноротых животных.

Эктодермальный – мезодерма образуется из части клеток эктодермы, которые размещаются между ней и энтодермой. Такой способ образования мезодермы характерен для пресмыкающихся, птиц, млекопитающих и человека.

Смешанный (переходный) – мезодерма формируется одновременно с эктодермой и энтодермой в процессе гастрюляции. Характерно для хрящекостных рыб, земноводных.

После гастрюляции начинается следующий этап эмбрионального развития – **нейруляция**. Происходит дальнейшая дифференцировка зародышевых листков с образованием из них тканей, органов и систем органов – *гистогенез, органогенез, системогенез*.

Мезодерма подразделяется на 3 части. *Дорсальная* часть – *сомиты*, которые, в свою очередь, состоят из *дерматомов, миотомов и склеротомов*. *Вентральная* часть мезодермы – *спланхнотомы*, состоящие из *париетальных* и *висцеральных листков*. Часть мезодермы, соединяющая сомиты со спланхнотомы в передней части туловища, сегментируется и называется *нефрогонотомами* (синоним: *сегментные ножки*), а в задней части туловища не сегментируется и называется *нефрогенной* тканью.

На этой стадии развития закладывается осевой скелет – *хорда*. У хордовых животных и человека из эктодермы формируется *нервная трубка*. Таким образом, при развитии многослойного зародыша последовательно образуются три полости: *бластоцель, гастроцель, целом*. В дальнейшем происходят следующие преобразования.

Бластоцель может слиться с гастроцелью, как это происходит у земноводных, а может уменьшиться до узких щелей и превратиться в полости кровеносной системы. Гастроцель превращается в полость средней кишки организма. А целом образует вторичную полость тела.

Пространство между тремя зародышевыми листками заполняется мезенхимой. Она образуется путем выселения клеток из всех трех листков, но преимущественно из мезодермы.

В эмбриогенезе из зародышевых листков образуются следующие ткани и структуры.

ИЗ ЭКТОДЕРМЫ:

- 1) *эпидермис кожи и его производные* (сальные, потовые, молочные железы, ногти, волосы),
- 2) *нервная ткань, нейросенсорные и сенсоэпителиальные клетки органов чувств*, эпителий *ротовой полости* и его производные (слюнные железы, эмаль зубов, эпителий аденогипофиза), эпителий и железы *анального отдела прямой кишки*.

ИЗ МЕЗОДЕРМЫ:

- 1) *дерматомы* – собственно кожа (дерма кожи);
- 2) *миотомы* – скелетная мускулатура;
- 3) *склеротомы* – осевой скелет (кости, хрящи);
- 4) *нефрогонотомы* (сегментные ножки) – эпителий мочеполовой системы;
- 5) *спланхнотомы* – эпителий серозных покровов (плевра, брюшина, окологердечная сумка), гонады, миокард, корковая часть надпочечников;
- 6) *нефрогенная* ткань – эпителий нефронов почек.

ИЗ ЭНТОДЕРМЫ:

- 1) часть энтодермы, образованная из *прехордальной пластинки* – *эпителий и железы пищевода и дыхательной системы*;
- 2) часть энтодермы, образованная из *гипобласта* – *эпителий и железы всей пищеварительной трубки* (включая печень и поджелудочную железу); участвует при образовании *переходного эпителия мочевого пузыря* (аллантоис).

ИЗ МЕЗЕНХИМЫ:

- 1) все виды *соединительной ткани* (кровь и лимфа, рыхлая и плотная волокнистая соединительная ткань, соединительная ткань со специальными свойствами, костные и хрящевые ткани);
- 2) *гладкая мышечная* ткань;
- 3) *эндокард*.

Лекция 15

Особенности деления клеток в период дробления.

Особенности деления клеток в период дробления. Правила клеточного дробления Гертвига-Сакса.

Осуществляется митотическими делениями образующихся клеток. Имеет свои *особенности*

-при дроблении зиготы нет роста клеток

-клетки не расходятся, а остаются взаимосвязанными

-наличие борозд дробления-плоскости деления зиготы (меридиональная, экваториальная, широтная, тангенциальная)

Осуществляет рост клетки и организма. Последовательность митотических делений, не сопровождается ростом клетки и организма – дробление. При дроблении образуется малодифференцированные клетки – бластомеры.

Плоскости деления зиготы – борозды дробления (меридиальная, экваториальная, широтная, тангенциальная).

Правила деления:

1) Ядро в яйцеклетке всегда занимает центральное положение, свободное от желтка или частично свободное от желтка.

2) Веретено деления ядра всегда располагается в наибольшей протяженности чистой цитоплазм.

Типы дробления. Факторы, определяющие морфологию дробления.

Дробление – осуществляется с помощью митотических делений. Образуется многоклеточный организм.

Особенности дробления:

Осуществляет рост клетки и организма. Последовательность митотических делений, не сопровождается ростом клетки и организма – дробление. При дроблении образуется малодифференцированные клетки – бластомеры.

Плоскости деления зиготы – борозды дробления (меридиальная, экваториальная, широтная, тангенциальная).

Значение: приводит к образованию многоклеточного организма; приводит к восстановлению ядерно-цитоплазматического отношения.

Дробление зависит от ряда факторов, основным является количество и распределение желтка в цитоплазме.

В зависимости от распределения желтка в цитоплазме различают:

1) полное (гомобластическое), характерно для олиголецитальных и мезолецитальных яйцеклеток. Равномерное (характерно гомолецитальным), неравномерное (телолецитальные).

2) частичное (меробластическое) характерно для полилецитальных яйцеклеток. Дискоидальное, поверхностное

Строение бластул животных с разным типом дробления.

Бластула, стадия развития зародыша многоклеточных животных, завершающая период дробления. Строение зародыша на стадии бластулы зависит от строения яйца и типа дробления. При полном радиальном дроблении (иглокожие, ланцетник, земноводные, осетровые рыбы и др.) возникает целобластула - шарообразный зародыш с полостью - бластоцелем, заполненной жидкостью, отличающейся по химическому составу от окружающей зародыш среды. Бластоцель располагается иногда в центре бластулы, но чаще сдвинут в анимальную (верхнюю) часть зародыша. Стенка Б. - бластодерма - состоит из одного, нескольких или многих рядов клеток. У животных со спиральным типом дробления (большинство моллюсков, некоторые черви и др.) образуется бластула без полости - стерробластула. У животных с неполным (частичным) дискоидальным дроблением (костистые и акуловые рыбы, пресмыкающиеся, птицы) формируется дискобластула, полость которой редуцирована, верхняя стенка образована многими рядами клеток, нижняя недробящаяся - желтком. При частичном поверхностном дроблении (некоторые членистоногие) возникает перибластула с полостью, заполненной желтком.

У млекопитающих и человека дробление яйца завершается образованием не бластулой, а бластоцисты.

Особенности дробления и образования бластоцисты у млекопитающих.

Синхронный и асинхронный этапы дробления. Особенности жизненных циклов клеток на стадии дробления. Дробление характеризуется увеличением в бластомерах количества ДНК по отношению к количеству

цитоплазмы, а также ведущей ролью цитоплазмы бластомеров в их судьбе. Бластомерами унаследуются разные участки цитоплазмы зиготы, которые по-разному влияют на активацию генов. Поскольку цитоплазма унаследована только от яйцеклетки, то развитие на стадии дробления протекает как бы по материнскому пути. Стадия дробления разделяется на 2 фазы: 1) фаза синхронного дробления - характеризуется одинаковой для всех клеток скоростью деления, обеспечивающей синхронность их деления; 2) фаза бластуляции, на которой исчезает синхронность деления клеток. Наличие или отсутствие синхронности дробления важно не только само по себе: оно указывает на глубокие перестройки клеточных циклов бластомеров, которые в свою очередь отражают синтетическую активность бластомеров и степень активности их генетического аппарата. Период синхронных делений дробления характеризуется укороченными клеточными циклами, из которых фактически выпадает так называемый пресинтетический, составляющий у обычных делящихся клеток большую часть клеточного цикла.

Фактически синтез ДНК для каждого следующего деления дробления начинается уже в телофазе предыдущего деления, так что количество ДНК в синхронно делящихся бластомерах почти всегда удвоенное. Оставшиеся фазы клеточного цикла – S, G2 и сам митоз протекают также очень быстро. Такая высокая скорость объясняется следующим: 1) в яйцеклетках заранее запасены непосредственные предшественники ДНК, а также ядерные белки или мРНК для них; 2) при синхронных делениях дробления редупликация ДНК начинается одновременно во всех репликациях. Главные синтетические процессы в синхронно делящихся бластомерах заключаются в синтезе ДНК и рибосом. Другие синтетические процессы в них выражены слабо, а их собственный геном неактивен. В период асинхронных делений дробления появляется фаза G1, удлиняется продолжительность всех остальных фаз цикла. Начинается синтез различных видов РНК на матрицах собственной ДНК, т. е. пробуждается транскрипционная активность генома зародыша.

Гены, внесенные в геном зародыша со сперматозоидом, проявляют свое действие именно в этот период. Поскольку период асинхронности начинается после разного числа делений дробления, то и пробуждение транскрипционной активности начинается при соответственно разном количестве бластомеров.

Дробление плацентарных млекопитающих имеет ряд особенностей. Их яйцеклетки почти не содержат желтка, дробление полное. После первого (меридианального) деления один бластомер делится в меридианальной плоскости, а другой - в экваториальной; уже на этой стадии утрачивается синхронность деления и начинается синтез иРНК зародыша. На стадии восьми клеток бластомеры, сперва слабо соединенные, увеличивают площадь соприкосновения и образуют плотный шарик без полости. В этот период между клетками млекопитающих образуются щелевые контакты. Наружные клетки шарика образуют между собой плотные контакты и приобретают иные отличия от внутренних. Из этих наружных клеток (клеток трофобласта) позднее формируется внезародышевая оболочка - хорион, которая срастается с тканями матки, образуя плаценту.

Внутренние клетки формируют внутреннюю клеточную массу (ВКМ), из которой позднее формируется зародыш и некоторые внезародышевые структуры. Между ВКМ и наружными клетками образуется полость. На этой стадии развития, которая называется бластоцистой, происходит имплантация - прирастание зародыша к стенке матки.

У млекопитающих, дробление яйца и образование пластов у которых отличаются многими особенностями, также существует стадия бластулы в виде пузыря, стенка которого состоит из одного слоя полигональных клеток, за исключением одной маленькой области, где она утолщена, как в бластуле амфибий и рептилий, в виде бугорка клеточек, вдающихся в сегментационную полость. При дальнейшем развитии бластула сильно увеличивается в объеме, наполняясь белковой жидкостью; клетки ее стенки

сильно утолщаются, и выдающийся бугорок сплющивается, принимая форму дискоидальной (в виде кружка) пластинки; в этой пластинке происходит дальнейшее развитие зародыша

Лекция 16

ОРГАНОГЕНЕЗ

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОГЕНЕЗА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

По особенностям эмбрионального развития хордовые животные подразделяются на две группы.

Анамнии – это группа первичноводных животных. К ним относятся низшие хордовые, начиная от ланцетника и включая класс земноводных животных. Эмбриогенез животных этих групп характеризуется следующими особенностями:

1. развитие эмбриона происходит в воде окружающей среды;
2. функцию дыхания, питания, выделения развивающегося зародыша обеспечивает водная окружающая среда;
3. внезародышевые оболочки – амнион и аллантоис не развиваются.

Амниоты – к этой группе относятся вторичноводные животные. Это класс пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. В эмбриогенезе этих животных выделяют следующие особенности:

1. образуется внезародышевая оболочка – **амнион**;
2. развитие эмбриона происходит в водной среде, содержащейся в амниотической полости;
3. функции питания, выделения выполняет **аллантоис** – эмбриональный орган с обширными кровеносными сосудами.

Таким образом, эмбриогенез хордовых животных, относящихся к группам амниот и анамний, происходит в водной среде. Это свидетельствует о преемственности филогенетического развития всех хордовых.

2. Провизорные органы

Провизорные органы (внезародышевые) – это временные органы, которые функционируют только в эмбриональном периоде развития организмов. К ним относятся: *хорион, амнион, желточный мешок, аллантоис* и *серозная оболочка*.

Хорион. При формировании плаценты у млекопитающих со стороны плода участвуют *трофобласт* и *внезародышевая мезенхима*. А со стороны матери – функциональный *слой слизистой оболочки матки*. Трофобласт и внезародышевая мезенхима образуют *хорион*. Это происходит следующим образом: вначале трофобласт представляет собой полый пузырек из *одного слоя клеток*, в последующем клетки трофобласта начинают усиленно размножаться и поэтому трофобласт становится *многослойным*. Причем клетки наружных слоев сливаются друг с другом и образуют *симпласт* – этот слой называется *симпластическим трофобластом*; самый внутренний слой трофобласта сохраняет клеточное строение и называется *клеточным трофобластом (цитотрофобластом)*.

Параллельно с этим из эмбриобласта выселяются клетки – *внезародышевая мезенхима* и она покрывает внутреннюю поверхность цитотрофобласта. Эти три слоя вместе (симпластический и клеточный трофобласт, внезародышевая мезенхима) называются *хорионом* или *сосудистой оболочкой*.

В дальнейшем симпластический трофобласт по всему периметру хориона образует выросты – *первичные ворсинки хориона*. Они начинают выделять протеолитические ферменты, которые разрушают эпителий матки и через образовавшуюся брешь зародыш внедряется в толщу слизистой матки, т.е. происходит *имплантация*. Эпителий матки за зародышем восстанавливается и поэтому зародыш оказывается замурованным в толще слизистой матки.

Затем все три слоя хориона вместе образуют *вторичные ворсинки хориона*, которые проникают через стенки кровеносных сосудов слизистой матки и

плавают в крови матери, т.е. начинается **плацентация** зародыша. В дальнейшем во вторичные ворсинки хориона вырастают сосуды плода, и они превращаются в **третичные ворсинки**. Кровь в сосудах плода в этих ворсинках и кровь матери не смешиваются, потому что между ними находится **плацентарный барьер**, который состоит из трофобласта, соединительной ткани и эндотелия сосудов плода.

Плацентарный барьер проницаем для воды, электролитов, питательных веществ и продуктов диссимилиации, а также для антигенов эритроцитов плода и антител материнского организма, токсических веществ и гормонов.

Амнион – образуется из **внезародышевой эктодермы** и **мезенхимы** (у птиц участвует еще и париетальный листок спланхнотомов). Функция амниона – создание благоприятной защитной водной среды вокруг зародыша.

Желточный мешок – образуется из **внезародышевой энтодермы** и **мезенхимы** (у птиц участвует еще и висцеральный листок спланхнотомов). Основная функция желточного мешка – обеспечение питания зародыша. Кроме этого в нем образуются первые кровеносные сосуды, первые клетки крови и половые клетки – гонобласты.

Аллантоис («мочевой мешок») – это слепое выпячивание **энтодермы** в заднем отделе первичной кишки. Выполняет выделительную функцию, т.к. в нем накапливаются шлаки обменных процессов, происходящих у плода. У млекопитающих аллантоис является проводником пупочных сосудов плода и участвует при формировании эпителия мочевого пузыря.

Серозная оболочка – образуется из **внезародышевой эктодермы** и **париетального листка спланхнотомов**; имеется только у птиц. Основная функция – обеспечение дыхания зародыша, кроме того, выполняет защитную функцию.

У млекопитающих, в том числе и у человека, из провизорных органов хорошо выражены и активно функционируют хорион и амнион, а желточный

мешок и аллантаис развиты плохо (рудиментарны). Серозная оболочка у млекопитающих вообще отсутствует.

3. Особенности эмбриогенеза млекопитающих

По особенностям эмбрионального развития млекопитающие подразделяются на три группы: *яйцекладущие* – низшие звери (утконос, ехидна); *сумчатые* (кенгуру, сумчатые куница, волк); и *плацентарные* – высшие млекопитающие с внутриутробным развитием плода. Особенности эмбрионального периода развития разных групп млекопитающих представлены в таблице 4.

Отличительными особенностями эмбриогенеза сумчатых животных является формирование *трофобласта* из внезародышевых клеток на стадии целобластулы. Трофобласт выполняет трофическую функцию, т.к. контактирует со слизистой оболочкой матки. Кроме того, у некоторых сумчатых животных образуется *полуплацента*, в состав которой входит *хорион* – ворсинчатая оболочка, связанная с материнским телом и выполняющая трофическую и дыхательную функции.

Отличительными особенностями эмбриогенеза плацентарных животных является образование нового внезародышевого органа – *плаценты* (placenta – «лепёшка»), или детского места. У приматов, насекомоядных и рукокрылых млекопитающих серозная оболочка не образуется. Поэтому плаценту образуют трофобласт и его производные – *хорион* и *аллантаис*.

Хорион является аналогом серозной оболочки, входит в состав плаценты и выполняет трофическую, дыхательную, выделительную, защитную функции. Ворсинки хориона разветвленные, что значительно увеличивает поверхность соприкосновения. Аллантаис у плацентарных млекопитающих не является мочевым мешком и функцию выделения выполняет плацента.

Типы плаценты

По характеру строения и взаимоотношений между ворсинками хориона и тканями слизистой оболочки матки у млекопитающих выделяют четыре типа плаценты.

Эпителиохориальная (полуплацента) – ворсинки хориона входят в углубления (крипты) слизистой оболочки матки и лишь соприкасаются с её эпителием. Питательные вещества и кислород для развивающегося зародыша поступают из маточного молочка, которое секретируют маточные железы слизистой оболочки матки. При родах ворсинки хориона вытягиваются из крипт и слизистая оболочка не разрушается. Такой тип плаценты характерен для некоторых сумчатых (с. барсук) и плацентарных млекопитающих (свинья, лошадь, верблюд, бегемот, дельфин, кит).

Десмохориальная (соединительнотканнохориальная) – ворсинки хориона проникают в слизистую оболочку матки, разрушают эпителий и контактируют с рыхлой соединительной тканью эндометрия, располагаясь ближе к кровеносному руслу. При этом связь с материнским организмом тоже не очень тесная, как и при эпителиохориальной плаценте, но поверхность хориона при этом увеличивается. При родах на поверхности слизистой остаются участки без эпителия, которые в последствии регенерируют. Этот тип плаценты встречается у жвачных парнокопытных животных (корова, овца).

Эндотелиохориальная (вазохориальная) – ворсинки хориона разрушают эпителий, рыхлую соединительную ткань слизистой оболочки матки, прорастают в стенку сосудов матери и контактируют с их внутренней стенкой – эндотелием. При таком типе плаценты зародыш лучше обеспечивается питательными веществами и кислородом. Но при этом величина плаценты значительно уменьшается. При родах происходит отторжение части тканей стенки матки и возникает небольшое кровотечение. В последствии слизистая оболочка матки быстро регенерирует. Такой тип

плаценты характерен для хищных млекопитающих (кошачьи, псовые, куницеобразные) и ластоногих (тюлени, моржи).

Гемохориальная (haima – кровь) – ворсинки хориона проходят через эпителий матки, полностью разрушают стенки кровеносных сосудов (на их месте в дальнейшем образуются кровяные лакуны) и омываются кровью матери. Питание зародыша происходит путем осмоса (через стенку ворсинок хориона) из крови матери. При родах разрушается вся отпадающая оболочка слизистой матки и возникает сильное кровотечение. Регенерация длительная, так как дефект стенки матки значительный. Различают два вида гемохориальной плаценты – **ворсинковую** и **лабиринтную**.

Ворсинковая – ворсинки хориона сильно ветвятся, что приводит к значительному увеличению его поверхности. Такой вид плаценты у приматов и человека.

Лабиринтная – контакт трофобласта с кровью матери достигается за счет возникновения разветвленных впячиваний трофобласта, которые сливаются в сложный лабиринт каналов. Этот вид плаценты характерен для насекомоядных млекопитающих (крот, ёж, выхухоль), рукокрылых (летучие мыши), грызунов (крыса, бобер), зайцеобразных (кролик).

В зависимости от формы и характера распределения ворсинок хориона различают четыре типа плаценты.

Диффузный – почти вся поверхность плодного пузыря равномерно (диффузно) покрыта ворсинками. Хорион всей своей поверхностью прилегает к стенке матки (у свиньи).

Котиледонный – ворсинки хориона собраны в группы – **котиледоны**. Между ними поверхность плодного пузыря не имеет ворсинок (у жвачных).

Поясный – хорион с разветвленными ворсинками имеет форму широкого пояса, который охватывает плодный пузырь (у хищных).

Дискоидальный – участок ворсинчатого хориона имеет форму диска (у павианов, человекообразных обезьян, человека).

Плацента выполняет следующие функции.

1. **Трофическую** – обеспечивает питание плода.
2. **Дыхательную** – способствует обогащению приносимой в лакуны крови кислородом, который вследствие разницы парциальных давлений проникает через хориальный эпителий в кровь зародыша.
3. **Экскреторную** – обеспечивает выделение в кровь матери продуктов обмена веществ, накапливаемых в крови зародыша и приносимых пупочными артериями и ворсинками хориона.
4. **Защитную** – осуществляет иммунологическую защиту, предохраняет тело зародыша от проникновения в него различных агентов.
5. **Барьерную** – исключает проникновение в плод вредных веществ.
6. **Эндокринную** – образует женские половые гормоны, которые компенсируют пониженную функцию эндокринных желез во второй половине беременности.

