

ПЕРМСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
НАЦИОНАЛЬНЫЙ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

В. В. Жук

**БИОЛОГИЯ  
РАЗМНОЖЕНИЯ  
И РАЗВИТИЯ**

Часть 1



Пермь 2020

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

В. В. Жук

# БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Часть 1

*Допущено методическим советом  
Пермского государственного национального  
исследовательского университета в качестве  
учебного пособия для студентов, обучающихся  
по направлению подготовки бакалавров  
«Биология»*



Пермь 2019

УДК 582.28: 502.211(075.8)  
ББК 28.591: 20.18я73  
Ж85

**Жук В. В.**

Ж85 Биология размножения и развития [Электронный ресурс] : учебное пособие : в 2 ч. / В. В. Жук ; Пермский государственный национальный исследовательский университет. – Электронные данные – Пермь, 2019. – Ч. 1. – 6,07 Мб; 232 с. – Режим доступа: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/uchebnie-posobiya/zhuk-biologiya-razmnozheniya-i-razvitiya-ch1.pdf>. – Загл. с экрана.

ISBN 978-5-7944-3380-7

ISBN 978-5-7944-3381-4 (ч. 1)

В пособии рассмотрена история эмбриологии. Изложены основные представления о феноменах, связанных с воспроизводством организмов, подходы к их анализу. Приводятся очерки процессов воспроизводства организмов основных систематических групп. Описываются процессы гаметогенеза и оплодотворения многоклеточных животных.

Учебное пособие предназначено студентам биологического факультета при изучении ими учебной дисциплины «Биология размножения и развития».

Ил. 111. Библиогр. 27 назв.

**УДК 582.28: 502.211(075.8)**  
**ББК 28.591: 20.18я73**

*Издается по решению ученого совета биологического факультета  
Пермского государственного национального исследовательского университета*

*Рецензенты:* кафедра биологии и географии ПГГПУ (зав. кафедрой, канд. биол. наук, доцент **А. Е. Селиванов**);

ведущий научный сотрудник Института экологии и генетики микроорганизмов – филиала ФГБУН Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН, д-р биол. наук, профессор **М. С. Куюкина**

ISBN 978-5-7944-3380-7  
ISBN 978-5-7944-3381-4 (ч. 1)

© Жук В. В., 2019  
© ПГНИУ, 2019

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Несмотря на то, что в настоящее время по учебной дисциплине, официально именуемой «Биология размножения и развития», существует целый ряд учебных пособий, тем не менее, изучение её в классических университетах вызывает у студентов некоторые затруднения.

Традиционно в рамках этого предмета рассматривают воспроизводство в основном многоклеточных животных. Однако обучение на биологическом факультете предполагает понимание общих принципов организации живого *во всём его многообразии*. К этому обязывает и официальное название рассматриваемой учебной дисциплины – «Биология размножения и развития», т. е. изучение биологического размножения и развития вообще, в целом. А такой *общебиологический* подход, к сожалению, представлен небольшим количеством учебной литературы, чем и вызвано написание настоящего пособия.

Кроме того, оно адаптировано к биологическому обучению в конкретном учебном заведении.

Формирование структуры и содержания подобного учебного пособия связано с некоторыми трудностями. Во-первых, следует иметь в виду, что оно не должно радикально отличаться от уже имеющихся, среди которых немало хороших, – дабы не осложнять студентам изучение данного предмета и, соответственно, сдачу экзамена (зачёта). По той же причине в процессе привлечения материалов из иных, смежных дисциплин (микробиологии, ботаники, микологии, зоологии, генетики, цитологии, гистологии и т. д.) использовались современные учебные пособия и иные апробированные издания, рекомендованные студентам. При этом известные затруднения вызывает различие одних и тех же терминов и понятий (да и фактов), встречающихся в разных учебниках.

Некоторой нетрадиционной особенностью настоящего учебного пособия является то, что автор в рамках одной учебной дисциплины рискнул разделить материал на две части, которые и названы соответственно «Биология размножения» и «Биология развития», но исходя не из технических, а из принципиальных соображений.

Вместе с тем, поскольку в рамках хотя бы одной дисциплины (мы уж не говорим – в науке в целом) необходимо понятийное единство, в первой части изложен ряд базовых понятий, на основе которых строится изложение обеих частей, несмотря на то, что рассматриваемые конкретные явления представлены в разных частях.

Для облегчения усвоения материала и контроля за процессом обучения возникает невольное желание выделить и изложить лишь наиболее часто встречающееся, легко объясняемое, хорошо понятное. Нам кажется, что лишь возможность охватить то или иное явление во всём многообразии его проявлений позволит проникнуть в его биологическую суть. А суть эта –

*целесообразность* всех биологических феноменов и процессов. И зачастую именно варианты редкие, не вписывающиеся в уже известные понятия, труднообъяснимые, кажущиеся нетипичными и позволяют приблизиться к пониманию основ жизни.

Такой подход в какой-то мере, вероятно, выходит за рамки образовательных стандартов. Но, кроме решения утилитарных задач обучения, учебник часто является для студента первой системной встречей с той или иной наукой и даже неким справочным пособием. Поэтому эти аспекты автор также постарался учесть.

Поскольку настоящее учебное пособие предназначено для конкретного учебного заведения, то ведущий занятия преподаватель всегда может адресовать студента для изучения тех или иных вопросов к соответствующим разделам книги.

При этом следует иметь в виду, что материал пособия не является исчерпывающим и не дублирует содержание аудиторных занятий, но лишь помогает в самостоятельной работе в ходе изучения данной дисциплины.

Автор выражает глубокую признательность И. А. Бабушкину, М. А. Бакланову, С. В. Власову, А. И. Внутских, А. А. Елькину, С.Л. Есюнину, Е. Г. Ефимик, И. Ю. Злыгостеву, Т. С. Крайневой, А. Б. Крашенинникову, М. Я. Лямину, Л. В. Новосёловой, Л. Г. Переведенцевой, Л. Г. Писорогло, Б. Л. Смородину, В. Ю. Ушакову, Г. Ш. Фарзалиевой за полезные советы и помощь в работе.

# 1. ВВЕДЕНИЕ

*«...легче понять образование всех небесных тел и причину их движений, короче говоря, происхождение всего современного устройства мироздания, чем точно объяснить ... возникновение одной только былинки или гусеницы».*

И. Кант

Традиционно раздел биологии, которому посвящено данное учебное пособие, называют эмбриологией. И ряд существующих в настоящее время базовых учебников по этой учебной дисциплине так и называется.

Слово «эмбриология» происходит от слова «эмбрион», а оно, в свою очередь, – от греческих слов ἔμ βρυο – «в оболочках». При этом имеются в виду стадии развития организма, протекающие *до прямого контакта с внешней средой*, – то, что называется *зародышем* или *эмбрионом* (т. е. те стадии развития до выхода организма из яйцевых оболочек или родительского организма). Таким образом, изначально это наука о зародышах.

В настоящее время предмет рассматриваемой в данном учебном пособии научной (учебной) дисциплины гораздо шире и универсальнее.

Область её компетенции – весь комплекс явлений, благодаря которым происходит возникновение нового организма. И явления эти, как и сами организмы, весьма многообразны. Поэтому естественно стремление обозначить предмет этой науки одним или хотя бы небольшим числом терминов. Так, в её названиях фигурируют термины «эмбриология», «онтогенез», «онтогенетика», «воспроизводство», «размножение» и др.

Однако достаточно давно в нашей стране этот предмет официально называется «Биология размножения и развития». Конечно, не слово, вынесенное в качестве названия, обуславливает его содержание – смысл любого термина определяется некой общей договорённостью тех, кто этим понятием пользуется. Но, тем не менее, в данном случае это не название художественного произведения, а фиксация круга рассматриваемых в той или иной дисциплине феноменов. И потому желательно первоначально более-менее точно определиться с используемыми понятиями.

В настоящем учебном пособии в тексте обычно используется термин «эмбриология» как приоритетный. Тем более что он наиболее употребителен и в названиях иных, уже авторитетных учебников, ставших классическими, к которым адресуется автор данного издания.

## 1.1. ИСТОРИЯ ЭМБРИОЛОГИИ

### 1.1.1. АНТИЧНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

В основе любых научных представлений, в том числе и эмбриологических, всегда лежат каждодневные эмпирические наблюдения многочисленных неизвестных талантливых людей за окружающей природой и самими собой.

В донаучный период эти наблюдения легли в основу мировоззрения, определили ряд традиций, породили много легенд и мифов. Некоторые достоверные сведения о размножении и развитии наиболее знакомых человеку организмов были накоплены еще в древние времена в Китае, Индии, Египте, Двуречье. Технология искусственной инкубации птичьих яиц существовала уже во втором тысячелетии до новой эры.

Но только в Древней Греции около VI в. до н. э. были заложены теоретико-философские основы естественных наук.

Учение о развитии природы и организмов занимало одно из главных мест в творениях первых греческих философов – Фалеса, Гераклита, Эмпедокла, Анаксагора (VI–V вв. до н. э.).

В античный период формируется одно из первых выстроенных представлений о развитии – так называемый *пангенез*. Его философское обоснование дали Левкипп, Демокрит, Эпикур в рамках так называемого атомизма. Согласно этим представлениям, любые окружающие нас тела состоят из вечных и неизменных атомов (как известно, сам термин означает «неделимый», так как атомы действительно считались последними, далее неделимыми структурными единицами окружающего). В живых телах они (атомы) являются носителями жизненных функций. Причиной всех изменений – и развития организмов в том числе – является соединение и разъединение таких атомов. Следовательно, в природе ничего не может возникнуть заново, а лишь происходит перекомбинация существующего.

Первые отчетливые знания в области эмбриологии принято связывать с именем Гиппократ (около 460–370 до н. э.), о личности которого мы не знаем почти ничего достоверного. Помимо многочисленных данных о размножении и развитии организмов, в приписываемых ему трудах содержатся высказывания, которые могут считаться первой научной теорией формообразования.

Гиппократ предполагал, что зародыш строится под действием «внутреннего огня». Части, более податливые этому огню, выгорают, и на их месте образуются полости. Другие части под его воздействием лишь ссыхаются и уплотняются, и из них получают стенки полостей. Конечно, в данном случае не имеется в виду огонь как конкретное физическое явление, а как одна из так называемых стихий или элементов (лат. *elementa* – «первовещество»; от др.-греч. στοιχος – «члены ряда», т. е. первоначально «буквы алфавита») в античной и средневековой натурфилософии. Огонь – как одно из состояний единой первоматерии наряду с воздухом, землёй и водой.

Саму природу развития организма Гиппократ понимал следующим образом: «Все части (организма) образуются в одно и то же время. Все части отделяются друг от друга одновременно и таким же образом растут».

Эти воззрения интересны в двух отношениях. Во-первых, пользуясь сегодняшней терминологией, мы должны назвать их строго механистичными: по мнению Гиппократа, органическое развитие вполне объяснимо обычными «неорганическими» причинами.

Во-вторых, Гиппократ, по сути, сформулировал один из важнейших подходов в понимании феномена развития организма. Поскольку в данном случае подразумевается, что все формы (структуры) существуют ещё до начала развития, они предопределены, то такой подход получил название «преформизм» (от лат. *praeformo* – заранее образую, преобразую). Эта идея на протяжении истории естествознания вплоть до сегодняшнего времени существует в разных формах, о чём в дальнейшем будет говориться неоднократно.

Характерные черты преформационных концепций следующие:

а) признание изначальных различий между частями зародыша (у Гиппократа – различия в «податливости» огню) и

б) мнение, что «отделение частей» (дифференцировка) происходит в некоторый начальный момент развития, а дальше идет лишь рост.

В более современном и универсальном виде принцип преформизма можно сформулировать следующим образом:

*«Все части организма существуют с самого начала; развитие представляет собой главным образом превращение скрытых различий в явные без увеличения сложности организма и без возникновения новых свойств».*

Более поздними и существенно иными были взгляды одного из величайших мыслителей – Аристотеля Стагирита (384–322 до н. э.). Эмбриологические сведения и его воззрения на развитие подробно изложены в ряде его сочинений, и прежде всего в труде «О возникновении животных». Аристотель знал о развитии куриного зародыша уже почти всё, что можно было увидеть невооруженным глазом. Располагал он и немалыми сведениями по анатомии и физиологии многих организмов. Но огромное влияние Аристотеля на последующее развитие науки более всего оказали его теоретико-философские представления.

Философия Аристотеля в целом по своему существу была, если можно так сказать, «био-» и даже «эмбриоцентричной», поскольку именно явления целесообразного функционирования и развития организмов Аристотель положил в основу *всего своего мировоззрения*. Отметим основные идеи его философии в связи с рассматриваемым предметом.

Впервые эксплицированное именно им понятие природы («фюзис») Аристотель отождествлял со способностью «естественных тел» к самодвижению, самоизменению. По этому поводу он писал: «Все сущие естественно, очевидно, имеют в самих себе начало движения и покоя, будь то в отношении места, или увеличения и уменьшения, или качественного



изменения... ибо фюзис – это начало и причина движения и покоя для того, чему она присуща первично, самому по себе, а не по совпадению».

Возникшее позже, в начале Нового времени (XVI–XVII вв.), механистическое естествознание полностью отвергло такое понимание природы, провозгласив инертность тел самих по себе и необходимость *внешних* импульсов для их движения. Однако в современной нам науке изложенные здесь подходы Аристотеля вновь стали актуальными.

Одно из центральных мест в философии Аристотеля также занимает понятие формы: «фюзис – это форма, то есть активное начало, обладающее энергией... – способностью формировать пассивную материю».

Вид движения, позже названный механическим (изменение положения тела в пространстве) и принимавшийся физикой Нового времени как единственно существующий, к которому должны быть сведены все остальные, рассматривался Аристотелем лишь как один из несводимых друг к другу видов движения. Философ различал ряд независимых видов движения: возникновение и уничтожение, рост и уменьшение, а также качественные изменения.

Другой центральный и биоцентричный принцип философии Аристотеля – признание глубоких *качественных* различий между природными телами. Он различал в природе несколько качественно различных, несводимых друг к другу *видов* причин:

- материальную (неоформленный материал, из которого создаётся тело);
- действующую причину (начальный толчок);
- формальную (придаёт телу его специфическую форму);
- целевую (финальную) причину – объясняющую, для чего создано данное тело и какова его функция.

По этому поводу Аристотель писал: «Древние натурфилософы не видели, что причин много. Они видели только материальную и действующую причину и даже не умели различать их и вовсе не стремились исследовать *форму* и *конечную* причину. Что они (действующие причины) необходимы, это верно, но все, же они существуют для определенной цели и ради наиболее совершенного, что есть в данном случае...»

Аристотель тесно связывал понятие «цели» с конечной формой, которой достигает организм; он уподоблял её образу готового изделия в представлении мастера: «...Тёплое и холодное делает железо твёрдым и мягким, а меч делает движение инструментов, заключающее в себе правило искусства...»

Возражая Гиппократу, Аристотель считал, что органы возникают *не все сразу*, а *постепенно*, один вслед за другим из бесструктурной вначале массы. Такое представление сделало Аристотеля основателем *эпигенеза* – противоположного преформизму учения о постепенном развитии, связанном с усложнением организации (др.-греч. ἐπι- – приставка, обозначающая пребывание на чём-либо или помещение на что-либо+ γένεσις, *genesis* – «зарождение»).

Предвосхищая науку наших дней, Аристотель ставил даже вопрос о влиянии более *ранних* зачатков на более *поздние*. Он писал: «Так как одна часть возникает раньше, другая – позже, то возникает вопрос: не образует ли одна из

них другую и не существует ли она благодаря непосредственному следованию за другой, или одна просто возникает после другой». Тем самым он сформулировал ещё одну проблему, по-разному решаемую до настоящего времени.

Сам же он в этом вопросе склонялся к отрицательному ответу. По его мнению, между рядом расположенными органами (например, сердцем и зачатком крыла цыплёнка) так мало общего, что один из них никак не может определять развитие другого. В такой аргументации снова сквозит приверженность Аристотеля к «финальным причинам», в которых должна заключаться ясная «цель», ясный образ возникающего органа.

Философское учение Аристотеля оказало огромное влияние на весь последующий ход развития естествознания, причём отношение к нему в разные исторические эпохи было резко различным. Если в Средние века его философия была догматизирована и легла в основу схоластических учений, то в начале Нового времени при формировании механистического мировоззрения она была решительно отвергнута, как казалось, навсегда и полностью.

Однако в биологии взгляды Аристотеля, в первую очередь его учение о причинности и, особенно, о важности целевых причин, никогда полностью не забывались, а некоторые крупнейшие ученые, например, выдающийся зоолог и палеонтолог Ж. Кювье (1769–1832), ценили их особенно высоко.

В наше время структурно системных научных подходов интерес к философии Аристотеля снова возрос.

### 1.1.2. МАКРОИКОНОГРАФИЯ XVI ВЕКА

В последующее тысячелетие мировоззренческой доктриной в Европе стало христианство в его ортодоксальной форме, которая в процессе познания не требовала новых объективных фактов. Отцы церкви старались обосновать свои психологические воззрения физиологией древних и мало что могли сказать о развитии зародыша. Интерес к этому вопросу, как и можно было ожидать, носил теологический характер.

Пожалуй, наибольшего своего упадка эмбриология достигает в XI–XIII вв. Интеллектуальное знание того времени представляет собой смесь теологических, мистических, научных и философских размышлений. Хотя при этом естественнонаучной основой для них служил прежде всего аристотелизм. Эмбриологические теории Аристотеля в том числе воспроизвёл Фома Аквинский – основоположник неотолизма (учения, ставшего нормой католической теологии), в частности, в книге «О размножении человека в отношении его тела».

Вновь интерес к научному факту как таковому возрождается в XVI в. В этот период работают крупнейшие эмбриологи-макроиконографы: У. Альдрованди (1522–1605), Г. Фаллопий (1523–1562), В. Койтер (1534–1576), Дж. Фабриций (1537–1619) и др. Благодаря их тщательному труду были осуществлены детальные описания строения человеческого тела, организмов ряда животных и их развития.

С начала XVII в. на смену натурфилософии пришёл эмпирический метод, обоснованный англичанином Ф.Бэконом (1561–1626). Наука предпочла дедукции чувственное восприятие и индуктивное умозаключение. Началась «охота за фактами».

### 1.1.3. ЭМБРИОЛОГИЯ НОВОГО ВРЕМЕНИ

Современные научные представления берут своё начало именно в этом времени. Технический прогресс этого периода, помимо прочего, привёл к созданию микроскопа.

Считается, что двухлинзовый микроскоп изобрели не позднее 1590 г. в Голландии братья И. и З. Янсены. По другим источникам, это произошло в 20-е гг. XVI в., и приоритет принадлежит голландцу К. Дреббелю (1572–1633) или итальянцу Г. Галилею (1564–1642). Но сначала этот инструмент не считали научным прибором, а видели в нём больше игрушку для богатых людей.

Впоследствии в естествознании этот прибор сыграл революционную роль. К этому времени, по сути, окружающий мир был более или менее известен. Однако первый же микроскоп, несмотря на свою простоту, открыл исследователям мир новый, непознанный. Тем самым он в огромной степени способствовал накоплению фактического материала в разных областях биологии, в том числе и касающихся развития организмов. Натуралисты того времени начали исследовать, часто в беспорядке, множество невидимых ранее объектов и процессов микромира. Из числа первых микроскопистов особенно существенный вклад в эмбриологию внесли голландцы А. Левенгук (1632–1723), Я. Свамердам (1637–1680) и итальянец М. Мальпиги (1628–1694). В частности, одним из важнейших открытий в эмбриологии стало обнаружение Левенгуком сперматозоидов в 1677 г.; он же описал партеногенез у тлей. Я. Свамердаму принадлежат первые исследования по метаморфозу насекомых; М. Мальпиги – по многим вопросам микроскопической анатомии, а также развитию органов зародыша курицы.

Быстрое накопление фактических данных оживило и развитие теоретических аспектов эмбриологии – появилось стремление к осмыслению полученных данных.

С этого времени в течение 200 лет теоретическая работа в эмбриологии в значительной мере сводилась к борьбе двух возникших ещё в античные времена течений – *преформизма* и *эпигенеза*. По мере совершенствования микроскопической техники в ходе исследования эмбрионов неведомые ранее структуры обнаруживались на всё более ранних этапах развития. Это создавало мнение о том, что причиной представления об отсутствии до начала развития эмбриона каких-либо структур является не реальное их отсутствие, а лишь несовершенство микроскопической техники.

Кроме того, необходимо учитывать общий научный и культурный контекст этого периода (впрочем, как и любого другого). В XVI–XVII вв. произошла одна из важнейших научных революций, приведшая к формированию *механистического* естествознания. Основные его принципы, сформулированные Галилеем, Ньютоном и другими, следующие:

- однородность (изотропность) пространства;
- полная обратимость всех природных процессов и их подчинение законам сохранения некоторых величин (энергии, импульса);
- мгновенная передача действия на расстояние (дальнодействие).

Такой механический мир состоял исключительно из материальных частиц и траекторий их движения, причём последние всецело определялись начальными импульсами. Более глубокие качественные различия между природными телами отрицались. Считалось, что к подобной картине должны быть сведены все природные процессы.

Действительно, с позиции механики обратимых процессов, в природе не может возникать ничего поистине нового, что не содержалось уже (пусть в ином виде) в прошлом и настоящем. С этой точки зрения естественно возникло и укрепилось убеждение, что новообразование – это лишь кажущееся. На самом деле зачатки всех частей и органов взрослого организма присутствуют в зародышах с начала их развития, обладая разве что очень малыми размерами. При такой убеждённости некоторым наблюдателям даже казалось, что они видят эти зачатки в сперматозоидах (рис. 1). Сторонников таких взглядов называли преформистами-анималькулистами (*animalculum* (лат.) – сперматозоид). Другая логичная в такой ситуации точка зрения – что зародыши находятся в яйцеклетках; соответственно, её сторонники назывались преформистами-овистами (*ovo* – яйцо). (Справедливости ради надо сказать, что позднее некоторые историки естествознания высказывали мнение, что фантастические изображения были, так сказать, не «протокольными», а чисто символическими, но это существенно не меняло дело.)



Рис. 1. Изображение сперматозоида человека анималькулистами (по: Нидхэм, 1947)

Таким образом, преформистские взгляды являются ярким проявлением *механистического* мировоззрения. Ярким преформистом, в частности, был один из основоположников этого мировоззрения, крупнейший естествоиспытатель XVII в. Г. Лейбниц (1646–1716). Будучи прежде всего математиком и физиком, он довёл логику преформизма до логического конца и сделал довольно естественный вывод, что в яйцеклетке или в сперматозоиде должны быть заложены все зачатки не только данного, но и всех последующих поколений. Так родилась «гипотеза вложения», согласно которой тела потомков действительно вложены друг в друга, как русские матрёшки. Некоторые только что открытые явления, например, личиночное размножение у тлей (в теле личинки обнаружили зародышей следующего поколения), рассматривались как прямое

подтверждение гипотезы. Наконец, тем самым решалась так называемая проблема первородного греха: он объясним, ибо всё человечество было заключено в чреслах Адама и Евы. Когда иссякнет запас яиц, человеческий род прекратит своё существование. Предпринимались даже попытки вычислить, сколько поколений заключено в яичниках Евы.

Таким образом, преформизм XVII в. – учение, возникшее благодаря экстраполяции микроскопических данных, базирующееся на позициях механицизма и утверждающее, что все детали строения будущего организма предшествуют и предопределены с самого начала развития в том же пространственном порядке, в каком они расположены у взрослого животного.

Противников преформизма, отрицавших изначальное предопределение, в XVII в. было немного. К ним нередко причисляют великого английского физиолога У. Гарвея (1578–1657) (кстати, автора термина «эпигенез»). Однако Гарвей занимал в споре преформистов и эпигенетиков скорее промежуточную позицию. Фронтиспис его книги по эмбриологии был украшен фигурой Зевса и снабжён знаменитой надписью «*Ex ovo omnia*» («*Всё из яйца*»), которая в те времена звучала преформистски (знаменитая по настоящему время формула «*Omnis vivum ex ovo*» – «*Всё живое из яйца*» – была сформулирована позднее).

Но наряду с этим Гарвей допускал и самозарождение низших организмов. Ему принадлежит и замечательное по прозорливости высказывание: «Ни одна часть будущего плода не существует в яйце актуально (т. е. материально), но все части находятся в нём потенциально». Этим он хотел, по-видимому, сказать следующее: ни одна часть не существует в яйце в том же виде, в каком у взрослого, но в яйце заложены предпосылки к развитию всех частей. В таком случае точка зрения Гарвея полностью соответствует взглядам современной науки. В те времена, однако, на дальнейшее развитие событий она никак не повлияла.

Первая половина XVIII в. принесла ряд новых фактов, истолкованных также в преформационном духе. Крупным наблюдателем и теоретиком того времени был Ш. Бонне (1720–1793), убеждённый преформист. Его уверенность в правоте преформизма была столь велика, что даже открытые его двоюродным братом А. Трабле (1710–1784) поразительные способности гидры к регенерации и почкованию объяснялись как результат наличия рассеянных по всему телу этого животного дремлющих «яиц».

Итальянский натуралист Л. Спалланцани (1729–1799) первым описал развитие яйца лягушки, впоследствии ставшей в эмбриологии модельным объектом. Он также истолковал свои данные преформистски, полагая, что под оболочкой ещё неоплодотворённого яйца уже скрывается готовый зародыш. Спалланцани допускал, впрочем, неравномерный рост различных частей тела, который может привести к сильным отличиям формы взрослого организма от формы зародыша. Однако все части зародыша предсуществуют, по его мнению, с самого начала.

Отдельные сторонники более эпигенетических подходов (например, французский натуралист Ж. Бюффон (1707–1788)) не могли, как и раньше,

противопоставить преформизму ничего, кроме общих натурфилософских рассуждений.

Полемика преформистов с эпигенетиками была теснейшим образом связана с проблемой самопроизвольного зарождения. Потому что, как бы ни обстояло дело у высших животных, но если действительно верно, что живое может возникать *de novo* (т. е. заново, например, из слизи, ила или мясного настоя), то части их должны быть произведены путём эпигенеза, а не каким-либо иным.

Решительный поворот в эмбриологии осуществил безвестный тогда молодой доктор университета в Галле (Германия), а позже – петербургский академик Каспар Фридрих Вольф (1734–1794). В 1759 г. Вольф защитил диссертацию под названием «Теория зарождения». Задачи, которые он ставил перед собой, были грандиозны и значительно превышали возможности его времени. Он пытался создать «рациональную анатомию», которая бы не только описывала структуры организма, но и указывала причины их возникновения. Как мы позже увидим, должно было пройти более ста лет, прежде чем эмбриология приступила, в рамках так называемой «механики развития», к осуществлению этой программы. Главная заслуга К. Вольфа состоит в установлении и правильном истолковании некоторых простых и фундаментальных фактов развития зародыша цыплёнка – классического объекта эмбриологии, так как технология куриных яиц, как уже отмечалось, была разработана ещё до новой эры.

Ярко выраженным оппонентом К. Вольфа был авторитетнейший учёный своего времени «отец физиологии» А. фон Галлер (1708–1777). Согласно его широко распространённым представлениям, трубчатые и мешкоподобные органы зародыша (например, кишечник) с самого начала развития имеют законченную форму, но это трудно заметить из-за тонкости и плотности слипания их стенок. Позже происходит простое раздувание этих зачатков.

Вольф же обнаружил совершенно иное, чему посвятил отдельную работу: кишечник, а также зачаток нервной системы сначала представляют собой *пласты*, которые лишь позже *скручиваются* в трубки. Иными словами, в процессе развития *образуются новые формы*. По сути дела, Вольф открыл явления формообразования и тем самым дал неопровержимый аргумент в пользу эпигенеза. Судьба этих, казалось бы, столь ясных работ была трудной. Под давлением господствующих авторитетов выводы Вольфа отвергались, его работы были на некоторое время забыты.

Следует отметить, что еще при жизни Вольфа с весьма остроумными доводами в пользу эпигенеза выступил немецкий профессор Блюменбах (1752–1840). Он впервые указал на несовместимость с преформизмом всевозможных уродств, регенерации гидры из любого, произвольно выбранного участка тела и вообще сам феномен регенерации. О большой его наблюдательности и прозорливости говорит обнаружение регуляций формы, не связанных с ростом. Так, при разрезе гидры вдоль она восстанавливает свою форму простым смыканием стенок, тогда как, по убеждениям преформистов, подобный процесс должен быть обязательно связан с ростом. Мы видим, что для Блюменбаха, как

и для Вольфа, одним из основных аргументов против преформизма было обнаружение «чистого», не связанного с ростом формообразования. Но, несмотря на эти догадки, уровень развития естественных наук не позволял ещё эпигенезу встать на прочную основу.

Борьба вокруг идеи преформации в биологии была, в сущности, повторением полемики между рационалистами и эмпириками в философии.

Рационалисты того времени считали, что «человеку присуще известные принципы истолкования, являющиеся не простыми обобщениями опыта, но такими, которые могут быть использованы как большая предпосылка в рассуждениях о природе». Если наблюдения не отвечали предположениям, их отвергали как иллюзорные.

Эмпирики, с другой стороны, считали, что нет знания, оторванного от наблюдения, и что рационалистические принципы, поскольку они вообще допустимы, представляют собой обобщение опыта.

Очевидно, что все сторонники преформации были рационалистами. Они считали, что разум определяет конечный итог независимо от результатов наблюдения. «Интересно, – говорит один из современников, – что сторонники преформации не понимают того, что если решение спорного вопроса предопределено заранее, всякое последующее обсуждение бесцельно».

Завоёвывая всё более прочные позиции в науке, эмпиризм даёт огромный фактический материал. Для овладения этим массивом знаний в XVII в. больших успехов достигла биологическая систематика. К. Линнеем (1707–1778) создаётся единая система классификации растительного и животного мира. Стремление объяснить это многообразие вызывает к жизни одну из первых выстроенных теорий эволюции Ж.-Б. Ламарка (1744–1829). Требуется своей систематизации и обильный анатомический материал.

Обобщения этого периода по большей части связаны с понятиями идеальных «планов строения», «архетипов», к которым тяготеют реальные формы (подробнее см. во второй части учебного пособия). Примером может служить «теория типов» французского зоолога и первого палеонтолога Ж. Кювье.

Согласно его концепции, весь животный мир состоит из четырёх не связанных между собой типов – позвоночных, членистых, мягкотелых и лучистых, каждый из которых обладает своим *архетипом*, как бы центральной «идеей». Строение некоторой реальной формы считалось понятным, если выяснились её связи с одним из архетипов. Так в систематике возник и распространялся затем в другие области биологии *сравнительный* принцип объяснения, по существу отличающийся от *каузально-механистического*, прочно утвердившегося к тому времени в науках о неживой природе.

Эти тенденции систематики и сравнительной анатомии оказали большое влияние на эмбриологию. Популярной стала идея сравнения последовательных стадий развития высшего животного с «лестницей существ», т.е. с рядом взрослых форм, расположенных в порядке совершенствования их организации. Такие ряды строил, в частности, И.Ф. Меккель (1781–1833), один из основателей сравнительной эмбриологии позвоночных.

Дальнейший прогресс в эмбриологии позвоночных связан с именами М. Ратке (1793–1860), Х. Пандера (1794–1865) и знаменитого Карла Бэра (1792–1876).

Х. Пандер в 1817 г. впервые описал то, что в дальнейшем было названо зародышевыми листками. Он обнаружил, что зародыш цыплёнка на определённой стадии состоит из трёх пластов. Наружный из них был назван серозным, самый глубокий – слизистым, а промежуточный – кровяным. К. Бэр распространил этот структурный принцип на всех позвоночных, обнаружив такие же листки в развитии рыб, лягушки и черепахи (правда, он насчитывал у зародышей птиц не три листка, как теперь принято считать, а четыре, так как принимал за отдельный листок каждый из двух слоёв мезодермы). Таким образом, Бэр продемонстрировал единство плана строения зародышей различных классов позвоночных. В дальнейшем эти соображения реализовались в *теории зародышевых листков*. Клеточное строение этих листков было установлено Р. Ремаком (1815–1865) в 1855 г.

Дальнейшие исследования привели К. Бэра к важнейшему обобщению – «*закону зародышевого сходства*». Взамен сравнения эмбрионального развития с «лестницей» взрослых форм К. Бэр сформулировал закономерности, получившие название «законов Бэра», изложенных в 1828 г. В знаменитой «Истории развития» он сформулировал следующие позиции:

1. Более общие признаки, характерные для данной крупной группы животных, выявляются у их зародышей раньше, чем более специализированные.

2. Из самых общих форм развиваются менее общие.

3. Каждый зародыш данной формы животных не проходит через другие формы, а, напротив, постепенно обособляется от них.

4. В целом, следовательно, зародыш какого-либо высшего животного никогда не бывает сходен ни с каким другим животным, но сходен только с эмбрионом.

Наблюдая за процессом эмбрионального развития, он отмечает также следующую особенность развития именно *живого*:

1. Чем моложе зародыш, «тем больше подметим мы у него различий, и тем, сообразно с меньшим развитием их, различия будут значительны».

2. Они (зародыши) превращаются во вполне нормальных взрослых особей, и «приходится заключить, что описанные различия выравниваются, и каждое отклонение, насколько возможно, приводится к норме».

То есть, несмотря на то, что в ходе развития организма могут возникать различные отклонения от стандартной его «траектории», тем не менее, общее направление и финал этого процесса всегда один и строго предсказуем. Это явление в дальнейшем получило название *эквифинальность*.

Впрочем, позже мы увидим, что закон этот не всегда справедлив для самих ранних стадий развития.

К. Бэр – автор многих важнейших открытий. В споре же преформистов с эпигенетиками он занимал осторожную позицию. Всецело соглашаясь с фактами, установленными К. Вольфом, он, однако, выступал против



утверждений о полной «бесструктурности» ранних закладок. Бэр подчёркивал преемственность каждого шага развития, ведущего от более простого к более сложному. По его словам, развитие не есть ни новообразование (Neubildung), ни предобразование (Vorbildung), но преобразование (Umbildung). Такая точка зрения полностью подтверждена последующим ходом развития науки.

Нередко К. Бэра называют эволюционистом. Ни в коей мере не умаляя его заслуг, всё-таки следует отметить, что таковым он не был; более того, он был антиэволюционистом. В 1867 г. Санкт-Петербургская академия наук впервые присудила «Премия тайного советника К. Бэра» А. О. Ковалевскому (1840–1901) и И. И. Мечникову (1845–1916). В 1871 г. работа А. О. Ковалевского – вновь лауреат. При этом антидарвинист К. Бэр в 1873 г. раскритиковал её лишь потому, что её использовал в своих трудах Ч. Дарвин. Бэр писал: «Естествознание может опровергнуть, притом на основании прямого наблюдения, строго материалистическое учение и доказать, что отнюдь не материя, а сущность (идея, согласно новой школе) размножающейся живой формы управляет развитием плода».

Кроме всего прочего, К. Бэр впервые описал яйцеклетку человека. Потому в 1864 г. Петербургская академия наук по случаю пятидесятилетия научной деятельности Бэра выпустила в его честь юбилейную медаль с надписью: «Orsus ab ovo hominem ostendit» («Начав с яйца, он показал человеку человека»).

По сути, К. Бэр подводит итог и завершает доклеточный и додарвиновский период развития эмбриологии.

В 1838–1839 гг. Т. Шванном (1810–1882) и М. Шлейденем (1804–1881) была создана клеточная теория – ещё одно из важнейших достижений биологии XIX в. Однако серьёзно на развитие эмбриологических исследований она оказала влияние гораздо позднее. Напомним основные положения этой теории, сформулированные её авторами.

1. Клетка есть биологическая элементарная единица строения организма и может быть рассмотрена как биологическая индивидуальность низшего порядка.

2. Образование клеток есть универсальный принцип размножения.

3. Жизнь организма может и должна быть сведена к сумме жизней составляющих его клеток.

В 1858 г. Р. Вирхов (1821–1902) в приложение к медицине дополнил её следующими важными положениями:

– Всякая клетка происходит из другой клетки.

– Всякое болезненное изменение связано с каким-то патологическим процессом в клетках, составляющих организм.

И приведём ещё одно из высказываний Р. Вирхова: «Организм есть клеточное государство», в образной форме сформулировавшее иерархичность структуры многоклеточного организма.

#### 1.1.4. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Важнейший идейный перелом в эмбриологии, как и вообще в биологии, связан с выходом в свет в 1859 г. «Происхождения видов» Ч. Дарвина (1809–1882). Дарвинизм, прежде всего, подрывал главную опору телеологического мировоззрения, указывал на относительность органической целесообразности и на возможность достижения её методом «проб и ошибок» (естественным отбором). Именно последнее произвело наибольшее впечатление на современников. Но не только этим дарвинизм повлиял на развитие эмбриологии.

Ещё К. Ф. Кильмайер обратил внимание на феномен сходства зародыша человека с представителями позвоночных – рыбой, амфибией, рептилией. До выхода трудов Ч. Дарвина было опубликовано около 70 работ, где природу этого феномена никак не объясняли, говоря только о внешнем сходстве зародышей, а также взрослых особей.

Обращаясь наряду с палеонтологией и сравнительной анатомией к эмбриологии, Ч. Дарвин высказал мнение, что «...в высшей степени вероятно, что зародышевые или личиночные стадии многих животных более или менее ясно указывают на строение прародителя всей группы в его взрослом состоянии».

Таким образом, Ч. Дарвин предлагал в *качестве гипотезы* (эта мудрая осторожность была отброшена многими его последователями) *эволюционное* истолкование сравнительных рядов И. Меккеля (1781–1833) и К. Бэра, причём он не делал больших различий между «лестницей существ» и законом зародышевого сходства. Эта гипотеза явилась основой закона, сформулированного в гораздо более категоричной форме Э. Геккелем (1834–1919).

Первую попытку связать эмбриогенез с эволюцией предпринял Ф. Мюллер в 1864 г. в работе «За Дарвина». Эту идею подхватил и развил Э. Геккель, которому было суждено слить воедино эволюцию и эмбриологию. В 1866 г. в своей работе «Общая морфология организмов» он изложил знаменитый «биогенетический закон», суть которого сформулировал следующим образом:

*«Онтогенез – это рекапитуляция филогенеза... ряд форм, через которые проходит организм в процессе своего развития от яйцеклетки до сформированного состояния, – это краткое сжатое воспроизведение длинного ряда форм, через которые прошли животные предки этого организма от самых ранних периодов так называемого сотворения органического мира до настоящего времени».*

Позже было найдено множество исключений из этого закона, и сейчас у него сторонников гораздо меньше. Тем не менее он до сих пор является важнейшей, а нередко единственной опорой для систематики и филогенетических построений.

Э. Геккель рассматривал эмбриональное развитие не как самостоятельную сторону жизни, а как придаток филогенеза, как «филогенетический

справочник» (Н. К. Кольцов). Мы знаем, что на всех стадиях развития эмбрион характеризуется своими особенностями в отношении структур, функций, интеграции. По Э. Геккелю же на эмбриональных стадиях организм представляет собой «склад», где в неприкосновенности хранятся утратившие всякое значение старинные (палингенетические) структуры, якобы бесполезные для организма.

В своё время идеи Ч. Дарвина и Э. Геккеля вызвали новый мощный подъём интереса к явлениям индивидуального развития. Стремясь поддержать только что возникшую эволюционную теорию, учёные разных стран буквально за считанные годы исследовали эмбриогенез обширных, дотоле совершенно неизученных групп организмов.

Важнейшими в этот период были в том числе работы уже упоминавшихся русских эмбриологов – А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова. Они исследовали множество групп животных самого разнообразного систематического положения. В частности, А. О. Ковалевский изучал развитие асцидий, плеченогих, сагитты, форониса, гребневиков, малощетинковых червей, боконервных, лопатоногих моллюсков, насекомых. Но более всего прославился установлением общих черт в развитии ланцетника и асцидий, что явилось основой для понимания происхождения хордовых и позвоночных, традиционно являющихся особо привлекающим объектом; И. И. Мечников рассмотрел развитие губок, низших кишечнополостных, плоских червей, паукообразных, многоножек, насекомых, иглокожих. Эти исследования легли в основу теории паренхимеллы, в которой впервые он сопоставил развитие кишечнополостных и колониальных одноклеточных, что чрезвычайно важно для понимания происхождения *многоклеточности*.

Таким образом, этими авторами были существенно расширены представления К. Бэра о зародышевом сходстве. А. О. Ковалевским также было завершено формирование теории зародышевых листков.

Первоначально считалось, что зародышевые листки образуются только при развитии позвоночных. Однако после работ А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова стало ясно, что в той или иной форме зародышевые листки представлены у всех Metazoa.

Таким образом, к концу XIX в. сложилась классическая теория зародышевых листков, содержащая следующие положения:

1. В онтогенезе всех Metazoa образуются два или три листка, из которых в дальнейшем развиваются все органы.

2. Зародышевые листки характеризуются определённым положением в теле зародыша (топографией) и соответственно обозначаются как экто-, энто- и мезодерма.

3. Зародышевые листки обладают специфичностью, т. е. каждый из них даёт строго определённые зачатки, одинаковые у всех животных.

4. Зародышевые листки рекапитулируют в онтогенезе первичные органы общего предка всех Metazoa и потому гомологичны.

5. Онтогенетическое развитие органа из того или иного зародышевого листка указывает на его эволюционное происхождение из соответствующего первичного органа предка.

За истекшее время накопилось некоторое количество данных, которые в той или иной мере не вписываются в рассматриваемую теорию. Однако при подобном анализе они оказываются не столь существенными. Тем более что не следует рассматривать зародышевые листки как нечто неизменное: не следует забывать о возможных эволюционных преобразованиях любых онтогенетических процессов, в том числе и развития зародышевых листков.

При этом надо отметить:

1. Следует избегать взгляда, будто зародыши рекапитулируют в своём развитии взрослых предков. Зародыши человека, например, никогда не повторяют амфибий или рыб. Более соответствует истине утверждение о том, что развитие органов вышестоящих животных так или иначе повторяет эволюцию этих органов у нижестоящих животных. И это правильно лишь при той оговорке, что при окончательной функциональной дифференцировке орган приобретает своеобразное, специфическое только для данного вида строение. Нельзя проводить сравнение между вполне развившимся органом низшего представителя и эмбриональным органом высшего; можно сравнивать только эмбриональные формы, стадии развития высших и низших представителей данного типа.

2. В ходе эволюции организмов эволюционировали и половые клетки – яйцеклетки животных различны. Из этого вытекает, что истинных анаболий (см. ч. 2 настоящего учебного пособия), при которых можно ожидать рекапитуляций, не существует. Из представлений же Геккеля вытекает, будто яйцеклетки всех животных должны быть идентичными. Поэтому неосновательно искать, как это делал Геккель, для яйцеклетки и для каждой ранней стадии развития зародышей соответствующих гипотетических предков, наименованных им названиями, соответствующими названиям стадий эмбриогенеза – цитея, морея, бластия, гастрея.

3. Привлекать для доказательства правильности биогенетического закона теорию зародышевых листков приходится с большой осторожностью в связи со спорностью ряда её положений.

4. Биогенетический закон не является основным законом уже потому, что создаёт ряд трудностей для полного согласия с теорией филэмбриогенеза (см. часть 2).

5. Странно, но биогенетический закон почти не нашёл широкого применения в ботанике, хотя такие попытки предпринимались неоднократно.

6. Многие мысли основателей биогенетического закона в свете современной эмбриологии оказались слишком упрощёнными и несостоятельными. Как уже отмечалось, Э. Геккель рассматривал эмбриональное развитие как «филогенетический справочник». Сейчас мы знаем, что на всех стадиях развития эмбрион характеризуется своими особенностями в отношении структур, функций, интеграции.

Тем не менее, именно эмбриология сыграла весьма важную роль в развитии эволюционизма.

Однако за участие в разработке эволюционной теории ей пришлось поплатиться временной утратой своих собственных задач и интересов. Индивидуальное развитие перестало рассматриваться как проблема сама по себе. Превратившись в «служанку» эволюционного учения, эмбриология испытала и прямые попытки последнего взять на себя решение всех эмбриологических проблем. Особенно ясно проявилось это в деятельности уже упомянутого Э. Геккеля, горячего пропагандиста дарвинизма.

Кстати заметим, что именно Геккель создал термины *онтогенез* – для обозначения индивидуального развития и *филогенез* – для развития исторического.

Итак, в соответствии с биогенетическим законом онтогенез есть краткое повторение филогенеза. Э. Геккель на этом не остановился, а провозгласил, что *филогения – механическая причина онтогении*. По Э. Геккелю, нет смысла искать конкретные, действующие причины того или иного процесса развития – его ход исчерпывающе обусловлен историческим развитием вида. Это означало, по сути дела, введение в эмбриологию ещё одного принципа объяснения, столь же отличающегося от принятого в неорганических науках каузально-механистического объяснения, как и телеологический принцип. Действительно, если телеология утверждает, что прошлое определяется будущим, то Э. Геккель называет «механической причиной» данного процесса события, происшедшие много миллионов лет назад. Что очень далеко от принятой в физических науках причинности, и вызывает резкий отрыв от всего естествознания.

Более того, введенный Э. Геккелем «исторический» объяснительный принцип на деле приводил к порочному кругу: с одной стороны, онтогенез выводили из филогенеза, с другой – о ходе филогенеза судили на основе данных об онтогенезе. Возник ряд эволюционно-эмбриологических «толкований», которые нельзя было ни доказать, ни опровергнуть. Прогрессивное значение того толчка, который дарвинизм сообщил эмбриологии в начале 60-х гг. XIX в., лет через 20-30 существенно ослабло.

### 1.1.5. МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

В этот период вопрос о причинах и процессах, формирующих организм, по сути дела, оставался без ответа, да и не являлся центральным. Поэтому в 70–80-е гг. XIX в. зародилось новое направление эмбриологии, ставшее до некоторой степени реакцией на господство филогенетических принципов.

В противоположность Э. Геккелю его создатели подчёркивали необходимость изучения непосредственных причин развития. Так, В. Гис (1831–1904) стремился выяснить механические силы, вызывающие формообразовательные процессы в зародыше, что было декларировано в одной из первых его работ 1874 г. с соответствующим названием: «Форма нашего тела и физиологические проблемы её возникновения».

Подход В. Гиса имел очень важное методологическое значение (несмотря на наивность и ошибочность многих его утверждений). О горячности его борьбы со сторонниками Геккеля свидетельствует выдержка из одной из его работ:

«Мои попытки ввести в эмбриологию некоторые элементарные механические или физиологические понятия не встретили в целом поддержки среди морфологов...., так как все объяснения должны обязательно иметь филогенетический характер. Такую оппозицию против приложения фундаментальных принципов неорганических наук в эмбриологии было бы трудно понять, если бы она не имела догматической подоплёки. Не допускается никаких иных объяснений живых форм, нежели наследственность, и все, стоящие на иных основах, отвергаются... Между тем думать, что наследственность создаёт живые существа без механических средств – есть разновидность ненаучного мистицизма».

Тем не менее у В. Гиса нашлись единомышленники. Предложенный им подход развил и поставил на прочную методологическую основу В. Ру (1805–1924) – один из тех учёных, которые определили лицо современной эмбриологии. Он призвал внедрить в эмбриологию *каузально-аналитический* метод, который привёл к огромному успеху неорганические науки. То есть метод экспериментального расчленения системы на причинно-следственные звенья. Чтобы подчеркнуть родство этого подхода с укрепившимся в других науках механическим детерминизмом, В. Ру назвал новое направление *механикой развития*.

Можно сказать, что В. Ру предлагал подойти к зародышу как к сложному механическому устройству. Соответственно, подобно тому, как мы разбираем механизм и перебираем в разных сочетаниях его части, чтобы понять, что и как его движет, В. Ру призывал выяснять аналогичными приёмами причины органического развития.

Поскольку главной задачей этого направления являлось *не описать*, а *найти* причины онтогенеза, то основным методом исследования стал *эксперимент*. Поэтому это направление также известно под названием экспериментальной эмбриологии.

В основе экспериментального метода в биологии лежат два главных допущения:

- 1) функцию *изолированной структуры*, наблюдаемую в лаборатории, можно экстраполировать на *целостный организм*;
- 2) экспериментально вызванные *нарушения* системы могут дать информацию о её *нормальном* функционировании.

Следовательно, данные, полученные в результате эксперимента, весьма зависят от конкретной его методики. Следовательно, от этого, по сравнению с наблюдением резко возрастает степень возможного субъективизма исследования.

В 1894 г. В. Ру сформулировал главную идею следующим образом: «Задачей механики развития должно быть сведение формообразовательных процессов развития к лежащим в их основе законам природы». Одной из

ближайших целей этого направления должно быть, по его мнению, выяснение того, все ли причины для развития данной части заключены в ней самой или же она требует воздействия извне (от других частей или внешней среды).

Но и это направление породило глубокие противоречия. И прежде всего вновь на новой почве столкнулись извечные антагонисты – *преформизм* и *эпигенез*.

Сама логика механики развития была ближе к *преформизму*, поскольку научная идеология В. Ру полностью базировалась на принципах механики обратимых процессов. Согласно теории В. Ру, развитие – это «образование видимого разнообразия из невидимого». Между обоими и наличествуют те причинные отношения, которые надлежало выяснить. При этом изначальная суть развития – в невидимом; задано ли оно с самого начала (что утверждали преформисты) или же может возникать заново?

Сам В. Ру колебался между обеими точками зрения, а В. Гис и английский эмбриолог Э. Р. Ланкастер (1847–1929) заняли определённо преформистскую позицию. В частности, В. Гис в 1874 г. писал: «Каждый развившийся из бластодермы орган или часть органа имел свой преформированный зачаток в совершенно определённом участке яйца. Материал будущего органа уже имеется, но ещё недоступен непосредственному определению».

В том числе причиной таких разных представлений являлась и специфика самого экспериментального метода, в котором, как уже отмечалось выше, результат весьма зависит от конкретной использованной методики.

Например, в 1887 г. В. Ру задался целью выяснить, зависит ли друг от друга развитие первых двух бластомеров лягушки или нет. Для выяснения этого он убил раскалённой иглой один из бластомеров и обнаружил, что из второго образуется *половина* зародыша. Помимо вывода о независимом развитии двух первых бластомеров этот опыт как будто подтверждал взгляды В. Гиса и Р. Ланкастера.

Аналогичные по замыслу опыты на яйцах морского ежа поставил в 1892 г. Г. Дриш (1867–1941). Но при этом он отделял бластомеры друг от друга простым встряхиванием. Результат был противоположный: из каждого бластомера развилась целая личинка без всяких морфологических дефектов.

Причиной такого, казалось бы, противоречия результатам экспериментов В. Ру явилось то, что неудачный мертвый бластомер не давал своему живому соседу полностью проявить свои способности к развитию. Сходные результаты были получены позднее на множестве других объектов. Этот феномен – развитие целого из части – был объяснён Г. Дришем и назван им эмбриональной регуляцией (подробнее это будет рассмотрено в соответствующем разделе настоящего пособия).

Открытие эмбриональных регуляций было событием величайшего значения. Однако оно поставило эмбриологию перед затруднениями, которые оказалось непросто преодолеть. Стала сомнительной применимость самого каузально-аналитического метода к эмбриональному развитию. Напомним, что этот метод исходит из возможности однозначного расчленения процесса развития на совершенно определённые причинно-следственные звенья,

связанные с определёнными структурами. Между тем эмбриональные регуляции показали, что, по крайней мере, на некоторых стадиях развития однозначные связи между структурами и тем, что из них разовьётся, отсутствуют.

Проблему приложимости к регуляционным процессам каузально-аналитического метода Г. Дриш ясно понимал. Более того, он попытался показать, что для регуляционных процессов *аристотелевское* понимание причинности адекватнее *каузально-механистического*.

На первый взгляд это действительно так. Если самые различные структуры в нарушение однозначных причинно-следственных связей развиваются в одно и то же «гармоническое целое», то хочется приписать им сознание «цели», которое и остается единственным фактором, определяющим их развитие. Для обозначения такого стремления Г. Дриш воскресил аристотелевское понятие «энтелехии», провозгласив её нематериальным и непространственным фактором, руководящим развитием. Противопоставляя такую причинность механистической, Г. Дриш называл себя виталистом, то есть приверженцем убеждения, что объяснительные принципы биологии должны в корне отличаться от принципов неорганических наук.

Тем не менее, Г. Дриш нашёл мало последователей, да и сам он позднее прервал свои биологические исследования, занявшись философией. Подавляющее же большинство эмбриологов продолжали работать каузально-аналитическим методом. При этом были достигнуты крупные успехи в выявлении причинных связей между различными частями зародыша. Что касается проблем, поднятых Г. Дришем, то лишь в наши дни намечаются пути их рационального решения.

В последующий по настоящее время почти столетний период в рамках эмбриологических исследований осуществлено немало достижений. В значительной степени они и рассматриваются в настоящем учебном пособии. Но, подытоживая этот исторический очерк, можно заключить, что в эмбриологии за её многовековую историю выработалось несколько независимых принципов объяснения процессов развития, сыгравших (и играющих) весьма важную роль в изучении и понимании рассматриваемых явлений.

Главными из них, по мнению Л. В. Белоусова (1935–2017), являются:

1. **Финалистический принцип.** Объяснение через указание *цели* (биологического смысла) данного процесса. Этот способ объяснения берёт начало от Аристотеля и впоследствии претерпевает немало видоизменений.

2. **Типологический принцип.** Объяснение посредством ссылки на *тип развития* (сравнительно-эмбриологическое объяснение, идущее от К. Бэра).

3. **Исторический принцип.** Объяснение онтогенеза через *филогенез* (по Э. Геккелю).

4. **Каузально-аналитический принцип.** Объяснение данного процесса через поиск его *непосредственных причин* (причинно-аналитическое объяснение по В. Ру).



## 1.2. ПРЕДМЕТ ЭМБРИОЛОГИИ

Одним из центральных понятий биологии как таковой является феномен под названием «организм», исследованию которого в его разных проявлениях занимается большинство биологических дисциплин. В их числе и та, о которой ведётся речь в данной книге.

Но, входя в большой реестр многообразных отраслей современной биологии, эмбриология, тем не менее, имеет некоторые особенности в сравнении с большинством из них.

Во-первых, предметом длинного перечня биологических наук является исследование тех или иных *структур* как таковых, их конструкции (молекулярная биология, цитология, гистология, ботаника зоология, анатомия, физиология и др.). Эмбриология также значительную часть внимания уделяет строению организма в ходе его *формирования*. И в существенно другом аспекте (о чём несколько ниже),

Во-вторых, большинство биологических дисциплин изучают *процессы*, протекающие в каких-либо биологических структурах. Главным объектом эмбриологии является также изучение процессов, но крайне специфических.

Большинство биологических наук изучает процессы *жизнеобеспечения, поддержания* живых систем – т. е. те процессы, при нарушении которых процесс жизни в конечном итоге прекращается, – организм перестаёт быть живым, иными словами, погибает. Эти процессы – обратимые, циклические, многократно повторяющиеся.

Основное же свойство эмбриональных процессов – их необратимость, а зачастую уникальность – т. е. происходят они в организме однократно.

И прежде всего, бросается в глаза то, что в ходе онтогенеза осуществляется *усложнение* организации, что противоречит вектору подавляющего числа феноменов развития, наблюдаемых самыми разнообразными областями небиологической науки.

Различие между обратимыми и необратимыми процессами очень глубоко.

Подходы к изучению обратимых процессов основаны на принципах физической механики, заложенных Г. Галилеем и И. Ньютоном. Напомним, что эти процессы характеризуются:

1) прежде всего, внутренней неизменностью, сохранением некоторых инвариантных величин (энергии, импульса и т.п.);

2) для них характерна однозначная зависимость между причиной и следствием;

3) ничего поистине нового, что ни было бы вложено в начальные условия, по ходу идеального обратимого процесса возникнуть не может.

Совершенно иной характер носят процессы *необратимые*, которые впервые начали изучаться классической термодинамикой в XIX в. Они имеют свои особенности.

1. В данном случае ход процесса невыводим полностью из начальных условий, и по его ходу может возникать нечто совершенно новое.

2. В необратимых процессах детерминированность (необходимость) тесно переплетена со случайностью, непредсказуемостью.

3. Будущее при необратимом процессе не определяется полностью настоящим и прошлым.

До недавнего времени господствовало убеждение, что необратимые процессы могут быть только деструктивными, что они непременно переводят более организованные и гетерогенные состояния в хаотичные и однородные. С этой точки зрения биологические необратимые процессы казались непонятными и могли рассматриваться лишь как странные исключения на общем фоне природных явлений.

В последние десятилетия, однако, научные воззрения в этой области коренным образом изменились. Благодаря объединению ряда разделов естествознания – математики, теоретической физики, ряда других научных направлений – возникла особая синтетическая область знания – *теория самоорганизации*. Одно из основных её исходных положений состоит в том, что при достаточном удалении от состояния термодинамического равновесия с окружающей средой в ходе необратимых процессов организация системы может *самоусложняться*, сохраняя или даже увеличивая макроскопический порядок. При этом могут возникать новые, ранее ни в какой форме не существовавшие структуры.

В свете синергетики такие конструктивные необратимые биологические процессы, как эмбриональное развитие и эволюция организмов, должны рассматриваться не как исключения, а как естественные следствия общих природных законов.

Таким образом, в *развивающемся* организме происходят одновременно два комплекса процессов:

- 1) обычные жизненные процессы (обратимые, циклические) и
- 2) необратимые, т. е. процессы собственно *развития*.

Наконец, предметом эмбриологии является ещё одно крайне специфичное явление – *воспроизводство (размножение)* организмов.

Эти два феномена и обозначены в официальном названии учебной дисциплины – «Биология размножения и развития».

Конечно, полностью развести эти феномены (понятия) – размножение и развитие – проблематично. И тем более, быть может, не целесообразно выносить эту дилемму в название. Но то, что эти явления различны по сути, в XXI в. необходимо иметь в виду в самом начале соответствующего разговора.

Поэтому некоторой нетрадиционной особенностью настоящего учебного пособия является то, что автор в рамках общей дисциплины рискнул разделить его на две части, которые соответственно так и названы «Биология размножения» и «Биология развития».

С другой стороны, поскольку в рамках хотя бы одной дисциплины (мы уж не говорим – в науке в целом) необходимо понятийное единство, в *первой* части пособия изложен ряд базовых понятий, на которых строится изложение *обеих*

частей, несмотря на то, что рассматриваемые конкретные явления разнесены в разные книги.

И ещё одну, не совсем стандартную задачу, пытался решить автор. Вновь возвращаясь к разговору о названии рассматриваемой науки, отметим, что при использовании практически любого из названий традиционно подразумевается изучение воспроизводства и развития *животных*, притом почти исключительно многоклеточных. И при этом обычно сей факт не уточняется. Такова давняя традиция.

Не будем обсуждать, насколько это верно. Но, тем не менее, несомненно, что процессы воспроизводства организмов самых разных систематических групп, несмотря на всё их фантастическое разнообразие (как и разнообразие жизни в целом), основано на неких универсальных принципах. И потому, исходя из вышесказанного, в настоящем учебном пособии предпринята попытка в той или иной степени, с одной стороны, показать *разнообразие* рассматриваемых процессов, с другой – выявить в них наиболее *общее, универсальное* среди всех известных в настоящее время крупных систематических групп организмов.

Итак, с учётом изложенного выше подчеркнём, что эмбриология имеет не только общебиологическое, но и более широкое, общенаучное значение. Действительно, эмбриогенез (наряду с эволюцией, которая, собственно, на его изменениях и основана) – наиболее конструктивный из всех природных необратимых процессов, ведущий к образованию самых сложных и совершенных природных систем. Причём столь сложная организация возникает исключительно или прежде всего за счёт внутренних факторов, почти не требуя внешних источников информации или управления.

Как это возможно? Почему в ходе развития одна стадия закономерно сменяется другой, один сложный набор структур – другим, ещё более сложным? Примерно так можно сформулировать основной вопрос эмбриологии. И, забегая вперёд, признаемся, до сих пор мы не имеем на него полного ответа.

### 1.2.1. СВЯЗЬ ЭМБРИОЛОГИИ С ДРУГИМИ ДИСЦИПЛИНАМИ

Представляемая в настоящем учебном пособии дисциплина изучает воспроизводство (размножение и развитие, формирование) организмов как таковых, т. е. во всём их многообразии. Следовательно, она так или иначе связана практически со всеми отраслями биологии.

Изучающему эту науку прежде всего необходимо знать это многообразие – как форм, так и способов их воспроизводства, – изучаемое комплексом дисциплин, именуемым «биоразнообразием» (как минимум, *микробиологию, микологию, альгологию, ботанику, зоологию*).

Для понимания механизмов формирования в ходе онтогенеза всей структуры организма нужно знать его устройство и механизмы жизнеобеспечения на всех уровнях организации организма. То есть необходимо знание *молекулярной биологии, цитологии, гистологии, анатомии, физиологии*.

Наряду со сравнительной морфологией взрослых форм, сравнительная эмбриология является одним из двух «столпов» классической систематики. В связи с этим для сознательного усвоения курса эмбриологии важно иметь ясное представление об основах *систематики* и морфологии различных систематических групп.

Не менее тесно связана эмбриология с *теорией эволюции*. Из исторического обзора видно, что взаимоотношения этих двух отраслей знания были нередко весьма сложными. Похоже, что в настоящее время между этими отраслями знания достигнут разумный баланс. С одной стороны, признаётся, что без глубокого знания закономерностей индивидуального развития (*онтогенеза*) нельзя понять развитие историческое (*филогенез*). С другой стороны, знание основных закономерностей эволюции, а также палеонтологической летописи необходимо для понимания механизмов самого онтогенеза.

Весьма важны взаимоотношения эмбриологии и *генетики*. По сути дела, обе эти дисциплины изучают разные стороны одного и того же явления – наследственности, если понимать последнюю не только как *хранение и передачу* наследственных свойств, но и как их *осуществление* в ходе онтогенеза. Тогда можно сказать, что генетика занимается первой частью проблемы наследственности, а эмбриология – второй. При этом нужно признать, что их отношения нередко омрачались взаимным непониманием. И, несмотря на насущную необходимость, гармоничный синтез этих наук лишь складывается.

Наконец, поскольку современная биология в целом и биология развития – это, по сути говоря, *физика, химия, информатика* биологических процессов, следовательно, для грамотного понимания рассматриваемых феноменов необходима общая естественно-научная подготовка.

Таким образом, биология развития – одна из фундаментальнейших биологических дисциплин, в какой-то степени рассматривающая феномен жизни как таковой.

## 2. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

### 2.1. ОРГАНИЗМ

Онтогенез – процесс, результатом, итогом которого является сформированный организм. Таким образом, по всей видимости, для того чтобы обсуждать движущие силы, механизмы этого процесса, необходимо иметь ясное представление о том, что получается в его финале. То есть иметь чёткое представление о том, что такое организм.

Часто подобный разговор происходит в рассуждениях о понятиях «живое-неживое». Но поскольку в рамках данной дисциплины изучается *организм*, поэтому мы конкретно будем рассматривать именно это понятие.

Существует много определений этого понятия, в том числе в учебной литературе. Например, такое, достаточно типичное:

*Организм – система, обладающая различными уровнями организации (молекулярный, клеточный, тканевый и т.д.) и функционирующая как единое целое; живое существо, обладающее совокупностью свойств (обмен веществ, рост, развитие, размножение, наследственность и др.), отличающих его от неживой материи.*

Для начала заметим, что в данном случае фактически рассматриваются лишь многоклеточные организмы – наиболее молодая форма жизни. Но важнее другое: обращает на себя внимание использование в подобного рода определениях прежде всего сугубо *биологических* понятий в их противопоставлении с явлениями и *неживой* природы.

Но любое сравнение должно производиться в категориях и понятиях, приложимых ко *всем* сравниваемым объектам. Следовательно, и в данном случае конструктивно лишь сравнение в понятиях универсальных, т. е. приложимых и к живому, и к неживому прежде всего.

К тому же следует отметить, что в таких определениях затрагиваются и особенности *строения* организма. С подобного рода категориями надо обращаться весьма осторожно, так как выяснение строения организма в большинстве случаев сопряжено с его разрушением, т. е. с прекращением того, что предполагается, собственно, изучать – процесса жизни, или попросту умерщвлением. И дело в данном случае не в абстрактном псевдогуманизме, а в абсурдном противоречии: чтобы изучать процесс жизни, его необходимо прекратить.

Поэтому в данном разделе попытаемся выделить наиболее характерные особенности организма с позиций общих понятий *естествознания*.

#### 2.1.1. СИСТЕМНОСТЬ

Несомненно, организм является *системой*. Обычно этим словом, весьма часто употребляемым, обозначают любой объект, включающий в себя какие-либо отдельные части. Несомненно, неомогенность (неоднородность), составленность из неких частей, элементов – обязательная особенность систем. Однако, по крайней мере, в настоящей работе под системой мы будем иметь в виду достаточно конкретные конструкции. Для этого требуется уточнить,

каков критерий понимания того, что такое *часть* той или иной системы. А также, каков критерий выявления того, является ли нечто частью данной системы или нет.

В нашем пособии определяющим условием того, является ли нечто *частью (элементом)* данной системы, служит наличие у неё *функции*.

В свою очередь, под *функцией* понимается *вид работы, производимой частью для поддержания целостности системы*.

То есть в данном случае понятие части не только и не столько структурное, сколько *функциональное*. А это значит, что частью, элементом той или иной системы является любая входящая в систему отдельность, которая выполняет *специфическую*, отдельную от других частей *работу*. При этом что эта часть (элемент), в свою очередь, может состоять из нескольких структурных компонентов. При этом не имеется в виду принцип «сколько функций – столько частей», который иногда выводят из принципа «одна часть – одна функция»: одна часть может выполнять как одну (*монофункциональность*), так и несколько функций (*полифункциональность*).

Таким образом, это и есть способ, метод выяснения того, является тот или иной объект частью данной системы или нет. При необходимости это может быть установлено экспериментально: вычленив (механически) из исследуемой системы некую отдельность, претендующую на статус части данной системы, и выявить результат. Если в результате такой операции система теряет свою целостность, то этот объект – реальная часть данной системы, поскольку последняя лишена той необходимой для неё работы, выполняемой данным объектом. Если же система при такой операции целостности не утрачивает, то данный объект её частью не является.

При этом возникает вопрос о том, как определить факт нарушения целостности системы. Нередко говорят, что в этом случае система перестаёт работать. Таким образом, вводится ещё и категория работы для системы в целом. Наверное, этого не стоит делать, чтобы не усложнять ситуацию. Например, исчезновение одного из цветов на экране телевизора или прекращение воспроизводства звука свидетельствуют ли о том, что он перестал работать?

Поэтому в качестве критерия нарушения целостности системы предлагается фиксировать исчезновение какого-либо *качества, свойства* рассматриваемой системы. Обычно в конечном итоге система под названием «организм», подвергшаяся подобному воздействию, рано или поздно попросту погибает.

В разговоре о функциях в учебной литературе – как, например, в приведённом в начале настоящего раздела определении – фигурирует перечень *функций* абстрактного отдельно взятого *организма* как такового. Однако из предложенного выше определения вытекает, что подобного рода постановка вопроса бессмысленна. Так как функция есть то, что присуще *части*, а не *целому*, отдельный организм как таковой функций иметь не может.

Вместе с тем из того же определения следует и то, что она (система) функции иметь всё же может, но лишь в том случае, когда сама является *частью* какой-либо системы (более высокого порядка).

Кроме того, нередко, давая определение организма, в качестве его функций называют питание, дыхание и т. д. В рамках предлагаемых нами понятий названное – это *не функции*, а *процессы*, происходящие в этом организме. А они (процессы), в свою очередь, обеспечиваются соответствующими частями организма (системами органов, органами, органоидами), что для последних и является функциями.

Если же говорить об организме *многоклеточном*, то он к тому же является системой *иерархической*, выстроенной по принципу соподчинения.

Однако далеко не каждая система является организмом. Система-организм обладает рядом специфических особенностей.

### 2.1.2. ОТКРЫТОСТЬ

Обращает на себя внимание также то, что в расхожих определениях опять же упоминаются процессы питания, дыхания и т. п. Имеется в виду то, что организм нуждается в постоянном поступлении чего-то из внешней среды. Чего именно? Это требует уточнения.

Хотелось бы вновь напомнить, что речь идёт об абсолютно абстрактном организме без учёта каких бы то ни было особенностей в зависимости от его систематического положения. Химизм жизненных процессов в клетках организмов, относящихся к разным таксонам высшего ранга, весьма разнообразен. Поэтому входящие в организм и выходящие за его пределы вещества очень разнообразны. Однако главная специфика того типа систем, к которому относится организм, состоит не в химических преобразованиях как таковых. Тем более что химический субстрат всех организмов един.

*Важнейшим условием самого факта существования организма является необходимость в постоянном притоке энергии.* Из чего вытекает, что при прекращении поступления энергии такие системы разрушаются.

Эта особенность, однозначно характерная для любого организма, тем не менее не является уникальной для живого (напомним, что термин «уникальный» означает «единственный»). Такие неживые системы распространены не широко, но всё-таки существуют.

Данный факт тоже достаточно широко известен и вспоминаем. Однако не часто уточняется, в чём причина такой необходимости, которая и определяет эту специфичность рассматриваемых объектов.

Потребность в постоянном притоке энергии в таких системах обусловлена тем, что они находятся в состоянии *неустойчивого термодинамического равновесия*. Подобного рода системы называются открытыми.

И напомним, что виды и источники энергии для разных организмов разные.

К тому же любой организм постоянно потребляет из окружающей среды не только энергию, но и вещество. Если для гетеротрофов оно является источником необходимой для жизнеподдержания *энергии*, то для организмов

иной энергетики оно таковым не является. Причину необходимости притока вещества мы рассмотрим несколько позднее.

Рассмотренная выше особенность, ещё раз подчеркнём, является условием *существования* организма. То, что называется в биологии метаболическими процессами, в организме происходит постоянно. Однако у него (организма) есть особенности, которые проявляются эпизодически, а иногда не проявляются совсем. И всё же эти свойства являются не менее обязательными для любой системы под названием «организм».

### 2.1.3. РАЗВИТИЕ

Первым с этой точки зрения рассмотрим процесс *развития*, который, собственно, и является специфическим предметом данной изучаемой дисциплины.

Позволим себе напомнить, что *развитие есть всеобщее свойство материи*. То есть любой объект является результатом такого процесса или сам преобразуется в ходе него.

В самом широком смысле развитие – *изменение, возникновение качеств, свойств*.

Нередко под развитием, особенно в биологии, понимают процесс *усложнения*. Однако, во-первых, упрощение – тоже развитие, которое, кстати, у организмов имеет место. В таком случае правильнее говорить об изменении *степени сложности*. Подобное изменение – лишь один из вариантов развития, о котором мы поговорим ниже.

Итак, развитие есть возникновение и изменение качеств, свойств объекта. Говоря об организме, под особенным его конкретным качеством, свойством мы в первую очередь будем подразумевать то, что в биологии называется его (организма) *признаками*. Таким образом, говоря о развитии организма, мы имеем в виду в первую очередь *формирование его признаков*.

Обычно причиной качественных изменений какого-либо объекта является воздействие внешней среды, т. е. именно она определяет направление развития. Однако главной же особенностью развития объектов, к которым относится организм, является то, что внешняя среда *не является причиной его развития, не является причиной возникновения признаков организма, т. е. развитие происходит без внешнего управления*. Подобного рода вариант развития называется *самоорганизацией*.

Нередко эту особенность формулируют несколько иначе: «развитие организма происходит без *влияния* (участия) внешней среды». Однако это утверждение противоречит свойству организма, рассмотренному выше: «организм – открытая система». Действительно, поскольку постоянный контакт с внешней средой есть обязательное условие самого факта существования организма, среда не может *не влиять* и на его развитие. Но она (внешняя среда) *не определяет* это развитие. То есть внешняя среда влияет лишь на количественное проявление признаков, параметров организма, прежде всего на его *рост* (см. соответствующий раздел).



(В этом тезисе вновь «наталкиваемся» на пресловутую дискуссию о наследуемости или ненаследуемости приобретённых признаков, т. е. тех, которые являются результатом внешних воздействий.)

Особенностью развития организма, вызывающей, наверно, наибольшее удивление с точки зрения общего естествознания (к сожалению, не у всех биологов), является то, что оно – развитие организма – представляет собой процесс перехода из *более* устойчивого в *менее* устойчивое состояние, из *более* вероятного – в *менее* вероятное. То есть такое явление противоречит *второму началу термодинамики*, одному из универсальнейших законов природы (во второй части данного учебного пособия этому вопросу будет уделено отдельное внимание).

Более того, при развитии организма его направление, характер, темпы являются строго предсказуемыми. В онтогенезе возможны многочисленные варианты его траектории, но результат, тем не менее, строго определён изначально. Это свойство – наличие одного результата при возможных разных траекториях самого онтогенеза – называется *эквивинальностью*.

#### 2.1.4. ВОСПРОИЗВОДСТВО

Наконец, организм обладает свойством, благодаря которому достигается эффект надорганизменного уровня – поддержание и рост численности популяции, в которую входит та или иная особь. А именно – *воспроизводство* (*репродукция*).

Воспроизводство в широком смысле – процесс, на входе которого из некоего объекта возникает новый объект, подобный исходному. Например, в результате внешнего механического воздействия камень или лист бумаги разделяется на части, фрагменты. В данном случае причиной этого события является воздействие внешней среды. Воспроизводство же организма (его сроки и характер) внешним воздействием не обуславливается. Эта особенность называется *самовоспроизводством*.

Ещё раз подчеркнём: если

- а) *метаболические процессы* обеспечивают сам факт существования организма,
- б) *онтогенез* обуславливает *формирование структуры* организма, то
- в) *воспроизводство* организма обеспечивает поддержание существования *популяции*.

Обсуждаемое явление очень часто называют *размножением*. И, в общем-то, конечно, слово как символ не определяет его смысла. Обратим внимание, что русское слово *размножение* подчёркивает то, что в результате этого процесса должно происходить *увеличение числа* однородных объектов (в данном случае *особей*).

Действительно, в большинстве случаев при воспроизводстве происходит и увеличение числа, т. е. происходит размножение. Однако если рассматривать, как мы подчёркивали, репродукцию как механизм поддержания популяции, то при воспроизводстве размножения может и не происходить. Например, при

митозе стволовой клетки образуется две дочерние клетки. Но одна из них уходит далее в популяцию дифференцирующихся клеток, а в составе популяции стволовых клеток остаётся лишь одна из образовавшихся клеток. Таким образом, в этом случае увеличения числа одинаковых клеток не происходит. То есть, строго говоря, воспроизводство как таковое произошло, однако размножение – нет. Численность же клеточной популяции сохранилась. (Кстати, этот процесс чрезвычайно важен как для развития организма, так и его регенерации.)

Рассмотрев эти процессы, вернёмся к утверждению, приведённому на с.28, в котором фигурирует обмен веществ. Метаболические процессы, которые являются условием *существования* организма, происходят в нём постоянно. Однако у него (организма) есть особенности, которые проявляются эпизодически, а иногда не наблюдаются совсем.

Имеется в виду следующее.

1. Формирование организма происходит не бесконечно. По достижении заранее определённой структуры процессы его формирования в основном завершаются. В дальнейшем происходят в основном процессы *роста* и *деструкции*.

2. Процессы воспроизводства:

Во-первых, происходят лишь эпизодически, а зачастую несопоставимо быстро по сравнению с продолжительностью жизни индивида.

Во-вторых, они могут произойти вообще лишь единожды в жизни. Нередко после этого популяция как совокупность особей прекращает своё существование и далее существует лишь в качестве генетической вероятности её восстановления – как, например, у однолетних растений (в виде зимующих семян) и других организмов с аналогичной стратегией воспроизводства.

В-третьих, в силу каких-то причин у организма этот процесс может и не осуществиться вследствие, например, собственных дефектов – тем не менее, он может вполне успешно существовать, – либо просто погибнуть, не достигнув соответствующего для размножения возраста и состояния (у видов с многочисленным потомством такова судьба подавляющего числа особей).

Таким образом, суммируя все вышеизложенное, можно предложить следующее определение:

*Организм – это открытая самоорганизующаяся самовоспроизводящаяся система.*

Между тем, довольно распространено заблуждение, что указанные особенности являются характерными *только* для организма (за исключением, вероятно, понятия «система»). В ходе предыдущего разговора мы выяснили, что это не так. Отмеченные свойства встречаются и у ряда неживых объектов. Однако в таком *комплексе* эти свойства присущи только организму. В чём и его уникальность.

В настоящее время благодаря популяризации вульгарного экологизма бытует мнение, что всё в организме обусловлено внешней средой. То есть он по отношению к ней вторичен, все его процессы моделируются этими внешними

параметрами. И что эта абсолютная зависимость и является спецификой живого (организма). Однако из приведённого выше вытекает почти обратное. Внешняя среда является *источником* компонентов жизни, но не их причиной. И если развитие неживых объектов – результат действия среды, то реализация органического онтогенеза обеспечивается организмом вполне автономно.

Дополнительной особенностью, обуславливающей мнение об абсолютной зависимости организма от окружающей среды, является узкий диапазон параметров, при которых возможна жизнь. Это детерминировано особенностью химического субстрата жизни, по крайней мере, в известных нам сегодня её формах. По сути дела, организм – это водные коллоидные растворы высокомолекулярных органических соединений, что и является причиной довольно узкого диапазона их существования. Например, диапазон температур, при которых возможна жизнь: нижняя граница прежде всего обусловлена температурой замерзания воды, верхняя – разрушением надмолекулярной структуры органических соединений.

В ходе столь пространных рассуждений, кроме прочего, окончательно вычленился предмет дисциплины, которой посвящено настоящее учебное пособие. А именно предметом эмбриологии являются два из отмеченных выше свойств – *развитие* и *воспроизводство*, причём весьма своеобразные их формы – *самоорганизация* и *самовоспроизводство*. То есть процессы, происходящие без внешнего управления.

Остановимся на этих моментах несколько подробнее. А именно уточним, почему такая независимость возможна и чем обеспечена.

В настоящее время неопровержимо утверждение, что она возможна благодаря наличию программы этих процессов, закодированной в генотипе организма, носителем которой является ДНК. А значит, чтобы воспроизвести организм, необходимо прежде воспроизвести эту генетическую программу.

Таким образом, строго говоря, воспроизводство организма – комплекс двух весьма разных по своей природе процессов:

а) *воспроизводство* информации о структуре организма – генотипа – путём дубликации ДНК (РНК);

б) *реализация* информации генотипа в материальную структуру организма, т. е. в *фенотип*. Последнее и есть *развитие* организма или *онтогенез*.

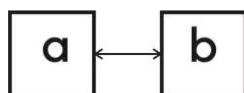
Соответственно, первое относится к компетенции *генетики*, второе – к компетенции того, что называется *биологией развития*.

Реализуем наши рассуждения в графической схеме объекта, наделённого свойствами, о которых ведётся разговор.

В соответствии со сформулированными выше понятиями мы должны создать схему открытой самовоспроизводящейся, самоорганизующейся системы. То есть «разработать» в её составе части (элементы, блоки), определив конкретные их функции, что и обеспечит реализацию перечисленных выше свойств.

Если исходить из только что приведённых соображений, такая система должна иметь элемент (функциональный блок), являющийся *носителем* обсуждённой выше *информации* (А).

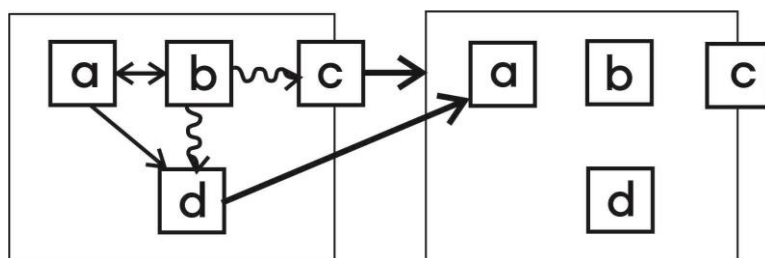
Чтобы воспользоваться этой информацией, необходимо считывающее устройство (В). Свяжем эти блоки функциональной связью (стрелкой). (Кстати, если ограничиться лишь этими двумя блоками, то такая конструкция уже будет являться *системой*, хотя и самой примитивной – меньше двух частей по определению в любой системе быть не может.)



Далее, чтобы *реализовать эту информацию в материальную структуру*, необходим блок, который это осуществляет (С). Вещество и энергию для своего построения эта система получает из *внешней среды*. Таким образом, эта система, состоящая пока из трёх элементов (А-В-С), является *открытой и самоорганизующейся*.



Однако самовоспроизводиться такая трёхчленная система не может, так как выше отмечалось, что воспроизводство организма – это прежде всего воспроизводство для начала не его структуры, а информации о нём, что происходит довольно быстро. Сама же структура возникает потом, что может длиться довольно долго, – если говорить об организмах, порой десятилетиями. Поэтому в рассматриваемой нами системе должен быть блок, осуществляющий *копирование информации* (D). Эта информация копируется на блок А системы нового поколения, который, соответственно, произведён «универсальным строителем» – т. е. блоком С.



Напомним, что данная схема – не схема именно организма, а абсолютно абстрактной открытой, самоорганизующейся системы. И потому она создана не биологами.

Если же говорить о биологических объектах, то, строго говоря, приведённая схема соответствует прежде всего структуре клетки. Которая, собственно, и является основой известной нам жизни.

(Справедливости ради нужно отметить, что гипотетически, да и реально, возможны объекты – конечно, не организмы в нашем понимании, – которые воспроизводят сразу непосредственно самоё его *структуру*, а не информацию.)

### 2.1.5. РАЗВИТИЕ КАК УСЛОЖНЕНИЕ

С использованием этой схемы можно вернуться к вопросу о том, что собой представляет изменение степени сложности и по какому принципу оно происходит. Не претендуя на всеобъемлемость рассмотрения, ограничимся разговором об усложнении объектов, аналогичных рассматриваемым на схеме.

Итак, необходим критерий, по которому можно *количественно* оценить *степень сложности* объекта. Поскольку в данном случае объект представляет собой систему, скомпонованную из элементов, каждый из которых выполняет конкретную функцию (функции), то в качестве такого критерия логично взять *число* таких элементов (напомним – не функций). То есть если в исходной конструкции (на схеме) таких элементов 4, следовательно, более сложная система должна быть образована как минимум пятью частями. При этом новых свойств у системы возникнуть не должно.

По какому принципу в таком случае добавляются части? Поскольку в нашем случае «часть» (элемент) – понятие прежде всего *функциональное*, то, по всей видимости, из этого же принципа надо исходить и далее.

Уточним, какие процессы реализуются, например, элементом С. В него поступают команды с элемента В, вещество, энергия из внешней среды, им производятся некие конкретные «строительные операции» и т. д. То есть эта структура полифункциональна. Следовательно, эти функции можно разделить между новыми, созданными на основе элемента С, частями, иными словами, осуществить *специализацию*. И если продолжить пример с частью С, то на её базе, как видим, можно создать даже не 2 новых, а большее количество новых элементов, наделённых конкретными функциями.

Таким образом, базовым принципом, по которому реализуется усложнение живых объектов, является *специализация*. Кстати, напомним, что по этому принципу реализуется биологическое развитие вообще: как онто-, так и филогенез.

Конечно, любая попытка *упростить* такую конструкцию влечёт за собой утрату главных свойств систем. Хотя такие биологические объекты есть. Это вирусы, которые, следуя предложенной схеме, представляют собой только блок А нашей схемы. Для обеспечения же своего воспроизводства вирусы вынуждены «заимствовать» систему репродукции у клетки.

Это очередной раз подтверждает, что единственной известной в настоящее время формой жизни является клеточная.

## 2.2. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

Итак, одним из атрибутов организма является способность к воспроизводству. Более того, оно (воспроизводство), по всей видимости, является свойством жизни в самом широком смысле, на всех уровнях – как на организменном, так и надорганизменном и «подорганизменном».

Напомним смысл этого термина в контексте настоящего исследования:

*Воспроизводство – это возникновение нового объекта, подобного исходному.*

При этом мы в своё время подчеркнули, что в биологии рассматривается весьма специфическая его форма – *самовоспроизводство*, т. е. тот его случай, когда его (воспроизводства) причиной внешняя среда не является.

Становление биологии в современном смысле в значительной степени и состоит в постижении этого феномена.

В XVI в. Ф. Реди (1626–1697) на основе своих экспериментов сформулировал основополагающий принцип: «*Omne vivum ex vivo*» – «Всё живое из живого», постулировав невозможность зарождения живого из неживого, т. е. невозможность так называемого самозарождения: любое живое есть результат воспроизводства только живого.

XIX в. добавил в науку принципы:

«*Omnis cellula ex cellula*» – «Каждая клетка только из клетки» (Р. Вирхов), а именно: только воспроизводство самих клеток является источником их возникновения (а нам известна жизнь только в клеточной её форме).

«*Omnis nucleus ex nucleus*» – «Каждое ядро – из ядра». Исходя из понимания, что центром воспроизводства клетки является ядро, декларировано, что любое ядро – результат воспроизводства ядра же.

Следуя этим формулам, в XX в. пришло понимание «*Omnis molecula ex molecula*». Конечно, имеется в виду молекула ДНК, единственно являющаяся основой любого биологического воспроизводства.

Если попытаться сформулировать нечто вроде аксиом современной биологии, т. е. самых основополагающих, универсальных принципов понимания феномена жизни вообще, то, вероятно, в качестве таковых можно принять следующие:

1. Организм – единство фенотипа и программы для его построения – генотипа, – передающегося по наследству из поколения в поколение.

2. Наследственные молекулы синтезируются матричным путём. В качестве матрицы, на которой строится ген будущего поколения, используется ген предыдущего поколения.

3. В процессе передачи из поколения в поколение генетической программы в результате многих причин она изменяется случайно и ненаправленно, и лишь случайно эти изменения оказываются приспособительными.

4. Случайные изменения генетических программ при становлении фенотипов многократно усиливаются и подвергаются отбору условиями внешней среды.

При таком подходе феномен воспроизводства в том или ином его проявлении является центральным.

## 2.2.1. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО – СМЫСЛ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

В настоящем учебном пособии рассматриваются явления, происходящие в организме и с организмом. Однако ранее мы отмечали, что, несмотря на то, что наряду с процессами, составляющими метаболизм, т. е. совокупностью явлений, обеспечивающих организму сам факт жизни, организм обязательно осуществляет воспроизводство «себя» (если для этого нет внешних препятствий), которое *не является необходимым для жизни* данного индивида.

Какова первопричина возникновения воспроизводства как атрибута жизни? Если это свойство обязательно для каждого организма (впрочем, в этом и состоит смысл термина «атрибут»), то оно, вероятно, должно возникнуть как условие существования организма как такового, особи. Причину этого надо, по-видимому, искать в самом процессе *возникновения* жизни. На тех исторических этапах, когда клетка как таковая ещё не возникла. Но существовали некие пока неклеточные объекты, уже обладающие теми свойствами, которыми наделён любой организм в современном понимании.

Естественно, появление жизни есть результат химической эволюции. Её магистральная линия, на которой непосредственно возникает живая материя, включает ряд крупных ступеней: химические элементы-органогены – их простые соединения – биомономеры (полипептиды, полинуклеотиды) – протоклетки (коацерваты, протеиноидные микросферы, ряд аналогичных им надмолекулярных образований) – первые живые клетки.

Важнейшим моментом является появление у таких неклеточных объектов способности к росту как единственный путь преодоления кинетического температурного предела увеличения каталитической активности и далее – механизма точной пространственной редупликации в результате преодоления кинетического концентрационного предела.

Сущность качественного скачка между живыми и неживыми открытыми системами сводится к формированию всего лишь одной новой функции – свойства точной пространственной редупликации системы в целом. Поэтому способность каталитических систем к точной пространственной редупликации должна считаться главным критерием живого, главной чертой сущности жизни.

Суть идеи довольно проста. Существует некий «предорганизм», представляющий собой некий химический конструктор, обладающий, тем не менее, рассмотренными ранее основными свойствами организма. Форма такого объекта в силу простых физических причин – агрегатного состояния, равномерного внутреннего и внешнего давления – сферическая. Поступление необходимых для его существования (и выход не нужных) веществ осуществляется диффузно через поверхность.

Происходящие в этом объекте химические процессы ведут к увеличению его размеров. При этом площадь поверхности, через которую происходит обмен с внешней средой, увеличивается во второй степени. Однако его объём растёт в третьей степени (рис. 2).

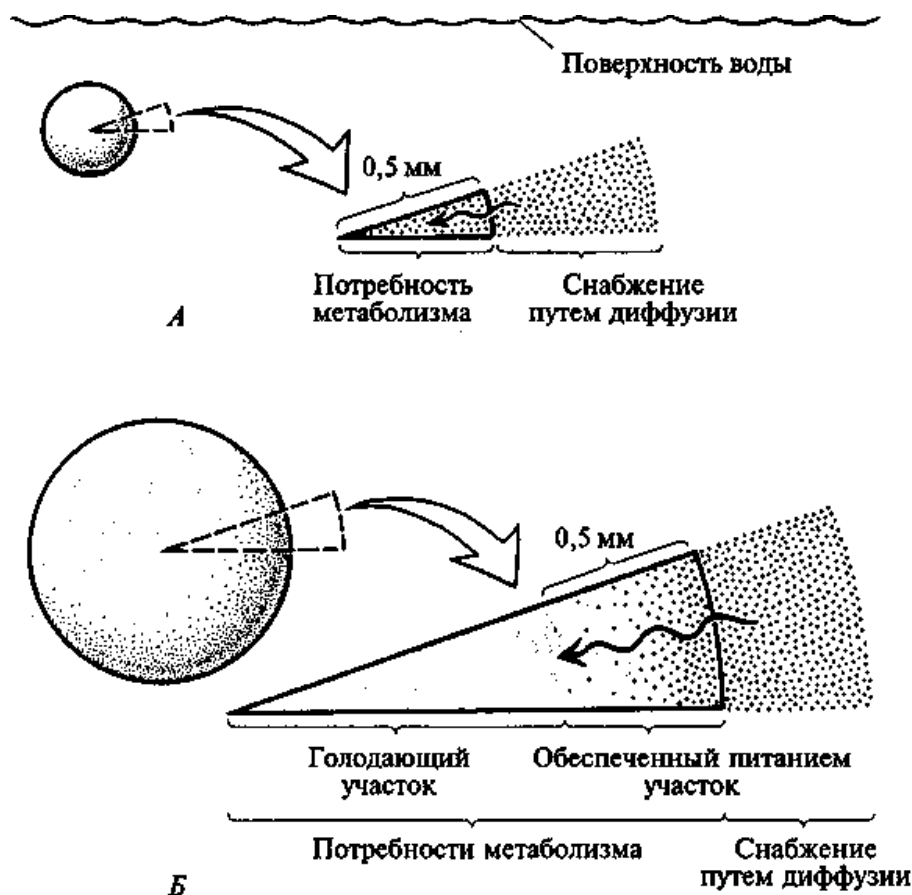


Рис. 2. Размеры и транспорт веществ в организме: диффузия и циркуляция у водных организмов. Размерные границы, в пределах которых может быть использована диффузия (по: Рупперт, 2008)

То есть в какой-то момент площадь поверхности перестаёт обеспечивать необходимый объём транспорта веществ, что грозит самому существованию этого конструкта. Значит, чтобы сохраниться как таковому, этот объект должен уменьшить свой объём, т. е. делиться, а значит, размножаться.

### 2.2.2. ВОСПРОИЗВОДСТВО ОРГАНИЗМА И ПОПУЛЯЦИЯ

Если говорить о воспроизводстве как о процессе, необходимом для *жизнеобеспечения* организма, то оно относится лишь к *многоклеточным*, которые являются лишь эпизодом в существовании земной биоты. Имеется в виду то, что для формирования и поддержания такого организма необходимы многочисленные митозы, т. е. *воспроизводство соматических клеток*, для чего, в свою очередь, необходима дупликация – *воспроизводство – ДНК*. Эти процессы изучаются соответствующими биологическими науками – генетикой, цитологией, гистологией – и достаточно подробно рассматриваются соответствующими учебными дисциплинами.

Если же говорить о воспроизводстве *организмов*, то оно также является условием существования, поддержания биологических систем, но уже *надорганизменного* уровня. Прежде всего, популяции в частности и вида в целом.



Это обусловлено следующим:

1. Организм в силу своих физических особенностей (прежде всего энергетической открытости) и особенностей его химического субстрата – объект весьма «хрупкий», уязвимый для воздействий внешней среды, сравнительно легко разрушающийся в результате её влияния. Это ставит под угрозу существование популяции, составной частью которой он является. Более того, судя по всему, многоклеточность породила смерть организма «запрограммированную», не вызванную внешними воздействиями. То есть, если угодно, обязательную. Таким образом, репродукция организма становится обязательным условием существования популяции (вида).

2. При этом условия внешней среды весьма нестабильны, переменчивы в тех параметрах, которые обуславливают известную нам форму жизни. Следовательно, популяция должна иметь и свою «ответную» переменчивость на «вызовы» внешней среды, которые для живого являются непредсказуемыми, всегда неожиданными.

3. Конкуренция – а это, как отмечалось, также является атрибутом живого – требует способности к экспансии, для чего необходимо воспроизводство *расширенное*.

4. Последнее даёт возможность также расширения ареала, выхода в новые экологические ниши, а это возможно только за счёт воспроизводства организмов.

Поэтому в настоящем разделе, как и во всём учебном пособии, *процессы воспроизводства организмов будут рассматриваться именно как условие и свойство поддержания популяции (вида)*.

Генетики обычно называют популяцией более или менее *изолированную, устойчиво самовоспроизводящуюся группу особей, связанных между собой генетически*.

В свою очередь, под генетической связью может подразумеваться *обмен генами между особями (скрещивание) или же общность некоторых генетически определяемых черт, унаследованных от общего предка*.

Ранее генетики нередко определяли популяцию как совокупность особей, в пределах которой осуществляется свободное, беспрепятственное скрещивание особей между собой (так называемая *панмиксия*). Позднее выяснилось, что такие совокупности (называемые также «менделевскими популяциями») встречаются в природе довольно редко. Кроме того, условие «свободного скрещивания» неприменимо в отношении агамных форм, т. е. воспроизводящихся бесполом путём, – а их весьма немало.

Именно для того, чтобы понятие «популяция» можно было распространить и на эти формы, в «генетическом» определении популяции обязательность панмиксии не подчеркивается.

Однако в любом случае популяция объединяет в себе совокупность дискретностей – индивидов, особей. С другой стороны, популяция есть некое целое, в отношении которого может быть осуществлена обратная операция – вычленение из этого целого составляющих его дискретных единиц – особей.

Однако такая обратная операция не всегда настолько самоочевидна, как кажется на первый взгляд.

Обычно предполагается, что индивидуум не может быть разделён без того, чтобы не утратить своих свойств «живого». То есть если при выделении его из совокупности эта операция будет проделана некорректно, то индивид будет повреждён и, следовательно, погибнет. Это представление применимо к большинству высших животных.

Но большинство растений и многих так называемых низших животных можно разбить на более мелкие единицы, каждая из которых способна *регенерировать недостающие участки*.

В некоторых случаях «индивиды» неспособны к самостоятельному существованию, но должны агрегировать с другими индивидами своего или чужого вида. Лишайник состоит из водоросли и гриба, живущих в тесном симбиозе. Водоросли, входящие в его состав, обычно встречаются и сами по себе, но почти все грибы, входящие в состав лишайников, встречаются только в составе последних.

Неочевидна индивидуальность представителей некоторых систематических групп, когда отдельные особи изначально утрачивают свою самостоятельность (например, рыбы из семейств *Caulophrynidae*, *Ceratiidae*, *Neoceratiidae*, *Linophrynida*, моногенетический сосальщик *Diplozoon paradoxum*, рассматриваемые в 2.2.3.9)

Человеку для того, чтобы жить, необходим витамин К, который синтезирует кишечная палочка *E. coli*. В свою очередь, кишечная палочка не может жить в естественных условиях вне толстого кишечника человека.

Примером организации другого типа могут служить колониальные формы. Индивиды таких видов, как зелёные водоросли *Volvox* и *Pandorina*, пчёлы, муравьи и других, существуют в тесной связи с другими членами своего вида, причём каждый член колонии уже не способен к самостоятельному существованию. В данном случае единицей является колония, а не отдельные её члены.

### 2.2.3. ОСНОВНЫЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ РАЗДЕЛА

Итак, подытоживая вводные рассуждения, выделим наиболее общие понятия, лежащие в основе рассматриваемой дисциплины. Наверное, наиболее универсальными будут следующие.

#### 2.2.3.1. Воспроизводство (репродукция)

От лат. *re* – вновь и *productio* – продолжение. (Поскольку эти термины являются, по сути, кальками друг с друга, впредь они будут использоваться как равноправные синонимы). *Возникновение объекта, подобного исходному, то есть наделённому всеми основными качествами последнего*. Как уже отмечалось, воспроизводство организмов специфично. Они осуществляют так называемое самовоспроизводство, т.е. воспроизводство без внешнего управления. Исходный организм (клетка) обычно называется родительским (материнским), а производный от него – «дочерним».

### 2.2.3.2. Жизненный цикл (цикл развития)

Напомним, что возникший в ходе воспроизводства объект должен обладать всеми основными свойствами «родительского». В результате воспроизводства особи должна возникнуть особь, в свою очередь способная воспроизводиться. Поэтому появление споры, семени, зародыша, заростка, личинки и т. д. не может считаться законченной репродукцией. Приведённые примеры напоминают, что воспроизводство организмов – процесс зачастую сложный, многостадийный, длительный, включающий в себя много разнообразных явлений.

В основе любого воспроизводства организмов лежит митоз – единственный известный нам способ репродукции живого. (Напомним, что *амитоз* и *мейоз*, строго говоря, воспроизводством не являются, поскольку в результате того и другого формируются клетки, отличные от исходной.) Поэтому в самой простой форме – у одноклеточных – воспроизводство исчерпывается клеточным циклом. Кстати, последний термин также указывает на то, что это многоэтапный процесс.

Рассматривая организмы, относящиеся к разным таксонам, как весьма высокого, так и не очень высокого ранга, обнаруживаем огромное разнообразие событий в ходе того, как, наконец, сформируется репродуктивная особь. Причём процесс этот представляет собой последовательную смену дискретных живых объектов, различающихся на молекулярном, клеточном, тканевом и организменном уровнях.

*Эта полная совокупность всех событий в ходе возникновения новой репродуктивной особи впредь будет именоваться жизненным циклом организма.*

Строго говоря, эта последовательность не является циклом в буквальном смысле – лат. *cyclus* от др.-греч. *κύκλος* – окружность. Слово «цикл» указывает лишь на повторяющееся чередование фаз. Тогда как в действительности чередование идёт не по кругу, а как бы по восходящей во времени цилиндрической спирали, витки которой при взгляде на охватываемый этой «спиралью» воображаемый цилиндр с его торца проецируются один на другой, образуя круг, т.е. цикл.

### 2.2.3.3. Индивид. Единица популяции

*Пространственная дискретность* индивида может быть выявлена по следующим критериям:

1) по отсутствию топографической единости с иными подобными образованиями; не соответствует, например, колониальным формам, у которых этот критерий не применим.

2) критерию функциональному – функциональная самодостаточность каждой морфологически сходной единицы;

3) в случае полового размножения – генетическому своеобразию.

Таким образом, исчерпывающего, абсолютного критерия нет – любой грамотный биолог вспомнит случаи, в которых даже с предложенным

комплексом критериев задача вычленения индивида удовлетворительно не решается.

Наконец, на разных стадиях жизненного цикла индивидуальность может меняться (рис. 3).

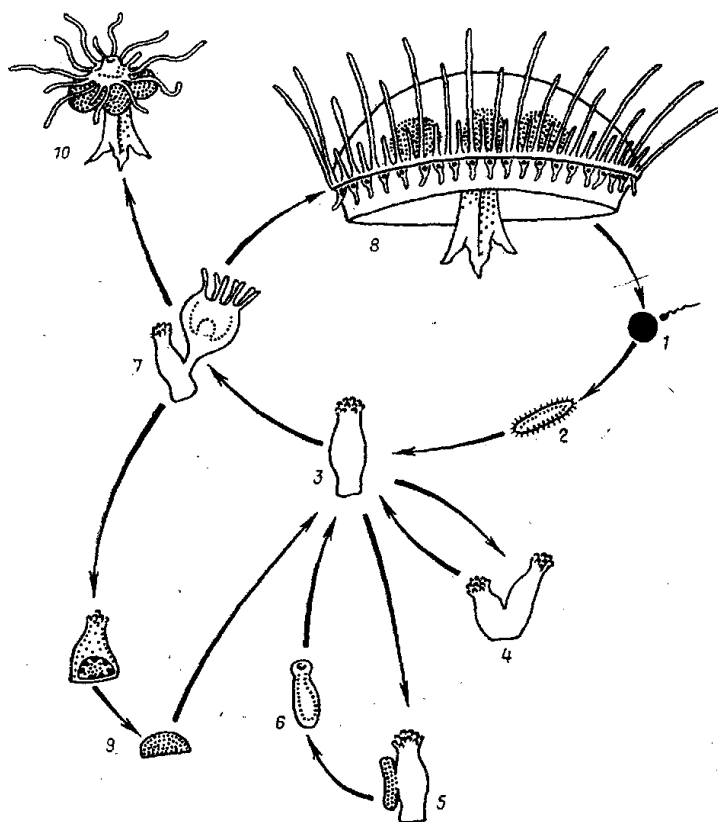


Рис. 3. Жизненный цикл *Craspedacusta* (по: Reisinger, 1957; упрощённо): 1 – оплодотворение; 2 – планула; 3 – микрогидра; 4 – полипоидное почкование; 5 – фрустулия; 6 – саккула; 7 – медузоидное почкование; 8 – медуза; 9 – образование подоцисты; 10 – «Halammohydra-Stadium»

#### 2.2.3.4. Онтогенез. Организм. Размножение

От др.-греч. – ὄν, лат. *on* – «род», », ὄντος, *ontos* – «сущий», γένεσις, *genesis* – «зарождение».

Обычно определяется как *индивидуальное развитие организма*. Однако реально и это понятие весьма неоднозначно. Этот термин, предложенный в 1866 г. Э. Геккелем, сначала относился только к многоклеточным организмам, размножающимся половым путем. Позднее его стали использовать в очень широком смысле, и в настоящее время под онтогенезом подразумевается *цикл индивидуального развития любого живого существа, в том числе одноклеточного или даже имеющего неклеточное строение*, т.е. этот термин нередко является аналогом понятия «жизненный цикл».

В сущности, то, что называется онтогенезом, у разных живых существ имеет разный смысл.

Онтогенез неклеточного живого существа, или *вируса*, соответствует промежутку между двумя репликативными состояниями генома.

Онтогенез *одноклеточного* организма (прокариота или протиста) эквивалентен клеточному циклу, т. е. периоду между двумя последовательно происходящими клеточными делениями или периоду *между завершающим делением и клеточной смертью*.

Онтогенез *многоклеточного* организма (который в своей основе имеет онтогенез отдельной клетки) складывается из ряда возрастных стадий; *исходным моментом служит оплодотворение яйцеклетки или начало самостоятельного существования органа вегетативного размножения, а финалом – смерть особи*.

Таким образом, в ряде случаев этот термин тоже становится синонимом термина «воспроизводство». Но поскольку у одноклеточных эти явления фактически сводятся к клеточному циклу, то ряд авторов (и не без оснований) считает понятие онтогенеза к одноклеточным неприложимым.

*Организм – открытая самоорганизующаяся самовоспроизводящаяся система*. Химической основой такой системы являются водные коллоидные растворы высокомолекулярных органических соединений. Все известные в настоящее время организмы имеют клеточную структуру: представляют собой либо одиночные клетки, либо колониальные их объединения или путём дифференциации формируют истинно многоклеточный организм.

*Размножение – увеличение числа особей*. Несмотря на то, что в биологическом обиходе чаще всего этот термин и «воспроизводство» функционируют как синонимы, в строгом смысле это не одно и то же: ещё раз напомним, что хотя репродукция чаще всего сопровождается и размножением, однако не всегда. Посему в настоящем пособии эти понятия чётко разводятся.

### **2.2.3.5. Размножение половое и бесполое. Половой процесс**

Как уже отмечалось, одной из важных задач настоящего учебного пособия является не столько знакомство с разнообразием процессов, обеспечивающих воспроизводство организмов для поддержания популяции, сколько их систематизация. И, если возможно, то и некая унификация представлений о том, как это реально осуществляется у представителей различных систематических групп. Предполагается, что читатель имеет базовые представления об этих процессах, приобретённые при изучении предшествующих учебных дисциплин. Поэтому ряд специальных терминов используется с самого начала разговора без комментариев. Однако в дальнейшем тексте они будут уточнены.

Существуют разные варианты размножения организмов. Обычно это разнообразие, прежде всего, подразделяется на две версии: размножение *бесполое* и *половое*. Рассмотрению этих процессов и посвящена настоящая тема.

Эти феномены-понятия в биологическом обиходе используются фактически как антитеза. В чём суть этого противопоставления?

В том и другом случае в терминах фигурирует явление *размножения*. Напомним, что, строго говоря, размножение – это *увеличение числа* однородных объектов и не более того.

Вне зависимости от того, какова организация тех или иных живых форм – одно- или многоклеточная, – и воспроизводство, и размножение достигается одним единственным способом – за счёт клеточного деления, посредством митоза, как при бесполом, так и половом размножении.

Следовательно, принципиальное различие этих видов размножения – не в механизме *размножения* как такового.

Напомним также, что репродукция организмов обеспечивает не просто их копирование, повторение. Она нацелена на стабильность существования *популяции, вида*, нацелена на *выживание* популяции.

Вследствие специфики своей физической и химической организации организмы и, следовательно, формируемые ими популяции весьма тонко связаны с внешней средой и лимитированы её факторами. Поэтому долгосрочное существование популяции должно быть обеспечено неким запасом прочности к этим непредсказуемым внешним воздействиям, сочетая одновременно консерватизм и вариативность. И простым копированием уже существующей модели (моделей) организма обеспечить эту стабильность в нестабильной среде недостаточно.

*Главное различие рассматриваемых форм размножения определяется тем, каким образом в жизненном цикле тех или иных организмов достигается адаптивная вариативность.* Как мы знаем, формирование той или иной структуры (*фенотипа*) обусловлено его *генотипом*. Следовательно, различие в достижении *вариативности фенотипов* обеспечивается разным механизмом достижения *вариативности генетической*, что и является принципиальным различием того, что называется размножением бесполом и половым.

Механизмы бесполого размножения сравнительно просты и будут рассмотрены в соответствующих разделах о воспроизводстве организмов различных систематических групп. Подробнее остановимся на феноменах, связанных с половым размножением.

#### 2.2.3.5.1. Генетическая рекомбинация

Любое многообразие может быть достигнуто лишь двумя способами:

- а) посредством возникновения новых элементов;
- б) посредством комбинации уже существующих.

В отношении генотипов первое называется *мутагенезом*, второе – *генетической рекомбинацией*. И различие двух видов размножения связано как раз с этими двумя процессами.

Мутагенез как таковой – процесс молекулярного уровня и рассматривается соответствующими биологическими дисциплинами, содержание которых не входит в компетенцию настоящего учебного пособия.

Что же касается механизмов генетической рекомбинации, то они обусловлены биологическими процессами другого уровня. Этот вопрос и будет рассмотрен подробнее.

При этом отметим, что поскольку потенциальной мишенью для мутагенеза является вся хромосома, накопление вредных мутаций рано или поздно привело бы организм к гибели, независимо от параллельного накопления нейтральных и

даже полезных мутаций. Однако в действительности эта тенденция встречает противодействие со стороны рекомбинации, благодаря которой полезные и нейтральные мутации не только отсеиваются от вредных, но и фиксируются в одной группе сцепления.

Уточним, что в настоящее время различают три типа генетической рекомбинации: *гомологическую*, *сайтспецифичную* и *незаконную*.

*Гомологическая*, или *общая*, рекомбинация распространена наиболее широко. Она представляет собой обмен «выровненными» участками гомологии между двумя генетически различными молекулами ДНК. Хотя в ней может участвовать пара последовательностей практически с любой степенью генетического сходства, частота рекомбинационных событий в первую очередь определяется гомологией. В результате гомологической рекомбинации образуются рекомбинантные хромосомы.

*Сайтспецифичная* рекомбинация происходит между специфическими последовательностями, которые содержат очень короткую область гомологии. Так, например, благодаря рекомбинации данного типа ДНК бактериофага интегрируется в хозяйскую хромосому.

*Незаконная* рекомбинация затрагивает такие последовательности ДНК, которые полностью лишены гомологии. Рекомбинация данного типа происходит, в частности, при транспозиции мобильных генетических элементов, что приводит к перестройке инфраструктуры отдельно взятого генома.

В данном случае нас интересует гомологическая, или *общая*, рекомбинация, о которой далее и пойдёт разговор.

#### 2.2.3.5.2. Сущность полового процесса

Итак, *генетическая рекомбинация* – это *формирование новых комбинаций существующих генов*. Та или иная их комбинация – это и есть *генотип* индивида. Следовательно, добиться рекомбинации можно только посредством взаимодействия генотипов разных индивидов. Такое явление и называется *половым процессом*.

Нередко утверждают, что половой процесс – это оплодотворение, т. е. слияние половых клеток. Это также неверно. Верно обратное утверждение: оплодотворение – это половой процесс, а вернее, один из его видов: первое утверждение справедливо лишь для организмов, которые продуцируют гаметы. То есть для многоклеточных, и то не всегда.

Процессы поддержания популяции путём воспроизводства организмов разных систематических групп весьма разнообразны. В одном разделе невозможно их изложить во всём многообразии, не теряя при этом целостности анализа их биологической сути. Поэтому описание конкретных репродуктивных процессов, жизненных циклов представителей разных систематических групп вынесены в отдельный раздел, к которому в ходе повествования будут осуществляться многочисленные ссылки.

Исходной, самой древней и многообразной формой организма является одноклеточная организация – как все Procaryota, так и огромное количество Eucaryota.

Уже у многих Procaryota для тех целей, о которых мы говорим, осуществляется конъюгация, или парасексуальный процесс.

У протистов (этот термин в данном случае используется не в таксономическом смысле: имеются в виду одноклеточные, а также многоклеточные, но не достигшие тканевого уровня, эукариоты – животные, водоросли и грибы) генетическая рекомбинация достигается двумя способами – а) *конъюгацией* и б) *копуляцией* (см. 3.3.1.4.1).

В разных таксонах жгутиконосцев и ризопод достаточно часто встречаются агамные (буквально – «бесполое») слияния особей в форме *псевдокопуляции* и *плазмодизации*. Изредка у объединившихся таким образом организмов наблюдается *кариогамия* (слияние ядер).

Генетическая рекомбинация у многоклеточных может осуществляться не половыми, а соматическими клетками, как, например, у ряда грибов.

У высших грибов имеется *парасексуальный* процесс – аналог агамного гапло-диплоидного цикла протистов. После соматогамии, т. е. слияния *соматических* клеток и соматокариогамии (осуществляющейся с очень низкой частотой), у этих организмов протекает растянутый во времени и пространстве гаплоидизирующий процесс, аналогичный мейозу, – *парамейоз*, благодаря которому в диплоидных ядрах с низкой частотой происходит конъюгация хромосом и кроссинговер. Гаплоидизация осуществляется в результате постепенной потери одного набора хромосом в серии последовательных митозов. Есть все основания полагать, что в процессе эволюции парамейоз может трансформироваться в классический мейоз.

Таким образом, суммируя вышесказанное, предложим следующее определение рассматриваемого явления:

*Половой процесс – это генетическая рекомбинация посредством взаимодействия двух особей. Она может осуществляться организмами непосредственно (одноклеточные – конъюгацией и копуляцией) либо – у многоклеточных – посредством взаимодействия отдельных клеток – либо половых, либо соматических.*

При этом обычно эти события сопровождаются *изменением плоидности*.



### 2.2.3.6. Размножение и жизненный цикл организма. Диплоидность и половой процесс

Исторически сложилось так, что основные явления, связанные с половым процессом, были наиболее детально изучены сначала у многоклеточных животных, у которых обычно из диплоидных клеток благодаря мейозу формируются гаплоидные *гаметы* – яйца у самок и сперматозоиды у самцов. Далее при оплодотворении происходит *слияние гамет* (гаметогамия, или сингамия), а некоторое время спустя *и их ядер* (кариогамия). Образуется диплоидная *зигота*, способная в результате эмбрионального развития воспроизвести *диплоидный многоклеточный организм*.

Таким образом, полный или классический половой процесс всегда состоит из трёх основных этапов:

- мейоза,
- сингамии или гаметогамии и
- кариогамии.

Забегая вперёд, отметим, что последовательность этих этапов у разных эукариот неодинакова.

Проиллюстрируем изложенное в виде двух первоначальных схем (рис. 4).

Итак, *цикл полового размножения включает чередование диплоидных поколений клеток с гаплоидными*. Смешение геномов происходит при слиянии гамет с восстановлением диплоидности. В свою очередь, новые гаплоидные клетки образуются из диплоидных в результате мейоза. В процессе генетической рекомбинации в мейозе парные хромосомы обмениваются ДНК, после чего новые их комбинации расходятся в разные клетки, которые теперь содержат гаплоидные наборы хромосом. В результате каждая клетка нового гаплоидного поколения получает новое сочетание генов, происходящих частично от одной родительской клетки предыдущего поколения и частично от другой. Таким образом, благодаря таким циклам распадаются старые комбинации генов и создаются новые.

В ходе полового цикла клетки размножаются посредством митоза – чаще всего во время диплоидной фазы. Но есть и исключения. Например, у дрожжей путём митоза размножаются только гаплоидные клетки; диплоидная же клетка, образовавшись, сразу переходит к мейозу. У растений митотические деления происходят и в гаплоидной, и в диплоидной фазах. При этом у всех растений, за исключением наиболее примитивных, гаплоидная фаза очень короткая и простая, тогда как диплоидная представлена длительным периодом развития и роста.

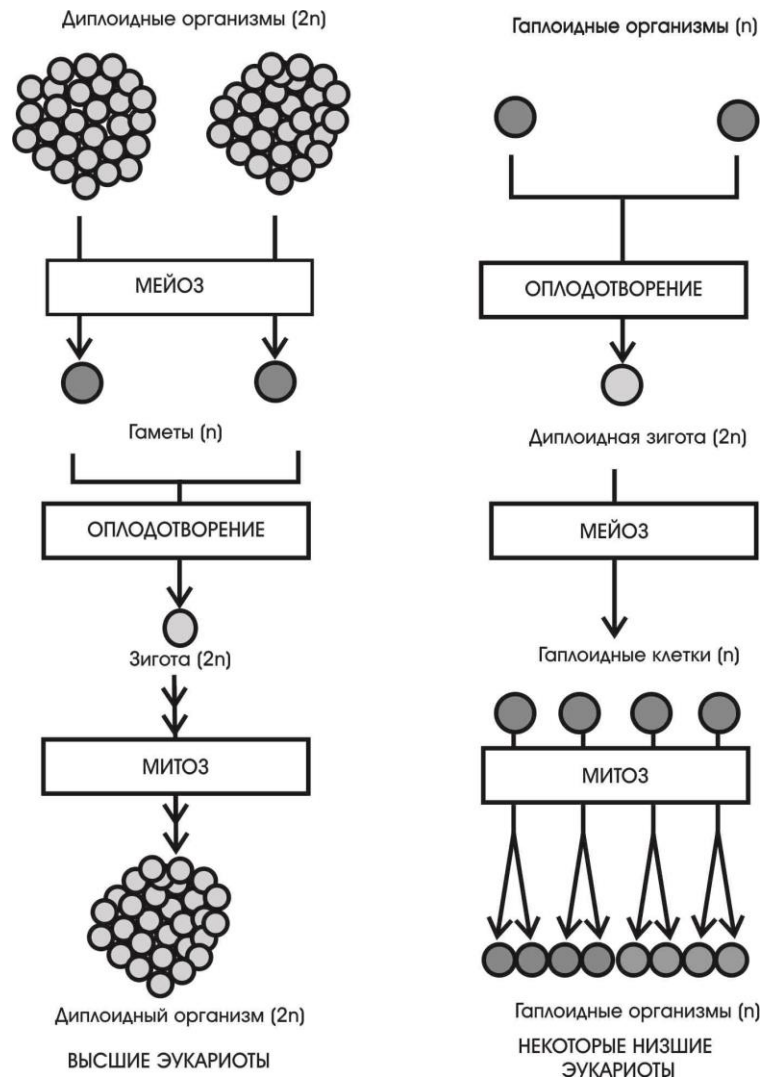


Рис. 4. Жизненные циклы одно- и многоклеточных (по: Албертс и др. с изм., 1994)

У подавляющего большинства животных, в том числе у всех позвоночных, гаплоидная фаза ещё короче. Практически весь жизненный цикл они проводят в диплоидном состоянии; гаплоидные же клетки живут очень недолго, они совсем не делятся и специально приспособлены для полового слияния.

Во время диплоидной фазы, начинающейся благодаря оплодотворению, клетки размножаются и дифференцируются. У большинства животных полезно различать *клетки зародышевой линии* (зачаткового пути), от которых берёт начало следующее поколение гамет, и *соматические* клетки, образующие весь остальной организм и не оставляющие потомства (см. 3.3.6.7.1.1). В некотором смысле соматические клетки нужны только для того, чтобы способствовать выживанию и размножению клеток зачаткового пути.

При наличии генетической рекомбинации родительские особи производят потомков, которые будут отличаться от них самих самым непредсказуемым образом, следовательно, среди новых случайных сочетаний генов присутствуют сочетания «хуже», нежели родительские генотипы.

В случае же бесполого размножения дочерние особи будут иметь генотипы, по крайней мере, не хуже родительских.

По всей видимости, перетасовка генов в процессе полового размножения способствует выживанию вида при изменении условий среды. Совершенно стабильной среды и стабильного, не подверженного мутациям генотипа не бывает. И если допустить достаточно сильное влияние (изменчивая среда и высокая частота мутирования генов) на приспособленность организма, то в какой-то момент быть бесполом станет невыгодным. Быстрая адаптация к изменяющейся среде и очищение генофонда популяции от вредных мутаций – обе цели будут достигнуты при переходе к половому размножению.

Итак, половой процесс может быть выгоден лишь при необходимости *поддержания постоянного уровня приспособленности в системе генотип – среда*. И если какой-либо фактор нарушает это равновесие и соответственно уменьшает приспособленность организма, то в результате нового перемешивания аллелей оно восстановится.

Короче говоря, если производится много потомков с разнообразными комбинациями генов, имеется больше шансов на то, что хотя бы один потомок окажется приспособленным для будущих жизненных обстоятельств, какими бы они ни были.

#### 2.2.3.6.1. Первые этапы эволюции полового размножения

Ход эволюции в значительной мере зависит от мутаций, благодаря которым возникают новые аллели генов. Предположим, у двух особей в некоторой популяции возникли благоприятные мутации, затрагивающие разные генетические локусы, а значит, и разные функции.

У бесполого вида каждая из этих особей даст начало клону мутантных потомков и два новых клона будут конкурировать до тех пор, пока один из них не одержит верх. Один из благоприятных аллелей, проявившихся благодаря мутациям, будет, таким образом, распространяться, тогда как другой в конце концов исчезнет.

Теперь представим себе, что один из исходных мутантов обладает способностью, позволяющей ему включать в свой геном гены из других клеток. В условиях борьбы за существование приобретение генов у клеток конкурирующего клона равносильно созданию клетки, несущей все благоприятные мутации. Такая клетка будет обладать наибольшей приспособленностью, и полученные ею преимущества обеспечат распространение в популяции особенности, позволяющей включать в свой геном гены других клеток. Естественный отбор будет благоприятствовать такому примитивному половому размножению.

Какими бы ни были истоки полового размножения, поразительно то, что эволюция практически всех сложных организмов, доживших до наших дней, протекала благодаря чередованию новых поколений, размножавшихся половым путём. Несмотря на обилие бесполов организмов, они, по-видимому, остались весьма примитивными. Почему? Возможно, потому, что половое размножение создаёт особые возможности для генетического обновления, ведущего к развитию сложных организмов.

#### 2.2.3.6.2. Новые гены появляются в результате дупликаций и дивергенций

Для эволюции сложного организма требуются не только новые комбинации существующих генов, но и новые гены. Как это может быть достигнуто?

Многие белки могут быть сгруппированы в семейства: коллагены, глобины, сериновые протеазы и т. п. Белки одного семейства близки по аминокислотной последовательности. Поэтому вряд ли можно сомневаться в том, что гены белков каждого такого семейства произошли от единого предкового гена в результате процессов *дупликации* и *дивергенции*. Разные члены одного семейства белков часто бывают характерны для различных тканей организма, где они выполняют похожие, но несколько различающиеся функции. Создание новых генов, дивергенции и специализации имеющихся играли, очевидно, решающую роль в эволюции многоклеточных организмов.

В этом отношении *диплоидные* организмы обладают важным преимуществом: у них есть добавочная копия каждого гена, и эта копия может мутировать и служить исходным материалом для создания чего-то нового. *Гаплоидные* же виды не могут также легко вступать на путь, ведущий к увеличению и усложнению генома.

#### 2.2.3.6.3. Половое размножение сохраняет диплоидность у диплоидных видов

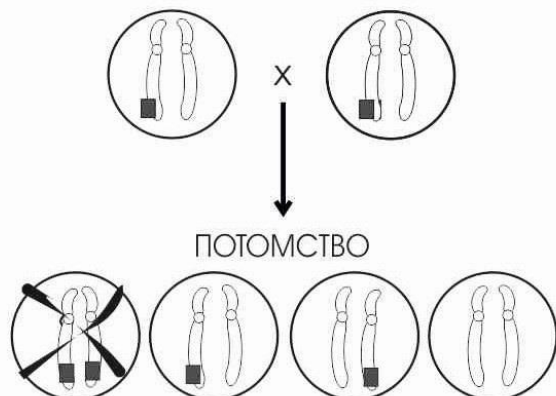
У диплоидного организма имеется две копии каждого гена – по одной от каждого из родителей. Однако для выживания и нормальной жизнедеятельности достаточно одной копии. Мутация, нарушающая функцию жизненно важного гена, для гаплоидного организма летальна, но она может оказаться безвредной для диплоида, если затронута лишь одна из копий гена, т. е. если организм гетерозиготен. Как правило, в геномах диплоидных организмов содержится много *рецессивных леталей*. Нередко гетерозиготные особи обладают несколько пониженной приспособленностью, поэтому распространение таких аллелей затруднено. Однако даже в том случае, когда приспособленность гетерозигот не снижена, на частоту появления в популяции рецессивных леталей накладывает ограничение половое размножение (рис. 5).

Если обе родительские особи несут рецессивную летальную мутацию в одном и том же гене, их потомок может унаследовать две мутантные копии этого гена и не получить ни одной нормальной; такой гомозиготный организм погибнет, и вместе с ним будут утрачены мутантные копии гена. Чем больше распространён в популяции летальный аллель, тем быстрее он будет элиминироваться. В результате устанавливается равновесие между скоростью элиминации летального аллели и скоростью его образования за счёт новых мутаций. При равновесии рецессивный летальный аллель встречается в популяции достаточно редко (хотя и значительно чаще, чем это было бы у гаплоида): подавляющее большинство особей будут иметь две функциональные копии гена.

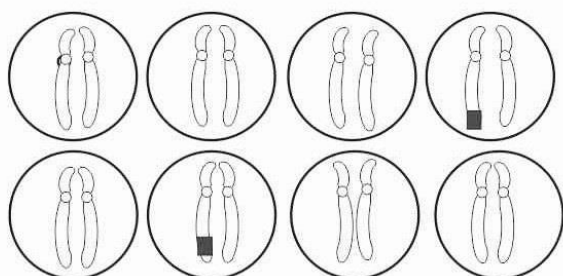


Рис. 5. Из схемы видно, каким образом при половом размножении диплоидные организмы сохраняют диплоидность в ходе эволюции (для простоты рассматриваются только летальные рецессивные мутации (по: Албертс и др., 1994)

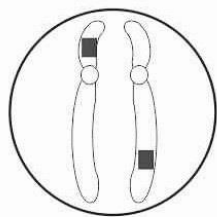
Популяции с половым размножением



Когда скрещиваются две гетерозиготные особи, некоторые из их потомков наследуют две копии рецессивного летального гена, не получая ни одной копии нормального гена, и поэтому погибают. Это способствует устранению мутантного гена из популяции



При равновесии рецессивный летальный ген встречается в популяции редко, большинство особей будет иметь две нормальные копии данного гена



Таким же образом поддерживаются редкие рецессивные аллели, возникающие в других локусах. Типичный представитель популяции с половым размножением будет содержать такие мутации в очень немногих локусах и сохранять по две нормальные копии большинства генов

Сходным образом обстоит дело и с теми рецессивными мутациями, которые просто вредны, но не летальны. В общем случае при наличии полового размножения и генетической рекомбинации отбор обеспечивает такое положение, при котором у большинства особей в большей части генных локусов остаются две функционально связанные копии гена, т. е. геном сохраняет диплоидность.

Для сравнения рассмотрим популяцию, первоначально состоящую из диплоидных особей, которые размножаются бесполом способом. В отсутствие генетических рекомбинаций ничто не препятствует тому, чтобы две копии каждого гена эволюционировали различными путями. Вредные рецессивные мутации будут накапливаться в геноме до тех пор, пока диплоидность не сменится состоянием, при котором общее количество ДНК остается прежним, но сохраняется лишь одна копия каждого из первоначальных необходимых генов. Организм становится «функционально гаплоидным».

Представление о промежутках времени, необходимых для подобных эволюционных изменений, можно получить, рассматривая, например, эволюцию чукучановых рыб. Они происходят от предков, у которых около 50 миллионов лет назад произошла полная дупликация прежде диплоидного генома, и они стали, таким образом, тетраплоидами. Подсчитано, что около 50% «лишних» пар генов, кодирующих белки, утратили с тех пор своё функциональное значение.

#### 2.2.3.6.4. Диплоидный вид обладает лишней копией каждого гена, способной мутировать и выполнять после этого новую функцию

Большинство мутаций являются вредными, поскольку они нарушают функцию гена, которая уже была оптимизирована в ходе естественного отбора. Однако иногда может произойти мутация, которая модифицирует имеющийся ген таким образом, что он приобретает новую полезную функцию. Как правило, такая мутация делает ген неспособным осуществлять свою первоначальную функцию и, если эта функция была жизненно необходимой, гаплоидный организм гибнет. Однако в диплоидном организме подобного рода мутация в одной из двух копий гена не просто терпима – она приносит пользу. Даже небольших преимуществ, которые получит организм благодаря новому мутантному гену, будет достаточно, чтобы перекрыть ущерб, нанесённый потерей одной из двух исходных копий гена: гетерозиготная особь будет извлекать пользу как из старой, так и из новой функций гена. Гомозиготы, имеющие две копии старого аллеля или две копии нового, окажутся менее приспособленными. В подобных случаях, когда имеется преимущество гетерозигот, мутантный ген быстро распространяется в диплоидной популяции с половым размножением – до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие, при котором и старые, и новые аллели представлены с высокой частотой и доля гетерозиготных особей велика. Это явление называется *сбалансированным полиморфизмом*.

Однако кое-чем приходится расплачиваться: при скрещивании двух гетерозигот значительная часть потомков в соответствии с обычными законами Менделя окажется гомозиготной и поэтому хуже приспособленной. Но такое положение не будет сохраняться вечно – из него есть выход.

#### 2.2.3.6.5. Диплоидный вид может быстро обогащать свой геном, приобретая новые гены

Время от времени у всех организмов происходит спонтанное удвоение генов: хромосома, содержащая одну копию гена  $G$ , в результате ошибки в репликации ДНК даёт начало хромосоме, в которую входят уже две копии этого гена, расположенные одна за другой. Такие дубликации сами по себе не дают никаких преимуществ и встречаются, как правило, у очень немногих особей.

Предположим, однако, что дубликация произошла в локусе, содержащем полезный мутантный аллель  $G^*$ , который с высокой частотой присутствует в популяции в связи с отбором в пользу гетерозигот и сосуществует в геноме с исходным аллелем  $G$  (рис. 6). Тогда велика вероятность того, что в диплоидной клетке, содержащей хромосому  $GG$  (несущую дубликацию), её гомолог будет содержать аллель  $G^*$ , так что получится генотип  $GG/G^*$ . Затем в результате генетической рекомбинации в мейозе могут образоваться гаметы с генотипом  $GG^*$ . В этих гаметах исходный ген  $G$  и мутантный  $G^*$ , расположенные один за другим, не будут уже двумя аллелями, конкурирующими за один и тот же локус. Такая комбинация выгодна, и она станет быстро распространяться, пока,

наконец, вся популяция не будет состоять из гомозигот  $GG^*/GG^*$ . Преимущество особей с таким генотипом состоит не только в обладании обоими генами – старым  $G$  и новым  $G^*$ , но и в том, что они могут передавать это преимущество всем своим потомкам.

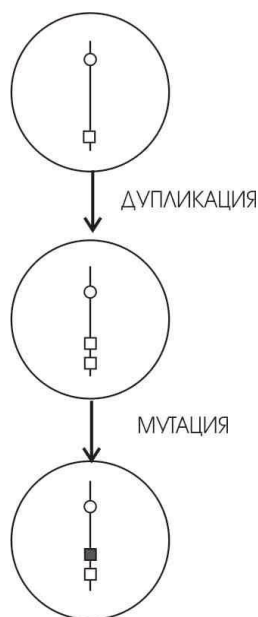


Рис. 6. Возникновение нового гена ( $G^*$ ) по схеме «мутация → распространение → дупликация» в процессе полового размножения диплоидного организма (по: Албертс и др., 1994)

Таким образом, у диплоидного вида с половым размножением могут возникать новые гены в результате мутаций в добавочных копиях имеющихся генов; эти новые гены могут распространиться в популяции благодаря отбору в пользу гетерозигот, причём не будут потеряны и исходные гены. И наконец, новые гены могут дополнительно включаться в геном в результате процессов дупликации генов и генетической рекомбинации. Такая последовательность событий возможна только у *диплоидных* видов.

Обогащение генома у *гаплоидного* вида связано с большими трудностями. Если в процессе приобретения нового гена вид должен сохранить и старый ген, то ему придётся ждать возникновения нужной мутации у одной из очень немногих особей, у которых уже произошла дупликация соответствующего локуса. А поскольку и мутации, и дупликации в определённом локусе происходят очень редко, гаплоидному виду приходится дожидаться совпадения этих событий чрезвычайно долго (рис. 7).

Расчёты показывают, что обычно (за исключением ситуаций, когда частота дупликаций генов очень велика) диплоидный организм способен расширять свой геном и добавлять к нему новые гены с новыми функциями в сотни и даже тысячи раз быстрее, чем это происходит у гаплоидного организма. Наиболее ярко различие выражено в отношении тех мутаций, которые происходят с низкой частотой, а именно такие редкие мутации необходимы для обновления генома.

## Половые клетки и оплодотворение

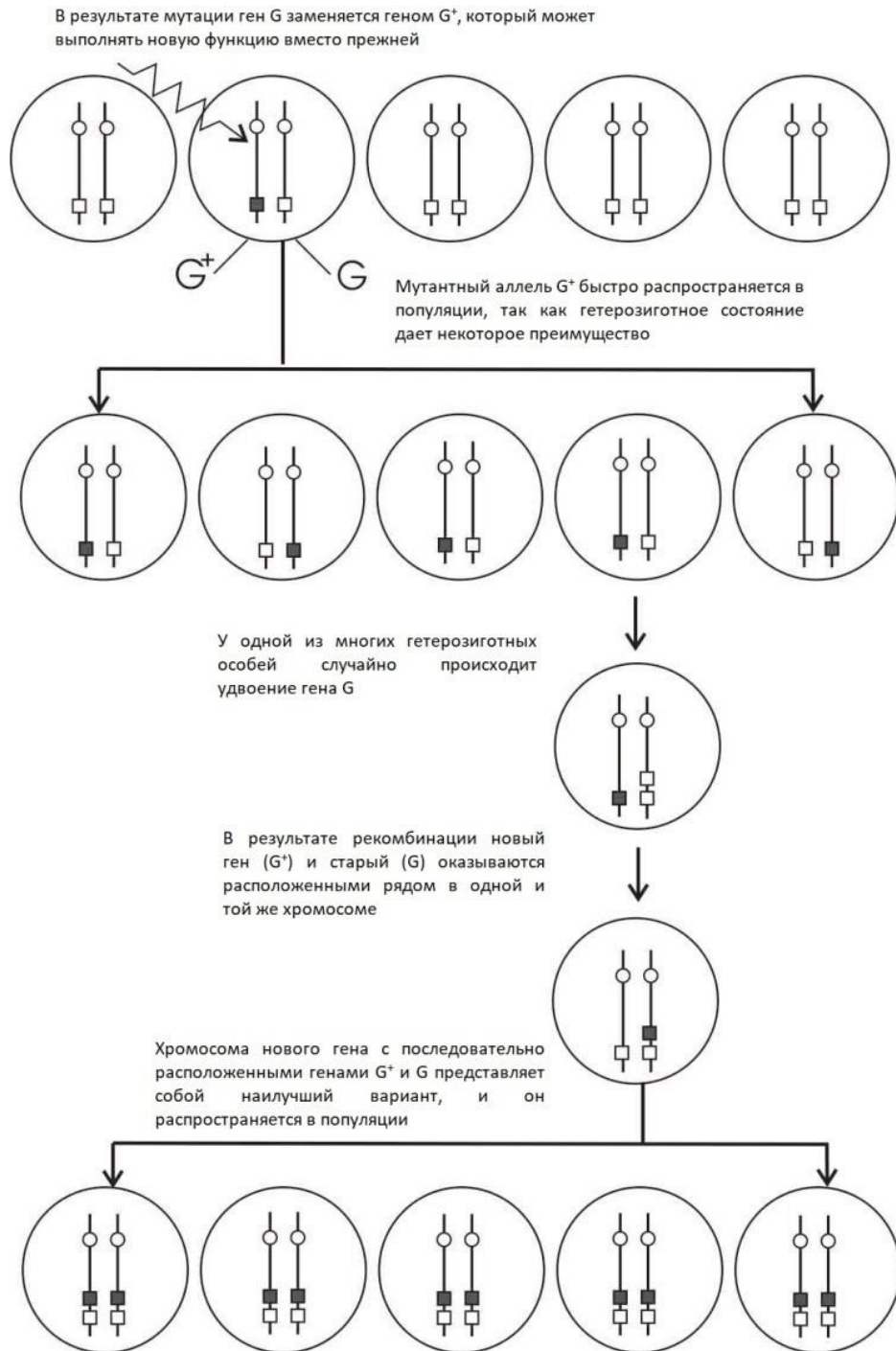


Рис. 7. Образование нового гена у гаплоидного организма. Такая последовательность событий кажется гораздо более простой, чем та, которая показана на рис. 6, но требует для реализации значительно больше времени (по: Албертс и др., 1994)

Итак, половое размножение идёт «рука об руку» с диплоидностью, которая в свою очередь обеспечивает особо благоприятные условия для создания более крупного, более сложного и более гибкого генома. Конечно, эволюция может протекать по-разному и указанный путь дупликации и дивергенции генов, безусловно, далеко не единственный. Тем не менее половое размножение, по-видимому, оказало влияние на истоки и способы



распространения в популяции генетических изменений, сделав возможным появление весьма сложных организмов.

В данном случае половое размножение было рассмотрено на примере многоклеточных животных. Однако очень важно помнить, что полный половой процесс (и мейоз) возникал в процессе эволюции неоднократно и независимо в разных макротаксонах эукариот.

### 2.2.3.7. Половой диморфизм

Прилагательное «*половой*» означает связанность чего-либо с генетической рекомбинацией посредством взаимодействия двух особей – это *половой* процесс, *половые* клетки, *половое* размножение и т. д.

Как ни странно на первый взгляд, эти понятия не подразумевают при этом наличия *пола* как такового в обычном понимании, предполагающем некие анатомо-функциональные различия особей одного вида, обусловленные особенностями их участия в половом размножении.

Постараемся разобраться в этом последовательно.

Итак, половой процесс (половое размножение) нацелен на обеспечение генетической рекомбинации. У многоклеточных организмов обычно это осуществляется с помощью половых клеток – гамет.

Самый простой (и самый древний) вариант такого размножения – тот, при котором гаметы, продуцируемые *всеми* особями, структурно *одинаковы*. В этом случае гаметам для оплодотворения необходимо встретить и идентифицировать *любую* гамету, принадлежащую данному виду. Это так называемая *изогамия*.

Несмотря на всю внешнюю очевидность целесообразности такого процесса, следует всегда помнить, что решение каких-либо функциональных задач влечёт за собой новые проблемы, любое усложнение системы влечёт за собой понижение её надёжности с последующим усложнением.

Не надо забывать, что особенностями полового размножения, кроме прочих, являются и следующие:

- 1) рекомбинация – это и *разбивание* полезных сочетаний аллелей;
- 2) влечёт за собой *потерю времени и энергии* клетки на поддержание процессов мейоза, сингамии и кариогамии;
- 3) обуславливает необходимость оплодотворения и влечёт связанные с этим проблемы поиска партнёра и спаривания.

Однако, несмотря на эти дополнительные сложности, в большинстве известных нам случаев особи одного и того же вида продуцируют гаметы двух разных, дифференцированных типов – так называемые *мужские* и *женские*. Этот вариант полового размножения носит название *гетерогамия* или *анизогамия*. Обусловлено это достаточно ясной причиной.

Как мы знаем, дифференциация различных органических структур обычно обусловлена функциями, которые они выполняют, т. е. их *специализацией*. И в этом смысле гетерогамия (анизогамия) – не исключение.

Для того чтобы обеспечить сингамию и дальнейшее успешное формирование нового многоклеточного организма, гаметы должны:

1) в ходе гаметогенеза (включающего мейоз) (см. 3.3.6.7.1) обеспечить резервирование компонентов и ресурсов, необходимых для последующих после оплодотворения митотических делений (причём желательно обеспечить заранее максимально возможное их число);

2) сблизиться и распознать друг друга;

3) осуществить слияние.

Распределение этих процессов на функции осуществилось следующим образом:

- решение задачи №1 берёт на себя одна из двух гамет, при этом резко увеличиваясь в размерах и теряя подвижность;

- решение задачи №2 берёт другая гамета, гипертрофируя структуры, обеспечивающие движения, и редуцируя все остальные, включая цитоплазму.

Понятно, что гаметы первого типа называют женскими, а второго – мужскими. Такое ярко выраженное различие гамет получило название *оогамии*.

Соответственно, в популяции (виде) происходит и дифференциация *особей*, продуцирующих гаметы этих двух типов с соответствующими наименованиями – женские и мужские (у животных – самки – самцы). Это явление именуется *половым диморфизмом*.

При этом подчеркнём, что функционально первичной является не дифференциация (специализация) *особей* – половой диморфизм, а дифференциация (специализация) *гамет* – гетеро-(анизо-)гамия.

Такая половая разнородность влечёт за собой новые особенности такого полового размножения:

- уменьшение диапазона генетической комбинаторики, поскольку половина данной популяции – особи одного пола – исключена из неё;

- велика цена производства самцов;

- половой отбор и вытекающие из него конкуренция за спаривание и фенотипическая специализация, необходимая для идентификации полового партнёра, не просто такого же вида, но и иного пола.

Остановимся подробнее на последнем.

Различия в строении особей разного пола обусловлены:

1) спецификой гаметогенеза того или иного типа (см. 3.3.6.7.1);

2) приспособлениями к осеменению, т. е. обеспечению контакта гамет разного пола; это особенно ярко выражено у двудомных (т. е. раздельнополых) растений и животных с внутренним оплодотворением;

3) наконец, у животных в силу их подвижности и способности к сложной комплексной рецепции половые морфологические различия, напрямую не связанные с механизмом слияния гамет, зачастую весьма выражены. Их задача – *привлечение, идентификация* особи противоположного пола, а также *демонстрация* готовности к спариванию. Такие половые признаки принято называть *вторичными* (в отличие от *первичных* – тех, о которых говорилось в пунктах 1 и 2). У раздельнополых животных существенны также различия в поведении, связанном с репродукцией, их биология.

Одно из определений пола было предложено Боннером: «Пол – это адаптация родителей к возможной встрече потомства с измененными или необычными условиями». Для разных видов, размножающихся как бесполом, так и половым способами, можно показать, что они обычно бесполо, но переходят к половому размножению только в определенных условиях. Тогда можно полагать, что пол есть адаптация к этим условиям. Это вполне обоснованный вывод, даже если мы не знаем, почему это адаптивно для данных условий.

*Итак, пол – совокупность контрастирующих генеративных и связанных с ними признаков особей одного вида.*

Животные, у которых самцы и самки суть самостоятельные организмы, называются *раздельнополыми*, а растения с аналогичным способом размножения – *двудомными*.

### **2.2.3.8. Половое размножение и гетерогамия как механизм поддержания популяции. Происхождение и эволюция**

По-видимому, возникновение *полового* воспроизводства, наряду с самовоспроизводством как таковым, является одним из важнейших этапов общей эволюции жизни, одним из, если можно так сказать, «мегадостижений».

Важно помнить, что главная исходная особенность полового размножения – осуществление межиндивидуальной генетической комбинаторики. Далее это усугубляется появлением гетерогамии и, как следствие, возникновением полового диморфизма.

И что ещё более интересно: на базе этого достижения – гетерогамия+половой диморфизм – возникает вторичный отказ от бисексуальности посредством возникновения партено-, андрогенеза и гермафродитизма. Эти явления как таковые заслуживают отдельного рассмотрения, что и будет осуществлено позднее. Сейчас же продолжим обсуждение биологического смысла панмиксии и половой-бесполой структуры популяции.

Рассматривая эту проблему в контексте общей организации и эволюции жизни, А. В. Геодакян видит следующую последовательность важнейших эволюционных событий, сводя их к неким программам.

Первая программа жизни – *репродуктивная* (см. табл. 1). Она создаёт дискретность генетической информации во времени (поколения и другие фазы жизни) и в морфофункциональном пространстве (гены, хромосомы, клетки, организмы, популяции и другие формы организации). Напомним, множить свою информацию «умеют» и неживые системы. Например, на матрице ромбической или моноклинической серы образуется та же форма. Но ДНК не только создает копию, но и отторгает её от матрицы, т. е. дискретизирует информацию. В этом принципиальная разница между ними.

*Репродуктивная программа является главным критерием жизни. Она определяет численность популяций и лежит в основе таких биологических явлений, как репликация, редупликация, бесполое размножение.*

У добиологических систем дискретность фактически отсутствовала: не было поколений и изобилия форм. Скажем, между уровнем простых молекул и ценозов не было промежуточных уровней организации. Это значит, что богатство форм и фаз живых систем является результатом дивергентных процессов (дифференциаций).

Ошибки репликации дали начало второй программе, источнику разнообразия – *мутагенезу*. Этого было достаточно для действия отбора и эволюции.

Следующим важным шагом было появление программы *рекомбинации*, которая лежит в основе таких биологических явлений, как *кроссинговер*, *оплодотворение* или *сингамия*. Создав новый, автономный от среды, источник разнообразия, она решила кардинальным образом эту проблему. На её основе возник *половой процесс*.

Следующей по важности программой можно считать программу *дифференциации*, создавшую явления *мейоза*, *половую* и *другие дифференциации*. На её основе появились раздельнополые формы, касты у общественных насекомых, карликовые самцы у некоторых рыб и т. п.

В процессе эволюции эти программы и запускаемые ими биологические явления возникали именно в таком порядке: предшествующие, более фундаментальные, обязательные для возникновения последующих, а наличие вторых является факультативным, т. е. не обязательным для первых. Если первые две программы (репродукции и рекомбинации) имели *принципиальный* характер новаций, последние можно считать *усовершенствованиями*, повышающими эффективность эволюции (табл. 1).

Таблица 1. Основные типы размножения и некоторые их характеристики (по: Геодакян, 2011)

Тип размножения	Программа			Источник разнообразия
	репродукции	рекомбинации	эволюции	
Бесполое	max	mid	min	MUT
Гермафродитное	mid	max	mid	MUT+REC
Раздельнополое	min	min	max	MUT+REC+DIF

*Примечание:*

MUT – мутация

REC – рекомбинация

DIF – дифференциация

Первым важным событием в *эволюции размножения* было возникновение процесса *скрещивания* (оплодотворения) – слияния генетической информации двух особей-родителей. С его появлением огромное многообразие форм размножения, существующее в органическом мире, разделилось на два главных типа – *бесполое* (нет скрещивания) и *половое* (есть скрещивание). По такой классификации *партеногенез* и *андрогенез* являются формами бесполого размножения.

В бесполом размножении участвует только одна родительская особь, в половом – две. Принципиальное значение имеет, однако, не количественная сторона: то, что в одном случае получается «из одного – два», а в другом – «из двух – три». Гораздо важнее *качественная* сторона, а именно то, что при бесполом (партеногенетическом) варианте не возникает новых свойств, в то время как при скрещивании каждый раз появляется иное качество, отличное от родительского. Это очень существенно.

Преимущества бесполого размножения связаны прежде всего с его простотой (не требуется находить партнёра) и высокой эффективностью (потомство может оставить любая, отдельно взятая особь в любом месте). Ещё одно преимущество – это то, что ценные сочетания генов, появившись в результате мутаций, не рассыпаются, а передаются из поколения в поколение в неизменном виде.

*Вторым* важным событием в *эволюции размножения*, видимо, следует считать появление *половой дифференциации* – разделения на мужской и женский пол, с наложением запрета на скрещивания между особями одинакового пола. С возникновением половой дифференциации половые способы, в свою очередь, разделились на две формы: гермафродитные (нет дифференциации) и раздельнополые (есть дифференциация).

Таким образом, в зависимости от наличия или отсутствия двух фундаментальных признаков размножения – скрещивания и дифференциации полов – существующие способы размножения можно разделить на три основных типа: бесполой, гермафродитный и раздельнополый.

Недостаток бесполого размножения в том, что источником необходимого для естественного отбора разнообразия (изменчивости) являются только мутации. Поэтому если две благоприятные мутации  $a \rightarrow A$  и  $b \rightarrow B$  возникают у разных особей бесполой популяции, то способа, посредством которого обе эти мутации могли бы оказаться в генотипе одного из потомков этих особей, не существует. Особь с генотипом АВ может появиться лишь в том случае, если вторая мутация В произойдет у одного из потомков исходного мутанта А или наоборот, если мутация А возникнет у потомка мутанта В.

С возникновением полового процесса – скрещивания – у половых форм преимущества бесполого способа утрачиваются, но появляется новый, фактически неисчерпаемый источник разнообразия – комбинаторный потенциал популяции. Эволюционные преимущества рекомбинации не до конца понятны, поскольку замечено, что полезные комбинации, созданные в одном поколении, могут быть разрушены в следующем. К преимуществам рекомбинации относят также возможность компенсации повреждений генов.

### 2.2.3.8.1. Количество, качество и ассортимент потомства

Если попытаться кратко, схематически сформулировать отношения полов к количеству и качеству потомства, можно сказать, что количество самок определяет количество потомства популяции, а каждая самка является «борцом» за качество потомства. Количество же самцов определяет качество популяции, а каждый самец является «борцом» за количество потомства.

Эта упрощённая формула отражает также в какой-то степени тенденции различного поведения полов, их «психологию». Яркий пример такой разной «психологии» полов мы находим у Ч. Дарвина, который пишет, что «...самцы оленьих гончих собак питают склонность к чужим самкам, тогда как самки предпочитают самцов, к обществу которых они привыкли». В биологических категориях это означает, что самки в популяции выражают в большей степени тенденцию наследственности, а самцы – изменчивости. Такая специализация даёт виду существенные преимущества. Процесс самовоспроизводства должен обеспечить две противоположные тенденции:

- 1) *наследственность*, т. е. консервативную тенденцию, которая стремится сохранить неизменными все родительские признаки у потомства;
- 2) *изменчивость* – прогрессивную тенденцию, которая приводит к появлению у потомства новых признаков.

Соотношение этих тенденций – *эволюционная пластичность* – определяется условиями среды. В стабильной, неизменной (оптимальной) среде, когда не требуется изменения старого качества, на первый план выступает количественный аспект размножения, поэтому в таких условиях должно понижаться третичное соотношение полов, уменьшая эволюционную пластичность популяции. Если же условия среды меняются, то в такие неблагоприятные для вида периоды на первый план выступает тенденция изменчивости, дающая основу эволюции посредством отбора.

Для отбора необходимой предпосылкой является наличие разнообразия – дисперсии признаков. Отбор сопровождается элиминацией или отстранением от размножения части особей. Следовательно, для изменения качества всегда требуется определённая «жертва» количества. Раздельнополость позволяет в экстремальных (изменчивых) условиях среды элиминировать или дискриминировать много мужских генотипов, тем самым достигая больших коэффициентов отбора и максимального сдвига качества, при этом не затрагивая ни количества потомства, пропорционального численности самок, ни ассортимента генотипов предшествующих поколений, который сохраняет дисперсия самок.

Иными словами, для лучшего *сохранения* численности и уже существующего генотипического распределения элиминацию необходимо свести к минимуму, а для быстрого *изменения* старого распределения, наоборот, требуется большая элиминация. Дифференциация полов и панмиксия снимают этот конфликт, обособляя сферу проб (а следовательно, и находок, и ошибок) мужским полом, а сферу отбора и закрепления – женским полом, позволяет пробовать разные решения эволюционных задач без риска

закрепления неудачных решений. Именно в этом состоит быстро реализуемое преимущество раздельнополых форм перед гермафродитными, которое перекрывает двукратное превосходство гермафродитов по комбинаторике.

Двукратное превосходство в численности потомства у бесполовых форм перекрывается у половых форм их комбинаторным потенциалом, который обеспечивается за счёт скрещивания. А двукратное превосходство по комбинаторике у гермафродитов перед раздельнополыми перекрывает гибкость в изменении качества, которую обеспечивает дифференциация. Таким образом, раздельнополость, которую тщетно пытаются представить как лучший способ размножения, вовсе таковым не является. Это эффективный способ *эволюции*.

Можно сказать, что *бесполое* формы размножения делают ставку на *количество* потомства, *гермафродитные* – на *ассортимент*, а *раздельнополые* – на *качество* (табл. 2).

**Таблица 2. Зависимость количества, качества и ассортимента потомства от типа размножения (по: Геодакян, 2011)**

Тип размножения	Эффективность		
	количество	разнообразие	качество
Бесполое	max	mid	min
Гермафродитное	mid	max	mid
Раздельнополое	min	mid	max

Половой процесс и половая дифференциация – явления разные и по своей сути диаметрально противоположные. Первый создаёт (повышает) разнообразие генотипов, и в этом его эволюционное предназначение, вторая, наоборот, снижает его вдвое.

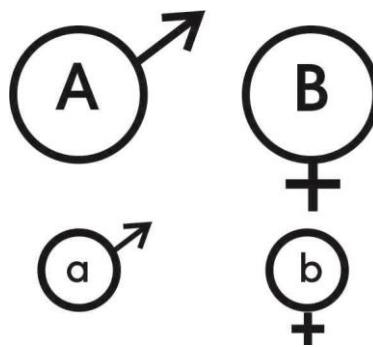
В этом разделе не удалось до конца выяснить биологический смысл полового процесса и полового размножения, в частности, разобраться в возникающих в связи с ним парадоксах. Текст получился достаточно дискуссионным, что соответствует реальному положению в современной биологической науке. Поэтому до сих пор работы по эволюции полового размножения часто сопровождаются словами: «королева эволюционных проблем», «эволюционный парадокс», «самая большая загадка эволюционной биологии», «эволюционный скандал», «шедевр природы».

*При половом размножении происходит циклическое чередование диплоидных и гаплоидных состояний: диплоидная клетка делится путём мейоз, порождая гаплоидные клетки, а гаплоидные клетки попарно сливаются при оплодотворении и образуют новые диплоидные клетки. Во время этого процесса происходит перемешивание и рекомбинация генов, в результате чего появляются особи с новыми наборами генов. Высшие растения и животные большую часть жизненного цикла проводят в диплоидной фазе, а гаплоидная*

фаза у них очень короткая. Вероятно, процесс эволюции благоприятствовал половому размножению, так как случайная генетическая рекомбинация увеличивала шансы организмов на то, что хотя бы некоторые из их потомков выживут в непредсказуемо изменчивом мире. Половой процесс необходим также для поддержания диплоидности; он способствует созданию условий для быстрой выработки генов у высших растений и животных.

### 2.2.3.9. Различные формы размножения посредством гамет

Наиболее распространённая версия осуществления полового размножения – наличие в популяции двух вариантов организмов, продуцирующих гаметы двух разных типов. Можно привести такую схему, где А и В – организмы, а *a* и *b*) – гаметы:



Однако довольно многочисленны случаи упрощения подобного рода структуры. Просто устраняя какие-либо элементы схемы, можно получить ряд гипотетических комбинаций:

- 1) организм А, гамета *a*;
- 2) организм В, гамета *b*;
- 3) один организм (в этом случае он не имеет буквенного обозначения), гаметы *a* и *b*.

Эти комбинации придуманы нами сугубо абстрактно. Тем не менее они существуют реально.

Вариант 1 называется *партеногенезом*,

вариант 2 – *андрогенезом*,

вариант 3 – *гермафродитизмом*.

Наконец, гипотетически возможна версия:

- 4) сохраняя все четыре элемента, можно добиться того, чтобы особи противоположного пола не нуждались в поиске друг друга.

И эта версия имеет место в реальности. Например, у некоторых семейств глубоководных удильщиков (Caulophrynidae, Ceratiidae, Neoceratiidae и Linophrynidae) существуют крайне необычные отношения между полами, не встречающиеся у других позвоночных животных: карликовые самцы живут в виде паразитов на теле самок (рис. 8).

До перехода к паразитизму самцы обладают хорошо развитыми глазами и крупными обонятельными органами. Это позволяет им отыскивать самок по феромонам, следы которого сохраняются в практически неподвижной воде больших глубин долгое время. Приблизившись к самке, самец прикрепляется к



боку самки своими острыми зубами. Вскоре он срастается с ней губами и языком. При этом его челюсти, зубы, глаза и кишечник редуцируются; питание осуществляется за счёт крови самки, так как их кровеносные сосуды тоже срастаются. В конце концов самец превращается в придаток, вырабатывающий сперму. На одной и той же самке могут одновременно паразитировать до трёх самцов. Однажды прикрепившись, они полностью утрачивают самостоятельность.

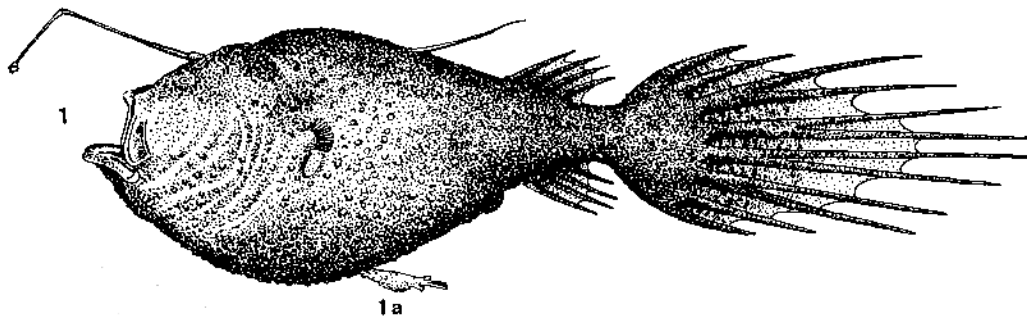


Рис. 8. 1 – самка *Ceratias holboelli*; 1a – паразитический самец (по: Зинкевич и др., 1971)

Иной пример – гермафродит спайник парадоксальный *Diplozoon paradoxum* из класса моногеней (Monogenea). Из яиц выходят покрытые ресничками личинки, которые поселяются на жабрах молодых рыб семейства карповых, после чего теряют реснички и превращаются в так называемых ювенильных червей. У последних формируется спинной бугорок и брюшная присоска. С помощью этих органов две особи прикрепляются друг к другу, после чего срастаются. При этом половые органы каждого из партнёров прорастают в тело другого, благодаря чему происходит перекрёстное оплодотворение (рис. 9).

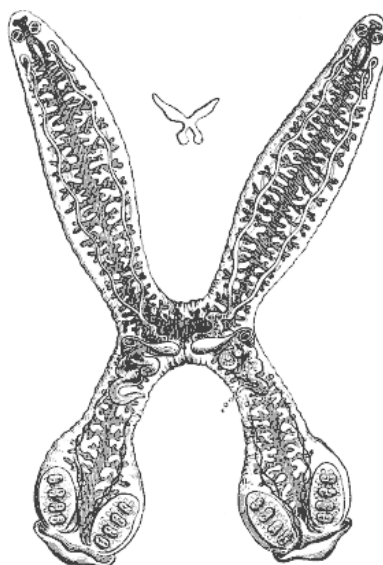


Рис. 9. Спайник *Diplozoon paradoxum* (по: Зенкевич, 1968)

(Кстати, эти два примера вновь демонстрируют, что нередко чётко вычленив отдельные индивиды из некоей совокупности – не всегда однозначно решаемая задача.)

Варианты 1, 2 и 3 обсудим подробнее.

#### 2.2.3.9.1. Партено- и андрогенез

Итак, развитие яйцеклетки возможно и без участия сперматозоида, и в таком случае оно называется партеногенезом (от др.-греч. παρθένος – «девушка, девственница» + γένεσις, *genesis* «зарождение»).

У растений это явление называется апомиксисом и довольно подробно рассматривается в соответствующем учебном курсе.

У животных он отмечен у относительно небольшой доли известных в настоящее время видов. Однако эти виды принадлежат к такому большому количеству типов, что теперь, после того как он был открыт, описан и изучен, можно с равным основанием перечислять те крупные систематические группы, в которых его нет. Более подробно партеногенез у животных будет рассмотрен в п. 3.3.6.3.1.

##### 2.2.3.9.1.1. Андрогенез

Это явление, так сказать, обратное партеногенезу, т. е. развитие организма с участием только мужского ядра.

Хотя известны случаи *естественного* андрогенеза (андрогенетики встречаются у табака и кукурузы, иногда у тутового шелкопряда), в отличие от сперматогенеза, это явление редкое, что объясняется прежде всего практическим отсутствием в сперматозоиде цитоплазмы.

Андрогенез может быть вызван искусственно. Ещё в начале XX в. были поставлены опыты по оплодотворению фрагментов яиц морского ежа, лишённых собственного ядра. Такая разновидность искусственного андрогенеза называется мерогонией. (Опыты по мерогонии были использованы для решения важнейшего вопроса генетики: передаётся ли наследственность только через ядро или также через цитоплазму.) Для таких опытов брали самца и самку разных видов морских ежей, различающихся типом строения скелета. У полученных андрогенетиков наблюдался скелет чисто отцовского типа, тогда как у истинных гибридов скелет был промежуточной формы.

У млекопитающих андрогенез невозможен, так же как и партеногенез, по аналогичным причинам (блокирование некоторых участков хромосом самца).

##### 2.2.3.9.1.2. Хромосомное определение пола при партено- и андрогенезе

Механизмы детерминации пола организма будут рассмотрены во второй части учебного пособия. Однако в связи с некоторыми описываемыми явлениями этот вопрос будет частично рассмотрен сейчас – прежде всего с точки зрения последствий для структуры популяции.

Как известно, в большинстве случаев пол организма определяется набором его половых хромосом (гоносом).

Наблюдаются два варианта определения пола:

1. У некоторых животных в диплоидном наборе особи *женского* пола обладают двумя *одинаковыми* XX, а *мужского* – *разными* гоносомами XY или, в частных случаях, при отсутствии хромосомы Y – гоносомами X0 (ноль). Это животные с *гетерогаметным мужским* полом и *гомогаметным женским*. Таковыми являются большинство млекопитающих (включая человека), некоторые амфибии, нематоды, моллюски, иглокожие, большинство членистоногих.

2. У других представителей различных систематических групп животных *гетерогаметным* является *женский* пол (гоносомы ZW), а *гомогаметным* – *мужской* (гоносомы обозначаются как ZZ или XX). Таковыми являются птицы, пресмыкающиеся, из насекомых – тутовый шелкопряд.

Понятно, что при нормальном оплодотворении оба варианта обеспечивают статистически равный процент мужских и женских особей. Однако при различных типах партеногенеза и при андрогенезе будут возникать особи лишь одного пола. Рассмотрим это на примере гетерогаметного тутового шелкопряда.

Очевидно, что в случае амейотического партеногенеза особи будут иметь те же гоносомы, что и незрелая яйцеклетка, т. е. ZW, и все будут самками. При мейотическом партеногенезе (с последующей аутодиплоидизацией) будут возникать наборы ZZ и WW. Из особей с первым набором будут развиваться самцы, а особи с набором WW нежизнеспособны.

Таким образом, при мейотическом партеногенезе будут возникать исключительно самцы. То же самое будет при андрогенезе.

Эти закономерности были успешно использованы в прикладных целях для направленной регуляции пола у тутового шелкопряда уже упоминавшимися Б.Л. Астауровым и В.А. Струнниковым. Поскольку в коконах гусениц мужского пола содержится больше шелка, нежели в коконах самок, было бы выгодно получать преимущественно или исключительно особей мужского пола. Для этого применяют три метода.

*Андрогенез*: ядро яйцеклетки инактивируют кратковременным прогревом или облучением, после чего оплодотворяют. Андрогенез при этом является диспермным: из большого количества проникших в яйцеклетку сперматозоидов лишь у двух пронуклеусы сливаются, образуя диплоидное ядро с хромосомным набором ZZ.

*Мейотический партеногенез*, стимулируемый 2-часовым охлаждением яйцеклеток.

*Метод сбалансированных леталей*. Радиационным методом была выведена порода тутового шелкопряда, у которой в обеих Z-хромосомах самцов имеются летальные гены, расположенные в негомологичных друг другу положениях. У особей с двумя гоносомами, т.е. у самцов, действие каждой летали компенсируется нормальным геном другой гоносомы, и самцы вполне жизнеспособны. У самок же компенсирующая гоносома отсутствует, отчего все они на ранних стадиях развития погибают. Таким образом, этот способ позволяет в неограниченном количестве получать особей только мужского пола.

Разработка технологий искусственного партено- и андрогенеза имеет как теоретическое, так и практическое значение. В рассматриваемых случаях новый организм формируется на базе генотипа лишь *одной* родительской особи, т. е. формируется особь, генетически идентичная родительской, – результат, аналогичный клонированию. На основании этого, как уже отмечалось, партено- и андрогенез нередко считают вариантами бесполого размножения. Эта особенность может иметь реальную пользу в сельском хозяйстве и иных практических биологических сферах деятельности в тех случаях, когда у потомства необходимо полностью воспроизвести признаки только одного родителя.

#### 2.2.3.9.2. Гермафродитизм

*Гермафродитизм – одновременное или последовательное наличие у организма мужских и женских половых признаков, репродуктивных органов и, соответственно, гамет обоих типов.*

Различают гермафродитизм:

а) естественный, присущий различным видам животных и растений (у растений называемый *однодомностью*) и

б) *аномальный* (патологический) – у животных, в норме являющихся раздельнополыми.

##### *Естественный гермафродитизм*

Достаточно широко распространён в природе. Гермафродитами является большая часть высших растений (в этом случае обычно используется термин *однодомность*). У животных гермафродитизм распространён прежде всего среди беспозвоночных: ряда кишечнополостных, подавляющего большинства плоских, некоторых кольчатых и круглых червей, моллюсков, ракообразных (в частности, большинства видов усконогих раков), насекомых (кокциды) и др.

Среди позвоночных гермафродитами являются некоторые виды рыб.

При *естественном* гермафродитизме особь способна продуцировать как мужские, так и женские гаметы, при этом возможна ситуация, когда способностью к оплодотворению обладают *оба типа гамет* (*функциональный гермафродитизм*) либо только *один тип гамет* (*афункциональный гермафродитизм*).

При гермафродитизме отсутствует бисексуальная структура популяции. Однако полностью сохраняется механизм полового размножения. Поскольку основным эволюционным преимуществом последнего является генетическая рекомбинация при перекрёстном оплодотворении (*экзогамии*), в ходе эволюции у большинства видов выработались различные формы гермафродитизма, *предотвращающие самооплодотворение (автогамию)*. Однако у многих водорослей, грибов и цветковых растений, а также и в животном мире самооплодотворение достаточно распространено.

Рассматривая естественный гермафродитизм, можно выделить два его варианта: а) *синхронный* и б) *последовательный*.

При *синхронном гермафродитизме* одна особь способна одновременно, синхронизированно осуществлять как оо-, так и сперматогенез. В растительном мире такая ситуация зачастую приводит к *самооплодотворению (автогамии)*.

У животных самооплодотворение при синхронном гермафродитизме встречается у червей, гидр и моллюсков, а также некоторых рыб. Однако у них в большинстве случаев автогамия предотвращается:

а) либо строением половых органов, при котором перенос собственных сперматозоидов в женские половые органы той же особи физически невозможен;

б) либо невозможностью слияния собственных гамет в жизнеспособную зиготу.

Соответственно, при *экзогамном синхронном гермафродитизме* наблюдается два типа копулятивного поведения:

а) *взаимное оплодотворение*, при котором обе копулирующие особи играют роль одновременно самцов и самок (наиболее известны дождевые черви, виноградные улитки);

б) *последовательное оплодотворение*: одна из особей играет роль самца, а другая самки; взаимного оплодотворения в этом случае не происходит (например, у рыб родов *Nurplectrus* и *Serranus*).

В случае *последовательного гермафродитизма (дихогамии)* особь последовательно продуцирует мужские либо женские гаметы. При этом происходит либо последовательная активация гонад мужского и женского типов, либо смена фенотипа, ассоциированного с полом целиком. Дихогамия может проявляться как в пределах одного репродуктивного цикла, так и в течение жизненного цикла особи; во втором случае репродуктивный цикл может начинаться либо с *мужской (протандрия)*, либо с *женской (протогиния)* стадии.

У растений, как правило, распространён первый вариант – при образовании цветков пыльники и рыльца созревают неодновременно. Таким образом, с одной стороны, *предотвращается самоопыление* и, с другой стороны, за счёт неодновременности цветения различных растений в популяции *обеспечивается перекрёстное* опыление.

У животных в этом случае чаще всего происходит смена фенотипа, т. е. *смена пола*. Ярким примером являются многие виды рыб – представителей семейств губановых, групперов, помацентровых, рыб-попугаев и др.

Задаваясь вопросом, каковы селективные преимущества классического полового размножения по сравнению с бесполом, логично спросить, чем определяется распространение раздельнополости и гермафродитизма. При этом следует учитывать как таксономические, так и экологические аспекты.

В частности, в некоторых таксономических группах преобладают гермафродиты, а другие состоят почти исключительно из раздельнополых форм.

Кроме того, гермафродитизм чаще встречается в определенных условиях среды: например, пресноводные и наземные аннелиды и моллюски гермафродиты, а их морские сородичи в основном раздельнополы.

Аналогичным образом среди глубоководных ракообразных гермафродитизм более распространён, чем среди близких мелководных форм. Разнообразие типов полового процесса у животных заставляет вести поиск функционального объяснения ситуаций, в которых встречается гермафродитизм.

Существует несколько моделей эволюции гермафродитизма; рассмотрим три из них.

*Модель низкой плотности:* если плотность популяции низка или организмы ведут сидячий образ жизни, синхронный гермафродитизм повышает вероятность оплодотворения при неизбежно редких встречах между особями, а если встреч не происходит, делает возможным самооплодотворение.

*Модель преимущества размеров:* если успех спаривания у одного пола связан с размерами тела, а у другого – нет, возникает последовательный гермафродитизм.

*Популяционно-генетическая модель:* при низкой численности популяции повышается вероятность инбридинга и дрейфа генов; в этих условиях гермафродитизм повышает эффективную численность популяции.

Существует и более общая теория, включающая в себя все три описанные модели. В её основе лежит элементарное, но глубокое наблюдение: при половом размножении у любой особи имеется только одна мать и один отец. При этом ровно половина генома зиготы вносится каждым из родителей, поэтому и мужская, и женская репродуктивные функции обеспечивают одинаковый успех размножения.

Объём ресурсов, которые может использовать организм, ограничен, и их следует распределять на поддержание жизнедеятельности и воспроизведение таким образом, чтобы суммарная приспособленность особи была максимальной. Определённая часть затрат на половое размножение связана с развитием вспомогательных структур – протоков и желёз, облегчающих движение гамет, а также с повышенным риском гибели при поисках партнера. Гермафродитам приходится «тратиться» и на мужскую, и на женскую репродуктивные функции, поэтому у них общие расходы любого конечного ресурса на размножение, по-видимому, выше. Следовательно, можно ожидать, что давление отбора благоприятствует раздельнополости.

Однако ситуация меняется, если «отдача» от затрат на какую-то из репродуктивных функций падает: можно полагать, что в таких условиях отбор будет благоприятствовать гермафродитизму. Например, пониженная «отдача» от энергозатрат на женскую функцию, вероятно, свойственна животным, выращивающим потомство в выводковой камере с ограниченным внутренним пространством.

### 2.2.3.9.3. Живорождение

Особое место в репродукции многоклеточных организмов занимает живорождение, или вивипария (лат. *vivus* – живой, *parro* – рожать). Первый термин – «живорождение» – обычно употребляют в зоологии, второй – «вивипария» – в ботанике.

Существуют попытки единого подхода к рассмотрению явлений живорождения у растений и животных, но пока они не очень убедительны. Насколько правомерно рассматривать эти явления совместно – вопрос дискуссионный. Поэтому живорождение как у растений, так и у животных будет рассмотрено в соответствующих разделах.

На этом заканчивается рассмотрение общих, весьма разнообразных явлений, связанных с воспроизводством организмов. Далее попытаемся осуществить некий общий обзор процессов воспроизводства у представителей различных групп организмов.

### 3. ВОСПРОИЗВОДСТВО ОРГАНИЗМОВ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

С точки зрения эволюционного успеха возникло и существует огромное, скорее всего, бесконечное число вариантов устройства, конструкций организмов. Эта огромная вариабельность в такой же мере проявляется во всех явлениях, связанных с процессом жизни в широком смысле. В том числе и в процессах, коррелирующих с воспроизводством.

Задача этого раздела не предусматривала исчерпывающего очерка процессов воспроизводства во всём известном многообразии живого мира. Его задача гораздо скромнее:

- с одной стороны – скорее, напомнить основные проявления этого многообразия (тем более предполагается, что студенты с этим аспектом уже знакомы благодаря предшествующим учебным дисциплинам;

- с другой стороны – попытаться продемонстрировать, что при всём бесконечном разнообразии биологическое воспроизводство строится на достаточно стандартных принципах (попытка решить эту задачу была предпринята и выше).

При этом следует помнить, что система органического мира, как и любое научное знание, постоянно изменяется и имеет разные применительно к ней точки зрения. Особенно интенсивны в настоящее время изыскания в области мегасистематики. Поэтому в данном очерке не слишком строго соблюдается иерархия таксонов, тем более что в рассматриваемом контексте это не так важно.

#### 3.1. ВИРУСЫ

Чаще всего в учебниках по биологии размножения и развития эти объекты не рассматриваются. Однако если следовать букве названия учебной дисциплины, то их также надо иметь в виду. Притом что именно вирусы ярко демонстрируют, что репродукция путём дубликации и есть ярчайшая особенность живого, на основании чего, собственно, их и относят к миру живого.

Возможно, объём излагаемого вирусологического материала для данной учебной дисциплины чересчур велик. Но, если можно так выразиться, вирусы – это репродукция в чистом виде, так как иных специфических биологических процессов у них нет. Поэтому крайне проблематично выделить из описания существования вирусов какие-либо чётко обозначающиеся периоды.

Как утверждается в известном биологическом афоризме, клетка – элементарная единица жизни. Вирус же лишён генеральных атрибутов клетки:

- *цитоплазматической мембраны* (некоторые типы вирионов окружены билипидной мембраной, однако она метаболически инертна и соответствует участку цитоплазматической или ядерной мембраны, захваченному при выходе из клетки-хозяина);



- *рибосомного аппарата* (хотя в вирусном геноме иногда закодированы тРНК);

- а также цитоскелета.

Поэтому он может размножаться одним из двух способов.

1. В первом случае реплицируется только вирусная ДНК, встроенная в хромосому хозяина или существующая в виде экстрахромосомного цитоплазматического генетического элемента.

2. Во втором случае инфекционный вирион разбирается на геномную нуклеиновую кислоту и сопровождающие структуры. Эти части отдельно копируются, а затем собираются в новые вирионы. Данный способ репродукции называется *неинтегральным*, или *дисъюнктивным*. Он принципиально отличается от *интегрального* способа репродукции – *деления клетки*.

Таким образом, если в онтогенезе клетки (клеточном цикле) имеются фаза синтеза ДНК и фаза деления, то *жизненный цикл вируса соответствует либо промежутку между двумя репликациями вирусного генома, либо последовательности этапов разборки, дисъюнктивной репродукции и сборки нового вириона*.

Напомним, что вирус – это неклеточное существо с РНК- или ДНК-геномом без генов рРНК и генов системы ассимиляции энергии; размножается только в клетке-хозяине и способно существовать в трёх формах:

а) в форме геномной нуклеиновой кислоты,

б) репликативного интермедиата и

в) вириона, содержащего геномную нуклеиновую кислоту микрокомпартамента собственного и/или гетерологичного кодирования.

Для понимания механизмов репродукции вирусов напомним их структуру.

Вирион представляет собой упакованную матрицу – одну из форм существования особи вируса. В соответствии с типом строения вириона выделяют две основные группы вирусов – *безоболочные* и *оболочные*. Они различаются механизмом проникновения в клетку, а также способом выхода из неё потомства.

Вирион *безоболочных* вирусов состоит из геномной нуклеиновой кислоты, заключённой в *белковый футляр*, или *капсид*; дискретной, регулярно повторяющейся морфологической единицей последнего является *капсомер*. Основу капсомера составляют белковые структурные блоки – *протомеры* (рис. 10). В некоторых случаях геномная нуклеиновая кислота окружена не одним, а двумя капсидами – внутренним и внешним. Совместно с геномной нуклеиновой кислотой капсид образует *нуклеокапсид*, или *сердцевину (кор)* вируса.

Вирион оболочных вирусов представляет собой *нуклеокапсид*, окруженный внешней оболочкой, или *суперкапсидом*.

Даже на этом примитивном уровне организации биологического объекта критерий индивидуальности не прост. В некоторых случаях вирусная матрица может утратить признак особи, перестав быть пространственно-временной отдельностью. Речь идёт о феномене периодической или постоянной интеграции генома вируса в хромосому клетки-хозяина. Бывают и такие

случаи, когда геном вируса распределяется между разными особями: имеется в виду феномен так называемой партитности вируса, когда разные части (сегменты) генома вируса упаковываются по отдельности.

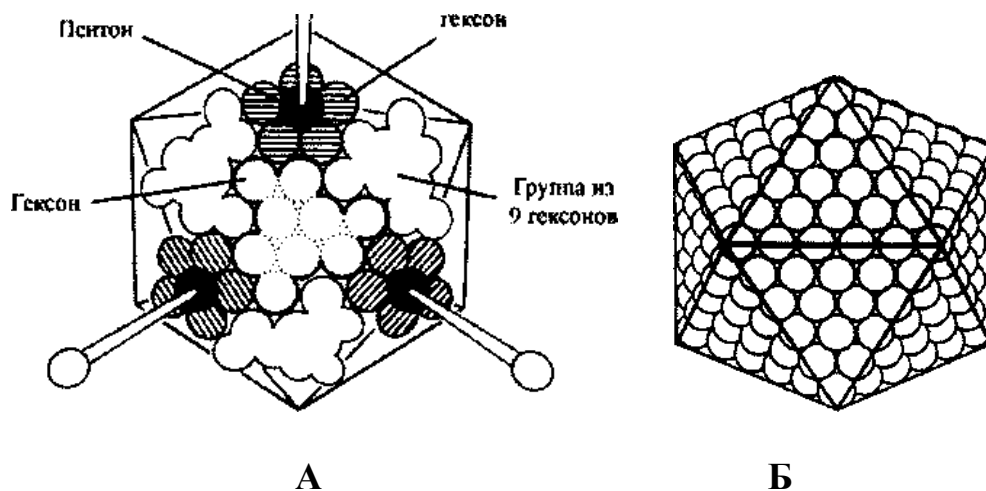


Рис. 10. А – капсид аденовируса; нитевидные пепломеры (по: Ginsberg, 1979);  
 Б – икосаэдрический капсид с 252 капсомерами (по: Пиневиц, 2012)

В жизненном цикле (или, если угодно, онтогенезе) вируса можно выделить следующие основные этапы:

- 1) *прикрепление вириона к клетке-хозяину, или адсорбция;*
- 2) *проникновение в клетку-хозяина;*
- 3) *раздевание;*
- 4) *репликация.*

Поскольку у некоторых вирусов, в частности, у большинства бактериофагов, проникновение в клетку-хозяина сопряжено с его раздеванием, оба этапа эти будут рассмотрены далее. Кроме того, можно выделить дополнительный этап – *транслокацию*, или перемещение вириона между компартментами клетки-хозяина. Он крайне важен для бактериофагов, а также наблюдается у некоторых вирусов животных и вирусов высших растений.

Общая продолжительность онтогенеза вируса колеблется от 20 мин до 10 ч. Она зависит от типа вируса, физиологического состояния хозяина и внешних условий. Самые короткие жизненные циклы наблюдаются у бактериофагов (20–40 мин) в оптимальных условиях культивирования хозяев; при использовании стандартной модели вирус-хозяин продолжительность отдельных этапов постоянна и является индивидуальной характеристикой штамма вируса.

### 3.1.1. ПРИКРЕПЛЕНИЕ ВИРИОНА К КЛЕТКЕ-ХОЗЯИНУ, ИЛИ АДСОРБЦИЯ

Чтобы дать потомство, вирион должен встретиться с хозяином и вступить с ним сначала в физическое, а затем в информационное взаимодействие. Однако вирионы не обладают собственными локомоторными системами и не могут активно изменять свое местоположение в окружающей среде. Поэтому

встреча с будущим хозяином происходит в основном в ходе пассивной диффузии. Поскольку риск потерять инфекционность и способность к внутриклеточной репродукции возрастает по мере увеличения периода, в течение которого вирус находится во внеклеточной среде, вирион приспособлен к тому, чтобы его случайное взаимодействие с клеткой-хозяином стало максимально эффективным.

Жизненный цикл начинается с *прикрепления (адсорбции)* вириона на поверхности клетки-хозяина. Успешность этого процесса служит предпосылкой проникновения вируса в цитоплазму (см. ниже), за которым следует его размножение и, в конечном счёте, выход зрелых вирионов из клетки-хозяина.

Из-за разнообразия индивидуальных свойств каждого из партнёров не существует как «универсального» вируса, так и «универсального» хозяина. Партнёрство носит избирательный характер, и для его установления используется общебиологический принцип взаимного узнавания, который в данном случае называется *рецепцией* вируса, а способность вируса внедряться в клетки специфического типа и реплицироваться в них – *тропизмом* вируса.

В роли рецептора вируса выступают разные молекулы или надмолекулярные структуры, которые постоянно экспонируются на поверхности клетки-хозяина. В большинстве случаев эти рецепторы представляют собой белки, с которыми специфически связываются вирионы, в результате чего последние и прикрепляются к клетке. Со стороны вируса в адсорбции участвуют *белки прикрепления* вируса, входящие в состав нуклеокапсида или суперкапсида.

Рецепторы, которые распознаются вирусами и обеспечивают адсорбцию, существенно различаются у про- и эукариотных клеток. Более того, эти структуры разнятся по своим ассортименту и специфичности.

Участие рецепторов в вирусной инфекции подразумевает, что перед проникновением в цитоплазму вирион предварительно контактирует с поверхностью клетки-хозяина; но это не всегда обязательно. В частности, вирусы мицелиальных грибов прибегают к стратегии персистентной инфекции и никогда не покидают клетки хозяина. Понятно, что при этом они не нуждаются в рецепторах.

Аналогичным образом вирионы вирусов растений попадают непосредственно в цитоплазму через повреждение клеточной стенки и цитоплазматической мембраны. Здесь также нет необходимости в рецепторах.

На основании имеющихся данных считается, что корреляция между выбором рецептора и таксономической принадлежностью вируса, по всей видимости, отсутствует. Кроме того, некоторые вирусы могут использовать не один, а два или даже несколько разных рецепторов.

### 3.1.2. ТРАНСЛОКАЦИЯ ВИРИОНА

В структуре вириона нашёл отражение компромисс между паракристаллической стабильностью и участием в динамичном инфекционном процессе. Соответственно в ходе онтогенеза вируса вирион решает две, на первый взгляд противоположные, задачи:

1. на внеклеточной стадии он позволяет вирусу сохранить геном неповреждённым до момента заражения очередного хозяина;

2. на инфекционной стадии даёт вирусу возможность внедрить свой геном в клетку-хозяина, чтобы презентовать его системам транскрипции и трансляции.

Уже отмечалось, что расстояние до хозяина преодолевается вирусом с помощью пассивной диффузии. Однако даже если встреча с хозяином состоялась и вирус прикрепился к клетке, для проникновения и раздевания (см. ниже) необходимо преодолеть расстояние, отделяющее его от цитоплазмы. Эта задача решается с помощью разных механизмов и условно может быть названа *транслокацией* вириона.

### 3.1.2.1. Транслокация вириона через клеточную стенку

Клеточная стенка у разных организмов имеет различное строение, и, как правило, её структурно-функциональные особенности определяют круг потенциальных хозяев вируса. Эти разные барьеры вирусы преодолевают разными способами.

Вирусы бактерий, архей и некоторых протистов в большинстве случаев клеточную стенку преодолевают *активно*. Например, в геноме бактериофагов содержатся гены ферментов, разрушающих пептидогликан.

Если же вирус по той или иной причине не способен транслонироваться через клеточную стенку, он использует *обходной путь* инфекции, не связанный с ферментативным разрушением этого барьера.

Например, в геноме вирусов мицелиальных грибов не закодированы ферменты, способные разрушить сложноустроенную, ригидную клеточную стенку хозяина. Поэтому они прибегают к персистентной инфекции (см. ниже), т.е. никогда не покидают клетку; инфекция осуществляется при слиянии гамет в ходе полового процесса.

У большинства вирусов растений геномы чересчур малы, чтобы кодировать ферменты для разрушения массивной клеточной стенки хозяина. Поэтому они не транслонировываются через неё, а идут обходными путями. Таких путей, как минимум, *три*.

1. Первый путь, очень редкий, использует вирус бурой водоросли *Ectocarpus siliculosus*. Он не способен попасть в окружённые стенкой вегетативные клетки и инфицирует только подвижные гаметы, у которых стенка отсутствует.

2. Инфекционный агент передаётся с цитоплазмой при вегетативном или семенном размножении.

3. Вирус вводится непосредственно в цитоплазму в зоне повреждения или отсутствия клеточной стенки. Вирусы растений, подобно вирусам мицелиальных грибов, не имеют собственного механизма для разрушения клеточной стенки и проникают через травмы, полученные хозяином ранее.

*Ядерные* клетки часто лишены ригидной стенки. Поэтому вирусы могут практически беспрепятственно контактировать с поверхностью цитоплазматической мембраны. Однако поскольку ядерные клетки содержат

сложную систему внутренних мембран, последние могут стать дополнительным барьером на пути вируса в тот компартмент, где он будет репродуцироваться. Особенно это касается тех вирусов, которые размножаются в ядре клетки.

Внутриклеточный *транспорт между цитоплазмой и нуклеоплазмой* обычно осуществляется через комплекс ядерной поры. Однако её диаметр составляет ~25 нм, что значительно меньше диаметра большинства капсидов. Поэтому, например, некоторые ретровирусы не способны проникнуть в ядро и остаются в цитозоле до тех пор, пока ядерная оболочка не будет разобрана в прометафазе митоза.

### **3.1.2.2. Транслокация вириона с помощью локомоторных систем хозяина**

Иногда вирус использует локомоторные системы клетки-хозяина. В результате индуцированной вирусом перестройки поверхностных придатков (фимбрий у бактерий) или цитоскелета (у эукариотов) обеспечиваются *контакт* вириона с поверхностью клетки, его *внутриклеточный таргетинг* и даже его *транслокация между клетками* ткани.

Местом размножения почти всех ДНК-содержащих, а также некоторых РНК-содержащих вирусов животных (в частности, вируса гриппа) служит клеточное ядро. Однако на пути к нему находится цитоплазма, которая обладает высокой вязкостью, что препятствует дистанционной диффузии вириона. Чтобы справиться с этой проблемой, он образует комплекс с цитоскелетными микротрубочками или микрофиламентами, энергозависимая перестройка которых обеспечивает его перемещение и таргетинг.

Вирусы растений отчасти сами отвечают за свою транслокацию по тканям хозяина. Их геном кодирует так называемые белки движения, которые вступают во взаимодействие с микротрубочками цитоскелета растительной клетки. Благодаря этому размножающиеся вирионы транслоцируются от клетки к клетке по цитоплазме, попутно проходя через просветы плазмодесм.

### **3.1.3. ПРОНИКНОВЕНИЕ И РАЗДЕВАНИЕ ВИРУСА**

*Репродукция вируса осуществляется по его собственной генетической программе, но в результате эксплуатации метаболических систем клетки-хозяина.*

Вирусы передаются от клетки к клетке чаще всего в форме вириона. Для этого вирусный геном должен:

- а) упаковаться,
- б) выйти из инфицированной клетки,
- в) в упакованном виде достигнуть неинфицированной клетки,
- г) вступить с ней в контакт,
- д) проникнуть в неё и распаковаться.

Поэтому перед экзогенным вирусом стоят две сопряжённые задачи:

- 1) преодолеть клеточные барьеры, которые служат преградой для доступа вирусного генома в цитоплазму;

2) преодолеть собственный барьер в виде капсида (у безоболочных вирусов) или капсида/суперкапсида (у оболочных вирусов), который изолирует вирусный геном от окружающей среды.

Решение первой задачи осуществляется путём *проникновения* вируса; для решения второй – необходимо *раздевание* вируса.

Проникновение и раздевание позволяют осуществить презентацию вирусного генома и его оперативное взаимодействие с аппаратом транскрипции и репликации клетки-хозяина. В конечном счёте это приводит к *размножению* инфекционного агента.

При контакте с клеткой-хозяином до этого безжизненный вирус активируется, что связано с конформационными изменениями капсомеров, а иногда – со структурной перестройкой вириона в целом. При этом стимулирующий сигнал исходит не от вируса, а от клетки-хозяина. Точнее сказать, он связан с рецепцией вириона, с изменением физико-химического окружения (рН, ионной силы и т. д.) или с воздействием протеолитических ферментов клетки-хозяина.

Вирус должен преодолеть цитоплазматическую мембрану не повреждая её. В противном случае клетка-хозяин может преждевременно погибнуть или её метаболические системы придут в нерабочее состояние, и тогда вирус не сможет репродуцироваться.

В зависимости от строения вириона и особенностей архитектуры клетки-хозяина возможны два основных способа проникновения и раздевания.

1. В первом случае проникновение сопряжено с *полным* раздеванием вириона на уровне цитоплазматической мембраны. Например, это характерно для безоболочных вирусов прокариотов.

2. Во втором случае проникновению предшествует *частичное* раздевание, когда удаляется суперкапсид; это происходит при взаимодействии вириона либо с цитоплазматической мембраной, либо с мембраной эндосомы. Например, это характерно для оболочных вирусов животных.

В исключительных случаях раздевание вообще не происходит (вирусы, содержащие dsРНК). При этом геном экспрессируется и реплицируется в изоляции от цитоплазмы или нуклеоплазмы, оставаясь внутри интернализированного капсида. Это позволяет избежать нежелательного контакта генетического аппарата хозяина с dsРНК.

При полном раздевании вируса в большинстве случаев капсид остаётся на наружной поверхности клеточной оболочки, а геномная нуклеиновая кислота покидает его через геномпрезентирующий аппарат, расположенный на одной из вершин икосаэдра капсида.

Отдельная стратегия проникновения бактериофага связана с механизмом слияния мембран, как у оболочных вирусов животных. Примером является «бесхвостый» скДНК-фаг PRD1, геномная нуклеиновая кислота которого изолирована от капсида билипидным слоем. При адсорбции вириона одна из вершин капсида сбрасывает пепломер, открывая отверстие диаметром ~15 нм. В этом месте билипидный слой с интегрированными в него белками образует

трубчатый вырост, который пронизывает наружную мембрану и локально лизирует пептидогликановый саккулус с помощью гидролаз. Дойдя до цитоплазматической мембраны, трубчатый вырост сливается с ней, высвобождая в цитоплазму геномную нуклеиновую кислоту.

**Частичное раздевание вируса на цитоплазматической мембране.** В отличие от прокариотов ядерные клетки способны интернализировать надмолекулярные комплексы, в том числе такие относительно крупные, как вирионы (рис. 11).

Оболочные вирусы интернализируются путём слияния мембран суперкапсида и компонентами мембранной системы клетки-хозяина.

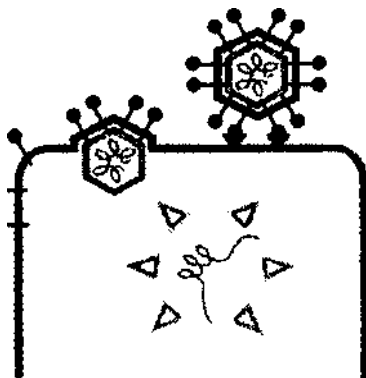


Рис. 11. Проникновение оболочного вируса (с частичным раздеванием на уровне цитоплазматической мембраны и последующим декапсидированием) (по: Пиневич, 2012)

Слияние мембран является универсальным свойством ядерных клеток и происходит как при их взаимном объединении (например, при оплодотворении), так и на внутриклеточном уровне – в частности, при образовании и утилизации транспортных везикул. Таким образом, в своих целях вирус эксплуатирует механизм нормального клеточного транспорта.

Хотя цитоплазматическая мембрана служит главным барьером для вируса, это не единственное препятствие для интернализации путём частичного раздевания. В большинстве типов ядерных клеток непосредственно под цитоплазматической мембраной расположен слой кортикального цитоскелета, который служит физическим барьером и для цитоплазматических органелл (в частности, рибосом), и для вирусных нуклеокапсидов. До сих пор неизвестно, каким образом вирусы преодолевают этот барьер. Возможно, что определённую роль в этом играют ассоциированные с вирионом протеазы.

Более эффективно кортекс преодолевается с помощью механизма *эндоцитоза*, хотя этот путь потенциально опасен для вируса из-за способности эндосомы сливаться с энзиматически агрессивной лизосомой. Вирион попадает в полость везикулы, отпочкованной от цитоплазматической мембраны, при этом он фактически остаётся снаружи цитоплазмы.

Итак, благодаря слиянию мембраны оболочного вируса с цитоплазматической мембраной или мембраной эндосомы нуклеокапсид попадает в цитоплазму. Это «ядро» вириона представляет собой геномную нуклеиновую кислоту, нековалентно связанную с одним или несколькими структурными белками. Оно образуется путем самосборки в инфицированной клетке, а при реинфицировании разбирается на составные части.

**Проникновение безоболочных вирусов (рис. 12).** При размножении и сборке безоболочных вирусов геномная нуклеиновая кислота капсидируется в цитоплазме или нуклеоплазме, а инфицированная клетка обычно лизируется.

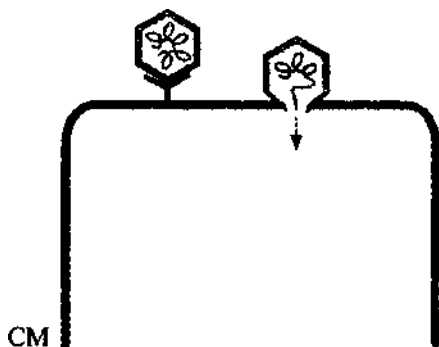


Рис. 12. Проникновение безоболочного вируса (с полным раздеванием на уровне цитоплазматической мембраны) (по: Пиневиц, 2012): СМ – цитоплазматическая мембрана

При заражении нового хозяина капсид безоболочного вируса должен интернализироваться. Однако в данном случае механизм слияния мембран использоваться не может, поскольку суперкапсид отсутствует. В настоящее время механизм проникновения безоболочных вирусов изучен недостаточно; по-видимому, он может быть разным.

#### 3.1.4. РЕПРОДУКЦИЯ ВИРУСА

Размножается вирус на внутриклеточной стадии онтогенеза. При этом происходят следующие взаимосвязанные события:

- 1) репликация геномной нуклеиновой кислоты;
- 2) биосинтез вирусных структурных белков;
- 3) сборка нуклеокапсида.

Вирусный геном копируется либо непосредственно на матрице геномной нуклеиновой кислоты, либо на промежуточной копии (которая называется репликативным интермедиатом).

При репликации геномной нуклеиновой кислоты могут использоваться три варианта репликаз (ДНК-полимераз или РНК-полимераз):

- 1) хозяйские, закодированные в клеточном геноме;
- 2) вирусные, закодированные в вирусном геноме и синтезированные после его проникновения в клетку-хозяина;
- 3) вирусные, закодированные в вирусном геноме и доставленные в клетку совместно с геномной нуклеиновой кислотой.

Вирусные белки синтезируются на двойственной основе: а) с одной стороны, вирус эксплуатирует хозяйский аппарат трансляции; б) с другой – используется вирусная РНК(+) (смысловая РНК, мРНК).

Далее мы затронем довольно частный вопрос, который, тем не менее, весьма интересен с общебиологической точки зрения, – о так называемых дефектных вирусных геномах.

Общая генетическая «дефектность» вирусов выражается в их неспособности репродуцироваться вне организма-хозяина. Однако термин «дефектный вирус» используется не для глобального противопоставления неклеточной и клеточной форм жизни, а отражает генетическую



неполноценность по сравнению с «недефектным» вирусом. Другими словами, имеется в виду ситуация, когда один или несколько генов, ответственных за образование полноценных вирионов, по той или иной причине теряют активность или отсутствуют.

От собственно дефектных вирусов следует отличать «условно-дефектных» мутантных вирусов (термочувствительные мутанты, мутанты по спектру хозяев и т. д.), которые проявляют свою дефектность только в непермиссивных условиях. Не относятся к разряду дефектных и «псевдовирионы» фагов (которые образуются при общей трансдукции, когда фрагмент хозяйской хромосомы полностью замещает геномную нуклеиновую кислоту).

Дефектные геномы имеются у четырех групп вирусов:

- 1) вирусов, интегрированных в хромосому клетки-хозяина;
- 2) вирусов-плазмид;
- 3) дефектных интерферирующих вирусов;
- 4) вирусов-сателлитов.

В силу очевидности двух первых ситуаций остановимся только на вирусах, зависящих от *вирусов-помощников*, и на *вирусах-сателлитах*. В обоих случаях клетка-хозяин одновременно инфицируется разными вирусами, причём размножение и/или сборка вирионов одного вируса осуществляются за счёт ферментов и/или структурных белков другого вируса. Вирус, компенсирующий своими генами дефектность генома другого вируса, и называется *вирусом-хелпером*.

*Дефектные интерферирующие* вирусы размножаются с помощью гомологичного, или родственного, *вируса-хелпера*. Они представляют собой делеционные мутанты, утратившие от сравнительно малой части до 90% генома дикого типа. Используя в своих целях продукты генов инфекционного вируса-хелпера, такие дефектные вирусы мешают его собственной репродукции. Дефектный вирус обычно самостоятельно кодирует структурные белки, а его конкуренция с хелпером происходит на уровне репликации.

*Вирусы-сателлиты* также паразитируют на продуктах генов вируса-хелпера и также интерферируют с ним. Однако, в отличие от дефектных интерферирующих вирусов, они не являются делеционными мутантами и их геном зачастую не содержит участков гомологии с геномом вируса-хелпера. Вирусы-хелперы помогают вирусам-сателлитам, предоставляя им свои репликазы и транскриптазы, а также свои мРНК, в том числе мРНК структурных белков. Таким образом, вирусы-сателлиты ещё в большей степени, чем дефектные интерферирующие вирусы, паразитируют на других вирусах. Растительные вирусы-сателлиты являются ярко выраженными молекулярными паразитами, и их репликация полностью зависит от вируса-хелпера. Соответственно такие сателлиты активно интерферируют с вирусом-хелпером, что видоизменяет проявление симптомов вирусного заболевания.

Однако существуют и такие вирусы-сателлиты, которые не кодируют собственный капсид и поэтому используют капсомеры вируса-хелпера; их иногда называют сателлитной РНК. В этом случае морфология капсида такого вируса повторяет морфологию вируса-хелпера, хотя по молекулярной массе

они различаются. Гены капсидного белка отсутствуют и у некоторых бактериофагов-сателлитов. Поэтому для инкапсидирования они используют капсомеры, принадлежащие другому виду.

В настоящем, не вирусологическом учебном пособии эти явления изложены, чтобы подчеркнуть, что уже на столь примитивном уровне биологической организации имеются проявления некоей кооперации.

### 3.1.5. МОРФОГЕНЕЗ ВИРИОНА И ВЫХОД ВИРУСНОГО ПОТОМСТВА ИЗ КЛЕТКИ-ХОЗЯИНА

При размножении вируса компоненты вириона вначале копируются независимо друг от друга и только затем собираются воедино.

Как уже отмечалось, сборка, или способ репродукции *неклеточного* существа путём «*центростремительного*» объединения частей, принципиально отличается от деления, или способа репродукции живой *клетки* путём «*центробежной*» фрагментации особи, обладающей, как минимум, удвоенным комплектом незаменимых частей.

При морфогенезе вируса нуклеиновая кислота инкапсидируется, т. е. упаковывается в капсид, что и является центральным этапом морфогенеза. Вопреки, казалось бы, очевидному механизму, когда нуклеиновая кислота служит каркасом для сборки капсомеров, инкапсидирование чаще всего заключается в *самосборке* первоначально *пустого* капсида с его последующим заполнением нуклеиновой кислотой.

Капсид образуется путём самосборки капсомеров, или главных поздних белков (см. выше). Их качественный состав и количественное соотношение регулируются на этапе размножения вируса. Вновь синтезированные капсомеры приобретают свою окончательную конформацию при взаимодействии с шаперонами клетки-хозяина, а также по ходу включения в состав капсида.

Эффективность и специфичность *инкапсидирования*, или упаковки геномной нуклеиновой кислоты, определяются соотношением размера последней и объёма капсида, а также характером нуклеотидной последовательности, взаимодействующей с капсидными белками.

Различают: а) *сайз-* и б) *сайтспецифичное* инкапсидирование.

При *сайзспецифичном* инкапсидировании внутреннее пространство капсида не только служит для размещения копии генома, но и обладает некоторой объёмной избыточностью. Благодаря этому вирионы некоторых вирусов приобретают дополнительные сегменты генома, в частности, сателлитные РНК.

При *сайтспецифичном* инкапсидировании один или несколько участков нуклеотидной последовательности вирусного генома обладают сродством к структурным белкам капсида, т. е. нуклеиновая кислота включается в состав вириона *неслучайным* образом.

Сайз- и сайтспецифичное инкапсидирование могут сосуществовать; например, у некоторых трансдуцирующих бактериофагов (в частности, у фага лямбда). Такие бактериофаги широко используются в качестве *генетических*

*векторов*, поскольку практически любая последовательность в составе конструкции, содержащей «упаковочный» рас-сайт, может инкапсидироваться, если только этому не препятствует её слишком большой размер.

Сайз- и сайтспецифичное инкапсидирование сочетаются и при общей трансдукции. Благодаря участкам гомологии с упаковочными рас-сайтами, а также из-за избыточного внутрикапсидного пространства взамен нуклеиновой кислоты бактериофага в капсид может включиться больший по размеру случайный фрагмент хозяйской ДНК.

Критический этап инкапсидирования – проникновение нуклеиновой кислоты в капсид – наименее изучен.

*Созревание безоболочных вирусов.* В некоторых случаях нуклеокапсид проходит этап созревания прокапсида, что связано с конформационными изменениями капсомеров и морфологическими преобразованиями всего икосаэдра.

*Созревание оболочных вирусов.* Вирионы оболочных вирусов проходят особый этап созревания, в ходе которого нуклеокапсид окружается суперкапсидом – специфически модифицированным фрагментом мембранной системы клетки-хозяина. Эта мембрана приобретает на позднем этапе сборки вируса в ходе морфогенетического процесса, который называется *отпочкованием*. Его механизм заключается в том, что зрелый вирион отделяется, или отрывается, от клеточной мембраны. При этом нуклеокапсид не просто упаковывается в клеточную мембрану. Напротив, её белковый состав модифицируется путём вытеснения хозяйских белков с их заменой специфическими гликопротеинами оболочки вируса (одного или нескольких типов), которые кодируются вирусным геномом.

Вирус может созревать также путём отпочкования либо на цитоплазматической мембране, либо на мембранах внутриклеточных органелл.

*Сложные вирионы*, например вирионы бактериофагов, собираются по частям: головки образуются независимо от хвостового отростка, базальной пластинки и т.д. Все части вириона, обладающие разным типом симметрии, окончательно объединяются перед выходом из клетки.

***Выход вирусного потомства из клетки.*** Выход созревшего вириона из клетки происходит по сценарию: а) либо *цитоллиза*, либо б) *экзоцитоза*.

Первый сценарий используют, как правило, безоболочные вирусы, вирионы которых полностью собираются в цитоплазме или ядре (точнее, на внутренней мембране ядерной оболочки (рис. 13)). Таким вирусам часто достаточно одного-двух ферментов, чтобы вызвать индуцированный лизис клетки-хозяина. Крупные бактериофаги обладают бинарной ферментной системой, предназначенной для лизиса клетки-хозяина.

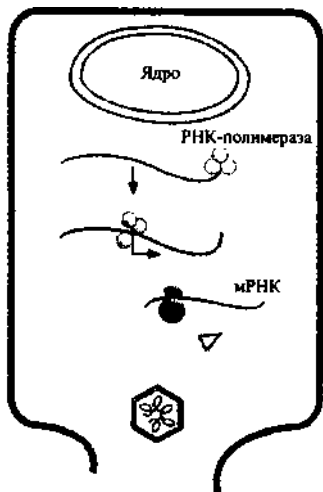


Рис. 13. Репродукция безоболочного вируса и выход вириона путём лизиса клетки-хозяина (по: Пиневиц, 2012): СМ – цитоплазматическая мембрана

При сценарии лизиса клетки-хозяина вирус блокирует важнейшие механизмы её жизнедеятельности, в первую очередь репликацию, транскрипцию и трансляцию, что дезорганизует генеральный метаболизм и прекращает обновление клеточных структур. Процессы деградации начинают преобладать над репаративными процессами. При этом в ядерных клетках разрушается мембрана лизосом и литический комплекс вступает в губительный контакт с цитоплазмой. В конечном счёте это приводит к некротическому разрушению мембранных барьеров и вирионы оказываются на «руинах» клетки.

Оболочные вирусы, как правило, используют *сценарий экзоцитоза* (рис. 14). В этом случае они выходят из клетки-хозяина, не нарушая целостности цитоплазматической мембраны.

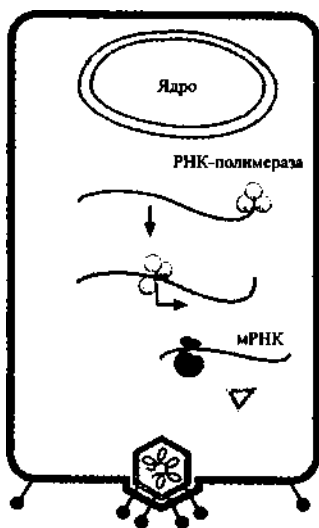


Рис. 14. Репродукция оболочного вируса и выход вириона путём отпочкования от цитоплазматической мембраны (по: Пиневиц, 2012). СМ – цитоплазматическая мембрана

Этап выхода из клетки зрелых вирионов, при всей его важности для одних вирусов, не обязателен для других, которые могут вообще не покидать клетку-хозяина. В одних случаях они размножаются как интегрированные в хромосому или как экстрахромосомные генетические элементы, в других – могут инфицировать клетки в обход внеклеточного пространства – например, вирусы растений и грибов.

## 3.2. PROCARIOTA

Воспроизводство одноклеточных вообще и прокариотов в частности радикально отличается от такового многоклеточных. Однако именно в этом «прокариотном одноклеточном мире» – истоки всего известного нам разнообразия жизни. Поэтому остановимся на их репродукции несколько подробнее.

Уже указывалось, что применимость понятия «онтогенез» для одноклеточных достаточно дискуссионна. *Онтогенез одноклеточного организма (протиста или прокариота) эквивалентен клеточному циклу, т. е. периоду между двумя последовательно происходящими клеточными делениями или периоду между завершающим делением и клеточной смертью.* Однако в контексте настоящего разговора эта терминологическая дискуссия не является принципиальной, главное – чётко понимать суть рассматриваемого явления, не вдаваясь в нюансы его наименования.

В любом случае в начале любого разговора о воспроизводстве не лишне уточнить особенности конкретного воспроизводящегося объекта.

Итак, онтогенез – это развитие индивида (особи). У бактерий особью является либо *одиночная клетка*, либо *квасисинцитиальное образование – трихом*. (Последний образуется, как минимум, из двух клеток, соединённых друг с другом микроплазмодесмами и окружённых общей мембраной; при этом цитоплазматические компартменты соседних клеток сообщаются между собой через микроплазмодесмы, которые пронизывают общую стенку.)

Археи, в отличие от эубактерий, никогда не образуют трихомов, и особью у них практически всегда является клетка.

Таким образом, у прокариотов онтогенез соответствует *клеточному циклу*, а у *трихотных бактерий и нитчатых метаногенов – периоду между двумя последовательными актами фрагментации трихома или нити.*

### 3.2.1. КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

Напомним, что под клеточным циклом подразумевается *совокупность событий, происходящих в интервале между двумя клеточными делениями.* В ходе клеточного цикла разворачиваются транспортные, метаболические и регуляторные процессы, которые решают центральную биологическую задачу – *копирование генов и их передачу:*

- а) по вертикали – от материнской клетки дочерним клеткам или
- б) их перенос по горизонтали – между двумя генетически не идентичными клетками.

Ключевыми фазами клеточного цикла являются:

- а) репликация хромосом(ы);
- б) клеточное деление.

Клеточные циклы у прокариотических и эукариотических клеток во многом сходны. Однако бактериальный цикл имеет некоторые особенности. Например, один цикл репликации генетического материала может занимать намного меньше времени, чем клеточный цикл, и во время быстрого роста в одной

клетке одновременно могут происходить два или три цикла репликации хромосомом.

Гены, участвующие в регуляции развития цикла, обнаруживаются только у эукариот. Все гены клеточного цикла прокариот, обнаруженные к настоящему времени, связаны в первую очередь с осуществлением ключевых событий, а не их регуляцией.

В основе фаз клеточного цикла вкупе с соответствующими генетическими событиями лежат *клеточный рост* и *морфогенез*, которые сопровождаются процессами *обновления* и *репарации*.

### 3.2.1.1. Варианты клеточного деления

Для большинства бактерий характерно *бинарное* деление, т. е. деление материнской клетки с образованием двух дочерних (рис. 15, А). При этом различают:

а) *бинарно-эквивалентное* деление, когда дочерние клетки имеют равный размер и одинаковую форму, и

б) *бинарно-неэквивалентное* деление; оно называется *почкованием*, когда дочерние клетки различаются по размеру, а иногда и по форме, причём *меньшая* из них называется *почкой*.

Исключительно редко встречается *тройственное* деление, или одновременное деление материнской клетки на три части (рис. 15, Б).

Уникальное *четвертное* деление, или деление материнской клетки на четыре части (рис. 15, В), наблюдается у хемогетеротрофной радиоустойчивой бактерии *Deinococcus radiodurans*.

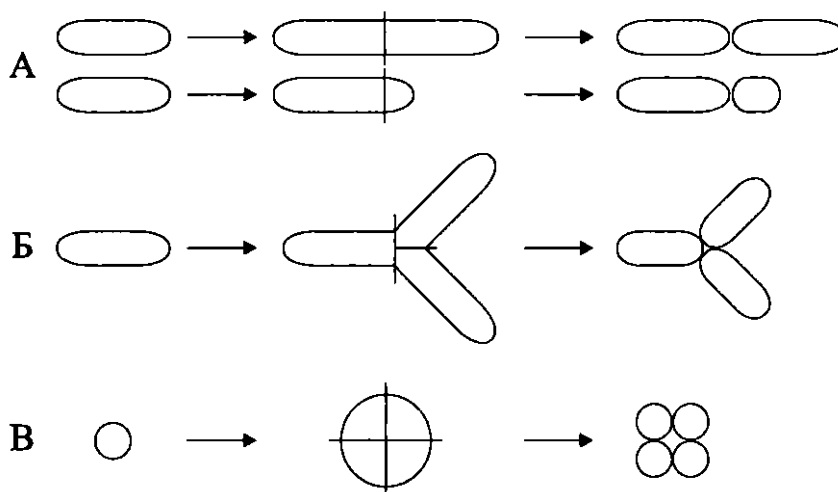


Рис. 15. Способы деления прокариотной клетки (по: Пиневиц, 2009): А – бинарное эквивалентное деление (сверху) и бинарное неэквивалентное деление, или почкование (снизу); Б – тройственное деление; В – четвертное деление. Прочерчены оси деления

При бинарном, тройственном или четвертном делении бактерия, прежде чем поделиться, растёт и увеличивается в размере. Только что образовавшиеся,

или ювенильные дочерние клетки, практически не отличаются по величине от зрелых неделящихся клеток.

Иная картина наблюдается в случае так называемого *дробления*, которое у эубактерий встречается редко, а у архей вообще не обнаружено.

При дроблении, или множественном делении, материнская клетка образует  $2^n$  дочерних ( $n = 3-10$ ), значительно уступающих в размере зрелым неделящимся клеткам. Предварительно, по аналогии с бинарным, тройственным или четвертным делением, материнская клетка растёт, однако деление происходит в отсутствие роста ювенильных дочерних клеток.

(Это напоминает начальный период развития многоклеточных с аналогичным названием, что будет подробно рассмотрено во второй части учебного пособия.)

Например, способность к дроблению служит диагностическим признаком цианобактерий порядка *Pleurocapsales*. У них существуют альтернативные программы развития (рис. 16): зрелая клетка, или макроцит, проходит репликативно-ростовую фазу, превращается в материнскую и делится бинарно. Дочерние макроциты превращаются в материнские клетки и т.д. Макроцит, в отсутствие ростовой фазы, дробится на дочерние клетки, или беоциты, обладающие собственным чехлом или лишенные его. Покинув чехол материнской клетки, или спорангий, беоциты превращаются в макроциты, размножающиеся *бинарным делением* либо путём *дробления*. Одни плеврокапсовые цианобактерии реализуют только первую программу развития (рис. 16, А), другие используют обе программы – попеременно и в разном соотношении (рис. 16, Б).

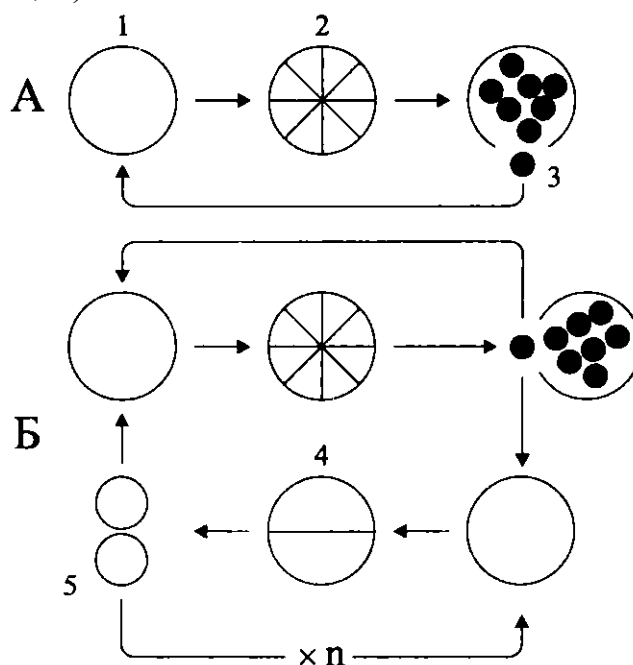


Рис. 16. Программы развития плеврокапсовых цианобактерий (по: Пиневиц, 2009): А – дробление; Б – дробление в сочетании с бинарным размножением. 1 – макроцит; 2 – дробящийся макроцит (спорангий); 3 – беоцит, покидающий спорангий; 4 – бинарно делящийся макроцит; 5 – дочерняя клетка, образовавшаяся после бинарного деления

Блокирование программы роста при дроблении, очевидно, происходит на генетическом уровне.

Биологический смысл дробления окончательно не ясен. Скорее всего, образование множества мелких клеток, которые в отсутствие чехла перемещаются путём скольжения, обеспечивает эффективное расселение на локальной территории.

### 3.2.1.2. Абортивный клеточный цикл («выход» из цикла)

В отдельных случаях у прокариотов имеет место так называемый абортивный клеточный цикл. В этом случае после очередного деления новый раунд репликации хромосомы по той или иной причине не инициируется или преждевременно прерывается. Тогда по аналогии с эукариотами можно сказать, что клетка «выходит» из клеточного цикла. Такой сценарий, несмотря на способность прокариотов к потенциально неограниченному размножению, заканчивается запрограммированной смертью клетки.

Отсутствие фазы репликации и абортивный клеточный цикл характерны для терминально дифференцированных клеток.

Наконец, абортивный клеточный цикл имеет место в результате абортивного деления, правильнее сказать, из-за ошибки в ходе взаимной изоляции сестринских хромосом. В данном случае одна из дочерних клеток получает неполноценный фрагмент хромосомы или оказывается «безъядерной», т. е. вообще без хромосомы, что неизбежно заканчивается автолизом.

### 3.2.2. СТАРЕНИЕ И СМЕРТЬ КЛЕТКИ

Всех одноклеточных и прокариотов в том числе считают потенциально бессмертными – из-за отсутствия у них комплекса феноменов старения и смерти, свойственных высшим организмам. Так ли это на самом деле и не существует ли у прокариотов аналогичных процессов?

В стационарной фазе роста бактерии перестают размножаться – чаще всего по причине истощения питательных субстратов. Такие «стерильные» клетки постепенно теряют жизнеспособность. Данное физиологическое состояние называется *условным старением из-за прекращения роста*. Рост и выживание являются двумя взаимно конкурирующими физиологическими состояниями.

Старение клеток при выживании в стационарной фазе связано с потерей жизнеспособности вследствие снижения интенсивности метаболических процессов. В настоящее время основной физиологической причиной старения считается окислительный стресс из-за накопления активных форм кислорода. (Интересно, что патологическая смерть бактериальной клетки под воздействием бактерицидных антибиотиков осуществляется с помощью такого же механизма, как и при старении.)

В ряде случаев жизненные циклы бактерий завершаются лизисом, механизм которого подобен апоптозу (например, при так называемом SOS-ответе).



### 3.2.3. КЛЕТОЧНЫЙ РОСТ

Общим термином «рост» в микробиологии обозначают два разных процесса:

а) *рост культур*, отражающий увеличение биомассы клеточной популяции, и

б) *клеточный рост*, который происходит на уровне отдельной клетки. В обоих случаях наряду с термином «рост» используется термин «развитие», которым называется совокупность процессов роста и размножения.

Понятие же «клеточный рост» имеет неоднозначное объяснение. Обычно делается упор на увеличение биомассы вопреки тому, что данный параметр не всегда отражает рост клетки.

Истинный смысл клеточного роста – в *репликативной* природе этого феномена, когда новые структуры образуются в дополнение к уже имеющимся или за счёт увеличения размера этих структур. Причем речь идет не о любых, а только о незаменимых структурах, необходимых для поддержания жизнеспособности клетки.

Таким образом, *клеточный рост* можно определить как *подготовку к размножению путём увеличения числа и/или объёма незаменимых клеточных структур*. Понятно, что одним из последствий роста будет увеличение биомассы.

Как правило, клеточный рост предшествует делению, перед началом которого биомасса увеличивается. Исключением служит размножение путём дробления, когда клетки делятся в отсутствие роста.

### 3.2.4. КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ У ПРОКАРИОТОВ

Клеточная дифференциация, пути её возникновения и механизмы – один из ключевых моментов понимания причин и сути биологического разнообразия.

Дифференцированные клетки – основа *многоклеточных* ядерных организмов; они встречаются также у некоторых прокариотов и протистов. Однако дифференцировка клеток и тканей многоклеточного организма существенно отличается от того, что называют клеточной дифференциацией в данном случае.

У многоклеточных дифференцированные клетки *входят в состав системы более высокого порядка – ткани*, в свою очередь, являющейся одним из уровней иерархической организации многоклеточного организма. Причиной или, если угодно, задачей такой дифференцировки является *специализация*, т. е. *разделение функций* в рамках единого организма.

Во втором случае – у одноклеточных – они (клетки), как правило, представляют собой *индивидуальный организм*.

У прокариотов дифференцированные клетки, в отличие от вегетативных, перестают, на время или окончательно, расти и размножаться делением. В таком непролиферативном состоянии они выполняют одну или несколько специализированных физиологических функций.

Признаки дифференциации имеются также у гамет многоклеточных и у некоторых протистов (что обсуждается в последующих разделах). Однако, в отличие от собственно дифференцированных клеток, *гаметы* выполняют *не физиологическую, а генетическую* функцию.

Выше отмечалось, что, по сути, понятие онтогенеза у одноклеточных сводится к клеточному циклу. Однако если рассматривать все события, связанные с поддержанием численности популяции, то у прокариотов обнаруживаются явления, учитывая которые, можно говорить о жизненном цикле, *не сводимом к собственно клеточному циклу*. Поскольку в цепи событий, наблюдающихся в цепи поддержания «непрерывности жизни», существуют специфические формы в пределах одного вида, позволяющие говорить у них о клеточной дифференциации.

Причины клеточной дифференциации прокариотов иные, они не обусловлены физиологической специализацией. У них дифференциация может принимать разнообразные, порой весьма контрастные формы. В одних случаях в дифференцированных клетках начинают экспрессироваться структуры и появляются *de novo* функции, ранее отсутствовавшие у вегетативной особи. В других случаях биогенез той или иной структуры репрессуруется, что приводит к временной или окончательной потере функции.

Дифференцированные клетки прокариотов можно подразделить на две группы.

1. К первой группе относятся *метаболически активные* дифференцированные клетки. Они характеризуются высоким уровнем метаболических процессов и относительно низкой устойчивостью к экстремальным факторам внешней среды.

2. Вторая группа – клетки, находящиеся в состоянии персистенции (покоящиеся резистентные клетки). Для них характерен пониженный уровень генеральных метаболических процессов (вплоть до анабиотического состояния), что сочетается с относительно высокой устойчивостью к экологическим стрессам. Отдельные представители этой группы обладают растянутым клеточным циклом, рекордная продолжительность которого может достигать сотен тысяч и даже нескольких десятков миллионов лет.

#### **3.2.4.1. Метаболически активные дифференцированные клетки**

Дифференцированные клетки, относящиеся к данной группе, проявляют общую или специфически ориентированную метаболическую активность (в частности, они могут обладать способностью к диазотрофии), что позволяет объекту широко распространиться в пространстве и повышает его конкурентный потенциал.

#### **3.2.4.2. Агенты распространения – беоциты и гормогонии**

У прокариотов задача по пространственному распространению, т. е. физическому (не адаптационному) проникновению в новое местообитание, а также общему расширению ареала может решаться разными способами. Это:

а) свободный перенос через воздушную или водную среду,

- б) использование абиотических макроносителей и
- в) собственная активная подвижность.

Эффективность распространения тем выше, чем большее количество особей принимает в нём участие, а также чем выше их инвазивные свойства и жизнеспособность. Конечный успех ожидает либо покоящиеся резистентные клетки, либо физиологически активные клетки мелкого размера, который по понятным причинам способствует пространственному распространению и инвазии.

Физиологически активные агенты пространственного распространения бывают двух типов:

- а) вегетативные клетки ультрамикробактерий,
- б) дифференцированные клетки бактерий «обычного» размера.

Далее речь пойдет о двух физиологически активных агентах пространственного распространения цианобактерий – а) *беоцитах* и б) *гормогониях*.

*Беоциты*. Существует два типа – *подвижные* и *неподвижные беоциты*. В первом случае они не имеют чехла, а во втором случае, как и материнские клетки, окружены чехлом. Беоциты в несколько раз меньше материнской клетки по диаметру и, соответственно, на два порядка уступают ей в объёме.

Сходные изменения происходят при дифференциации *акинет* и *гетероцист*. Хотя адаптационные стратегии этих дифференцированных клеток различны, во всех трёх случаях энергетический метаболизм разобщён с конструктивным метаболизмом.

*Гормогонии*. В альгологии гормогонием называется короткий и подвижный дочерний трихом, отделившийся от неподвижного и очехлённого родительского трихома. В микробиологии – это короткий, неподвижный трихом, состоящий из клеток, которые мельче вегетативных, отличаются от них по форме и обладают признаками физиологической дифференциации. В данное определение также входит то, что в позднем гормогонии могут появляться *гетероцисты*.

Гормогоний образуется в результате серии «измельчающих» клеточных делений, что аналогично дроблению. Клетки гормогония уступают вегетативным по числу копий генома (в среднем 3,5 против 24).

### 3.2.4.3. Покоящиеся клетки

При попадании в стрессовые условия многие прокариоты проявляют характерную адаптивную реакцию – временно переходят в состояние покоя, которое сочетается с повышенной резистентностью к повреждающим факторам внешней среды. Абсолютная и относительная степень покоя и резистентности может быть разной, вплоть до полного анабиоза в сочетании с гиперрезистентностью, что характерно для бактериальных эндоспор.

Хотя комплексное состояние физиологического покоя может наблюдаться и у вегетативных клеток, в частности, при полном голодании, обезвоживании или замораживании, чаще всего оно является следствием клеточной дифференциации.

Персистентные клетки выполняют задачу по выживанию особи при экологическом стрессе и освоению бактериальной популяцией новых ниш и территорий. В зависимости от специфики цитологических механизмов (де)дифференциации, а также в меру глубины покоя и степени резистентности такие клетки можно разделить на две группы – цисты и эндоспоры.

#### 3.2.4.4. Цисты

Унифицированным термином «циста» называют сборную группу *умеренно покоящихся* и *слаборезистентных* клеток, которые образуются непосредственно путем бинарного деления или дробления. При попадании в благоприятную обстановку цисты дедифференцируются и вновь приступают к росту и размножению.

Для цисты характерны следующие признаки:

- 1) пониженная, по сравнению с вегетативными клетками, метаболическая активность;
- 2) повышенная, по сравнению с вегетативными клетками, устойчивость хотя бы к одному из повреждающих факторов внешней среды;
- 3) образование защитных покровов, отсутствующих у вегетативных клеток;
- 4) накопление запасных включений;
- 5) способность прорасти с образованием вегетативного потомства.

*Цисты* актинобактерий в общем случае называются спорами. Они могут образовываться на гифах субстратного или воздушного мицелия. Споры, не обладающие подвижностью, называются *конидиями* или *артроспорами*, плавающие при помощи жгутиков – *зооспорами*.

*Споры* либо открыто располагаются на концах гиф, либо находятся внутри мешковидного чехла спорангия, и тогда их называют спорангиоспорами.

Наиболее изучены споры стрептомицетов. В частности, *Streptomyces griseus* образует спиральные цепочки спор на концах воздушных гиф, стабилизированные общим фибриллярным чехлом.

Споры обладают относительно низким уровнем эндогенного метаболизма. Они лучше вегетативных клеток переносят обезвоживание и более термоустойчивы.

*Спорами* называют и аналогичные по свойствам клетки грамположительных бактерий. Схема зрелой эндоспоры, окружённой специализированными покровными структурами, которые образуются внутри спорангия и сохраняются после его отмирания, представлена на рис. 17; цикл споруляции – на рис. 18.

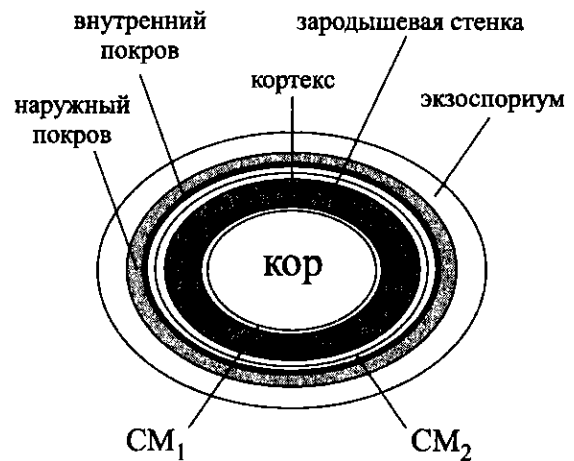
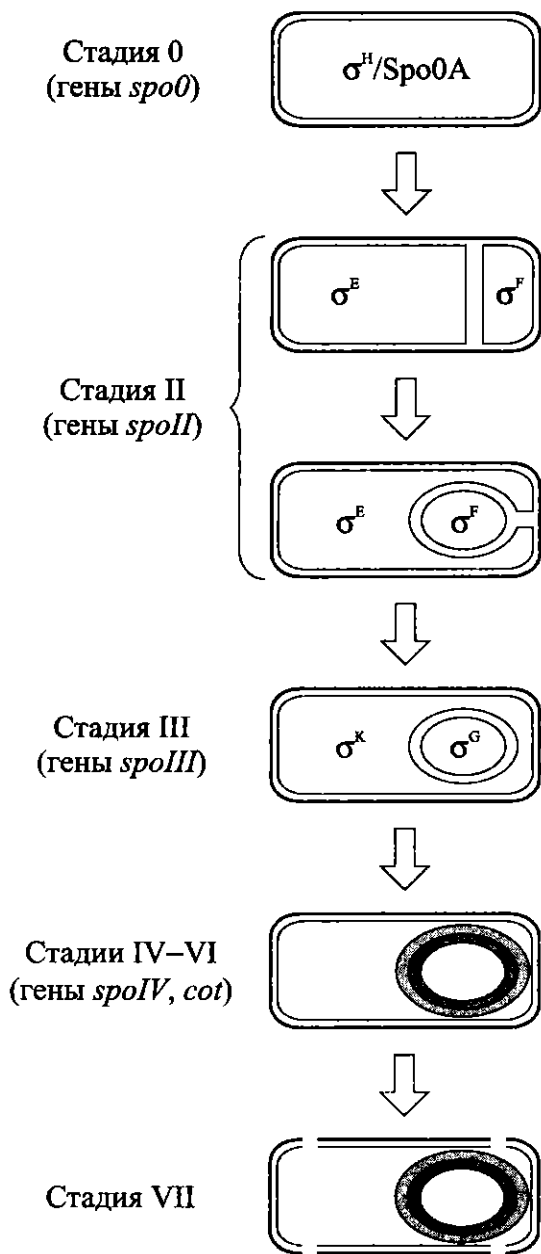


Рис. 17. Эндоспора в спорангии:  
 CM<sub>1</sub> – цитоплазматическая мембрана эндоспоры;  
 CM<sub>2</sub> – цитоплазматическая мембрана спорангия  
 (по: Пиневиц, 2009)

Рис. 18. Цикл споруляции *B. subtilis*  
 (по: Пиневиц, 2009)

Основными структурными элементами такого комплексного образования служат:

- цитоплазматический компартмент эндоспоры, или кор;
- комбинированная клеточная стенка, состоящая из внутренней зародышевой стенки и наружной стенки, или кортекса;
- цитоплазматическая мембрана эндоспоры, или внутренняя мембрана и цитоплазматическая мембрана спорангия, или внешняя мембрана;
- внутренний и внешний споровые покровы;
- наружные покровы, или экзоспориум.

Совокупность кортекса, внешней мембраны и споровых покровов называется *интегументом*.

Как правило, материнская клетка образует единственную эндоспору, т. е. размножение не является параллельным итогом споруляции.

В состоянии гиперанабиоза эндоспоры характеризуются иногда феноменальным долгожительством. Неоднократно сообщалось об их реанимации из природного материала возрастом до 105 лет. А заявленными

рекордсменами (хотя к таким данным нужно относиться с разумным скептицизмом) являются споры *Bacillus* sp., которые, по сообщениям некоторых авторов, сохранились в жизнеспособном состоянии в желудке олигоценовой пчелы, мумифицированной в образце янтаря, добытого в Доминиканской Республике, или в кристаллах поваренной соли из шахты в Нью-Мехико, США, т. е. сохранившееся на протяжении, соответственно, 25–40 и 250 млн лет.

Следовательно, пространственно-временных границ на пути распространения эндоспор практически не существует. Их можно обнаружить в любых нишах и географических областях на огромном удалении от места образования (например, эндоспоры термофильных видов *Bacillus* spp. захоронены в иле субполярных озер).

В свою очередь, гиперрезистентность выражается в том, что зрелая эндоспора устойчива к повреждающим воздействиям – высокой температуре, высушиванию, большому гидростатическому давлению, ультрафиолетовому и гамма-излучению, экстремальной кислотности, окислителям и т. д.

**Прорастание эндоспор.** Хотя зрелая эндоспора находится в анабиозе, она непрерывно регистрирует сигналы о состоянии окружающей среды. В благоприятных условиях она дифференцируется и выходит из спорангия. Данный процесс подразделяется на два основных этапа – *прорастание* и *превращение в вегетативную клетку*.

*Прорастание* происходит под воздействием индукторов прорастания, которые могут быть физиологическими и нефизиологическими; оно начинается через считанные секунды после добавления индуктора.

### 3.2.4.5. Персисторы

Говоря о персистенции, необходимо упомянуть о так называемых *персисторах* (в некоторых источниках – дормантные клетки). По сути, это вегетативная клетка, находящаяся в состоянии глубокого покоя, в которой все метаболические процессы сведены до минимума.

### 3.2.5. АГРЕГАЦИЯ КЛЕТОК

Уже у прокариотов обнаруживается тенденция к агрегации в довольно разных вариантах.

Для неподвижных клеток агрегаты есть результат ряда последовательных делений, приводящих к появлению колоний. Однако образование агрегатов клеток наблюдается и у подвижных форм. Часто клетки в них удерживаются с помощью выделяемой ими слизи; прочность и долговечность существования таких агрегатов зависят от свойств этой слизи и условий внешней среды. На этом этапе можно говорить лишь о случайном клеточном объединении.

Однако известны случаи, когда такое временное агрегирование одноклеточных организмов связано с осуществлением определённой функции. Примером может служить образование плодовых тел миксобактериями, которое делает возможным созревание цист, на что не способны в обычных условиях единичные клетки.

Ряд авторов в агрегации бактерий усматривают истинную многоклеточную организацию, исходя из следующих соображений.

Для формирования самого простого типа многоклеточного организма необходимы три условия:

- 1) агрегированность клеток;
- 2) разделение функций между ними в таком агрегате;
- 3) наличие между агрегированными клетками устойчивых и специфических контактов.

Многоклеточные конструкторы, которые иногда называют многоклеточным организмом, встречаются в разных группах бактерий, но наиболее высокоорганизованная многоклеточность присуща актиномицетам и цианобактериям. В пределах последней особенно хорошо прослеживаются все этапы формирования многоклеточного, вплоть до наиболее сложного её выражения в мире прокариот.

В простейшем случае, как, например, у представителей родов *Synechococcus* и *Chamaesiphon*, клетки после деления или почкования имеют тенденцию расходиться. Для одноклеточных цианобактерий, принадлежащих к родам *Gloeobacter*, *Gloeothese* или *Gloeocapsa*, наоборот, клетки после деления остаются объединенными с помощью окружающих их чехлов (рис. 19).

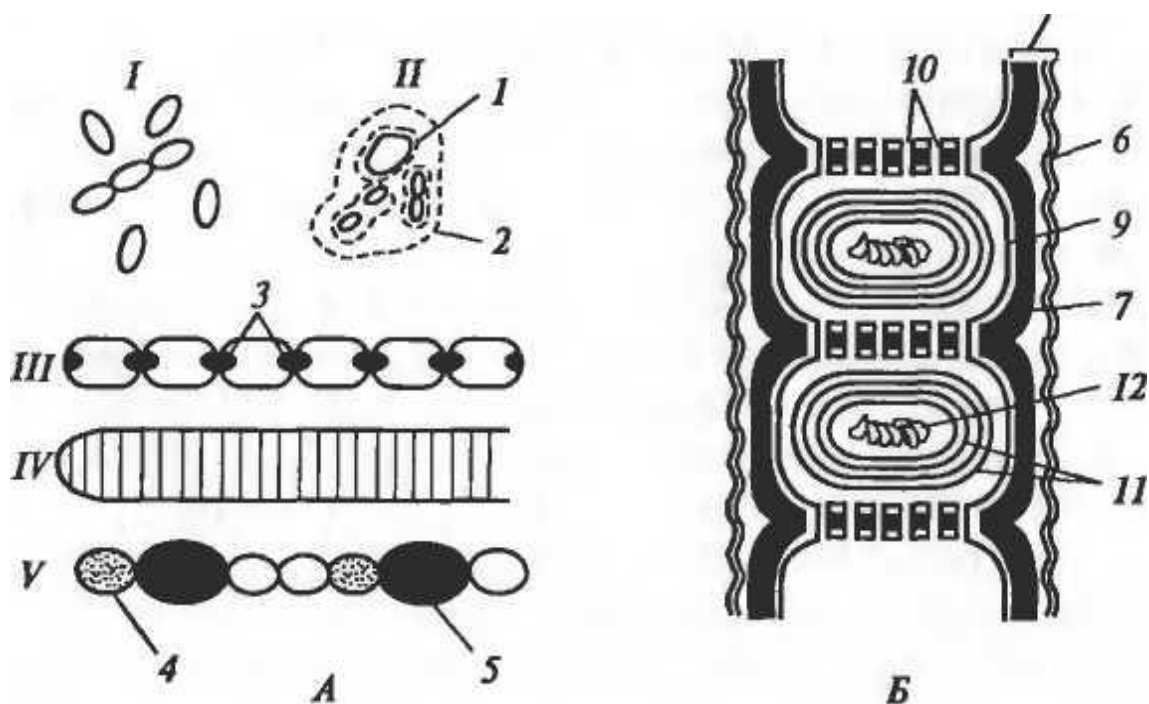


Рис 19. Межклеточные контакты у разных представителей цианобактерий (А) и микроплазмодесмы у нитчатых форм (Б) (по: Гусев, Минеева, 2003): I – *Synechococcus*; II – *Gloeothese*; III – *Pseudoanabaena*; IV – *Oscillatoria*; V – *Anabaena*: 1 – чехол, окружающий каждую клетку; 2 – сохранившийся чехол материнской клетки; 3 – полярные газовые вакуоли; 4 – гетероциста; 5 – акинета; 6 – наружная мембрана; 7 – пептидогликановый слой; 8 – клеточная стенка; 9 – ЦПМ; 10 – микроплазмодесмы; 11 – тилакоиды; 12 – нуклеоид

### 3.2.5.1. Биоплёнки

В общем контексте рассматриваемых в настоящем учебном пособии феноменов особый интерес представляет явление специфической агрегации прокариотов, которое в настоящее время привлекает пристальное внимание исследователей.

Сейчас хорошо известна способность микроорганизмов в различных условиях переключаться между свободноживущим и прикрепленным состояниями. При этом они образуют так называемую биоплёнку (biofilm) – скопление микроорганизмов и прикрепленных к некоей поверхности выделяющих специфические полимерные вещества. Такую поверхность условно называют *подложкой* (субстратом), а выделяемые вещества – *матриком*, который защищает организмы от внешних угроз.

Эти структуры известны даже в ископаемом состоянии, в частности, в виде строматолитов, образованных цианобактериями.

Живая полноценная биоплёнка представляет собой образование, сформированное микроколониями микроорганизмов в форме башен или грибов (15–20% объема) и экзополимерного матрикса (75–85% объема) (рис. 20). Матрикс высоко гидратирован – до 97% состоит из связанной воды и имеет пористую структуру, пропускающую низкомолекулярные соединения, но задерживающую крупные молекулы и частицы среды. В структуре биоплёнки нередко выделяют также водные каналы, по которым вещества из внешней среды поступают к нижележащим слоям клеток.

Состав матрикса может сильно варьировать в зависимости от условий среды и вида микроорганизмов.

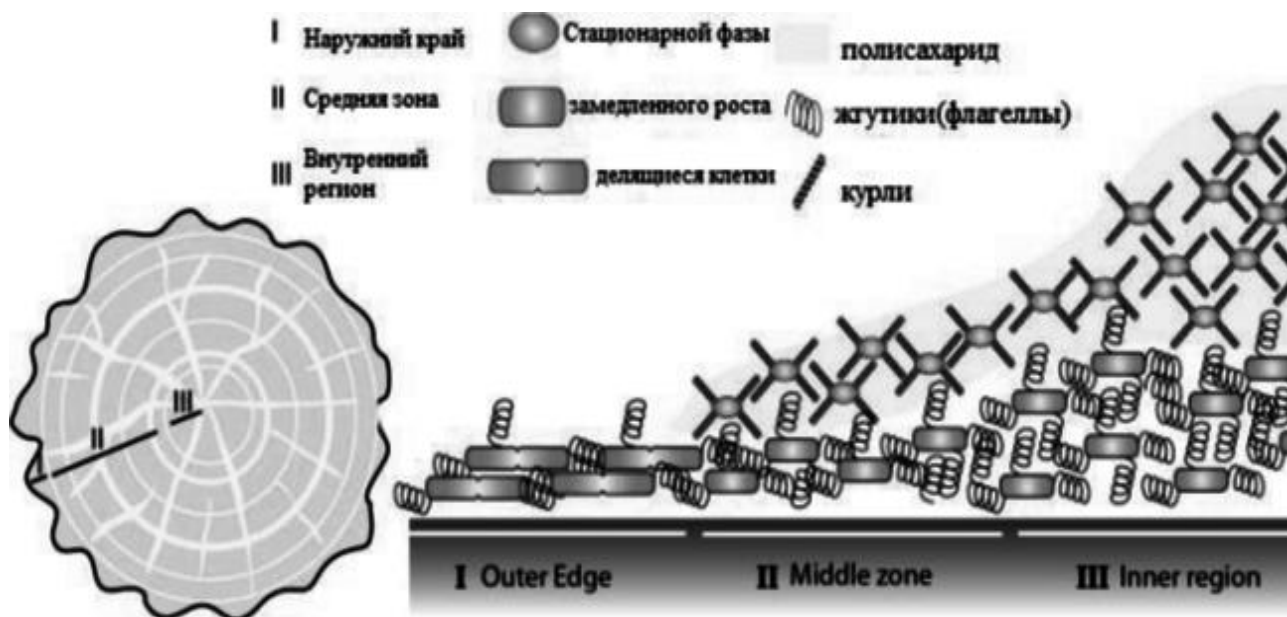


Рис. 20. Структурная организация биоплёнки (по: L.Hobley et al., 2015)



В процессе формирования биоплёнки можно выделить ряд этапов (рис. 21).

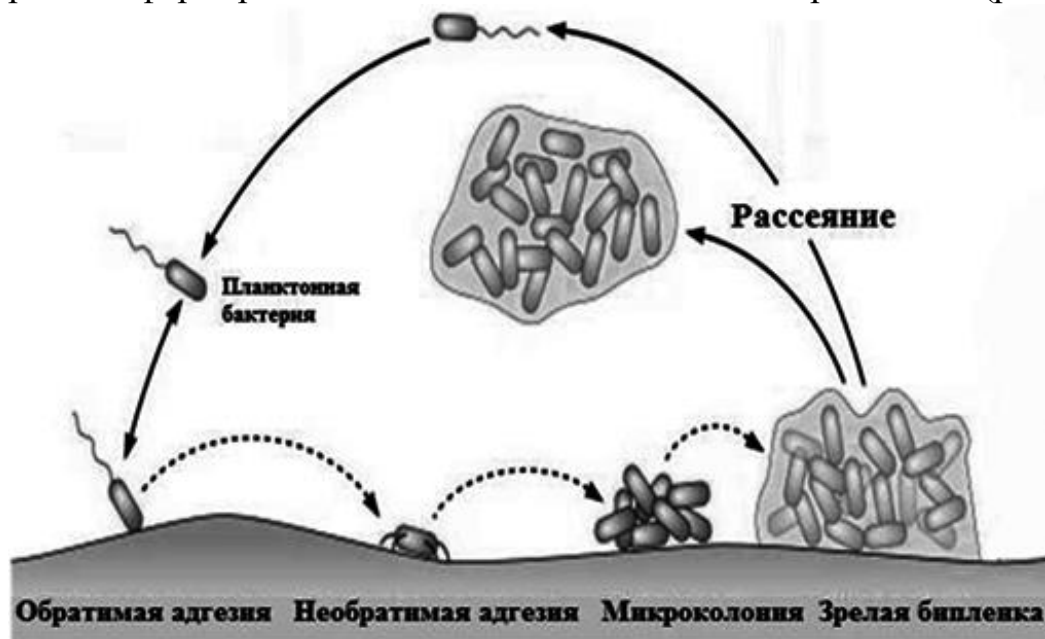


Рис. 21. Стадии формирования биоплёнок (по: D. Lebeaux et al., 2014)

1. Происходит *адгезия*, или сорбция микроорганизмов к поверхности субстрата. Эта стадия обратима, так как клетки могут вернуться к планктонной форме существования.

2. *Фиксация* – окончательное прикрепление клеток, которые выделяют внеклеточные полимеры, обеспечивающие прочную адгезию.

3. Образование микроколоний – отдельных скоплений адгезированных клеток. На этой стадии клетки активно делятся, а выделяемый матрикс удерживает всю колонию вместе.

4. Слияние микроколоний, в результате чего и образуется зрелая биоплёнка, имеющая сложную трёхмерную структуру, которая может изменять размер и форму.

Для многих бактерий с развитой подвижностью выделяют также стадию клеточного *монослоя*. В данном случае клетки способны распространяться вдоль подложки, используя свои поверхностные элементы (пили, фимбрии) и образуя швермеры – удлинённые клетки с несколькими хромосомами.

Кроме того, клетки способны покидать биоплёнку, особенно при низком содержании питательных веществ, и переходить в планктонную форму, что называется *дисперсией* (выброс бактерий). В результате чего от биоплёнки периодически отрываются отдельные клетки, способные через некоторое время прикрепиться и образовать новую колонию.

Внутри зрелых биоплёнок выделяют популяцию *персистеров* – клеток с особой устойчивостью к антибиотикам.

## Регуляция образования биоплёнок

Существует ряд генетически детерминированных программ, регулирующих процессы формирования биоплёнки.

На ранних стадиях существенными звеньями этих процессов являются взаимодействия по типу клетка-среда и клетка-поверхность. На поздних же стадиях движущей силой в развитии бактериального сообщества становится самоорганизация и сотрудничество между клетками, а не классический «конкурентный» естественный отбор отдельных организмов.

Важнейшим механизмом такой регуляции в клеточном сообществе является так называемое «чувство кворума» – особый тип регуляции экспрессии генов бактерий, зависящей от плотности их популяции. Клетками синтезируются специализированные вещества, называемые аутоиндукторами, которые накапливаются в среде во время роста клеточной популяции. Ответ клетки зависит от концентрации индуктора в среде, по достижении критического значения которой запускается определённая генетическая программа у каждой клетки сообщества, благодаря чему достигается высокая степень координации экспрессии генов и механизмов адаптации.

### 3.2.6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ У ПРОКАРИОТ

Особый интерес с точки зрения понимания общих принципов организации жизни как крайне сложного, но *единого* явления представляет генетическая рекомбинация вообще и прокариотов в частности.

Напомним, что наследственные изменения генома могут происходить двумя путями – за счёт мутагенеза и с помощью рекомбинации. Поскольку потенциальной мишенью для мутагенеза является вся хромосома, накопление вредных мутаций рано или поздно привело бы микроорганизм к гибели независимо от параллельного накопления нейтральных и даже полезных мутаций.

Однако на деле эта тенденция встречает противодействие со стороны рекомбинации, благодаря которой полезные и нейтральные мутации не только отсеиваются от вредных мутаций, но и фиксируются в одной группе сцепления.

Было бы чрезмерным упрощением сводить биологическую роль рекомбинации исключительно к обеспечению генетического разнообразия. Согласно современным представлениям, три «Р» – *репликация*, *репарация* и *рекомбинация* – связаны друг с другом общими ферментативными системами и общим характером молекулярных изменений. Часто они представляют собой одно и то же явление, хотя и воспринимаемое под разным углом зрения. В частности, *рекомбинационная репарация* и *гомологическая рекомбинация* (см. ниже) представляют собой фактически один и тот же процесс, который инициируется двухцепочечным концом донорной ДНК или одноцепочечной брешью в реципиентной ДНК. В свою очередь, в процессе рекомбинации происходит ограниченная репликация, а прекращение репликации из-за разрушения вилки требует рекомбинационной репарации.

Есть предположение, что в ходе эволюции ферментативные системы репликации и репарации вторично использовались в целях генетической рекомбинации. В свою очередь, это способствовало биологическому прогрессу прокариотов и обусловило диверсификацию основных типов рекомбинации.

### 3.2.6.1. Генетическая рекомбинация, или просто рекомбинация

Представляет собой молекулярный процесс, при котором путём внутри- или межгеномных структурных перестроек образуется новый набор генетических признаков в пределах конкретной группы сцепления. Иными словами, рекомбинация *перетасовывает гены и аллели*, создавая практически неисчерпаемый пул генотипического разнообразия.

Традиционно различают три типа генетической рекомбинации:

- а) *сайтспецифичную*,
- б) *незаконную*,
- в) *гомологическую*.

*Сайтспецифичная* рекомбинация происходит между специфическими последовательностями, которые содержат очень короткую область гомологии. Так, например, благодаря рекомбинации данного типа ДНК бактериофага интегрируется в хозяйскую хромосому.

*Незаконная* рекомбинация затрагивает такие последовательности ДНК, которые полностью лишены гомологии. Рекомбинация данного типа происходит, в частности, при транспозиции мобильных генетических элементов, что приводит к перестройке инфраструктуры отдельно взятого генома.

Успешные участники этого процесса, или *рекомбинанты* (в случае прокариотов ими являются *хромосомы, плазмиды* или *бактериофаги*), содержат рекомбинантную ДНК и на этой основе могут проявлять фенотипические признаки, которых у них раньше не было.

*Гомологическая, или общая, рекомбинация* (впервые описанная в ещё 1946 г. на примере *конъюгации E. coli K-12*) распространена наиболее широко. Она представляет собой обмен фрагментами одиночных цепей, который происходит между двумя молекулами ДНК на участке выровненных гомологичных последовательностей. Хотя в ней может участвовать пара последовательностей практически с любой степенью генетического сходства, частота рекомбинационных событий в первую очередь определяется гомологией. В результате образуются рекомбинантные хромосомы.

### 3.2.6.2. Конъюгация

Конъюгацией называется механизм одностороннего переноса плазмиды или транспозона, который осуществляется путём прямого контакта между двумя прокариотными организмами. Её уникальной особенностью является *асимметричный перенос ДНК от клетки к клетке*, одна из которых играет роль *донора*, отвечающего за все транспортные функции (закодированные в плазмиде или транспозоне), а другая – *реципиента*. В отличие от трансформации и трансдукции, конъюгация всегда происходит с участием *живого донора*.

Конъюгацию рассматривают в качестве своеобразного полового процесса. Действительно, в ходе неё партнёры находят друг друга, вступают в физический контакт, встречно сигнализируют о готовности к передаче генетической информации и производят акт передачи. (Ранее отмечалось, что, несмотря на свою всеобщую употребимость, термин «половой» в биологии понимается довольно разнообразно.)

Конъюгативная плаزمида может содержать только гены, необходимые для её переноса, а может, как и конъюгативный транспозон, включать в свой состав отдельные хромосомные гены. Благодаря этому между бактериями разной степени родства, в том числе *филогенетически удалёнными*, распространяются гены, обеспечивающие эффективное приспособление к изменяющимся условиям среды. Такая конъюгация играет особую роль в распространении устойчивости патогенных бактерий к антибиотикам.

По сравнению с остальными механизмами горизонтального переноса конъюгация меньше зависит от степени родства между донором и реципиентом. В редких случаях она даже принимает интердоменный характер, и тогда бактерии конъюгируют с клетками дрожжевых грибов, высших растений и млекопитающих (в последнем случае примером служит клеточная культура китайского хомячка).

#### *Основные этапы и системы конъюгации*

1. На первом этапе конъюгации (не путать с последовательностью событий, которая начинается с первичного контакта между партнёрами; см. ниже) происходит репликация плазмиды или транспозона, а также процессинг их ДНК в нуклеопротеиновый интермедиат, или трансферный конъюгат.

2. Одноцепочечная, или трансферная Т-ДНК, секретируется в цитоплазму реципиентной бактерии.

3. Синтезируется комплементарная цепь, после чего двухцепочечная ДНК может реплицироваться (автономно или после интеграции в хромосому реципиента).

Для осуществления этих этапов используются две функциональные системы, гены которых относятся к области конъюгативной плазмиды или конъюгативного транспозона.

*Конъюгативные плазмиды* обладают способностью:

- к «вегетативной» репликации (в свободном или интегрированном состоянии);

- к переносу через тесно взаимодействующие клеточные оболочки половых партнеров (индивидуально или в комплексе с другой ДНК);

- к рекомбинации с хромосомами ДНК донора и реципиента (в разных их участках).

*Конъюгативные транспозоны.* Термин применяется по отношению к мобильному генетическому элементу, который вырезается из генома донора и с помощью «контактного» секреторного аппарата переносится в клетку реципиента, а затем включается в геном экс-конъюганта.

После проникновения в реципиентную клетку транспозонная ДНК рециркуляризуется и реплицируется. Благодаря собственной системе модификации она не подвергается хозяйской рестрикции. После чего интегрируется в хромосому реципиента с помощью *сайтспецифичной* рекомбинации.

Характерным внешним признаком партнёрской пары грамотрицательных бактерий служит образование конъюгационного мостика в результате слияния прилегающих друг к другу участков мембран донора и реципиента; их протяжённость составляет 150–200 нм при контакте полюсом к полюсу и до 1500 нм при латеральном контакте (рис. 22).

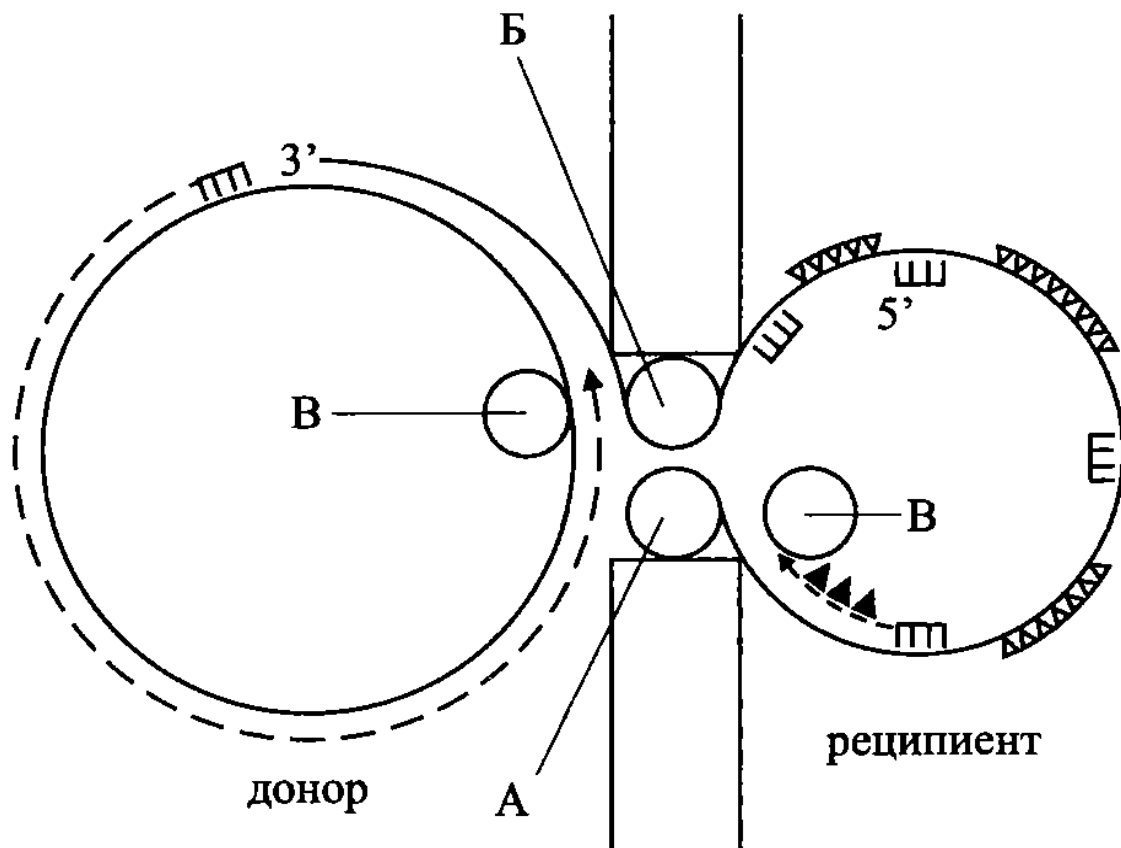


Рис. 22. Конъюгативный перенос ДНК (по: Пиневиц, 2009):

А – релаксаза; Б – праймаза; В – ДНК-полимераза Pol III. Белые треугольники – SSB-белки; черные треугольники – белок ArdA; сплошные линии – старые нити ДНК; пунктиры – новые нити ДНК; «гребёнки» – РНК-праймеры

Таким образом, *радикальное отличие конъюгации прокариотов от таковой эукариотов состоит в том, что у первых генетическая рекомбинация обеспечивает не только поддержание данного вида, но и возникновение новых за счёт горизонтального переноса генов между разными видами.* Этим ещё раз демонстрируются как недостаточная чёткость, так и сопряжённость понятий «онто-» и «филогенез».

Попробуем несколько систематизировать изложенное многообразие:

Таблица 3. Основные события жизненного цикла прокариот

Клеточный морфотип	Размножение	Покоящаяся форма	Дифференцирование
Грамположительный	деление	эндоспоры	-
Грамотрицательный	деление	персисторы	-
Трихомный	деление гормогонии беоциты	акинеты	+
Архетип	деление	-	-

### 3.3. EUCARIOTA

#### 3.3.1. PROTISTA

В последнее время произошли значительные изменения в систематике, особенно на уровне таксонов высшего ранга. Однако в настоящем пособии рассматриваются весьма универсальные процессы, для понимания которых нет необходимости в таксономической пунктуальности. Поэтому в ряде случаев будут упоминаться систематические группы без уточнения ранга таксона.

Своеобразие рассматриваемых организмов состоит в том, что все процессы жизнеобеспечения полноценного организма осуществляются у них в пределах одной клетки. Но среди них есть также полиэнергидные (многоядерные) и колониальные формы, возникающие в результате не доведённого до конца деления. Такое усложнение, конечно, сопряжено и с усложнением процесса развития.

#### 3.3.1.1. Морфогенез и полиморфизм

Многие протисты могут менять свой облик в ходе жизненного цикла в зависимости от внутренних и внешних факторов. Если в ходе такого преобразования части организма, т. е. органеллы, лизируются или формируются заново, процесс в целом называют морфогенезом. В морфогенезе у протистов можно различить некую временную и пространственную последовательность частных процессов, которые после их индукции протекают координированно и приводят к формированию многоклеточной структуры у колониальных форм. То есть к явлениям, аналогичным дифференцировке клеток многоклеточных в пределах ткани, что представляет общебиологический интерес и, возможно, способствует пониманию этих процессов у многоклеточных

У некоторых протистов в большей или меньшей степени выражен полиморфизм. Некоторые трансформации вызываются, по-видимому, главным образом изменениями среды (например, солёности, температуры, pH) и наблюдаются лишь изредка. Другие преобразования, очевидно, зависят в

основном от внутренних факторов и часто представляют собой обязательные и закономерные стадии в жизненном цикле клетки. Степень участия морфогенетических процессов в этих преобразованиях зависит как от характера трансформации, так и от уровня организации (степени сложности) организма.

Так, при недостатке пищи у различных инфузорий (например, *Vlepharisma*, *Stylonychia*) могут возникать карликовые формы. При этом их размеры уменьшаются иногда до 100 раз, но общая топология клетки не меняется (рис. 23).

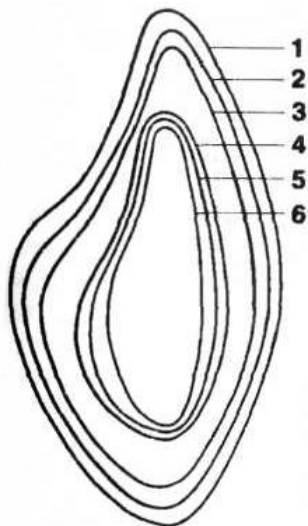


Рис. 23. Вариации размеров *Vlepharisma* в зависимости от вида пищевых организмов и степени сытости. Кормление: 1 – инфузориями *Colpidium*; 2 – особями своего вида рода (каннибализм); 3 – инфузориями *Thawkinaea*; 4 – жгутиконосцами *Khawkinaea*; 5 – бактериями; 6 – голодание (по: Хаусман, 1998)

И наоборот, если кормить некоторых инфузорий, которые обычно питаются бактериями – например *Euplotes*, – другими инфузориями, они превращаются в резко увеличенных гигантов: у обеих форм размеры отдельных органелл остаются постоянными, и лишь их число меняется пропорционально размерам клетки, – например, число ресничек. Если, предоставляя всё более крупную пищу, довести размер ротовых структур до такой степени, которая позволяет заглатывать особи своего же вида, возможен переход клеток к каннибализму.

Однако не все каннибалы должны обязательно быть одновременно и гигантами. Как правило, состояния гигантизма и каннибализма нестабильны. При получении нормальной пищи через некоторое время снова восстанавливается исходная величина особей, это происходит в результате повышения темпа деления.

Очень сильные изменения формы наблюдаются у амёбы *Naegleria* (рис. 24). Определённые модификации состава культуральной среды побуждают клетки округляться, образовывать два жгутика и наконец принимать удлинённо-овальную форму: амёба трансформируется в жгутиковую форму. Такие жгутиковые формы не могут ни питаться, ни размножаться. Это временные, не обязательные стадии жизненного цикла, которые в соответствующих условиях очень быстро превращаются обратно в амёб. Родственный организм – *Tetramitus* – тоже превращается при неблагоприятных условиях из амёбы в жгутиконосца. Однако в данном случае обе стадии стабильны и способны к фагоцитозу и размножению. Таким

образом, трансформация в жгутиковую стадию помогает *Naegleria* и *Tetramitus* покидать неблагоприятную для клеток среду и отыскивать новые субстраты.

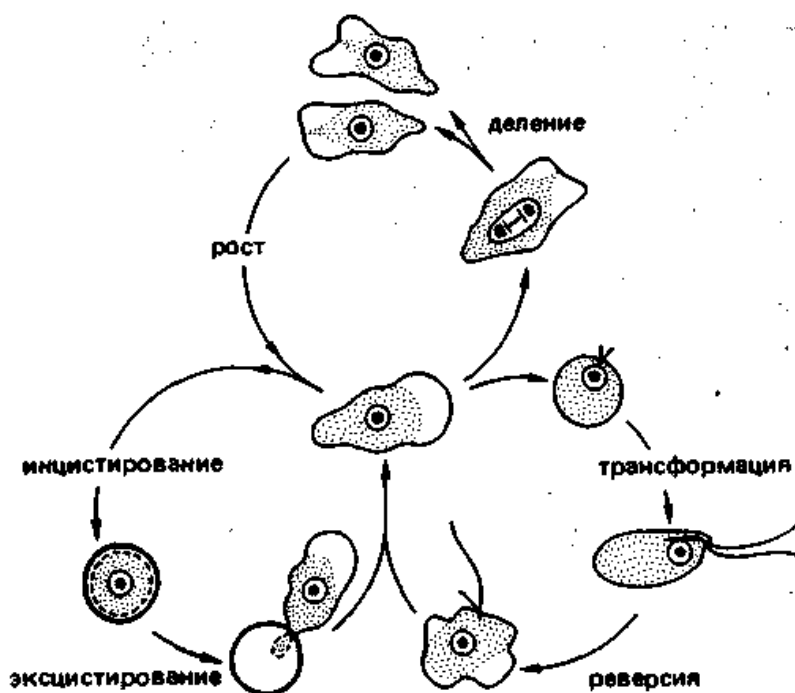


Рис. 24. Жизненный цикл *Naegleria gruberi* (по: Фултон, 1957)

### 3.3.1.2. Циклические трансформации

Если полиморфные формы появляются у данного вида регулярно и облигатно, говорят о *циклических трансформациях*. Подобные преобразования являются составной частью жизненного цикла многих сидячих протистов, которые формируют подвижные стадии так называемых «бродяжек».

Бродяжки сидячих инфузорий характеризуются специфическим образом жизни; они часто имеют органеллы движения, которые у взрослых (сидячих) организмов не обнаруживаются. Поэтому трансформацию можно здесь назвать метаморфозом. Так, например, когда *Suctorida* оседают и прикрепляются к субстрату, часто выделяя при этом стебелёк, они теряют ресничный венчик, а затем у них вырастают щупальца с высокоорганизованными агрегатами из микротрубочек внутри, служащие для приёма пищи (рис. 25).

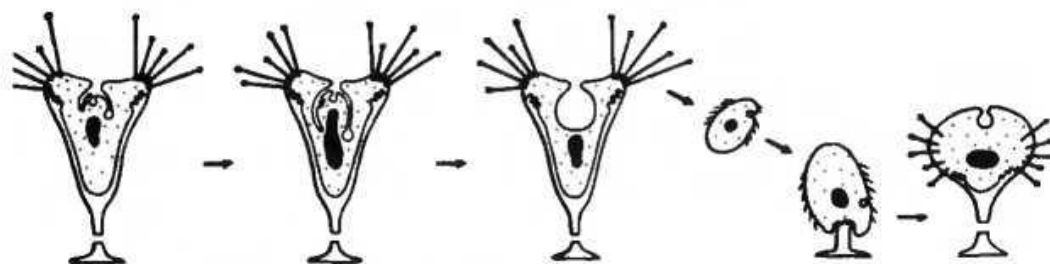


Рис. 25. Suctorida: метаморфоз у *Acineta* (по: Барделе, 1950)



Безротые бродяжки инфузорий сем. Folliculinidae (Heterotrichida) имеют короткую апикальную спираль из мембранелл. Они выделяют бутылкообразный домик, затем их мембранеллы рассасываются, и развивается новая, очень длинная полоса мембранелл. Метаморфоз заканчивается формированием двух перистомальных крыльев, окаймленных этой адоральной полосой мембранелл (рис. 26). Ротовой аппарат таких инфузорий перед делением рассасывается. Из двух зачатков образуются затем спереди короткая спираль бродяжки, а в задней половине клетки – адоральная полоса мембранелл сидячей инфузории.

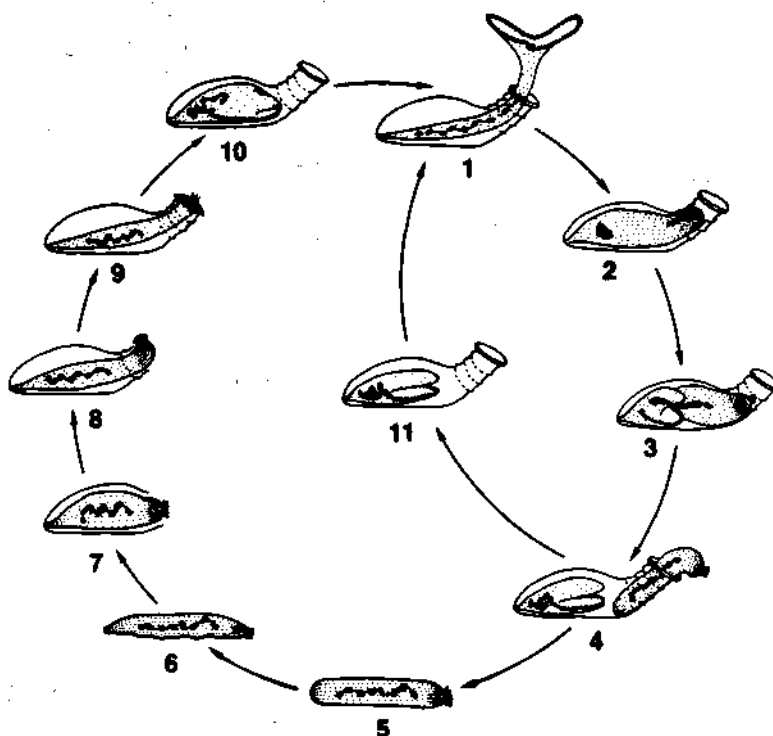


Рис. 26. Жизненный цикл *Eufolliculina uhligi* (по: Mulisch, Patterson, 1983):  
 1 – сидячая стадия; 2–4 – деление; 5 – фаза бродяжки; 6–9 – строительство домика;  
 10 – метаморфоз; 11 – реорганизация

Многие паразитические простейшие меняют свою форму, когда попадают в ходе своего жизненного цикла в ткань хозяина или меняя хозяина. Преобразование, возможно, индуцируется изменившейся средой обитания. Например, *Trypanosoma* может встречаться в четырёх отличных друг от друга формах: лейшманиальной, лептомонадной, критидиальной и трипаносомной (рис. 27). Лептомонадные и критидиальные формы встречаются преимущественно в беспозвоночных хозяевах, а трипаносомная – в позвоночных. Лейшманиальная форма живёт у позвоночных внутриклеточно, у беспозвоночных – внеклеточно. Если перенести *Trypanosoma megal*, имеющую вне своего хозяина критидиальную форму, в сыворотку крови позвоночного, её клетки трансформируются в трипаносомную форму.

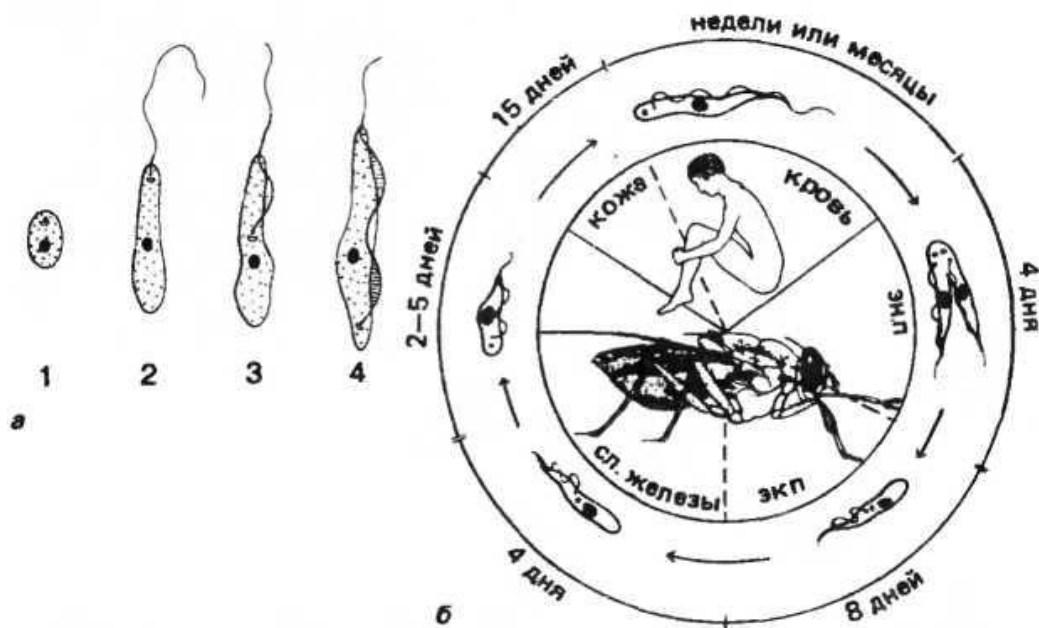


Рис: 27. Трипаносоматина. а – модификационные формы трипаносомовых (по: Donges, 1980): 1 – амастигота (криптомастигота, лейшманиальная форма); 2 – промастигота (леptomonадная форма); 3 – эпимастигота (критидиальная форма); 4 – трипомастигота (трипаносомная форма); б – цикл развития *Trypanosoma brucei gambiense*, возбудителя африканской сонной болезни ЭНП – эндоперитрофическое пространство; ЭКТ –эктоперитрофическое пространство; СЛ – слюнные

### 3.3.1.3. Цисты

Инцистирование широко распространено среди протистов. Оно бывает:

а) либо факультативным (например, при высыхании),

б) либо обязательной стадией жизненного цикла. Например, паразитическим организмам часто свойственны цисты деления. Цисты покоя обычно окружены прочной внеклеточной оболочкой, внутри которой клетки могут сохраняться в неактивном состоянии годами.

При инцистировании большинство инфузорий теряет свой ротовой аппарат и соматические реснички. Покидая цисту, такой организм должен редифференцироваться из упрощённой клетки.

### 3.3.1.4. Репродукция Protista

Как писал А. Вейсман (1834–1914), жизнь простейших не имеет ни начала, ни конца, они потенциально бессмертны: достигнув определённого состояния, они делятся и продолжают жить в форме двух дочерних особей; мёртвого тела при этом не остаётся.

Уже неоднократно отмечалось, что понятие «онтогенез одноклеточных» довольно дискуссионно; по сути дела, он сводится к клеточному циклу (см. 3.2.1). В промежутках между делениями такой организм растёт и претерпевает ряд морфологических и физиологических изменений, которые и составляют его онтогенез.

Начнём с рассмотрения воспроизводства одиночных простейших.

Основной формой их размножения является деление, которое представлено несколькими вариантами.

I. *Монотомия* – простое митотическое деление надвое (рис. 28). В этом случае сначала происходит *кариотомия*, после чего происходит *плазмотомия*. Органоиды, представленные во множественном числе, распределяются между дочерними особями приблизительно равномерно; единичные органоиды либо тоже делятся, либо целиком переходят к одной из дочерних особей, а у другой образуются заново.

Иногда монотомия протекает в форме *неравномерного деления* (почкования), причём дочерние особи могут различаться не только размерами, но и по строению (рис. 28).

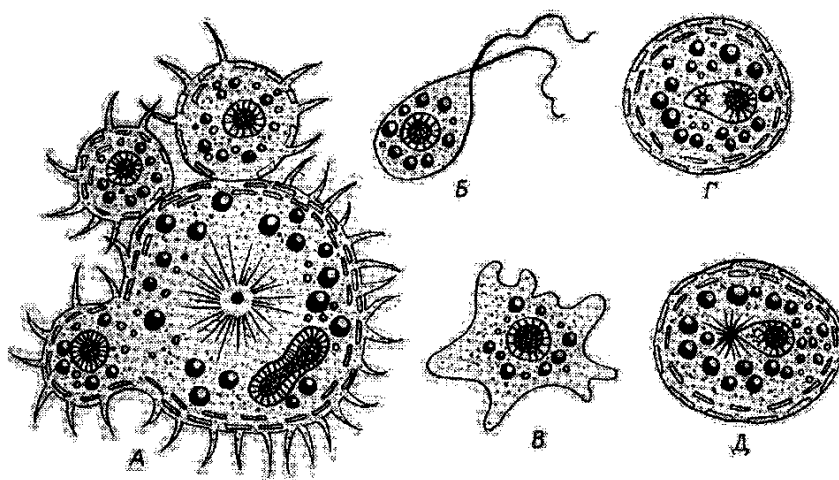


Рис. 28. Почкование солнечника *Acanthocylis* (по: Tregouboff, 1953):  
 А – почкующийся солнечник; Б – двухжгутиковая бродяжка; В – амёбодная стадия;  
 Г и Д – развитие дефинитивной структуры

II. *Палинтотомия* – повторное митотическое деление (рис. 29).

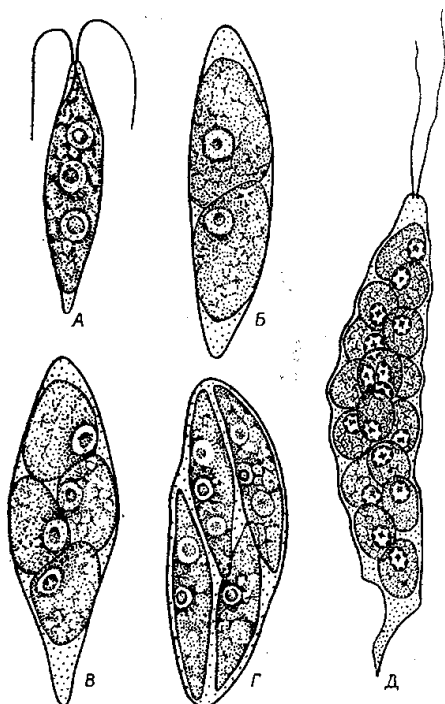


Рис. 29. Палинтотическое деление *Chlorogonium elongatum* (по: Grell, 1968): А–Г – агамная палинтотомия;  
 Д – образование гамет

Можно выделить ряд этапов:

1. В период подготовки к делению особь усиленно растёт, так что объём тела увеличивается в несколько раз.

2. После этого происходят быстро следующие одно за другим деления, между которыми нет периода питания и роста, и размеры клеток постепенно возвращаются к первоначальным.

3. Между делениями клетки могут находиться в частично дифференцированном состоянии (у жгутиконосцев, например, могут отсутствовать жгутики); только последнее поколение снова достигает дифференцированного состояния, начинает питаться и вести активный образ жизни.

4. Палинтомия часто протекает под покровом защитных оболочек (из клетчатки у растительных форм, специальной цисты у животных).

III. *Синтомия* или *шизогония* – множественное деление.

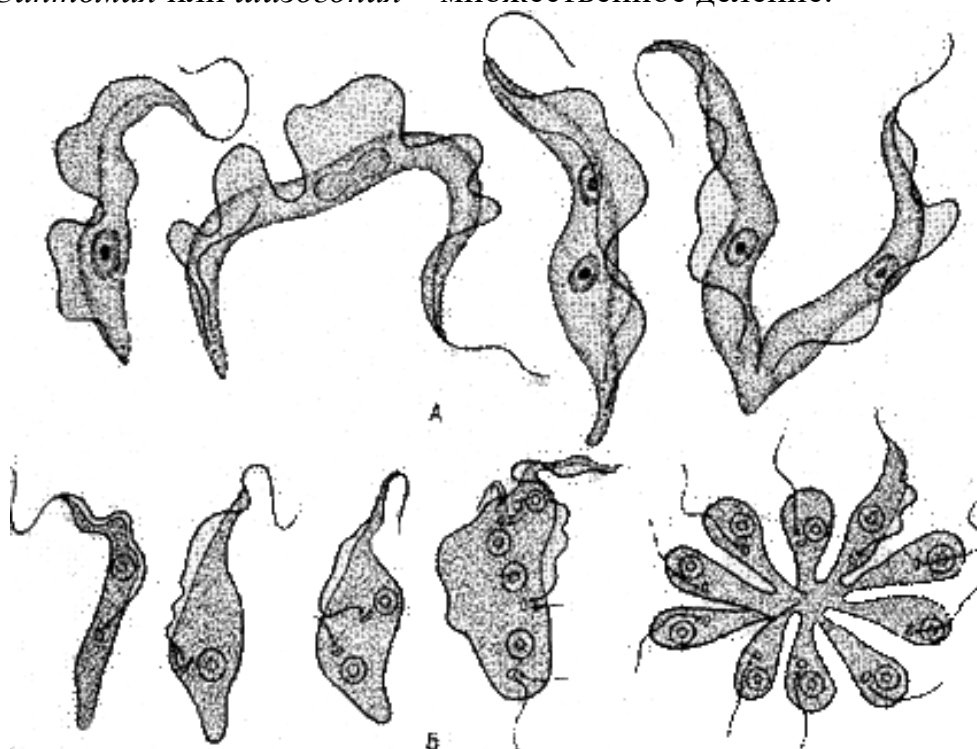


Рис. 30. Размножение трипаносом (по: Grell, 1968):

А – монотомическое деление *Trypanosoma brucei*; Б – синтомическое деление *T. lewisi*

В этом случае сначала многократно делится ядро, в результате чего образуется *многоядерный плазмодий*. Затем происходит единовременное разделение цитоплазмы на несколько клеток (наблюдается, например, у споровиков).

Как уже отмечалось, при делении протист в более или менее выраженной форме прослеживаются морфогенетические процессы. Например, у голых амёб происходит простое деление надвое. Однако раковинные формы уже обладают полярностью, которая определяется положением на раковинке отверстия, через которое выходят псевдоподии. Новая раковинка строится как зеркальное отражение старой.

Жгутиконосцы делятся вдоль своей продольной оси; базальные тельца и жгутики перед делением удваиваются. Более сложная картина – у многожгутиковых форм, у которых все жгутики, за исключением нескольких, втягиваются. Вновь образующиеся жгутики мигрируют вместе с относящимися к ним микротрубочками к противоположному полюсу клетки.

Очень сложные морфогенетические процессы сопровождают поперечное деление инфузорий. Это происходит при развитии нового ротового аппарата (стоматогенезе), удвоении цитопига (порошицы) и сократительной вакуоли, а также при росте кортекса вместе с инфрацилиатурой. Бродяжки *Suctoria* и *Chonotrichida* образуются в ходе почкования, т. е. неравного деления клетки. У сукторий различают формы с внешним (например, *Sphaerophrya*) и с внутренним почкованием (например, *Tokophrya*). У последних почка образуется в особом впячивании тела – в зародышевой полости. Почкованием размножаются также многочисленные паразитические инфузории, например, *Astomatida* с терминальным почкованием (рис. 31).

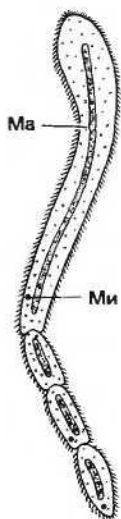


Рис. 31. Astomalida: *Radiophrya*, образующая цепочки особей:  
Ma – макронуклеус; Ми – микронуклеус (по: Ку-до, 1968)

В то время как множественное деление у свободноживущих простейших встречается относительно редко и, как правило, соответствует гаметогенезу (например, у *Noctiluca*), оно часто наблюдается у эндопаразитов – например, в форме шизогонии у *Apicomplexa*. Происходящее при этом быстрое умножение числа клеток паразитов приводит к наводнению ими тела хозяина.

#### 3.3.1.4.1. Половой процесс

Представлен в форме *копуляции* или *конъюгации*.

##### 3.3.1.4.1.1. Копуляция

В этом случае происходит *слияние* двух гаплоидных особей (аналогично гаметам многоклеточных), в результате чего образуется диплоидная особь, аналогичная зиготе многоклеточных.

Копуляция чрезвычайно широко распространена среди самых различных групп протистов – простейших, водорослей и грибов, что, по-видимому, и обуславливает известное разнообразие её форм. Однако общая черта полового

процесса типа копуляции состоит в том, что в этом случае осуществляется полное необратимое слияние двух клеток, называемых в данном случае гаметами, с образованием из них единой клетки (зиготы).

У амёб, жгутиконосцев и споровиков копулируют обычно две свободноплавающие гаметы, происходящие от различным образом детерминированных гамонтов (гаметогамия). Эти гаметы могут быть внешне идентичными (изогамия), однако могут и отличаться друг от друга морфологически (анизогамия). Если неподвижная клетка оплодотворяется подвижной клеткой, говорят об оогамии. Наконец, гамонтогамией называют спаривание гамонтов, наблюдающееся у многих фораминифер и некоторых Arcomplexa.

#### 3.3.1.4.1.2. Конъюгация

Более сложная форма полового процесса свойственна инфузориям. У них происходит *временное соединение* двух особей и частичный обмен между ними ядерным материалом.

(Напомним, что термин «конъюгация» в биологии применяется к совершенно разным явлениям – к бактериям, инфузориям, хромосомам при мейозе и др. Следует помнить, что природа этих явлений различна. Несомненно, для каждого из них необходимо самостоятельное название.)

В этом случае отсутствует образование свободных гамет (их функцию выполняют специализированные половые ядра – *пронуклеусы*). Происходит не полное, а лишь *частичное* и *временное* слияние компетентных в половом отношении особей-конъюгантов, между которыми образуется цитоплазматический мостик (мостики), через который и происходит обмен половыми ядрами и частично цитоплазмой, вскоре после чего экс-конъюганты расходятся. Размеры этого мостика у разных видов могут значительно варьировать: от узкой перемычки (обычно в области цитостома) до широкой зоны слияния на протяжении половины длины тела и даже более. Тем не менее в любом случае взаимодействовавшие друг с другом особи после окончания полового процесса расходятся и сохраняют свою индивидуальность.

Конъюгация инфузорий представляет собой особую форму *гамонтогамии*. Две клетки, называемые в этом случае гамонтами, соединяются, и в определённой зоне их цитоплазма сливается. Конъюгируют между собой только особи одного вида. Число типов спаривания различно у разных видов инфузорий; например, у *Paramecium bursaria* известно 40 таких типов, у *P. aurelia* – 28.

Система спаривания может быть *биполярной* или *мультиполярной*. У *P. aurelia* с биполярной системой организмы, принадлежащие к определённому типу спаривания, могут конъюгировать только с особями одного (комплементарного) типа спаривания из числа многих имеющихся. При мультиполярной системе (*P. bursaria*) клетка может конъюгировать с особями любого типа спаривания, кроме своего собственного.

Особи комплементарных типов спаривания узнают друг друга с помощью специальных веществ – гамонов. Наряду с растворимыми гамонами известны

также гамоны, прочно связанные с клеточной поверхностью – (например, у *Paramecium aurelia*, *Euplotes crassus*), – в этих случаях нужно, чтобы клетки вошли в непосредственный контакт с партнёром, в ходе которого они способны узнавать комплементарных партнёров.

Первый контакт при образовании пар обеспечивается ресничками. Затем устанавливается более прочная связь, хотя в это время клетки ещё могут снова разъединиться. Через некоторое время два конъюгирующих партнёра прилегают друг к другу боковыми поверхностями и между ними образуется цитоплазматический мостик.

В течение некоторого времени в партнёрах ещё видны ядра. Затем их контуры размываются – начинается процесс обмена генетическим материалом. В основе всего этого процесса лежит единая схема, которая, впрочем, у разных инфузорий может модифицироваться. Например, у *Paramecium caudatum* различают следующие фазы конъюгации (рис. 32).

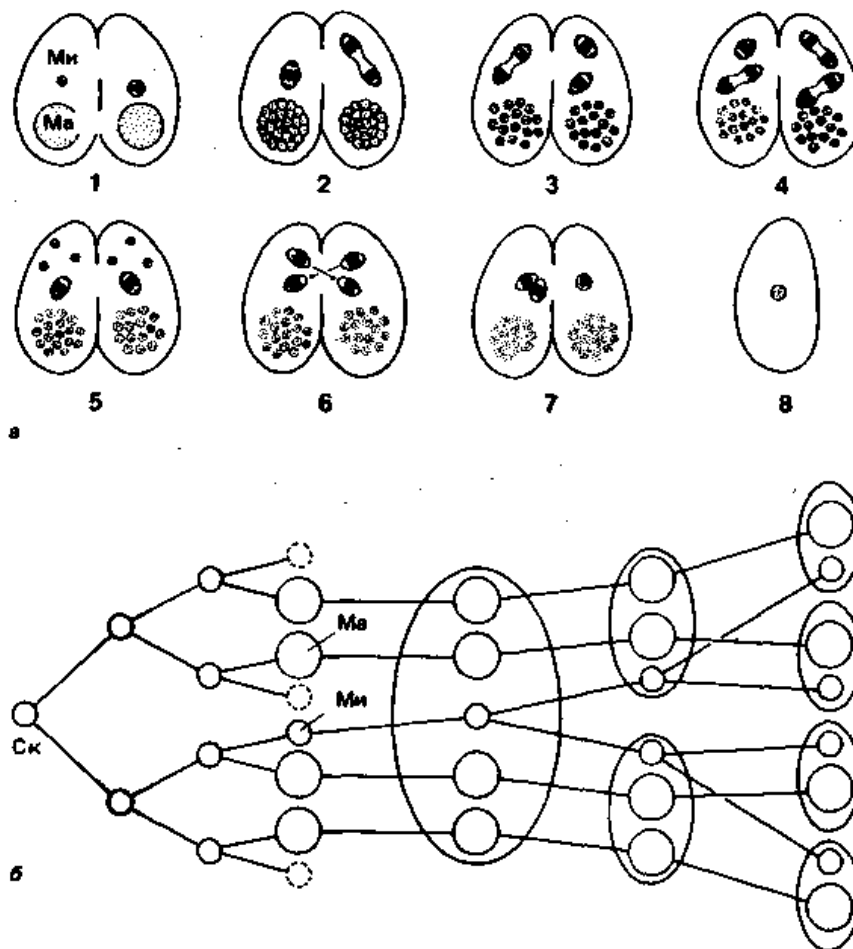


Рис. 32. Ход конъюгации и порядок метагамных делений ядер у *P. Caudatum* (по: Hausmann, 1985): а – в то время как микронуклеус (Ми) претерпевает ряд делений, ведущих к образованию гаплоидных ядер (1–5), макронуклеус (Ма) дегенерирует; из каждого конъюганта одно ядро переходит в партнёра (6) и сливается с оставшимся там ядром в синкарион (7); экс-конъюгант содержит только синкарион (8); б – для того, чтобы восстановить исходное состояние ядерного аппарата, происходит несколько метагамных делений синкариона (Ск) и клетки; Ма – зачаток макронуклеуса, Ми – будущий микронуклеус

Первыми увеличиваются в размере *микронуклеусы*. *Макронуклеусы* при этом постепенно разрушаются. В результате двух мейотических делений из микронуклеуса каждой особи образуются четыре гаплоидных ядра. Три из них тоже погибают, а четвёртое – уже гаплоидное ядро – делится ещё раз митотически.

Одно из двух образующихся при этом ядер (стационарное) остаётся в том же конъюганте; другое (мигрирующее) ядро переходит в партнёра, где они и сливаются в диплоидный синкарион. После чего партнёры разъединяются. Тем временем макронуклеус полностью распадается, в результате чего в каждом экс-конъюганте остаётся лишь один синкарион.

Далее, чтобы восстановить исходное состояние, существовавшее перед конъюгацией, должен образоваться новый *макронуклеус*. В простейшем случае синкарион делится и из его продуктов прямо возникают микронуклеус и макронуклеус.

Этот простейший способ, однако, наблюдается довольно редко. Чаще происходит целый ряд делений ядра и всей клетки. Например, у *P. caudatum* синкарион делится последовательно три раза, в результате чего образуются восемь ядер, три из которых погибают, а четыре развиваются в зачатки макронуклеусов; одно же становится микронуклеусом, которое, в свою очередь, делится, благодаря чему после клеточного деления каждая дочерняя особь получает *один микро-* и *два макронуклеуса*. Нормальный набор ядер восстанавливается лишь после второго клеточного деления.

До наступления новой конъюгации у большинства видов инфузорий должно пройти некоторое число клеточных делений, т. е. сменяется ряд поколений, размножающихся бесполом путём.

Часто партнёры по конъюгации морфологически одинаковы (хотя физиологически они детерминированы различным образом). В этом случае имеет место *изогамонтия*. У сидячих инфузорий (например, *Peritricha*, *Chonotrichida*) с прикреплёнными макроконъюгантами иногда сливаются подвижные микроконъюганты (*анизогамонтия*). Тогда обычно наблюдается тотальная конъюгация, в ходе которой ядра и всё содержимое клетки меньшего партнера переходит в макрогамонта; соответственно, только в последнем образуется синкарион.

Однако конъюгацией разнообразие способов объединения партнёров при половом процессе у инфузорий не ограничивается. Так, у многих представителей *Peritricha*, *Chonotricha*, *Suctorina* и некоторых *Spirotricha* наблюдается так называемая «тотальная конъюгация», когда происходит полное слияние взаимодействующих особей друг с другом, т. е. фактически осуществляется их копуляция.

Таким образом, у протистов при протекании полового процесса могут происходить как полное и постоянное, так частичное и временное слияние клеток. И копуляция, и конъюгация представляют собой один из этапов полового процесса, который является специальным приспособлением для объединения разнородного генетического (ядерного) материала двух партнеров в одной цитоплазме и обычно завершается кариогамией.



### 3.3.1.4.1.3. Агамные слияния

Значительно менее известно, что у протистов довольно нередко случаи частичных или полных естественных слияний вегетативных клеток. Такого рода агамные слияния неоднократно описывались прежде под названием плазмогамии (пластогамии), цитогамии или соматогамии.

Агамные слияния обнаружены у представителей различных макротаксонов протистов. Несмотря на то что во многих случаях процессы такого объединения вегетативных клеток обладают некоторыми специфическими особенностями, у них имеются и чётко выраженные общие черты. Это позволяет выделить 3 основных типа агамных слияний (табл. 4).

Таблица 4. Основные типы и формы агамных слияний клеток у протистов (по: Серавин, Гудков, 1999)

Псевдокопуляция		Плазмодизация		Псевдоконъюгация	
Временная	Постоянная	Временная	Постоянная	Временная	Постоянная
а	б	в	г	д	е
ж	з				

**Псевдокопуляция.** Полное слияние вегетативных клеток протистов, имитирующее копуляцию гамет. Возникший «объединённый» организм по характеру движения и по своему внешнему виду подобен исходным особям. Различают две формы псевдокопуляции:

- а) временная
- б) постоянная.

В самом простом случае происходит временное объединение только двух особей. Такое событие довольно часто наблюдается в культурах агамной многоядерной амёбы *E. fallax*. Две особи вступают в более или менее длительный контакт друг с другом, продолжая при этом совместное передвижение. Затем между ними возникает цитоплазматический мостик. Он быстро расширяется, граница между клетками исчезает, и они сливаются в единый организм. Вскоре в нём возобновляются токи цитоплазмы, и «объединённая» амёба начинает перемещаться по субстрату. Организм принимает типичную для этого вида моноподиальную форму тела и ничем,

кроме размеров, не отличается от исходных особей. Благодаря цитоплазматическим токам, возникающим при движении, а также специальному механизму перемешивания цитоплазмы происходит равномерное распределение ядер, а также пищеварительных вакуолей и других органелл исходных особей по всему объему тела «объединённой» амёбы.

После некоторого периода активного перемещения по субстрату начинается расхождение продукта слияния на две самостоятельные особи. Во временной псевдокопуляции могут принимать участие не две, а сразу несколько особей. Такие события иногда наблюдаются также у *E. fallax*, хотя и значительно реже, чем бинарные слияния. В этом случае последовательно друг за другом полностью сливаются 3 или даже 4 амёбы. Вскоре «объединённый» организм приступает к движению.

Ранее было показано, что при временной псевдокопуляции два или несколько протистов сливаются друг с другом. Затем происходит расхождение такого объединённого организма на исходное или большее (в случае митоза части ядер) число особей. Однако не следует забывать, что ядра временно слившихся клеток достаточно длительное время находились в цитоплазме одного «объединённого» организма.

Как видно, подобного рода процесс не обеспечивает увеличения числа особей. То есть, строго говоря, не является размножением и имеет чисто генетический смысл, что обсуждалось уже неоднократно.

Появление полового процесса повлекло за собой чередование в жизненном цикле гаплоидных и диплоидных фаз. Кроме того, иногда несколько поколений, предшествующих половому процессу или непосредственно следующих за ним, отличаются от остальных поколений морфологически и физиологически.

В результате возникает сложный жизненный цикл, в котором различается несколько периодов.

1. *Агамный*. Во время него происходит бесполое размножение (агамогония); соответственно, особи, находящиеся в этом периоде, называются агамонтами (или трофозооды, так как они также выполняют функцию питания).

2. *Прогамный* период (или гамогония). Во время него происходит подготовка к половому процессу. В ходе этого периода сменяется несколько поколений гамонтов, из которых последнее представлено гаметамы.

3. *Сингамный* период. Как следует из названия, происходит сингамия, т. е. слияние гамет с образованием зиготы.

4. *Метагамный период*. Включает первые деления зиготы (спорогония). Особи в течение этого периода называются споронтами, а последнее их поколение – спорозоидами. Спорозоиды, в свою очередь, переходят к агамогонии и, таким образом, жизненный цикл возобновляется. Примером такого сложного жизненного цикла является кокцидия *Eimeria schubergi*.

#### 3.3.1.4.2. Чередование поколений

Циклические преобразования связаны у многих паразитов не только со сменой хозяев, но также со сменой способов размножения, т. е. с чередованием поколений. Обычно различают а) *гомофазное* и б) *гетерофазное* чередование поколений.

При *гомофазном* чередовании смена способов размножения не сопровождается изменением набора хромосом. В зависимости от момента прохождения мейоза и соответственно длительности гаплоидной и диплоидной фаз можно различать гаплонтов (с зиготическим мейозом) и диплонтов (с гаметическим мейозом). Гаплонтами являются, например, многие жгутиконосцы и все Apicomplexa. Диплонтами являются среди прочих опалиниды, солнечники, инфузории (и Metazoa).

О гетерофазном чередовании поколений говорят в том случае, если мейоз происходит посередине жизненного цикла, как, например, у фораминифер. У последних из зиготы развивается *диплоидный* агамонт, образующийся путём деления *агаметы*. Перед возникновением агамет происходит мейоз. *Гаплоидные* агаметы вырастают в гамонтов, формирующих гаметы. У некоторых видов фораминифер гаметы и агаметы могут выглядеть совершенно по-разному.

Агамогония у Apicomplexa начинается с образования из зиготы инвазионной стадии – спорозоитов – внутри споры. Внутри клетки хозяина спорозоиты вырастают в трофозоитов, которые могут затем прямо превращаться в гамонтов. Однако у более высокоразвитых споровиков трофозоиты сначала становятся многоядерными шизонтами (меронтами). В результате шизогонии (мерогонии) последние дают начало мерозоитам, которые могут распространять инвазию. Мерозоиты могут снова размножаться путем шизогонии или же развиваться в гамонтов.

Гаметогонией начинается фаза полового размножения; гаметы, сливаясь, образуют зиготу. Тем самым жизненный цикл замыкается. Переход от одной стадии к другой связан с характерными морфологическими и ультраструктурными преобразованиями (рис. 33).

Сложные жизненные циклы встречаются и у других простейших. Они очень разнообразны и имеют ряд вариантов. Редукция числа хромосом может происходить в прогамный период – так называемая гаметическая редукция (например, у инфузорий), или в метагамный период – зиготическая редукция (Eimeria), или же в агамный период (фораминиферы).

Более сложен онтогенез у колониальных простейших. Колонии образуются вследствие того, что образующиеся при делении особи не расходятся, а сохраняют связь друг с другом.

По способу образования различают колонии 1) монотомические, 2) палинтомические, 3) синтомические;

по форме – линейные, древовидные, шарообразные и др.

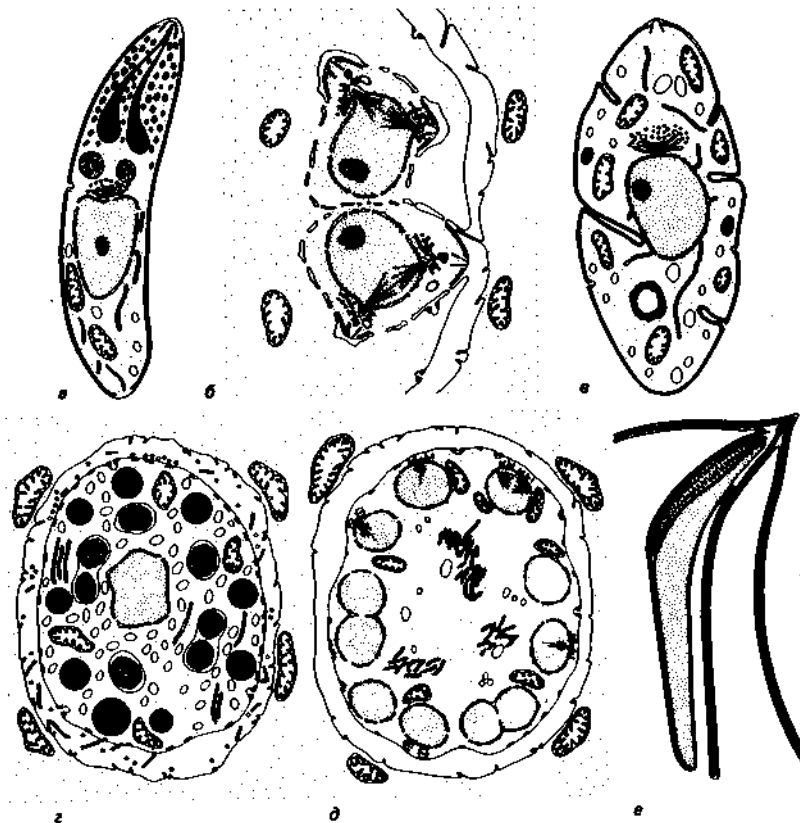


Рис. 33. Изменения формы и строения в ходе жизненного цикла у Аписомплекса (по разным авторам): а – спорозоит; б – шизонт (фрагмент); в – мерозоит; г – макрогамонт; д – микрогамонт; е – микрогамета

У колониальных протистов (например, у зелёной водоросли *Volvox globator*) могут одновременно существовать вегетативные и генеративные клетки, которые наряду с физиологическими различиями имеют и разную морфологию (рис. 34).

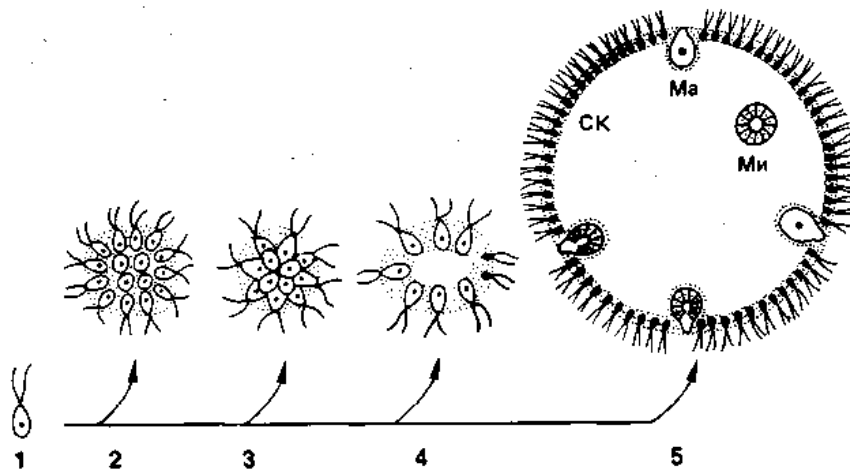


Рис. 34. Volvocida: эволюция колоний вольвоксовых (по: Picket-heaps, 1975): 1 – *Chlamydomonas*, 2 – *Gonium*, 3 – *Pandorina*, 4 – *Eudorina* (4), 5 – *Volvox* (5). У *Eudorina* есть несколько соматических клеток (выделены черным); у *Volvox* наряду с множеством соматических клеток (СК) есть микро- (Ми) и макрогаметы (Ма)

Колония кругоресничной инфузории *Zoothamnium alternans* основывается подвижным макрозоидом (цилиоспорой). После определенным образом

следующих друг за другом делений из него образуются микро- и макрозоиды, соединённые друг с другом тяжами цитоплазмы. Из микрозоидов могут возникать свободноплавающие микрогамонты, которые конъюгируют с определенными макрозоидами. В результате возникают цилиоспоры, которые могут основывать новые колонии в другом месте (рис. 35).

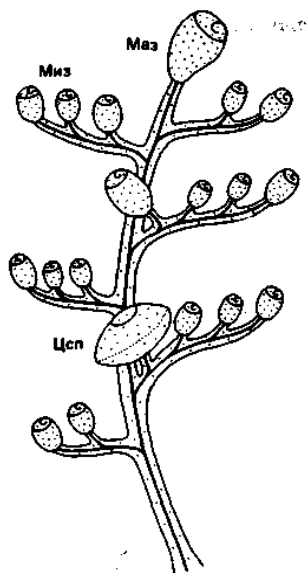


Рис. 35. Микрозоиды (Миз), макрозоиды (Маз) и цилиоспора (Цсп) на колонии *Zoothamnium* (по: Саммерс, 1987)

Колониальные формы протистов традиционно привлекают пристальное внимание, так как в них ищут объяснение возникновения Metazoa. Одна из наиболее известных «моделей» этого процесса – описанные ранее Volvocida. В последнее время всё более популярной является гипотеза, основанная на изучении других колониальных протистов – воротничковых жгутиконосцев *Choanoflagellata* (рис. 36).

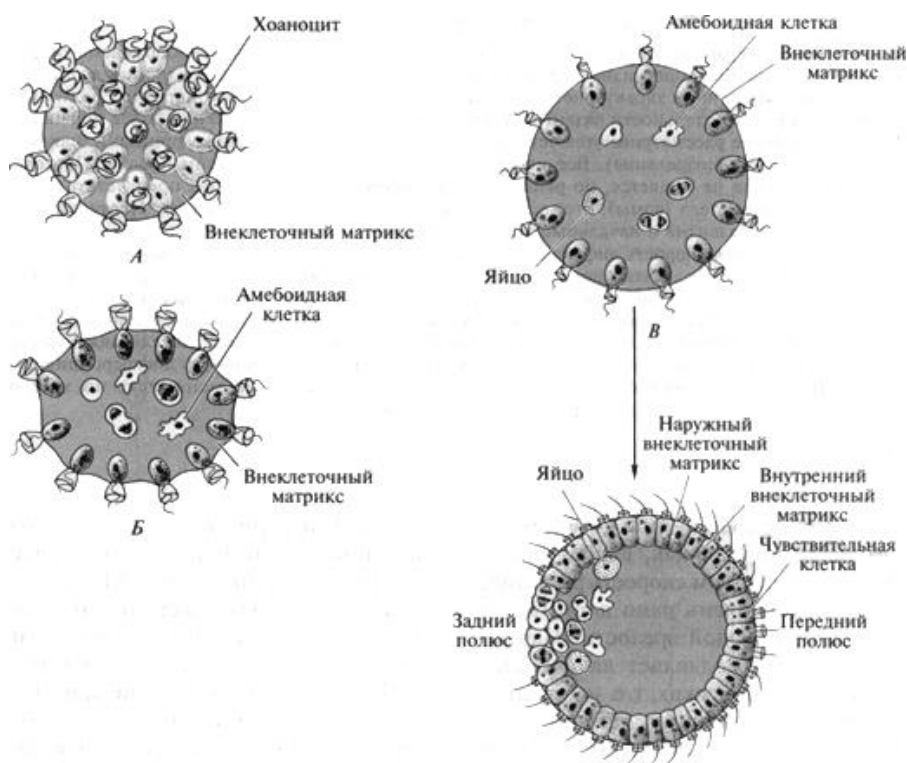


Рис. 36. Происхождение Metazoa, возникновение многоклеточных из колоний хоанофлагеллят (по: Рупперт и др., 2008): А, Б – общий вид и срез колонии воротничкового жгутиконосца *Proterospongia haeckeli*; В – гипотетический преметазойный организм, реконструированный по образцу колоний воротничковых жгутиконосцев (А, Б); Г – гипотетический протометазойный организм, у которого уже произошла специализация клеток вдоль переднезадней оси. Клетки, расположенные на поверхности, тесно сближены и контактируют друг с другом, обеспечивая таким образом возможность физиологической регуляции внутри тела

Подводя некий итог рассмотрению процессов воспроизводства у протистов, вновь попытаемся выделить основные варианты их жизненных циклов (рис. 37):

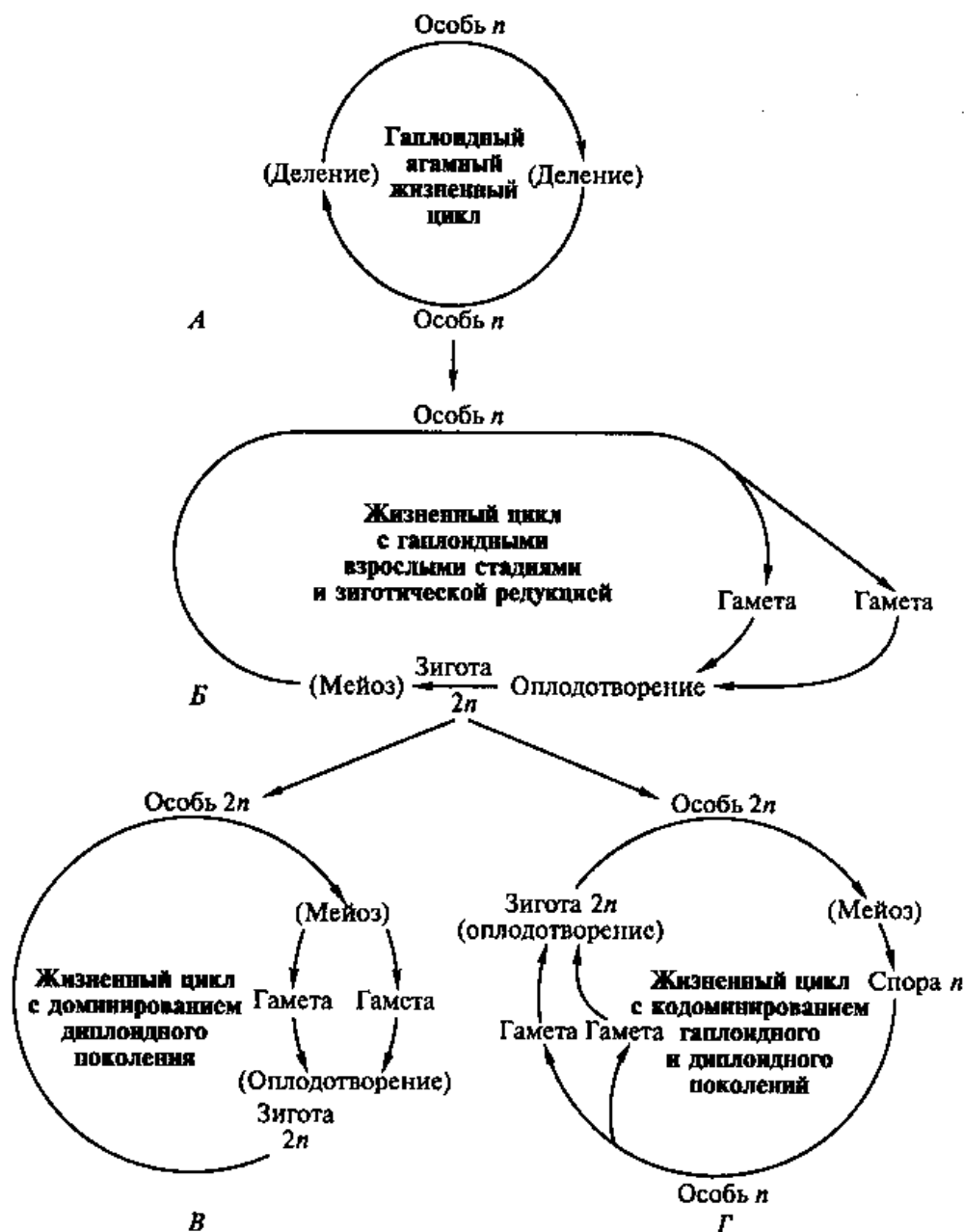


Рис. 37. Простейшие: жизненные циклы (по: Руперт, 2008):

*A* – гаплоидный агамный (на примере кинетопластид);

*B* – с доминированием гаплоидного поколения (*Volvocida*, многие динофлагелляты, споровики, *Axostylata*);

*B* – с преобладанием диплоидного поколения (некоторые аксостилияты, солнечники, ряд зелёных водорослей, диатомовых и многоклеточных животных);

*G* – с кодоминированием гаплоидного и диплоидного поколений (многие фораминиферы и водоросли, многоклеточные зелёные растения)

### 3.3.2. ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Грибы – чрезвычайно обширная группа эукариотических гетеротрофов. Согласно современной классификации они рассредоточены в ряде таксонов весьма высокого ранга. Населяя фактически все станции, эти организмы соответственно проявляют большое многообразие морфологических форм.

Их вегетативное тело может быть:

- в виде плазмодия,
- почкующихся клеток (дрожжеподобный рост),
- несептированного,
- а также септированного мицелия и его видоизменений.

При этом многие грибы могут менять свой морфологический статус, т.е. существовать в мицелиальной или дрожжевой форме.

#### 3.3.2.1. Воспроизводство

Грибы отличаются также рядом особенностей *наследования*. *Геном* в грибной клетке имеется в:

- ядрах (ядерный геном),
- митохондриях (митохондриальный геном),
- плаزمидах.

*Ядерный* геном у грибов по своему размеру и структуре занимает промежуточное положение между геномом бактерий и геномом высших эукариот.

*Митохондриальная* (мт) ДНК содержит гены, необходимые для синтеза собственных белков, а также компонентов дыхательной цепи. Мутации или делеции таких генов часто приводят к гибели или изменению фенотипа.

*Плазмиды* и *вирусы* находятся в ядре, митохондриях или в цитоплазме. Они содержат кольцевые или линейные молекулы ДНК или РНК, которые способны влиять на фенотипические признаки грибов, что происходит, например, при феномене старения у сумчатых грибов.

##### 3.3.2.1.1. Репродуктивные стадии

Разнообразны и отличаются:

- клеточной спецификацией (клетки соматические и различные специализированные репродуктивные);
- числом клеток (одно- и многоклеточные стадии);
- количеством ядер;
- содержанием хромосомных наборов.

##### 3.3.2.1.2. Митоз

Также имеет ряд специфических особенностей.

1. У большинства *ядерная оболочка сохраняется во всех фазах митоза* (так называемый закрытый митоз).

2. *Центриоли* имеются только у небольшой группы грибов и грибоподобных организмов, обладающих жгутиковыми стадиями; у

большинства грибов их заменяют более просто устроенные *белковые структуры*.

3. Мелкие хромосомы и быстрое чередование фаз затрудняют исследования митоза у многих грибов: долгое время даже считали, что ядра грибов разделяются амитотически.

4. Несинхронная телофаза нередко является причиной того, что в дочерние ядра иногда переходит неравное число хромосом (так называемая *гетероплоидия*); особенно часто гетероплоидия обусловлена различием в числе В-хромосом.

5. У большинства грибов митоз не сопряжен с *цитокинезом*, а у ценотических (с неклеточным мицелием) видов цитокинез вообще редок и связан лишь с образованием органов размножения или ремонтом поврежденных участков таллома. Поэтому число ядер на клетку, как правило, больше одного и неопределённо.

### 3.3.2.1.3. Размножение грибов

Может быть:

- вегетативным,
- бесполом и
- половым.

*Вегетативное размножение*, в свою очередь, происходит с помощью:

- неспециализированных частей мицелия,
- почкованием клеток
- или специальными структурами, образующимися в результате видоизменения мицелия (ризоморфы, хламидоспоры и т.п.).

*Бесполое размножение* грибов может осуществляться:

- а) подвижными (зооспоры) и
- б) неподвижными спорами (*спорангиоспорами, конидиями*).

*Зооспоры* образует небольшое число водных, а также наземных грибов, у которых отчётливо прослеживаются генетические связи с водными.

Большинство видов грибов размножается *неподвижными* спорами, что указывает на их очень давний выход на сушу. Споры могут формироваться эндогенно в спорангиях (спорангиоспоры) или экзогенно (конидии).

#### 3.3.2.1.3.1. Половое размножение

Связано с половым процессом, в результате которого образуется *зигота*. Вариантов полового процесса у грибов довольно много, поэтому остановимся на характеристике наиболее распространённых – *гаметогамии, гаметангиогамии, соматогамии, гетерокариозе, парасексуальном процессе*.

1. **Гаметогамия.** Некоторые грибы, подобно водорослям, имеют в цикле развития гаметангии с формирующимися гаметами. При этом имеют место *изогамия, гетерогамия* или *анизогамия*. Типичная *оогамия отсутствует*. Гаметогамия свойственна низкоорганизованным группам грибов, например,



представителям отдела Chytridiomycota; у высокоорганизованных грибов она заменяется гаметангиогамией.

2. **Гаметангиогамия.** В этом случае сливаются не гаметы, а *гаметангии* с недифференцированным на гаметы содержимым. В свою очередь, можно выделить два варианта этого процесса:

- а) собственно гаметангиогамия и
- б) зигогамия.

*Собственно гаметангиогамия* наблюдается у сумчатых грибов (рис. 38).

На гаплоидном мицелии образуются женские (*аскогон*) и мужские (*антеридий*) половые органы. Далее содержимое *антеридия* переливается в *аскогон*, обеспечивая *плазмогамия*, а их ядра соединяются попарно, образуя *дикарион*. Из *женского* гаметангия вырастают *аскогенные гифы* ( $n+n$ ), в которых гифа впоследствии загибается крючком. Затем ядра синхронно делятся, отделяются перегородками и далее на вершине сливаются, образуя *зиготу*.

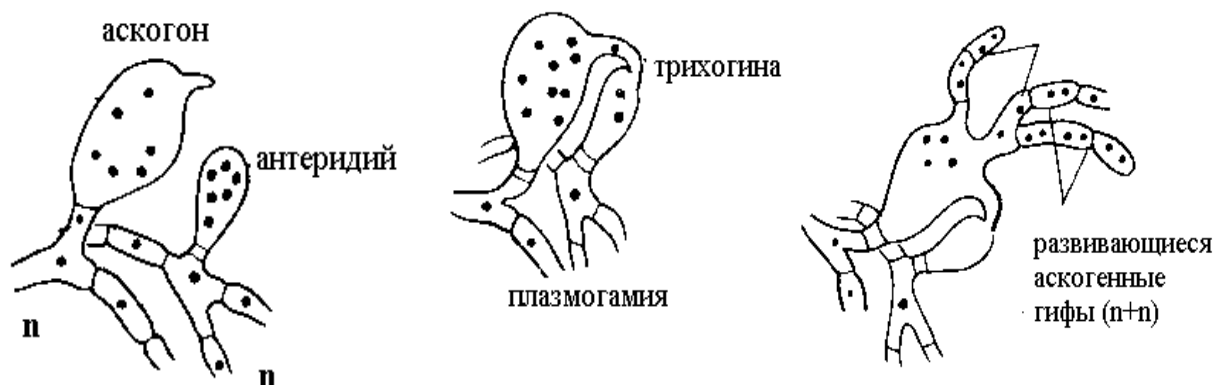


Рис. 38. Гаметангиогамия у сумчатых грибов (по: Переведенцева, 2012)

*Зигогамия* свойственна зигомицетам (рис. 39). В этом случае концы нечленистого мицелия с разным половым знаком соприкасаются; часть гиф с несколькими ядрами отчленяется перегородками. Далее эти участки отделяются и затем функционируют как *гаметангии*. То есть содержимое клеток, включая ядра, сливается, образуя *зигоспору* с толстой оболочкой. Диплоидных ядер в зигоспоре может быть одно или несколько, но перед прорастанием остаётся обычно одно.

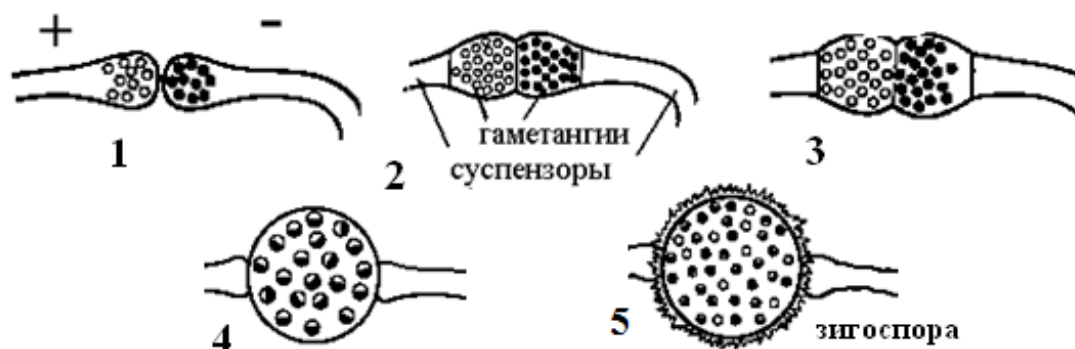


Рис. 39. Последовательные стадии зигогамии (схема) (по: Переведенцева, 2012)

3. **Соматогамия.** Наиболее распространённый способ (типичный пример – базидиальные грибы). Как следует из названия, осуществляется слиянием *соматических* клеток, т. е. в этом случае половой процесс осуществляется без специализированных структур (рис. 40).

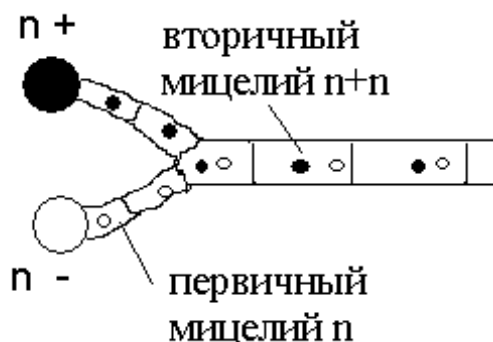


Рис. 40. Соматогамия у базидиальных грибов (по: Переведенцева, 2012)

Споры таких грибов прорастают *гаплоидным первичным мицелием*. Затем происходит слияние соматических клеток первичных мицелиев, имеющих разный половой знак. *Плазмогамия* происходит раньше *кариогамии*, с образованием *дикариотичного вторичного* мицелия. Далее осуществляется *кариогамия* гаплоидных ядер, в результате чего образуется диплоидная клетка.

4. **Гетерокариоз** характеризуется тем, что *гаплоидные*, расположенные рядом *клетки мицелиев* образуют *анастомозы*, благодаря чему их цитоплазма сливается (*плазмогамия*); однако *кариогамии не происходит* (рис. 41). Тем не менее благодаря такому процессу генетическая информация образующегося индивида пополняется. Таким образом, гетерокариоз заменяет гаплоидным грибам *гетерозиготность*, так как в гетерокариотических *гаплоидных* клетках, как и в гетерозиготных *диплоидных*, имеют место доминантно-рецессивные отношения (маскировка рецессивного фенотипа доминантным). Однако если у *гетерозиготных диплоидов* соотношение аллельных генов жёстко детерминировано и равно 1:1 (только у полиплоидов может быть иное соотношение аллелей), то при гетерокариозе *число ядер в клетке не постоянно и соотношение аллелей может меняться*. По сути дела, гетерокариоз – гибкий механизм физиологической адаптации, суть которого заключается в количественных изменениях качественно фиксированного множественного генома.

5. **Парасексуальный процесс.** В этом случае происходят и *плазмо-*, и *кариогамия* (рис. 41), в результате чего развивающийся мицелий становится *диплоидным*.

В дальнейшем возможны 2 варианта.

1. После редукционного деления формируется *спорношение с гаплоидными конидиями* (гаплоидный рекомбинант).

2. Конидии могут развиваться и *без мейоза*, т. е. в этом случае они *диплоидны*.

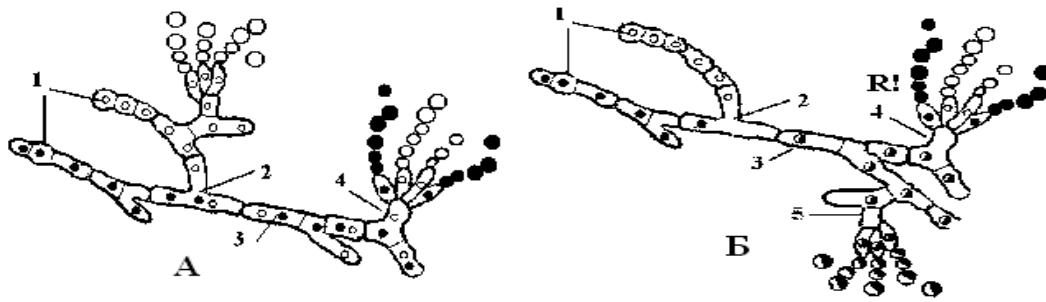


Рис. 41. А. Схема гетерокариоза у несовершенных грибов (*Penicillium*): 1 – гаплоидные родители; 2 – анастомоз, 3 – гетерокарион; 4 – расщепление гетерокариона с образованием гаплоидных конидий. Б. Схема парасексуального процесса у несовершенных грибов (*Penicillium*): 1 – гаплоидные родители; 2 – анастомоз; 3 – диплоидное ядро; 4 – мейоз и образование гаплоидного рекомбинанта, 5 – образование диплоидного рекомбинанта с диплоидными конидиями (по: Переведенцева, 2012)

### 3.3.2.1.3.2. Типы спороношения

Также разнообразны. В жизненном цикле половое и бесполое спороношение могут чередоваться, образуя несколько спороношений разного облика. *Половое* спороношение (*телеоморфа*) в цикле обычно бывает только одно, а *бесполох* спороношений (*анаморф*) – одно или несколько. Например, гриб анаморфного рода *Fusarium* образует два типа конидий – *макро-* и *микрoконидии*. Телеоморфа может отсутствовать, так что спороношения представлены одной или несколькими анаморфами. У ржавчинных грибов может быть несколько типов бесполого спороношения. У большинства анаморфных грибов имеется только стадия бесполого размножения – *анаморфа*.

### 3.3.2.2. Жизненные циклы грибов

Цикл развития, или жизненный цикл, многоклеточных организмов обычно рассматривают от зиготы до зиготы. При этом если цикл развития включает все стадии, то он называется *полным*; если в нём отсутствуют какие-либо стадии – *неполным*. Последний часто наблюдается у ржавчинных грибов, паразитирующих на растениях в умеренных широтах с коротким вегетационным периодом. Будучи гетеротрофами, занимая меганишу, сходную с животными, грибы, в отличие от них, демонстрируют практически полный набор вариантов комбинаций стадий жизненного цикла, напоминая тем самым водоросли.

По причине крайнего разнообразия репродуктивных событий у грибов ограничимся попыткой их краткой систематизации. В частности, *по плоидности* можно выделить следующие основные циклы:

- 1 – бесполой;
- 2 – гаплоидный;
- 3 – гаплоидный цикл с ограниченным дикарионом;
- 4 – гаплоидно-дикариотический;
- 5 – гаплоидно-диплоидный;
- 6 – диплоидный.

1. **Бесполой цикл.** Характерен для огромной группы несовершенных грибов, утративших половое размножение. Деление их ядер исключительно митотическое (поэтому их называют митотическими грибами), плоидность их ядер неизвестна.

2. **Гаплоидный цикл** (рис. 42). В цикле развития присутствуют два ядерных состояния ( $n$ ,  $2n$ ). Как следует из названия, ядра в вегетативном талломе гаплоидны. *Бесполое размножение* осуществляется неподвижными *эндогенными спорангиоспорами*, образующимися в спорангиях. Диплоидная зигота, обычно после периода покоя, делится мейотически (зиготический мейоз) (зигомицеты, многие хитридиомицеты). Примером может быть цикл развития *Mucor* (рис. 42). Половой процесс у него – *гаметангиогамия* (зигогамия).

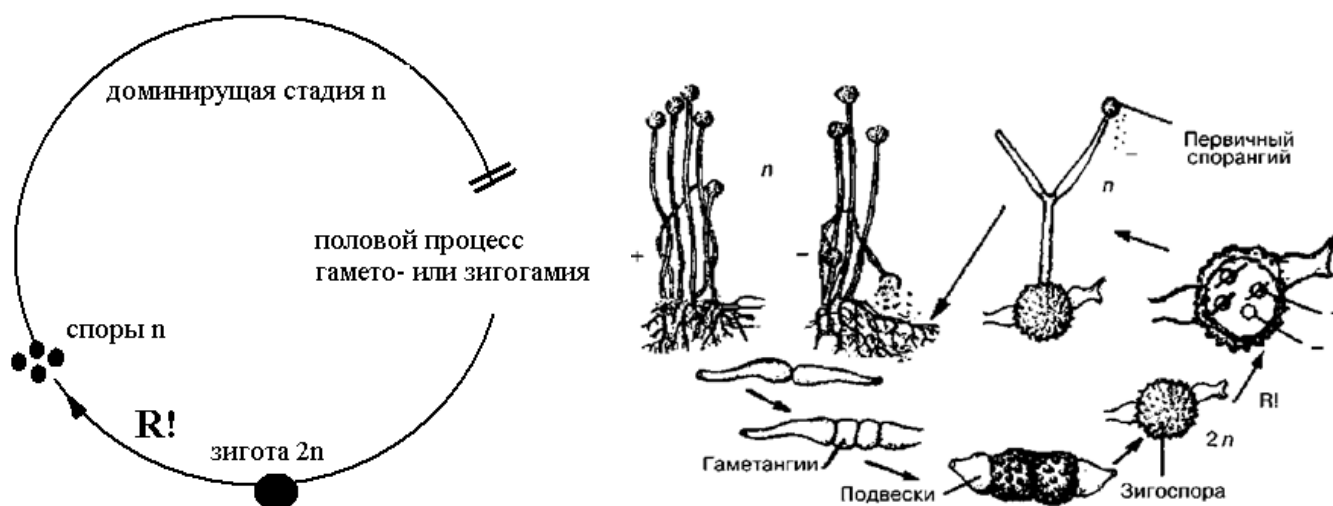


Рис. 42. Схема цикла развития *Mucor* (мукор) (по: Переведенцева, 2012)

После периода покоя в зиготе происходит редукционное деление, в результате которого образуются 4 гаплоидных ядра с разными половыми знаками. Перед прорастанием 3 ядра отмирают, а оставшееся начинает делиться митотически с образованием первичного спорангия, все споры в котором имеют одинаковый половой знак («+» или «-»).

3. **Гаплоидный цикл с ограниченным дикарионом** (рис. 43). В данном случае цикл развития имеет три ядерных состояния ( $n$ ,  $n+n$ ,  $2n$ , доминирует  $n$ ). Примером может служить цикл развития паразитического сумчатого гриба рода *Sphaerotheca*, вызывающего заболевание – мучнистая роса крыжовника.

После слияния гаметангиев происходит сдвоение и синхронное деление ядер, полученных от двух родителей (стадия дикариона).

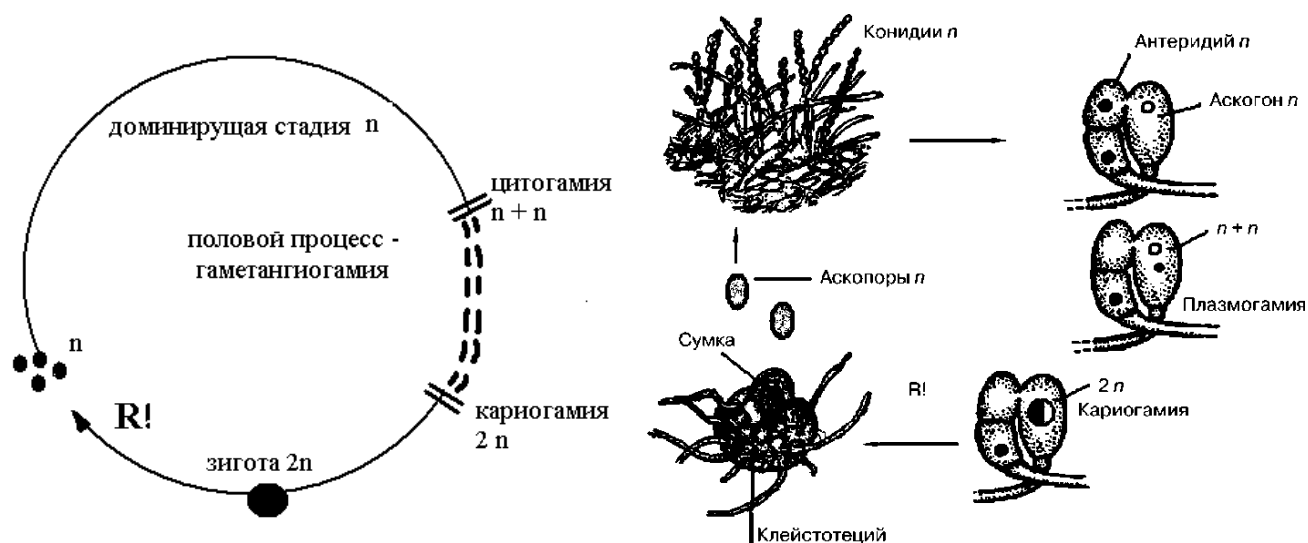


Рис. 43. Схема цикла развития сумчатого гриба рода *Sphaerotheca* (по: Переведенцева, 2012)

После этого ядра сливаются и делятся мейотически без периода покоя. Мейоспоры дают начало новым талломам. Таково большинство аскомицетов, у которых, таким образом, отсутствует пул скрытой изменчивости, так как все рецессивные мутации фенотипически проявляются сразу.

4. **Гаплоидно-дикариотический цикл** (рис. 44). В цикле развития представлено три ядерных состояния ( $n$ ,  $n+n$ ,  $2n$ , доминирует  $n+n$ ). Сходен с предыдущим, но стадия дикариона длительная, часто доминирующая в цикле. Характерен для большинства базидиальных грибов.

Половой процесс – *соматогамия*, осуществляемая следующим образом. С нижней стороны «шляпки» плодового тела располагаются пластинки или трубочки; в них образуются *одноклеточные базидии*, осуществляющие *кариогамия*. Затем происходит *редукционное деление*, в результате которого образуются гаплоидные базидиоспоры. Падая на субстрат, они прорастают гаплоидным первичным мицелием. Далее гифы с разным половым знаком осуществляют *плазмогамия*; при этом ядра соединяются попарно ( $n + n$ ). Так формируется вторичный мицелий, на котором впоследствии развиваются плодовые тела.

5. **Гаплоидно-диплоидный цикл**. Изоморфная смена генераций изложена в разделе, посвящённом водорослям. В отличие от последних у грибов она встречается редко и описана у некоторых водных хитридиомицетов.

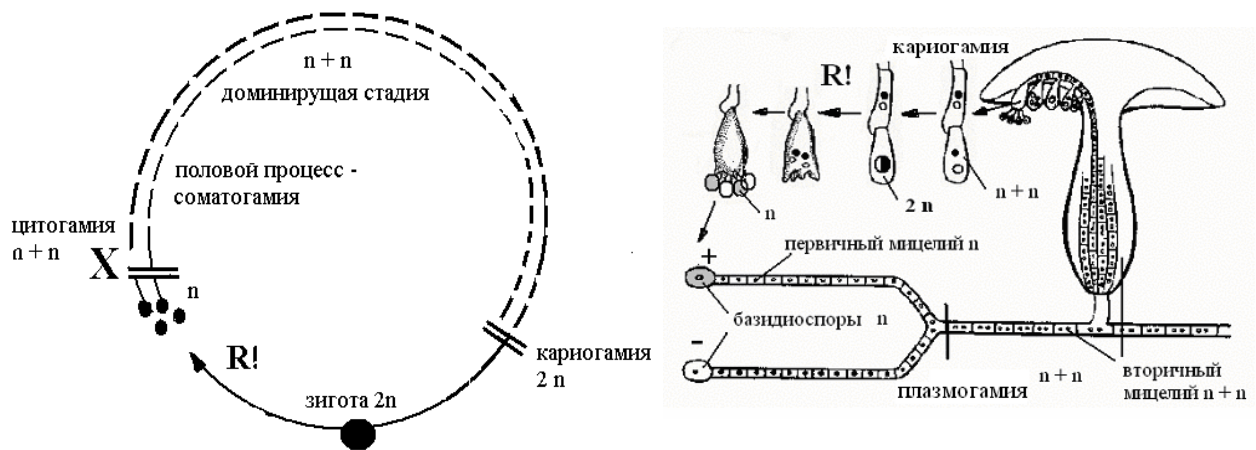


Рис. 44. Схема цикла развития шляпочного гриба (по: Переведенцева, 2012)

6. **Диплоидный цикл.** *Вегетативный таллом диплоидный, мейоз происходит при формировании гаметангиев или гамет (гаметический).* Характерен для оомицетов и некоторых сумчатых дрожжей. У этих грибов, как и у высших эукариот, возможно *скрытое сохранение рецессивных мутаций* в гетерозиготных ядрах и их появление в потомстве после половой или парасексуальной рекомбинации. В качестве примера сочетания весьма разнообразных стадий приведём жизненный цикл сапролегнии, являющейся паразитом рыб (рис. 45).

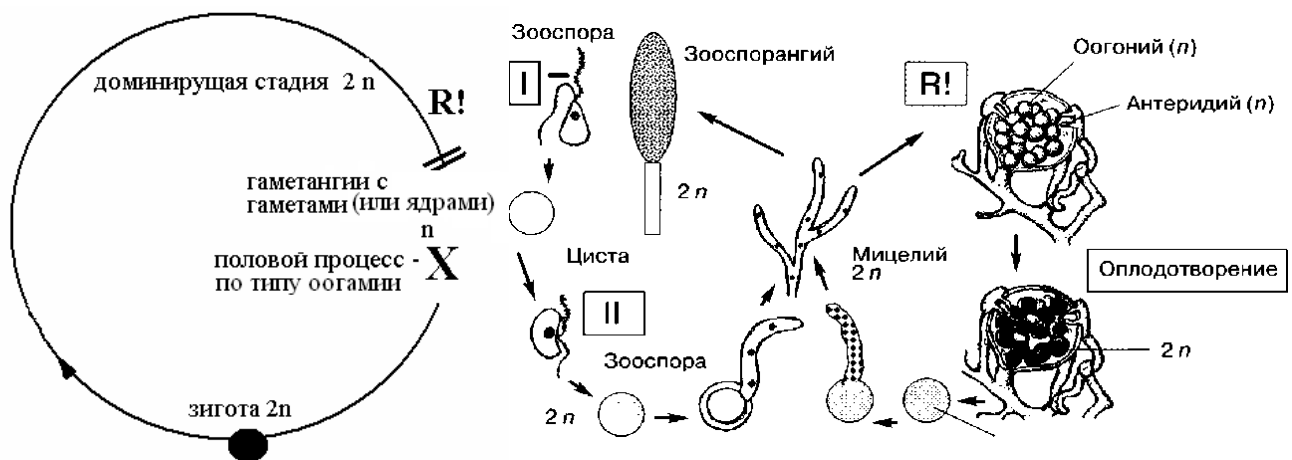


Рис. 45. Схема цикла развития *Saprolegnia* (по: Переведенцева, 2012)

При *бесполом размножении* на диплоидном мицелии образуются *зооспорангии с зооспорами*, имеющими два гетероморфных жгутика, расположенных на переднем конце (*I расселительная стадия*). Зооспоры, попадая в воду, теряют жгутики, покрываются оболочкой и впадают в состояние покоя. Протопласт впоследствии покидает оболочку споры. Вновь образующаяся зооспора приобретает почковидную форму с двумя боковыми гетероморфными жгутиками (*II расселительная стадия*). Затем спора на теле животного прорастает гифой, которая растворяет клеточные оболочки хозяина, внедряясь в них. Таким образом, в субстрате находятся тонкие ветвящиеся

(ризоидальные) гифы, а основная масса мицелия в виде толстых и мало ветвящихся гиф развивается на поверхности.

При *половом размножении* на диплоидном мицелии формируются органы оогонии и антеридии. Содержимое оогониев редуционно делится с образованием чаще всего нескольких гаплоидных *яйцеклеток*. Содержимое антеридиев делится редуционно, но гаметы не формируются, а образуются *гаплоидные ядра* (т. е. мейоз гаметический, смены поколений нет). Содержимое антеридиев переливается в оогоний, происходит оплодотворение. Зигота окружается двойной клеточной стенкой и превращается в *ооспору*, которая после периода покоя прорастает *спорангием* или *гифами*.

### 3.3.3. ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ)

Обычно в общебиологических обзорах лишайникам уделяется весьма скромное место. Но поскольку их структура весьма своеобразна, то весьма специфично и их воспроизводство. Поэтому в данном случае им будет уделено некоторое место.

Напомним, что лишайники (лихенизированные грибы) – группа симбиотрофных организмов, у которых регуляторные механизмы симбиоза до сих пор не выяснены. Тело лишайника (таллом) состоит из *микобионта* (грибы) и *фотобионта* – популяций водорослей (включая цианобактерии), расположенных экстрацеллюлярно между грибными гифами. В зависимости от таксономической принадлежности микобионта лишайники могут относиться к группам Ascomycota (примерно 98%) или Basidiomycota.

У них известны три типа размножения: *вегетативное*, *бесполое* и *половое*. При этом размножается:

- а) либо только *микобионт*,
- б) либо *лишайник* как таковой.

**Вегетативное размножение** основано на способности лишайника регенерировать из отдельных участков. Оно осуществляется путём *фрагментации* слоевища или с помощью *специальных образований*.

При фрагментации, которая происходит механически, обломки обычно остаются и развиваются в новое слоевище недалеко от материнского организма, что мало способствует расселению.

Поэтому для размножения у лишайников выработались специальные приспособления, в которых присутствуют и *гифы микобионта* и *клетки фотобионта*. Обычно они значительно легче фрагментов слоевищ и поэтому могут расселяться на большие расстояния. Такими приспособлениями являются *соредии* и *изидии*, благодаря которым микобионту не нужно затрачивать усилия на поиск подходящего фотобионта.

*Соредии* состоят из одной или нескольких клеток фотобионта, окружённых сплетением тонких, состоящих из коротких клеток гиф микобионта. Скопления соредий называются соралиями (рис. 46). Их форма и расположение на слоевище видоспецифичны. Образуются в зоне фотобионта.

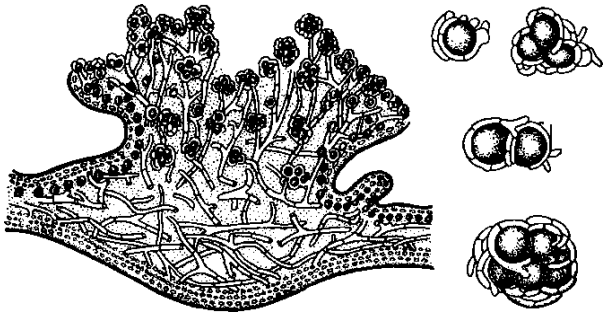


Рис. 46. Строение соралей. А – сораль; Б – отдельные соредии (по: Дьяков, 2007)

*Изидии* представляют собой маленькие выросты на верхней поверхности слоевища (рис. 47). Они повторяют строение таллома лишайника; их строение, форма и местоположение также видоспецифичны.

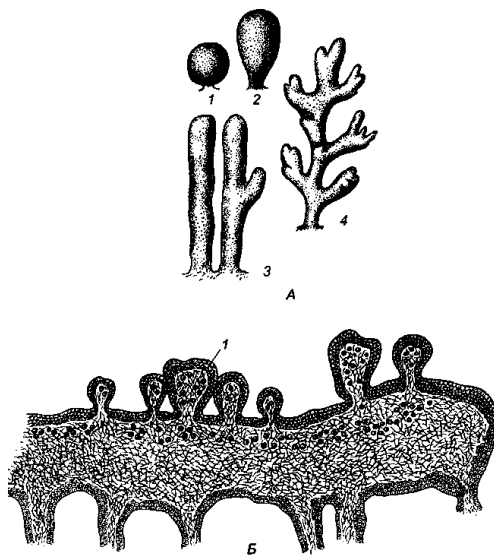


Рис. 47. Изидии (по: Дьяков, 2007):  
А – форма изидий: 1 – шаровидная, 2 – булавовидная, 3 – цилиндрическая, 4 – коралловидная; Б – поперечный разрез через слоевище с изидиями: 1 – изидия

Когда изидии отламываются и попадают на подходящий субстрат, из них развивается новое слоевище. Виды, имеющие соредии или изидии, реже образуют *апотеции* или *перитеции* (рис. 48).

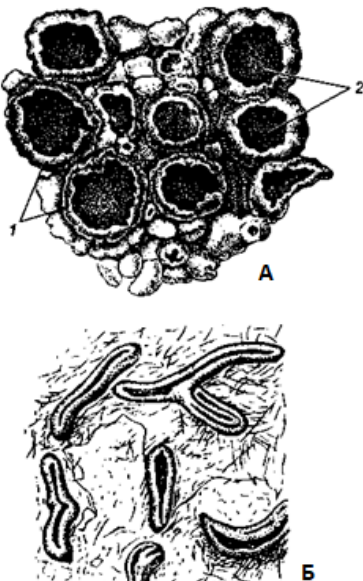


Рис. 48. Внешний вид апотециев и гистеротециев:  
А – апотеции: 1 – край апотеция, 2 – диск апотеция;  
Б – гистеротеции (по: Дьяков, 2007)



**Бесполое размножение.** Значительная часть лишенизированных грибов (примерно 60%) формируют *конидиальные анаморфы*. Конидии, разнообразные по величине и форме, образуются в органах *пикнидиях*.

Роль конидий у лишайников до сих пор дискутируется. Имеются представления о том, что некоторые конидии могут функционировать как спермации. Некоторые же исследователи считают их структурами бесполого размножения. Однако ни одна из этих точек зрения не имеет убедительных подтверждений.

**Половое размножение** у лишайников свойственно только *микобионту*. В результате полового процесса на слоевищах лишайников образуются плодовые тела, дающие споры много лет.

*Плодовые тела* лишенизированных аскомицетов принципиально не отличаются от нелихенизированных грибов. Большинство лишенизированных грибов относится к аскогимениальным грибам, и их плодовые тела развиваются так же, как и у нелихенизированных грибов.

Большинство лишайников образуют плодовые тела (*аскомы*) открытого типа – *апотеции*. Реже встречаются *перитеции* – плодовые тела полужакрытого типа, более или менее погружённые в слоевище лишайника (закрытые плодовые тела *клеистотеции* у лишайников не обнаружены).

Форма, строение и размеры *спор* лишайников весьма разнообразны. Освободившиеся из сумок споры прорастают, образуя на поверхности субстрата сеть из гиф. Если они не встретят соответствующую данному микобионту водоросль, то вскоре погибают. Однако некоторое время гифы могут существовать за счёт любых встреченных ими водорослей, но образовать с ними новое слоевище лишайника не могут.

При встрече с подходящим фотобионтом гифы оплетают его и заставляют усиленно делиться. Только после увеличения биомассы фотобионта до необходимого количества начинается длительный процесс дифференциации слоевища.

*Плодовые тела* лишенизированных базидиомицетов также мало отличаются от нелихенизированных грибов. Некоторые виды имеют плодовые тела (*базидиомы*) с развитой шляпкой и ножкой. Заметим, что у большинства базидиальных лишайников нет соредий и изидий.

Вновь позволим себе напомнить о двух уже не соответствующих современности, но сохраняющихся традициях:

1) под названием учебной дисциплин «Биология размножения и развития» подразумевать прежде всего эмбриологию животных;

2) по-прежнему часто следовать Ламарковой традиции противопоставления растений и животных как основы систематики (при том что понятие «растение» последнее время, похоже, также потеряло свою прежнюю универсальность).

Поэтому, невольно следуя этим традициям, сравнивая животных и растения, необходимо отметить, что последние обладают несравненно большим, чем животные, разнообразием циклов развития (жизненных циклов).

### 3.3.4. ВОДРОСЛИ

Водоросли (в широком смысле) имеют разнообразные типы талломов – от монадных, а также ризоподиальных (амёбоидных) до тканевых. Это настолько гетерогенная группа, что в настоящее время они входят в состав нескольких царств. Например, зелёные водоросли (отдел Chlorophyta) причисляют к царству зеленые растения Viridiplantae, багрянки, красные водоросли (отдел Rhodophyta) входят состав царства родобионты Rhodobiontes, золотистые, желто-зеленые, диатомовые, бурые и некоторые другие (отдел охрофита Ochrophyta) относятся вместе с грибоподобными организмами (отдел Oomycota) к царству страминопилы Straminopiles (Chromista) и т.п.

В целом, водоросли – группа фотосинтезирующих бессосудистых организмов с репродуктивными структурами, лишёнными специальных покровов. Для них характерно:

- отсутствие развитых тканей (в сравнении с тканями высших растений);
- отсутствие выраженных вегетативных органов;
- половые органы – одноклеточные (исключение – харовые водоросли);
- спорофит не прикрепляется внутри женского полового органа.

#### 3.3.4.1. Размножение водорослей

Размножение водорослей может быть *вегетативным*, *бесполом* (споровое), *половым*.

##### 3.3.4.1.1. Вегетативное размножение:

Оно осуществляется: у одноклеточных форм – делением (диатомовые, некоторые зелёные водоросли)

– у многоклеточных – фрагментацией таллома. При этом части таллома отделяются без каких-либо заметных изменений в протопластах.

У водорослей есть и *специализированные формы* вегетативного размножения. Например, *акинеты* – толстостенные клетки с запасом питательных веществ. Они часто образуются у нитчатых зелёных и сине-зелёных водорослей и предназначены для перенесения неблагоприятных условий; у харовых (зелёные водоросли) для вегетативного размножения имеются клубеньки на ризоидах.

##### 3.3.4.1.2. Бесполое (споровое) размножение

Споры бесполого размножения образуются в результате *митоза* и называются *митоспорами* или формируются в результате мейоза и соответственно называются мейоспорами. Они отличаются по подвижности:

- существуют подвижные *зооспоры* (планоспоры) – голые монадные клетки со жгутиками;
- и неподвижные *апланоспоры* (моноспоры и тетраспоры у красных водорослей) (рис. 49).

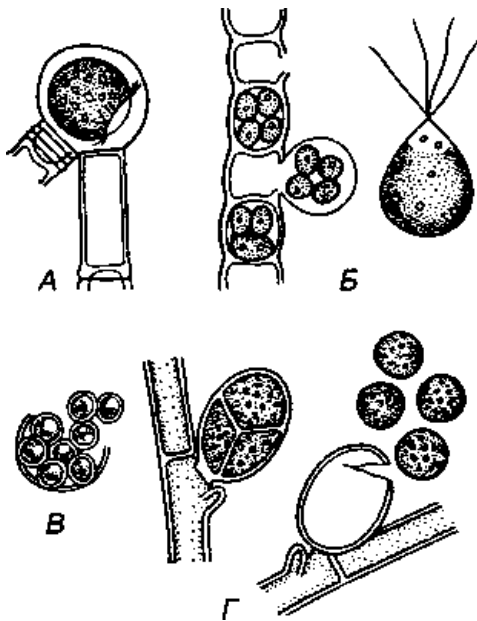


Рис. 49. Бесполое размножение водорослей. Образование зооспор: А – *Oedogonium* (Chlorophyta); Б – *Ulothrix* (Chlorophyta), образование апланоспор; В – автоспоры у *Chlorella* (Chlorophyta); Г – тетраспоры у *Callithamnion* (Rhodophyta) (по: Дьяков, 2007)

Зооспоры, в числе от одной (эдогониум) до нескольких (2, 4, 8 и т.д.), образуются в органах бесполого размножения – *зооспорангиях*. Они чаще всего одноклеточные, но хорошо отличаются от вегетативного таллома.

*Апланоспоры* развиваются в спорангиях либо в тетраспорангиях, содержащих 4 споры (некоторые бурые, красные водоросли), либо в моноспорангиях, имеющих одну спору (красные водоросли).

Следует различать *автоспоры*, характерные для коккоидных зелёных водорослей. Эти споры, ещё будучи в оболочке материнской клетки, имеют все черты внешнего строения взрослого организма (хлорелла).

У колониальных монадных и коккоидных зелёных водорослей при бесполом размножении образуются дочерние колонии.

Но в ряде групп водорослей *бесполое размножение отсутствует*. Например, у диатомовых, бурых водорослей (порядок *Fucales*), многих зеленых водорослей сифонального строения, а также у представителей классов *Zygnematorphyceae*, *Charophyceae* (Chlorophyta).

### 3.3.4.1.3. Половое размножение

Широко распространено во многих отделах водорослей (исключение пока составляют прокариотные сине-зелёные водоросли). При половом размножении происходит слияние двух клеток с образованием *зиготы*: сначала сливается цитоплазма (*плазмोगамия*), а затем происходит слияние ядер (*кариогамия*). Гаметы образуются в органах полового размножения – *гаметангиях*.

Можно выделить следующие основные варианты полового размножения (рис.50):

1) *изогамия* – слияние *подвижных* гамет, *морфологически не различающихся* (следует различать *хологамия* – слияние целых вегетативных особей у одноклеточных);

2) *гетерогамия* (анیزогамия) – слияние *подвижных* гамет, *различающихся размерами*;

3) *оогамия* – слияние *неподвижной яйцеклетки* и *подвижных сперматозоидов*; яйцеклетки образуются в *оогониях*, сперматозоиды – в *антеридиях*. Исключением является оогамия (*своеобразная оогамия*) у красных водорослей, у которых мужские клетки неподвижны (*спермации*);

4) *конъюгация* – слияние *соматических* клеток, физиологически выполняющих функции гамет (например, конъюгаты) (рис. 50)

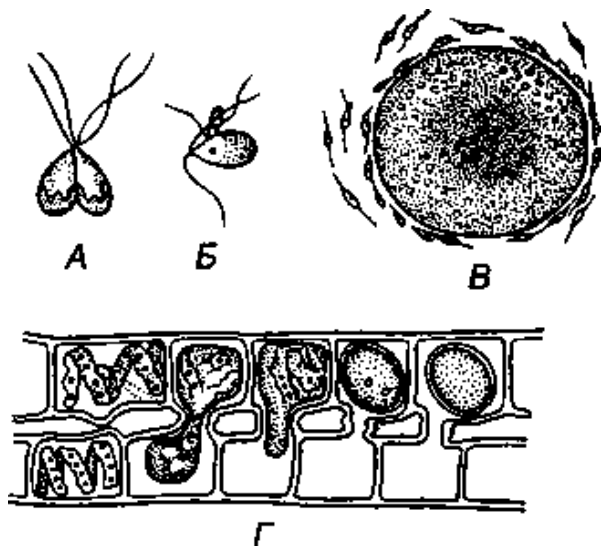


Рис. 50. Разные формы полового процесса у водорослей (по: Дьяков, 2007):  
 А – изогамия у *Ulothrix* (Chlorophyta);  
 Б – гетерогамия у *Codium* (Chlorophyta);  
 В – оогамия у *Fucus* (Ochrophyta);  
 Г – конъюгация у *Spirogyra* (Chlorophyta)

Гаметы, образующиеся на одном растении, могут сливаться. В этом случае растение является *обоеполым*. Такое явление называется *гомоталлизмом*, а растения – *гомоталлическими*.

У *гетероталлических* растений гаметы могут сливаться только в том случае, если они образовались на *разных* растениях. У изогамных форм гаметы, хотя внешне одинаковы, различаются физиологически и обозначаются знаками «+» и «-».

### 3.3.4.2. Жизненные циклы водорослей

При классификации жизненных циклов водорослей следует обращать внимание на соотношение гаплоидной и диплоидной фаз, на место мейоза.

Растение, производящее споры – *спорофит* (бесполое поколение), чаще всего (но не всегда) бывает диплоидным (2n).

Растение, производящее гаметы – *гаметофит* (половое поколение), чаще всего (но не всегда) бывает гаплоидным (n).

Растение, производящее и споры, и гаметы – *спорогаметофит* (или *гаметоспорофит*).

Напомним, что «*цикл развития (жизненный цикл)*» – понятие само по себе условное, указывающее лишь на повторяющееся чередование двух ядерных фаз. Тогда как в действительности, конечно, чередование идёт не по кругу (циклу), а как бы по восходящей во времени цилиндрической винтовой линии («винтовой спирали»), витки которой при взгляде на охватываемый этой «спиралью» воображаемый цилиндр с его торца проецируются один на другой, образуя круг, т.е. цикл (рис. 51). В определённых точках такой спирали,

соответствующих осуществлению оплодотворения (слиянию гамет в зиготы) и мейоза (образованию мейоспор), т. е. обоих способов генеративного размножения, а также осуществлению вегетативного размножения, спираль может как бы «ветвиться». При этом число «ветвей» в каждой из таких точек определяется числом возникших зачатков новых спорофитов, т. е. потенцией полового и бесполого размножения.

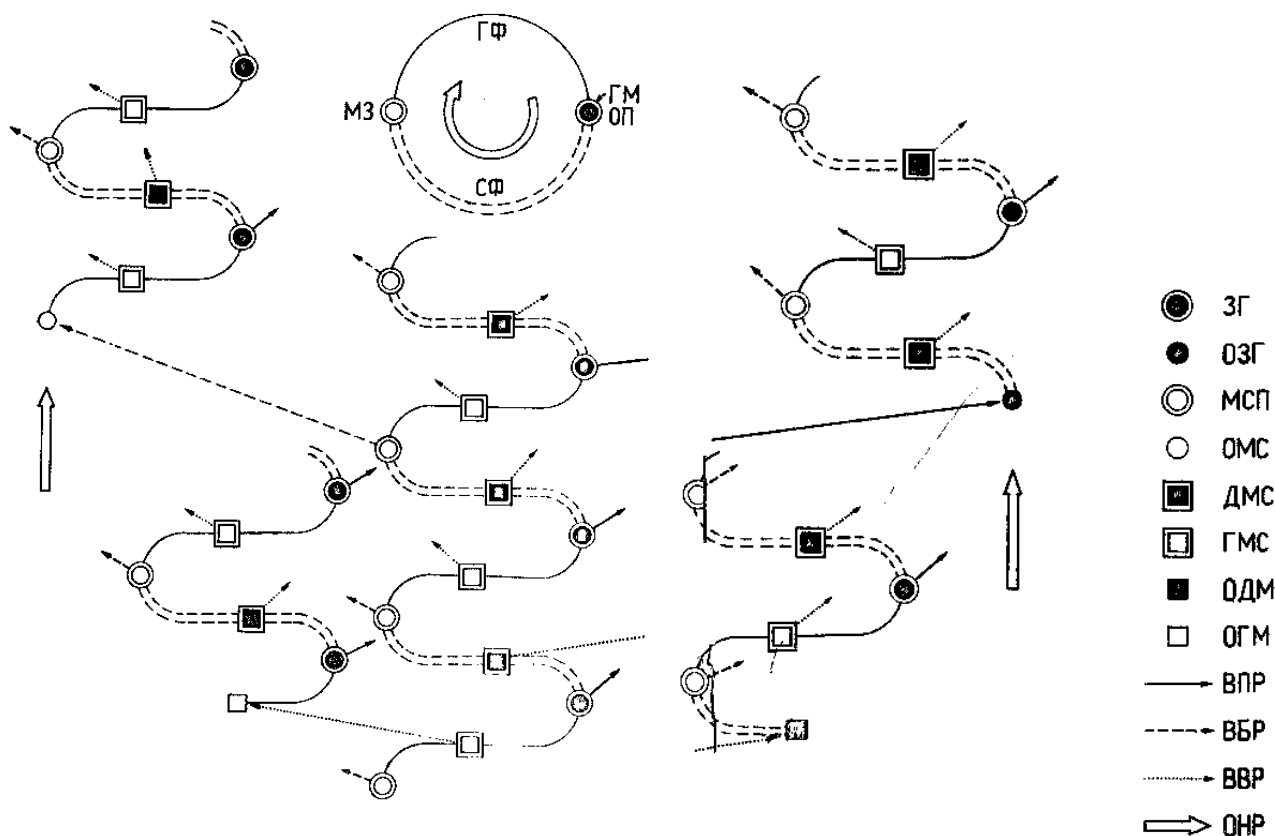


Рис 51. Варианты размножения водоросли, имеющей изоморфный цикл развития и обнаруживающей как оба способа генеративного размножения, так и вегетативного размножения митоспорами (схема) (по: Сладков, 1994). Возможности размножения: ВПР – полового, ВБР – бесполого, ВВР вегетативного митоспорами; ОНР – общее направление развития. ГФ – гаметофит, ГМ – гаметы, ОП – оплодотворение, СФ – спорофит, МЗ – мейоз, ЗГ – зиготы, ОЗГ – отдельная зигота, МСП – мейоспоры, ОМС – отдельная мейоспора. Митоспоры: ДМС – диплоидные, ГМС – гаплоидные, ОДМ – отдельная гаплоидная, ОГМ – отдельная гаплоидная

Оперируя описанными явлениями и понятиями, можно выделить следующие циклы развития водорослей.

1. Гаплоидный.
2. Диплоидный.
3. Гаплоидно-диплоидный.
4. Цикл развития красных водорослей.

5. Соматическая редукция отмечена среди зелёных (*Prasiola*) и красных (*Batrachospermum*) водорослей; мейоз происходит в вегетативной клетке и непосредственно к образованию спор или гамет не ведёт.

**Гаплоидный цикл** развития характеризуется тем, что смены поколений нет, преобладает стадия «n», диплоидна только зигота, редукция зиготическая (рис. 52). Половой процесс: *оогамия* (хара), *изогамия* (хламидомонада, вольвокс, педиаструм), *конъюгация* (спирогира и другие конъюгаты и т.п).

В качестве примера приведём жизненный цикл нитчатой водоросли спирогиры (*Spirogyra*), отдел зеленые водоросли Chlorophyta (рис. 53).

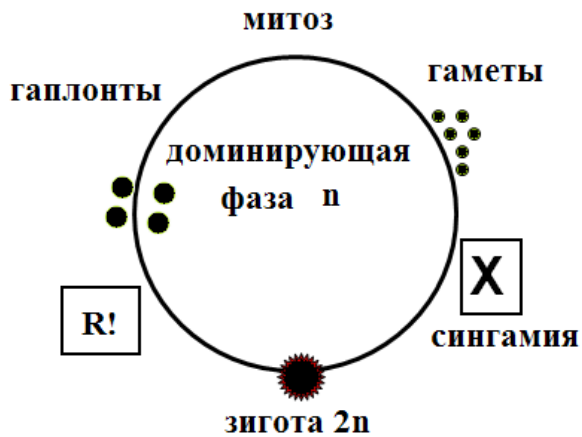


Рис. 52. Схема гаплоидного цикла развития водорослей (*Spirogyra*) (по: Дьяков, 2007)

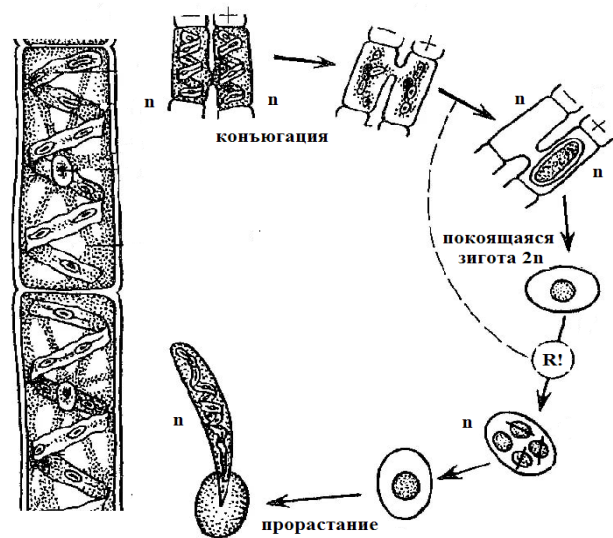


Рис. 53. Жизненный цикл спирогиры (по: Дьяков, 2007)

Все клетки этой водоросли могут стать гаметангиями, в которых, однако, не происходит дифференцировки типичных гамет. Перед конъюгацией нити (+ и -) сближаются. Оказавшиеся напротив друг друга клетки разных нитей образуют навстречу друг другу выросты, в местах смыкания которых клеточные оболочки исчезают. Протопласты клеток одной нити переходят в клетки другой, где и происходит их слияние (*лестничная конъюгация*). Также конъюгировать могут протопласты соседних клеток одной нити (*боковая конъюгация*). Зиготы после периода покоя мейотически (на схеме обозначено R!) делятся; три из четырёх возникающих при мейозе ядра отмирают, а одно становится ядром единственного, сначала одноклеточного проростка.

**Диплоидный цикл** развития характеризуется тем, что смены поколений нет, преобладает стадия «2n», гаплоидны только гаметы, редукция гаметическая (рис. 54). Половой процесс в этом случае – *гетерогамия, оогамия*. Известен у представителей классов диатомовые, бурые (отдел Ochrophyta) и относительно у немногих зелёных водорослей (отдел Chlorophyta).

В качестве примера рассмотрим цикл развития кодиум (*Chlorophyta*) (рис. 55). Тип строения таллома сифоновый. Перегородки возникают лишь при образовании гаметангиев в виде боковых пузырьвидных выростов. Половой процесс – гетерогамия. Образовавшая зигота сразу прорастает в новый диплоидный таллом.

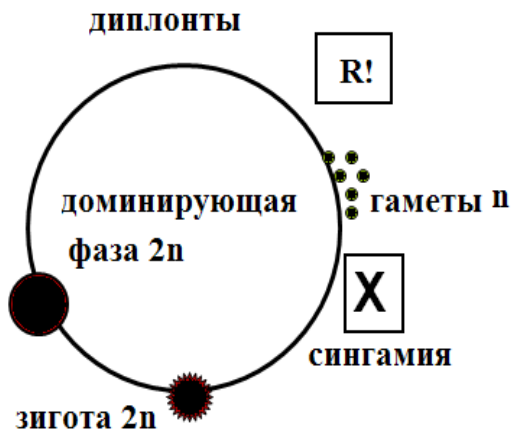


Рис. 54. Схема диплоидного цикла развития водорослей (по: Дьяков, 2007)

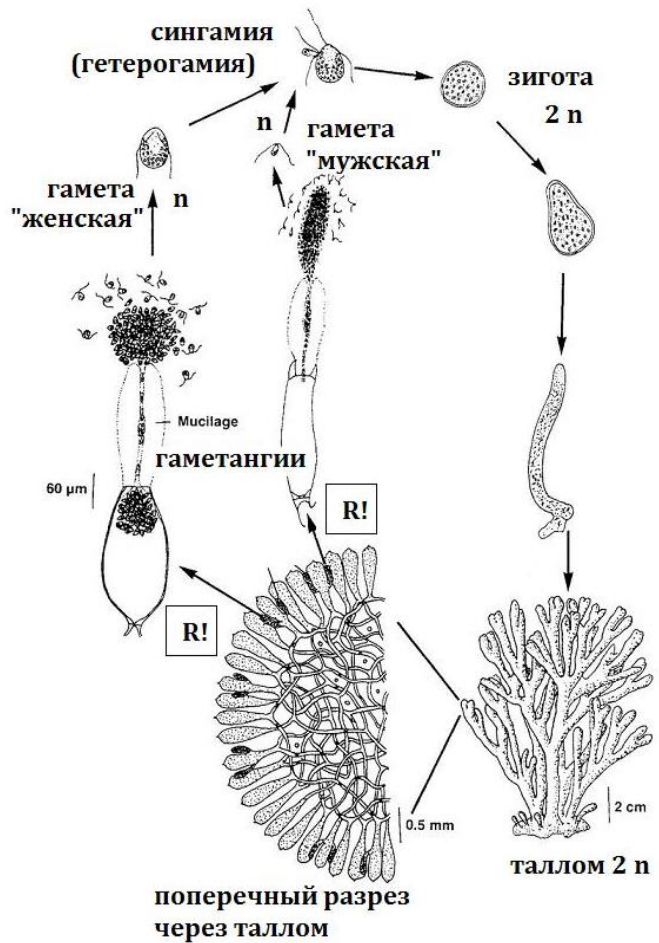


Рис. 55. Жизненный цикл кодидума (*Codium*) (по: Дьяков, 2007)

**Гаплоидно-диплоидный цикл** развития характеризуется тем, что смена поколений есть. Спорофит (чаще всего  $2n$ ) и гаметофит (чаще всего  $n$ ) в цикле развития чередуются, редукция *спорическая* (рис. 56). Половой процесс у разных видов различен.

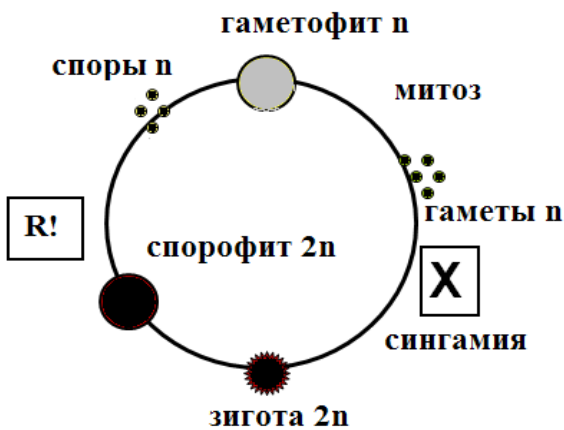


Рис. 56. Схема гаплоидно-диплоидного цикла развития водорослей (по: Дьяков, 2007)

Существуют следующие типичные варианты:

1. *изоморфная смена поколений* – гаметофит и спорофит морфологически не отличаются друг от друга (ульва);

2. *гетероморфная смена поколений* – гаметофит и спорофит морфологически отличаются друг от друга. В этом случае могут быть варианты:

а – гаметофит преобладает над спорофитом (кутлерия);

б – спорофит преобладает над гаметофитом (ламинария);

в – в цикле развития преобладает гаплоидный спорогаметофит (улотрикс).

1. *Изоморфная смена поколений* имеется у некоторых зелёных, бурых и красных водорослей. Спорофиты и гаметофиты у них существуют самостоятельно и внешне одинаковы. Первые образуют мейоспорангии, в которых образуются мейоспоры, а вторые – гаметангии, в которых в результате митотических делений образуются гаметы. Примером может служить цикл развития ульвы (*Ulva*, отдел Chlorophyta) (рис. 57).

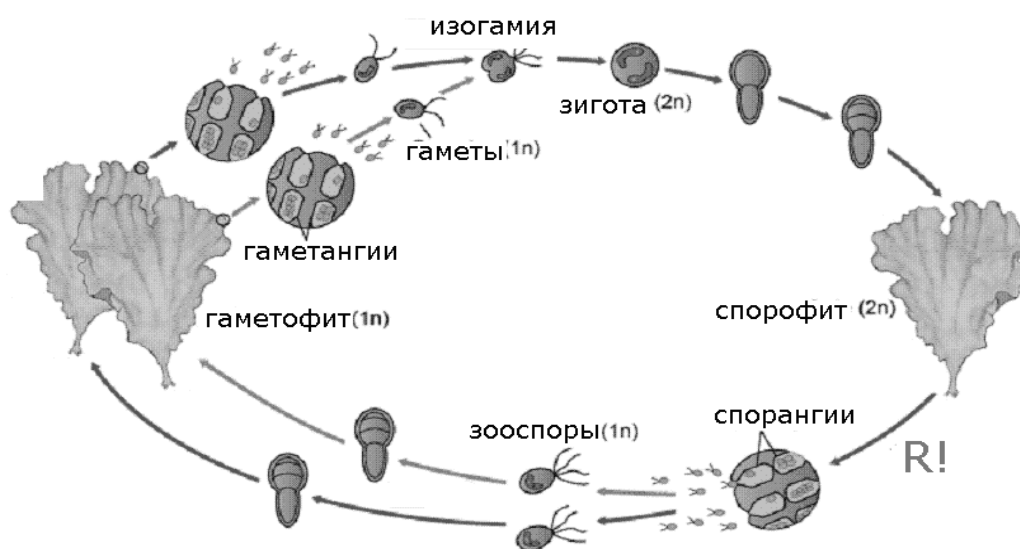


Рис. 57. Жизненный цикл ульвы (*Ulva*) (по: Дьяков, 2007)

Это – гетероталличная водоросль. На двухслойной пластинке гаметофита образуются гаметангии с двужгутиковыми гаметами ( $n$ ), которые сливаются, если имеют разные половые знаки, «+» или «-». Половой процесс – *изогамия*; завершается образованием зиготы ( $2n$ ), прорастающей без периода покоя в спорофит. На нём впоследствии формируются зооспорангии с четырёхжгутиковыми зооспорами ( $n$ ). Перед образованием зооспор происходит мейоз (*спорическая редукция*).

2а. *Гетероморфная смена поколений с преобладанием гаметофита* характерна для бурой водоросли кутлерии (*Cutleria*). Половой процесс – *гетерогамия*. Ветвящиеся лентовидные талломы кутлерии раздельнополы. На мужских гаметофитах развиваются *микрогаметангии*, а в них – множество микрогамет; на женских гаметофитах образуются *макрогаметангии*, а в них – менее многочисленные и менее подвижные макрогаметы (рис. 58).



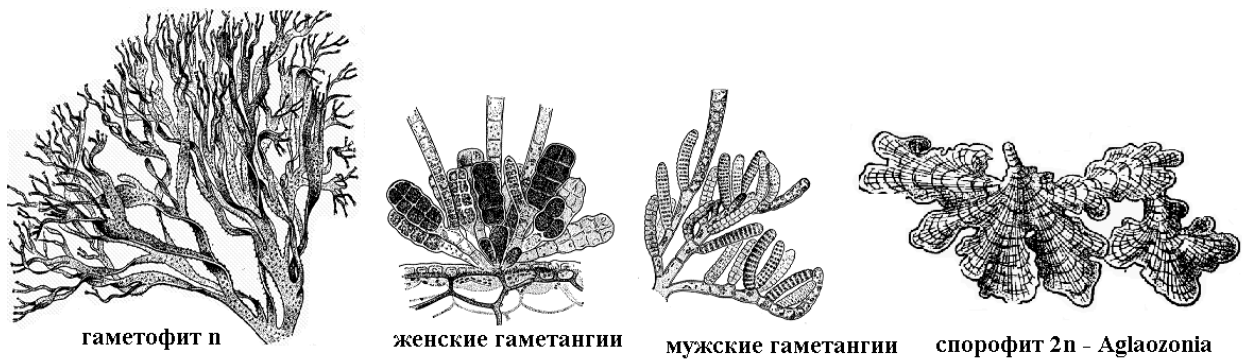


Рис. 58. Гаметофит и спорофит кутлерии (*Cutleria*) (по: Дьяков, 2007)

Из зиготы вырастает корковидный таллом спорофита, на котором развиваются *мейоспорангии*, а в них после мейоза (*спорическая редукция*) – *мейоспоры* (двужгутиковые гетероконтные и гетероморфные *зооспоры*), прорастающие в гаметофиты.

2б. *Гетероморфная смена поколений с преобладанием спорофита* отмечена у бурых водорослей, в частности, ламинарии (*Laminaria*), макроцистиса (*Macrocystis*) и др. (рис. 59). На листовидных частях талломов очень крупных спорофитов образуются группы (сорусы) одноклеточных *мейоспорангиев*, в которых после мейоза (и 3–6 митозов) возникают двужгутиковые *мейоспоры* (от 16 до 128 в каждом спорангии) (*спорическая редукция*). Из мейоспор, покинувших мейоспорангии, вырастают микроскопические нитевидные, иногда слабо ветвящиеся, раздельнополюе гаметофиты (заростки). На них образуются немногочисленные одноклеточные гаметангии, содержащие по одной гамете (сперматозоиду или яйцеклетке).

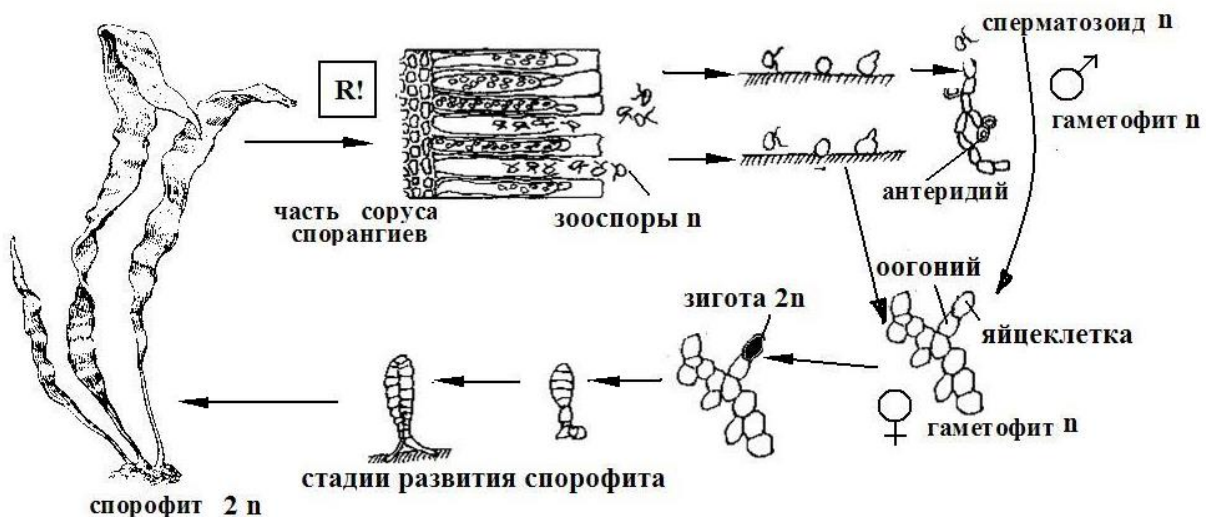


Рис. 59. Жизненный цикл ламинарии (*Laminaria*) (по: Дьяков, 2007)

Созревшая яйцеклетка, выходя из оогония, остаётся прикреплённой к нему. Здесь после оплодотворения (*половой процесс – оогамия*) и начинает развиваться спорофит.

2в. Гетероморфная смена поколений с преобладанием спорогаметофита (гаметоспорофита) ( $n$ ) встречается у некоторых зелёных водорослей, например, у нитчатой водоросли улотрикса (*Ulothrix*). Длительное время считали, что у него гаплоидный цикл развития, но впоследствии был обнаружен спорофит, который раньше считали самостоятельным родом водорослей. Преобладающая фаза развития гаплоидна. На гаплоидном растении образуются как зооспоры, так и гаметы, поэтому улотрикс считается *спорогаметофитом*. Половой процесс *изогамный*, растения гетероталличны (рис. 60).

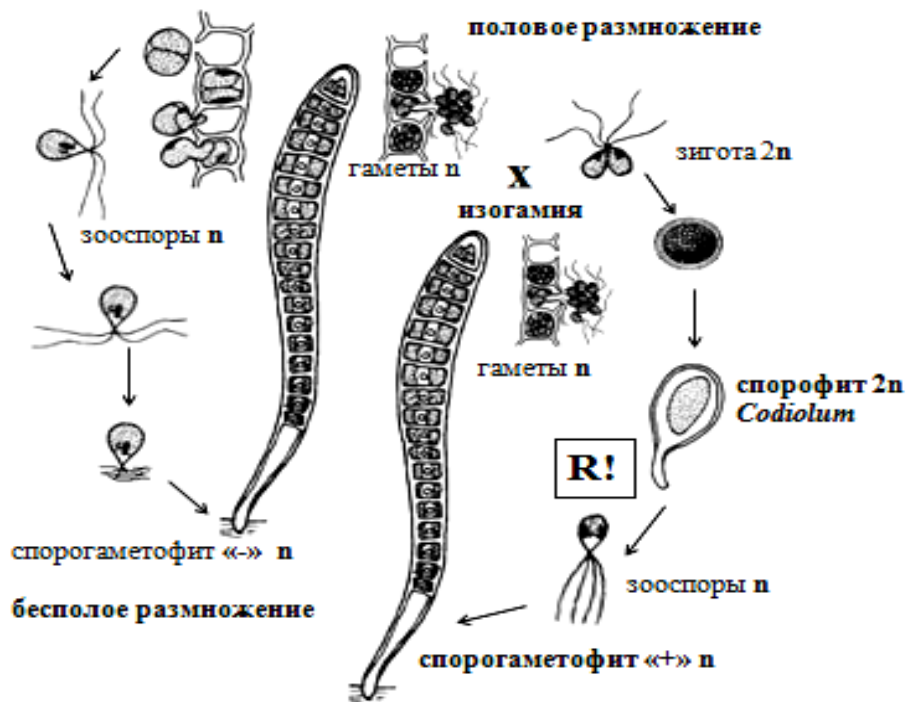


Рис. 60. Жизненный цикл улотрикса (*Ulothrix*) (по: Дьяков, 2007)

Бесполое размножение характеризуется тем, что *любая клетка нити* может стать *митоспорангием*, образующим по 2–16 четырёхжгутиковых митоспор (зооспор), которые выходят через боковое отверстие в клеточной стенке, будучи заключены в слизистую обертку. Далее они некоторое время плавают, затем сбрасывают жгутики, прикрепляются к субстрату и прорастают в новые нити того же полового знака, что и исходное растение.

*Половое* размножение связано с формированием *двужгутиковых гамет* (обычно 8–32), которые образуются в таких же вегетативных клетках. Выходят гаметы, как и зооспоры, в слизистом пузыре, через боковую стенку клетки. Копулируют гаметы (*изогамия*) после высвобождения из пузыря, причем наблюдается гетероталлизм. Сначала зигота подвижна (так называемая планозигота), имеет 4 жгутика. Далее зигота поочередно втягивает жгутики и прорастает в одноклеточный спорофит *Codiolum* ( $2n$ ). Затем образуется трубковидный вырост, куда переходит содержимое зиготы.

Вырост увеличивается в размерах, а на его вершине формируются образования, в которых после мейоза (*спорическая редукция*) созревают *зооспоры* – четырёхжгутиковые *мейоспоры* ( $n$ ), выходящие в воду в слизистом пузыре. Далее они прорастают во взрослый спорогаметофит.

**Цикл развития красных водорослей** происходит со сменой поколений (*спорическая редукция*). В основном встречаются водоросли с изоморфной (полисифония – *Polysiphonia*), реже – с гетероморфной (порфира – *Porphyra*) сменой поколений. Половой процесс – *своеобразная оогамия* (мужские половые клетки неподвижны – *спермации*). Подвижных стадий вообще нет, митоз закрытый.

На гаметофитах развиваются женские гаметангии, так называемые *карпогоны*, в виде одноклеточных образований с расширенным брюшком и вытянутым отростком *трихогиной*. У бангиевых (порфира – *Porphyra*) трихогина отсутствует. Карпогоны содержат по одной яйцеклетке. Мужские гаметангии (*сперматангии*) содержат массу безжгутиковых гамет (*спермации*). Последние пассивно переносятся водой к карпогонам.

Оплодотворение происходит внутри брюшка карпогона, в результате чего возникает зигота. Прорастание зиготы (без мейоза), совершающееся в брюшке карпогона на гаметофите, приводит – у разных водорослей по-разному – к возникновению существующего на гаметофите *карпоспорофита* ( $2n$ ) (рис. 61; 1 – первый вариант развития зиготы), образующего диплоидные митоспоры (*карпоспоры*). Примечательно, что при этом карпоспорофит получает питательные вещества от гаметофита.

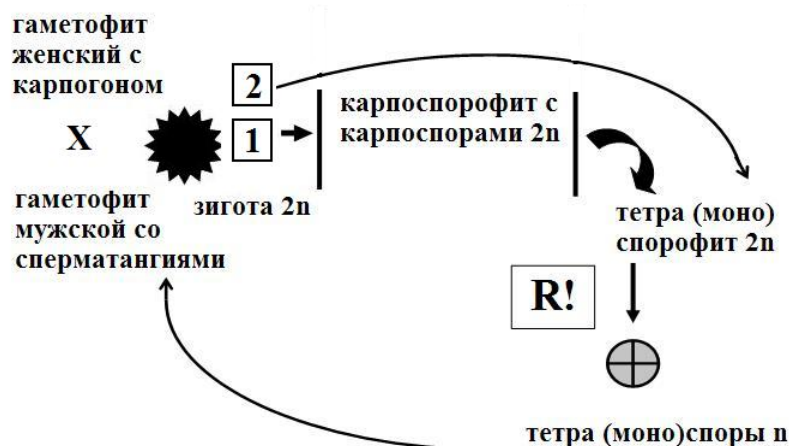


Рис. 61. Схема жизненных циклов красных водорослей (по: Дьяков, 2007)

Карпоспоры выходят в воду, прикрепляются к субстрату и дают начало *тетраспорофитам*, называемым так потому, что в каждом из возникающих на них мейоспорангиев образуется по 4 *мейоспоры* (тетраспоры). Из них вырастают новые гаметофиты.

У некоторых водорослей карпоспорофит не формируется, а из зиготы сразу развивается тетраспорофит или моноспорофит ( $2n$ ) (рис 61; 2 – второй вариант развития зиготы).

Кроме того, многие флоридеи могут вегетативно размножаться, например, образуя вертикально растущие ветви талломов, берущие начало от стелющихся ветвей и становящиеся самостоятельными после отмирания участков последних.

### 3.3.5. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Высшие растения, в отличие от грибов и водорослей, не обнаруживают такого разнообразия циклов развития (жизненных циклов). Все они обладают *гетероморфными* циклами, характерными лишь для относительно немногих низших растений (рис. 62). Гетероморфным циклом, в котором господствует гаметофит, обладают моховидные, а циклом, в котором доминирует спорофит, – все остальные, включая ныне живущие споровые (плауновидные, хвощевидные, псилотовидные, папоротниковидные) и семенные (голосеменные и покрытосеменные) растения.

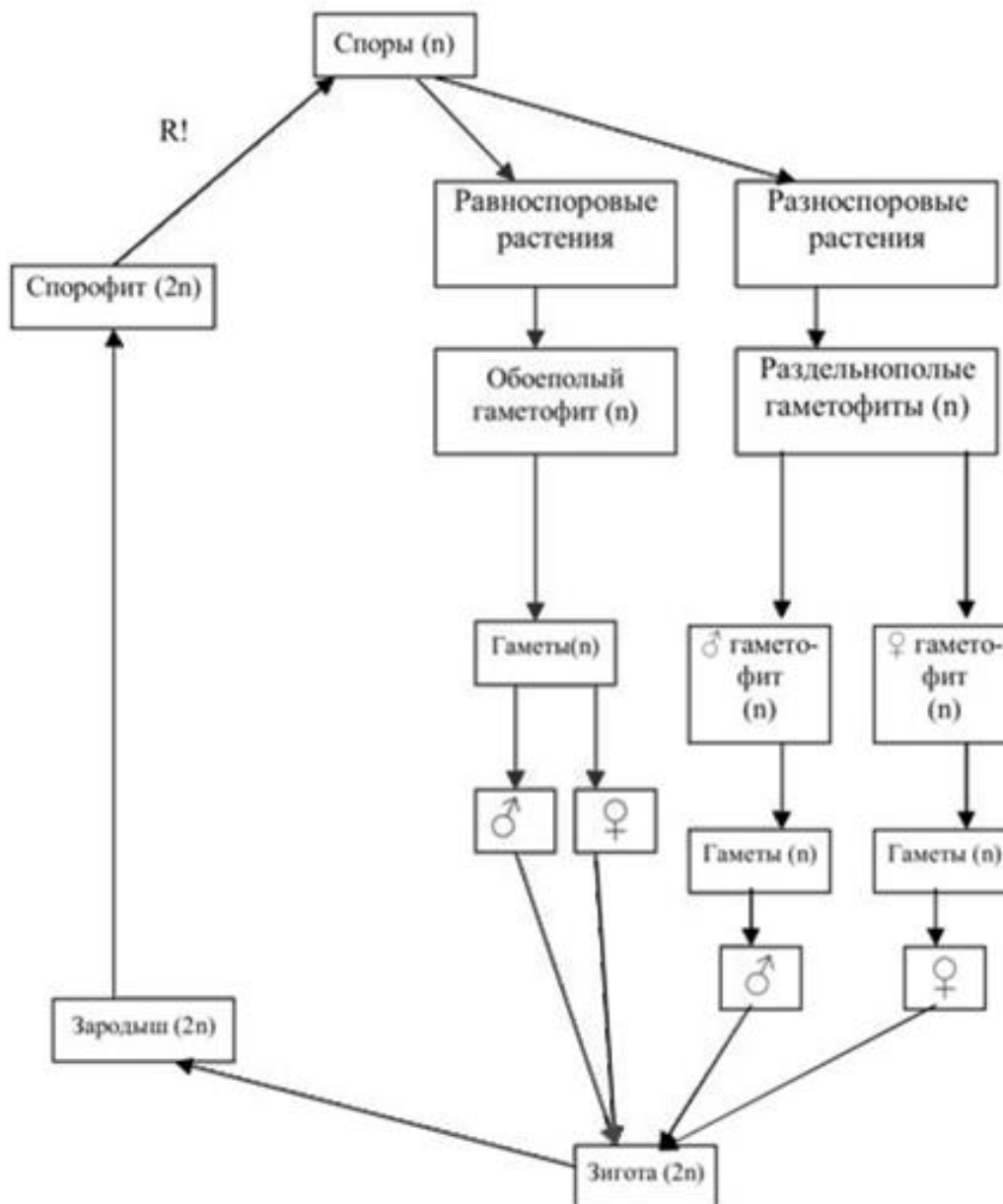


Рис. 62. Обобщённая схема жизненного цикла высших растений (по: Ефимик, Овёснов, 2016)

По происхождению высшие – растения суши, что реализуется и в особенностях их воспроизводства.

Все высшие растения *оогамны*. Их типичные гаметангии многоклеточны. При этом клетки наружного слоя, одевающие гаметангий, стерильны (гамет не продуцируют): на суше клетки, продуцирующие гаметы, а равно и сами развившиеся гаметы, должны быть защищены от высыхания.

В женском гаметангии (архегонии) внутренних клеток значительно меньше, чем в мужском (антеридии); в архегонии почти все из них также стерильны, фертильна лишь одна, представляющая собой единственную яйцеклетку. В итоге развития типичного женского гаметангия внутри него находятся одна крупная гамета (яйцеклетка) и ряд мелких, обеспечивающих проникновение сперматозоида. (Среди водорослей многоклеточные – так называемые многокамерные – гаметангии есть лишь у очень немногих.)

Форма, размеры и некоторые особенности строения антеридиев и архегониев разных растений различны. Число сперматозоидов, возникающих в одном антеридии, у разных растений разное, но яйцеклетка в архегонии одна. У моховидных, плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных и голосеменных (исключение среди последних – хвойные и гнетовые, или оболочкосеменные) мужские гаметы имеют жгутики, т.е. представляют собой *сперматозоиды*, а у названных голосеменных и покрытосеменных мужские гаметы безжгутиковые (так называемые *спермии*).

У споровых оплодотворение происходит в воде: сперматозоиды попадают на верхушку шейки созревшего архегония, содержащего готовую к оплодотворению яйцеклетку. Таким образом, у высших растений, как и у некоторых низших, при оплодотворении происходит смена ядерных фаз: гаплофаза (гаметофит) сменяется диплофазой – спорофитом, развивающимся из зиготы. Последний образует спорангии (реже спорангий).

Строение спорангиев у разных высших растений различно. Как и гаметангии, они многоклеточны и тоже имеют стенку из стерильных клеток, число которых у представителей разных таксонов различно, причем различны и их функции. Внутри спорангиев в том или ином числе образуются археспориальные клетки (называемые в совокупности археспорием), из которых в дальнейшем возникают споры. Образованию спор предшествует мейоз; следовательно, споры – это мейоспоры, а спорангии – это мейоспорангии. При мейозе происходит смена ядерных фаз.

У растений одних таксонов споры высеиваются из спорангиев, у других – остаются в них. Покинувшая спорангий спора, оказавшаяся в благоприятных условиях, а также остающаяся в спорангии дают начало гаметофитам, развивающимся гаметангии.

Высшие растения характеризуются наличием:

- 1) либо физиологической и морфологической *равноспоровости* (изоспории);
- 2) либо – относительно немногие – физиологической гетероспории (*разноспоровости*) при морфологической изоспории;
- 3) либо одновременно и физиологической, и морфологической гетероспории.

В первом случае все споры внешне более или менее одинаковы и из них развиваются обоеполые гаметофиты (*заростки*). Во втором – споры внешне одинаковы, но из одних вырастают мужские заростки, а из других – женские. В третьем случае в одних спорангиях образуются мелкие споры (микроспоры), дающие начало мужским гаметофитам, а в других – значительно более крупные (мегаспоры), из которых возникают женские заростки. Такие спорангии называют соответственно микро- и мегаспорангиями. У представителей одних таксонов микро- и мегаспорангии возникают на одних и тех же особях (так называемая однодомность спорангиев), а у других – на разных (двудомность спорангиев).

У всех высших растений поколения чередуются. Можно проследить направление эволюции от спорофитов, которые в питательном отношении зависимы от автотрофных гаметофитов (моховидные), к их противоположности – гаметофитам, зависящим от автотрофных спорофитов (голо- и покрытосеменные).

Эта тенденция подтверждается при сравнении жизненных циклов мха, папоротника и покрытосеменного (рис. 63, 64, 65). (Жизненные циклы голосеменных имеют много сходных черт с таковыми покрытосеменных.)

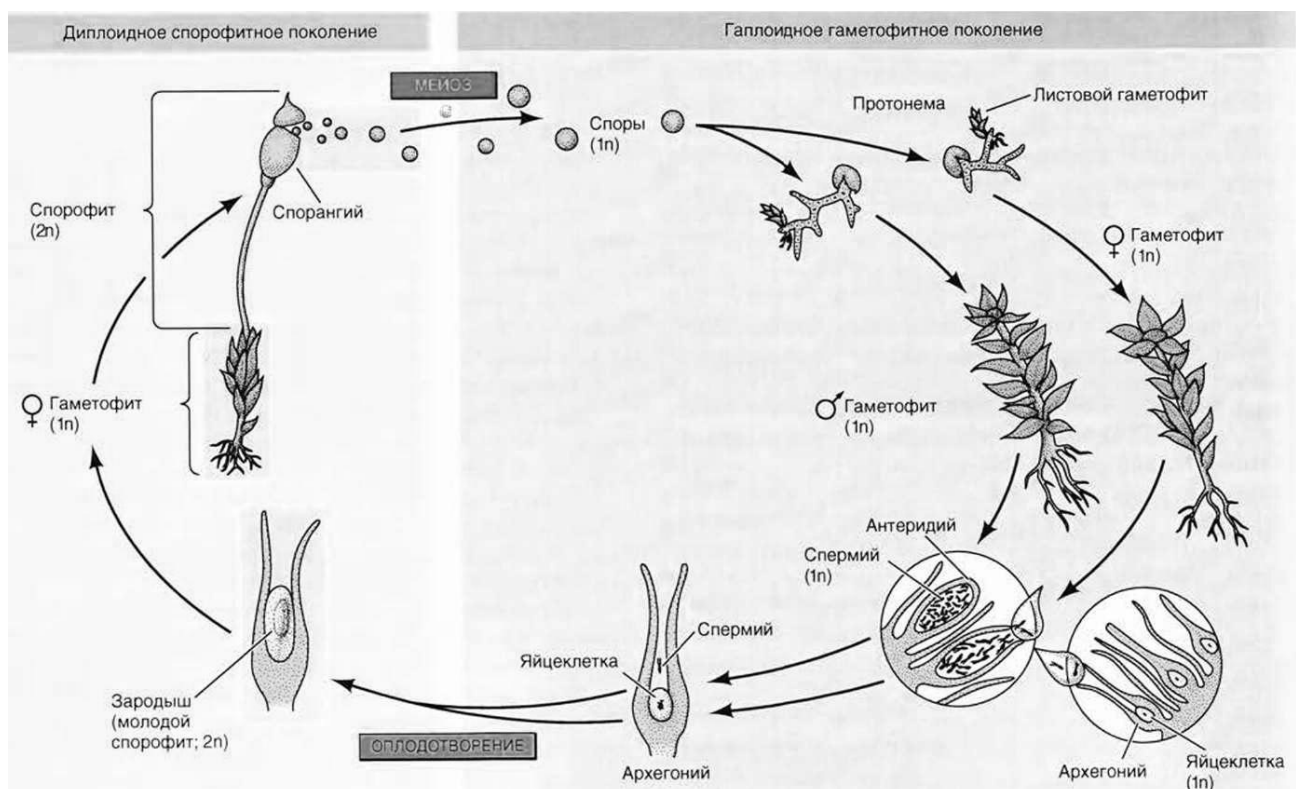


Рис. 63. Жизненный цикл мха (род *Polytrichum*) (по: Гилберт, 2010). Спорофитное поколение в питании зависит от фотосинтезирующего гаметофита. Клетки в спорангиях претерпевают мейоз, продуцируя споры, которые делятся митотически, формируя многоклеточные мужской и женский гаметофиты. Результатом дифференциации растущей верхушки гаметофита является формирование антеридиев и архегониев. Спермий и яйцеклетка продуцируются митотически соответственно в антеридиях и архегониях. Спермий доставляется к архегониям с водой. После оплодотворения поколение спорофита развивается в архегонии и остаётся прикрепленным к женскому гаметофиту

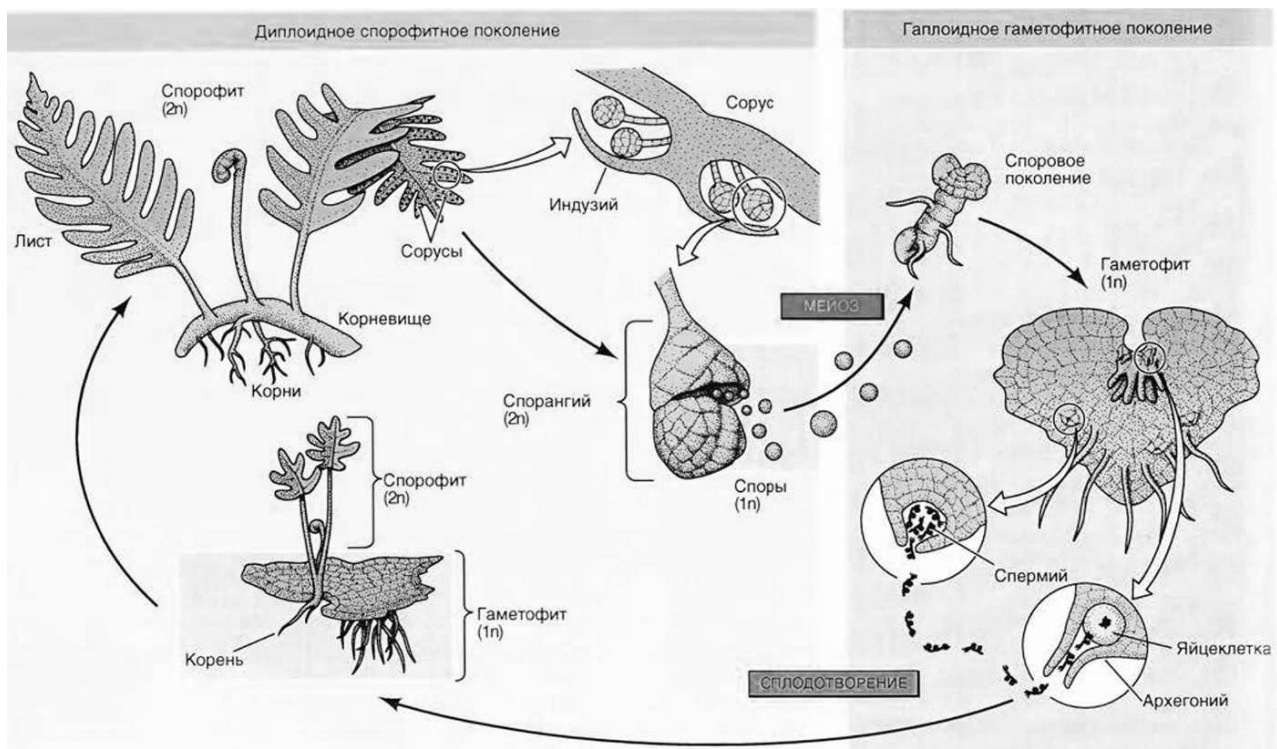


Рис. 64. Жизненный цикл папоротника (род *Polypodium*) (по: Гилберт, 2010). Спорофитное поколение является фотосинтезирующим и не зависит от гаметофита. Спороангии защищены слоем клеток – индузием. Вся структура носит название «сорус». Мейоз внутри спорангия даёт гаплоидные споры, каждая из которых делится митотически, продуцируя гаметофит, который в свою очередь формирует и архегонии, и антеридии. Гаметофит – фотосинтезирующий и независимый, хотя по размерам меньше спорофита. Оплодотворение становится возможным, когда спермий попадает в воду. Спорофит имеет проводящую систему и корни, гаметофит – нет

Все *споровые* для оплодотворения нуждаются в капельно-жидкой воде, для перемещения сперматозоидов. После оплодотворения из зиготы формируются спорофиты, которые у моховидных существуют всю жизнь за счёт гаметофита, а у остальных споровых ведут самостоятельное существование и доминируют в жизненном цикле.

У *покрытосеменных* митотическое деление следует в спорофите за мейозом, приводя к появлению многоклеточного гаметофита, который продуцирует яйцеклетки или спермии. Всё это происходит в специфическом органе – цветке. Мужской и женский гаметофиты различаются морфологически (т. е. покрытосеменные являются гетероспоровыми). Гаметы, которые они продуцируют, для осуществления оплодотворения в воде не нуждаются и переносятся ветром, животными и т. п.

### 3.3.5.1. Семенные растения

Для всех семенных растений характерна гетероспория; все они образуют как микро-, так и мегаспоры, но непосредственно спорами не размножаются, перейдя к более совершенному и надёжному семенному способу. Если у разноспоровых папоротникообразных сильно редуцированные раздельнополые заростки представляют собой самостоятельные организмы, правда, существу-

ющие благодаря запасам веществ, предоставленных им спорофитами, образовавшими мейоспоры, то у семенных растений ещё более редуцированные заростки до окончательного развития получают непосредственно от спорофитов питательные вещества. Иными словами, у семенных растений «забота» спорофита о гаметофите выражена ещё сильнее. Более того, эта «забота» опосредованно (через гаметофит) распространяется у них длительное время и на развивающиеся зародыши, т. е. на возникшие внутри женских заростков новые спорофиты, находящиеся на ранних стадиях развития.

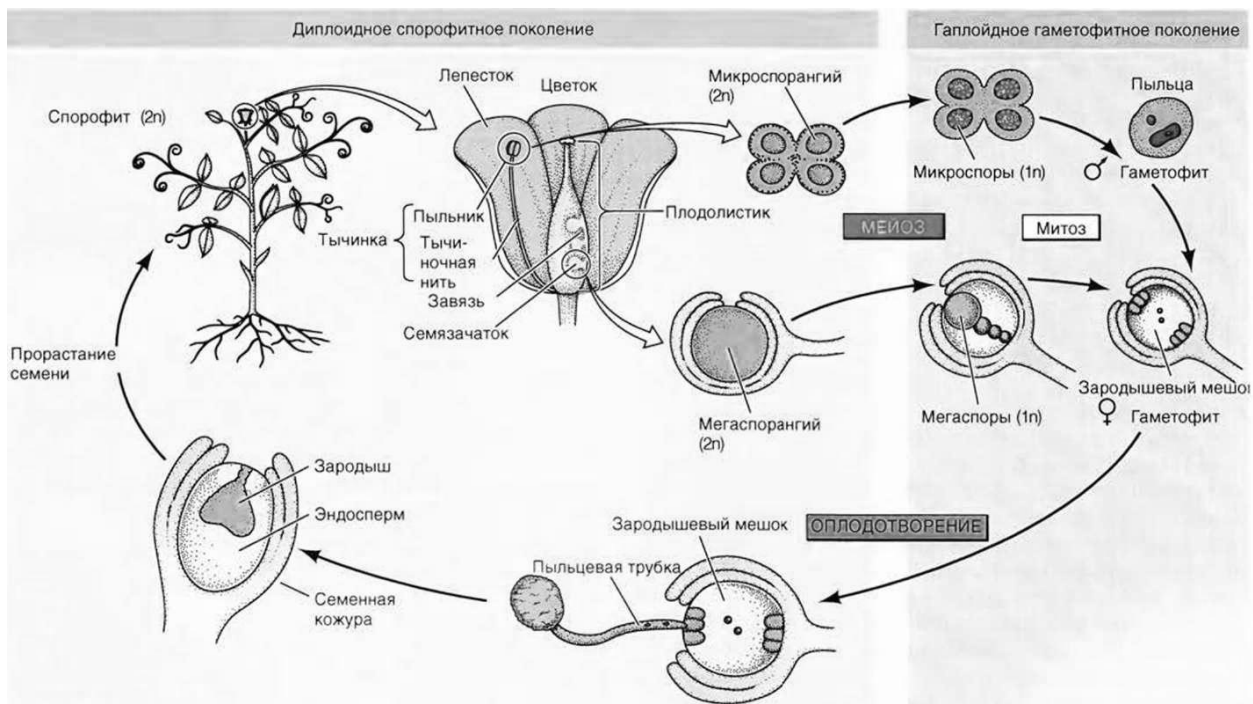


Рис. 65. Жизненный цикл покрытосеменного на примере гороха *Pisum* (существуют и другие варианты этого процесса) (по: Гилберт, 2010). Спорофит является доминирующим поколением; многоклеточные мужской и женский гаметофиты формируются в цветках спорофита. Клетки микроспорангия внутри пыльника претерпевают мейоз и продуцируют микроспоры. Число последовательных митотических делений лимитировано; конечный результат – многоклеточное пыльцевое зерно. Мегаспорангий защищён двумя слоями интегументов и стенкой завязи. Внутри мегаспорангия путём мейоза формируются четыре мегаспоры. Одна из них формирует зародышевый мешок, остальные дегенирируют. Оплодотворение происходит, когда пыльца прорастает и пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок. Поколение спорофита может оставаться в покоящемся состоянии, защищённое семенной кожурой

Нельзя не упомянуть ещё одну весьма существенную особенность семенных растений: хотя у них и сохранился *оогамный* половой процесс, его осуществление уже не требует присутствия воды даже у наиболее примитивных из них, имеющих многожгутиковые мужские гаметы (сперматозоиды).

Всё это неразрывно связано с появлением семени. Семя – хорошо приспособленное к перенесению на значительные расстояния сложное многоклеточное образование, содержащее надёжно защищённый и обеспеченный некоторым запасом питательных веществ зародыш растения.



Образованию семени предшествует формирование семезачатка, представляющего собой синангий из нескольких мегаспорангиев, в котором только центральный (*нуцеллус*) образует мегаспоры, а из сросшихся между собой периферических возникает покров – интегумент, – обрастающий нуцеллус, но оставляющий против его вершины узкий канал – пыльцевход (микропиле). Обычно одна из клеток нуцеллуса, разрастаясь, становится мегаспороцитом – клеткой, из которой после мейоза образуются 4 мегаспоры; три из них отмирают, а четвёртая дает начало женскому заростку, не покидающему мегаспорангий.

В микроспорангии формируется много микроспороцитов, а после мейоза – вчетверо больше микроспор, из которых мужские заростки (пыльцевые зёрна) начинают развиваться еще в микроспорангиях, но затем покидают их и продолжают развитие, если произойдет опыление, т.е. если они попадут в микропиле семезачатка (у голосеменных) или на рыльце пестика (у покрытосеменных). Пыльцевые зёрна, не принявшие участия в опылении, погибают, поскольку не имеют запаса питательных веществ для обеспечения самостоятельного дальнейшего развития.

У покрытосеменных именно спорофит рассматривается как тело, как основная фаза жизненного цикла. Меристема побега спорофита формирует ряд вегетативных структур. В определённый момент развития внешние и внутренние сигналы запускают механизм переключения с вегетативного на репродуктивный (продуцирование цветков) путь развития.

Становясь флоральной, меристема инициирует развитие частей цветка последовательно в мутовках органов, являющихся модифицированными листьями. Первая и вторая мутовки становятся соответственно чашелистиками и лепестками; эти органы стерильны. Продуцирующие пыльцу тычинки инициируются в третьей мутовке цветка. Плодолистик четвёртой мутовки содержит женский гаметофит. Тычинки состоят из четырёх групп клеток внутри пыльника, называемых микроспорангии (пыльцевые гнёзда). В микроспорангиях происходит мейоз и формируются микроспоры. В отличие от многих папоротников, покрытосеменные гетероспоровые, таким образом, приставка «микро» используется для определения спор, которые митотически производят мужские гаметофиты – пыльцевые зёрна. Внутренняя оболочка пыльцевого гнезда – тапетум – снабжает питательными веществами развивающуюся пыльцу.

Пыльцевое зерно – крайне простая многоклеточная структура. Его наружная оболочка – экзина – выполнена из прочного материала, в её создании участвует как тапетум (спорофитное поколение), так и микроспора (гаметофитное поколение). Внутренняя оболочка – интина – производится микроспорой.

В типичном случае зрелое пыльцевое зерно состоит из двух клеток, одна из которых находится внутри другой – клетка трубки содержит внутри себя генеративную. Генеративная клетка делится, продуцируя два спермия. Ядро клетки трубки направляет прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубки после

попадания пыльцы на рыльце пестика. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой для создания следующего спорофитного поколения; второй – принимает участие в формировании эндосперма, который обеспечивает зародыш питанием.

### Оплодотворение

Растущая пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через микропиле. Два спермия освобождаются, и происходит двойное оплодотворение. Первый спермий сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, которая впоследствии развивается в спорофит. Вторым спермием сливается с дву- или многоядерной центральной клеткой, давая начало эндосперму, который питает развивающийся зародыш. Этот второй случай слияния не является истинным оплодотворением в том смысле, что при этом не происходит *сингамии*. То есть результатом этого процесса является не зигота, а питательная вспомогательная ткань – эндосперм. Остальные клетки зародышевого мешка после оплодотворения дегенерируют.

Зародыши могут формироваться также в пределах зародышевого мешка из неоплодотворённых яйцеклеток и из клеток, не претерпевающих мейоз. Это явление называют апомиксисом. Оно даёт жизнеспособные семена, что доказывает, что плоидность как таковая не является причиной морфологических различий между гаметофитом и спорофитом. Зародыши также могут развиваться из культивируемых тканей спорофита; в этом случае они развиваются без участия эндосперма и семенная кожура у них отсутствует.

У последующего онтогенеза семенных растений условно можно выделить следующие этапы:

- 1) эмбриональный (зигота – созревание семени);
- 2) вегетативный (от прорастания семени до начала образования вегетативных органов);
- 3) генеративный (от закладки и формирования репродуктивных органов до образования семян);
- 4) сенильный (от момента потери способности к цветению до отмирания).

#### 3.3.5.1.1. Живорождение (вивипария)

Вивипария у растений – способ воспроизведения потомства, при котором на материнском организме из полового зародыша в семени либо из выводковой почки образуются проростки (пропагулы) без периода покоя. Генотип потомков зависит от происхождения и строения пропагул.

В настоящее время вивипария обнаружена примерно у 300 видов цветковых растений из нескольких десятков семейств (*Nymphaeaceae*, *Ranunculaceae*, *Orchidaceae*, *Roaceae* и др.). Кроме того, известно около 200 видов живородящих папоротников, принадлежащих восьми семействам.

Одни авторы под вивипарией подразумевают процесс прорастания семян на материнском растении (например, у представителей родов *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Kandelia*, *Seriops* и *Avicenia*); другие – образование новых растений на разных органах (листе, стебле, соцветии) материнского растения (*Роа*

viviparum, Polygonum viviparum, Cardamine, Bryophyllum). Однако зачастую явление вивипарии понимают широко и относят к нему формирование проростков как из семян у одних, так и из вегетативных диаспор у других видов.

### Классификация видов вивипарии у цветковых

Объём понятия «вивипария» до настоящего времени остаётся дискуссионным в связи со слабой изученностью его структурно-функциональных особенностей. Прикреплённый образ жизни растений обусловил появление специальных структур для их расселения. В частности, диаспоры, представляющей собой часть растения (или целое растение) различной морфологической природы, естественно отделяющейся от материнского организма.

Согласно одной из последних попыток классификации видов вивипарии, можно выделить следующие её типы.

1. *Генеративная* вивипария. Осуществляется на базе генеративной диаспоры, содержащей половой зародыш, который прорастает на материнском растении. При этом образовавшийся проросток либо освобождается от плодовых оболочек, либо нет (фанеровивипария).

2. *Вегетативная* вивипария. Осуществляется на базе вегетативной диаспоры, возникшей без участия полового процесса (мейоза и оплодотворения). Развитие вегетативных диаспор может идти двумя путями морфогенеза – гемморизогенезом или эмбриоидогенезом; соответственно вегетативную вивипарию можно разделить: а) на гемморизогенную и б) эмбриоидогенную.

3. Под *полувивипарией* понимается образование и прорастание вегетативных диаспор в соцветии при наличии в нём нормальных цветков, а также формирование растением двух типов соцветий: только с вегетативными диаспорами и только с цветками. Как генеративная вивипария, так и вегетативная могут иметь облигатную и факультативную форму.

Следует разделять случаи образования вегетативных диаспор, прорастающих на материнском растении, и случаи метаморфоза цветка вследствие пролификации.

Вивипария в значительной степени базируется на вегетативном размножении, а последнее, в свою очередь – на регенерации.

Для демонстрации разнообразности рассматриваемого явления (вивипарии) приведём одну из классификаций вариантов живорождения высших растений (рис. 66). Она содержит значительное количество специальных терминов, которые по причине их узости, вероятно, не имеет смысла разъяснять в настоящем учебном пособии. При необходимости их можно уточнить в соответствующей литературе (Батыгина и др., 2006).

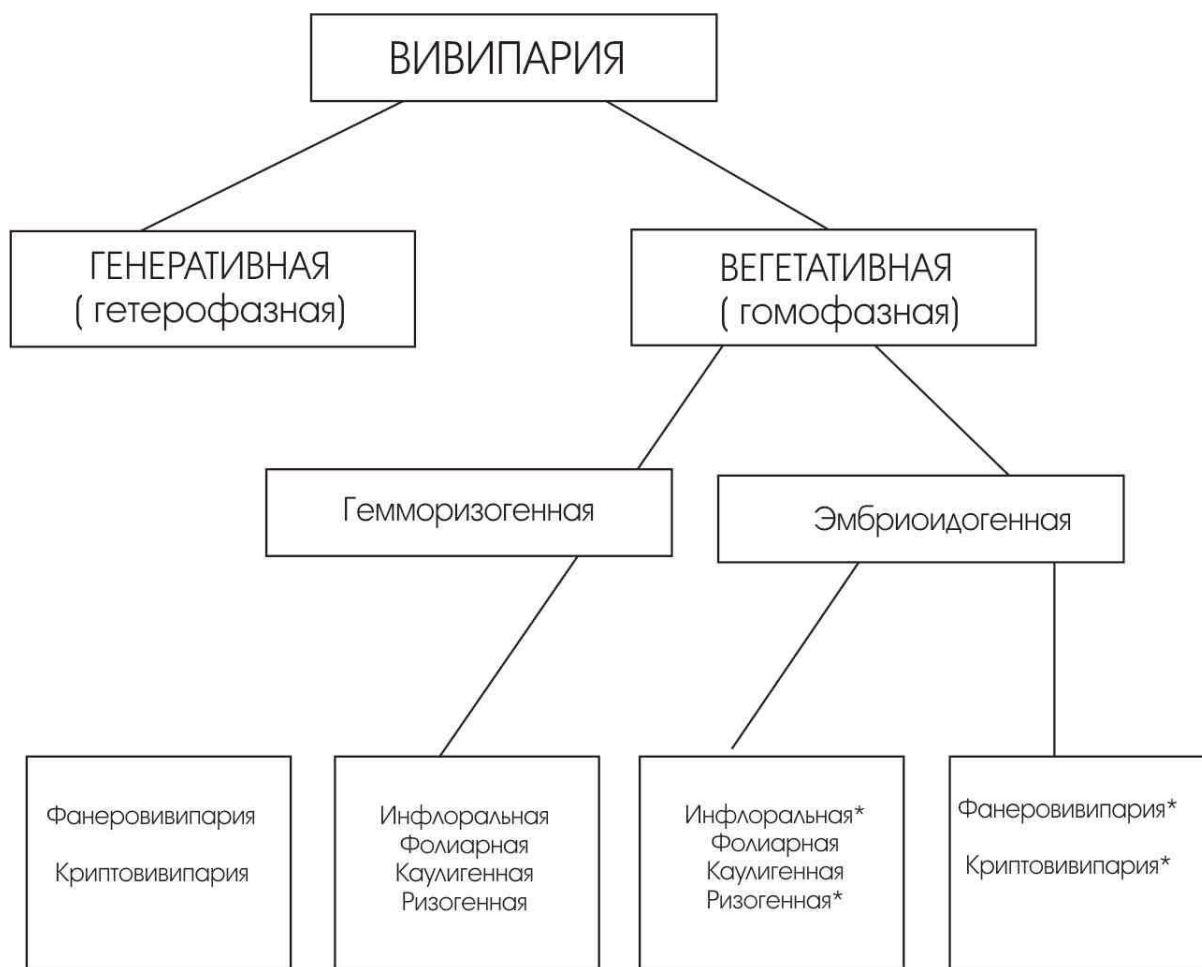


Рис. 66. Классификация вивипарии (по: Батыгина, Брагина, 2000): звёздочками отмечены формы вивипарии, еще не обнаруженные у растений, но теоретически возможные, в частности у видов, имеющих семена с несколькими зародышами

### 3.3.6. METAZOA

Животные – это 1) *многоклеточные*, 2) *гетеротрофные*, 3) *подвижные*, 4) *эукариоты*.

Понятие «подвижность» подразумевает не только (а может, и не столько) физическую возможность к перемещению тела в пространстве, сколько активный и быстрый ответ на гетерогенность и изменения параметров внешней среды. Для этого у животных есть система детальной и комплексной оценки параметров внешней и, как следствие, своей внутренней среды. То есть имеется способность «тонкой подстройки» к вариантам окружающей среды.

Из перечисленных ранее особенностей гетеротрофность и подвижность прежде всего и определяют специфику как жизнедеятельности, так и многочисленных вариантов воспроизводства животных.

Поэтому, анализируя воспроизводство этих организмов, можно условно выделить два круга феноменов:

- во-первых, достаточно универсальных для всех организмов, прежде всего многоклеточных, в той или иной степени уже отмеченных, и

- во-вторых, хотя по сравнению с ранее рассматривавшимися группами многочисленных организмов явления жизненного цикла животных, связанные со сменой клеточности, ядерности и пloidности, сравнительно стандартны и просты, есть специфические феномены, обусловленные прежде всего со способностью к движению и потребностью в так называемом питании.

### 3.3.6.1. Дилемма: бесполое или половое размножение?

Ранее этот вопрос затрагивался нами уже неоднократно. Рассматривался с разных позиций и даже с несколько разной терминологией, что вызвано реальным положением дел в науке.

Напомним, что подразделять на бесполое и половое размножение (воспроизводство, размножение) можно с двух и даже трёх точек зрения:

1) бесполое – без генетической рекомбинации; тогда в эту категорию попадают все виды вегетативного размножения, почкование, спорообразование, а также партеногенез и андрогенез;

2) бесполое – без участия половых клеток; в этом случае партеногенез и андрогенез таковыми не являются;

3) наконец, бесполом можно назвать размножение, когда в популяции *нет полового диморфизма*, – в эту категорию попадают партеногенез, андрогенез и гермафродитизм.

Автор придерживается второго принципа: бесполое размножение – без участия половых клеток (гамет) – как антитеза варианту «с участием половых клеток».

Выше были проанализированы достоинства чрезвычайно широко распространённого полового размножения. Тем не менее бесполое размножение также широко представлено во всех крупных систематических группах различных организмов. Вновь сравним эти два способа размножения – в приложении к животным и с несколько других позиций.

Бесполое	Половое
Большие начальные размеры	Малые начальные размеры
Производится непрерывно	Имеет сезонные ограничения
Развивается рядом с родителями	Расселяется широко
Развивается немедленно	Имеет латентный период
Развивается прямо во взрослую стадию	Имеет серию эмбриональных и личиночных стадий
Зная родителей, можно предсказать среду и оптимальный генотип	Среда и генотип непредсказуемы
Низкая смертность	Высокая смертность
Естественный отбор слабый	Отбор интенсивный

Напомним, что *преимущества* бесполого размножения связаны, прежде всего, с его простотой (не требуется находить партнёра) и высокой эффективностью (потомство может оставить любая отдельно взятая особь в

любом месте). Ещё одно преимущество связано с тем, что ценные сочетания генов, появившись в результате мутаций, не рассыпаются, а передаются из поколения в поколение в неизменном виде.

*Недостаток* же бесполого размножения в том, что источником необходимого для естественного отбора разнообразия (изменчивости) являются только мутации. При бесполом (агамном) размножении происходит естественное *клонирование* организма, развившегося из зиготы, с образованием множества генетически идентичных индивидов или модулярных единиц колонии.

Но не надо забывать, что соматическая наследственность имеет и свои особенности: существуют соматические мутации, которые передаются только при бесполом размножении.

При этом у всех животных с бесполом размножением сохраняется резерв недифференцированных тотипотентных клеток и дифференциация элементов на половые и соматические отсрочена. Таким образом, половая линия у таких животных не сегрегирована и стволовые клетки служат источником бесполого размножения и регенерации. (Примерами такого рода резервных стволовых клеток являются интерстициальные клетки книдарий, архециты губок, необласты планарий, стволовые клетки колониальных ракообразных и асцидий и др.)

Принципиальное отличие репродуктивной стратегии, включающей бесполое размножение, от стратегии *лишь с половым размножением* связано с поддержанием линии первичных стволовых клеток с неограниченным морфогенетическим потенциалом в течение всей жизни организма. *Самообновляющийся резерв первичных стволовых клеток – клеточная основа репродуктивной стратегии, включающей и половое, и бесполое размножение.*

Короче говоря, у каждого варианта размножения есть свои «плюсы и минусы», и поэтому в жизненном цикле животных мы вновь обнаруживаем комбинации использования достоинств обоих видов размножения в их многочисленных вариантах.

Два способа размножения очень сильно различаются и исходным клеточным материалом, и всем ходом развития. Тем не менее в обоих случаях конечный результат развития – особь данного вида – получается одинаковым – так называемый «множественный онтогенез».

Это явление наглядно показывает, что развитие есть процесс *эпигенетический*; *ход развития зависит от количества и качества исходного клеточного материала*. Конечный же результат развития обеспечивается способностью клеток определённым образом взаимодействовать друг с другом и организовываться в интегральное целое, которое и даёт начало новому индивиду.

### 3.3.6.2. Бесполое размножение

По цитологическому принципу бесполое размножение можно разделить на 2 типа:

- 1) агамная цитогония (моноцитогония) и
- 2) вегетативное размножение.

Первый представлен только у Protozoa (и был рассмотрен выше); второе же – у Metazoa.

#### 3.3.6.2.1. Вегетативное размножение

Слово «вегетативный» буквально означает «растительный». Действительно, оно чрезвычайно характерно для растений. Одно из образных (но не лишённых биологического смысла) определений понятия «растения»: «это вегеторазмножающиеся фотосинтетики». И у животных вегетативное размножение, по сути, аналогично таковому растений.

Формы его достаточно разнообразны.



Рис. 67. Виды вегетативного размножения животных (на основе: Иванова-Казас, 1995)

Как видно из рис. 67, в первую очередь оно представлено двумя основными формами:

- 1) делением и
- 2) почкованием.

Первое понимается как *обособление частей, принадлежавших ранее единому целому*. При этом первоначальный индивид как таковой перестаёт существовать, а каждая часть дополняет себя до состояния целого.

Деление может быть *неупорядоченным*; при этом направление деления сильно варьируется, а количество и размеры фрагментов, на которые

расчленяется тело, тоже непостоянны. Такое деление можно называть также *фрагментацией* (иногда этот термин употребляется в более широком смысле).

При *упорядоченных* формах деления направление плоскости деления, уровень, на котором оно происходит, количество и размеры фрагментов более постоянны. В этом случае все дочерние особи обычно сохраняют исходную передне-заднюю полярность, а у билатерально-симметричных животных остаются неизменными также дорсо-вентральная и латеральная оси, чего при фрагментации может и не быть.

Упорядоченное деление, в свою очередь, может быть а) *продольным* и б) *поперечным*. На первый взгляд различие между этими формами кажется несущественным. Но это не так. Все Metazoa (как радиально-, так и билатерально-симметричные) – гетерополярные организмы, т. е. разные концы их тела имеют разную структуру. Поэтому деление *вдоль* главной оси обеспечивает *равномерное распределение всех структур* между обеими дочерними особями (недаром именно продольным делением происходит репликация хромосом). Такое деление встречается редко, главным образом у радиально-симметричных животных (кишечнополостных, иглокожих) (рис. 68).

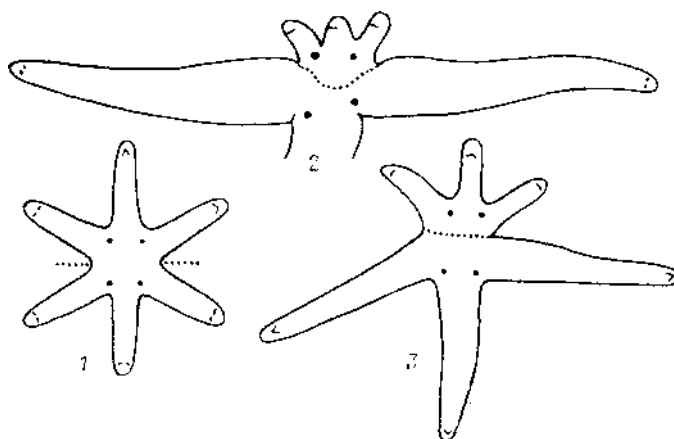


Рис. 68. Деление морской звезды *Sclerasterias* (по: Fisher, 1925):  
1 – перед делением, 2,3 – восстановительный процесс

*Поперечное* же деление даёт два разнородных фрагмента, соответствующих переднему и заднему концам исходной особи, которые могут *очень существенно различаться* в морфологическом и функциональном отношении (рис. 69). Иногда один из фрагментов (обычно передний) сохраняет важнейшие структуры и свойства исходного животного, а второй строится преимущественно из недифференцированных тканей – поэтому большинство структур из него (в отличие от передней части) образуется заново.

Такое деление более распространено и, в свою очередь, подразделяется на а) *простое* (т. е. деление надвое) и б) *множественное*. В последнем варианте возникает целая цепочка особей – стробила (поэтому такое деление называют также *стробилиацией*) (рис. 70). В наиболее типичных случаях этот процесс растягивается во времени: с одного конца стробилы последовательно один за другим отделяются фрагменты, а на другом конце образуется зона нарастания.



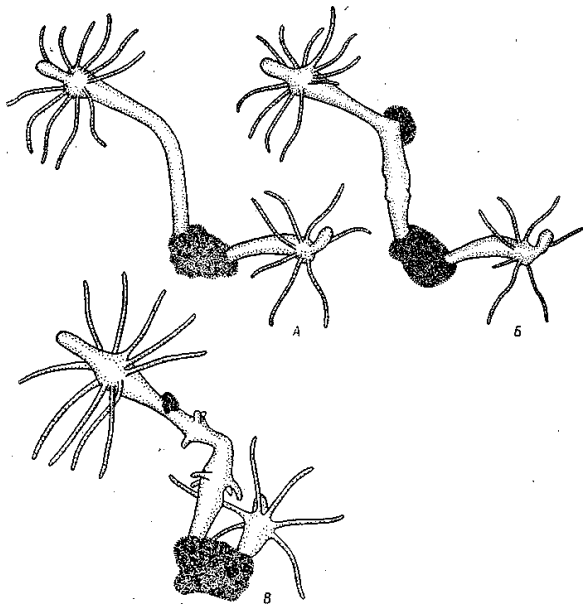


Рис. 69. Поперечное деление полипа *Atheicata*, сопровождающееся инверсией полярности (по: Hand, Jones, 1957)

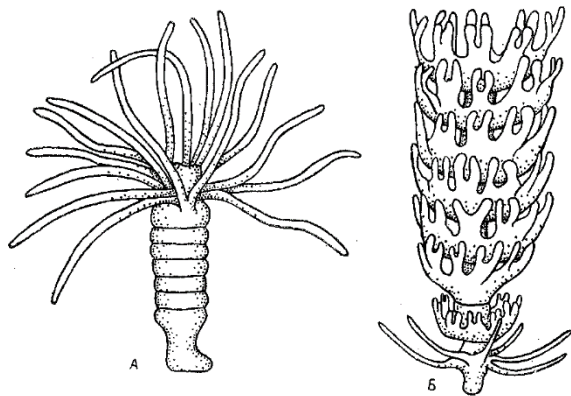


Рис. 70. Стробилиция у *Scyphozoa* (по: Иванова-Казас, 1995): А и Б – полидискная стробила *Aurelia limbata* в начале и в конце стробилиции

*Почкование* существенно отличается от деления. Это – процесс новообразования, в основе которого лежит дифференциальный рост, отличный от обычного роста. Причём сам почкующийся индивид не изменяется или изменяется несущественно. Таким образом, в результате получают один старый («материнский») организм и один или несколько новых дочерних (почек).

Ещё одно характерное различие между почкованием и делением: при делении оси новой особи совпадают с осями старой, а при почковании и пролиферации элементы тела родительской особи центрируются вокруг новой оси. Можно отметить также, что по характеру формообразовательных процессов размножение делением больше напоминает восстановительные явления типа регенерации, а почкование ближе к соматическому эмбриогенезу.

Почкование бывает а) *наружным* и б) *внутренним*.

*Наружное*, в свою очередь, подразделяют на а) *париетальное* (или латеральное) и б) *столониальное*.

В первом случае почки образуются непосредственно на теле матери; во втором – почки формируются на особых выростах – столонах (рис. 71). Такое почкование иногда называют также пролиферацией (хотя в настоящее время так обычно называют преимущественно митотическое размножение клеток).

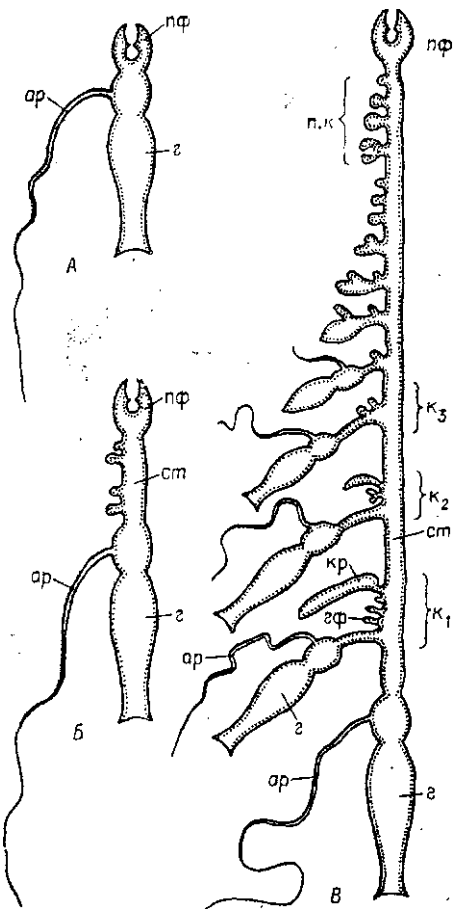


Рис. 71. Схема строения и развития колонии Siphonanthae (по: Давыдова, 1914): А – сифонула; Б – образование stolона и двух зон почкования; В – зрелая колония: ар – арканчик; г – гастрозооид; гф – почка гонофора; к – кормидии разных возрастов; кр – кроющая пластинка; п. к – почки плавательных колоколов; пф – пневматофор; ст – stolон

В случае *внутреннего* почкования, как следует из названия, для образования почки обособляется внутренний участок тела матери; например, геммулы губок (рис. 72), статобласты мшанок. Такие почки обычно долгое время остаются в состоянии покоя и начинают активно развиваться только после смерти материнского организма.

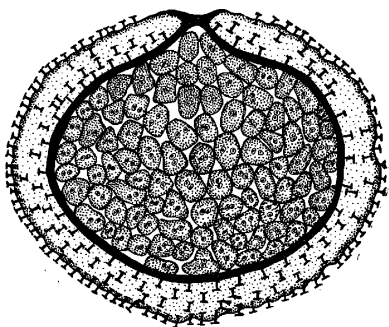


Рис. 72. Зимующая геммула губки Ephydatia fluviatilis (по: Wintermann, 1951)

Конечно, между рассмотренными типами размножения нет резких границ. Наконец, иногда одна форма размножения вторично приобретает черты, сближающие её с другой формой. Так, например, несмотря на существенные различия между делением и почкованием, о которых говорилось ранее, поперечное деление у некоторых асцидий в процессе эволюции приобрело характер почкования.

### 3.3.6.2.2. Полиэмбриония

Особую форму бесполого размножения представляет собой *полиэмбриония*. Обычно так называют развитие *из одного яйца нескольких зародышей*. (Сразу же следует оговориться, что к полиэмбрионии не относятся случаи, когда в результате особенностей нормального оогенеза или каких-либо его нарушений внутри яйцевой оболочки оказывается несколько яиц.)

Сам термин, заимствованный из ботаники, в зоологии впервые был применён Маршалем ещё в 1899 г. В ботанике в него вкладывается гораздо более широкое содержание: к этой категории относят не только все случаи расщепления первоначально единого зародыша, но и образование добавочных зародышей не из самого яйца, а из других клеток зародышевого мешка или даже из тканей материнских растений.

Сам автор различал три формы полиэмбрионии: 1) *экспериментальную*; 2) *случайную* или *тератологическую* (имея в виду двойников и двойниковые уродства, возникающие спорадически у всех животных); 3) *специфическую*, которая у некоторых видов становится нормой. Разделение это довольно условно, и, по сути дела, природа у первого и второго вариантов одна – эмбриональная регуляция (см. часть 2 учебного пособия).

Что же касается полиэмбрионии *специфической*, то у неё можно выделить три формы: 1) *бластогенетическую*, 2) *педогенетическую*, 3) *полиэмбрионию* в узком смысле.

*Бластогенетическая* полиэмбриония. Имеются в виду те случаи, когда развитие нескольких зародышей является следствием смещения процессов бесполого размножения, свойственного взрослым животным, на эмбриональные стадии развития (например, некоторые мшанки, асцидии, огнетелки). Это явление отличается от «обычного» бесполого размножения только тем, что оно осуществляется во время эмбриогенеза.

*Педогенетическая полиэмбриония*. Более сложная форма, которую таковой считают не все исследователи. Яркий пример – моногенетические сосальщики рода *Gyrodactylus* (рис. 73). У них за один раз созревает лишь одно яйцо, которое лишено оболочек и желточных клеток. Начинающееся далее дробление у этих животных весьма сложное, с образованием различных бластомеров (что заставляет некоторых исследователей отказывать этому явлению в принадлежности к полиэмбрионии, расценивая его как своеобразную форму партеногенеза). Однако большинство современных авторов всё же считают это полиэмбрионией. (Хотя не исключено, что к этой группе относят и варианты упрощения полового размножения, аналогичного партеногенезу.) Похоже, что педогенетическая полиэмбриония не имеет по своему происхождению ничего общего с бесполом размножением. По-видимому, она приобрела вторичное сходство с ним из-за того, что половые клетки, за счёт которых образуются добавочные зародыши, утрачивают все свои специфические черты и уподобляются клеткам соматическим.

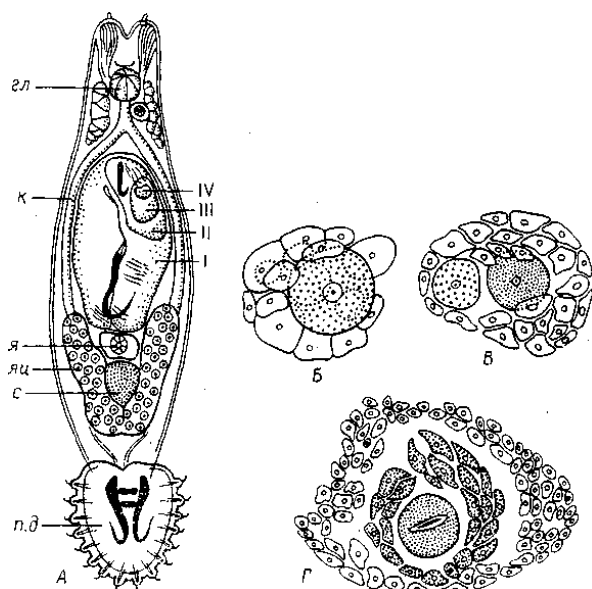


Рис. 73. Развитие *Gyrodactylus* (из Brien, 1961): А – взрослый червь с зародышами; Б, Г – зародыши на разных стадиях развития.

гл – глотка; к – кишка; п. д. – прикрепительный диск; с – семенник; я – яйцо; яи – яичник. I–IV – зародыши, заключённые один в другом

*Типичная полиэмбриония* (полиэмбриония в узком смысле). Как закономерное явление встречается у млекопитающих (броненосцев). У них в стенке амниона, обращённой к энтодерме, образуется по первичной полоске и начинается развитие четырёх зародышей (рис.74). Число зародышей, развившихся таким образом из одного яйца, может достигать 12.

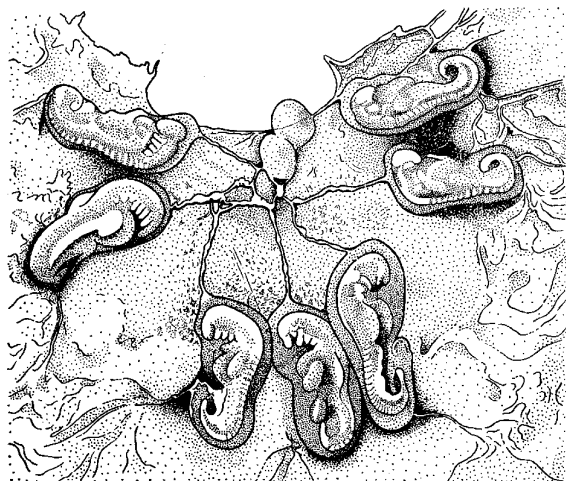


Рис. 74. Поздние зародыши – однойяйцевые близнецы *Tatusia hybrida* (по: Fernandez, 1916)

Такая полиэмбриония тоже возникла независимо от бесполого размножения взрослых форм и часто наблюдается у животных, которым бесполое размножение во взрослом состоянии не свойственно (насекомые, млекопитающие). Её характерная особенность в том, что ещё слабо дифференцированный и недостаточно интегрированный эмбриональный клеточный материал разделяется на несколько частей, развитие которых начинается независимо. У наездников это происходит во время дробления, у круглоротых мшанок – на стадии ещё не ясной дифференцировки клеток на поверхностный слой эктодермы и внутреннюю массу мезодермы. Правда, у веерокрылых и броненосцев в момент полиэмбрионализации уже различаются внезародышевые части (см. часть 2 настоящего учебного пособия), но собственно зародыш отсутствует.

Таким образом, при типичной полиэмбрионии разделение клеточного материала предшествует формированию зародышей. Последнее же протекает так же, как у близких моноэмбрионических видов. Если данной группе животных свойственно развитие с метаморфозом, то и при полиэмбрионическом развитии образуются личинки, чего не наблюдается при других формах бесполого размножения.

Если подойти к специфической полиэмбрионии с экологической точки зрения, то обращает на себя внимание тот факт, что она встречается преимущественно у живородящих и паразитических видов. Очевидно, это связано с тем, что для развития зародышей необходимо много питания. Даже в случаях яйцеживорождения развитие обычно протекает медленнее, чем у яйцекладущих форм, а тканевая дифференциация наступает позднее, что создаёт благоприятные условия для возникновения полиэмбрионии.

### 3.3.6.2.3. Бесполое размножение в жизненных циклах животных

Таким образом, поскольку, как многократно отмечалось, и половое, и бесполое размножение имеют разные достоинства и недостатки, часто они довольно чётко выделяются в качестве конкретных фаз жизненного цикла.

В жизненном цикле колониальных животных одно поколение оозоида (индивида, развившегося из яйца) чередуется с множеством поколений бластозоидов – индивидов, являющихся результатом вегетативного размножения (рис. 75).

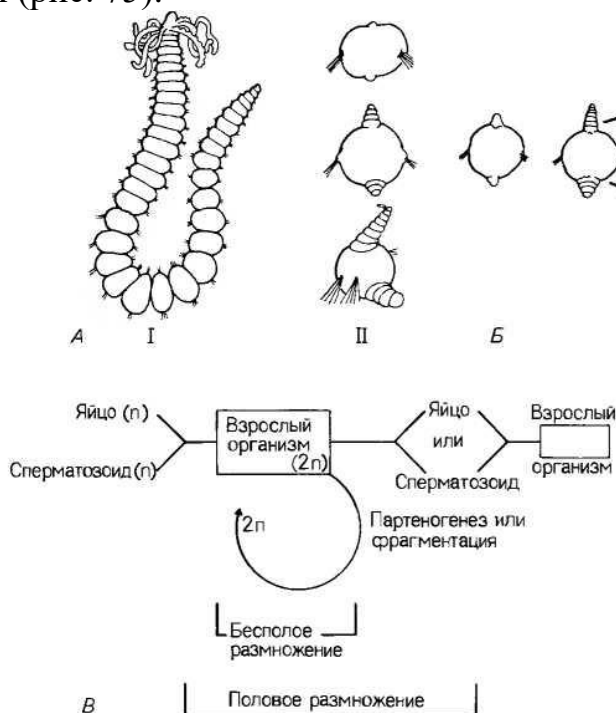


Рис. 75. Пример множественной фрагментации: полихета *Dodecaceria*. А. I. Взрослая особь до разделения на сегменты (по:Dehorne, 1933; Gibson, Clark, 1976). II. Стадия регенерации: каждый сегмент формирует голову и хвост путём прироста новых сегментов.

Б. Образование первичных, а затем вторичных особей из одного сегмента.

В конечном счёте этот сегмент оказывается в составе особи, прекратившей фрагментацию.

В. Схема жизненного цикла, включающего бесполое и половое размножение: бесполое сменяется половым, и все бесполое особи в конце концов погибают

Затруднения, вносимые почкованием и фрагментацией в формулировку понятия «особь», особенно выражены у тех организмов, где эти процессы идут не до конца. Вследствие этого возникают колонии из большого числа структурных единиц. По-видимому, этих животных правильнее считать состоящими не из особей, а из модульных единиц (рис. 76).

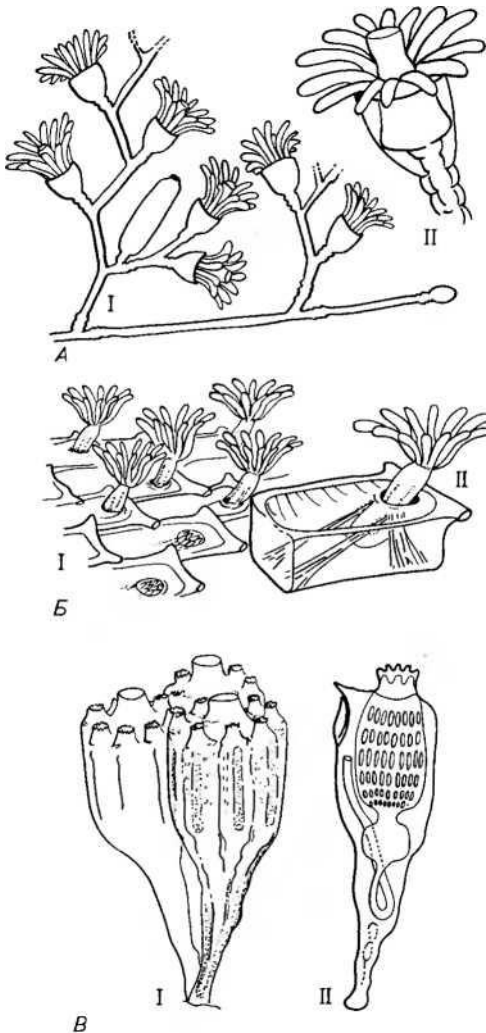


Рис. 76. Примеры колониальных, или «модульных», беспозвоночных. А – гидроидный полип *Obelia*: I – ветвящаяся колония; II – отдельный полип. Б – мшанка *Membranipora*: I – часть колонии; II – отдельный зооид. В – оболочник *Sydnium*: I – три колонии с отдельными входными и общим выводным сифонами; II – отдельный зооид

### 3.3.6.3. Половое размножение Metazoa

Наиболее распространённый способ полового размножения животных – с образованием гамет двух типов и их слиянием – хорошо известен даже непрофессионалам и будет подробно описан далее в 3.3.6.8.

Биологический смысл и особенности полового размножения достаточно подробно рассмотрены в соответствующем разделе. У животных при этом обычно довольно хорошо выражен половой диморфизм.

Известны несколько общих закономерностей, связанных с половым диморфизмом животных:

1. Система спаривания: полигамные виды имеют более выраженный половой диморфизм, чем моногамные. Самцы имеют большие размеры, потому что крупное тело помогает самцам в борьбе за самку. При моногамной системе размножения со слабой конкуренцией за самок самцы и самки имеют близкие размеры.

2. Половой диморфизм по размеру увеличивается с увеличением размеров тела, когда самцы больше самок, и уменьшается с увеличением средних размеров тела, когда самки больше самцов (так называемое «правило Ренча»). Примеры линий, которые следуют правилу, включают приматов, ластоногих и парнокопытных. Причины такой картины до сих пор не ясны. В том числе и вопрос, почему самцы намного больше самок у больших животных и почему в той же филогенетической линии у видов с маленькими размерами самцы такого же размера или даже меньше самок.

3. Наземные виды имеют, как правило, больший половой диморфизм, чем древесные разновидности. Возможно, конкуренция между самцами у наземных разновидностей больше зависит от размера тела.

4. Как в пределах одного вида, так и среди родственных видов животных и растений, самцы часто очень сильно отличаются друг от друга, тогда как самки могут быть практически не различимы.

5. Социальная структура. Половой диморфизм больше выражен в сообществах, где отдельные самцы конкурируют между собой по сравнению с сообществами, в которых самцы могут объединяться в группы. Интенсивность конкуренции, возможно, та же, но тип ее меняется. При одиночной конкуренции размеры тела и клыков могут быть важными в приобретении и охране гарема, при групповой конкуренции коалиция сотрудничающих мужчин может быть важнее для нанесения поражения доминирующим особям и приобретения партнеров для спариваний. Разумность приобретает большее значение, чем размер.

Примерами обратного полового диморфизма по размеру тела могут служить большинство насекомых, амфибий, рыб и змей, а также некоторые птицы (в основном хищные, совы, поморниковые, фрегаты, олуши).

Далее коснёмся менее «стандартных» версий – партеногенеза и гермафродитизма. Поскольку последний был рассмотрен ранее, уделим внимание партеногенезу.

#### 3.3.6.3.1. Партеногенез

Напомним, что у животных он отмечен у относительно небольшой доли известных в настоящее время видов. Однако эти виды принадлежат к такому большому количеству типов, что теперь, после того как он был открыт, описан и изучен, можно с полным основанием перечислять те крупные систематические группы, в которых его нет. К ним, прежде всего, могут быть отнесены плацентарные млекопитающие. Отсутствие партеногенеза объясняют некоторыми особенностями их раннего развития – такими как привнесение центриоли в яйцеклетку сперматозоидом и необходимость геномов обоих родителей уже для раннего эмбриогенеза (геномный импринтинг).

Из этого разнообразия вытекает и то, что партеногенез возникал многократно и независимо.

При этом и партеногенез имеет ряд вариантов (см. ниже).

В 1886 г. Л.А.Тихомиров у тутового шелкопряда вызвал партеногенез искусственно, воздействуя на кладки яиц различными способами: концентрированной серной кислотой, резкими перепадами температур, механическими воздействиями и др. Гусеницы, развившиеся из таких яиц, превращаются в диплоидных бабочек. Б. Л. Астауров в 40–60-х гг. XX в. разработал промышленный способ стимуляции партеногенеза посредством теплового шока. Затем В.А.Струнникову удалось стимулировать партеногенетическое развитие самцов, дающих даже больше шёлка в коконах, чем самки.

Впоследствии выяснилось, что около 0,001–0,0001% яиц в кладке шелкопряда способны к самопроизвольному, т. е. естественному, партеногенетическому развитию.

После работ А.А.Тихомирова над проблемами партеногенеза работали многие исследователи. О. и Р. Гертвиги сообщили о возможности партеногенетического развития яйцеклеток морского ежа, обработанных стрихнином или йодоформом. Ж. Лёб в продолжение этих работ вызывал партеногенетическое развитие яиц морских ежей после обработки органическими кислотами. Е. Батайон также в начале XX в. вызывал партеногенез у лягушек и жаб уколом иглы, смоченной кровью этих животных. М. Олсен показал естественный партеногенез у птиц. Выведена порода индеек, у которой в половине случаев наблюдается естественный партеногенез и т. д.

Феномен партеногенетического развития на первый взгляд не согласуется с тонкой и сложной подгонкой «своего» сперматозоида к «своей» яйцеклетке, со сложностью самого сперматозоида (см. 3.3.6.7.2). Но если вспомнить, что реакция активации сперматозоида, которую можно вызвать как специфическими, так и неспецифическими факторами, похожа на вызываемую им кортикальную реакцию яйцеклетки, которая по структуре и механизму гомологична акросомной, то явление партеногенеза уже не будет вызывать удивления. В этом случае готовая к оплодотворению яйцеклетка предстаёт как структура, дальнейшая форма существования которой предуготована ею самой. Подобно мышце, которая не только на специфический эфферентный импульс, но и на неспецифическое воздействие одинаково отвечает сокращением, яйцеклетка и на контакт со сперматозоидом, и на неспецифические воздействия отвечает одинаково – реакцией активации.

Обычно из партеногенетических яиц, кроме оговорённых случаев, развиваются диплоидные или даже полиплоидные организмы. Следовательно, для осуществления партеногенеза необходимо добиться диплоидизации.

Выделяют два основных механизма диплоидизации партеногенетических яиц – а) *амейотический* и б) *мейотический*.

*Регуляция хромосом* в партеногенезе может происходить следующими известными способами:

1. Путём *выпадения редукции*, в результате оба деления оказываются эквационными (дафнии, моллюски).

2. Посредством *эндодупликации* (удвоения числа хромосом) – или в последнем оогониальном делении, или перед началом I профазы мейоза. В этом



случае и после двух мейотических делений ядро оказывается диплоидным (планарии, турбеллярии, земляные черви, некоторые насекомые, рыбы, амфибии, ящерицы). Организм, развивающийся партеногенетически, оказывается диплоидным, а из оплодотворенного яйца развивается полиплоид.

3. I мейотическое деление может быть абортивным или полностью выпасть, т. е. разошедшиеся хромосомы вновь объединяются в одном ядре, которое и переходит ко второму делению созревания.

4. II мейотическое деление может быть абортивным или полностью выпасть (некоторые ракообразные, птицы).

5. Плоидность восстанавливается в результате так называемого самооплодотворения: женский пронуклеус сливается с одним из направительных телец (некоторые насекомые).

6. После II деления дробления попарно сливаются гаплоидные ядра и плоидность восстанавливается (некоторые насекомые).

Используя схемы регуляции плоидности при партеногенезе и сопоставляя их с картами генетического определения пола, можно узнать пол животного, которое разовьётся в каждом конкретном случае, или предсказать вероятность появления тех или иных комбинаций.

Своеобразной разновидностью партеногенеза является *гиногенез* – оплодотворение при участии спермы другого (родственного) вида. В данном случае вопреки ожиданию, что возникнет гибридная форма, развивается организм того вида, которому принадлежит яйцеклетка. Сперматозоид лишь активирует яйцеклетку, не внося свой генетический материал в геном зародыша. Например, яйца серебряного карася могут быть стимулированы спермой сазана, плотвы, золотого карася.

Экспериментально гиногенез может быть получен при осеменении яиц спермой далёких видов, инактивацией ядра сперматозоида физическими и химическими агентами или механическим удалением мужского пронуклеуса из яйца. Развивающиеся при этом гаплоидные зародыши обычно нежизнеспособны. Гиногенез используется для получения строго гомозиготных организмов, а также особей одного, обычно женского, пола.

Для получения диплоидного гиногенеза необходимо подавить цитотомию одного из делений созревания яйцеклетки или одного из первых делений дробления яйца.

(Устаревший синоним гиногенеза – мероспермия – неспособность ядра спермия соединиться с ядром яйцеклетки после проникновения в неё, что является одной из основных причин гиногенеза.)

#### Классификации партеногенеза

Существует несколько классификаций партеногенетического размножения.

1. По способу, природе происхождения:

а) Естественный – нормальный способ размножения некоторых организмов в природе.

б) Искусственный – вызывается экспериментально.

2. По полноте протекания:

а) Рудиментарный (зачаточный) – неоплодотворённые яйцеклетки начинают деление, однако зародышевое развитие прекращается на ранних стадиях. Вместе с тем в некоторых случаях возможно и продолжение развития до конечных стадий (акцидентальный или случайный партеногенез).

б) Полный – развитие яйцеклетки приводит к формированию взрослой особи. Эта разновидность партеногенеза наблюдается во всех типах беспозвоночных и у некоторых позвоночных.

3. По способу восстановления диплоидности:

а) Амейотический – развивающиеся яйцеклетки не проходят мейоз и остаются диплоидными.

б) Мейотический – яйцеклетки проходят мейоз (при этом они становятся гаплоидными). Новый организм развивается из гаплоидной яйцеклетки (самцы перепончатокрылых насекомых и коловраток) или яйцеклетка тем или иным способом восстанавливает диплоидность (например, путём эндомитоза или слияния с полярным тельцем)

4. По наличию других форм размножения в цикле развития:

а) Облигатный – когда он является единственным способом размножения.

б) Циклический – партеногенез закономерно чередуется с другими способами размножения в жизненном цикле, например, у дафний и коловраток. У последних партеногенетическое развитие носит сезонный характер. Известны так называемые телетокические поколения тлей, дафний, представленные исключительно самками.

в) Факультативный – встречается в виде исключения или запасного способа размножения у форм, в норме двуполых. Например, у социальных насекомых так называемая царица может произвольно путём регуляции активности семяприёмников откладывать оплодотворённые или неоплодотворённые яйца. Сперма в семяприёмниках царицы долго сохраняет свою активность, и её расходование может регулироваться в зависимости от потребностей семьи. Из неоплодотворённых яиц развиваются гаплоидные самцы – трутни.

Наконец, у сосальщиков партеногенез характерен для личиночных стадий развития – так называемый педогенез (см. 2.2.3.9.).

#### **3.3.6.4. Типы воспроизводства животных при половом размножении.**

##### **Живорождение**

У животных при половом размножении выделяют три основных типа воспроизведения потомства:

- 1) яйцерождение,
- 2) яйцеживорождение и
- 3) живорождение.

1. При яйцерождении развитие зародыша происходит вне тела самки, во внешней среде под защитой яйцевых оболочек. Яйцерождение может быть прямым и личиночным. Оно характерно для большинства представителей беспозвоночных, круглоротых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, а

также однопроходных млекопитающих. В зоологической литературе животных с яйцерождением часто называют яйцекладущими.

2. Яйцеживорождение – способ воспроизведения потомства, при котором зародыш достигает полного развития в яйце, находящемся в теле матери, и освобождается от яйцевых оболочек после откладки яйца или в организме самки. В некоторых случаях зародыш может освобождаться от яйцевых оболочек до откладки яйца. Никаких временных специализированных органов питания между зародышем и материнским организмом не обнаружено. В свою очередь, яйцеживорождение может быть а) *прямым* и б) *личиночным*.

Видов, которым свойственно яйцеживорождение, довольно много: некоторые кишечнополостные, гребневики, немертины, многощетинковые черви, моллюски, некоторые скорпионы (рис. 77), клещи (гамазовые), иглокожие, некоторые рыбы, живородящая ящерица, веретеница, обыкновенная гадюка, некоторые морские змеи, ужи и др.

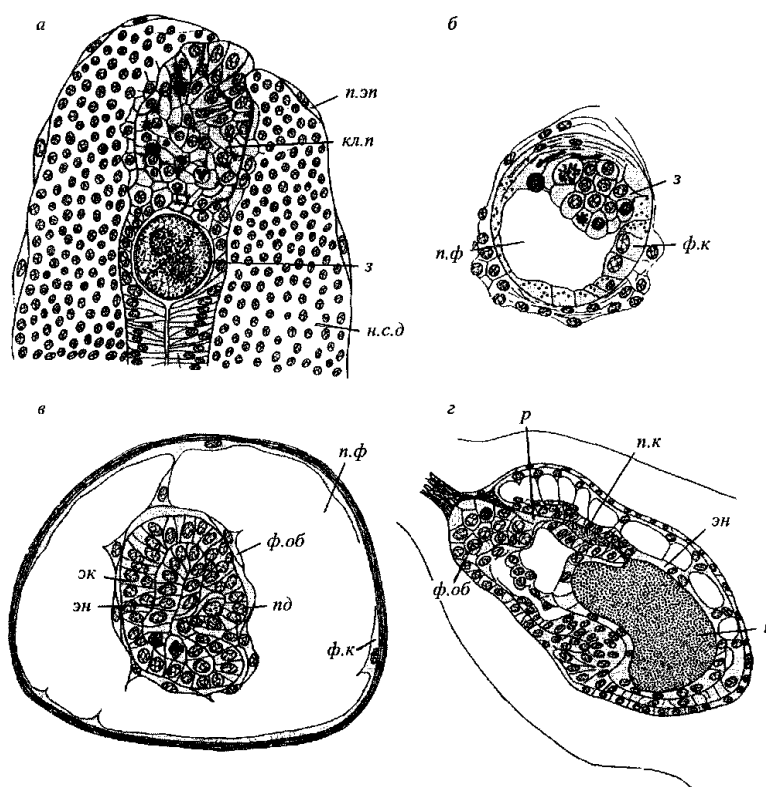


Рис. 77. Схема развития зародыша скорпиона *Normurus australasiae* и формирование плацентарного органа (по: Pfliegfelder, 1930): а – медианный срез конца дивертикула овариальной трубки с зародышем на двухклеточной стадии; б – фолликул с зародышем на стадии 28 бластомеров; в – фолликул с двухслойным зародышем; г – поздняя стадия морфогенеза; з – зародыш; к – кишка с желтком; кл.п – «клеточная пробка»; н.с.д – наружный слой стенки дивертикула; пд – зачаток педипальпы; п.к – передняя кишка; п.ф – полость фолликула; п.эп – перитонеальный эпителий; р – рот; ф.к – клетки фолликула; ф.об – фолликулярная оболочка; эк – эктодерма; эн – энтодерма

В ряде случаев наблюдается неполное яйцеживорождение, когда зародыш начинает развиваться в яйце, находящемся в теле матери, но достигает полного развития лишь после откладывания яйца (некоторые кольчатые и круглые черви).

3. Живорождение (истинное живорождение, или вивипария) менее распространено, чем яйцерождение и яйцеживорождение. В этом случае *зародыш*, лишённый яйцевых оболочек, развивается в материнском организме, а рождается уже в большей или меньшей степени развитый *детёныш*. При этом между развивающимся зародышем и материнским организмом формируются временные специализированные органы, обеспечивающие питание, дыхание и удаление продуктов обмена зародыша.

Одни из самых ранних известных проявлений живорождения найдены среди аммонитов. Например, в жилой камере раковины верхнеюрской *Orpelia sterospis* найдены остатки раковин 60 детёнышей.

Оно имеется как у водных, так и наземных животных: у представителей типов Porifera (*Calcispongiae*), Bryozoa, некоторых Kamptozoa, Mollusca (некоторые Gastropoda), Chelicerata (отряды Scorpiones, Pseudoscorpiones, Acari), Uniramia (некоторые Insecta), Onychophora (рис. 78), некоторых Echinodermata. Среди хордовых живорождение – у салпы, асцидий, многих акул и скатов, некоторых карпозубых, жаб, червяг, саламандр, черепах, ящериц и змей, у млекопитающих (за исключением, конечно, однопроходных).

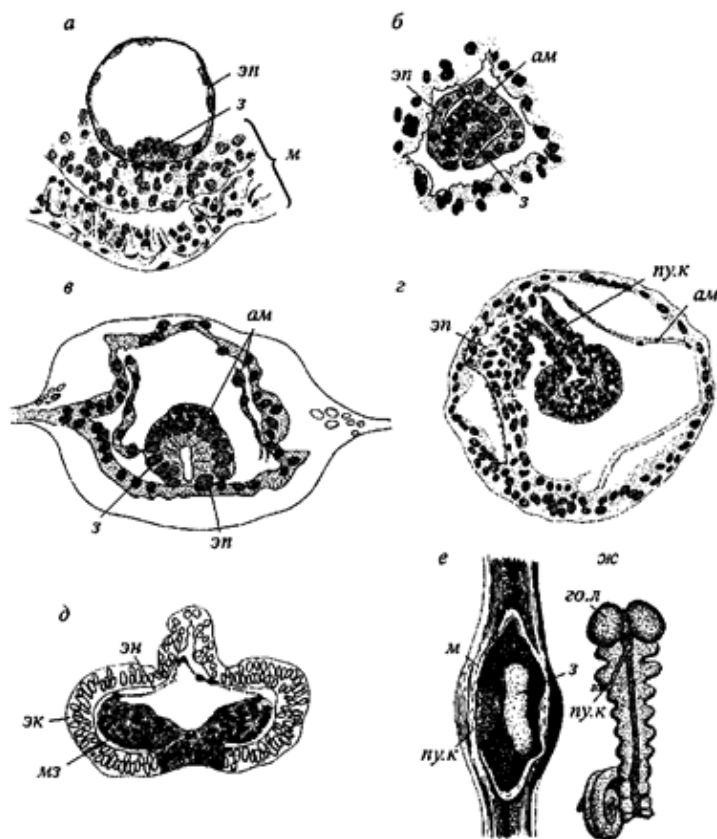


Рис. 78. Развитие зародыша онихофоры *Eriperipatus trinidadensis* и формирование плацентарного органа (по: Kennel, 1885): а – стадия пластинки; б, в – последовательные этапы изгибания зародыша и формирования амниона; г – начало развития зародышевых листков; д – поперечный срез зародыша; е – зародыш в выводковой камере; ж – поздний зародыш с пупочным канатиком; ам – амнион; гол – головные лопасти; з – зародыш; ат – стенка матки; мз – мезодерма; пук – пупочный канатик; эк – эктодерма; эн – энтодерма; эп – эпителий матки

Основное биологическое значение живорождения заключается в защите развивающихся зародышей материнским организмом от внешних неблагоприятных условий.

При всём многообразии форм можно выделить общие характеристики живорождения:

- малые размеры яйца (алецитального или олиголецитального);
- малые первоначальные размеры зародыша;
- увеличение размеров зародыша в ходе его развития;
- возникновение особых приспособлений (провизорных органов) как у зародыша, так и у матери для осуществления необходимых физиологических процессов зародыша: питания, дыхания, удаления продуктов обмена;
- развитие ювенильной особи или личинки в материнском организме;
- основным источником пищи развивающегося зародыша служит не желток яйца, а вещества, получаемые от материнского организма.

При живорождении зародыш может развиваться:

- в яичнике;
- в половых путях (яйцеводы, матка);
- в целомических полостях;
- в гемоцеле;
- в специальных временных и постоянных образованиях (в бурсе, овицелле, выводковой камере и др.).

При этом источниками питания зародыша живородящих организмов могут служить:

- запасы питательных веществ;
- вещества, образующиеся при распаде неразвивающихся яиц;
- вещества, доставляемые из материнского организма. В этом случае образуются специальные приспособления, имеющие общее название *плаценты*.

У некоторых панцирных клещей наблюдается весьма своеобразное явление, получившее название «посмертное живорождение». Самка погибает, не отложив яиц, которые затем развиваются в трупe матери. Вылупившиеся личинки выходят наружу через анальные створки или через ротовые органы.

Единой классификации различных форм живорождения у животных до настоящего времени нет. При рассмотрении разных случаев живорождения, по-видимому, следует исходить прежде всего из характера взаимоотношений между матерью и развивающимся внутри неё зародышем, а также из способа поступления питательных веществ от матери к зародышу.

На основании такого подхода можно выделить следующие четыре типа живорождения, которые не следует рассматривать с эволюционных позиций (Батыгина и др., 2006).

1. Лецитотрофное живорождение. Описано для представителей нескольких отрядов насекомых с полным превращением.

В данном случае в качестве питательного материала зародыш использует исключительно желточные включения яйца. От яйцеживорождения отличается тем, что в ходе эмбриогенеза зародыш освобождается от яйцевых оболочек, но дальнейшее развитие проходит в теле самки. Возможно прикрепление зародыша к стенке половых путей матери.

2. Цитотрофное живорождение. Эмбрион получает дополнительные питательные вещества путём их передачи от специализированных клеток матери специализированным клеткам зародыша. При этом структур, подобных плаценте, не образуется.

3. Аденотрофное живорождение. Источником питания зародышей на ранних этапах развития служит желток яйца, а на более поздних они активно питаются выделениями половых путей матери или специальных образований. В этом случае зародыш может прикрепляться к стенке выводковой полости либо находиться во взвешенном состоянии. В пределах аденотрофного живорождения можно, в свою очередь, выделить два варианта:

а) абсорботрофное живорождение – растворённые питательные вещества зародыш поглощает всей поверхностью тела либо специализированными её участками путём пиноцитоза или фагоцитоза;

б) деглототрофное живорождение – питательные вещества проникают в зародыш в результате активного их заглатывания либо поступления в кишечник по специализированным провизорным органам зародыша.

4. Плацентарное живорождение. В данном случае формируется специальный орган – плацента, осуществляющий питание зародыша. В её образовании участвуют как ткани матери, так и ткани зародыша. Иногда на ранних этапах развитие эмбриона происходит за счёт плаценты, тогда как затем он переходит к активному заглатыванию выделений половых путей самки – встречается у брюхоногого моллюска *Veloplacenta maculata*, представителей типа *Onychophora*; у насекомых отрядов *Blattoidea*, *Psocoptera*, *Homoptera* и *Heteroptera*; у асцидии *Hypsistozoa fasmeriana*; практически у всех сальп; у представителей семейства *Loxosomatidae* из типа *Kamptozoa*, а также у ряда мшанок.

Состав материнской фракции плаценты значительно варьирует у различных беспозвоночных, тогда как со стороны зародышей в её построении участвуют лишь эктодермальные производные; исключение составляют насекомые, у которых эмбриональная фракция плаценты представлена серозой. Разнообразие развития, строения и состава плаценты у животных различных систематических групп свидетельствует о её неоднократном и независимом возникновении.

#### 3.3.6.4.1. Эмбрионизация и эволюция живорождения у животных

Забота о потомстве в форме вынашивания эмбрионов является причиной так называемой *эмбрионизации* – т.е. возникновения в процессе эволюции способности к прохождению значительной части стадий зародышевого развития под защитой материнского тела или специальных яйцевых оболочек.

Следствием этого является быстрое и экономное развитие сложного зародыша и упрощение жизненного цикла. Степень этого упрощения зависит от того, сколько и какие стадии проходят под защитой яйцевых оболочек или материнского организма.

Именно эмбрионизация путём утраты провизорных адаптаций – личинки и метаморфоза – позволила представителям ряда групп животных выйти на сушу.

С экологических позиций переход от *яйцерождения* с личиночной стадией к *яйцеживорождению* связан с переходом от самостоятельного питания к иждивенчеству, а при живорождении – и к своеобразному паразитизму.

Очевиден тот факт, что увеличение времени пребывания зародыша в непосредственном контакте с материнским организмом стало предпосылкой формирования направленного перемещения веществ от самки к эмбриону и обратно.

#### 3.3.6.4.2. Забота о потомстве

Способность животных осуществлять целенаправленную деятельность позволяет производителям потомства, называемым родителями, дополнительно обеспечивать успешное развитие потомства. Это и называется заботой о нём.

Забота о потомстве у многих животных начинается до появления его на свет. Часто сезонные миграции животных связаны с перемещением в места размножения, иногда за многие тысячи километров от места обитания. Животные, не совершающие таких дальних путешествий, тоже заранее подыскивают места, максимально благоприятные для развития потомства, выбирают территорию для размножения и развития потомства, многие охраняют её и готовят специальные укрытия – гнёзда, норы и т. п.

Особенности репродуктивного поведения животных рассматриваются в курсе зоологии, поэтому ограничимся напоминанием об основных проявлениях заботы о потомстве у животных разных систематических групп. Условно можно выделить следующие варианты.

1. Полное *отсутствие* заботы о потомстве. В этом случае успешность воспроизводства обеспечивается массовостью половых продуктов.

2. *Вынашивание отложенных яиц на теле* одного из родителей. Например, самки многих морских животных прикрепляют яйца непосредственно к своему телу и вынашивают их, а также выведшуюся молодь, до обретения ею самостоятельности. Оно наблюдается у ряда водных животных: морских звёзд, ракообразных. Такое поведение представляет собой следующую ступень усложнения заботы о потомстве, но в целом оно не отличается особой изобретательностью.

Количество отложенных яиц обратно пропорционально уровню родительской заботы. Эту закономерность хорошо подтверждают морские звёзды, среди которых наблюдаются как виды, вымётывающие яйца непосредственно в воду, где они оплодотворяются несколькими самцами, так и виды, вынашивающие яйца. У видов первой группы число созревающих в организме самки яйцеклеток достигает сотен миллионов, тогда как у вторых количество отложенных яиц не превышает нескольких сотен.

3. Откладка яиц в предварительно подысканную или специально подготовленную родителями среду. Так, мясной мухе необходимо найти труп животного, которым смогут питаться личинки. Бабочка-крапивница, павлиний глаз или адмирал для обеспечения своих гусениц необходимой пищей должны найти заросли крапивы, а жук-носорог – кучу прелой листвы.

Подобного же рода заботу о потомстве проявляет и большинство рептилий. Их основной задачей является подыскивание для инкубации своих яиц места с подходящим уровнем влажности и температуры. Чаще всего для этого они выкапывают яму или нору, чем забота исчерпывается.

К этой же группе, вероятно, можно отнести и одиночных ос и пчёл, наездников, демонстрирующих сложнейшие комплексы инстинктивного поведения, связанного с обеспечением необходимых условий для развития отложенных яиц. Самки этих насекомых, прежде чем отложить яйца, находят насекомых или пауков определённых видов, парализуют их, ужалив в нервные ганглии. Живое парализованное животное, таким образом, обеспечивает питание личинки-паразита до момента окукливания. При этом некоторые осы затаскивают парализованную добычу в предварительно вырытую норку, вход в которую после того как яйцо отложено, тщательно заделывают.

4. Строительство укрытия до рождения потомства, откладка туда яиц и его охрана до момента, пока подрастающая молодь его не покинет. Такое поведение характерно для ряда видов пауков, осьминогов, некоторых многоножек, рыб и т.д. К подобному же уровню заботы можно отнести и вынашивание икры и мальков во рту самцами некоторых рыб, икры и головастиков на задних ногах жабы-повитухи или на спине у самца суринамской пипы – в данном случае ротовая полость или спина выполняют функции гнезда.

5. Забота о потомстве до обретения им самостоятельности. Встречается в разных группах животных.

В наиболее сложной форме забота о потомстве включает в себя действия родителей для:

- питания;
- обеспечения защиты от разнообразных неблагоприятных факторов внешней среды;
- обучения потомства.

При этом нередко роли родителя – производителя потомства и родителя, обеспечивающего заботу о нём, могут не совпадать. Вплоть до разделения этих функций между представителями разных видов (наверное, наиболее известный пример – так называемый гнездовой паразитизм кукушек).

При этом забота может обеспечиваться:

- одной самкой или одним самцом;
- обоими родителями;
- в сложной семейной группе.

Кроме того, у стайных животных со сложным поведением (у птиц, млекопитающих) всё потомство, произведённое членами этой группы, в той или иной степени находится под покровительством всех взрослых особей.

Чрезвычайно специфична и большого совершенства достигает забота о потомстве у общественных насекомых.

### **3.3.6.5. Репродуктивная стратегия животных и её эволюция**

Несмотря на общие принципы полового процесса у всех животных, условия его осуществления и детали жизненных циклов различаются очень сильно; их часто в совокупности называют несколько антропоморфным термином «*репродуктивная стратегия*».



Если рассматривать эти вопросы комплексно, то наиболее важными признаками, в сумме составляющими репродуктивную стратегию, являются следующие:

- 1) максимальная потенциальная продолжительность жизни;
- 2) число эпизодов размножения в течение жизни;
- 3) характер расходования гамет;
- 4) накопление и массовое использование или постепенное расходование по мере образования;
- 5) степень синхронизации половых циклов особей в популяции;
- 6) избирательность спаривания и степень аутбридинга в популяции;
- 7) относительный размер и «стоимость» гамет;
- 8) тип развития и степень подверженности ювенильных и взрослых особей давлению отбора;
- 9) относительная доля всех доступных ресурсов, вкладываемых в размножение, и др.

Существуют и другие подходы и параметры.

Тем не менее, как видно из этого списка, понятие репродуктивной стратегии очень тесно связано с собственно популяционными аспектами исследования вида. Поэтому в данном случае ограничимся самым общим разговором на эту тему.

Исходя из вышеотмеченного, выделяют разные стратегии. Однако в биологическом обиходе чаще всего ограничиваются выделением двух основных вариантов, которые часто не совсем точно называют «К-стратегия» и «r-стратегия». Последние наименования восходят к так называемому уравнению популяционной динамики Ферхюльста, изложенному Р. МакАртуром и Э. Уилсоном в 1967 г. в книге «Теория островной биогеографии»:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right),$$

где  $N$  – численность (или плотность численности) популяции,  $dN/dt$  – текущая скорость её роста;  $r$  – предельная скорость её роста (коэффициент размножения), а  $K$  – переносимый объём (предельная численность или плотность численности популяции, при которой популяция ещё может существовать в равновесии с биотой).

Организмы, придерживающиеся  $r$ -стратегии (так называемые «*оппортунистические*»), стремятся к максимально возможной скорости роста численности (параметр  $r$ ). Потомство таких видов с большой долей вероятности не доживает до зрелого возраста. Организмы, придерживающиеся  $K$ -стратегии («*равновесные*»), наоборот, находятся в состоянии равновесия со своими ресурсами и воспроизводят относительно мало, однако стремятся вложить в потомство как можно больше.

Получив большую известность и найдя применение не только в биологии, сейчас эта теория менее популярна. В настоящее время чаще всего эти понятия подразумевают прежде всего следующее.

В случае «*r-стратегии*» во внешнюю среду продуцируется большое количество мелких, бедных желтком яиц, из которых вылупляются и переходят к самостоятельному существованию *личинки, находящиеся на ранних стадиях морфогенеза*. Планктонные личинки многих морских животных выполняют также расселительную функцию. Продолжая прогрессивное развитие в сторону дефинитивной организации, эти личинки вынуждены одновременно приспосабливаться к конкретным условиям существования и формировать различные провизорные органы. Поэтому переход от личинки к взрослой стадии сопровождается более или менее глубоким метаморфозом. При таком типе развития подавляющее количество личинок гибнет из-за разных неблагоприятных факторов среды. Но оставшихся оказывается достаточно для сохранения вида.

«*K-стратегия*» состоит в том, что животное производит немного крупных, богатых желтком яиц, которые иногда к тому же вынашиваются в теле матери или в специальных инкубационных сумках, а также осуществляют заботу о потомстве в постэмбриональный период. Из таких яиц выходит более продвинутая по пути морфологического развития *лецитотрофная личинка*, или *ювенильная форма*, которая уже обладает основными чертами плана строения взрослого животного, так что постэмбриональное развитие не сопровождается метаморфозом; смертность на незрелых стадиях незначительна, и в конечном итоге взрослого состояния достигает достаточное число особей. Между этими стратегиями существуют различные промежуточные варианты.

Разные стратегии размножения вырабатываются как адаптация к разным условиям существования, но всё же просматриваются определённые эволюционные тенденции. Например, развитие с *пелагической* личинкой (т. е. стратегии 1-го типа) широко распространено у низших Metazoa и с эволюционной точки зрения первично. Но в процессе эволюции наблюдается тенденция к увеличению количества желтка, развитию различных форм заботы о потомстве, сокращению пелагического периода и полному выпадению личиночной стадии. В результате вылупление из яйца происходит на всё более поздней стадии морфогенеза и те стадии, которые раньше были *постэмбриональными*, становятся *эмбриональными*. Как уже отмечалось, это явление получило название эмбрионализации (эмбрионизации) и имеет большое эволюционное значение.

Выработка стратегии размножения 2-го типа и прогрессирующая эмбрионизация происходят в разных группах животных независимо. У метагенетических Hydrozoa, например, многочисленные половые клетки развиваются в теле свободноплавающих медуз и вымётываются прямо в морскую воду. А так как у них яйцевых оболочек нет, то и эмбрионального периода развития, строго говоря, у них тоже нет. Но у многих гидроидов происходит подавление медузоидного поколения, которое приобретает вид недоразвитых прикрепленных гонофоров. Параллельно изменяется и биология

размножения: в каждом гонофоре развиваются всего лишь 2–3 яйца, которые содержат больше желтка, и начальные стадии развития протекают внутри гонофора, так что появляется и эмбриональный период развития. К самостоятельной жизни у этих видов переходят личинки типа паренхимулы или планулы (т. е. уже прошедшие гастрюляцию), а иногда даже ещё более сложная, снабженная щупальцами, актинула. Интересно, что даже виды одного рода могут в этом отношении различаться.

У *Cephalopoda* среди моллюсков, у членистоногих и хордовых первичные ресничные личинки уже отсутствуют и постэмбриональное развитие начинается с ювенильной формы (хотя у членистоногих ещё имеются личинки с неполным количеством сегментов, соответствующие метатрохофоре).

Гораздо более редкое явление представляет собой обратный процесс, своего рода *деэмбрионизация* – вторичное обеднение яиц желтком, благодаря чему происходит преждевременное вылупление из яйца. Именно такими причинами объясняют возникновение полного превращения у насекомых; яркий пример – паразитические перепончатокрылые (наездники).

Рационализация развития состоит в том, что оно приобретает более короткий и экономный характер, из него элиминируются процессы и целые стадии, утратившие свою необходимость. Так, эволюционный процесс эмбрионизации начинается с того, что стадия личинки (например, велигер моллюсков) формируется со всеми характерными признаками, но протекает внутри яйцевых оболочек, где происходит и метаморфоз. Но потом ставшие бесполезными личиночные органы исчезают; метаморфоз, представляющий собой как бы зигзаг на пути морфогенеза, выпадает из развития, которое становится прямым. Примером рационализации развития может служить также замена гастрюляции, протекающей по типу иммиграции, инвагинацией и т. д.

### **3.3.6.6. Развитие и жизненный цикл Metazoa**

Говоря о жизненном цикле (цикле развития) животных, часто приводят примерно следующую схему, в которой подразумевается участие двух половозрелых особей одного вида противоположного пола (рис. 79):

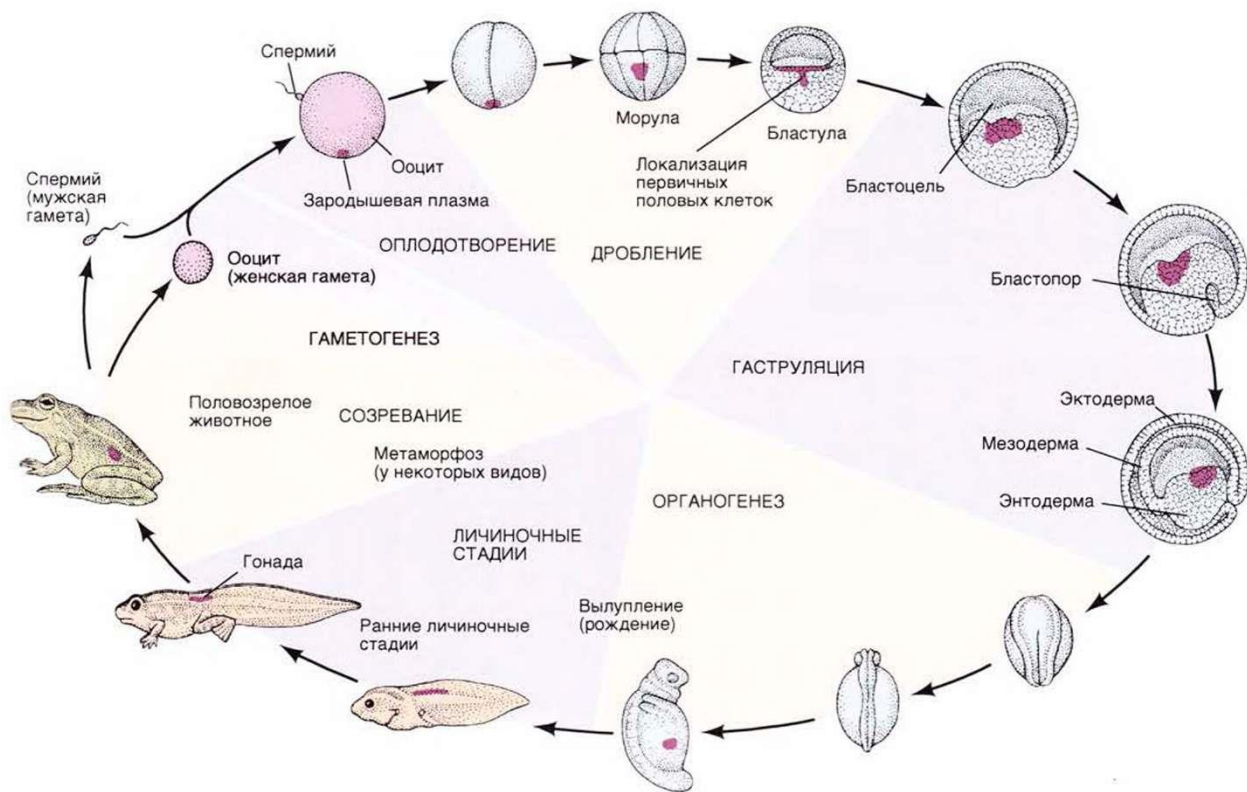


Рис. 79. Цикл развития лягушки (по: Гилберт, 2010)

Происходящее условно можно подразделить на следующие этапы.

1. Большая часть приведённых морфогенетических процессов протекает под покровом яйцевых оболочек (или, в случае живорождения, в теле матери); этот период индивидуального развития называется *эмбриональным* (эмбриогенез в узком смысле слова).

2. После того как ещё не завершивший своего развития организм перейдёт к самостоятельной жизни, начинается *постэмбриональный период*, во время которого происходит интенсивный *рост* животного. Постэмбриональное развитие может протекать плавно или сопровождаться метаморфозом. У достигших зрелости животных идёт формирование половых клеток (гамет).

3. После окончания репродуктивного периода начинаются старческие изменения в организме, которые нередко рассматриваются как заключительная стадия онтогенеза.

### 3.3.6.6.1. Постэмбриональное развитие, личинки и метаморфоз

Деление онтогенеза на *эмбриональный* и *постэмбриональный* периоды довольно условно. У большинства Hydrozoa, например, яйцевых оболочек вообще нет и развитие протекает прямо в воде; в этом случае считается, что зародыш становится личинкой, когда на его поверхности появляются реснички и он начинает плавать. У многих полихет яйцевая оболочка не сбрасывается, но она пронизана порами, через которые сформировавшаяся под ней личинка высовывает реснички. Иногда, выйдя из первичной оболочки, личинки остаются на некоторое время внутри яйцевых капсул или студенистых масс

кладки, становятся подвижными и даже пожирают задержавшихся в своем развитии зародышей (у полихет из сем. Spionidae).

Начало постэмбрионального развития не приурочено к какой-то определённой морфологической стадии – иногда из яйца выходит ресничная бластула, а иногда – почти вполне сформированное животное.

Как известно, различаются два типа постэмбрионального развития:

а) прямое и

б) не прямое, или личиночное (сопровождающееся метаморфозом).

В первом случае на свет появляется так называемая *ювенильная* форма – существо, уже обладающее основными чертами плана строения взрослого животного, и таким образом постэмбриональное развитие сводится к росту (иногда – к увеличению количества сегментов) и завершению развития половой и некоторых других систем органов.

Развитие всегда включает в себя смену морфологических и физиологических состояний. Но термин «метаморфоз» употребляется в тех случаях, когда при этом происходят особенно резкие изменения, при которых часть существовавших ранее структур уничтожается, а другие структуры, оставшиеся в зачаточном состоянии, быстро завершают своё развитие; метаморфоз часто представляет собой как бы зигзаг, нарушающий плавное течение развития.

При непрямом развитии из яйцевых оболочек выходит личинка – «larva», что буквально означает «маска», чем подчёркиваются её отличия от взрослого животного. Эти отличия иногда сводятся к большой простоте и незавершённости организации (таковы, например, бластулообразные личинки, свойственные многим морским беспозвоночным), но часто имеются и специальные личиночные признаки адаптивного характера, которые при метаморфозе исчезают (обращаем внимание – такие структуры *не вписываются в биогенетический закон*).

Метаморфоз включает в себя процессы:

а) *прогрессивного* развития и

б) *регресса*, соотношение которых в разных случаях различно; чем больше специализирована личинка, тем более глубокой реорганизации она подвергается.

Если преобладают прогрессивные процессы и метаморфоз протекает медленно, его называют *эволютивным*. Если же он завершается быстро – за несколько часов или даже минут – и сопровождается разрушением большого количества личиночных структур, метаморфоз называют *некробиотическим* и *катастрофическим*.

Таким образом, метаморфоз можно характеризовать как *быструю последовательность необратимых процессов развития, приводящую к дефинитивной организации*. Способность к прохождению метаморфоза (компетентность) появляется после подготовительного периода роста и развития, но его начало индуцируется внешними стимулами, специфическими и различными у разных видов.

### 3.3.6.6.1.1. Личинка

Вероятно, личинка – самый своеобразный феномен в воспроизводстве животных – она является неспособной к репродукции стадией, зато решает специфические для успешного существования вида задачи.

Личинку можно определить как *организм, вынужденный на более или менее ранних стадиях развития приспособиться к условиям свободного существования путём ранней дифференцировки необходимых для этого специальных органов*. Развитие с личинкой является вторичным по отношению к прямому развитию, так как разница между преждевременной дифференцировкой отдельных органов и образованием личинки только количественная; известная стадия превращается в личинку потому, что значительная часть органов этой стадии подверглась преждевременной дифференцировке.

(Ряд примеров личиночных стадий и решаемых ими задач приведён ниже, см. рис. 86–88).

У донных морских животных, ведущих прикреплённый или малоподвижный образ жизни, личинка обеспечивает прежде всего функцию *расселения*. Виды с так называемой «телепланической» личинкой (обеспечивающей большой радиус расселения) бывают адаптированы к разнообразным условиям, имеют широкий ареал распространения и длительную палеонтологическую историю. А виды, не имеющие *пелагической стадии*, обладают ограниченным ареалом и короткой историей.

Другой не менее важной функцией многих пелагических личинок является *выбор подходящего места для оседания на дно* (особенно у прикреплённых животных), а у паразитов – *нахождение и заражение хозяина*. Поэтому часто получают сильное развитие личиночные органы чувств.

Иногда (например, у личинок насекомых) на первый план выходит функция *питания и накопления запасных питательных веществ*, которые позднее расходуются на развитие половых продуктов.

Пелагические личинки водных животных с физиологической точки зрения делятся:

а) на *планктотрофных* и

б) *лецитотрофных*. *Планктотрофные* личинки питаются мелкими планктонными организмами, а у *лецитотрофных* личинок источником энергии служит желток, не истраченный во время эмбрионального развития.

При этом следует различать лецитотрофию *первичную* и *вторичную*.

В *первом* случае в теле личинки содержится немного желтка, и она не питается только потому, что органы пищеварения у неё ещё не сформированы. К этой категории относятся бластулообразные личинки, паренхимулы и планулы, свойственные многим низшим Metazoa.

*Вторичная* лецитотрофия возникает в результате вторичного увеличения количества желтка, которого хватает для достижения зародышем более высокой стадии морфологического развития и для обеспечения пелагической жизни (обычно непродолжительной). У таких личинок пищеварительная

система тоже остаётся недоразвитой из-за того, что энтодермальные клетки являются главным хранилищем желтка и служат для его переработки.

Для более примитивных Metazoa (Porifera, Cnidaria) характерны первичнолецитотрофные личинки, но у большинства морских беспозвоночных пелагический период жизни удлинился и личинки стали планктотрофными; некоторые из них перешли позднее к вторичной лецитотрофии.

Прямое или не прямое постэмбриональное развитие, наличие планктотрофной или лецитотрофной личинки, длительность пелагического периода и т. д. являются важными элементами репродуктивной стратегии и коррелятивно связаны с характером оогенеза и эмбрионального развития.

Существуют различные мнения о происхождении личиночной стадии и метаморфоза. Прежние авторы были склонны придавать личинкам большое *рекапитуляционное* значение. Современные эмбриологи в этом отношении более осторожны.

Различают личинки *первичные* и *вторичные*.

*Первичные* личинки возникли на самых ранних стадиях эволюции. Metazoa и являются составной частью пелаго-бентического жизненного цикла. Их отличительными особенностями являются ресничный способ плавания и относительная простота организации. Но к концу пелагического периода (особенно при эволютивном метаморфозе) эти личинки постепенно приобретают черты дефинитивной организации, т. е. переходят в ювенильную фазу и становятся похожими на вторичных личинок. Специализация первичных личинок проявляется прежде всего в дифференциации ресничного покрова – в образовании ресничных пучков, лент, колец различного назначения, а также в образовании личиночных органов нересничной природы. В процессе эволюции возникло несколько основных типов ресничных личинок, некоторые из них характерны для строго определённых групп животных.

*Вторичные* личинки имеют более позднее происхождение, которое было связано с проявлением различий в образе жизни и строении ювенильной формы и взрослого животного.

К этой категории относятся личинки, имеющие более позднее эволюционное происхождение и возникшие вследствие того, что между ювенильной и дефинитивной стадиями появились вторичные дополнительные различия. Реснички имеются только у вторичных личинок тех животных, которые обладают ими и во взрослом состоянии (например, у Гребневиков); во всех остальных случаях движение обеспечивается мускулатурой. Если первичных личинок удаётся разделить на несколько типов (атрохула, трохофора, диплеврула и т. д.) и обсуждать проблему эволюционной преемственности между ними, то в отношении вторичных личинок такой проблемы не существует, так как в разных группах они заведомо возникли независимо.

На основании изложенного попробуем создать более универсальную схему жизненного цикла животных (рис. 80):

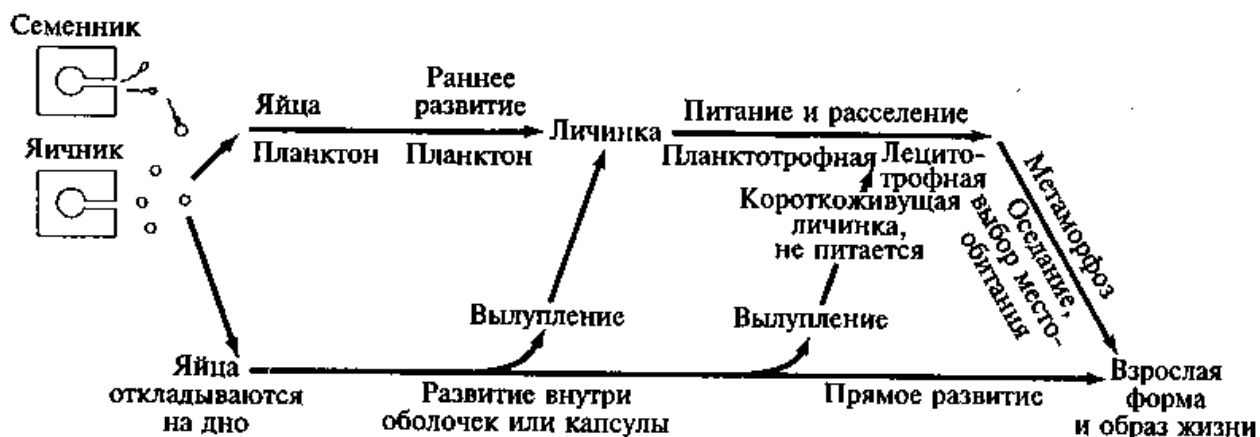


Рис. 80. Размножение и развитие. Схема жизненного цикла многоклеточных животных (по: Рупперт и др., 2008)

### Неотения как особый модус эволюции

Это явление относится к категории так называемых гетерохроний, представляющих собой изменение относительных скоростей морфогенеза соматических органов и половой системы. Более подробно это явление рассматривается во второй части настоящего учебного пособия.

Привести общую унифицированную классификацию личинок весьма проблематично – обычно они рассматриваются в рамках конкретных систематических групп.

В данном случае воспользуемся иным подходом к обзору процессов репродукции – условно говоря, экологическим.

#### 3.3.6.6.1.2. Морские беспозвоночные

Морские беспозвоночные (рис. 81) могут высвободить гаметы прямо в окружающую среду, где и происходит оплодотворение, но пресноводные и наземные формы такой возможности лишены. После наружного оплодотворения из яиц морских животных часто развиваются подвижные планктонные личинки.

Почти во всех типах их морские представители (большинство или хотя бы некоторые виды) имеют наружное оплодотворение и пелагические личинки; такой жизненный цикл именуется *пелаго-бентосным* (см. рис. 86).

Однако во всех типах с пелагической личиночной стадией встречаются также виды с *непелагическими, бентосными личинками*, что обычно считается прогрессивным признаком, связанным с утратой или модификацией личиночной стадии. В большинстве типов животных имеются также виды, пелагические личинки которых не питаются, а существуют за счёт запаса желтка, полученного от родительского организма.



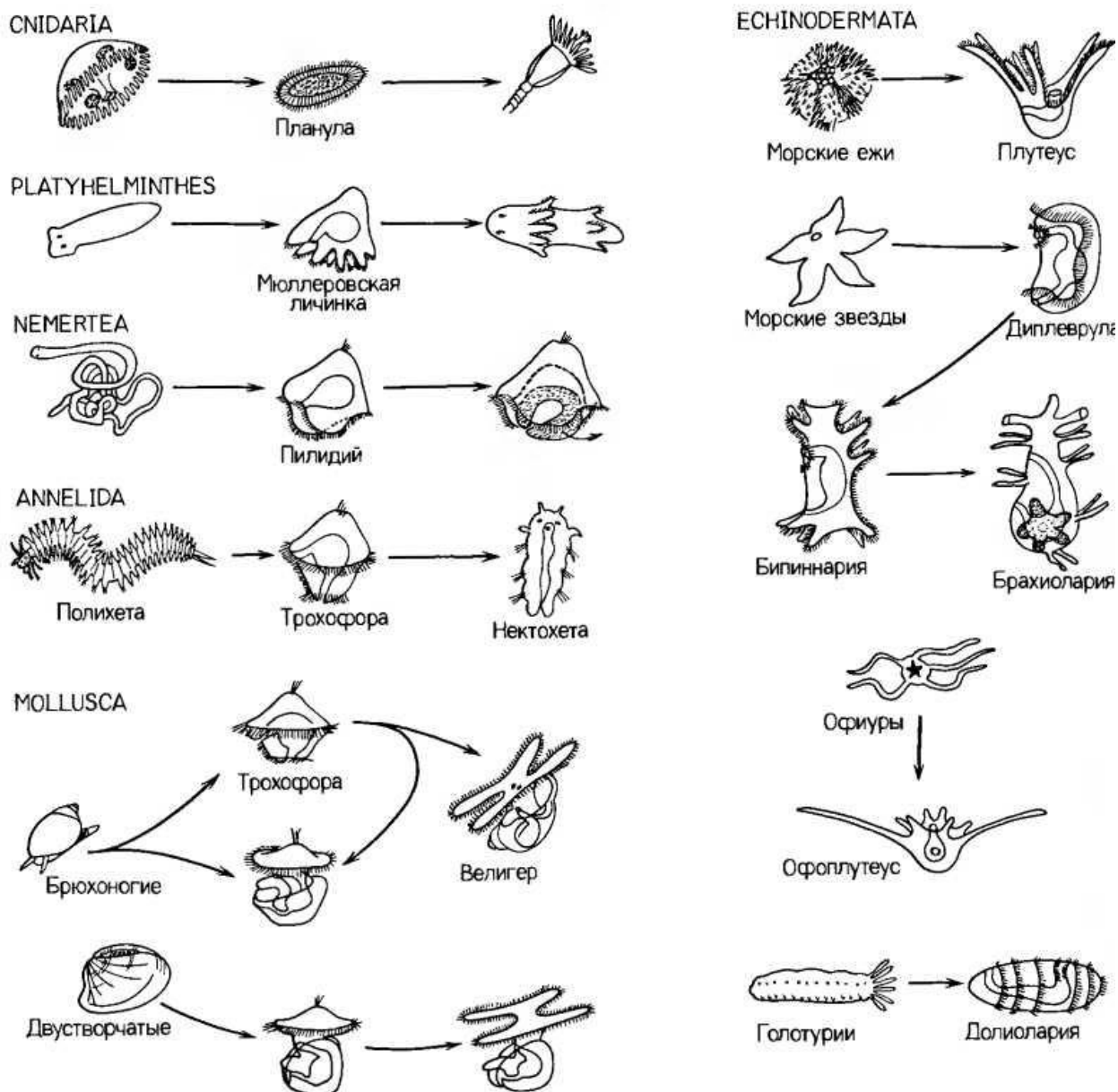


Рис. 81. Примеры взрослых и характерных личиночных форм основных групп морских беспозвоночных. Взрослые животные изображены в значительно меньшем масштабе, чем личинки (по: Барнс, Кейлоу, 1993)

Напомним, что перечисленные типы личинок называют планктотрофными пелагическими и лецитотрофными пелагическими, а развитие без пелагической личиночной стадии – прямым. Это разделение не абсолютно, и развитие многих личинок смешанное. Наличие пелагической личинки обычно считают примитивным признаком. У более 70% всех морских беспозвоночных умеренных зон – планктотрофные пелагические личинки.

По-видимому, такое развитие обеспечивает:

- 1) использование временного источника пищи во время «цветений» фитопланктона;
- 2) заселение новых местообитаний;
- 3) расширение ареала;
- 4) избегание катастрофического вымирания при исчезновении локальных местообитаний;

5) избегание локальной конкуренции и конкуренции между сибсами;

б) предоставление разнообразному потомству максимального разнообразия местообитаний.

Пелагическое развитие часто (но не всегда) связано с *наружным оплодотворением*, которое в свою очередь сочетается ещё с одним предположительно примитивным признаком – *простой формой сперматозоида* с круглой головкой. Гаметы такого типа встречаются во всех группах животных, и две эти черты характеризуют особый морской тип размножения. С ними связаны и некоторые другие, а все вместе они составляют комплекс коррелирующих между собой особенностей жизненных циклов морских беспозвоночных.

При относительно крупных размерах тела оказалось возможным сохранение типа размножения, считающегося примитивным. В типах животных без крупных форм, например, у киноринхов, мелких моллюсков, аннелид и иглокожих, наблюдаются в основном продвинутые признаки. Они встречаются и у морских беспозвоночных, обитающих в экстремальных или необычных условиях, например, на большой глубине или в полярных районах, в эстуариях.

Важным свойством, коррелирующим с «примитивным» типом размножения, является массовое высвобождение гамет во время ежегодных нерестов. Как правило, морские беспозвоночные накапливают их в полостях тела (часто в целоме), а затем полностью расходуют в течение единственного нерестового сезона. Одной из причин эволюции продвинутого типа размножения у мелких организмов, возможно, была их неспособность запасать достаточное количество гамет.

Два различных типа жизненных циклов с массовым и чётко сезонным нерестом рассмотрены на рис. 87.

Более распространён ежегодный нерест при продолжительности жизни два года или более. Однако некоторые виды, например, полихеты семейства *Nereidae* и все головоногие моллюски (за исключением примитивных наutilusоидей), нерестятся всего раз в жизни. При этом их массовый нерест сопровождается генетически запрограммированной гибелью.

### ***3.3.6.1.3. Пресноводные и наземные беспозвоночные***

У животных, обитающих в пресных водах или на суше, нет выбора между планктотрофным и лецитотрофным пелагическим или прямым развитием. В этих средах осмотические и другие ограничения не допускают выделения в среду незащищённых сперматозоидов и яйцеклеток, так что оплодотворение должно быть внутренним. Развивающиеся эмбрионы также требуют защиты от потерь воды и осмотического стресса.

Следствием этих проблем явилась утрата примитивной пелагической личинки, и размножение крупных неморских животных характеризуется следующими признаками:

1) откладка яиц, защищённых непроницаемыми мембранами или коконами, или живорождение;

- 2) внутреннее оплодотворение, требующее непосредственного спаривания партнеров;
- 3) усложнённые, часто нитевидные сперматозоиды;
- 4) относительно большой вклад материнских ресурсов в каждое яйцо (что снижает плодовитость);
- 5) забота о потомстве или обеспечение его пищей;
- 6) многократная или эпизодическая откладка яиц с использованием внутреннего запаса спермы для их оплодотворения;
- 7) гермафродитизм.

У некоторых пресноводных животных особенности их воспроизводства выдают их недавнее происхождение от морских предков. Так, пресноводные двустворчатые моллюски, например беззубка (*Anodonta*), очень сходны со своими морскими сородичами. Они, в частности, образуют довольно многочисленные гложидии (модифицированные личинки-велигеры), которые, однако, не являются свободноживущими, а распространяются, прикрепляясь к жабрам или коже рыб.

Очень сходны жизненные циклы пресноводных плоских червей, поясковых аннелид и легочных моллюсков. Все они – синхронные гермафродиты (кроме утративших способность к половому размножению). Характеризуются сложным половым поведением, высокоспециализированными придаточными железами и способностью защищать развивающиеся эмбрионы. В их жизненные циклы входят продолжительные периоды откладки яиц. Основной компромисс, на который они вынуждены идти, – между плодовитостью и продолжительностью жизни: некоторые виды живут всего год или меньше, другие, обычно более крупные, – несколько лет.

Так как в пресноводной или наземной средах колебания физических параметров значительно сильнее, чем в море, большинство обитающих в этих биотопах беспозвоночных способны переходить в состояние диапаузы. В этот период метаболические потребности организма снижены, он может обходиться без внешних источников энергии и за счёт этого переживать периоды отсутствия корма. Это характерно для животных умеренных и полярных областей.

У долгоживущих видов, например, некоторых легочных моллюсков и кольцецов, диапауза наступает во взрослом состоянии, а у мелких форм она часто соответствует стадии яйца. Так, многие популяции пиявок в течение зимних месяцев представлены только эмбрионами в коконах.

Перезимовывание в виде покоящихся яиц особенно характерно для таких мелких форм, как коловратки, и некоторых групп ракообразных (в частности для *Daphnia*). У этих организмов жизненные циклы включают чередование половых и бесполовых поколений (см. рис. 85): из диапаузирующего яйца, образующегося в результате полового размножения, весной вылупляются бесполовые особи, которые дают начало летним клонам, использующим обильные в это время ресурсы.

Крайняя форма диапаузы наблюдается у бделлоидных коловраток: их инцистированные яйца могут находиться практически в состоянии анабиоза

многие годы, пока не попадут в подходящие для роста условия. Это свойство, возможно, связано с отсутствием полового размножения: избегая неблагоприятных условий, они живут только в оптимальной для себя среде.

### 3.3.6.6.1.3.1. Насекомые и паукообразные

Насекомые и паукообразные – наиболее успешные обитатели суши; кроме того, некоторые их личиночные, нимфальные или половозрелые стадии (особенно у насекомых) вторично заселили пресные воды. Репродуктивная биология этих групп обладает важной особенностью: среди них очень редко встречаются гермафродиты. Эволюционный успех здесь в значительной мере связан с появлением водонепроницаемых покровов тела и яиц. Следовательно, последние должны быть оплодотворены до откладки; поэтому оплодотворение внутреннее, часто связанное со сложным брачным поведением.

Жизненные циклы насекомых традиционно классифицируют по типу развития – с неполным или полным превращением. Однако при рассмотрении этих животных используется и иной – функциональный – подход.

В этом случае жизненный цикл насекомого можно рассматривать как смену различных *типов активности в ювенильном и имагинальном* состояниях. Поскольку развитие включает несколько дискретных стадий, разделённых линьками, каждая стадия может выполнять специфические функции. Основные из них:

- 1) развитие и дифференцировка;
- 2) накопление пищи и других ресурсов;
- 3) расселение и поиск ресурсов;
- 4) спаривание и выбор партнёра;
- 5) обеспечение ресурсами потомства;
- 6) выбор места для развития потомства;
- 7) откладка яиц.

Жизненные циклы некоторых насекомых, рассмотренные с этой точки зрения, представлены на рис. 88. Обратим внимание на то, что накопление ресурсов и расселение могут происходить на различных стадиях развития, а также на отличие по этим параметрам большинства насекомых от морских беспозвоночных, у которых расселение обычно происходит на ювенильной стадии, а накопление ресурсов – во взрослом состоянии.

Самый простой тип развития – такой, при котором переход от личинки к имаго происходит постепенно, причём все стадии используют одни и те же пищевые ресурсы. Накопление их также идёт на всех стадиях. Но взрослые особи, кроме того, выполняют функции расселения, поиска ресурсов, спаривания и откладки яиц. Такой тип развития характерен для прямокрылых и проиллюстрирован на рис. 88,1.

Однако довольно часто личинки и имаго различаются по характеру питания, и, следовательно, давление отбора для них неодинаково. Например, личинки падальной мухи используют обильный, но временный источник пищи. Найти его – задача родительской особи, которая часто питается иначе

(рис. 88,2). Личинки некоторых насекомых обитают в воде, так что отличие их экологической ниши от имагинальной ещё более выражено.

На таком несходстве, вероятно, основана эволюция жизненных циклов, в которых функции расселения и поиска ресурсов полностью отделены от функции их накопления, в результате чего имаго почти или совсем не питаются. Это разделение в филогенезе насекомых возникало неоднократно и независимо. Крайними его примерами могут служить подёнки, веснянки и ручейники. Их личинки – водные хищники, а взрослые особи не питаются и живут всего несколько часов, в течение которых должны спариться и отложить яйца в места, подходящие для их развития (рис. 88,3).

У чешуекрылых жизненный цикл сходный, хотя взрослые бабочки всё же получают некоторое количество энергии, потребляя нектар. Основная функция их личинок – накопление как можно большего количества доступных ресурсов с максимальной скоростью. Переход к взрослому состоянию, в задачи которого входит спаривание и поиск ресурсов, осуществляется через непитающуюся стадию куколки (рис. 88,3). Пищевые ресурсы бывают доступны лишь в определённые сезоны, их поиск может идти как в пространстве, так и во времени, включая диапаузу на стадии яйца, куколки или имаго, а также миграцию.

Некоторые взрослые насекомые кроме расселения, спаривания и поиска ресурсов занимаются также накоплением последних. При этом они только находят их, чтобы передать потомству. Такой жизненный цикл известен у некоторых прямокрылых, жесткокрылых и двукрылых, но наиболее характерен для перепончатокрылых (рис. 88,4). Считается, что он сыграл главную роль в эволюции социального поведения пчёл и ос (рис. 88,5).

Репродуктивная биология наземных и пресноводных беспозвоночных в значительной степени определяется их способностью к внутреннему оплодотворению и хорошей защищённостью откладываемых яиц. С этим связана также способность самок сохранять сперматозоиды и оплодотворять яйца последовательно.

Большинство животных, обитающих в умеренных, бореальных и полярных широтах, характеризуется сезонным размножением с продолжительными периодами откладки яиц, перемежающимися репродуктивным покоем. Такой цикл характеризуется не столько синхронностью размножения, сколько закономерными переходами между репродуктивными активным и неактивным состояниями. Последнее может быть покоем, т. е. непосредственной временной реакцией на неблагоприятные окружающие условия, прекращающейся при их улучшении.

Диапауза может быть:

а) факультативной – непосредственной реакцией на неблагоприятные условия среды, которая не прекращается, пока не пройдёт определённый период времени;

б) облигатной – прекращением активности в определённое время года вне зависимости от неблагоприятных условий.

Состояния покоя и факультативной диапаузы имеются на взрослой стадии легочных моллюсков, дождевых червей и некоторых насекомых; облигатная диапауза, напротив, чаще связана с более ранними стадиями развития – эмбриональной, личиночной или куколки. Так, многие популяции наземных и пресноводных беспозвоночных в умеренных и бореальных областях переживают зиму исключительно на стадии яйца. Это явление особенно подробно изучено на насекомых, при этом установлены некоторые факторы, его вызывающие. В частности, насекомых, которые активны летом и впадают в диапаузу осенью, называют «длиннодневными», а тех, что активны зимой – «короткодневными». Хотя эти термины носят чисто описательный характер, они вполне отражают суть явления, так как именно продолжительность светового дня регулирует переход из одного физиологического состояния в другое.

### 3.3.6.6.1.3.1.2. *Полиморфизм насекомых*

Наконец, в качестве иллюстрации пластичности репродуктивных процессов животных рассмотрим примеры полиморфизма насекомых:

- 1) полового (в особенности у общественных насекомых);
- 2) фазового;
- 3) экологического (сезонного).

1. Одно из проявлений *полового* полиморфизма – дифференциация членов семей и колоний – свойственна общественным перепончатокрылым. Если у пчёл эта дифференциация ограничена трутнями (самцы), маткой (самка) и рабочими особями (недоразвитые самки), то у муравьёв наряду с ними выделяются фуражиры, солдаты, разведчики и другие, отличающиеся друг от друга формы.

Очень сложный кастовый полиморфизм термитов с половой принадлежностью особей столь тесно не связан и основывается главным образом на различиях хода онтогенеза (рис. 82).

2. Своеобразен *фазовый* полиморфизм прямокрылых и гусениц некоторых бабочек. При значительной скученности особей перелётной саранчи они приобретают черты и свойства «стадной фазы», которая отличается от «одионочной фазы» более тёмной пигментацией тела, повышенным уровнем метаболизма, активностью, скоростью развития и, что особенно существенно, способностью к продолжительным миграциям и прожорливостью. Более стройные и светлоокрашенные одионочные формы обладают несколько большим числом зачатков овариол. И стадная, и одионочные фазы способны преобразовываться друг в друга.

3. Следует выделить также *экологический* полиморфизм, связанный с различиями в условиях существования, и один из его вариантов – полиморфизм *сезонный*. Особенно наглядны эти типы полиморфизма при дифференциации жизненных циклов.



Рис. 82. Схема дифференциации каст у термитов (по: Захваткин, 2010)

При свойственном подавляющему большинству насекомых обоеполом размножении весь жизненный цикл включает последовательные фазы развития – с яйца, отложенного самкой, до формирования особи следующего поколения. Однако нередко в течение года формируется только одно поколение (так называемые *моновольтинные* циклы): после выхода с мест зимовки половые партнёры отыскивают друг друга, самки откладывают оплодотворённые яйца и осенью обычно гибнут. Потомки достигают к концу лета фазы имаго и с наступлением холодов уходят на зимовку, чтобы следующей весной дать начало новому поколению. Это лишь один из примеров моновольтинного цикла; многие насекомые остаются зимовать в иных фазах развития: двукрылые обычно зимуют в фазе куколки, а саранчовые – в фазе яйца.

Гораздо чаще в течение одного года сменяется *несколько поколений*, и многие вредители сельскохозяйственных культур имеют такие *поливольтинные* жизненные циклы.

*Многолетние* жизненные циклы, когда на развитие одного поколения требуется несколько лет, встречаются несравненно реже. Например, майский хрущ развивается в течение 3-4 лет, а североамериканская семнадцатилетняя цикада (*Magicicada septendecim* L.), как следует из названия, – в течение 17 и даже 25 лет.

Несколько нарушает монотонность поливольтинных циклов развитие сезонного *полиморфизма*: нередко особи весеннего поколения отличаются по окраске от особей летних поколений, а они, в свою очередь, – от осенних и зимующих поколений. Положение, однако, резко меняется при гетерогонии – чередовании в жизненном цикле *обоеполых* и *партеногенетических* поколений. Например, орехотворка *Callirhytis* сначала развивается в тычиночных цветках клёна и дуба. После окрыления и спаривания она откладывает яйца на их листья, и вокруг развивающихся здесь личинок образуются галлы. Испытав ряд линек, личинка выпадает на землю и окукливается в почве, преобразуясь в партеногенетическую самку. Последняя отыскивает цветочные почки и откладывает в них яйца, развивающиеся в особи обоеполого поколения.

Разнообразны жизненные циклы тлей, у которых гетерогония сочетается с чередованием откладки яиц и живорождения, а иногда и со сменой растений-хозяев. Например, у капустной тли (*Brevicoryne brassicae*) – представительницы однодомных немигрирующих видов – зимует оплодотворённое яйцо, отложенное самкой обоеполого поколения. Весной из него вылупляется нимфа бескрылой девственной особи – основательницы колонии. Её потомки, размножаясь *партеногенетически*, дают несколько поколений бескрылых девственниц. По мере старения листовой в колонии появляются крылатые самки-расселительницы, перелетающие на молодую листву новых капустных растений. Партеногенетические потомки этих самок, не меняя пищевой специализации, образуют новые колонии тлей. С наступлением осени среди них появляются самки-полоноски, рождающие нимф *обоеполого* поколения. Завершив развитие, самцы и самки спариваются, и после откладки зимующих оплодотворённых яиц жизненный цикл замыкается.

Столь же дифференцирован жизненный цикл хермесов (рис. 83).

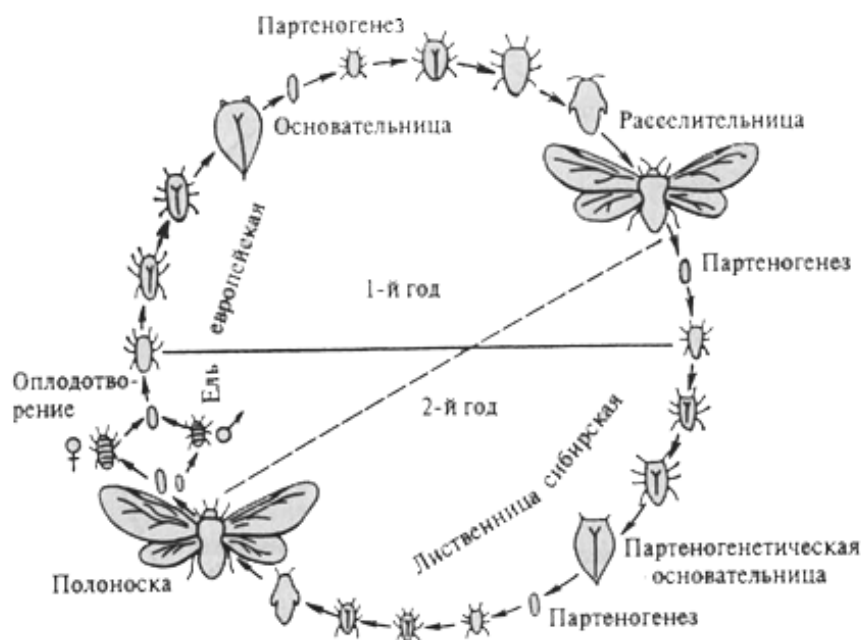


Рис. 83. Жизненный цикл хермеса (по: Шваневич, 1949)



В жизненных циклах галлиц партеногенез и живорождение к тому же сочетаются с *педогенезом*. Например, у *Heteropeza rugmaea* L. способность к педогенетическому размножению отличает личинок I возраста. При этом половозрелые самки производят относительно крупных первичных личинок, которые, не линяя, преобразуются в L-воспроизводящих личинок. Последние дают начало дочерним особям, производящим либо педогенетических потомков нескольких последовательных поколений, либо ♂♀ – воспроизводящих личинок, судьба которых неоднозначна. Некоторые из них продолжают пополнять набор L-воспроизводящих личинок, другие рожают либо ♀ – имагинальных, либо ♂-имагинальных личинок, которые после окукливания преобразуются в самцов и самок, но только в том случае, если запасы гликогена в пище сокращаются. О возможных способах переключения хода жизненного цикла этого вида можно судить по схеме (рис. 84).



Рис. 84. Жизненный цикл галлицы *Heteropeza* (по: Тыщенко, 1977)

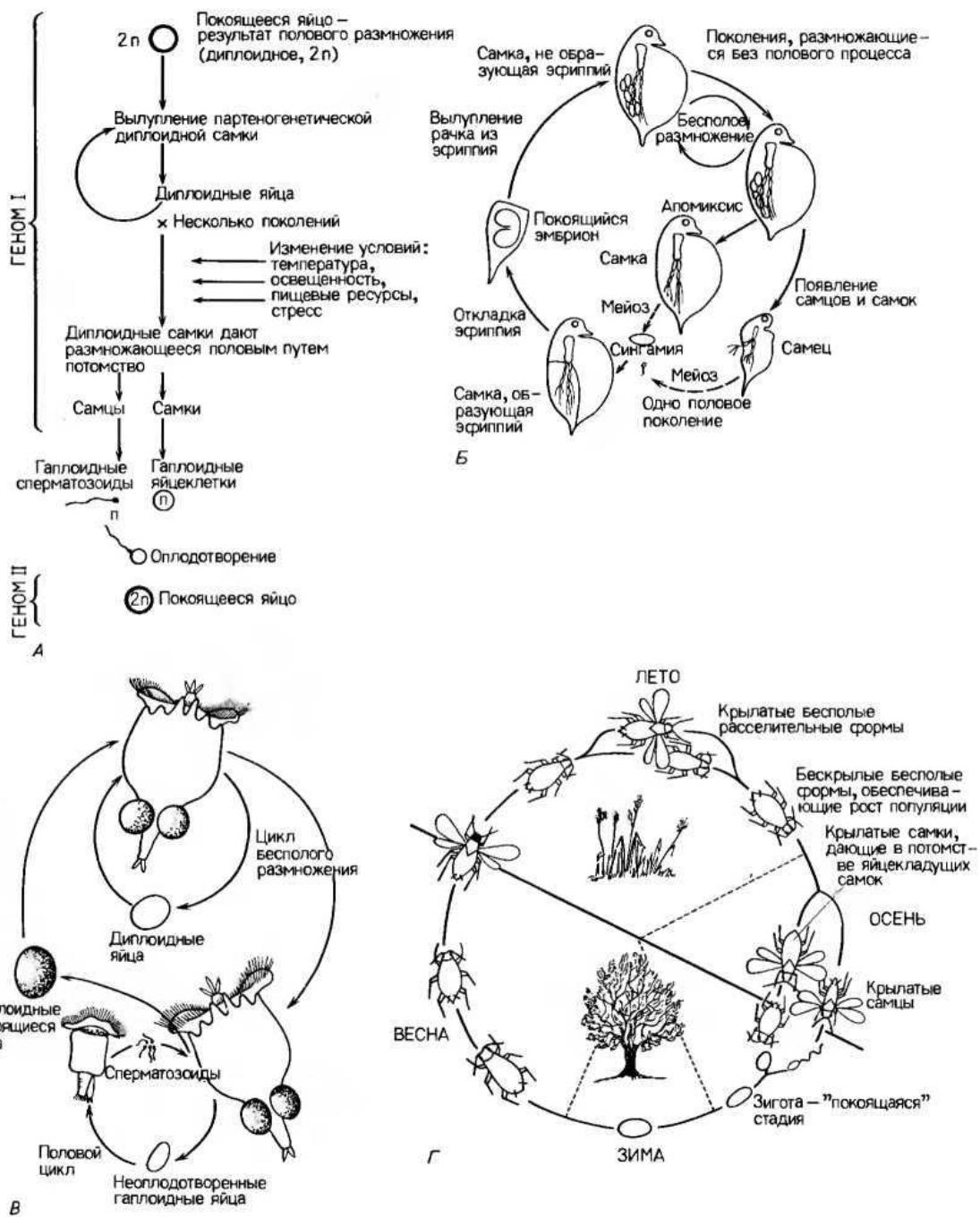


Рис. 85. А. Чередование партеногенеза и полового размножения в жизненных циклах беспозвоночных. Элементы обобщённого жизненного цикла

(А – по: Барнс, Кейлоу, 1993; Б – по: Bell, 1982; Г– по: Dixon, 1973):

Б – Жизненный цикл *Daphnia*.

В – Жизненный цикл коловратки *Branchionus*: за бесполой фазой следует половая, когда неоплодотворённые самки откладывают мелкие яйца, из которых развиваются самцы, а оплодотворённые самки откладывают более крупные яйца, представляющие собой зимующую стадию жизненного цикла.

Г – Жизненный цикл вишнёвой тли. Для партеногенетических самок характерно живорождение, и только осенние особи откладывают яйца. Хорошо выражен полиморфизм, особенно в образовании крылатых и бескрылых форм

Анализ многообразия явлений репродукции и их связи с условиями среды можно продолжить. Тем не менее на этом остановимся.

Рассмотрение воспроизводства Metazoa началось нами с попытки дать некое предварительное представление о последовательности его событий. Дальнейший более чем неполный обзор продемонстрировал, что на «базе» сравнительно небольшого числа явлений существует огромное число вариантов реальных жизненных циклов, представленных в самых разных группах животных. И нередко именно особенность их репродукции является основой для построения как их систематики, так и филогении. (Связь онто- и филогенеза будет рассмотрена во второй части настоящего пособия подробнее.)

Ещё раз напомним, что в данном обзоре жизненных циклов многоклеточных организмов имеется в виду комплекс принципиально разных структур и формирующих их процессов, сопровождающихся прежде всего переходом из одно- в многоклеточное состояние (и обратно) и сменой плоидности.

Приведём ещё ряд примеров на следующих схемах.

ПРИЛОЖЕНИЕ К РАЗДЕЛУ 3.3.6.6.1 (по: Барнс, Кейлоу, 1993)

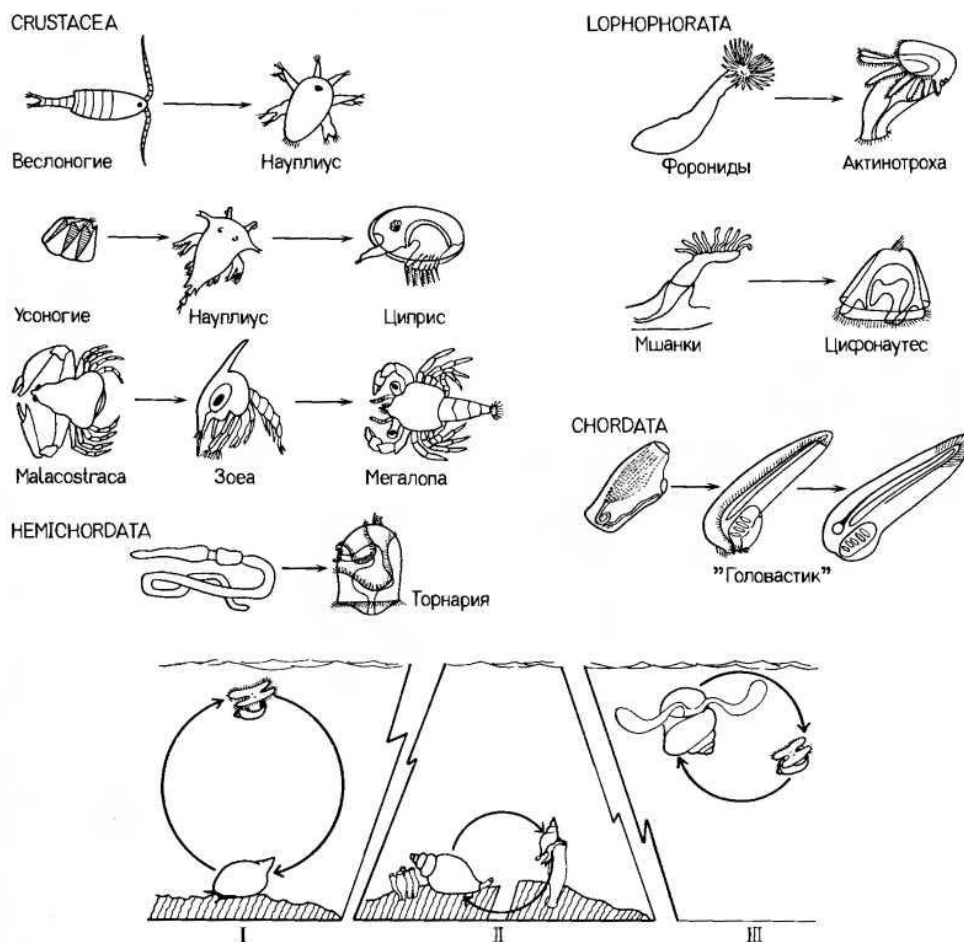


Рис. 86. Характерные жизненные циклы: I. Пелагобентосный – с пелагической личиночной стадией. II. Голобентосный – с утратой пелагической личиночной стадии.

III. Голопелагический – весь жизненный цикл проходит в пелагиали (во многих группах можно встретить все три типа)

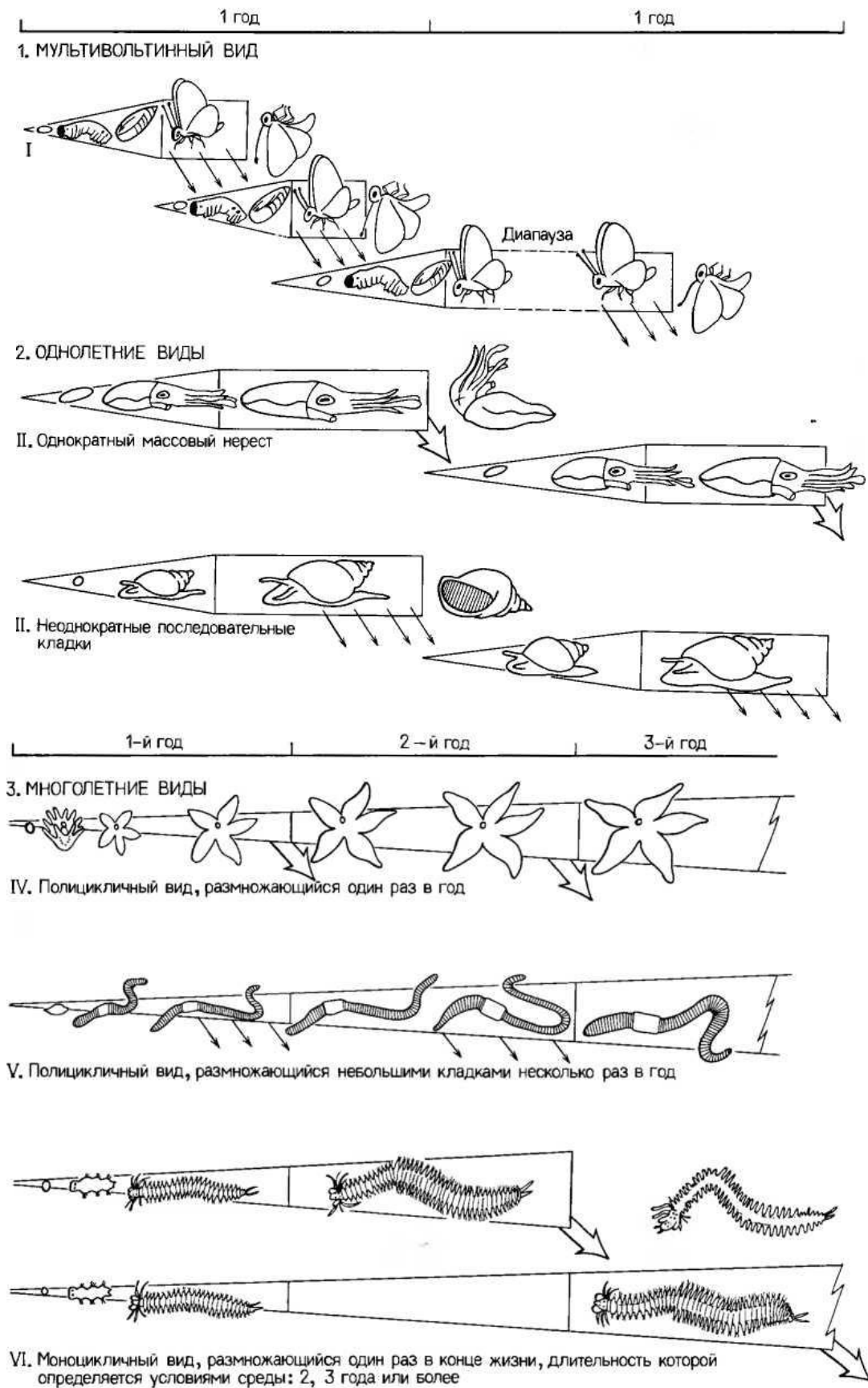


Рис. 87. Жизненные циклы некоторых беспозвоночных.  
 На каждом рисунке показан типичный обладатель того или иного цикла.  
 Ширина полосы отражает количество ресурсов, их расходование.

1. Мультивольтинный вид. В течение года сменяется несколько поколений; в большинстве случаев в пресноводных и наземных местообитаниях умеренной зоны у животных имеется репродуктивная диапауза. На рисунке – диапауза на взрослой стадии, но она часто бывает также на стадиях яйца, личинки или куколки.

2. Однолетний вид. Многие виды умеренных областей живут ровно год, т. е. за это время у них сменяется только одно поколение. Размножение может либо быть представлено, как в примере II, однократным массовым нерестом, либо продолжаться в течение нескольких месяцев (III).

3. Многолетний вид. Живёт нескольких лет, накапливая ресурсы. Возможны две различные стратегии вкладывания их в размножение. Чаще всего животные (например, IV) размножаются один раз каждый год в определённый период. Размножение может быть синхронным и массовым или многократным несинхронным (например, у земляного червя, V). Некоторые многолетние животные моноцикличны, т. е. размножаются один раз в жизни в возрасте не менее одного года. Наиболее известные их примеры – головоногие моллюски и полихеты семейства Nereidae (VI).

### Функциональный анализ жизненных циклов насекомых

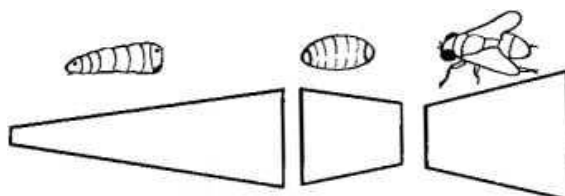


Рис. 88,1. Ювенильные и взрослые стадии используют сходные пищевые ресурсы (прямокрылые).

Функции ювенильных – развитие и дифференцировка, накопление ресурсов; имаго – накопление ресурсов, расселение и поиск ресурсов, спаривание и откладка яиц

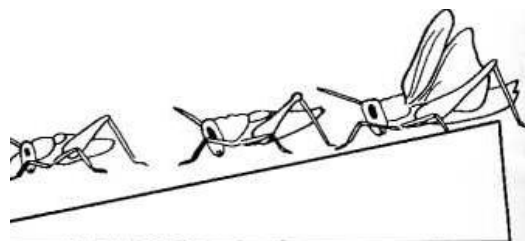


Рис. 88,2. Ювенильные и взрослые формы используют разные пищевые ресурсы (падальная муха и другие двукрылые). Функции ювенильных стадий – развитие и накопление ресурсов; функции куколок – дифференцировка и развитие; функции имаго – накопление ресурсов, их поиск, спаривание и выбор мест для развития потомства

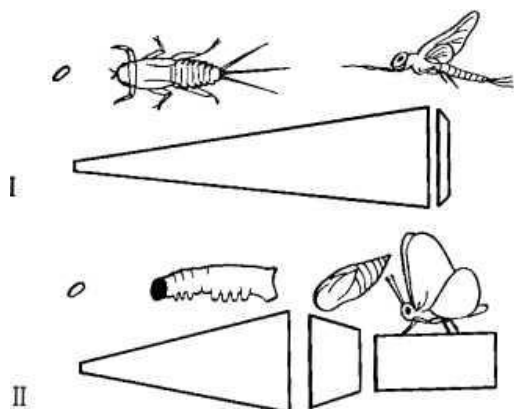


Рис. 88,3. Взрослая стадия непродолжительна и неспособна к накоплению ресурсов. Функции ювенильных стадий – развитие и накопление ресурсов; функции имаго – спаривание, поиск ресурсов и расселение.

I. Водные личинки (подёнки). Взрослая стадия очень короткая, не питающаяся.

II. Наземные личинки (чешуекрылые). Взрослая стадия продолжительная, питающаяся.

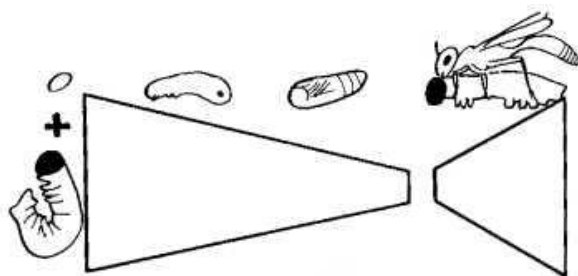


Рис. 88,4. Имаго обеспечивают ресурсами потомство (одиночные осы).  
 Функции личинок – накопление ресурсов; функции имаго – расселение, поиск и накопление ресурсов, спаривание, поиск мест для развития потомства и откладка яиц.  
 Все доступные потомству ресурсы поставляются родителями

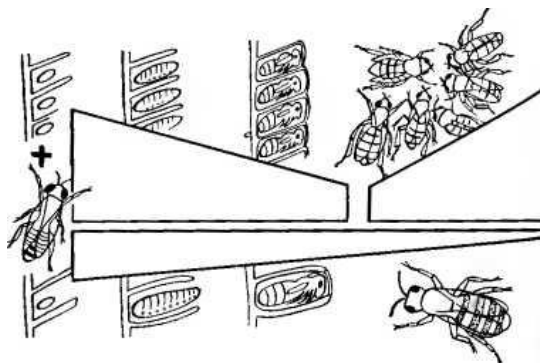


Рис. 88, 5. Накопление ресурсов, развитие, спаривание и откладка яиц разделены между кастами (медоносные пчёлы). Ювенильные стадии – использование ресурсов и рост.  
 Стерильные рабочие особи – накопление ресурсов. Матки (фертильные самки) – спаривание и выбор партнера, откладка яиц, расселение и поиск ресурсов.  
 Самцы – спаривание; в накоплении ресурсов участия не принимают

Как известно, всё многообразие животных издавна принято подразделять на две группы – беспозвоночных и позвоночных – представителей одного из подтипов в ряду многочисленных типов известных животных. Такова традиция. До сих пор преимущественно обсуждалось воспроизводство беспозвоночных. Репродукция и развитие позвоночных будут подробно изложены во второй части настоящего учебного пособия.

### 3.3.6.7. Феноменология онтогенеза Metazoa

#### 3.3.6.7.1. Гаметогенез

Гаметогенез – это процесс формирования половых клеток.

Зрелые половые клетки, или гаметы, – высокоспециализированные клетки, дифференциация которых связана как со специфическими изменениями ядерного аппарата и прежде всего с редукцией числа хромосом, так и с существенным преобразованием всей клетки в целом.

Соответственно, процесс формирования женских гамет носит название оогенез, мужских – сперматогенез.

В ходе оогенеза специализация определяется, как уже отмечалось, прежде всего необходимостью создания запасов веществ, обеспечивающих энергетические потребности эмбриона до начала периода активного питания, которое становится возможным только по достижении относительно высокого

уровня развития зародыша. У многих животных дифференциация женских гамет сопряжена с формированием анизотропии яйцевой клетки, в частности, с образованием её первичной полярности. Неоднородность разных областей яйца обусловлена неравномерным распределением разного рода органелл, белков, иРНК и других соединений. Некоторые из этих веществ играют роль цитоплазматических детерминантов, предопределяющих направление дальнейшей дифференциации клеток, в которые они попадают при дроблении. В процессе оогенеза формируется сложноорганизованный цитоскелет, который необходим для дробления и перераспределения компонентов яйцевой клетки после её активации.

В свою очередь, *сперматогенез* характеризуется иной стратегией: она направлена на максимальную компактизацию ядерных структур, развитие органелл движения или иных органелл, обеспечивающих встречу и соединение спермия с яйцеклеткой.

У мужских и женских половых клеток глубокую специализацию претерпевает и поверхностный аппарат, который обеспечивает высокую точность распознавания соответствующих гамет противоположного пола. Специализированные плазматические мембраны гамет при определённых условиях создают возможность *видоспецифического* их слияния.

Одной из центральных проблем эволюционной биологии развития является вопрос о механизмах возникновения половых клеток в онтогенезе.

### **3.3.6.7.1.1. Природа половых клеток.**

#### ***Теория непрерывности зародышевой плазмы***

Итак, половой процесс, или генетическая рекомбинация, у многоклеточных реализуется благодаря слиянию гамет – оплодотворению. В результате последнего образуется исходная для формирования нового многоклеточного индивида клетка – *зигота* (от др.-греч. ζυγώτος – «удвоенный»). Из неё и формируются впоследствии все клетки этого индивида (нередко говорят – «из яйца»; но строго говоря, это происходит лишь при партеногенезе.)

Далее вся совокупность этих клеток подразделяется на две не сопоставимые по размерам популяции: огромную, разнообразную по структуре и функциям группу *соматических* клеток, образующих собственно организм (*сому*), и популяцию клеток половых, строго говоря, не имеющих функций жизнеобеспечения организма, а обеспечивающих в дальнейшем возникновение организма следующей генерации.

С момента осознания наукой этого факта отношения между половыми и соматическими клетками внутри организма являлись центром внимания эмбриологов.

В 1880 г. М.Нуссбаум (1850–1915) обнаружил, что половые клетки амфибий и рыб начинают своё формирование *вне* гонады (так называемое *экстрагонадное* образование). Более того, этот процесс начинается ещё до начала формирования гонад как органа (об этом см. ниже), т. е. довольно

независимо от процесса формирования собственно организма. Это навело автора на мысль о том, что существует непрерывная преемственность между половыми клетками всех поколений данного вида. Далее эту мысль развил А. Вейсман, что и положил в основу своей теории, которая получила название «теория зародышевой плазмы».

Эта теория базируется на общих представлениях А. Вейсмана о дифференциации клеток в ходе онтогенеза и является их составной частью. Суть проблемы заключается в том, что из одной исходной клетки образуются клетки разные, дифференцированные. За счёт чего и формируется организм. Каков же механизм этого процесса?

До создания рассматриваемой теории, а именно в 70–80-е гг. XIX в., уже существовало довольно чёткое описание митоза и мейоза, цитологи уже высказали представление о ядре как носителе наследственной информации и имелись наблюдения о видоспецифичности числа хромосом в клетках. На основании этих и других представлений современной ему науки А. Вейсман сформулировал следующие основные положения своей теории (рис. 89).

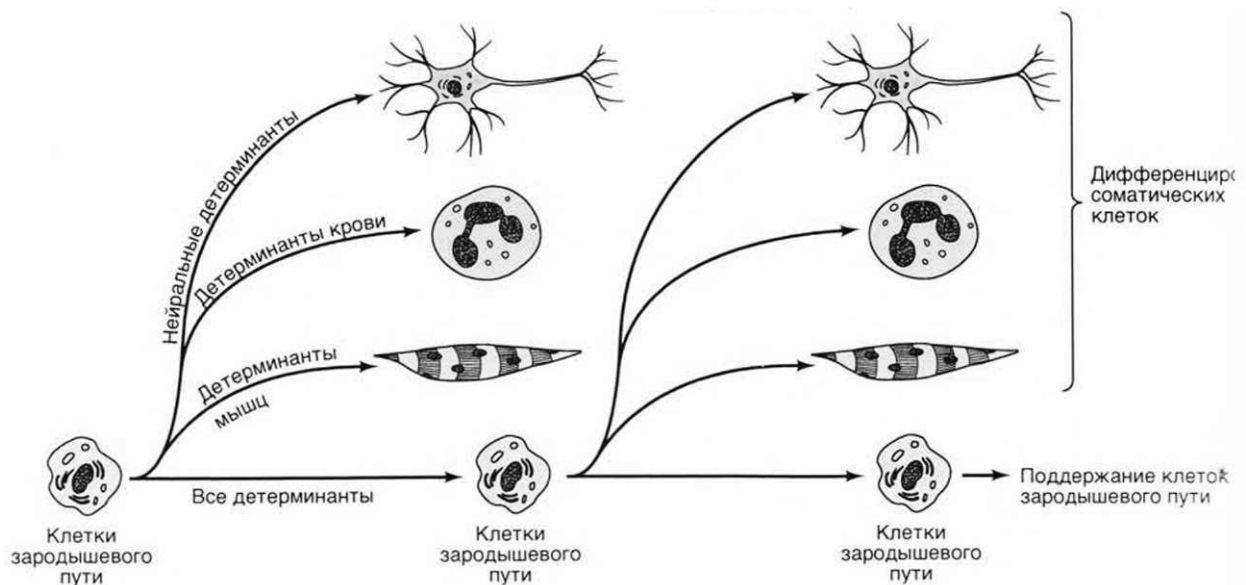


Рис. 89. Теория наследственности А. Вейсмана (по: Wilson 1986)

1. Наследственные признаки передаются через материал ядра, которое образовано так называемой *зародышевой плазмой*.

2. Зародышевая плазма (материал ядра) состоит из так называемых *идов* (структур ядра). Каждый ид дискретен и образован детерминантами – структурами, которые и определяют признаки взрослого организма, т. е. они и определяют дифференциацию клеток. Соответственно, *количество детерминантов равно числу независимых признаков*.

3. Деление клеток может быть *равно-* и *неравнонаследственным*, что означает, что при делении той или иной клетки происходит полная или частичная передача детерминант дочерним клеткам.



4. Поскольку дифференцированные, т. е. соматические, клетки обладают разными признаками, то при их образовании *передача детерминант дочерним клеткам неполная* – дочерние клетки имеют неполный их комплект.

5. *Одноклеточные* при делении получают всю зародышевую плазму и потому *потенциально бессмертны*.

6. Только *половые клетки многоклеточных*, подобно одноклеточным, оказываются *хранителями всей зародышевой плазмы*. Поэтому они образуют *бессмертный ряд* в череде поколений. Если бы, подобно соматическим клеткам, они погибали, то продолжение линии поколений стало бы просто невозможным. Этот бессмертный ряд автор и назвал *зародышевым путём*.

То есть из всего многообразия клеток современной биоты предсказуемо смертными являются лишь соматические клетки многоклеточных; все же одноклеточные организмы и половые клетки всех многоклеточных организмов потенциально бессмертны.

Конечно, одноклеточные гибнут в огромных количествах. Но причиной их гибели являются факторы внешней среды; если последние благоприятны, то деления этих клеток бесконечны, благодаря чему и достигается бесконечная смена поколений. При делении клетка как таковая перестаёт существовать, но не гибнет, сменяясь дочерними. Следовательно, смерть, несмотря на расхожее представление, не является атрибутом жизни; феномен жизни по своей сути бессмертен.

Такое некое несоответствие бытовому пониманию жизни явилось причиной того, что на протяжении прошедшего времени отношение к теории непрерывности зародышевой плазмы было противоречивым. Например, К.А.Тихомиров назвал её мистической, а А. Г. Кнорре – романтической. В 50-е гг. XX в. в советской официальной биологии эта теория была названа идеалистической, ненаучной. Однако о ней же И.И.Шмальгаузен говорил, что «...в теории А. Вейсмана мы имеем совершенно законченную концепцию, наиболее полно охватывающую проблемы эволюционной теории.., но во многом идущую вразрез с положениями Ч.Дарвина».

Своей теорией А. Вейсман сделал мощный прорыв в будущее. Несмотря на то, что современные представления о конкретных механизмах рассматриваемых процессов заметно иные, тем не менее в их основе лежит логика А. Вейсмана. Он одним из первых сформулировал положение о локализации наследственного вещества в хромосомах (*идах*); высказал мысль о дискретности наследственного материала; понятие о детерминантах предвосхитило понятие «ген»; представление об утрате наследственного вещества при дифференцировке перекликается с современными представлениями о дифференциальной активности генов как причине дифференцировки.

Механизмы дифференциации клеток рассматриваются в учебном курсе гистологии; напомним некоторые из общих представлений об этом.

Согласно современным представлениям, первые клетки нового организма (бластомеры), образовавшиеся из зиготы, не специализированны; они, как и зигота, способны выполнять всю «программу» развития. Их потомки –

*соматические* клетки организма – могут выполнять уже только часть «программы», т.е. они детерминированы. Затем детерминированные клетки производят так называемые избыточные белки, которые и определяют специфику клетки.

Поскольку всё это происходит с клетками одного и того же генетического состава, должен существовать механизм эпигенетической, т. е. внегеномной регуляции, обеспечивающий их дифференцировку. Иными словами, клетки становятся разными потому, что в них «включаются» и «выключаются» разные гены. В противном случае, если бы не существовало механизма, «включающего» и «выключающего» гены, то все соматические клетки должны были бы быть одинаковыми. Этот процесс важен как для создания клеточного разнообразия организмов, так и для его поддержания.

Обычно в гаметогенезе выделяют следующие этапы.

1. Обособление первичных половых клеток (диплоидных, способных к митотическим делениям).

2. У многих животных они способны к миграции и благодаря этому заселяют зачатки гонад, которые закладываются и формируются независимо – в иное время, а иногда и на значительном расстоянии от мест возникновения популяции половых клеток. С момента поселения в зачатках гонад их называют *гониями*. Гонии, как и первичные половые клетки, диплоидны и способны к митотическим делениям; соответственно гонии мужских гонад называют *сперматогониями*, а женских – *оогониями*.

Этап развития, представленный *первичными половыми клетками* и гониями, называют *периодом размножения* половых клеток.

3. Далее следует *период созревания*. В ходе него клетки полового пути теряют способность к митотическим делениям. Они вступают на путь превращения в гаплоидные клетки, претерпевая редукцию числа хромосом посредством *мейоза*.

Последний, в свою очередь, включает в себя два последовательных деления, соответственно называемых мейотическими, или *делениями созревания*. Клетки, вступившие на путь делений созревания, называют *«цитами»* – *спермато-* и *ооцитами*. При этом клетки до завершения первого деления созревания называют *первичными сперматоцитами (ооцитами)* или *сперматоцитами (ооцитами) первого порядка*, а после первого деления созревания их называют – *вторичными сперматоцитами (ооцитами)* или *сперматоцитами (ооцитами) второго порядка*. В результате завершения деления созревания формируется зрелая яйцеклетка.

4. В случае сперматогенеза в результате второго деления созревания образуется гаплоидная *сперматида*, которая далее преобразуется в зрелый сперматозоид; этот специфический для сперматогенеза этап называют *спермиогенезом*.

Таблица 5. **Периодизация гаметогенеза** (по: Голиченков, 2004)

Период		Половые продукты	Набор хромосом	Количество ДНК
Размножение	Вне гонад	Первичные половые клетки	2n	2C/4C
	В гонадах	Гонии	2n	2C/4C
Созревание	Первый мейотический цикл	Первичные оо- и сперматоциты	2n	4C
	Второй мейотический цикл	Вторичные оо- и сперматоциты	n	2C
Формирование	Спермиогенез	Сперматиды	n	C
	Гаметы	Яйцеклетки и сперматозоиды	n	C

Рассмотрим эти события подробнее.

### 3.3.6.7.1.2. *Происхождение половых клеток в онтогенезе* *Сегрегация линии половых клеток* *Первичные половые клетки*

Приведённые выше рассуждения имеют важное следствие: *половые клетки должны иметь свой специфический путь формирования.*

Поскольку, подобно зиготе, они должны остаться тотипотентными, они должны обособиться от остальных, т. е. дифференцированных, соматических клеток, по всей видимости, на самых ранних этапах онтогенеза, до начала первых детерминаций.

Насколько рано будущие, или первичные половые клетки (*гоноциты*), обособляются от всех прочих? У разных групп организмов это происходит по-разному.

Клетки, потомки которых дают начало исключительно гаметам, называются *примордиальными*, или *первичными половыми клетками*. На ранних стадиях иногда обнаруживаются *презумптивные примордиальные* половые клетки, в результате асимметричных делений которых образуются клетки половой и соматической линий.

Известны два способа обособления клеток половой линии:

1) *эпигенетический*, при котором свойства половой клетки индуцируются внешними по отношению к клетке факторами; и

2) *преформационный*, обусловленный материнскими детерминантами, унаследованными клеткой вместе с цитоплазмой ооцита (рис. 90).

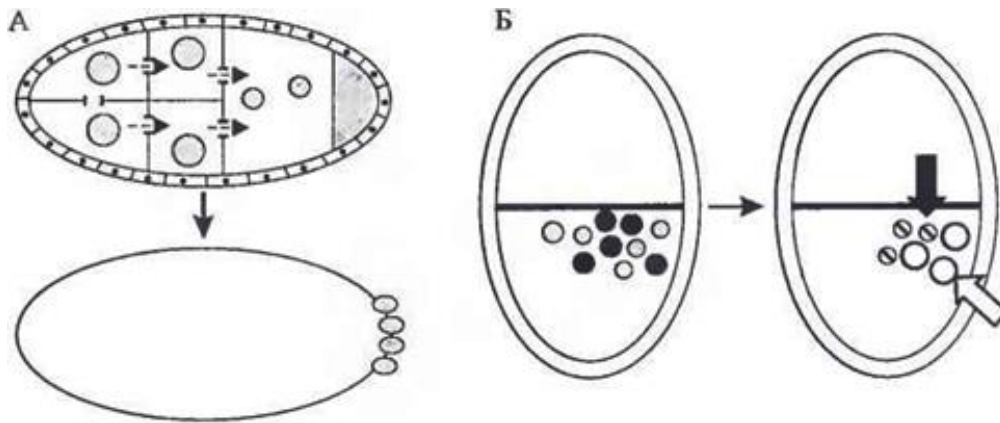


Рис. 90. Преформационный (А) и эпигенетический (Б) способы спецификации половых клеток у насекомых и млекопитающих (по: Extavour, Akam, 2003)

Нередко различия между клетками полового пути и соматическими обнаруживаются уже в ходе первых делений оплодотворенного яйца.

У некоторых животных в ходе делений дробления в некоторых клетках происходит отбрасывание части материала хромосом, или *диминуция хроматина*.

Это явление впервые наблюдал Т. Бовери у аскариды ещё в 1887 г. Уже в самом начале развития, когда зародыш находится на стадии двух бластомеров, хромосомы одного из них фрагментируются и концевые их части отбрасываются (рис. 91). Как показал дальнейший анализ, из бластомера, где произошла диминуция, возникают соматические клетки. Бластомер с неповрежденными хромосомами при следующем делении вновь обнаруживает диминуцию хроматина в одном из своих потомков. И в этом случае клетка с неполными хромосомами даёт начало лишь соматическим тканям.

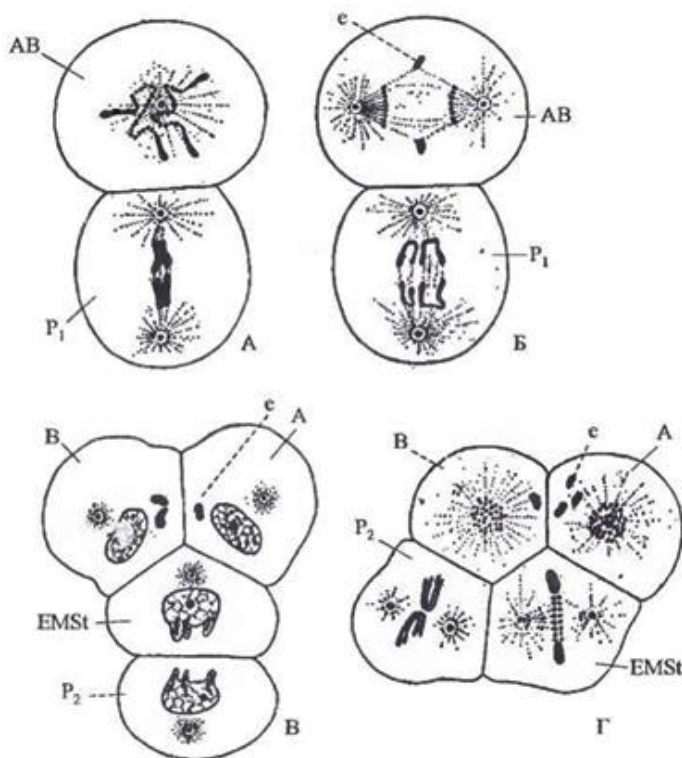


Рис. 91. Диминуция хроматина в раннем дроблении лошадиной аскариды (по: Boveri, 1899). А – начало второго деления дробления; Б – фрагментация хромосом в бластомере АВ в ходе второго деления; В – на стадии 4 бластомеров фрагменты хромосом наблюдаются в бластомерах А и В; Г – начало третьего деления: фрагментация хромосом в бластомере EMSt; АВ, А, В, EMSt – бластомеры соматической линии; P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> – бластомеры половой линии; е – фрагменты хромосом

Диминуция повторяется ещё в двух клеточных генерациях, после чего возникает клетка-родоначальница клона половых клеток, которые отличаются от соматических сохранением полноценных хромосом. Все соматические клетки возникают из бластомеров, хромосомы которых подверглись диминуции. Учитывая сказанное, можно предположить, что информация, содержащаяся в отбрасываемых частях хромосом, важна исключительно для гаметогенеза, но не затрагивает дифференциации и функционирования клеток сомы.

У нематоды *Caenorhabditis elegans* диминуции хроматина не происходит. Тем не менее обособление клеток половой линии прослеживается начиная с первого деления дробления. В данном случае в яйце *C. elegans* имеются полярные или Р-гранулы, которые содержат специфический антиген и поэтому легко выявляются иммуноцитохимически. Эти гранулы до оплодотворения равномерно распределены по ооциту. Перед началом дробления они концентрируются на одном полюсе яйца, маркируя будущий задний конец зародыша. В конечном счёте Р-гранулы попадают в клетки-предшественницы первичных половых клеток. Хотя, справедливости ради, надо сказать, что прямое участие этих гранул в дифференциации половых клеток не доказано.

Нечто подобное описано у ракообразных. Например, у некоторых копепод в период дробления при митотических делениях происходит асимметричное распределение особых телец, *эктосом*, которые маркируют клетки половой линии вплоть до образования первичных половых клеток (рис. 92).

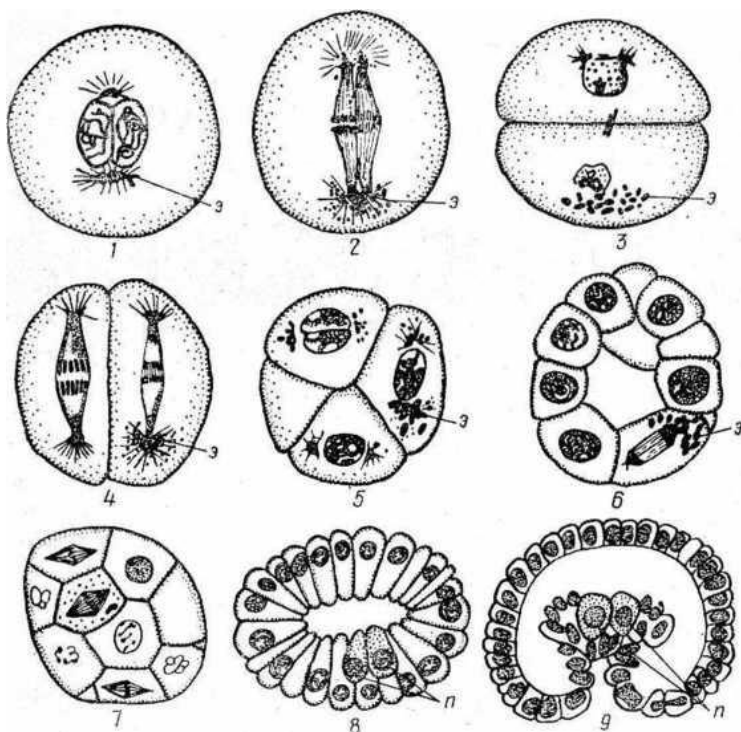


Рис. 92. Обособление половых клеток в раннем развитии циклопа (по: Э. Шарнио-Коттон, 1968): 1–9 – последовательные стадии развития оплодотворённой яйцеклетки, э – эктосомы, п – первичные половые клетки

У многих насекомых в процессе гаметогенеза ооцит дифференцируется таким образом, что цитоплазма той области яйца, где впоследствии возникнут задние структуры зародыша, приобретает свойства, предопределяющие формирование первичных половых клеток. Эту цитоплазму называют *полярной*

плазмой. Например, у некоторых галлиц в период дробления в ядрах будущих соматических клеток происходит элиминация большинства хромосом. Элиминация хромосом в линии половых клеток не происходит, так как она предотвращается специфическими факторами, сосредоточенными в полярной плазме задней области ооцита (рис. 93). Участие полярной плазмы в детерминации половых клеток дрозофилы подтверждается и данными анализа ряда мутаций, при которых образуется стерильное потомство.

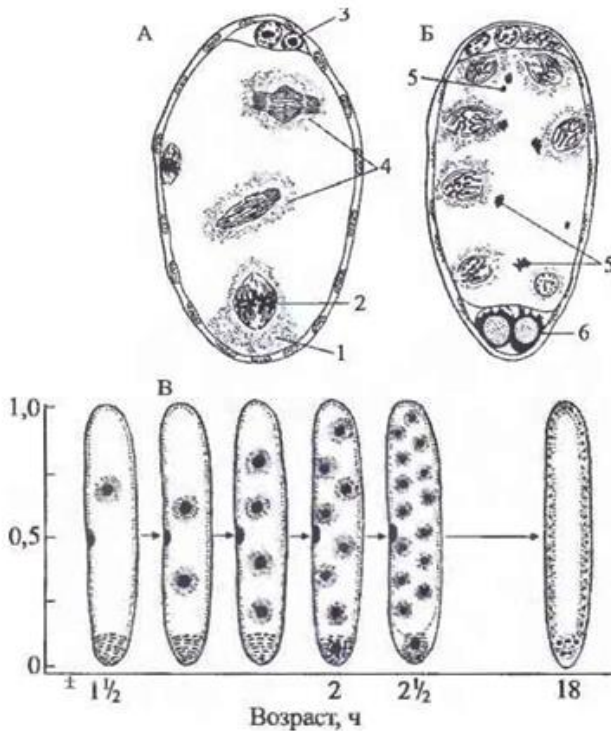


Рис. 93. Обособление клеток линии полового пути у двукрылых. А, Б – *Miastor metraloas* (Cecidomyiidae) (по: Kahle, 1908):

А – деление ядра в задней области зародыша, дающее начало линии половых клеток;

Б – элиминация хромосом в ядрах соматических линий. 1 – полярная плазма;

2 – митоз в полярной плазме;

3 – редуцированные тельца; 4 – митозы;

5 – элиминированные хромосомы;

6 – полярные клетки (ППК). В – схема

элиминации хромосом у галлицы *Wachtliela persicariae* (по: Geyer-Duszynska, 1959):

заштрихована область полярной плазмы

(внизу); ядро, попавшее в эту плазму на

стадии 8 ядер, сохраняет весь набор хромосом и даёт начало ППК. В остальных клетках из 38 хромосом элиминируется 30

Характерной морфологической особенностью первичных половых клеток многих животных является наличие так называемых *перинуклеарных телец*. Они описаны у кишечнополостных, нематод, полихет, щетинкочелюстных, асцидий, ланцетников, практически всех позвоночных. В большинстве случаев эти образования в настоящее время скорее могут служить лишь маркерами клеток половой линии, поскольку прямые экспериментальные доказательства их детерминирующих свойств отсутствуют. В отношении некоторых животных имеются лишь косвенные свидетельства возможной роли цитоплазматических факторов в спецификации клеток половой линии.

Таким образом, «зародышевая плазма» в современном понимании, содержащая «зародышевые (половые) детерминанты», структурированные в виде герминальных гранул или дисперсного материала, – специфический ультраструктурный маркер и ключевой органоид клеток половой линии и тотипотентных (плюри-, мультипотентных) стволовых клеток беспозвоночных животных.

Раннее обособление клеток половой линии не является универсальным правилом. Часто линия половых клеток возникает на сравнительно поздних стадиях дробления или даже в период гастрюляции. Среди позвоночных

первичные половые клетки на стадии дробления были выявлены лишь у бесхвостых амфибий, у которых они образуются в тесной связи с энтодермой. В отличие от этого у хвостатых амфибий первичные половые клетки, как полагают, возникают в период гастрюляции благодаря индуцирующим воздействиям энтодермы, т.е. эпигенетически. Эпигенетический характер формирования первичных половых клеток описан и у млекопитающих. У зародыша человека эти клетки возникают уже на стадии 16 сомитов.

Обычно дифференцировка клеток зародыша на половые и соматические сопровождается их необратимой детерминацией. Однако далеко не у всех групп животных это так.

У низших многоклеточных – губок, стрекающих кишечнополостных, мшанок, а также у некоторых кольчатых червей и полухордовых имеются особые тотипотентные стволовые клетки, которые в течение всей жизни организма пополняют запас его половых клеток. Таким образом, у этих организмов линии половых и соматических клеток практически неотделимы.

Особенно замечательны в этом отношении губки, у которых гоноциты могут возникать не только из подвижных тотипотентных клеток (археоцитов), но и, казалось бы, из высокоспециализированных воротничковых жгутиковых клеток – *хоаноцитов*. В определенных условиях хоаноцит утрачивает жгутики, выселяется из стенки жгутиковой камеры и превращается либо в мужскую, либо в женскую половую клетку.

У стрекающих кишечнополостных половые клетки образуются из линии стволовых клеток, которые называются в данном случае *интерстициальными*. Они обособляются впервые от энтодермы зародыша на личиночной стадии, а затем часть из них переползает в базальные слои эктодермы. У гидроидных полипов, обладающих сменой поколений, половые клетки возникают из тех интерстициальных клеток, которые проникли в зачаток половой (медузоидной) особи. Там эти клетки начинают усиленно размножаться и дают начало, в зависимости от своего хромосомного набора, либо женским, либо мужским половым клеткам. Поэтому удаление медузоидных зачатков никогда не делает данную колонию гидроидов стерильной.

Аналогичные стволовые клетки, называемые в данном случае *необластами*, присутствуют в тканях плоских и кольчатых червей. Поэтому половые клетки могут у них возникать и в случае регенерации из небольших участков тела взрослых животных при полном удалении половых желез. У продолжительно голодающих планарий половые клетки могут дедифференцироваться и превращаться в стволовые, которые используются для регенерации тканей. Впоследствии из них могут вторично возникать гаметы. Вместе с тем у многих кольчатых червей имеется и рано обособляющаяся линия эмбриональных гоноцитов. Таким образом, у них существуют *два* источника половых клеток – *раннеэмбриональный* и *соматический*.

(Важно напомнить также, что почти у всех растений (за исключением зелёных водорослей) линии половых и соматических клеток фактически неотделимы на протяжении всей жизни: половые клетки выделяются из соматических только при формировании мужских и женских гаметофитов.)

Первичные половые клетки обычно обладают амёбоидной подвижностью. Благодаря этому они мигрируют от места своего возникновения до зачатка гонады, которой они заселяют. Продолжая митотически делиться, они преодолевают значительные расстояния, выбирая направление движения на основе *контактного ориентирования*. У млекопитающих в период миграции численность популяции первичных половых клеток возрастает примерно от ста клеток до пяти тысяч.

#### 3.3.6.7.1.2.1. Гонии

У многих животных выявлены особые *стволовые половые клетки*, которые поддерживают непрерывность гаметогенеза в течение долгого периода времени, а то и на протяжении всей жизни животных.

Различают два типа *стволовых половых клеток* – а) *стереотипный* и б) *популяционный*.

а) Стволовые клетки первого типа характеризуются асимметричным делением, в результате которого *одна* из дочерних клеток остается стволовой, а другая вступает на путь дифференциации.

б) При делении *стволовых половых клеток популяционного* типа образуются *две* равнозначные клетки, судьба которых предопределяется случайным образом в зависимости от местоположения клетки в яйцевой трубке.

У зародышей мыши гонии, заселившие зачатки яичника, продолжают размножаться. В частности, в яичнике плода человека пик числа оогоний (около  $7 \times 10^6$ ) приходится на 20-ю неделю беременности.

Следует заметить, что у *родившихся* особей женского пола млекопитающих число ооцитов значительно меньше; в частности, ко времени рождения мышей, крыс и человека более 2/3 пула потенциальных женских половых клеток уничтожается путем *апоптоза*. У женщин при рождении имеется около одного миллиона ооцитов, при достижении половой зрелости их остается меньше  $4 \times 10^5$ , а к 50 гг. – менее  $1 \times 10^3$ , т.е. к этому моменту погибает 99,9% ооцитов, имевшихся в яичниках при рождении.

#### 3.3.6.7.1.2.2. Мейоз (рис.94)

Напомним, что вступившие в мейоз будущие половые клетки называются *сперматоцитами* и *ооцитами*. В процессе мейоза кроме редукции числа хромосом осуществляется комбинативная изменчивость их генома. Эта изменчивость достигается:

а) за счёт случайного распределения родительских хромосом по дочерним клеткам и

б) за счёт рекомбинации участков гомологичных хромосом, происходящей в ходе кроссинговера.

Переключение с *митотических делений*, характерных для гоний, на *мейоз* находится под контролем многих генов, и в частности генов, контролирующих репликацию ДНК. Премейотический синтез ДНК, которым начинается этот период гаметогенеза, заметно отличается по ряду параметров от обычного синтеза ДНК, предшествующего митозу. Эти отличия проявляются не только в



большей продолжительности периода премейотической репликации ДНК, но и в иной последовательности репликации отдельных участков ДНК. Завершение премейотического синтеза ДНК может происходить после существенной паузы – уже в профазе мейоза. В мейозе имеет место лишь одна фаза синтеза ДНК и два (первое и второе) мейотических деления.

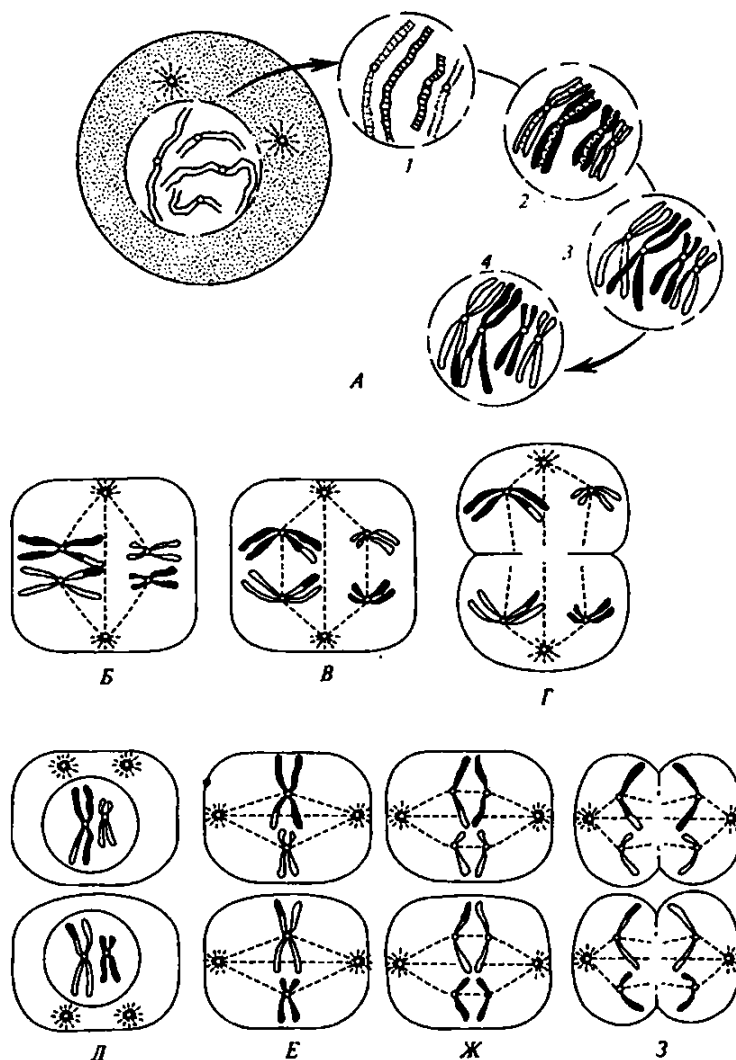


Рис. 94. Схематическое изображение стадий мейоза в половых клетках (по: Голиченков и др., 2004): А – профазы I (1 – зиготена; 2 – пахитена; 3 – диплотена; 4 – диакинез); Б – метафаза I; В – анафаза I; Г – телофаза I; Д – профаза II; Е – метафаза II; Ж – анафаза II; З – телофаза II

У млекопитающих первое мейотическое деление *ооцитов* обычно имеет весьма продолжительную профазу, так как они в своем развитии останавливаются на стадии диакинеза. На этой стадии первичные ооциты окружаются специализированными соматическими клетками и образуют *первичные фолликулы*. Стадия диакинеза может продолжаться годы (у человека – до 50 лет).

Вслед за профазой следуют мета-, ана- и телофаза первого мейотического деления. После его завершения образуются *вторичные* сперматоциты и ооциты (или спермато- и ооциты *второго порядка*).

Ранее полагали, что именно первое деление созревания является редуционным вследствие расхождения гомологичных хромосом, тогда как второе деление, следующее за первым без дополнительного синтеза ДНК, является эквационным, в ходе которого расходятся хроматиды (рис. 95). В действительности, в ходе и первого, и второго мейотического делений в одних бивалентах расходятся гомологичные хромосомы (редуционное деление), а в других – хроматиды (эквационное деление).

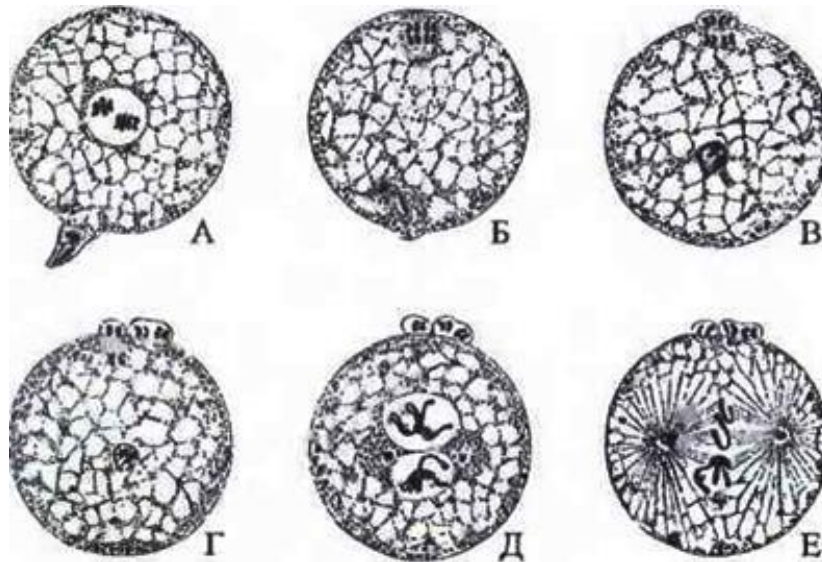


Рис. 95. Деление созревания в оплодотворенном яйце нематоды *Ascaris megalocephala* (по: Hertwig, 1923): А – яйцо в момент оплодотворения; Б – анафаза первого деления созревания; В – выделение первого редуционного тельца и формирование мужского пронуклеуса; Г – второе мейотическое деление; Д – яйцо с двумя редуционными тельцами: женский и мужской пронуклеусы находятся в центре яйца; Е – метафаза первого деления дробления

В ходе мейоза осуществляется не только редукция числа хромосом. Благодаря случайному характеру распределения гомологичных хромосом по клеткам возможное число генетических комбинаций при гаметогенезе равно  $2^n$ , где  $n$  – число пар хромосом. Так, у человека каждая особь может дать теоретически около 8,5 миллионов ( $2^{23}$ ) генетически различающихся типов гамет. Учитывая же кроссинговер, можно сказать, что это разнообразие практически бесконечно.

Однако в оо- и сперматогенезе имеются значительные особенности, которые рассмотрим подробнее.

### 3.3.6.7.1.3. Оогенез

Этот процесс сопряжён со сложными структурными и функциональными перестройками ядра, цитоплазмы и поверхностного аппарата клетки. Основными из них являются следующие.

1. Наряду с мейотическими преобразованиями ядра происходит интенсивное накопление энергетически богатых и пластических веществ,

которые обеспечивают высокую скорость развития и известную автономность будущих зародышей до начала периода их активного питания.

2. Формируются механизмы, необходимые для оплодотворения и активации яйца, а также для блокировки полиспермии.

3. Процесс оогенеза иногда называют *проэмбриональным* периодом, так как в это время под контролем материнского генома происходит выработка разного рода морфогенетически активных веществ, специфическая локализация которых в ооците во многом предопределяет характер развития и полярность зародыша после оплодотворения.

4. Наконец, в период оогенеза формируются разнообразные оболочки яйца, которые выполняют защитную функцию, а в период оплодотворения обеспечивают начальные этапы взаимодействия яйца со сперматозоидом. В результате оогенеза образуется яйцо, т. е. ооцит, окружённый системой оболочек.

#### 3.3.6.7.1.3.1. Яйцевые оболочки

По происхождению различают *первичные*, *вторичные* и *третичные* яйцевые оболочки.

*Первичными* называют оболочки, продуцируемые самими яйцеклетками; *вторичные* формируются за счет активности фолликулярных (соматических) клеток яичника;

*третичные* оболочки – структуры, которые образуются при участии желёз половых протоков самки.

Первичная оболочка любой яйцеклетки – так называемая *желточная*. Она располагается непосредственно на поверхности ооцита и является по своей сути надмембранным комплексом клетки. Её строение у животных разных систематических групп различно. Например, у полихеты *Nereis virens* она построена из фибриллярного материала гликопротеиновой природы и характеризуется эластичностью и способностью к растяжению. Наружный отдел богат полисахаридами. Оболочка пронизана каналами, через которые проходят микроворсинки ооцита. У рыб первичную оболочку называют *лучистой оболочкой* (или *zona radiata*).

Иногда желточной оболочкой называют образования, имеющие более сложный генезис. Например, у земноводных, птиц и млекопитающих желточной оболочкой называют структуру, в образовании которой участвуют и ооцит, и клетки фолликулярного эпителия. У млекопитающих эту сложную оболочку называют оолеммой, или блестящим слоем (*zona pellucida*).

*Вторичные* оболочки хорошо развиты у наземных или пресноводных животных, хотя имеются и у животных, ведущих морской образ жизни (например, у головоногих моллюсков). Вторичной оболочкой является в том числе так называемый хорион большинства членистоногих. Он представляет собой плотную, эластичную или жёсткую оболочку, которая иногда имеет характер скорлупы. Белок хориона (хорионин) по своему химическому составу близок роговому веществу. Как правило, хорион – многослойное образование, которое подразделяется на относительно тонкий внутренний отдел *эндохорион*

и толстый внешний *экзохорион*. Для проникновения сперматозоида в хорионе имеется канал, открывающийся наружу отверстием, *микропиле*.

*Третичные* оболочки яйца формируются обычно у животных с внутренним осеменением. Их образование происходит в половых протоках самки после овуляции и оплодотворения. К числу третичных оболочек относятся, например, белковые, пленчатые, подскорлуповые и известковая оболочки яйца птиц, рептилий, яйцекладущих млекопитающих. Функционально таковыми можно считать плотную оболочку яиц моллюсков (так называемая *галлерта*), коконы членистоногих и другие структуры, образующиеся экстрагонадно (т. е. за пределами собственно гонады – яичника).

### 3.3.6.7.1.3.2. Формирование энергетических запасов яйца.

Как следует из схемы (рис. 96), процесс эмбрионального развития, подобно любому иному биологическому процессу, может осуществиться только при наличии источников энергии.



Рис. 96. Источники энергии, необходимой для обеспечения индивидуального развития (по: Дондуа, 2005)

В раннем развитии различаются два типа источников энергии: *внутренние* и *внешние*.

Доступность *внешних* источников определяется временем дифференциации органов, которые обеспечивают возможность перехода на активное питание. Использование зародышем таких источников питания наблюдается при паразитизме, когда эмбриональное развитие происходит в тканях хозяина, а также в случае живорождения, когда питание зародыша обеспечивается материнским организмом (что рассматривалось ранее).

*Внутренние* энергетические источники создаются в период *оогенеза* путём накопления в яйце энергетически богатых веществ (желток, липиды и др.). Кроме *прямого* может быть и *косвенный путь* накопления энергии в яйце. В период роста яйца происходит образование большого количества органелл, синтез или сборка которых требует больших энергетических затрат. Продукция больших количеств митохондрий, рибосом, ДНК- и РНК-полимераз и других энергоёмких соединений в период оогенеза освобождает эмбриональный период развития от соответствующих энергетических затрат.

О масштабах запасов питательных веществ и органелл можно судить, например, по соотношению этих компонентов в яйцевой клетке и клетке печени шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*:

<i>Компонент:</i>	<i>Яйцеклетка / Клетка печени</i>
белок	300 000:1
рРНК	200 000:1
митохондрии	100 000:1
РНК-полимеразы	100 000:1
ДНК-полимераза	100 000:1
гистоны	15 000:1
тРНК 10	1000:1

Создание этих запасов сопряжено с существенным увеличением размеров яйца. Если принять за единицу диаметр «средней» соматической клетки взрослого животного около 15 мкм, то диаметр яйца морского ежа превосходит его на порядок, диаметр яйца лягушки – в 100 раз, а яиц рептилий и птиц – более чем в 1000 раз. У птиц 95% массы яйцеклетки составляет так называемый желток.

Объём запасов энергетических и пластических веществ в яйце зависит от сложной комбинации многих условий, которые у данного вида иногда могут действовать в противоположных направлениях. Среди факторов, влияющих на объём запасаемых веществ, можно назвать время достижения стадии, когда становится возможным активное питание. Чем раньше наступает активное питание, тем меньше требуется запасов в яйце.

Другим фактором является сложность организации животного. При прочих равных условиях более сложная структурная организация требует большего времени для своего развития и, соответственно, больших запасов энергии и пластических веществ. Существенное значение имеет характер трофических связей зародыша с окружающей его средой. При паразитическом развитии, когда зародыш питается за счёт хозяина, объём запасов в яйце минимален. Аналогичная картина наблюдается и при внутриутробном развитии.

### *3.3.6.7.1.3.3. Классификация типов оогенеза*

Формирование таких гигантских образований, какими являются яйцеклетки, требует особых механизмов, необходимых для преодоления ограниченных возможностей матричной активности генома диплоидной клетки. Сравнение организации оогенеза у представителей разных групп

животных показывает, что это ограничение обычно преодолевается за счёт интеграции метаболической активности многих сотен и даже тысяч клеток как половой, так и соматической природы. Проявления такой *кооперативности* весьма разнообразны.

У некоторых примитивных групп животных имеется так называемый *солитарный* тип оогенеза. В этом случае синтез желточных включений происходит непосредственно в ооците без участия других клеток.

Однако генеральной линией эволюции оогенеза является вынесение синтеза *вителлогенина* (белка-предшественника желточных включений) *за пределы гонады*. Например, у позвоночных с высоким уровнем синтеза вителлогенина его выработка происходит в клетках печени; у насекомых – в клетках жирового тела при действии гормона, также вырабатываемого фолликулярным эпителием яичника. У полихет описан синтез вителлогенина в целоцоцитах под действием гормона головного ганглия.

Таким образом, синтез вителлогенина у представителей разных систематических групп животных осуществляется негомологичными структурами, что свидетельствует о независимом, параллельном его возникновении, а значит, о высоком адаптивном значении такой организации вителлогенеза.

Разные типы устройства гонад и организации оогенеза являются одной из причин большого многообразия яйцевых клеток животных. Бросается в глаза, в частности, разнообразие форм яиц, связанное с пространственной локализацией желточных и иных трофических включений.

Как правило, животные имеют яйца так называемого *эндолецитального* типа. В этом случае желток сосредоточен *внутри* ооцита. Тем не менее, как отмечалось, строение яиц различных животных весьма разнообразно. Существуют разные классификации яиц. Рассмотрим две из них.

1. По характеру *локализации* желточных включений различают яйца:

а) *изолецитальные* (*гомолецитальные*), в этом случае желток распределен в яйце равномерно;

б) *телолецитальные* – желток концентрируется у одного из полюсов яйца, который называется *вегетативным*, противоположный полюс, с минимальным количеством желтка – *анимальным*;

в) *центролецитальные* яйца – плотные желточные включения сосредоточены в центральной области, тогда как цитоплазма, свободная от включений, располагается преимущественно на периферии яйца.

2. Существует классификация яиц и *по количеству желтка*. В этом случае различают яйца:

а) *алецитальные* (без желтка);

б) *олиголецитальные* (с малым содержанием желтка);

в) *мезолецитальные* (с умеренным, «средним» содержанием желтка);

г) *полилецитальные* (с большим содержанием желтка).

Иногда, если желтка в яйце очень мало (как, например, в яйцах *Eutheria*), говорят об *алецитальных* яйцах. Хотя в этом случае было бы точнее говорить об *олиголецитальных*, так как небольшое количество желтка они всё-таки

содержат. Тем не менее в некоторых случаях образуются действительно алецитальные – безжелтковые – ооциты. Например, у ряда плоских червей.

В ооцитах многих животных, например, у плоских, круглых и кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, иглокожих и хордовых, в том числе у ланцетника, миног, осетровых и костистых рыб, амфибий, рептилий, млекопитающих, в ходе оогенеза происходит накопление особых *кортикальных гранул*, которые формируются при участии элементов Гольджи. Сначала они рассеяны по всей цитоплазме, но на завершающих этапах оогенеза концентрируются в кортикальной области ооцита. Обычно это сравнительно мелкие пузырьки, диаметром до 1мкм (у осетровых они достигают 3–4мкм, а у костистых рыб, где они называются кортикальными альвеолами, – даже 30–40мкм). Кортикальные гранулы содержат разного рода ферменты, сульфомукополисахариды и другие вещества, которые играют важную роль в процессе оплодотворения (см. 3.3.6.7.2).

Следующий период оогенеза – период роста, в ходе которого клетки называются *ооцитами первого порядка*. Они теряют способность к митотическому делению и вступают в профазу I мейоза (рис. 93). В этот период и осуществляется рост этих клеток, в процессе которого выделяют:

- 1) стадию *малого* роста (*превителлогенез, цитоплазматический рост*) и
- 2) стадию *большого* роста (*вителлогенез; вителлус – желток*).

1. У шпорцевой лягушки (*X. laevis*) *малый рост* приходится на лептотену (продолжительность 3 – 7 дней), зиготену (5 – 9 дней) и пахитену (около трёх недель). *Большой рост* приходится на диплотену (около одного года), причём главный процесс – образование желтка – занимает только часть её. В этот период гомологичные хромосомы конъюгируют, образуют тетрады и становятся готовыми к расхождению (в первом делении созревания). Однако на стадии диакинеза ход мейоза замедляется до полного прекращения (так называемый блок мейоза).

Например, у человека блок мейоза снимается лишь с наступлением половой зрелости. Таким образом, стационарное состояние блока мейоза на стадии диакинеза продолжается 13–15 лет. Профаза I может быть очень продолжительной, и большой рост ооцитов, способных к овуляции, у человека растягивается на десятки лет, т.е. на весь репродуктивный возраст.

В период *малого* роста объёмы ядра и цитоплазмы увеличиваются пропорционально и незначительно. При этом ядерно-цитоплазматические отношения не нарушаются.

2. В период *большого* роста в высшей степени интенсифицируются синтез и поступление включений в цитоплазму, приводящие к накоплению желтка. Ядерно-цитоплазматическое отношение уменьшается. Например, некоторые синтетические процессы, например, синтез иРНК в оогенезе шпорцевой лягушки, ускоряются настолько, что если бы они шли со скоростью, характерной для соматических клеток, то оогенез (по этому компоненту) должен был продолжаться 600 лет.

Механизм роста ооцита неодинаков у разных животных и зависит от типов питания яйцеклеток.

### 3.3.6.7.1.3.4. Типы питания яйцеклеток

1. *Фагоцитарный* тип питания существует у животных, не имеющих стабильных половых желёз. В этом случае подвижный ооцит, перемещаясь по межклеточным пространствам, способен фагоцитировать соматические клетки. У гидры ооцит поглощает окружающие его интерстициальные клетки (также потенциальные ооциты), синтезирующие желток. При таком способе вителлогенеза в цитоплазме ооцита синтезируются гидролитические ферменты, откладывающиеся в лизосомах, которые в данном случае называются фаголизосомами. Последними заполняется цитоплазма ооцитов, пребывающих на разных стадиях переваривания захваченных клеток, а желточные гранулы не образуются (рис. 97, А).

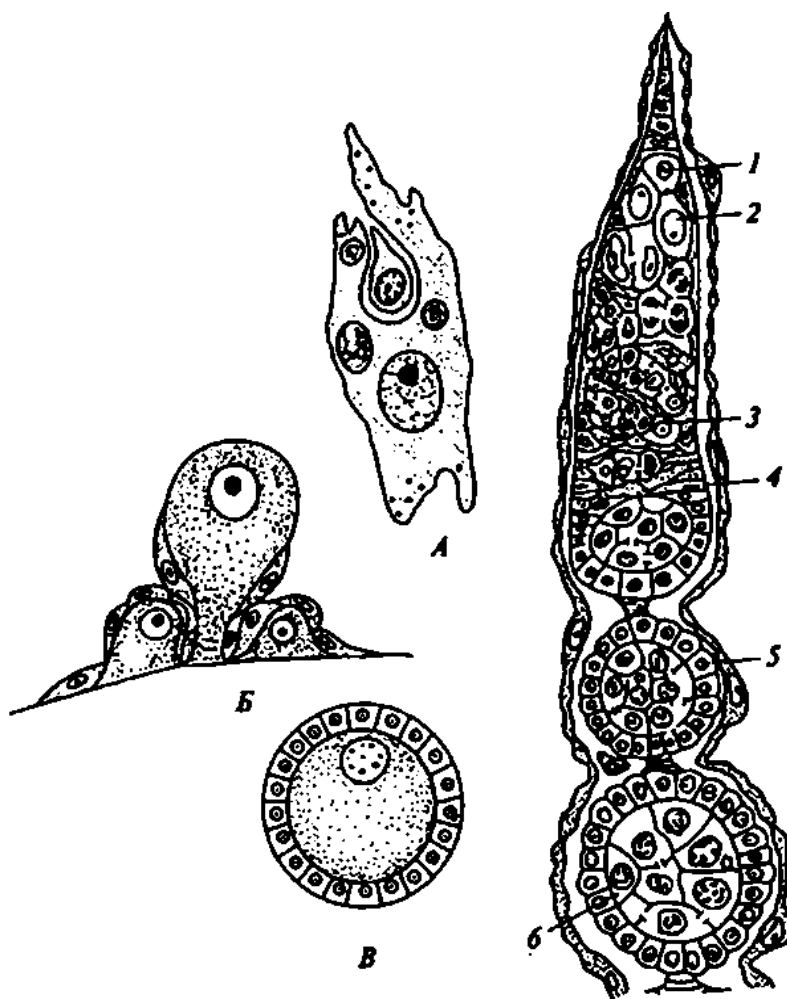


Рис. 97. Различные типы оогенеза у животных (по: Айзенштадт, 1984): А – фагоцитарный – подвижный ооцит обладает фагоцитарной активностью (губки, кишечнополостные и ряд червей); Б – солитарный – фолликулярные клетки либо отсутствуют, либо существуют на небольшом отрезке оогенеза (кишечнополостные, черви, моллюски и иглокожие); В – фолликулярный – фолликулярные клетки образуют один или несколько эпителиальных слоёв вокруг ооцита (головоногие, моллюски, членистоногие и все хордовые животные); Г – нутриментарный – ооцит соединён цитоплазматическими мостиками с питающими клетками и вместе с ними окружен фолликулярным эпителием (насекомые, черви); 1 – стволовая клетка; 2 – цистобласт; 3 – цистоцит; 4 – префолликулярная мезодерма; 5 – фолликулярные клетки; 6 – ооцит



При других способах питания в одном случае вспомогательных клеток нет; а в остальных оогенез осуществляется с помощью специальных клеток (рис. 97, Б, В, Г). Первый способ получил название *солитарного*, второй – *алиментарного*.

1. При *солитарном* способе растущий ооцит получает все необходимые для макромолекулярных синтезов ингредиенты в низкомолекулярной форме из целомической жидкости и из половой железы. В данном случае желточные белки синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме, а формирование желточных гранул происходит в аппарате Гольджи. При этом способе питания запасание желтка, а также накопление всех типов РНК происходит за счёт эндогенных синтезов в самом растущем ооците.

2. *Алиментарный* тип питания осуществляется с помощью вспомогательных клеток. Он, в свою очередь, подразделяется на нутриментарный и фолликулярный способы.

3. *Нутриментарный способ питания* (черви, членистоногие). Ооцит в яичнике этих животных окружён *трофоцитами* – клетками *половой* популяции (их также буквально называют «кормилками»), с которыми он связан цитоплазматическими мостиками. Весь комплекс представляет собой клон или группу половых клеток с незавершённой цитотомией – *синцитий*. Отношение числа трофоцитов к числу оогониев у разных видов животных различно: от 25:1 у кольчатых червей до 2000:1 у дрозофилы. Как полагают, из такого синцития *ооцитом* становится та клетка, которая контактирует с большим числом сестринских клеток. Трофоциты синтезируют рРНК, которая по цитоплазматическим мостикам в виде РНП-частиц поступает в ооцит (рис. 97, Г).

4. Большинству животных свойствен оогенез *фолликулярного типа*. В этом случае вспомогательными являются *соматические* клетки в составе яичника, образующие *фолликул*, т.е. ооцит, окружённый фолликулярным эпителием. Последний в зависимости от стадии развития ооцита может быть плоским, кубическим или призматическим; так же варьирует и число слоёв его клеток. В период вителлогенеза основная масса желтка образуется за счёт поступления веществ извне, благодаря чему ооциты растут с большой скоростью; 90% белка, накапливаемого в ооците, содержится в желтке. В таких ооцитах происходит активный *эндоцитоз*. В поверхностной зоне ооцита благодаря кровоснабжению появляется множество пиноцитарных пузырьков, содержащих вителлогенин – основной структурный компонент желткового белка, который представляет собой комплекс двух белков липовителлина и фосвитина. (Липовителлин – липопротеид, содержащий до 20% липидов. Фосвитин – фосфопротеин, содержащий 8% фосфата.) Структурная единица желтка образована одной молекулой липовителлина и двумя молекулами фосвитина. Вителлогенины у разных животных синтезируются в разных соматических тканях и в процессе эволюции постепенно концентрируются в строго определенном органе. Как уже отмечалось, у позвоночных вителлогенин вырабатывается печенью.

Выше говорилось о кооперативности клеток в осуществлении вителлогенеза. Если подходить с этой точки зрения, то можно отметить такие его типы: а) *полигеномный*, б) *гипертранскрипционный*.

Для *полигеномного* типа оогенеза характерно подключение к формированию яйцевой клетки большого числа однотипных геномов – уже упоминавшихся трофоцитов. Неполный цитокинез, характерный для такого оогенеза, в процессе эволюции иногда трансформировался в *эндомитоз*, в результате которого возникали многоядерные ооциты. Например, у сумчатой лягушки ооциты насчитывают до 3000 ядер, из которых лишь одно становится *женским пронуклеусом*. Возможно образование многоядерности и за счёт слияния многих ооцитов, что наблюдается, например, у аннелиды *Dinophilus*. У ктенофор гонии проходят несколько циклов митотических делений с неполным цитокинезом, образуя комплекс, который состоит из сотни взаимосвязанных клеток, одна из которых становится ооцитом (рис. 98). Как полагают, наиболее близкие к ооциту питающие клетки синтезируют желток и формируют центральную эндоплазму ооцита, тогда как находящиеся на периферии комплекса клетки участвуют в формировании поверхностного слоя ооцита.

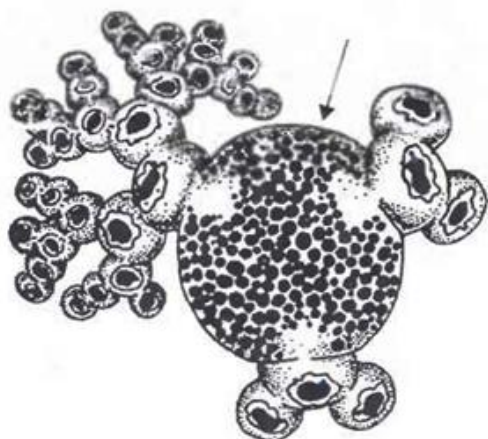


Рис. 98. Полигеномный тип оогенеза у гребневика *Bolinopsis* (по: Dunlap-Pianka, 1974).  
Стрелкой обозначен ооцит,  
связанный с комплексом питающих клеток

*Гипертранскрипционный тип*. Характерен для вторичноротых. В этом случае не происходит превращения части половых клеток во вспомогательные. Синтез вителлогенина и в этом случае происходит вне гонады. Однако интенсивное накопление в яйце разных форм РНК обеспечивается благодаря функциональному и структурному видоизменениям хромосом самого ооцита, создающего предпосылки максимальной продуктивности транскрипции. Такой тип организации оогенеза и называется гипертранскрипционным.

В своё время такие хромосомы были названы «ламповыми щётками», по сходству с «ёршиком», использовавшимся в те времена для очистки стекол керосиновых ламп. Оогенез с их участием имеет очевидные адаптивные преимущества. Благодаря постоянному обновлению иРНК создаются предпосылки длительного поддержания жизнеспособности яйцевой клетки, находящейся в яичнике. Это позволяет при неблагоприятных условиях избегать обязательной откладки яиц сразу же после завершения оогенеза.

Описанное участие в оогенезе фолликулярного эпителия также является проявлением кооперации клеток (рис. 99). На определённом этапе развития фолликулярные клетки соединяются с ооцитом, образуя цитоплазматические мостики за счёт слияния мембран половой и фолликулярной клеток (например, в каждом фолликуле ящерицы насчитывается до 10 000 таких клеток). Транспортным средством для доставки рРНК в ооцит здесь служит особая органелла – *трансосома*. Фолликулярные клетки образуют длинные отростки, которые погружены в цитоплазму ооцита. Концевые отделы этих отростков, в которых накапливаются большие количества рРНК, отшнуровываются от фолликулярной клетки. После разборки мембран рРНК из трансосомы поступает в цитоплазму ооцита.

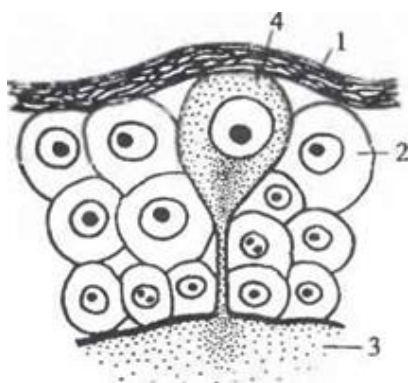


Рис. 99. Предполагаемая схема участия клеток фолликулярного эпителия в формировании ооцита у пресмыкающихся (по: Айзенштат, 1984): 1 – оболочка яичника; 2 – фолликулярные клетки; 3 – ооцит; 4 – грушевидная клетка

### 3.3.6.7.1.4. Сперматогенез

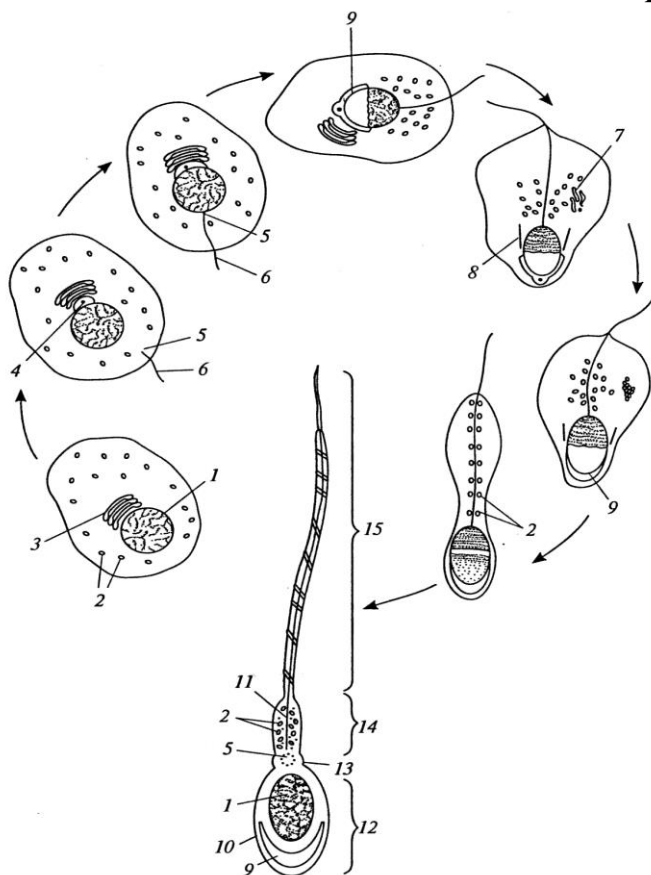


Рис. 100. Спермиогенез (по: Clermont, Leblond, 1955):  
 1 – ядро; 2 – митохондрии;  
 3 – аппарат Гольджи;  
 4 – акросомный пузырь; 5 – центриоль; 6 – жгутик;  
 7 – остатки аппарата Гольджи;  
 8 – микротрубочки; 9 – акросома;  
 10 – плазматическая мембрана;  
 11 – аксонема; сперматозоид:  
 12 – головка; 13 – шейка;  
 14 – средняя часть; 15 – хвост

Направление дифференциации мужских гамет резко отличается от стратегии формирования женских. Их дифференциация предполагает:

- а) максимальную *редукцию цитоплазматического тела* и
- б) *развитие двигательного аппарата*.

Следует напомнить, что, несмотря на большие различия мужских и женских гамет, их развитие происходит на фоне одной и той же принципиальной схемы ядерных преобразований.

Объём спермия определяется практически размерами компактизованного ядра, несколькими митохондриями, центросомой и величиной жгутика.

По структурной организации и способу функционирования известны сперматозоиды нескольких типов. У подавляющего большинства видов имеются *жгутиковые сперматозоиды*. Они обычно имеют три чётко выраженных отдела: а) *головку*, в которой расположено ядро; б) среднюю часть, или шейку, и в) жгутик (рис. 100).

Однако известны животные, у которых спермии не имеют жгутиков. Так, у круглых червей сперматозоиды *амёбоидные*. Своеобразны безжгутиковые спермии многих членистоногих, у которых они имеют округлую или звездчатую форму (рис. 101, 102); они перемещаются с помощью псевдоподий или даже могут быть неподвижными.

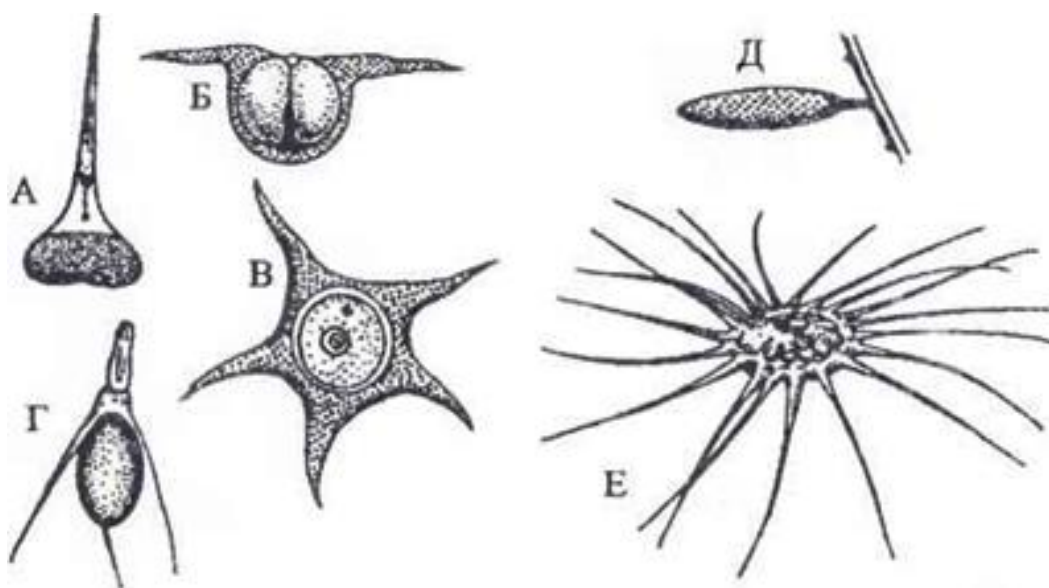


Рис. 101. Спермии ракообразных (по: Shino, 1968): А – *Leander aspersus*; Б – *Ethusa marascone* (вид сбоку); В – *E. marascone* (вид сверху); Г – *Galathea squamifera*; Д – сперматофор *Galathea*; Е – *Astacus fluviatilis*

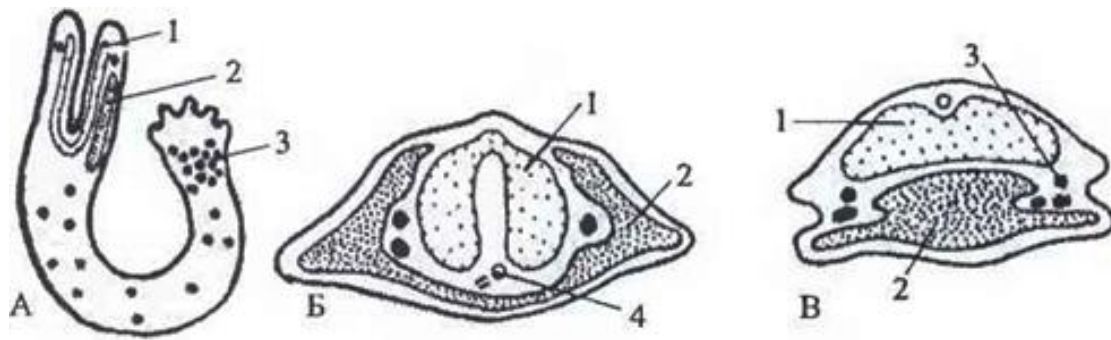


Рис. 102. Схема строения безжгутиковых спермиев членистоногих (по: Дроздов, Иванков, 2000): спермии: А – клеща *Amblioma dissimili*, Б – десятиногого рака из подотряда *Reptania*, В – многоножки *Spirostreptus*. 1 – акросома; 2 – ядро; 3 – митохондрий

Сперматозоиды, как правило, имеют микроскопические размеры: у спермия гидры жгутик длиной до 30 мкм, у некоторых кишечнополостных он достигает 90 мкм. Известны и гигантские спермии. Например, у *Drosophila bifurca* длина сперматозоида составляет 58 мм. Спермий в этом случае в 20 раз длиннее тела взрослой особи и в 15000 раз длиннее спермия человека.

Хроматин ядра спермия сильно конденсирован и плотно упакован, поскольку в процессе формирования сперматозоида объём его ядра резко уменьшается (например, у петуха от 110 мкм<sup>3</sup> до 2 мкм<sup>3</sup>). Конденсация хроматина обусловлена замещением гистонов, характерных для соматических клеток, переходными белками, а затем и особыми высокоосновными спермийными белками.

Жгутиковые сперматозоиды имеют так называемую *акросому*, которая представляет собой секреторный пузырёк, формируемый при участии аппарата Гольджи, и содержащий разнообразные гидролитические ферменты. У многих животных, в частности, у млекопитающих, акросома имеет вид шапочки, облегающей переднюю часть ядра. У иглокожих между акросомным пузырьком и ядром находится *субакросомное* пространство, в котором локализируются молекулы глобулярного актина.

Митохондрии часто сливаются между собой и образуют крупную *хондросферу*. Они обычно локализируются в основании жгутика вокруг центриоли и, как полагают, генерируют энергию для движения жгутика. Иногда, например, в сперматиде насекомых, моллюсков и кольчатых червей, слившиеся митохондрии располагаются в виде «побочного ядра» сбоку от ядра настоящего. Тем не менее, в конечном счёте, митохондриальное побочное ядро окружает *аксонему* жгутика (см. ниже) или располагается рядом с ним.

*Центриоль*, которая в период делений сперматогониев и сперматоцитов определяет формирование веретена, в ходе спермиогенеза преобразуется в *базальное тельце* жгутика.

Строение *жгутика* довольно стандартно. Его основу составляет так называемый осевой комплекс или *аксонема*, состоящая из двух центральных одиночных микротрубочек, вокруг которых расположены девять дублетов

микротрубочек. Кроме этого комплекса, спермии многих видов имеют ещё один – внешний – круг фибрилл, также состоящий из девяти элементов и придающий жгутику необходимую жёсткость. Иногда в заднем отделе спермия образуется *ундулирующая мембрана*.

До настоящего времени не разгадано явление полиморфизма спермиев: у ряда животных в семеннике развиваются спермии двух разновидностей. Например, у некоторых гастропод наряду с типичными жгутиковыми, или *эупиренными* сперматозоидами, обладающими оплодотворяющей способностью, развиваются короткие червеобразные *апиренные* формы с нарушениями гаплоидного числа хромосом. В других случаях апиренные спермии имеют два жгутика. Доля апиренных сперматозоидов постоянна для данного вида.

У ряда американских сумчатых наблюдается феномен попарного соединения зрелых спермиев, поступивших в эпидидимис. При этом лежащая над акросомой плазматическая мембрана одного сперматозоида плотно соединяется с соответствующей областью другого. Предполагается, что такое объединение улучшает подвижность спермиев, жгутики которых расположены асимметрично относительно ядра.

Число спермиев, выводимых при осеменении, огромно. Так, у опоссума оно достигает 13млн, у кролика – на порядок больше. У человека ежедневно может формироваться более 100 млн спермиев. Естественно, этот интенсивный процесс требует координации процессов их формирования.

В сперматогенезе выделяют несколько фаз (рис.103).

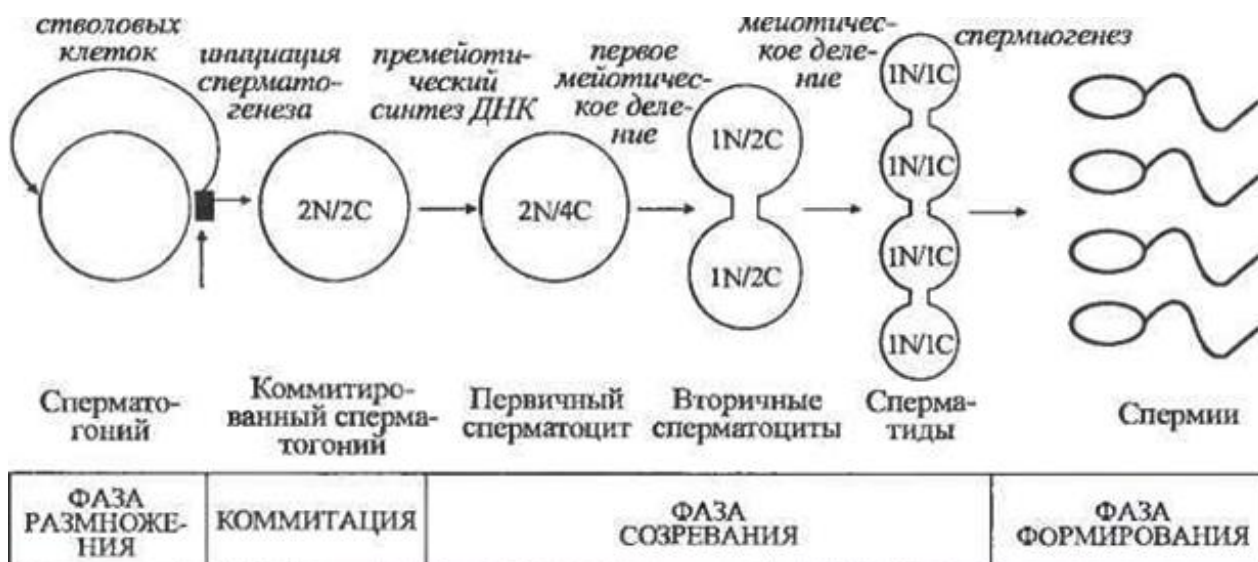


Рис. 103. Фазы сперматогенеза (по: Дондуа, 2005): пояснения в тексте

1. Фаза *размножения*. В ходе неё образующиеся после деления стволовых клеток *сперматогонии* размножаются путём митотических делений. Эти деления у половозрелых самцов происходят постоянно. Однако число делений отдельного сперматогония невелико, от 1 до 14, и строго определён для каждого вида животного. Например, у паразитического червя *Дисуема* каждый сперматогоний делится всего один раз, у человека, по-видимому, 4 раза, а у рыбы гуппи – 14. Однако столь значительное количество сперматозоидов (до 108 в сутки у человека и кролика,) продуцируется, очевидно, в основном за счёт делений стволовых клеток. Подсчитано, что у дрозофилы каждая стволовая сперматогонияльная клетка (а всего их порядка 28) делится 107 раз, т.е. продуцирует 2107 сперматогониев, каждый из которых затем делится ещё 4 раза.

2. Фаза *коммитации*. В этот период включаются генетические программы *инициации сперматогенеза*.

3. *Созревание*. Этот этап охватывает премейотический синтез ДНК и два мейотических деления. Мужские половые клетки, находящиеся в первом мейотическом цикле, называют *первичными сперматоцитами* (*сперматоциты 1-го порядка*), а во втором – *вторичными сперматоцитами* (*сперматоциты 2-го порядка*).

После второго мейотического деления образуется гаплоидная *сперматида* и наступает заключительная фаза.

4. Фаза формирования *спермия*, называемая *спермиогенезом*. В ходе неё происходит резкое уменьшение объёма ядра за счёт элиминации нуклеоплазмы и конденсации хроматина. Изменение структуры хроматина в первую очередь обусловлено заменой соматических гистонов специфическими спермийными. В этот период образуется жгутик и завершается формирование акросомы. Характерной особенностью сперматогенеза является неполная цитотомия в период митотических делений сперматогоний и первого мейотического деления сперматоцитов. В результате потомки одного сперматогония образуют *синцитий*. Полагают, что наличие цитоплазматических мостиков, связывающих сперматоциты, обеспечивает высокую синхронность дифференциации мужских гамет. Не исключено, что синцитиальная структура важна для поддержания фенотипической эквивалентности цитоплазмы сперматид. Это особенно важно в отношении иРНК, синтезируемых на генах половых хромосом, так как многие белки, важные для спермиогенеза, контролируются генами разных X- и Y-хромосом.

Полное разделение мужских гамет осуществляется на завершающем этапе *спермиогенеза*, когда происходит сбрасывание цитоплазмы вместе со всеми органеллами – рибосомами, эндоплазматической сетью, аппаратом Гольджи. У некоторых животных эта остаточная или *резидуальная* цитоплазма (рис. 104), отделяющаяся от головки спермия, фагоцитируется клетками фолликулярного эпителия семенника.

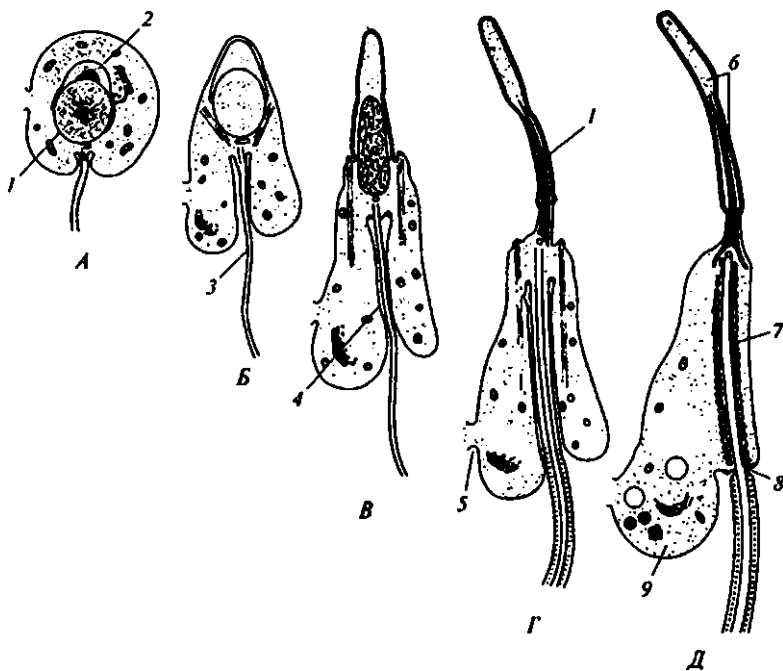


Рис. 104. Спермиогенез у морской свинки (по: Fawcett et al, 1971): 1 – ядро; 2 – акросома; 3 – манжетка; 4 – жгутик; 5 – канал жгутика; 6 – ядерное кольцо; 7 – межклеточный мостик; 8 – аннулюс (кольцевая центриоль); 9 – акросомная шапочка; 10 – митохондриальная оболочка; 11 – фиброзная оболочка; 12 – резидуальная цитоплазма

В опытах по так называемому *микрооплодотворению*, когда мужские гаметы вводятся в ооцит с помощью микроинъекции или путём искусственного «сшивания» гамет, выяснилось, что уже ранние сперматиды и даже вторичные и – иногда – первичные сперматоциты обладают потенцией к образованию зиготы, способной к дальнейшему развитию. Другими словами, сложные процессы цитодифференциации, происходящие в период спермиогенеза, необходимы прежде всего для формирования аппарата движения, механизмов «заякоривания» и слияния с женской гаметой (подробнее см. ниже).

Процесс сперматогенеза предполагает тесную корреляцию митотических и мейотических циклов со сложной программой клеточной дифференциации.

*Семенник* позвоночных подразделён на два отдела: семенные каналы и межканальцевое пространство, или соединительно-тканную строму. В последней находится обширная сеть кровеносных сосудов, интерстициальные клетки, или клетки Лейдига, а также макрофаги, фибробласты, лимфоциты и тучные клетки.

Собственно сперматогенез происходит в *канальцах*. Они отделены от стромы так называемой ограничивающей мембраной, которая образована уплощенными клетками, расположенными в 2-3 слоя. Полагают, что эти клетки могут превращаться в клетки Лейдига. Эпителий семенных канальцев имеет сложный состав и образован клетками двух типов: а) половыми (гоноцитами) и б) соматическими клетками фолликулярного эпителия. Последние часто называют клетками Сертоли, или опорными клетками; реже их называют sustentоцитами. Между половыми и опорными клетками в течение всего сперматогенеза сохраняется постоянная взаимосвязь.

Клетки Сертоли многофункциональны. Они обеспечивают дифференцирующиеся мужские половые клетки питанием и способствуют созданию необходимой для нормального сперматогенеза концентрации андрогенов. Опорные клетки играют также важную роль в передислокации



половых клеток внутри канальца. Они участвуют в создании гематотестикулярного барьера, который предохраняет половые клетки от разного рода метаболитов и токсинов, а также предотвращает аутоиммунизацию организма против собственных спермиев.

Глобальная транскрипция прекращается за несколько дней до завершения спермиогенеза.

Общая протяжённость сперматогенеза у разных видов различна даже в пределах достаточно компактной группы; например, у крысы цикл сперматогенеза длится 42 дня, у человека – 74.

### 3.3.6.7.2. Оплодотворение

*Оплодотворение* – исходный момент возникновения новой генетической индивидуальности – представляет собой процесс *соединения женской и мужской гамет*. В результате *возникает одноклеточный зародыш с диплоидным набором хромосом и активируется цепь событий, лежащих в основе формирования нового многоклеточного организма*.

Биологическое значение оплодотворения огромно: будучи предпосылкой развития новой индивидуальности, оно вместе с тем является условием продолжения жизни и эволюции вида.

Следует подчеркнуть, что оплодотворение представляет собой не одномоментный акт, а многоступенчатый и довольно сложный процесс. В нём выделяют следующие этапы:

- а) *привлечение* сперматозоида яйцом,
- б) *связывание* гамет и, наконец,
- в) *слияние* мужских и женских половых клеток (рис. 105).

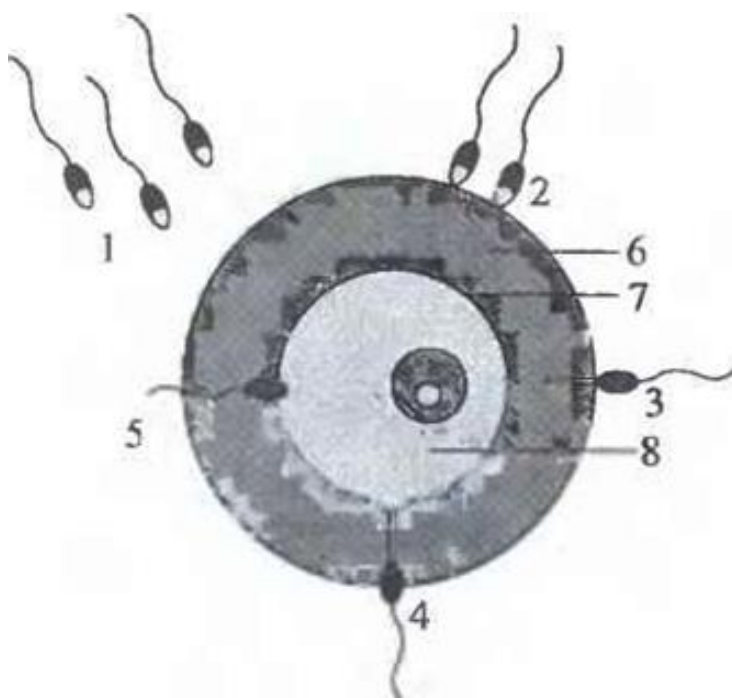


Рис. 105. Последовательность оплодотворения ооцита морского ежа (по: Дондуа, 2008): 1 – привлечение сперматозоидов; 2 – контакт со студенистой оболочкой ооцита; 3 – акросомная реакция; 4 – слияние плазмалемм спермия и ооцита; 5 – вхождение ядра спермия в ооплазму; 6 – студенистая оболочка; 7 – плазматическая мембрана ооцита; 8 – ооплазма

События, связанные со *сближением* гамет до их непосредственного контакта, нередко называют *осеменением*. При этом обычно различают *наружное* и *внутреннее* осеменение; последнее присуще, главным образом, наземным животным, хотя достаточно часто встречается и у водных обитателей. При этом у ряда животных мужские гаметы передаются самкам в виде *сперматофоров* – особых капсул, содержащих сперматозоиды. Сперматофоры сначала выводятся в окружающую среду, а затем тем или иным способом переносятся в половые пути самки.

Различают также *свободное* осеменение, при котором все области ооцита доступны спермиям, и *ограниченное* – когда на поверхности яйцеклетки имеется плотная оболочка с микропиле (рис. 106).

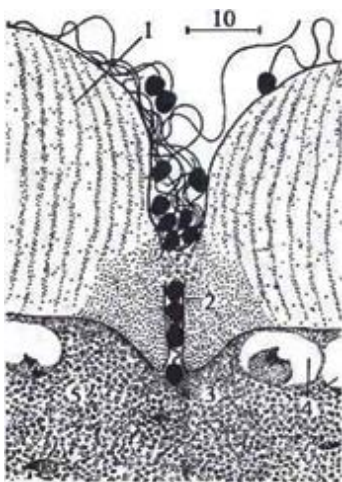


Рис. 106. Осеменение яйца озёрной форели (по: Гинзбург, 1968):  
 1 – zona radiata; 2 –концевой каналец микропиле;  
 3 – оплодотворяющий спермий; 4 – кортикальные альвеолы;  
 5 – ооплазма

*Соединение* гамет (т. е. клеток как таковых) предопределяет возможность *кариогамии* (т. е. слияния ядер), благодаря чему и происходит объединение отцовских и материнских хромосом. В результате слияния гамет

- а) возникает диплоидная *зигота*,
- б) восстанавливается способность к репликации ДНК и
- в) начинается подготовка к делениям дробления. Запуск этих процессов называют *активацией яйцеклетки*. Её механизмы относительно автономны. Их включение может быть осуществлено и помимо оплодотворения, что происходит, например, при *партеногенезе*.

Интерес к проблеме оплодотворения выходит далеко за рамки собственно эмбриологии. Слияние гамет – богатая модель для изучения тонких молекулярных и клеточных механизмов специфического взаимодействия клеточных мембран, для изучения молекулярных основ активации метаболизма и пролиферации соматических клеток.

Общебиологический интерес представляет и то, что оплодотворение являет собой яркий и, может быть, уникальный пример полного обращения клеточной дифференциации. Действительно, высокоспециализированные половые клетки не способны к самовоспроизведению. Они гаплоидны и не способны делиться. Однако после слияния они превращаются в *тотипотентную* клетку, которая служит источником формирования всех клеточных типов, присущих данному организму.

Поэтому исследование этого процесса непрерывно продолжалось начиная с середины VIII в. И представления о нём менялись радикально. В настоящее время стало ясно, что универсальная теория оплодотворения если и может существовать, то только как набор некоторых самых общих принципов организации этого процесса.

Конкретные механизмы оплодотворения зависят от множества факторов. Достаточно напомнить о своеобразии оплодотворения у животных с наружным или внутренним осеменением. Очевидно, что определённые различия процесса оплодотворения обусловлены и тем, что у разных животных проникновение спермия в яйцо происходит на разных этапах *оогенеза* – в зависимости от времени наступления в ходе него блока мейоза. У многих аннелид, моллюсков, нематод и ракообразных сперматозоид проникает в *ооциты первого порядка* на стадии *профазы*. У кольчатых червей, моллюсков и у насекомых – на стадии *метафазы* первичного ооцита. Для многих позвоночных характерно осеменение на стадии *метафазы вторичного ооцита*. У некоторых кишечнополостных или у морских ежей оплодотворение происходит на стадии *зрелого яйца* уже после завершения делений созревания и выделения *направительных телец*.

Наконец, нельзя не учитывать и разнообразие типов сперматозоидов. Естественно, что в каждом таком случае конкретные механизмы, обеспечивающие тонкое взаимодействие между половыми клетками, различаются.

*Активация движения спермиев*. Сперматозоиды, энергетический ресурс которых ничтожен и активная жизнь которых в лучшем случае продолжается считанные часы, находятся в семенниках и семенной жидкости в неподвижном состоянии. Активация сперматозоидов имеет разные механизмы. Во многих случаях активность их движения обусловлена сигналами, идущими из внешней среды посредством разнообразных физических и химических факторов, – как изменение соотношения  $O_2$ ,  $CO_2$ , концентрации тяжёлых металлов и др.

*Привлечение спермиев* (рис. 107). Регуляция активности и направления движения сперматозоидов обусловлены некими сигналами, которые обеспечивают общение между разнополюми гаметами на расстоянии. Различают:

- а) *хемотаксис* – процессы, регулирующие *активность* движения спермиев,
- б) *хемотаксис* – процессы, регулирующие *направление* движения спермия.

У многих морских животных описаны привлекающие спермии вещества, или *аттрактанты*, которые выделяются яйцом во внешнюю среду и по определению являющиеся видоспецифичными; их природа изучена слабо.

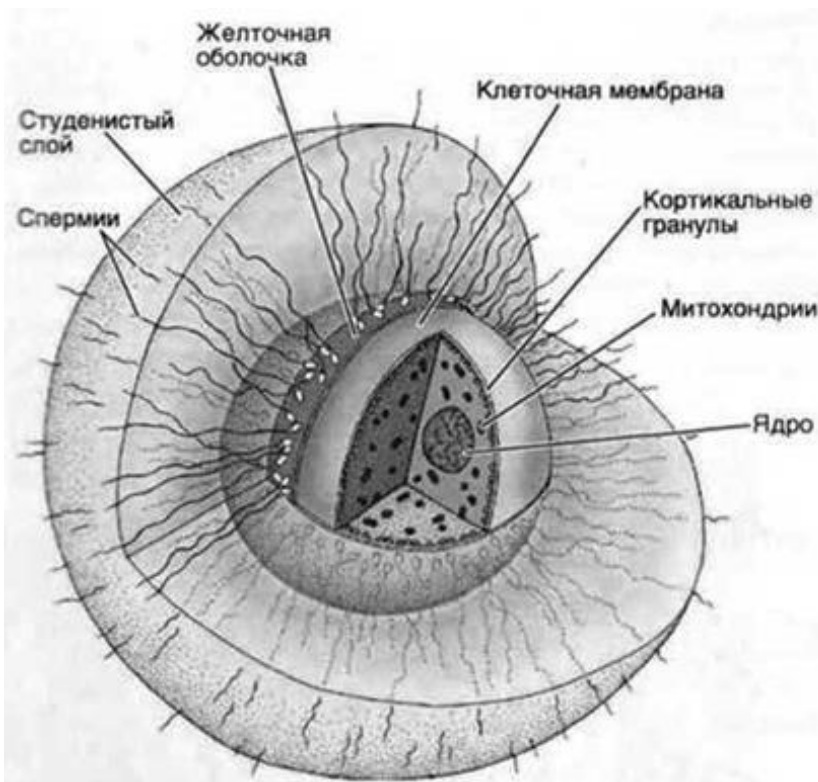


Рис. 107. Строение яйца морского ежа и спермии во время оплодотворения (по: Ереп, 1977)

*Первичное связывание спермия с поверхностью яйца обусловлено двумя механизмами.*

1. У ряда животных взаимодействие половых клеток обусловлено специальными молекулами, которые *встроены* в плазматические мембраны гамет.

2. У других – соответствующие молекулы *появляются* на поверхности спермия в результате акросомной реакции.

У млекопитающих первичное связывание с яйцом происходит только после изменения структуры плазматической мембраны и надмембранного комплекса. Сперматозоид, уже способный к активному движению, тем не менее, не может закрепиться на поверхности яйцеклетки. Эту способность спермии приобретают в половых путях самки, где под воздействием их среды наблюдается преобразование мембраны сперматозоида – так называемая *капаситация*. В ходе неё, как полагают, происходит изменение липидного состава плазматической мембраны спермия, ведущее к её дестабилизации в области акросомного пузырька. Важным элементом капаситации являются удаление покрова с поверхности спермия и разблокировка молекул *адгезии*, которые обеспечивают первичное соединение спермия с яйцеклеткой.

Возможно, что капаситация имеет более широкое распространение, чем это представляется в настоящее время.

*Акросомная реакция.* Как уже было отмечено, у многих животных первичное связывание половых клеток осуществляется в ходе так называемой *акросомной реакции*. Она существенно различается у разных видов животных в зависимости от структурных и функциональных особенностей сперматозоидов. Однако сущность этой реакции неизменна: она состоит в *секреции*

*содержимого акросомного пузырька*. В результате происходящего экзоцитоза находящиеся в нём гидролитические ферменты попадают на поверхность яйца и разрушают его вторичную оболочку.

Известны, по крайней мере, два типа акросомной реакции:

1. В одном случае она служит необходимым условием *связывания* гамет. Так, например, у иглокожих в результате экзоцитоза акросомного пузырька на поверхности спермия открываются молекулы, которые обеспечивают его закрепление на яйцеклетке.

2. Возможны, однако, и обратные отношения, когда акросомная реакция становится возможной лишь *после закрепления сперматозоида* на поверхности яйца (характерно для млекопитающих).

**Слияние гамет.** Место слияния мембран сперматозоида и яйцеклетки обычно ограничено областью связывания сперматозоида. У ооцитов многих животных в этой области часто возникает особый цитоплазматический вырост – *конус оплодотворения* (рис. 108) и образуются многочисленные микроворсинки, охватывающие сперматозоид. Актиновый цитоскелет микроворсинок служит источником энергии, направленной на погружение мужской гаметы в яйцо. Слившиеся мембраны спермия и яйца образуют единую систему.

Молекулярный механизм слияния мембран взаимодействующих гамет полностью ещё не раскрыт. Известно, что оно происходит при участии особых *фузогенных белков* (белков слияния).

*Активация ооцита и блокирование полиспермии* (рис. 109, 110). Слияние мембран взаимодействующих гамет не только обеспечивает проникновение ядра сперматозоида в яйцо, но и является фактором активации последнего. Одновременно возникают разнообразные явления, препятствующие множественному проникновению сперматозоидов, или *полиспермии*, поскольку последняя ведет к серьёзным нарушениям развития и даже к гибели зародыша.

У морского ежа одним из следствий связывания сперматозоида оказывается быстрое и кратковременное возрастание поступления  $\text{Na}^+$  в яйцо, которое, возможно, обусловлено действием акросомных белков на  $\text{Na}^+$  – каналы. Увеличение концентрации  $\text{Na}^+$  в клетке ведёт к её *деполяризации*, связанной с резким изменением *потенциала покоя*. При этом плазматическая мембрана яйца теряет способность к взаимодействию с мембраной добавочных спермиев. Это так называемая *быстрая блокировка полиспермии*.

Важным элементом механизма активации яйца служит временное увеличение концентрации внутриклеточного свободного кальция ( $[\text{Ca}^{2+}]_i$ ) (*i* – internal – внутренний), лежащее в начале сложного каскада сигналов, которые, в свою очередь, по-видимому, регулируют разнообразные функции яйцеклетки, вплоть до транскрипции генов.

Повышение концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в яйце вызывает *экзоцитоз* содержимого кортикальных гранул, т. е. его выход в *перивителлиновое пространство* – между плазматической мембраной яйца и желточной оболочкой. Экзоцитоз в яйцах морского ежа начинается примерно через 25 сек после слияния гамет и длится около 40 сек, распространяясь по поверхности яйца от точки вхождения сперматозоида (рис. 108).

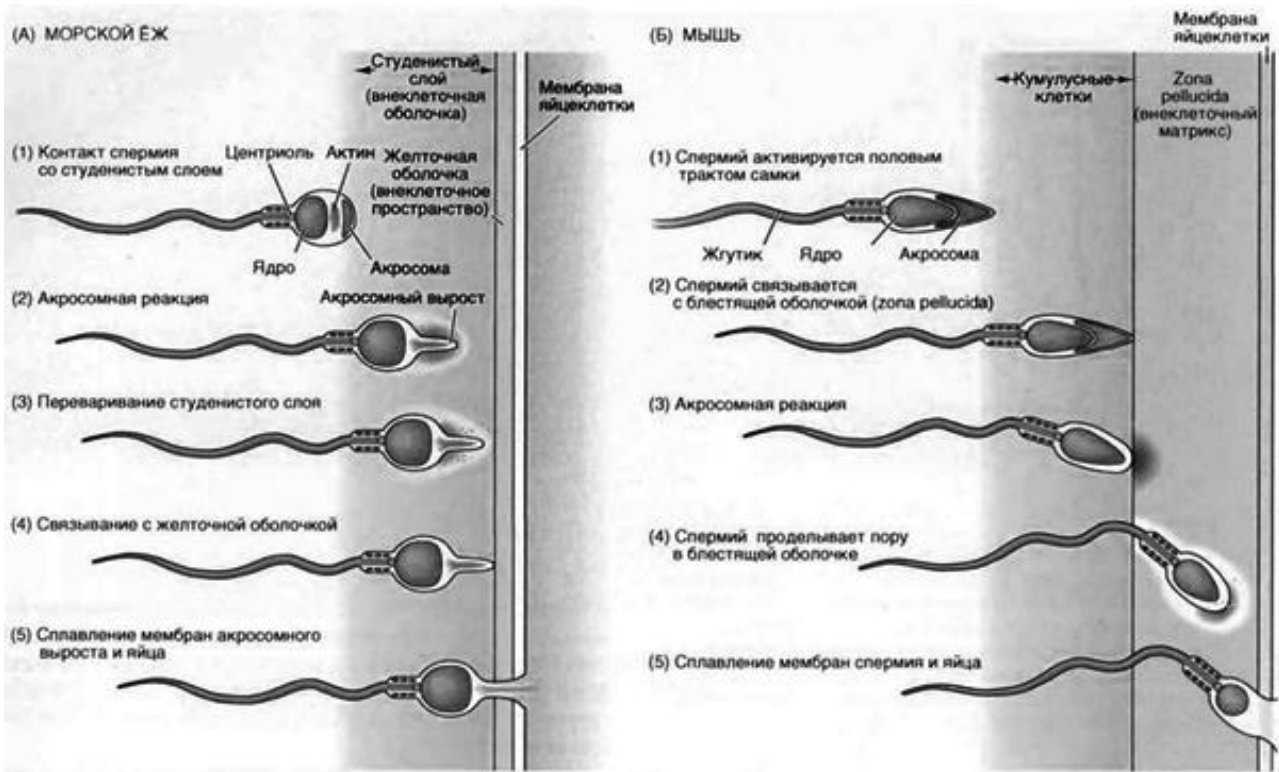
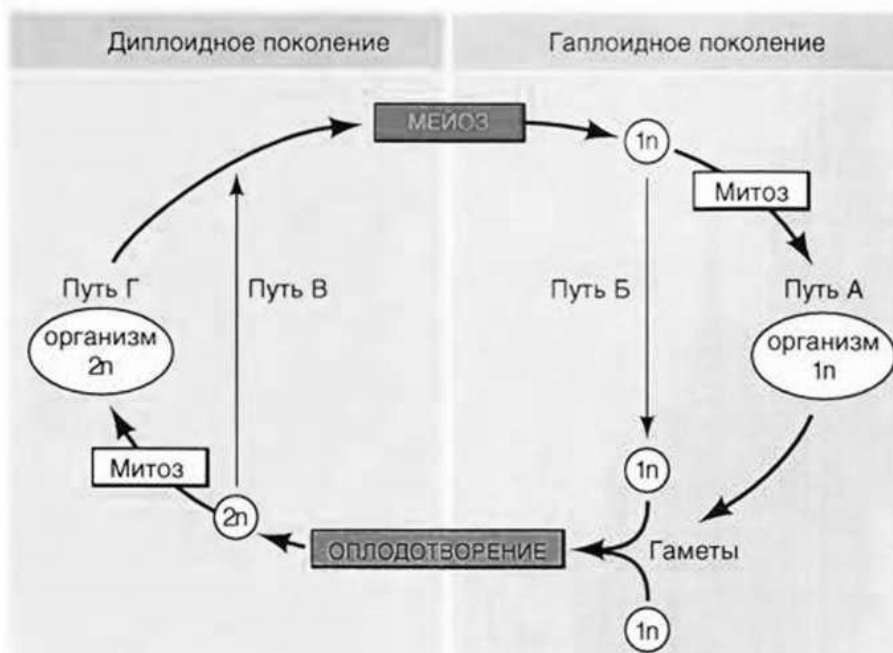


Рис. 108. Процессы, приводящие к слиянию плазматических мембран спермия и яйца у морского ежа (А) и мыши (Б) (по: Гилберт, 2010):

А – Наружное оплодотворение у морских ежей. (1) Спермий активируется и притягивается к яйцу благодаря хемоаттрактантам. (2,3) Студенистая оболочка яйца вызывает акросомную реакцию, которая сопровождается образованием акросомного выроста и высвобождением протеолитических ферментов. (4) Спермий прикрепляется к желточной оболочке и вызывает её лизис с образованием в ней отверстия. (5) Спермий контактирует с плазматической мембраной и сливается с ней. Пронуклеус спермия проникает в цитоплазму яйца.

Б – Внутреннее оплодотворение у млекопитающих. (1) Содержимое женского полового тракта участвует в капацитации, аттракции и активации спермия. (2) Спермий с интактной акросомой связывается с блестящей оболочкой (zona pellucida). (3) Акросомная реакция на zona pellucida. (4) Спермий лизирует материал zona pellucida, образуя отверстие. (5) Спермий контактирует с яйцом, слияние их плазматических мембран



акросомного выроста и высвобождением протеолитических ферментов. (4) Спермий прикрепляется к желточной оболочке и вызывает её лизис с образованием в ней отверстия.

(5) Спермий контактирует с плазматической мембраной и сливается с ней. Пронуклеус спермия проникает в цитоплазму яйца.

Б – Внутреннее оплодотворение у млекопитающих. (1) Содержимое женского полового тракта участвует в капацитации, аттракции и активации спермия. (2) Спермий с интактной акросомой связывается с блестящей оболочкой (zona pellucida). (3) Акросомная реакция на zona pellucida. (4) Спермий лизирует материал zona pellucida, образуя отверстие. (5) Спермий контактирует с яйцом, слияние их плазматических мембран

Среди разнообразных компонентов кортикальных гранул имеются: а) *сульфомукополисахариды*, б) *протеазы* и в) *карбогидразы*. Сульфомукополисахариды, связывая воду, сильно разбухают, вследствие чего желточная оболочка отрывается от поверхности яйца, образуя *оболочку оплодотворения*. Протеазы разрушают некоторые белки оболочки и в том числе рецепторы биндина. Благодаря этому оболочка оплодотворения теряет способность к первичному связыванию сперматозоидов. Карбогидразы, отщепляя некоторые углеводные компоненты желточной оболочки, способствуют ее задубливанию. Все эти процессы – элементы *медленной блокировки полиспермии*.

*Кортикальные гранулы* могут иметь разные размеры и содержать разные вещества. У морского ежа существует строго координированная последовательность экзоцитоза разных видов кортикальных гранул, что хорошо видно на примере формирования *гиалинового слоя*, который образуется на поверхности зародыша. Он «цементирует» бластомеры и, будучи фактором ограничения их подвижности, играет важную роль в последующих процессах развития; как следует из названия, главным компонентом этого слоя является белок гиалин. Кроме него здесь обнаружены и другие белки.

*Формирование мужского пронуклеуса*. Важным элементом процесса оплодотворения является преобразование ядра спермия в *мужской пронуклеус*.

У морского ежа ядро спермия имеет коническую форму, его хроматин сильно конденсирован. После попадания ядра спермия в цитоплазму яйцеклетки оно утрачивает свою оболочку, в хроматине восстанавливается обычная длина нуклеосомного повтора (210 нуклеотидов), он деконденсируется, и таким образом создаются необходимые предпосылки транскрипции РНК.

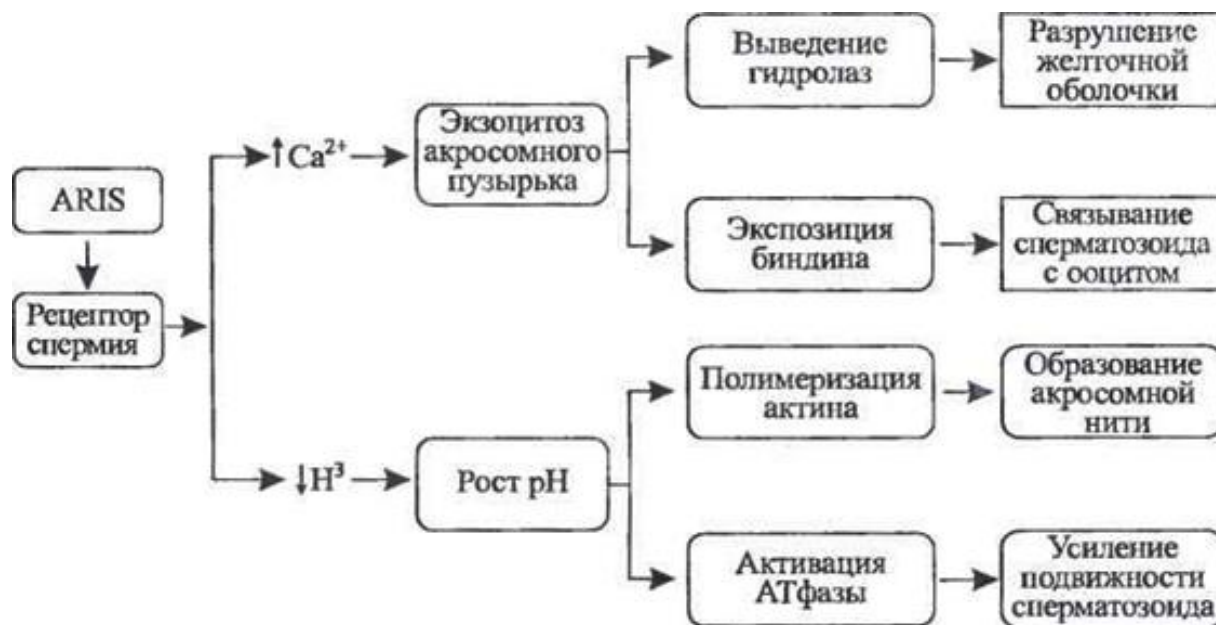


Рис. 109 (по: Дондуа, 2005). Схема событий, ведущих к акросомной реакции и активации сперматозоида

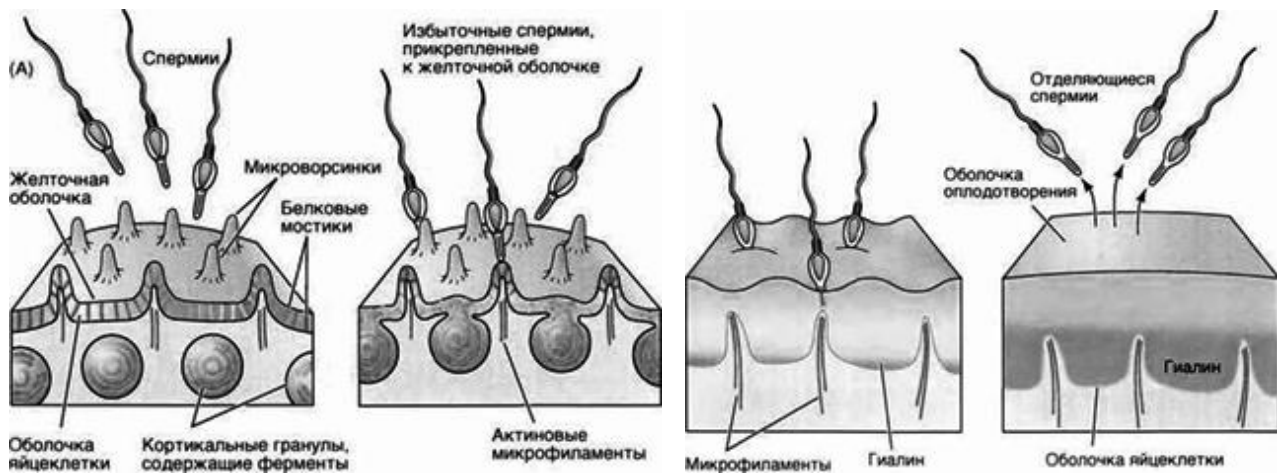


Рис. 110. Экзоцитоз кортикальных гранул при оплодотворении у морского ежа – схема последовательности событий при образовании оболочки оплодотворения и гиалинового слоя. По мере того как кортикальные гранулы подвергаются экзоцитозу, из них выделяются протеазы, которые разрушают белки, связывающие желточную оболочку с плазматической мембраной. Высвобождаемые из кортикальных гранул мукополисахариды образуют осмотический градиент, благодаря которому происходит поступление воды и расширение пространства между желточной оболочкой и плазматической мембраной. Другие ферменты, выделяемые из кортикальных гранул, вызывают затвердение желточной оболочки (теперь оболочки оплодотворения) и отделение прикрепленных к ней спермиев (по: Austin, 1965)

Одновременно с преобразованием структуры хроматина происходит сборка ламинов и возникает новая ядерная оболочка, которая имеет сложный состав. В её образовании участвуют элементы и материнской, и отцовской природы: сохранившиеся везикулы ядерной оболочки спермия и эндоплазматической сети яйца, а также в ограниченном масштабе – компоненты мембраны, синтезированные *de novo*.

Образовавшееся гаплоидное ядро, готовое к осуществлению матричных процессов, и называют *мужским пронуклеусом*. Его объём у морского ежа в 15 раз превышает объём ядра спермия.

*Центриольный аппарат.* Вместе с ядром сперматозоида в цитоплазму яйцеклетки попадает и его центриоль, которая после поворота ядра оказывается между мужским и женским пронуклеусами. Начиная с классических исследований Т. Бовери 1900 г., утвердилось представление об *отцовском* происхождении centrosомы зиготы. Он считал, что в ходе оогенеза *центросома яйца* утрачивается. Действительно, в зрелых яйцеклетках центриоли обычно отсутствуют. Но следует подчеркнуть, что исчезновение centrosомы в ходе оогенеза не имеет фатального характера, и в случае партеногенеза, естественного или искусственного, centrosома восстанавливается из *материала ооцита*. Вывод о том, что в цитоплазме ооцита сохраняются какие-то элементы, которые при определенных условиях восстанавливают centrosому, вытекает также из экспериментов, в которых



центросому и центриоли получали *de novo* в экстрактах из неоплодотворенных яиц.

Однако классическое представление об отцовской природе центросомы зародыша неоднозначно. Например, у мыши центросома зиготы имеет материнское происхождение. Не исключено, что это характерно для всех млекопитающих.

*Синкарион*. В области центриоли формируется звезда (*спермастер*) – внутриклеточная транспортная система, лучи которой, образованные микротрубочками, пронизывают всю цитоплазму яйцеклетки. Она и обеспечивает сближение пронуклеусов и их последующее слияние. *Женский пронуклеус*, где бы он ни находился относительно точки вхождения сперматозоида, неизбежно входит в контакт с микротрубочками звезды, после чего начинает мигрировать в направлении минус-конца микротрубочек, сближаясь таким образом с мужским пронуклеусом.

Слияние пронуклеусов, или *кариогамия*, завершает процесс оплодотворения. Объединившиеся пронуклеусы образуют диплоидное ядро зиготы, или *синкарион*; хотя у ряда видов самостоятельные пронуклеусы сохраняются вплоть до первого деления дробления.

В некоторых случаях активность синкариона проявляется тотчас после его возникновения. У животных, яйца которых богаты желтком, часто наблюдается естественная полиспермия, при которой в ооцит попадает несколько спермиев. Тогда при нормальном развитии после образования синкариона невостробованные пронуклеусы дегенерируют и образуется *нормальное* митотическое веретено. Если же синкарион из зиготы удалить, то центриоли дополнительных спермиев образуют *мультиполярное* веретено; при этом нормальный ход дробления нарушается.

Центросома зиготы дублируется и расщепляется непосредственно перед завершением оплодотворения.

Образование диплоидного ядра, восстановление способности к репликации ДНК и транскрипционной активности, наконец, формирование центриолярного аппарата – все эти процессы финального этапа оплодотворения являются необходимыми звеньями в цепи событий, подготавливающих начало следующей стадии эмбрионального развития – стадии *дробления*.

### 3.3.6.7.1.3. Ооплазматическая сегрегация

Активация яйца сопровождается перемещением составных частей ооплазмы. Часто наблюдаемое её расслоение называется ооплазматической сегрегацией. Протекает она у разных видов неодинаково.

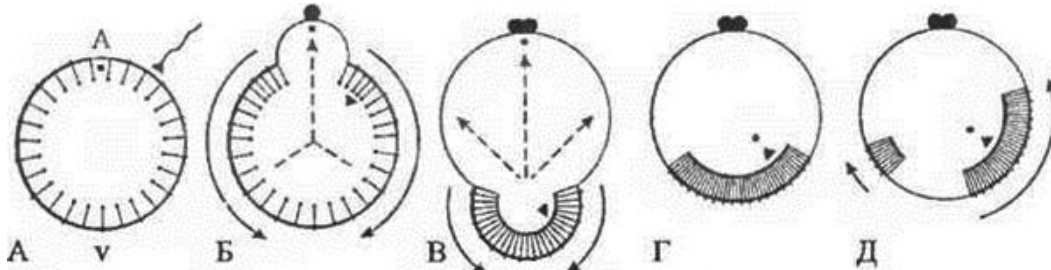


Рис. 111. Схема ооплазматической сегрегации цитоплазмы у асцидий (по: Jeffery, Swalla, 1990): на первом этапе процесса (А – Г) сокращение актиновых нитей ведёт к сегрегации миоплазмы на вегетативном полюсе яйца; второй этап (Д) характеризуется смещением миоплазмы в субэкваториальную область при участии микротрубочек

Сегрегация цитоплазмы яйца определяет проморфологию раннего зародыша, во многом обуславливая последующее его развитие, что будет подробно рассмотрено во второй части данного учебного пособия.

## СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

*Айзеништадт Т. Е.* Цитология онтогенеза. – М.: Наука, 1984. – 314 с.

*Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Роберте К. Уотсон Дж.* Молекулярная биология клетки: в 3 т. / пер. с англ. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Мир, 1994. 504 с.: ил.

*Барнс Р., Кейлоу П.* и др. Беспозвоночные: Новый обобщённый подход: пер. с англ. – М.: Мир, 1992. 583 с.: ил.

*Батыгина Т. Б., Брагина Е. А., Ересковский А. В., Островский А. Н.* Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых: учеб. пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2006. – 134с.

*Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т.: пер. с англ.– М.: Мир, 1989.– Т. 1. – 667 с.: ил.

*Белоусов Л.В.* Основы общей эмбриологии: учебник. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Изд-во Моск. ун-та: Наука, 2005. – 368 с.: ил.

*Белякова Г. А.* Ботаника: в 4 т. Т. 1: Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л.Тарасов. – М. : Изд. центр «Академия», 2006. – 320 с.

*Ботаника:* Курс альгологии и микологии: учебник / под ред. Ю.Т. Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 559 с. (Классический университетский учебник).

*Геодакян С. В.* Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола. М., 2011. – 230 с.

*Гилберт С.* Биология развития /пер. с англ. – 7-е изд. – СПб.: Информ-планета, 2010. – 850 с.: ил.

*Гусев М. В.* Микробиология: учебник для студ. биол. спец. вузов / М. В. Гусев, Л. А. Минеева. – 4-е изд., стереотип. – М.: Изд. центр «Академия», 2003. – 464 с.

*Дондуа А. К.* Биология развития: учебник: в 2 т. Т. 1: Начала сравнительной эмбриологии. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2005. – 295 с.

*Ефимик Е. Г., Овёснор С. А.* Ботаника. Высшие растения: лабораторные работы: учеб. пособие / Перм. гос. нац. исслед. ун-т. –Пермь, 2016. – 100 с.: ил.

*Зоология беспозвоночных:* в 2 т. / под. ред. В. Вестхайде и Р. Ригера; пер. с нем. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. – 512 с.: ил.

*Зоология беспозвоночных:* Функциональные и эволюционные аспекты: учебник для студ. вузов: в 4 т. / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Барнс; пер. с англ. Т.А. Ганф, Н.В.Ленцман, Е. В. Сабанеевой; под ред. А. А. Добровольского и А. И.Грановича. – М.: Изд. центр «Академия», 2008. – 496 с.

*Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение животных. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1977. – 240 с.

*Иванова-Казас О. М.* Эволюционная эмбриология животных. – СПб.: Наука, 1995. – 565 с.

*Нидхэм Дж.* История эмбриологии / пер. с англ. – М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1947. – 342 с.: ил.

*Переведенцева Л. Г.* Микология: грибы и грибоподобные организмы: учебник. – 2-е изд., испр. и доп. – СПб.: Изд-во «Лань», 2012. – 272 с.: ил.

*Пиневиц А. В.* Микробиология. Биология прокариотов: учебник: в 3 т. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2009. – Т. 3. – 457 с.

*Пиневиц А. В., Сироткин А. К., Гаврилова О. В., Потехин А. А.* Вирусология: учебник. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2012. – 432 с.

*Серавин Л. Н., Гудков А. В.* Агамные слияния протистов и происхождение полового процесса. – Омск: Изд-во ОмЕПУ, 1999. – 155 с.

*Сладков А.Н.*Размножение растений (учебное пособие). – М.: Изд-во МГУ, 1994. – 80 с.

*Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция: пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.: ил.

*Токин Б. П.* Общая эмбриология: учебник для биол. спец. ун-тов.– 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1987. – 480 с.: ил.

*Хаусман К.* Протозоология: пер. с нем. – М.: Мир, 1988. – 336 с.: ил.

*Эмбриология: учебник для студ. ун-тов / В. А. Голиченков, Е.А.Иванов, Е.Н.Никерясова.* – М.: Изд. центр «Академия», 2004. – 224 с.: ил.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> .....	3
<b>1. ВВЕДЕНИЕ</b> .....	5
<b>1.1. ИСТОРИЯ ЭМБРИОЛОГИИ</b> .....	6
1.1.1. АНТИЧНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ .....	6
1.1.2. МАКРОИКОНОГРАФИЯ XVI ВЕКА .....	9
1.1.3. ЭМБРИОЛОГИЯ НОВОГО ВРЕМЕНИ .....	10
1.1.4. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ .....	17
1.1.5. МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ .....	20
<b>1.2. ПРЕДМЕТ ЭМБРИОЛОГИИ</b> .....	24
1.2.1. СВЯЗЬ ЭМБРИОЛОГИИ С ДРУГИМИ ДИСЦИПЛИНАМИ.....	26
<b>2. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ</b> .....	28
<b>2.1. ОРГАНИЗМ</b> .....	28
2.1.1. СИСТЕМНОСТЬ .....	28
2.1.2. ОТКРЫТОСТЬ .....	30
2.1.3. РАЗВИТИЕ .....	31
2.1.4. ВОСПРОИЗВОДСТВО .....	32
2.1.5. РАЗВИТИЕ КАК УСЛОЖНЕНИЕ .....	36
<b>2.2. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО</b> .....	37
2.2.1. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО – СМЫСЛ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ .....	38
2.2.2. ВОСПРОИЗВОДСТВО ОРГАНИЗМА И ПОПУЛЯЦИЯ .....	39
2.2.3. ОСНОВНЫЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ РАЗДЕЛА.....	41
<b>2.2.3.1. Воспроизводство (репродукция)</b> .....	41
<b>2.2.3.2. Жизненный цикл (цикл развития)</b> .....	42
<b>2.2.3.3. Индивид. Единица популяции</b> .....	42
<b>2.2.3.4. Онтогенез. Организм. Размножение</b> .....	43
<b>2.2.3.5. Размножение половое и бесполое. Половой процесс</b> .....	44
2.2.3.5.1. Генетическая рекомбинация.....	45
2.2.3.5.2. Сущность полового процесса.....	46
<b>2.2.3.6. Размножение и жизненный цикл организма.</b> <b>Диплоидность и половой процесс</b> .....	48
2.2.3.6.1. Первые этапы эволюции полового размножения.....	50
2.2.3.6.2. Новые гены появляются в результате дупликаций и дивергенций.....	51
2.2.3.6.3. Половое размножение сохраняет диплоидность у диплоидных видов.....	51
2.2.3.6.4. Диплоидный вид обладает лишней копией каждого гена, способной мутировать, выполнять после этого новую функцию.....	53
2.2.3.6.5. Диплоидный вид может быстро обогащать свой геном, приобретая новые гены.....	53

2.2.3.7. Половой диморфизм .....	56
2.2.3.8. Половое размножение и гетерогамия как механизм поддержания популяции. Происхождение и эволюция.....	58
2.2.3.8.1. Количество, качество и ассортиментпотомства.....	61
2.2.3.9. Различные формы размножения посредством гамет .....	63
2.2.3.9.1. Партино- и андрогенез.....	65
2.2.3.9.1.1. Андрогенез .....	65
2.2.3.9.1.2. Хромосомное определение пола при партено- и андрогенезе .....	65
2.2.3.9.2. Гермафродитизм .....	67
2.2.3.9.3. Живорождение .....	70
<b>3. ВОСПРОИЗВОДСТВО ОРГАНИЗМОВ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП .....</b>	<b>71</b>
<b>3.1. ВИРУСЫ .....</b>	<b>71</b>
3.1.1. ПРИКРЕПЛЕНИЕ ВИРИОНА К КЛЕТКЕ-ХОЗЯИНУ, ИЛИ АДСОРБЦИЯ.....	73
3.1.2. ТРАНСЛОКАЦИЯ ВИРИОНА.....	74
3.1.2.1. Транслокация вириона через клеточную стенку.....	75
3.1.2.2. Транслокация вириона с помощью локомоторных систем хозяина .....	76
3.1.3. ПРОНИКНОВЕНИЕ И РАЗДЕВАНИЕ ВИРУСА.....	76
3.1.4. РЕПРОДУКЦИЯ ВИРУСА .....	79
3.1.5. МОРФОГЕНЕЗ ВИРИОНА И ВЫХОД ВИРУСНОГО ПОТОМСТВА ИЗ КЛЕТКИ-ХОЗЯИНА .....	81
<b>3.2. PROCARIOTA.....</b>	<b>84</b>
3.2.1. КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ.....	84
3.2.1.1. Варианты клеточного деления .....	85
3.2.1.2. Абортивный клеточный цикл («выход» из цикла).....	87
3.2.2. СТАРЕНИЕ И СМЕРТЬ КЛЕТКИ.....	87
3.2.3. КЛЕТОЧНЫЙ РОСТ .....	88
3.2.4. КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ У ПРОКАРИОТОВ .....	88
3.2.4.1. Метаболически активные дифференцированные клетки... ..	89
3.2.4.2. Агенты распространения – беоциты и гормогонии .....	89
3.2.4.3. Покоящиеся клетки.....	90
3.2.4.4. Цисты .....	91
3.2.4.5. Персисторы .....	93
3.2.5. АГРЕГАЦИЯ КЛЕТОК.....	93
3.2.5.1. Биоплёнки .....	95
3.2.6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ У ПРОКАРИОТ.....	97
3.2.6.1. Генетическая рекомбинация, или просто рекомбинация... ..	98
3.2.6.2. Конъюгация .....	98
<b>3.3. EUCARIOTA .....</b>	<b>101</b>
3.3.1. PROTISTA .....	101
3.3.1.1. Морфогенез и полиморфизм .....	101
3.3.1.2. Циклические трансформации .....	103

3.3.1.3. Цисты.....	105
3.3.1.4. Репродукция Protista .....	105
3.3.1.4.1. Половой процесс .....	108
3.3.1.4.1.1. Копуляция .....	108
3.3.1.4.1.2. Конъюгация .....	109
3.3.1.4.1.3. Агамные слияния .....	112
3.3.1.4.2. Чередование поколений .....	114
3.3.2. ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ .....	118
3.3.2.1. Воспроизводство .....	118
3.3.2.1.1. Репродуктивные стадии.....	118
3.3.2.1.2. Митоз .....	118
3.3.2.1.3. Размножение грибов .....	119
3.3.2.1.3.1. Половое размножение .....	119
3.3.2.1.3.2 Типы спороношения .....	122
3.3.2.2. Жизненные циклы грибов .....	122
3.3.3. ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ) .....	126
3.3.4. ВОДОРΟΣЛИ .....	129
3.3.4.1. Размножение водорослей .....	129
3.3.4.1.1. Вегетативное размножение .....	129
3.3.4.1.2. Бесполое (споровое) размножение .....	129
3.3.4.1.3. Половое размножение .....	130
3.3.4.2. Жизненные циклы водорослей .....	131
3.3.5. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ .....	139
3.3.5.1. Семенные растения .....	142
3.3.5.1.1. Живорождение (вивипария) .....	145
3.3.6. METAZOA .....	147
3.3.6.1. Дилемма: бесполое или половое размножение .....	148
3.3.6.2. Бесполое размножение .....	150
3.3.6.2.1. Вегетативное размножение .....	150
3.3.6.2.2. Полиэмбриония .....	154
3.3.6.2.3. Бесполое размножение в жизненных циклах животных ...	156
3.3.6.3. Половое размножение Metazoa .....	157
3.3.6.3.1. Партеногенез .....	158
3.3.6.4. Типы воспроизводства животных при половом размножении. Живорождение .....	161
3.3.6.4.1. Эмбрионизация и эволюция живорождения у животных..	165
3.3.6.4.2. Забота о потомстве .....	166
3.3.6.5. Репродуктивная стратегия животных и её эволюция .....	167
3.3.6.6. Развитие и жизненный цикл Metazoa .....	170
3.3.6.6.1 Постэмбриональное развитие, личинки и метаморфоз .....	171
3.3.6.6.1.1. Личинка .....	173
3.3.6.6.1.2. Морские беспозвоночные .....	175
3.3.6.6.1.3. Пресноводные и наземные беспозвоночные .....	177
3.3.6.6.1.3.1. Насекомые и паукообразные .....	179
3.3.6.6.1.3.2. Полиморфизм насекомых .....	181

<b>3.3.6.7. Феноменология онтогенеза Metazoa</b> .....	189
3.3.6.7.1. Гаметогенез .....	189
<b>3.3.6.7.1.1. Природа половых клеток. Теория непрерывности зародышевой плазмы</b> .....	190
<b>3.3.6.7.1.2. Происхождение половых клеток в онтогенезе. Сегрегация линии половых клеток. Первичные половые клетки</b> .....	194
3.3.6.7.1.2.1. Гонии .....	199
3.3.6.7.1.2.2. Мейоз .....	199
<b>3.3.6.7.1.3. Оогенез</b> .....	201
3.3.6.7.1.3.1. Яйцевые оболочки .....	202
3.3.6.7.1.3.2. Формирование энергетических запасов яйца .....	203
3.3.6.7.1.3.3. Классификация типов оогенеза .....	204
3.3.6.7.1.3.4. Типы питания яйцеклеток .....	207
<b>3.3.6.7.1.4. Сперматогенез</b> .....	210
3.3.6.7.2. Оплодотворение .....	216
3.3.6.7.3. Ооплазматическая сегрегация .....	225
<b>СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	226



*Учебное издание*

**Жук Валерий Владимирович**

**Биология размножения и развития**

**Часть 1**

Учебное пособие

Редактор *Л. А. Богданова*  
Корректор *Л. Н. Семицветова*  
Компьютерная вёрстка: *В. А. Жук*

---

Объем данных 6,07 Мб  
Подписано к использованию 14.11.2019

---

Размещено в открытом доступе  
на сайте [www.psu.ru](http://www.psu.ru)  
в разделе НАУКА / Электронные публикации  
и в электронной мультимедийной библиотеке ELiS

Издательский центр  
Пермского государственного  
национального исследовательского университета  
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15