

**ПОСТЕМБОІРНАЛЬНИЙ
РОЗВИТОК.
ПЕРІОДИ
ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО
РОЗВИТКУ.
МЕТАМОРФОЗ І ЙОГО
ЗАКОНОМІРНОСТІ.
РІСТ І ФОРМОТВОРЧІ ПРОЦЕСИ**

ПРЯМИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

Прямий розвиток зустрічається у

- **безхребетних** (вільноживучих плоских червив, коловерток, малощетинкових червив, п'явок, павукоподібних)
- **хордових** (круглоротих, у частини риб, плазунів, птахів, ссавців)

При цьому типові розвитку при **вилупленні** з яйцевих оболонок або при **народженні** з'являється особина, зовні схожа на дорослий організм. Його відмінності від дорослої особини стосуються, головним чином, **розмірів тіла**, деяких **пропорцій**, **недорозвитку деяких органів та систем органів** (які, однак, вже є закладеними), **нездатністю до розмноження** (недорозвинута статева система)

НЕПРЯМИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

Непрямий розвиток, або розвиток з метаморфозом, широко поширений серед безхребетних та зустрічається у нижчих хребетних:

- **безхребетних** – у губок, кишковопорожнинних, паразитичних плоских червиг, немертин, нематод, багатощетинкових червиг, більшості ракоподібних, комах, молюсків, напівхордових, голкошкірих
- **нижчих хребетних** – асцидій, частини риб, амфібій

*При такому типові розвитку з яйця виходить личинка, зовні не схожа на дорослу особину. Після певного періоду личинка починає перетворюватися на дорослу особину. Такий процес перебудови і носить назву **метаморфозу***

МЕТАМОРФОЗ

ЕВОЛЮТИВНИЙ

зміни під час
метаморфозу
відбуваються
повільно

*кільчасті черви,
ракоподібні*

революційний (катастрофічний)

зміни під час
метаморфозу
відбуваються швидко

*комахи з повним
перетворенням*

некробіотичний

під час метаморфозу
регресивні зміни
переважають над
прогресивними

асцидії

МЕТАМОРФОЗ

первинний

вторинний

Серед безхребетних непрямий розвиток найкраще вивчений у комах. У них виділяють два основних типи метаморфозу:

- **геміметаболія** – непрямий розвиток **з неповним** перетворенням
- **голометаболія** – непрямий розвиток **з повним** перетворенням

НЕПРЯМИЙ РОЗВИТОК З НЕПОВНИМ ПЕРЕТВОРЕННЯМ (КОМАХИ)

- При такому типі розвитку комахи проходять фази розвитку – **яйце, личинка, імаго**. З яйця виходить личинка, зовні доволі схожа на дорослу особин. *Ріст і розвиток личинки супроводжується періодичними линяннями, кількість яких, як правило, стала для певних таксонів (найчастіше, родин). З кожним линянням личинка за розмірами, пропорціями тіла, розвитком крил наближається до дорослої фази. Під час останнього линяння вона перетворюється на імаго*
- Розрізняють два типи личинок – **німфи** та **наяди**

Німфи:

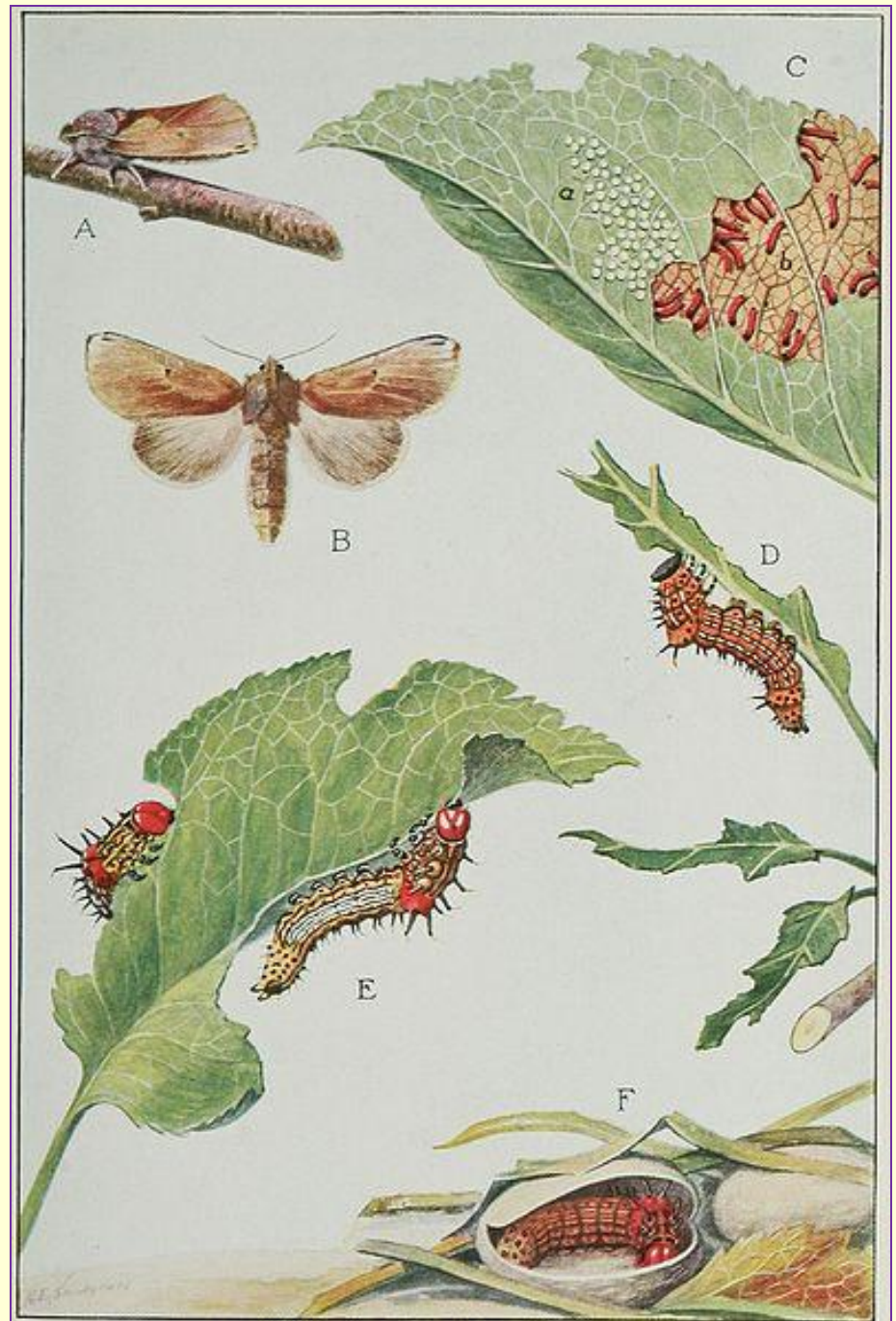
- личинки *більшості видів* з **неповним** перетворенням;
- схожі на імаго, мають:
 - фасеткові очі,
 - такий самий, як і у дорослих ротовий апарат,
 - а пізніх стадіях – зовнішні зачатки крил;
- спосіб життя личинок і дорослих комах однаковий

Наяди:

- личинки *одноденок, бабок, веснянок*
- схожі на імаго, мають:
 - фасеткові очі,
 - на пізніх стадіях – зачатки крил;
- живуть у воді і мають **спеціальні личинкові органи** – зябра, маску (личинки бабок) тощо

НЕПРЯМИЙ РОЗВИТОК З ПОВНИМ ПЕРЕТВОРЕННЯМ (КОМАХИ)

- За такого типу розвитку комахи проходять фази розвитку – **яйце**, **личинка**, **лялечка**, **імаго**





З яйця виходить личинка, яка

- **різко** відрізняється від імаго:
 - більшою гомономністю метамерії,
 - відсутністю зовнішніх зачатків крил,
 - слабкішим розвитком органів чуття;
- не має фасткових очей;
- має значно коротші антени;
- має інший, ніж імаго, ротовий апарат (*наприклад, у гусені метеликів – гризучий, у імаго - сисний*);
- живе у інших умовах, ніж імаго (і з нею не зустрічається);
- більшість її органів тимчасові (*наприклад, черевні ноги у личинок метеликів і пильщиків, шовковидільні залози у гусені метеликів*)

- Личинкові ознаки зберігаються під час усієї личинкової фази
- І з кожним линянням личинка лише збільшується у розмірах
- Метаморфозні зміни відсуваються до останнього личинкового линяння
- Закінчивши свій ріст, личинка останньої стадії припиняє живлення, стає нерухомою, линяє востаннє і перетворюється на лялечку

Лялечка нерухома. На цій стадії відбуваються інтенсивні процеси внутрішньої перебудови. Оскільки характер руху імаго (особливо, політ) і його живлення інакші, ніж у личинки, то м'язи, кінцівки, травна система, ротовий апарат та інші личинкові органи мають зовсім перебудуватися

В основі такої перебудови лежать два процеси – **гістоліз** і **гістогенез**

- **Гістоліз** – процес руйнування органів, тканин. Він здійснюється шляхом **фагоцитозу, аутолізу** (клітинного самоперетравлення), а також **за допомогою ферментів**, що виділяються гемоцитами у гемолімфу і руйнують тканини
- У різних комах переважає той чи інший механізм, але найчастіше діють усі три (*гемоцити виділяють ферменти, що руйнують тканини, залишки яких фагоцитуються, при цьому, у деяких тканинах відбувається аутоліз*)
- Коли гістоліз досягає свого піку, внутрішні органи лялечки перетворюються на напіврідку масу, яка складається з гемолімфи, збагаченої продуктами розпаду
- Не руйнуються лише **нервова** та **статева** системи, а також **спинна кровоносна судина**. Нервова система може доповнюватися новими клітинами, в ній можуть концентруватися ганглії, проте вона **ніколи не втрачає своєї цілісності**

- **Гістогенез** – це процес утворення тканин, який, у даному випадку, є процесом побудови імагінальних органів
- Органи дорослої комахи формуються з особливих зачатків – **імагінальних дисків** - невеликих скупчень недиференційованих клітин, розташованих у певних місцях тіла личинки. **Кожен імагінальний диск має своє призначення: є диски, з яких утворюються крила, кінцівки, певні ділянки кишечника, фасеткові очі тощо.**
- Імагінальні диски закладаються ще під час **ембріогенезу** або на **ранній личинковій стадії, протягом личинкової стадії вони ростуть, але не диференціюються**. Тільки у личинки останньої стадії перед залялькуванням їхні клітини диференціюються. Протягом стадії лялечки вони розгортаються, утворюючи імагінальні диски

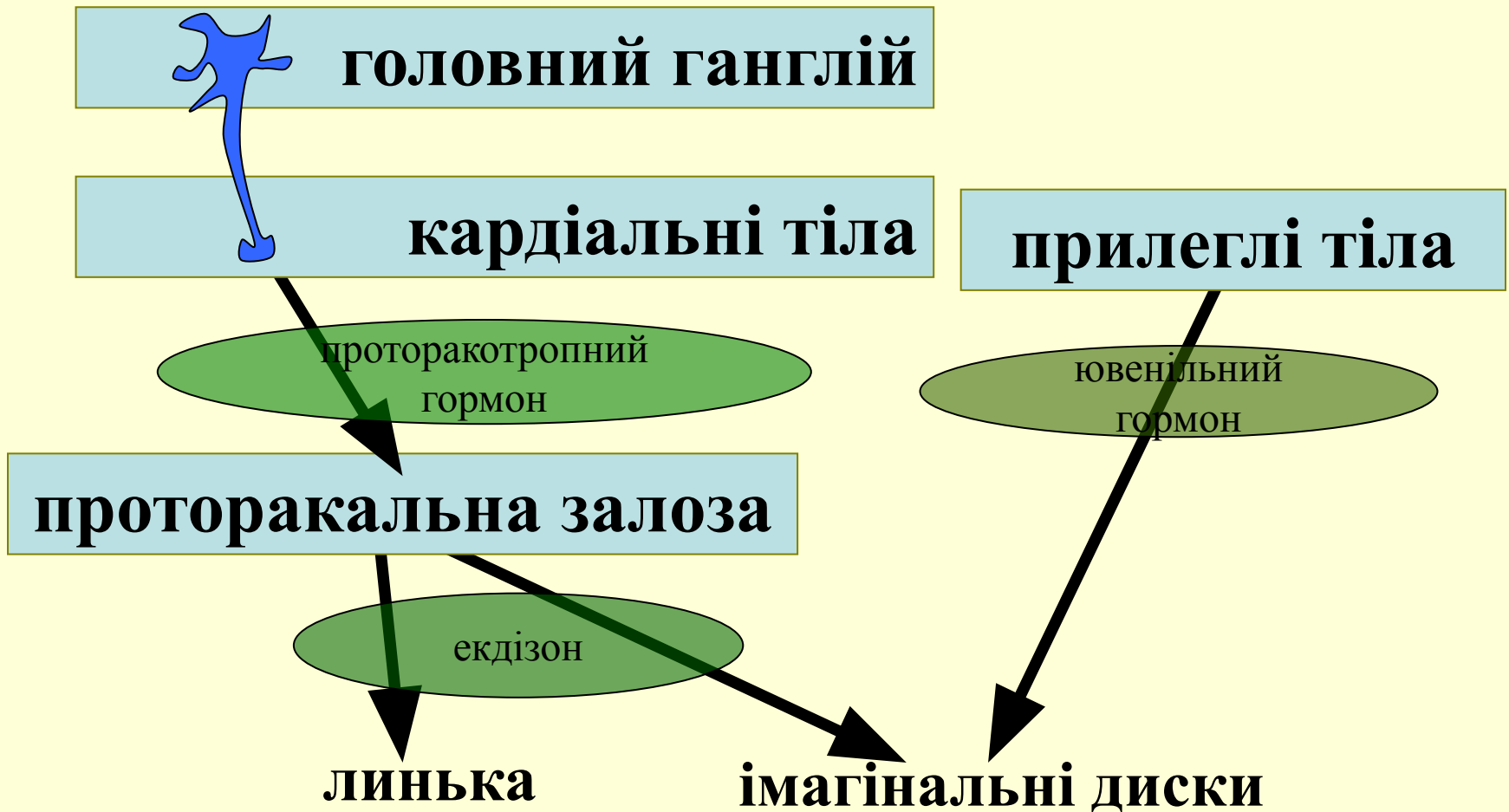
- Важливу роль у метаморфозі відіграє **жирове** тіло. На личинковій стадії у ньому накопичуються поживні речовини (жири, білки, вуглеводи), що використовуються як пластичний матеріал та джерело енергії при побудові імагінальних органів

Метаморфоз комах відбувається під **гормональним** контролем з боку нейроендокринної системи, регулюється нейроендокринним комплексом органів, до якого входять:

- **нейросекреторні клітини мозку,**
- **кардіальні тіла,**
- **прилеглі тіла,**
- **парна проторакальна (передньогрудна) залоза**

Нейросекреторні клітини мозку виробляють **проторакотропний гормон**. Через довгі аксони цих клітин він надходить до **кардіальних тіл**, а з них – у **гемолімфу**. У личинок проторакотропний гормон стимулює роботу **проторакальних залоз**, які починають виділяти гормон линьки – **екдізон**. **Прилеглі тіла** виділяють **ювенільний гормон**

Нейроендокринна регуляція метаморфозу у комах



Концентрація екдізону мала в періоди між линьками і висока – у період линьки. Концентрація ювенільного гормону висока протягом всієї личинкової стадії, і знижується перед фінальним линянням

Екдізон у периферичних тканинах перетворюється на свою активну форму – **екдістерон** і впливає на **клітини гіподерми**, спричинюючи спочатку синтез ферментів, які розчиняють стару кутикулу, а пізніше – синтез матеріалу для побудови нової кутикули. Крім того, екдістерон стимулює ріст і диференціацію всіх тканин личинки, у тому числі, і клітин імагінальних дисків

Але **при високій концентрації ювенільного гормону** екдістерон **не може** активувати розвиток імагінальних дисків і тому стимулює лише секрецію матеріалу личинкової кутикули, і линяння завершується появою чергової личинкової стадії

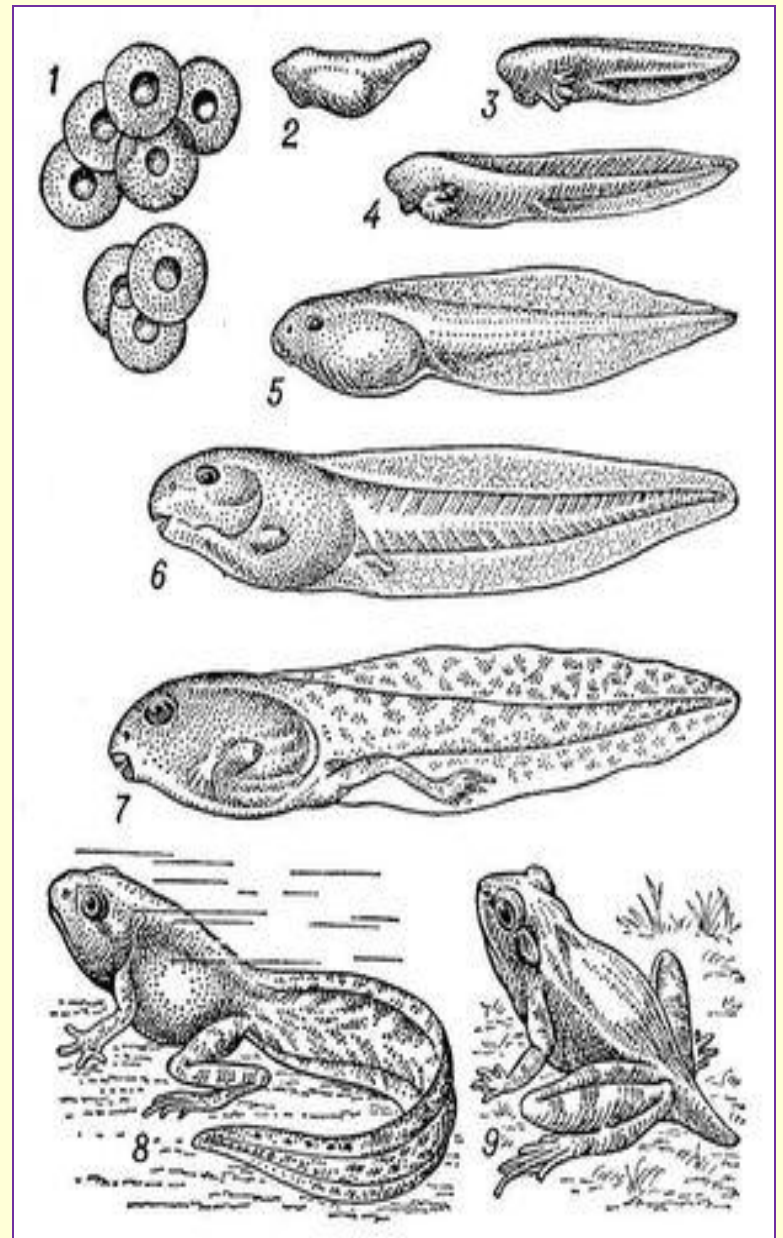
Зниження концентрації ювенільного гормону веде до зняття блокуючого впливу на імагінальні диски, екдістерон стимулює їхній ріст та диференціацію, і відбувається линяння личинки на лялечку (або останню личинкову стадію при неповному метаморфозі)

НЕПРЯМИЙ РОЗВИТОК З ПОВНИМ ПЕРЕТВОРЕННЯМ (АМФІБІЇ)

У *хвостатих амфібій* зміни, що відбуваються при метаморфозі, є суттєво меншими, ніж у безхвостих

У ході метаморфозу відбуваються:

- резорбція хвостового плавника,
- зникнення зовнішніх зябер,
- зміни у будові шкіри,
- зміни у вісцеральному скелеті,
- формування легенів, перебудова кровоносної системи



У безхвостих амфібій метаморфозні зміни є суттєвішими:

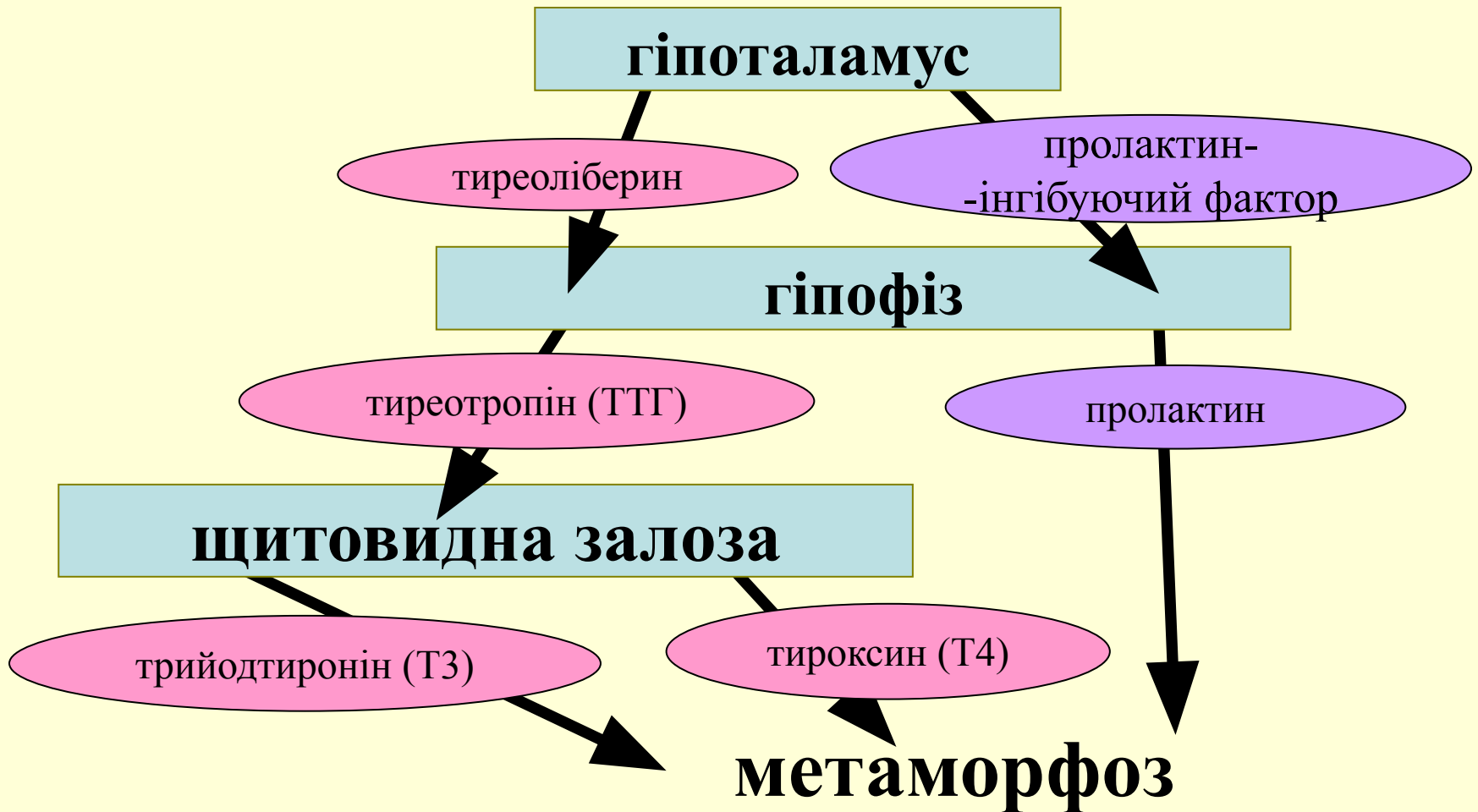


У безхвостих амфібій при метаморфозі відбуваються наступні зміни:

- зовнішні зябра замінюються внутрішніми (*ще у пуголовків*), потім зникають (*редуються зяброві дуги*), розвиваються легені,
- з'являються зачатки задніх кінцівок біля основи хвоста, а пізніше позаду зябрових дуг – зачатки передніх,
- редується хвіст,
- змінюється будова шкіри, з'являються шкірні залози,
- рогові зуби, якими пуголовок зшкрябував рослинну їжу, редуються,
- змінюється форма рота,
- розвиваються м'язи язика,
- вкорочується кишечник (*у зв'язку з переходом від рослинної їжі до тваринної*),
- відбувається окостеніння хрящів,
- відбувається утворення накладних кісток,
- змінюється властивість гемоглобіну – *у пуголовків гемоглобін приєднує O_2 швидше і міцніше, а віддає повільніше, ніж у дорослих жаб*,
- у видільній системі відбувається зміна від виділення аміаку (у пуголовків) до виділення сечовини (у жаб), *у зв'язку з чим в печінці синтезуються ферменти циклу сечовини*,

- відбуваються зміни в органах чуття:
 - редукується бічна лінія,
 - розвивається середнє вухо,
 - розвивається барабанна перетинка,
 - відбувається диференціація ока (очі зміщуються з боків у фронтальну площину, виникає миготлива перетинка, повіки, зоровий пігмент **порфіропсин** (A_2), характерний для прісноводних істот, замінюється на **родопсин** (A_1), характерний для сухопутних і морських істот
- **Метаморфоз у амфібій регулюється гіпоталамо-гіпофізарно-тиреоїдною системою**
- Гормони щитовидної залози - **тироксин** та **трийодтиронін** - стимулюють метаморфоз. **Пролактин**, що синтезується гіпофізом, є свого роду личинковим гормоном, який стимулює личинковий ріст і гальмує метаморфоз

Нейроендокринна регуляція метаморфозу у амфібій



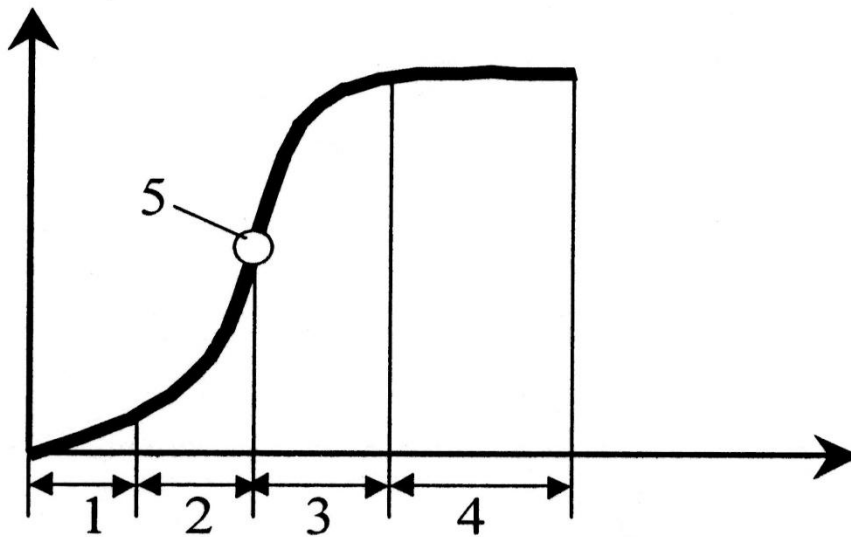
- У пуголовків гіпоталамус недорозвинутий. Тому він виробляє мало **тиреоліберину** (рилізинг-фактору) що веде до виділення гіпофізом малої кількості **тиреотропного** гормону, і, як наслідок, утворення малої кількості **тироксину** та **трийодтироніну** щитовидною залозою. Внаслідок тієї ж недорозвинутості, гіпоталамус виділяє мало пролактин-інгібуючого фактору (**дофаміну**), що веде до утворення великої кількості пролактину гіпофізом. Тому стимулюється личинковий ріст і гальмується метаморфоз
- З розвитком, гіпоталамус починає виробляти більше **тиреоліберину** і **дофаміну**, що веде до утворення все більшої кількості **тироксину** та **трийодтироніну** і все меншої кількості **пролактину**. І це, в решті решт, і призводить до запуску процесів метаморфозу

- **Реакція тканин** на дію цих гормонів **специфічна**, одні клітини гинуть, дегенерують, інші – не реагують, а певні – активуються. Характер відповіді визначається *специфічністю реагуючої тканини*
- В ході метаморфозу повинна бути забезпечена певна **послідовність змін** (наприклад, розвиток кінцівок має відбутися раніше, ніж редукція хвоста, а не навпаки). Це досягається за рахунок того, що *різні тканини реагують на різні порогові концентрації тиреоїдних гормонів*

РІСТ І ФОРМОТВОРЧІ ПРОЦЕСИ

- **Ріст** – це поступальна незворотна зміна (*збільшення чи зменшення*) маси (сухої маси протоплазми) та розмірів організму, органу, клітини за рахунок процесів метаболізму
- Аналіз явищ росту нарівні організму та окремих органів часто зводиться до аналізу **змін в часі маси** або **лінійних розмірів** органу чи тіла особини

Зручним способом представлення даних такого роду є побудова **кривої росту**, де по осі X відкладають час, а по осі Y – значення вимірювального параметру (маса, об'єм, довжина, висота, площа поверхні)



1. Лаг-фаза,
2. Лог-фаза, логарифмічна фаза, фаза експлтенціального росту,
3. Фаза сповільненого росту,
4. Фаза плато,
5. Точка перегину

Для аналізу тенденцій змін параметрів росту, для опису експериментально отриманих кривих росту застосовуються так звані рівняння росту, які є певними функціями, графіки яких наближуються до форми отриманої кривої росту. Однак вигляд функції залежить і від того, яке завдання ми ставимо: зручно описати криву росту і отримати формулу, яка дозволяє враховувати параметри росту, чи вона повинна виражати фізіологічні закономірності росту

- 1. **Рівняння Берталанфі** представляє ріст як результат процесів анаболізму та катаболізму*
- 2. **Рівняння логістичної функції** виходить з того, що швидкість росту прямо пропорційна розмірам чи масі тіла тварини у даний момент*

Згадані рівняння описують ріст протягом всього онтогенезу особини. Але виявилось, що ріст можна поділити на ряд етапів, і на кожному з цих етапів є свої закономірності процесу росту

Броді і Шмальгаузен запропонували рівняння, які дозволяють описувати ріст на різних етапах

- **Рівняння Броді** описує ріст за допомогою системи із двох рівнянь. Перше для етапу **самоприскорювального росту** (до точки перегину, тобто, до моменту статевого дозрівання), друге: для етапу **самосповільнювального росту** (після точки перегину, тобто, після настання статевого дозрівання)
- **Рівняння Шмальгаузена**. Ріст складається з окремих етапів, кожен з яких може бути описаний рівнянням *параболи*

Однак, дуже часто ріст, який є неперервним процесом, важко розбити на окремі етапи

Виділяють декілька типів росту:

- **позитивний** - маса зростає,
- **негативний** - маса зменшується

- **обмежений** - ріст іде певний період онтогенезу, досягаються кінцеві розміри і ріст припиняється (*наприклад, у птахів, ссавців, комах*)
- **необмежений** - хоча б невеликий позитивний приріст відбувається протягом всього життя особини (*наприклад, у риб, дерев*)
- **переривчастий** - ріст переривається періодами з практичною відсутністю росту (*наприклад, у комах ріст відбувається під час линьки, а від линьки до линьки росту практично немає. Крива росту, у цьому випадку, має вигляд сходинок*)

- **ізометричний ріст** – це ріст, при якому всі частини тіла чи органу ростуть з однаковою швидкістю, орган росте з такою ж швидкістю, як і все інше тіло *(наприклад, у риб, у комах з неповним перетворенням)*
- **алометричний ріст** – це ріст, при якому органи чи частини тіла ростуть з різною швидкістю, орган росте з іншою швидкістю, ніж все інше тіло *(наприклад, голова, тіло і кінцівки у людини)*

РІСТ КЛІТИН І КЛІТИННИХ ПОПУЛЯЦІЙ

Ауксетичний

*(коловертки, круглі черви,
личинки комах)*

Проліфераційний

Мультиплікативний

$$(N_n = 2^n)$$

Аккреційний ($N = 2n$)

Рекурентний (наростання

кількості клітин за т.зв.

рядом Фібоначі: $N=1, 2, 3, 5, 8$)

Ауксетичний ріст

- спостерігається у *коловерток, круглих червив, личинок комах*
- число клітин залишається постійним (**явище евтелії**)
- збільшення розмірів окремих клітин нерідко пов'язане з **поліплоїдизацією**

У хребетних збільшення розмірів клітин не вносять помітного внеску у процеси росту. Поліплоїдія зустрічається тут лише в деяких органах (наприклад, у печінці). Якщо прийняти до уваги, що поліплоїдія веде до припинення репродукції, то очевидно, що вона гальмує потенційний ріст

Проліфераційний ріст

Цей тип росту здійснюється за рахунок поділів клітин:

- поділ навпіл,
- множинний поділ,
- брунькування (наприклад, у дріжджів)

Мультиплікативний ріст

- Цей тип росту характеризується тим, що обидві клітини, які утворилися у результаті поділу родоначальної клітини, знову вступають у поділ. Число клітин N росте у геометричній прогресії: якщо n – номер поділу, то

$$N_n = 2^n$$

- Цей механізм дає найбільший внесок у збільшення маси організму, що росте
- Рівняння для мультиплікативного росту у диференціальній формі має вигляд $dW/dt = kW$, тобто, **швидкість росту пропорційна масі**
Однак, мультиплікативний ріст у чистому вигляді або не зустрічається у природі, або швидко закінчується (він притаманний більшості організмів у ембріональній і ранній постембріональній періоду)

Аккреційний ріст

- Цей тип росту у найпростішому випадку пов'язаний з тим, що після кожного наступного поділу лише одна з клітин знову ділиться, а ніша поділи припиняє. При цьому число клітин росте лінійно, якщо n – номер поділу, то:

$$N_n = 2n$$

- Аккреційний ріст пов'язаний з поділом органу на **камбіальну** і **диференційовану** зони, і постійним переходом клітин з першої зони у другу. При цьому зберігаються постійні співвідношення між розмірами зон
- Цей тип росту характерний для органів, де відбувається приріст чи відновлення клітинного складу протягом усього постембріогенезу (наприклад, **епідерміс шкіри, система крові (оновлення формених елементів крові у червоному кістковому мозку), слизові покриви кишечник та дихальних шляхів тощо**)
- Клітини, що виходять із зони розмноження, пройшовши визначений шлях диференціювання, гинуть і руйнуються, або стаючи мертвими зберігаються у формі зубів, раковин, рогів
- Рівняння аккреційного росту має вигляд: $dW/dt = k$, тобто **швидкість росту постійна**

Рекурентний ріст

- При цьому типі росту ділиться лише одна з двох новоутворених клітин і всі клітини, що не ділилися попереднього разу
- Наростання кількості клітин відбувається за так званим ***рядом Фібоначі***:

$$N = 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, \dots$$

Кожна наступна цифра цього ряду є сумою двох попередніх

ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ КЛІТИННИХ ПОПУЛЯЦІЙ

При вирощуванні популяції одноклітинних організмів, або ж клітин багатоклітинних організмів у культурі *in vitro*, їхній ріст буде описуватися S – подібною кривою, на якій визначають:

- **лаг – фазу** (в цей період клітини готуються до росту, синтезують необхідні ферменти та інші речовини, запасують речовини)
- **експоненційну фазу** (при ній генераційний час, тобто час від поділу до поділу, є постійним)
- **стаціонарну фазу** (причини: вичерпування запасів поживних речовин, накопичення токсичних продуктів метаболізму, для культур клітин тварин ще однією причиною може бути контактне гальмування)

Однак, популяція одноклітинних або культура клітин *in vitro* є скупченнями відносно незалежних клітин, а багатоклітинний організм – це не просто скупчення клітин, це єдина система, у якій клітини взаємопов'язані. І тому ріст клітин у складі багатоклітинного організму має особливостей:

- тканини і органи багатоклітинного організму ростуть з різною швидкістю,
- тканини і органи багатоклітинного організму припиняють ріст не одночасно,
- одна тканина чи орган впливають на ріст іншої тканини чи органа,
- існує саморегуляція росту окремої тканини чи органу (**компенсаційний ріст**) (наприклад, якщо видалити частину печінки, то залишок відновлює попередні розміри, якщо видалити один з парних органів (нирки, сім'яники тощо), то інший розростається)

ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ НА РІВНІ ПОПУЛЯЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

Особини одного виду можуть стимулювати або пригнічувати ріст сусідніх особин свого виду (*найчастіше проявляється пригнічувальний ефект*). Часто поодинокі особини ростуть гірше, ніж у групах, однак при високій щільності популяції ріст особини знижується. Причому показано, що лімітує ріст не їжа, а середовище існування.

У ссавців можливий або стимулюючий або пригнічувальний вплив, що залежить від:

- температури середовища,
- щільності популяції,
- абсолютного числа особин у групі,
- статі та співвідношення статей,
- генетичних особливостей,
- видової приналежності

**ДЯКУЮ ЗА
УВАГУ !**

