

**«ОНТОГЕНЕЗ КАК ПРОЦЕСС
РЕАЛИЗАЦИИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ
ИНФОРМАЦИИ С ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИМИ
ФАКТОРАМИ.
ПРИНЦИПЫ И МЕХАНИЗМЫ
КЛЕТОЧНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ОНТОГЕНЕЗА»**

**ЛЕКЦИЯ 3.
СТОМАТОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

Составитель: к.б.н., доцент Лазуткина Е.А.

План лекции:

1. Общие закономерности онтогенеза многоклеточных. Способы размножения на организменном уровне: биологическая сущность, цитологические основы.
2. Преформизм и эпигенез. Эпигенетическое наследование.
3. Периодизация онтогенеза. Современные представления о механизмах эмбрионального развития.
4. Контроль развития

1. Общие закономерности онтогенеза многоклеточных. Способы размножения на организменном уровне: биологическая сущность, цитологические основы.

Онтогенетический (организменный) уровень

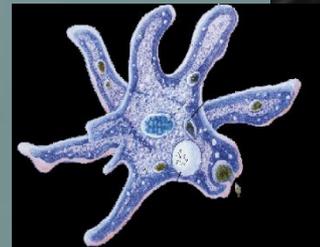
Представлен одно- и многоклеточными организмами
растительной и животной природы.



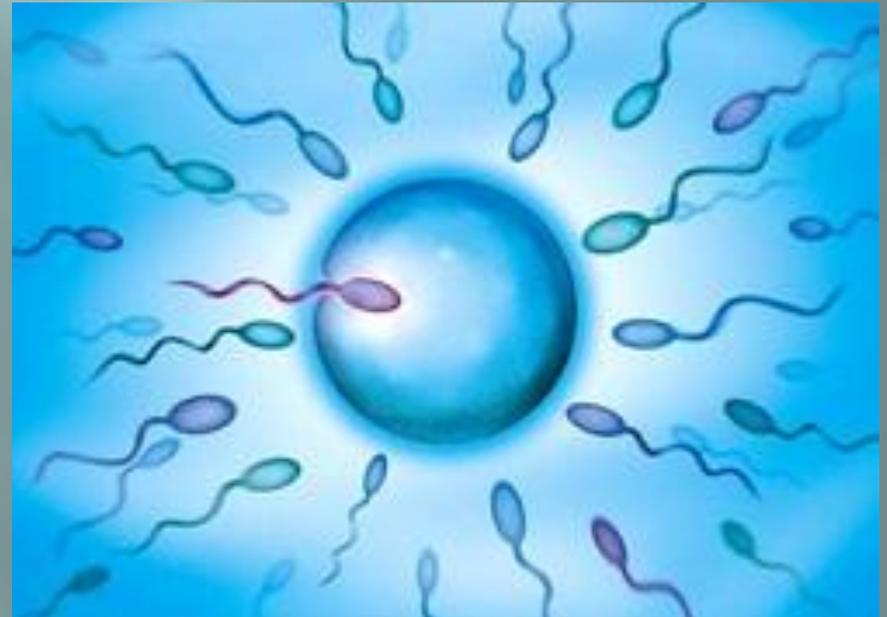
На организменном уровне обнаруживается
труднообозримое многообразие форм!

Элементарной единицей организменного
уровня является особь

Элементарное явление – изменения в
онтогенезе в определенных условиях
среды



Онтогенез (греч. *ontos* — существо, *genesis* — развитие) — это индивидуальное развитие особи, начинающееся с образования давших ей начало половых клеток и заканчивающееся смертью, или, если одноклеточный организм, с деления материнской клетки и до гибели или следующего деления.



ОНТОГЕНЕЗ ХАРАКТЕРИЗУЕТСЯ:

- 1. реализацией наследственной информации на всех стадиях существования в определенных условиях внешней среды.
- 2. в процессе онтогенеза происходит рост, дифференцировка и интеграция частей развивающегося организма.
- 3. проявляется закономерная смена фенотипов, свойственных данному виду, например: гусеница-бабочка; птицы: птенцы и взрослые.

Под **размножением** понимается способность организмов производить себе подобных.



Биологическая роль размножения:

1. обеспечивает смену поколений,
2. сохраняются во времени биологические виды и жизнь как таковая,
3. поддерживается достаточный уровень внутривидовой изменчивости,
4. решаются также задачи увеличения числа особей,
5. сохраняются складывающихся в эволюции типы структурно-физиологической организации

Различают два способа размножения:

бесполое

и половое.



В основе классификации способов размножения лежит тип деления клеток:

митотический (бесполое),

мейотический (половое).

Характеристика бесполого размножения:

1. начало новому организму дает один родительский организм, потомство является точной генетической копией родителя;

2. половой процесс отсутствует и отсутствует обмен генетической информацией;

3. отсутствуют специальные половые клетки;

4. клеточным материалом для развития потомка служат:

а). несколько соматических клеток многоклеточного родителя,

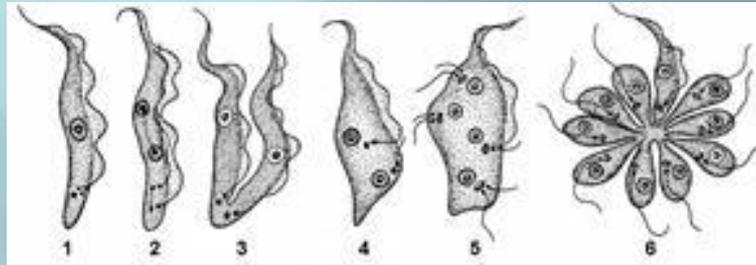
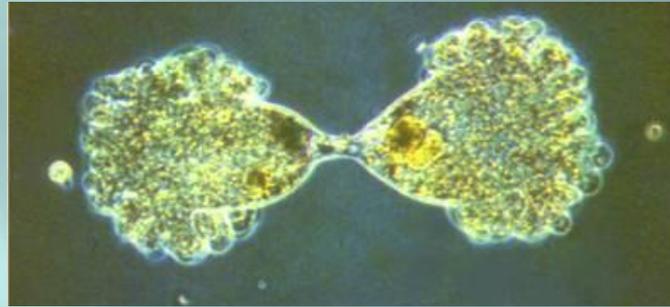
б). целый организм, если это простейшие;

5. основным клеточным механизмом образования потомка является митоз;

- из одной клетки образуется идентичное потомство, которое называется клон;
- источник изменчивости клона – случайные мутации;
- бесполое размножение поддерживает и усиливает влияние стабилизирующей формы естественного отбора, способствует поддержанию наибольшей приспособленности организмов к слабо изменяющимся условиям обитания.

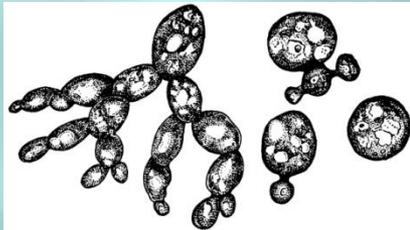
Формы бесполого размножения у одноклеточных

1. бинарное деление

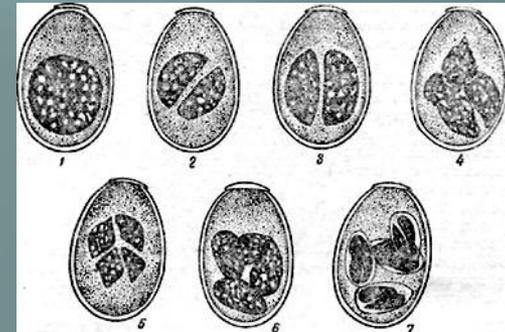


и
деление

3. почкование



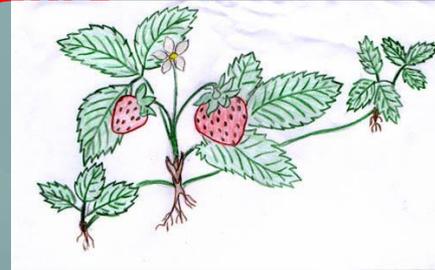
4. спорогония



5. Другие формы встречаются редко

Формы бесполого размножения у многоклеточных

1. вегетативное размножение



2. почкование



3. спорообразование



4. фрагментация

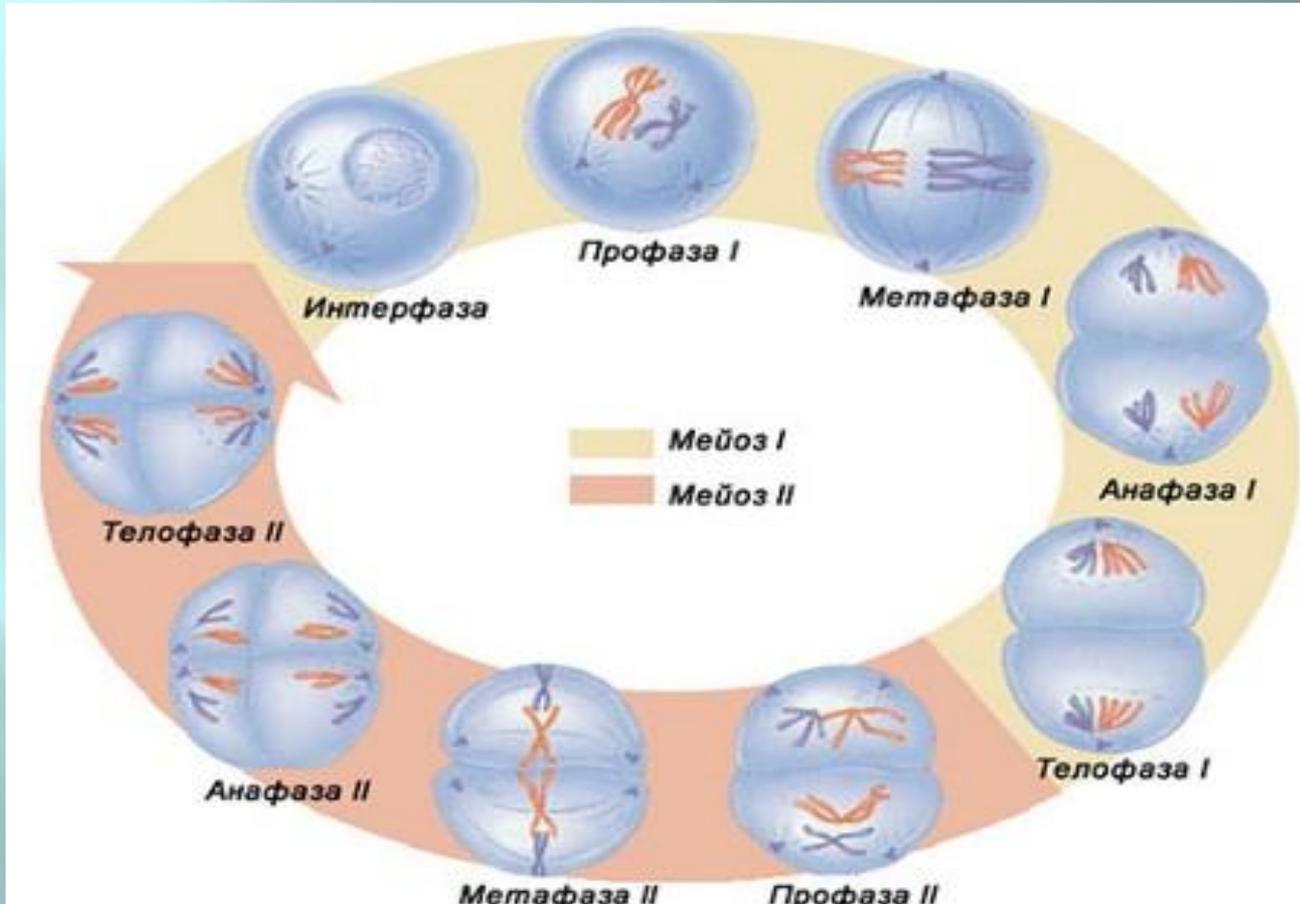
5. полиэмбриония



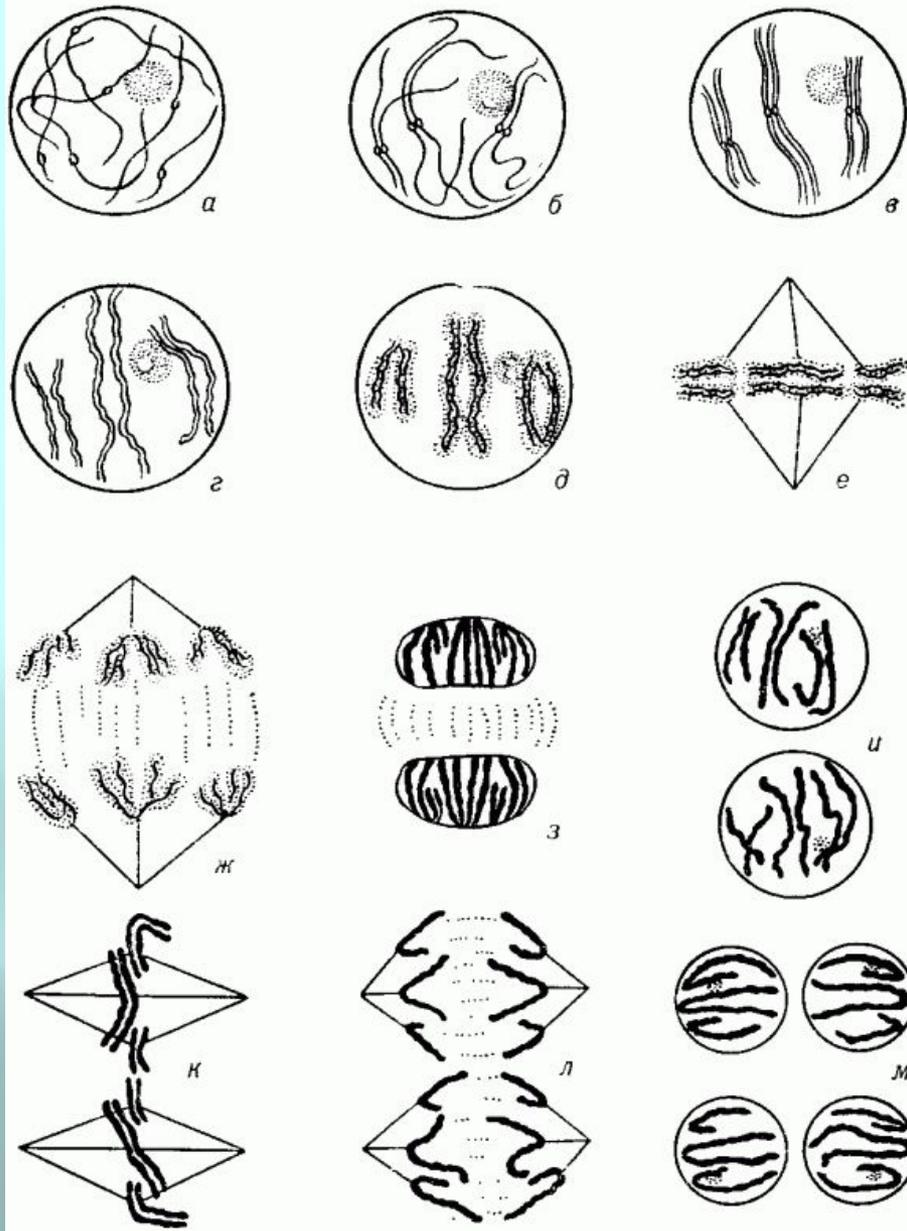
Половое размножение - это процесс объединения в наследственном материале для развития потомка генетической информации от двух разных источников - родителей.

1. в основе полового размножения лежит половой процесс
2. происходит с участием специализированных клеток - гамет с гаплоидным набором хромосом;
3. родитель представлен в потомке исходно одной клеткой;
4. требуется встреча обычно двух особей разного пола;
5. потомство генетически отлично от обоих родителей, с новыми комбинациями признаков;
6. способствует движущей форме естественного отбора.
7. основным клеточным механизмом образования потомка является особая форма деления клеток - мейоз.

Мейоз



Общая схема последовательных стадий мейоза



а - лептотена; б - зиготена; в - пахитена; г - диплотена; д - диакинез; е - метафаза I; ж - анафаза I; з - телофаза I; и - интеркинез; к - метафаза II; л - анафаза II; м - телофаза II.

(Биологический энциклопедический словарь, 1986.)

http://dic.academic.ru/dic.nsf/dic_biology/3213/%D0%9C%D0%95%D0%99%D0%9E%D0%97

Биологическое значение мейоза

1. Обеспечивает **генетическую изменчивость**, ее комбинативную форму.
2. Способствует **формированию гаплоидных клеток**, что важно при **половом размножении**, так как в зиготе **вновь восстанавливается диплоидный набор**, свойственный данному виду.
3. Поддерживает **генетический критерий вида**.

Сравнение митоза и мейоза

МИТОЗ



Somatic cell (2n)

DNA replication



Mitotic apparatus



Cell division



Daughter cells (2n)



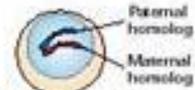
Daughter cells (2n)

репликация
ДНК

Деление
клетки

Дочерние клетки
(2n)

МЕЙОЗ



Premeiotic germ cell (2n)

DNA replication



Homologous chromosomes align

Synapsis of homologs



кроссинговер

Cell division I



Первое
мейотическое
деление клетки



Cell division II



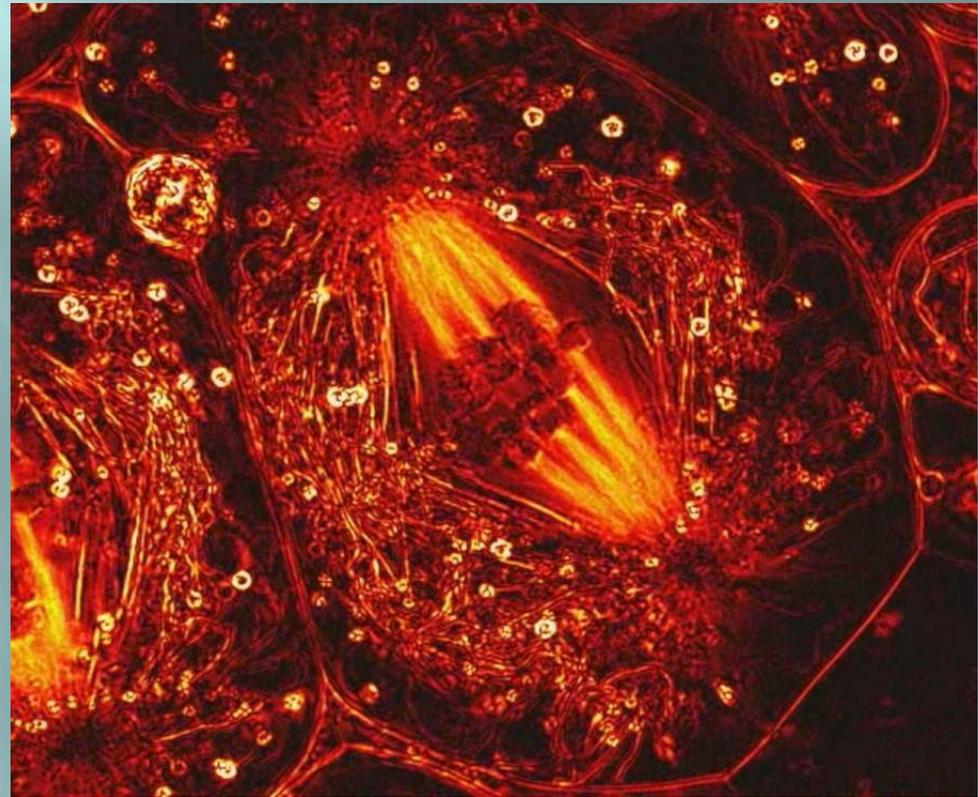
Второе
мейотическое
деление клетки

Гаметы (1n)

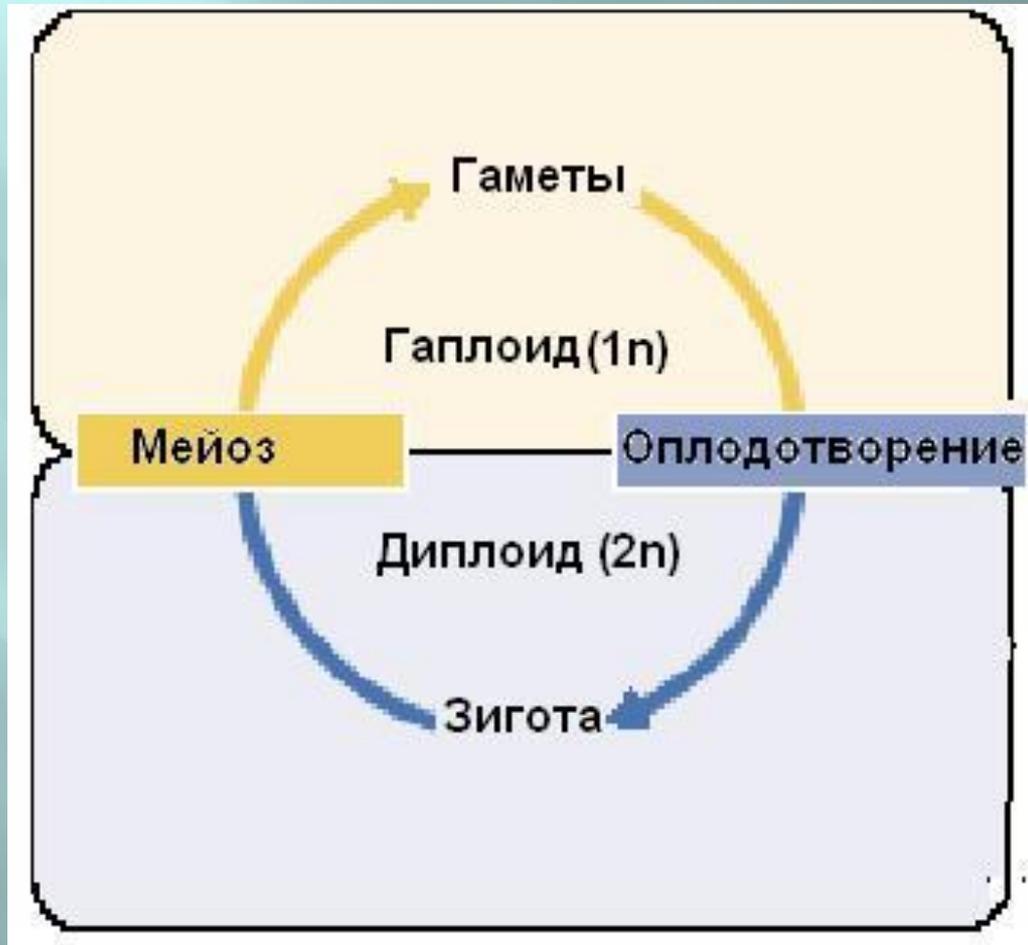


Гаметы (1n)

Различные стадии мейоза
находятся под генетическим контролем!



В жизненном цикле организмов происходит смена гаплоидных и диплоидных стадий



Значение полового размножения:

обеспечивает значительное генетическое разнообразие. В результате достигается:

1. генотипическая и фенотипическая изменчивость потомства;
2. достигаются большие эволюционные и экологические (расселение в разные среды) возможности.

Эволюционное значение - разнообразие потомства - материал для естественного отбора.

В основе полового размножения многоклеточных лежит **гаметическая копуляция** – слияние гамет.



Гаметы - это высокодифференцированные уникальные клетки, специализированные к обеспечению генеративной функции.



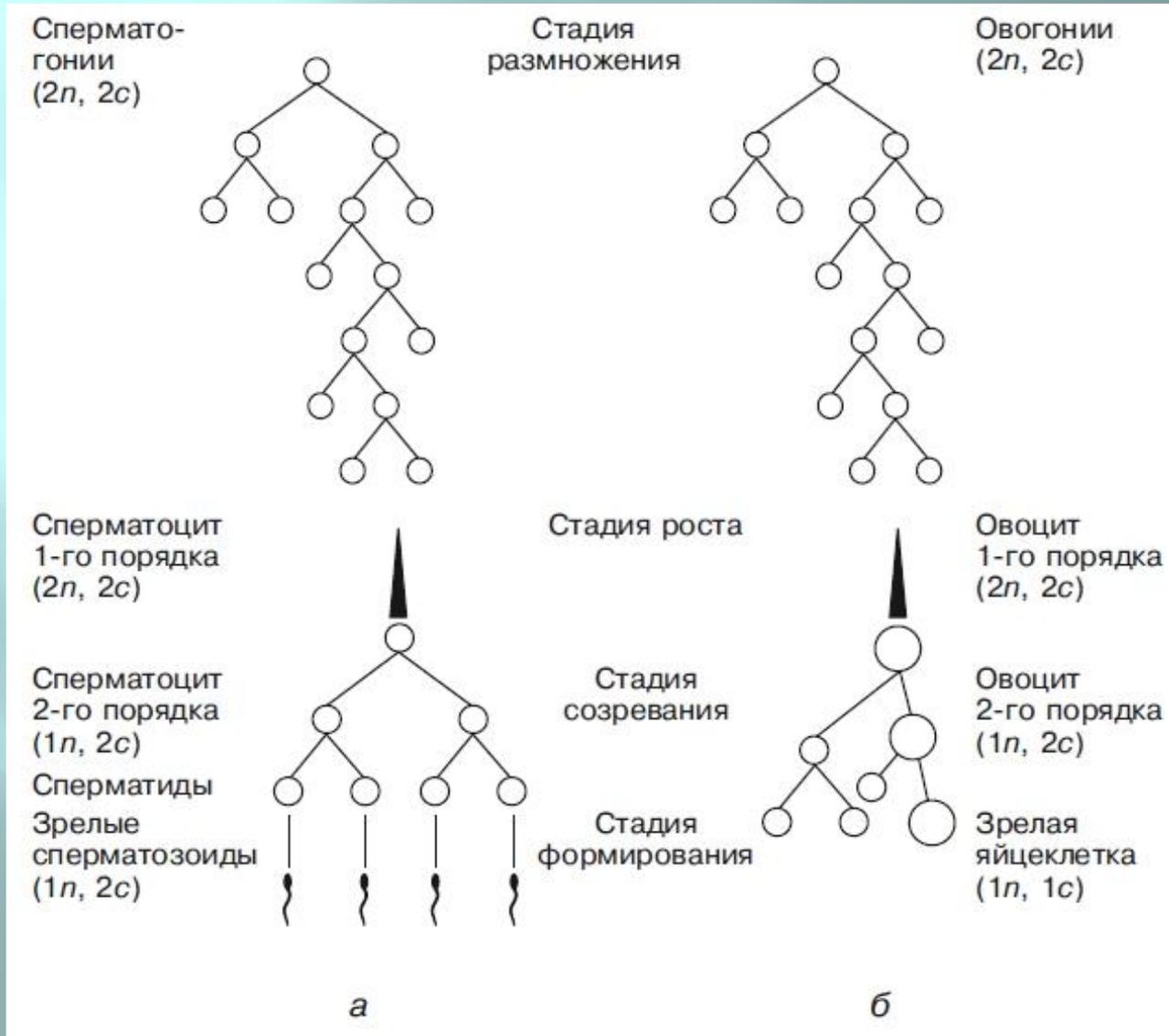
Процесс формирования половых клеток (гамет) известен под общим названием **гаметогенеза**.

У многоклеточных развитие гамет происходит в половых железах — **гонадах** (гр. gone — семя).

Различают два типа половых клеток мужские (сперматозоиды) и женские (яйцеклетки).

Сперматозоиды развиваются в семенниках, яйцеклетки - в яичниках.

Схема гаметогенеза: а — сперматогенез; б — овогенез



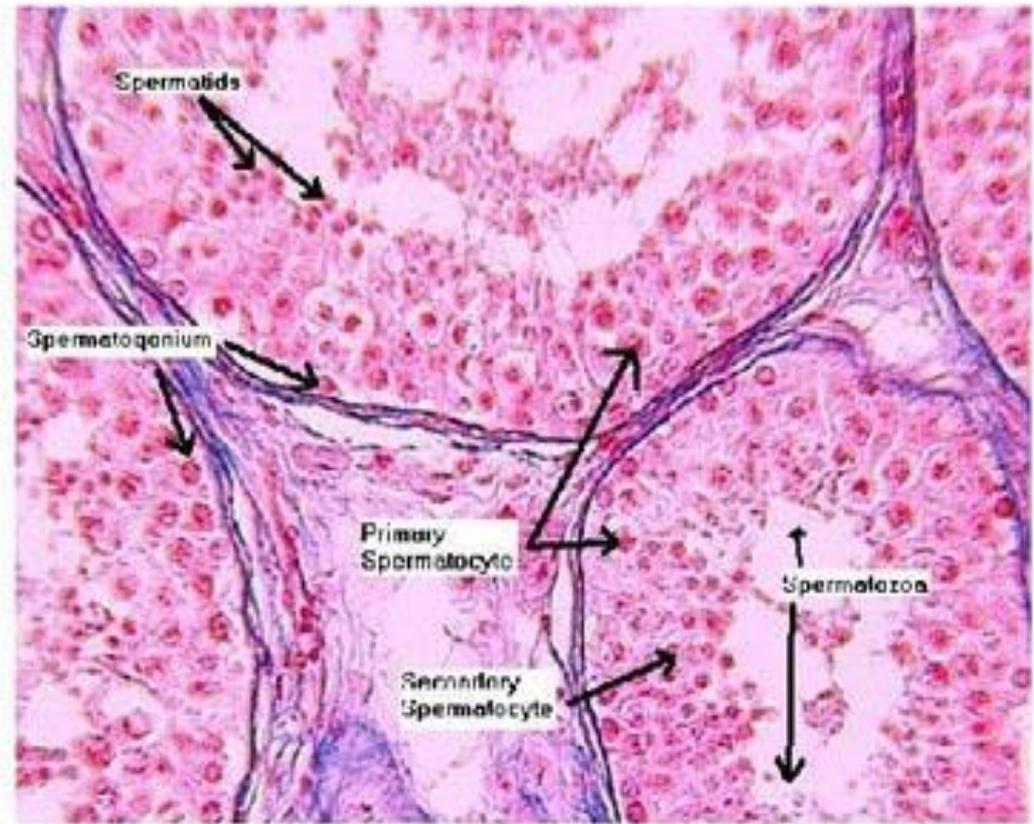
Митоз

Интерфаза

Мейоз 1

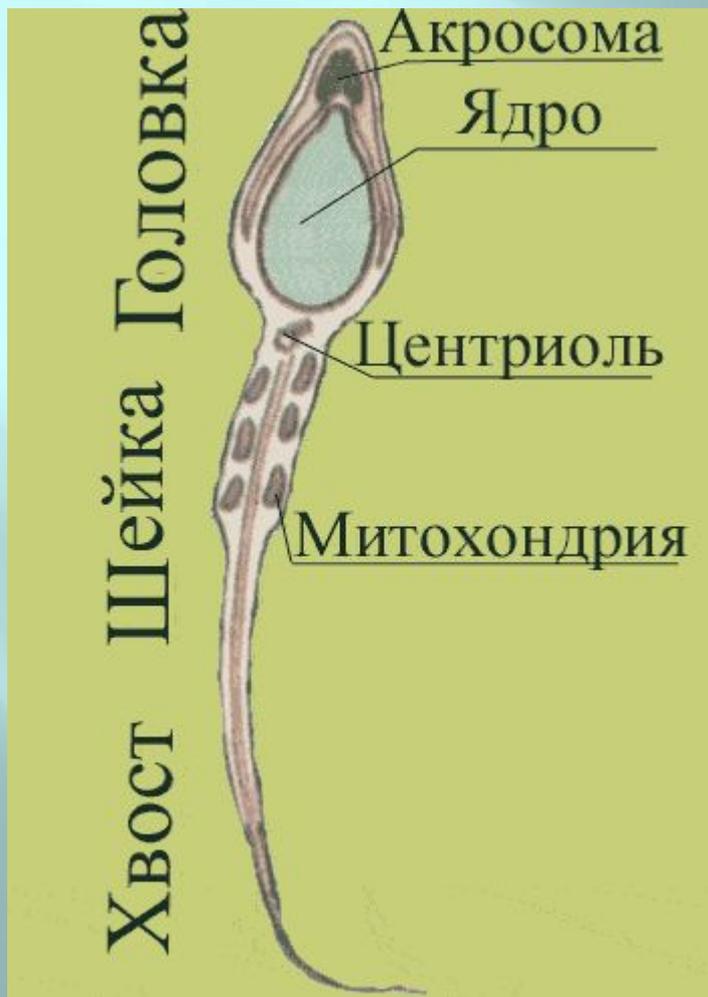
Мейоз 2

Созревание спермиев происходит в семенных канальцах тестикул

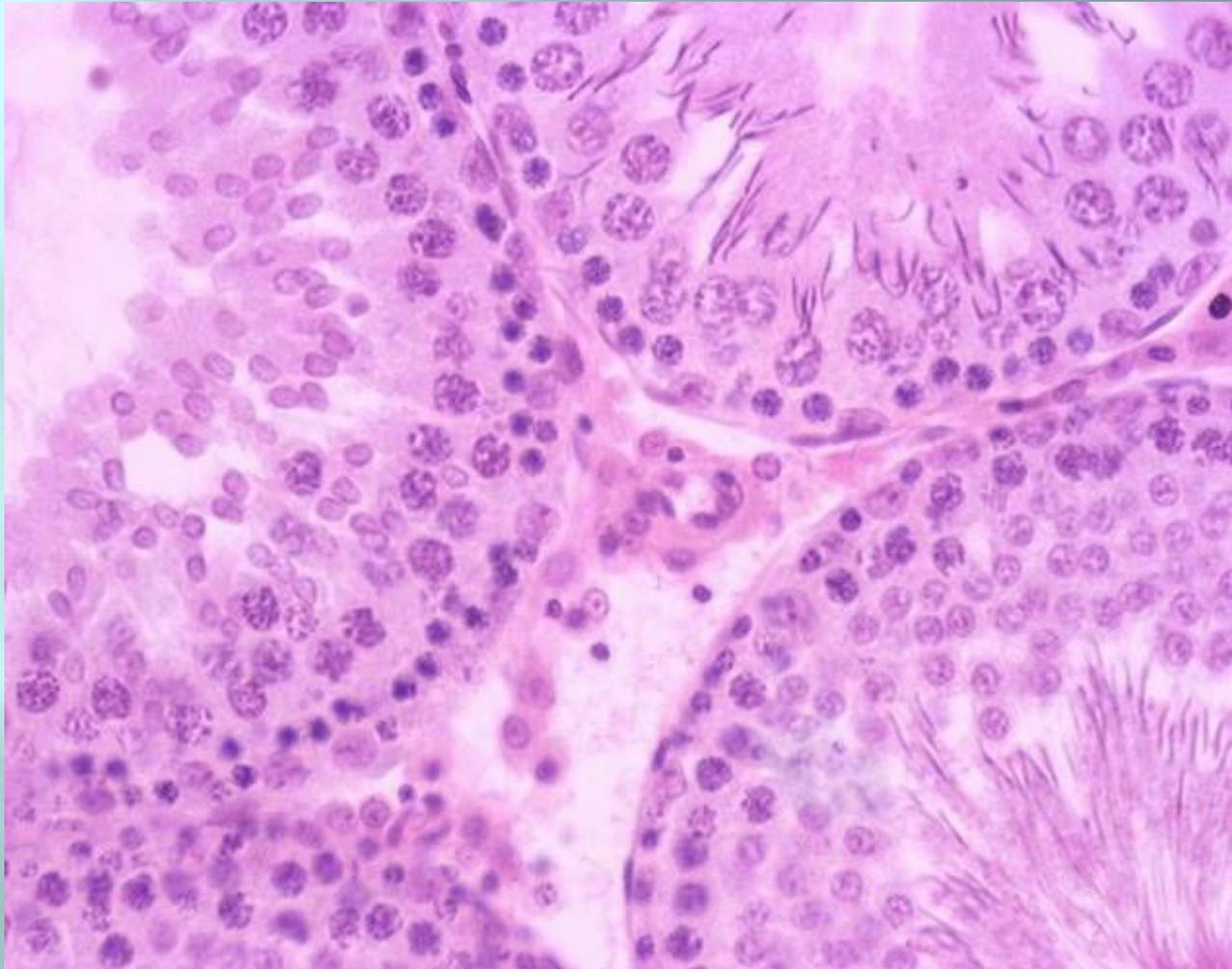


http://www.eastcentral.edu/acad/depts/BI/human_spermatogenesis_labels.jpg

Строение сперматозоида

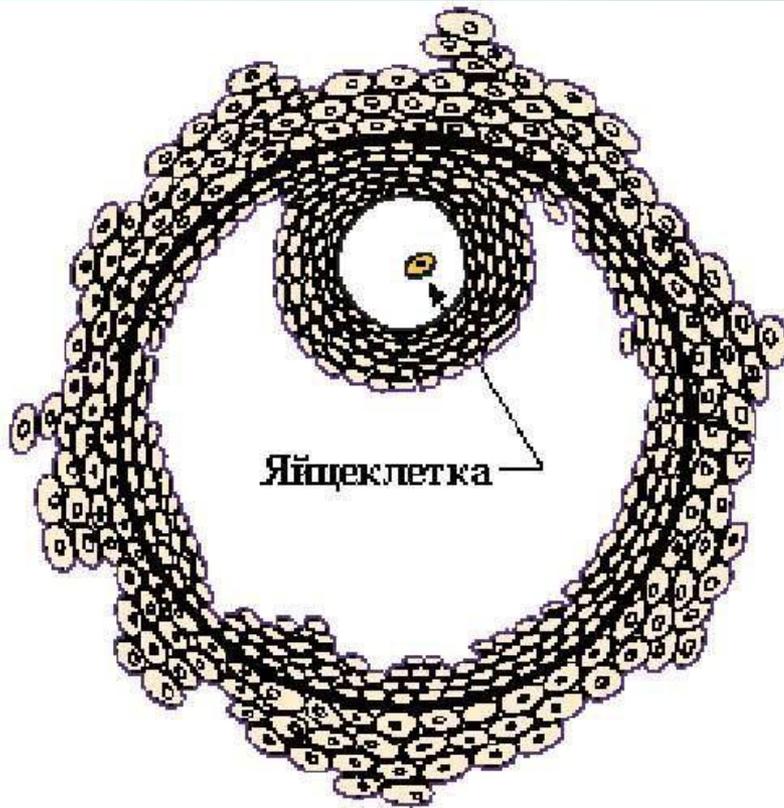


- Созревание спермиев происходит в семенных канальцах тестикул.
- При превращении исходной клетки, сперматогония, в сперматоцит, сперматиды и зрелый сперматозоид происходит перемещение клетки от базальной мембраны семенного канатика к его полости.
- После созревания сперматозоиды отделяются, попадая в просвет семенных канальцев, и готовы к движению в поисках яйцеклетки и оплодотворению.
- Процесс созревания длится примерно три месяца.
- У млекопитающих у особей мужского пола процесс созревания сперматозоидов – сперматогенез – начинается с возраста половой зрелости и продолжается затем до глубокой старости.
- <http://bio.fizteh.ru/student/files/biology/biolections/lection17.html>

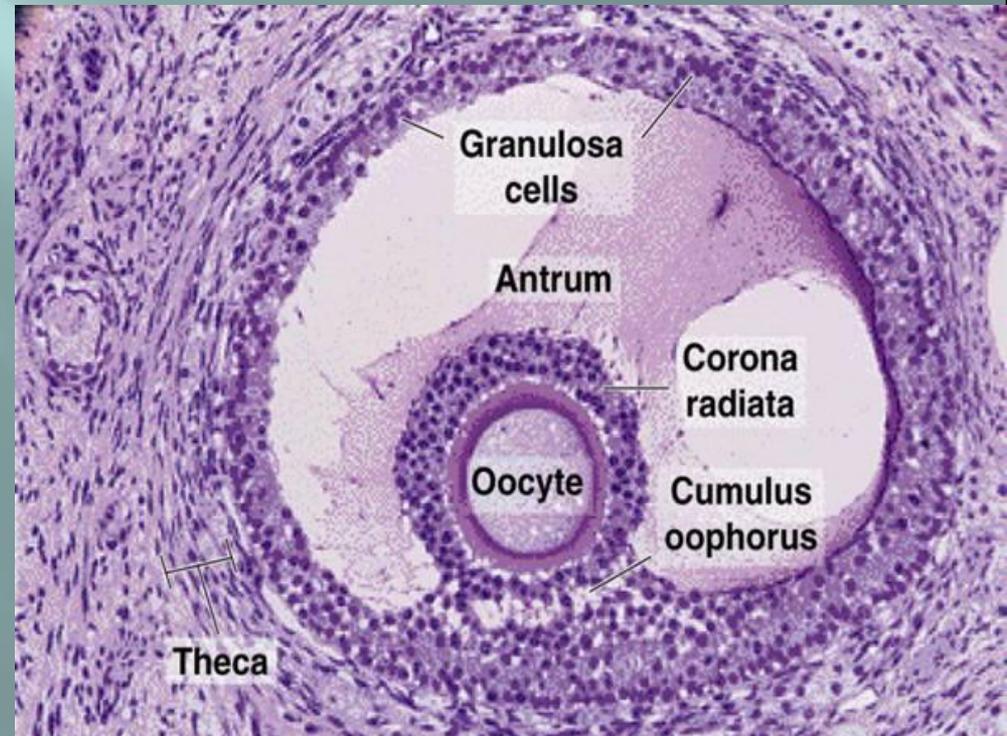


Микрофотография семенника: извилистые семенные каналцы

Яйцеклетка



Зрелый фолликул перед **овуляцией**

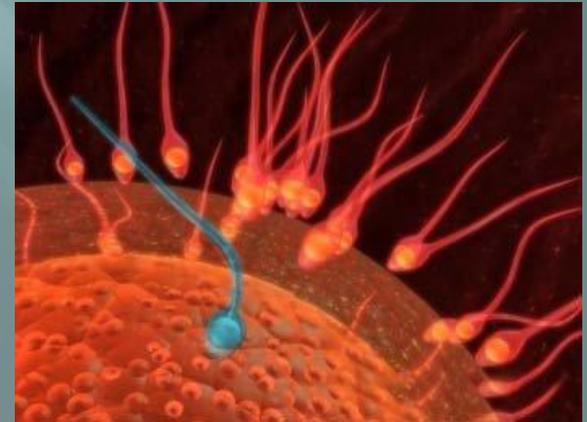
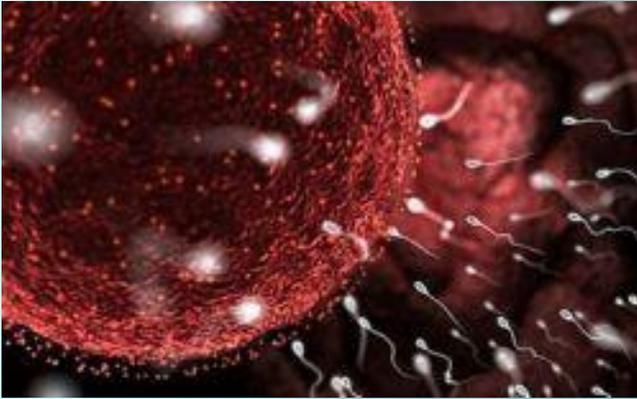




Морфофизиологические особенности гамет:

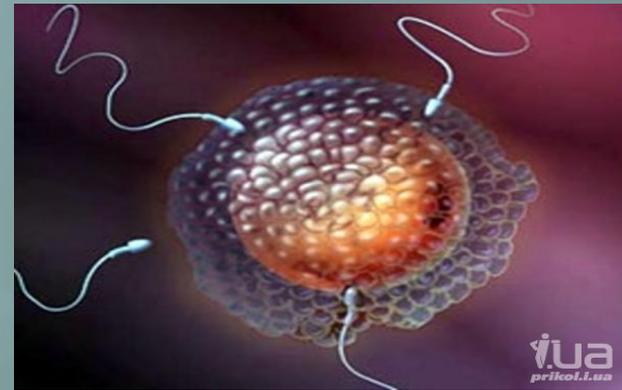
1. гаплоидность;
2. низкий уровень обменных процессов;
3. у сперматозоида высокий индекс ЯЦО (3,5), у яйцеклетки - низкий (1/5-1/8);
4. только у сперматозоида имеется клеточный центр, который передается в зиготу;
5. сперматозоид подвижен, его функция - транспорт наследственного материала;
6. вступление в митоз только яйцеклетки в случае оплодотворения;
7. яйцеклетки в случае оплодотворения способны развиваться в зиготу.

Оплодотворение - это слияние гамет с образованием одноклеточного зародыша — зиготы, которому предшествуют определенные условия, называемые осеменением.



Фазы оплодотворения

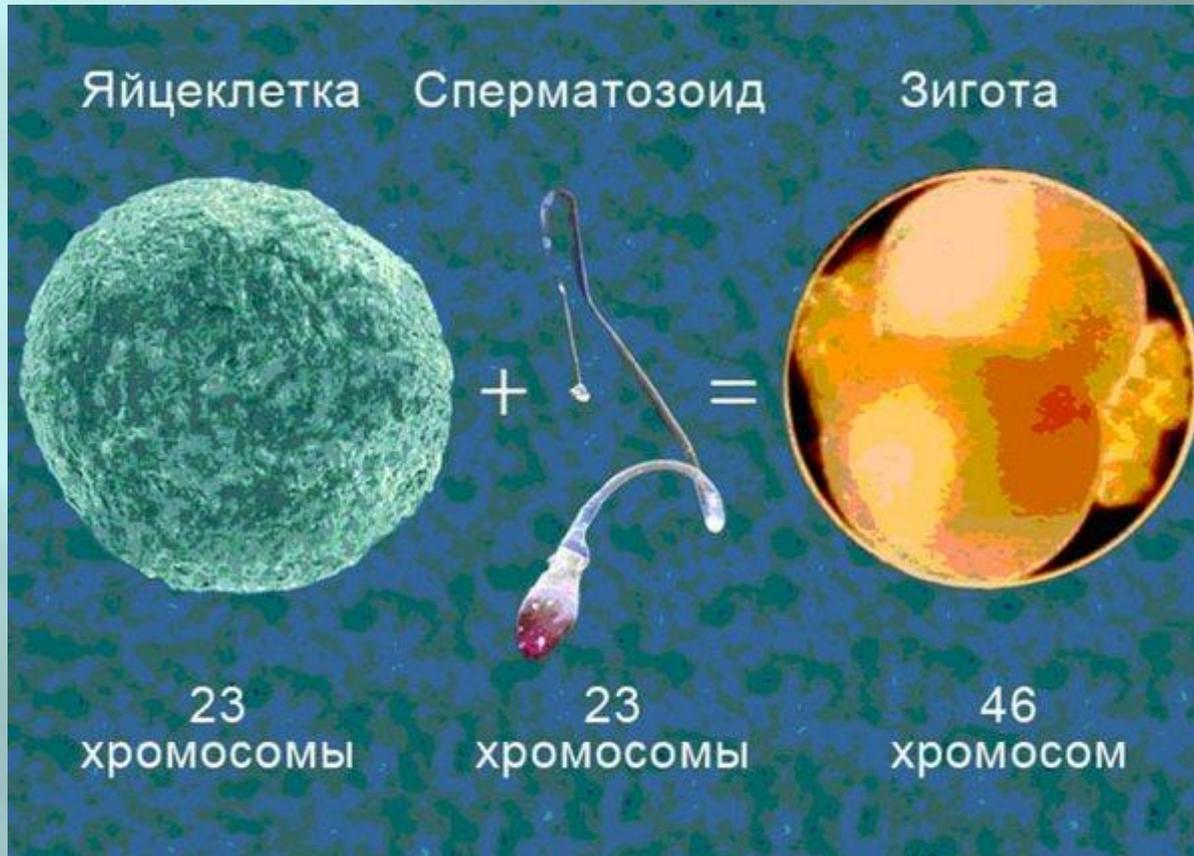
1. **Дистантное взаимодействие**, в котором важную роль играют химические вещества **гамоны**.
2. **Контактное взаимодействие** половых клеток. Под влиянием сперматозоидов происходит слияние плазматических мембран и плазмогамия – объединение цитоплазмы контактирующих гамет.
3. **Проникновение в ооплазму** (цитоплазму яйцеклетки) сперматозоида с последующей кортикальной реакцией – уплотнением периферической части ооплазмы и формированием оболочки оплодотворения.



Цитологически гаметогенез и оплодотворение – это промежуточное звено, связывающее онтогенез родителей с онтогенезом потомства.

Зигота представляет собой одноклеточную стадию развития многоклеточного организма.

Она содержит «указания» в виде заключенной в ней ДНК, которая во взаимодействии с окружающей средой направляет ход развития организма.



В зиготе :

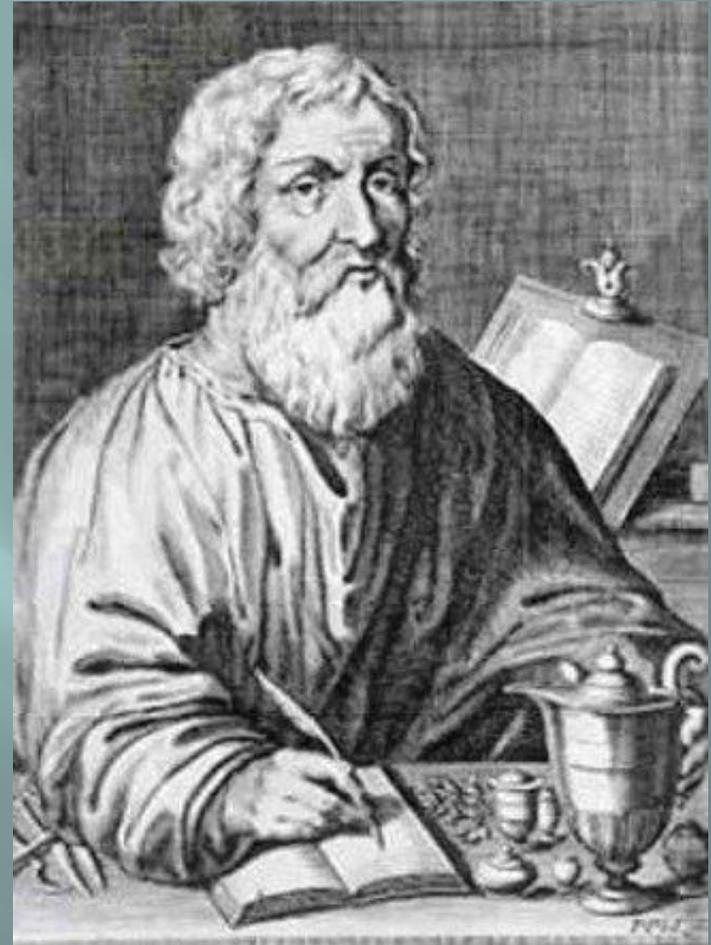
- 1. усиливается химическая неоднородность** участков цитоплазмы.
- 2. для билатерально симметричных организмов до начала дробления происходит дифференциация и перемещение участков цитоплазмы** и появляется билатеральная симметрия яйца
- 3. осуществляется интенсивный синтез белка**, матрицей для которого на начальных стадиях развития служит и-РНК, синтезированная во время овогенеза, но одновременно синтезируется и новая РНК.

Таким образом, с образованием зиготы начинается активация наследственного материала.

**2. Преформизм и эпигенез.
Эпигенетическое наследование**

ПРЕФОРМИЗМ

Знаменитый врач Древней Греции **Гиппократ** полагал, что в яйце или в теле матери должен находиться маленький, но полностью сформированный организм. Такие убеждения позже стали называться **преформизмом** (лат. praeformo — заранее образую).

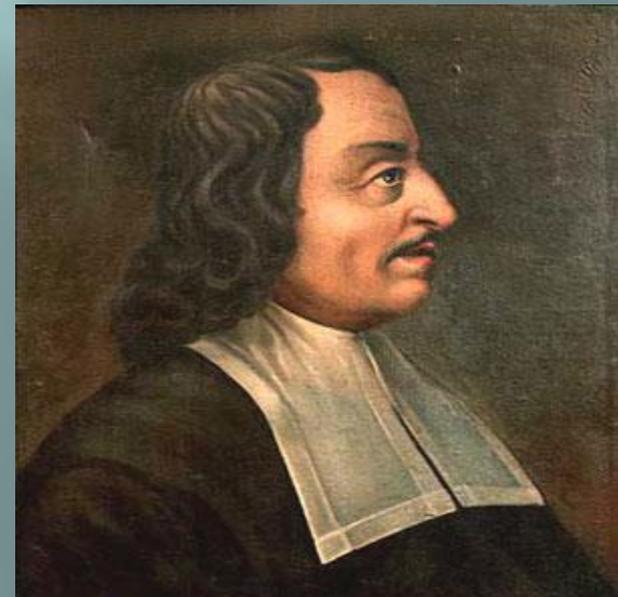


ПРЕФОРМИЗМ

- Преформизм особенно был популярным в XVII—XVIII веках. Сторонниками его были У. Гарвей, М. Мальпиги и многие другие видные биологи и медики того времени.
- Для преформистов спорный вопрос заключался лишь в том, в каких половых клетках преформирован организм – женских или мужских. Тех, кто отдавал предпочтение яйцеклеткам, называли **овистами**, а тех, кто большее значение придавал мужским половым клеткам, – **анималькулистами**.
- **Современный преформизм** – в зиготе и даже в половых клетках прародителей заготовлены структуры организмов всех последующих поколений, как бы вложенных последовательно наподобие деревянных матрешек.



<http://www.strf.ru/material.aspx>



ЭПИГЕНЕЗ

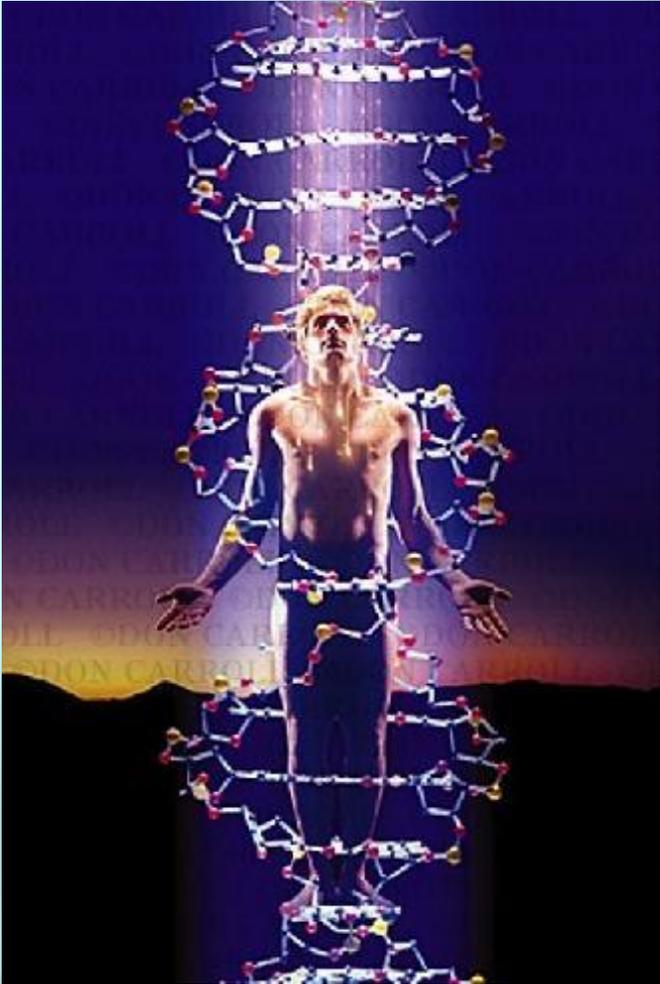
- Противоположные взгляды, впервые высказанные Аристотелем, в дальнейшем получили развитие и название **эпигенеза** (греч. еpi — после, над genesis — развитие).
- Эпигенетики считали, что развитие зародыша каждый раз происходит заново из бесструктурной массы путем последовательных новообразований, но предполагали наличие особой силы, направляющей это развитие.
- Как и преформизм, эпигенез большое распространение получил также в XVII-XVIII веках, чему сильно способствовали взгляды **К.Ф. Вольфа**, обобщенные в его книге «Теория развития» (1759).
- Вольф считал, что в яйце нет ни преформированного организма, ни его частей и что яйцо состоит из первоначально однородной массы.



<http://sergvelkovelli.com/>

Эпигенетикой называют раздел молекулярной биологии, изучающий наследование функций гена, не связанных с первичной структурой ДНК.





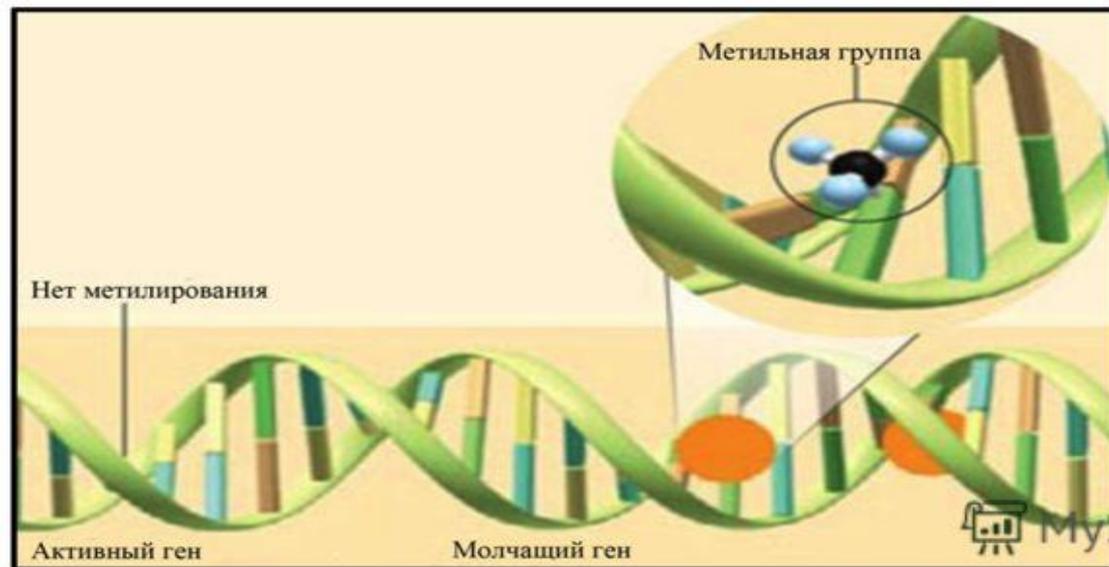
Биологи находят все больше признаков, которые приобретаются организмами в течение жизни, никак не влияют на генотип, но при этом передаются потомству.

В более узком смысле «эпигенетика» означает модификацию генной экспрессии, обусловленную наследственными, но потенциально обратимыми изменениями в структуре хроматина и/или в результате метилирования ДНК.

Метилирование ДНК

➤ Оказывает влияние на экспрессию генов посредством изменения уровня транскрипции

➤ Происходит в обеих нитях ДНК, симметрично



ЭПИГЕНЕТИКА



Комментируя свой эксперимент, Рэнди Джиртл произнес фразу, ставшую хрестоматийной:

«Эпигенетика доказывает, что мы ответственны за целостность нашего генома. Раньше мы думали, что только гены определяют, кто мы. Сегодня мы точно знаем: все, что мы делаем, все, что мы едим, пьем или курим, оказывает воздействие на активность наших генов и генов будущих поколений. Эпигенетика предлагает нам новую концепцию свободного выбора».

3. Периодизация онтогенеза. Современные представления о механизмах эмбрионального развития

По способности особи осуществлять функцию размножения онтогенез делят на три периода:

1. дорепродуктивный (особь не способна к размножению);

2. репродуктивный (осуществляется функция полового размножения);

3. пострепродуктивный (связан со старением организма и прекращением участия в размножении).



- Дорепродуктивный период подразделяют на:
- 1. проэмбриональный период или прогенез, предзародышевый, предзиготный;
- 2. эмбриональный или зародышевый период;
- 3. постэмбриональный период.

Для высших животных и человека принято деление на:

- пренатальный, или антенатальный (до рождения),
- период родов или перинатальный,
- постнатальный (после рождения).

Зародыш в этом случае до образования зачатков органов называется

эмбрион (у человека этот период длится до 8 недель, далее начинается плодный период),

- после образования зачатков органов —
- **плод.**



ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА



- Предзиготный или проэмбриональный период развития или прогенез связан с образованием гамет (гаметогенез) и оплодотворением.

Проявляется химическая разнокачественность цитоплазмы, которая является первичной дифференцировкой клетки.

Ооплазматическая сегрегация - возникновение локальных различий в свойствах ооплазмы, осуществляющееся в периоды роста и созревания ооцита, а также в оплодотворённом яйце.

Ооплазматическая сегрегация — основа для последующей дифференцировки зародыша: в процессе дробления яйца участки ооплазмы, различающиеся по своим свойствам, попадают в разные бластомеры.

Образуются многочисленные копии генов - **амплификация генов**.

В яйце накапливаются рибосомальная и информационная РНК, выявляются структуры цитоплазмы. Под клеточной мембраной образуется кортикальный слой цитоплазмы, содержащий гранулы гликогена.

Яйцо приобретает полярность: вегетативный и анимальный полюса.

Эмбриональный период, или эмбриогенез, начинается с момента оплодотворения и продолжается до выхода зародыша из яйцевых оболочек или рождения.

Эмбриональный период разделяется на следующие этапы:

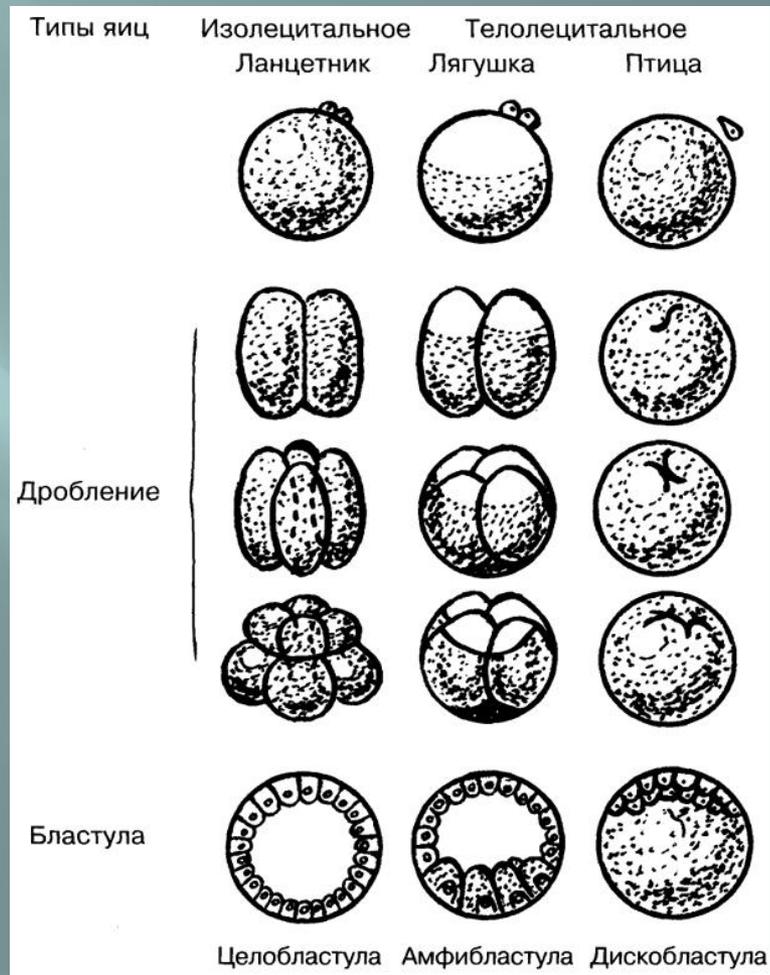
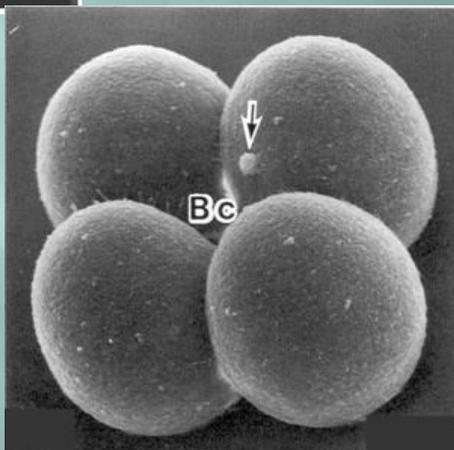
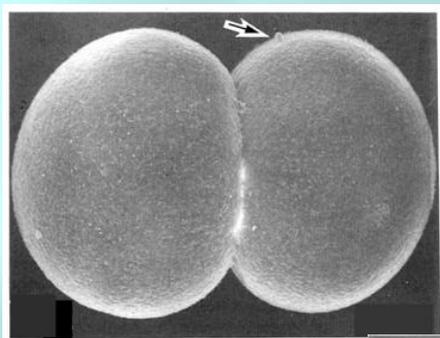
- 1) образование зиготы, происходит активация наследственного материала;
- 2) дробление - образование бластулы;
- 3) гаструляция - образование гаструлы и зародышевых листков;
- 4) гисто- и органогенез - образование тканей и органов зародыша.

Окончание этого периода при разных типах онтогенеза различно:

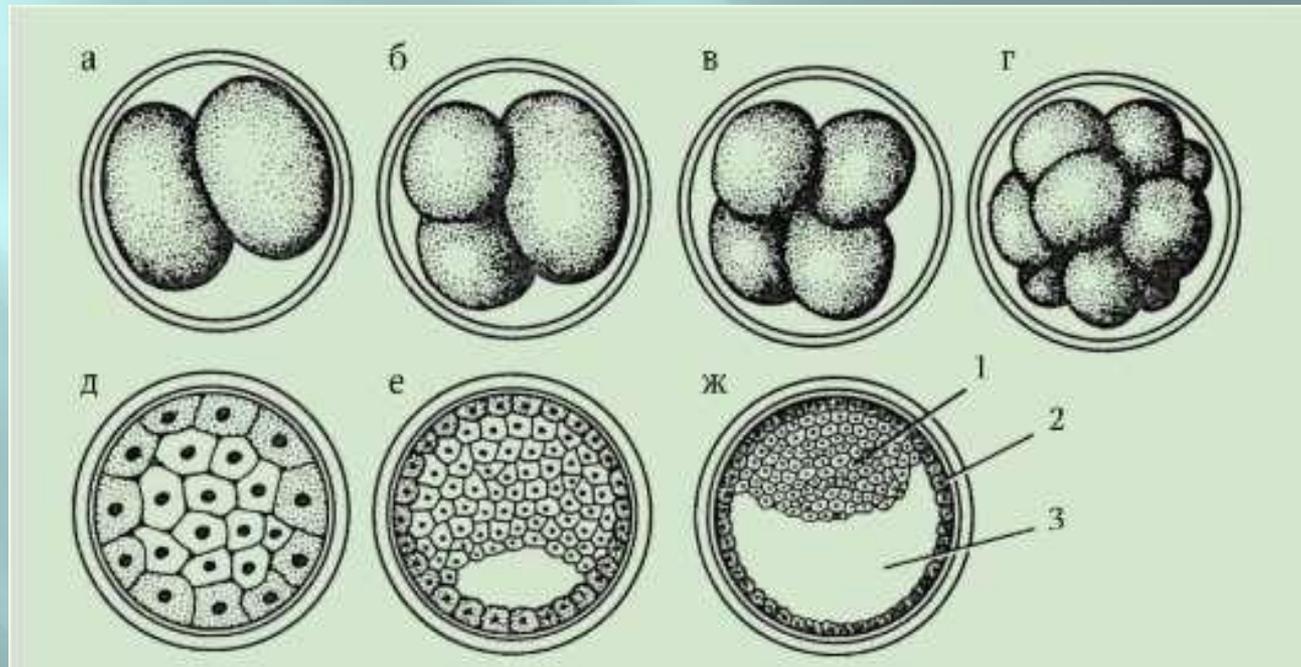
при личиночном типе — выход из яйцевых оболочек,
при неличиночном — выход из зародышевых оболочек,
при внутриутробном — с момента рождения.

Дробление

- **ДРОБЛЕНИЕ** - это ряд последовательных митотических делений зиготы и далее бластомеров.



Дробление зиготы человека

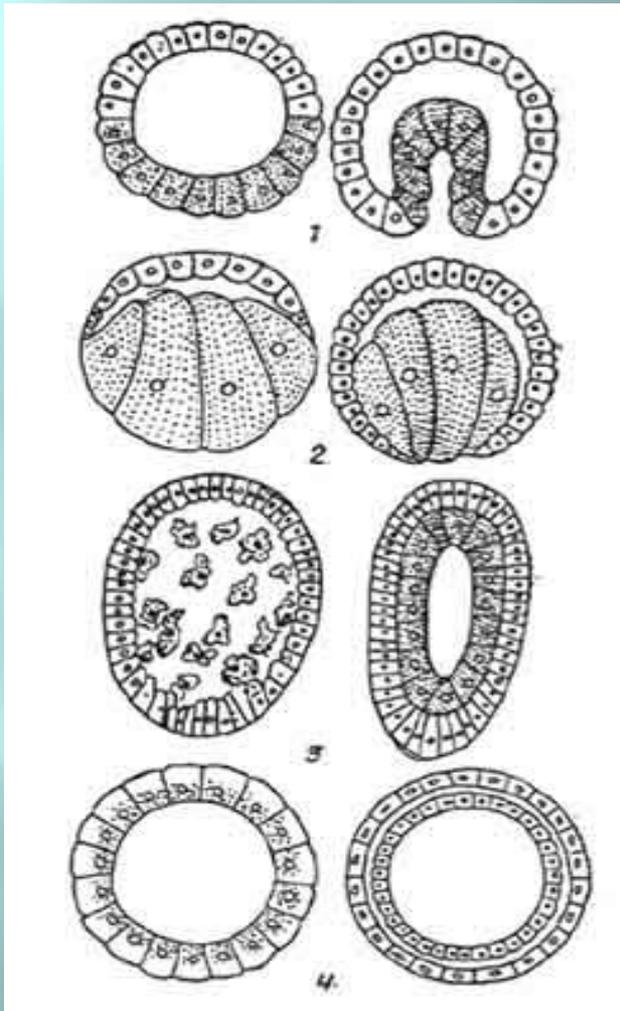


- http://sana-med.com.ua/eco_4_10.php
- http://vmede.org/sait/?page=10&id=Biologiya_yarigin_t1_2011&menu=Biologiya_yarigin_t1_2011

ГАСТРУЛЯЦИЯ

- ▣ Представляет собой сложный процесс перемещения эмбрионального материала с образованием двух или трех слоев тела зародыша, называемых **зародышевыми листками**. Наружный зародышевый листок – **эктодерма**, внутренний – **энтодерма**, средний – **мезодерма**. С этой стадии развития начинается использование генетического материала зародыша
- ▣ Первыми сведениями о зародышевых листках наука обязана русским академикам К. Ф. Вольфу, Х. И. Пандеру и К. М. Бэру.
- ▣ **В 1901 г. А. О. Ковалевский выдвинул теорию зародышевых листков**

Способы гаструляции



- А - инвагинация;
- Б - эпиболия;
- В - иммиграция;
- Г - деляминация.

ОСОБЕННОСТИ ГАСТРУЛЯЦИИ

1. Продолжается митотическое **размножение клеток**,
2. Интерфазы митотических циклов включают **все периоды** (G_1 , S , G_2), поэтому начиная со стадии гастрюляции **наблюдается рост** развивающегося организма.
3. Наиболее характерная черта гастрюляции состоит в **перемещении клеточных масс**. Это приводит к изменению строения зародыша и превращению его из бластулы в гастрюлу. Происходит **сортировка** клеток по их принадлежности к разным зародышевым листкам, внутри которых они «узнают» друг друга.
4. На фазу гастрюляции приходится начало **дифференцировки клеток**, что означает переход к активному **использованию биологической информации собственного генома**. Одним из регуляторов генетической активности является различный химический состав цитоплазмы клеток зародыша, установившийся вследствие ово(оо)плазматической сегрегации,
5. Во время гастрюляции очень **велика роль эмбриональной индукции** - взаимодействия между клеточными комплексами (частями) развивающегося зародыша.

Постэмбриональный период онтогенеза при внутриутробном онтогенезе начинается с рождения, при неличиночном – с выхода из зародышевых оболочек, при личиночном – с выхода из яйцевых оболочек.

Постэмбриональный онтогенез можно разделить на следующие периоды:

1. ювенильный (до полового созревания);
2. зрелый (взрослое половозрелое состояние);
3. период старости, заканчивающийся естественной смертью

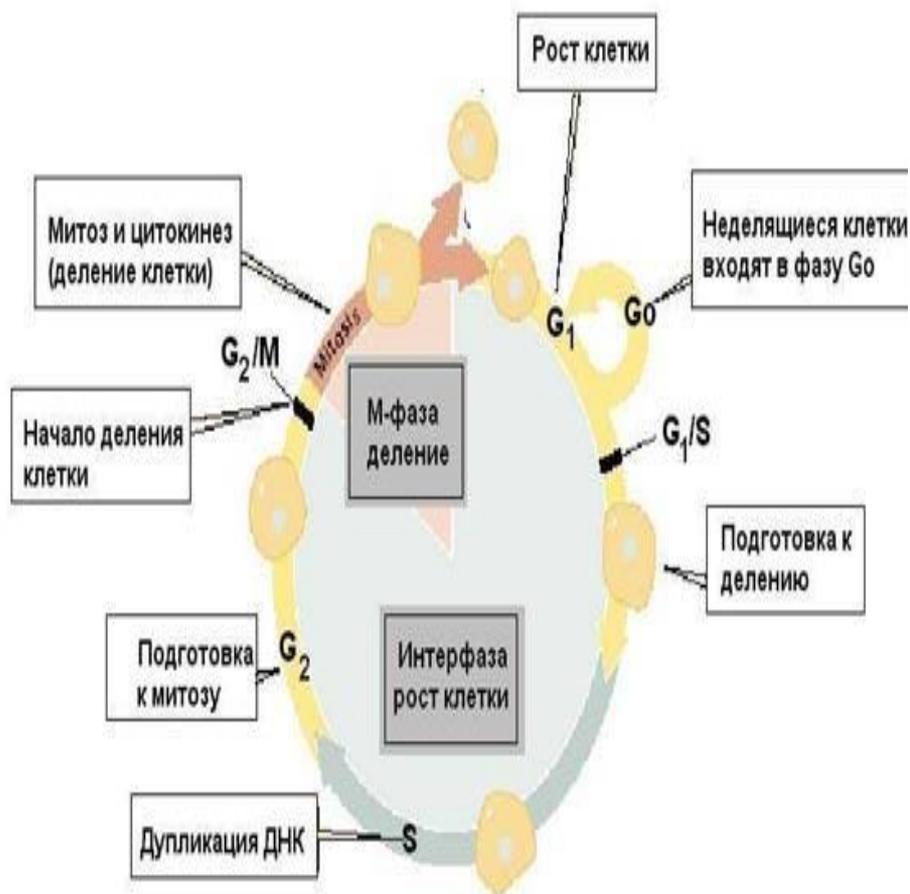
СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

- ▣ 1. **пролиферация**, или размножение клеток
- ▣ 2. **миграция**, или перемещение клеток
- ▣ 3. **сортировка** клеток
- ▣ 4. **запрограммированная гибель** клеток
или **апоптоз**
- ▣ 5. **дифференцировка** клеток
- ▣ 6. **контактные взаимодействия** клеток
- ▣ 7. **дистантные взаимодействия** клеток,
тканей и органов

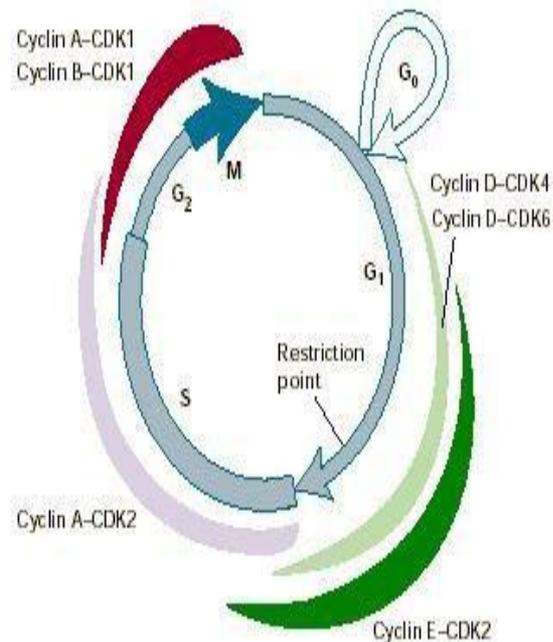
Пролиферация клеток

- 1. благодаря пролиферации из зиготы – одноклеточной стадии развития, возникает многоклеточный организм.
- 2. обеспечивает рост организма.
- 3. осуществляется обновление многих тканей в процессе жизнедеятельности организма (физиологическая регенерация), а также заживление ран, восстановление утраченных органов (репаративная регенерация).
- Стимулы, побуждающие клетки к делению, в основном факторы роста, относящиеся к группе **гистогормонов**. Они продуцируются неспециализированными клетками, находящимися во всех тканях, и действуют:
 1. на отдаленные клетки-мишени через кровоток (эндокринное действие),
 2. на соседние клетки путем диффузии (паракринное),
 3. на сами клетки-продуценты (аутокринное),
 4. внутри клетки, не секретирясь, (интракринное).

Комплексы циклин-циклинзависимая киназа (Cdk), контролирующие разные фазы клеточного цикла

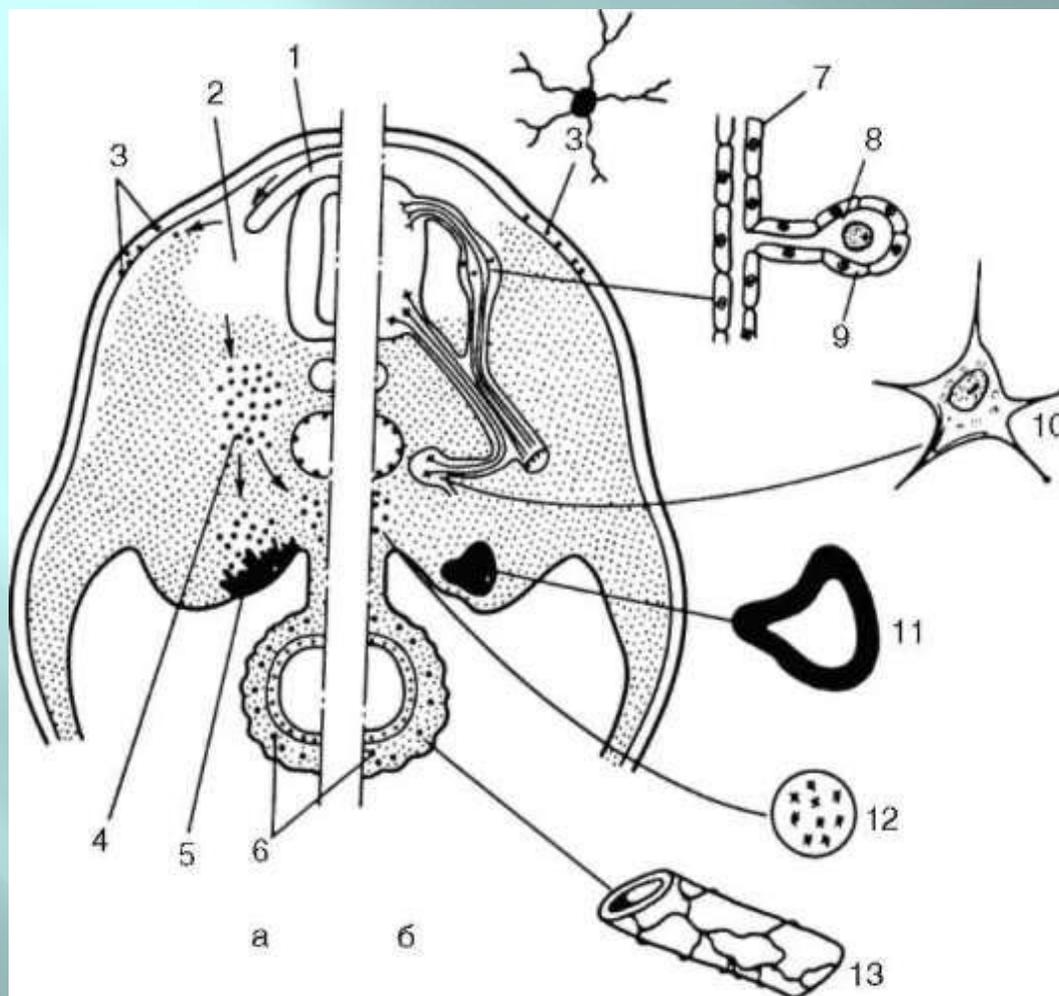


Клеточный цикл



Жизненный цикл клетки регулируется белками циклинами, концентрация которых меняется на разных фазах цикла. Толщина цветных секторов соответствует концентрации циклинов.

Миграция клеток нервного гребня



а - поперечный срез зародыша,
б - производные клеток нервного гребня у взрослого организма;
1 - нервный гребень; 2 - узел спинного корешка; 3 - пигментные клетки; 4 - симпатический узел; 5 - развивающийся надпочечник; 6 - нервное сплетение в стенке кишки; 7 - клетка шванновской оболочки; 8 - униполярный чувствительный нейрон; 9 - клетка-спутник; 10 - мультиполярный нейрон симпатического узла; 11 - хромаффинная клетка в мозговом веществе надпочечника; 12 - превертебральное сплетение; 13 - парасимпатическое сплетение в кишке;
стрелками показано направление миграции клеток нервного гребня
(Ярыгин, 2011)

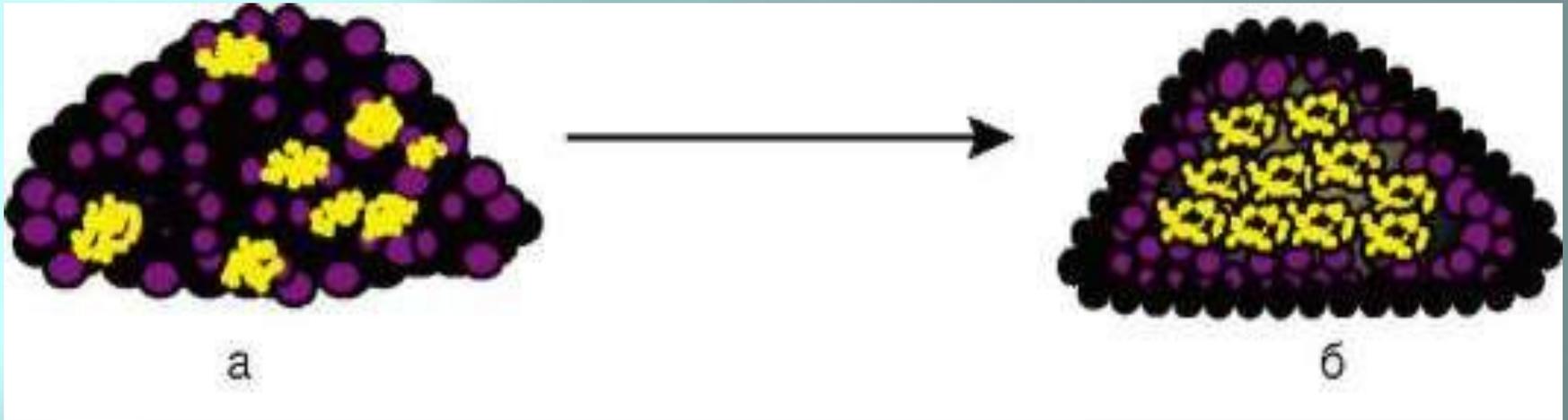
Сортировка и слипание (адгезия) клеток

Механизм сортировки и слипания (адгезии) клеток лежит в основе выделения и объединения клеток одного типа среди всех прочих.

В процессе развития клетки «узнают» друг друга и сортируются в зависимости от свойств, т.е. образуют скопления и пласты избирательно, только с определенными клетками. Это крайне важно при формировании зародышевых листков, образовании структур в органогенезе, при регенерации.

Нарушение механизма сортировки и адгезии в ходе органогенеза приводит к формированию пороков развития: несращение нервной трубки (*spina bifida*), несмыкание верхнечелюстных костей и их небных отростков (расщелина твердого неба).

Адгезия клеток зародышевых ЛИСТКОВ



а - смесь диссоциированных клеток гастролы амфибий;

б - клетки эктодермы, мезодермы и энтодермы, группирующиеся послойно путем адгезии

Запрограммированная гибель клеток, или апоптоз

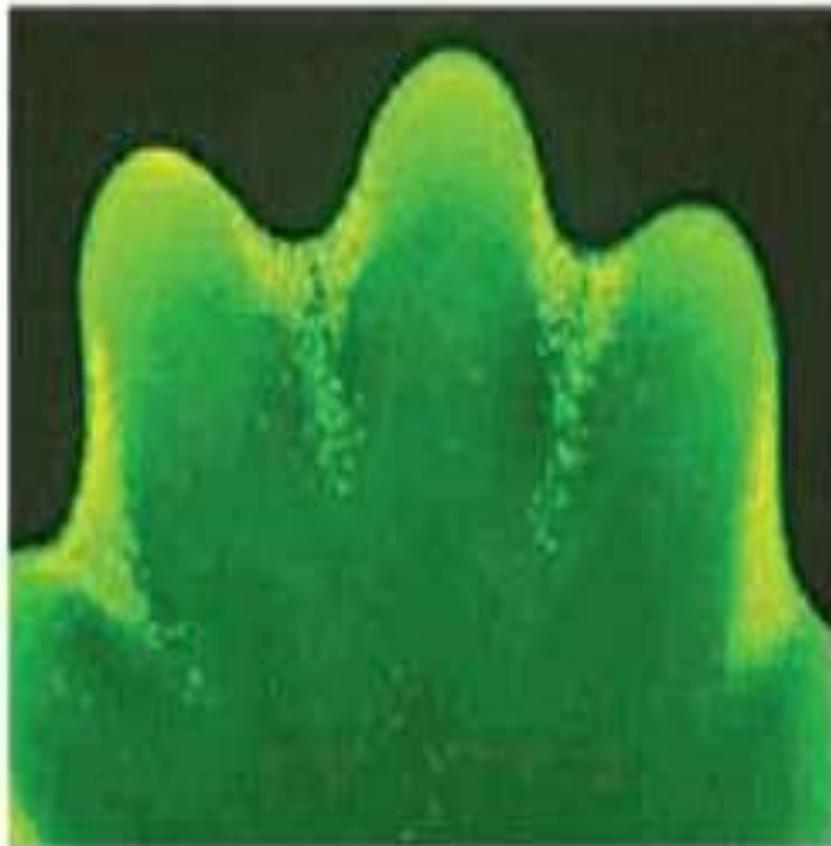
два вида апоптоза :

1. апоптоз «изнутри». Задача процесса - убрать поврежденные клетки.
2. апоптоз «по команде». Наблюдается во вполне нормальных и жизнеспособных клетках, которые с позиции целого организма оказываются ненужными или вредными.

В эмбриональном периоде основным видом программированной клеточной гибели является апоптоз «по команде».

Нарушение механизма апоптоза приводит к формированию аномалий развития: синдактилии, гипертрихозу, полидактилии

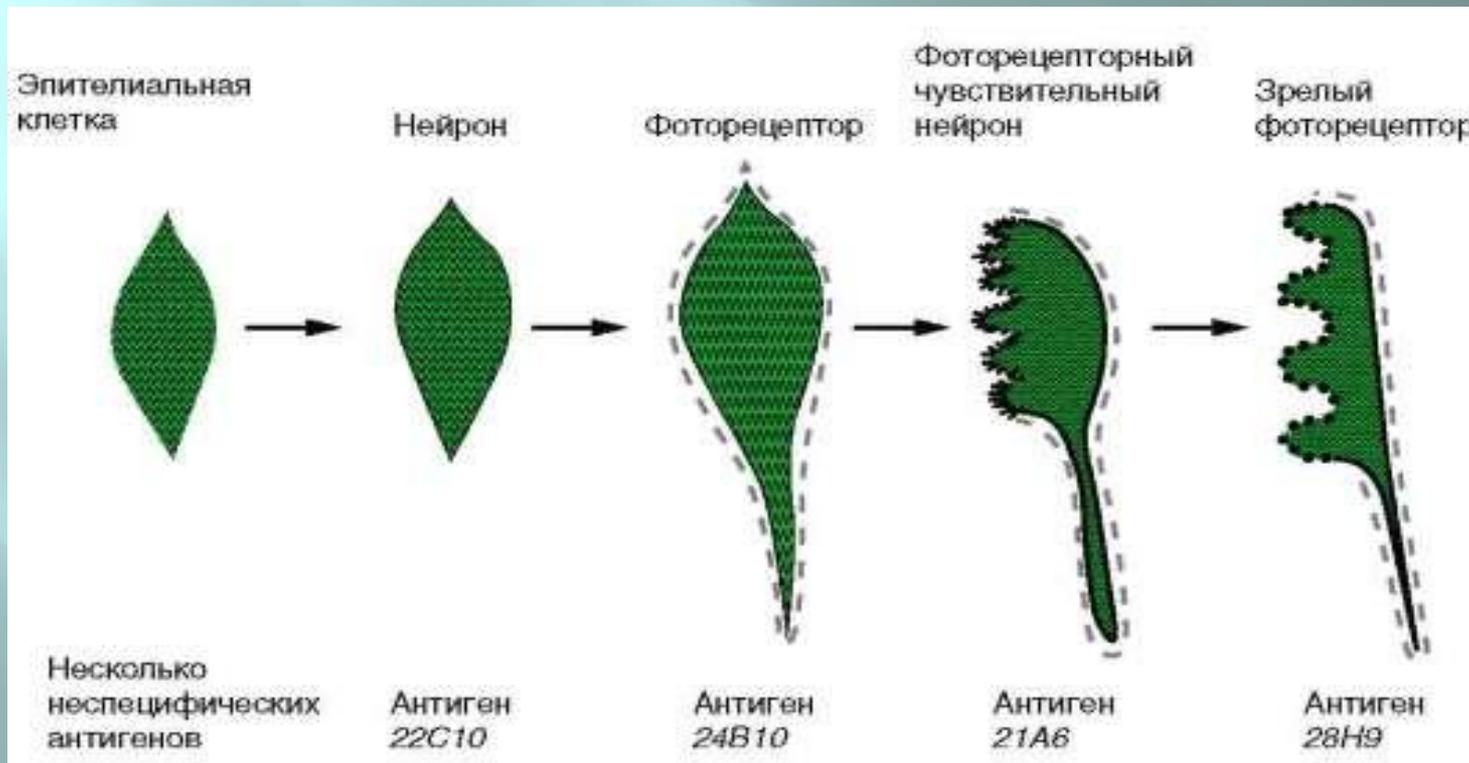
Апоптоз во время нормального развития конечности МЫШИ



- а - клетки, подвергающиеся апоптозу, мечены желтым;
- б - та же конечность через 1 сут

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА КЛЕТОК

Клеточной дифференцировкой (цитодифференцировкой) называется процесс в результате которого клетка становится специализированной, имеющей характерное строение, определенный тип метаболизма, и способной к выполнению определенных функций.



Избирательность синтеза специфических белков клеточной мембраны в ходе дифференцировки нейрона в фоторецептор сетчатки

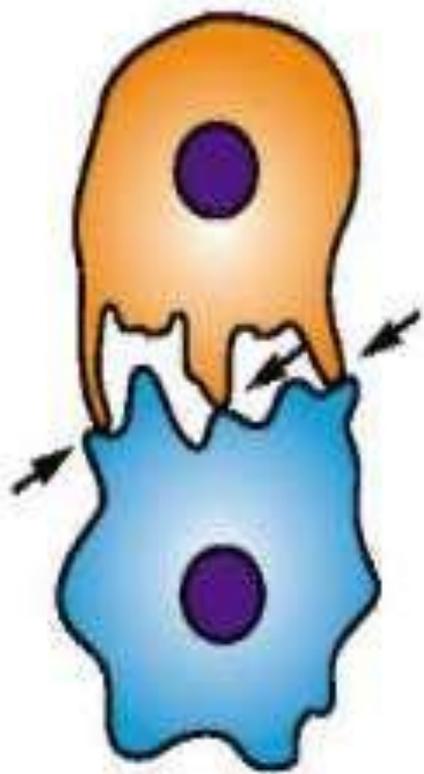
Контактные взаимодействия клеток

Межклеточные взаимодействия обеспечивают интегрированность развития особи. Этот механизм действует на протяжении всего онтогенеза, но особенно значимо в период дробления.

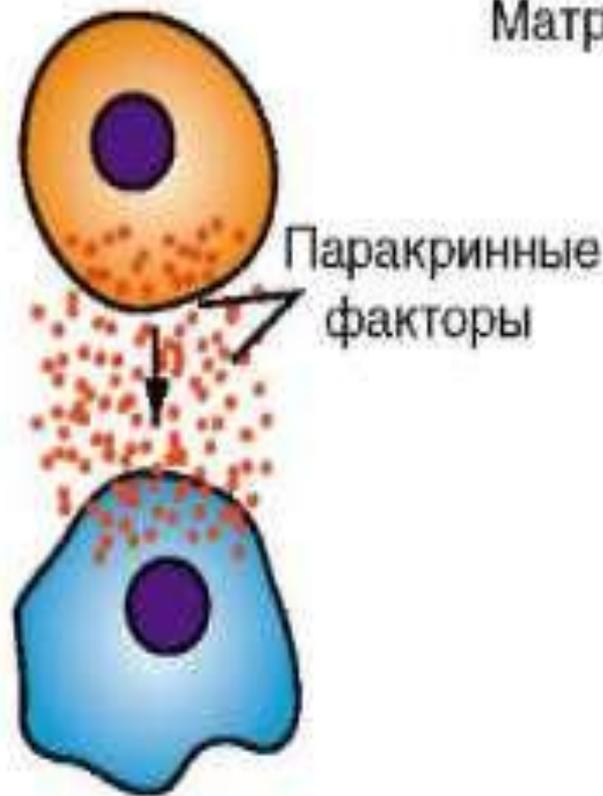
Воздействовать друг на друга клетки могут следующими способами:

- формируя межклеточные контакты,
- за счет диффузии веществ от одной клетки к другой,
- в результате контакта между клеткой и матриксом, сформированным другими клетками

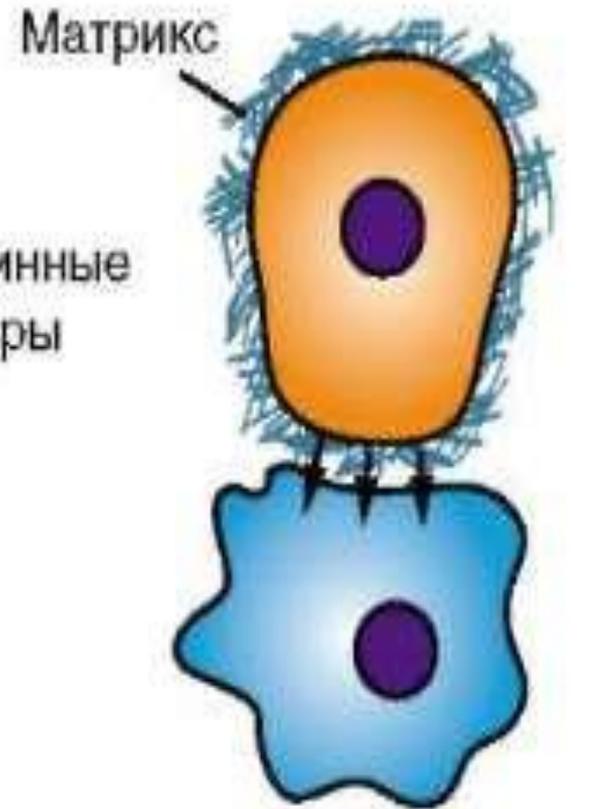
Возможные варианты межклеточных взаимодействий



Контакт (стрелки) между индуцирующей и отвечающей клетками



Диффузия веществ от одной клетки к другой

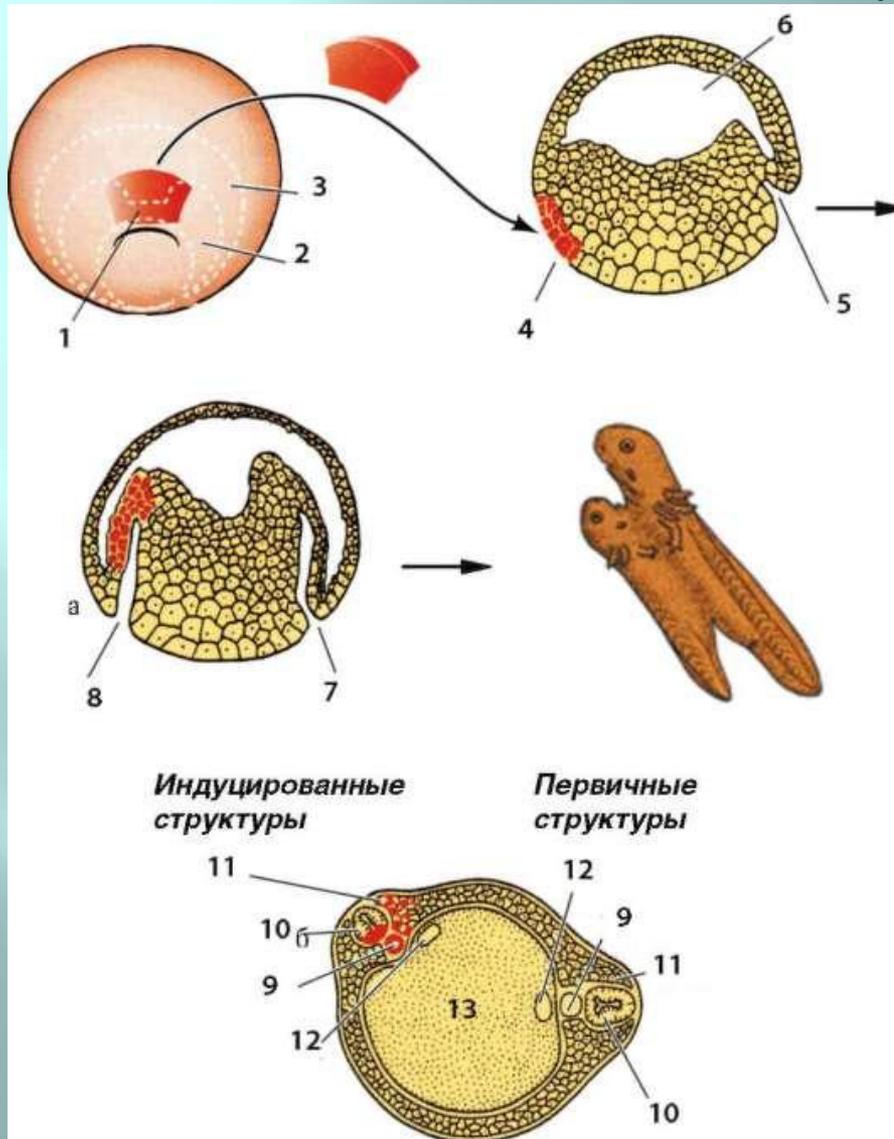


Матрикс одной клетки индуцирует изменения в другой

Дистантные взаимодействия клеток, тканей и органов

- **Гуморальная регуляция развития** осуществляется путем распространения различных веществ через жидкости. Реализуется на расстоянии от источника регуляции (например, железы внутренней секреции). Вещества (лиганды), участвующие в такой регуляции проникают через клеточные мембраны или связываются с рецептором клеточной мембраны.
- **Нервная регуляция развития** осуществляется на более поздних стадиях онтогенеза, когда сформируется нервная система и начнет функционировать.
- Начиная со стадии бластулы, ведущим интегрирующим механизмом онтогенеза становится **эмбриональная индукция**. Это такое явление, когда эмбриональные закладки предопределяют (индуцируют) закладку и развитие других тканей и органов зародыша. В результате такого взаимодействия запускается цепь формообразовательных процессов.
- **Явление эмбриональной индукции хорошо иллюстрируют опыты Шпемана и его ученицы Г. Мангольд (1921 г.).**

Эксперимент Г. Шлемана по пересадке спинной губы бластопора



а - схема опыта;

б - поперечный срез на стадии закладки двух комплексов осевых органов.

1 - спинная губа бластопора;

2 - презумптивная мезодерма;

3 - презумптивная хорда;

4 - материал донора;

5 - инвагинация;

6 - бластоцель;

7 - первичная инвагинация;

8 - вторичная инвагинация;

9 - хорда;

10 - нервная трубка;

11 - мезодерма;

12 - полость кишки;

13 - энтодерма

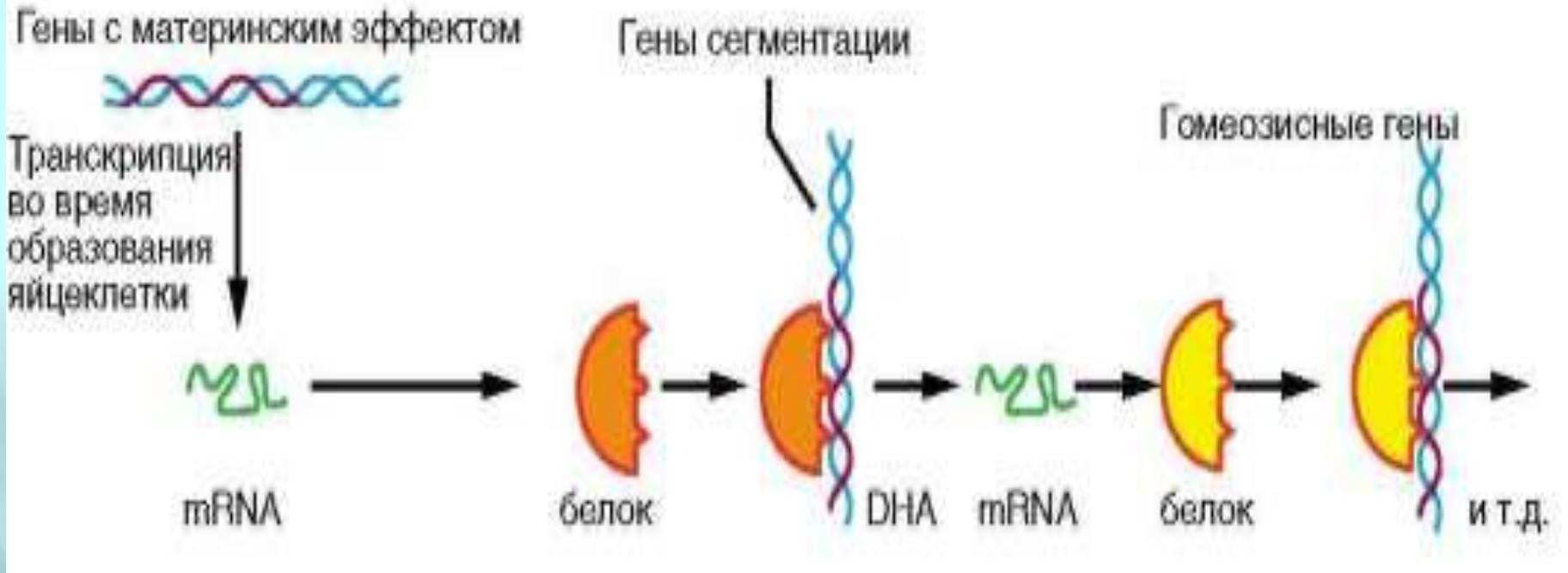
(Ярыгин, 2011)

4. Контроль развития

КОНТРОЛЬ РАЗВИТИЯ

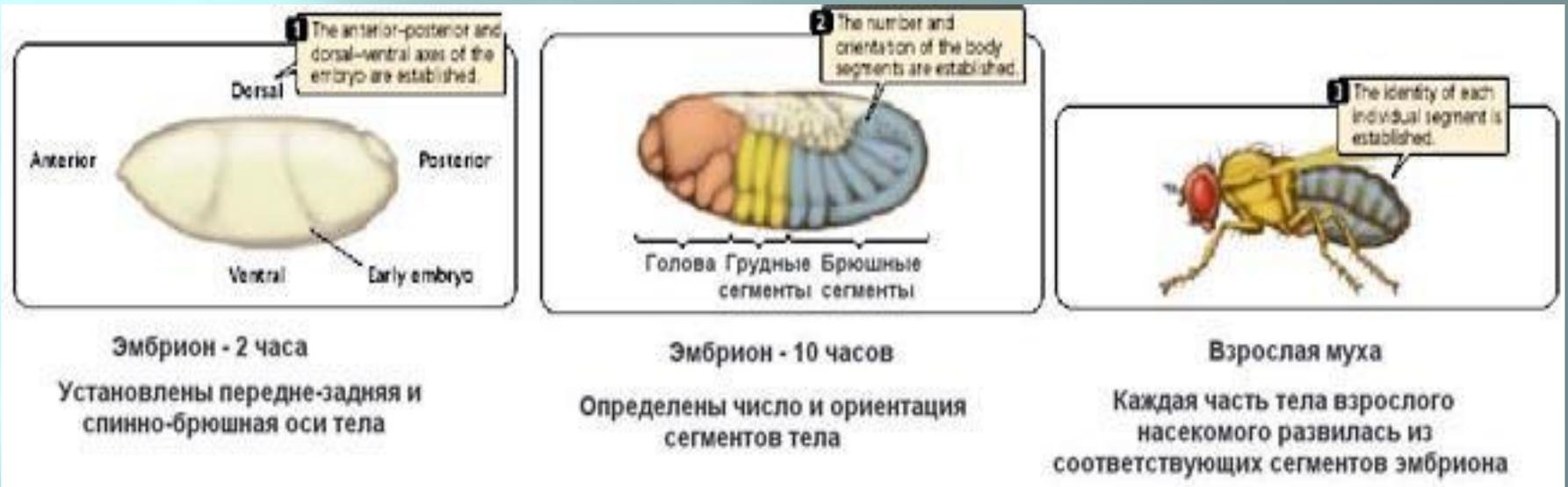
- Процесс развития находится под контролем генетических и средовых факторов.
- **Средовой контроль развития.** В эмбриогенезе млекопитающих выделяют три группы средовых факторов, влияющих на развитие:
 - 1. среда самого развивающегося организма,
 - 2. среда материнского организма
 - 3. внешняя среда (внеорганизменная среда).

Генетический контроль развития. Каскадное взаимодействие генов



(Ярыгин, 2011)

Гены сегментации



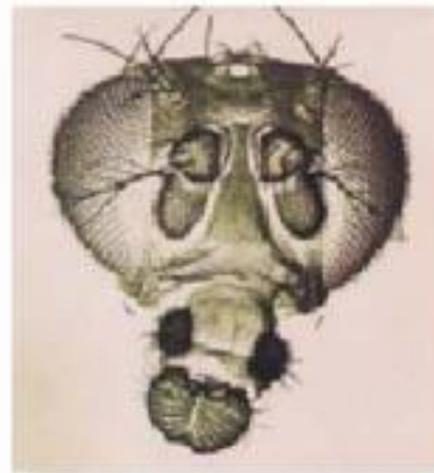
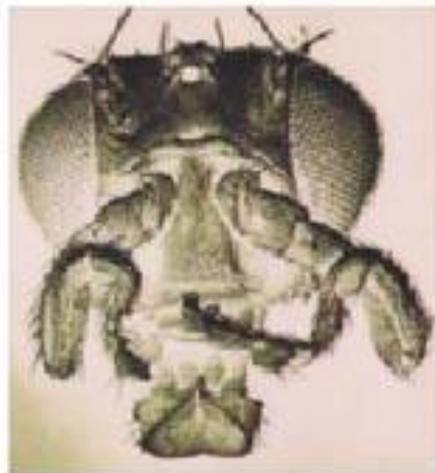
Контролируют дифференциацию эмбриона на индивидуальные сегменты.

После оплодотворения транскрибируется около 25 генов сегментации, их экспрессия регулируется градиентами белков *Vicoid* и *Nanos*.

Гомеозисные гены

- После сегментации и установления ориентации сегментов активируются так называемые гомеозисные гены.
- Различные их наборы активируются специфическими соотношениями концентраций белков.
- Продукты гомеозисных генов активируют другие гены, которые определяют сегмент-специфичные особенности. Глаза в норме возникают только на головном сегменте, а ноги – только на грудных сегментах.

НАРУШЕНИЕ В РАБОТЕ ГОМЕОЗИСНЫХ ГЕНОВ ВЕДЕТ К НАРУШЕНИЮ МОРФОГЕНЕЗА



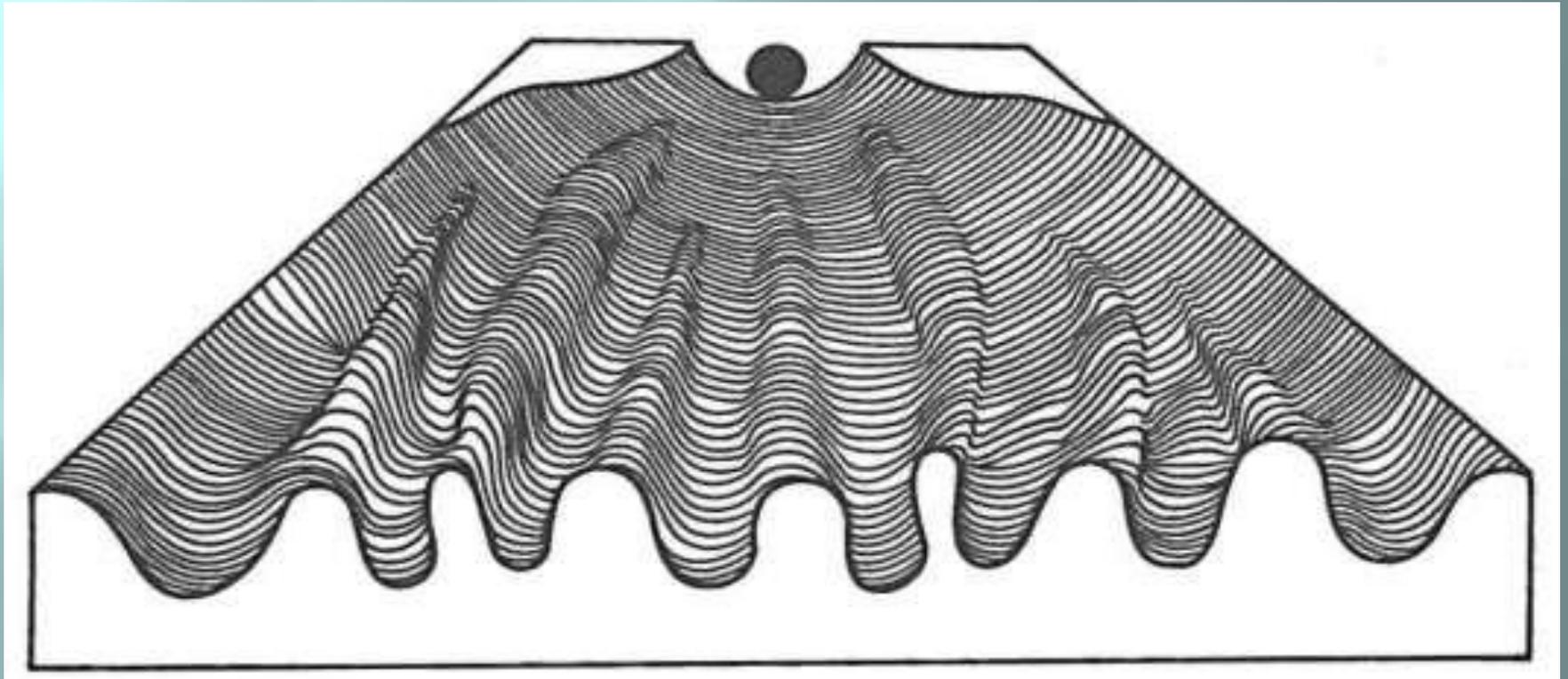
Мутации у человека гомеозисного гена *Hoxd13* могут вызывать синполидактилию



(Ярыгин, 2011)

Эпигенетический ландшафт Уоддингтона

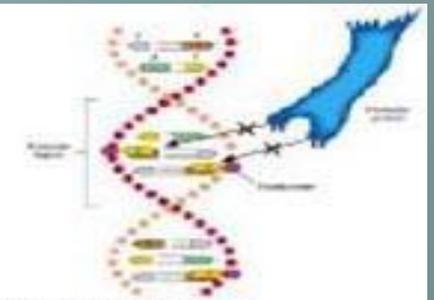
Эмбриональное развитие можно сравнить с шариком, катящимся по наклонной поверхности с разными желобками. Так представляется эмбриональное развитие, названное эпигенетическим ландшафтом. Самый глубокий желобок (соответствующий наиболее вероятному пути) определяет нормальное развитие организма.



Эпигенетический ландшафт



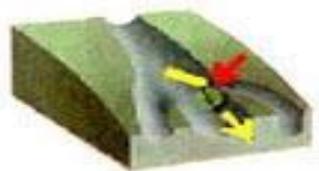
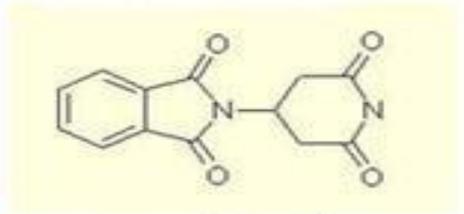
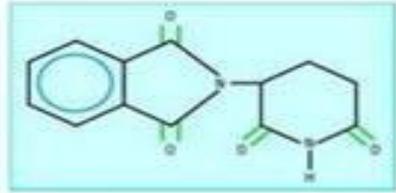
Норма
развитие идет по наиболее вероятному - нормальному пути



Талидомид



Мутация
изменяет ход развития



Воздействие среды (лечение)
может скомпенсировать действие мутаций и вернуть развитие к норме



Вредное влияние среды
может привести к отклонению от нормального пути развития даже при отсутствии мутации

В настоящее время уровень тяжелых врожденных уродств составляет 1-2%, из них около трети по генетическим причинам, около трети – из-за воздействий среды, и для трети причина неизвестна. Подбирая условия среды, соответствующие индивидуальным особенностям организма, можно скомпенсировать часть врожденных дефектов. <http://bio.fizteh.ru/student/files/biology/biolections/lection15.html>

Целостность онтогенеза

- На любой стадии развития зародыш представляет собой интегрированное целое, а не сумму бластомеров (клеток).
- Интеграция развивающихся зародышей непрерывно меняется по мере развития.
- Основные механизмы интеграции - межклеточные и межзачатковые взаимодействия, а также гуморальная и нервная регуляция.