

Дробление

- Процесс дробления – серия митотических делений, в результате которых объем цитоплазмы яйца разделяется на клетки меньшего размера, которые называются бластомерами.

- При дроблении очень короткие интерфазы, поэтому бластомеры не успевают расти, а, наоборот, с каждым делением становятся размерами все меньше и меньше, т.е. количество бластомеров увеличивается, а объем каждого отдельного бластомера уменьшается.

- **Полное дробление** – **голобластическое** (holos – весь, blastos – зачаток) – в дроблении участвуют все участки зародыша.
- **Неполное дробление (частичное)** – **меробластическое** – дробление идет только на анимальном полюсе, вегетативный полюс перегружен желтком и в дроблении не участвует.

Перетяжки, разделяющие дробящуюся зиготу на всё более мелкие клетки (бластомеры), называют бороздами дробления.

Борозды дробления делят на следующие виды:

- 1) меридианная (меридиональная) – проходит через анимально-вегетативную ось зиготы;
- 2) экваториальная, которая может быть смещена к анимальному полюсу из-за большого количества желтка в вегетативном полюсе, проходит по широте зиготы (поперек) или по экватору зиготы;
- 3) тангенциальная – проходит параллельно поверхности зиготы, так образуется несколько слоев клеток зародыша.

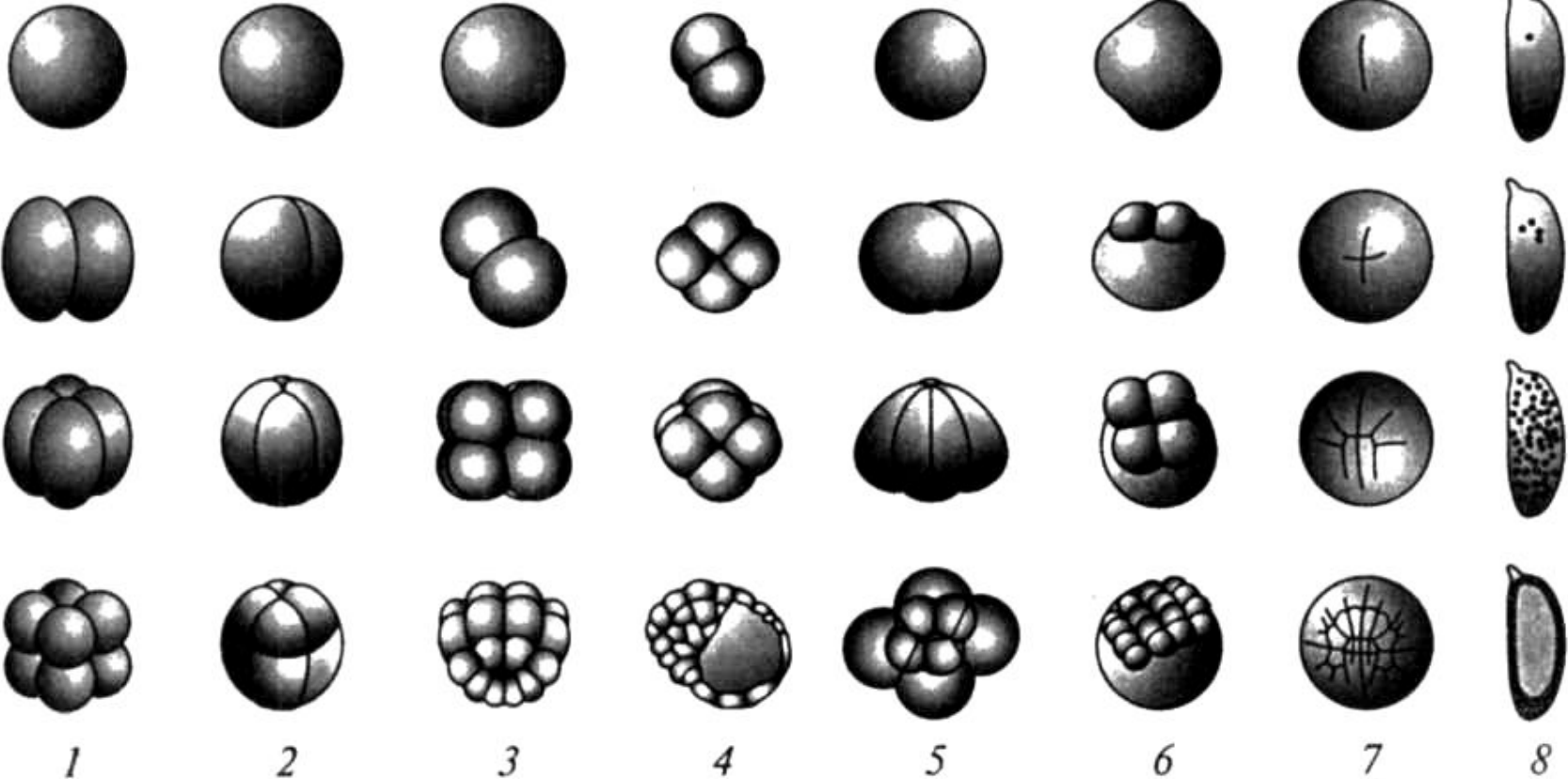
- На ранней стадии развития сначала образуется однослойный зародыш – **бластула** в форме шара с полостью внутри.
- Клетки, образующие стенку бластулы, называются **бластомеры**, а сама стенка зародыша – **бластодерма**.
- Полость внутри бластулы (первичная полость тела) называется **бластоцель**. При формировании бластулы бластоцель может и не образовываться.

Типы дробления

Типы дробления

Голобластический
(полное дробление)

Меробластический
(неполное дробление)



классификация типов дробления (по Голиченкову В. А., 2004):

- 1 – полное равномерное дробление (иглокожие, бесчерепные);
- 2 – полное неравномерное дробление (амфибии, осетровые рыбы);
- 3 – полное билатеральное дробление (асцидии);
- 4 – полное равномерное ротационное дробление (плацентарные млекопитающие);
- 5 – полное спиральное дробление (большинство моллюсков; кольчатые, плоские и круглые черви);
- 6,7 – неполное дискоидальное дробление (6 – костистые рыбы; 7 – рептилии, птицы);
- 8 – неполное поверхностное дробление

1. Радиальное голобластическое дробление, которое может быть 2 видов:

а) полное равномерное дробление (бесчерепные (ланцетник)

и иглокожие). Олиголецитальные яйцеклетки

б) полное неравномерное дробление (амфибии и осетровые).

Мезолецитальные яйцеклетки

2. Спиральное голобластическое дробление (большинство моллюсков, кольчатые, круглые и плоские черви)

3. Билатеральное голобластическое дробление (асцидии)

4. Асинхронное, ротационное голобластическое дробление (плацентарные млекопитающие)

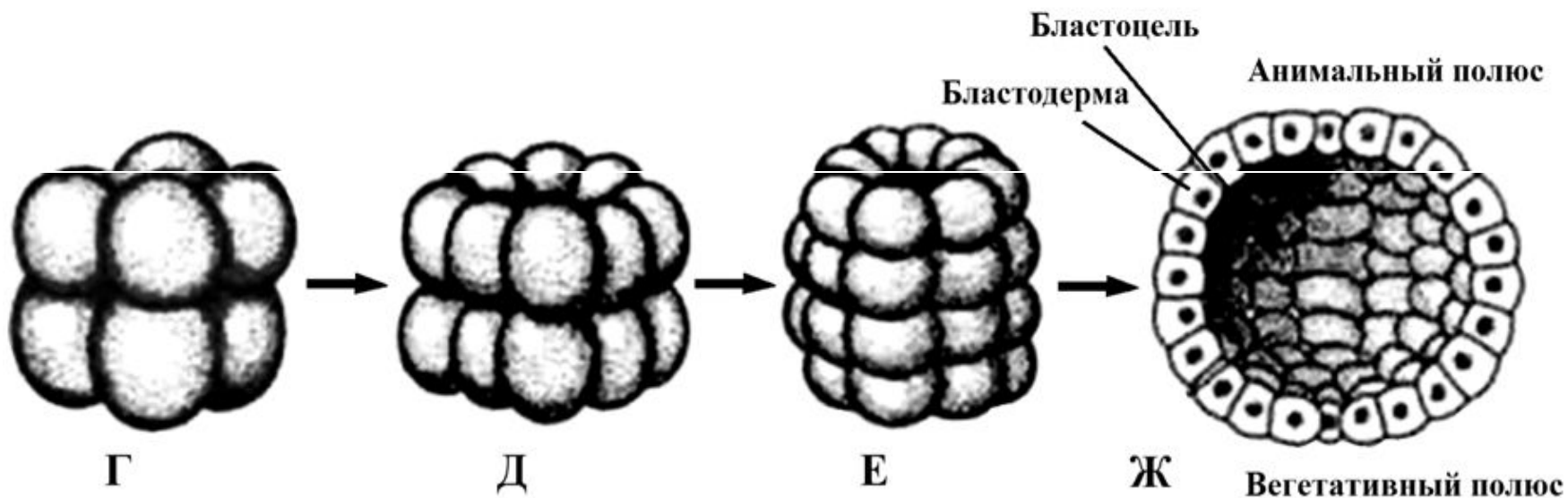
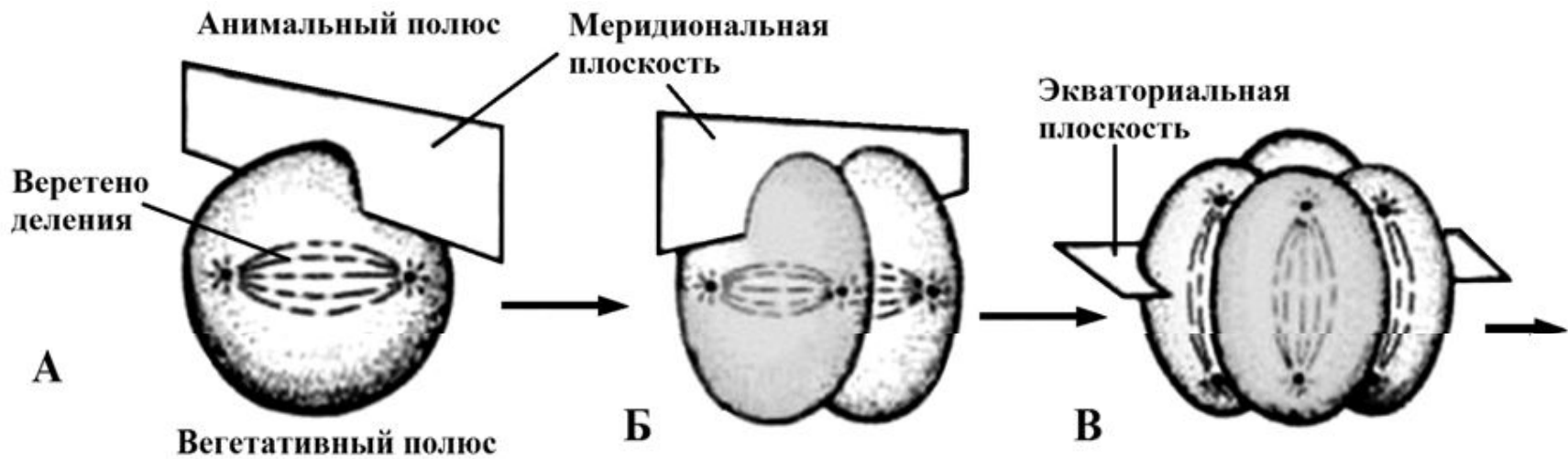
При наличии большого количества желтка наблюдается два типа дробления

1) дискоидальное меробластическое дробление (рептилии, птицы, костистые рыбы)

2) поверхностное меробластическое дробление (насекомые)

Полное равномерное дробление

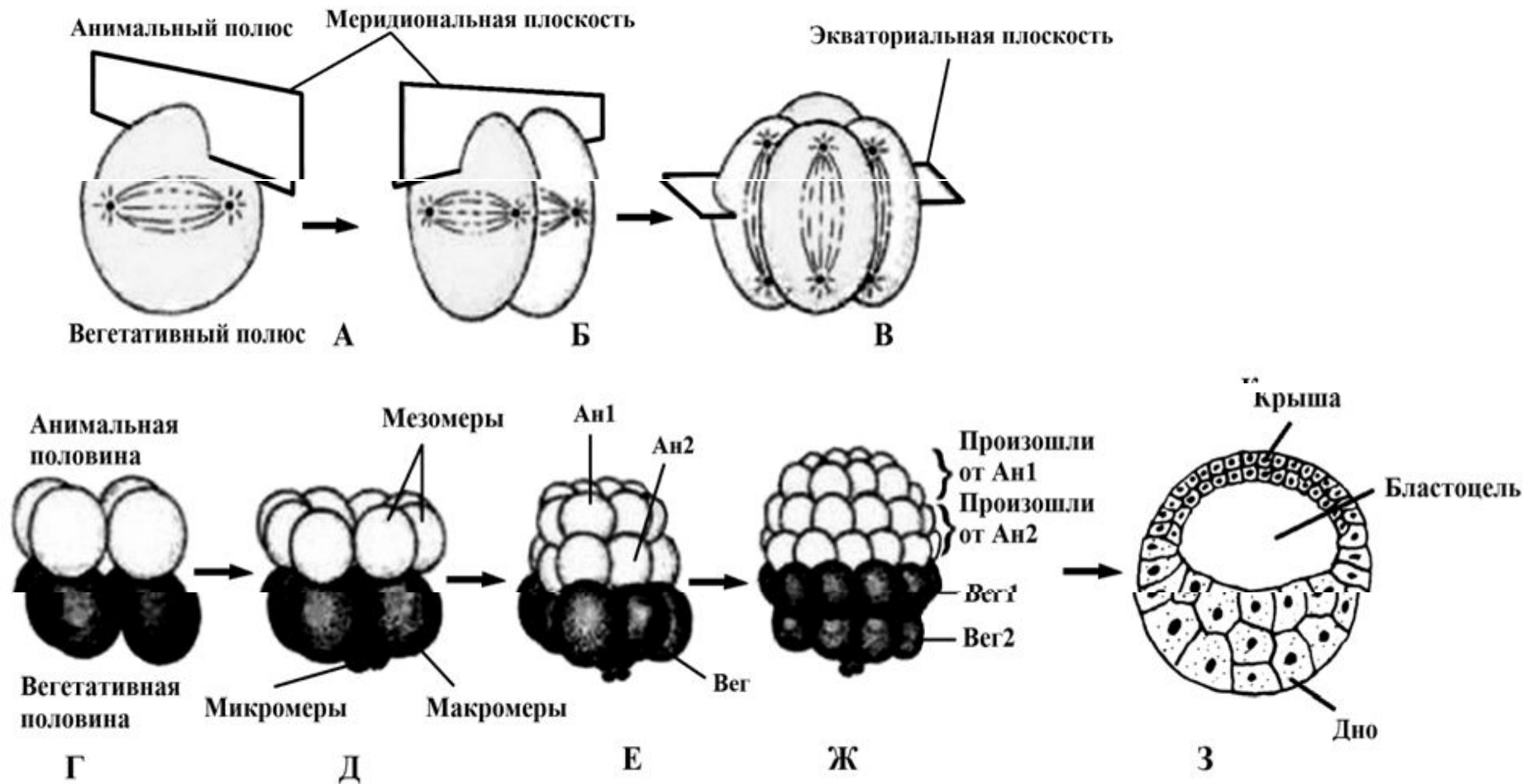
- ***равномерным (синхронным)*** – когда все бластомеры дробятся с одинаковой скоростью и поэтому количество их увеличивается по правильной прогрессии, т.е. происходит кратное увеличение бластомеров (1, 2, 4, 8 и т.д.). Характерно для яйцеклеток с малым количеством желтка, при этом образуются бластомеры примерно одинакового размера (ланцетник);



Радиальное голобластическое равномерное дробление (А, Б, В, Г, Д, Е) (ланцетник) и образование бластулы (Ж)

Полное неравномерное дробление

- **неравномерным (асинхронным)** – когда количество бластомеров увеличивается по неправильной прогрессии (1, 2, 3, 5 и т.д.). Характерно для яйцеклеток со средним содержанием желтка (круглоротые, хрящевые рыбы, земноводные). При этом образуются бластомеры неодинакового размера. Сначала в результате первых двух дроблений образуются бластомеры примерно одинакового размера, а затем на анимальном полюсе деление происходит быстрее, чем на вегетативном. В результате на анимальном полюсе образуется большее количество бластомеров, и они меньшего размера, чем на вегетативном полюсе. В дальнейшем эти бластомеры дифференцируются по-разному – из одних образуется тело зародыша, а другие выполняют трофическую функцию.

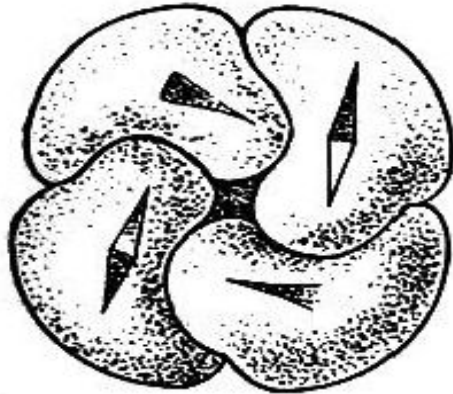


Полное неравное дробление (А, Б, В, Г, Д, Е, Ж) и образование амфибластулы (З)

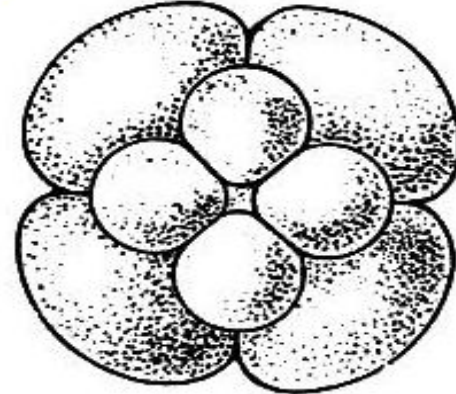
Спиральный тип дробления характеризуется утерей элементов симметрии уже на стадии четырех, а иногда и двух бластомеров и присущ беспозвоночным (моллюски, кольчатые и ресничные черви), объединяемым в группу *Spiralia*. Свое название этот тип дробления получил из-за того, что при взгляде с анимального полюса последовательно отделяющиеся четверки (квартеты) бластомеров поворачиваются относительно анимально-вегетативной оси то в правую, то в левую сторону, как бы образуя при наложении друг на друга спираль

Спиральное дробление

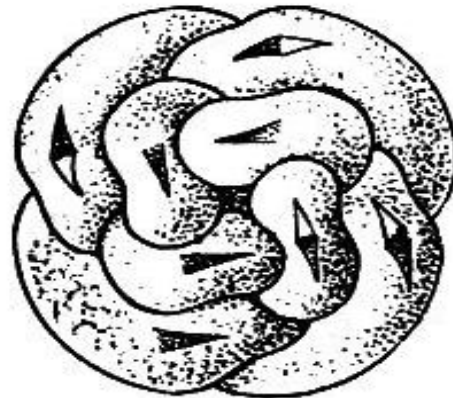
А



Б



В



Г

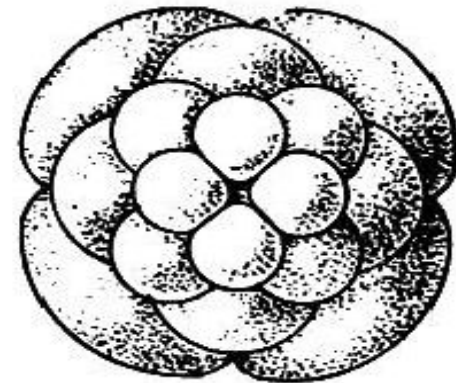
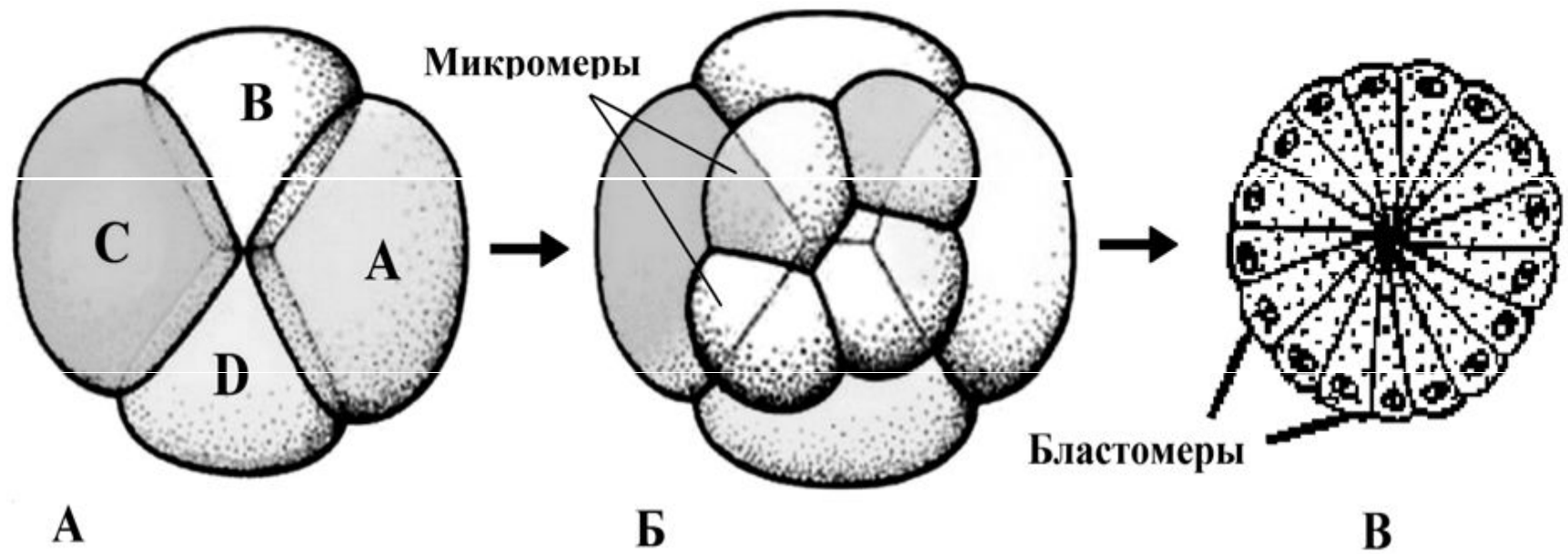


Рис. 7. Схема начальных стадий спирального дробления (по Мануиловой, 1973):



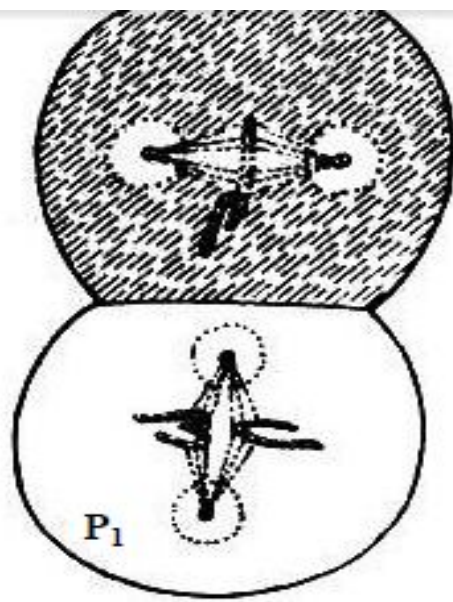
Спиральное дробление (А, Б) и образование стерробластулы (В)

Билатеральный тип дробления (круглые черви, оболочники) характеризуется наличием одной плоскости симметрии. Наиболее замечательная особенность этого типа дробления заключается в том, что плоскость первого деления устанавливает единственную плоскость симметрии зародыша (рис. 8).

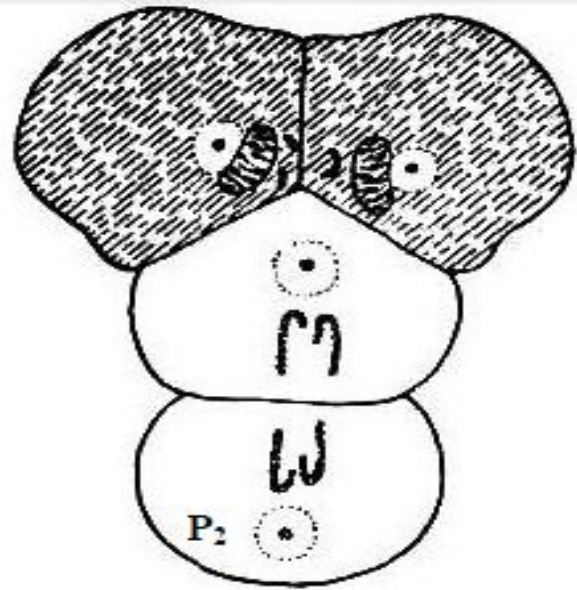
Каждое последующее деление ориентируется по отношению к этой плоскости симметрии так, что половина зародыша по одну сторону от первой борозды представляет собой зеркальное отражение половины зародыша по другую ее сторону.

При билатеральном типе дробления формируется одна плоскость симметрии: 1-я борозда проходит экваториально, далее анимальный бластомер делится меридиональной бороздой, а вегетативный – широтной. В результате получается Т-образная фигура из 4-х бластомеров, не обладающая поворотной симметрией.

Путем поворота вегетативной пары бластомеров Т-образная фигура преобразуется в ромбическую. Этот поворот происходит в промежутке между делениями, в интерфазе.



В



Г

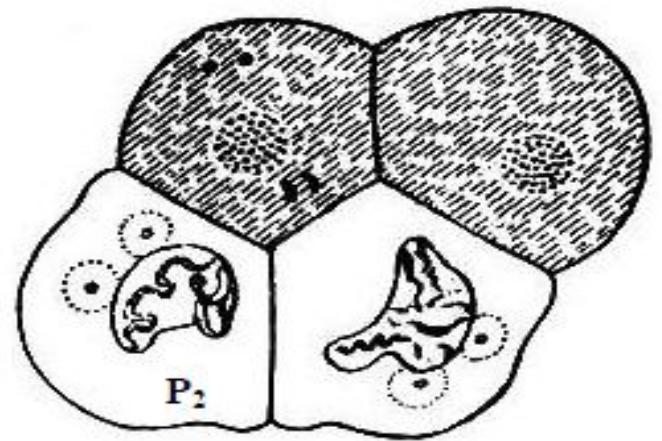
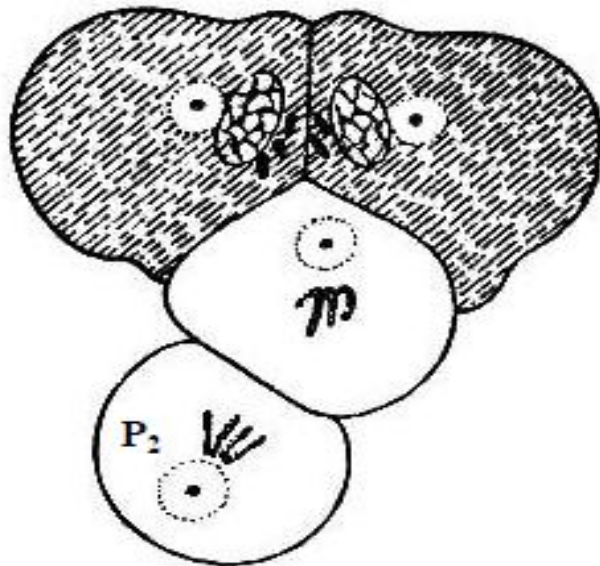
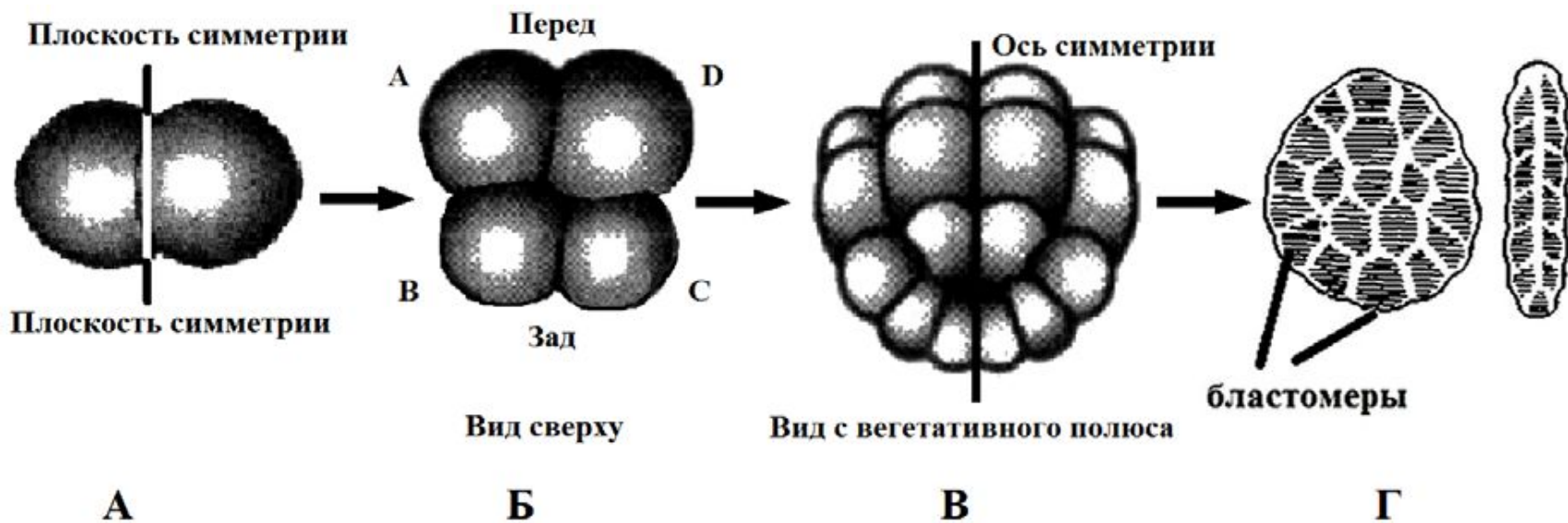


Рис. 8. Дробление яйца аскариды (по Манунловой, 1973):



Билатеральное голобластическое дробление (А, Б, В) и образование плакулы (бластула) (Г)

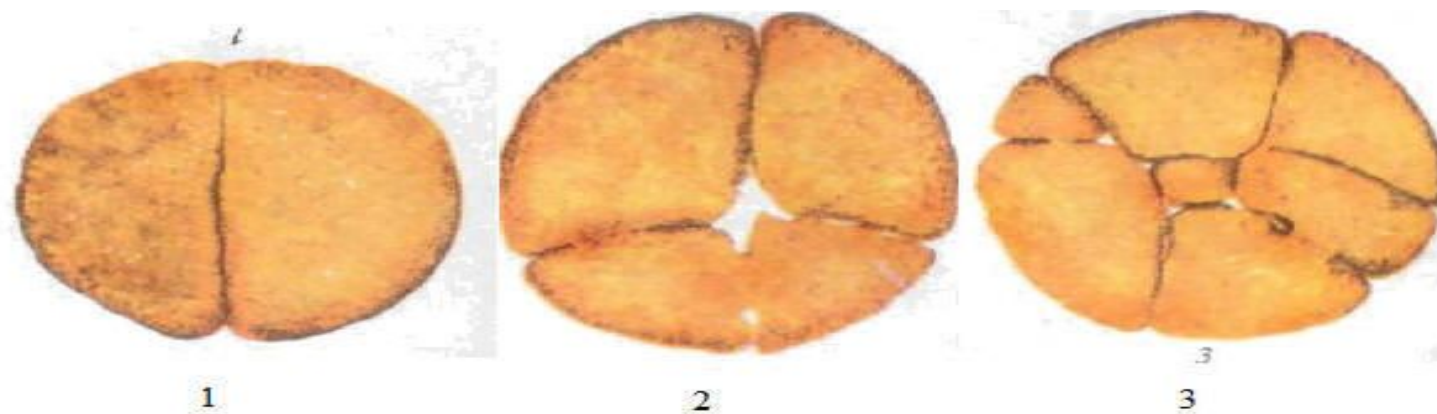


Рис. 8.4. Дробление яйца лягушки:

1 – стадия двух бластомеров и первой борозды деления; 2 – стадия четырех бластомеров; 3 – дальнейшая стадия дробления (7 бластомеров).

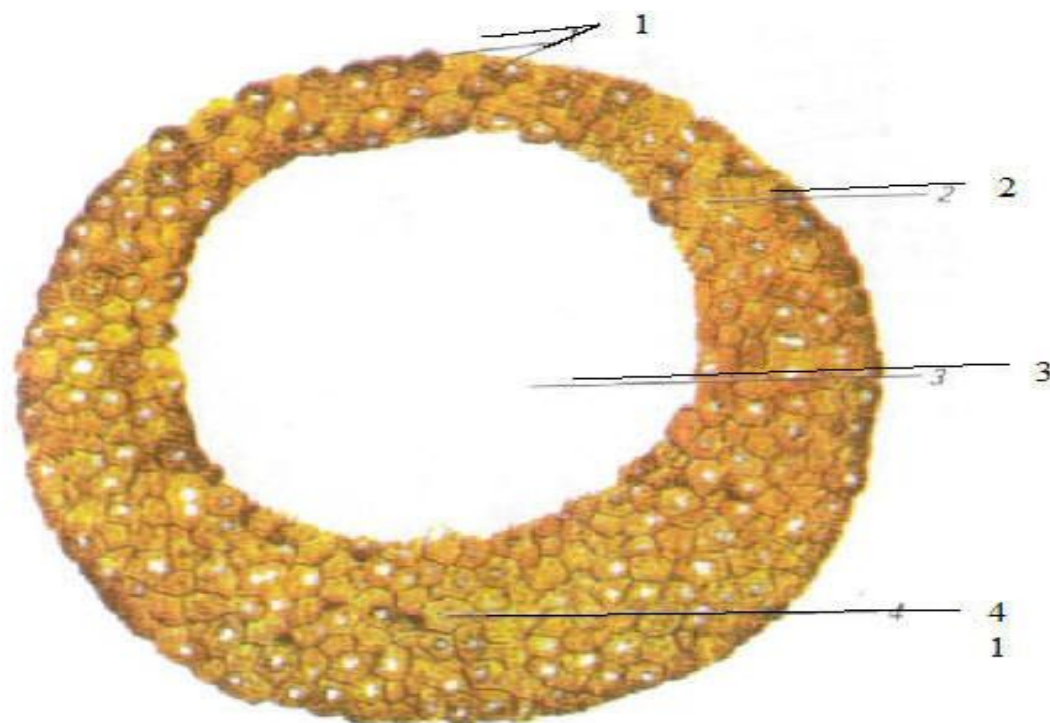


Рис. 8.5. Бластула лягушки:

1 – крыша; 2 – бластомеры; 3 – полость бластулы (бластоцель); 4 – дно.

Анархический тип дробления присущ кишечнополостным и паразитическим плоским червям.

Он характеризуется тем, что бластомеры слабо связаны между собой и располагаются неправильными цепочками (рис. 9).

При этом они могут распадаться, например, под ударами волн, но из отдельных участков образуются полноценные зародыши.

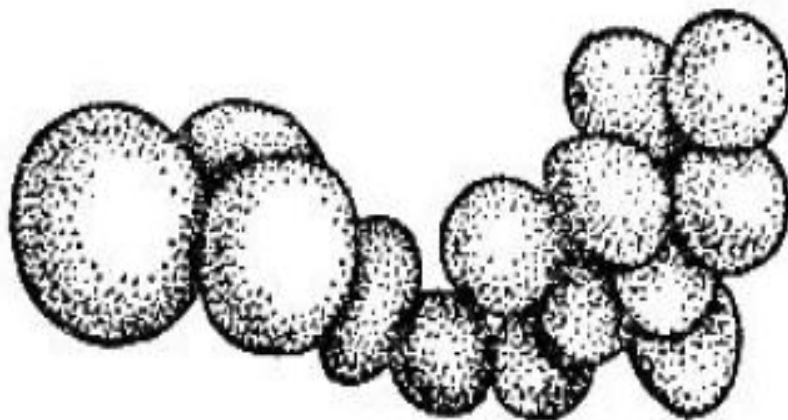
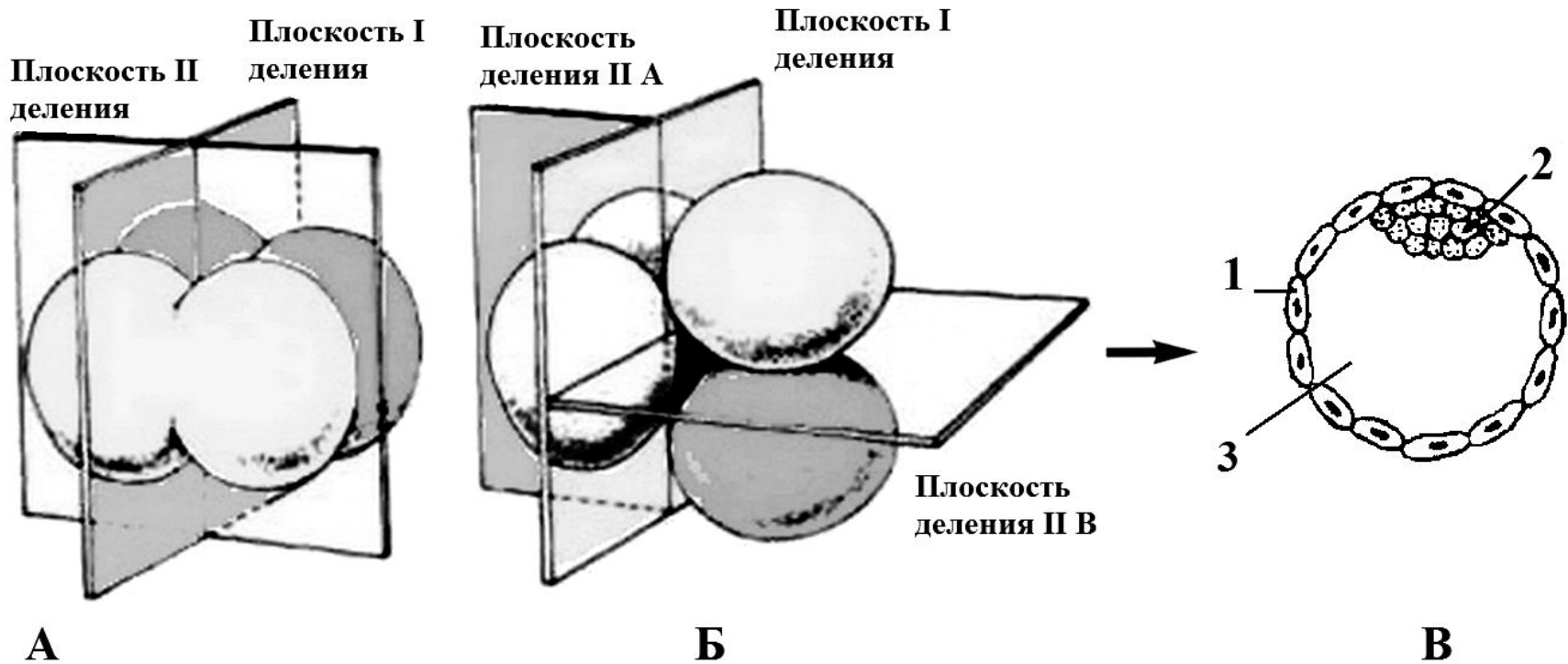


Рис. 9. Анархическое дробление (по Токину, 1987)

В результате плотного объединения бластомеров друг с другом в конце дробления образуется морула.

Асинхронное дробление

- Первое деление – меридиональное. В ходе второго деления один бластомер делится меридионально, но перпендикулярно первому делению, а второй - экваториально. Поэтому такой тип дробления был назван чередующимся или асинхронным (рис. 32, Б).



Сравнение радиального (А) и асинхронного, ротационного дробления млекопитающих (Б) и образование бластоцисты у млекопитающих (В).

А – первое и второе деление радиального дробления;

Б – первое и второе деление асинхронного, чередующегося дробления. В – образование бластоцисты: 1 – трофобласт; 2 – зародышевый узелок (эмбриобласт);

3 – бластоцель

Дискоидальное дробление

- ***дискоидальное*** – дробится небольшой участок зиготы, где мало желтка, а остальная часть, богатая желтком, не делится (костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы).

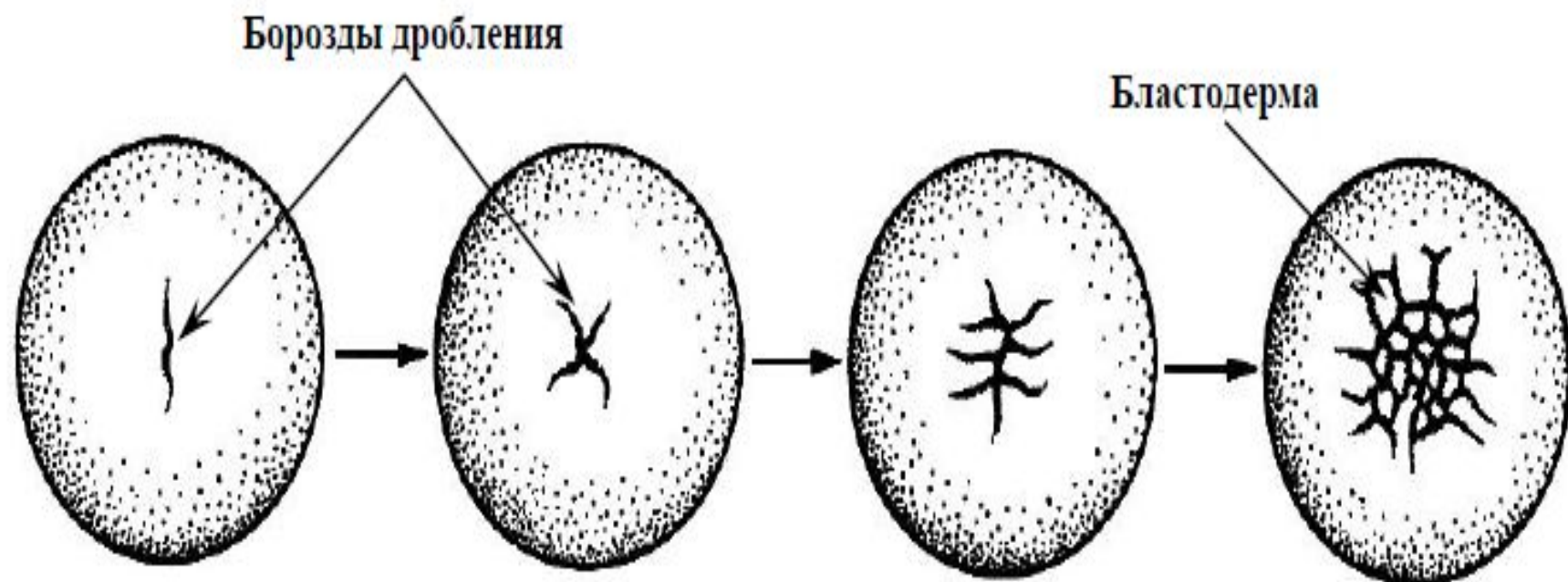
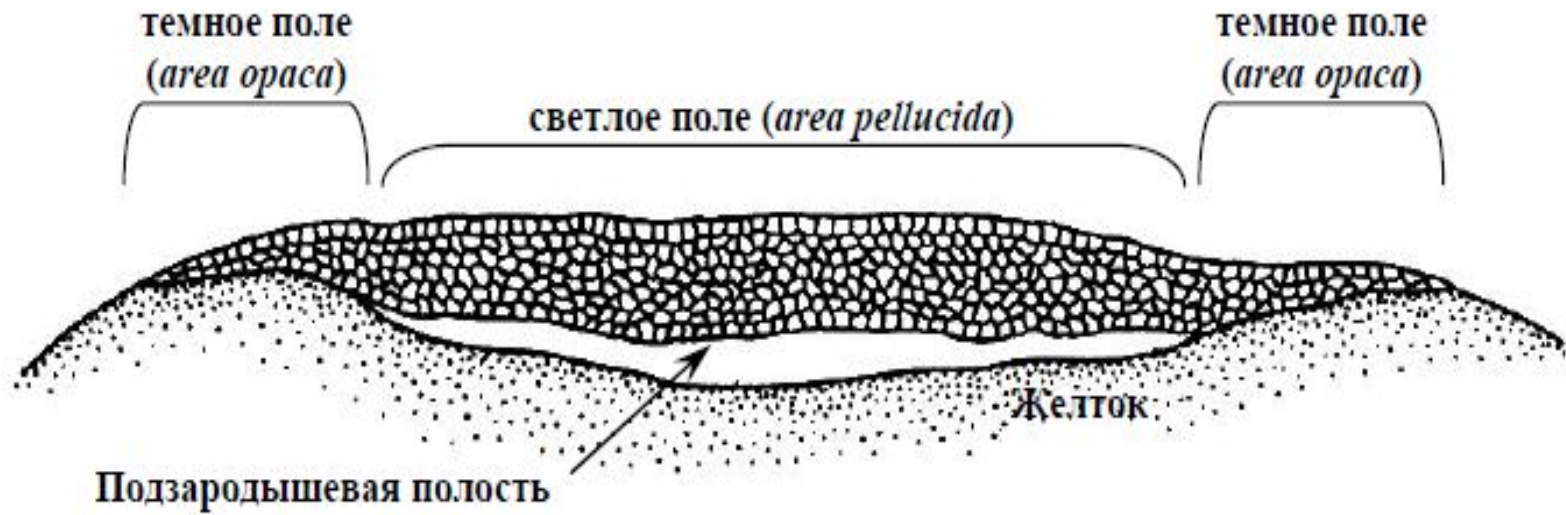
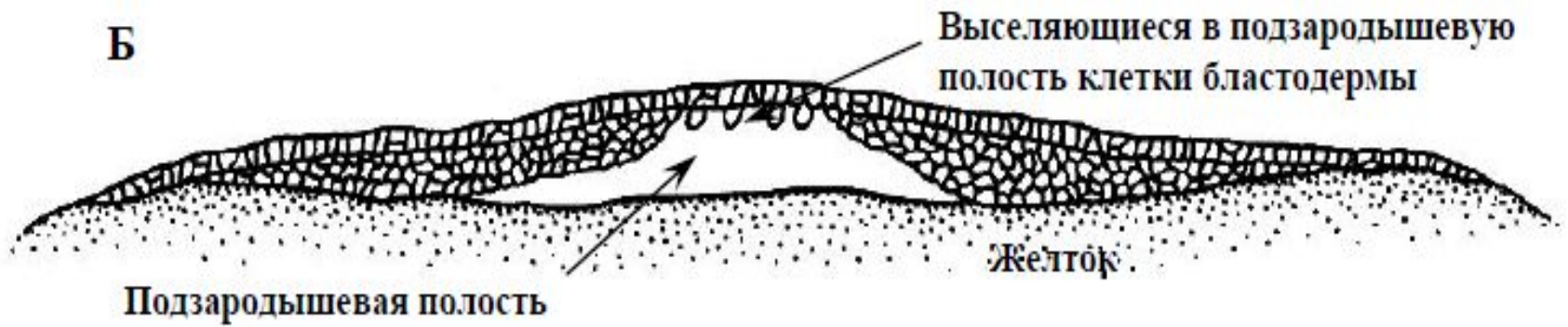


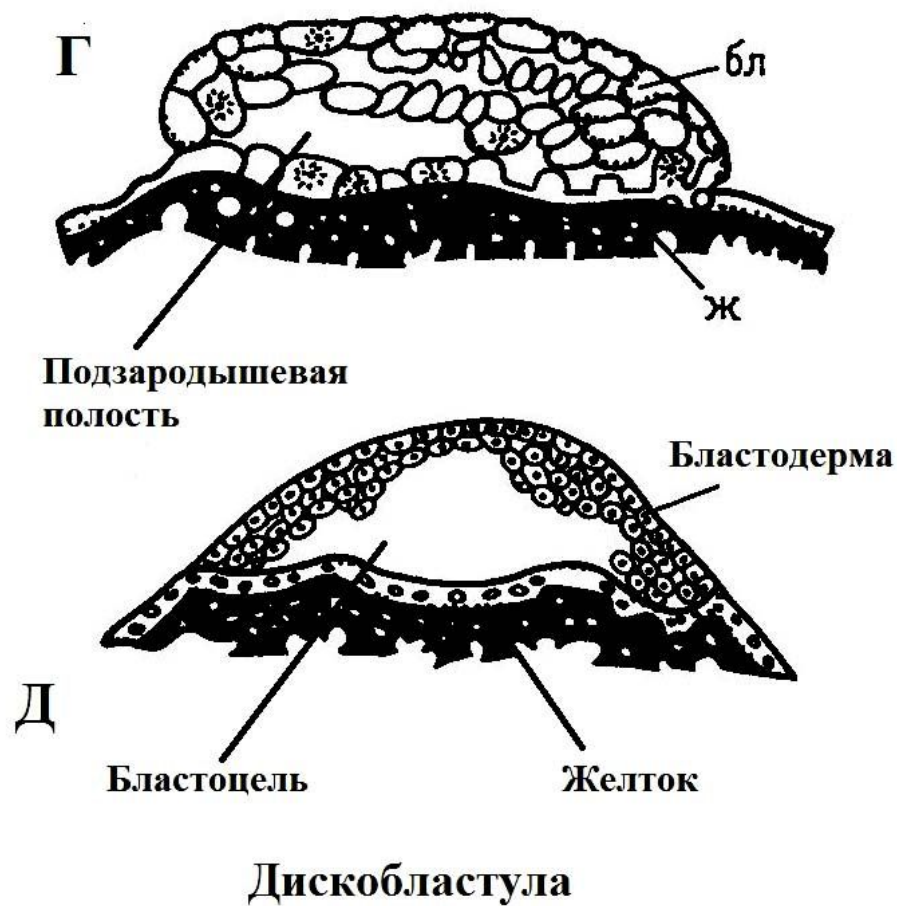
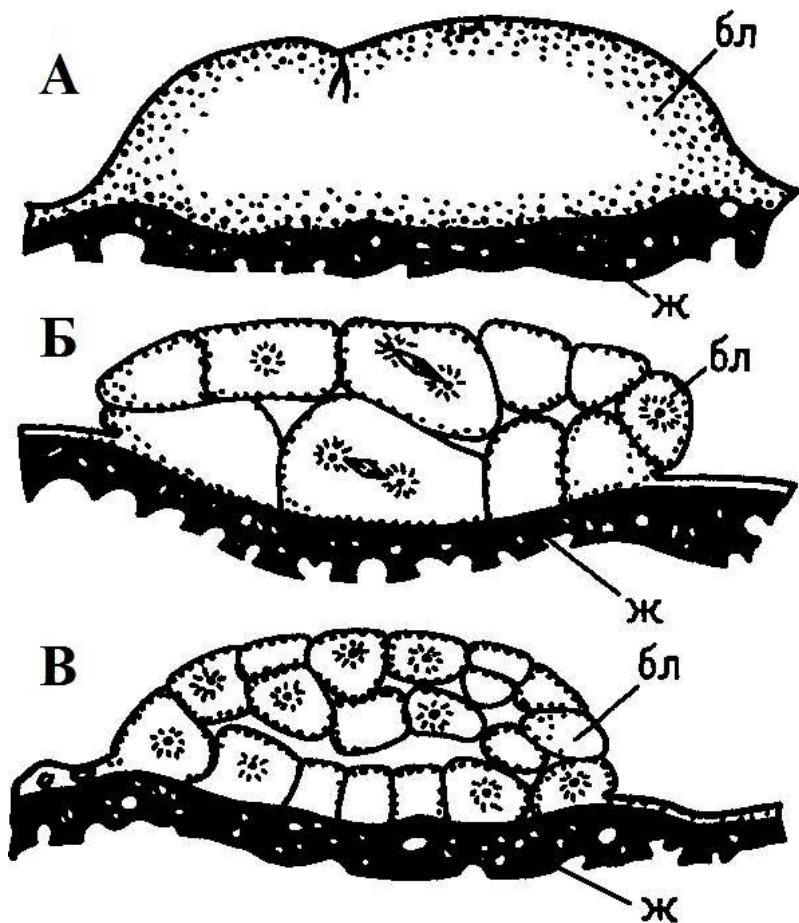
Рис. 11. Дискоидальное дробление куриного яйца (по Гилберту, 1993):
Представлен вид со стороны анимального полюса. Борозды дробления не распро-
страняются на желток, а возникающая бластодерма состоит из одного слоя клеток

А



Б



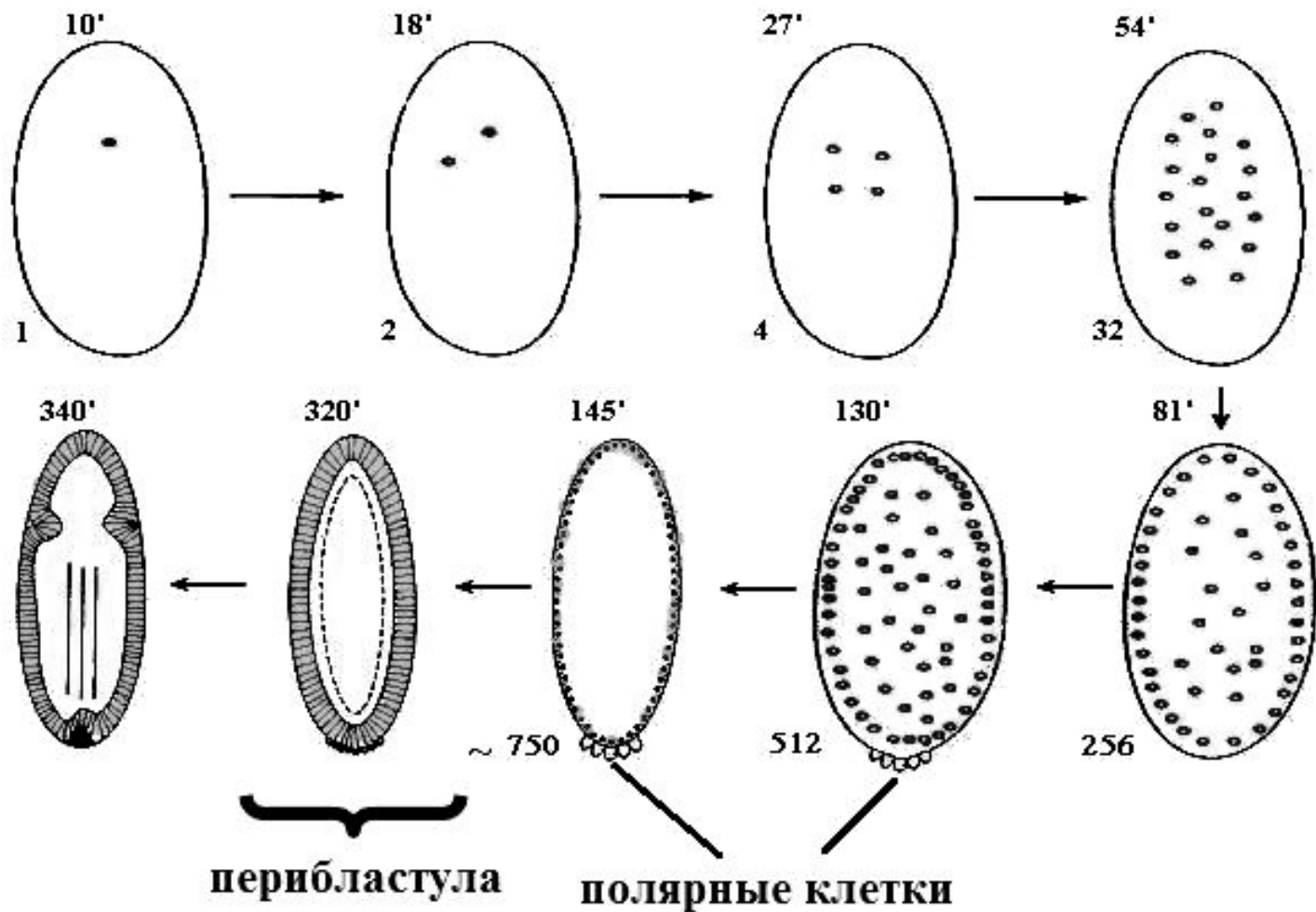


Дробление яйца у костистых рыб (А, Б, В, Г) и образование бластулы (Д),

бл – бластомеры; ж – желток

Поверхностное дробление

- ***поверхностное*** – дробится поверхностная часть зиготы, а центральная часть, богатая желтком не делится (членистоногие);



Поверхностное дробление зародыша дрозофилы.

256 ядер – стадия синцитиальной бластодермы; 512 ядер – формирование полярных клеток, начало обособления клеток бластодермы; 750 ядер – формирование клеток бластодермы; 320' – стадия клеточной бластодермы, бластуляция; 340' – начало формирования зародышевой полоски. Цифры над зародышем соответствуют числу минут; цифры внизу обозначают число ядер

Типы Бластул

1. Бластулы, *имеющие*

бластоцель:

- **целобластула** – типичная бластула, бластодерма состоит из одного слоя бластомеров; бластоцель располагается в центре (ланцетник);
- **амфибластула** – бластодерма на вегетативном полюсе состоит из нескольких рядов клеток; бластоцель смещена к анимальному полюсу (круглоротые, хрящевые рыбы, земноводные) (полное неравномерное дробление);
- **дискобластула** – бластоцель в виде узкой щели располагается под клетками бластодермы, образующей зародышевый щиток (костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы) (дискоидальное дробление).

Бластулы, *не имеющие* *бластоцель:*

- **морула** (morula – ягода шелковицы) – шаровидный зародыш, похож на ягоду шелковицы (плацентарные млекопитающие (асинхронное дробление)
- **стерробластула** (sterros – плотный) – крупные бластомеры глубоко заходят в полость бластоцели и заполняют ее (некоторые членистоногие) (спиральное дробление);
- **перибластула** – бластомеры располагаются по периферии недробящегося желтка (некоторые насекомые) (поверхностное дробление);
- **плакула** – бластула в виде пластинки, раздробленной с двух сторон (дождевые черви) (билатеральное дробление).