

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Ставропольский государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

КАФЕДРА БИОЛОГИИ

А.Б. Ходжаян, М.Г. Гевандова, Н.Н. Федоренко

ОНТОГЕНЕЗ

Учебное пособие
для студентов I курса СтГМУ

Ставрополь, 2017

УДК 577.95 (07)
ББК 28.03 я73
Х 69

Ходжаян, А.Б. Онтогенез. Учебное пособие для студентов I курса СтГМУ / А.Б. Ходжаян, М.Г. Гевандова, Н.Н. Федоренко Ставрополь: Изд-во СтГМУ, 2017, 60 с.

В учебном пособии «Онтогенез» изложены основные этапы и механизмы онтогенеза человека, обозначены критические периоды, охарактеризованы тератогенные факторы и их воздействие на организм.

Рецензенты:

к.м.н., доцент кафедры гистологии Ставропольского государственного медицинского университета, доц. *Радцева Г.Л.*

д.в.н., профессор кафедры ботаники, зоологии и общей биологии Северо-Кавказского федерального университета, проф. *Мануйлов И.М.*

УДК 577.95 (07)
ББК 28.03 я73
Х 69

Рекомендовано к печати редакционно-издательским советом СтГМУ.

БИОЛОГИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ (ОНТОГЕНЕЗ)

Онтогенез, или индивидуальное развитие, – это совокупность преобразований, происходящих в организме от момента образования зиготы до смерти. Термин «онтогенез» впервые введен немецким биологом Э. Геккелем в 1866 г. (от греч. онтос – существо и генезис – развитие).

Учение об онтогенезе – это один из разделов биологии, который изучает механизмы, регуляцию и особенности индивидуального развития организмов.

Знание онтогенеза имеет не только общетеоретическое значение. Оно необходимо врачам для понимания особенностей течения патологических процессов у человека в разные возрастные периоды, профилактики заболеваний, а также для решения социально-гигиенических проблем, связанных с организацией труда и отдыха людей различных возрастных групп.

Различают 2 типа онтогенеза: **непрямой и прямой** (рис. 1).

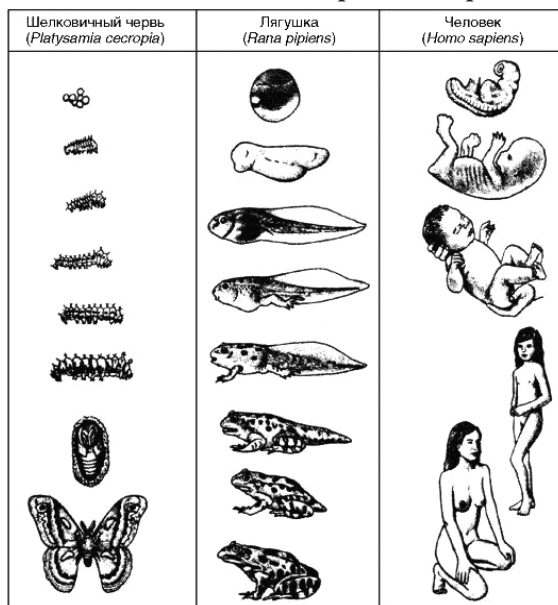


Рис. 1. Примеры типов непрямого (шелковичный червь и лягушка) и прямого (человек) индивидуального развития

Непрямой онтогенез протекает в личиночной форме. Личинки ведут активный образ жизни, сами себе добывают пропитание. Для осуществления жизненных функций у личинок имеется ряд провизорных (временных) органов, отсутствующих у взрослых организмов. Этот тип развития сопровождается метаморфозом (превращением) – анатомо-физиологической перестройкой организма. Он свойствен различным группам беспозвоночных (губкам, кишечнополостным, иглокожим, червям, некоторым насекомым) и низшим позвоночным (амфибиям).

Прямое развитие может протекать в неличиночной форме или быть внутриутробным. **Неличиночный тип** развития имеет место у рыб, пресмыкающихся, птиц, а также у беспозвоночных, яйцеклетки которых богаты желтком – питательным материалом, достаточным для завершения онтогенеза. Для питания, дыхания и выделения у зародышей также развиваются провизорные органы.

Внутриутробный тип развития характерен для млекопитающих и человека. Их яйцеклетки почти не содержат питательного материала, и все жизненные функции осуществляются через материнский организм. В связи с этим у зародышей имеются провизорные органы – зародышевые оболочки и плацента, обеспечивающая связь организма матери и плода. Это наиболее поздний в филогенезе тип онтогенеза. Он наилучшим образом приспособлен для выживания зародышей.

Онтогенез включает в себя ряд преемственно связанных и в основных чертах генетически запрограммированных периодов:

1. Предэмбриональный (он же проэмбриональный, или предзиготный период, или прогенез);
2. Эмбриональный (или антенатальный для человека) период;
3. Постэмбриональный (или постнатальный для человека) период.

ПРЕДЗИГОТНЫЙ ПЕРИОД

Этот период протекает в организме родителей и выражается в гаметогенезе – образовании зрелых яйцеклеток и сперматозоидов (рис. 2).

В настоящее время известно, что в этот период происходит ряд процессов, имеющих прямое отношение к ранним стадиям эмбрионального развития. Так, в ходе созревания яйцеклеток в пахине мейоза наблюдается **амплификация генов** (образо-

вание многочисленных копий), отвечающих за синтез р-РНК, с последующим выделением их из ДНК и скоплением их вокруг ядрышек. Эти гены включаются в транскрипцию на ранних стадиях эмбриогенеза, обеспечивая накопление р-РНК, участвующей в образовании рибосом. Кроме того, в предзиготном периоде происходит также накопление как бы впрок и-РНК, включающейся в биосинтез белка только на ранних стадиях дробления зиготы.

Яйцеклетки некоторых видов животных еще до оплодотворения приобретают билатеральную симметрию, однако она еще неустойчива и может в дальнейшем переориентироваться.

У многих видов животных еще до оплодотворения начинается **сегрегация** (перераспределение) органоидов и включений в яйцеклетках: отмечается скопление гликогена и и-РНК на анимальном полюсе, комплекса Гольджи и аскорбиновой кислоты – на экваторе. Сегрегация продолжается и после оплодотворения.

сперматогенез

овогенез



Рис. 2. Образование зрелых половых клеток – предзиготный период индивидуального развития

Во время овогенеза в яйцеклетках идет **накопление желтка, гликогена и жиров**, которые расходуется в процессе эмбриогенеза.

По количеству содержания желтка (*lecithos*) яйцеклетки могут быть:

- олиголецитальными (маложелтковыми);
- мезолецитальными (со средним количеством желтка);
- полилецитальными (многожелтковыми).

По характеру распределения желтка в цитоплазме яйцеклетки бывают (рис. 3):

- изолецитальные (греч. *Isos* – равный), в которых желток распределен в клетке равномерно
- телолецитальные (греч. *thelos* – конец) – желток смещен ближе к вегетативному полюсу, а клеточное ядро – к анимальному
- центролецитальные (желток располагается в центральной части яйцеклетки)

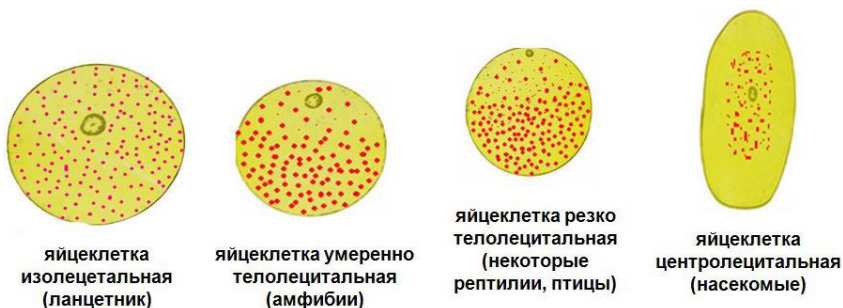


Рис. 3. Типы яйцеклеток по характеру распределения желтка

Изолецитальные клетки характерны для ланцетника и млекопитающих, телолецитальные – для амфибий (умеренно телолецитальные), для рептилий и птиц – резкотелолецитальные, центролецитальные – для насекомых.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Эмбриональный период начинается с зиготы и заканчивается либо выходом молодых особей из яйцевых оболочек, либо рождением нового организма. Этот период состоит из стадий: зиготы, дробления, гаструляции и гисто- и органогенеза.

ХАРАКТЕРИСТИКА СТАДИЙ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ НА ПРИМЕРЕ ЧЕЛОВЕКА

После оплодотворения наступает первая стадия эмбрионального развития – стадия зиготы (стадия одноклеточного зародыша). Зигота, будучи одной клеткой, имеет потенции к развитию целостного многоклеточного организма, т.е. обладает тотипотентностью.

Стадия дробления: начиная с этой стадии, зародыш становится многоклеточным, но по размерам практически не превышает зиготу. Дробление заключается в том, что, хотя клетки делятся митозом, они не вырастают до размеров материнских клеток, т.к. у них отсутствует гетеросинтетическая интерфаза, а период G1 аутосинтетической интерфазы приходится на телофазу предшествующего деления. Стадия дробления заканчивается образованием бластулы. Первые бластомеры, как и зигота, обладают свойством тотипотентности, что служит основой рождения монозиготных (однояйцевых) близнецов.

У человека бластула образуется на 6-7 день развития и имеет вид пузырька (бластоциста), стенки которого образованы одним слоем клеток – трофобластом, выполняющим функции питания и выделения. Внутри пузырька имеется скопление клеток – эмбриобласт, из которого в дальнейшем развивается тело зародыша (рис. 4).



Рис. 4. Бластоциста

На стадии гастрюляции (у человека с 7 по 19 день) происходит образование зародышевых листков (эктодермы, энтодермы и мезодермы), и закладывается комплекс осевых органов (хорда, нервная трубка и кишечная трубка).

В период гистогенеза и органогенеза идет закладка временных (провизорных) и окончательных (дефинитивных) органов. У позвоночных животных, в том числе и у человека, провизорные органы называются зародышевыми оболочками. Для всех позвоночных характерно развитие **желточного мешка**. У рыб, амфибий, рептилий и птиц он содержит желток и выполняет трофическую и кроветворную функции. У истинно наземных позвоночных, кроме желточного мешка, имеется также **амнион**, наполненный жидко-

стью, создающей водную среду для развития зародыша. Позвоночные, имеющие амнион (рептилии, птицы и млекопитающие), называются **амниотами**, а не имеющие его – **анамниями** (рыбы, амфибии).

У рептилий и птиц, кроме желточного мешка и амниона, закладываются: **аллантоис** (мочевой мешок, накапливающий мочевины) и **серозная оболочка** (обеспечивает дыхание зародыша).

У млекопитающих вместо серозной оболочки образуется **хорион** (ворсинчатая оболочка), который обеспечивает зародышу питание, дыхание и выделение. Хорион образуется из трофобласта и соединительной ткани. Со стадии плацентации он участвует в образовании плаценты. Амнион содержит околоплодные воды. В желточном мешке образуются первые кровеносные сосуды и первые клетки крови. Аллантоис у млекопитающих и человека определяет место расположения плаценты.

Гисто- и органогенез у человека начинается на четвертой неделе и заканчивается к рождению (рис. 5).



Рис. 5. Гисто- и органогенез.
Дифференцировка зародышевых листков у человека

Вначале из так называемой первичной эктодермы вычлняются клетки, образуя нервную пластинку, из которой в дальнейшем развиваются все органы нервной системы и часть органов чувств. Из оставшейся вторичной эктодермы закладываются эпидермис и его производные – сальные, потовые, молочные железы, ногти, волосы и некоторые другие образования.

Из энтодермы формируются: эпителий желудочно-кишечного тракта, дыхательных путей, печень и поджелудочная железа.

Из мезодермы – скелет, поперечнополосатая и гладкая мускулатура, сердечно-сосудистая система и основная часть мочеполовой системы, соединительная ткань.

ОБЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА

В основе эмбрионального развития лежат разнообразные процессы /механизмы/, к которым относятся: клеточные деления, дифференцировка, эмбриональная индукция, межклеточные взаимодействия, миграция клеток, гибель клеток, клональный принцип развития, рост, морфогенез и дифференциальная активность генов.

1. Деление клеток лежит в основе пролиферации /разрастания клеток/ и является основным механизмом обеспечения роста, то есть увеличения массы и размеров тела. Кроме того, в ходе клеточных делений в ряде случаев происходит переключение генетических программ и, как следствие этого, – специализация клеток для выполнения определенных функций.

2. Клеточная дифференцировка – это процесс, когда из внешне однообразных клеток и их комплексов возникают специализированные клетки, отличающиеся от материнских морфологическими и функциональными особенностями. Этот процесс носит дивергентный /разнонаправленный/ характер. С биохимической точки зрения, дифференцировка – это выбор из некоего множества возможных путей биосинтеза какого-либо одного (например, клетками-предшественниками эритроцитов выбор пути синтеза гемоглобина, а клетками хрусталика глаза – белка кристаллина). С морфологической точки зрения дифференцировка выражается в приобретении специфических черт строения.

В результате дифференцировки развиваются популяции высокоспециализированных клеток либо утративших ядра /эритроциты, ороговевшие клетки эпидермиса/, либо в клетках начина-

ется синтез высокоспецифичных веществ, например, сократимых белков актина и миозина – в мышечных волокнах, определенных гормонов – в клетках желез внутренней секреции, и т. д.

Путь, по которому должна идти дифференцировка тех или иных клеток, генетически детерминирован /предопределен/. На стадии дробления детерминация клеток носит еще неустойчивый характер /лабильна/, и направление дифференцировки можно изменить. Это подтвердил в первой четверти XX века Ганс Шпеман в экспериментах на тритонах. Он пересаживал эктодермальные клетки, взятые у тритона одного вида, в энтодерму другого. И хотя клетки донора отличались по цвету от клеток реципиента, они развивались в те же зачатки, что и окружавшие их клетки реципиента. Если донорами были организмы, закончившие процесс гастрюляции, то эктодермальные клетки нервной пластинки, пересаженные в кожу, давали зачаток нервной ткани, то есть путь их дифференцировки был уже предопределен.

Сейчас известны некоторые факторы, определяющие дифференцировку тканей. Самым ранним фактором, который проявляется уже на стадии бластулы, является сегрегация /лат. «отделение»/ цитоплазматических структур зиготы, в силу чего во время дробления в первые бластомеры попадают отличающиеся друг от друга участки цитоплазмы. Таким образом, видимо, незначительные качественные различия, имеющиеся в разных участках цитоплазмы ооцитов, влияют на судьбу бластомеров. Есть также данные, что дифференцировка многих тканей зародыша может происходить лишь при наличии некоторого критического числа клеток.

Основным механизмом дифференцировки клеток является дифференциальная активность генов. Важным в дифференцировке клеток является также альтернативный процессинг первичных транскриптов.

3. Эмбриональная индукция – это влияние одной ткани или зачатка органа зародыша /индуктора/ на закладку других зачатков органов. Так, например, у позвоночных закладка хордомезодермального комплекса индуцирует /побуждает к развитию/ закладку нервной трубки. Полагают, что в основе этого процесса лежит способность тканей-индукторов вырабатывать какие-то конкретные индуцирующие вещества /морфогены/, к которым у клеток-мишеней имеются соответствующие рецепторы. Причем,

видимо, образование индуцирующих веществ и способность на них реагировать – свойства преходящие и в ходе морфогенеза изменяющиеся.

Другой формой индуцирующих воздействий являются межклеточные взаимодействия.

4. Межклеточные взаимодействия осуществляются посредством щелевых контактов, где плазматическая мембрана одних клеток вступает в тесный контакт с плазмалеммой других клеток. В области этих контактов между клетками может передаваться слабый электрический ток, ионы неорганических веществ или даже относительно крупные молекулы органических веществ.

5. Миграция клеток. В ходе эмбриогенеза происходит миграция как отдельных клеток, так и их комплексов на различные расстояния. Отдельные клетки обычно мигрируют при помощи амебоидного движения, при этом непрерывно обследуя свое окружение. Мембрана этих клеток на переднем конце обычно бывает гофрированной. Амебоидное движение свойственно клеткам всех трех зародышевых листков. Способностью перемещаться пластом обладает, главным образом, эктодермальный эпителий.

6. Гибель клеток (апоптоз) является необходимым процессом многих стадий развития зародыша. Так, разделению пальцев ног и рук предшествует гибель клеток, расположенных в межпальцевых промежутках. Подвергаются гибели и клетки ребер 7-го шейного позвонка у человека. Точный механизм, обуславливающий апоптоз, изучен еще недостаточно. Очевидно, это генетически детерминированный процесс. В пользу такого мнения говорят опыты по пересадке этих клеток в другие участки тела зародыша, где они все равно подвергаются гибели. В некоторых случаях фактором, определяющим гибель клеток, являются гормоны. Так, при развитии мужских особей у млекопитающих в присутствии семенников и их гормонов регрессируют мюллеровы каналы, сохраняющиеся у женских особей.

7. Клональный принцип развития. Экспериментальным путем показано, что многим клеткам раннего зародыша не суждено участвовать в дальнейшем развитии. Многие структуры зародыша строятся из клеток, которые развиваются в ходе деления только отдельного, небольшого числа клеток. Так, у мышей из бластоцисты в 64 клетки в дальнейшем развитии принимают уча-

ствие только 3 бластомера. Потомки таких родоначальных клеток образует так называемые клеточные клоны. Другим клеткам ранних зародышей не суждено участвовать в дальнейшем развитии. Механизмы и сроки отбора клеток, образующих клоны, пока не известны.

8. Рост. Под ростом понимается увеличение массы тела и его размеров. Рост носит неравномерный характер, разные ткани и разные части зародыша растут с разной скоростью. Так, для ранних зародышей характерен быстрый рост головного отдела. Позднее головной отдел растет менее быстро и его догоняет рост других частей тела. В итоге постепенно устанавливаются пропорции тела, близкие взрослому организму.

На рост тела в первую очередь оказывает влияние гормон роста, вырабатываемый передней долей гипофиза, – соматотропин. Важную роль играет и тироксин – гормон щитовидной железы. Кроме того, известны и специфические факторы тканевого роста: фактор роста нервов, эпидермиса, фибробластов, гемопоэза и др. Кроме стимуляторов роста, имеются и ингибиторы роста – кейлоны. Это гликопротеиды, способные подавлять и замедлять деление клеток.

9. Морфогенез. Это процесс пространственного становления внешней и внутренней конфигурации частей тела и органов зародыша. Общепринятой теории, объясняющей механизмы этого процесса, пока нет. Наиболее подходящей является концепция позиционной информации, предложенная Л. Вольпертом /1975/, согласно которой клетки способны воспринимать позиционную информацию, которая содержит указание о местоположении клеток относительно других клеток, и тем самым определяется план, в соответствии с которым происходит развитие зародыша. Роль позиционной информации чаще всего выполняет, видимо, градиент какого-нибудь вещества, распределяемого по эмбриональному полю так, что его концентрация постепенно изменяется от высокой к низкой. Таким образом, клетки способны оценивать свое местоположение в координатной системе зачатка органа и дифференцироваться в соответствии с этим местоположением.

10. Дифференциальная активность генов. В стадии зиготы гены, будучи прочно связанными с гистоновыми белками, пребывают в неактивном состоянии. Их экспрессия начинает проявляться со

стадии дробления. Причем первыми начинают экспрессироваться гены, регулирующие общий метаболизм клеток, и гены, обуславливающие деление клеток. По мере вступления зародыша в стадию гастрюляции активизируются гены, обеспечивающие синтез специфических веществ, определяющих клеточную и тканевую дифференцировку. Позднее, в период гистогенеза и органогенеза включаются в действие органоспецифические гены.

Известно, что на каждой стадии онтогенеза у эукариот экспрессируется не более 5-10% генов, а остальные находятся в репрессированном состоянии. В связи с этим встает вопрос о механизмах, регулирующих экспрессию одних и репрессию других генов. Сейчас известно, что такие механизмы действуют на уровне белкового синтеза и могут быть как внутриклеточными, так и внеклеточными. Внутриклеточная регуляция экспрессии генов происходит на уровне транскрипции, процессинга и трансляции. Эти механизмы в общих чертах изучены достаточно хорошо. И большую роль в реализации этих механизмов на ранних стадиях развития зародышей играет взаимодействие ядерного генома с информацией, находящейся в цитоплазме. С момента дробления каждая клетка зародыша получает идентичное ядро по содержанию в ней ДНК, однако ядра оказываются в разном цитоплазматическом окружении, а, следовательно, получают отличающиеся друг от друга сигналы от локализованных в цитоплазме макромолекул. Это приводит к инициации специфичных типов генной экспрессии, избирательной транскрипции, процессинга и трансляции, что в итоге заканчивается биохимической и морфологической дифференцировкой клеток зародыша.

Относительно внеклеточных регуляторных механизмов экспрессии генов существует мнение, что такого рода регуляция осуществляется посредством клеточных рецепторов гликокаликса. Воздействия на клеточные рецепторы вызывают энергетические преобразования в клетках, стимулирующих, в конечном счете, клеточную активность.

В ряде случаев активизация генов осуществляется, видимо, посредством других механизмов. Так, например, некоторые гормоны /прогестерон/ после взаимодействия с рецепторами гликокаликса проникают внутрь клеток и прямым путем воздействуют на хромосомы, модифицируя белки, регулирующие транскрипцию.

Есть предположение, что сам митоз может выступать как дестабилизирующий фактор, запускающий активацию определенных групп генов, находящихся до этого в репрессированном состоянии.

КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ

В 1921 г. английский врач Стоккард Ц.Р. положил начало представлениям о так называемых критических периодах развития животных организмов. Этой проблемой позже у нас в стране занимался Светлов П.Г., который в 1960 г. сформулировал теорию критических периодов развития, проверил ее экспериментально. Сущность ее состоит в том, что каждый этап развития зародыша начинается коротким периодом качественно новой перестройки, сопровождающимся детерминацией, пролиферацией и дифференцировкой клеток. В этот период наблюдается особая восприимчивость к различным повреждающим факторам среды – физическим, химическим и в ряде случаев – биологическим, которые могут ускорять, замедлять и даже приостанавливать развитие.

В онтогенезе человека выделяют следующие критические периоды: 1) гаметогенез; 2) оплодотворение; 3) имплантацию; 4) развитие комплекса осевых органов и формирование плаценты (3-8-я недели); 5) периоды дифференцировки того или иного органа или системы органов, (20-24-я недели); 6) рождение; 7) период младенчества (до 1 года); 8) половое созревание.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Постэмбриональный период онтогенеза (постнатальный для человека) начинается после появления организма на свет. У разных организмов он протекает от нескольких дней до сотен лет в зависимости от их видовой принадлежности.

У позвоночных животных в постэмбриональном развитии выделяют периоды раннего и позднего онтогенеза:

- ранний онтогенез характеризуется ростом организма (рис.6), формированием пропорций и формы тела.

- поздний онтогенез включает в себя периоды зрелости и старости (рис. 7).



Рис. 6. Онтогенез человека. Рост организма



Рис. 7. Зрелость и старость в онтогенезе человека

У человека в постнатальном онтогенезе выделяют 7 периодов: ювенильный, пубертатный, юношеский, зрелый, пожилой, старческий, долгожительство (табл.1).

Таблица 1

Периодизация постнатального онтогенеза

Периоды	Время периода	
	Женский организм	Мужской организм
ювенильный	до 12 лет	до 13 лет
пубертатный	12-15 лет	13-16 лет
юношеский	16-20 лет	17-21 год
зрелый I	20-35 лет	21-35 лет
зрелый II	35-55 лет	35-60 лет
пожилой	56-75 лет	61-75 лет
старческий	76-90 лет	76-90 лет
долгожительство	90 лет и более	90 лет и более

Возрастная периодизация ранних периодов онтогенеза основана на критериях, отражающих границы развития, соответствующие физиологическим нормам организма, степени морфофункциональной зрелости различных органов и систем, реакции организма на воздействие факторов внешней среды.

Ювенильный и пубертатный периоды – это периоды раннего онтогенеза.

В периодизации, используемой педагогами и основанной на педагогических и социальных критериях, у человека выделяют:

- младенческий возраст (до 1 года)
- преддошкольный (1-3 года)
- дошкольный (3-7 лет)
- младший школьный (7-11-12 лет)
- средний школьный (11-12 – 15 лет)
- старший школьный (15-17-18 лет)

Ювенильный и пубертатный периоды характеризуются прежде всего интенсивным ростом организма.

По типу роста животных делят на 2 группы:

1. Животные с определенным ростом перестают расти в зависимости от вида (насекомые, птицы, млекопитающие, в т.ч. человек) в определенном возрасте.

2. Неопределенный рост продолжается всю жизнь (моллюски, ракообразные, рыбы, рептилии и др. животные).

Интенсивность роста в разные периоды жизни неодинакова и характеризуется относительно постоянной величиной – константой роста. Так, у человека на первом году жизни она равна 1,3,

затем падает до 0,7. В период полового созревания повышается до 1,6, а далее находится на уровне 0,6 до окончания роста.

В ходе раннего онтогенеза рост чередуется с периодом дифференцировки клеток, тканей, органов, которая приводит к снижению интенсивности клеточных делений или полному их прекращению (нервная и поперечнополосатая мускулатура практически утрачивает способность к клеточному делению). В то же время во многих органах, несмотря на дифференцировку, некоторые клетки сохраняют способность к делению, тем самым обеспечивают физиологическую и репаративную регенерацию этих органов и тканей.

Процесс роста и дифференцировки приводит к зрелости организма. Для животных с определенным ростом наступление зрелости приводит к прекращению роста, а для животных с неопределенным ростом – к замедлению роста.

На процессы роста и развития животных и человека влияют эндогенные и экзогенные факторы. К эндогенным факторам относятся гормон гипофиза – соматотропин, гормон щитовидной железы – тироксин, недостаток которых приводит к задержке роста. К экзогенным факторам – питание, температура, недостаточность кислорода, витамины А, D, В и др.

Пубертатный (подростковый, период полового созревания, период отрочества) длится три года, у девочек начинается на год раньше, чем у мальчиков. На этом этапе происходит бурная перестройка всех физиологических систем организма, меняются психика и поведение ребенка, повышается обмен веществ, гормонообразование, идет интенсивный рост (6-10см в год).

Происходит перестройка в сердечно-сосудистой системе: рост сердца преобладает над ростом окружности сосудов. Наблюдается неустойчивость регуляторных механизмов вегетативной нервной системы, что может приводить к расстройствам кровообращения (головокружения, гипертония и т.д.).

Усиленно развиваются грудная клетка и дыхательные мышцы, увеличивается жизненная емкость легких, чувствительность к кислородному голоданию, дыхание становится реже и глубже, окончательно формируется тип дыхания: у мальчиков – брюшной, у девочек – грудной.

Изменения в опорно-двигательном аппарате характеризуются увеличением окостенения, нарастанием мышечной массы и формированием высокой способности к координации движений.

В этот период значительную перестройку претерпевают железы внутренней секреции. Усиливается функция передней и средней долей гипофиза: возрастает уровень соматотропина, определяющего интенсивность роста тела. Усиление образования меланокортинов (вырабатываются средней долей гипофиза) может привести к потемнению волос, т.к. этот гормон контролирует процесс пигментации.

Усиливается функция щитовидной железы, что приводит к повышению обмена веществ, расходу энергии. В связи с этим наблюдаются повышенная возбудимость, быстрая утомляемость, некоторая худоба. Происходит усиление функций половых желез, является интерес к противоположному полу. Продолжают развиваться первичные и вторичные половые признаки: у мальчиков – ломается голос, пробиваются усы и борода, появляются поллюции и т.д.; у девочек – развиваются молочные железы, начинаются менструации и т.д.

Примерно с конца XIX века во многих странах Европы, а затем и во всем мире, в детских популяциях было выявлено усиление роста, физического развития и более раннего полового созревания. Это явление было названо **акселерацией** (от латинского – *axeleratio* – ускорение).

Акселерация коснулась всех слоев населения, городских и сельских жителей, выявилась во всех возрастных группах детей (рис. 8), особенно у подростков.



Рис. 8. Пример акселерации детей

Акселерация начала проявляться уже в детстве: дети стали рождаться длиннее, с большей массой тела, чем несколько лет назад, наблюдаются более раннее прорезывание зубов, смена молочных зубов постоянными, раннее половое созревание. Детородный возраст женщин увеличился на 7-8 лет. Возрос объем знаний у детей

и т.д. Наряду с этим наблюдается «омоложение» ряда заболеваний, в том числе злокачественных опухолей.

Причины акселерации пока неясны, но выдвинут ряд предположений, связанных с повышением температуры планеты, изменением магнитного поля Земли, усилением солнечной радиации, возросшим электромагнитным воздействием, улучшением уровня питания населения, значительным потреблением витаминов, минеральных солей и др.

В **юношеском периоде** происходит замедление роста на 1-2 см в год с последующей его остановкой. В это время завершается морфофункциональная дифференцировка организма, происходит становление конституционального типа тела (рис. 9): астенический, нормостенический, гиперстенический и атлетический.

Зрелый возраст – характеризуется тем, что организм полностью сформирован в морфологическом и функциональном отношении с определенными индивидуальными особенностями. Человек приобретает личностные черты, позволяющие реализовать себя в трудовой деятельности.

Выделяют первый зрелый возраст (20-21 год – 35 лет), когда организм функционирует в оптимальном режиме и готов к выполнению репродуктивной функции. Наблюдаются социальное, интеллектуальное становление и активная трудовая деятельность.

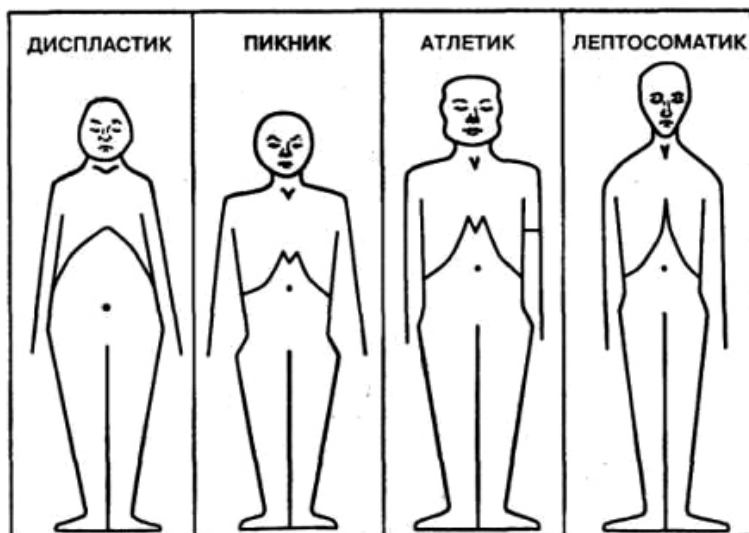


Рис. 9. Конституциональные типы тела человека

Во втором зрелом периоде (35-55-60 лет) наблюдается снижение многих функциональных показателей и проявление в связи с этим заболеваний. К концу второго зрелого периода у женщин наступает менопауза и угасает репродуктивная функция. У мужчин также происходит снижение репродуктивной функции.

Пожилой возраст следует за зрелым периодом и продолжается как у мужчин, так и у женщин до 75 лет. Этот период характеризуется резким старением организма.

Под старением (рис. 10) понимают неизбежно возникающий и закономерно развивающийся процесс ограничения адаптивных возможностей организма.

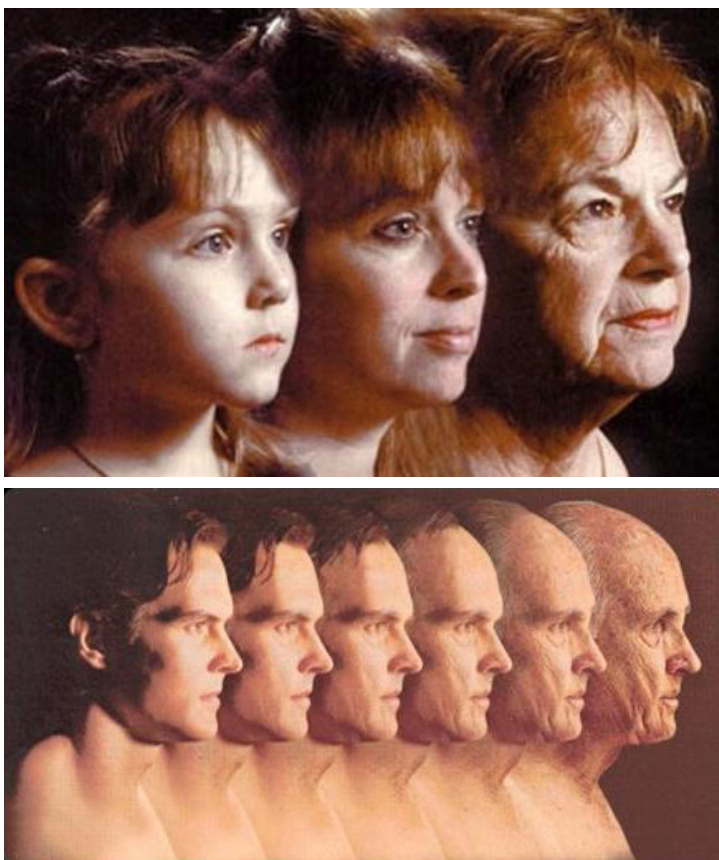


Рис. 10. Старение организма женщины и мужчины

Следует отметить, что признаки старения начинают проявляться задолго до наступления старости. Например: инволюция тимуса, которая начинается в возрасте 13-15 лет, ранняя седина, разрушение зубов, появление морщин, снижение силы скелетных мышц и миокарда, снижение ферментной активности некоторых желез и т.д.

У пожилых людей изменения параметров организма носят неоднозначный характер: одни резко снижаются (функции анализаторов, пищеварительных желез, щитовидной железы, сократительная способность миокарда и т.д.), другие – существенно не изменяются (активность ряда ферментов, состав крови, мембранный потенциал клеток, кислотно-щелочное равновесие и др.).

Многие проявления старения прямо коррелируют с хронологическим возрастом.

Старость как этап онтогенеза

Старость – это заключительный этап онтогенеза. Наука о старости как биологическом явлении называется **геронтологией**, а раздел медицины, изучающий особенности течения болезней у стариков и их лечение – **гериатрией**.

В основе старости лежит старение организма – разрушительный процесс, сокращающий продолжительность жизни и увеличивающий вероятность смерти.

Вместе с тем, в организме в ходе старения формируется комплекс адаптаций, направленных на поддержание жизнеобеспечения. Этот комплекс получил название **«витаукта»**(от лат. вита – жизнь, ауктум – увеличение). Он выражается:

- в возникновении систем более экономного энергетического обеспечения организма;
- в меньшей метаболической нагруженности белковых структур;
- в снижении активности ферментов, расщепляющих некоторые гормоны и медиаторы в условиях ослабления их синтеза;
- в увеличении объема митохондрий при снижении их числа;
- в активации некоторых местных механизмов саморегуляции при ослаблении центрального нервного контроля и многом другом.

К настоящему времени накоплен большой фактический материал по биологии старения, существует много направлений в изучении этого процесса. Особенные успехи достигнуты в изучении молекулярно-биологических, генетических, функционально – метаболических и нейрогуморальных механизмов старения. Начиная с XIX века выдвинуто более 200 теорий старения и гипотез, пыта-

ющих объяснить причины и механизмы старения. Большинство из этих гипотез носит органно-локалистический характер, в которых подчеркивается роль тех или иных возрастных изменений в отдельных органах и системах органов. Отсюда и название этих теорий: васкулярная, эндокринная, нервная, соединительнотканная и др. Общей теории старения пока нет.

Обобщив современные теории старения, их можно разделить на две группы: стохастические (теории случайных повреждений) и программные (эволюционные). Представители стохастических гипотез предполагают, что в основе старения лежит накопление «ошибок» и повреждений, возникающих случайно (стохастически) на протяжении индивидуального развития. Такого рода изменения затрагивают различные уровни организации организма: молекулярный, клеточный, тканевой, органный, организменный. При этом первостепенное значение имеют повреждения генетического аппарата клеток. Генетические повреждения преобразуются в функциональные и структурные нарушения систем более высоких уровней организации.

Из стохастических гипотез заслуживает внимания **адапционно-регуляторная теория Фролькиса В.В.**, выдвинутая в 70-х годах прошлого столетия. Согласно ей первичные изменения при старении наступают в регуляторных генах, что приводит к подавлению одних генов и активации других, которые до этого находились в неактивном состоянии. В итоге происходят изменения в синтезе белков и нарушение их первичной структуры, появляются неактивные белковые молекулы. Подобного рода изменения в нервных клетках приводят к нарушениям функций нервной системы, что сопровождается нарушениями различных регуляторных процессов, например, слаженности работы органов и систем органов.

Согласно **программным гипотезам**, старение – это генетически детерминированный процесс, то есть каждый организм несет в себе сложившуюся в эволюции программу старения и смерти, заложенную в геноме.

Эти гипотезы предполагают, что в организме функционируют некие биологические «часы», определяющие возрастные изменения и смерть. Некоторые ученые полагают, что это летальные гены, вызывающие смерть (Ванюшин Б.П., Бердышев Г.Д., 1977). Одной из ранних гипотез клеточного старения является **гипотеза Хейфлика Л.** (1982), который показал, что даже в идеальных условиях культивирования фибробласты эмбриона человека способны делиться

ограниченное число раз (50 ± 10). Последняя стадия жизни клеток в культуре была уподоблена клеточному старению, а сам феномен получил название по имени автора – «предел Хейфлика». Последний наследуется и не зависит от условий культивирования клеток.

Для объяснения феномена Хейфлика была предложена **гипотеза маргинотомии** (Оловников А.М., 1971), согласно которой в соматических клетках при каждой репликации, предшествующей делению, недореплицируются концы хромосом – теломеры из-за особенностей работы фермента репликации (ДНК – полимеразы). В результате постоянного укорочения хромосом при каждом митозе недорепликация захватывает области, значимые для выживания клеток, что приводит к их гибели и старению организма.

Позднее А.М. Оловниковым (2003) была разработана **редусомная гипотеза старения**, являющаяся в некотором отношении преемницей теории маргинотомии. Согласно редусомной гипотезе, ключевым субстратом старения служат некие, в настоящее время еще не найденные частицы – редусомы. Редусомы, очевидно, представляют собой линейную копию сегмента хромосомы (ДНК с белками) Это так называемые рудомеры. Они располагаются в хромосомах в определенных гнездах и подразделяются на хрономеры и принтомеры. Хрономеры изменяют биологическое время в неделящихся клетках ЦНС, а принтомеры участвуют в поддержании состояния клеточной дифференцировки.

В редусомной модели в отличие от теории маргинотомии укорочение теломерных (концевых) участков ДНК происходит не только за счет недорепликации ДНК делящихся клетках, но и благодаря иному процессу, который был назван **скраптингом**. Последний, в отличие от маргинотомии, обеспечивает уменьшение длины ДНК в постмитотических, т.е. неделящихся клетках (например, нейронах головного мозга). При этом скраптинг в некоторых условиях может суммироваться с репликативным укорочением ДНК в делящихся клетках.

Организм после достижения зрелости, согласно редусомной гипотезе, стареет благодаря событиям, начинающимся с укорочения участков ДНК, входящей в состав редусомы.

Убыль редусомных генов ведет к уменьшению транскрибируемых генов и к последующим изменениям транскрипции генов в хромосомах. Такого рода ступенчатые изменения необходимы для регуляции нормального развития организма. Однако продолжаю-

щееся уменьшение генного резерва редусом в конечном счете заканчивается старением клеток и их гибелью.

Оловников А.М., автор редусомной гипотезы старения, признает, что могут существовать иные, нередусомные механизмы старения.

В пользу генетической обусловленности старения говорит тот факт, что максимальная продолжительность жизни является видовым и индивидуальным признаком. У человека выявлена прямая зависимость между продолжительностью жизни потомков и родителей, особенно матери. Описаны наследственные заболевания с ранним появлением признаков, характерных для старых людей. Существует такое наследственное заболевание как детская прогерия (**синдром Хатчинсона-Гилфорда**) (рис. 11), когда уже на первом году жизни происходит замедление роста, рано появляется облысение, на коже – морщины, развивается атеросклероз. Обычно у таких людей не наступает половая зрелость, и они, как правило, погибают, не дожив до 30 лет.



Рис. 11. Детская прогерия

Преждевременное старение наблюдается и при прогерии взрослых (рис. 12) (**синдроме Вернера**). Рост организма у людей с этим заболеванием прекращается в 12 лет, а к 20-ти годам появляются поседение и облысение. Примерно тогда же развиваются атеросклероз, катаракта, у женщин прекращаются менструации. Средняя продолжительность жизни у таких больных – около 45 лет.



Рис. 12. Прогерия взрослых

Завершающим неизбежным этапом онтогенеза является смерть. У человека различают смерть биологическую и клиническую. При **клинической смерти** останавливается сердце, прекращаются дыхание, деятельность нервной системы, но большинство клеток и органов остаются живыми. Клиническая смерть обратима, в течение 6-7 минут.

Биологическая смерть характеризуется прекращением жизненных функций, нормального обмена веществ, в результате чего происходит гибель и разложение клеток. Вначале гибнет кора головного мозга, затем эпителий кишечника, легких, печени, клетки мышц, сердца.

Без смерти не было бы смены поколений – одного из **главных условий эволюционного процесса**.

ТРЕНИРОВОЧНЫЕ ТЕСТЫ ПО ТЕМЕ «ОНТОГЕНЕЗ»

Соматические клетки в отличие от половых содержат:

- a) двойной набор хромосом;
- b) одинарный набор хромосом;
- c) цитоплазму;
- d) плазматическую мембрану.

Мужскими половыми клетками у человека являются:

- a) семенники;
- b) сперматозоиды;
- c) сперматогонии;
- d) клетки предстательной железы.

Внутреннее оплодотворение происходит у всех:

- a) костно-хрящевых рыб;
- b) костистых рыб;
- c) земноводных;
- d) пресмыкающихся.

Овогенез отличается от сперматогенеза:

- a) количеством периодов;
- b) образуются гаплоидные половые клетки;
- c) происходит мейоз;
- d) в профазу 1 деления происходит кроссинговер.

В зоне размножения при овогенезе клетки называются:

- a) овогониями;
- b) овоцитами 1 порядка;
- c) овоцитами 2 порядка;
- d) яйцеклетками.

Партеногенез характерен:

- a) для речного рака;
- b) для камчатского краба;
- c) для дафнии;
- d) для мокрицы.

При сперматогенезе в зоне роста располагаются клетки, которые называются:

- a) сперматогониями;
- b) сперматоцитами 1 порядка;
- c) сперматоцитами 2 порядка;
- d) сперматидами.

Гаметы – специализированные клетки, с помощью которых осуществляется:

- a) половое размножение;
- b) вегетативное размножение;
- c) прорастание семян;
- d) рост вегетативных органов.

Чем зигота отличается от гаметы:

- a) содержит двойной набор хромосом;
- b) содержит одинарный набор хромосом;
- c) образуется путем митоза;
- d) образуется путем мейоза.

Оплодотворение – это:

- a) слияние яйцеклетки со сперматозоидом;
- b) слияние овоцита 1-го порядка со сперматозоидом;
- c) слияние овогония со сперматозоидом;
- d) слияние овоцита 2-го порядка со сперматозоидом.

Прямое развитие происходит у:

- a) бабочки;
- b) лягушки;
- c) тутового шелкопряда;
- d) человека;

В результате дробления зиготы образуется:

- a) гастрюла;
- b) нейрула;
- c) бластула;
- d) мезодерма.

Из энтодермы развивается:

- a) аорта;
- b) мозг;
- c) эпителий легких;
- d) эпидермис.

Отдельные органы многоклеточного организма закладываются на стадии:

- a) бластулы;
- b) оплодотворения;
- c) гаструлы;
- d) нейрулы.

Бластуляция – это:

- a) рост клеток;
- b) деление клетки;
- c) увеличение зиготы в размерах;
- d) многократное деление зиготы.

Гаструла зародыша человека – это:

- a) зародыш с образовавшейся нервной трубкой;
- b) многоклеточный однослойный зародыш с полостью тела;
- c) многоклеточный двухслойный зародыш;
- d) многоклеточный трехслойный зародыш с полостью тела.

Дифференциация клеток, органов и тканей происходит в результате:

- a) гаструляции и бластуляции;
- b) развития определенных органов;
- c) одновременного действия всех генов;
- d) действия определенных генов в определенное время.

Какая стадия эмбрионального развития позвоночных животных представлена множеством неспециализированных клеток:

- a) гаструла;
- b) бластула;
- c) ранняя нейрула;
- d) поздняя нейрула.

Если в зиготе человека содержится 46 хромосом, то сколько хромосом содержится в яйцеклетке человека:

- a) 46;
- b) 23;
- c) 92;
- d) 22.

Клетки гастрюлы содержат:

- a) гаплоидный набор хромосом;
- b) диплоидный набор хромосом;
- c) тетраплоидный набор хромосом;
- d) нет правильного ответа.

Из какого слоя клеток образуется головной мозг человека:

- a) из эктодермы;
- b) из мезодермы;
- c) из энтодермы;
- d) нет правильного ответа.

Сколько сперматозоидов образуется в результате сперматогенеза из двух первичных половых клеток:

- a) восемь
- b) две
- c) шесть
- d) четыре

Отличие овогенеза от сперматогенеза заключается в том, что:

- a) в овогенезе образуются четыре равноценные гаметы, а в сперматогенезе – одна;
- b) яйцеклетки содержат больше хромосом, чем сперматозоиды;
- c) в овогенезе образуется одна полноценная гамета, а в сперматогенезе – четыре;
- d) овогенез проходит с одним делением первичной половой клетки, а сперматогенез – с двумя.

Сколько делений исходной клетки происходит при гаметогенезе:

- a) два;
- b) одно;

- с) три;
- д) четыре.

Из какого зародышевого листка формируется перьевой покров и когти птиц:

- а) из мезодермы;
- б) из эктодермы;
- с) из энтодермы;
- д) нет правильного ответа.

Развитие с полным превращением (метаморфозом) происходит у:

- а) кольчатых червей;
- б) некоторых земноводных;
- с) птиц;
- д) рыб.

Клетки гастролы содержат:

- а) гаплоидный набор хромосом;
- б) диплоидный набор хромосом;
- с) тетраплоидный набор хромосом;
- д) нет правильного ответа.

ВАРИАНТЫ КОНТРОЛЬНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ «ОНТОГЕНЕЗ»

Вариант 1

1. В отличие от сперматозоидов полилецитальные яйцеклетки имеют:

- A. Двойной набор хромосом
- B. Значительный запас питательных веществ
- C. Хвост, напоминающий по строению жгутик
- D. Небольшие размеры клетки

2. Первая стадия в процессе образования половых клеток, в которой первичные половые клетки делятся путем митоза, носит название:

- A. Периода роста
- B. Периода размножения
- C. Конъюгации
- D. Кроссинговера

3. В результате овогенеза из первичной половой клетки образуется:

- A. Одна яйцеклетка и направительные тельца
- B. Четыре соматические клетки
- C. Четыре яйцеклетки
- D. Две соматические клетки

4. На какой стадии гаметогенеза осуществляется мейоз:

- A. В интерфазе
- B. В момент размножения исходных соматических клеток
- C. В период созревания первичных половых клеток
- D. В стадии роста

5. В результате внутреннего оплодотворения позвоночных животных возникает первая стадия развития нового организма:

- A. Яйцеклетка
- B. Сперматозоид
- C. Личинка
- D. Зигота

6. Последовательное историческое развитие вида живых организмов называется:

- A. Овогенез
- B. Сперматогенез
- C. Онтогенез
- D. Филогенез

7. Наружный зародышевый листок эмбриона называется:

- A. Дерма
- B. Энтодерма
- C. Эктодерма
- D. Мезодерма

8. Центральная нервная система позвоночных животных в процессе индивидуального развития образуется из:

- A. Зародышевых оболочек
- B. Энтодермы
- C. Эктодермы
- D. Мезодермы

9. В результате дробления зиготы образуются:

- A. Сперматоциты
- B. Бластомеры
- C. Ооциты
- D. Направительные тельца

10. На стадии гаструлы зародыш состоит из зародышевых:

- A. Отделов тела
- B. Органов
- C. Листков
- D. Оболочек

11. Постэмбриональное развитие, при котором из яйцевых оболочек выходит личинка, устроенная значительно проще взрослого животного, характерно для:

- A. Черепахи
- B. Крокодила
- C. Голубя
- D. Окуня

Дайте три правильных ответа

B1. В процессе эмбрионального развития хордовых животных из эктодермы образуется:

- 1. Пищеварительные железы
- 2. Кровь
- 3. Нервная система
- 4. Эпителий кожи
- 5. Орган зрения
- 6. Кости и хрящи

B61. Установите соответствие между характеристикой и периодом образования половых клеток

ХАРАКТЕРИСТИКА				ПЕРИОД
A) увеличиваются размеры клеток Б) первичные половые клетки делятся путем митоза B) происходят конъюгация и кроссинговер хромосом Г) осуществляются удвоение хромосом и синтез белка Д) образуются зрелые гаплоидные гаметы				1) размножение 2) рост 3) созревание
A	Б	B	Г	Д

В62. Установите соответствие между особенностью эмбриогенеза и стадией его развития у позвоночного животного

ОСОБЕННОСТЬ			СТАДИЯ ЭМБРИОГЕНЕЗА		
А) состоит из трех зародышевых листков Б) закладывается нервная трубка В) имеется зачаток хорды Г) происходит дифференциация клеток на ткани Д) формируется кишечная полость			1) гастрюла 2) нейрула		
А	Б	В	Г	Д	

В63. Установите соответствие между особенностью онтогенеза и периодом, для которого она характерна

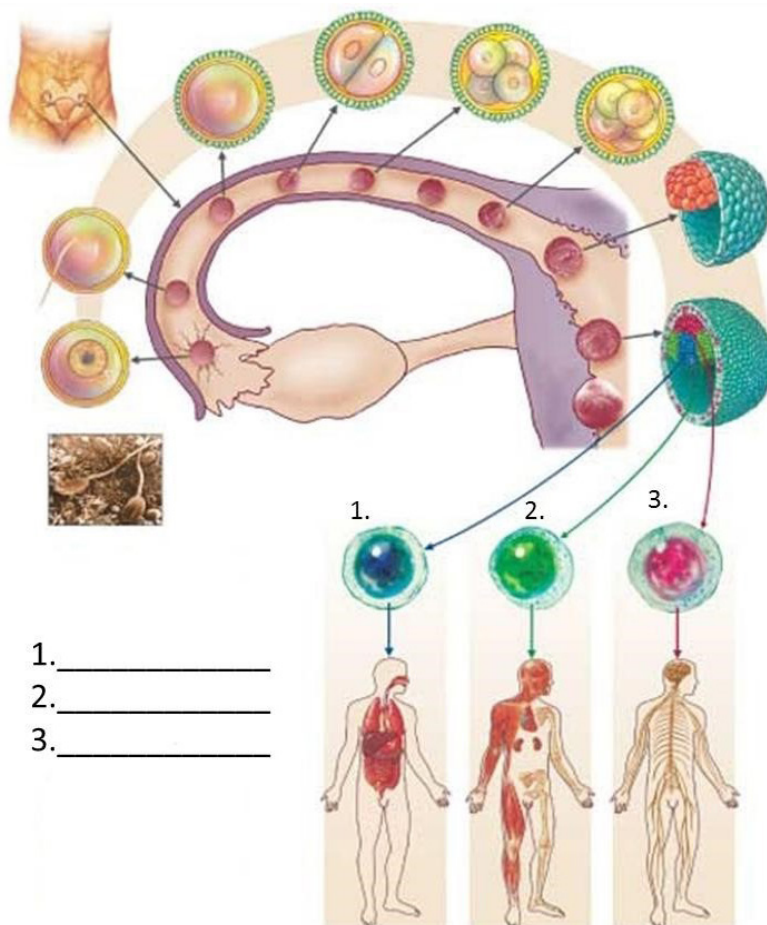
ОСОБЕННОСТЬ			ПЕРИОД		
А) характерен полный метаморфоз Б) особь участвует в репродукции В) формируются бластула и гастрюла Г) характерно достижение половой зрелости Д) происходит формирование тканей и органов			1) эмбриональный 2) постэмбриональный		
А	Б	В	Г	Д	

В7. Установите последовательность процессов эмбриогенеза при формировании однояйцевых близнецов у человека

- А) развитие двух организмов из нейрул
- Б) гастрюляция и формирование трехслойных зародышей
- В) образование оплодотворенной яйцеклетки
- Г) закладка эмбриональных зачатков у нейрул
- Д) дробление зиготы и формирование двух бластул

--	--	--	--	--

В8. Подпишите названия зародышевых листков и укажите системы органов, развивающиеся из них.



Вариант 2

1. Стадия гаметогенеза, в которой половые клетки делятся путем мейоза, носит название

- A. Периода созревания
- B. Периода размножения
- C. Конъюгации
- D. Кроссинговера

2. В результате первого деления мейоза из овоцита первого порядка образуются

- A. Одна яйцеклетка и направительные тельца
- B. Две соматические клетки
- C. Четыре сперматозоида
- D. Два овоцита второго порядка

3. В отличие от яйцеклеток, сперматозоиды млекопитающих животных имеют

- A. Двойной набор хромосом
- B. Значительный запас питательных веществ
- C. Головку, шейку и хвост
- D. Большие размеры клетки

4. Стадия гаметогенеза, в которой яйцеклетки увеличиваются в размерах и синтезируют запас питательных веществ, носит название

- A. Периода размножения
- B. Периода роста
- C. Конъюгации
- D. Кроссинговера

5. В результате слияния яйцеклетки и сперматозоида хордового животного клетки зародыша нового организма обладают

- A. Гаплоидным набором хромосом
- B. Триплоидным набором хромосом
- C. Диплоидным набором хромосом
- D. Двумя ядрами

6. Реализация индивидуальной наследственной информации, полученной от родительских организмов, называется

- A. Филогенез
- B. Сперматогенез
- C. Онтогенез
- D. Овогенез

7. Стадия дробления оплодотворенного яйца завершается образованием

- A. Первичных тканей

- В. Бластулы
- С. Первичных органов
- D. Плаценты

8. Легкие млекопитающих развиваются из

- A. Эктодермы
- В. Энтодермы
- С. Мезодермы
- D. Мембраны

9. Постэмбриональное развитие, при котором из яйцевых оболочек выходит организм с органами, свойственными взрослому, характерно для

- A. Щуки
- В. Крокодила
- С. Лягушки
- D. Окуня

10. Срединный зародышевый листок эмбриона называется

- A. Дерма
- В. Энтодерма
- С. Эктодерма
- D. Мезодерма

11. Процесс смены личиночных органов на структуры и системы, свойственные взрослому животному, называют

- A. Эмбриогенез
- В. Метаморфоз
- С. Гаметогенез
- D. Филогенез

Дайте три правильных ответа

В1. В процессе эмбрионального развития ходовых животных из мезодермы образуется

- 1. Мышечная ткань
- 2. Кровеносная система
- 3. Нервная система
- 4. Эпителий кожи
- 5. Орган зрения
- 6. Соединительная ткань

В61. Установите соответствие между особенностью гаметогенеза и его типом

ОСОБЕННОСТЬ				ТИП ГАМЕТОГЕНЕЗА	
А) происходит накопление большого количества желтка в гамете Б) начинается при половом созревании В) завершается образованием четырех гамет из материнской клетки Г) завершается образованием крупной клетки Д) имеется четко выраженный период формирования				1) оогенез 2) сперматогенез	
А	Б	В	Г	Д	

В62. Установите соответствие между организмом и способом постэмбрионального развития, для которого он характерен

ОРГАНИЗМ			СПОСОБ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ		
А) речной окунь Б) сизый голубь В) уж обыкновенный Г) остромордая лягушка Д) прыткая ящерица			1) прямое 2) не прямое		
А	Б	В	Г	Д	

В63. Установите соответствие между особенностью эмбриогенеза и стадией его развития у позвоночного животного

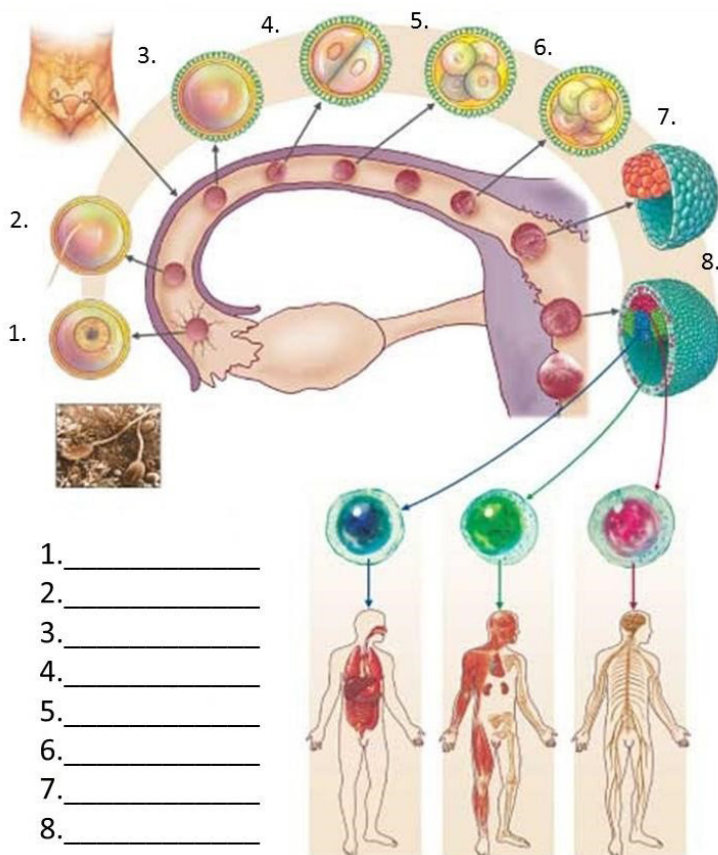
ОСОБЕННОСТЬ			СТАДИЯ ЭМБРИОГЕНЕЗА		
А) состоит из трех зародышевых листков Б) закладывается нервная трубка В) имеется зачаток хорды Г) происходит дифференциация клеток на ткани Д) формируется кишечная полость			1) гастрюла 2) нейрула		
А	Б	В	Г	Д	

В7. Установите последовательность стадий развития майского жука

- А) гусеница
- Б) яйцо
- В) взрослое насекомое
- Г) куколка

--	--	--	--

В8. Подпишите стадии пренатального онтогенеза человека



Вариант 3

1. На какой стадии сперматогенеза осуществляется мейоз

- A. Размножения
- B. Роста
- C. Созревания
- D. Формирования

2. В результате первого деления мейоза из сперматоцита первого порядка образуются

- A. Одна яйцеклетка и направительные тельца
- B. Две соматические клетки
- C. Четыре сперматозоида
- D. Два сперматоцита второго порядка

3. Что из нижеперечисленного происходит при сперматогенезе во время стадии формирования

- A. Образование жгутика
- B. Мейоз
- C. Митоз
- D. Образование гаплоидного ядра

4. Первая стадия в процессе образования половых клеток, в которой первичные половые клетки делятся путем митоза, носит название

- A. Периода роста
- B. Периода размножения
- C. Конъюгации
- D. Кроссинговера

5. Эмбриологические исследования подтвердили, что индивидуальное зародышевое развитие организма

- A. Кратко повторяет историческое развитие вида
- B. Зависит от способа размножения
- C. Зависит от способа оплодотворения
- D. Существенно отличается от исторического развития вида

6. Метаморфоз – это

- A. Этап эмбрионального развития
- B. Измерение размеров тела
- C. Превращение личинок во взрослую форму
- D. Разнообразие формы тела животных разных популяций

7. В ходе зародышевого развития возникает бластула, которая представляет собой

- A. Одноклеточный зародыш
- B. Плаценту
- C. Многоклеточный однослойный зародыш
- D. Многослойный зародыш с оболочками

8. Внутренний зародышевый листок эмбриона называется

- A. Дерма
- B. Энтодерма
- C. Эктодерма
- D. Мезодерма

9. Эпителий кожи у разных видов животных в процессе индивидуального развития образуется из

- A. Зародышевых оболочек
- B. Энтодермы
- C. Эктодермы
- D. Мезодермы

10. Постэмбриональное развитие с неполным превращением характерно для

- A. Бабочки Павлиний глаз
- B. Комнатной мухи
- C. Зеленого кузнечика
- D. Майского жука

11. Мышцы у плоских червей образуются из

- A. Эктодермы
- B. Энтодермы
- C. Мезодермы
- D. Мембраны

Дайте три правильных ответа

В3. Какие признаки развития проявляются у животных только в онтогенезе

- 1. Одноклеточная стадия
- 2. Покровительственная окраска
- 3. Размеры тела
- 4. Плавательные перепонки

5. Бластула

6. Гастроула

В61. Установите соответствие между характеристикой и периодом образования половых клеток

ХАРАКТЕРИСТИКА			ПЕРИОД	
А) увеличиваются размеры клеток Б) первичные половые клетки делятся путем митоза В) происходят конъюгация и кроссинговер хромосом Г) осуществляются удвоение хромосом и синтез белка Д) образуются зрелые гаплоидные гаметы			1) размножение 2) рост 3) созревание	
А	Б	В	Г	Д

В62. Установите соответствие между видом насекомого и способом постэмбрионального развития, для которого он характерен

ВИД			СПОСОБ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ	
А) пчела медоносная Б) комнатная муха В) зеленый кузнечик Г) колорадский жук Д) азиатская саранча			1) развитие с превращением 2) развитие без превращения	
А	Б	В	Г	Д

В63. Установите соответствие между структурой организма человека и зародышевым листком, из которого она сформировалась

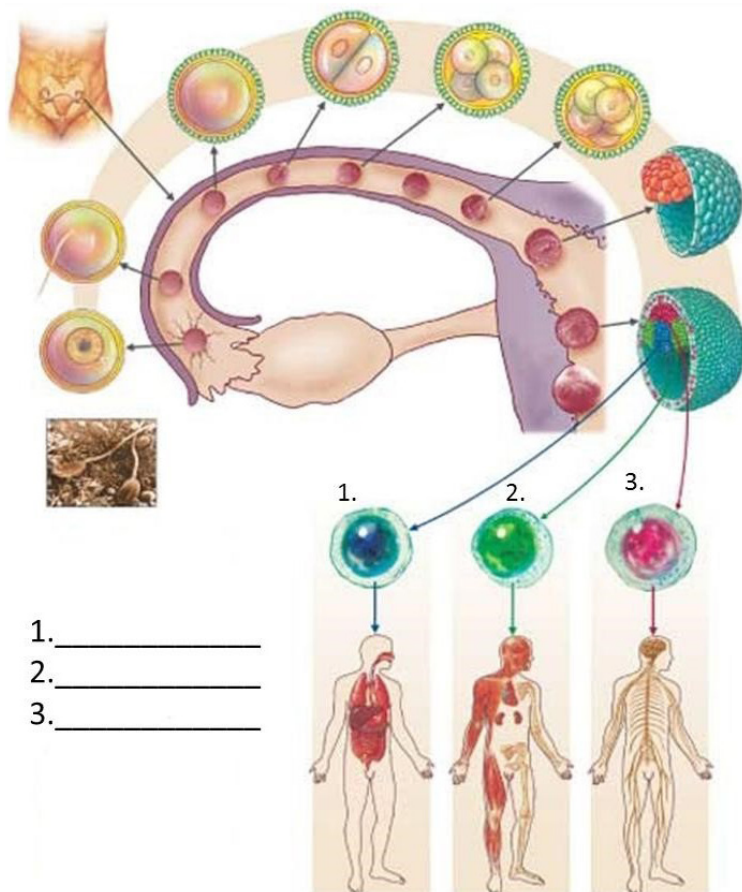
СТРУКТУРА ОРГАНИЗМА			ЗАРОДЫШЕВЫЙ ЛИСТОК	
А) ногтевые пластинки Б) жировые ткани В) обонятельные рецепторы Г) волосяной покров кожи Д) кровь			1) эктодерма 2) мезодерма	
А	Б	В	Г	Д

В7. Установите последовательность стадий онтогенеза сцифоидных медуз, начиная с начальной стадии

- А) взрослая форма
- Б) развитие личинки планулы из яйца
- В) гаметогенез
- Г) формирование гидроидного полипа
- Д) образование зиготы

--	--	--	--	--

В8. Подпишите названия зародышевых листков и укажите системы органов, развивающиеся из них



Вариант 4

1. В результате сперматогенеза из одного сперматоцита образуется

- A. Одна гамета
- B. Четыре соматические клетки
- C. Четыре половые клетки
- D. Две соматические клетки

2. Определенную форму и размеры приобретают мужские половые клетки в период

- A. Формирования
- B. Созревания
- C. Размножения
- D. Оплодотворения

3. В какой фазе сперматогенеза происходит редукция числа хромосом

- A. Размножения
- B. Роста
- C. Созревания
- D. Формирования

4. Сходство яйцеклеток и сперматозоидов млекопитающих животных заключается в том, что они имеют

- A. Одинарный набор хромосом
- B. Значительный запас питательных веществ
- C. Головку, шейку и хвост
- D. Большие размеры клетки

5. Период жизни особи от момента образования зиготы до гибели организма называют

- A. Эмбриогенезом
- B. Гаметогенезом
- C. Онтогенезом
- D. Филогенезом

6. Железы пищеварительной системы пресмыкающихся животных в процессе индивидуального развития образуется из

- A. Зародышевых оболочек
- B. Энтодермы

- C. Эктодермы
- D. Мезодермы

7. В чем заключается сущность оплодотворения

- A. Восстановлении диплоидного набора хромосом вида
- B. Образовании яиц с половинным набором хромосом
- C. Гаметогенезе
- D. Появлении личиночных форм организмов

8. Скелетная мускулатура птиц в процессе индивидуально-го развития образуется из

- A. Зародышевых оболочек
- B. Мезодермы
- C. Эктодермы
- D. Энтодермы

9. На стадии гастрюляции в комплекс осевых органов зародыша позвоночных животных входит

- A. Позвоночник
- B. Трахея
- C. Аорта
- D. Нервная трубка

10. Постэмбриональное развитие, при котором из яйцевых оболочек выходит или рождается организм с органами, свойственными взрослому, называют

- A. С полным превращением
- B. Непрямым
- C. Прямым
- D. С неполным превращением

11. Срединный зародышевый листок эмбриона называется

- A. Дерма
- B. Энтодерма
- C. Эктодерма
- D. Мезодерма

Дайте три правильных ответа

В1. В процессе эмбрионального развития ходовых животных из мезодермы образуется

- 1. Мышечная ткань

2. Кровеносная система
3. Нервная система
4. Эпителий кожи
5. Орган зрения
6. Соединительная ткань

В61. Установите соответствие между особенностью гамет и ее видом

ОСОБЕННОСТЬ			ВИД ГАМЕТЫ	
А) имеет крупный размер Б) имеется акросома В) небольшой объем цитоплазмы Г) объем ядра превышает цитоплазмы Д) содержит много желтка			1) сперматозоид 2) яйцеклетка	
А	Б	В	Г	Д

В62. Установите соответствие между структурой организма человека и зародышевым листком, из которого она сформировалась

СТРУКТУРА ОРГАНИЗМА			ЗАРОДЫШЕВЫЙ ЛИСТОК	
А) ногти Б) хрящевые ткани В) зрительные рецепторы Г) эпидермис кожи Д) гладкая мускулатура стенок кишечника			1) эктодерма 2) мезодерма	
А	Б	В	Г	Д

В63. Установите соответствие между особенностью онтогенеза и периодом, для которого она характерна

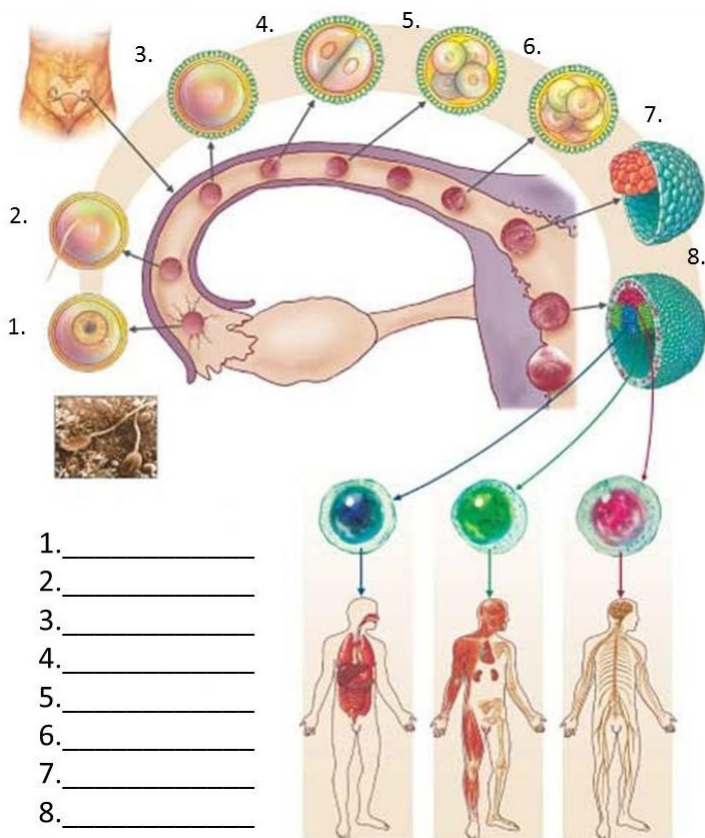
ОСОБЕННОСТЬ			ПЕРИОД	
А) характерен полный метаморфоз Б) особь участвует в репродукции В) формируются бластула и гастрюла Г) характерно достижение половой зрелости Д) происходит формирование тканей и органов			1) эмбриональный 2) постэмбриональный	
А	Б	В	Г	Д

В7. Установите последовательность стадий эмбрионального развития хордовых животных.

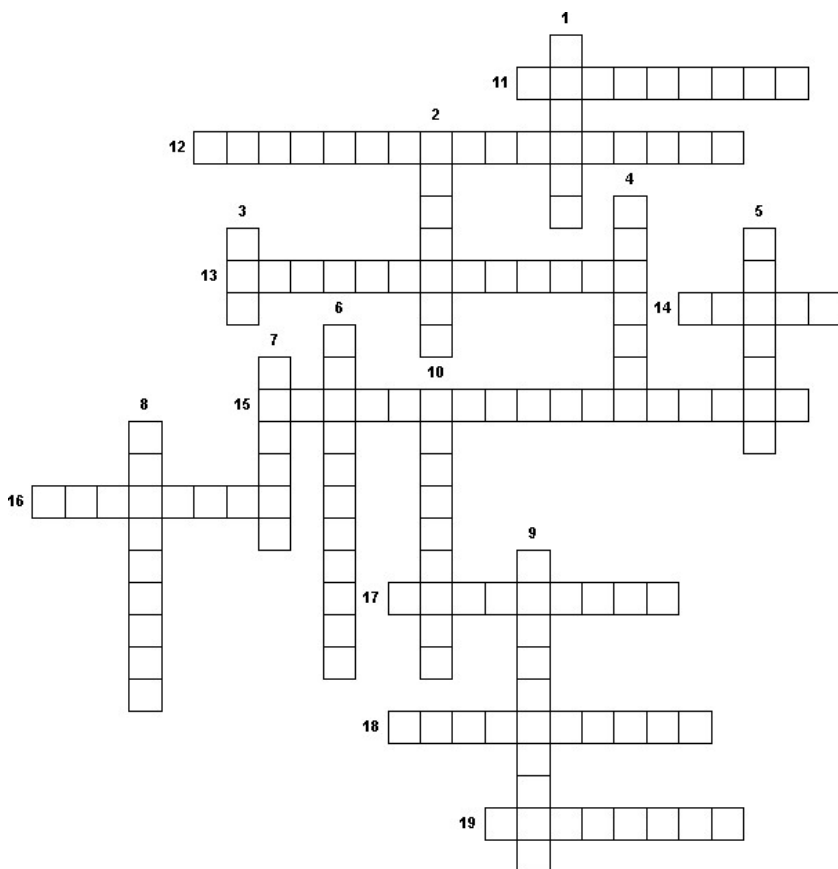
- А) дробление
- Б) органогенез
- В) зигота
- Г) гастрюляция
- Д) дифференцировка зародышевых листков

--	--	--	--	--

В8. Подпишите стадии пренатального онтогенеза человека



КРОССВОРД ПО ТЕМЕ «ОНТОГЕНЕЗ»



1. Оплодотворенная яйцеклетка.
2. Система в организме, образованная из эктодермы.
3. Основатель современной эмбриологии, доказавший, что человек развивается по единому плану со всеми позвоночными.
4. Стадия зародыша, в результате которой образуется комплекс осевых органов.
5. Новый организм, который развивается из оплодотворенной яйцеклетки.
6. Совокупность процессов, приводящих к образованию гастрюлы.

7. Немецкий исследователь, один из основателей экспериментальной эмбриологии.
8. Индивидуальное развитие особи.
9. Первичная полость тела.
10. Совокупность клеточных элементов, расположенных между наружными и внутренними зародышевыми листками в первичной полости.
11. Краткое повторение исторического развития вида, к которому относится данная особь.
12. Процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша.
13. Период, длящийся от образования зиготы до рождения или же выхода из яйцевых оболочек.
14. Один из осевых органов зародыша, образующийся после завершения гастрюляции.
15. Период, длящийся от выхода яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.
16. Двухслойный зародышевый мешок, наружный слой клеток которого называется эктодермой.
17. Период накопления клеточного материала для дальнейшего развития.
18. Набор хромосом в стадии дробления.
19. Однослойный многоклеточный зародыш.

Словарь терминов:

Аллантоис – небольшой мешковидный отросток в отделе зародыша, вырастающий в амниотическую ножку. Он состоит из внезародышевой энтодермы и висцерального листка мезодермы. У человека аллантоис не достигает значительного развития, но его роль в обеспечении питания и дыхания зародыша все же велика, так как по нему к хориону растут сосуды, располагающиеся в пупочном канатике.

Амнион – временный орган, обеспечивающий водную среду для развития зародыша. В эмбриогенезе человека он появляется на второй стадии гастрюляции сначала как небольшой пузырек, дном которого является первичная эктодерма (эпибласт) зародыша. Амниотическая оболочка образует стенку резервуара, заполненного амниотической жидкостью, в которой находится плод. Основная функция амниотической оболочки – выработка околоплодных вод, обеспечивающих среду для развивающегося организма и предохраняющих его от механического повреждения. Эпителий амниона, обращенный в его полость, не только выделяет околоплодные воды, но и принимает участие в обратном всасывании их. В амниотической жидкости поддерживаются до конца беременности необходимый состав и концентрация солей. Амнион выполняет также защитную функцию, предупреждая попадание в плод вредоносных агентов.

Амниоты, или **высшие позвоночные** (лат. *Amniota*) – монофилетическая группа (клада) позвоночных животных, характеризующихся наличием амниона.

Анамнии (лат. *Anamnia*), или **низшие позвоночные**, – парафилетическая группа, включающая позвоночных животных, не имеющих амниотической оболочки зародышевых оболочек. Анамнии связаны в своём существовании с водной средой, в которой они проводят либо всю жизнь, либо начальные стадии (яйцевые и личиночные). К анамниям относятся все позвоночные, за исключением амниот, то есть бесчелюстные и различные группы рыб, а также амфибии.

Апоптоз (apoptosis) [греч. *apo* – без, из, от и *ptosis* – падение, гибель, умирание, «опадание листвы»] – процесс запрограммированной гибели клеток, важный для регуляции дифференцировки, гомеостаза и преобразования органов и тканей. Посредством А.

внутренние или внешние факторы, активируя генетическую программу, приводят к гибели клетки и ее эффективному удалению из ткани; в частности, апоптоз растительных клеток, пораженных инфекционным агентом, предотвращает дальнейшее распространение инфекции. Апоптоз характеризуется активацией нелизосомных эндогенных эндонуклеаз, которые расщепляют ядерную ДНК на маленькие фрагменты. Регуляция апоптоза осуществляется с помощью разнообразных молекулярных механизмов.

Термин «апоптоз», предложенный в 1972 г. английскими учеными J.F.R. Kerr, A.N. Wyllie и A.R. Currie. Апоптоз – «программированная клеточная смерть» отражает функциональное назначение этого процесса, представляющего естественную часть жизни многоклеточного организма, связанного с метаморфозом и развитием. В генетическом аппарате многоклеточных организмов – животных, растений и грибов заложена программа гибели клеток. Это специальная программа, которая при определенных обстоятельствах может привести клетку к гибели. При нормальном развитии эта программа направлена на удаление избыточно образовавшихся клеток. Апоптоз – один из основных механизмов самопрофилактики онкологических заболеваний. Апоптоз играет главную роль как в развитии так и в гомеостазе. Клетки умирают от апоптоза в развивающемся эмбрионе в ходе морфогенеза и во взрослых животных в ходе обновления тканей. Система программируемой клеточной смерти – существенный фактор иммунитета, поскольку гибель зараженной клетки может предотвратить распространение инфекции по организму. Нарушения системы программируемой гибели клетки – причина серьезной патологии. Ослабление способности к апоптозу может вести к развитию злокачественных опухолей. Некоторые заболевания, в частности, дегенеративные повреждения нервной системы, – результат избыточного апоптоза. Определенные клетки организма обладают уникальными сенсорами, называемыми рецепторами смерти, расположенными на поверхности клеток. Рецепторы смерти детектируют присутствие межклеточных сигналов смерти и в ответ на это быстро запускают внутриклеточный механизм апоптоза. Поскольку физиологическая роль апоптоза очень существенна, нарушения этого процесса могут быть весьма вредными. Так, несвоевременный апоптоз определенных мозговых нейронов оказывает влияние на образование

нарушений, таких как болезни Альцгеймера и Паркинсона, в то время как неспособность делящихся клеток перейти к апоптозу после случившихся существенных нарушений ДНК способствует развитию рака. Сигнал воспринимается рецептором и далее последовательно передается молекулам-посредникам (мессенджерам) различного порядка и достигает ядра, где происходит включение программы клеточного «самоубийства» путем активации летальных и/или репрессии антилетальных генов. Важнейшим признаком апоптоза является снижение трансмембранного потенциала митохондрий и выход в цитоплазму различных апоптогенных факторов. Именно нарушению барьерной функции митохондриальных мембран отводят ключевую роль в развитии многих типов апоптоза. Клеточная мембрана утрачивает ворсинчатость и образует пузырьвидные вздутия. Клетки округляются и отделяются от субстрата. На поверхности клетки экспрессируются различные молекулы, распознаваемые фагоцитами, в результате чего происходят поглощение тела клетки другими клетками и его деградация в окружении лизосом фагоцитируемых клеток.

Возрастная группа (*age group*) – группа организмов одного возраста (одного года рождения) в определенной популяции.

Гастрুলация – сложный процесс морфогенетических изменений, сопровождающийся размножением, ростом, направленным перемещением и дифференцировкой клеток, в результате чего образуются зародышевые листки (эктодерма, мезодерма и энтодерма) – источники зачатков тканей и органов.

Гистогенез (от др.-греч. ἡ στής – ткань + γένεσις – образование, развитие) – совокупность процессов, приводящих к образованию и восстановлению тканей в ходе индивидуального развития (онтогенеза). В образовании определенного вида тканей участвует тот или иной зародышевый листок. Например, мышечная ткань развивается из мезодермы, нервная – из эктодермы, и т. д. В ряде случаев ткани одного типа могут иметь различное происхождение, например, эпителий кожи имеет эктодермальное, а всасывающий кишечный эпителий – энтодермальное происхождение.

Дробление – ряд последовательных митотических делений оплодотворенного или инициированного к развитию яйца. Дробление представляет собой период эмбрионального развития,

который присутствует в онтогенезе всех многоклеточных животных. При этом масса зародыша и его объем не меняются. Зигота разделяется на все более мелкие клетки – бластомеры. Характерная особенность дробления – ведущая регуляторная роль цитоплазмы в развитии. Характер дробления зависит от количества желтка и его расположения в яйце.

Желточный мешок – орган, депонирующий питательные вещества (желток), необходимые для развития зародыша. У человека он образован внезародышевой энтодермой и внезародышевой мезодермой (мезенхимой). Желточный мешок является первым органом, в стенке которого развиваются кровяные островки, формирующие первые клетки крови и первые кровеносные сосуды, обеспечивающие у плода перенос кислорода и питательных веществ.

Зигота (zygote) [греч. *zygotos* – соединенный вместе, спаренный] – оплодотворенная яйцеклетка, дающая начало развитию нового организма, которая имеет диплоидное ($2n$) число хромосом; образуется в результате слияния гаплоидных гамет разного пола. Термин «зигота» введен У Бейтсоном в 1902 г.

Лимит (число) Хейфлика (Hayflick limit) [франц. *limite*, от лат. *limes* – граница, предел; по имени Л. Хейфлик] – предельное число делений диплоидных (соматических) клеток человека в культуре (у новорожденных – 70-80 раз, у 70-летнего человека – 20-30 раз). Достигнув Л.Х., клетки переходят в состояние одряхления и последующей смерти. Л.Х. установлен Л. Хейfliком в 1961 г.

Овуляция (ovulation) [лат. *ovulum* – яичко, уменьш. от *ovum* – яйцо] – выход зрелых яйцеклеток (ооцитов) из яичника в полость тела. Процесс О. управляется гипоталамусом путем регуляции выделения гормонов, секретируемых передней долей гипофиза. Одной из распространенных причин бесплодия является отсутствие овуляции – ановуляция.

Онтогенез (от греч. *οντογενεση*: *ον* – существо + *γενεση* – происхождение, рождение) – индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом, от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

Оогенез (oogenesis) [греч. *oon* – яйцо и *genesis* – происхождение, возникновение] – совокупность последовательных процессов созревания женской половой клетки (яйца) из первичной половой клетки. Оогенез включает периоды размножения, роста и созревания.

Ооцит (oocyte) [греч. *oon* – яйцо и *kytos* – клетка] – женская половая клетка животных в периоды ее роста и созревания.

Органоогенез – последний этап эмбрионального индивидуального развития, которому предшествуют оплодотворение, дробление, бластуляция и гастрюляция. В органоогенезе выделяют нейруляцию, гистогенез и **органогенез**. В процессе нейруляции образуется нейрула и осевого комплекса органов – нервной трубки, хорды и кишки. Клетки осевого комплекса органов взаимно влияют друг на друга. Такое взаимное влияние получило название эмбриональной индукции. В процессе гистогенеза образуются ткани организма. Из эктодермы образуются нервная ткань и эпидермис кожи с кожными железами, из которых впоследствии развиваются нервная система, органы чувств и эпидермис. Из энтодермы образуются хорда и эпителиальная ткань желудочно-кишечного тракта и дыхательных путей, и железы (печень и поджелудочная). Из мезодермы образуются мышечная и соединительная ткани. Из мышечной ткани образуются опорно-двигательная система, кровь, сердце, почки и половые железы.

Плацента (детское место) человека относится к типу дискоидальной гемохориальной ворсинчатой плаценты. Плацента обеспечивает связь плода с материнским организмом, создает барьер между кровью матери и плода. Функции плаценты: дыхательная; транспорт питательных веществ, воды, электролитов; выделительная; эндокринная; участие в сокращении миометрия (мышечного слоя матки).

Пrenатальное развитие (prenatal development) (лат. *prae* – заранее, перед, вперед, предварительно и *natalis* – относящийся к рождению) – развитие зародыша (плода) живородящих животных в период перед рождением; поздние стадии эмбрионального развития млекопитающих.

Провизорные органы (нем. *provisorisch* – предварительный, временный) – временные органы зародышей и личинок многоклеточных животных, функционирующие только в эмбриональный или личиночный период развития. Могут выполнять функ-

ции, специфические для зародыша или личинки, или основные функции организма до формирования аналогичных *дефинитивных* (окончательных) органов, свойственных для взрослого организма. Примеры провизорных органов: хорион, амнион, желточный мешок, аллантаис и серозная оболочка.

Прогенез (progenesis) (лат. *pro* – вместо, перед, впереди и греч. *genesis* – происхождение, возникновение) – процесс созревания половых клеток до эмбрионального периода.

Пролиферация (proliferation) (лат. *proles* – отпрыск, потомство и *fero* – несу) – 1) увеличение числа клеток путем митоза, приводящее в целом организме к росту ткани; 2) у растений пролиферация (или пролификация) – прорастание цветка или плода с образованием вегетативного побега или нового цветка над ним.

Пупочный канатик – представляет собой упругий тяж, соединяющий зародыш (плод) с плацентой.

Сегрегация, отделение, перераспределение (segregation) [лат. *segregatio* – отделение]. Различают мейотическую, митотическую и ооплазматическую сегрегацию. Ооплазматическая выражается в возникновении локальных различий в свойствах цитоплазмы яйцеклетки, осуществляющееся в периоды роста и созревания ооцита, а также при оплодотворении яйца. Ооплазматическая сегрегация – основа для начальной дифференцировки зародыша.

Соматический эмбриогенез (somatic embryogenesis) [греч. *soma* (*somatos*) – тело; греч. *embryon* – зародыш и *genesis* – происхождение, развитие] – процесс образования зародышеподобных структур (эмбриоидов) в культуре ткани и клеток.

Сперматогенез (spermatogenesis) [греч. *sperma* – семя и *genesis* – происхождение] – процесс превращения диплоидных первичных половых клеток у животных и многих растительных организмов в гаплоидные дифференцированные мужские половые клетки, который происходит у животных в извитых семенных канальцах яичка, а у растений – в антеридиях. Син.: сперматопоз.

Сперматозоид, спермий (spermatozoon, spermium) [греч. *sperma* – семя, *zoon* – животное и *eidos* – вид] – гаплоидная мужская половая клетка. 1) Зрелая подвижная мужская половая клетка у животных. Порция сперматозоидов, выделенная самцом за одну садку, называется эякулятом. Объем эякулята и кон-

центрация в нем спермиев у нормальных самцов разных видов различны; 2) безжгутиковая мужская половая клетка у высших растений (антерозоид).

Старение, одряхление (senescence) – закономерный разрушительный процесс возрастных изменений организмов, ведущих к снижению его адаптационных возможностей и увеличению вероятности смерти.

Фетальные стволовые клетки (fetal stem cells) [лат. *fetus* – плод] – клетки от плода, получаемые из абортивного материала после прерывания беременности (у человека в сроке от 5 до 12 недель) или после выкидыша. Эти клетки являются соматическими, прошедшими первичную дифференцировку (тканеспецифическими). Изучены три вида фетальных соматических клеток (ФСК): нейральные стволовые клетки, гематопозитические стволовые клетки и клетки-предшественники, вырабатывающие инсулин. Использование ФСК в терапевтических целях находится на стадии испытаний и по многим причинам требует определенной осторожности (напр., из-за возможности вирусного заражения реципиента).

Хорион, или ворсинчатая оболочка, развивается из трофобласта и внезародышевой мезодермы. Трофобласт представлен слоем клеток, образующих первичные ворсинки. Они выделяют протеолитические ферменты, с помощью которых разрушается слизистая оболочка матки и осуществляется имплантация (плод можно сравнить с паразитом). Дальнейшее развитие хориона связано с двумя процессами – разрушением слизистой оболочки матки вследствие протеолитической активности наружного слоя трофобласта и развитием плаценты.

Эмбриогенез – развитие многоклеточного организма животного, состоящего из различных органов и тканей, из относительно просто организованной зиготы или, в случаях бесполого размножения, из неоплодотворенного яйца.

Эмбриональная индукция – взаимодействие между частями развивающегося организма у многоклеточных, беспозвоночных и всех хордовых, когда развитие одних качеств побуждает к развитию других.

Эмбриональные стволовые клетки (embryonic stem cells) [греч. *embryon* – зародыш] ЭСК – тотипотентные клетки, выделенные из ранних эмбрионов (напр., клеток внутренней клеточ-

ной массы бластоцисты). ЭСК обладают способностью давать начало почти всем типам клеток организма (по меньшей мере 350 различным типам) и эмбриону в целом. Основной источник ЭСК – клетки внутренней клеточной массы бластоцисты. В экспериментальной биологии ЭСК мыши широко используют в опытах по нокауту и нокину генов, для получения химер и др. Э.с.к. человека пытаются использовать для заместительной клеточной терапии при различных патологиях человека.

Яйцеклетка, яйцо (egg, ovum) – зрелая женская половая клетка, дающая после оплодотворения (или в результате партеногенеза) начало новому организму. У животных формирование яйцеклетки происходит в яичниках. Я. представляет собой высокоспециализированную клетку, содержащую питательные вещества и мРНК, необходимые для начальных этапов эмбрионального развития организма. Размеры яйцеклеток у различных животных сильно варьируют: от 50 мкм у полевки до 155 мм у страуса (у человека она имеет диаметр около 90 мкм). В зависимости от количества желтка в цитоплазме яйцеклетки подразделяют на несколько видов (алецитальные, олиголецитальные, мезолецитальные и полилецитальные). Впервые яйцеклетка млекопитающих описана К. Бэрм в 1827 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Валькович, Э.И. Общая и медицинская эмбриология. Уч. Пособие для мед. вузов. – СПб. «Изд-во ФОЛИАНТ», 2003. С. 41-122.
2. Волкова О.В., Пекарский М.И. Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов. – М.: Медицина, 1976. – 415 с.
3. Гистология, эмбриология, цитология / под ред. Э.Г. Улумбекова, Ю.А. Чельшева. 3-е изд., дополн и перераб. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 408 с.
4. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология в 3 томах. / под ред. Р. Сопера. Пер. с англ. М.: «Мир», 1990.
5. Данилов Р.К. Боровая Т.Г. Общая и медицинская эмбриология. – СПб.: СпецЛит, 2003. – 231 с.
6. Дильман, В.М. Биологический возраст и его определение в свете элевационного механизма старения. – 9 Международный конгресс геронтологов. Киев, 1972. Т.2, с. 328-331.
7. Квитко О.В. Что останется непонятым в старении, если будут открыты редусомы. Цитология. 2004. Т.5 (№7) с. 666-672.
8. Маркосян А.А. Вопросы возрастной физиологии. М.: «Промсвещение», 1974, 215 с.
9. Оловников А.М. Редусомная гипотеза старения и контроля биологического времени в индивидуальном развитии. Биохимия. М., 2003. – Т. 68. С. 7-41.
10. Скулачев В.П. Старение организма – особая биологическая функция, а не результат поломки сложной живой системы, обоснование концепции Вейсмана / В.П. Скулачев. – Биохимия. М., 1997. Т. 62. С. 1369-1399.
11. Сыч В.Ф., Келасьева И.В., Санжапова А.Ф. Клеточнотканевые преобразования в эмбриональном развитии: учебнометодический комплекс. – Ульяновск. УаГУ, 2006 – 84 с.
12. Фролькис В.В. Регулирование, приспособление и старение. Ленинград: Наука, 1970. С. 432.
13. Хейфлик Л. Клеточные основы старения человека. / Л. Хейфлик. Молекулы и клетки. Пер. с англ. М., 1982. Вып. 7. С. 134-148.
14. Цитология, гистология, эмбриология: учебник / Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина, Е.Ф. Котовский; под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной – 6-е изд., перераб. и дополн. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. – 798 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Биология индивидуального развития (онтогенез)	3
Предзиготный период.....	4
Эмбриональный период	6
Общие механизмы онтогенеза	9
Критические периоды развития.....	14
Постэмбриональный период	14
Тренировочные тесты по теме «Онтогенез»	26
Варианты контрольных работ по теме «Онтогенез»	30
Кроссворд по теме «Онтогенез»	47
Словарь терминов	49
Литература.....	57

[illegible]

Подписано в печать 000.12.2017 г.
Формат 60х84 $\frac{1}{16}$. Усл. п. л. 3,26.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Тираж 80 экз. Заказ № 566.

Отпечатано в типографии
Ставропольского государственного медицинского университета,
355017, г. Ставрополь, ул. Мира, 310