

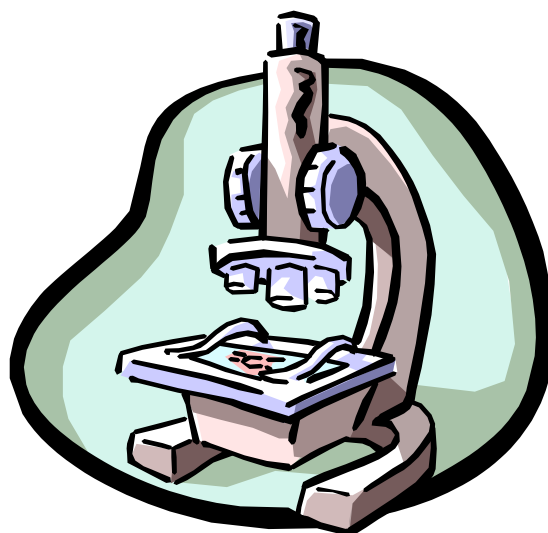
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
ВЛАДИМИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ

Е.В. ПЛЫШЕВСКАЯ

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

(часть 2)

(методическая разработка для слушателей
подготовительного отделения)



Владимир
2006

ББК 28.903

Плышевская Е.В. Методическая разработка «Основы цитологии» (часть 2). - Владимир: ВГПУ, 2006. – 37 с.

Методическая разработка предназначена для слушателей подготовительного отделения на основе программы по биологии для поступающих на естественно-географический факультет, а также на факультеты коррекционной педагогики и специальной психологии, психологии, социальной педагогики.

Методическая разработка написана с учетом современных научных достижений и уровня знаний, необходимого для успешной сдачи вступительных экзаменов. Содержит достаточное количество иллюстраций и схем, повышающих уровень восприятия информации и помогающих успешному ее усвоению.

Методическая разработка может быть использована абитуриентами в процессе подготовки к вступительным экзаменам и при прохождении студентами педагогической практики.

Ответственный редактор: Суворов В.В. – заслуженный работник высшей школы РФ, заведующий кафедрой анатомии, физиологии человека ВГПУ, доктор биол. наук, профессор.

Рецензент: Новикова С.И. – кандидат биол. наук, доцент.

Печатается по решению редакционно-издательского совета ВГПУ

© Владимирский государственный педагогический университет, 2006

Деление клетки

В многоклеточном организме клетки специализированы, т.е. имеют строго определенные строение и функции. В соответствии со специализацией клетки обладают разной продолжительностью жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода развития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организмов. Другие клетки – костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого кишечника – в процессе своей специфической функции быстро погибают, и поэтому в этих тканях большое количество клеток непрерывно размножается.

Таким образом, жизненный цикл клетки представляет собой промежуток времени от момента возникновения клетки в результате деления до ее гибели или до последующего деления.

Выделяют несколько видов деления клетки. Это митоз, амитоз и мейоз.

Клеточный цикл состоит из трех этапов:

- интерфаза – период между двумя делениями клетки;
- процесс деления клетки;
- цитокинез – процесс деления цитоплазмы между дочерними клетками.

Интерфаза

I. Предсинтетический период (G_1 -период). Это отрезок времени, предшествующий началу синтеза ДНК.

Особенности:

а) дочерние клетки, начинающие жизненный цикл, по объему и по общему содержанию белков и РНК вдвое меньше, чем исходная родительская клетка;

б) в начале периода возобновляется синтез РНК;

в) наступает активный синтез белка, ферментов метаболизма РНК и ферментов, необходимых для образования предшественников ДНК (например, нуклеотидфосфокиназ);

г) синтез пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов и четырех нуклеозидтрифосфатов, входящих в состав молекулы ДНК;

д) идет рост клетки, необходимый для достижения определенной «критической массы» цитоплазмы, определяющей начало синтеза ДНК;

е) накопление АТФ в виде резервуара энергии, обеспечивающей механическую и химическую работу митотического аппарата;

ж) в этом периоде клетки имеют диплоидное содержание ДНК ($2n2c$).

II. Синтетический период (S-период). Это отрезок времени, в течение которого происходит редупликация (удвоение) ДНК ($2n4c$).

Особенности:

а) продолжает возрастать уровень синтеза РНК в соответствии с увеличением количества ДНК;

б) параллельно синтезу ДНК в клетке идет интенсивный синтез гистонов в цитоплазме и происходит их миграция в ядро, где они связываются с ДНК.

III. Постсинтетический период (G_2 -период, $2n4c$). Это отрезок времени, характеризующийся процессами, направленными на подготовку клетки к делению.

Особенности:

а) интенсивный синтез белка, который идет на строительство цитоплазматических мембран дочерних клеток;

б) образование митотического аппарата;

в) усиленный синтез общего белка, РНК (мРНК и рРНК) синтез белков, которые определяют деление клетки;

г) масса цитоплазмы удваивается.

Митоз

Совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого митоза называется митотическим циклом (от греч. *mitos* – нить). **Митоз** – прямое деление, являющееся основным для эукариот. В 1874 году И.Д. Чистяков впервые описал несколько фаз митоза в спорах плаунов. Детально митоз был описан Э.Страусбергом на растениях (1876 – 1879) и В. Флеммингом на животных (1882). Тогда и было установлено, что митоз длится 1-2 часа. В живых системах он обеспечивает рост, регенерацию и вегетативное размножение с сохранением генотипа. У растений митозы идут в образовательных тканях, у кишечнополостных – в особых клетках (вставочных). У более высокоорганизованных животных он имеет место во всех тканях, но с разной скоростью и частотой. Во время развития человеческого эмбриона митоз длится примерно 30 минут с интерфазой. С возрастом частота и скорость митозов заметно падает. Считают, что в регуляции этих процессов играют роль определенные гормоны тела, а также активация определенных генов и синтез специфических РНК и белка.

Митоз подразделяется на четыре основные фазы (рис. 1):

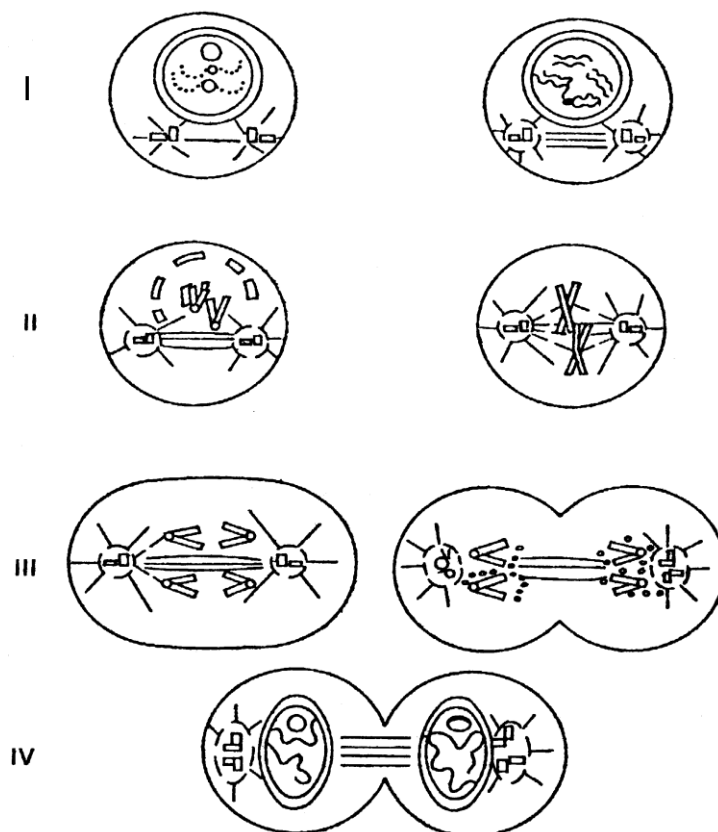


Рис. 1. Фазы митоза:
 I – профазы; II – метафазы; III – анафазы; IV – телофазы.

I. Профаза представляет собой стадию конденсации хромосом и формирование митотического аппарата.

Особенности:

- а) формирование микроскопически видимых хромосом за счет их спирализации;
- б) разрушение ядерной оболочки;
- в) разрушение ядрышек;
- г) формирование митотического аппарата: центриоли или микротрубочки цитоскелета расходятся к противоположным сторонам клетки и образуют полюса, между которыми начинает образовываться веретено деления.

II. Метафаза является стадией, во время которой хромосомы сосредотачиваются в экваториальной области веретена деления.

Особенности:

- а) движение хромосом к веретену завершается прикреплением их кинетохоров (белковые структуры, расположенные около центромеры) к нитям митотического аппарата;
- б) упорядоченное расположение хромосом строго по экватору (фигура экваториальной пластинки);

в) при переходе метафазы в следующую стадию деления начинается разъединение сестринских хроматид.

III. Анафаза — стадия расхождения хроматид к полюсам.

Особенности:

- а) завершение деления сестринских хроматид;
- б) движение хроматид к противоположным полюсам митотического аппарата;
- в) в каждой клетке находятся два диплоидных набора ($4n4c$).

IV. Телофаза — заключительная стадия митоза.

Особенности:

- а) разрушение митотического аппарата;
- б) разделение клеточного тела (цитотомия, или цитокинез);
- в) дочерние хромосомы деспирализуются;
- г) формируются оболочки дочерних ядер;
- д) восстанавливаются ядрышки.

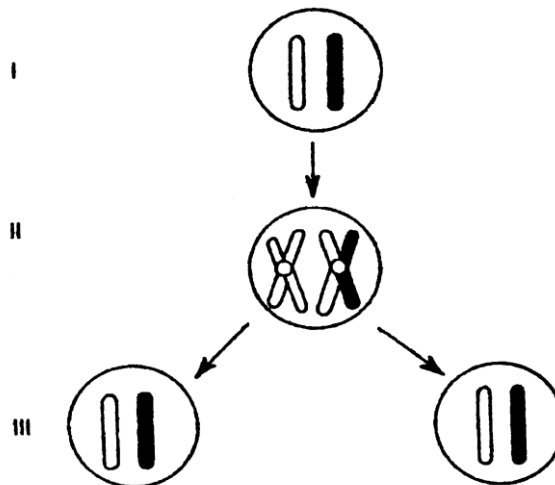


Рис. 2. Схема митоза:

I – материнские хромосомы $2n2c$; II – хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2 -периода $2n4c$; III – дочерние хромосомы $2n2c$.

Цитокинез (деление цитоплазмы) ведет к началу интерфазы. Клеточные органеллы распределяются по двум полюсам. В клетках животных цитоплазма делится путем перетяжки тела клетки на две меньших размеров, каждая из которых содержит один диплоидный набор хромосом.

В клетках растений цитоплазматическая мембрана возникает в середине клетки и распространяется к периферии, разделяя клетку пополам. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растительных клеток появляется целлюлозная стенка.

Патологии митоза. Нарушение нормального течения митоза и неправильное распределение хромосом между дочерними клетками приводит к

возникновению клеток с несбалансированными кариотипами. Патологический митоз – один из способов возникновения соматических мутаций и развития анеуплоидии.

Формы патологии митоза.

1. Повреждение хромосом. Под действием различных митотических ядов (например, колхицина, метанола и др.) возникает нарушение целостности хромосом, а отсюда нарушение расхождения их к полюсам.

2. Повреждение митотического аппарата. Вследствие этого митоз приводит к неравномерному распределению хромосом между дочерними клетками.

3. Нарушение цитотомии. Образование дочерних клеток нарушается в результате позднего или преждевременного возникновения борозд деления.

В результате митоза из одной диплоидной клетки образуются две дочерние диплоидные клетки с однохроматиновыми хромосомами и одинарным количеством ДНК ($2n2c$).

Биологическое значение митоза огромно. Постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма было бы невозможным без сохранения одинакового набора генетического материала в бесчисленных клеточных поколениях. Митоз обеспечивает такие важные моменты жизнедеятельности, как эмбриональное развитие, рост, восстановление органов и тканей после повреждения (репаративная регенерация), поддержание структурной целостности тканей при постоянной утрате клеток в процессе их функционирования (замещение погибших эритроцитов, слущивающихся клеток кожи, эпителия кишечника и пр. — физиологическая регенерация).

Амитоз – прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки, без удвоения хромосом, вне митотического цикла. Амитоз может сопровождаться делением клетки или ограничиваться делением ядра без деления цитоплазмы, что ведет к образованию многоядерных клеток. Он встречается в разных тканях и специализированных, обреченных на разрушение клетках. Такие клетки часто встречаются в зародышевых клетках млекопитающих. После амитоза клетка не способна вступить в нормальный митотический цикл.

Мейоз, или редуccionное деление

Мейоз – это форма ядерного деления, сопровождающаяся уменьшением числа хромосом с диплоидного ($2n$) до гаплоидного (n). В исходной материнской клетке происходит однократное удвоение хромосом (репликация ДНК как при митозе), за которой следуют два цикла клеточных и ядерных делений. Таким образом, одна диплоидная клетка дает начало че-

тырем гаплоидным клеткам. Мейоз происходит при образовании спермиев и яйцеклеток (гаметогенез) животных и при образовании спор у большинства растений.

Подобно митозу, мейоз – процесс непрерывный, но его можно подразделить на профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Эти стадии имеются в первом делении мейоза и еще раз повторяются во втором. Процесс открыт В. Флеммингом у животных (1882), Э. Страусбургером – у растений (1888).

Особенности первого мейотического деления

Интерфаза 1. Происходит увеличение числа органелл, и клетка увеличивается в размерах. Репликация ДНК и гистонов в основном заканчивается к концу интерфазы ($2n4c$).

Каждая хромосома представлена парой хроматид, соединенной центромерой. Из всех ядерных структур наиболее четко выявляется ядрышко.

Профаза 1. Эта фаза продолжительнее, чем при митозе, поэтому ее делят на пять стадий.

1. *Лептотена.* Происходит спирализация хромосом, они сворачиваются и становятся видимыми как обособленные структуры.

2. *Зиготена.* Гомологичные хромосомы сближаются по длине и образуют пары. Эти хромосомы имеют одинаковую длину, их центромеры занимают одинаковое положение, и они обычно содержат одинаковое число генов, расположенных в одной и той же линейной последовательности. Начинается конъюгация хромосом.

Конъюгация начинается в нескольких точках хромосом, а затем хромосомы соединяются по всей длине. Пару конъюгировавших гомологичных хромосом называют бивалентами. При этом происходит как более плотная упаковка на молекулярном уровне, так и внешне заметное скручивание (спирализация). Так как каждая из гомологичных хромосом обладает своей центромерой, то в биваленте имеются две центромеры.

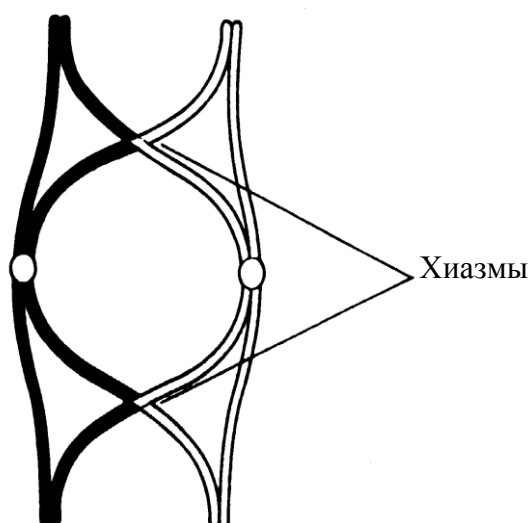


Рис. 3. Бивалент с двойной хиазмой. В результате поворота плеч хромосом образуется кольцевая структура.

3. *Пахитена*. Каждая гомологичная хромосома на стадии пахитены продольно расщепляется в плоскости, перпендикулярной плоскости конъюгации. Таким образом, каждый элемент теперь уже состоит из четырех хроматид. Эти точки называются хиазмами (перекрест). В результате гены из одной хромосомы оказываются связанными с генами из другой хромосомы, что приводит к новым генным комбинациям в образующихся хроматидах. Этот процесс называют кроссинговером. Гомологичные хромосомы после кроссинговера не расходятся, т.к. сестринские хроматиды (обеих хромосом) остаются прочно связанными вплоть до анафазы.

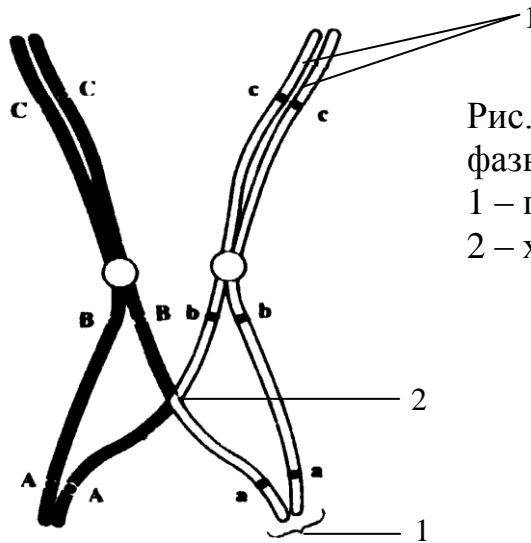


Рис. 4. Кроссинговер во время профазы I.
1 – пара сестринских хроматид;
2 – хиазма.

4. *Диплотена*. Гомологичные хромосомы частично деспирализуются и несколько отходят друг от друга. Вместе с тем они сохраняют взаимосвязь с помощью мостиков-хиазм, которые служат структурным выражением кроссинговера, имевшего место в предыдущую стадию.

5. *Диакинез*. На этой стадии хромосомы полностью уплотнены и интенсивно окрашиваются. Ядерная оболочка и ядрышко исчезают. Центриоли, если они есть, мигрируют к полюсам и затем образуются нити веретена.

Метафаза 1. Гомологичные хромосомы (биваленты) выстраиваются в экваториальной плоскости. Их центромеры выглядят двойными, но ведут себя как единые структуры.

Анафаза 1. По нитям веретена расходятся к полюсам центромеры, каждая из которых связана с двумя хроматидам. Таким образом, в анафазе первого деления расходятся не дочерние хроматиды гомологичных хромосом, как при митозе, а непосредственно гомологичные хромосомы и на каждом полюсе имеется гаплоидный набор $n2c$, а во всей клетке $2n4c$.

Телофаза 1. Расхождение гомологичных хромосом к противоположным полюсам означает завершение первого мейотического деления. Число хромосом в одном наборе стал вдвое меньше, но каждая хромосома состоит из двух хроматид. У животных и у некоторых растений хроматиды деспирализуются.

Особенности второго мейотического деления

Интерфаза 2. Эта стадия наблюдается обычно только в животных клетках и очень короткая по времени. Синтетический период отсутствует, дальнейшей репликации ДНК не происходит. Затем наступает профаза 2.

Профаза 2. В клетках, где выпадает интерфаза 2, эта стадия тоже отсутствует. В профазе 2 ядрышки и ядерные мембраны разрушаются, а хроматиды укорачиваются и утолщаются. Происходит образование веретена, которое знаменует начало метафазы 2.

Метафаза 2. На этой стадии число хромосом вдвое меньше, чем в соматических клетках. Хромосомы выстраиваются в плоскости экватора, а центромеры ведут себя как двойные структуры.

Анафаза 2. Центромеры делятся, и две сестринские хроматиды направляются к противоположным полюсам. Отделившиеся друг от друга хроматиды называются хромосомами, и на каждом полюсе клетки формируется гаплоидный набор (n).

Телофаза 2. Стадия эта схожа с телофазой митоза. Хромосомы деспирализуются. Нити веретена исчезают, а центриоли реплицируются. Вокруг каждого ядра, которое содержит теперь гаплоидное число хромосом исходной родительской клетки, вновь образуется ядерная мембрана. Таким образом, из исходной родительской клетки получается четыре дочерние клетки (рис.).

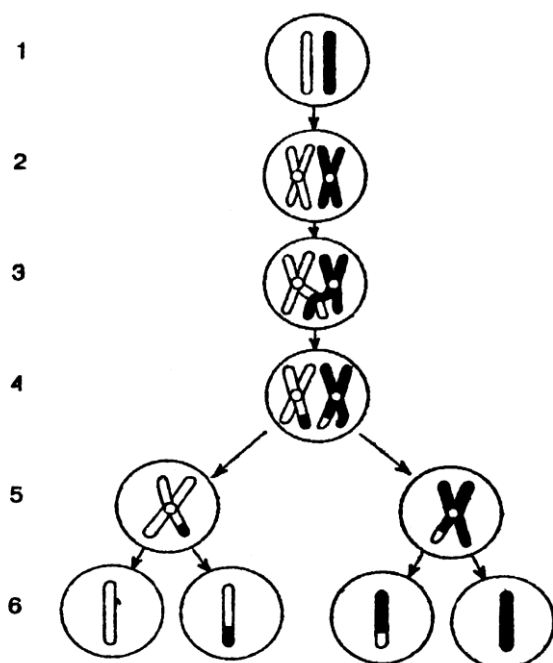


Рис. 5. Схема мейоза:
1 – материнские хромосомы; 2 – хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2 –периода; 3 – конъюгация; 4 – кроссинговер; 5 – первое мейотическое деление; 6 – второе мейотическое деление.

Значение мейоза

1. У организмов, размножающихся половым путем (после слияния гамет), предотвращается удвоение числа хромосом в каждом новом поколении.

2. Мейоз создает возможность для возникновения в гаметах новых генных комбинаций (после конъюгации, а затем кроссинговера). При этом распадаются существовавшие ранее группы сцепления и возникают новые.

3. Уменьшение числа хромосом от диплоидного до гаплоидного сопровождается расхождением (разделением) аллелей, так что каждая гамета несет только одну аллель по данному локусу. Это лежит в основе «закона чистоты гамет».

4. Расположение бивалентов экваториальной пластинки веретена в метафазе 1 и хромосом в метафазе 2 определяется случайным образом. Последующие их разделения в анафазах 1 и 2 соответственно создают новые комбинации аллелей в гаметах. Этот процесс, называемый независимым распределением, лежит в основе третьего закона Менделя.

Способы и формы размножения в органическом мире

Известны различные способы и формы размножения, но все они могут быть объединены в два типа — половое и бесполое.

Таблица 1

Общая характеристика бесполого и полового размножения

| Показатель | Способ размножения | |
|---|---|--|
| | бесполое | половое |
| 1. Клеточные источники наследственной информации для развития потомка | Многоклеточные: одна или несколько соматических клеток родителя; одноклеточные: клетка - организм как целое | Родители образуют половые клетки (гаметы), специализированные к выполнению функции размножения. Родитель представлен в потомке исходно одной клеткой |
| 2. Родители | Одна особь | Обычно две особи |
| 3. Потомство | Генетически точная копия родителя | Генетически отличны от обоих родителей |
| 4. Главный клеточный механизм | Митоз | Мейоз |
| 5. Эволюционное значение | Способствует поддержанию наибольшей приспособленности в маломеняющихся условиях обитания | За счет генетического разнообразия создает предпосылки к освоению разнообразных условий |

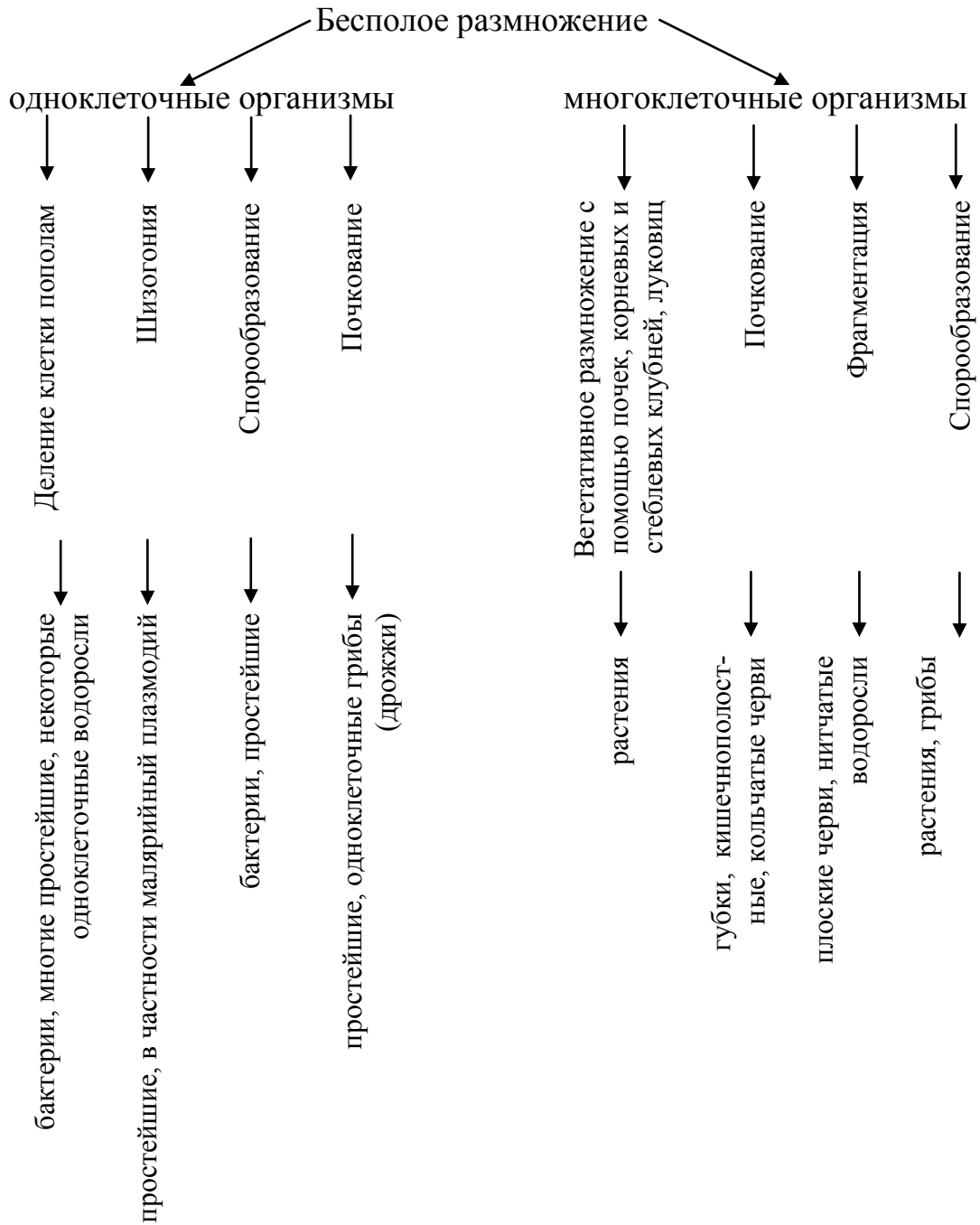
| | | |
|--|---|--|
| | тания, усиливает роль стабилизирующего естественного отбора | обитания; дает эволюционные и экологические перспективы; способствует осуществлению творческой роли естественного отбора |
|--|---|--|

Таблица 2

Достоинства и недостатки типов размножения организмов

| Бесполое размножение | Половое размножение |
|--|--|
| + Меньшие затраты энергии на размножение. При митозе все клетки после деления попадают в потомственный организм | - Большие, чем при митозе, затраты энергии на образование гамет. Развитие яйцеклетки в мейозе сопровождается гибелью остальных трех клеток (направительные тельца). Из четырех сперматозоидов, образующихся в мейозе, при оптимальных условиях лишь один участвует в образовании зиготы |
| + Жесткая передача наследственных признаков облегчает выживание потомства особей, уже приспособившихся к окружающей среде, и обеспечивает сохранение оптимального генотипа | - Перекомбинация признаков у потомства не обеспечивает передачи желаемых признаков потомству. Какая-то часть его неминуемо гибнет. Для закрепления благоприятных мутаций, которые обычно рецессивны, необходимо образование гомозигот по данным генам. для этого нужно дополнительное действие изоляции и дрейфа генов |
| - При изменении условий окружающей среды меньшая степень изменчивости (потомство во многом копирует родителей) ведет к постепенному вырождению при изменении условий среды | + Перекомбинация родительских признаков повышает изменчивость потомства, что обеспечивает выживание вида в меняющихся условиях среды |
| - Появляется возможность накопления нежелательных мутаций в последующих поколениях, что также ведет к вырождению | + Появляется возможность «исправления» нежелательных мутаций, т.к. они передаются не всем потомкам |

Различные формы бесполого размножения представлены на схеме:



Половое размножение

Половое размножение имеет очень большие эволюционные преимущества по сравнению с бесполом. Это обусловлено тем, что генотип потомков возникает путем комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. В результате повышаются возможности организмов в приспособлении к условиям окружающей среды. Поскольку новые комбинации осуществляются в каждом поколении, то приспособленными к новым условиям существования может оказаться гораздо большее количество особей, чем

при бесполом размножении. Появление новых комбинаций генов обеспечивает более успешное и быстрое приспособление вида к меняющимся условиям обитания.

Таким образом, сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации из двух разных источников — родителей.

Развитие половых клеток (гаметогенез). В половых железах развиваются половые клетки – гаметы. Мужские – сперматозоиды — в семенниках и женские – яйцеклетки (или яйца) – в яичниках. В первом случае путь их развития называют сперматогенезом, во втором — овогенезом (от лат. ovo – яйцо).

Разделение полов имеет очевидные эволюционные преимущества. Раздельнополость создает возможность специализации родителей по строению и поведению, а возникновение нового эволюционного фактора – полового отбора – способствует развитию различных форм заботы о потомстве.

В процессе образования половых клеток – как сперматозоидов, так и яйцеклеток – выделяют ряд стадий.

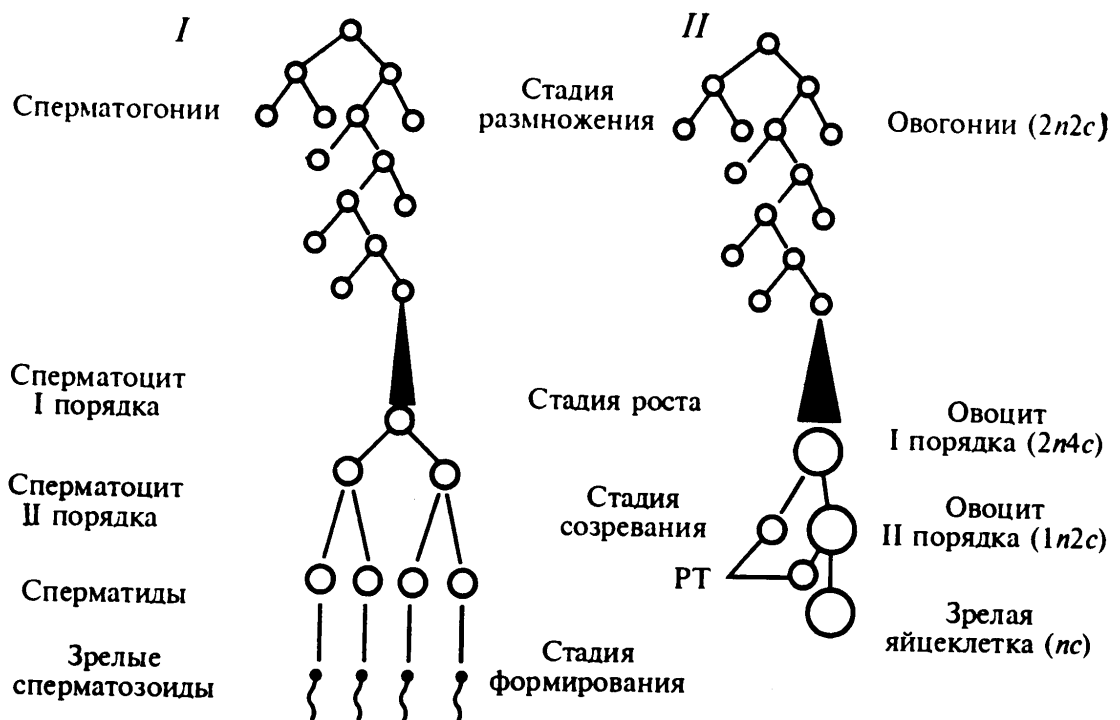


Рис. 6. Схема гаметогенеза:

I – сперматогенез, II – овогенез, n – количество хромосомных наборов, c – количество ДНК, РТ – редукционные тельца.

Первая стадия – период размножения, в котором первичные половые клетки делятся путем митоза, в результате чего увеличивается их количество. При сперматогенезе размножение первичных половых клеток очень

интенсивное, оно начинается с наступления половой зрелости и протекает в течение всего репродуктивного периода, т.е. времени, когда животное может участвовать в половом размножении, и постепенно затухает лишь к старости. Размножение женских первичных половых клеток у низших позвоночных также продолжается почти всю жизнь. У млекопитающих, в том числе и у человека, эти клетки с наибольшей интенсивностью размножаются лишь во внутриутробном периоде развития плода и сохраняются в состоянии покоя до полового созревания.

Второй период – период роста. Соответствует интерфазе мейоза. У незрелых мужских гамет он выражен нерезко. Их размеры увеличиваются незначительно. Напротив, будущие яйцеклетки – овоциты – увеличиваются в размерах иногда в сотни, а чаще в тысячи и даже миллионы раз. У одних животных овоциты растут очень быстро – в течение нескольких дней или недель, у других видов рост продолжается месяцы и годы. Рост овоцитов осуществляется за счет веществ, образуемых другими клетками организма. Кроме того, в самой будущей половой клетке синтезируются многочисленные белки и большое количество разнообразных РНК: транспортных, рибосомальных и информационных. Желток – совокупность питательных веществ (жиров, белков, углеводов, витаминов и др.), необходимых для питания развивающегося зародыша, а РНК обеспечивает синтез белков на ранней стадии развития, когда собственная наследственная информация еще не используется.

Следующий период – период созревания, или мейоз. Закономерности прохождения мейоза в мужских и женских половых клетках по существу одинаковы.

У особей мужского пола все четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза, в дальнейшем преобразуются в гаметы — сперматозоиды. У особей женского пола вследствие неравномерного мейоза лишь из одной клетки получается жизнеспособное яйцо. Другие дочерние клетки гораздо мельче, они превращаются в так называемые полярные, или редукционные, тельца, вскоре погибающие.

Биологический смысл образования только одной яйцеклетки и гибели полноценных (с генетической точки зрения) редукционных телец обусловлен необходимостью сохранения в одной клетке всех запасных питательных веществ, которые понадобятся для развития будущего зародыша. невыгодно дробить накопленный в ходе роста яйцеклетки запас питательных веществ.

Период формирования состоит в приобретении клетками определенной формы и размеров, соответствующих их специфической функции.

Женские половые клетки в процессе созревания покрываются оболочками и готовы к оплодотворению непосредственно после завершения мейоза, а часто и до полного его окончания.

Строение половых клеток

На последних стадиях гаметогенеза половые клетки приобретают характерные особенности, отличающие их от остальных клеток организма.

Поверхность плазматической мембраны яйца может быть одета еще несколькими оболочками. Различают первичные (желточные), вторичные и третичные оболочки.

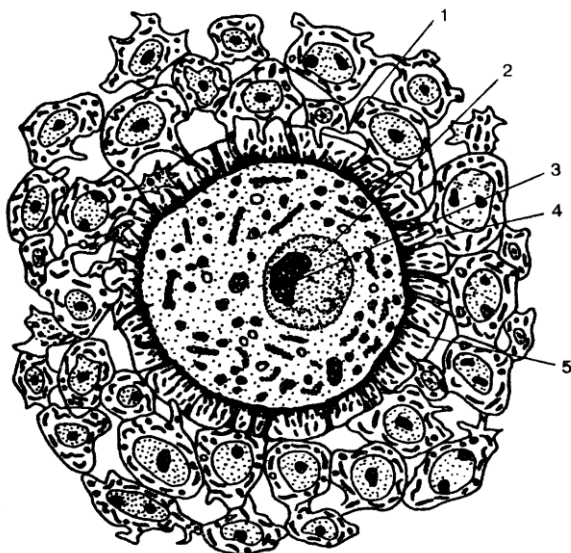


Рис. 7. Схематическое строение яйца и связанных с ним фолликулярных клеток:

1 – фолликулярные клетки; 2 – ядро; 3 – ядрышко; 4 – отростки фолликулярных клеток; 5 – блестящая оболочка.

Первичные оболочки присущи яйцеклеткам всех животных, но особенно хорошо развиты у большинства позвоночных, у которых они пронизаны выростами яйцеклетки и фолликулярных клеток. По этим структурам поступают питательные вещества.

Вторичные оболочки образуются в яичниках и представляют собой продукт выделения фолликулярных клеток (млекопитающие). Они есть далеко не у всех яиц. Иногда здесь имеется одно или несколько узких отверстий, через которые сперматозоид проникает в яйцеклетку.

Третичные оболочки выделяются железами яйцевода. Они хорошо развиты у рептилий и птиц. У птиц третичные оболочки представлены белковым слоем, двумя слоями подскорлуповой пергаментной оболочки и скорлупой. Названные компоненты формируют слои последовательно по мере продвижения яйца по яйцеводу вниз.

Сперматозоиды – мужские половые клетки, открыты А. Левенгуком. Он ввел в оборот и термин. Зрелый сперматозоид имеет головку, среднюю часть (шейку) и хвост. У подвижных сперматозоидов митохондрии концентрируются в основании хвостика – шейке и, вероятно, обеспечивают движение энергией. Для сперматозоидов обычен хемомеханотаксис, позволяющий им находить яйцеклетку по химическим выделениям и плыть против тока жидкости при внутреннем оплодотворении. Функция сперматозоидов состоит в доставке в яйцеклетку генетической информации и стимуляции ее развития. В связи с этим после завершения мейоза половая

клетка подвергается и глубокой перестройке. Производное аппарата Гольджи располагается на переднем конце головки, преобразуясь в концевое тельце — акросому, выделяющую ферменты, растворяющие мембрану яйца. Митохондрии компактно упаковываются вокруг появившегося жгутика, образуя шейку. Сформированный сперматозоид содержит также центриоль.

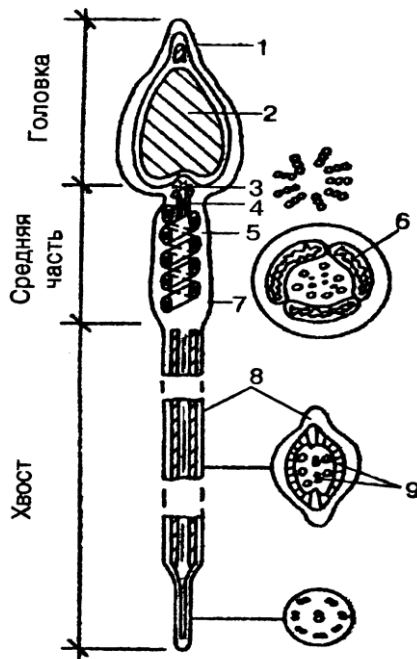


Рис. 8. Схема строения сперматозоида млекопитающего. Поперечные срезы (справа) относятся к соответствующим областям:

1 – акросома; 2 – ядро; 3 – первая центриоль; 4 – вторая центриоль, расположенная перпендикулярно к первой; 5 – спиральная митохондрия; 6 – митохондрия; 7 – наружные фибриллы; 8 – белковый чехол; 9 – внутренние микротрубочки.

Оплодотворение

Оплодотворение – соединение двух гамет в результате которого образуется оплодотворенное яйцо – зигота.

Виды оплодотворения:

- ✓ наружное – слияние половых клеток происходит вне организма;
- ✓ внутреннее – слияние половых клеток происходит в половых путях;
- ✓ перекрестное – когда объединяются половые клетки разных особей;
- ✓ самооплодотворение – наблюдается при слиянии гамет, продуцируемых одним организмом;
- ✓ моноспермия – яйцеклетку оплодотворяет один сперматозоид;
- ✓ полиспермия – яйцеклетку оплодотворяют несколько сперматозоидов.

Для большинства водных животных характерно наружное перекрестное оплодотворение по типу моноспермии. Подавляющее большинство наземных организмов имеют внутренне перекрестное оплодотворение. Самооплодотворение встречается у гермафродитов. У человека процесс оплодотворения происходит в маточной трубе, куда после овуляции попадают овоциты II порядка.

Процесс оплодотворения у животных можно разделить на несколько фаз:

1. *Фаза сближения*. В основе этой фазы лежит выделение половыми клетками веществ, называемых **гамонами**. Химические вещества яйцеклетки активизируют сперматозоид. Гамоны сперматозоида способствуют склеиванию и растворению оболочки яйцеклетки.

2. *Фаза активации*. Начинается с того, что сперматозоид либо прикрепляется к любой точке поверхности яйцеклетки, либо проникает в нее через небольшое отверстие – микропиле.

3. *Фаза проникновения* в яйцеклетку одного сперматозоида. После этого яйцо формирует толстую непроницаемую оболочку, препятствующую полиспермии. Проникший сперматозоид «готовится» к слиянию с женским ядром и последующему митозу: ядро постепенно набухает и приобретает вид интерфазного. У человека сперматозоид стимулирует овоцит II порядка к дальнейшему развитию.

В результате оплодотворения в цитоплазме яйцеклетки оказываются два гаплоидных ядра – мужское и женское. Это стадия *пронуклеусов*.

Затем наступает стадия *синкариогамии*, которая характеризуется слиянием ядерного материала и образованием диплоидной зиготы. После образования синкариона ядро приступает к дроблению.

Варианты полового размножения

Партеногенез (от греч. parthenos — девственница и genes — размножение) является упрощенной формой полового размножения организмов, где яйцеклетки развиваются без оплодотворения. Такое половое, но однополое размножение возникло в процессе эволюции раздельнополых и гермафродитных форм. Оно обеспечивает возможность размножения при редких контактах разнополых особей и возможность резкого увеличения численности потомства. Это важно для видов и популяций с большой циклической смертностью и обитателей экологической периферии ареала. Партеногенез, завершающийся развитием половозрелых особей, встречается во всех типах беспозвоночных и у всех позвоночных, кроме млекопитающих, у которых партеногенетические зародыши погибают на ранних стадиях развития. *Облигатный партеногенез* идет, когда яйца способны только к партеногенетическому размножению. При *факультативном партеногенезе* яйца развиваются партеногенетически и в результате оплодотворения. Отличным примером служит появление трутней из неоплодотворенных яиц и рабочих пчел — из оплодотворенных. Если партеногенез чередуется с половым размножением, то говорят о *циклическом партеногенезе*. Это явление прекрасно иллюстрируется на примере коловраток (мелкие водные представители типа круглых червей) в различные сезоны года. Летом рождаются только партеногенетические самки, а похолодание воды осенью ведет к появлению яиц, из которых рождаются самцы и самки

с половой формой размножения. *Константный партеногенез* наблюдается у бессамцовых форм (у черного свекловичного долгоносика самцы в природе неизвестны). Если мейоз уменьшает вдвое число хромосом, то мы имеем дело с *мейотическим партеногенезом*, если этого не происходит, то с *амейотическим*. Способ восстановления диплоидности яйца при мейотическом мейозе определяет генотип партеногенетического потомства, включая пол и степень гомозиготности. В зависимости от пола потомства различают *амфитоксию*, где из неоплодотворенных яиц развиваются самцы и самки (поколение полоносок у многих тлей летом). При *аррентокии* при партеногенетическом размножении из яйца развиваются только самцы (трутни пчел). При *телетокии* – только самки (виноградная корневая тля — филлоксера и другие неполноциклового тли или ящерицы при коротком лете). Искусственно *гамейотический тип* партеногенеза используют в практике при разведении шелкопряда, действуя на неоплодотворенные яйца высокой или низкой температурой. Этим приемом добиваются выхода из яиц около 90% самок. У растений партеногенез известен в таких же формах, как у животных. Наибольшее распространение имеет константный партеногенез у двудомных растений (селекционируемые формы инжира и облепихи).

Неотения (от нео... и греч. *teino* — растягиваю, удлиняю). Так обозначают задержку онтогенеза с приобретением способности к половому размножению на стадии, предшествующей взрослому состоянию.

У животных при полной неотении только половая система личинок достигает развития, свойственного взрослым особям. Другие системы органов сохраняют личиночное состояние. При частичной (неполной) неотении личинки долго растут, не приступая к метаморфозу, но и не размножаются. Неотения встречается у некоторых червей, ракообразных, паукообразных и насекомых. Среди позвоночных она широко распространена у земноводных. В теплых мелких водоемах онтогенез амбистом протекает с метаморфозом. В глубоких холодных водоемах часто наблюдается неотения и образуются половозрелые водные личинки амбистом — аксолотли. Они самостоятельно размножаются и были вначале описаны как другой вид. Задержка развития у неотенических земноводных связана со снижением функции щитовидной железы.

Неотения имеет приспособительный характер для видов организмов, в онтогенезе которых происходит смена среды обитания, где условия жизни взрослой особи подвержены значительным изменениям, иногда неблагоприятным. Популяции неотенических личинок в этой ситуации увеличивают шансы данного вида на выживание.

Неотения встречается у всех высших растений. Неотенией объясняют происхождение у семенных растений зародышевого мешка (женского гаметофита). Путем неотении и последующей прогрессивной эволюции могли возникнуть многие современные группы растений.

Педогенез – своеобразная форма партеногенеза (от греч. paidos – дитя и genes – размножение) способ размножения, встречающийся у беспозвоночных, при котором у личинок развиваются неоплодотворенные яйца, дающие начало партеногенетическому поколению. Это явление было открыто Н. П. Вагнером (1862) у двукрылых насекомых – галлиц. У галлиц личинки в теле материнской личинки сначала питаются ее тканями как эндопаразиты, затем, разорвав покровы тела, переходят к свободному питанию в разрастании на теле растения. Через несколько поколений педогенетических личинок появляются личинки, завершающие метаморфоз и дающие взрослых самцов и самок. Из оплодотворенных яиц самок вновь развивается поколение педогенетических личинок. Педогенез компенсирует невысокую плодовитость зрелых форм, расселяющихся пассивно. У некоторых жуков известны яйцекладущие и живородящие партеногенетические личинки. Встречается он и у плоских червей сосальщиков (личинка печеночной сосальщика внутри промежуточного хозяина – прудовика) и ветвистоусых рачков.

Гинегенез (от греч. gune – женщина и genes – размножение) обозначает такое развитие, когда сперматозоид проникает в яйцеклетку, стимулируя ее развитие, но его ядро не сливается с ее ядром и не участвует в процессе развития эмбриона. Такое ложное оплодотворение еще называют псевдогамией. Некоторые исследователи рассматривают гинегенез как форму партеногенеза. Гинегенез обнаружен у нематод (круглые черви), костистых рыб и земноводных. Этот способ размножения часто встречается и у покрытосеменных растений. Подобное явление также облегчает размножение и выживание популяций. Иногда в популяции карася самцы не встречаются, поэтому икра осеменяется молоками щук и других видов рыб. В эксперименте гинегенез используют для получения строго гомозиготных самок.

Андрогенез (от греч. andros – мужчина и genes – размножение) – форма размножения, где в развитии зародыша участвует мужское ядро сперматозоида, а женское – пассивно. Его наблюдают у перепончатокрылых наездников и у растений (кукуруза и некоторые виды табака). Он идет, если ядро яйцеклетки погибает до оплодотворения, которое при этом является ложным (псевдогамия). Андрогенез можно получить искусственно, удалив ядро из яйцеклетки. Получившиеся гаплоидные зародыши обычно мало жизнеспособны. Обычно он используется при исследовании роли ядра в наследственности.

Эмбриональное развитие

Виды яйцеклеток по количеству и расположению желтка. В зависимости от количества желтка и характера его распределения в цитоплазме различают несколько видов яйцеклеток (рис.)

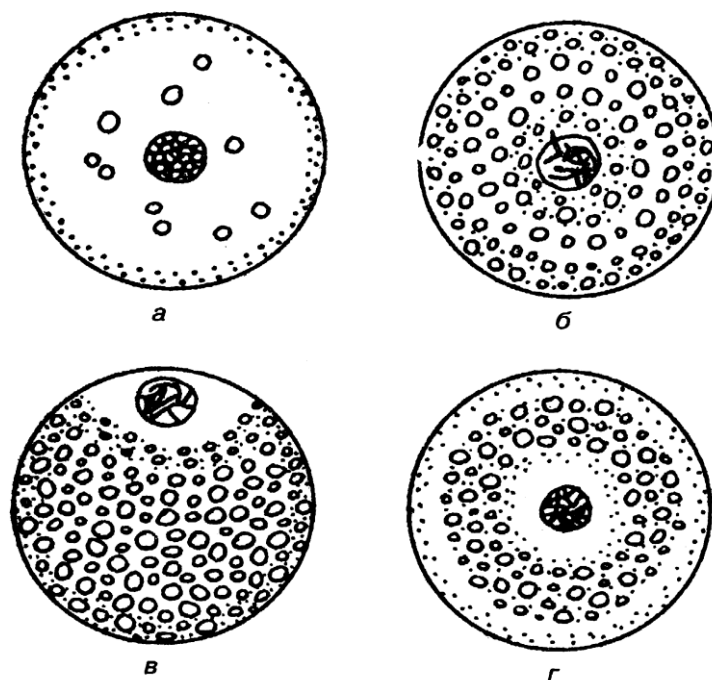


Рис. 9. Типы яйцевых клеток по количеству и расположению желтка:

а – алецитальные; б – гомолецитальные; в – телолецитальные; г – центролецитальные.

У млекопитающих и плоских червей желтка практически нет. Такие клетки называются *алецитальными*.

При малом количестве желтка в яйцеклетке он обычно распределен в цитоплазме равномерно и ядро располагается примерно в центре. Такие яйцеклетки называют *гомолецитальными* (например, у иглокожих).

У большинства позвоночных желтка много, и он распределен в цитоплазме яйцеклетки неравномерно. Основная масса желтка скапливается у одного из полюсов клетки – вегетативного полюса. Такие клетки называются *телолецитальными*. Противоположный полюс, к которому оттесняется свободная от желтка активная цитоплазма, называют *анимальным* (рыбы, амфибии, рептилии, птицы).

Наконец, если желток концентрируется вокруг ядра, расположенного в центре, а периферические слои цитоплазмы лишены питательных веществ и пигментов, говорят о *центролецитальных* яйцеклетках. Они характерны для насекомых.

Дробление

После оплодотворения или стимуляции (в случае, например, партеногенеза и гиногенеза), зигота или яйцеклетка начинает делиться. *Дробление* – это ряд последовательных митотических делений, заканчивающихся образованием многоклеточного зародыша – бластулы. Первое деление дробления начинается после объединения наследственного материала пронук-

леусов и образования общей метафазной пластинки. Возникающие при дроблении клетки называют бластомерами (от греч. бласте — росток, зачаток). Особенностью митотических делений дробления является то, что с каждым делением клетки становятся все мельче и мельче, пока не достигнут обычного для соматических клеток соотношения объемов ядра и цитоплазмы. Между очередными делениями не происходит роста клеток, но обязательно синтезируется ДНК.

Характер дробления определяется, прежде всего, особенностями строения яйцеклетки — главным образом количеством желтка и особенностями его распределения в цитоплазме.

В этой связи по способу дробления выделяют два основных типа яиц:

- ✓ голобластические — полностью дробящиеся;
- ✓ меробластические — частично дробящиеся.

Полным дробление называется тогда, когда цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры (алецитальные, гомолецитальные и телолецитальные яйцеклетки).

Частичное дробление — тип дробления, при котором цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры (телолецитальные яйцеклетки).

При *поверхностном дроблении* вновь образовавшиеся бластомеры располагаются в один ряд на поверхности яйца, а в центре находится масса неразделившейся цитоплазмы, богатой желтком (центролецитальные яйцеклетки).

Рассмотрим последовательность событий происходящих во время дробления на примере голобластических яиц.

Первая борозда дробления проходит меридиально, в результате чего образуется два бластомера. Это стадия двух бластомеров. Вторая борозда проходит также меридиально, но перпендикулярно первой, таким образом образуется четыре бластомера. Третья борозда проходит в экваториальной плоскости — бластомеров становится восемь. Затем в телолецитальных клетках проявляется неравномерность дробления. На анимальном полюсе располагаются более мелкие бластомеры, чем на вегетативном. Может образовываться скопление клеток, называемое *морулой*. Затем между клетками образуется полость — бластоцель, заполненная жидкостью. Клетки оттесняются к периферии, образуя стенку — бластодерму. Эта стадия развития зародыша называется *бластулой*. В результате образуется полый шар, стенки которого представлены, расположенными в один слой бластомерами. Общий размер зародыша к концу дробления на стадии бластулы не превышает размера зиготы. Тип бластулы зависит от типа дробления, а значит, от типа яйцеклетки.

Главным результатом дробления является превращение зиготы в многоклеточный зародыш.

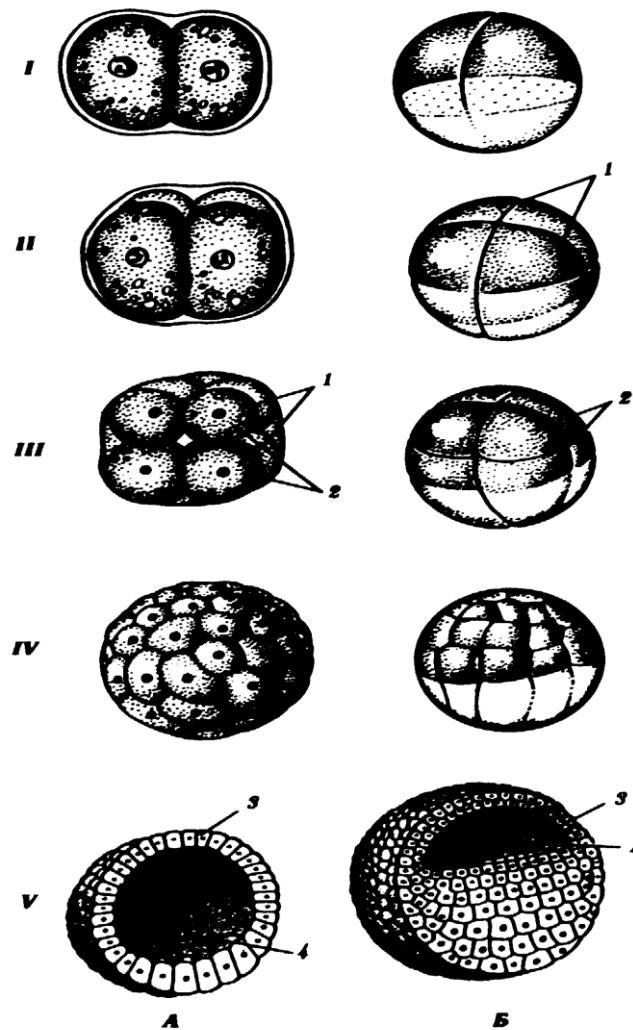


Рис. 10. Дробление у хордовых животных с разным типом яйцеклетки.

А – ланцетник; Б – лягушка.

I – два бластомера, II – четыре бластомера, III – восемь бластомеров, IV – морула, V – бластула; 1 – борозды дробления, 2 – бластомеры, 3 – бластодерма, 4 – бластоцель.

Гаструляция

После того, как сформировалась бластула, начинается новый этап эмбриогенеза – образование зародышевых листков. Процесс образования у зародыша зародышевых листков называется гаструляцией, а сам зародыш – гаструлой.

Образование зародышевых листков – эктодермы (наружного слоя), энтодермы (внутреннего слоя) и мезодермы (слоя клеток, расположенного между экто- и энтодермой) – у разных организмов происходит неодинаково.

Способы гастрюляции:

1. *Инвагинация*. При данном типе гастрюляции происходит впячивание внутрь бластоцеля целого участка клеточного пласта. Образуется двуслойный мешок, наружной стенкой которого является первичная эктодерма, а внутренней – первичная энтодерма. Впячивание образует *гастроцель* (первичная кишка), а ведущее в нее отверстие – *бластопор* (первичный рот). Края бластопора называются губами (рис. 11, а). У многих животных первичный рот развиваясь и дифференцируясь превращается в рот взрослого животного. Эти животные называются **первичноротыми** (черви, моллюски, членистоногие). Животные, у которых бластопор может превращаться в анальное отверстие, а окончательный рот возникает на брюшной стенке, называются **вторичноротыми** (иглокожие, кишечнополостные, хордовые).

2. *Эпиболия*. Возникает у некоторых животных с резко выраженным телолецитальным строением яиц. Более мелкие бластомеры анимального полюса дробятся быстрее и образуют более крупные бластомеры вегетативного полюса, образуя эктодерму. Клетки же вегетативного полюса дают начало энтодерме (рис. 11, б).

3. *Иммиграция*. Сводится к перемещению части клеток в бластоцель, из которых образуется энтодерма (рис. 11, в).

4. *Деламинация*. Встречается у животных, у которых дробление приводит к образованию скопления бластомеров, без бластоцеля внутри (например, у кишечнополостных). Дробление бластомеров происходит параллельно поверхности зародыша синхронно и наблюдается как бы расщепление одного слоя клеток на два. Пласт первых клеток образует эктодерму, а внутренний пласт – энтодерму (рис. 11, г).

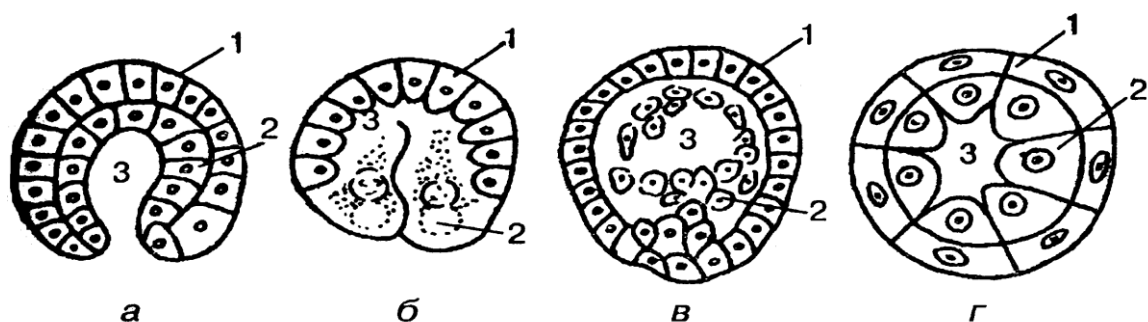


Рис. 11. Типы гастрюляции:

а – инвагинация; б- эпиболия; в – иммиграция; г – деламинация:

1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – бластоцель.

В каждом конкретном случае эмбриогенеза, как правило, сочетаются несколько способов гастрюляции.

Третий зародышевый листок, или мезодерма, может возникать несколькими способами. Например, телобластическим и энтероцельным.

В случае *телобластического* пути, характерного для первичноротых, в процессе гастрюляции между экто- и энтодермой возникают довольно крупные клетки – *телобласты*, делясь, они дают начало клеткам мезодермы.

Однако телобласты могут и не образовываться, а мезодерма возникает из карманообразных выростов энтодермы, которые располагаются между экто- и энтодермой. Постепенно эти карманы отшнуровываются от энтодермы, их полости сливаются друг с другом, и возникает вторичная полость тела (целом), называемый еще энтероцелем. Такой способ закладки мезодермы называется *энтероцельным*. Он характерен для вторичноротых животных.

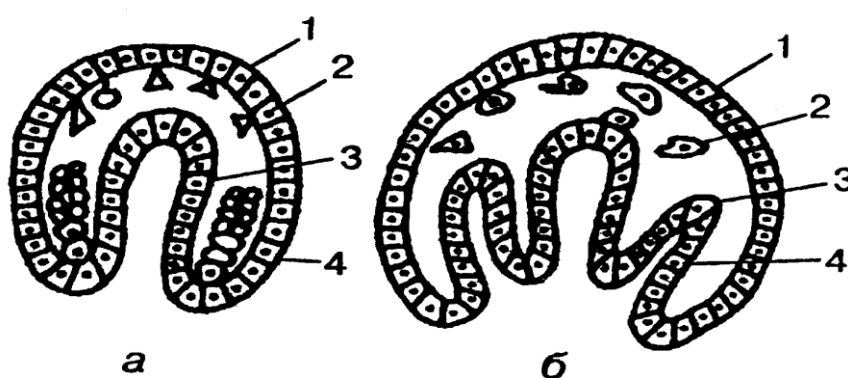


Рис. 12. Образование мезодермы:

- а – у первичноротых: 1 – эктодерма; 2 – мезенхима; 3 – энтодерма; 4 – телобласт;
- б – у вторичноротых: 1 – эктодерма; 2 – мезенхима; 3 – энтодерма; 4 – целомическая мезодерма.

Образование органов и тканей

Органогенезы, заключающиеся в образовании отдельных органов, составляют основное содержание эмбрионального периода. Органогенезы отличаются наиболее сложными и разнообразными морфогенетическими преобразованиями. Необходимой предпосылкой перехода к органогенезам является достижение зародышем стадии гастрюлы, а именно формирование зародышевых листков.

В ходе органогенезов изменяются форма, структура и химический состав клеток, обособляются клеточные группы, представляющие собой зачатки будущих органов. Постепенно развивается определенная форма органов, устанавливаются пространственные и функциональные связи между ними. Процессы морфогенеза сопровождаются дифференциацией тканей и клеток, а также избирательным и неравномерным ростом отдельных органов и частей организма. Обязательным условием органогенезов наряду с размножением, миграцией и сортировкой клеток является их избирательная гибель.

Сразу же после завершения гастрюляции у хордовых животных начинается процесс формирования осевых структур – нервной системы, хорды и пищеварительной трубки.

Нервная система у позвоночных закладывается в виде нервной трубки. Процесс формирования нервной трубки носит название *нейруляции*. На ее начальных этапах эктодерма начинает углубляться, при этом образуется *нервная пластинка*, которая постепенно обособляется от остальной части эктодермы. Она начинает прогибаться, края ее смыкаются, и в результате формируется *нервная трубка* с каналом внутри *невроцелем*. Вместе с тем, эктодерма над нервной трубкой срастается, таким образом, последняя оказывается под верхним зародышевым листком. После смыкания нервных валиков клетки, первоначально располагавшиеся между нервной пластинкой и будущей кожной эктодермой, образуют нервный гребень. Клетки нервного гребня отличаются способностью к обширным, но строго регулируемым миграциям по всему телу и образуют два главных потока. Клетки одного из них – поверхностного – включаются в эпидермис или дерму кожи, где дифференцируются в пигментные клетки. Другой поток мигрирует в брюшном направлении, образует чувствительные спинномозговые ганглии, симпатические нервные узлы, мозговое вещество надпочечников, парасимпатические ганглии. Клетки из черепного отдела нервного гребня дают начало как нервным клеткам, так и ряду других структур, таких, как жаберные хрящи, некоторые кроющие кости черепа.

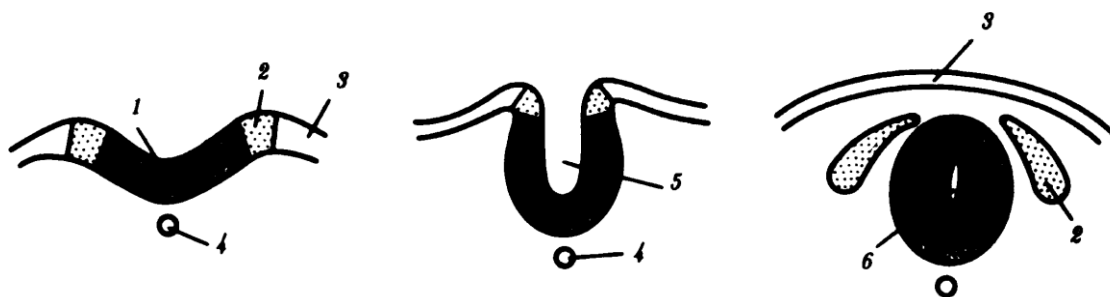


Рис. 13. Последовательные стадии формирования нервной трубки и нервного гребня:

- 1 – нервная пластинка, 2 – нервный гребень, 3 – эктодерма, 4 – хорда, 5 – нервная бороздка, 6 – неврочель.

В области головного отдела зародыша нервная трубка расширяется и по мере дальнейшего развития образуются структуры, из которых в дальнейшем формируется головной мозг.

Идет закладка хорды. Вначале вдоль боковых стенок первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отшнуровывается от основной массы энтодермы. Так появляется хорда, которая располагается под нервной трубкой. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отшнуровываются

от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно расположенных замкнутых мешков, называемых также целомическими мешками. Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (целом).

Целомические мешки разрастаются и дифференцируются на спинные и брюшные отделы. *Сомиты*, или, спинные отделы, располагаются по бокам от хорды и нервной трубки. У позвоночных животных костные и (или) хрящевые элементы позвоночника являются производными сомитов. Членистое строение позвоночника повторяет сегментарное расположение сомитов. Кроме того, из сомитов образуются *миотомы*, а затем *миомеры* (мышечные сегменты) и дермальный слой кожи.

Брюшные отделы сомитов, называемые также боковыми пластинками, располагаются по бокам кишки. Из них образуется брюшина, а из полостей боковых пластинок, которые сливаются друг с другом, – целом взрослого животного.

В месте перехода сомитов в боковые пластинки – ножках сомитов – возникают зачатки выделительной системы. На спинной стороне боковых пластинок, выпирая в целом, формируются зачатки половых желез. На брюшной стороне, в месте, где происходит слияние краев боковых пластинок, закладывается сердце и сосуды кровеносной системы.

Как выпячивание стенки пищеварительной трубки возникают плавающий пузырь у рыб и легкие у четвероногих позвоночных. У рыб в передней части пищеварительной трубки прорываются жаберные щели. У высших позвоночных животных, приспособленных к жизни на суше, жаберные карманы закладываются, но не прорываются в виде жаберных щелей.

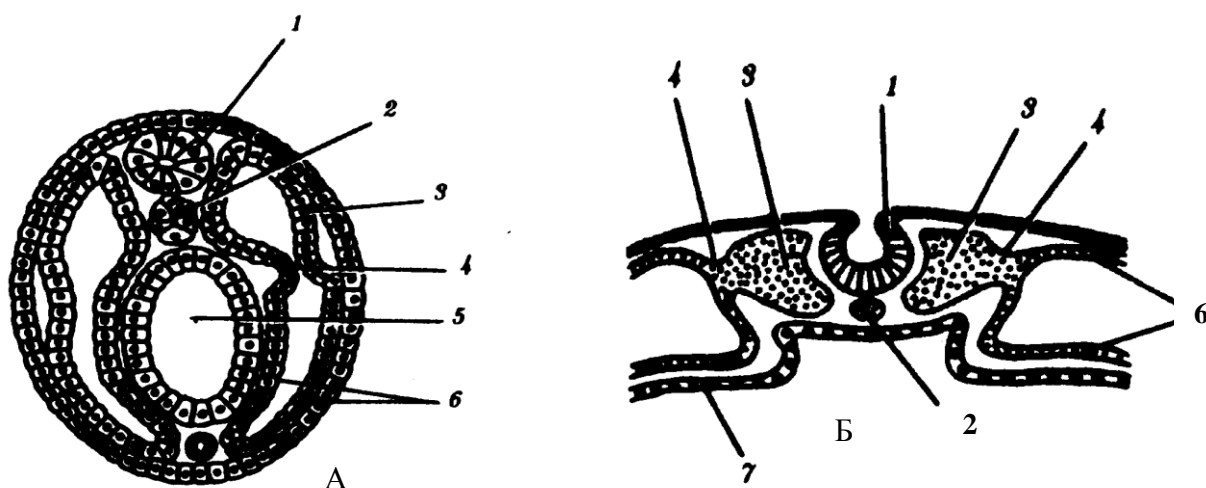


Рис. 14. Зародыш различных хордовых животных. А – ланцетник, Б – цыпленок:

1 – нервная трубка, 2 – хорда, 3 – сомит, 4 – ножка сомита, 5 – вторичная кишка, 6 – боковая пластинка, 7 – энтодерма.

Эктодерма, мезодерма и энтодерма в ходе дальнейшего развития, взаимодействуя друг с другом, участвуют в формировании определенных органов.

Производные эктодермы. Принимает участие в формировании наружного слоя эпидермиса и его производных (перья, волосы, ногти, кожные и молочные железы), нервной системы, органа зрения, органа слуха, поверхностного слоя зубов (эмаль), задней доли гипофиза, эпифиза, а у многих низших животных – передней и задней кишки.

Производные энтодермы. Развивается в эпителий желудочно-кишечного тракта, пищеварительные железы (печень, поджелудочная железа). Кроме того, производными энтодермы являются ротовая полость, передняя доля гипофиза, глоточная или жаберная область, язык, эпителий легких и воздухоносных путей, щитовидная железа, зачаток желчного пузыря.

У зародыша человека и высших позвоночных первая пара жаберных мешков участвует в возникновении наружных слуховых отверстий, полости среднего уха и евстахиевой трубы. Вторая пара глоточных щелей у зародыша человека принимает участие в образовании небных миндалин. За счет энтодермальных клеток, отделяющихся от стенок третьего, четвертого и пятого жаберных мешков, развиваются железы внутренней секреции: тимус (вилочковая железа), околощитовидные железы.

Производные мезодермы. Все остальные, не перечисленные выше органы, образуются из мезодерма: мышечные ткани, все виды соединительной ткани, дерма кожи, каналы выделительных органов (почки), кровеносная система (сердце), лимфатическая система, часть тканей семенников и яичников, конечности, целом.

Зачаток конкретного органа формируется первоначально из определенного зародышевого листка, но затем орган усложняется, и в итоге в его формировании принимают участие два или три зародышевых листка.

Провизорные органы зародышей позвоночных

Провизорные, или временные, органы образуются в эмбриогенезе ряда представителей позвоночных для обеспечения жизненно важных функций, таких как дыхание, питание, выделение, движение и др. Недоразвитые органы самого зародыша еще не способны функционировать по назначению, хотя обязательно играют какую-то роль в системе развивающегося целостного организма. Как только зародыш достигает необходимой степени зрелости, когда большинство органов способны выполнять жизненно важные функции, временные органы рассасываются или отбрасываются.

Время образования провизорных органов зависит от того, какие запасы питательных веществ были накоплены в яйцеклетке и в каких условиях среды происходит развитие зародыша. У бесхвостых земноводных, например, благодаря достаточному количеству желтка в яйцеклетке и тому, что

развитие идет в воде, зародыш осуществляет газообмен и выделяет продукты диссимиляции непосредственно через оболочки яйца и достигает стадии головастика. На этой стадии образуются провизорные органы дыхания (жабры), пищеварения и движения, приспособленные к водному образу жизни. Перечисленные личиночные органы дают возможность головастiku продолжить развитие. По достижении состояния морфофункциональной зрелости органов взрослого типа временные органы исчезают в процессе метаморфоза.

У пресмыкающихся и птиц запасов желтка в яйцеклетке больше, но развитие идет не в воде, а на суше. В связи с этим очень рано возникает потребность в обеспечении дыхания и выделения, а также в защите от высыхания. У них уже в раннем эмбриогенезе, почти параллельно с нейруляцией, начинается формирование провизорных органов, таких, как амнион, хорион и желточный мешок. Чуть позднее формируется аллантоис. У плацентарных млекопитающих эти же провизорные органы образуются еще раньше, поскольку в яйцеклетке очень мало желтка. Развитие таких животных происходит внутриутробно, образование провизорных органов у них совпадает по времени с периодом гастрюляции.

Наличие или отсутствие амниона и других провизорных органов лежит в основе деления позвоночных на две группы: Анамнии и Амниоты. Эволюционно более древние позвоночные, развивающиеся исключительно в водной среде и представленные такими классами, как Круглоротые, Рыбы и Земноводные, не нуждаются в дополнительных водных и других оболочках зародыша и составляют группу анамний. К группе амниот относят первичноназемных позвоночных, т.е. тех, у кого эмбриональное развитие протекает в наземных условиях.

Это три класса: Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие. Они являются высшими позвоночными, так как имеют скоординированные и высокоэффективные системы органов, обеспечивающие им существование в наиболее сложных условиях, каковыми являются условия суши. Эти классы насчитывают большое количество видов, вторично перешедших в водную среду. Таким образом, высшие позвоночные оказались в состоянии освоить все среды обитания. Подобное совершенство было бы невозможным, в том числе и без внутреннего оплодотворения и специальных провизорных эмбриональных органов.

В строении и функциях провизорных органов различных амниот много общего. Характеризуя в самом общем виде провизорные органы зародышей высших позвоночных, называемые также зародышевыми оболочками, следует отметить, что все они развиваются из клеточного материала уже сформировавшихся зародышевых листков. Некоторые особенности имеются в развитии зародышевых оболочек плацентарных млекопитающих, о чем будет сказано ниже.

Амнион представляет собой мешок, заключающий зародыша и заполненный амниотической жидкостью. Амниотическая оболочка специализирована для секреции и поглощения амниотической жидкости, омывающей зародыш. Амнион играет первостепенную роль в защите зародыша от высыхания и от механических повреждений, создавая для него наиболее благоприятную и естественную водную среду.

Сероза (хорион) – самая наружная зародышевая оболочка, прилегающая к скорлупе или материнским тканям, возникающая, как и амнион, из эктодермы. Хорион служит для обмена между зародышем и окружающей средой. У яйцекладущих видов основная его функция – дыхательный газообмен; у млекопитающих он выполняет гораздо более обширные функции, участвуя помимо дыхания в питании, выделении, фильтрации и синтезе веществ, например гормонов.

Желточный мешок имеет энтодермальное происхождение, покрыт мезодермой и непосредственно связан с кишечной трубкой зародыша. У зародышей с большим количеством желтка он принимает участие в питании.

У млекопитающих нет запасов желтка и сохранение желточного мешка может быть связано с важными вторичными функциями. Энтодерма желточного мешка служит местом образования первичных половых клеток, мезодерма дает форменные элементы крови зародыша. Кроме того, желточный мешок млекопитающих заполнен жидкостью, отличающейся высокой концентрацией аминокислот и глюкозы, что указывает на возможность обмена белков в желточном мешке.

Аллантоис развивается несколько позднее других внезародышевых органов. Он представляет собой мешковидный вырост задней кишки. Следовательно, он образован энтодермой изнутри. У рептилий и птиц аллантоис быстро дорастает до серозы и выполняет несколько функций. Прежде всего, этоместилище для мочевины и мочевой кислоты, которые представляют собой конечные продукты обмена азотсодержащих органических веществ. В аллантоисе хорошо развита сосудистая сеть, благодаря чему вместе с хорионом он участвует в газообмене. При вылуплении наружная часть аллантоиса отбрасывается, а внутренняя — сохраняется в виде мочевого пузыря.

У многих млекопитающих аллантоис тоже хорошо развит и вместе с хорионом образует пупочный канатик. По мезодерме аллантоиса к хориону растут сосуды, посредством которых плацента выполняет выделительную, дыхательную и питательную функции.

Постэмбриональное развитие

Постэмбриональное развитие начинается с момента рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до смерти живого организма. Можно выделить несколько периодов.

1. **Ювенильный период** (до полового созревания). Он протекает в зависимости от типа онтогенеза. В этом периоде различают прямое и непрямое развитие.

При *прямом развитии* новорожденное существо отличается от взрослой формы преимущественно размерами, а также недоразвитием ряда органов и пропорциями тела.

При *непрямом развитии* личинки претерпевают превращения (метаморфоз). Личинка может резко отличаться от взрослой формы. В ней не только могут отсутствовать или быть недоразвитыми органы, необходимые в половозрелом состоянии, но и иметься многие провизорные органы.

Переход функциональных систем на режим взрослого организма характеризуется интенсивным ростом органов и частей организма, установлением соответствующих пропорций тела. Выделяют два типа роста организма в процессе индивидуального развития:

- ✓ *ограниченный, или определенный.* Рост приурочен к определенным стадиям онтогенеза. Например, насекомые растут только в короткий период линек.
- ✓ *неограниченный, или неопределенный.* Рост наблюдается на протяжении всей жизни.

2. **Зрелый период.** Характеризуется наибольшей самостоятельной активностью организма в окружающей среде. Развивается детородная функция.

3. **Период старения.** Наблюдаются изменения во всех функциональных системах и на любом структурно-функциональном уровне – молекулярный, клеточный, тканевый, органнй. Это приводит к естественному биологическому процессу – смерти, что представляет собой механизм ограничения определенным пределом участия многоклеточных организмов в репродукции себе подобных.

Вирусы. Доклеточные формы жизни

Сюда относят несколько групп существ, стоящих на границе живого и неживого.

В 1892 году русский ученый Д.И. Ивановский описал необычные свойства возбудителя болезни табака – так называемой табачной мозаики. Этот возбудитель проходил через бактериальные фильтры. Таким образом, здоровые растения табака можно заразить бесклеточным фильтратом сока больного растения. Через несколько лет Ф. Леффлер и П. Фрош обнаружили, что возбудитель ящура – болезни, нередко встречающейся у домашнего скота, также проходит через бактериальные фильтры. Наконец, в 1917 г. Ф.д'Эррелль открыл бактериофаг – вирус, поражающий бактерии.

Так были открыты вирусы растений, животных и микроорганизмов. Эти три события положили начало новой науке – **вирусологии**, изучающей неклеточные формы жизни.

Вирусы (от лат. *virus* – яд) – неклеточные формы жизни, которые не имеют собственного метаболизма. Они относятся к облигатным (обязательным) паразитам на клеточном уровне, так как размножаются только в хозяйских клетках.

Химический состав вирусов. Просто организованные вирусы представляют собой нуклеопротеиды, т.е. состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК и РНК) и нескольких белков, образующих оболочку вокруг нуклеиновой кислоты – *капсиду*. Примером таких вирусов является вирус табачной мозаики. Его капсид содержит всего один белок с небольшой молекулярной массой. Сложно организованные вирусы имеют дополнительную оболочку, белковую либо липопротеиновую. Иногда в наружных оболочках сложных вирусов помимо белков содержатся углеводы, например у возбудителей гриппа и герпеса. Их наружная оболочка является фрагментом ядерной или цитоплазматической мембраны клетки-хозяина, из которой вирус выходит во внеклеточную среду. Белки капсид защищают нуклеиновые кислоты и обеспечивают ферментативные и антигенные свойства вирусов. Все активные процессы вирусов протекают в ядре или цитоплазме клеток хозяина. Некоторые вирусы способны поражать ядро и цитоплазму одновременно.

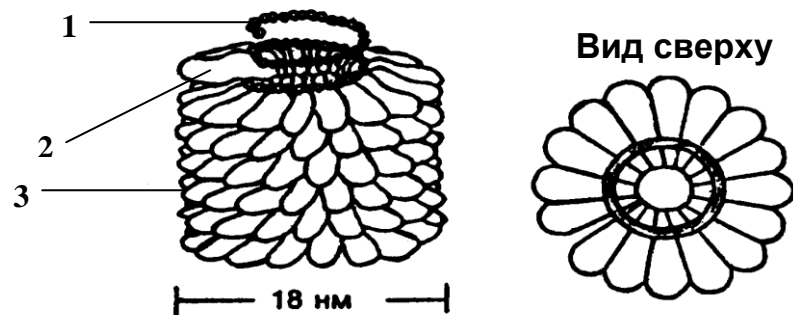
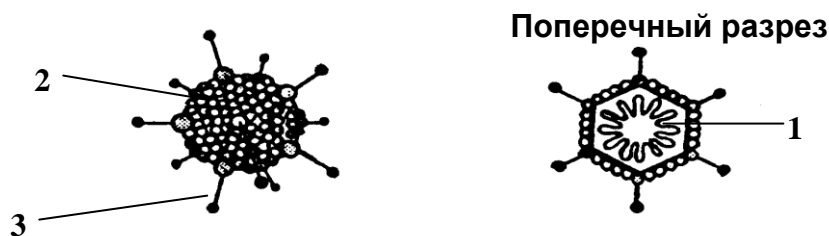


Рис. 15. Строение вирусов:

А – вирус табачной мозаики:

1 – РНК, 2 – белковые субъединицы, 3 – капсида.



Б – аденовирус:

1 – ДНК, 2 – капсида, 3 – фибриллярные отростки.

В 1970 г. Темин и Балтимор обнаружили фермент, который назвали обратной транскриптазой (ревертазой). В присутствии него процесс передачи информации может идти от РНК к ДНК, т.е. в обратную сторону.

Благодаря этому открытию стало понятно, почему вирусы, у которых есть только РНК, могут жить в клетках хозяина. РНК вируса, попадая в клетки хозяина, может строить ДНК вируса, который встраивается в ДНК клетки хозяина.

Геном вирусов может быть представлен как однонитчатыми, так и двунитчатыми молекулами ДНК и РНК. Поэтому вирусы делят на ДНК-содержащие и РНК-содержащие. Двунитчатая ДНК встречается у вирусов оспы человека, овец, свиней, аденовирусов человека, двунитчатая РНК служит генетической матрицей у некоторых вирусов насекомых и других животных. Широко распространены вирусы, содержащие однонитчатую РНК (вирусы энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др.).

Различают две формы существования вирусов: **покоящиеся**, или внеклеточные (вирионы, вирусные частицы), и **репродуцирующиеся**, или внутриклеточные (комплекс вирус-клетка).

Репродукция (размножение) вирусов – процесс многоэтапный, который можно разделить на шесть стадий.

1. *Стадия адсорбции.* Это процесс прикрепления вируса к поверхности восприимчивой клетки. Проникновению вируса в цитоплазму клетки предшествует связывание его с особым белком-рецептором, находящимся на клеточной поверхности. Связывание с рецептором осуществляется благодаря наличию специальных белков на поверхности вирусной частицы, которые "узнают" соответствующий рецептор на поверхности чувствительной клетки. Участок поверхности клетки, к которому присоединился вирус, погружается в цитоплазму и превращается в вакуоль. Вакуоль, стенка которой состоит из цитоплазматической мембраны, может сливаться с другими вакуолями или с ядром. Так вирус доставляется в любой участок клетки.

Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность инфекционного процесса. Так, вирус гепатита А или В проникает и размножается только в клетках печени, аденовирусы и вирус гриппа – в клетках эпителия слизистой оболочки верхних дыхательных путей, вирус, вызывающий воспаление головного мозга, – в нервных клетках, вирус эпидемического паротита (свинка) – в клетках околоушных слюнных желез и т.д.

2. *Стадия инъекции.* Связана с введением (инъекцией) в клетку инфекционной нуклеиновой кислоты вируса (как у фагов) или проникновением в клетку целой вирусной частицы с последующим «раздеванием» вируса от белковой оболочки и высвобождением инфекционной нуклеиновой кислоты.

3. *Репликация вирусных молекул нуклеиновой кислоты.* В отличие от клеточных организмов у вирусов отсутствует собственная система, синтезирующая белки. Вирусы вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы – вирусной ДНК или РНК – синтезируется ин-

формационная РНК, которая и служит основой для синтеза вирусных белков рибосомами инфицированной клетки. Молекула ДНК вирусов или их геном встраиваясь в геном клетки хозяина, может существовать в таком виде неопределенно долгое время.

4. *Синтез вирусспецифических структурных белков и ферментов.* Процесс синтеза идет в рибосомах клетки хозяина.

5. *Стадия сборки (самоорганизации) вирусных частиц.* Сначала происходит объединение нуклеиновых кислот с частью белков и образование нуклеопротеидов. Последние покрываются оболочками. В состав этих оболочек часто входят некоторые компоненты клеточных мембран.

6. *Стадия лизиса.* Накопление вирусных частиц приводит к выходу из клетки. Для некоторых вирусов это происходит путем "взрыва", в результате чего целостность клетки нарушается и она погибает. Другие вирусы выделяются способом, напоминающим почкование. В этом случае клетки организма могут долго сохранять свою жизнеспособность.

Таким образом, паразитизм вирусов носит особый характер – это паразитизм на генетическом уровне.

Существует три основных типа взаимодействия вируса с хозяином:

1. Продуктивная инфекция, где нуклеиновая кислота способствует протеканию в зараженной клетки вирусспецифических синтезов, что ведет к образованию нового поколения инфекционных вирусных частиц.

2. Абортивная инфекция, где цикл репродукции прерывается на какой-либо промежуточной стадии и потомство не образуется.

3. Виrogenия, где нуклеиновая кислота встроена в геном клетки хозяина и не способна к репродукции.

Среди гипотез происхождения вирусов можно выделить три основных:

- ✓ регресс паразитических мелких бактерий (бактерии – риккетсии, хламидоза – вирусы);
- ✓ вирусы развились из органоидов клетки (митохондрий и др.);
- ✓ вирусы – часть генома нормальной клетки.

Подобно живым, вирусы способны к размножению и мутациям, но при этом не имеют своего обмена веществ и включают в себя только один тип нуклеиновой кислоты. Все это позволяет выделить их в отдельное царство живой природы.

Бактериофаги – вирусные паразиты одноклеточных. Впервые были описаны в 1915 году Ф. Туортом. Они отличаются от вирусов заметным химическим и структурным разнообразием. Сложно устроенные вирусы дифференцированы на **головку**, где размещаются нуклеиновые кислоты, **отросток** в виде полого стержня, окруженного белковым чехлом с сократимыми волокнами (она «выдавливает» нуклеиновую кислоту в клетку хозяина), и на другом конце **базальную пластинку** с шипами и нитями,

обеспечивающими адсорбцию к стенке хозяина. Известны и бесхвостые вирусы нитевидной формы.

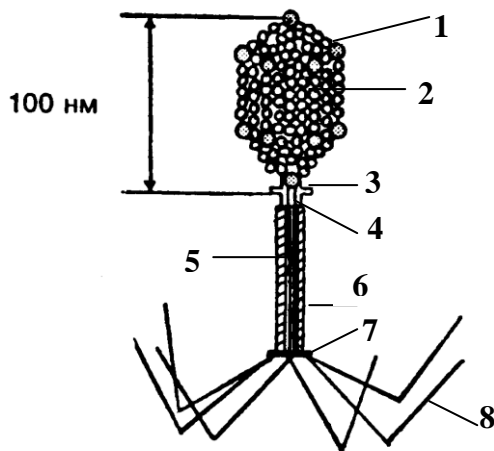


Рис. 16. Строение бактериофага:

1 – капсомеры, покрывающие головку, 2 – головка, 3 – воротничок, 4 – шейка, 5 – полный стержень, 6 – чехол, 7 – базальная пластинка, 8 – нити.

Нуклеиновая кислота вирусов, попав в бактериальную клетку хозяина, управляет клеточными механизмами, перестраивая их на синтезы новых бактериофагов. Образно этот процесс называют «пираты на корабле», где оболочка — «корабль» остается вне хозяина, а внутрь поступают лишь «пираты», использующие резервы хозяина для своих нужд, уничтожая объект нападения. Эволюционно бактерии не выработали защиты от чужой нуклеиновой кислоты, которая поступает в клетку во время конъюгации. Вирус, возможно, и имитирует этот процесс.

Различают **умеренные бактериофаги**, вызывающие своеобразный симбиоз бактерий с бактериофагом, присутствующим в клетке в виде неинфекционной формы — профага. Такие клетки приобретают ряд новых признаков, в том числе устойчивость к повторному заражению гомологичным фагом (лизогения).

Вирулентные фаги вызывают продуктивную инфекцию с образованием нового поколения фаговых частиц, которая обычно заканчивается гибелью хозяина.

Риккетсии. Эти организмы названы по имени Говарда Риккетса, впервые описавшего возбудителя пятнистой лихорадки Скалистых гор. Они по размеру близки к мелким бактериям (0,2-0,6 мкм), имеют шаровидную или палочковидную форму. Все риккетсии неподвижны и являются облигатными паразитами клеток членистоногих, реже – теплокровных. Своего обмена риккетсии не имеют. Они пользуются готовыми питательными веществами хозяина. У людей риккетсии вызывают сыпной тиф (переносчики – вши), лихорадку Ку, клещевую геморрагическую и пятнистую лихорадку. Разносчики этих болезней – птицы, насекомые и клещи. Имея размер, близкий к мелким бактериям, но, не имея своего обмена веществ, они близки к переходным формам организмов, связывающих бактерии и вирусы.

Хламидии – шаровидные микроорганизмы диаметром всего 0,2-1,5 мкм, с характерным облигатно-внутриклеточным способом размножения. Все они являются внутриклеточными паразитами зверей и птиц. Инфекционная частица внедряется в клетку хозяина и превращается в вегетативную форму, делящуюся дроблением и лишенную инфицирующих свойств. Дочерние клетки уплотняются и образуют элементарные частицы, выходящие после разрыва мембраны из клетки хозяина. Хламидии не обладают способностью к синтезу собственных высокоэнергетических соединений («энергетические паразиты»). Их считают, как и риккетсии, переходными формами, близкими к бактериям и вирусам. В ряде систематик риккетсии и хламидии относятся к особым группам бактерий.

Вирусы играют большую роль в жизни человека. Они являются возбудителями ряда опасных заболеваний – оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и других. Умеренно вирулентные фаги меняют свои свойства в зависимости от условий среды и с успехом используются в генной инженерии для переброски генов из бактерии в бактерию. Такой способ передачи генетической информации в природе между бактериями получил название трансдукции. Вирусы обитают только в клетках, это внутриклеточные паразиты. В свободно живущем, активном состоянии они не встречаются и не способны размножаться вне клетки.

Е.В. Плышевская
Методическая разработка по курсу
«Основы цитологии» (часть 2)
для слушателей подготовительного отделения

Редактор А.А. Масленникова

План университета 2006 г.
Позиция 38

Подписано в печать
Усл. п. л. – 2,09
Заказ

Формат 84x108 1/32
Уч.-изд. л. – 2,25
Тираж 50 экз.

Отпечатано в отделе оперативной полиграфии ВГПУ

600024, г. Владимир, ул. Университетская, 2, тел. 33-87-40