

Онтогенез

ОНТОГЕНЕЗ
ЧЕЛОВЕКА.



- Лекцию подготовила:
к.ф.н., доцент каф. фармацевтического
естествознания Простодушева Т.В.

Определение понятия онтогенез

Термин «Онтогенез» введён Э. Геккелем (1866)

Онтогенез (гр. ontos-сущее, genesis происхождение) индивидуальное развитие особи, вся совокупность её преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни, вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи)

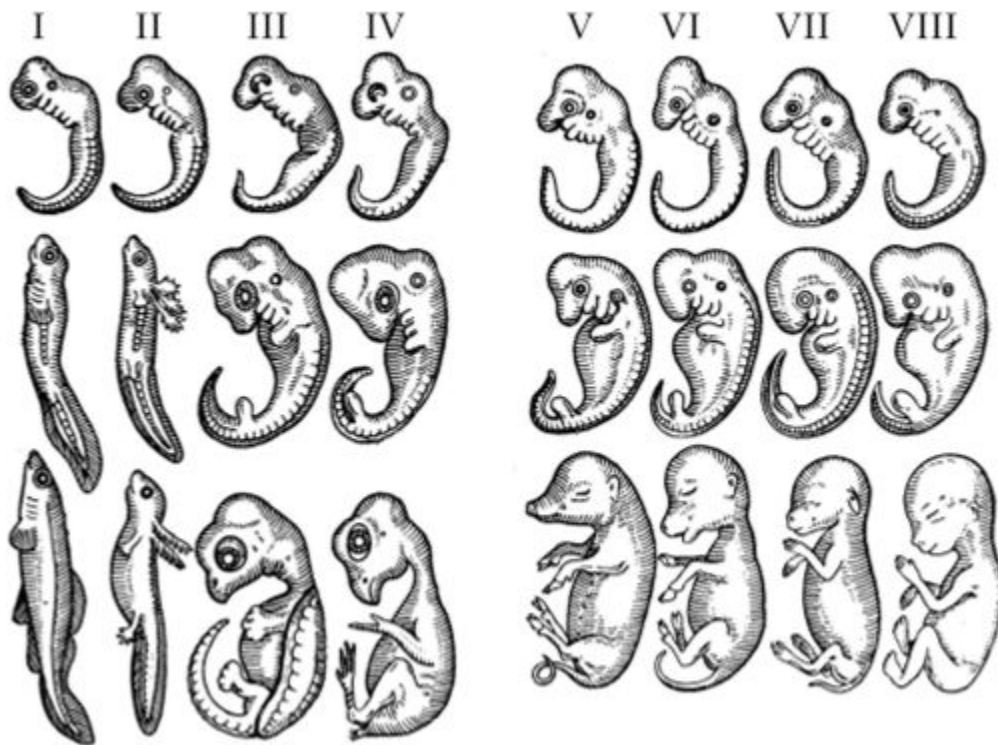
Биологический энциклопедический словарь

- **Онтогенез** - есть краткое и быстрое повторение филогенеза вида (историческое развитие вида)

История эволюции онтогенеза

- **Карл Бэр (1792-1876)** впервые указал на взаимосвязь онтогенеза и филогенеза раскрыл («Закон зародышевого сходства»); создал учение о зародышевых листках (эктодерме, мезодерме, энтодерме), первым обнаружил яйцеклетку у млекопитающих
- **Ф. Мюллер (1864 г.)** филогенетические преобразования связаны с онтогенетическими изменениями : индивидуальное развитие потомков идет аналогично развитию предков лишь до появления в онтогенезе нового признака или потомки повторяют все развитие предков, но к концу эмбриогенеза добавляются новые стадии (повторение признаков взрослых предков в эмбриогенезе потомков –рекапитуляция)
- **Э. Геккель (1866 г.) сформулировал** биогенетический закон «онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза» : самая ранняя стадия сохраняет значительное сходство с соответствующими стадиями развития родственных форм;
- **В. Гарстанг (20-30-е годы XX века)** : «онтогенез не повторяет филогенез, а творит его»
- **И.И. Шмальгаузен (1938г.)** : эволюция происходит путем отбора целых онтогенезов
- **А.Н. Северцов (1939г.)** :эволюция осуществляется путем изменения онтогенеза, а филогенез является функцией онтогенеза
- **С. Гулд (1977)** Монография «Ontogeny and Evolution» : посредником важнейших эволюционных процессов служат перестройки онтогенеза

Закон зародышевого сходства (1828г.)



Зародыши животных одного типа на ранних стадиях развития похожи
В процессе эмбрионального развития первоначально появляются самые общие признаки типа, позднее намечаются признаки класса, далее проявляются морфологические черты рода и вида

Онтогенез

Онтогенез имеет программу и цикличность

- Онтогенез — это процесс реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках (реализация программы, заложенной в генотипе особи)
- Цикличность онтогенеза- повторяемость в каждом поколении
- Эволюция непосредственно связана с изменениями в стадиях онтогенеза организмов

Чем сложнее организация взрослого организма, тем сложнее и длительнее процесс его онтогенеза

Онтогенез - результат филогенеза, и его предпосылка

Периоды онтогенеза

Онтогенез представляет собой упорядоченную последовательность процессов (А.С. Северцов, 1987 , 2005)

О. Предэмбриональный (заканчивается образованием зиготы):

1. гаметогенез: сперматогенез и овогенез;
2. осеменение: наружное (у водных животных) и внутреннее (у животных, обитающих на суше);
3. оплодотворение

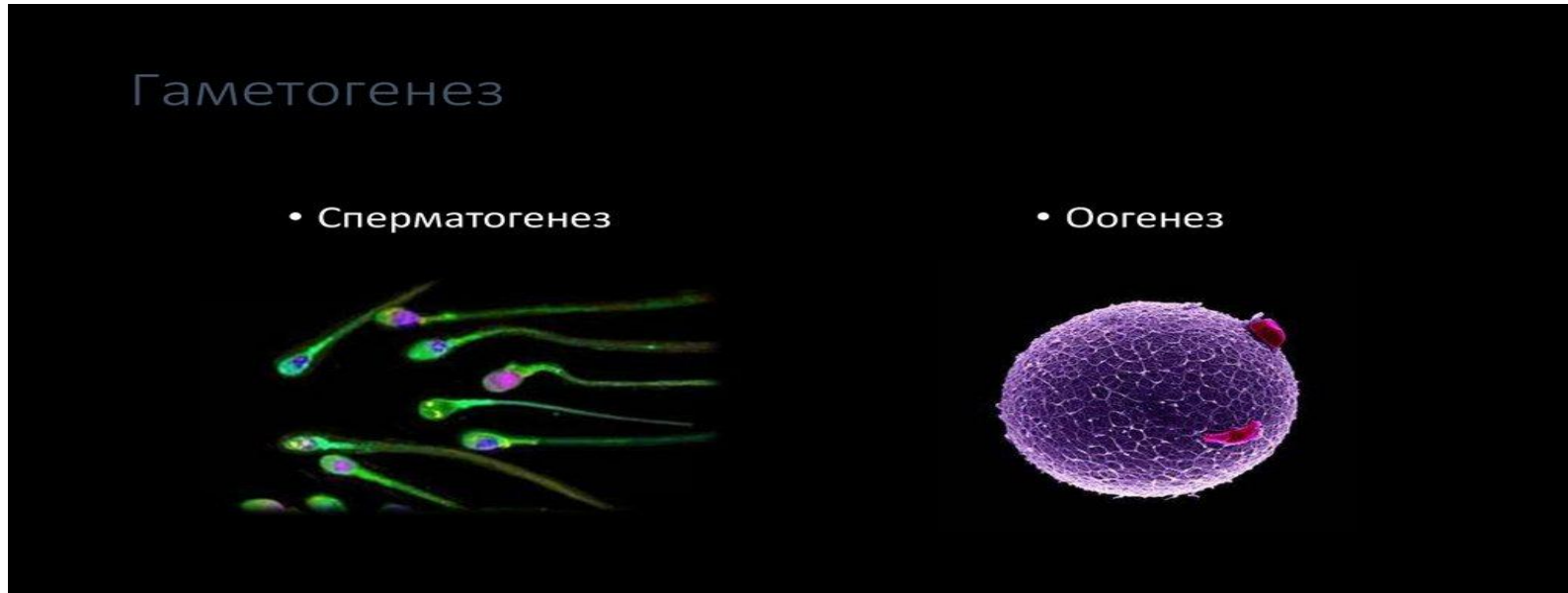
I. Эмбриональный (заканчивается рождением):

1. дробление (образование бластулы);
2. гаструляция (образование гаструлы);
3. первичный гистогенез и органогенез (формирование тканей и органов у зародыша)

II. Постэмбриональный (заканчивается смертью):

1. ювенильный период (прямое и не прямое развитие организмов);
2. период зрелости (половая зрелость и воспроизведение потомства);
3. период старости;
4. смерть

ГАМЕТОГЕНЕЗ



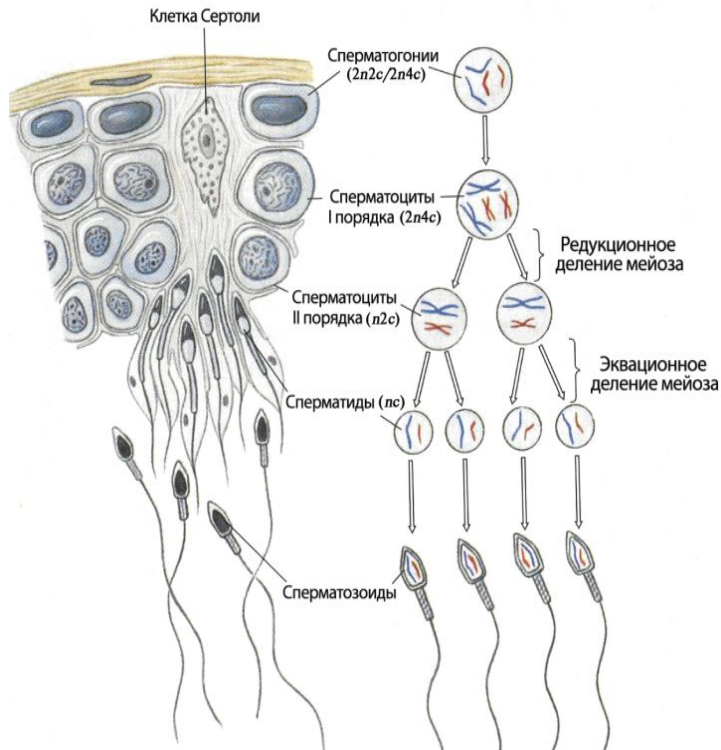
Гаметогенез - процесс образования (роста и дифференциации) мужских и женских половых клеток

В основе гаметогенеза лежит процесс деления **мейоз**,

сопровождающийся понижением числа хромосом в клетках в два раза

У млекопитающих гаметогенез осуществляется в специализированных клетках особых желез - гонадах

Сперматогенез



Сперматогенез - это процесс образования зрелых мужских половых клеток.

Образуются в мужских половых железах (семенниках, или тестисах) из специализированных соматических клеток – гоноцитов

Сперматогенез состоит из четырех периодов:

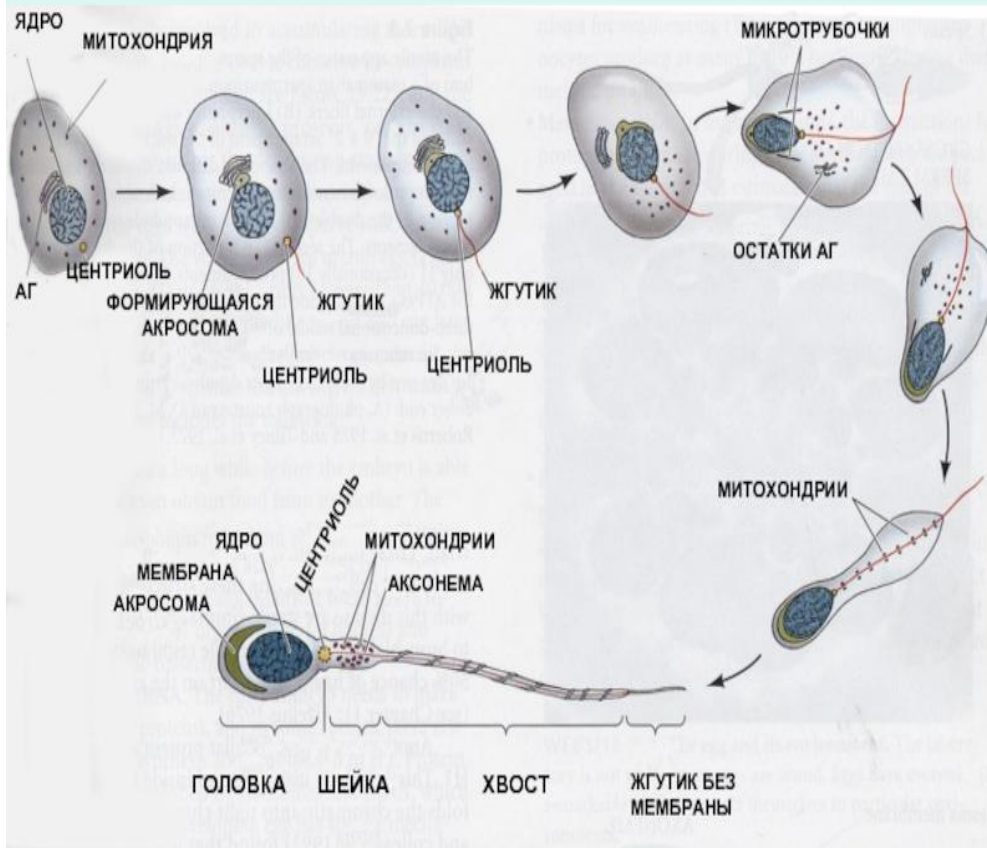
1. размножение (образование сперматогоний $2n\ 2c$);
2. рост (образование сперматоцитов I-го порядка $2n\ 4c$);
3. созревание (образование сперматоцитов II -го порядка $n\ 2c$ и сперматид nc);
4. формирование сперматозоидов

Гормон, обеспечивающий сперматогенез- тестостерон

У млекопитающих сперматогенез идет непрерывно, начиная с половой зрелости организма и заканчивается старостью

Спермиогенез

Период формирования (спермиогенез)



Спермиогенез - это преобразование сперматид (формирование акросомы, жгутика, шейки и хвоста за счет отторжения части гиалоплазмы с ЭПС сперматиды).
Время развития сперматогоний в зрелые сперматозоиды у человека составляет около 74 дней

Строение сперматозоида человека



Состоит из трех отделов:

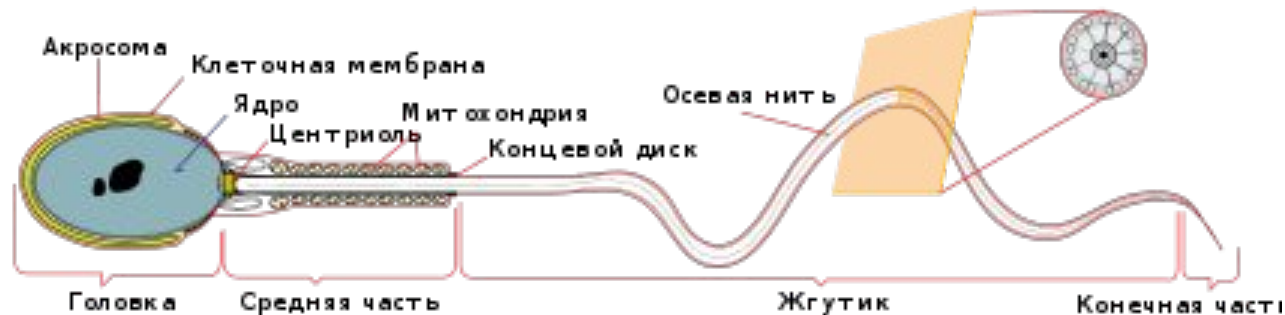
1. головки,
2. шейки
3. хвоста.

В головке располагается огромное ядро, небольшое количество цитоплазмы и акросома, содержащая гидролитические ферменты для растворения оболочки яйцеклетки.

В средней части - шейке локализуются по спирали четыре митохондрии и две центриоли: проксимальная, которая стимулирует деление оплодотворенной сперматозоидом яйцеклетки, и дистальная, которая дает начало аксимальному стержню хвоста.

Хвост сперматозоида образован внутренним аксимальным стержнем и внешним футляром, имеющим цитоплазматическое происхождение.

Особенности сперматозоидов



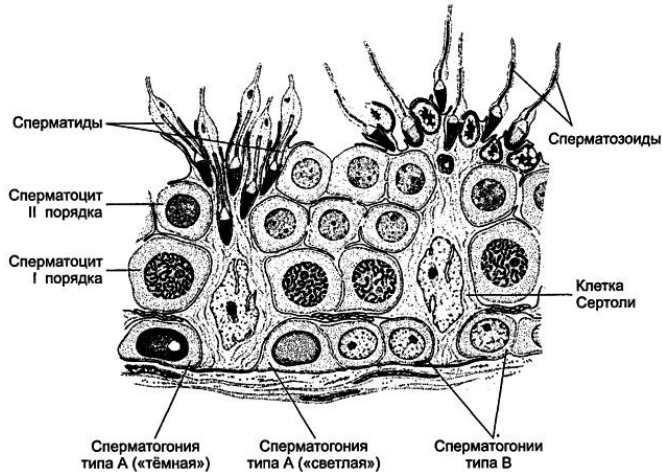
- 1) Маленький размер (самая маленькая ядерная клетка организма).
- 2) Большое количество
- 3) Гаплоидность
- 4) Подвижность (амебообразные сперматозоиды- нет жгутиков - некоторые карповые рыбы).

Функции сперматозоидов:

1. генетическая
2. активация цитоплазмы яйцеклетки

Функции клеток Сертоли

- 1) Трофическая – осуществляют питание клеток сперматогенеза
- 2) Опорная – создают структуру семенника, выполняют функцию компартиментализации и синхронизации сперматогенеза
- 3) Регуляторная – участвуют в гормональной регуляции: отвечают на сигнал ФСГ гипофиза выработкой АМГ и эстрадиола; синтезируют андрогенсвязывающий белок (АСБ)
- 4) Фагоцитирующая – фагоцитируют погибшие половые клетки



Семенные канальцы отделены от тока крови гемато-тестикулярным барьером. Барьер образован: плотными контактами клеток Сертоли друг с другом, базальной мембраной семенного канальца, миоидными клетками, окружающими каналец, адлюминальным и базальным компартиментом, базальной мембраной капилляра и клетками эндотелия. Это позволяет избежать иммунологический конфликт, который может возникнуть из-за изменяющегося белкового состава клеток сперматогенеза



Нормальная форма
сперматозоида

Патологические формы
сперматозоидов

Овогенез

Овогенез - это процесс формирования яйцеклеток.

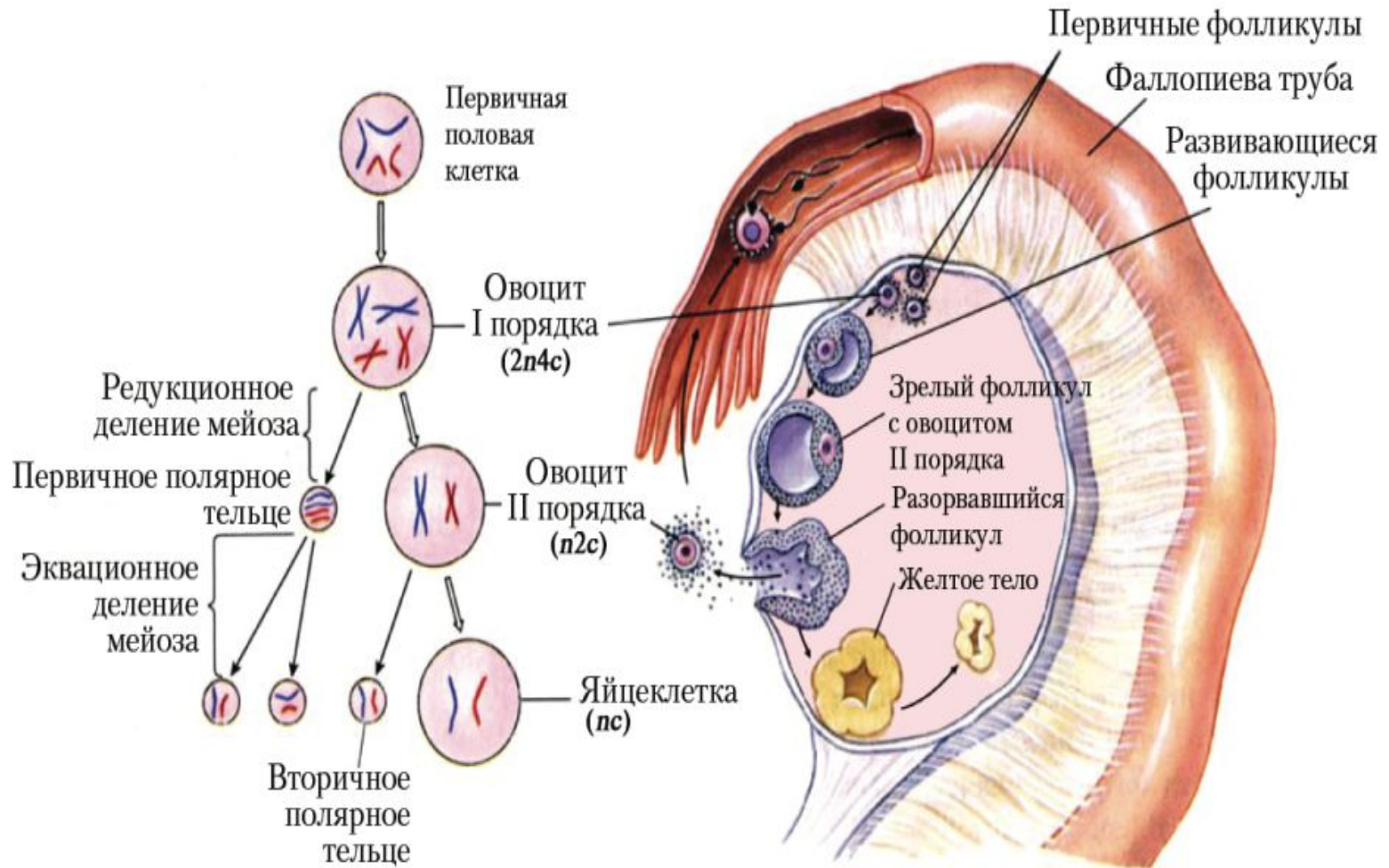
У млекопитающих и человека овогенез начинается еще во внутриутробном периоде (до рождения) в яичниках зародыша. Овогенез сопоставим со сперматогенезом и состоит из трех периодов:

- размножение (образование овогоний $2n$ $2c$);
- рост (образование овоцитов I-го порядка $2n$ $4c$);
- созревание (образование овоцитов II –го n $2c$ порядка после первого мейотического деления и овоцитиды n c (яйцеклетки) с тремя полярными тельцами после второго мейотического деления)

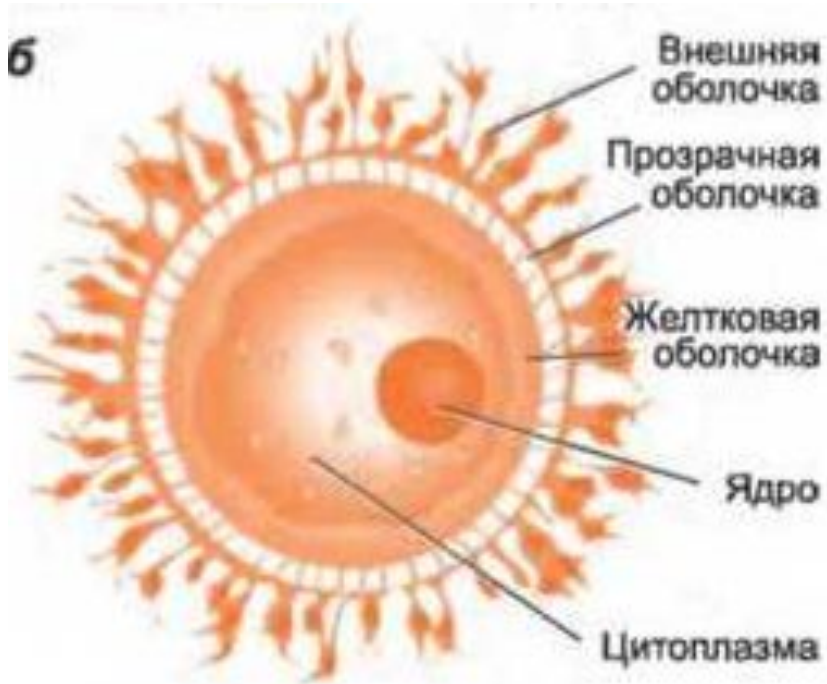
Гормон, обеспечивающий овогенез- прогестерон

К моменту рождения девочки в ее яичниках находятся сотни тысяч овоцитов первого порядка, остановившихся на стадии диктиотены (хромосомы имеют вид» ламповых щеток)

Овогенез



Особенности яйцеклетки

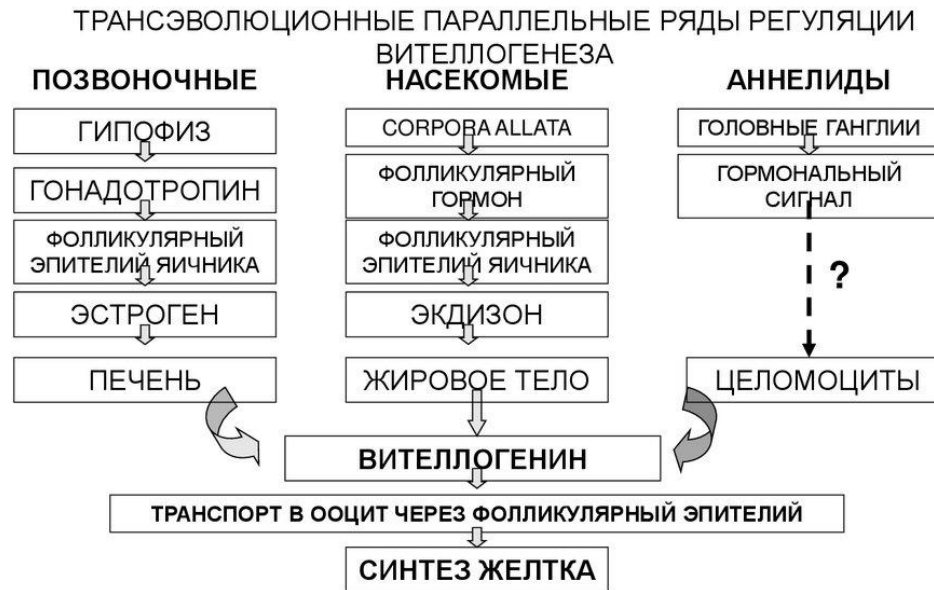


Функции яйцеклетки:

1. генетическая
2. трофическая

1. Наличие защитных яйцевых оболочек (отсутствуют у животных с внутриутробным развитием)
2. Наличие запасных веществ-желтка для обеспечения жизнедеятельности зародыша на ранних стадиях развития (исключение –алецитальные яйцеклетки)
3. Имеет запас материнской РНК и рибосомальный аппарат синтеза белка, необходимые в раннем развитии до включения зародышевого генома
4. Гаплоидность
5. Тотипотентность : может развиваться в любую клетку взрослого организма при делении

Синтез желтка в яйцеклетках



Желток в яйцеклетке синтезируется:

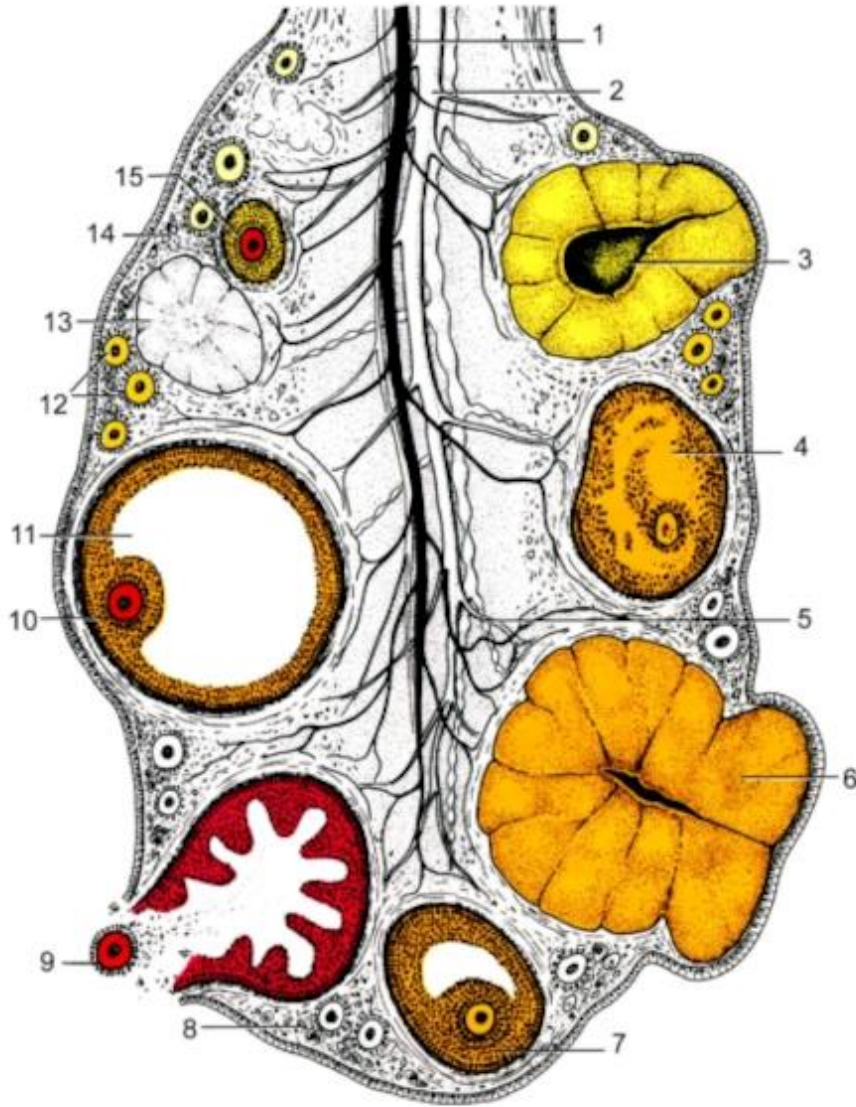
самой клеткой (эндогенного происхождения)

экстрагонадно в виде предшественника - белка вителлогенина, который попадает в яйцеклетку (экзогенного происхождения)

Вителлогенин вырабатывается под действием разных гормонов

В случае фолликулярного типа питания вителлогенин из печени по кровеносным сосудам попадает в фолликул

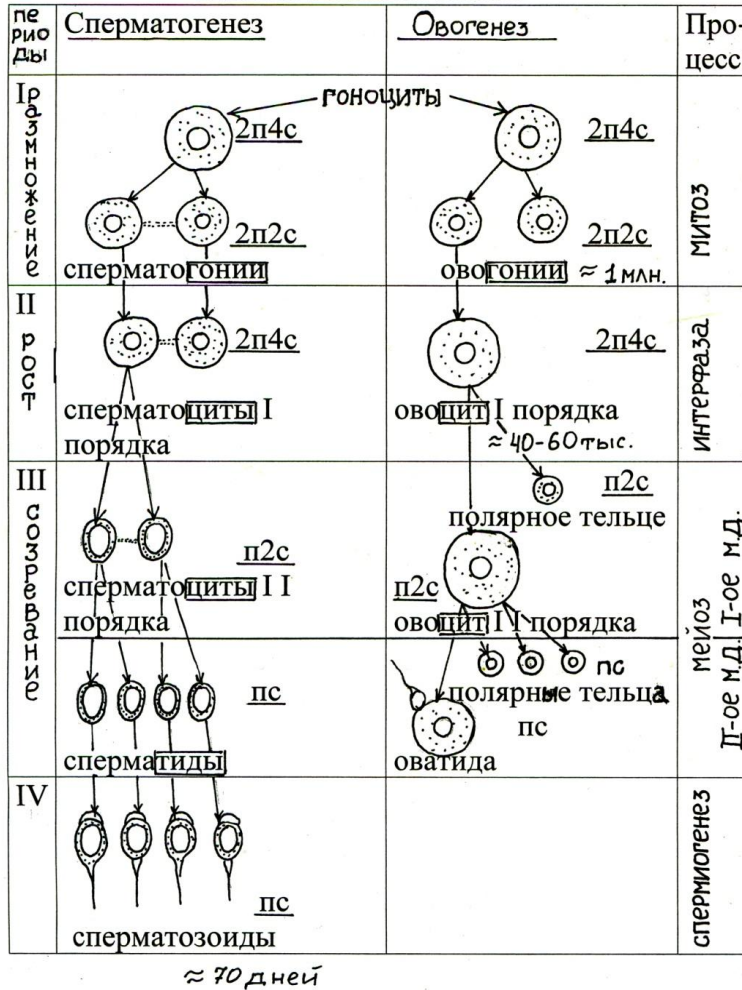
Строение яичника в течение полового цикла:



- 1 - яичниковая артерия;
- 2 - яичниковая вена;
- 3 - желтое тело с центральной полостью на стадии регрессии;
- 4 - атретический фолликул;
- 5 - сосудистая зона;
- 6 - желтое тело;
- 7 - третичный фолликул;
- 8, 12 - первичные фолликулы;
- 9 - овуляция;
- 10 - Граафов пузырек с яйцеклеткой;
- 11 - полость фолликула;
- 13 - беловатое тело;
- 14 - паренхима яичника;
- 15 - вторичный фолликул.

Отличие сперматогенеза от овогенеза

Схема гаметогенеза



1. Сперматогонии размножаются дольше и интенсивнее, чем овогонии
2. Рост сперматоцитов происходит быстрее, чем рост овоцитов
3. В конце процесса образуется четыре сперматозоида, а из овоцита – одна зрелая яйцеклетка (завершение ее развития происходит только после оплодотворения)
4. Сперматогенез идет постоянно, овогенез – циклически

Оплодотворение

Оплодотворение - процесс соединения гамет с образованием зиготы.

Периоды оплодотворения:

1. сближение ♀ и ♂ гамет (дистантное взаимодействие)

2. адгезия: прилипание ♂ гаметы на поверхность ♀ гаметы; контакт между ними

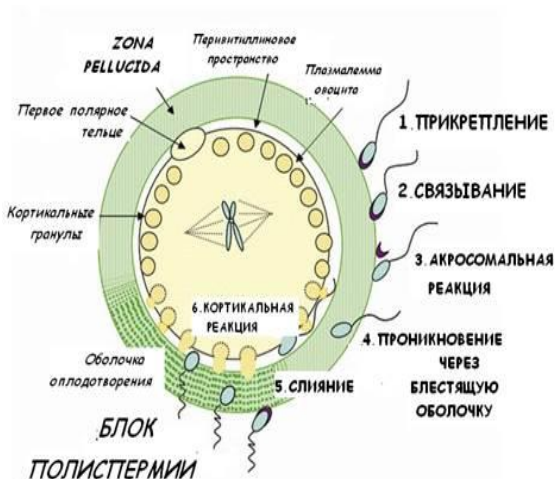
3. акросомная реакция: растворение оболочки яйцеклетки и проникновение в нее сперматозоида

4. кортикальная реакция: восстановление оболочки оплодотворения (препятствует полиспермии и является сигналом для завершения мейоза и формирование полярных телец)

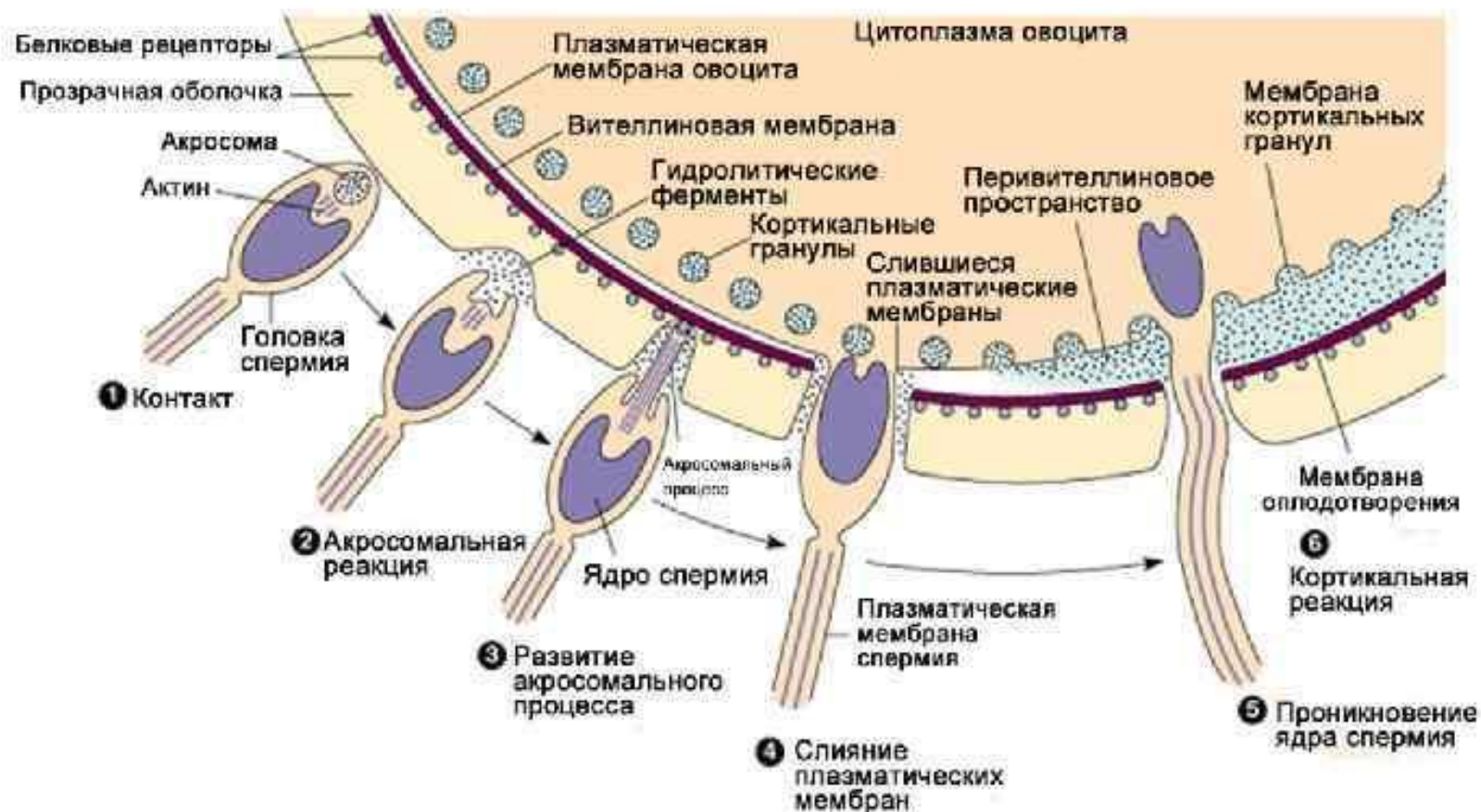
5. слияние ядер с образованием зиготы $2n2c$

Оплодотворение выполняет две основные функции:

- 1) Триггер для дальнейшего развития яйцеклетки (исключение – партеногенез и андрогенез)
- 2) Создание организма с новой генетикой



Контактное взаимодействие гамет и проникновение сперматозоида в яйцеклетку



Сближение гамет

- Для гамет характерен:

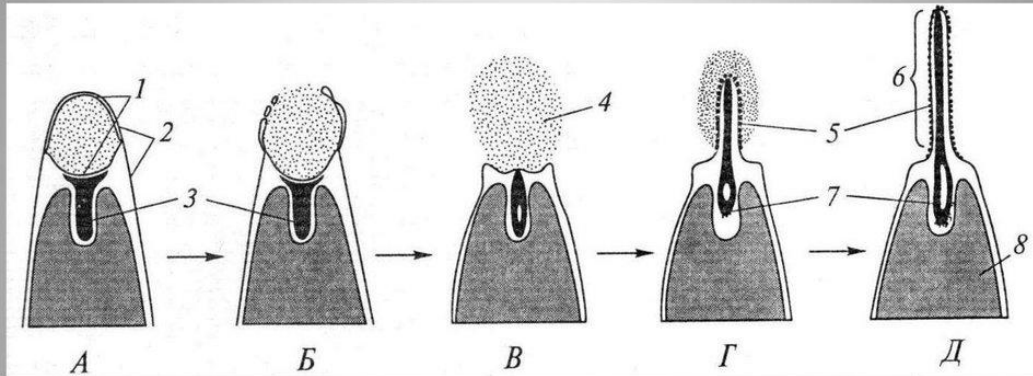
1. **хемотаксис**: чувствительность гамет к определенным молекулам-аттрактантам (яйцеклетка выделяет аттрактанты, сперматозоиды их чувствуют и двигаются по направлению градиента повышения их концентрации.).

2. **реотаксис** :движение против встречного тока жидкости в половых путях (маточные трубы млекопитающих); характерен для сперматозоидов

Сокращение гладкой мускулатуры половых путей ускоряет продвижение сперматозоидов к ампулярному отделу яйцевода, где происходит оплодотворение.

«Реакция капацитации» происходит в ответ на контакт сперматозоидов с жидкостью половых путей самки: из оболочки сперматозоида уходят лишние холестеролы (холестерины), а также становится активным фермент галтаза , который способствует слиянию мембран и движению клеток по субстрату (до этого галтаза неактивна в результате блока галактазамингликана N-ацетилглюкозамина).

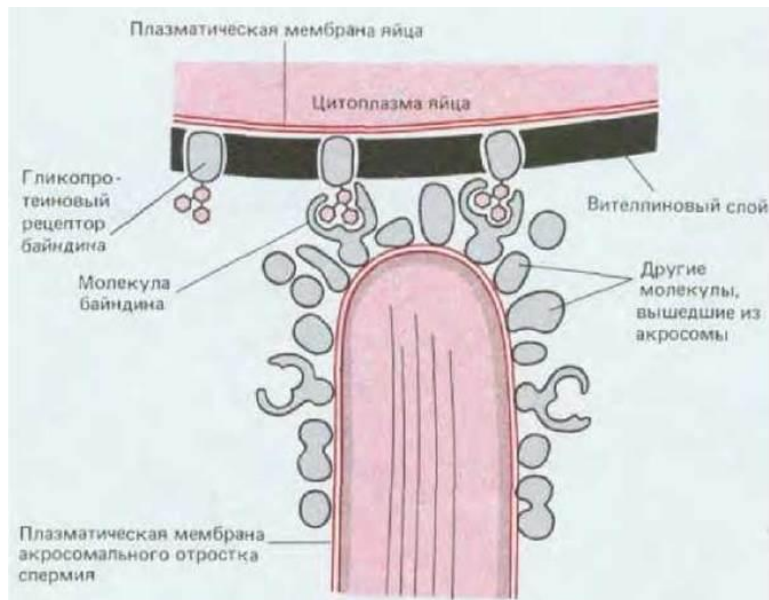
Акросомная реакция сперматозоида



А – В – слияние наружной мембраны акросомы и мембраны сперматозоида
1 – мембрана акросомы; 2 – мембрана сперматозоида; 3 - глобулярный актин; 4 – ферменты акросомы;
Г – Д – полимеризация актина и образование акросомного выроста
5 – биндин; 6 – вырост акросомы; 7 – актиновые микрофиламенты; 8 – ядро сперматозоида

Акросомная реакция (сходна с экзоцитозом.): фермент акросомы сперматозоида гиалуронидаза растворяет оболочку яйцеклетки и способствует слиянию мембран

Связывание спермия с яйцеклеткой у морских ежей



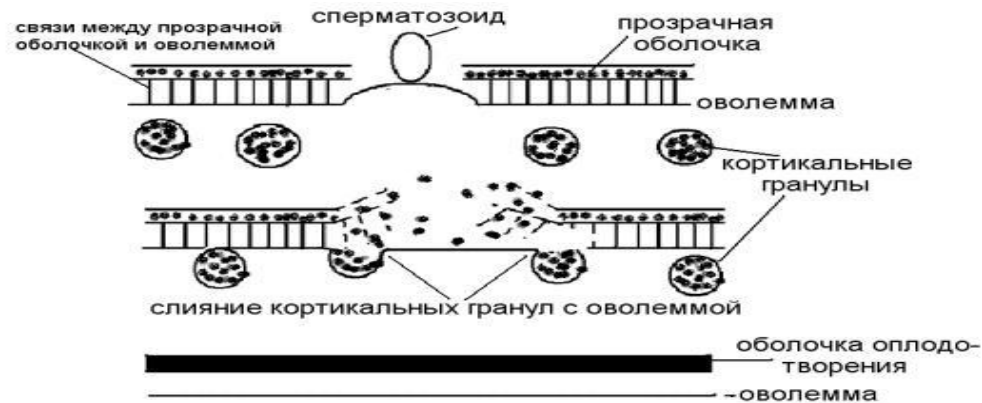
Осуществляется при помощи видоспецифических макромолекул. Например: белок байндин, после своего высвобождения в акросомальной реакции, покрывает поверхность акросомального отростка и способствует прикреплению спермия к яйцу (каждый вид морских ежей вырабатывает свой особый тип байндина)

Молекулы байндина, покрывающие поверхность акросомального отростка сперматозоида морского ежа связываются специфической сахаридной цепью рецепторной молекулы, находящейся в вителлиновом слое яйца.

Активация яйцеклетки

- Связывание спермия с поверхностью яйцеклетки индуцирует повышение ее метаболической активности, синтез ДНК и последующее дробление
- Яйцеклетка активируется благодаря изменениям концентрации ионов, содержащихся в цитоплазме, что вызывает изменения мембранного потенциала и деполяризацию мембраны и обеспечивает быструю блокаду полиспермии

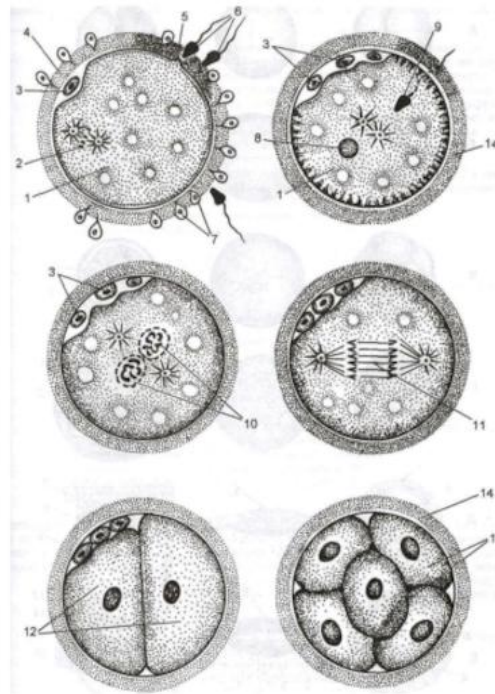
Кортикальная реакция



Высвобождение содержимого кортикальных гранул путем экзоцитоза. Кортикальные гранулы располагаются под мембраной яйцеклетки. Под желточную оболочку начинает закачиваться вода из цитоплазмы благодаря осмоактивному компоненту, образуя перивителлиновое пространство. При этом происходит разрушение белковых ножек, на которых держалась желточная оболочка. Вместе с этим разрушаются кортикальные гранулы. При выкачивании воды в перивителлиновое пространство, сама яйцеклетка сжимается. Кортикальная реакция осуществляет «медленный блок полиспермии».

Оплодотворение; дробление.

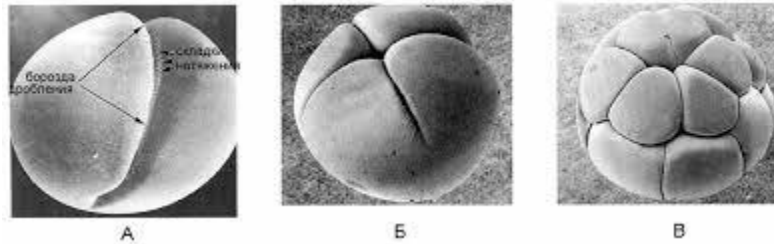
- 1 – цитоплазма овоцита второго порядка;
- 2 – деление созревания;
- 3 – редуцированные тельца;
- 4 – блестящая оболочка;
- 5 – бугорок оплодотворения;
- 6 – спермии;
- 7 – фолликулярные клетки;
- 8 – женский пронуклеус;
- 9 – формирование мужского пронуклеуса;
- 10 – профаза мужского и женского пронуклеусов;
- 11 – анафаза первого деления дробления;
- 12 – первые два бластомера;
- 13 – многоклеточный зародыш;
- 14 – оболочка оплодотворения.



Генетическое значение оплодотворения: объединение гаплоидных наборов ♀ и ♂ гамет и восстановление диплоидности зиготы, что является толчком к последующему митозу

Дробление

Дробление - это многократное деление зиготы митозом без последующего увеличения ее в размерах с образованием многоклеточного однослойного зародыша - бластулы



Тип дробления зависит от количества желтка в яйцеклетках

Особенности дробления:

- резкое укорочение интерфазы (отсутствие G1 и G2 фаз; остается только синтетическая фаза и сам митоз)
- постоянная смена полюсов (меридиальных на экваториальные)

Типы дробления

I полное

(голобластическое)

1. Равномерное
(зародыш целобластула)
2. Неравномерное
(зародыш амфибластула)

II неполное

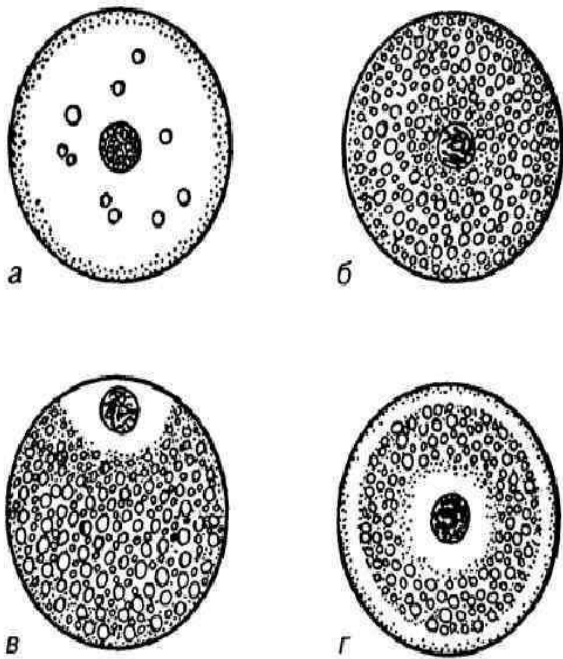
(меробластическое)

3. Дискоидальное
(зародыш дискобластула)
4. Поверхностное
(зародыш перибластула)

Типы яйцеклеток по количеству желтка в цитоплазме

- 1) **Полилецитальные** — содержат большое количество желтка, сложно проходит деление, борозда деления не проходит всю яйцеклетку (членистоногие, рептилии, птицы, рыбы, кроме осетровых).
- 2) **Мезолецитальные** — содержат среднее количество желтка, борозда деления способна пройти до конца клетки (осетровые рыбы, амфибии).
- 3) **Олиголецитальные** — содержат мало желтка (моллюски, иглокожие, млекопитающие).
- 4) **Алецитальные** — не содержат желтка. Различают первичные (паразитические организмы) и вторичные алецитальные (плацентарные млекопитающие) яйцеклетки.

Типы яйцеклеток по распределению желтка в цитоплазме



Типы яйцеклеток по количеству и расположению желтка, а - алецитальная; б - гомолецитальная (изолецитальная); в - телолецитальная; г - центролецитальная

Изолецитальные яйцеклетки - мало желтка и он равномерно распределен по цитоплазме (эти клетки продуцируются: морскими ужами, низшими хордовыми, млекопитающими)

Телолецитальные яйцеклетки - со средним количеством неравномерно распределенного желтка (большинство рыб и амфибий)

Телолецитальные яйцеклетки - с большим количеством неравномерно распределенного желтка (птицы, пресмыкающиеся, моллюски)

Центролецитальные яйцеклетки - желтка много и он сосредоточен в центре клетки (большинство членистоногих)

Типы питания яйцеклеток

- 1) **Фагоцитарный** – клетка питается окружающими соматическими или похожими на нее первичными клетками (губки).
- 2) **Солитарный** – клетка сама синтезирует все необходимые компоненты, очень медленный (кишечнополостные).
- 3) **Алиментарный** – клетка использует вспомогательные клетки.
- **а. Нутриментарный** (полигеномным)– вспомогательные клетки формируются при неполном делении оогония, связаны цитоплазматическими мостиками, фузомами (насекомые). Клетки, имеющие меньшее число связей с сестринскими, становятся клетками-кормилками, они полиплоидными и снабжают ооцит в основном иРНК (фагоциты), а наибольшее – половой.. (в среднем 600 геномов на один).
- **б. Фолликулярный** – клетка обеспечивается питанием благодаря соматическим фолликулярным клеткам. У птиц и рептилий фолликулярные клетки способны синтезировать некоторые виды РНК. Фолликулярные клетки в составе фолликула могут выполнять эндокринную функцию.

Типы дробления в зависимости от типа яйцеклеток (от количества желтка в них)

1. полное равномерное дробление характерно для яйцеклеток:

- * алецитальных
- * олиголецитальных
- * изолецитальных

2. полное неравномерное дробление характерно для яйцеклеток:

- * телолецитальных со средним количеством желтка

3. неполное дискоидальное дробление характерно для яйцеклеток:

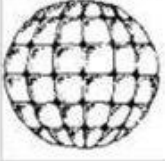



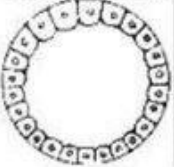


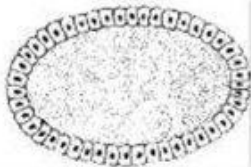
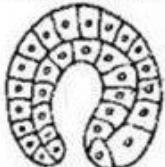


- * телолецитальных с большим количеством желтка

4. неполное поверхностное дробление характерно для яйцеклеток:

- * центролецитальных

Типы дробления

Особенности ранних этапов эмбриогенеза

Тип яйце-клетки	изолецитальная	умеренно телolecитальная	резко телolecитальная	центролецитальная
Тип дробления	п о л н о е		н е п о л н о е	
	равномерное 	неравномерное 	дискоидальное 	поверхностное 
Тип бластулы	целобластула 	амфибластула 	дискобластула 	перибластула 
Преобладающий способ гаструляции	инвагинация 	эпибolia 	деляминация 	
Представители	ланцетник, морской еж	амфибии	рыбы, птицы, рептилии	насекомые

Типы бластул

1. Целобластула (ланцетник, морской еж);
 2. Амфибластула (амфибии);
 3. Дискобластула (птицы, рептилии);
 4. Перибластула (большинство членистоногих)
- * Морула - бластула в форме шара без полости

Типы бластул:

1. Целобластула

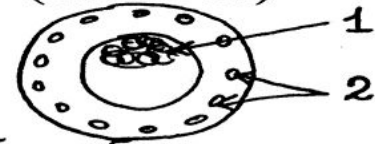
(ланцетник, морской еж)



1. бластоцель
2. равномерная бластодерма
3. бластомер

трофобластула

(человек)



1. эмбриобласт
2. хорион, впоследствии плацента

2. Амфибластула

(амфибии)

Анимальный полюс



Вегетативный полюс

1. микробласты
2. макробласты
3. бластоцель
4. неравномерная бластодерма

бласто-дерма

3. Дискобластула

(птицы, рептилии)

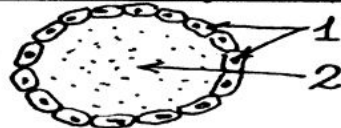
Анимальный полюс



Вегетативный полюс

1. бластодерма
2. бластоцель щелевидный

4. Перибластула (большинство членистоногих)

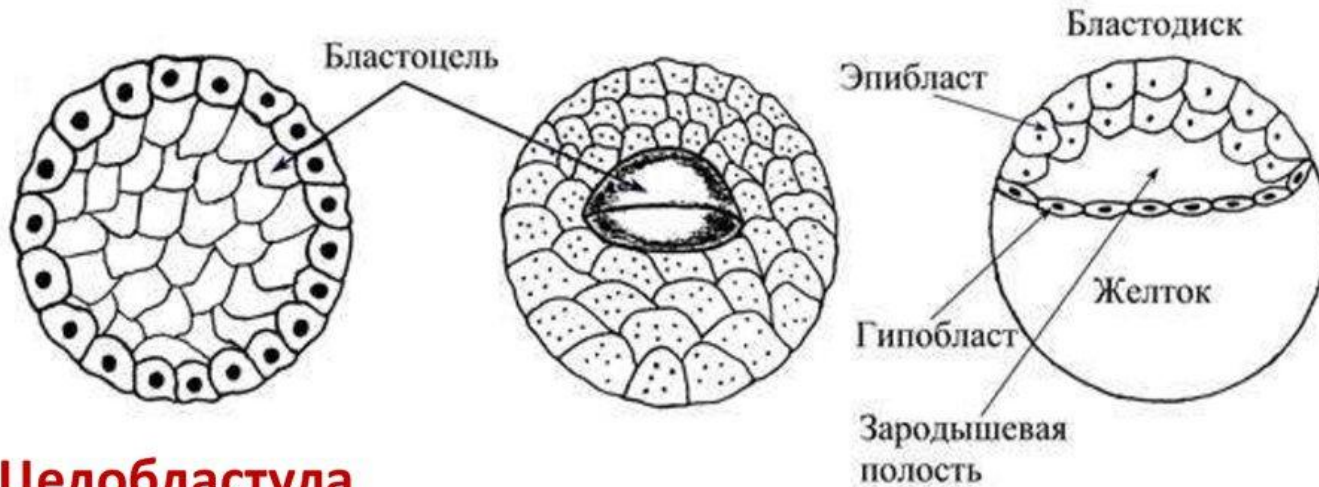


1. бластодерма
2. желток

*Морула – бластула в форме шара без полости



Бластулы, имеющие бластоцель



Целобластула

Бластодерма состоит из одного слоя бластомеров; бластоцель расположена в центре

Амфибластула

Бластодерма на вегетативном полюсе состоит из нескольких рядов клеток; бластоцель смещена к анимальному полюсу

Дискобластула

Бластоцель в виде узкой щели располагается под клетками бластодермы, образующей зародышевый щиток

Образование целобластулы у ланцетника

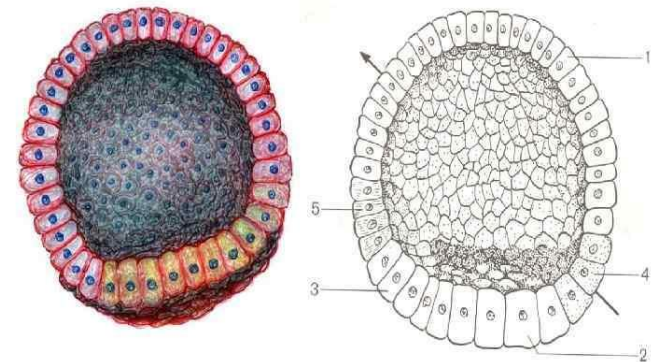
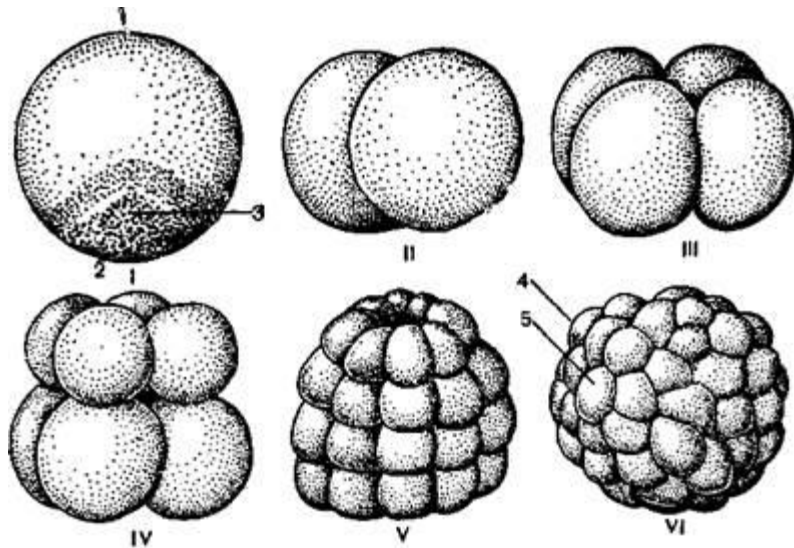
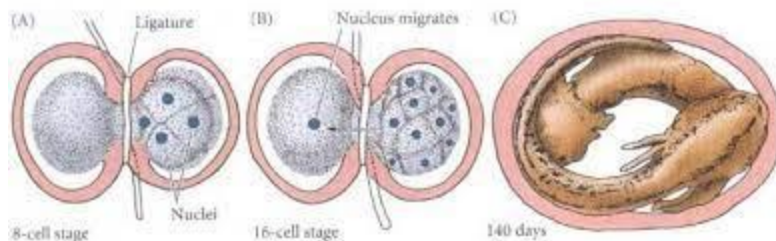


Рис. Целобластула (сагиттальный разрез бластулы - проходит в плоскости листа)
предполагаемые зачатки:
1 - кожная эктодерма; 2 - кишечная энтодерма; 3 - хорда; 4 - мезодерма; 5 - нервная пластинка.

Опыты по перевязке оплодотворенной яйцеклетки тритона лигатурой из волоса (немецкий ученый Ханс Шпеман)



Шпеман накладывал лигатуру на эмбрион на стадии восьми клеток так, чтобы один ооцит был отделен, но при этом сохранялась связь с остальным эмбрионом через цитоплазматический мостик. Позже в область этого бластомера мигрировало одно из ядер, и ученый прекращал сообщение между частями эмбриона. Несмотря на то, что на тот момент эмбрион состоял уже из 16-32 клеток, отделенный бластомер давал полноценную особь. Так внутри общей оболочки образовывались две полноценные личинки (первые однояйцевые близнецы *in vitro*). Из этого следует, что ядра бластомеров во время дробления имеют равную потентность и равнозначны ядру зиготы.

Гастрюляция

- Гастрюляция - это процесс движения эмбриональных клеток, сопровождающийся формированием двух или трех слоев зародыша (зародышевых листков)
- Внешний слой клеток зародыша получил название эктодермы, а внутренний - энтодермы. Образующаяся при этом полость называется гастрюцелем или первичной кишкой, вход в которую называется бластопором (первичным ртом)
- Эмбрион, образовавшийся на этом этапе, называется **гастрюлой**

Типы гаструл

2-ух слойная:

- эктодерма
- энтодерма

3-ех слойная:

- эктодерма
- энтодерма
- мезодерма

Двухслойная гастрюла характерна для кишечнополостных и губок
Трехслойная гастрюла - для всех многоклеточных, начиная с плоских червей

Формы образования двухслойной гастролы

1.иммиграция (выселение клеток во внутрь бластоцеля)

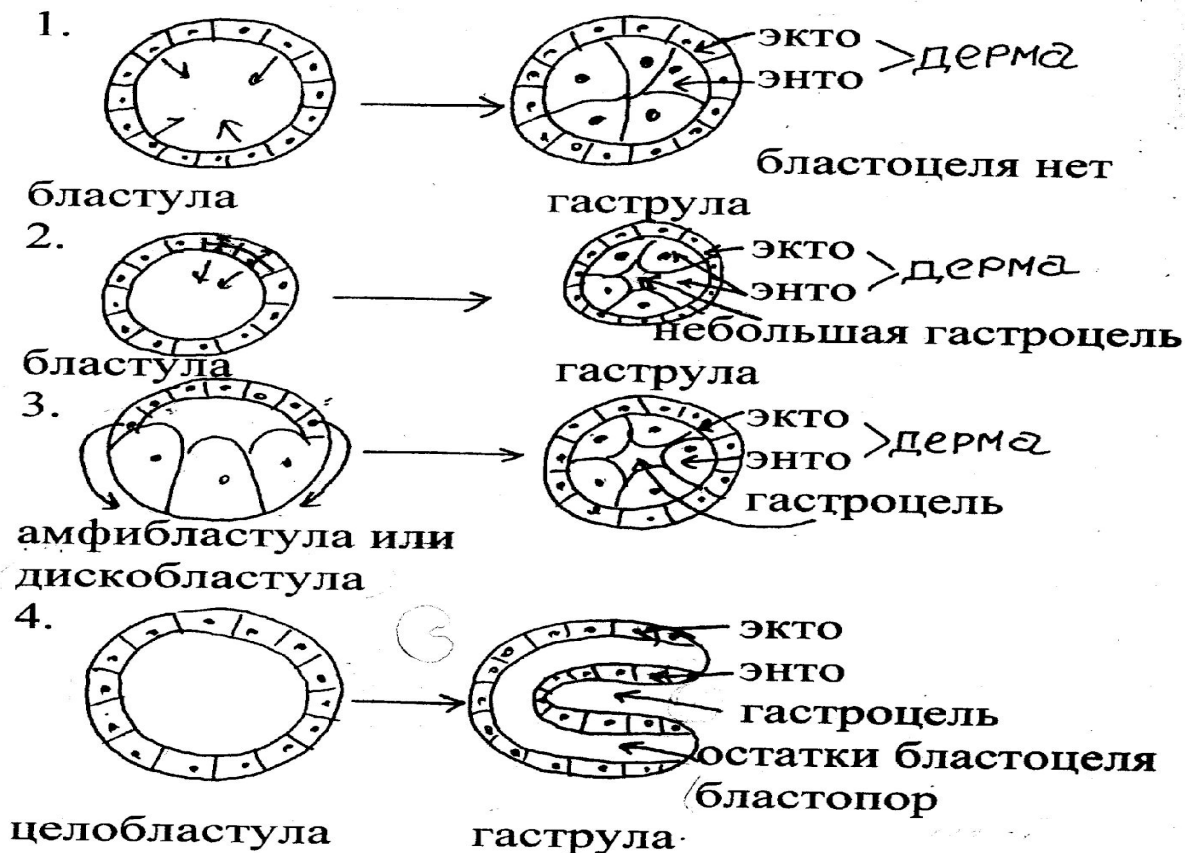
2.деламинация (расщепление клеток наружного слоя бластодермы пополам)

3.эпиболия (обрастание микромеров вокруг макромеров)

4.инвагинация (впячивание анимального полюса к вегетативному)

- **смешанный**

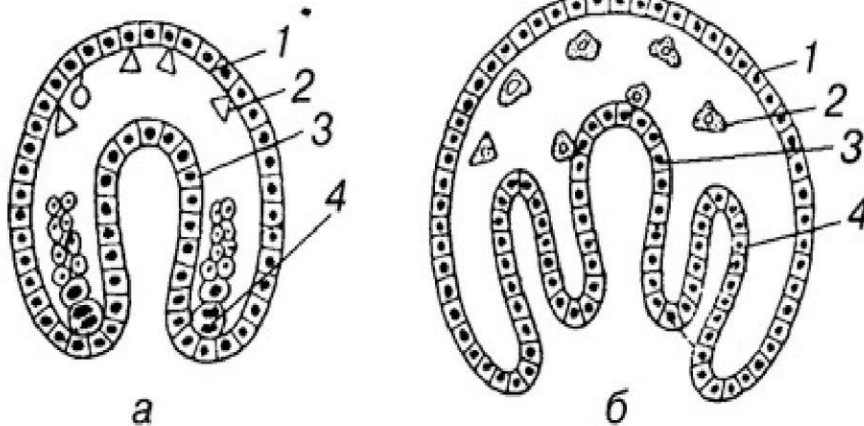
Формы образования двухслойной гастроллы



Формы образования трехслойного зародыша:

- А) телобластический
- Б) энтероцельный

Способы закладки мезодермы



а-телобластический
б-энтероцельный

Формы образования трехслойной
гастролы

А) По краям бластопора между экто и энтодермой закладываются клетки телобласты (2 или более) из которых путем митоза образуется мезодерма. Характерен для первичноротых

Б) По краям бластопора между экто и энтодермой закладываются «карманы», соединенные с гастроцелем. Полость «карманов» выстлана одним слоем клеток, при делении которых образуется мезодерма. Характерен для вторичноротых

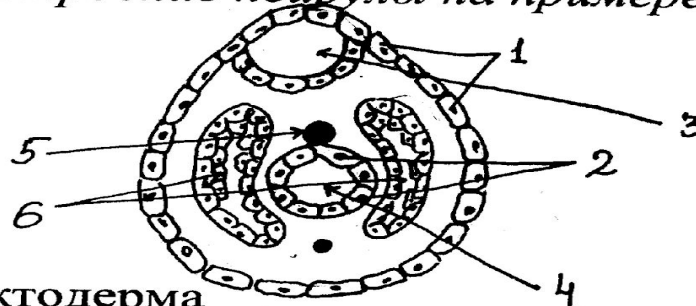
Гисто и органогенез

У зародыша одновременно идет формирование осевых органов:

- нервной трубки
- кишечной трубки
- хорды
- кровеносного сосуда.

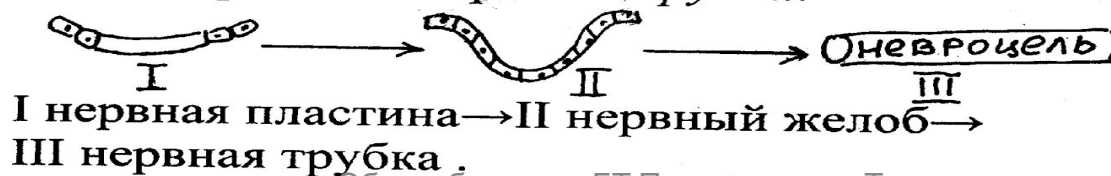
Зародыш у которого сформировалась нервная трубка называется нейрулой.

Строение нейрулы на примере ланцетника:



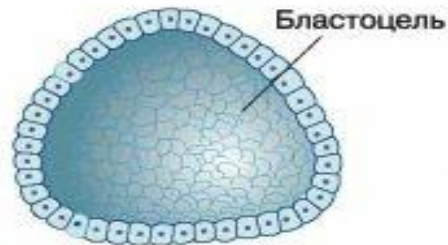
- 1.эктодерма
- 2.энтодерма
- 3.нервная трубка
- 4.кишечная трубка
- 5.хорда
- 6.мезодерма

Формирование нервной трубки:

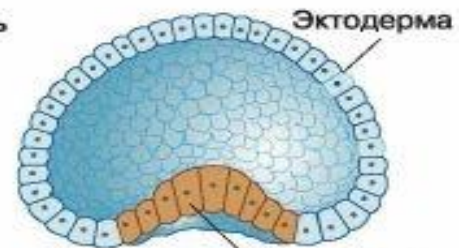




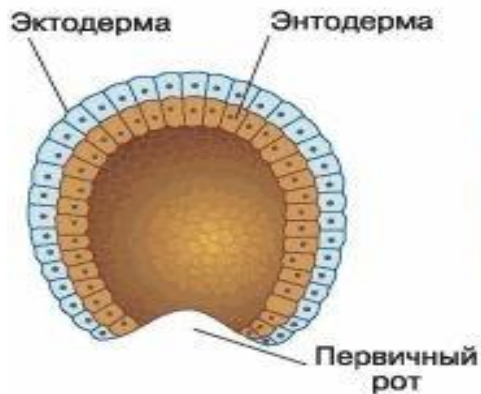
БЛАСТУЛА



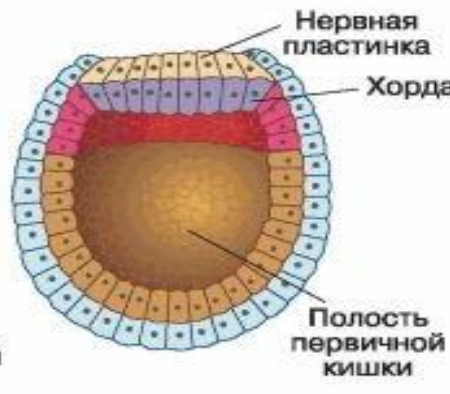
БЛАСТУЛА В РАЗРЕЗЕ



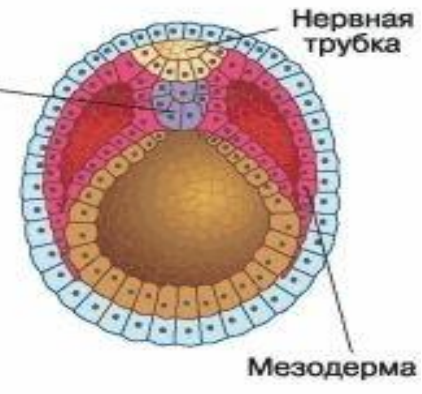
НАЧАЛО ОБРАЗОВАНИЯ ГАСТРУЛЫ



ГАСТРУЛА



РАННЯЯ НЕЙРУЛА



НЕЙРУЛА

Из эктодермы развиваются:

- эпидермис кожи, ногти, волосы, сальные и потовые железы, нервная система (головной мозг, спинной мозг, ганглии, нервы), рецепторные клетки органов чувств, хрусталик глаза, эпителий рта, носовой полости и анального отверстия, зубная эмаль

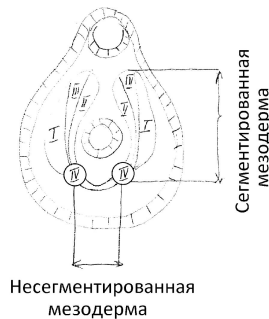
Из энтодермы развиваются:

- хорда, эпителий пищевода, желудка, кишок, желчного пузыря, трахеи, бронхов, легких, мочеиспускательного канала, печень, поджелудочная железа, щитовидная, паращитовидная и зубные железы

Мезодерма продуцирует:

- гладкую мускулатуру, скелетные и сердечные мышцы, дерму кожи, соединительную ткань, кости и хрящи, дентин зубов, кровь и кровеносные сосуды, почки, семенники и яичники.

Образование тканей и органов из мезодермы



- В сегментированной мезодерме выделяют следующие сомиты:
 - I - дерматом (из него образуется внутренний слой кожи – дерма)
 - II - склеротом (из него образуется скелет)
 - III - миотом (из него образуются поперечно-полосатые мышцы)
 - IV - нефрогоностом-(из него образуется моче-половая система)

Постэмбриональное развитие

ювенильный
период



пубертальный
период



период старости



смерть



distant-lessons.ru

Ювенильный период

- Ювенильный период определяется временем от рождения организма до полового созревания
- У разных организмов он протекает по разному и зависит от типа онтогенеза организмов
- Для этого периода характерно либо прямое, либо не прямое развитие

Прямое развитие



❖ Из тела матери или яйца выходит особь, отличающаяся от взрослого организма только меньшим размером (птицы, млекопитающие, пауки, многие рыбы).



Детеныши копытных рождаются способными к активным действиям



Вылупившиеся из яичевых оболочек или новорожденные организмы сходны со взрослыми формами (отличаются меньшими размерами и недоразвитостью отдельных органов и несовершенными пропорциями тела)

Непрямое развитие

- Непрямое развитие проходит с метаморфозом (превращением), которое представляет собой видоизменение организма

Полное превращение - это развитие, при котором из яйцевых оболочек освобождается личинка, существенно отличающаяся по строению от взрослой особи и претерпевающая ряд изменений, превращаясь сначала в куколку, а затем во взрослую форму (имаго)



Неполное превращение - это развитие, при котором из яйцевых оболочек выходит личинка, по строению сходная со строением взрослого организма, но меньших размеров. В процессе роста и развития (линек), размеры личинок увеличиваются, и организм достигает зрелости.

Типы эмбрионального развития у ЖИВОТНЫХ

- 1. **Первично-личиночный** - личинка способна к самостоятельному существованию ; связан с многоэтапностью онтогенеза ; (паренхимула (губки), планула (кишечнополостные), трохофора (полихеты), амфибии (головастик) и т.д.)
- 2. **Неличиночный яйцекладный** – прохождение ранних этапов гисто- и морфогенеза под защитой яйцевых оболочек (насекомые с прямым развитием, яйцекладущие амниоты)
- 3. **Вторично-личиночный**: характеризуется разнообразием вторичных типов личинок (личинки насекомых с полным превращением возникают в связи половозрастной дифференциацией экологических ниш)
- 4. **Внутриутробное развитие и живорождение**: яйцеживорождение (многие нематоды, скорпионы, рыбы, пресмыкающиеся) и истинное живорождение (млекопитающие)

Период зрелости

- *Период зрелости* связан с половой зрелостью организмов
- Развитие организмов в этот период достигает максимума На рост и развитие в постэмбриональный период большое влияние оказывают факторы среды и нейрогумор



Старость



Является предпоследним этапом онтогенеза.

Ее длительность определяется общей продолжительностью жизни, которая является видовым признаком и у разных животных является разной.

Природу старения организма пытались объяснить еще со времен Гиппократ. Современные представления о механизмах старения сводятся к тому, что в процессе жизни в клетках организма накапливаются соматические мутации, в результате которых происходит синтез дефективных белков, или нерепарируемые сшивки ДНК с белком. Поскольку дефектные белки играют дезинтегрирующую роль в клеточном метаболизме, то это ведет к старению.

Известна также гипотеза, в соответствии с которой старение является результатом изменения митохондриальных метаболитов с последующим нарушением функций ферментов.

Пути эволюции онтогенеза

- 1) усложнение онтогенеза за счет возникновения новых стадий, вызванное формированием комплексов адаптаций, обеспечивающих выживание организма и достижением им половозрелости
- 2) упрощение онтогенеза за счет исключения определенных стадий
- 3) эволюционные изменения связанные с перестройкой онтогенетического развития без изменения отдельных стадий в онтогенезе

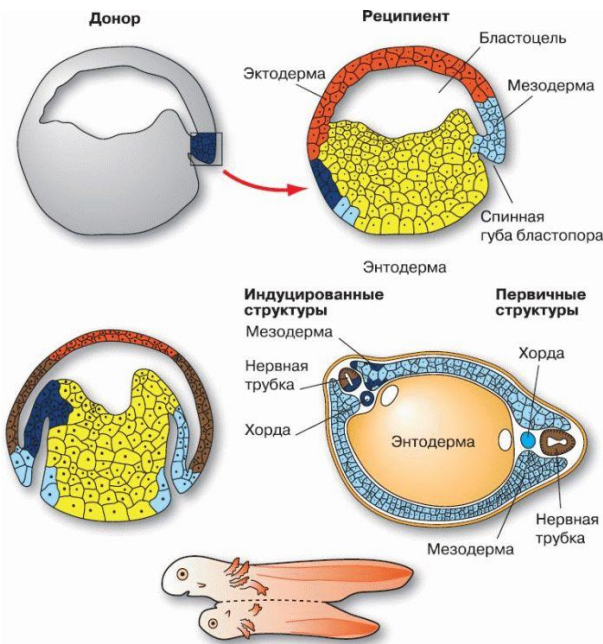
Эмбриональная индукция

Индукция (от лат. *inductio* — побуждение, наведение) в эмбриологии - воздействие одних частей развивающегося зародыша (индукторов) на другие его части (реагирующую систему), осуществляющееся при их контакте и определяющее направление развития реагирующей системы, подобное направлению дифференцировки индуктора (гомотипическая индукция) или отличное от него (гетеротипическая индукция)

Эмбриональная индукция – это взаимодействие частей развивающегося зародыша, при котором один участок зародыша влияет на судьбу другого участка (форма интеграционных процессов онтогенеза)

индукция была открыта в 1901 немецким эмбриологом Г.. Шпеманом при изучении образования линзы (хрусталика) глаза из эктодермы у зародышей земноводных

Опыты немецкого ученого Г. Шлемана и его сотрудников (1924)



Опыт: кусочек зародыша из области дорсальной губы бластопора на стадии гастролы тритона ребенчатого пересаживают на боковую или вентральную сторону гастролы тритона полосатого

Результат: в месте пересадки происходит развитие нервной трубки, хорды и других органов вплоть до образования дополнительного зародыша на боковой или вентральной стороне зародыша реципиента

Вывод: развитие зародыша происходит под действием индукции

Это явление **первичной эмбриональной индукции**, а индуктор - хордомезодерма - **организатор**

Спинальная губа бластопора - это первичный эмбриональный организатор

Первичным эмбриональным индуктором в спинной губе бластопора является

Компоненты эмбриональной индукции

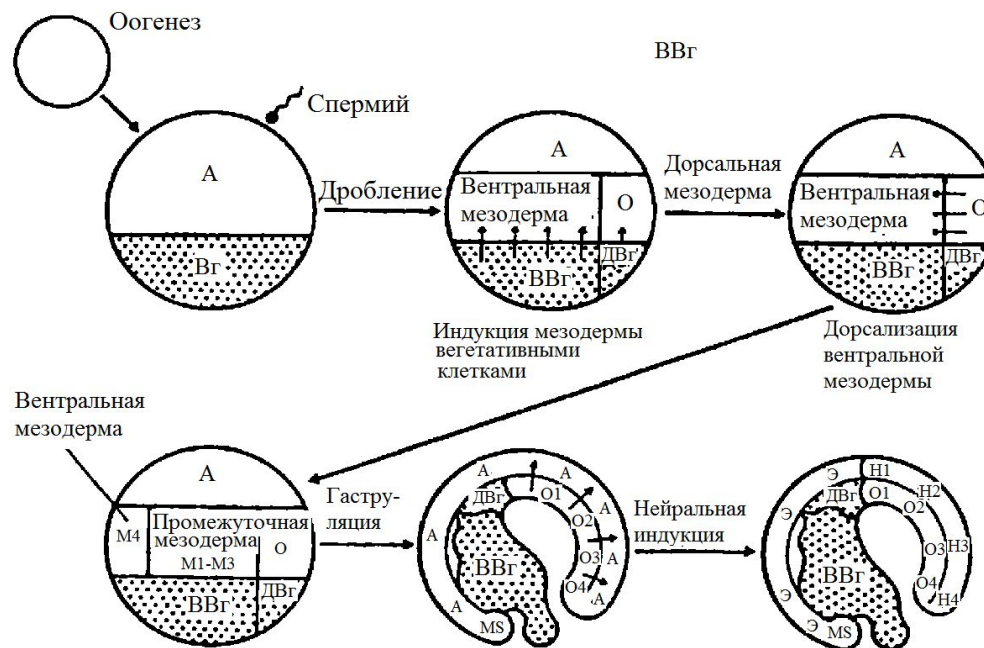
- **1. Индуктор (организатор) – тканевая закладка, которая выделяет индуцирующие агенты (низкомолекулярные белки), воздействующие на ткань - мишень (компетентную ткань)**
Индуцирующие агенты участвуют в активации синтеза специфических информационных РНК, необходимых для синтеза соответствующих структурных белков в ядрах клеток реагирующей системы
- **2. Компетентная ткань (реагирующая система) – тканевая закладка, которая подвергается действию индуктора и отвечает на него формообразовательным процессом**

Компетенция – это физиологическое состояние реагирующей системы, в котором она способна воспринимать воздействие индуктора и отвечать на него образованием соответствующих структур (система должна пройти определенные этапы развития, достигнуть определенный минимальный «порог массы», созреть на уровне изменения компетенции)

- **3. Взаимодействие индуктора и компетентной ткани** : проникновение индуцирующих агентов в компетентную ткань с помощью различных механизмов; строгое пространственно-временное соответствие физиологически активного состояния индуктора и реагирующей системы для достижения положительного эффекта индукции

Компоненты эмбриональной индукции

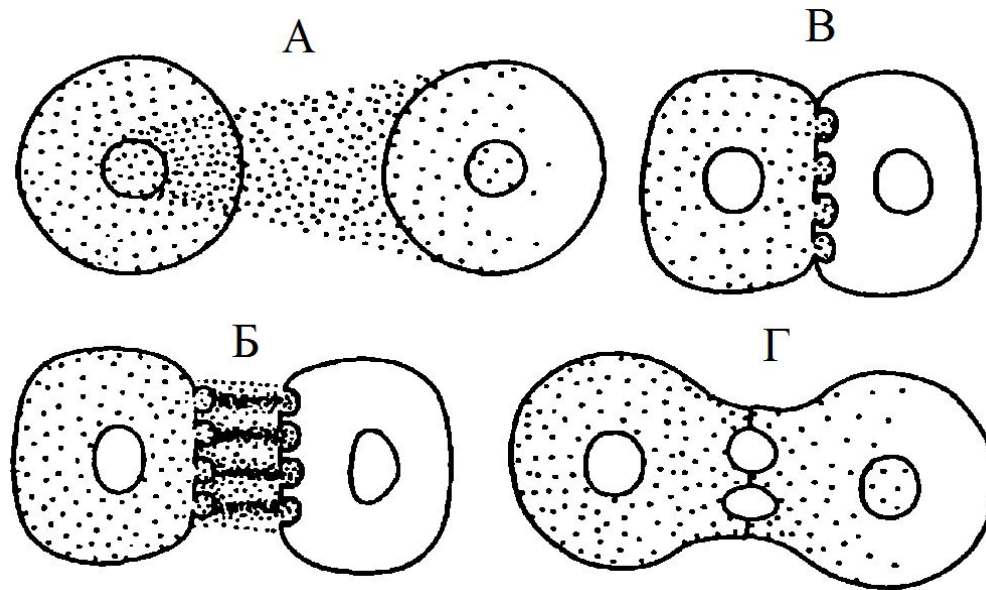
Три компонента эмбриональной индукции : **индуктор**, **компетентная ткань**, **взаимодействие индуктора и компетентной ткани**



Схема, иллюстрирующая индукционные взаимодействия в раннем разви-

тии *Xenopus* (по Smith et al., 1985)

Механизмы передачи ИНДУКЦИОННЫХ ВЛИЯНИЙ



(Lehtonen, цит. по: Михайлов, 1988).

А – диффузия; Б – взаимодействие молекул матрикса с комплементарными структурами мембран клеток-мишеней;
Б – взаимодействие между поверхностными мембранными структурами клеток ткани-индуктора и реагирующей ткани;
Г – взаимодействие через межклеточные соединения

Закономерности индукции



1. Каскадная смена индукторов
 - а) первичный,
 - б) вторичный,
 - в) третичный и т.д.
2. Переплетающиеся индукторы (сети индукторов)
3. Химическая природа индукторов
4. Специфичность индукторов
 - а) относительно специфичные
 - б) неспецифичные
5. Может быть представлен одной единственной клеткой

1. Определяет специфичность ответа при индукционных взаимодействиях
2. Ограничивает ответную реакцию на действие индуктора размером реагирующей области и стадией эмбрионального развития
3. Всегда группа клеток
4. Области и сроки компетенции различны у различных хордовых

Генетическая природа индуктора

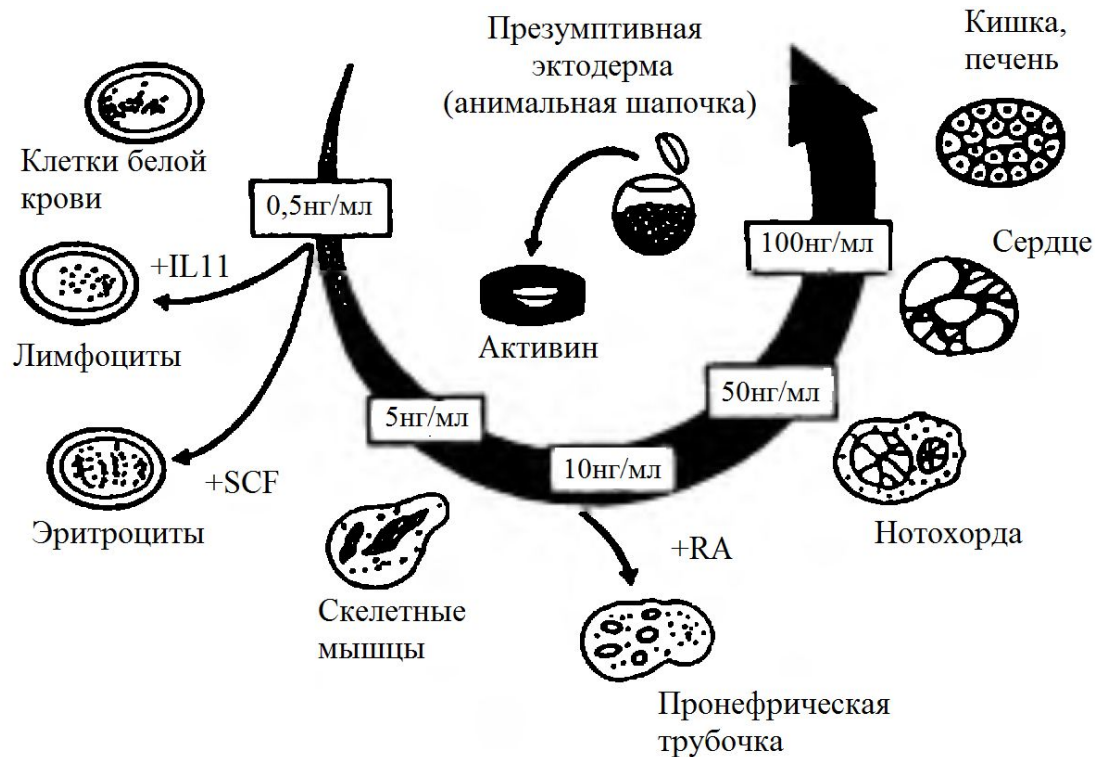
- Ген *gooseoid* (*gsc*) - первый клонированный специфический ген организатора (1991) : кодирует транскрипционный фактор и вызывает развитие вторичного зародыша
- Гены с аналогичным действием : *Xlim-1*, *HNFSfi*, *Xnot*, *Xanf-1*, *Otx-2*, *Siamois*, *Xtwn*, *bozozok* : кодируют транскрипционные факторы, под контролем которых находятся разнообразные гены, в том числе – гены секретлируемых белков (определяют способность хордомезодермы выступить в качестве организатора)
- Специфический ген организатора *gooseoid* экспрессируется не только у амфибий, но также на стадии гаструляции у рыб, птиц и млекопитающих

Мезодермальные индукторы

- **Белок Vgl** индуцирует дорсальную мезодерму
- **Белок активин – индуцирует** дорсальную мезодермальную ткань
- **Bone morphogenetic protein (BMP) – индуцирует образование** кости у эмбрионов *Xenopus*
- **Fibroblast growth factor (FGF) – индуцирует образование**

мезодермы в эксплантатах клеток анимального полюса

Индукующее действие активина



Контроль *in vitro* клеточной дифференцировки и органогенеза активинном и другими факторами (по: Asashima, 1998)

Нейральные индукторы

- **Noggin** – это основной нейроиндуцирующий агент
- **Notch** – ген (выделен у дрозофилы) кодирует трансмембранный белок, участвующий в определении судьбы клеток нейроэктодермы, в выборе ими нейрального или эпидермального пути развития.
- **Dorsalin** – ген- член семейства TGF-beta (выделен из спинного мозга цыпленка) транскрипты этого гена обнаруживаются при замыкании нервной пластинки в нервную трубку

Варианты эмбриональной индукции

- В процессе развития осуществляется цепь индукционных влияний
- **Первичная эмбриональная индукция:** воздействие индуктора на компетентную ткань (молекулярно-генетические механизмы универсальны и осуществляются как у позвоночных, так и беспозвоночных животных посредством продуктов сходных генетических систем)
- **Вторичная индукция** - способность клеток, дифференцирующихся под индуктивным воздействием, самим индуцировать дифференцировку новой группы клеток (осуществляется путем тканевых взаимодействий и обеспечивает дифференцировку тканей – тканевой уровень дифференцировки).
- Типы тканевых взаимодействий:
- – **инструктивный:** индуцирующая ткань инструктирует компетентную ткань относительно того, какой набор генов ей надо экспрессировать, при этом **тип образующейся ткани изменяется**
- – **разрешающий:** компетентная ткань готова к экспрессии и нужны только определенные условия, которые разрешают эту экспрессию, при этом **тип ткани не меняется**

Эмбриональная индукция широко распространена у всех хордовых и многих беспозвоночных животных

Варианты первичной эмбриональной индукции

- **архенцефалическая** – в результате нее образуются передний мозг, глаз, хрусталик;
- **дейтеренцефалическая** – средний мозг, задний мозг, слуховые пузырьки;
- **мезодермально-энтодермальная** – представлена тремя вариантами:
 - 1) **спино-каудальная** – спинной мозг, хвостовая хорда, сомиты;
 - 2) **туловищно-мезодермальная** – туловищная хорда, сомиты, почечные канальцы, мезотелий, кровяные островки;
 - 3) **энтодермальная** – глотка, пищевод, кишечник

Роль ключевых генов в развитии онтогенеза

- **Этапы развития онтогенеза определяются активностью «ключевого» гена** (Рэфф, Кофмэн, 1989; Wilkins, 2001).
- **Каскад активности «ключевых» генов, обеспечивающих функционирование этой цепи, называется «генетическим путем развития»**
- **Ключевые гены – это гомеобокс - содержащие гены** (наиболее известное семейство **НОХ-генов** было клонировано у *Drosophila melanogaster* в начале 80-х годов XX в.)
Ключевые гены содержат высоко консервативную нуклеотидную последовательность, и кодируют полипептид, являющийся транскрипционным фактором, способным связываться с ДНК (в области промотора) и, таким образом, регулировать активность других генов
- Все гомеобокс-содержащие гены **плейотропны на уровне одного организма**
- **Функциональная консервативность** ключевых генов **не высока**
- **Эволюция онтогенеза сводится, в первую очередь, к изменению набора ключевых генов** (например в результате дупликации) к появлению новых генетических путей развития (Гилберт, 1993)

Роль регуляторных генетических сетей в онтогенезе

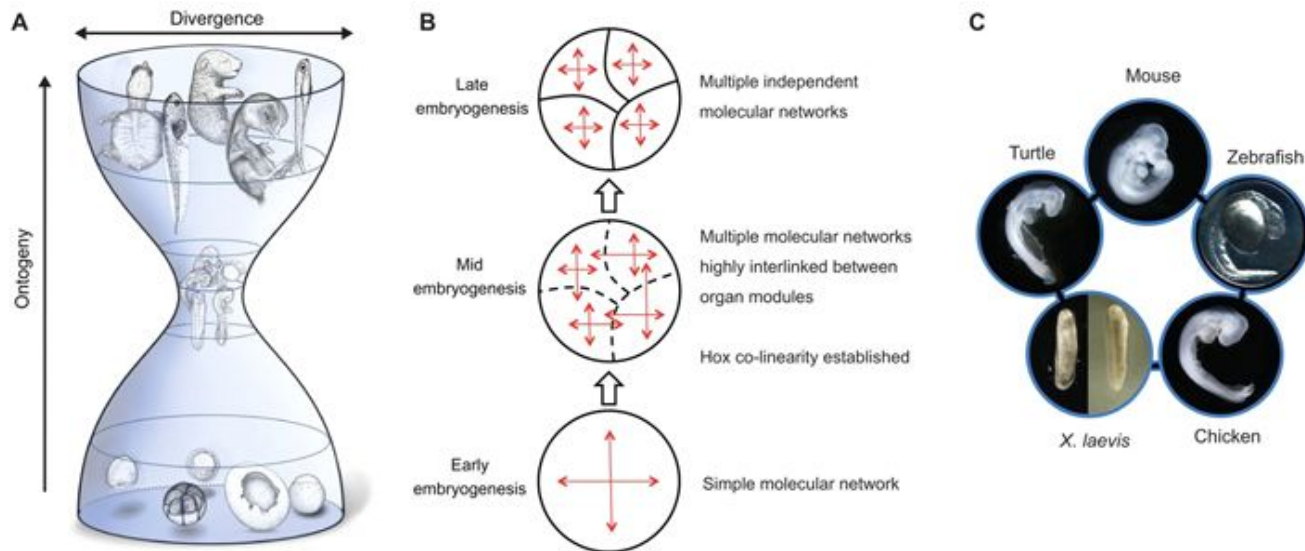
Изменяться может не только набор ключевых генов, но и особенности взаимодействия между продуктами этих генов, т. е. **конструкция регуляторных сетей**

- **Существование сложных и «избыточных» генетических сетей обеспечивает не только надежность, но и эволюцию генетических путей развития** — возможность смены отдельными генами функции, передачу функции от одного гена другому, вовлечение в сеть ранее незадействованных генов
- Благодаря множеству обратных связей, изменение каждого из компонентов генетической сети нежелательно — то есть **консервативность компонентов сетей и является результатом их длительной коэволюции**
В процессе эволюции идет преобразование регуляторных генетических сетей развития как целого, а ключевые гены путей развития – это кофакторы, модулирующие активность полигенных регуляторных сетей

Филотипическая стадия онтогенеза

- Эмбрионы хордовых животных сильнее всего похожи друг на друга на средних стадиях эмбрионального развития (филотипическая стадия)
- **В пределах подтипа позвоночных средние этапы эмбриогенеза сохраняют удивительное постоянство на протяжении сотен миллионов лет**
- **Филотипическая стадия** - этап развития онтогенеза, обладающий повышенной эволюционной консервативностью (мало меняется в ходе эволюции) по сравнению с более ранними и более поздними этапами эмбриогенеза
- На этой стадии формируются характерные для типа хордовых морфологические структуры (сомиты, спинная нервная трубка, хорда, жаберные щели), в совокупности формирующие то, что называют «планом строения» хордовых
- **Гены, работающие на средних стадиях развития, отличаются повышенной многофункциональностью:** многие из них выполняют разнообразные функции на разных стадиях развития и в разных частях организма
- Эти наблюдения отражены в модели «песочных часов развития»

Модель «песочных часов развития»



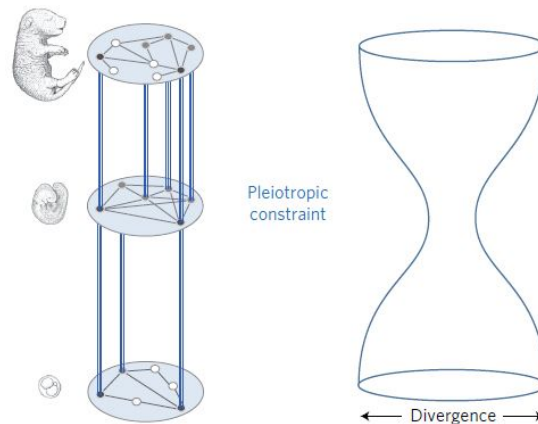
Китайские и японские исследователи измерили экспрессию всех генов на разных стадиях развития у восьми видов животных из трех подтипов хордовых (головохордовые, оболочники и позвоночные) с прочтенными геномами

Результаты:

- минимальное число генов находится на средних, самых консервативных стадиях развития
- гены, контролирующие средние стадии развития, характеризуются повышенной плейотропией (многофункциональностью) одна из причин консервативности
- множественность функций ограничивает эволюционную свободу гена: многофункциональный ген трудно изменить так, чтобы «подкрутить» только одну из его функций, не повредив остальные

-Таким образом, модель «песочных часов» подтвердилась для подтипа

Связь между плейотропией генов, работающих на средних стадиях эмбриогенеза, и «песочными часами развития»



Гены, работающие на многих стадиях (плейотропные), показаны *черными и серыми кружочками, соединенными вертикальными линиями*; *белые кружочки* — гены, работающие на немногих стадиях.

Средние стадии развития, когда работают в основном плейотропные гены, оказываются наиболее консервативными, потому что многофункциональность ограничивает эволюционную свободу генов (Pleiotropic constraint).

Общая биология БТ Простодушьева Т.

В.

Результаты эволюции онтогенеза

- **Эмбрионизация** – это путь развития, когда онтогенез проходит под защитой яйцевых оболочек, зародышевых оболочек или материнского организма; дольше изолирован от внешней среды, имеет меньшую сложность организации эмбриональных стадий
- **Автономизация** проявляется в возрастании независимости онтогенеза от внешних и внутренних воздействий, этот путь эволюции создает преемственность форм в эволюционном процессе Автономизация индивидуального развития обусловлена действием стабилизирующего отбора
- **Рационализация** заключается в усовершенствовании процесса с помощью его упрощения
- **Канализация онтогенеза** (И.И. Шмальгаузен, К. Уоддингтон и др.) естественный отбор главный действующий агент, который определяет возникновение «стандартного» фенотипа в самых разнообразных, колеблющихся условиях внутренней и внешней среды (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 2006).

- **Спасибо за
внимание!**