

# Биология размножения и развития

**Биология индивидуального развития** – область науки, изучающая закономерности онтогенетического развития организмов. Сформировалась на основе достижений экспериментальной эмбриологии, молекулярной биологии, генетики, цитологии.

**Цель – познание закономерностей процессов развития применительно к целостной живой системе, создание единой концепции онтогенеза и разработка способов управления им.**

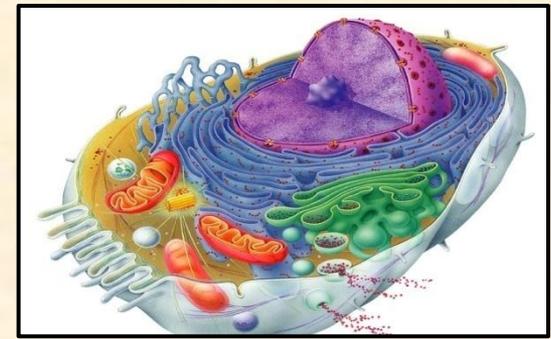
**Задачи:**

– исследование макро- и микроморфологических, физиолого-биохимических, молекулярных и генетических процессов, протекающих в развивающейся особи,

– выяснение факторов и механизмов, управляющих процессами развития на всех этапах онтогенеза животных, растительных организмов, а также одноклеточных форм.

– управление онтогенезом – необходимое условие для решения многих актуальных задач медицины и сельского хозяйства, прежде всего животноводства.

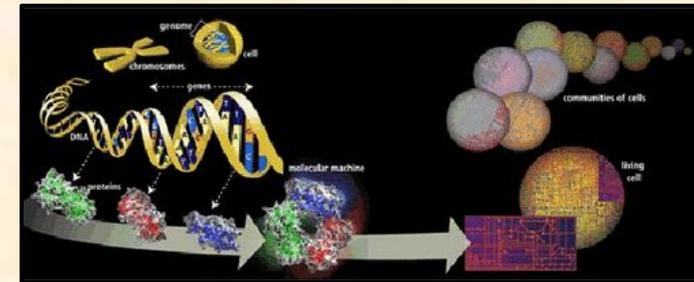
**Цитология** изучает клетки, их органоиды, строение, функционирование, процессы клеточного размножения, старения и смерти.



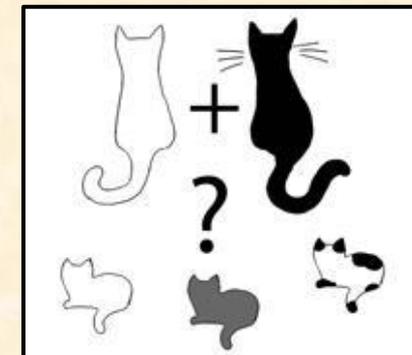
**Эмбриология** изучает: гаметогенез, оплодотворение, зародышевое развитие, личиночный и постэмбриональный периоды онтогенеза.



**Молекулярная биология** — комплекс биологических наук, изучающих механизмы хранения, передачи и реализации генетической информации, строение и функции нерегулярных биополимеров (белков и нуклеиновых кислот).



**Генетика** изучает закономерности наследственности и изменчивости.

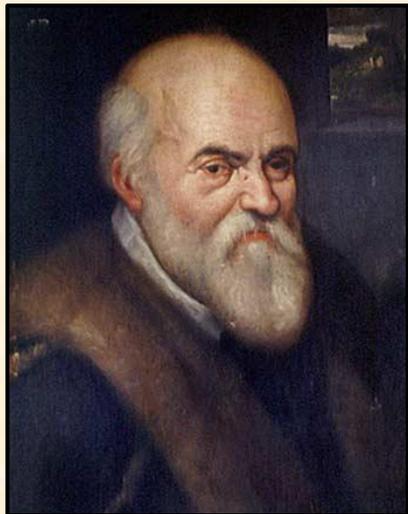




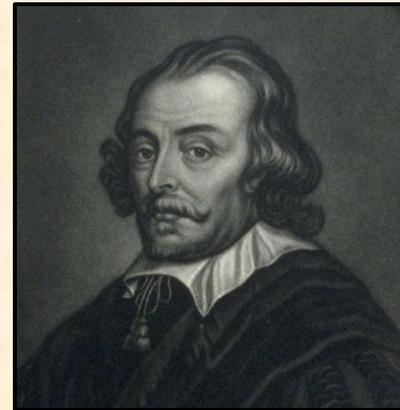
# История

**Гиппократ** (460–377 г. до н. э.) - сборник, в котором содержались первые научные высказывания о развитии эмбрионов и факторах формообразования. Предполагал, что зародыш строится под действием «внутреннего огня»: части, более податливые огню, выгорают и на их месте образуются полости, другие – лишь ссыхаются и уплотняются и из них получают стенки полостей. В результате возникают, например, органы пищеварительного тракта.

**Аристотель** (384–322 до н. э.) в труде «**О возникновении животных**» писал, что все природные явления определяются не только наличием нужного «неоформленного» материала («материальная причина») и начальным толчком («действующая причина»), но также «формальной (финальной) причиной» развития, последняя есть «цель». Считал, что органы возникают не все сразу, а постепенно (эпигенез).



У.Альдрованди (1522–1605), его ученики В.Койтер (1534–1576) и Д.Фабриций (1533–1619). Последний описал и изобразил зародышей многих позвоночных, но его работы имели анатомический характер и не давали представлений о последовательном развитии.



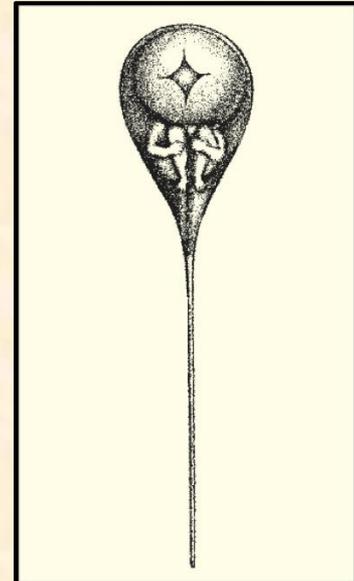
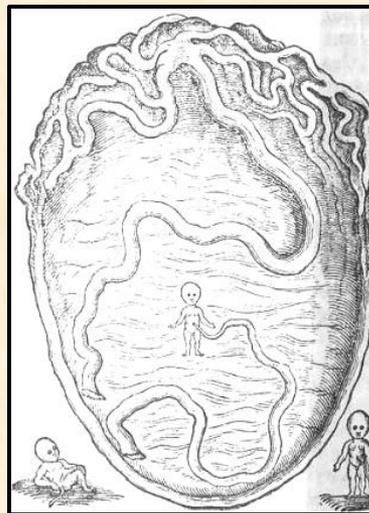
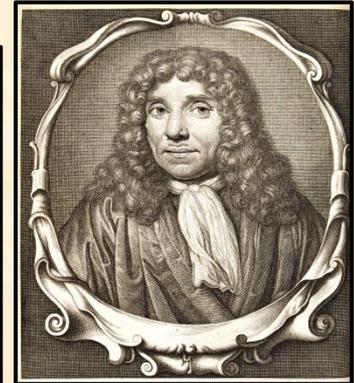
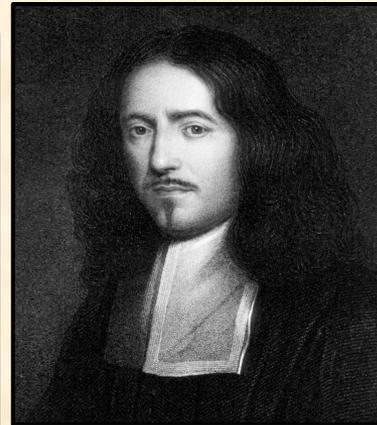


Огромное значение для развития эмбриологии сыграло появление в начале XVII в. первых микроскопов А.Левенгук, Я.Сваммердам, М.Мальпиги.

**Роберт Гук** в 1665 году, пытаясь понять, почему пробковое дерево хорошо плавает, стал рассматривать тонкие срезы пробки. Он обнаружил, что пробка разделена на множество ячеек, напоминавших соты в ульях пчел, и назвал их клетками.

**А.Левенгук** (1632–1723) обнаружил сперматозоиды в 1677 г. , изучал партеногенез у тлей. **Сваммердаму** (1637–1680) принадлежат первые работы по метаморфозу насекомых, а **Мальпиги** (1628–1694) – труды по многим вопросам микроскопической анатомии, а также органогенезу зародыша курицы.

Я.Сваммердам, М.Мальпиги, А.Левенгук считали, что зародыш находится в уже сформированном состоянии в яйцеклетке (**овизм**) либо сперматозоиде (**анималькулизм**), а в процессе развития происходит только увеличение размеров и уплотнение прозрачных ранее невидимых тканей. Так появился **преформизм** (основывался на креационизме). Преформизм развивали также Ш.Бонне, Л.Спалланцани и др.



Во 2-ой половине XVIII века сформировалось учение о постепенном развитии и новообразовании, в процессе которого строение организма усложняется. Это учение, получившее заглавие **эпигенеза**, развивалось П.Л.Мопертюи, Ж.Л.Бюффеном и в особенности К.Ф.Вольфом, И.Ф.Блюменбахом, М.Ратке, Х.Пандером и К.Бэр .



**К.Ф. Вольф** (1734-1794), описал развитие зародыша курицы. В работе «Теория зарождения» (1759) показал развитие зародышевых органов (кишечного тракта, нервной системы) из простых пластов.

**И.Ф. Блюменбах** (1752-1840) впервые указал на несовместимость с преформизмом случайных новообразований (например, галлы у растений) или регенерации гидры из любого участка тела.



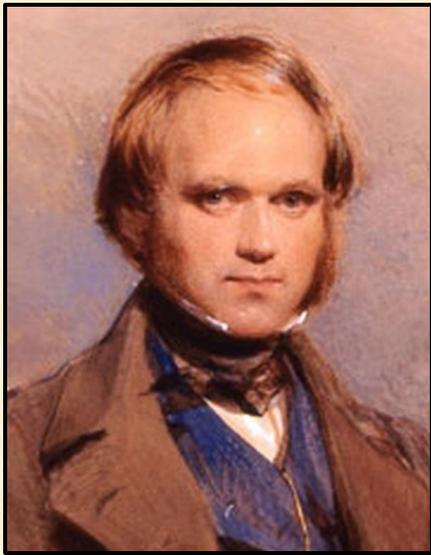
**М. Ратке** (1793-1860) в 1832 г. опубликовал труд «Эмбриология человека и животных».



**Х. Пандер** (1794-1865) в 1817г. впервые описал зародышевые листки. Он нашел, что зародыш цыпленка на определенной стадии состоит из трех пластов: наружного – серозного, самого глубокого – слизистого и промежуточного – кровяного.

**К.М. Бэр** (1792-1876) в работе «История развития животных» (1828) показал преемственность стадий развития и усложнения строения зародыша, нашел сходство плана строения эмбрионов (закон «зародышевого сходства» Бэра). Однако у зародышей птиц он насчитывал четыре листка, считая за отдельный листок каждый из двух слоев, на которые в ходе развития расслаивается мезодерма.

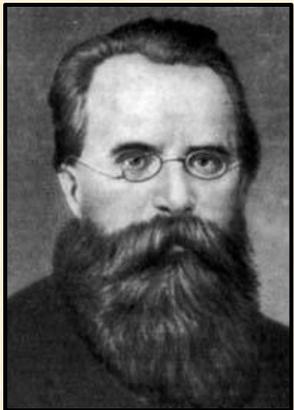
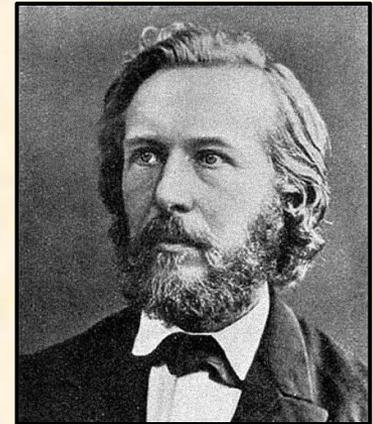




В 1859 г. «Происхождения видов» **Ч.Дарвина** (1809-1882). Дарвинизм прежде всего подрывал главную опору телеологического мировоззрения, указывая на относительность органической целесообразности и на возможность достижения ее методом «проб и ошибок» (теория естественного отбора). Наряду с палеонтологией и сравнительной анатомией Дарвин обращался к эмбриологии в поисках подтверждения своей эволюционной теории. По его словам, «...в высшей степени вероятно, что зародышевые или личиночные стадии многих животных более или менее ясно указывают на строение прародителя всей группы в его взрослом состоянии». В более категоричной форме это же положение было выражено в **биогенетическом законе Э.Геккеля**



(1834–1919): «онтогенез есть краткое повторение филогенеза». Разработал теорию происхождения многоклеточных (так называемая **теория гастрей – признана ошибочной**) (1866). Построил первое генеалогическое древо царства животных.



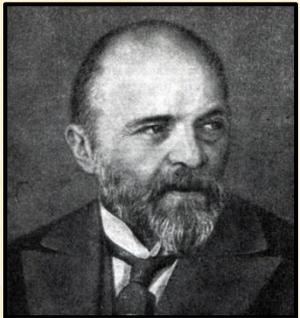
Русские эмбриологи **А.О. Ковалевский** (1840–1901) - основоположник теории зародышевых листков, описал развитие ланцетника и асцидий, в которых были продемонстрированы сходные черты в развитии позвоночных и беспозвоночных животных и **И.И.Мечников** (1845–1916) - основоположник эволюционной эмбриологии, первооткрыватель фагоцитоза. Их исследования способствовали укреплению взглядов на эволюцию как на сквозной монофилетический процесс.

В 70–80-е годы XIX в. началось формирование *аналитической и экспериментальной эмбриологии*, внесшей наибольший вклад в изучение факторов и механизмов индивидуального развития. Его создатели подчеркивали необходимость изучения непосредственных причин развития.



**В. Гис (1831–1904)** первым стал внедрять в эмбриологию методы химии и физики, указал на важность выяснения механических сил, вызывающих изменения формы развивающегося зародыша, т.е. процессов *морфогенеза*. Считал, что невидимые предшественники будущих органов локализованы в яйце упорядоченно, и их можно картировать (принцип органообразующих участков).

**В. Ру (1850–1924)**, создатель *каузально-аналитического подхода*, «механики развития» и «мозаичной теории». Считал, что детерминирующие развитие факторы могут быть как внутри, так и вне зародыша, и от этого зависит механизм их действия. В 1 случае («самодифференцировка») для развития достаточно общих благоприятных условий, во 2 - («зависимая дифференцировка») необходимо действие фактора извне. Так, развитие зародыша – это высокодетерминированный процесс, где нет места случайному или неопределенному. Зародыш – это мозаика из уже готовых зачатков.

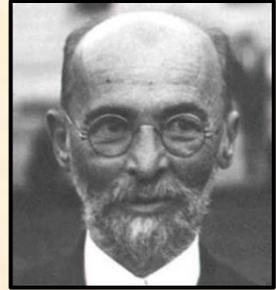


**Г. Дриш (1867–1941)** открыл эмбриональную регуляцию - способность части зародыша развиться в целостную особь, т.е. компенсировать отсутствующую часть (разделил бластомеры морского ежа). Сформулировал закон: «*путь развития части зародыша есть функция положения этой части относительно целого*» (закон Дриша).



**Г. Шпеман (1869–1941)** и его школа в 1924 г. открыли явление *эмбриональной индукции*. Указал, что дальнейшее развитие разделенных частей (на примере тритона) зависит от того, в какой плоскости зародыш расчленяется. Он экспериментально продемонстрировал, что именно в процессе взаимодействия частей детерминируется направление их последующей дифференцировки. Получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине в 1935 г. «за открытие организующих эффектов в эмбриональном развитии».

**А.Г. Гурвич (1874–1954)** первый ввел статистические методы в эмбриологию и обнаружил явление «нормировки» клеточных делений в целом организме, а также участие случайных событий в развитии. Ему принадлежат первые математические модели развивающихся систем.



Новый этап в изучении механизмов развития связан с исследованиями школы **М.М. Завадовского (1891–1957)**, создавшего направление, названное им *динамикой развития*. Придавал большое значение физиологическим аспектам развития, гуморальной среде, гормонам и т.д. Разработал **метод экспериментального многоплодия**. Его работы - монографии «Пол и развитие его признаков. К анализу формообразования» (1922) и «Пол животных и его превращение (механика развития пола)» (1923).

**Д.П. Филатов (1876–1943)** обосновал сравнительно-морфологический подход в экспериментальной эмбриологии. Ввел представление о «формообразовательном аппарате» как системе двусторонних взаимодействий между индуктором и реагирующей тканью, первым отметил неспецифичность ранних этапов детерминационного процесса, обосновал принцип комплексности развития. Создал крупную школу советских эмбриологов–экспериментаторов.





**П.П.Иванов** (1878–1942) – автор **теории о ларвальном и постларвальном отделах тела первичноротых**, устанавливающую общую закономерность сегментации тела метамерных животных и которая в наше время успешно применена к позвоночным животным. Изучал эмбриональное развитие и регенерацию кольчатых червей и членистоногих.

**П.Г.Светлов** (1892–1974), высказал идеи о взаимоотношении целостных и «элементаристических» подходов в биологии развития. Автор **теории критических периодов развития**, одним из доказанных выводов является факт, что условия, в которых протекала беременность бабушек, могут влиять на появление и выражение наследуемых признаков у внучатого поколения. Обосновал необходимость охраны раннего периода утробной жизни человека.



**Г.А.Шмидт**, исследовал ряд проблем сравнительной эмбриологии беспозвоночных и позвоночных животных. **Б.П.Токин**, развивал учение о соматических эмбриогенезах. В течение последних десятилетий XIX в. была установлена важная роль ядра в наследственности, что в дальнейшем предопределило одну из центральных проблем биологии – проблему роли ядра и цитоплазмы в развитии. В 1906 г. **У.Бетсон** вводит понятие генетика, а в 1909 г. **В.Иогансен** – понятие ген, сформировалась цитогенетика. В 1918 г. **В. Геккером** введено понятие «феногенетика» установившая взаимосвязи между индивидуальным развитием и генетикой.



**Б.Л.Астауров** в 1927 г. он писал: «Реальное положение вещей находится в непримиримом противоречии с представлениями о жесткой запрограммированности процесса развития исходными условиями живой системы и окружающей среды». Разрабатывал методы получения партеногенетического, андрогенетического и гиногенетического потомства.



В 20-е годы **Н.К.Кольцов** создал целое направление теоретических и экспериментальных исследований физико-химической природы и механизмов функционирования хромосомы как одного из клеточных органоидов. Ему принадлежат идеи об устройстве и репродукции хромосомы как самовоспроизводящейся гигантской белковой молекулы, способной строить себе подобную из элементов окружающей среды. Н. К.Кольцова можно считать одним из создателей современной биологии индивидуального развития.



Как отражение этих новых представлений появились понятия (введенные в 1925 г. **Н.В.Тимофеевым-Ресовским**) «пенетрантность» (процент особей в потомстве, несущих признак), «экспрессивность» (степень выраженности признака). Подверглась сомнению автономность генов: развитие признаков - результат их взаимодействия. *«Зоологи отличаются от прочего образованного человечества тем, что они, в среднем, лучше».*

**В 50–60-е годы началось целенаправленное и широкое экспериментальное исследование роли ядерно-цитоплазматических отношений в развитии.**

В 1944 г. в работе **О.Эвери, С. Мак Леода и М. Мак Карти** впервые была продемонстрирована генетическая функция нуклеиновых кислот, а ведь еще в 1928 г. **Ф. Гриффите** установил, что генетические признаки убитых пневмококков могут быть переданы живым пневмококкам. Это явление получило название трансформации. В 60-х годах произошел окончательный синтез экспериментально-эмбриологических, экспериментально-цитологических, генетических и физико-химических направлений, связанных с изучением процессов развития, и возникла самостоятельная область – биология индивидуального развития.

# Размножение – свойство живых организмов

воспроизводить себе подобных, это процесс смены поколений. Размножение происходит на разных уровнях организации: молекулярно-генетическом (репликация ДНК), клеточном (амитоз, митоз) и организменном.

**Биологическая роль размножения** в том, что происходит смена родительских поколений на дочерние, которые несут в себе индивидуальные изменения, способствующие эволюционным процессам.

**Задачи размножения** – увеличения числа особей, сохранение складывающихся в процессе эволюции типов структурно-физиологической организации (сохранение биологической информации), что делает возможным естественный отбор и, следовательно, эволюцию жизни.

*Готовность к размножению и приуроченность времени спаривания к определенному периоду обеспечивается сложным регуляторным механизмом, действующим по сигналам внешней среды. В умеренных и высоких широтах таким сигналом служит изменение длины светового дня. Для видов с весенней течкой сигнальное значение имеет увеличение длины дня (многие звери), для спаривающихся осенью копытных – ее сокращение, а для волков – короткий зимний день. Изменение светового режима воздействует на нейрогипофиз, стимулирующий выделение гонадотропных гормонов передней долей гипофиза, влияющих на гонады. В низких широтах значение сигнального фактора могут принимать другие периодические явления природы (в пустынях и саваннах – осадки, в тропических лесах – созревание основных кормовых растений или их плодов и т. п.). Даже в тропических лесах размножение млекопитающих обычно сезонно, с разной периодичностью.*

# Размножение

## Бесполое

- 1) в воспроизведении участвует одна родительская особь;
- 2) источник генетической информации – соматические клетки;
- 3) генотипы дочерних особей идентичны родительскому;
- 4) быстрое увеличение числа особей;
- 5) обеспечивает существование вида в неизменяющихся условиях среды;
- б) дочернее поколение у одних видов возникает из одной или группы клеток материнского организма, у других видов – в специализированных органах.

## Половое

- 1) в воспроизведении участвует две родительские особи;
- 2) источник генетической информации – половые ( $1n$ ) клетки, образующиеся в результате мейоза;
- 3) генотипы дочерних особей не идентичны родительским;
- 4) медленное увеличение числа особей;
- 5) обеспечивает существование вида в изменяющихся условиях среды;
- б) дочернее поколение возникает из зиготы ( $2n$ ), образующейся путем слияния половых ( $1n$ ) клеток.

# Бесполое

Одной клеткой (моноцитогенное)

Группой клеток (полицитогенное)



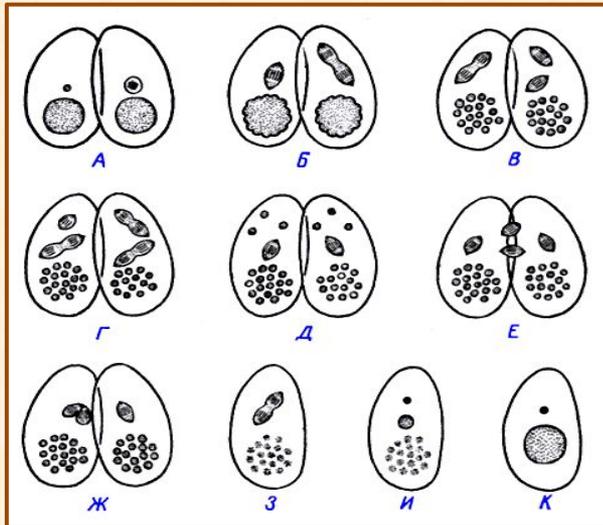
# Половое

## Одноклеточные

## Многоклеточные

### Конъюгация

- форма полового процесса, при которой оплодотворение происходит путем взаимного обмена мигрирующими ядрами, перемещающимися по ЦПМ, между особями. При конъюгации не происходит увеличения числа особей, но происходит обмен ген. материалом, что обеспечивает рекомбинацию наследственных свойств.



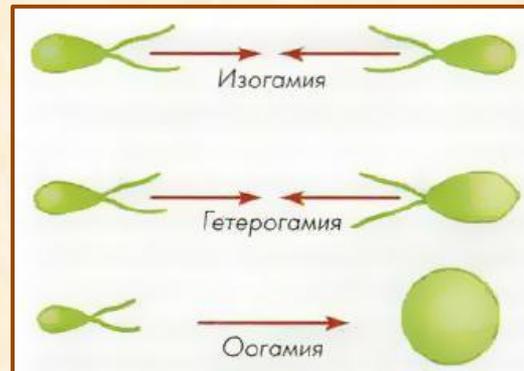
### Копуляция

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

### Изогамия

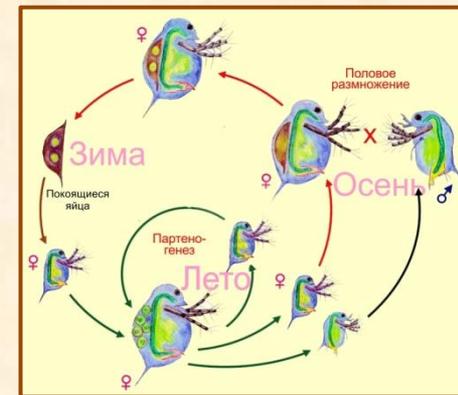
### Оогамия

### Анизогамия



### Партеногенез

«девственное размножение», при котором яйцеклетки развиваются во взрослом организме без оплодотворения.

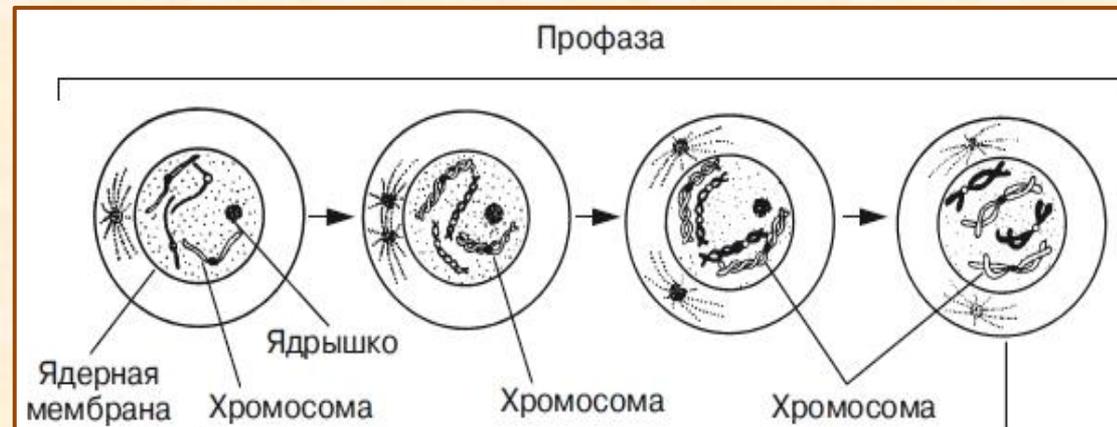
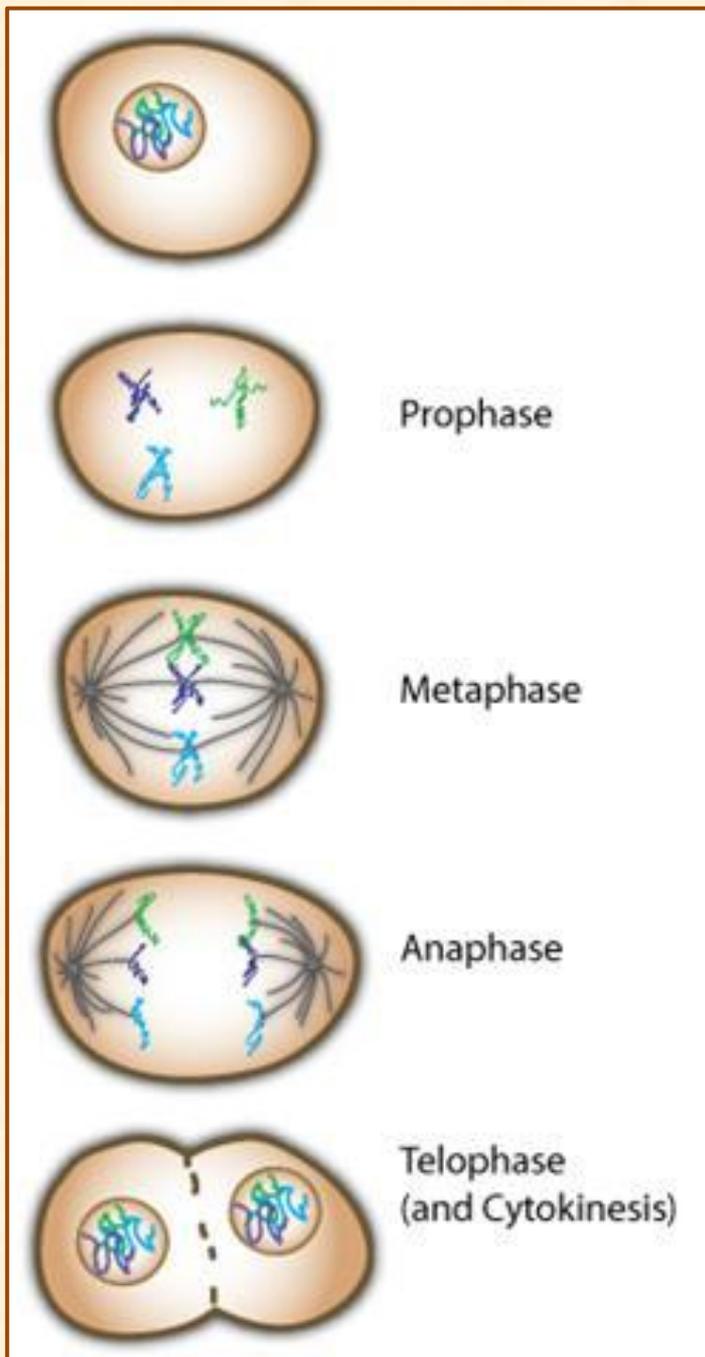


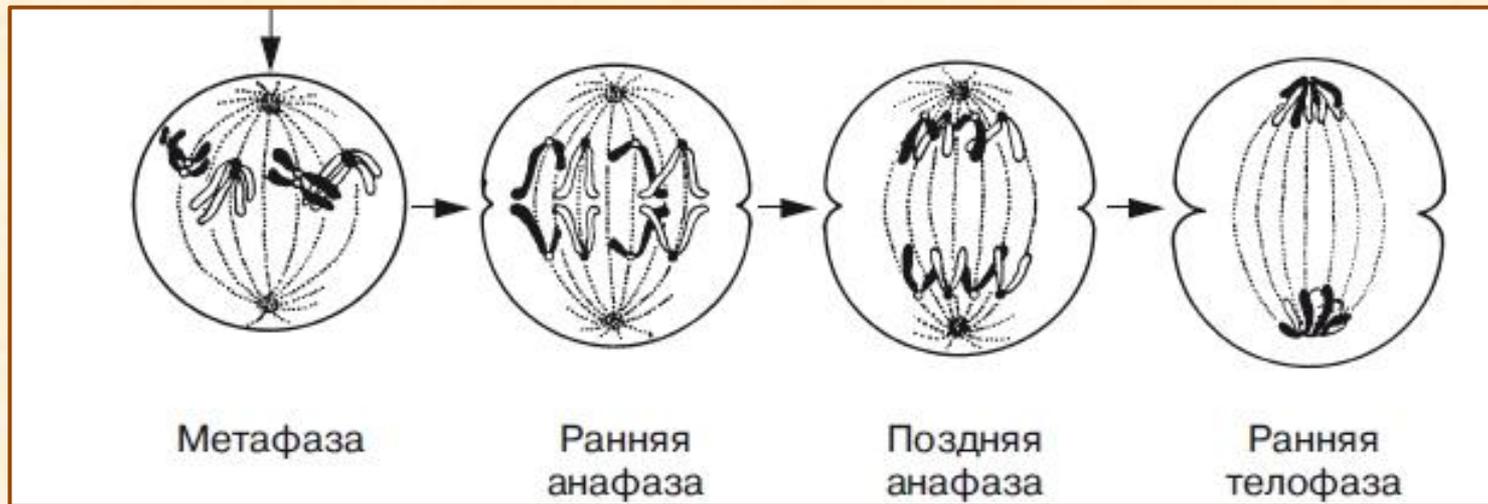
# МИТОЗ

**В профазе** увеличивается объем ядра, хроматин спирализуется, формируются хромосомы.

К концу каждая хромосома состоит из двух хроматид. Постепенно растворяются ядрышки и ядерная оболочка, и хромосомы беспорядочно располагаются в цитоплазме.

Центриоли расходятся к полюсам клетки. Формируется ахроматиновое веретено деления, часть нитей которого идет от полюса к полюсу, а часть — прикрепляется к центромерам хромосом. Содержание генетического материала в клетке остается неизменным ( $2n4c$ ).





**В метафазе** хромосомы достигают максимальной спирализации и располагаются упорядоченно на экваторе клетки, поэтому их подсчет и изучение проводят в этот период. Содержание генетического материала не изменяется ( $2n4c$ ).

**В анафазе** каждая хромосома «расщепляется» на две хроматиды, которые с этого момента называются дочерними хромосомами. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, сокращаются и тянут хроматиды (дочерние хромосомы) к противоположным полюсам клетки. Содержание генетического материала в клетке у каждого полюса представлено диплоидным набором хромосом, но каждая хромосома содержит одну хроматиду ( $4n4c$ ).

**В телофазе** расположившиеся у полюсов хромосомы деспирализуются и становятся плохо видимыми. Вокруг хромосом у каждого полюса из мембранных структур цитоплазмы формируется ядерная оболочка, в ядрах образуются ядрышки. Разрушается веретено деления. Одновременно идет деление цитоплазмы. Дочерние клетки имеют диплоидный набор хромосом, каждая из которых состоит из одной хроматиды ( $2n2c$ ).

## НЕТИПИЧНЫЕ ФОРМЫ МИТОЗА

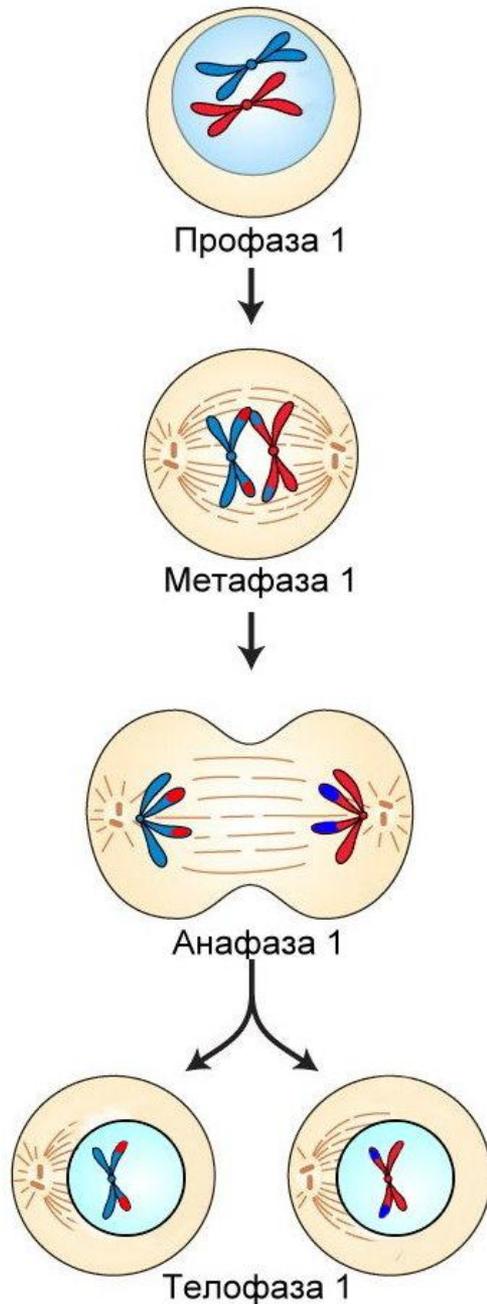
**1. Амитоз** — это прямое деление ядра. При этом сохраняется морфология ядра, видны ядрышко и ядерная мембрана. Хромосомы не видны, их равномерного распределения не происходит. Ядро делится на две относительно равные части без образования митотического аппарата (системы микротрубочек, центриолей, структурированных хромосом). Если деление заканчивается, возникает двухъядерная клетка. Иногда перешнуровывается цитоплазма.

Такой вид деления существует в некоторых дифференцированных тканях (в клетках скелетной мускулатуры, кожи, соединительной ткани), а также в патологически измененных тканях. Амитоз никогда не встречается в клетках, которые нуждаются в сохранении полноценной генетической информации, — оплодотворенных яйцеклетках, клетках нормально развивающегося эмбриона. Этот способ деления не может считаться полноценным способом размножения эукариотических клеток.

**2. Эндомитоз.** При этом типе деления после репликации ДНК не происходит разделения хромосом на две дочерние хроматиды. Это приводит к увеличению числа хромосом в клетке иногда в десятки раз по сравнению с диплоидным набором. Так возникают полиплоидные клетки. В норме этот процесс имеет место в интенсивно функционирующих тканях, например, в печени, где полиплоидные клетки встречаются очень часто. Однако с генетической точки зрения эндомитоз представляет собой геномную соматическую мутацию.

**3. Политения.** Происходит кратное увеличение содержания ДНК (хромонем) в хромосомах без увеличения содержания самих хромосом. При этом количество хромонем может достигать 1000 и более, хромосомы при этом приобретают гигантские размеры. При политении выпадают все фазы митотического цикла, кроме репродукции первичных нитей ДНК. Такой тип деления наблюдается в некоторых высокоспециализированных тканях (печеночных клетках, клетках слюнных желез двукрылых насекомых). Политенные хромосомы дрозофил используются для построения цитологических карт генов в хромосомах.

# МЕЙОЗ

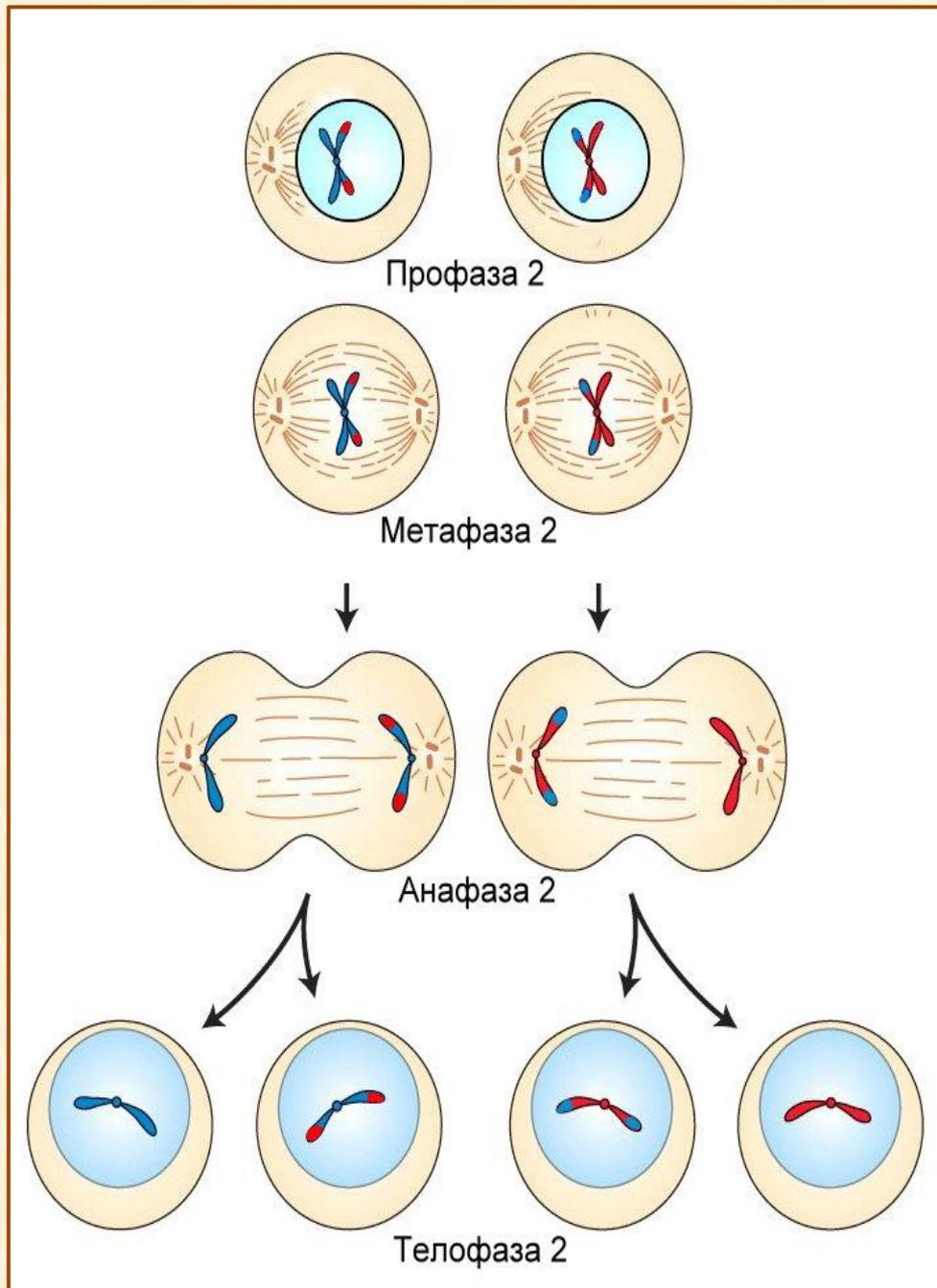


**В метафазе I** биваленты хромосом располагаются в экваториальной плоскости клетки. В этот момент спирализация их достигает максимума. Содержание генетического материала не изменяется ( $2n2x$ ).

**В анафазе I** гомологичные хромосомы, состоящие из двух хроматид, окончательно отходят друг от друга и расходятся к полюсам клетки. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна — число хромосом уменьшается вдвое (происходит редукция). Содержание генетического материала  $1n2x$  у каждого полюса.

**В телофазе** происходит формирование ядер и разделение цитоплазмы — образуются две дочерние клетки. Дочерние клетки содержат гаплоидный набор хромосом, каждая хромосома — две хроматиды ( $1n2x$ ).

**Интеркинез** — короткий промежуток между первым и вторым мейотическими делениями. В это время не происходит репликации ДНК, и две дочерние клетки быстро вступают в мейоз II, протекающий по типу митоза.



**В профазе II** происходят те же процессы, что и в профазе митоза.

**В метафазе II** хромосомы располагаются в экваториальной плоскости. Изменений содержания генетического материала не происходит ( $1n2x$ ).

**В анафазе II** хроматиды каждой хромосомы отходят к противоположным полюсам клетки, и содержание генетического материала у каждого полюса становится  $1n1x$ .

**В телофазе II** образуются 4 гаплоидные клетки ( $1n1x$ ).

Таким образом, из одной диплоидной материнской клетки образуются 4 гаплоидные. Кроме того, в профазе мейоза I происходит рекомбинация генетического материала (кроссинговер), а в анафазе I и II — случайное отхождение хромосом и хроматид к одному или другому полюсу, что является причиной комбинативной изменчивости.

