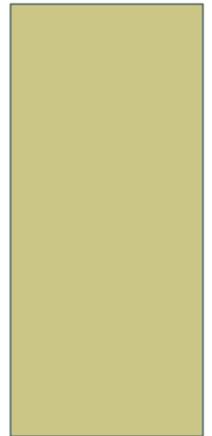


Половое размножение. Этапы оплодотворения.

ВЫПОЛНИЛА: КОБЯКОВА М.И.



ПЛАН ДОКЛАДА

- ❑ Половое размножение;
- ❑ Образование половых клеток;
- ❑ Этапы оплодотворения;

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половое размножение отличается наличием **полового процесса**, который обеспечивает обмен наследственной информацией и создает условия для возникновения наследственной изменчивости.

В нем, как правило, участвуют **две особи** — женская и мужская, которые образуют гаплоидные женские и мужские половые клетки — гаметы. В результате оплодотворения, т. е. слияния женской и мужской гамет, образуется **диплоидная зигота с новой комбинацией** наследственных признаков, которая и становится родоначальницей нового организма.

Формами полового процесса являются **конъюгация** и **копуляция**.

Конъюгация — своеобразная форма полового процесса, при которой оплодотворение происходит путем взаимного обмена мигрирующими ядрами, перемещающимися из одной клетки в другую по цитоплазматическому мостику, образуемому двумя особями. При конъюгации обычно не происходит увеличения количества особей, но происходит обмен генетическим материалом между клетками, что обеспечивает перекомбинацию наследственных свойств.

Конъюгация типична для ресничных простейших (например, инфузорий), некоторых водорослей (спирогиры).

Копуляция (гаметогамия) — форма полового процесса, при которой две различающиеся по полу клетки — гаметы — сливаются и образуют зиготу. При этом ядра гамет образуют одно ядро зиготы.

Гаметогамия

При **изогамии** образуются подвижные, морфологически одинаковые гаметы, однако физиологически они различаются на «мужскую» и «женскую». Изогамия встречается у многих водорослей.

При **анизогамии (гетерогамии)** формируются подвижные, различающиеся морфологически и физиологически гаметы. Такой тип полового процесса характерен для многих водорослей.

В случае **оогамии** гаметы сильно отличаются друг от друга. Женская гамета — крупная неподвижная яйцеклетка, содержащая большой запас питательных веществ. Мужские гаметы — **сперматозоиды** — мелкие, чаще всего подвижные клетки, которые перемещаются с помощью одного или нескольких жгутиков. У семенных растений мужские гаметы — спермии — не имеют жгутиков и доставляются к яйцеклетке с помощью пыльцевой трубки. Оогамия характерна для животных, высших растений и многих грибов.

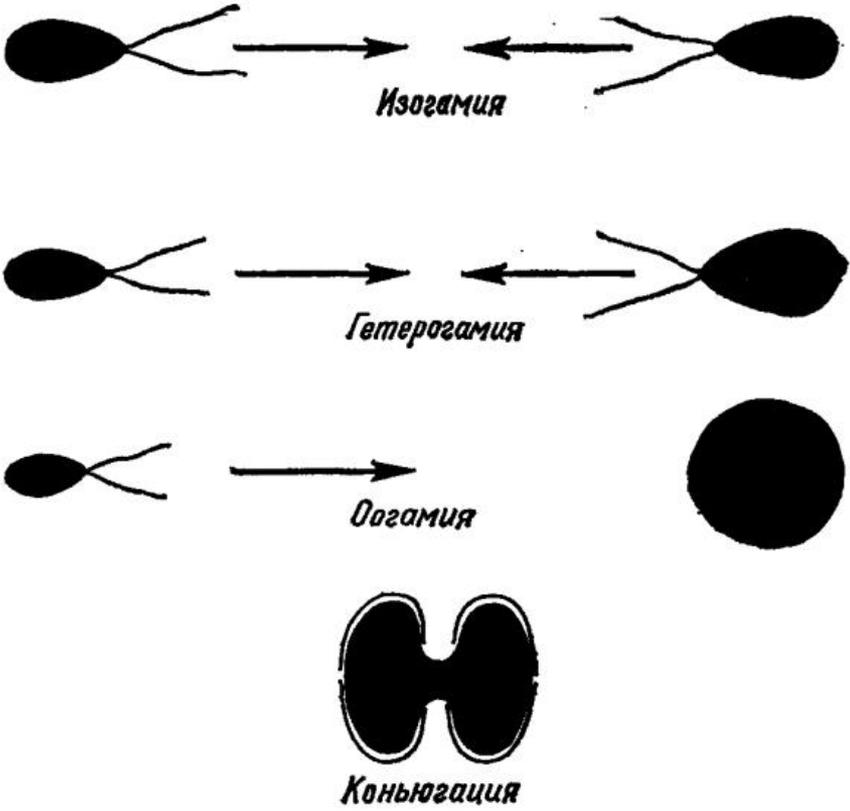


Рис. 24. Формы полового процесса у водорослей.

Гаметогенез

Процесс образования и развития гамет называется **гаметогенезом**.

У многоклеточных водорослей, многих грибов и высших споровых растений формирование гамет происходит в специальных органах полового размножения — **гаметангиях**.

У высших споровых растений женские гаметангии называются **архегониями**, мужские — **антеридиями**.

У животных гаметогенез протекает в специальных половых железах — **гонадах**. Однако, например, у губок и кишечнополостных половые железы отсутствуют и гаметы возникают из различных соматических клеток.

У большинства **низших животных** гаметы вырабатываются **в течение всей жизни**, у **высших** — **только в период половой активности**, с момента полового созревания до затухания деятельности желез в старости.

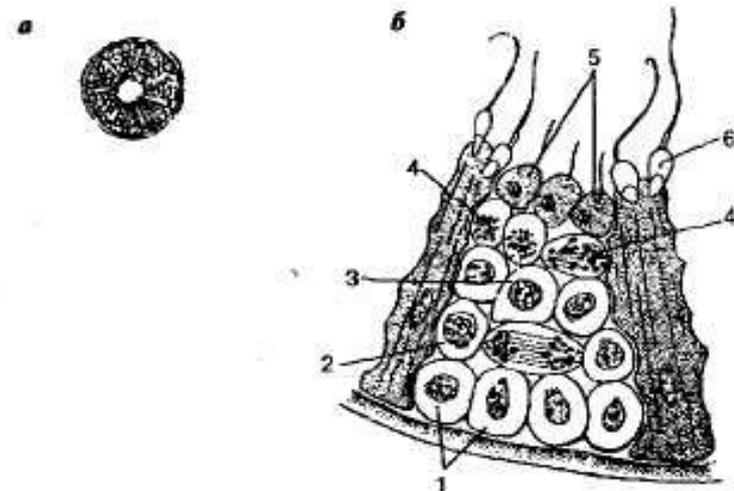
Половые клетки в своем развитии претерпевают ряд сложных преобразований. Процесс формирования мужских половых клеток называется сперматогенез, женских — оогенез.

Сперматогенез

Сперматогенез происходит в мужских половых железах — **семенниках**.

Семенник высших животных состоит из **семенных канальцев**. В каждом канальце можно обнаружить отдельные зоны, в которых клетки расположены концентрическими кругами. В каждой зоне клетки находятся на соответствующих стадиях развития. Сперматогенез складывается из четырех периодов: размножения, роста, созревания и формирования.

По периферии семенного канальца располагается **зона размножения**. Клетки этой зоны называются **сперматогониями**. Они усиленно делятся митозом, благодаря чему увеличивается их количество и сам семенник. Период интенсивного деления сперматогониев называется **периодом размножения**.



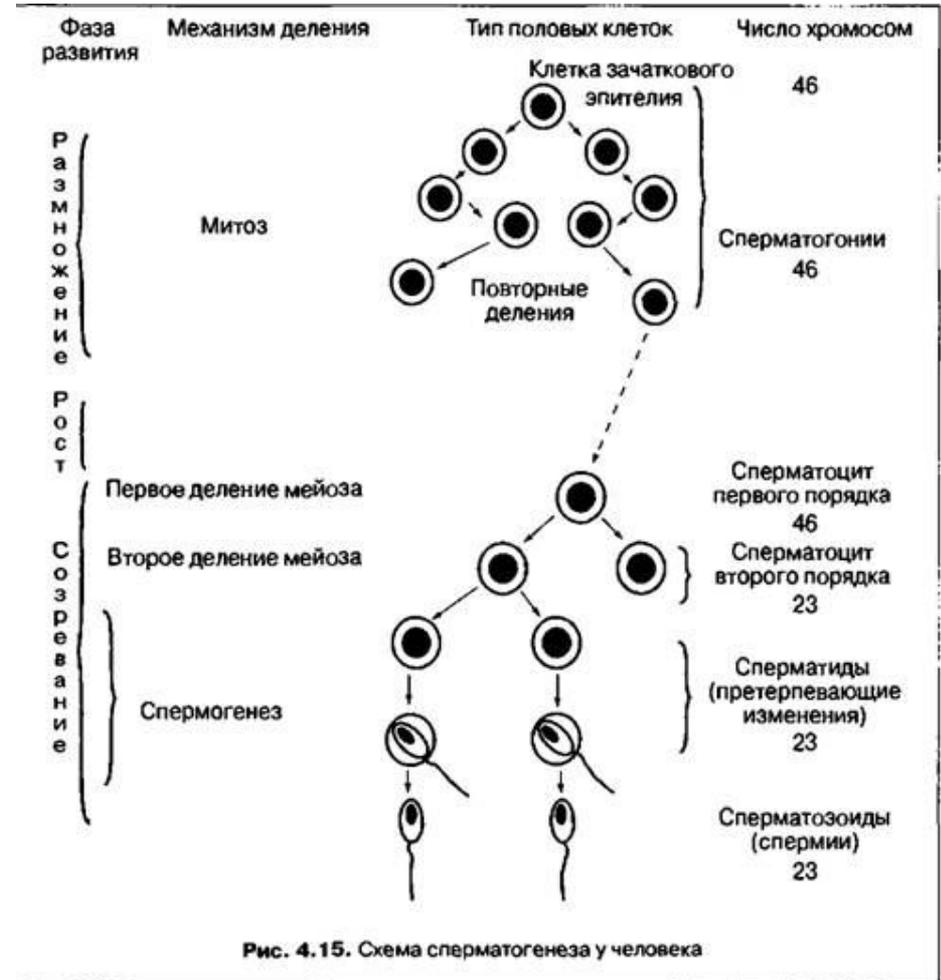
Сперматогенез в семенном канальце: а—срез через каналец; б —участок каналца при большем увеличении; 1 — сперматогонии; 2 — делящийся сперматацит первого порядка; 3 — сперматоцит второго порядка; 4 — делящийся сперматоцит второго порядка; 5 — сперматиды; 6 — сперматозоид.

После наступления половой зрелости некоторые сперматогонии перемещаются в следующую зону — **зону роста**, расположенную ближе к просвету канала. Здесь клетки увеличиваются в размерах за счет возрастания количества цитоплазмы и превращаются в **сперматоциты первого порядка** (период роста).

Третий период развития мужских гамет называется **периодом созревания**.

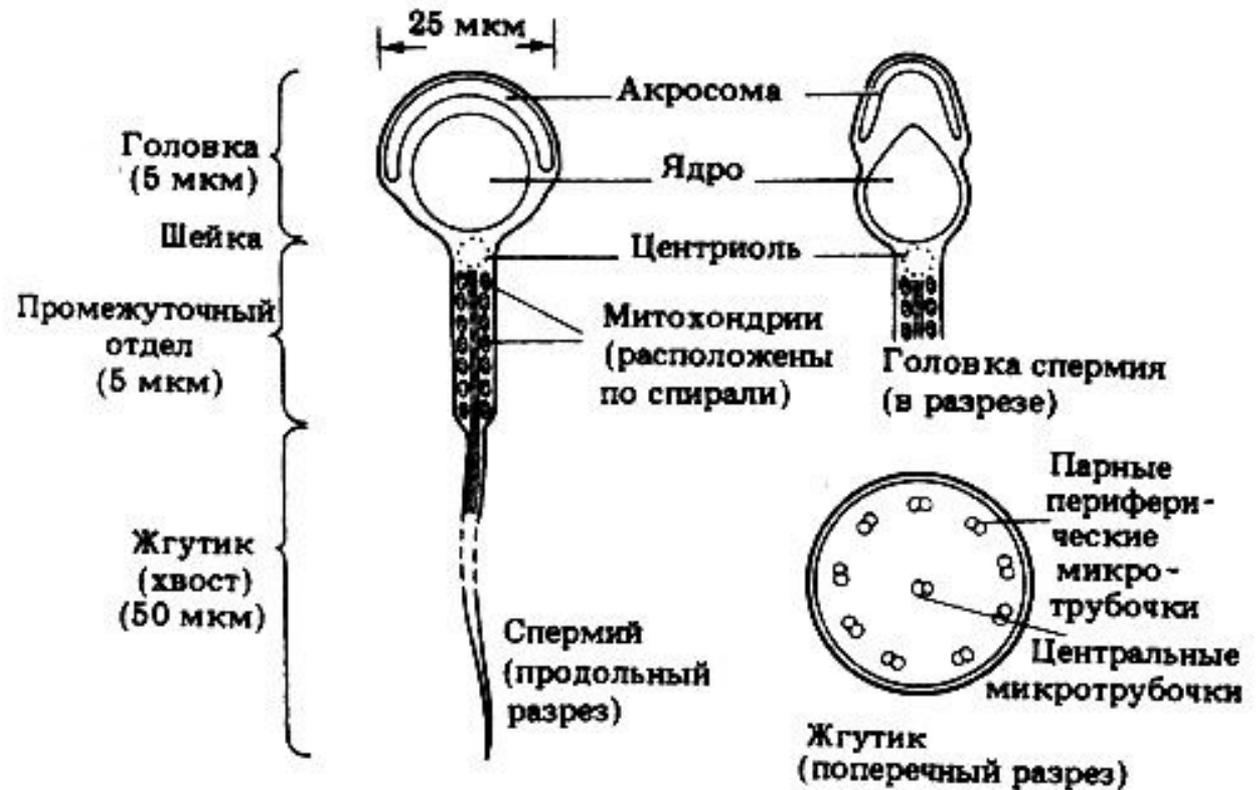
В это время сперматоциты первого порядка делятся мейозом. После первого деления образуется **два сперматоцита второго порядка**, а после второго — **четыре сперматиды**, имеющие овальную форму и значительно меньшие размеры.

Сперматиды перемещаются в зону, ближайшую к просвету канала (зона формирования). Здесь сперматиды изменяют свою форму и превращаются в зрелые **сперматозоиды**, которые затем выносятся из семенников по семявыносящим путям.



Форма мужских гамет у разных видов животных различна. Наиболее типичны для высших животных сперматозоиды, имеющие **головку, шейку и длинный хвост**, служащий для активного передвижения. Именно такое строение имеют сперматозоиды человека. Ширина их овальной головки 1,5—2 мкм, длина хвоста — около 60 мкм. Головка содержит ядро и незначительное количество цитоплазмы с органеллами. На переднем конце головки расположена **акросома**, представляющая собой видоизмененный аппарат Гольджи. В ней содержатся ферменты, растворяющие оболочку яйцеклетки при оплодотворении. В шейке находятся центриоли и митохондрия.

Сперматозоиды **не имеют запасов питательных веществ** и обычно быстро погибают. Однако у некоторых животных, например у пчел, они обладают большой жизнеспособностью и сохраняются живыми в течение нескольких лет, находясь в специальном органе самки — семяприемнике.

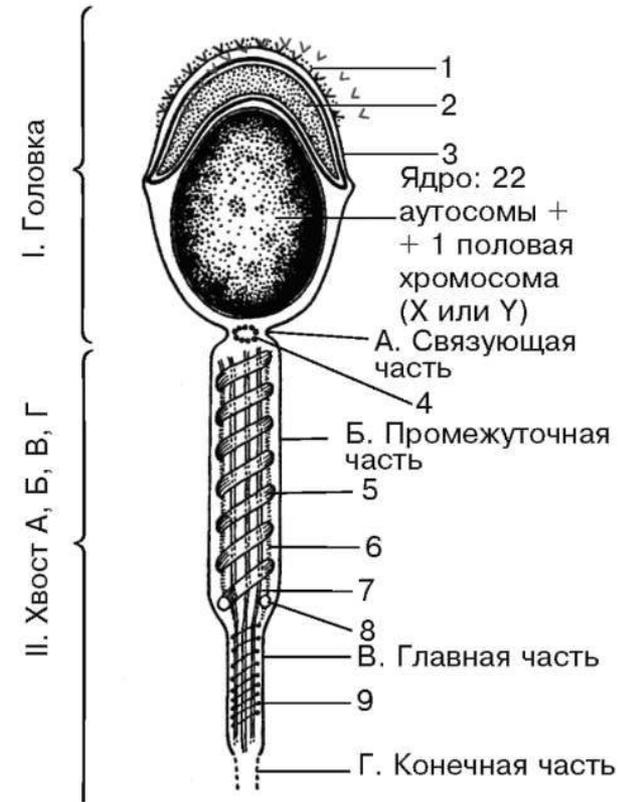


Акросома содержит набор ферментов, среди которых важное место принадлежит гиалуронидазе и протеазам, **способным растворять** при оплодотворении оболочки, покрывающие яйцеклетку. Чехлик и акросома являются производными комплекса Гольджи.

В ядре сперматозоида человека содержится 23 хромосомы, одна из которых является половой (X или Y), остальные - аутосомами. В 50 % сперматозоидов содержится X-хромосома, в 50 % - Y-хромосома. Масса X-хромосомы несколько больше массы Y-хромосомы, поэтому, видимо, сперматозоиды, содержащие X-хромосому, менее подвижны, чем сперматозоиды, содержащие Y-хромосому.

За головкой имеется кольцевидное сужение, переходящее в хвостовой отдел.

Хвостовой отдел сперматозоида состоит из связующей, промежуточной, главной и терминальной частей. В **связующей части или шейке**, располагаются центриоли - проксимальная, прилежащая к ядру, и остатки дистальной центриоли, исчерченные колонны. Здесь начинается осевая нить, продолжающаяся в промежуточной, главной и терминальной частях.

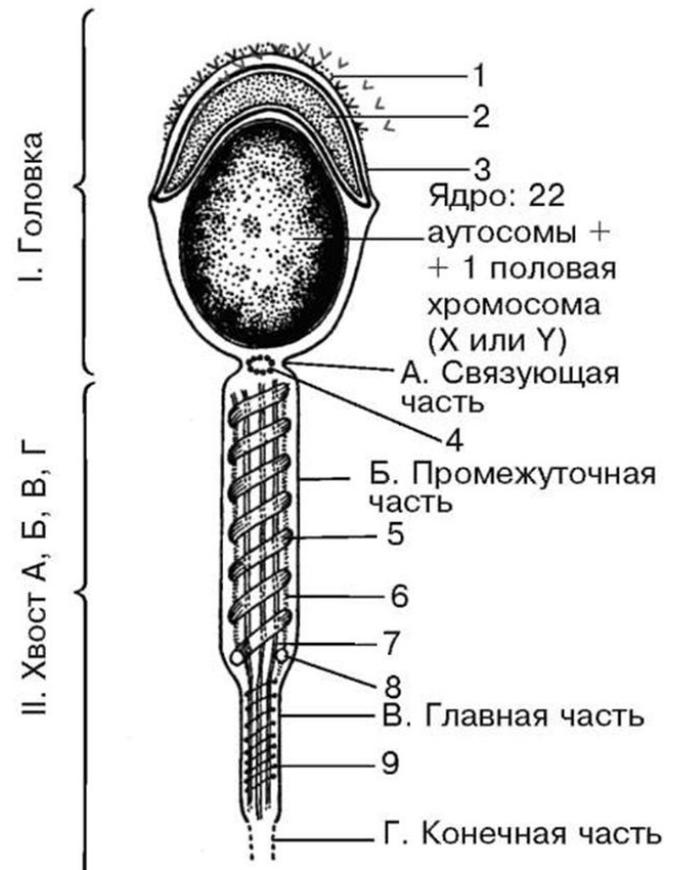


I - головка; II - хвост. 1 - рецептор; 2 - акросома; 3 - «чехлик»; 4 - проксимальная центриоль; 5 - митохондрия; 6 - слой упругих фибрилл; 7 - аксоне-ма; 8 - терминальное кольцо; 9 - циркулярные фибриллы

Промежуточная часть содержит 2 центральных и 9 пар периферических микротрубочек, окруженных расположенными по спирали митохондриями. От микротрубочек отходят парные выступы, или «ручки», состоящие из другого белка - динеина, обладающего АТФ-азной активностью. Динеин расщепляет АТФ, вырабатываемую митохондриями, и преобразует химическую энергию в механическую, за счет которой осуществляется движение спермия.

Главная часть хвоста по строению напоминает ресничку с характерным набором микротрубочек в аксонеме (9×2)+2, окруженных циркулярно ориентированными фибриллами, придающими упругость, и плазмолеммой.

Терминальная, или конечная, часть сперматозоида содержит **аксонему**, которая заканчивается разобщенными микротрубочками и постепенным уменьшением их числа.



I - головка; II - хвост. 1 - рецептор; 2 - акросома; 3 - «чехлик»; 4 - проксимальная центриоль; 5 - митохондрия; 6 - слой упругих фибрилл; 7 - аксонема; 8 - терминальное кольцо; 9 - циркулярные фибриллы

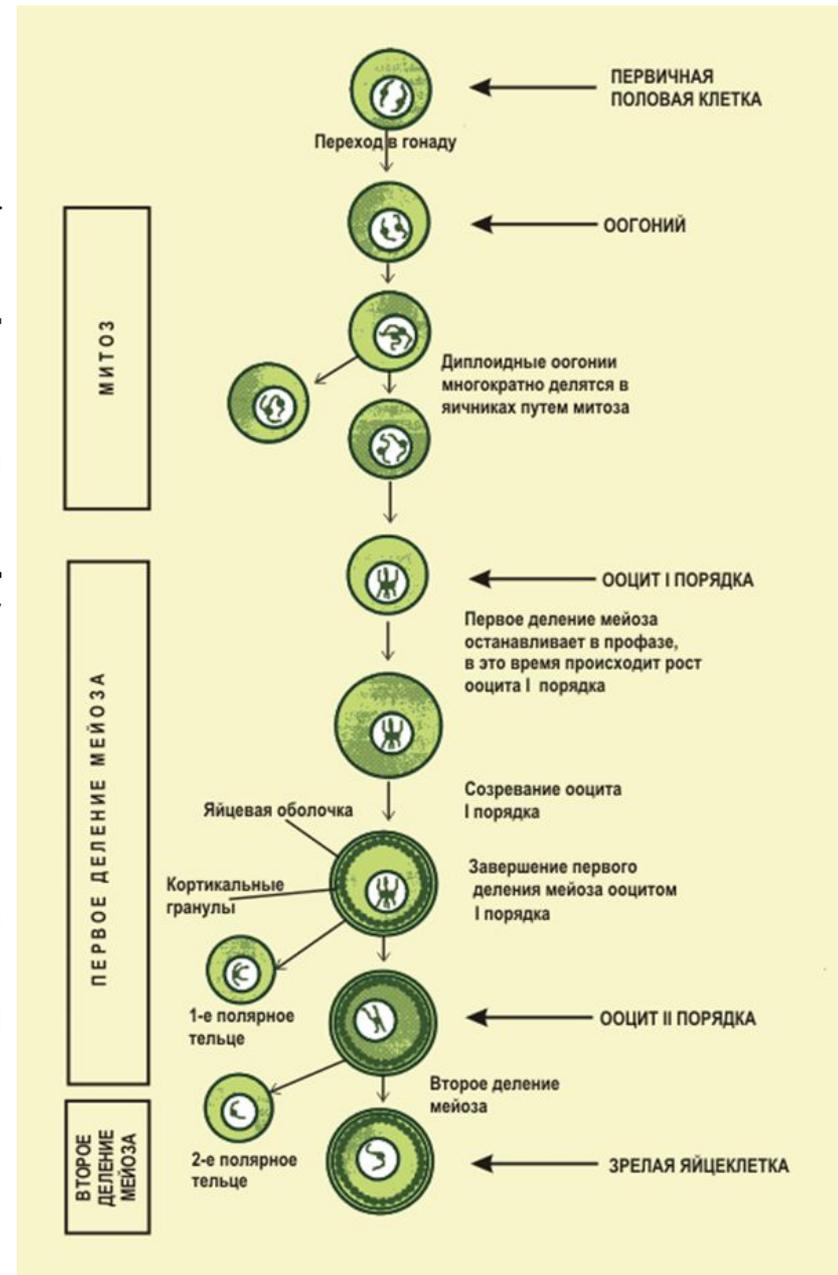
Движения хвоста бичеобразные, что обусловлено последовательным сокращением микротрубочек от первой до девятой пары (первой считается пара микротрубочек, которая лежит в плоскости, параллельной двум центральным).

Оогенез

Оогенез происходит в особых железах — **яичниках** — и включает три периода: размножение, рост и созревание. Период формирования здесь отсутствует.

В период размножения интенсивно делятся предшественники половых клеток — **оогонии**. У млекопитающих этот период заканчивается еще до рождения. К этому времени формируется около 30 тыс. оогониев, которые сохраняются долгие годы без изменения.

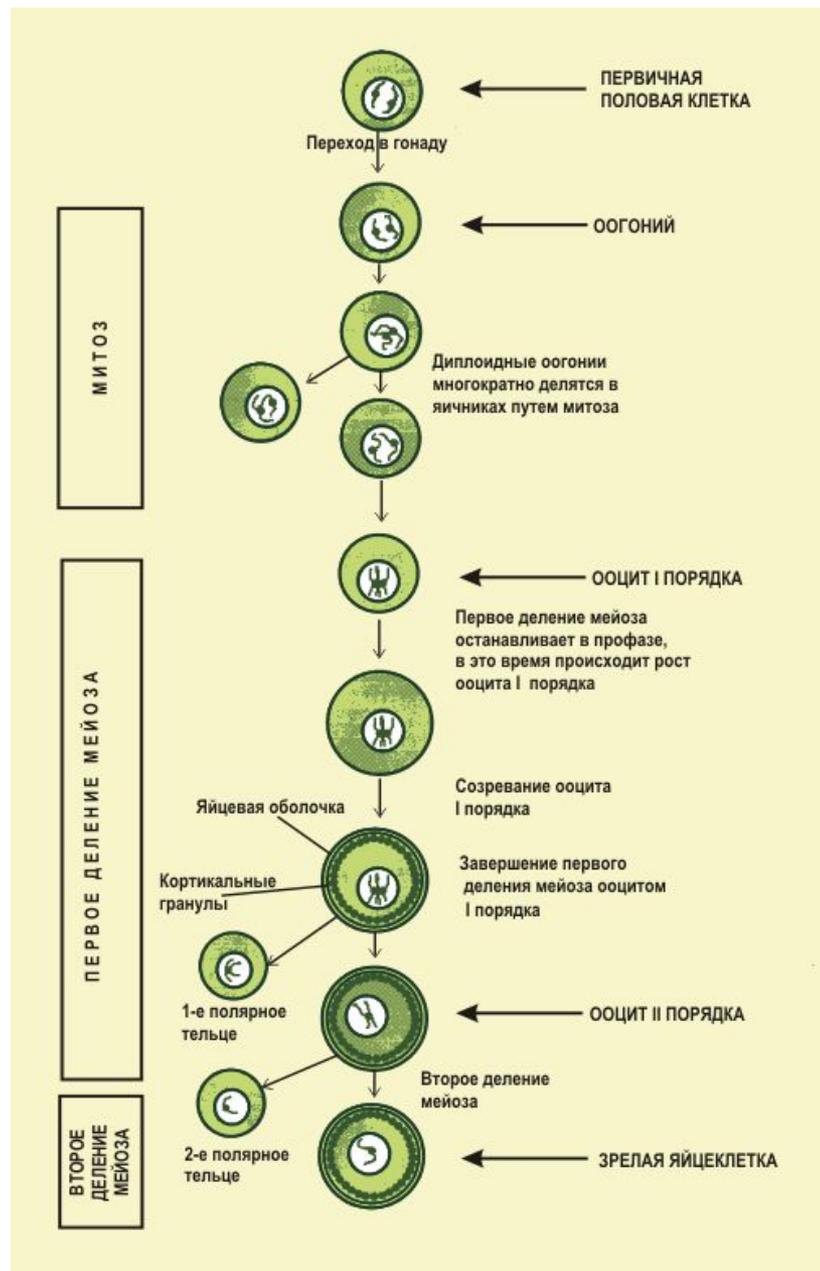
С наступлением половой зрелости отдельные оогонии периодически вступают в **период роста**. Клетки увеличиваются, в них накапливается желток — образуются **ооциты первого порядка**. Каждый ооцит окружается мелкими фолликулярными клетками, обеспечивающими его питание.



Затем образуется зрелый ооцит (Граафов пузырек), подходящий к поверхности яичника. Стенка его разрывается, и ооцит первого порядка попадает в брюшную полость и далее в маточную трубу.

Ооциты первого порядка вступают в **период созревания** — они делятся, но в отличие от аналогичного процесса при сперматогенезе здесь образуются клетки, не равные по размерам: при первом делении созревания образуется один **ооцит второго порядка и маленькое первое направительное тельце**, при втором делении — зрелая яйцеклетка и второе направительное тельце.

Такое неравномерное распределение цитоплазмы обеспечивает яйцеклетке получение значительного количества питательных веществ, которые затем используются при развитии зародыша.



Зрелая яйцеклетка, как и сперматозоид, содержит в себе половинное число хромосом, так как в период созревания ооциты первого порядка претерпевают мейоз. Яйцеклетки чаще всего имеют сферическую форму. Они обычно значительно крупнее соматических клеток. Яйцеклетка человека, например, имеет в диаметре 150—200 мкм. Особенно больших размеров достигают яйцеклетки животных, эмбриональное развитие которых происходит вне тела матери (яйца птиц, рептилий, амфибий и рыб).

В яйцеклетках содержится ряд веществ, необходимых для формирования зародыша. В первую очередь это питательный материал — желток. В зависимости от количества желтка и характера его распределения различают несколько типов яйцеклеток.

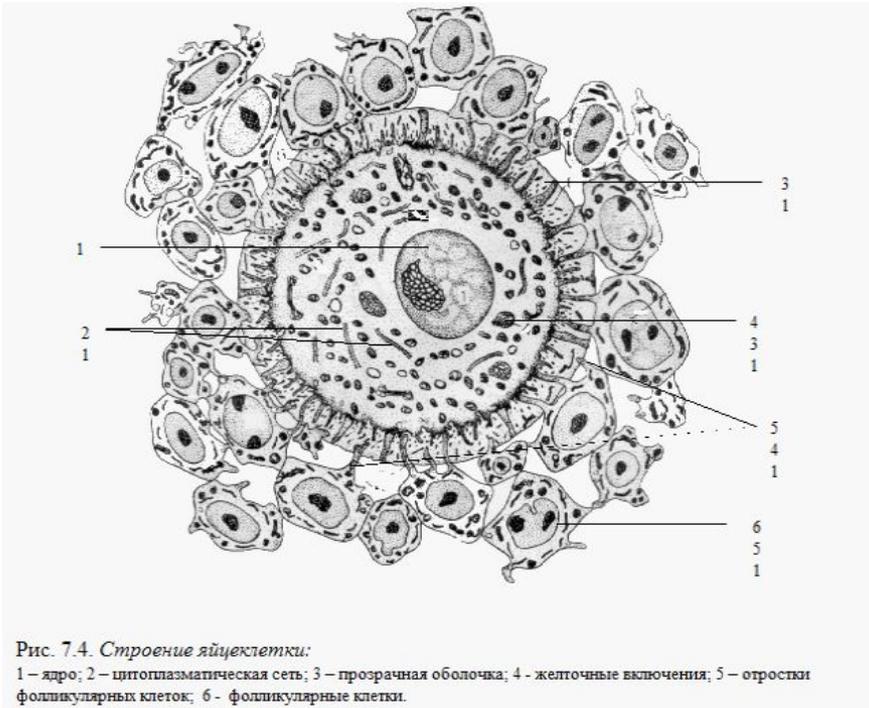
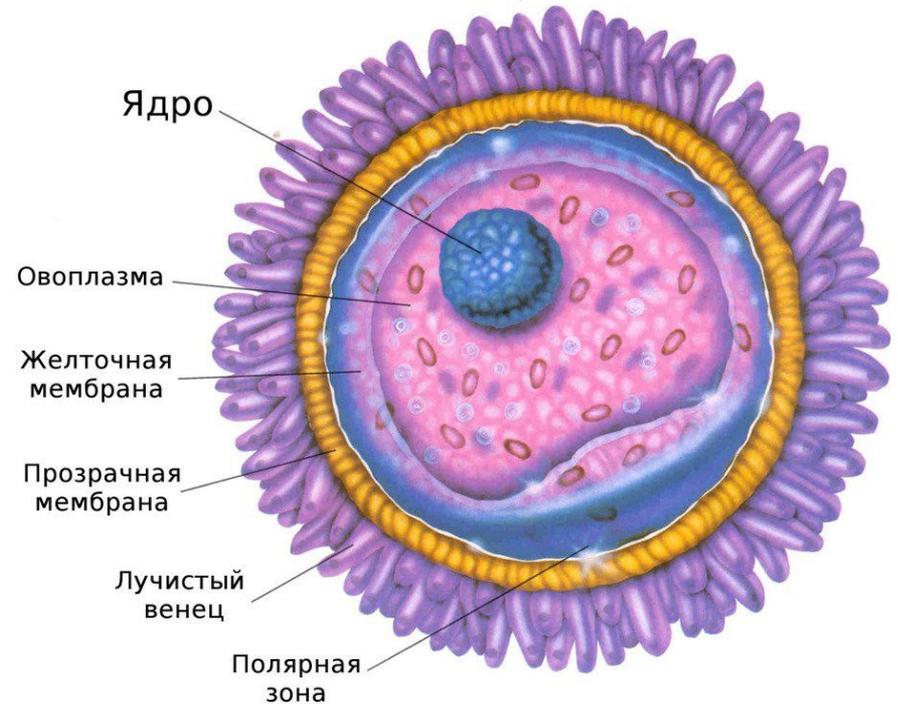


Рис. 7.4. Строение яйцеклетки:
1 – ядро; 2 – цитоплазматическая сеть; 3 – прозрачная оболочка; 4 – желточные включения; 5 – отростки фолликулярных клеток; 6 – фолликулярные клетки.



Яйцеклетки покрыты оболочками. По происхождению оболочки делят на первичные, вторичные и третичные. **Первичная оболочка** яйцеклетки является производной цитоплазмы и называется желточной оболочкой. Ее наличие характерно для яйцеклеток всех животных. **Вторичные оболочки** образуются за счет деятельности клеток, питающих яйцеклетку. Вторичная оболочка характерна, например, для членистоногих (хитиновая оболочка). **Третичные оболочки** возникают в результате деятельности желез половых путей. К третичным относятся скорлуповая, подскорлуповая и белковая оболочки яиц птиц и пресмыкающихся, студенистая оболочка яйцеклеток земноводных.

Оболочки выполняют защитные функции, обеспечивают обмен веществ с окружающей средой, а у плацентарных служат для внедрения зародыша в стенку матки.

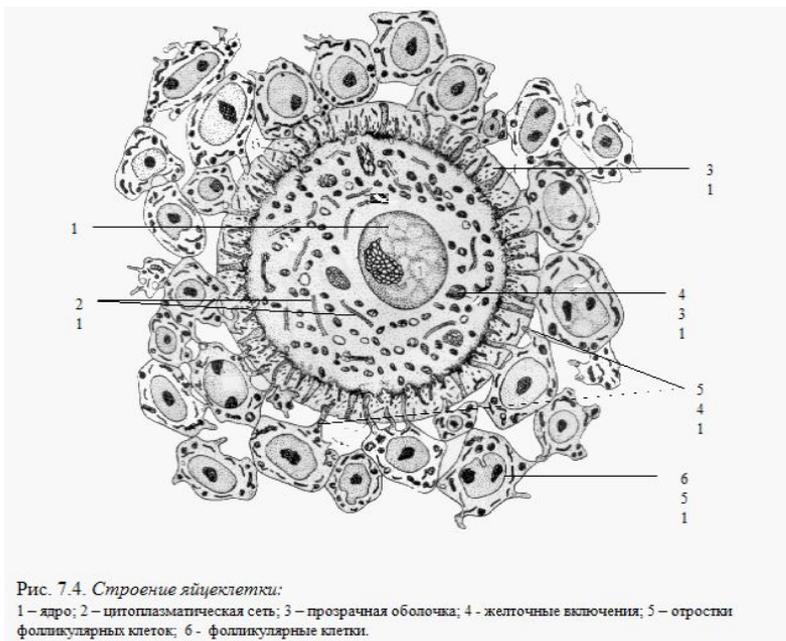
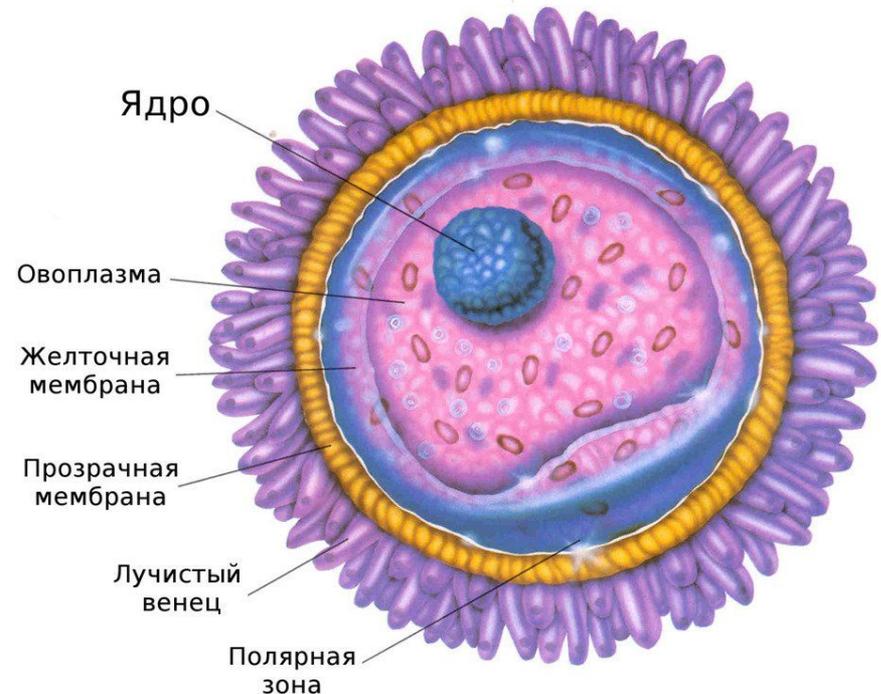


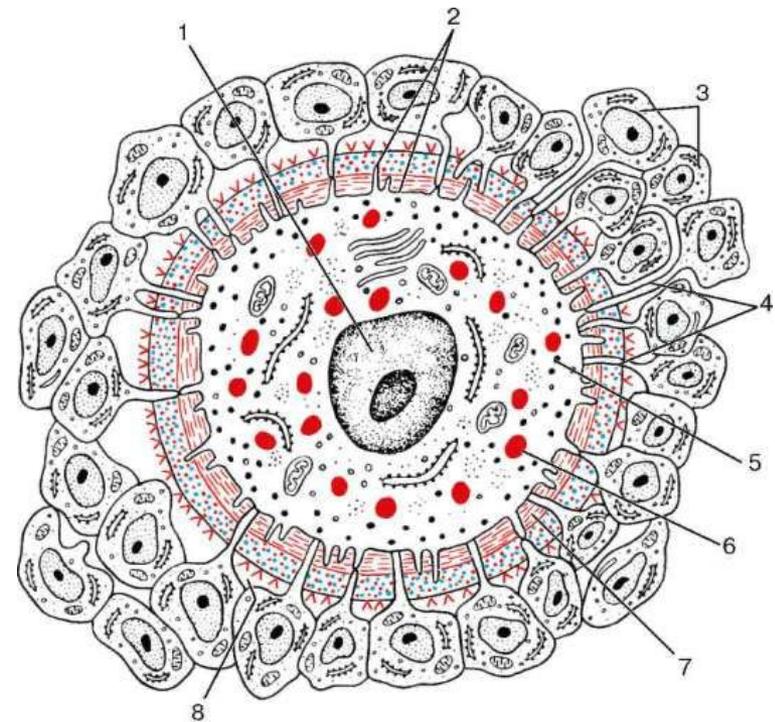
Рис. 7.4. Строение яйцеклетки:
1 – ядро; 2 – цитоплазматическая сеть; 3 – прозрачная оболочка; 4 – желточные включения; 5 – отростки фолликулярных клеток; 6 – фолликулярные клетки.



В цитоплазме развиты аппарат синтеза белка (эндоплазматическая сеть, рибосомы) и комплекс Гольджи. Количество **митохондрий** умеренно, они расположены около ядра, где идет интенсивный синтез желтка, клеточный центр отсутствует. **Комплекс Гольджи** на ранних стадиях развития располагается около ядра, а в процессе созревания яйцеклетки смещается на периферию цитоплазмы.

Здесь располагаются производные этого комплекса - **кортикальные гранулы** (*granula corticalia*), число которых достигает 4000, а размеры 1 мкм. Они содержат гликозаминогликаны и различные ферменты (в том числе протеолитические), участвуют в кортикальной реакции, защищая яйцеклетку от полиспермии.

Из включений овоплазмы особого внимания заслуживают **желточные гранулы**, содержащие белки, фосфолипиды и углеводы. Каждая гранула желтка окружена мембраной, имеет плотную центральную часть, состоящую из фосфовитина (фосфопротеин), и более рыхлую периферическую часть, состоящую из липовителлина (липопротеин).



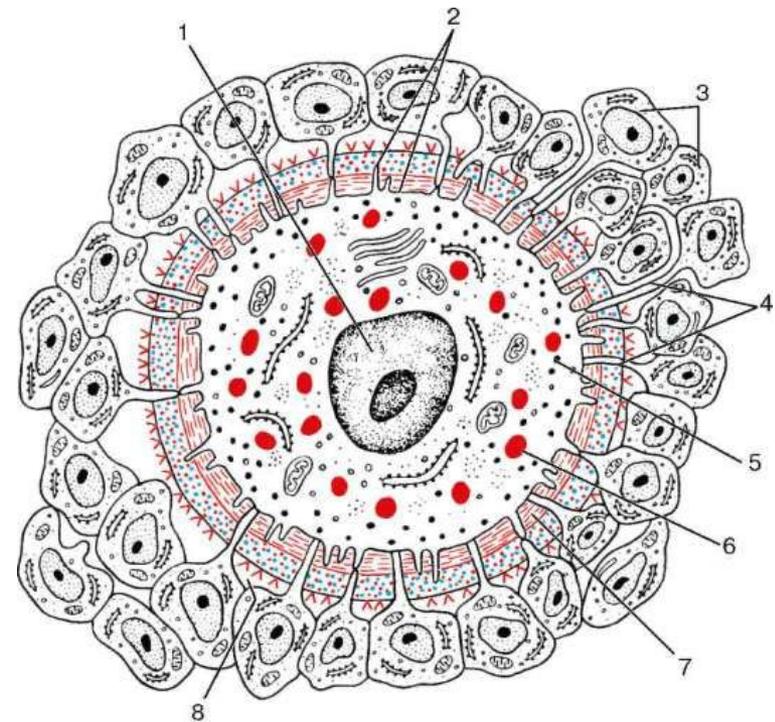
- 1 - ядро; 2 - плазмолемма; 3 - фолликулярный эпителий; 4 - лучистый венец; 5 - кортикальные гранулы; 6 - желточные включения; 7 - прозрачная зона; 8 - рецептор Zp3

Прозрачная зона состоит из гликопротеинов и гликозаминогликанов - хондроитинсерной, гиалуроновой и сиаловой кислот.

Гликопротеины представлены **тремя фракциями** - **Zp1, Zp2, Zp3**. Фракции Zp2 и Zp3 образуют нити длиной 2-3 мкм и толщиной 7 нм, которые соединены между собой с помощью фракции Zp1.

Фракция **Zp3** является **рецептором спермиев**, а **Zp2** препятствует **полиспермии**. В прозрачной зоне содержатся десятки миллионов молекул гликопротеина Zp3, каждая из которых имеет более 400 аминокислотных остатков, соединенных со многими олигосахаридными ветвями. В образовании прозрачной зоны принимают участие **фолликулярные эпителиоциты**: отростки фолликулярных клеток проникают через прозрачную зону, направляясь к плазмолемме яйцеклетки.

Плазмолемма яйцеклетки в свою очередь формирует **микроворсинки**, располагающиеся между отростками фолликулярных эпителиоцитов. Последние выполняют трофическую и защитную функции.



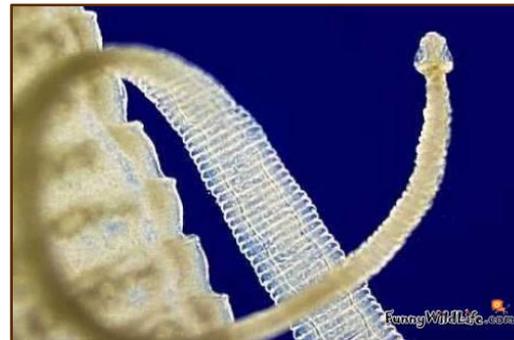
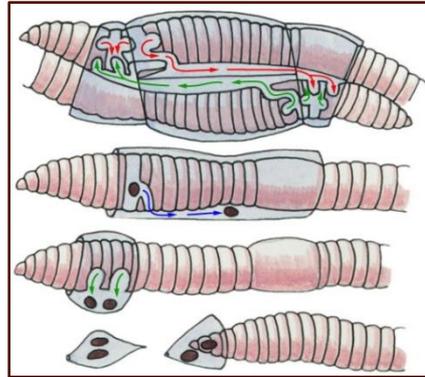
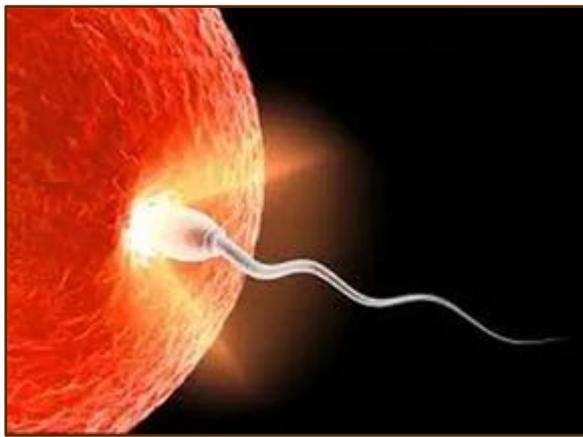
1 - ядро; 2 - плазмолемма; 3 - фолликулярный эпителий; 4 - лучистый венец; 5 - кортикальные гранулы; 6 - желточные включения; 7 - прозрачная зона; 8 - рецептор Zp3

Оплодотворение – это процесс слияния ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Наружнее

Внутреннее

Самооплодотворение

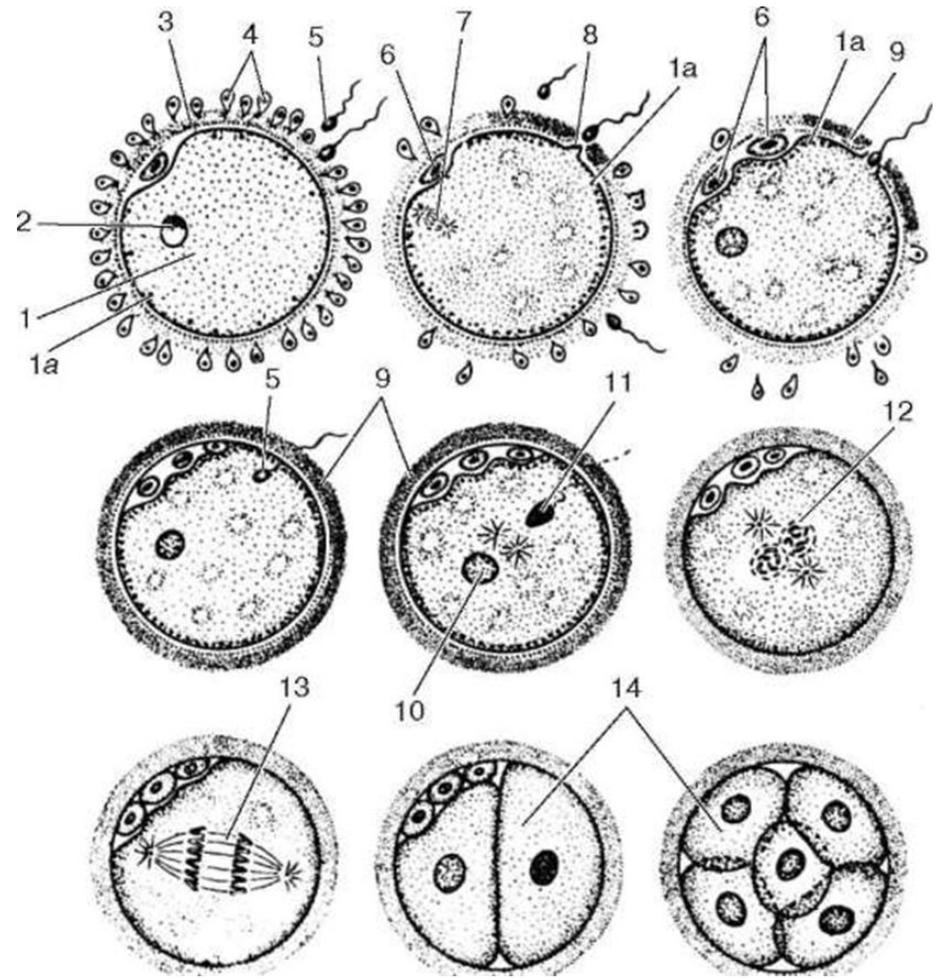


Для некоторых пиявок характерно **сложное осеменение**: сперматозоиды прикрепляются к гиподерме тела на спинной стороне, затем проникают между клетками гиподермы в полость тела и в матку сквозь ее стенки.

Оплодотворение - слияние мужской и женской половых клеток, в результате чего восстанавливается диплоидный набор хромосом, характерный для данного вида животных, и возникает качественно новая клетка - **зигота** (оплодотворенная яйцеклетка, или одноклеточный зародыш).

В процессе оплодотворения различают три фазы:

- 1) дистантное взаимодействие и сближение гамет;
- 2) контактное взаимодействие и активизация яйцеклетки;
- 3) проникновение сперматозоида в яйцеклетку и последующее слияние - сингамия.



1 - овоплазма; 1a - кортикальные гранулы; 2 - ядро; 3 - прозрачная зона; 4 - фолликулярный эпителий; 5 - спермии; 6 - редуцированные тельца; 7 - завершение митотического деления овоцита; 8 - бугорок оплодотворения; 9 - оболочка оплодотворения; 10 - женский пронуклеус; 11 - мужской пронуклеус; 12 - синкарион; 13 - первое митотическое деление зиготы; 14 - бластомеры

1 фаза – СБЛИЖЕНИЕ

Сперматозоиды движутся благодаря:

- **Хемотаксису** (рН=7-7,5 – быстро перемещаются по направлению к яйцеклеткам, а рН=5,8-6,5 парализует их);
- **Гамонам**, веществам яйцеклеток, возбуждающе влияющим на активность сперматозоидов, они видоспецифичны;
- **Реотаксису**, т.е. способности двигаться против тока жидкости, направленного из яйцевода;
- **Перистальтике** маточных труб;
- **Мерцательному движению ресничек** эпителия маточных труб.
- **Разность потенциалов** между электрозарядностью семенной жидкости (+) и яйцеклетки (-).

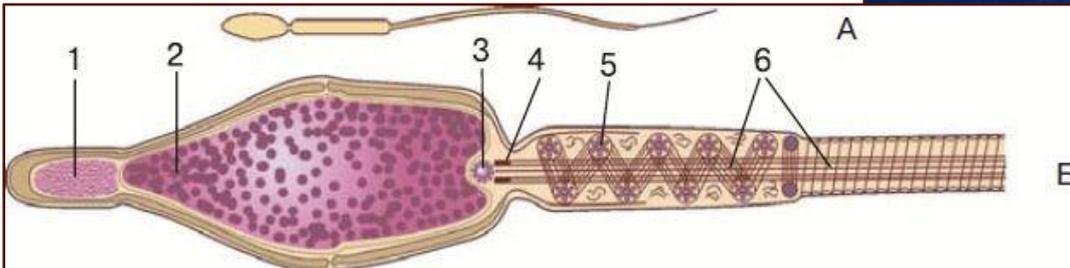
Сперматозоид млекопитающего:

А – общий вид; Б – в возбужденном состоянии:

1 – акросома; 2 – ядро; 3–4 – центриоли;

5 – митохондриальная спираль;

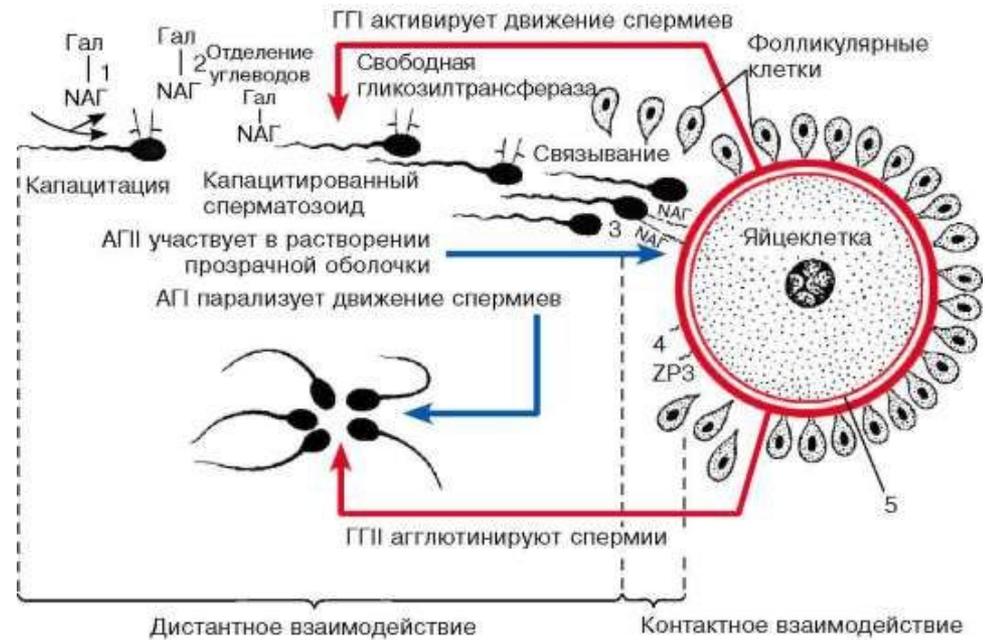
6 – осевая нить (цитоскелет шейки и хвоста)



Первая фаза - дистантное взаимодействие - обеспечивается хемотаксисом - совокупностью специфических факторов, повышающих вероятность встречи половых клеток. Важную роль в этом играют **гамоны** - химические вещества, вырабатываемые половыми клетками. Например, яйцеклетки выделяют пептиды, способствующие привлечению сперматозоидов.

Сразу после эякуляции спермии не способны к проникновению в яйцеклетку до тех пор, пока не произойдет **капацитация** - приобретение спермиями оплодотворяющей способности под действием секрета женских половых путей, которое длится 7 ч

В процессе капацитации с плазмолеммы спермия в области акросомы удаляются гликопротеины и протеины семенной плазмы, что способствует акросомальной реакции.

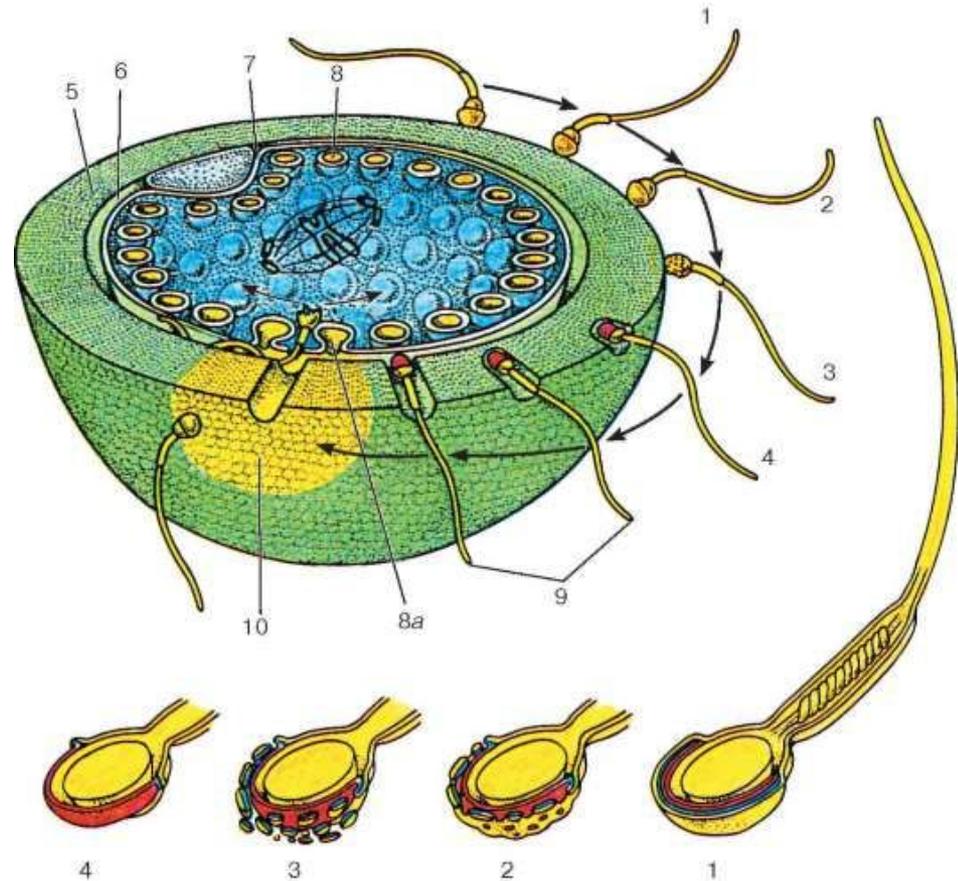


Дистантное и контактное взаимодействие спермиев и яйцеклетки: 1 - сперматозоид и его рецепторы на головке; 2 - отделение углеводов с поверхности головки при капацитации; 3 - связывание рецепторов сперматозоида с рецепторами яйцеклетки; 4 - Zp3 (третья фракция гликопротеинов прозрачной зоны); 5 - плазмолемма яйцеклетки; ГП, ГПII - гиногамоны; АГI, АГII - андрогамоны; Галгликозилтрансфераза; NAГ - N-ацетилглюкозамин

В механизме капситации большое значение принадлежит **гормональным факторам**, прежде всего прогестерону (гормон желтого тела), активизирующему секрецию железистых клеток маточных труб.

Вторая фаза оплодотворения - контактное взаимодействие.

Многочисленные спермии приближаются к яйцеклетке и вступают в контакт с ее оболочкой. Яйцеклетка начинает совершать вращательные движения вокруг своей оси со скоростью 4 оборота в минуту. Эти движения обусловлены биением хвостов сперматозоидов и продолжаются около 12 ч.



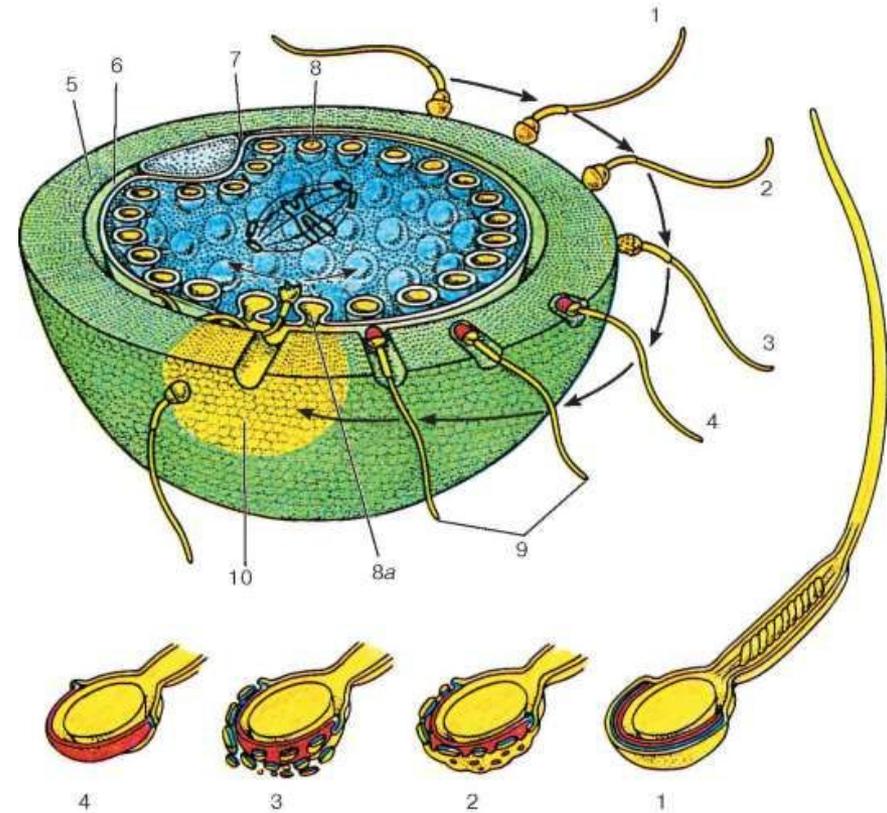
1-4 - стадии акросомной реакции; 5 - зона pellucida (прозрачная зона); 6 - перивителлиновое пространство; 7 - плазматическая мембрана; 8 - кортикальная гранула; 8а - кортикальная реакция; 9 - проникновение спермия в яйцеклетку; 10 - зонная реакция

При этом отмечается запуск акросомальной реакции.

Акросомальная реакция

характеризуется повышением проницаемости плазмолеммы спермия к ионам Ca^{2+} , деполяризацией ее, что способствует слиянию плазмолеммы с передней мембраной акросомы.

Прозрачная зона оказывается в непосредственном контакте с акросомальными ферментами. Ферменты разрушают ее, спермий проходит через прозрачную зону и входит в перивителлиновое пространство, расположенное между прозрачной зоной и плазмолеммой яйцеклетки. Через несколько секунд изменяются свойства плазмолеммы яйцеклетки и начинается кортикальная реакция, а через несколько минут изменяются свойства прозрачной зоны (зонная реакция).

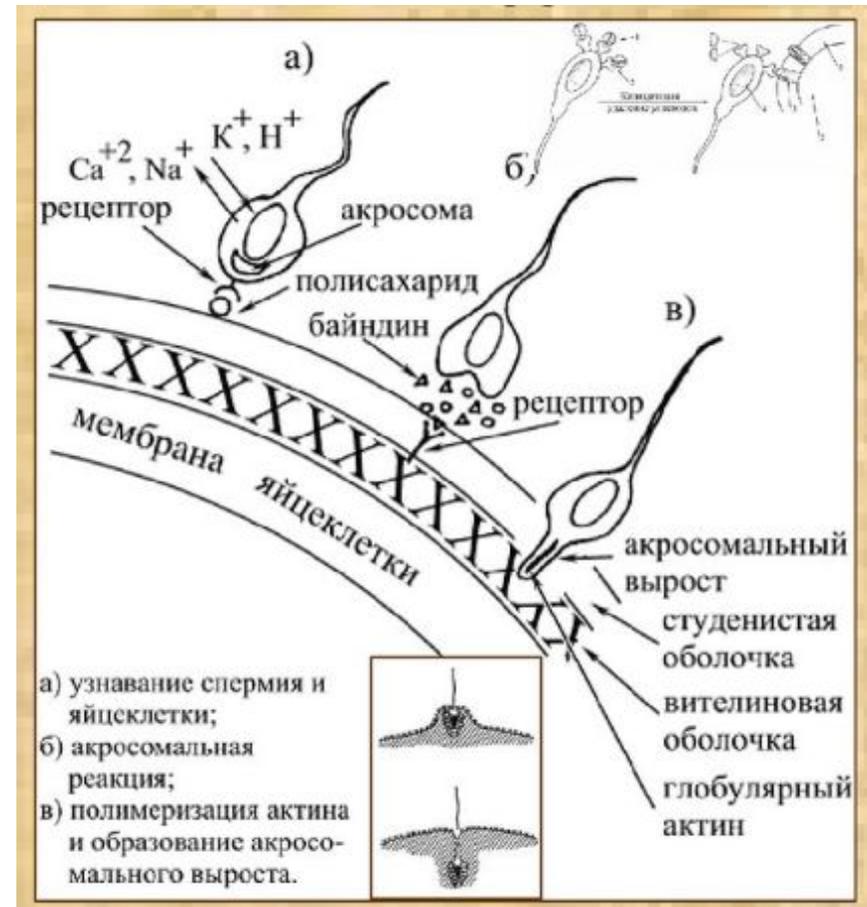


1-4 - стадии акросомной реакции; 5 - зона pellucida (прозрачная зона); 6 - перивителлиновое пространство; 7 - плазматическая мембрана; 8 - кортикальная гранула; 8а - кортикальная реакция; 9 - проникновение спермия в яйцеклетку; 10 - зонная реакция

У млекопитающих при оплодотворении в яйцеклетку проникает лишь один сперматозоид. Такое явление называется **моноспермией**.

Оплодотворению способствуют сотни других принимающих участие в осеменении сперматозоидов. Ферменты, выделяемые из акросом, - **спермолизины** (трипсин, гиалуронидаза) - разрушают лучистый венец, расщепляют гликозаминогликаны прозрачной зоны яйцеклетки.

Отделяющиеся фолликулярные эпителиоциты склеиваются в конгломерат, который вслед за яйцеклеткой перемещается по маточной трубе благодаря мерцанию ресничек эпителиальных клеток слизистой оболочки.

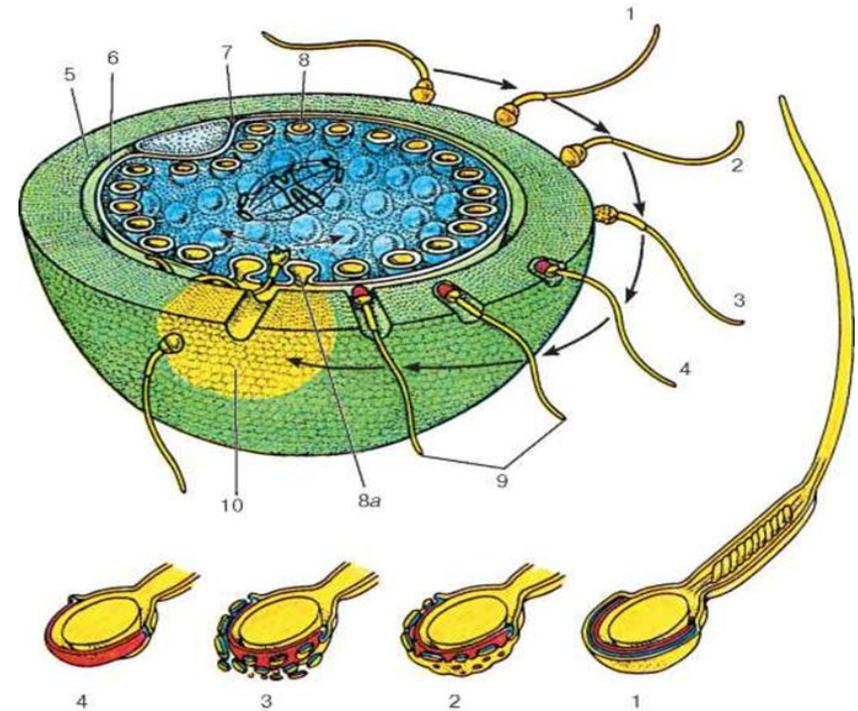


Третья фаза. В овоплазму проникают головка и промежуточная часть хвостового отдела. После вхождения сперматозоида в яйцеклетку на периферии овоплазмы происходит уплотнение ее (зонная реакция) и образуется **оболочка оплодотворения**.

Кортикальная реакция - слияние плазмолеммы яйцеклетки с мембранами кортикальных гранул, в результате чего содержимое из гранул выходит в перивителлиновое пространство и воздействует на молекулы гликопротеинов прозрачной зоны.

Образуется оболочка оплодотворения толщиной 50 нм, препятствующая полиспермии - проникновению других спермиев.

Благодаря механизмам предотвращения полиспермии только **одно гаплоидное ядро сперматозоида** получает возможность слиться с одним гаплоидным ядром яйцеклетки, что приводит к восстановлению характерного для всех клеток **диплоидного** набора.

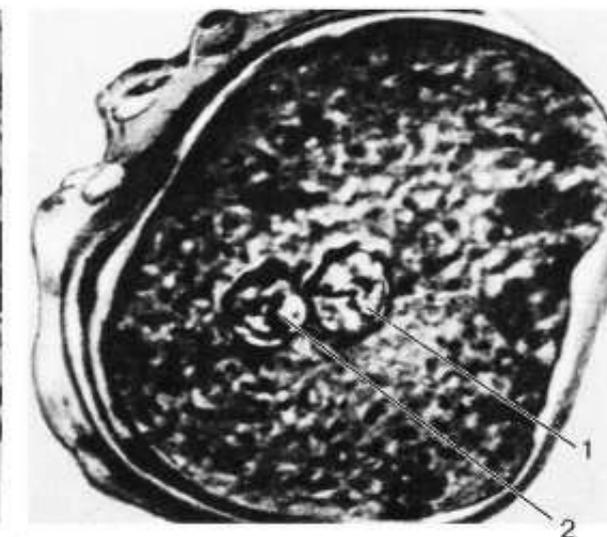
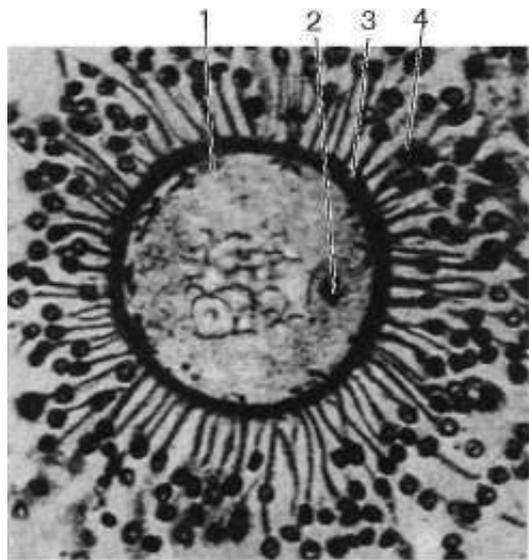


1-4 - стадии акросомной реакции; 5 - zona pellucida (прозрачная зона); 6 - перивителлиновое пространство; 7 - плазматическая мембрана; 8 - кортикальная гранула; 8а - кортикальная реакция; 9 - проникновение спермия в яйцеклетку; 10 - зонная реакция

Проникновение сперматозоида в яйцеклетку через несколько минут значительно усиливает процессы внутриклеточного обмена, что связано с активизацией ферментативных ее систем. Взаимодействие сперматозоидов с яйцеклеткой может быть заблокировано при помощи антител против веществ, входящих в прозрачную зону. На этом основании изыскиваются способы иммунологической контрацепции.

После сближения женского и мужского пронуклеусов, которое продолжается у млекопитающих около 12 ч, образуется **зигота** - одноклеточный зародыш.

На стадии зиготы выявляются **презюмтивные зоны** (лат. *presumptio* - вероятность, предположение) как источники развития соответствующих участков бластулы, из которых в дальнейшем формируются зародышевые листки.



а - яйцеклетка человека после овуляции: 1 - цитоплазма; 2 - ядро; 3 - прозрачная зона; 4 - фолликулярные эпителиоциты, образующие лучистый венец; б - зигота человека в стадии сближения мужского и женского ядер (пронуклеусов): 1 - женское ядро; 2 - мужское ядро

