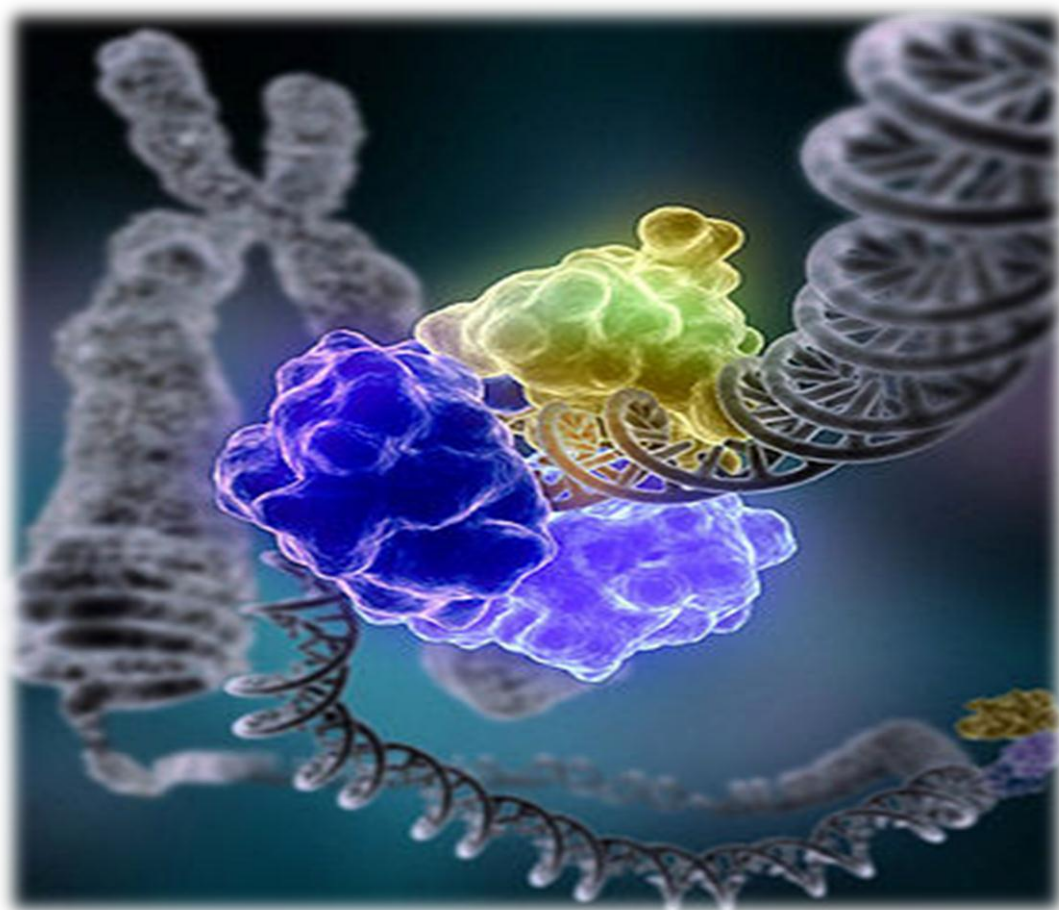


Ш.Р. АДЫЛКАНОВА

**БИОЛОГИЯ
ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ**



Алматы 2011

Ш.Р. АДЫЛКАНОВА

**БИОЛОГИЯ
ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ**

Алматы 2011

УДК 639.216.378 (075.8)

ББК 47Я7

A14

Садыкулов Т.С. Заслуженный деятель науки РК, доктор с.х.наук , профессор КазНАУ

Абишев Б.А. Главный научный сотрудник КазНИИО доктор с.х.наук, профессор

A14Адылканова Ш.Р.

Биология индивидуального развития

(учебное пособие) – Алматы 2011

ISBN 9965-416-94-X

В учебном пособии изложены особенности индивидуального развития с.х.животных. Вопросы управления и использования закономерностей онтогенеза в селекции.

Предназначен для студентов аграрных специальностей

ББК 47 Я7

Учебное пособие одобрено и рекомендовано к публикации
(пр №5 от 12.04.2010)

ISBN 9965-416-94-X

A14Адылканова Ш.Р.
Алматы «Теларна»

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предмет биологии индивидуального развития сельскохозяйственных животных	5
Сущность и взаимосвязь индивидуального и исторического развития животных	6
Рост , развитие, дифференциация	7
Молекулярно-генетические основы биологии индивидуального развития. Белки и нуклеиновые кислоты.	9
Экспрессия генов и эукариот	12
Эмбриональное развитие	13
Основные этапы развития	13
Типы яиц	16
Дробление и гастрюляция	18
Дробление изолецитальных яиц	19
Дробление центролецитальных яиц	23
Синтез нуклеиновых кислот в период дробления.	23
Распределение генетических потенций при дроблении	24
Гастрюляция у амфибий	25
Гастрюляция у птиц	26
Развитие яиц млекопитающих	28
	29
Морфогенетические движения	
Дифференцировка и органогенез	30
	33
Развитие формы тела	
	36
Развитие сердца	
Развитие пищеварительного тракта	39
Развитие почки	40
	41
Морфогенетические движения клеток при органогенезе	
	42
Постнатальное развитие	
Оплодотворение	43
	46
Процессы развития у растений	

Партеногенез	51
Клеточные процессы в основе формирования органов	53
Внутриутробное развитие сельскохозяйственных животных	55
Гормоны	61
Рост	65
Глоссарий	86
Тестовые вопросы	102

Предмет биологии индивидуального развития сельскохозяйственных животных

Биология индивидуального развития – область науки, изучающая закономерности онтогенетического развития организмов. Задача биологии индивидуального развития - исследование макро и микро морфологических, физиолого-биохимических, молекулярных и генетических процессов, протекающих в развивающейся особи, выяснение факторов и механизмов, управляющих процессами развития на всех этапах онтогенеза животных, растительных организмов, а также одноклеточных форм. Индивидуальное развитие организма представляет одну из центральных проблем современной биологической науки. Оно исключительно по своей значимости и сложности. Достаточно вспомнить, что из яйцеклетки человека, имеющей диаметр всего 130-140 мк и вес около 0,0015 мг, после оплодотворения развивается ребенок весом примерно 3-4 кг.

Под **онтогенезом**, или **индивидуальным развитием животных** следует понимать закономерный, эволюционно сложившийся процесс количественных и качественных изменений в строении и функциях организма, происходящих в нем от зачатия до смерти при постоянном взаимодействии генотипа и окружающей среды. Знание индивидуального развития организма необходимо, прежде всего, потому, что в процессе роста и развития животное приобретает не только породные и видовые признаки, но и присущие только ему индивидуальность, выражающаяся в особенностях его конституции, экстерьера, продуктивности, темперамента, жизнеспособности и т.д. Индивидуальное развитие животных и растений иначе называется онтогенезом. Термин “онтогенез” (от греческого *ontos*- сущее и *genesis*- происхождение, развитие) понимается как процесс (история) индивидуального развития организма.

Индивидуальное развитие (онтогенез) животного или растительного организма не является процессом только качественных изменений, так как все качественные изменения в природе обуславливаются либо изменениями в химическом составе живого тела, либо изменениями в количестве и форме живой материи и всегда изменениями в обмене веществ и энергии.

Сущность и взаимосвязь индивидуального и исторического развития животных

Ф.Энгельс писал: «Невозможно изменить качество какого-нибудь тела без прибавления или отнятия материи либо движения, т.е. количественного изменения этого тела». Материалистическая диалектика видит коренную причину всякого развития вещей и явлений не вне, а внутри этих вещей и явлений, в той противоречивой природе, которая им присуща. При этом внешние факторы развития, как правило, действуют через внутренние. Марксистская диалектика считает, что новое и старое, развивающееся и отмирающее, положительное и отрицательное представляют противоположности, а процесс развития являет собой **единство и борьбу противоположностей**. Так, например, противоречив процесс обмена веществ между организмом и окружающей его средой. Он осуществляется посредством ассимиляции и диссимиляции. При этом ассимиляция, то есть созидание, неразрывно связана с диссимиляцией, или разрушением. В процессе обмена веществ это разрушение является непременным условием созидания. При разрушении веществ в ходе обмена высвобождается энергия, используемая для созидания живой материи. Таким, образом, **постоянное разрушение организма является необходимым для постоянного его созидания**. Следовательно, индивидуальное развитие организма, как и развитие всякой материи, осуществляется на основе закона **единства и борьбы противоположностей, закона взаимного перехода количественных изменений в качественные и закона отрицания отрицания**. Диалектическим законом **отрицания отрицания** обуславливается то, что развитие происходит не по кругу, а по очень сложному пути, приближающемуся к спирали.

Индивидуальное развитие организма животного не беспредельно, а имеет определенность во времени и пространстве. Из этой определенности развития организма вытекает его зависимость от места и времени существования, то есть относительность. Стадии развития животного, характеризующиеся прогрессивными изменениями организма, в конечном счете сменяются стадиями распада и регрессивных изменений. Процесс индивидуального развития организма содержит в себе не одно, а множество противоречий. Одним из них является то, что в течение всей жизни животного его организм не только живет, но и умирает. Однако, в целом организм продолжает развиваться до момента его естественной смерти, так

как вне развития невозможно его существование. Признавая внутренним содержанием процесса развития борьбу противоположностей, борьбу между старым и новым, между отживающим и развивающимся, нельзя отрицать того, что старение организма есть одно из неизбежных проявлений его индивидуального развития. На протяжении всей жизни животного осуществляются процессы регенерации и роста различных его тканей. Систематическое обновление клеточного состава тканей происходит в течение всей жизни животного, а регенерация - одно из проявлений развития, то невозможно считать живущее неразвивающимся.

Рост, развитие, дифференциация

Ростом называется процесс увеличения размеров и массы клеток организма, его тканей и органов, линейных и объемных их размеров, за счет накопления в нем активных веществ.

Рост следует рассматривать как нормальное физиологическое проявление жизнедеятельности организма, в основе которого, лежат три различных процесса: деление клеток, увеличение их объема и массы и увеличение межклеточных и внеклеточных образований. Рассматривая рост, как процесс деления (размножения) клеток, следует иметь в виду, что при этом трудно разграничить, где кончается процесс роста и начинается процесс дифференциации (развития).

Развитием называется процесс усложнения структуры организма, специализацию и дифференциацию его органов и тканей. Другими словами, развитие - это качественное изменение содержимого клеток. Развитие так же, как и рост является неперенным проявлением индивидуального развития животного и выражается в специфических функциях, обусловленных деятельностью различных систем и органов.

Развитие организма совершается в результате обмена веществ при определенном соотношении ассимиляции и диссимиляции: его морфологическую основу составляют деление клеток и повышение их численности, увеличение их размеров, возрастание массы внеклеточных образований. Для индивидуального развития животных и растений существенны процессы **р о с т а** (увеличение массы животного тела) и **р а з в и т и я** (качественное усложнение структуры и функции). **Рост и развитие - это две стороны единого процесса онтогенеза.** Процесс индивидуального развития животного или его онтогенезом, следует считать совокупность

количественных и качественных изменений, происходящих после оплодотворения яйцеклетки и образования зиготы на протяжении всей жизни особи, в соответствии с унаследованным генотипом и нормой реакции. Развитие организма необратимо и характеризуется различной интенсивностью (неравномерностью) в разные возрастные периоды жизни животного. Интенсивность развития животного с возрастом неизменно убывает. Иначе, понятие индивидуального развития животных можно сформулировать как совокупность наследственных возрастных морфологических, биохимических и физиологических изменений, протекающих на протяжении всей жизни, под ее корректирующим влиянием. Сложный процесс индивидуального развития, общий для всех организмов, происходит путем дифференцировки и роста, которые в течении жизни каждой особи протекают с различной интенсивностью и своеобразием. Последнее зависит не только от ее генотипа, но и от конкретных условий индивидуального развития животного. Сказанное в общем виде можно выразить следующей схемой:

Дифференцировка является одним из неперенных проявлений процесса развития организма. **Дифференцировка - это возникновение в процессе развития организма биохимических, морфологических и функциональных различий между его клетками, тканями и органами.** Дифференцированные в процессе развития клетки отличаются друг от друга не только морфологически, но и химически, что обусловлено их функциональными различиями и условиями, необходимыми для обеспечения их онтогенеза.

Многообразие способов дифференциации клеток в процессе развития, сводится к активации генетического аппарата клеток. Ядерно-цитоплазматические взаимоотношения при этом имеют решающее значение. Из многочисленных внешних условий **клеточной дифференциации**, можно указать на следующее: **ооплазматическую сегрегацию, градиентные отношения и индукцию.**

Ооплазматической сегрегацией называется появление различий между отдельными зонами оплодотворенного, но еще не дробящегося яйца. Начальная неоднородность цитоплазмы яйца, по-видимому, ведет к первичным различиям между клетками.

Градиентные отношения возникают в результате неоднородности отдельных участков цитоплазмы яйца, образующих различные зоны, которые и приводят к качественно различным процессам развития.

Под индукцией понимается влияние одной ткани на другую, изменяющее характер развития последней. Индукцией определяется локализация и отчасти время дифференцировки, но не ее конкретный характер.

Молекулярно-генетические основы биологии индивидуального развития

Белки и нуклеиновые кислоты.

Клетки органов и тканей живых существ построены из макромолекул, функционирование которых определяет их жизнедеятельность. Главные из этих макромолекул играют основную роль в процессах наследственности и известны как информационные макромолекулы. Ими являются белки и нуклеиновые кислоты.

Белки представляют собой линейные полимеры, состоящие из аминокислот, соединенных друг с другом пептидной связью. Белки имеют сложную структурную организацию. Первым уровнем - первичной структурой определяется порядок чередования аминокислот в полипептиде. Следующий уровень — вторичная структура — представлен 2 типами: α – спиралью и β структурой.

Следующий уровень — третичная структура — трехмерная укладка частей полипептида.

Четвертичная структура образована соединением 2 или большего числа полипептидных цепей. Как правило, каждый из полипептидов (субъединиц), входящих в состав белка с четвертичной структурой, имеет все три уровня структурной организации.

Белки способны образовать более сложные агрегаты, чем те, которые имеются на уровне четвертичной структуры. Эта способность к полимеризации, очень сильно выраженная у многих структурных белков, лежит в основе создания надмолекулярных структур-органоедов клетки, вирусных частиц.

Белки выполняют разнообразные функции, из которых основными являются следующие:

Структурные функции. Белки - составная часть всех органоедов клетки и всех вирусов. Структурные функции белки выполняют в комплексе

с другими органическими соединениям - в основном с липидами, нуклеиновыми кислотами.

Защитные функции белка выражаются в том, что иммунная система осуществляет свои функции посредством антител, имеющих белковую природу.

Регуляторные функции. Белки регулируют многие процессы в клетках, хотя эти функции мало изучены.

Каталитические функции. Жизнедеятельность клеток и органоидов основана на огромном количестве разнообразных химических реакции, которые ускоряются биокатализаторами — ферментами (энзимами). Химические процессы в клетках осуществляются с участием соответствующих ферментов. Так как ферменты в отличие от химических катализаторов обладают высокой специфичностью, (каждый фермент катализирует одну, иногда 2-3 реакции) и в клетке протекают сотни биохимических реакции, в ней одновременно функционирует множество ферментов.

Выделяют следующие виды белков:

Простые белки состоят только из полипептидов.

Сложные белки— комплексы белков с другими органическими соединениями или с металлами. В образовании *гликопротеидов* участвуют различные сахара, *липопротеиды*- комплексы белков с липидами, *металлопротеиды* - с металлами (Zn, Cu, Fe). *Фосфопротеиды* — белки, к которым присоединены остатки фосфорной кислоты. *Нуклеопротеиды* (НП)- комплекс щелочных белков с дезокси- рибонуклеиновыми кислотами. Природа белкового компонента в дезоксирибонуклеопротеидах (ДНП) и в рибонуклеидах (РНП) различна.

В ДНП они представлены сильно щелочными белками, *гистонами и протаминами*. Их основная особенность- высокое содержание лизина, аргинина и гистидина, придающих белку значительное количество положительно заряженных группировок.

Протамины характеризуются еще большим содержанием лизина и аргинина и способны образовывать более прочные комплексы с ДНК в ядрах сперматозоидов, где они замещают гистоны.

Нуклеиновые кислоты. В клетках функционируют два вида нуклеиновых кислот - дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновая кислота (РНК). Они имеют много общего и некоторые важные отличия в строении.

ДНК. ДНК- это линейный полимер, состоящий из двух мономеров- дезоксирибонуклеотидов, соединенных друг с другом фосфодиэфирными связями. Дезоксирибонуклеотид состоит из пятиуглеродного сахара пептозы- дезоксирибозы, остатка фосфорной кислоты и одного из пуриновых (аденин, гуанин) или пиримидиновых (тимин, цитозин) азотистых оснований. Кроме этих «канонических» оснований в ДНК в небольшом количестве (1-2%) встречаются неканонические основания, которые являются метил- (оксиметил) производными цитозина, аденина. Нуклеотиды соединены между собой фосфодиэфирными связями в цепи, где фосфорные мостики связывают 3' - 5' - углеродные атомы дезоксирибоз соседних нуклеотидов. В одном конце цепи остается неиспользованным 5' - , на другом -3' - углеродные атомы. первый конец полинуклеотида обозначается 5' - концом, второй -3' - концом полинуклеотида. Конкретная последовательность оснований от 5' - конца к 3' - концу представляет собой первичную структуру полинуклеотида

Таким образом, последовательности оснований, т.е. первичной структуре одной цепи, соответствует вполне определенная (с заменой А на Т и Г на Ц) или *комплементарная*, последовательность оснований соседней цепи. Конформация молекулы ДНК, в которой две полидезоксирибонуклеотидные цепи спирально закручены относительно друг друга и стабилизированы водородными связями комплементарных оснований, а также межкостными взаимодействиями последних вдоль каждой цепи, представляет собой *вторичную* структуру. Параметры спирали (шаг, число нуклеотидов в витке, расстояние между нуклеотидами) зависят от условий. Известно несколько конформационных типов молекулы ДНК.

С затратой энергии вторичная структура ДНК может быть разрушена. Этот процесс, сопровождающийся разъединением цепей, называют *денатурацией* ДНК. Разъединенные (денатурированные) цепи в благоприятных условиях (температура, ионная сила) способны вновь образовывать двухцепочные молекулы в точном соответствии с принципом комплементарности. Воссоединиться могут и исходные пары денатурировавшей молекулы (*ренатурация*), и комплементарные цепи от разных молекул (*молекулярная гибридизация*).

РНК. Полирибонуклеотидная цепь имеет такое же строение, как и полидезоксирибонуклеотид, но отличается тем, что вместо дезоксирибозы и тимина здесь присутствуют соответственно рибоза и урацил.

Рибосомные РНК (рРНК). Существует три молекулярных вида р РНК:

1. РНК большой субъединицы рибосом (имеет константу седиментации $\sim 23S$ у бактерий и $\sim 28S$ у эукариот);
2. РНК малой субъединицы рибосом (константа седиментации $\sim 16S$ у бактерий и $\sim 18S$ у эукариот);
3. Низкомолекулярные РНК ($\sim 5,8S$ - имеется только у эукариота $\sim 5S$).

Транспортная РНК (тРНК). Низкомолекулярная РНК ($\sim 4,2S$). Характерные особенности:

- 1) значительная молекулярная гетерогенность в каждой клетке имеется свыше 60 разных, но близких по молекулярной массе тРНК;
- 2) наличие значительного количества «неканонических» оснований;
- 3) постоянная, достаточно жесткая конформация, включающая участки вторичных структур с петлями и определенную укладку всей молекулы;
- 4) она не находится в постоянном структурном комплексе с белками, а вступает с ними лишь функциональные связи.

Функция тРНК - присоединение определенной аминокислоты и узнавания участка (кодона) и РНК, который кодирует эту аминокислоту.

Информационная РНК (и РНК) или матричная РНК (м РНК). Характеризуется очень большим разнообразием (соответствующим разнообразию генов) молекулярных форм, кодирующих белки.

Экспрессия генов и эукариот

В отличие от прокариот транскрипция и трансляция у эукариот разделены во времени и топографически, поскольку иРНК транслируется только после ее перехода из ядра в цитоплазму. Важная особенность начальных этапов экспрессии у эукариот состоит в следующем. РНК (информационная, транспортная, рибосомная) только что считанные с генов (их обобщенно именуют первичным транскриптом), структурно и функционально еще не представляют собой полностью сформированные молекулы. Им еще предстоит посттранскрипционные модификации, прежде чем они смогут выполнить свои функции. Совокупность структурных изменений первичных транскриптов, в результате которых они превращаются в готовые для функционирования молекулы, называют процессингом. Основные виды модификаций происходящих во время процессинга.

1. Укорочение длины молекулы путем частичного расщепления транскрипта. В большинстве случаев (если не всегда) длина гена и его первичного транскрипта намного превышает размеры функционально зрелой молекулы иРНК из-за интронов, которые транскрибируются вместе с экзонами.
2. Присоединение к РНК новых структурных элементов-метильных групп, «шапочек» (специфических сильно метилизованных группировок на 5' - концах), 3' - концевых полиадениловых последовательностей (поли-А).

Процессинг характерен для всех видов РНК. Так, в рРНК в результате процессинга удаляются последовательности, считанные с внутренних спейсеров, а генах тРНК- последовательности, считанные с интронов.

Эмбриональное развитие

Деление, рост и дифференцировка оплодотворенного яйца, в результате которых образуется такая сложная и совершенная система, как взрослое животное или растение,— это, несомненно, одно из самых удивительных биологических явлений. В каждом новом индивидууме с необычайной точностью воспроизводятся все детали строения взрослого организма, а многие органы даже начинают функционировать еще в период своего формирования. Например, сердце человеческого эмбриона начинает сокращаться уже в конце первого месяца беременности, задолго до завершения его развития.

Процессы дробления яйца, образования бластулы и гаструляция происходят в самых общих чертах одинаково почти у всех многоклеточных животных. Дальнейшее развитие может протекать совершенно по-разному у животных, принадлежащих к разным типам, но довольно сходно у родственных между собой форм.

Основные этапы развития

Развитие новой особи начинается с образования яйцеклеток и сперматозоидов у представителей родительского поколения.

В процессе гаметогенеза в результате мейоза число хромосом в гаметах уменьшается вдвое — **происходит переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное**; поэтому гены, которые окажутся объединенными в новых особях и будут управлять их развитием, отбираются случайно.

Яйцеклетка растет и накапливает в своей цитоплазме разнообразные вещества, за счет которых будет существовать оплодотворенное яйцо на ранних стадиях развития. Сперматозоид созревает и превращается из сферической клетки в гамету, приспособленную к активному движению, что дает ей возможность приблизиться к яйцу и оплодотворить его.

Второй этап развития — оплодотворение яйца — начинается с различных процессов, обеспечивающих встречу родительских особей и одновременное выделение ими гамет, после чего сперматозоид проникает в яйцеклетку и наступает активация оплодотворенного яйца, которое начинает развиваться. Процесс активации иногда сопровождается значительными перемещениями различного органообразующего материала в цитоплазме яйца.

На третьем этапе развития оплодотворенное яйцо претерпевает ряд быстро следующих друг за другом митотических делений — так называемое *дробление*

. В результате дробления получается либо сплошная масса клеток, либо полый клеточный шарик — *бластула*, полость которой (*бластоцель*) окружена одним слоем клеток — *бластодермой*. Во время делений дробления размеры эмбриона не увеличиваются, а образующиеся клетки (*бластомеры*) становятся с каждым делением все меньше. Поскольку энергию для процесса дробления доставляет расщепление гликогена и других питательных веществ, запасенных в цитоплазме яйца, общая масса бластулы (ее сухая масса) может даже уменьшиться по сравнению с массой неоплодотворенной яйцеклетки.

Четвертая стадия — гастрюляция — приводит к образованию из однослойной бластодермы двух или нескольких слоев клеток, так называемых *зародышевых листков*. Тело высшего животного состоит из ряда различных тканей и органов; все они ведут свое происхождение от трех зародышевых листков; *эктодермы*, *мезодермы* и *энтодермы*. Из наружной эктодермы образуются эпидермис кожи и нервная система; внутренний слой — энтодерма — образует выстилку желудочно-кишечного тракта и пищеварительные железы, и, наконец, средний слой — мезодерма — дает начало мышцам, сосудистой системе, выстилке целомической полости, органам размножения и выделительной системе, а также костной и хрящевой тканям, из которых состоит скелет.

В процессе гастрюляции часть бластодермы уходит вглубь и оказывается внутри той части бластодермы, которая остается на

поверхности. Эта наружная часть становится эктодермой, а из ушедшего внутрь материала образуются энтодерма и мезодерма. Клетки будущих энтодермы и мезодермы могут погружаться вглубь в результате впячивания (*инвагинации*) одного участка бластодермы. Таким путем из простого клеточного шарика образуется мешочек с двойными стенками, называемый *гастроулой*; соответственно процесс его образования называется *гастроуляцией*. Отделение мезодермы от энтодермы внутри гастроулы происходит у различных животных совершенно разными способами. Полость двустенной гастроулы, образовавшейся путем инвагинации, называется *архентероном* (полостью первичной кишки), а отверстие, ведущее из нее наружу, — *бластопором*.

Гастроцель (или часть его) становится полостью пищеварительного тракта. Бластопор превращается у кишечнополостных в ротовое отверстие, а у иглокожих и хордовых — в анальное отверстие. У моллюсков, кольчатых червей и членистоногих бластопор разделяется на два отверстия, одно из которых образует рот, а другое — анус. Средняя часть пищеварительного тракта образуется из энтодермы, но на обоих его концах, ротовом и анальном, эктодерма впячивается внутрь и сливается с энтодермой. Таким образом, самый передний участок пищеварительного тракта (ротовая полость, или *stomodeum*) и самый задний его участок (*proctodeum*), примыкающий к анальному отверстию, выстланы не энтодермой, а эктодермой.

Следующий этап развития — это *органогенез*, в процессе которого три зародышевых листка разделяются на массы клеток меньшего объема, предназначенные для построения различных органов и частей тела взрослого животного. Каждый орган закладывается в виде эмбрионального *зачатка* — группы клеток, обособленных от остальных клеток зародыша. За органогенезом следуют рост и дифференцировка клеток в зачатках отдельных органов, и в конце концов клетки приобретают те структурные, химические и физиологические особенности, благодаря которым они могут выполнять те или иные специфические функции, так что развивающийся организм становится способным к независимому существованию.

У некоторых животных молодой организм, вышедший из яйца, представляет собой просто миниатюрную копию взрослого животного, т. е. отличается от него только размерами; у других животных детеныш лишен некоторых органов, т. е. отличается от взрослого организма не только размерами, но и морфологией, и, наконец, иногда детеныш, вылупляющийся

из яйца, обладает специальными органами, отсутствующими у взрослой формы, но необходимыми молодому организму в связи с его особым образом жизни. Такого рода молодой организм, называемый *личинкой*, может вести совершенно иной образ жизни, нежели взрослая форма. В конце концов личинка претерпевает *метаморфоз* — строение ее тела относительно быстро и довольно существенно изменяется, и она превращается во взрослое животное. Во время метаморфоза специфические личиночные признаки исчезают и появляются признаки, характерные для взрослой формы. И у молодых, и у взрослых животных организм с течением времени продолжает изменяться — происходит *старение*, которое также следует рассматривать как часть процесса развития.

Типы яиц

Тип развития оплодотворенного яйца существенно зависит от количества содержащегося в нем желтка, представляющего собой запас питательных веществ. Желточные гранулы различаются по составу у разных животных, но обычно они содержат, то или иное количество белков, фосфолипидов и нейтральных жиров. У большинства позвоночных и у низших хордовых яйца мелкие и в них сравнительно мало желтка. Например, в яйце морского ежа *Arbacia* желточные гранулы занимают лишь около 27% общего объема клетки. Яйца, содержащие небольшое количество желтка в виде мелких зернышек, более или менее равномерно распределенных по всей цитоплазме, называются *изолецитальными* (что означает «равномерно-желточные»).

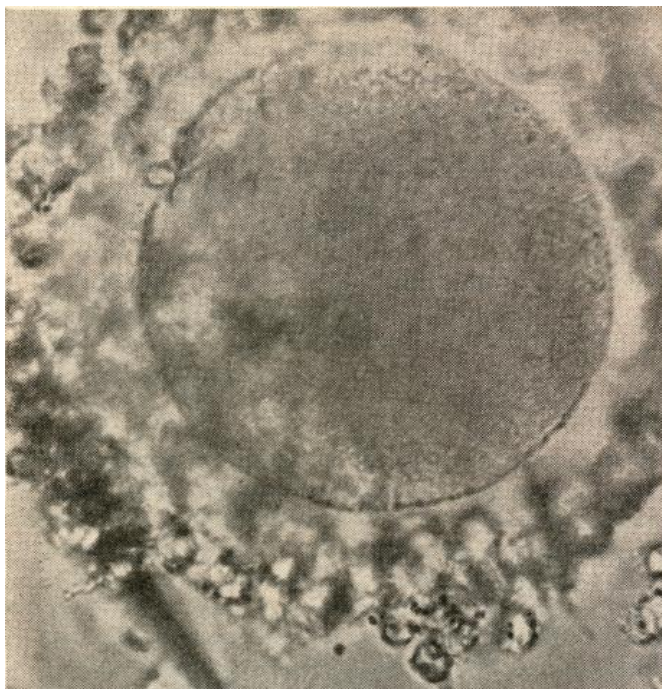


Рис 1 Яйцо человека, выделенное из яйцевого фолликула.

Крупная яйцеклетка окружена многочисленными мелкими клетками, образующими «лучистый венец» (*corona radiata*); эти клетки первоначально составляли часть фолликула. Фотография сделана во время отделения клеток лучистого венца и выделения самого яйца при помощи микроигл. В нижнем левом углу видны две иглы, которыми в этот момент выделяют ядро одной из клеток лучистого венца.

Яйца рыб, амфибий, рептилий и птиц содержат много желтка, обычно в форме крупных гранул, называемых *желточными пластинками*. Желток сосредоточен здесь на нижнем, или *вегетативном*, полюсе яйца, тогда как цитоплазма сконцентрирована на верхнем, или *анимальном*, полюсе. Такие яйца называются *телолецитальными* (что означает «конечножелточные»). Как у амфибий, так и у птиц в яйцах найдены два белка — фосвитин и липовителлин. *Фосвитин* — весьма необычный белок: около половины его аминокислотных остатков представляют собой фосфорилированный серин. Молекулы липовителлина значительно крупнее и содержат около 17% липида. У самок амфибий и птиц фосвитин синтезируется в печени и кровь переносит его в яичник. Будущая яйцеклетка поглощает его, после чего он подвергается дальнейшему фосфорилированию, становится менее растворимым и выпадает внутри овоцита в осадок. В яичнике лягушки обнаружена протеинкиназа, катализирующая включение фосфата из АТФ в

частично фосфорилированный фосвитин. В яйцах амфибий желток составляет около 45% по массе, а в яйцах птиц, рептилий и костных рыб - до 90% и более. В яйцах трех последних групп животных цитоплазма образует лишь тонкий слой около поверхности клетки, утолщающийся у анимального полюса, где находится клеточное ядро. Вся центральная область клетки заполнена желточными пластинками.

Яйца членистоногих, в частности насекомых, относятся к третьему типу — *центролецитальному*. Желток сосредоточен здесь в середине клетки, а цитоплазма образует тонкий поверхностный слой; кроме того, в центре яйца имеется островок цитоплазмы, который содержит ядро.

У утконоса и ехидны небольшие, наполненные желтком яйца, сравнимые по величине с яйцами мелких ящериц, развиваются вне материнского организма. Яйца других млекопитающих очень малы и содержат сравнительно немного желтка. Внешне они похожи на изолецитальные яйца, но развиваются скорее по типу телolecитальных яиц; вероятно, это объясняется тем, что млекопитающие произошли от рептилий, яйца которых относятся к типу телolecитальных.

Дробление и гастрюляция

После проникновения сперматозоида в яйцо происходит ряд быстро следующих друг за другом изменений — завершение мейотических делений, слияние мужского и женского пронуклеусов, сложные перемещения цитоплазматических компонентов яйца и начало дробления. У некоторых видов после оплодотворения резко повышается потребление кислорода и усиливается синтез белка. Есть данные в пользу того, что на ранних стадиях дробления синтезом белка в зиготе управляет РНК, которая синтезировалась в овоците еще до оплодотворения и, следовательно, является продуктом материнского генотипа, а не генотипа зиготы. В неоплодотворенном яйце эта РНК как бы «замаскирована» (возможно, в результате соединения с белком) и не может использоваться для трансляции, т. е. в качестве матрицы для синтеза пептидных цепей. Неоплодотворенное яйцо обычно содержит лишь одиночные рибосомы, а полирибосомы появляются только после

оплодотворения. Таким образом, одно из последствий оплодотворения состоит, по-видимому, в «демаскировании» материнской информационной РНК, которая теперь может быть использована в синтезе белков. Лишь позднее, примерно на стадии гаструляции, начинается транскрипция генома зиготы с образованием «эмбриональной» информационной РНК, кодирующей структуру белков, которые будут участвовать в процессах гаструляции и дальнейшего развития. Действительно ли оплодотворение ведет к активации ранее «замаскированной», неактивной материнской информационной РНК и как это происходит — еще неизвестно, но эта гипотеза вызвала большой интерес и послужила стимулом для разносторонних экспериментальных исследований.

Дробление изолецитальных яиц.

Первая борозда дробления изолецитального яйца происходит через анимальный и вегетативный полюсы расщепляет его на две одинаковые клетки. Вторая борозда дробления также проходит через оба полюса яйца, но под прямым углом к плоскости первого деления, так из двух клеток образуются четыре одинаковые клетки. Третье деление происходит в горизонтальной плоскости, под прямыми углами к плоскостям двух первых делений, и из 4 клеток образуется — по 4 сверху и снизу от третьей борозды дробления. В результате дальнейших делений образуются 16, 32, 64, 128 клеток и т. д., пока не получится полый клеточный шарик, называемый *бластулой*. Стенка бластулы, *бластодерма*, состоит из одного слоя клеток, окружающих центральную полость (*бластоцель*).

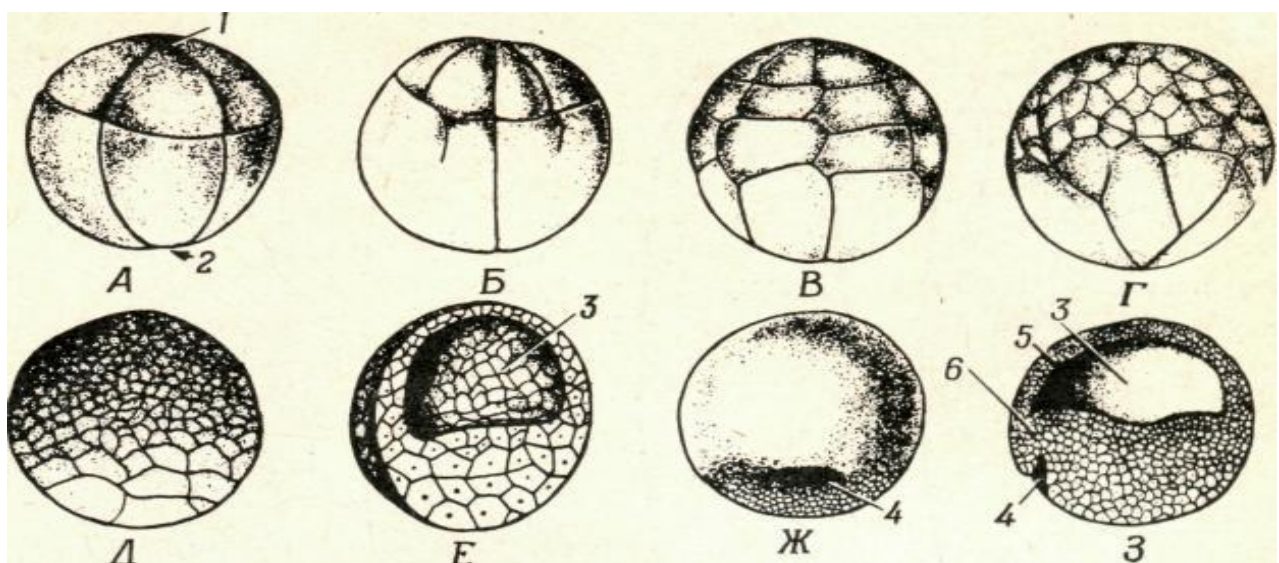
В результате впячивания внутрь (инвагинации) одного из участков бластодермы однослойная бластула превращается в двуслойное сферическое образование — *гаструлу*. При этом инвагинирующий участок в конце концов приходит в соприкосновение с противоположной стенкой, и бластоцель исчезает. Вновь образовавшаяся полость гастролы называется *первичной кишкой* (архентероном); она открывается наружу *бластопором* в том месте, где началось впячивание бластодермы при гаструляции. Наружный слой двойной стенки гастролы представляет собой *эктодерму*, из которой впоследствии образуются кожа и нервная система. Внутренний слой, выстилающий первичную кишку, состоит в основном из клеток будущей энтодермы, из которой образуются пищеварительный тракт и органы,

закладывающиеся в виде его выростов,— печень, поджелудочная железа и легкие; из внутреннего слоя образуются также зачаток хорды и мезодерма, из которой развиваются остальные органы тела. По мере того как гастрюла удлиняется в передне-заднем направлении, материал будущей хорды вытягивается в продольную полоску клеток, лежащую посередине дорзальной стороны внутреннего слоя. Будущая мезодерма образует две продольные полоски клеток по обе стороны от закладки хорды. Боковые, вентральный и передний участки внутреннего слоя составляют материал будущей энтодермы.

Дробление телолецитальных яиц.

Телолецитальные яйца содержат большие количества желтка; поэтому процессы дробления и гастрюляции здесь существенно видоизменяются. Деление клеток, происходящих из нижней части яйца лягушки, замедляется из-за присутствия инертного желтка, и бластула поэтому состоит из большого числа мелких клеток, расположенных у анимального полюса, и нескольких крупных клеток, лежащих у вегетативного полюса. В результате нижняя стенка значительно толще верхней и бластоцель оказывается смещенным вверх.

Последовательные стадии дробления и гастрюляции телолецитального яйца лягушки (вид сбоку).



А – Г. Дробление. Д. Бластула. Е. Бластула в разрезе. Ж. Ранняя гастрюла. З. Ранняя гастрюла в разрезе. 1 – анимальный полюс; 2 – вегетативный полюс; 3 – бластоцель; 4 – бластопор; 5 – эктодерма; 6 – энтодерма

Рис 2

В яйцах, богатых желтком, например в курином яйце, дробление захватывает только небольшой диск цитоплазмы, расположенный у анимального полюса. Вначале все плоскости деления располагаются вертикально и все бластомеры образуют один слой клеток. Борозды дробления отделяют бластомеры друг от друга, но не от желтка; центральные бластомеры своими нижними концами сливаются с желтком, а бластомеры, расположенные по краям диска, не отделены ни от лежащего под ними желтка, ни от примыкающей к ним с наружной стороны цитоплазмы, еще не подвергшейся дроблению. По мере дальнейшего дробления от этой цитоплазмы отделяются новые клетки, что приводит к расширению диска, но эти новые бластомеры тоже не отграничены от подстилающего их нераздробленного желтка. В конце концов центральные бластомеры обособляются от желтка — либо в результате клеточных делений, происходящих в горизонтальной (тангенциальной) плоскости, либо в результате образования щелей под верхними частями клеток, содержащими ядра. При делении в горизонтальной плоскости образуются два бластомера: верхний, полностью окруженный плазматической мембраной, отделяющей его как от соседних клеток, так и от желтка, и нижний, который сохраняет связь с желтком. В конце концов крайние бластомеры диска и клетки нижнего слоя, примыкающие к желтку, вновь сливаются между собой, образуя единый многоядерный синцитий — так называемый *перибласт*, который не участвует в формировании зародыша. Как полагают, этот синцитий расщепляет желток и делает его питательные вещества доступными для использования растущим эмбрионом.

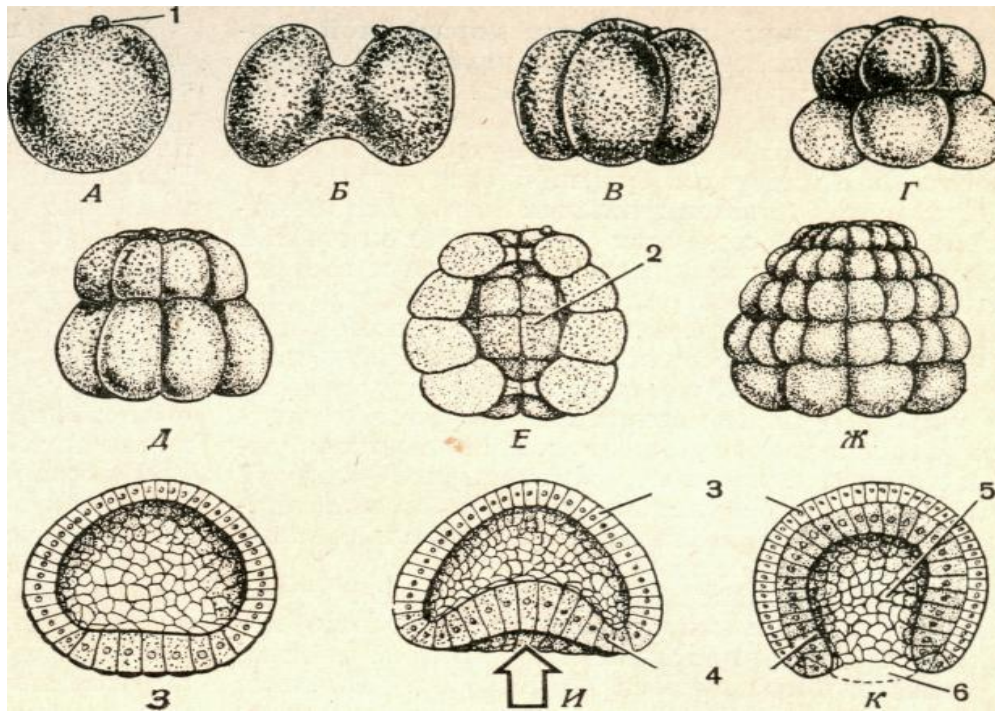


Рис 3 А. зрелое яйцо с полярным тельцем. Б. Двуклеточная стадия. В. Четырехклеточная стадия. Г. Восьмиклеточная стадия. Д. 16-клеточная стадия. Е. 32-клеточная стадия (в разрезе, чтобы показать бластоцель). Ж. Бластула. З. Разрез бластулы. И. Ранняя гастрюла – на вегетативном полюсе (стрелка) начинается инвагинация. К. Поздняя гастрюла – инвагинация закончилась и образовался бластопор. 1 – полярное тельце; 2 – бластоцель; 3 – эктодерма. 4 – энтодерма. 5 – полость первичной кишки. 6 – бластопор

У птиц и некоторых рептилий обособленные бластомеры, целиком окруженные плазматической мембраной, образуют два слоя: лежащий сверху *эпибласт* и нижний тонкий слой плоских эпителиальных клеток — *гипобласт*. Гипобласт отделен от эпибласта зародышевой полостью (бластоцелью), а от находящегося еще глубже желтка — *субгерминальным пространством*; это пространство образуется только под центральным участком бластодермы. Участок бластодермы, лежащий над субгерминальным пространством, прозрачен и называется поэтому *area pellucida*, а менее прозрачная область, где бластодерма прилегает непосредственно к желтку, называется *area opaca*.

Дробление централецитарных яиц.

Дробление яиц этого типа, например яйца насекомого, начинается с деления ядра в центральном островке цитоплазмы. После нескольких ядерных делений, при которых цитоплазма не делится, ядра начинают перемещаться к периферии яйца; при этом каждое ядро остается окруженным небольшой частью первоначальной центральной цитоплазмы. Когда ядра подходят к поверхности яйца, окружающая их цитоплазма сливается с поверхностным слоем цитоплазмы и наружный слой яйца превращается, таким образом, в синцитий. Впоследствии цитоплазму разделяют борозды, идущие вглубь от поверхности. Образующиеся таким путем бластомеры некоторое время остаются неотделенными от массы желтка, но в конце концов обособляются от него; компоненты желтка постепенно используются для питания развивающегося эмбриона. Эту стадию можно сравнить с образованием бластулы, хотя здесь нет полости, подобной бластоцелею; бластодерма окружает массу нераздробившегося желтка, а не полость.

Синтез нуклеиновых кислот в период дробления.

Во время дробления в химическом составе эмбриона не происходит качественных изменений — никаких новых веществ не появляется. Общее количество ДНК возрастает, так как число ядер быстро увеличивается, а содержание ее в расчете на одно ядро остается постоянным. В период дробления синтезируются небольшие количества информационной и транспортной РНК, тогда как рибосомная РНК до начала гаструляции совсем или почти совсем не образуется. По-видимому, дробление может происходить и без синтеза новой РНК, так как яйца, обработанные *актиномицином D* (тормозящим ДНК-зависимый синтез РНК), продолжают дробиться нормально. Но если обработать оплодотворенные яйца *пурамицином*, который тормозит РНК - зависимый синтез белка, то дробление прекратится или будет сильно нарушено; это говорит о том, что синтез белков необходим для нормального дробления.

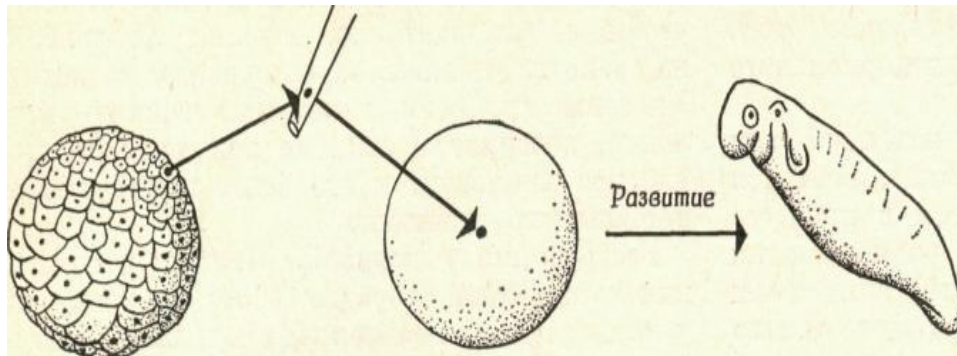
Распределение генетических потенций при дроблении

Очень важно выяснить, остаются ли дочерние ядра, образующиеся в процессе дробления яйца, совершенно равноценными по своим генетическим потенциям или же они как-то дифференцируются. В принципе можно было бы представить себе, что неодинаковая судьба различных бластомеров обусловлена различиями в генетической информации, которую они содержат. Однако имеется множество экспериментальных данных, говорящих о том, что никакой дифференцировки в отношении генетических потенций при дроблении не происходит. Изолированные бластомеры, взятые на стадии 4 или 8 бластомеров, развиваются в полного эмбриона со всеми его обычными частями, но только меньшей величины. Лимитирующим фактором в таких опытах оказывается не генетический материал ядра, а количество цитоплазмы, необходимое для нормального развития.

Это ограничение удается устранить, пересаживая ядра из бластомеров или из клеток эмбриона, достигшего более поздней стадии развития, в зрелое яйцо лягушки, из которого собственное ядро было удалено еще до начала дробления. Одну из клеток такого эмбриона отделяют от соседних клеток, всасывая ее микропипеткой ; при этом плазматическая мембрана клетки разрывается, так что в пипетке оказывается ядро с остатками цитоплазмы; этот материал вводят глубоко в цитоплазму яйца, из которого предварительно удалили ядро, после чего пипетку осторожно извлекают. Оперированные яйца начинают дробиться, и некоторые из них развиваются в нормальных головастиков, претерпевающих затем метаморфоз. Ядра, взятые из поздней бластулы или ранней гаструлы, в которой уже 16 000 клеток, могут после пересадки в нераздробившееся яйцо обеспечить нормальное развитие эмбриона. Даже из яиц, которым пересадили ядра, взятые на более поздних стадиях, например из нервной пластинки или из ресничных клеток пищеварительного тракта плавающего головастика, иногда развиваются нормальные зародыши. Яйца развивались и в том случае, если в них пересаживали ядра из злокачественных (раковых) клеток, но ядра из нормальных клеток взрослого животного оказались неспособными к этому. По-видимому, хромосомы ядер, взятых на поздних стадиях эмбрионального развития или от взрослого организма, не могут удваиваться достаточно быстро, с тем, чтобы не отставать от деления цитоплазмы на ранних стадиях зародышевого развития. Удвоение хромосом происходит чересчур медленно,

дочерние клетки не получают полных наборов хромосом, и это ведет к нарушению нормального развития.

Эксперимент с пересадкой ядра из клетки гастрюлы в яйцо, у которого было удалено ядро (объяснение в тексте).



Бластула

Яйцо с удаленным
ядром

Нормальный эмбрион

рис 4

Гастрюляция у амфибий.

Процесс гастрюляции у амфибий гораздо более сложен, чем у ланцетника, из-за наличия крупных, нагруженных желтком клеток в вегетативной половине бластулы. На будущей спинной стороне бластулы появляется желобок, и клетки, образующие его дно, уходят в глубь зародыша. Желобок постепенно удлиняется, причем концы его обходят бластулу с обеих сторон по границе между ее верхней частью и вегетативной областью и в конце концов соединяются на брюшной стороне эмбриона. Этот желобок — *бластопор* — образуется в результате впячивания (инвагинации) будущего материала энтодермы и мезодермы внутрь бластулы. Помимо инвагинации бластодермы в области щелевидного бластопора, при этом происходит нарастание клеток крыши бластоцеля на нижние, заполненные желтком клетки (*эпиволия*), и втягивание клеток крыши внутрь (*инволюция*), после того как они достигнут бластопора. Когда щель бластопора замыкается в кольцо, внутри этого кольца остаются

заполненные желтком клетки вегетативного полюса, образующие *точную пробку*. Края бластопора продолжают сжиматься и в конце концов полностью закрывают желточную пробку. На спинной стороне зародыша щель бластопора, углубляясь, образует полость, выстланную клетками, ушедшими вглубь с поверхности в процессе инвагинации. Эта полость — архентерон, или *полость первичной кишки*, — вначале представляет собой узкую щель, но передняя часть ее постепенно расширяется, вытесняя бластоцель, который в дальнейшем исчезает.

Область, покрытая клетками анимальной части бластулы, во время гастрюляции сильно увеличивается. К концу этого процесса, когда будущий материал мезодермы и энтодермы уже ушел через бластопор внутрь гастрюлы, эти клетки покрывают всю поверхность эмбриона; впоследствии из них образуются эпидермис и нервная система. Материал будущей нервной системы вытягивается в продольном направлении и суживается в поперечном, приобретая овальную форму. Клетки будущей хорды уходят в глубь зародыша, огибая на своем пути дорзальную губу бластопора, и образуют полосу вдоль средней линии крыши первичной кишки. Будущая мезодерма переходит внутрь через боковые и брюшные края бластопора, а затем перемещается вперед в виде слоя клеток, расположенного между наружной эктодермой и внутренней энтодермой; материал мезодермы концентрируется больше на спинной стороне, образуя наиболее толстый слой в крыше первичной кишки, около нотохорда. Будущая мезодерма продолжает переходить внутрь через края бластопора даже тогда, когда на поверхности эмбриона уже не видно желточной пробки. Часть будущей энтодермы, лежавшая на экваторе бластулы, втягивается внутрь во время первоначальной инвагинации бластопора; остальной мезодермальный материал, состоящий из клеток вегетативного полюса, более или менее пассивно увлекается внутрь и образует нижнюю стенку первичной кишки.

Гастрюляция у птиц.

У птиц гастрюла образуется также путем миграции клеток, но иначе, чем у амфибий. Видимо, клетки эпибласта поодиночке перемещаются вниз. Вначале появляется *первичная полоска* — утолщенный участок эпибласта, который тянется по средней линии эмбриона вперед от заднего края *area pellucida*; в середине первичной полоски образуется узкий *первичный желобок*, а на ее переднем конце — клеточный бугорок, называемый

гензеновским узелком. Утолщение эпибласта в области первичной полоски возникает в результате передвижения клеток к середине из боковых частей эпибласта. Клетки первичной полоски уходят вглубь и попадают в пространство между эпибластом и гипобластом; достигнув гипобласта, они образуют скопление¹ мигрирующих клеток (рис. 5), которые движутся в стороны и вперед от области первичной полоски. Первичная полоска — динамичное образование, она продолжает существовать, хотя образующие ее клетки все время сменяются, мигрируя сначала к средней линии эпибласта, затем вниз в области первичной полоски и наконец в стороны и вперед в пространстве под эпибластом. Первичную полоску, где происходит инвагинация, считают гомологом бластопора в яйцах амфибий или ланцетника, но в курином зародыше нет полости, гомологичной архентерону (полости первичной кишки).

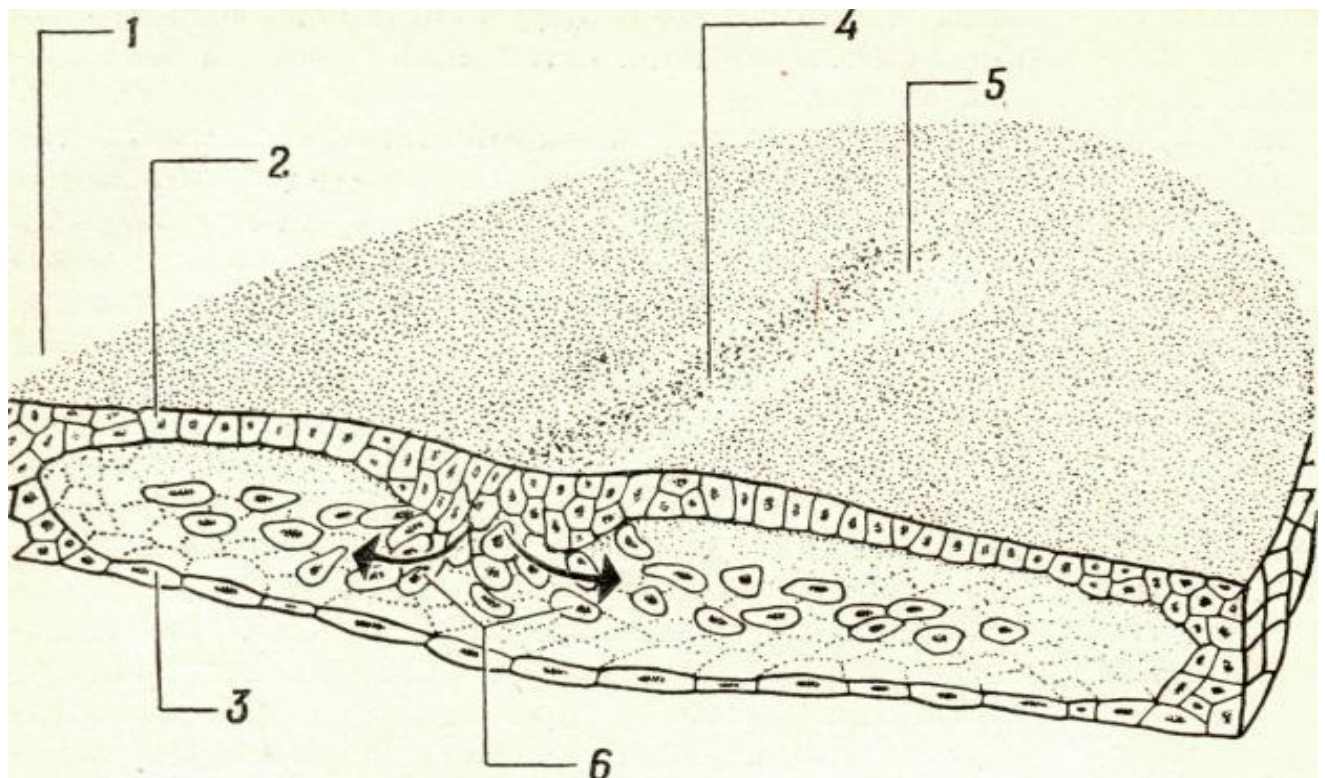


Рис 5 Гастрюляция у куриного эмбриона.

Поперечный разрез через переднюю половину area pellucida; показана миграция мезодермальных и энтодермальных из первичной полоски. 1 — края area pellucida; 2 — эпибласт; 3 — гипобласт; 4 — первичная полоска; 5 — гензеновский узелок; 6 — мигрирующие клетки.

Клетки будущего нотохорда скапливаются в гензеновском узелке, а затем растут вперед, образуя узкий отросток под самым эпибластом. Будущая мезодерма растет в стороны и вперед от первичной полоски между эпибластом, которому предстоит стать эктодермой, и гипобластом. Первоначальные клетки гипобласта и другие клетки, мигрирующие в этот нижний слой из первичной полоски, составляют материал будущей энтодермы, из которой образуются пищеварительный тракт и желточный мешок.

Развитие яиц млекопитающих.

Дробление яйца в типичном случае приводит к образованию плотного клеточного шарика (*морулы*), который затем подразделяется на *внутреннюю массу клеток*, из которой впоследствии развивается эмбрион, и наружный полый клеточный пузырек — *трофобласт*. Клетки внутренней массы отличаются более базофильной цитоплазмой, и по мере дальнейшего развития эта особенность усиливается, что свидетельствует об интенсивном синтезе РНК. Полость *бластоциста* можно сравнить с бластоцелом, но сам зародыш не является бластулой, так как его клетки дифференцированы на два типа. Внутренняя клеточная масса в свою очередь дифференцируется: на ее внутренней поверхности, обращенной к бластоцелю, образуется тонкий слой плоских клеток — *гипобласт*, т. е. будущая энтодерма. Остальная часть внутренней массы становится эпибластом. Клетки гипобласта распространяются по внутренней поверхности трофобласта и в конце концов окружают полость бластоциста, образуя *желточный мешок*, хотя эта полость наполнена жидкостью, а не желтком.

По мере того как гипобласт растет вширь, вся внутренняя клеточная масса также увеличивается и превращается в дисковидную клеточную пластинку, сходную с зародышевым диском в яйце птицы или рептилии. Этот *зародышевый диск*, ясно отграниченный теперь от остальной части эмбриона, состоит из эпибласта, который образован из утолщенных столбчатых клеток, и гипобласта, образованного из плоских клеток менее правильной формы. Гастрюляция начинается с образования первичной полоски и гензеновского узелка участков, где клетки мигрируют вниз, а затем в стороны и вперед. Некоторые из этих мигрирующих клеток присоединяются к гипобласту и становятся материалом будущей энтодермы; другие клетки направляются в стороны и вперед между эпибластом и

гипобластом и позже дают начало мезодерме. Между клетками внутренней клеточной массы появляется щель, которая затем расширяется и превращается в амниотическую полость. Полость бластоциста заполняют клетки мезенхимы (будущая вне-эмбриональная мезодерма), а под самым гипобластом образуется вторичная, небольшая полость желточного мешка. Двухслойный зародышевый диск, состоящий из двух пластинок, лежит теперь между двумя полостями (амниотической и полостью желточного мешка), а задний конец его соединен с трофобластом группой клеток внеэмбриональной мезодермы — *ножкой плода*, или *ножкой аллантаоиса*. Нефункциональная энтодермальная часть аллантаоиса, которая развивается в виде трубки из желточного мешка, носит рудиментарный характер и никогда не достигает трофобласта. Таким образом, после двух недель развития человеческий эмбрион представляет собой двухслойный клеточный диск около 250 мкм в поперечнике, соединенный ножкой с трофобластом.

Морфогенетические движения

Гастрюляция у эмбрионов всех рассмотренных типов связана с передвижением (миграцией) клеток, которое совершается по определенным путям и приводит к определенному расположению клеточного материала. Эти *морфогенетические движения* охватывают значительные участки эмбриона, которые вытягиваются, образуют складки, сжимаются или расширяются. Такие движения, очевидно, не аналогичны сокращению мышц или амебоидному движению. Силы, вызывающие эти движения, и факторы, определяющие их направление, неизвестны. Кусочек будущей эктодермы, выделенный из ранней гастрюлы лягушки и выращиваемый в культуре, активно пролиферирует точно так же, как если бы он оставался на месте и участвовал в процессе гастрюляции. Кусочек губы бластопора, пересаженный от одного зародыша другому, инвагинирует и образует полость первичной кишки независимо от формирования собственной первичной кишки эмбриона-хозяина. Процесс инвагинации связан не только с движением клеток, но и с изменением их формы — определенные концы их суживаются, а другие расширяются.

Движения клеток и их конечное расположение по крайней мере отчасти обусловлены *избирательным сродством* определенных клеток друг к другу. Это сродство можно продемонстрировать, разъединив клетки

раннего эмбриона и инкубируя их в различных сочетаниях. Клетки будущего эпидермиса скапливаются у поверхности клеточной массы, а мезодермальные клетки располагаются между эктодермой и энтодермой. Клетки нервной пластинки образуют полые пузырьки, напоминающие нервную трубку или мозговой пузырь, а I мезодермальные клетки обнаруживают тенденцию группироваться вокруг целомических полостей. Как полагают, эта «самосортировка» перемешанных клеток обусловлена их избирательным сродством. Когда в результате случайных передвижений клетки приходят в соприкосновение, они могут остаться вместе, если что-то удерживает их в таком положении, или разойтись, если сцепление окажется слабым. Можно было бы предположить, что разные виды клеток обладают качественно различным специфическим сродством друг к другу; результаты многих экспериментов можно было бы также объяснить, постулируя количественные различия в степени сцепления между разными видами клеток.

Митотические деления, продолжающиеся во время гаструляции, приводят к увеличению числа клеток и количества ядерного материала, но не изменяют или почти не изменяют общего объема или массы зародыша. Судя по данным о потреблении кислорода, интенсивность обмена в этот период увеличивается в 2—3 раза по сравнению с периодом дробления — по-видимому, в связи с повышенной потребностью в энергии для морфогенетических движений и для резко возрастающего синтеза информационной РНК и белков. Различные косвенные данные указывают на то, что гены совсем или почти совсем не подвергаются транскрипции во время дробления, но становятся активными в период гаструляции.

-Дифференцировка и органогенез

У всех многоклеточных животных, кроме губок и кишечнополостных, между эктодермой и энтодермой формируется третий слой клеток — мезодерма. У кольчатых червей, моллюсков и некоторых других беспозвоночных мезодерма развивается из особых клеток, которые дифференцируются на ранних стадиях дробления. Эти клетки мигрируют внутрь и оказываются между эктодермой и энтодермой; размножаясь, они образуют два продольных клеточных тяжа, из которых развиваются листки мезодермы. Целом, или вторичная полость тела, возникает при расщеплении

листка мезодермы на два, в результате чего в нем образуется небольшая полость).

У примитивных хордовых (ланцетника) мезодерма возникает из крыши первичной кишки в виде ряда карманов, отходящих справа и слева от средней линии. Эти карманы утрачивают связь с кишкой и сливаются друг с другом, образуя непрерывный слой клеточного материала. Полости отдельных карманов, объединяясь, превращаются в целом, который называют *энтероцелем*, так как он, хотя и непрямым путем, происходит от полости первичной кишки. У амфибий мезодерма образуется путем инвагинации клеток, находившихся над вентральным и боковыми краями бластопора; позже эти клетки продвигаются вперед в виде листка, лежащего между эктодермой и энтодермой. У куриного эмбриона клетки будущей мезодермы мигрируют вниз через область первичной полоски, а затем направляются в стороны и вперед между будущими эктодермой и энтодермой.

Каким бы способом ни возникала мезодерма у различных групп хордовых, она всегда расщепляется на два клеточных листка, которые затем растут в стороны и вперед между эктодермой и энтодермой. Полость между двумя листками образует целом, и когда кишка отделяется в виде трубки от полости желточного мешка, внутренний листок мезодермы обрастает вокруг нее, образуя мускулатуру пищеварительного тракта. Из энтодермы формируется только внутренняя выстилка пищеварительной системы. Одновременно с мезодермой образуется *хорда* — гибкий несегментированный скелетный тяж, расположенный у эмбрионов всех хордовых по средней линии на спинной стороне. Детали его образования, так же как и образования мезодермы, у разных животных различны. У всех позвоночных хорда представляет собой временную структуру, впоследствии замещаемую позвончиком, но у некоторых низших позвоночных остатки его сохраняются между позвонками даже во взрослом состоянии.

Если двухнедельный человеческий эмбрион имеет вид плоского диска, то у двухмесячного зародыша уже появляются, по крайней мере в зачаточной форме, почти все основные структуры тела. Первыми обособляются головной и спинной мозг.

Одновременно с мезодермой образуется *хорда* — гибкий несегментированный скелетный тяж, расположенный у эмбрионов всех хордовых по средней линии на спинной стороне. Детали его образования, так же как и образования мезодермы, у разных животных различны. У всех

позвоночных хорда представляет собой временную структуру, впоследствии замещаемую позвончиком, но у некоторых низших позвоночных остатки его сохраняются между позвонками даже во взрослом состоянии.

Если двухнедельный человеческий эмбрион имеет вид плоского диска, то у двухмесячного зародыша уже появляются, по крайней мере в зачаточной форме, почти все основные структуры тела. Первыми обособляются головной и спинной мозг. В возрасте около 3 недель из эктодермы, лежащей над самой хордой, впереди первичной полосы, образуется утолщенная клеточная пластинка, называемая *нервной пластинкой*; вдоль ее средней оси появляется канавка, так называемый *нервный желобок*, тогда как боковые края пластинки приподнимаются в виде двух продольных *нервных складок*, которые сходятся у переднего конца, так что получается своего рода подково-образное возвышение. Постепенно верхние края этих складок смыкаются, образуя полую нервную трубку. Полость переднего отдела нервной трубки превращается в мозговые желудочки, а полость заднего отдела — в центральный канал, пронизывающий спинной мозг по всей его длине. Передняя часть нервной трубки — зачаток головного мозга — значительно шире ее задней части и продолжает расти так быстро, что головной отдел зародыша загибается книзу у переднего края зародышевого диска. Все отделы головного мозга — передний мозг, средний мозг и задний мозг — дифференцируются на 5-й неделе развития, а спустя еще 1—2 недели начинают развиваться выросты, из которых позже формируются большие полушария. Двигательные нервы растут от головного или спинного мозга, тогда как чувствительные нервы образуются самостоятельно. Когда нервные складки смыкаются, образуя нервную трубку, то у верхушки каждой из нервных складок с каждой стороны этой трубки остаются кусочки эктодермальной ткани, дающие *нервный гребешок* (рис. 565). Они мигрируют из своего первоначального местоположения в вентральном направлении и образуют ганглии задних корешков спинномозговых нервов и постганглионарные симпатические волокна. Из других мигрирующих клеток нервных гребешков образуются клетки мозгового вещества надпочечников, клетки шванновских оболочек периферических нейронов и некоторые другие структуры.

На боковых стенках переднего мозга появляется пара мешковидных выростов — *глазных пузырьков*. Они растут в стороны от мозга, и основание каждого из них утончается, образуя будущий зрительный нерв. Глазной пузырек приходит в соприкосновение с внутренней поверхностью лежащего

над ним эпидермиса, стенка его здесь уплощается и затем впячивается внутрь, так что получается двустенный *глазной бокал*. Внутренняя, значительно более толстая стенка глазного бокала превращается в чувствительный слой *сетчатки*, а тонкая наружная стенка — в ее пигментный слой. Глазной бокал, соприкасаясь с эпидермисом, стимулирует превращение последнего в зачаток *хрусталика*. У птиц и млекопитающих эпидермис в этом месте утолщается и впячивается, образуя карман, который затем отшнуровывается в виде пузырька — будущего хрусталика. Этот пузырек лежит в отверстии глазного бокала и окружен *радужной оболочкой*, формирующейся из края глазного бокала. С внутренней стороны хрусталика клетки приобретают столбчатую форму, а затем превращаются в длинные волокна; ядра их дегенерируют, а цитоплазма становится твердой, прозрачной и способной преломлять свет

Развитие формы тела

Превращение плоского диска в зародыш более или менее цилиндрической формы происходит в результате трех процессов: 1) более быстрого роста зародышевого диска по сравнению с ростом окружающей ткани; 2) загибания краев этого диска книзу, особенно на переднем и заднем концах; 3) сжатия брюшной стенки тела, что приводит впоследствии к образованию пупочного канатика и к отделению собственно эмбриона от внеэмбриональных образований. Кроме того, тело начинает дифференцироваться на голову и туловище и появляются зачатки конечностей.

Передний конец зародышевого диска быстро растет, и головной отдел вскоре начинает выдаваться вперед, за пределы первоначальной зародышевой области. На заднем конце выступает, хотя и в меньшей степени, хвост, имеющийся на этой стадии даже у человеческого зародыша. Боковые края диска растут вниз и впоследствии образуют бока тела. Эмбрион вытягивается в длину, так как рост в области головы и хвоста идет быстрее, чем рост боковых частей.

Рост эмбриона сравнивали с увеличением размеров мыльного пузыря, выдуваемого из трубки; такой пузырь по мере увеличения раздувается во всех направлениях над устьем трубки (желточный мешок). Области будущего рта и будущего сердца вначале находятся в передней части

зародышевого диска, но по мере того, как этот диск растет и загибается книзу на лежащие впереди него ткани, рот и сердце перемещаются на брюшную сторону. Подобное же подгибание вниз складки диска происходит у заднего конца. В результате такого роста в конце концов образуются боковые стенки тела и эмбрион приобретает более или менее цилиндрическую форму.

Когда эмбрион еще имеет вид простого диска, вся его нижняя поверхность открыта и обращена к полости желточного мешка. При росте и загибании стенки тела *передняя кишка* и *задняя кишка* (из которых формируются передний и задний отделы пищеварительного тракта) отделяются от желточного мешка, но сохраняют с ним связь через его «стебелек». По мере разрастания эмбриона амнион тоже растет вокруг него и в конце концов сжимает желточный стебелек и ножку плода (с находящимися в ней аллантаисом и кровеносными сосудами) в одну цилиндрическую трубку — *пупочный канатик*. Это происходит примерно через 4 недели после начала развития; теперь эмбрион может свободно «плавать» в наполненной жидкостью амниотической полости, сохраняя связь с хорионом (образовавшимся из трофобласта) и плацентой только через пупочный канатик.

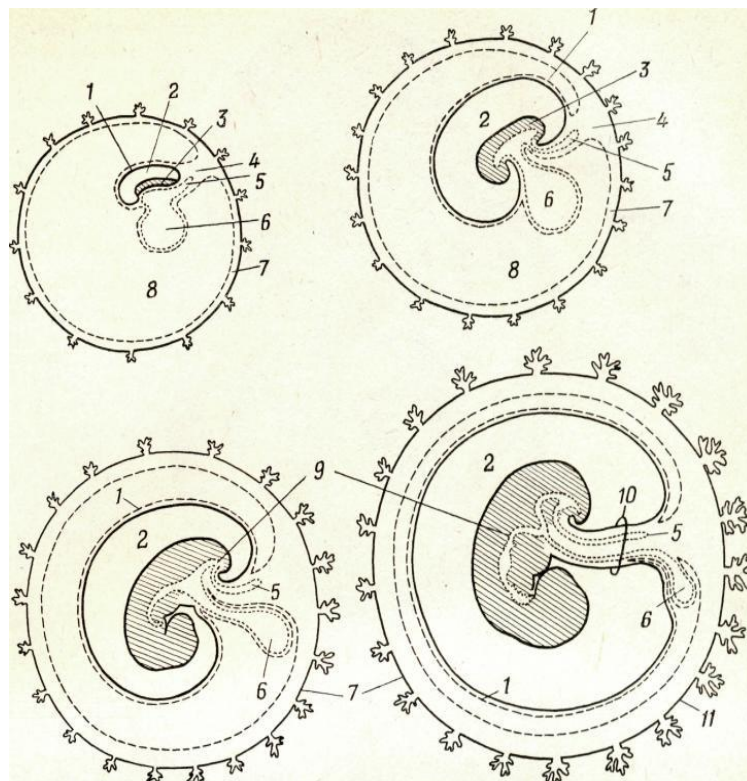


Рис 6 Развитие пупочного канатика и общей формы тела у человеческого зародыша. Сплошными линиями показаны слои эктодермы, прерывистыми линиями — слои мезодермы, пунктиром — слои энтодермы. 1 — амнион; 2 — амниотическая полость; 3 — плод; 4 — ножка плода; 5 — аллантаис; 6 — желточный мешок; 7 — хорион; 8 — внезародышевая полость; 9 — пищеварительный тракт; 10 — пупочный канатик; 11 — плацента.

В возрасте одного месяца, когда длина зародыша составляет 4—5 мм, в нем уже можно узнать представителя типа позвоночных. Он имеет цилиндрическую форму, сравнительно крупный головной отдел, хорошо заметные жабры и хвост. Тем временем в мезодерме по обеим сторонам хорды быстро образуются сегментарные зачатки мускулатуры, так называемые *сомиты*; на брюшной стороне тела, позади жабр, в виде большого вздутия выступает сокращающееся сердце. Конечности все еще представлены только почками на боках тела.

К концу 6-й недели длина зародыша достигает 12 мм; начинается дифференцировка головы; конечности уже выросли, но хвост и жабры еще не исчезли.

В возрасте двух месяцев, когда эмбрион имеет 25 мм в длину, он начинает приобретать сходство с человеком. Начинает развиваться лицо, видны зачатки глаз, ушей и носа. Развились руки и ноги, которые вначале походили на крошечные лапы, но теперь на них заметно появление пальцев. Хвост, ясно видимый на 5-й неделе развития, начинает укорачиваться и скрывается за растущими ягодицами. По мере того как сердце смещается по брюшной стороне (удаляясь от головы) и жаберные щели становятся менее заметными, появляется шейная область. К этому времени уже произошла закладка большинства внутренних органов, так что в остальные 7 месяцев происходит главным образом увеличение размеров и завершение некоторых второстепенных деталей органобразования.

К концу 3-го месяца развития длина зародыша достигает 7,5 см, к концу 5-го месяца — 25 см, а к концу 9-го месяца — примерно 50 см. На 3-м месяце начинается образование ногтей и уже можно определить пол плода. К концу 4-го месяца лицо приобретает человеческие черты; к концу 5-го месяца на голове и на всем теле появляется волосяной покров. На 6-м месяце образуются брови и ресницы. После 7-го месяца кожа у плода бывает красной и морщинистой, так что он становится похож на старичка. В течение

8-го и 9-го месяцев под кожей откладывается жир и морщины частично сглаживаются; конечности округляются, ногти выступают за кончики пальцев, первоначальный волосяной покров выпадает, и плод становится «доношенным» — готовым к рождению. Общая продолжительность *беременности* (и соответственно времени внутриутробного развития), т. е. времени от начала последнего менструального периода до родов, у человека составляет в среднем 280 дней.

Развитие сердца

В отличие от многих органов, которым в период эмбрионального развития не приходится функционировать, сердце и кровеносная система должны функционировать, еще находясь в процессе развития. Сердце первоначально имеет вид простой трубки, образовавшейся в результате слияния двух тонкостенных трубок ниже будущей головы. На этом раннем этапе оно в основных чертах сходно с сердцем рыбы и состоит из четырех камер, расположенных друг за другом: *венозного синуса*, получающего кровь из вен, одного *предсердия*, одного *желудочка* и *артериального конуса*, от которого отходят дуги аорты.

Вначале сердце представляет собой более или менее прямую трубку, так что предсердие лежит позади желудочка, но поскольку эта трубка растет быстрее, чем промежуток между местами прикрепления ее переднего и заднего концов, ей приходится выгибаться в одну сторону (рис. 571). Затем желудочек образует изгиб в форме буквы 8 и оказывается лежащим вентрально по отношению к предсердию, как у взрослого человека. Венозный синус постепенно входит в состав предсердия, которое обрастает его со всех сторон, а большая часть артериального конуса сливается со стенкой желудочка.

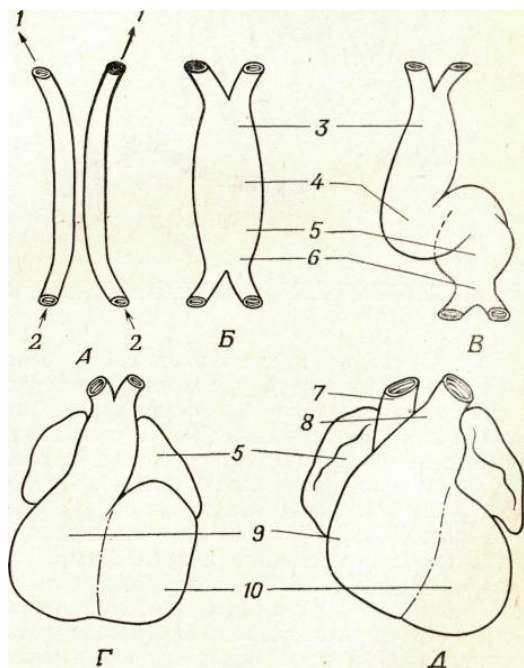


рис 7 Последовательные стадии (А — Д) развития сердца (вид с вентральной стороны).

1 — к аортам; 2 — от вен; 3 — артериальный конус; 4 — желудочек; 5 — предсердие; 6 — венозный синус; 7 — аорта; 8 — легочная артерия; 9 — правый желудочек; 10 — левый желудочек.

В сердце зародыша каждая камера сначала имеется в единственном числе, тогда как у взрослого человека имеется два желудочка и два предсердия — правые и левые. Такое разделение предотвращает смешивание богатой кислородом крови из легких с бедной этим газом кровью из остальных частей тела. У зародыша легкие не функционируют, и через них проходит лишь небольшое количество крови. Сердце начинает разделяться на четыре камеры уже на ранней стадии развития. Желудочки полностью разделены уже к концу 2-го месяца; предсердия зародыша разделены лишь частично, и их полное разделение происходит только после рождения, когда *овальное отверстие* между ними окончательно зарастает. До рождения оно должно оставаться открытым, чтобы кровь могла попасть в левую половину сердца, так как у плода лишь небольшое количество крови проходит к левому предсердию через легкие. Без этого отверстия левая половина сердца была бы почти пустой и большая часть крови проходила бы только через правую половину.

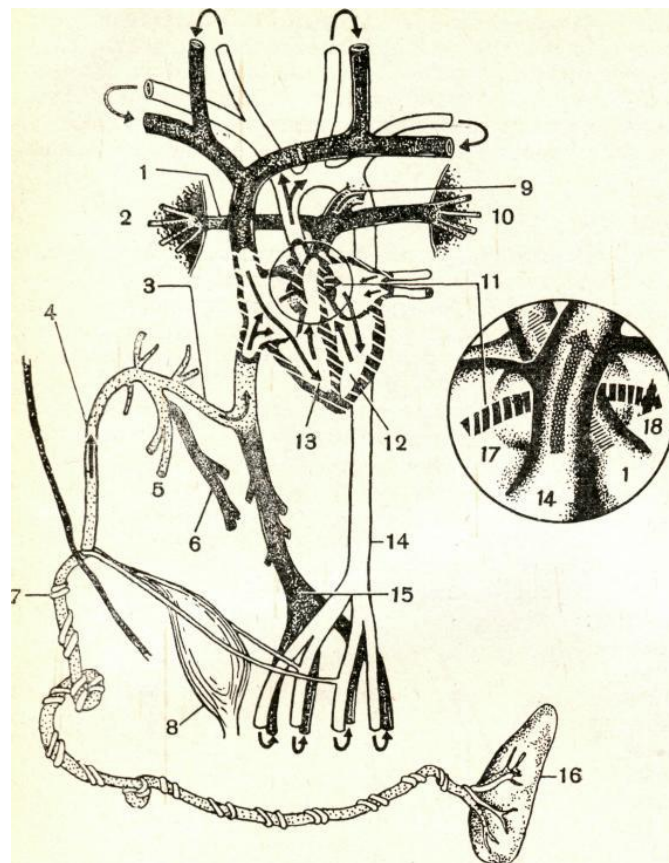


Рис 8 Кровеносная система человеческого плода.

1 — легочная артерия; *2* — правое легкое; *3* — венозный проток; *4* — пупочная вена; *5* — печень; *6* — воротная вена; *7* — пупочные артерии; *8* — мочевой пузырь; *9* — артериальный проток; *10* - левое легкое; *11* — овальное отверстие; *12* — левый желудочек; *13* — правый желудочек; *14* — аорта; *15* — нижняя полая вена; *16* — плацента; *17* — правое предсердие; *18* — левое предсердие. Пупочные артерии и вены, идущие к плаценте, артериальный (боталлов) проток, соединяющий легочную артерию с аортой, венозный проток, соединяющий пупочную вену с нижней полой веной, и овальное отверстие (foramen ovale) в перегородке между правым и левым предсердиями — все это образования, свойственные только кровеносной системе плода.

Развитие пищеварительного тракта

Пищеварительный тракт первоначально представлен передней кишкой и задней кишкой — двумя непарными трубками, отделяющимися от желточного мешка в результате роста стенки тела и образования ею складки. По мере роста эмбриона эти трубки тоже растут и сильно удлиняются. Легкие, печень и поджелудочная железа закладываются как полые трубчатые выросты передней кишки и поэтому состоят из энтодермы. Но в их образовании участвует и мезодерма, из которой состоят кровеносные и лимфатические сосуды, соединительная ткань и мускулатура этих органов. Энтодерма образует только внутреннюю выстилку пищеварительного тракта и легких, а также секреторные клетки поджелудочной железы и печени. В поджелудочной железе как ацинарные клетки, выделяющие ферменты, так и клетки островков Лангерганса происходят из трубчатых выростов передней кишки. Легкие первоначально развиваются как непарный вырост, отходящий от вентральной стороны передней кишки. Эта одиночная трубка — зачаток трахеи — вскоре разветвляется на две трубочки — зачатки главных бронхов; последние в свою очередь многократно делятся и образуют тот сложный орган, который представляет собой легкое взрослого человека.

Самый передний участок передней кишки уплощается, так что в поперечном сечении он имеет вид сплюснутого овала, а не круга, и образует *глотку*. В глоточной области от энтодермы с каждой стороны начинают расти по 5 *жаберных мешков*, навстречу которым растут соответствующие впячивания эктодермы. У низших позвоночных, например у рыб, эти две группы впячиваний сливаются друг с другом, образуя сквозные проходы из глотки наружу — *жаберные щели*, которые функционируют как органы дыхания.

У высших позвоночных этого в норме не происходит; впячивания появляются, но это лишь нефункционирующие рудименты, которые превращаются в другие структуры или исчезают. Например, первая пара жаберных мешков образует полость среднего уха и соединяющую ее с глоткой *евстахиеву трубу*. Из второй пары мешков образуются миндалины, а из частей третьей и четвертой пар — тимус (вилочковая железа); другие части их превращаются в парашитовидные железы. Пятая пара жаберных мешков рудиментарна и исчезает. Щитовидная железа образуется из отдельного выроста, отходящего от дна глотки.

Ротовая полость возникает как неглубокое впячивание эктодермы, растущее навстречу переднему концу передней кишки; разделяющая их перепонка прорывается и исчезает на 5-й неделе развития. Точно так же из эктодермального впячивания, растущего по направлению к задней кишке, образуется анальное отверстие; разделяющая перепонка исчезает в начале 3-го месяца развития.

Развитие почки

Развитие почки представляет собой один из лучших и наиболее ясных примеров рекапитуляции. У представителей подтипа позвоночных мы встречаем три различных типа почки. Наиболее примитивная почка, так называемая *предпочка (пронефрос)*, является *дефинитивной* (постоянной, функционирующей у взрослых особей) почкой лишь у некоторых примитивных рыб. У высших рыб и амфибий функционирует *первичная почка (мезонефрос)*; *вторичная почка (метанефрос)* является постоянной почкой у рептилий, птиц и млекопитающих. Но в процессе индивидуального развития у каждого высшего животного повторяется весь эволюционный путь развития этого органа. Так, у эмбрионов лягушки сначала развивается пронефрос, который функционирует в ранний период эмбриональной жизни, до развития постоянной почки — мезонефроса; у человека развивается сначала нефункционирующий пронефрос, затем мезонефрос, который, возможно, функционирует в период утробной жизни, и, наконец, постоянная почка — метанефрос. Эти почки развиваются одна за другой как во времени, так и в пространстве: каждая последующая почка лежит позади предшествующей.

Пронефрос, который у зародыша человека состоит примерно из 7 пар рудиментарных почечных канальцев, развивается в мезодерме и дегенерирует на 4-й неделе эмбриональной жизни. От канальцев отходит пара протоков, растущих назад и соединяющихся с задней кишкой.

Канальцы мезонефроса возникают на 4-й неделе, достигают наибольшего развития в конце 7-й недели и дегенерируют к 16-й неделе. Эти канальцы впадают в протоки, оставшиеся от дегенерировавшего пронефроса. У зародыша женского пола мезонефрос и его протоки дегенерируют почти полностью, за исключением лишь незначительных нефункционирующих остатков, тогда как у зародыша мужского пола некоторые канальцы сохраняются и превращаются в придаток яичка, а из протоков образуется семявыносящий канал.

Постоянная почка рептилий, птиц и млекопитающих — метанефрос — возникает в виде пары выростов, отходящих от протоков мезонефроса. Из этих выростов развиваются собирательные трубочки и мочеточники, тогда как боуменовы капсулы и извитые канальцы образуются из такой же мезодермы, из которой ближе к переднему концу тела формировались канальцы пронефроса и мезонефроса. Позже эти две части объединяются, образуя почечные канальцы взрослого организма. У зародыша человека метанефрос начинает формироваться на 5-й неделе и в основном завершает свое развитие к концу 16-й недели.

Морфогенетические движения клеток при органогенезе

Зачатки различных органов возникают в результате морфогенетических движений слоев эпителиальных клеток или рыхло расположенных клеток мезенхимы. Эти движения сходны с теми, которые происходят при гастрюляции. В определенных участках эпителиальные клетки могут утолщаться и приобретать столбчатую форму; таким образом утолщается, например, эктодерма при образовании нервной пластинки. Иногда слои эпителиальных клеток изгибаются, образуя желобки или карманы, края которых в дальнейшем смыкаются, так что получается трубка или пузырек. Между слоями эпителиальных клеток или в клеточных массах возникают щели, разделяющие один сплошной слой на отдельные пластинки. Пузырьки и трубочки иногда образуются не из впячиваний или складок эпителия, а в результате утолщения эпителиального слоя с последующим возникновением полости внутри утолщенного участка. Обособленные клеточные массы могут сливаться, образуя зачаток нового органа; таким образом сливаются, например, края нервной пластинки, после того как она свернулась в трубку. Эпителиальные слои могут распадаться, превращаясь в мезенхиму, а клетки мезенхимы иногда вторично организуются в эпителий; они могут также объединяться в сплошную массу без образования эпителиального слоя и позже дифференцироваться в хрящевую, костную или мышечную ткань. Мезенхимные клетки часто скапливаются у различных эпителиальных поверхностей или вокруг таких структур, как пузырьки или трубки; впоследствии они дифференцируются в хрящ или кость и образуют

скелетную капсулу вокруг того органа, который развивается из трубки или пузырька.

В некоторых случаях морфогенетическую роль играет специально «запрограммированная» гибель клеток. Локальное отмирание клеток в какой-то области зачатка при том, что соседние клетки остаются здоровыми и продолжают делиться, может привести к изменению формы органа. Например, гибель клеток в определенных участках развивающейся кисти или стопы приводит к обособлению пальцев.

Миграции клеток, составляющие основу морфогенетических движений при органогенезе, легко наблюдать в культурах изолированных эмбриональных клеток. Факторы, направляющие передвижение клеток по определенным путям в определенные участки эмбриона, далеко не ясны; вероятно, какую-то роль здесь играют специфические свойства клеточной поверхности, а в некоторых случаях и свойства субстрата, по которому клетки мигрируют. В мезенхимных участках зародыша межклеточные пространства заполнены коллоидным раствором, частично перешедшим в состояние геля, так что в жидкой фазе в различных направлениях тянутся молекулярные волокна. Эти волокна могут служить субстратом для передвижения клеток мезенхимы и отчасти определять направление их миграции.

Постнатальное развитие

После рождения развитие, конечно, не прекращается. Зубы и половые органы у новорожденного сформированы еще не полностью и пропорции тела сильно отличаются от пропорций взрослого человека. Голова на ранних стадиях развития относительно больше, чем у взрослого; у двухмесячного плода она составляет около половины тела, но рост ее заканчивается в раннем детстве, так что у взрослого человека ее относительные размеры меньше, чем у новорожденного. Руки достигают пропорциональной величины вскоре после рождения, ноги же — лишь примерно к 10 годам. Последними достигают зрелости наружные половые органы, которые начинают быстро расти только в период между 12-м и 14-м годами.

Степень зрелости и самостоятельности только что вылупившегося птенца или новорожденного детеныша весьма различна у разных видов.

Цыплята и утята сразу после вылупления начинают бегать и есть твердую пищу, а у малиновки только что вылупившиеся птенцы слепые, перьев на них очень мало и они не могут стоять. Новорожденные морские свинки покрыты шерстью, имеют зубы и могут есть твердую пищу. Напротив, новорожденные крысята и мышата, так же как и человеческое дитя, совершенно беспомощны и целиком зависят от родителей. Процессы развития, происходящие после рождения, отчасти представляют собой размножение и дифференцировку клеток, но значительную роль в них играет и рост клеток, образовавшихся ранее. Вес и размеры растущего животного или растения изменяются во времени по 8-образной кривой, которая поразительно сходна с кривой роста целой популяции особей. Но если биологи уже могут указать некоторые факторы (элементы «сопротивления среды»), стабилизирующие численность популяции на определенном уровне, то о факторах, приводящих к прекращению деления и роста клеток, известно очень немного. Некоторые растения и животные вообще никогда не перестают расти, хотя рост их со временем замедляется.

Яйцо человека имеет диаметр около 100 мкм, его лишь с трудом можно увидеть невооруженным глазом. Длина тела новорожденного ребенка составляет уже около 50 см, что примерно в 5000 раз больше размеров яйца. В период от рождения до взрослого состояния рост увеличивается всего в три с половиной раза, достигая примерно 175 см. С наибольшей скоростью рост в длину происходит на 4-й месяц утробной жизни. Некоторое ускорение роста отмечается также в начале периода полового созревания; оно достигает максимума в возрасте около 12 лет у девочек и около 14 лет у мальчиков.

Оплодотворение

Процесс слияния половых клеток называют **оплодотворением**. Он сопровождается восстановлением диплоидной генетической структуры и активирует яйцеклетку к дальнейшему развитию. Образующаяся в результате оплодотворения диплоидная клетка называется *зиготой*. Зигота - начальный этап развития нового организма. Необходимо отметить, что завершение гаметогенеза и переход к эмбриогенезу может осуществляться и без оплодотворения в результате партеногенеза (естественного или искусственного), но для любого животного, даже при естественном

партогенезе, оплодотворение является обязательным (постоянным или чередующимся с партеногенезом) процессом в индивидуальном развитии.

Процесс оплодотворения складывается из трех фаз:

1. сближения гамет;
2. активации яйцеклетки;
3. сингамия.

У примитивных форм организмов мужские и женские половые клетки имеют одинаковые или близкие размеры (изогаметы). Они равноценны не только в генетическом плане, но и в отношении роли цитоплазматических структур в формировании зиготы; в этих случаях процесс слияния гамет именуется не оплодотворением, а копуляцией.

Период времени первой фазы оплодотворения- с момента готовности сперматозоида и яйцеклетки к осуществлению взаимодействия до контакта между ними. Продолжительность этого периода зависит от особенностей биологии размножения вида. Однако во всех случаях эта фаза лимитирована во времени ввиду ограниченной жизнеспособности созревших половых клеток.

2.Сближение сперматозоида с яйцом обеспечивается совокупностью следующих неспецифических факторов, повышающих вероятность их столкновения.

1. Координирование процессов гаметогенеза у самца и самки и одновременность наступления стадии готовности к оплодотворению.
- 2.Приспособления, связанные с осеменением и совокуплением, обеспечивающие попадание созревших половых клеток в места, где происходит процесс оплодотворения.
- 3.Избыточная продукция сперматозоидов по сравнению с числом женских половых клеток.
- 4.Крупные размеры яйца, способствующие повышению вероятности столкновения со сперматозоидом.

Яйцеклетки и сперматозоиды вырабатывают химические вещества, которые косвенно участвуют в обеспечении их сближения и взаимодействия. Описан ряд веществ такого рода, известных под названием гамонов (гормоны гамет): **гиногамоны** (гомоналы яйцеклеток) и **андрогамоны** (гормоны сперматозоидов). Яйцеклетки выделяют в среду два типа гамонов, ненаправленно воздействующих на поведение сперматозоидов, гинагамоны I и гиногамоны II. сперматозоиды выделяют также андрогамон I.

До недавнего времени считалось, что реакция активации, происходящая во время контакта гамет, присуща только яйцеклетке. Позже использование методов фазово-контрастной и электронной микроскопии показало, что специфическая контактная реакция характерна и для многих сперматозоидов. Эта реакция получила название **акросомной**. Акросомная реакция происходит при контакте сперматозоида не только с оболочкой яйца, но и с любой твердой поверхностью. Она сводится к очень быстрым (занимающим не более 10-20с) изменениям в акросомном аппарате головки сперматозоида, приводящем к высвобождению веществ (ферментов) акросомной гранулы и выбрасыванию акросомной нити в сторону твердого субстрата или поверхности яйца.

3.У большинства животных сперматозоид входит в яйцо целиком, включая хвостовую часть, у некоторых жгутик остается на поверхности. Но и в тех случаях, когда жгутик сперматозоида входит внутрь яйца, он отделяется и рассасывается, не играя роли в дальнейших перемещениях компонентов спермия внутри яйца эту роль берет на себя центриоль. В период завершения женского мейоза компактизованное ядро головки сперматозоида преобразуется в свободное ядро, называемое мужским пронуклеусом. При этом оно постепенно увеличивается в объеме набухает, хроматин разрыхляется и приобретает тонкогранулярное строение. Начинается погружение мужского пронуклеуса, при этом центриоль занимает положение впереди ядра в направлении погружения, а вокруг возникает характерное «полярное» сияние. Центриоль превращается в орган движения мужского пронуклеуса внутри яйца.

Конечная стадия сближения пронуклеусов — образование метафазной пластинки деления зиготы.

В большинстве случаев процессы осеменения и оплодотворения отрегулированы так, что вероятность проникновения в яйцо более одного сперматозоида сведена к минимуму. У некоторых групп животных, например у акулых рыб, рептилий, птиц, проникновение нескольких сперматозоидов не приводит к нежелательным последствиям наблюдается естественная или физиологическая полиспермия.

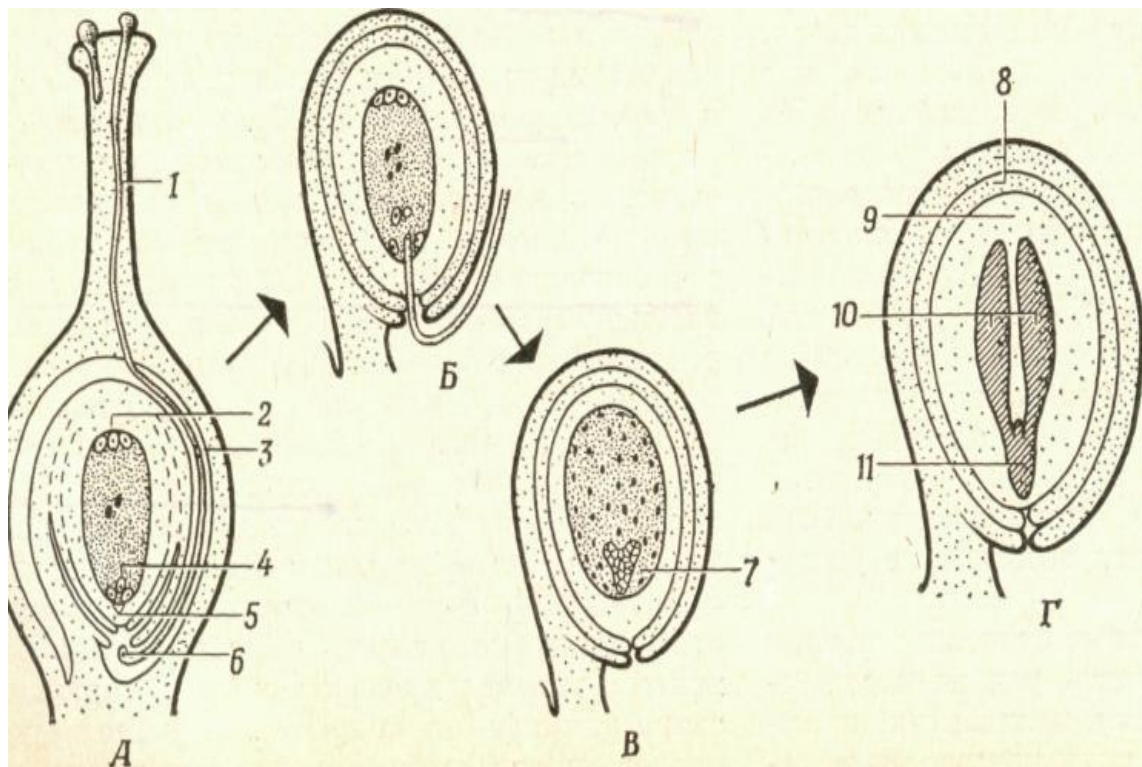
Непосредственно после проникновения сперматозоида (или воздействия партеногенетического агента) в яйцах разных групп животных начинаются интенсивные перемещения составных частей цитоплазмы яйца. Иногда при этом наблюдается расслоение, сегрегация составных частей — **ооплазматическая сегрегация**. Эти процессы создают определенную

пространственную организацию будущего зародыша. Ооплазматическая сегрегация у разных видов протекает неодинаково: у некоторых она завершается до начала дробления, т.е. в созревающем яйце и зиготе, у других продолжается и в период дробления.

Процессы развития у растений

Развитие семенного растения в самой основе своей существенно отличается от развития зиготы у животных. Яйцеклетка остается внутри завязи и оплодотворяется мужским генеративным ядром, которое проникает к ней по пыльцевой трубке. Семенным растениям свойственно нигде больше не встречающееся двойное оплодотворение: второе генеративное ядро сливается с двумя полярными ядрами, находящимися в яйцеклетке, и таким образом дает начало триплоидному эндосперму. Оплодотворенное яйцо, или зигота, в результате нескольких поперечных делений дает цепочку из клеток, уходящую внутрь зародышевого мешка (макрогаметофита). Последняя клетка в этой цепочке делится в других плоскостях, в результате чего образуется группа из 8 клеток — будущий зародыш; остальная часть цепочки дает *подвесок*, который растет и проталкивает развивающийся зародыш в глубь зародышевого мешка. В результате делений первоначального ядра эндосперма возникает много таких же триплоидных ядер, которые располагаются вокруг развивающегося зародыша и вокруг стенок зародышевого мешка. Позднее между этими ядрами эндосперма появляются клеточные мембраны, так что образуются отдельные клетки; эти клетки продолжают делиться и расти, и масса эндосперма увеличивается. Зародыш и эндосперм окружены одним или двумя *интегументами*, или *семенными покровами*, происходящими из ткани материнского растения.

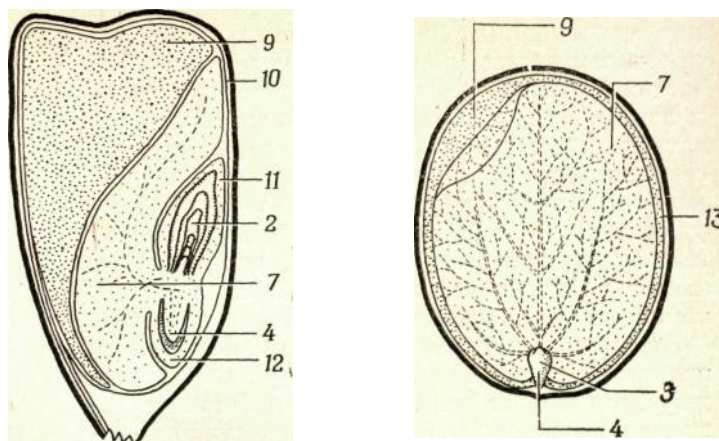
Процесс оплодотворения (А—Г) у покрытосеменного растения, приводящий к образованию диплоидной ($2n$) зиготы и триплоидного ($3n$) эндосперма (объяснения в тексте).



1 – пыльцевая трубка; 2 – антиподы; 3 – мужские ядра; 4 – женская гамета; 5 – синергиды; 6 – ядро пыльцевой трубки; 7 – зародыш; 8 – покровы семени; 9 – эндосперм; 10 – семядоли; 11 – гипокотиль.

У зародыша развиваются одна или две *семядоли* (первичные листья), которые либо становятся толстыми и мясистыми, заполняясь резервными питательными веществами, либо остаются тонкими. При прорастании семян фасоли их семядоли увеличиваются и начинают осуществлять фотосинтез, так как в них образуется хлорофилл. Выше места отхождения семядолей развивается верхняя часть стебелька — *надсемядольное колено (эпикотиль)*, состоящее из точки роста (*почечки*), которую окутывает пара миниатюрных свернутых листочков. Ниже семядолей находится продолжение стебелька — *подсемядольное колено (гипокотиль)*, из кончика гипокотилия (*зародышевого корня*) образуется первичный корень молодого проростка.

Развитие зародыша в семени кукурузы и клещевины.

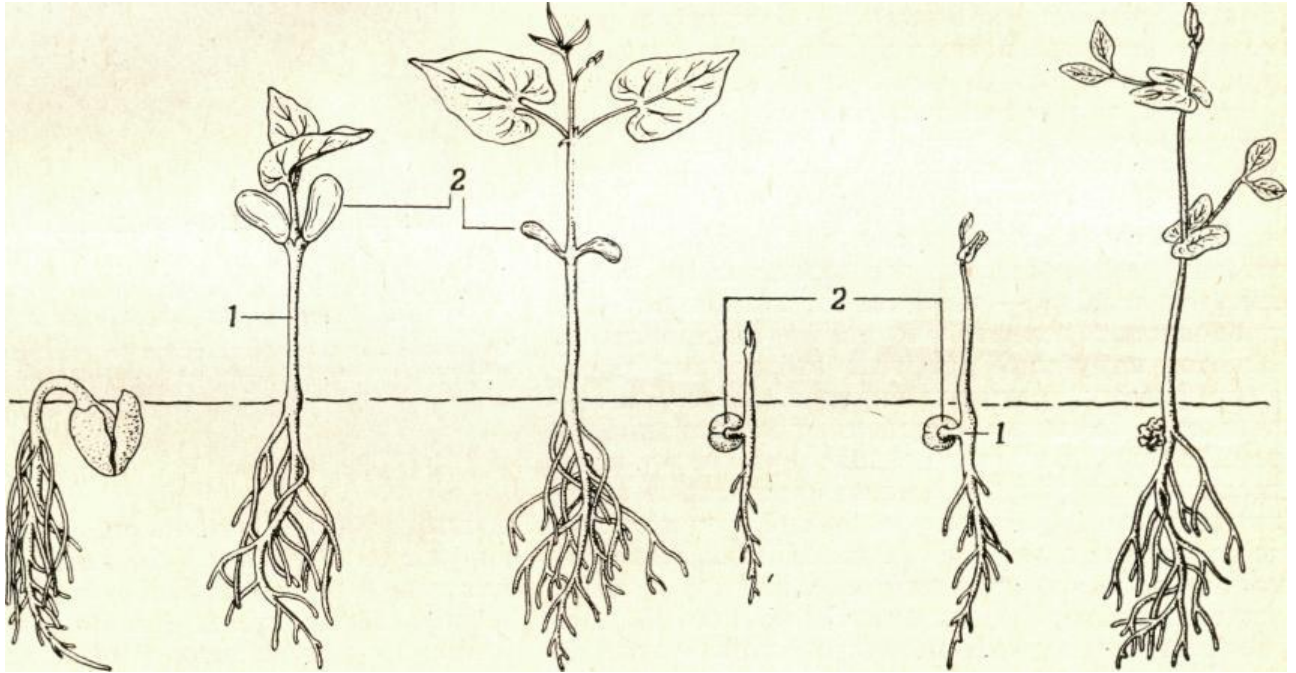


1 – эпикотиль; 2 – почечка; 3 – гипокотиль; 4 – корешок; 5 – микропиле; 6 – рубчик семени; 7 – семядоля; 8 – покровы семени; 9 – эндосперм; 10 – покровы плода и семени; 11 – колеоптиль; 12 – колеориза; 13 – покровы семени.

У гороха и фасоли семядоли поглощают из эндосперма все питательные вещества еще до того, как семя отделится от родительского растения, у кукурузы же зародыш начинает всасывать пищу из эндосперма только после начала прорастания семени. Митотические деления в зародыше прекращаются, и он переходит в состояние покоя. Зрелое сухое семя рано или поздно отделяется от родительского растения и остается как бы «спящим» в течение многих месяцев или даже лет. В конце концов оно прорастает, поглощая воду, которая размягчает его покровы и усиливает активность ферментов в клетках зародыша. Во время прорастания интенсивность обмена резко повышается, клетки снова начинают делиться и зародыш, увеличиваясь в размерах вследствие поглощения воды и роста клеток, разрывает семенные покровы. Корешок его удлиняется, растет вниз, углубляясь в почву, на нем появляются корневые волоски и боковые корни. У фасоли верхняя часть гипокотилия удлиняется и изгибается дугой, а затем, выпрямляясь, поднимает семядоли и эпикотиль над поверхностью земли. Оказавшись на свету, верхняя почечка расправляется и образует стебель и первые настоящие листья. Пищевые запасы, накопленные в семядолях, по мере роста молодого растения быстро используются; когда стебель и листья проростка начинают сами вырабатывать питательные вещества путем фотосинтеза, семядоли сморщиваются и опадают. У других растений, например у гороха, гипокотиль не удлиняется и семядоли не поднимаются над землей; эпикотиль у гороха вытягивается и растет вверх, и когда он выходит из почвы, начинают разворачиваться молодые листочки.

Прорастание семени и развитие проростка у фасоли (слева) и гороха (справа).

1 — гипокотиль; 2 — семядоли.



Зародыш, находящийся в семени, фактически представляет собой миниатюрное растение с уже дифференцированными корнем, побегом и листьями. Прорастание семени — это возобновление роста, сопровождающее резкое повышение интенсивности обмена, которое происходит тогда, когда семя попадает в теплую, влажную аэробную среду.

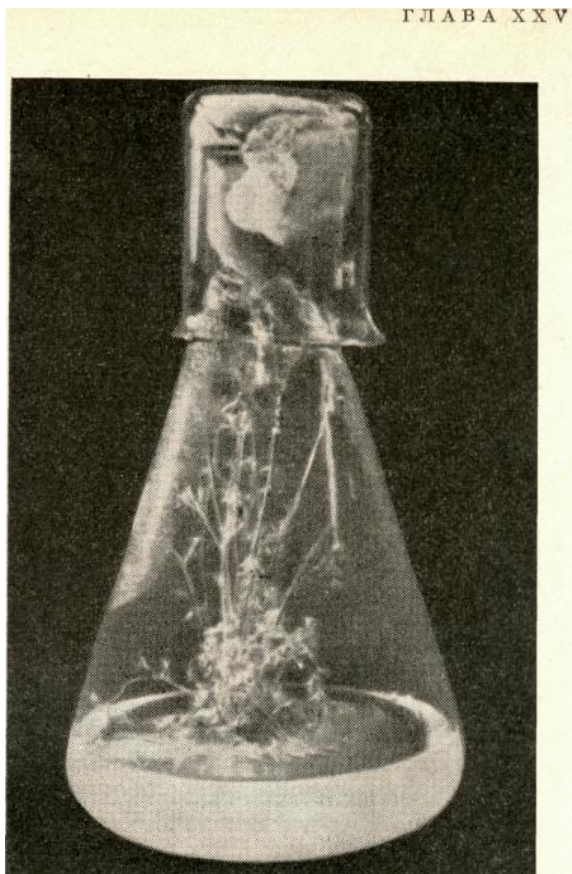
Проросток растет сначала медленно, затем быстрее, а потом рост опять замедляется, так что в целом кривая роста имеет 8-образную форму; возникают новые ветви и листья и наконец образуются цветочные почки и цветки. Некоторые растения зацветают под влиянием изменений температуры или длины дня, вероятно при участии гормональных факторов (разд. 287). Кустарники и деревья обычно начинают цвести и давать семена лишь после нескольких, иногда многих, лет роста. У деревянистых растений имеется *камбий* — слой ткани, клетки которой продолжают делиться и дифференцироваться. Клетки наружной стороны этого слоя образуют флоэму, а клетки внутренней стороны — ксилему; факторы, определяющие

эту дифференцировку, неизвестны. Экспериментальное исследование факторов, инициирующих и регулирующих морфогенез у растений, ведется сейчас во многих лабораториях. Методы выращивания изолированных клеток, тканей и органов растений в стерильных культурах (рис. 581) позволили уже получить некоторые данные о действующих здесь механизмах и обещают дать еще больше в будущем. Эти несколько упрощенные системы, которые легче поддаются анализу и контролю, чем целые растения, были использованы при изучении полярности и симметрии эмбрионального роста, координации роста различных частей растения (например, корня и стебля) и природы процессов дифференцировки и регенерации.

По мнению большинства биологов, важную роль в дифференцировке играет синтез новых видов информационной РНК, кодирующих специфические белки, характерные для нового вида ткани. Эти белки, обладающие специфическими ферментативными свойствами, катализируют определенные биохимические процессы, которые и приводят к дифференцировке ткани. Классические опыты Дж. Боннера и его сотрудников показали, что в семенах гороха появляется специфический белок (глобулин), которого нет ни в каких других тканях растения гороха. Хотя существующие концепции уже позволяют в принципе объяснить появление нового белка, мы еще не в состоянии понять удивительные процессы морфогенеза — развития специфической формы. Первые листья, появляющиеся, например, у плюща, могут иметь совсем не такую форму, как листья, которые образуются позже. Это зависит, по крайней мере отчасти, от действия таких гормонов, как гиббереллин, но здесь играют роль и другие, пока еще не известные, морфогенетические факторы.

Растение, выращенное в культуре из одиночной изолированной клетки зрелой моркови.

Очевидно, каждая клетка взрослого растения содержит всю генетическую информацию, необходимую для построения целого организма.



Партеногенез

1. В отдельных случаях (иногда — массовых) развитие может происходить без оплодотворения. Это случаи естественного партеногенеза и гиногенеза (от греч. «партенос» — девственница). При партеногенезе развитие идет при участии только женского пронуклеуса. Если его формированию предшествует нормальный мейотический процесс с редукцией числа хромосом, яйцеклетка получает гаплоидный набор хромосом и из нее, в случае успешного развития, формируется гаплоидная особь. Обычно в начале дробления партеногенетических зародышей число хромосом удваиваются и формируется диплоидные особи.

Естественный партеногенез — явление редкое. Лишь в исключительных случаях оно представляет собой значимый для вида способ размножения, например, у летних поколений некоторых ракообразных и коловраток. Он обнаружен также у пчел, ос, ряда чешуйчатокрылых. Партеногенез не может быть единственной формой размножения вида: он либо чередуется с половым, либо встречается у отдельных рас.

Искусственный партеногенез возможен, по-видимому, у всех видов животных, однако их яйца различаются по способности развиваться без оплодотворения и в отношении факторов и условий, стимулирующих в ней партеногенез. Разработка методов партеногенетического развития - важная в научном и прикладном отношениях проблема.

2. Гиногенез - разновидность партеногенеза, происходящего в результате не завершающегося оплодотворения. В данном случае оплодотворение играет роль агента, активирующего яйцо к развитию, но мужской пронуклеус в нем не участвует. Гиногенез чаще всего происходит при оплодотворении яиц спермой другого (родственного) вида, которая активирует яйцо, но не вносит свой генетический материал в геном зародыша. Гиногенез может быть вызван искусственно термошоком или облучением яйцеклетки. У мышей гиногенез удалось получить путем хирургического удаления из зиготы мужского пронуклеуса. Такие активированные яйца, содержавшие только женский пронуклеус, затем помещали в среду с цитохалазином В, который предотвращал цитотомиию первого деления, и яйцо становилось диплоидным. Из таких яиц получены мыши женского пола.

Андрогенез — явление, противоположное партеногенезу. В этом случае яйцеклетка развивается только с участием мужского ядра. Единственный андрогенез встречается у табака и кукурузы, иногда у тутового шелкопряда.

Андрогенез может быть вызван искусственно. Еще в начале века были поставлены опыты по оплодотворению фрагментов яиц морского ежа, лишенных собственного ядра. Такую разновидность искусственного андрогенеза, когда оплодотворяется фрагмент яйца, называют *мерогонией*. Опыты по мерогонии были использованы для решения важнейшего вопроса генетики: передается ли наследственность только через ядро или также через цитоплазму. Так как сперматозоид практически не содержит цитоплазму, то в случае если андрогенетический организм будет нести только отцовские признаки, следует исключить цитоплазматическую передачу наследственности. Для опытов по мерогонии брали самца и самку разных видов морских ежей с разными типами строения скелета. У полученных андрогенетиков действительно наблюдается скелет чисто отцовского типа, тогда как у истинных гибридов скелет был промежуточной формы.

При партено(гино)генетическом и андрогенетическом способах размножения соотношение мужских и женских особей отличается от

обычного (1:1), что позволяет использовать эти варианты размножения для регуляции пола.

3. Пол зародыша зависит от набора гоносом (половых хромосом) который образуется в результате соединения гаплоидных хромосомных наборов отца и матери. У партеногенетических, гиногенетических и андрогенетических особей пол определяется гоносомами только матери или отца и исход зависит от того, какой пол, мужской или женский, у данного вида- гетерогаметный (т.е. определяется двумя разными гоносомами (XY;WZ) или гомогаметный (определяется двумя одинаковыми хромосомами (XX; ZZ)).

Клеточные процессы в основе формирования органов

Эти процессы играют в органогенезах исключительно важную роль клетки мезенхимного типа не образуют между собой стойких контактов и поэтому наиболее неподвижны. Самые дальние движения совершают клетки нервного гребня. Для мезодермальных мезенхимных клеток особенно характерна способность создавать сгущения, увеличивая поверхности своего контакта с соседними клетками.

Эпителиальные клетки хотя и менее подвижны, чем мезенхимные, но также способны к перемещениям. В многослойных пластах нейральных зачатков они совершают челночные движения из области размножения у внутренней стенки пласта к его наружной стенке и обратно.

Наиболее важная и интересная особенность движений эпителиальных клеток- их организованность и согласованность.

Почти все органогенетические процессы сопровождаются размножением клеток. Размножение клеток необходимо, например, для создания сгущений мезенхимных клеток при образовании хрящей или сгущений дермальных клеток при образовании перьевых зачатков.

Некоторую, хотя и ограниченную, роль в формообразовании может играть гибель клеток. Как уже упоминалось, зачатки пальцев зародышей птиц и млекопитающих разъединяются потому, что клетки в промежутках

между ними гибнут. Известны мутантные расы млекопитающих, у которых гибели клеток не происходит и фаланги не разъединяются. Возможно, что гибель клеток участвует и в кавитационном образовании полостей и каналцев. Однако в целом процессы гибели клеток лишь «дорисовывают» то, что было ранее намечено. Так, гибель межфаланговых клеток происходит уже после того, как сформировались хрящи фаланг и произошло утолщение покровного эпителия.

Внутриутробное развитие сельскохозяйственных животных

В период внутриутробного развития сельскохозяйственных животных под влиянием наследственности и состояния материнского организма формируются особенности телосложения эмбрионов и их физиологических функций, развитие которых после рождения во многом определяется условиями эмбриогенеза.

Интенсивность процессов развития животных в эмбриональный период значительно выше, чем в постэмбриональный период их жизни. Например, вес зиготы лошади в течение внутриутробного периода развития удваивается 26,3 раза, а после рождения жеребенка его живой вес на протяжении всей последующей жизни удваивается только 3,4 раза. В течение сравнительно короткого времени индивидуального развития сельскохозяйственных животных, которое относится к внутриутробному периоду их жизни, происходят бурные процессы развития, дифференциации и роста.

Особенностями внутриутробного развития сельскохозяйственных животных объясняются те трудности, которыми сопровождалось экспериментальное изучение эмбриогенеза у млекопитающих. В результате долгое время эти исследования ограничивались изучением возрастной анатомии и гистологии эмбрионов различных сельскохозяйственных животных без необходимого учета условий их внутриутробного развития, а часто и на недостаточно точно датированном материале.

С момента оплодотворения и в течение всего периода беременности происходят глубокие морфофизиологические изменения материнского организма, которыми обеспечивается нормальное внутриутробное развитие эмбрионов. Во время беременности организм самок сельскохозяйственных животных характеризуется специфическими особенностями в обмене веществ и энергии. Возникают сложные взаимосвязи между организмом матери и эмбриона, по-иному функционируют многие органы и системы, чем это имеет место до беременности. Несмотря на сказанное, в период беременности материнский организм с развивающимся в нем плодом продолжает сохранять не только целостность всей своей более сложной в это время системы, но и ее единство с окружающей средой. Это обеспечивается многими особенностями организма беременной самки, среди которых важную роль играют нейрогуморальные взаимоотношения между организмом матери и эмбриона. Эти взаимоотношения имеют очень большое значение не только для организма матери, но и для развития эмбриона.

Поэтому, рассматривая вопрос о внутриутробном развитии сельскохозяйственных животных, нельзя не остановиться на влиянии, которое оказывают на эмбриогенез гормональные факторы.

Первое появление фолликулов и коллоида в щитовидной железе было обнаружено у эмбрионов крупного рогатого скота в возрасте около двух месяцев, у эмбрионов овец в возрасте 7—8 недель, у плодов свиней в возрасте около 50 суток и у кроликов — на 20-е сутки внутриутробного развития. Гормональные функции гипофиза весьма многообразны, однако их развитие в онтогенезе сельскохозяйственных животных изучено недостаточно. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что в гипофизе трехмесячного плода коровы уже обнаруживается в довольно большом количестве гонадотропный гормон. Гонадотропная активность гипофиза наблюдается у плодов овец в возрасте 90—100 суток. Существуют указания на то, что между передней долей гипофиза и генитальной системой уже в период внутриутробного развития животных имеется функциональная связь, которая устанавливается у самцов несколько раньше, чем *у самок. Функциональная связь между передней долей гипофиза и генитальной системой выражается в том, что время появления в гипофизе эмбрионов гонадотропного гормона совпадает со временем резкого увеличения интенсивности роста у них семенников и яичников, j М. С. Мицкевич (1957) указывает на определенное соответствие j во времени развития передней доли гипофиза и щитовидной железы у эмбрионов млекопитающих.

О функциональной деятельности надпочечников у эмбрионов различных сельскохозяйственных животных обычно судят по содержанию в железе активных продуктов, в частности, адреналина.

Физиологическая активность околощитовидных желез у эмбрионов млекопитающих животных отмечается со второй половины внутриутробного периода их развития. Недостаточная активность материнских желез обуславливает повышение функциональной деятельности околощитовидных желез их плодов. Известно, что околощитовидные железы играют большую роль в регуляции обмена фосфора и кальция в организме. Установлено «же, что содержание кальция в крови плода выше, чем в крови матери. Этим объясняется то, что в период беременности у матери -наблюдается частичная резорбция костей, то есть обеднение кальцием. Активная деятельность околощитовидных желез ода имеет важное значение для минерального обмена не только -в организме плода, но и в организме матери. Гормон поджелудочной железы (инсулин) обнаружен у пятимесячных плодов

крупного рогатого скота и у плодов других сельскохозяйственных животных. Исходя из важной роли инсулина в углеводном обмене взрослых животных, многие исследователи высказывали предположение о возможной роли этого гормона в регуляции углеводного обмена плода. Данные М. С. Микевича (1957), полученные в экспериментах на зародышах кур породы белый леггорн, свидетельствуют о том, что экзогенные гормоны зародышей (инсулин, адреналин, тироксин) участвуют в регуляции их углеводного обмена.

Остается пока невыясненной роль половых гормонов в половой дифференциации плодов, а также вопрос о факторах, обуславливающих половую дифференциацию гонад. Спорным является предположение некоторых исследователей об идентичности половых секретов плодов и взрослых животных.

В последнее время в литературе начали публиковаться результаты экспериментальных исследований, в которых изучается только время обнаружения половых гормонов у плодов, но и влияние этих гормонов на развитие пола в эмбриогенезе животных. К числу таких исследований можно отнести работу Йоста, в которой автор указывает, что при кастрации плодов кролика на ранних стадиях эмбриогенеза у женских особей не было обнаружено извращения их полового развития, а у мужских особей наблюдалось извращение пола у них вместо мужских развивались женские половые органы. Введение тестостерона кастрированным плодам кролика как мужским, так и женским особям стимулировало развитие мужских половых органов. Все сказанное свидетельствует о том, что эндокринные железы сельскохозяйственных животных начинают функционировать в период внутриутробного их развития. В слизистой оболочке матки у самок расположены разнообразные рецепторы (механорецепторы, терморецепторы и хеморецепторы), воспринимающие различные импульсы, посылаемые плодом в организм матери. С другой стороны, развивающийся плод улавливает импульсы, идущие от организма матери, и соответственно реагирует на них. Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных начинается с момента оплодотворения яйцеклетки. Эта новая клетка, полученная в процессе оплодотворения, дает начало развитию нового организма.

По данным А. В. Квасницкого (1950), зрелые яйцеклетки сельскохозяйственных животных по размерам весьма сильно варьируют.

Приведенные данные позволяют сделать вывод о больших различиях в размерах яйцеклеток в пределах как одного, так и разных видов

сельскохозяйственных животных. Эти различия могут быть причиной биологической неравноценности половых клеток самок сельскохозяйственных животных. Определение объемов спермиев, произведенное А. В. Квасницким (1950), также свидетельствует о большой изменчивости этого показателя не только у животных разных видов, но и в пределах одного вида.

Развитие зиготы, а затем зародыша и плода происходит в материнском организме млекопитающих животных в течение различного времени. Период внутриутробного развития у крупного рогатого скота продолжается около 284—285 дней, у овец—150, у свиней— 114, у лошадей—335—338, а у кроликов—30 дней. Эта средняя продолжительность беременности сельскохозяйственных животных является для них нормальной.

Продолжительность внутриутробного развития животных обусловлена их наследственностью, но может в известных пределах изменяться и под влиянием сложившихся условий эмбриогенеза.

Изучая физиологическое и зоотехническое значение продолжительности утробного развития лошадей, В. О. Витт (1961) пришел к заключению, что наименьший отход был в группах жеребят, рожденных после несколько удлиненного срока эмбрионального развития. В. О. Витт считает, что кобылы и маточные семейства, характеризующиеся наследственной способностью вынашивать жеребят на 7—10 дней дольше средних для породы сроков, являются по качеству своего приплода более ценными, чем те, которым свойственна из года в год особенность укороченного срока плодоношения.

Способность маток предоставлять своему плоду оптимальный срок внутриутробного развития зависит от их конституции и возраста обоих родителей, а также от условий кормления и содержания. Крепкая конституция кобыл обычно обеспечивает несколько удлиненные сроки внутриутробного развития жеребят, если условия кормления и содержания этих кобыл резко не отклонялись от нормальных.

Укорочение сроков внутриутробного развития животных, в зависимости от его степени и причин может иметь различное влияние на плод. Часто в результате укорочения сроков беременности животные рождаются физиологически незрелыми. Причины физиологической незрелости новорожденных освещены в работах И. А. Аршавского (1960, 1962), который связывает внутриутробное развитие организма при

нормальной, а также при патологической беременности с гестационной доминантой.

Хищные млекопитающие рождаются слепыми (с сомкнутыми веками), довольно долго после рождения они не могут передвигаться. Такими же недоношенными рождаются крольчата.

Степень развития (зрелости), достигаемая за время эмбриогенеза, определяется экологией животных данного вида, зафиксированной их наследственностью.

В эмбриональном развитии разных групп млекопитающих имеются не только существенные различия, не ограничивающиеся разницей в продолжительности их эмбриогенеза, но и сходства. Это было отмечено еще К. Бэр (1828, 1837), который при сравнении эмбрионального развития многих позвоночных пришел к выводам, не утратившим своего значения и в настоящее время. **Первый из них** известен в биологии как «закон зародышевого сходства», который гласит о том, что с самых ранних стадий эмбриогенеза у зародышей в пределах типа обнаруживается известное общее сходство.

Второй вывод называют «собственно законом Бэра». Суть его следующая: в своем развитии эмбрионы последовательно переходят от общих признаков типа ко все более специальным признакам. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду и, наконец, появляются признаки, характеризующие индивидуальность данной особи.

Третий вывод, сделанный К. Бэр, известен под названием закона «эмбриональной дивергенции». Смысл его заключается в том, что эмбрионы различных представителей одного типа в своем развитии все более обособляются друг от друга. Важность обобщений, сделанных К. Бэр о закономерностях в эмбриональном развитии различных позвоночных животных, стала в полной мере понятной только в свете эволюционного учения Ч. Дарвина. Согласно ему, зародышевое сходство объясняется действительным родством организмов, а эмбриональная дивергенция — отражением расхождений в историческом развитии животных данных групп.

Начальный процесс развития оплодотворенной яйцеклетки с образованием из нее бластулы и гастрюлы происходит у всех многоклеточных животных сходно, но дальнейшее развитие протекает по-разному у животных, относящихся к различным типам.

Различия в типах эмбрионального развития, прежде всего определяются строением и размерами яиц, содержащих разное количество запасного пищевого материала — желтка. Яйцеклетки живородящих млекопитающих относятся к типу изолецитальных, в которых содержится очень небольшое количество желтка, распределенного более или менее равномерно по всей цитоплазме. За счет этого запаса питательного материала зигота живородящих млекопитающих развивается лишь очень непродолжительное время на самых ранних этапах эмбриогенеза, а далее на протяжении всего внутриутробного развития питание зародыша происходит за счет организма матери.

У птиц яйца содержат большое количество желтка, обеспечивающее развивающийся организм пищей в течение всего периода эмбриогенеза.

Развитие зиготы сельскохозяйственных животных начинается с момента ее образования в яйцеводе. В течение сравнительно короткого времени (от нескольких часов с момента оплодотворения до 1—2 суток у разных животных) зигота не растет, т. е. она не увеличивается в весе. Хотя этот этап в развитии зиготы изучен недостаточно, можно полагать, что он характеризуется процессами биохимической и физиологической дифференцировки с образованием веществ, обладающих богатыми энергией фосфатными связями. Эти процессы подготавливают последующее дробление яйца, для чего необходима энергия, превышающая примерно в три раза ту, которая освобождается при дыхании клетки (Л. Гизе, 1959).

Вскоре после оплодотворения яйцеклетки в образовавшейся зиготе начинается процесс дробления. У разных животных время, прошедшее от момента оплодотворения яйцеклетки до начала дробления зиготы, а также продолжительность этого дробления различны. Процесс дробления зиготы у крупного рогатого скота, по данным Г. А. Шмидта (1955), длится 8 дней, из которых 4— в яйцеводе и 4— в матке.

Дробление зиготы у плацентарных млекопитающих чаще заканчивается ко времени перехода зиготы из яйцевода в матку, что происходит через трое-пятеро суток после оплодотворения яйцеклетки.

Дробление зиготы у млекопитающих асинхронное, характеризующееся тем, что все бластомеры дробятся в разное время и образуют стадии 3, 5, 6, 7 и т. д. бластомеров. А. В. Кваеницкий (1961) считает, что начальные стадии дробления зигот сельскохозяйственных животных протекают синхронно, а в дальнейшем они развиваются по типу асинхронного дробления.

В результате первых дроблений образующиеся бластомеры представляют плотную массу клеток, приближающуюся по форме к шаровидной. Более мелкие и светлые бластомеры располагаются по периферии зиготы и образуют трофобласт, а более крупные и темные бластомеры группируются под первыми и формируют эмбриобласт, иначе называемый зародышевым узлом. Конечная стадия дробления у плацентарных млекопитающих носит название зародышевого (бластодермического) пузырька.

Наружный слой клеток зародышевого пузырька называется трофобластом и является питающим листком для раннего зародыша.

Каждая из клеток, образовавшихся при дроблении, меньше материнской примерно в 2 раза, а общая масса всех клеток меньше первоначальной массы зиготы, так как на процесс дробления расходуется часть запасного пищевого материала.

Имплантация, т. е. внедрение в слизистую оболочку матки бластодермического пузырька, происходит у разных животных в различное время после оплодотворения: у крольчих — на 7—9-й день, у овцематок и свиноматок — на 11 — 13-й, у коров — на 13—15 день. После имплантации резко улучшаются условия питания зародыша, что позволяет ему интенсивно расти.

Гормоны

Гормоны - это соединения, которые вырабатываются специализированными клетками (клетками эндокринной системы) и оказывают самые разные воздействия на процессы пролиферации, дифференцировки и функционирования клеток. В отличие от физиологически активных соединений типа медиаторов, вырабатываемых в раннем эмбриогенезе неспециализированными (для их синтеза) клетками, гормоны, а также нейромедиаторы, действующие на более поздних этапах индивидуального развития (и во взрослом организме), являются продуктами активности узкоспециализированных видов клеток. По этой причине гормоны образуются на поздних стадиях развития, когда завершается процесс дифференцировки этих клеток.

В химическом отношении гормоны представлены двумя типами веществ: 1) белково-пептидными и 2) стероидными.

Существует также группа гормонов, образованных из аминокислот, различным образом модифицированных.

Инсулин- белок из 52 аминокислот, вырабатывается в поджелудочной железе, регулирует уровень сахара в крови.

Тимозин- белок из 105 аминокислот, вырабатывается тимусом, регулирует пролиферацию лимфоцитов.

Паратиреоидный гормон- белок из 84 аминокислот, вырабатывается паращитовидной железой.

Пролактин- белок с молекулярной массой 25 тыс., вырабатывается в передней доле гипофиза, регулирует секрецию молока в молочной железе.

Гормон роста, соматотропин- белок из 1888 аминокислот, вырабатывается в передней доле гипофиза, стимулирует пролиферацию клеток и белковые синтезы.

Тиреотропин- гликопротеид с молекулярной массой 30 тыс, вырабатывается в передней доле гипофиза, стимулирует рост и дифференцировку щитовидной железы

Окситоцин, вазопрессин- циклические пептиды из 9 аминокислот, синтезируются в задней доле гипофиза.

Особую группу образуют релизинг-гормоны- факторы высвобождения гормонов из вырабатывающих их клеток. Они представлены короткими пептидами, вырабатываемыми клетками гипоталамуса.

Функции некоторых стероидных гормонов

Стероид	Главный источник	Главные Ткани-мишени	Гормональная функция
Эстроген	Яичник	Матка, влагалище, грудная железа, гипоталамус	Развитие женских половых признаков
тестостерон	Семенник	Семенные пузырьки, простата, семенник	Развитие мужских половых признаков
прогестерон	Яичник, плацента	Матка, яйцевод	Сохранение беременности
гидрокортизон	Кора надпочечника	Все клетки	Регуляция использования энергии

альдостерон	Кора надпочечника	Почка	Регуляция баланса электролитов
холестерин	Пища, печень	неизвестны	Метаболический предшественник всех стероидов.

3. Гормоны и другие химические регуляторы роста и развития действуют на энергетику, биосинтез нуклеиновых кислот и белков, пролиферацию, дифференцировку и специализацию клеток. Гормоны, влияющие на индивидуальное развитие, можно подразделить на 2 группы в зависимости от их источника:

1. Гормоны, синтезируемые в материнском организме, среди которых существенна группа гормонов, регулирующих репродуктивную функцию (процессы гаметогенеза, овуляции, и раннего эмбриогенеза). У млекопитающих ввиду внутриутробного характера развития эти гормоны, проникая через плаценту, могут оказывать воздействие не только на процессы гаметогенеза, но и зародышевое развитие.
2. Гормоны, вырабатываемые эндокринной системой развивающегося организма и регулирующие рост, дифференцировку и специфическую физиолого-биохимическую деятельность клеток на конечных этапах их дифференцировки.

3. Рост, как и многие процессы индивидуального развития, контролируется факторами гормональной природы. Основным гормоном, регулирующим процессы роста, является гормон роста, или **соматотропин**. Соматотропин-пептидный гормон, синтезируемый в передней доле гипофиза. Повышенная концентрация соматотропина может привести к гигантизму или к непропорциональному росту отдельных частей тела, например скелета дистальных частей конечностей при акромегалии.

Фактор роста нервов открыт в опухолевых тканях мышцы. Он не только стимулирует рост отростков нейронов, но и повышает их жизнеспособность в культуре.

Фактор, стимулирующий рост эпителиев, выделен из подчелюстной железы и из мочи беременных женщин. В условиях *in vitro* стимулирует рост эпителиев. Имеет белковую природу.

К факторам роста можно отнести также **эритропин**, стимулирующий продуцирование красных кровяных клеток, и **тромбопоэтин**,

способствующий образованию тромбоцитов. Эритропоэтин- соединение гликопротеидной природы, предположительно вырабатывается в почках и активирует эритропоэз, действуя, по- видимому, на начальные этапы терминальной дифференцировки эритроцитов. Его концентрация сильно возрастает при анемиях. (снижение титраэритроцитов в крови).

4.Свойства гормонов.

1. Гормоны управляют физиолого-биохимическими процессами, обеспечивающими репродуктивную функцию, запуская и координируя деятельность всех процессов, органов и систем, ответственных за своевременное и согласованное созревание половых клеток (предзародышевое развитие) и оплодотворение.
2. Гормоны не принимают непосредственного участия в процессах эмбриогенеза вплоть до периода органогенезов или их роль в этот период ограничена.
3. Участие гормонов, вырабатываемых самой развивающейся особью, в процессе развития начинается в период органогенезов и гистогенезов и затем неуклонно возрастает, при этом вместе с нервной системой гормоны создают единый регуляторный механизм, обеспечивающий взаимосвязь всех частей организма и их координированный ответ на изменения внешней среды, т.е. гомеостаз и адаптацию.
4. Один и тот же гормон способен одновременно воздействовать на многие ткани и индуцировать любой вид клеточной активности, прямо или косвенно затрагивая и генетические и эпигеномные уровни клеточной деятельности.
5. Универсальное звено первичного действия гормонов- рецептор-белковая молекула с изменяющейся при присоединении гормона конформацией; рецептор располагается либо на поверхности (у гормонов пептидной природы), либо в цитоплазме (у гормонов пептидной природы).
6. При действии на генетический аппарат один и тот же гормон способен одновременно активировать функцию многих генов.
7. Причины изменений, происходящих под действием гормонов, заложены в самой клетке, точнее программе развития, реализация которой начинается с помощью гормона.

-Рост

Проявлением развития организма является его **рост**, т.е. **процесс увеличения массы клеток организма, его тканей и органов, их линейных и объемных размеров, происходящий, главным образом, за счет количественных изменений живого вещества в результате стабильного новообразования продуктов синтеза**. Процесс роста животного происходит в результате деления (размножения) клеток, увеличения их массы (веса) и объема, а также увеличения межклеточных образований.

Рост- это поступательное (ациклическое) изменение показателей массы и размеров организма. Как правило, рост связан с увеличением массы и размеров, но исследователи, подходящие к нему с самых общих точек зрения, включают сюда и уменьшение массы (размеров), закономерно происходящее у 4 некоторых организмов при старении.

Прирост массы может осуществляться как за счет увеличения неорганических веществ, аккумулируемых организмом (например, рост скелета, набухание тканей), так и непосредственно живой цитоплазмы. Иногда эти процессы протекают отдельно. Например, увеличение массы растений путем всасывания воды происходит в тот период развития, когда клеточные деления уже прекратились, и объем живой цитоплазмы не возрастает с другой стороны, увеличение живой массы в эмбриональный или ранний постэмбриональный периоды слабо или вовсе не связано с аккумуляцией минеральных веществ. Существуют, однако, случаи, когда рост живой и рост омертвевшей массы взаимосвязаны. При этом имеется камбиальная зона, где клетки размножаются, и зона ороговения или минерализации клеток. Так растут, раковины, рога и зубы.

2.Рост, происходящий путем увеличения размеров клеток, которые при этом не делятся, называется ауксетичным (более редкий). Рост, связанный с клеточным размножением называется пролиферационным (более обычный).

Ауксетичный рост наблюдается у колероваток, круглых червей, личинок насекомых. У этих форм число клеток остается постоянным (явление эвтелии). При этом рост размеров отдельных клеток нередко связан с полиплоидизацией клеточных ядер.

Пролиферационный рост известен в нескольких формах, из которых будут рассмотрены мультипликативный и аккреционный.

Мультипликационный рост характеризуется тем, что обе клетки, возникшие от деления некоторой родоначальной клетки; снова вступают в

делении клетки; снова вступают в деление число клеток N растет в геометрической прогрессии: если n - номер деления то

$$N_n = 2^n \quad (1)$$

Этот механизм дает наибольший вклад в увеличении массы растущего организма.

Аккреционный рост в простейшей случае связан с тем, что после каждого последующего деления лишь одна из клеток снова делится, тогда как другая деления прекращает. При этом число клеток растет линейно: если n – номер деления, то

$$N_n = 2n \quad (2)$$

Рост большинства организмов в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды больше всего соответствует мультипликативному росту. Аккреционный рост связан с разделением органа на камбиальную и дифференцированную зоны, и с постоянным переходом клеток из первой зоны во вторую, причем сохраняются постоянные соотношения между размерами зон. Он характерен для органов, где происходит прирост или обновление клеточного состава в течение всей постэмбриональной жизни особи.

3. Из всех компонентов развития рост доступнее всего количественному описанию. В значительной мере это связано с тем, что рост можно считать самым длительным в онтогенезе, относительно монотонным и лишенным разрывов процессом. Поэтому он сравнительно легко может быть представлен в виде непрерывных функций таких фундаментальных переменных, как время (возраст) и (или) масса (размеры). С другой стороны, работа в этом направлении ясно показала, что даже точное математическое описание процесса еще не равнозначно его объяснению. Большинство так называемых уравнений роста, которые будут рассмотрены, создавались как чисто феноменологические и лишь позже появились общие принципы.

Процессы роста можно рассматривать в двух аспектах:

1. Как чисто скалярные процессы увеличения массы. Такое рассмотрение приводит, в частности, к построению уравнений абсолютно скорости роста во времени.
2. Как пространственно организованный процесс. При этом исследуются различия в относительных скоростях роста между частями организма, между частью и целым, между разными направлениями внутри одного и того же зачатка. Эти процессы также описываются рядом уравнений, в которых обычно не участвует.

Регенерация

Слово «регенерация» (от лат. regeneratio) означает возобновление или восстановление. В биологическом смысле регенерацией называют восстановление организмом утраченных или поврежденных частей. Существует физиологическая и репаративная регенерация, а также целый ряд явлений, в той или иной мере сходных с регенеративными.

Физиологической регенерацией называют постоянные восстановительные процессы, связанные с разрушением внутриклеточных структур и с гибелью клеток в ходе нормальной жизнедеятельности организма.

Два уровня физиологической регенерации:

1. Восстановление количества внутриклеточных элементов с помощью биосинтетического препарата - регенерация на молекулярно-субклеточном уровне.
2. Проллиферативная регенерация обеспечивает восполнение численности клеток путем деления дифференцированных клеток или клеток эмбрионального типа.

Репаративной регенерацией называют восстановление части организма взамен поврежденной, искусственно удаленной (в редких случаях - естественно обогатенной). Регенерационные процессы, которые осуществляются в ответ на рану, охватывают у разных организмов неодинаковые по объему участки тела и протекают несходно.

3. Восстановительные процессы локализованы в зоне раны и образуют так называемую регенерационную бластему, четко ограниченную от прочих, не вовлеченных в регенерацию областей. Такой тип регенерации носит название эпиморфоза (что иногда переводится как отрастание). В случаях, когда нанесенная травма вызывает перестройку всего тела животного. Наблюдается отрастание, но оно обеспечивается не только элементами раневой зоны, но и мобилизацией элементов всего организма. Такой тип регенерации носит название реорганизации (морфаллаксиса).

Тип реакции на повреждения, именуемый эндоморфозом (регенерационная гипертрофия) или диффузной регенерацией, наиболее типичный для теплокровных животных.

3. Клеточные источники регенерации.

1. Малодифференцированные клетки, сохранившиеся в ходе эмбриогенеза.
2. Де- и редифференцировка клеток дефинитивных тканей.
3. Трансдифференцировка и метаплазия при регенерации.

Общие закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных

Выяснение закономерностей индивидуального развития сельскохозяйственных животных имеет большое значение для целенаправленного управления онтогенезом в направлении формирования животных с необходимыми селекционируемыми признаками. Без знания общих закономерностей развития, размножения и эволюции животных невозможно выработать практические рекомендации по разведению, селекции, содержанию, кормлению животных и успешному выращиванию молодняка. Необходимость этих исследований особенно важна для республики Казахстан, где разведение и селекция животных осуществляется в суровых и крайне разнообразных природно-климатических условиях.

К основным закономерностям онтогенеза относятся: периодичность, неравномерность, ритмичность и другие.

Периодичность. С момента оплодотворенной яйцеклетки до зрелого взрослого способного к размножению и продуцированию и смерти животного, состоит из двух периодов: эмбрионального (внутриутробного) и постэмбрионального (постнатального).

Э м б р и о н а л ь н о е (внутриутробное) **р а з в и т и е**. Развитие внутри материнского организма происходит в условиях “замкнутого” существования, когда зародыш обеспечивается питанием за счет материнского организма и с внешней средой связываются также через него. Американский ученый Уинтерс (1954) различает три периода внутриутробного развития: период зиготы - от оплодотворения яйцеклетки до сегментации яйца и прикрепление его к стенке матки; эмбриональный - когда закладываются и формируются органы и части тела (у овец он длится с 10-11 дня до 34 го, у крупного рогатого скота - с 11 до 48 суток внутриутробного развития); фетальный период - характеризующийся ростом и дальнейшим развитием плода (у овец он длится с 34 до 142-148 суток, а у крупного рогатого скота - с 48 до 280 суток внутриутробного развития). Английский эмбриолог Уодингтон (1957) выделяет шесть периодов

внутриутробного развития: созревания яйца, его оплодотворения, расслоения яйца, бластулы, гастролы и период формирования основных органов.

Зародышевый период утробного развития длится у крупного рогатого скота в течение 34 суток, у овец - 28 и у свиней - 22 суток.

Предплодный период. Он характеризуется продолжающимся процессом дифференцировки и большой напряженности эмбриогенеза, формированием основных специфических морфологических породно-видовых признаков. Предплодный период утробного развития длится у крупного рогатого скота в течение 26 суток, у овец - 18 и у свиней - 16 суток.

Плодный период. Он самый продолжительный характеризуется интенсивными процессами роста тела плода, его тканей и органов. Продолжительность плодного периода у крупного рогатого скота около 220 дней, у овец более 100 дн, у свиней - около 80 дн, у верблюдов - около 330 дней

Приведенная выше периодизация внутриутробного развития животных относительна: в зависимости от породных, индивидуальных и паратипических условий (кормление, содержание, состояние организма матери природно-климатические факторы и т.д.) сроки прохождения различных периодов утробного развития животных могут меняться.

Внутриутробное развитие животных происходит неравномерно. Периоды интенсивного роста сменяются периодами ослабленной энергии роста зародышей и плода. Наиболее интенсивное увеличение массы растущего организма наблюдается на ранних стадиях эмбрионального развития. С возрастом же происходит снижение интенсивности всех процессов развития, в том числе роста и дифференцировки.

Послеутробное (постэмбриональное) развитие. Данный период начинается с момента рождения животного и продолжается до его смерти.

Период новорожденности. Это наиболее ответственный период послеутробного развития. Длится он в зависимости от вида животных от нескольких дней до двух- трех недель.

Молочный период. В зависимости от вида животных продолжается до отъема молодняка от матерей или до прекращения выпойки его молоком.

Период полового созревания. Характеризуется заметными преобразованиями всех внутренних условий развития и роста организма под влиянием гормонов эндокринных желез.

Период зрелости и расцвет а функциональной деятельности. Это период максимальной продуктивности и жизнедеятельности животного..

Период старения. Характеризуется затуханием процессов ассимиляции и диссимиляции и сопровождается прогрессирующим снижением продуктивности животных.

Неравномерность онтогенеза является одной из специфических особенностей развития животных, которая выражается в уменьшении с возрастом интенсивности роста и развития организма.

Если интенсивность роста разных животных за весь период онтогенеза выразить числом последовательного удвоения массы, то на эмбриональный период ее приходится гораздо больше, чем на постэмбриональный.

Периферический отдел скелета отличается менее интенсивным ростом в послеутробном развитии животных, чем кости осевого. Наши данные и исследования других авторов показывают, что замедленный рост периферического отдела является общей закономерностью формирования скелета сельскохозяйственных животных в послеутробном их развитии.

По П.Д.Пшеничному, по особенности роста осевого и периферического скелета животных разделяют на три типа:

первый характеризуется тем, что в постэмбриональный период онтогенеза скорость роста периферического скелета преобладает над ростом осевого. Данный тип встречается у кроликов, кошек;

второй встречается у свиней, его особенностью является одинаковая скорость роста в постэмбриональный период осевого и периферического скелета;

третий отличается значительным преобладанием скорости роста периферического скелета во время внутриутробного развития. К этому типу относятся: крупный рогатый скот, овцы, лошади и т.д.

Травоядные животные при рождении имеют длинные конечности и относительно укороченное туловище. Рост осевого скелета у них быстрее идет в постэмбриональный период, что имело большое значение в эволюции животных. В борьбе за существование в диком виде необходимо было, чтобы новорожденные животные (теленки, ягнята) и т.д., спустя немного времени могли встать на ноги и следовать за матерью, чтобы укрыться от своих врагов - хищников.

Таким образом, наиболее бурное увеличение массы внутренних органов (сердце, легкие, печень, почки, желудок с преджелудком и кишечник) и некоторых частей тела (голова, ноги с копытами и шкура) наблюдается в молочный период, что, безусловно, связано с более интенсивным типом обмена веществ у молодых животных. Следует

добавить, что у исследованных нами органов, весовой рост заканчивается в основном в 1,5 летнем возрасте.

2.С понятием “ритм” связано представление о гармонии, организованности явлений и процессов. В переводе с греческого слово “ритм”, “ритмос” означает соразмерность, стройность. Ритмическими называются такие явления природы, которые периодически повторяются. Ритмичность – это определенное чередование, в смене то более высоких, то более низких суточных привесов т.е. это специфическая форма внутреннего и внешнего проявления динамики обмена веществ между организмом и внешней средой. По И.П. Павлову периодические изменения в интенсивности и характере процессов обмена веществ и энергии являются основой жизнедеятельности организма, нервная система, которая склонна, усваивать известную последовательность, темп и ритм деятельности. Определенную ритмичность в явлениях весового роста у телят наблюдал В.И.Федоров (1947). Она развивалась, вероятно, в результате нарушения и восстановления относительного равновесия между процессами ассимиляции и диссимиляции и наблюдалась при более или менее равномерном кормлении и содержании животных.

Овладение вопросом ритмичности роста и развития животных поможет более глубокому познанию закономерностей их роста и развития, а это, в свою очередь, будет способствовать улучшению метода воспитания и выращивания высокопродуктивных и жизнеспособных животных.

В заключение следует отметить, что изучению биоритмов- одной из важных проблем не только современной зоотехнии, но и биологической науки. Дело в том, что биологические ритмы свойственны всем живым организмам на Земле и являются условием их нормальной жизнедеятельности. Интенсивность большинства физиологических процессов на протяжении суток имеет тенденцию повышаться в утренние часы и падать в ночное время. Примерно в эти же часы повышается чувствительность органов чувств; человек утром лучше слышит, лучше различает оттенки цветов. Изучение биологических ритмов организма человека позволит научно обосновать применение лекарственных препаратов при лечении больных.

Индивидуальное развитие животного на всех его этапах зависит от наследственности (генотипа) его и условий внешней среды т.е. **паратипических факторов.**

Наследственность животных в основном определяется с момента образования зиготы зародышевого периода его развития. Вопрос о влиянии наследственности на онтогенез весьма актуален, но еще далек от полного решения. Дело в том, что еще не известен состав генов, входящих в генотип животного, влияющего на развитие определенного признака. У животных на рост и развитие признака оказывают влияние многие гены, т.е. многие участки молекулы ДНК, синтезирующие соответствующие м-РНК, а последние соответствующие ферменты. Индивидуальное развитие животных осуществляется в результате взаимодействия многих генов, входящих в генотип данного животного. В процессе индивидуального развития ферменты и другие белки определенных типов вырабатываются в организме в зависимости от активности тех или иных участков ДНК. Вместе с тем, отдельные органы и ткани в процессе их роста как бы специализируются на синтезе определенных белков, в связи с чем, у них резко возрастает содержание РНК.

Содержание дезоксирибонуклеиновой (ДНК) и рибонуклеиновой (РНК) кислот в органах и тканях животных с возрастом изменяется. Общей закономерностью в онтогенезе является замедленное снижение в тканях животных концентрации ДНК и РНК с возрастом. Уровень РНК падает значительно быстрее, чем ДНК. Это связано с тем, что на ранних стадиях эмбриогенеза ядро занимает большее место, чем цитоплазма, в которой содержится много РНК.

Усиленная деятельность половых желез ведет к раннему половому созреванию и скороспелости животных.

Нервная система оказывает регулирующее влияние на развитие животных. Она развивается в онтогенезе очень гетеротропно, на каждом его этапе прослеживается особый ее отпечаток. На онтогенез заметное влияние оказывает пол животных.

2. Из многочисленных **паратипических факторов** (внешней среды), влияющих на индивидуальное развитие животных, наиболее существенное значение имеют: условия кормления и содержания (температура окружающей среды; влажность воздуха, световой режим, тренинг).

1. Условия кормления.

В зависимости от того, в утробном или после утробном развитии произошла задержка роста, А.А. Малигонов выделил три основных типа недоразвития: эмбрионализм, инфантилизм и неотению.

Эмбрионализм – недоразвитие, связанное с задержкой роста животных в период утробного развития. Эмбриональная недоразвитость, которая отражается на всем дальнейшем развитии организма, характеризуется следующими признаками: очень низкая масса при рождении, удлиненное туловище, низконоготь, большая голова, утонченные трубчатые кости, тонкая кожа, слабая оброслость, пониженная сопротивляемость организма к заболеваниям (рис.16). Животное по пропорциям тела более всего сходно с эмбрионом именно плодного периода.

Инфантилизм – недоразвитие, связанное с задержкой роста в послеутробный период. Инфантильным особям свойственны высоконоготь, высокозадость и недоразвитое в глубину, длину и ширину туловища. Животные подобного типа формируются в неблагоприятных условиях послеутробного развития. К таким условиям могут относиться: скудное кормление молодняка в молочный период и после отбивки их от матерей, длительное заболевание животных, ранняя случка, когда преждевременно оплодотворенная не достигшая случного возраста самка отстает в росте. Инфантильные животные во взрослом состоянии сохраняют черты, характерные для молодого, не закончившего рост животного. Так как в постнатальный период онтогенеза, большой скоростью растут осевой части скелета животных, то при неблагоприятных условиях естественно: интенсивность роста данного отдела скелета замедляется. Поэтому инфантильным животным характерно короткое туловище, высоконоготь, плоская грудь и узкий зад.

Неотения – преждевременное развитие половых органов животного в раннем возрасте. Когда у животных, достигших половой зрелости и способных к размножению, сохраняются в отдельных органах или частях тела черты личиночной стадии. Характеризуется она сходством взрослого организма с растущим при функционировании системы воспроизводства.

В общебиологическом аспекте закон недоразвития огромен. Он вскрывает особенности недоразвития частей тела и органов при недокорме, их ускоренное развитие при интенсивном кормлении и, наконец, возможность компенсации роста.

3. Влияние температуры окружающей среды.

От температуры окружающей среды зависит температура организмов и, следовательно, скорость всех химических реакций, составляющих обмен веществ. Важнейшее значение в развитии и жизнедеятельности тканей, органов и организма в целом имеет постоянство температуры тела –

гомойотермность животных. 4. Влажность воздуха. Абсолютная, максимальная и относительная влажность, дефицит насыщения и точка росы. Эти важные элементы микроклимата животноводческих помещений оказывают большое влияние на рост и развитие животных.

Относительно сухой воздух и при высокой и при низкой внешней температуре переносится животными лучше, чем влажный. Влажный воздух при низкой внешней температуре вызывает сильное охлаждение тела, а при высокой внешней температуре является плохим проводником тепла, понижает обмен веществ и энергию окислительных процессов в организме.

5. Влияние света. Оптимальный режим освещения особенно необходим растущему организму, так как после рождения животного свет становится не только фактором воздействия, но и одним из условий его нормального развития.

6. Влияние мотиона и тренинга Тренингом называют систематические упражнения всего организма или его отдельных органов с целью подготовки животного к лучшему выполнению определенной работы (в широком смысле слова, а не только механической).

Скороспелость животных и факторы, ее обуславливающие

Среди современных актуальных проблем зоотехнической науки и практики самого пристального внимания заслуживает проблема повышения скороспелости сельскохозяйственных животных, так как она неразрывно связана с экономикой животноводства. Для каждого хозяйства, безусловно, выгоднее разводить скороспелых животных, способных в более молодом возрасте давать большое количество продукции, ради которой их и выращивают. Экономия при разведении скороспелых животных достигается, прежде всего, на затратах кормов и труда, производимых до начала продуцирования животных, то есть на их выращивание. Этим объясняется огромная работа, уже проделанная и осуществляемая в наши дни животноводами различных стран по повышению скороспелости мясных пород крупного рогатого скота и овец, а также свиней и птиц.

Желание всеми средствами повышать скороспелость животных можно считать вполне обоснованным при разведении крупного рогатого скота, свиней, овец и птицы для использования их на мясо. Иначе обстоит дело, когда речь идет о выращивании племенных животных или животных для продуцирования молока. В этом случае совсем не так ясно экономическое и биологическое преимущество животных более скороспелых над менее скороспелыми. Прежде всего, возникает вопрос о полезной степени скоро-

спелости животных, разводимых не для убоя на мясо. Этот вопрос возникает потому, что одновременно с повышением скороспелости сельскохозяйственных животных часто снижается их резистентность к неблагоприятным условиям жизни, следствием чего бывает повышенная восприимчивость к заболеваниям, большая требовательность к условиям содержания и кормления, пониженная плодовитость и меньшая продолжительность жизни. Оказывается, что скороспелость является сложным биологическим свойством животных, имеющим не только положительные, но и отрицательные стороны, без знания которых немислимо прогрессивное развитие животноводства. Это прекрасно понимали многие животноводы, в работах которых мы встречаем интересные указания о значении проблемы повышения скороспелости животных, а также предостережения против недооценки неблагоприятных последствий в случаях чрезмерного развития этого свойства у сельскохозяйственных животных (Е. А. Богданов; Дж. Хэммонд, и др.).

Понятие скороспелости сельскохозяйственных животных

Понятие скороспелости сельскохозяйственных животных относится к числу кажущихся столь очевидными, что не требуют специальных определений. Однако эта очевидность понятия скороспелости животных только кажущаяся, что становится ясным для всякого, кто возьмет на себя труд сравнить многочисленные толкования этого термина, встречающиеся во многих книгах по разведению сельскохозяйственных животных.

В качестве обобщающего различные точки зрения определения этого понятия может быть принято следующее. **Под скороспелостью надо понимать свойство (способность) организма достигать высокой степени своего развития, обеспечивающей возможность раннего использования животного для воспроизводства стада молочной, мясной или любой другой продуктивности без ущерба жизнедеятельности, дальнейшего развития, а в отдельных случаях и долговечности данной особи. Следовательно, основным критерием скороспелости является возраст животного, в котором оно первоначально может быть использовано человеком для различных целей. Однако, это не единственный критерий скороспелости сельскохозяйственных животных.**

Возраст животного, в котором наступает его функциональная зрелость, является очень важным показателем развития организма, особенно при использовании животных для воспроизводства стада, а также для продуцирования молока или яиц (у птиц), что связано с их половыми функциями.

Среди многочисленных функций организма выделяют такие, в развитии которых у сельскохозяйственных животных непосредственно заинтересован человек. Например, говорят о возрасте достижения половой зрелости сельскохозяйственных животных, наступление которой считается с того времени, когда в эякуляте самцов появляются первые подвижные спермин, а у самок наступает первая охота (течка). Кроме того, у кур, например, важное хозяйственное значение имеет возраст, в котором началась яйцекладка.

Хозяйства молочного направления заинтересованы в более раннем начале первой лактации коров при условии, что это не отразится отрицательно на величине удоев. Естественно, что первая лактация коров непосредственно связана с их первой беременностью и отелом, то есть со многими функциями их организма, которые не могут не отражаться на всем процессе развития животных.

Широко известно, что раннее использование животных для воспроизводства задерживает их рост и часто отрицательно сказывается на последующей молочной продуктивности коров. Поэтому в практике животноводства принято использовать животных для воспроизводства стада не при наступлении половой зрелости, а несколько позднее, когда животные достигают лучшего общего своего развития, обеспечивающего хорошие качества потомства и более высокую пожизненную продуктивность. Иными словами, скороспелость животных определяется не по отдельным показателям функциональной их скороспелости, а по совокупности всех признаков (племенной зрелости). Важное значение при этом имеет экономический фактор, которым определяется хозяйственная целесообразность более раннего или более позднего использования молодых животных для воспроизводства стада и получения такого продукта, как молоко.

Морфологические и физиологические отличия скороспелых сельскохозяйственных животных от позднеспелых

Морфологические и физиологические отличия скороспелых животных от позднеспелых описаны многими исследователями. Еще в 1879 г. П. Н.

Кулешов в статье «Влияние питания на формы тела животного и характер продуктивности» писал, что скороспелые животные значительно отличаются от позднеспелых формами своего тела. У первых голова небольшая, туловище широкое, ребра круто изогнуты, ноги короткие. Скороспелость часто выражается в раннем прорезывании зубов и раннем сращении эпифизов костей с диафизами, а также в усиленном развитии жировой ткани и мускулов. Особенностью организации скороспелого животного является то, что его костяк богаче минеральными веществами, обладает большим удельным весом и твердостью. У скороспелого крупного рогатого скота мясных пород вес легких по отношению к живому весу меньше, чем у более позднеспелого скота молочных пород. На этом основании П. Н. Кулешов высказал предположение, что «окислительные процессы у животных, быстро развивающихся и способных к быстрому откармливанию, развиты слабо».

Следует отметить, что объяснение способности животных к быстрому развитию за счет пониженных окислительных процессов встречается у многих исследователей, но, на наш взгляд, оно является ошибочным.

При сравнении взрослых скороспелых и позднеспелых животных действительно часто оказывается, что уровень обменных процессов у первых ниже, чем у вторых. Однако, представление о том, что скороспелость обычно коррелирует с пониженной интенсивностью окислительных процессов в организме животных - ошибочно. Для иллюстрации сказанного приведем материалы, характеризующие изменения основного обмена у разных сельскохозяйственных животных .

Интенсивность основного обмена в двухмесячном возрасте у в прямой связи между степенью скороспелости и интенсивностью обменных процессов в организме животных. Однако уже в возрасте 30 месяцев, у тех же животных такой связи мы не обнаруживаем. Наоборот,; менее скороспелые животные, например лошади, в этом возрасте; характеризуются одинаковой интенсивностью основного обмена; со скороспелыми свиньями и меньшей интенсивностью обменных процессов в сравнении с овцами. Эти данные свидетельствуют о том, что о связь скороспелости животных со степенью интенсивности их обменных процессов достоверно, только с учетом того, что скороспелые животные быстрее позднеспелых проходят те стадии своего индивидуального развития, которые характеризуются высоким уровнем окислительных процессов.

Представление о связи скороспелости животных с низким уровнем окислительных процессов в их организме должно встретить возражение, в

частности потому, что высокая скороспелость обычно связана с небольшими размерами животных (например мелкая и средняя белая породы свиней Англии, мелкая китайская порода свиней и т. д.). Между тем хорошо известно, что небольшие животные характеризуются более интенсивным обменом веществ, чем крупные.

В пользу нашей точки зрения говорит также и тот факт, что скороспелые животные обычно менее долговечны, чем позднеспелые, а замедление развития организма ведет к увеличению общей продолжительности его жизни, что в настоящее время экспериментально доказано (В. Н. Никитин).

По интенсивности отложения азота в теле животных обычно судят об образовании у них мышечного белка.

Установлено, что до 4,5-месячного возраста свиньи беркширской породы лучше, чем мангалицкие, использовали азот корма. Но уже в возрасте 6,5 месяца беркширские свиньи стали уступать мангалицким в количестве отложенного азота. Следовательно, у позднеспелых мангалицких животных с возрастом менее резко снижается способность использовать азот корма для отложения белков тела, чем у скороспелых беркши-ров. 6-месячные беркширы достигли более высокой степени развития, чем их сверстники мангалицкой породы, которые дольше сохранили физиологические особенности молодых животных. Это подтверждается и тем, что беркширы достигли 100 кг живого веса в 7,5 месяца, а мангалицы — только в возрасте 9 месяцев.

По-видимому, нельзя также не различать способности животного быстро развиваться и откармливаться, так как усиление функций жиросотложения возникает в результате достижения организмом определенной степени развития, которая характеризуется снижением интенсивности окислительных процессов.

Животные скороспелых пород в раннем возрасте и при относительно небольшом живом весе достигают такого соотношения тканей, органов и частей тела, которое свойственно взрослым животным позднеспелых пород при более высоком живом весе. Скороспелые животные с небольшим весом во взрослом состоянии в процессе своего индивидуального развития раньше начинают откладывать жир, чем позднеспелые животные с более высоким конечным весом. Таким образом, скороспелые животные достигают убойной кондиции на более ранней стадии своего развития, чем позднеспелые. Необходимо обратить внимание на то обстоятельство, что убойные кондиции

животных следует определять не только по их живому весу, но обязательно и по соотношению тканей, органов и частей тела, наиболее благоприятному с экономической точки зрения. Эти кондиции надо определять также по химическому составу туши, калорийности и вкусовым качествам съедобных ее частей.

Обычно считают, что животные с более совершенными мясными формами являются, как правило, и более скороспелыми. Дж. Хэммонд объясняет это тем, что скороспелые животные «достигают стадии окончательного развития примитивных пород в более молодом возрасте, а в дальнейшем периоде развития они имеют возможность достичь более совершенного телосложения, чем примитивные породы».

Для животных скороспелых пород, прежде всего, характерно развитие тех частей скелета, значительный прирост которых происходит в послеутробном периоде их жизни. К таким частям скелета относятся кости таза, поясничные позвонки, ребра и некоторые другие. Дж. Хэммонд (1937) провел сравнительное изучение овец скороспелых и позднеспелых пород в возрасте 5 месяцев.

Натузиус, Неринг, Сансон, Дж. Хэммонд и другие считают, что у скороспелых животных, как правило, кости конечностей по отношению к длине более толстые, чем у позднеспелых животных.

Г. Г. Воккен (1957), пользуясь рентгенологическим и анатомическим методами, установил что разные млекопитающие при рождении имеют крайне различную степень зрелости костного скелета в результате неодинаковых темпов его дифференциации в период внутриутробного развития этих животных. Наименее зрелым скелетом при рождении характеризуются норковые (гнездовые) животные: кролики, крысы, белки, находящиеся в первые недели жизни в норе или гнезде. Наиболее зрелый скелет имеют новорожденные таких видов животных, которые не роют нор и не делают гнезда для воспитания своих детенышей (лошадь, крупный рогатый скот, овцы, козы, свиньи и др.). Однако, скелет и у этих животных к моменту их рождения имеет все же различную степень зрелости, о чем уже говорилось.

Различная степень внутриутробной скороспелости животных отражается на количестве зубов, появляющихся к моменту рождения. Так, телята скороспелых пород рождаются с 10—14 зубами, а телята позднеспелых пород всего с четырьмя зубами. Послеутробная скороспелость проявляется и в том возрасте животных, когда у них происходит смена

молочных зубов на постоянные. У скороспелых пород смена резцов заканчивается у крупного рогатого скота в возрасте 2,5—3 года, у лошадей — в 4 и у овец — в 2,5—3 года, а у позднеспелых пород этих же видов животных — соответственно в 4, 5 и 4—4,5.

У скороспелых животных некоторые исследователи отмечают «определенную склонность к уменьшению длины и объема кишечника, но в пределах породы» (Е. А. Богданов, 1926).

Вес внутренних органов, выраженный в процентах от веса туши, освобожденной от содержимого пищеварительного тракта, у скороспелых животных обычно выше, чем у позднеспелых.

М. Ф. Иванов (1934), исходя из хозяйственной точки зрения, разделял свиней на четыре типа в соответствии с их способностью более быстро или более медленно развиваться, то есть по степени их скороспелости.

К типу позднеспелых свиней М. Ф. Иванов относил животных, характеризующихся высоконогостью, длинной головой, длинным туловищем, узкими грудью, спиной и задом. «Иногда, — писал М. Ф. Иванов — позднеспелость соединяется с довольно крупным ростом, в большинстве случаев с большой плодовитостью, с большой молочностью у свиноматерей, с нетребовательностью и неприхотливостью и с большой способностью противостоять различным заболеваниям». К типу позднеспелых свиней он относил животных простых неулучшенных и малоулучшенных пород.

К типу скороспелых свиней М. Ф. Иванов относил животных, дающих в возрасте 7—9 месяцев высокий убойный вес и вполне готовых в этом возрасте для убоя. Свиньям этого типа обычно свойственна высокая оплата корма привесами, а продукты, полученные в результате переработки туш этих животных, отличаются хорошим качеством. К этой группе М. Ф. Иванов относил свиней крупных белых, крупных черных, линкольнских и других.

Кроме этих основных по степени скороспелости типов свиней, М. Ф. Иванов выделял промежуточный, названный им умеренно-скороспелым. Животных этого типа обычно получают в результате скрещивания свиней простых местных пород с хряками культурных заводских пород. Эти помеси разных поколений сохраняют в какой-то мере крепость конституции, свойственную животным позднеспелого типа, а с другой стороны, приобретают несколько лучшую способность к откорму в раннем возрасте,

что сочетается у них, в отличие от животных позднеспелого типа, с лучшей способностью оплачивать корма привесами.

Наконец, четвертый тип свиней, по М. Ф. Иванову, представлен животными очень скороспелого типа. Они, как правило, бывают средней или малой величины с характерным для них тонким костяком, короткой мопсовидной головой, короткими и слабыми ногами. Скороспелые свиньи обладают способностью откладывать много жира под кожей и на внутренних органах, а мяса дают относительно мало. Свиноматки этого типа невысокой плодовитости и молочности. К этому типу М. Ф. Иванов относил мелких белых и мелких черных свиней, а также средних белых свиней Англии, которые, помимо указанных особенностей, отличаются большой требовательностью к условиям кормления и содержания, а также плохой способностью сопротивляться различного рода заболеваниям.

Руководствуясь признаком скороспелости, можно выделить аналогичные типы среди животных всех других видов. Например, из существующих многочисленных пород крупного рогатого скота к скороспелым следует отнести английские породы мясного скота (геррефордскую, абердин-ангусскую, шортгорнскую), а к позднеспелым — отечественные и иностранные породы молочного скота. К типу умеренно скороспелых животных можно отнести породы крупного рогатого скота двойной продуктивности (мясо-молочной и молочно-мясной).

По-видимому, скороспелость и конституция животных взаимосвязаны. Исходя из того, что свиньи повышенной скороспелости уклоняются в нежный, а позднеспелые — в грубый тип конституции, Ю. К. Свечин (1972) считает скороспелость важным признаком конституции животных. Он пишет, что всем скороспелым свиньям присуще более рыхлое телосложение по сравнению с позднеспелыми. Более интенсивный спад в напряженности роста ко взрослому состоянию, по Ю. К. Свечину, характерен для скороспелых животных. На этом основании он считает возможным различать такие типы конституции свиней: быстро и медленно формирующихся. Определять эти типы конституций можно по спаду наращивания массы их тела, выраженному в относительных показателях.

Коневодам хорошо известно, что тяжеловозы более скороспелы, чем рысаки, и даже внутри одной породы лошадей можно назвать различные линии, различающиеся степенью скороспелости представляющих их животных. В качестве примера можно назвать скороспелых, крупных и несколько сырых представителей линии Стокквэлла в чистокровной

верховой породе лошадей и позднеспелых — с крепкой конституцией, сильных, характеризующихся долголетием и плодовитостью представителей линии Гэйнсборо той же породы.

Относительная скороспелость или позднеспелость лошадей внутри чистокровной верховой породы, как утверждает В. О. Витт (1957), связана с различными типами индивидуального развития их. Относительная позднеспелость чистокровных верховых лошадей коррелирует с большей конституциональной их крепостью, стойкостью и здоровьем, с дистанционными способностями. В. О. Витт считает, что стайеры в чистокровной верховой породе характеризуются более совершенным и продолжительным типом индивидуального развития, в результате которого «величина кислородного запаса в процессе работы полностью удовлетворяется, в то время как фляйеры способны показать рекордную резвость на короткие дистанции, лишь входя в огромную кислородную задолженность, нередко с нарушениями функций многих систем».

Убыстрение темпа индивидуального развития сельскохозяйственных животных, сопровождающееся повышением их скороспелости, является характерной особенностью современного этапа их эволюции под влиянием искусственного отбора, все более результативно проводимого человеком на основе достижений науки и техники (например, искусственного осеменения животных).

В связи со стремлением достичь возможно большей интенсификации производства молока, мяса, яиц и других продуктов животноводства в последнее время все шире стали прибегать к стимуляции скороспелости животных за счет ускорения их развития не только методами селекции, но и воздействием паратипическими факторами на ранних стадиях постнатального онтогенеза. Использование для этих целей воздействий в период внутриутробного развития млекопитающих, т. е. на плод через мать, практически пока еще малоэффективно.

Измененные условия жизни часто сказываются на темпе индивидуального развития животных дифференцированно, затрагивая различные органы и ткани, но не выражаются заметно на скороспелости целого организма. Это дало повод С. В. Емельянову (1968) различать особенности темпов индивидуального развития организма в целом и отдельных его частей (гетерохронии в узком смысле).

Скороспелость сельскохозяйственных животных является их видовой и породной особенностью, т. е. наследственной. Но широко распространены и

ненаследственные изменения темпа индивидуального развития животных, вызванные условиями их содержания и в первую очередь кормления.

Продолжительностью жизни, или биологически возможным долголетием животного называется период от рождения до его естественной смерти. Биологически возможное долголетие сельскохозяйственных животных – это видовая особенность. Животные каждого вида имеют определенную, генетически обусловленную границу продолжительности жизни.

В результате анализа закономерности развития и размножения животных разных видов, а также факторов, обуславливающих их долголетие, учеными были предложены ряд теорий, объясняющих причины долголетия млекопитающих и птиц. Наиболее распространены следующие теории

Примерные данные о продолжительности жизни, срока хозяйственного использования и возраста первой случки сельскохозяйственных животных.

Животные	Продолжительность жизни, год		Сроки хозяйственного использования, год	Сроки первой случки, мес
	Среднем	Максимально		
Крупный рогатый скот	30	40	8-12	14-18
Лошади	35	67	20	24-48
Верблюды	25	42	20	48-60
Овцы	12	21	5-8	10-18
Свины	11	22	5-7	8-12

- 1 Продолжительность жизни животных прямо пропорциональна периоду их развития, то есть чем больше этот период, тем продолжительнее их жизнь.
- 2 Продолжительность жизни животных находится в тесной связи с их величиной. Крупные животные имеют более продолжительную жизнь, чем мелкие. Продолжительность жизни кроликов короче, чем собак, овец и свиней, а у последних, в свою очередь, продолжительность жизни короче, чем у лошадей, крупного рогатого скота и верблюдов.

- 3 Продолжительность жизни обратно пропорциональна плодовитости животных. Кролики, дающие в год до 20-30 крольчат, а свиньи – до 40 поросят, живут до 6-7 лет, а лошади и крупный рогатый скот, отличающиеся меньшей плодовитостью, живут дольше.
- 4 Продолжительность жизни связана с ритмом дыхания и сокращений сердца. Животные с частым ритмом сердца и дыхания живут недолго, кролики у которых он более интенсивный- 6-7 лет, а представители того же семейства зайцы с более медленным ритмом сердца и дыхания живут значительно дольше – до 10-15 лет. Самый медленный ритм сердца и дыхания у слонов, отличающихся наибольшим долголетием среди животных.
- 5 Продолжительность жизни животных различных видов определяется типом их питания (видом пищи и ее количеством). Травоядные более долговечны, чем плотоядные.

Продолжительное использование животных дает возможность правильно организовать в хозяйстве селекционно-племенную работу и тем самым обеспечить дальнейшее совершенствование стад и пород и повышение продуктивности животных. При коротком сроке использования животных, при высоком % (выбраковки маток) стадо ежегодно пополняют большим количеством молодняка, происходящего не только от ценных, но и от худших родителей, что исключает возможность отбора самых лучших животных. И, наоборот, при продолжительном использовании животных меньше отбирают молодняка на пополнение стада. Это позволяет поднять жесткость отбора и предъявляет к животным более высокие требования. Последние дают возможность повысить селекционный дифференциал и эффект селекции.

На совершенствование продуктивных и племенных качеств стада особенно большое влияние оказывают длительное использование высокопродуктивных животных.

Список использованной литературы

1. К.Г. Газарян, Л. В. Белоусов Биология индивидуального развития Москва В.Ш.1983.
2. К.Б.Свечин Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных Киев-1976
3. К.Вилли, В Детье Биология, Москва, Мир 1971г
4. Г.Н. Чернов. Законы теоретической биологии Москва 2000
5. Н.А.Кравченко Проблемы индивидуального развития сельскохозяйственных животных.
6. М.Манк Биология развития млекопитающих Москва Мир 1990
7. М.Зуссман Биология развития Москва 1977 М.
8. Ф.М.Мухамедгалиев Очерки по общей биологии сельскохозяйственных животных с основами генетики. Алма-Ата 1970.
9. Курчерова ФН. Управление эмбриональным развитием животных путем воздействия через материнский организм. В кн.: «Успехи современной биологии», №1,1950
- 10.Маркушин А.П. сроки использования сельскохозяйственных животных- М.Колос-1974.
11. Мухамедгалиев Ф.М. Актуальные проблемы частной генетики сельскохозяйственных животных.-Алматы,Наука,1981.
- 12.Детлаф Г.А. Объекты биологии развития. М.1975
- 13.Мина М.В. и Клевезаль Г.А. Рост животных М., 1976
- 14.Хай Э. Регенерация М., 1973
- 15.Дьюкар Э. Клеточные взаимодействия в развитии животных.М.1978.

Глоссарий

Автогамия — самоопыление, попадание пыльцы на рыльце пестика своего же цветка.

Автогенез — ошибочное направление эволюционной теории, рассматривающее эволюцию как результат действия внутренних сил самого организма вне зависимости от условий внешней среды.

Автополиплоид (аутополиплоид, эуплоид) — организм, возникший в результате кратного увеличения одного и того же набора хромосом.

Адекватные изменения — изменения, возникающие в том же направлении, что и вызывающее их воздействие.

Аккумуляция — накопление энергии или разнообразных отложений.

Аллантоис — одна из зародышевых оболочек, выполняющая функции дыхания и питания зародыша.

Анафаза — стадия митоза и мейоза, следующая за метафазой, во время которой дочерние хромосомы отходят по направлению к разным полюсам клетки.

Ангиома — доброкачественная опухоль из новообразованных кровеносных или лимфатических сосудов.

Андрогенез — мужской партеногенез — развитие гаплоидного организма после оплодотворения, если ядро яйцеклетки по каким-либо причинам элиминировалось.

Анеуплоид (гетероплоид) — растение, имеющее уменьшенное или увеличенное число хромосом одной или нескольких гомологических пар.

Антитела — вещества, которые вырабатываются организмом при введении в него, (минуя пищеварительный тракт) антигенов.

Апомиксис — развитие организма без слияния половых клеток; из неоплодотворенной яйцеклетки (партеногенез), из вегетативной клетки зародышевого мешка (апогамия) или из вегетативной клетки окружающих его тканей (апоспория).

Апофизарные элементы — костные выступы или выросты, представляющие одно целое с телом кости.

Аутосомы — обычные, не половые хромосомы.

Ахроматин — вещество клеточного ядра, не окрашивающееся характерными для хромосом красителями.

Бактериальная трансформация — перенос с помощью ДНК наследственных признаков от одного штамма бактерий к другому.

Бластомеры — клетки, образующиеся при дроблении яйца животных.

Вакуолизация — процесс образования полостей (вакуолей) разной величины и формы в клетках животных и растительных организмов.

Варианта — значение любого члена вариационного ряда, составленного по какому-либо количественному признаку.

Волновая материя — имеется в виду световая, электромагнитная и др.

Гаметы — зрелые мужские и женские половые клетки, содержащие гаплоидное (половинное) число хромосом по сравнению с остальными клетками тела.

Гаплоид — организм, в клетках которого содержится в два раза меньше хромосом (n), чем у исходной формы.

ексаплоид — организм, клетки которого содержат шесть основных наборов хромосом ($6x$).

Гемизиготность — случай, когда особь имеет только одну хромосому и, следовательно, не может быть ни гомо-, ни гетерозиготной. Гемизиготными по генам, содержащимся в X-хромосоме, являются самцы дрозофилы.

Ген — основной материальный элемент наследственности, участок молекулы ДНК, входящей в состав хромосом. Контролирует определенную степень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на развитие одного или нескольких признаков.

Генерация — поколение организмов.

Генетика — наука о наследственности и изменчивости организмов.

Генетический анализ — основной метод изучения характера действия и числа генов, определяющих наследование данного признака. Включает гибридологический, мутационный и популяционный методы.

Геноинженерия — целенаправленное изменение генетических программ клеток с целью придания исходным формам новых свойств или создания принципиально новых форм организмов. Осуществляется путем введения в клетку чужеродной генетической информации, гибридизации соматических клеток и другими приемами.

Геном — основной гаплоидный набор хромосом; совокупность качественно различных хромосом, содержащих полный одинарный набор генов.

Генотип — совокупность всех генов, определяющих развитие признаков и свойств растений.

Генофонд — совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

Гетерозис — увеличение мощности, повышение жизнеспособности, возрастание продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

Гибрид — организм, сочетающий в себе признаки и свойства генетически различающихся родительских форм.

Гибридизация — процесс создания новых форм путем рекомбинации признаков и свойств в результате скрещивания.

Гибридная популяция — совокупность наследственно различающихся особей, полученная в результате скрещивания и расщепления.

Гибридное растение — растение, полученное в результате скрещивания генетически различающихся родительских форм.

Гидрофильность — способность вещества связываться с водой.

Гидрофильный — коллоидный раствор, частички которого сильно связаны с водой.

Гипофиз (мозговой придаток) — железа внутренней секреции, округлое тело, лежащее в особой ямке клиновидной кости под основанием головного мозга, с которым имеет непосредственную связь. Состоит из передней, задней и промежуточной долей.

Гипофизэктомия — хирургическое удаление гипофиза.

Гомеостаз генетический — поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции на определенном относительно постоянном уровне.

Гомойотермные животные — теплокровные животные с устойчивой температурой тела, почти не зависящей от температуры окружающей среды.

Гонадотропная функция — выработка передней долей гипофиза специфических веществ — гонадотропных гормонов А и В.

Гонады — половые железы (органы), в которых образуются половые клетки (спермин или яйца).

Двойное оплодотворение у покрытосемянных растений — яйцеклетка оплодотворяется одним, а диплоидное ядро эндосперма — другим спермием генеративной клетки. В результате возникают диплоидная зигота ($2n$) и триплоидный эндосперм ($3n$).

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) — нуклеиновая кислота, входящая в состав ядра клетки. ДНК отличается от РНК строением углеводного и, отчасти, пиримидинового участков молекулы. Обе нуклеиновые кислоты содержат фосфор. Молекула нуклеиновых кислот построена по типу цепочки.

Диафиз — тело (средняя часть) трубчатой кости.

Дигаплоид — особь, происходящая от тетраплоидной формы, но имеющая по сравнению с ней в два раза меньшее число хромосом ($2x$ вместо $4x$).

Дискретное строение наследственного материала — строение ДНК и хромосом, состоящих из отдельных единиц — генов, способных к рекомбинации, определяющих развитие различных признаков и относительно независимых друг от друга.

Дисперсность — состояние очень мелкого раздробления вещества.

ДНК - дезоксирибонуклеиновая кислота. Основной материальный носитель наследственности. Биополимер, молекула которого состоит из двух полинуклеотидных цепей, свернутых в спираль. В состав отдельных нуклеотидов ДНК входят азотистые основания, сахар дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты.

Зигота — оплодотворенная яйцеклетка, дающая начало развитию нового организма, имеет двойное, диплоидное ($2n$) число хромосом.

Изменчивость — процесс возникновения различий между особями по ряду признаков тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска, химический состав) и их функций. Может быть наследственной и модификационной.

Инбредный минимум (инцухт-минимум) — состояние инбредного потомства, когда депрессия достигла своего наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих поколениях не происходит, а потомство становится однородным.

Инбридинг (инцухт) — принудительное самоопыление или скрещивание между родственными особями перекрестноопыляющихся растений. В результате инбридинга получают инбредные линии (инцухт-линии), называемые также самоопыленными линиями.

Интеркинез (интерфаза) — стадия покоя между первым и вторым делениями мейоза или между двумя митозами, когда в клетке происходят все процессы биосинтеза.

Интерференция — подавление кроссинговера в близких участках хромосомы под влиянием кроссинговера, происходящего в соседних районах.

Информационная РНК (*и*-РНК) — РНК, играющая роль переносчика информации от ДНК к рибосомам. Состав оснований в молекуле информационной РНК аналогичен ДНК, только вместо тимина содержится урацил. На информационной РНК, как на матрице, происходит синтез белка из аминокислот.

Инцухт-линия (самоопыленная линия) — потомство одного перекрестноопыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления.

Кариогамия — слияние ядер мужской и женской гамет в ядро зиготы. Составляет основу процесса оплодотворения.

Карункул — выступ слизистой оболочки беременной матки у коровы.

Квантовая материя — частицы атомных размеров с очень малой массой (электроны, протоны, нейтроны, фотоны и др.).

К-митоз - митоз, заторможенный инактивацией веретена под воздействием колхицина.

Колхицин — алкалоид ($C_{22}H_{25}O_6$), сильный растительный яд. Разрушая веретено клеточного деления, вызывает образование клеток с удвоенным числом хромосом.

Конъюгация хромосом (синапсис) — сближение гомологичных хромосом в профазе мейоза, когда между ними возможен взаимный обмен отдельными участками.

Коллоиды — некристаллизующиеся вещества, дающие с водой клейкие густые растворы.

Котиледон — углубление в плаценте, в которое входит карункул.

Коэффициент инбридинга (инцухта) - степень увеличения гомозиготности в популяции под влиянием близкородственного скрещивания.

Кроссбридинг (ксеногамия) — перекрестное опыление.

Кроссинговер — перекрест хромосом, в результате которого между ними может происходить обмен гомологичными (одинаковыми) участками.

Ксенийность — непосредственное проявление признаков отцовского организма на эндосперме семени (ксении 1-го порядка) или околоплоднике (ксении 2-го порядка) материнских растений.

Лактаза — фермент, расщепляющий дисахарид — лактозу.

Лактоза — молочный сахар, основной углевод в пище сосунов.

Линия растений — потомство одного гомозиготного по всем генам самоопыляющегося растения.

Липиды — группа органических веществ, включающая жиры и жироподобные вещества (липоиды). Липиды очень распространены в протоплазме клеток.

Локус хромосомы — участок хромосомы, в котором локализован ген.

Макроспорогенез (мегаспорогенез) — процесс образования макроспор (мегаспор). Одна из макроспор, формирующаяся в семяпочке, дает зародышевый мешок.

Мальтаза — фермент околоушной железы, расщепляющий мальтозу до глюкозы.

Мальтоза — дисахарид, состоящий из двух молекул глюкозы (солодовый сахар).

Материнская наследственность — наследственность, определяемая факторами цитоплазмы или пластид и передаваемая только женскими организмами.

Мейоз — особый тип клеточного деления, происходящего при развитии половых клеток или спор, приводящего к уменьшению (редукции) числа хромосом вдвое. В процессе мейоза происходит два последовательных деления ядра, а удваиваются хромосомы только один раз. В мейозе конъюгируют гомологичные хромосомы.

Малые мутации — наследственные изменения, в незначительной степени затрагивающие физиологические и морфологические признаки организмов.

Метафаза — средняя, вторая, фаза митоза или мейоза, во время которой хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя ядерную пластинку.

Механицизм — механический материализм, сводивший все процессы природы к механическому перемещению тел в пространстве, отрицавший качественные изменения предметов, скачкообразность развития и борьбу противоположностей.

Механорецепторы — специализированные чувствительные нервные окончания, воспринимающие механические раздражения.

Микроспорогенез — процесс образования пыльцы в пыльниках покрытосемянных растений. Гиплоидные клетки (микроспоры), возникающие в результате двух мейотических делений, развиваются в пыльцевые зерна.

Митоз — деление клетки, в результате которого происходит сначала удвоение хромосом, а затем их равномерное распределение между двумя вновь возникающими клетками.

Митохондрии — нитевидные или гранулярные образования, состоящие из белка, липидов, РНК и ДНК. Являются центрами клеточного дыхания, обмена веществ и генерирования энергии. В них вырабатывается АТФ.

Модификации — различия в степени проявления какого-либо признака под влиянием меняющихся внешних условий.

Молекулярная генетика — наука, изучающая явления наследственности и изменчивости на основе (уровне) молекулярных структур клетки.

Моносомик — анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из парных хромосом представлена в единственном числе ($2n-1$).

Моносомный анализ — генетический анализ, основанный на использовании моносомиков и нуллисомиков.

Моноэстричность — приход в охоту самок некоторых видов животных один раз в определенный сезон года.

Мутагенез — процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием естественных и искусственных факторов (мутагенов).

Мутагены — факторы, вызывающие мутации. Подразделяются на физические и химические.

Мутант — организм, у которого в результате мутации возникло изменение какого-либо признака или свойства.

Мутационная изменчивость — структурные изменения генов и хромосом, ведущие к возникновению новых наследственных признаков и свойств организма.

Мутация — новое наследственное изменение, возникающее независимо от скрещивания и связанное с изменением ДНК хромосом.

Наследование — процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов другому.

Наследственная информация — порядок нуклеотидов ДНК и РНК, определяющий синтез определенных белков и развитие на их основе соответствующих признаков организма.

Наследственность — процесс воспроизведения организмами в ряду последовательных поколений сходного типа обмена веществ, признаков и свойств.

Наследственный (генетический) код — последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая расположение аминокислот в синтезируемом белке.

Наследуемость - доля генотипически обусловленной изменчивости в общей фенотипической изменчивости организмов.

Насыщающие скрещивания — многократное скрещивание гибридов в какой-либо комбинации с отцовской исходной формой. При этом происходит насыщение материнской формы ядерным материалом отцовской формы.

Нейрогуморальный путь — путь, по которому физиологически активные вещества переносятся жидкостями тела, участвуют в нервных регуляциях, раздражая рецепторы или непосредственно воздействуя на центральную нервную систему.

Некроз — (омертвление) прекращение жизнедеятельности ткани или части тела под влиянием различных причин.

Несовместимости гены (S-факторы) — гены, обуславливающие совместимость или несовместимость двух гамет и, следовательно, возможность оплодотворения.

Норма реакции — способность реагирования организма на изменение окружающих условий. Определяется генотипом и проявляется в форме модификаций.

Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные вещества, биополимеры, хранящие и передающие у всех организмов наследственную информацию. Состоят из нуклеотидов, последовательность которых определяет синтез специфических белков. Представлены двумя типами: ДНК и РНК.

Нуклеотид — сложное органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара рибозы или дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Нуклеотиды входят в состав молекул ДНК и РНК.

Нуклеопротеиды — сложные белки, состоящие из нуклеиновой кислоты и простого белка. Нуклеопротеиды входят в состав ядер и цитоплазмы всех животных и растительных клеток.

Нуллисомик — растение, у которого в диплоидном наборе отсутствует пара гомологичных хромосом ($2n-2$).

Обратная мутация — мутация ранее мутировавшего гена вновь в исходное состояние ($A=a$).

Обратная транскриптаза (ревертаза) — фермент, с помощью которого осуществляется обратная транскрипция — синтез ДНК на и-РНК-матрице.

Общая комбинационная способность — средняя ценность самоопыленных линий в гибридных комбинациях. Определяется в результате скрещивания линий с каким-либо сортом или гибридом (тестером).

Овогенез — процесс развития яйцеклеток в яичниках самок.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

Оперон — генетическая единица транскрипции кода ДНК. Совокупность генов, составляющих функциональную единицу хромосом. Состоит из структурных генов и гена-оператора.

Основное число хромосом (x) — исходный хромосомный набор, благодаря умножению которого образовался данный полиплоидный ряд. У диплоидных видов основное число хромосом равно гаплоидному их числу.

Отдаленная гибридизация — скрещивание организмов, относящихся к разным видам или родам.

Панмиксия — свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции.

Партеногенез — развитие нового организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

Перекрест (кроссинговер) — обмен гомологичными участками у хромосом одной пары, приводящий к рекомбинации генов.

Плазмогены — наследственные факторы, локализованные в цитоплазме, способные к авторепродукции и передаче наследственной информации.

Плейотропия — способность гена оказывать влияние одновременно на несколько признаков организма. Свойственна большинству генов.

Плоидность — число геномов в клетках данного Организма.

Пойкилотермные животные — холоднокровные животные, температура тела которых меняется в зависимости от изменений температуры окружающей среды.

Полигены — гены, контролирующие количественную (полигенную) генетическую изменчивость. Действие полигенов в сильной степени зависит от внешних условий; анализируется оно методами математической генетики.

Полигибрид — гибрид, полученный в результате скрещивания особей, различающихся по нескольким признакам.

Полимерные (однозначные — множественные) гены — неаллельные гены, действующие на один и тот же признак одинаковым образом.

Полиплоидия — наследственные изменения, связанные с увеличением числа хромосом.

Полирибосомы — комплекс рибосом, связанных молекулой РНК. Участвуют в синтезе крупных белковых молекул.

Полиэстричность — приход в охоту самок сельскохозяйственных животных периодически, несколько раз в году, независимо от сезонов года.

Половые хромосомы — хромосомы, различающиеся по структуре и функциям у разных полов и определяющие развитие пола.

Популяция — совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей. В селекции под популяцией понимают группу особей, имеющих наследственные различия.

Постнатальный — послеутробный период жизни животного.

Пролиферация — разрастание ткани животного организма путем новообразования и размножения клеток.

Преформизм — метафизические представления биологов XVII и XVIII веков о предсуществовании якобы взрослого организма со всеми характерными чертами его организации в яйце или спермин.

Приобретенные признаки или свойства — черты, отсутствовавшие у предков данной особи и приобретенные организмом в течение его онтогенеза.

Прокариоты — организмы (бактерии и сине-зеленые водоросли), у которых генетический материал представлен молекулой ДНК, прямо включенной в цитоплазму.

Профаза мейоза — первая стадия 1-го деления мейоза, во время которой происходит конъюгация гомологичных хромосом и обмен участками между ними (кроссинговер).

Профаза митоза — первая стадия митоза, во время которой хромосомы благодаря спирализации становятся видимыми.

Пуффы — вздутя, представляющие собой активные участки гигантских политенных хромосом, в которых происходит синтез РНК.

Расщепление — появление разнообразных форм в гибридных поколениях в результате рекомбинации аллельных и неаллельных генов в процессе мейоза.

Реакция преципитации — серологическая реакция, применяемая при исследовании сырых животных продуктов на сибирскую язву.

Региональный — относящийся к какой-либо области.

Редукционное деление — см. мейоз.

Репарация — самовосстановление первичной структуры ДНК, следующее после нарушения ее физическими или химическими мутагенами.

Репликация ДНК — удвоение молекулы ДНК. Двойная цепь ее сначала разделяется на две, и на каждой из них достраиваются новые комплементарные дочерние цепи нуклеотидов под действием фермента ДНК-полимеразы.

Ресинтез — противоположный синтезу процесс, то есть процесс распада.

Рецепторы — концевые образования чувствительных (афферентных) нервов у животных, воспринимающие раздражения. Возникающее в рецепторах возбуждение передается в центральную нервную систему, а оттуда к тем или иным органам.

Рецессивное состояние — непроявленное (скрытое) состояние.

Реципрокные (взаимные) скрещивания — скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнской, а в другом — в качестве отцовской формы ($\text{♀A} \times \text{♂B}$ и $\text{♀B} \times \text{♂A}$).

Рибосомы - очень мелкие сферические частицы в цитоплазме, в которых происходит синтез белковых молекул.

РНК — рибонуклеиновая кислота, биологический полимер, участвующий в биосинтезе белка. Состоит из нуклеотидов, соединенных в виде спиралевидной цепочки. В состав каждого из них входят: азотистые основания (аденин, гуанин, цитозин, урацил), сахар рибоза и фосфорная кислота.

Сайт — термин, применяемый иногда для обозначения наименьшей единицы мутирования и комбинирования, затрагивающих отдельные нуклеотиды, внутри цистрона.

S-аллели — аллели генов несовместимости у растений.

Самонесовместимость — невозможность самооплодотворения растений, имеющих обоеполые цветки. Самонесовместимость является механизмом, препятствующим инбридингу и способствующим кроссбридингу.

Сахараза — фермент из группы карбогидраз, вызывающий расщепление сахарозы на глюкозу и фруктозу.

Сахароза (тростниковый, свекловичный сахар) — углевод, относящийся к дисахаридам.

Серия аллелей — ряд изменений одного и того же гена.

Сесквидиплоид — отдаленный гибрид, у которого хромосомный комплекс одного вида представлен двойным, а другой — обычным диплоидным набором хромосом.

Синапсис (синдез) — конъюгация гомологичных хромосом в профазе мейоза.

Сингамия — слияние гамет.

Сомиты — парные образования, на которые у зародышей позвоночных животных расчленяется спинная часть среднего зародышевого листка (мезодермы).

Спектр мутаций — совокупность всех мутаций, возникающих у организма под действием определенного мутагена. #

Спермий — название мужской половой клетки у растений.

Специфическая комбинационная способность — повышенная ценность самоопыленной линии в какой-либо конкретной комбинации. Определяется путем скрещивания многих линий между собой.

Спонтанные мутации — естественно возникающие наследственные изменения.

Спорофит — бесполое диплоидное поколение жизненного цикла растений. Начинается с оплодотворенной яйцеклетки и заканчивается образованием спор.

Сцепление — совместная передача потомству генов в тех же комбинациях, в каких они были у родительских форм. Связана с локализацией генов в одной хромосоме (группе сцепления).

Телофаза — четвертая, последняя фаза митоза или мейоза, во время которой происходит деспирализация хромосом и образование дочерних ядер.

Тетравалент (квадривалент) — группа из четырех гомологичных хромосом полиплоидного организма, конъюгирующих между собой в мейозе.

Тетраплоид — организм, имеющий в клетках тела четыре основных (гаплоидных) набора хромосом (4n).

Тетрасомик — анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена четыре раза ($2n + 2$).

Точковая (генная) мутация — микроскопически невидимая мутация, затрагивающая очень небольшой участок хромосомы.

Трансдукция — перенос генетической информации из одной бактериальной клетки в другую, осуществляемый ДНК фагов,

Трансгрессии — суммирующее действие полимерных генов, вызывающих увеличение или уменьшение какого-либо признака или свойства.

Транскрипция — перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК и *m*-РНК.

Транслокация — один из видов перестроек хромосом, при котором происходит обмен участками гомологичных хромосом.

Трансляция — перевод информации о нуклеотидном строении *m*-РНК на аминокислотное строение белка. В этом процессе матрицей для биосинтеза белка служит «-РНК-

Транспортная РНК (т-РНК) — один из видов РНК, играющий роль переносчика аминокислот к рибосомам, где они связываются в полипептидную цепь. Число различных молекул т-РНК соответствует числу аминокислот, участвующих в синтезе белка.

Трансформация — изменение наследственного свойства какого-либо штамма бактерий в результате поглощения ДНК другого штамма.

Тригибрид — гибрид, гетерозиготный по трем парам аллелей.

Триплет — структурный элемент гена, состоящий из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований и кодирующий одну аминокислоту.

Триплоид — организм, клетки которого имеют три основных (гаплоидных) набора хромосом.

Трисомик — анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена три раза ($2n + 1$).

Тритикале — пшенично-ржаные 56- или 42-хромосомные амфидиплоиды.

Трофобласт — бластомеры периферического слоя зародыша, прямо не участвующие в построении тела эмбриона, а принимающие участие в обеспечении зародыша питанием.

Униваленты — единичные, неконъюгирующие хромосомы в первом делении мейоза. Распределяются к полюсам клетки в анафазе случайно.

Фенотип — совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды.

Флюктуация — особая форма модификации, состоящая в плавном, очень постепенном изменении признака.

Хиазма — характерная фигура, образующаяся на стадии диплономы мейоза в результате перекрещивания двух хроматид пары гомологичных хромосом.

Химеры — растения, состоящие из тканей разных генотипов. Получаются в результате соматических мутаций, а также при прививках, когда в месте срастания закладываются почки, в которых часть тканей принадлежит привою, а часть — подвою.

Хорда — спинной тяж, первичный внутренний скелет зародышей животных, сменяемый затем позвоночником.

Хорион — наружная оболочка зародышей птиц и млекопитающих животных, образующаяся на самых ранних стадиях эмбрионального их развития.

Хроматиды — одна из двух продольных нитей, входящих в состав хромосом. Хроматиды хорошо видны во время профазы и метафазы, а в стадии анафазы они уже становятся самостоятельными хромосомами.

Хроматин — основное вещество клеточного ядра нуклеопротеидного состава, хорошо окрашивающееся основными анилиновыми красителями.

Хромонемы — нуклеопротеидные нити, структурные субъединицы хромосом.

Хромосомные aberrации — различные изменения структуры хромосом (нехватки, транслокации, инверсии, дупликации).

Хромосомный комплекс — набор хромосом, свойственный данному виду.

Хромосомный набор — совокупность хромосом, свойственная клеткам данного организма. Известны два типа: гаплоидный — в зрелых половых клетках (n) и диплоидный — в соматических клетках ($2n$).

Хромосомы — окрашивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоят из ДНК и белков. Основные носители наследственной информации организма.

Цитогенетика — наука, изучающая явления наследственности и изменчивости организмов в связи с поведением клеточных структур, особенно хромосом.

Цитология — наука о клетке, изучает ее структуру (строение) и функции (жизнедеятельность).

Цитоплазма — вся масса клетки, за исключением ядра. Содержит органоиды, выполняющие различные функции (эндоплазматическая сеть, митохондрии, рибосомы, пластиды и др.).

ЦМС — цитоплазматическая мужская стерильность, наследственно обусловленная стерильность пыльцы, передаваемая через цитоплазму только по материнской линии.

Экскреты — выделения, конечные продукты обмена веществ (например, мочевина и др.).

Эктодерма — наружный слой зародыша многоклеточного животного на ранних стадиях его развития (наружный зародышевый листок).

Эктосоматические органы — органы, непосредственно связанные с внешней средой.

Электролиты — вещества, водные растворы которых проводят электрический ток (соли, щелочи, кислоты).

Эндосоматические органы — органы, непосредственно не связанные с внешней средой.

Энзимы — то же, что и ферменты. Вещества белковой природы, возникающие в процессе развития животного и во много раз ускоряющие химические реакции, которые происходят в организме.

Энтодерма — внутренний слой зародыша многоклеточного животного на ранних стадиях его развития (внутренний зародышевый листок).

Эпифиз (верхний мозговой придаток, или шишковидная железа) — железистый орган, расположенный на верхней поверхности промежуточного мозга позвоночных животных.

Эритропоэз — развитие эритроцитов. Весь процесс эритропоэза у взрослых животных может быть выражен следующей схемой: гемоцитобласт → проэритробласт → эритробласты разных поколений → эритроцит.

Эукариоты — организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы. К ним относятся все организмы, кроме бактерий и сине-зеленых водорослей. Эукариотам свойствен митоз и мейоз.

Ядро клеточное — важнейшая часть клетки, центр управления всеми процессами ее жизнедеятельности. В ядре сосредоточены материальные носители наследственности организма — хромосомы.

Яйцеклетка (яйцо) — женская половая клетка.

X-хромосома — парная половая хромосома в клетках особей гомогаметного пола (XX).

Y-хромосома — непарная половая хромосома в клетках особей гетерогаметного пола (XY).

**Тестовые вопросы по дисциплине:
«Биология индивидуального развития»**

1. Процесс количественных и качественных изменений живой материи, совершающихся стадийно в результате постоянного обмена веществ между организмом и окружающей его средой

- A. амплификация
- B. феногенетика
- C. онтогенез
- D. преобразование
- E. жизнедеятельность

2. Главная задача биологии индивидуального развития животных

- A. раскрытие закономерностей онтогенеза
- B. раскрытие закономерностей амплификации
- C. раскрытие преформационной теории
- D. изучение регенерации
- E. изучение биологии клетки

3. Продолжительность онтогенеза у животных и птиц /от - до/:

- A. рождение-смерть
- B. рождение-старение
- C. оплодотворение-рождение
- D. оплодотворение-смерть
- E. оплодотворение-старение

4. Онтогенез при половом размножении начинается от

- A. рождения
- B. оплодотворения
- C. части материнской особи
- D. деления
- E. неоплодотворенного яйца

5. Онтогенез при вегетативном размножении начинается от

- A. рождения
- B. оплодотворения
- C. части материнской особи
- D. деления
- E. неоплодотворенного яйца

6. Онтогенез при партеногенезе начинается от

- A. рождения
- B. оплодотворения
- C. части материнской особи
- D. деления
- E. неоплодотворенного яйца

7. Онтогенез при размножении делением продолжается /от - до/:

- A. рождения-смерти
- B. оплодотворения-рождения
- C. деления-деления
- D. деления-смерти
- E. оплодотворения-смерти

8. Процесс качественного изменения и движения живой материи, в результате которого происходит становление организма со всеми его формами и функциями на базе генотипа в конкретных условиях среды

- A. онтогенез
- B. развитие
- C. дифференциация
- D. рост
- E. регенерация

9. Процесс изменения объемных, весовых и линейных характеристик организма во времени

- A. онтогенез
- B. развитие
- C. дифференциация
- D. рост
- E. регенерация

10. Процесс восстановления организмом утраченных или поврежденных органов и тканей

- A. онтогенез
- B. развитие
- C. дифференциация
- D. рост
- E. регенерация

11. Развитие в организме функционально разнокачественных структур

- A. онтогенез
- B. развитие
- C. дифференциация
- D. рост
- E. регенерация

12. Процесс возникновения биохимических, функциональных и морфологических различий в организме

- A. онтогенез
- B. развитие
- C. дифференциация
- D. рост
- E. регенерация

13. Индивидуальное развитие животного обеспечивается взаимодействием следующих процессов

- A. дифференциация, регенерация

- В. дегенерация, регенерация
- С. дифференциация, рост
- Д. дегенерация, дифференциация
- Е. рост, регенерация

14. Свойства развития:

- А. рост, регенерация
- В. дегенерация, дифференциация
- С. деление, оплодотворение
- Д. регенерация, дегенерация
- Е. дифференциация, рост

15. Свойство развития живого организма, для которого характерно процессы расчленения или расслоения целого на части

- А. онтогенез
- В. развитие
- С. дифференциация
- Д. рост
- Е. регенерация

16. Свойство развития живого организма, для которого характерно процессы размножения клеток путем деления

- А. онтогенез
- В. развитие
- С. дифференциация
- Д. рост
- Е. регенерация

17. Морфологическая дифференциация клеток отражается на формировании тканей и органов, имеющих различия по

- А. ферментативному составу
- В. выполняемой функции

- C. гистологии
- D. составу
- E. росту

18. Физиологическая дифференциация клеток отражается на формировании

- A. ферментативному составу
- B. выполняемой функции
- C. гистологии
- D. составу
- E. росту

19. Химическая дифференциация клеток отражается на формировании

- A. ферментативному составу
- B. выполняемой функции
- C. гистологии
- D. составу
- E. росту

20. О степени дифференциации различных систем и органов животных можно судить по их

- A. структуре
- B. особенностям
- C. обмену
- D. характеристикам
- E. функциям

21. Дифференцировка, основанная на различиях в наборе белков, которые определяют остальные различия между клетками

- A. функциональная
- B. физиологическая
- C. морфологическая
- D. клеточная
- E. гистологическая

22. Рост непосредственно зависит от

- A. функции
- B. обмена веществ
- C. морфологии
- D. структуры органов и тканей
- E. объемных и весовых характеристик

23. В основе роста лежат следующие процессы

- A. дегенерация, регенерация, дифференциация
- B. дифференциация, регенерация
- C. дифференциация, развитие
- D. регенерация, рост, дифференциация
- E. деление, увеличение веса и межклеточных образований

24. Регенерация более присуща

- A. позвоночным животным
- B. растениям, беспозвоночным животным
- C. птицам, животным
- D. млекопитающим
- E. насекомым, млекопитающим

25. Регенерация может быть

- A. репаративной, физиологической
- B. простым, сложным
- C. кумулятивной, физиологической
- D. патологической, непатологической
- E. инфицированной, неинфицированной

26. Регенерация, когда восстанавливается утраченный орган или ткань

- A. репликативная
- B. физиологическая

- С.кумулятивная
- D. сепаративная
- E. репаративная

27.Регенерация, когда регенерационный процесс происходит при нормальной жизнедеятельности организма

- A. репликативная
- B. физиологическая
- C. кумулятивная
- D. сепаративная
- E. репаративная

28.Фенотипические отличия разных клеток возникают как результат

- A. дифференциального функционирования генов
- B. структурных изменений генов
- C. физиологической потребности
- D. функциональных особенностей
- E. морфологического изменения генов

29.Основа клеточной дифференцировки

- A. дифференциального функционирования генов
- B. структурных изменений генов
- C. физиологической потребности
- D. функциональных особенностей
- E. морфологического изменения генов

30.Рост происходит путем

- A. размножения и интеграции клеток
- B. деления и размножения клеток
- C. мейоза
- D. ауксетичного размножения и интеграции клеток
- E. увеличения размеров клеток, деления клеток

1. Если рост происходит путем увеличения размеров клеток, то такой тип роста называется

- A. мейозным
- B. ауксетичным
- C. репликационным
- D. пролиферационным
- E. тотипотентным

32. Если рост происходит путем клеточного размножения, то такой тип роста называется

- A. мейозным
- B. ауксетичным
- C. репликационным
- D. пролиферационным
- E. тотипотентным

33. Формы пролиферационного роста

- A. соматический, половой
- B. структурный, ядерный
- C. мультипликативный, аккреционный
- D. фолликулярный, лютеальныи
- E. акцепторный, гормоноподобный

34. Если рост характеризуется тем, что обе клетки, возникшие от деления некоторой родоначальной клетки, снова вступают в деление

- A. структурный
- B. акцепторный
- C. аккреционный
- D. мультипликативный
- E. фолликулярный

35. Если рост характеризуется тем, что после каждого последующего деления лишь одна из клеток снова делится, тогда как другая деление прекращает

- A. структурный
- B. акцепторный
- C. аккреционный
- D. мультипликативный
- E. фолликулярный

36. Методы изучения развития животных

- A. рост, дифференциация организма
- B. темп роста, скорость роста
- C. функция органов и тканей
- D. дифференциация, функция органов
- E. темп роста, функция органов

37. При изучении и учета роста животного определяют рост

- A. весовой, линейный, объемный
- B. общий, клеточный
- C. тканевой, клеточный, всего организма
- D. ранний, поздний
- E. ранний, линейный

38. Весовой рост животных учитывают на основе

- A. учета
- B. промеров, индексов
- C. измерения
- D. интеграции
- E. взвешивания

39. Линейный рост животных учитывают на основе

- A. учета

- В. промеров, индексов
- С. измерения
- Д. интеграции
- Е. взвешивания

40. Объемный рост животных учитывают на основе

- А. учета
- В. промеров, индексов
- С. измерения
- Д. интеграции
- Е. взвешивания

Адылканова Шолпан Рахимбековна

Биология индивидуального развития

Редактор М.Бексултан

Корректор К.Сагитов

Подписано в печать 9.04.2010, формат 60x84 1/16

Объем 7,0 п.л. заказ 500. Тираж 100г Алматы «Теларна» ул Джургенова 4