

## Тема 2.2. Онтогенез. Размножение.

**Индивидуальное развитие организма, или онтогенез,** - это совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента его зарождения до смерти. В онтогенезе происходит реализация наследственной информации, полученной организмом от родителей.

В онтогенезе выделяют два основных периода: **эмбриональный** и **постэмбриональный**. В эмбриональном периоде у животных формируется эмбрион, у которого закладываются основные системы органов. В постэмбриональном периоде завершаются формообразовательные процессы, происходит половое созревание, размножение, старение и смерть.

### **Эмбриональный период**

*Эмбриональный период* начинается с образования зиготы и заканчивается рождением или выходом из яйцевых или зародышевых оболочек молодой особи. Он состоит из трех этапов: дробления, гаструляции и органогенеза.

Начальный этап развития оплодотворенного яйца носит название *дробления*. Через несколько минут или несколько часов (у разных видов по-разному) после внедрения сперматозоида в яйцеклетку образовавшаяся зигота начинает делиться митозом на клетки, называемые *бластомерами*. Этот процесс получил название дробления, так как в ходе него число бластомеров увеличивается в геометрической прогрессии, но они не вырастают до размеров исходной клетки, а с каждым делением становятся мельче. Бластомеры, образующиеся при дроблении, представляют собой ранние зародышевые клетки. Во время дробления митозы следуют один за другим, и к концу периода весь зародыш практически не отличается по размерам от зиготы.

Тип дробления яйца зависит от количества желтка и характера его распределения. Различают *полное* и *неполное дробление*. В бедных желтком яйцах наблюдается равномерное дробление. Полному дроблению подвергаются зиготы ланцетника и млекопитающих, так как они содержат мало желтка, и он распределен относительно равномерно.

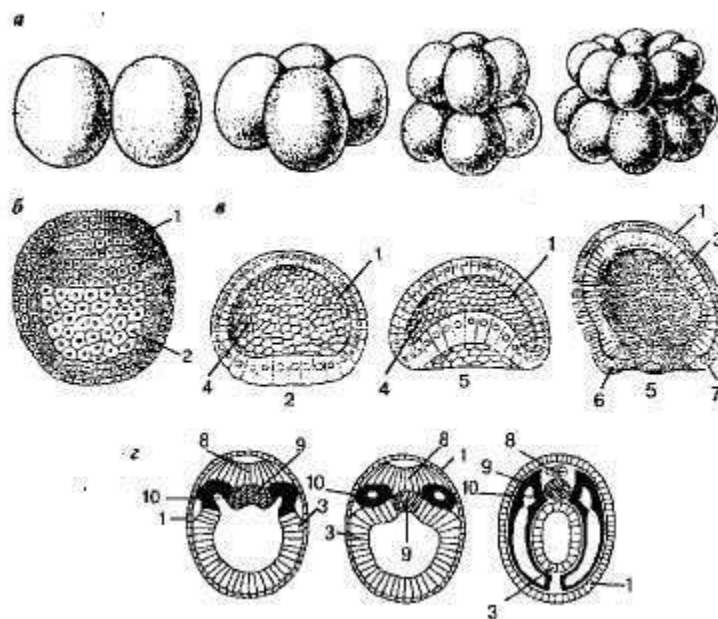
В яйцах, богатых желтком, дробление может быть полным (равномерным и неравномерным) и неполным. Бластомеры одного полюса из-за обилия желтка

всегда отстают в темпе дробления от бластомеров другого полюса. Полное, но неравномерное дробление характерно для амфибий. У рыб и птиц дробится лишь часть яйца, расположенная на одном из полюсов; происходит неполное дробление. Часть желтка остается вне бластомеров, которые располагаются на желтке в виде диска.

Рассмотрим более подробно дробление зиготы ланцетника. Дробление охватывает всю зиготу. Борозды первого и второго дробления проходят через полюса зиготы во взаимно перпендикулярных направлениях, в результате чего образуется зародыш, состоящий из четырех бластомеров (Рисунок 1).

Последующие дробления проходят попеременно в продольном и поперечном направлениях. На стадии 32 бластомеров зародыш напоминает ягоду шелковицы или малины. Он называется **морулой**.

При дальнейшем дроблении (примерно на стадии 128 бластомеров) зародыш расширяется, и клетки, располагаясь однослойно, образуют полый шар. Эта стадия называется **бластулой**. Стенка однослойного зародыша называется *бластодермой*, а находящаяся внутри полость — *бластоцелью* (*первичной полостью тела*).



**Рисунок 1.** Начальные стадии развития ланцетника: а — дробление (стадия двух, четырех, восьми, шестнадцати бластомеров); б — бластула; в — гастрюляция; г — схематический поперечный разрез через зародыш ланцетника: 1 — эктодерма; 2 — вегетативный полюс бластулы; 3 — энтодерма; 4 — бластоцель; 5 — рот гастрюлы (бластопор); 6,7 — спинная и брюшная губы

бластопора; 8 — образование нервной трубки; 9 — образование хорды; 10 — образование мезодермы.

Следующий этап эмбрионального развития — образование двуслойного зародыша - *гастроуляция*. После того как бластула ланцетника полностью сформировалась, дальнейшее дробление клеток особенно интенсивно происходит на одном из полюсов. Вследствие этого они как бы втягиваются (впячиваются) внутрь. В результате образуется двуслойный зародыш. На этой стадии зародыш похож на чашу и называется **гастроулой**. Наружный слой клеток гастроулы называется **эктодермой**, или *наружным зародышевым листком*, а внутренний слой, выстилающий полость гастроулы — гастральную полость (полость первичного кишечника), носит название **энтодермы**, или *внутреннего зародышевого листка*. Полость гастроулы, или первичный кишечник, превращается у большинства животных на дальнейших этапах развития в пищеварительный тракт и открывается наружу *первичным ртом*, или *бластопором*. У червей, моллюсков и членистоногих бластопор превращается в рот взрослого организма. Поэтому их называют *первичноротыми*. У иглокожих и хордовых рот прорывается на противоположной стороне, а бластопор превращается в заднепроходное отверстие. Их называют *вторичноротыми*.

На стадии двух зародышевых листков заканчивается развитие губок и кишечнополостных. У всех остальных животных образуется третий — средний зародышевый листок, расположенный между эктодермой и энтодермой. Он называется **мезодермой**.

После гастроуляции начинается следующий этап в развитии зародыша — дифференцировка зародышевых листков и закладка органов (*органогенез*). Вначале происходит формирование осевых органов — нервной системы, хорды и пищеварительной трубки. Стадия, на которой осуществляется закладка осевых органов, называется **нейрулой**.

Нервная система у позвоночных формируется из эктодермы в виде нервной трубки. У хордовых первоначально она имеет вид нервной пластинки. Эта пластинка растет интенсивнее всех остальных участков эктодермы и затем прогибается, образуя желобок. Края желобка смыкаются, возникает нервная трубка, которая тянется от переднего конца к заднему. На переднем конце трубки затем

формируется головной мозг. Одновременно с образованием нервной трубки происходит формирование хорды. Хордальный материал энтодермы выгибается, так что хорда выделяется из общей пластинки и превращается в обособленный тяж в виде сплошного цилиндра. Нервная трубка, кишечник и хорда образуют комплекс осевых органов зародыша, который определяет двустороннюю симметрию тела. Впоследствии хорда у позвоночных животных замещается позвоночником, и только у некоторых низших позвоночных ее остатки сохраняются между позвонками даже во взрослом состоянии.

Одновременно с образованием хорды происходит обособление третьего зародышевого листка - мезодермы. Способов образования мезодермы несколько. У ланцетника, например, мезодерма, как и все основные органы, образуется вследствие усиленного деления клеток с двух сторон первичной кишки. В результате образуются два энтодермальных кармана. Эти карманы увеличиваются, заполняя собой первичную полость тела, края их отрываются от энтодермы и смыкаются между собой, образуя две трубки, состоящие из отдельных сегментов, или *сомитов*. Это и есть третий зародышевый листок — *мезодерма*. В середине трубок находится *вторичная полость тела*, или *целом*.

Дальнейшая дифференцировка клеток каждого зародышевого листка приводит к образованию тканей (гистогенез) и формированию органов (органогенез). Кроме нервной системы из эктодермы развивается наружный покров кожи — эпидермис, и его производные (ногти, волосы, сальные и потовые железы), эпителий рта, носа, анального отверстия, выстилка прямой кишки, эмаль зубов, воспринимающие клетки органов слуха, обоняния, зрения и т. д. (Таблица 1).

Из энтодермы развиваются эпителиальные ткани, выстилающие пищевод, желудок, кишечник, дыхательные пути, легкие или жабры, печень, поджелудочную железу, эпителий желчного и мочевого пузыря, мочеиспускательного канала, щитовидную и околощитовидную железы.

Производными мезодермы являются соединительнотканная основа кожи (дерма), вся собственно соединительная ткань, кости скелета, хрящи, кровеносная и лимфатическая системы, дентин зубов, брыжейка, почки, половые железы, мускулатура.

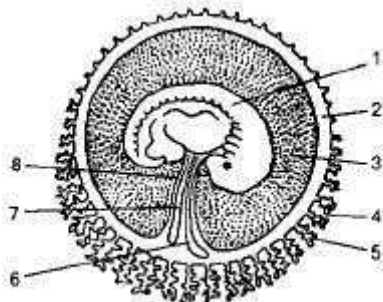
Зародыш животных развивается как единый организм, в котором все клетки, ткани и органы находятся в тесном взаимодействии. При этом один зачаток оказывает влияние на другой, в значительной мере определяя путь его развития. Кроме того, на темпы роста и развития зародыша оказывают влияние внешние и внутренние условия.

### **Зародышевые оболочки**

Эмбриональное развитие организмов протекает по-разному у разных типов животных, но во всех случаях необходимая связь зародыша со средой обеспечивается специальными внезародышевыми органами, функционирующими временно и называемыми *провизорными*. Примерами таких временных органов являются *желточный мешок* у личинок рыб, *плацента* у млекопитающих.

Развитие зародышей высших позвоночных животных, в том числе и человека, на ранних стадиях развития весьма похоже на развитие ланцетника, но у них, уже начиная со стадии бластулы, наблюдается появление специальных зародышевых органов — дополнительных зародышевых оболочек (хориона, амниона и аллантоиса), обеспечивающих защиту развивающегося зародыша от высыхания и различного рода воздействий среды.

Наружная часть сферического образования, развивающегося вокруг бластулы, называется *хорионом* (Рисунок 2). Эта оболочка покрыта ворсинками. У плацентарных млекопитающих хорион вместе со слизистой оболочкой матки образует *детское место*, или *плаценту*, обеспечивающую связь плода с материнским организмом.



**Рисунок 2.** Схема зародышевых оболочек: 1 — зародыш; 2 — амнион и его полость (3), заполненная амниотической жидкостью; 4 — хорион с ворсинками, образующими детское место (5); 6 — пупочный или желточный пузырь; 7 — аллантоис; 8 — пуповина.

Второй зародышевой оболочкой является *амнион* (лат. *amnion* — околозародышевый пузырь). Амнион зародыша заполнен жидкостью. Амниотическая жидкость — водный раствор белков, сахаров, минеральных солей, содержащий также гормоны. Количество этой жидкости у шестимесячного зародыша человека достигает 2 л, а к моменту родов — 1 л. Стенка амниотической оболочки — производное экто- и мезодермы.

*Аллантоис* (лат. *alios* — колбаса, *oidos* — вид) — третья зародышевая оболочка. Это зачаток мочевого мешка. Появляясь в виде небольшого мешковидного выроста на брюшной стенке задней кишки, он выходит через пупочное отверстие и очень быстро разрастается и охватывает амнион и желточный мешок. У различных позвоночных животных его функции различны. У пресмыкающихся и птиц в нем накапливаются продукты жизнедеятельности зародыша до вылупливания из яйца. У зародыша человека он не достигает больших размеров и исчезает на третьем месяце эмбрионального развития.

### **Постэмбриональное развитие**

Органогенез завершается в основном к концу эмбрионального периода развития. Однако дифференцировка и усложнение органов продолжается и в постэмбриональном периоде.

После рождения или выхода из яйцевых оболочек наступает *постэмбриональный*, или *послезародышевый*, период онтогенеза. В постэмбриональном развитии можно выделить следующие периоды.

**I. Ювенильный период** (до полового созревания). Он протекает в зависимости от типа онтогенеза. В этом периоде различают *прямое* и *непрямое* развитие. Прямое развитие характерно для организмов с неличиным и внутриутробным типом развития, непрямое — для организмов с личиночным типом развития.

При **прямом развитии** рождающийся организм имеет все органы, свойственные взрослому животному. Прямое (неличиное) развитие характерно для рыб, пресмыкающихся и птиц, а также беспозвоночных, яйца которых богаты желтком, т. е. питательным материалом, достаточным для завершения онтогенеза. Прямое развитие осуществляется у высших млекопитающих (внутриутробный тип развития) и происходит не за счет питательных веществ яйцеклетки, а благодаря

поступлению их из материнского организма. В связи с этим из тканей матери и зародыша образуются сложные провизорные органы, в первую очередь плацента.

Многим видам животных присуще **непрямое развитие** (развитие с превращением — метаморфозом). В этом случае эмбриональное развитие приводит к образованию *личинки*, которая значительно отличается по внешнему и внутреннему строению от взрослого организма, а затем *куколки*. Куколка, как правило, неподвижна, она не питается. Из нее развивается полностью сформировавшееся взрослое насекомое. В этом случае говорят о *полном превращении* (бабочки, мухи, комары, стрекозы). У насекомых с *неполным превращением* происходит постепенное изменение личинки, сходной со взрослым организмом, сопровождающееся линьками и увеличением размеров; стадия куколки отсутствует (кузнечик, саранча, клопы, вши, стрекозы).

В подтипе позвоночных животных развитие с метаморфозом свойственно рыбам и амфибиям. Например, у лягушки из икринки развивается личинка (головастик), которая по строению, образу жизни и среде обитания резко отличается от взрослых животных. Так, у головастика имеются жабры, орган боковой линии, хвост, двухкамерное сердце, один, как у рыб, круг кровообращения. По достижении личинкой определенного уровня развития происходит ее метаморфоз, в процессе которого вырабатываются признаки взрослого организма. Так головастик превращается в лягушку. Наличие личиночной стадии в развитии земноводных обеспечивает им возможность жить в разной среде и использовать разные источники пищи: головастик живет в воде и питается растительной пищей, а лягушка ведет в основном наземный образ жизни и питается животной пищей. Такое явление наблюдается у многих насекомых. Смена среды обитания и, как следствие, смена образа жизни животного при переходе его от личиночной стадии к взрослому организму снижает интенсивность борьбы за существование внутри вида. Кроме того, у некоторых прикрепленных, малоподвижных или паразитических животных свободноплавающая личинка способствует расселению вида, расширению его ареала.

Переход функциональных систем на режим взрослого организма характеризуется интенсивным ростом органов и частей организма, установлением

соответствующих пропорций тела. Выделяют **два типа роста организма** в процессе индивидуального развития:

1. *Ограниченный*, или *определённый*. Рост приурочен к определённым стадиям онтогенеза. Например, насекомые растут только в короткий период линек. У человека рост уже прекращается в возрасте около 15 лет. В период полового созревания наблюдается пубертатный скачок роста.

2. *Неограниченный*, или *неопределённый*. Такой тип роста наблюдается, например, у рыб, которые растут на протяжении всей жизни.

Рост, с одной стороны, контролируется генетически, а с другой, – зависит от условий, в которых протекает развитие.

**II. Зрелый, или пубертатный, период.** Характеризуется наибольшей самостоятельной активностью организма в окружающей среде.

**III. Период старости.** Старение – общебиологическая закономерность, свойственная всем живым организмам. Состояние старости в биологическом понимании достигается благодаря изменениям, составляющим содержание процесса старения. Эти изменения распространяются на все функциональные системы и обнаруживаются на любом структурно-функциональном уровне организации – будь то молекулярный, клеточный, тканевый, органнй и организменный. Таким образом, биологический смысл старения заключается в том, что он делает неизбежной смерть. Смерть представляет собой универсальный механизм ограничения определённым пределом участия многоклеточных организмов в репродукции себе подобных. Без смерти не было бы смены поколений – одной из главных предпосылок эволюционного процесса.

### **Регенерация**

Структуры организма образуются не только во время эмбриогенеза и роста организма, но и взамен утраченных участков тела. Регенерация – способность живых организмов со временем восстанавливать повреждённые ткани, а иногда и целые потерянные органы. Различают физиологическую и репаративную регенерацию.

**Физиологическая регенерация** – это процессы обновления функционирующих тканей и органов. Например, замена слущивающихся



поверхностных слоёв кожи новыми, регенерация эпителия матки в связи с менструациями, смена перьев или шерстяного покрова.

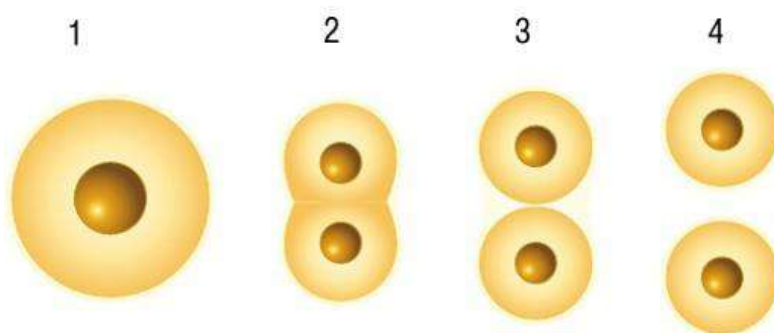
**Репаративная регенерация** – процессы восстановления частей тела, происходящие после различного рода повреждений. Например, восстановление органа на месте повреждённого, образование рубца на месте кожной раны.

### **Размножение живых организмов**

Способность к размножению, то есть к воспроизведению себе подобных, — одно из самых характерных свойств живых организмов, будь то вирусы, бактерии, животные или растения. Размножение обеспечивает непрерывность жизни и преемственность свойств в ряду поколений. В основе размножения лежит процесс деления клетки. На сроки и интенсивность размножения разных видов влияют условия внешней среды, а у высших животных размножение находится под контролем нервной системы.

### **Формы размножения**

Формы размножения чрезвычайно разнообразны. Одноклеточные организмы делятся путем клеточного деления — **митоза**, в результате него из одной клетки образуются две точно такие же. У высокоорганизованных животных размножение сопровождается сложной перестройкой работы организма, ритуалами ухаживания, гнездостроения и т. д. При всем разнообразии способы размножения можно разделить на 2 основных типа: **бесполое и половое размножение**.

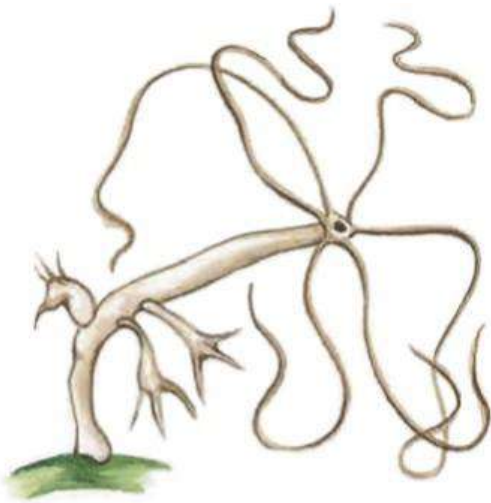


В процессе митоза в исходной клетке (1) происходит удвоение количества хромосом, они расходятся к полюсам клетки, ядро делится, появляются две

клеточные структуры с общей оболочкой (2); между ними образуется перетяжка (3), и клетка делится надвое (4)

В бесполом размножении участвует только одна особь, а в половом — две особи, при этом каждая из них производит половые клетки — гаметы. Образованию гамет предшествует особое деление клетки с уменьшением числа хромосом — мейоз, в результате каждая гамета содержит половинный набор хромосом. Гаметы сливаются, образуя оплодотворенную половую клетку — диплоидную зиготу, дающую начало новому организму.

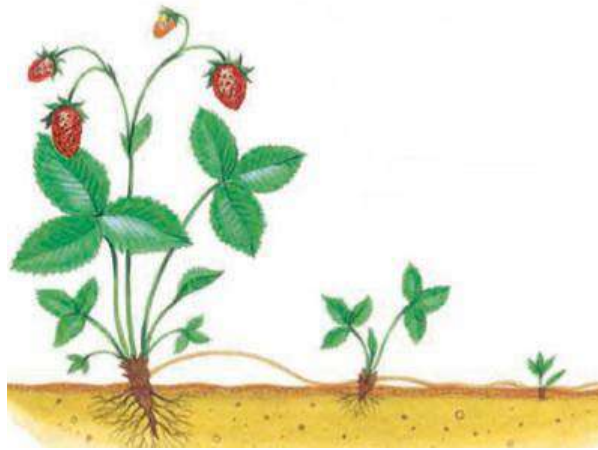
### **Бесполое**



В ходе почкования новые особи растут на теле гидры, а затем отделяются от него

Самый древний способ размножения — бесполой. Он до сих пор широко распространен в природе. Деление клетки одноклеточного организма надвое, почкование — это способы бесполого размножения. Грибы, водоросли, мхи, плауны, папоротники, бактерии, некоторые простейшие образуют защищенные оболочкой споры (специализированные клетки бесполого размножения).

Для многих растений характерен вегетативный способ размножения — то есть размножение с помощью вегетативных органов (корневища, стебля, листа) или их частей. Размножение с помощью луковиц и клубней, являющихся видоизмененными побегами, — тоже вегетативный способ размножения.

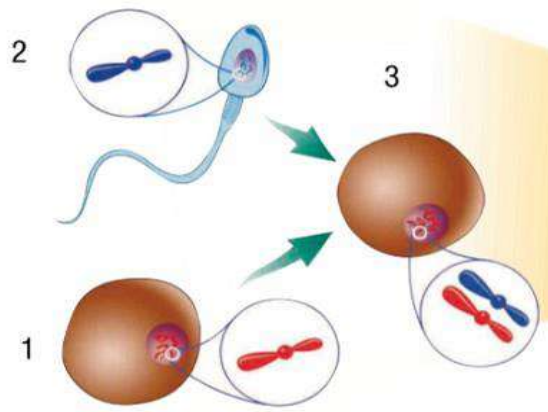


Клубника размножается вегетативным путем, формируя новые растения на усиках стебля

### **Половое**

Половое размножение возникло позже бесполого, но оно существует даже у простейших и водорослей, а чем сложнее устроен организм, тем большую роль половое размножение играет в его жизни, и тем совершеннее его способы.

В простейшем случае сливаются 2 внешне одинаковые гаметы. Однако в процессе эволюции одни гаметы стали крупными, с большим запасом питательных веществ (это женские гаметы, или **яйцеклетки**), а другие — мелкими и зачастую подвижными (это мужские половые клетки, или **спермии**). Количество яйцеклеток невелико, а спермиев образуется много, так как большая часть их погибнет, не достигнув яйцеклетки. Возникают и сложные генеративные органы (у растений — цветок, у животных — гонады), которые продуцируют половые клетки и обеспечивают эффективный способ оплодотворения. У многих животных оплодотворение происходит во внешней среде. Такое оплодотворение называется *внешним*, а если оно происходит в половых путях самки, его называют *внутренним*. Для осуществления такого оплодотворения нужны особые органы.



У человека материнская яйцеклетка (1) и отцовский сперматозоид (2) объединяют свои хромосомы в оплодотворенной клетке — зиготе (3), дающей начало новому организму

*Какие же выгоды сулит половое размножение?* При бесполом размножении потомки имеют тот же набор генетической информации (генов), что и родительская особь, являясь ее точной копией. А при половом размножении потомки несут в себе гены двух особей в самых разнообразных сочетаниях, и это создает широчайшие возможности для естественного отбора - движущей силы эволюции.

Очень часто оба способа размножения удачно дополняют друг друга, а у ряда организмов (черви, ракообразные, насекомые) регулярная смена полового и бесполого поколений является неотъемлемой частью жизненного цикла. Это обеспечивает им жизнь в изменяющихся условиях и позволяет максимально увеличить количество рождающихся особей.