# РАЗМНОЖЕНИЕ, РОСТ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Размножение — это свойство организмов производить потомство или способность организмов к самовоспроизведению. Являясь важнейшим свойством живого, размножение обеспечивает непрерывность жизни, продолжение видов

Процесс размножения исключительно сложен и связан не только с передачей генетической информации от родителей к потомству, но и с анатомическими и физиологическими свойствами организмов, с их поведением, гормональным контролем. Размножение организмов сопровождается процессами их роста и развития.

Для живых существ характерно чрезвычайное разнообразие в способах размножения. Тем не менее, различают два основных способа размножения — бесполое и половое. Бесполое размножение, или апомиксис (от греч. аро — без, mixis — смешение), представляет собой процесс, в котором участвует лишь один родитель (клетка или многоклеточный организм). Напротив, в половом размножении участвует два родителя, каждый из которых имеет собственную репродуктивную систему и продуцирует половые клетки (гаметы), которые после слияния образуют зиготу (оплодотворенное яйцо), дифференцирующуюся затем в эмбрион. Следовательно, при половом размножении имеет место смешение наследственных факторов, т. е. процесс, называемый амфимиксисом (от греч. amphi — с обеих сторон, mixis — смешение).

**Бесполое размножение**

Бесполое размножение характерно для организмов многих видов как растений, так и животных. Оно встречается у вирусов, бактерий, водорослей, грибов, сосудистых растений, простейших, губок, кишечнополостных, мшанок и оболочников.

Наиболее простая форма бесполого размножения характерна для вирусов. Их репродуктивный процесс связан с молекулами нуклеиновых кислот, со способностью этих молекул к самоудвоению и основан на специфичности относительно слабых водородных связей между нуклеотидами.

Применительно к другим организмам, размножающимся бесполым путем, различают вегетативное размножение и размножение спорообразованием.

Вегетативное размножение — это размножение, при котором из части, отделившейся от материнского организма, развивается новый организм. Этот вид размножения характерен как для одноклеточных, так и многоклеточных организмов, но имеет у них разное проявление.

У одноклеточных организмов вегетативное размножение представлено такими формами, как деление, множественное деление и почкование. Деление путем простой перетяжки с образованием при этом из одного родительского организма двух дочерних присуще бактериям и сине-зеленым водорослям (цианобактериям). Напротив, размножение делением бурых и зеленых водорослей, а также одноклеточных животных (саркодовых, жгутиковых и инфузорий) происходит путем митотического деления ядра с последующей перетяжкой цитоплазмы.

Размножение путем множественного деления (шизогонии) заключается в делении ядра с последующим разделением цитоплазмы на части. В результате такого деления из одной клетки образуется несколько дочерних организмов. Примером множественного деления является размножение малярийного плазмодия (Р. vivax) в эритроцитах человека. В этом случае у плазмодиев происходит повторяющееся много раз деление ядра без цитокинеза, после чего следует и цитокинез. В результате этого один плазмодий дает начало 12-24 дочерним организмам.

У многоклеточных растительных организмов вегетативное размножение путем деления осуществляется черенками, луковицами, листьями, корневищами. Но это по существу искусственное размножение, используемое в сельскохозяйственной практике. Размножение высших растений в искусственных условиях возможно и из одной клетки. Организмы, развивающиеся из одной клетки, обладают всеми свойствами исходного многоклеточного организма. Это размножение получило название клонального микроразмножения. В качестве одной из форм вегетативного размножения могут служить прививки, или трансплантации, многих культурных растений, заключающиеся в пересадке почки или части побега от одного растения к другому. Конечно, это тоже способ размножения, который в природе не встречается, но в сельском хозяйстве используется очень широко.

У многоклеточных животных вегетативное размножение происходит путем фрагментации их тела на части, после чего каждая часть развивается в новое животное. Такое размножение характерно для губок, кишечнополостных (гидр), немертин, плоских червей, иглокожих (морских звезд) и некоторых других организмов. Близкой формой к вегетативному размножений животных фрагментацией является полиэмбриония животных, заключающаяся в том, что на определенной стадии развития эмбрион разделяется на несколько частей, каждая из которых развивается в самостоятельный организм. Полиэмбриония встречается у броненосцев. Однако последние размножаются половым путем. Поэтому полиэмбриония является скорее своеобразной стадией в половом размножении, а потомство, возникающее в результате полиэмбрионии, представлено монозиготными близнецами.

Почкование заключается в том, что на материнской клетке образуется бугорок (вырост) с ядром, который затем отделяется и становится самостоятельным организмом. Почкование встречается как у одноклеточных растений, например, у дрожжей, так и у одноклеточных животных, например, инфузорий отдельных видов.

Размножение спорообразованием связано с образованием специализированных клеток — спор, которые содержат ядро, цитоплазму, покрыты плотной оболочкой и способны к длительному существованию в неблагоприятных условиях, что способствует, кроме того, и их расселению. Наиболее часто такое размножение встречается у бактерий, водорослей, грибов, мхов, папоротникообразных.

У некоторых зеленых водорослей из отдельных клеток могут формироваться так называемые зооспоры.

Среди животных размножение снорообразованием отмечается у споровиков, в частности, у малярийного плазмодия.

У организмов многих видов бесполое размножение может чередоваться с половым размножением

**Половое размножение. Сперматогенез и овогенез**

Половое размножение встречается как у одноклеточных, так и у многоклеточных растений и животных.

Как отмечено в главах II и III, половое размножение у бактерий осуществляется путем конъюгации, служащей аналогом полового процесса и являющейся системой рекомбинации этих организмов, тогда как у простейших половое размножение происходит тоже путем конъюгации либо путем сингамии и аутогамии.

У многоклеточных организмов (растений и животных) половое размножение связано с образованием зародошевых или половых клеток (гамет), оплодотворением и образованием зигот.

Половое размножение является значительным эволюционным приобретением организмов. С другой стороны, оно способствует пересортировке генов, появлению разнообразия организмов и повышению их конкурентоспособности в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

У одноклеточных организмов половое размножение существует в нескольких формах. У бактерий половое размножение можно анало-гизировать с имеющими место у них конъюгацией, заключающейся в передаче плазмидной или хромосомной ДНК от клеток-доноров (содержащих плазмиды) к клеткам-реципиентам (не содержащих плазмиды), а также с трансдукцией бактерий, заключающейся в передаче генетического материала от одних бактериальных клеток к другим фагам. Конъюгация встречается также у инфузорий, у которых во время этого процесса происходит переход ядер от одних особей к другим, после чего следует деление последних.

Одной из распространенных форм полового размножения у одноклеточных животных, например, у паразитических споровиков, является копуляция. Половое размножение у них заключается в слиянии двух особей, которые являются гаметами, в одну, являющуюся споровой формой, из которой затем развивается новый организм. Независимо от способа слияния генетического материала у одноклеточных организмов существенной особенностью этого слияния является то, что оно сопровождается генетической рекомбинацией.

У многоклеточных растений и животных половое размножение происходит через образование женских и мужских половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов), последующее оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом и образование зиготы. У растений половые клетки продуцируются в специализированных репродуктивных структурах, у животных они продуцируются в половых железах, называемых гонадами (от греч. gone — семя).

Между соматическими и половыми клетками животных существует важное различие. Оно заключается в том, что соматические клетки способны к делению, т. е. репродуцируют себя и кроме того из них образуются половые клетки. Напротив, половые клетки не делятся, но они «начинают» репродукцию целого организма.

Диплоидные соматические клетки, из которых образуются мужские половые клетки, называют сперматогониями, а диплоидные соматические клетки, из которых образуются женские половые клетки — овогониями. Процесс образования (роста и дифференциации) мужских и женских половых клеток носит название гаметогенеза.

Гаметогенез основан на мейозе (от греч. meiosis — понижать), который представляет собой процесс редукционного деления ядер клеток, сопровождающегося понижением числа хромосом на ядро. Мейоз происходит в специализированных клетках репродуктивных органов живых существ, размножающихся половым путем. Например, у папоротникообразных мейоз встречается в специализированных клетках спорангий, располагающихся на нижней поверхности листьев этих растении и развивающихся в споры, а затем в гаметофиты. Последние существуют раздельно, продуцируя в конечном итоге мужские и женские гаметы. У цветковых растений мейоз осуществляется в специализированных клетках семяпочек, которые развиваются в споры.

Последние продуцируют гаметофит с одной яйцеклеткой.

Кроме того у этих растений мейоз происходит также в специализированных клетках пыльников, которые также развиваются в споры, продуцирующие в конечном итоге пыльцу с двумя мужскими гаметами. У земляных червей, которые являются гермафродитами и содержат мужские половые органы в одном сегменте тела, а женские — в другом и которые характеризуются способностью к перекрестному оплодотворению между разными особями, имеется способность одновременно к сперматогенезу и овогенезу.

У млекопитающих мейоз осуществляется в специализированных клетках семенников и яичников, в которых продуцируются мужские и женские гаметы соответственно. Выявлены белки — индукторы мейоза.

В процессе мейоза дипдоидное число хромосом (2п), которое характерно для соматических клеток (клеточных ядер) и незрелых зародышевых клеток, изменяется до гаплоидного числа (In), характерного для зрелых зародышевых клеток. Таким образом, в результате гаметогенеза половые клетки получают лишь половину хромосом соматических клеток

Поведение хромосом в период гаметогенеза у животных является одинаковым как у мужских, так и у женских особей. Однако пол различается во времени происхождения разных стадий мейоза, что особенно заметно у человека. У мужских особей в постпубертатный период полный процесс мейоза завершается примерно в течение двух месяцев, в то время как у женских особей первое мейотическое деление начинается еще в фетальном яичнике и не завершается, пока не начнется овуляция, которая наступает у них примерно в пятнадцать лет.

У высших животных в случае мужских особей мейоз сопровождается образованием четырех функционально активных гамет Напротив, у женских особей каждый овоцит II порядка дает лишь одну яйцеклетку. Другие ядерные продукты женского мейоза представляют собой три редукционных тельца, которые не участвуют в размножении и дегенерируют.

Мейоз состоит из двух делений клеточного ядра, которые называют мейотическими. Первое мейотическое деление ядра разделяет членов каждой пары гомологичных хромосом после того, как они спарились одна с другой (синапсис) и обменялись генетическим материалом (кроссинговер). В результате этого разделения образуется два гаплоидных ядра. Второе мейотическое деление разделяет две продольные половины хромосом (хроматиды) в каждом из этих ядер, продуцируя четыре гаплоидных ядра.

В процессе гаметогенеза происходит также дифференциация яйцеклеток (овогенез) и сперматозоидов (сперматогенез), являющаяся пререквизитом их функций. Будучи высокоспециализированными структурами, яйцеклетки животных намного крупнее сперматозоидов, обычно неподвижны и содержат питательный материал, который обеспечивает развитие эмбриона в начальном периоде после оплодотворения. Сперматозоиды большинства животных обладают жгутиком, обеспечивающим независимость их движения.

Мейоз имеет выдающееся биологическое значение. Благодаря мейозу в клетках организмов поддерживается постоянное число хромосом независимо от количества поколений. Следовательно, мейоз поддерживает постоянство видов. Наконец, в мейозе в результате кроссинговера происходит рекомбинация генов, которая является одним из факторов эволюции, хотя его значение является и меньшим по сравнению с мутагенезом.

*Сперматогенез* — это процесс образования зрелых мужских половых клеток. Сперматозоиды развиваются в мужских половых железах (семенниках, или тестисах) из специализированных соматических клеток Такими специализированными клетками служат так называемые примордиальные зародышевые клетки, которые мигрируют к тестисам в раннем периоде эмбриогенеза мужского индивидуума. Следовательно, примордиальные клетки являются прародителями (предшественниками) зрелых половых клеток. У млекопитающих после достижения половой зрелости сперматозоиды образуются практически всю жизнь.

Семенники человека состоят из многочисленных канальцев, стенки которых сформированы слоями клеток, которые находятся на разных стадиях развития сперматозоидов. Наружный слой канальцев образован крупными клетками, называемыми сдерма-тогониями. Эти клетки содержат диплоидный набор хромосом и являются в тестисах потомками примордиальных зародышевых клеток.

В период половой зрелости индивида часть сперматогоний перемещается во внутренний слой канальцев, где в результате мейоза они развиваются в клетки, получившие название сперматоцитов первого порядка (сперматоцитов I), затем в спер-матоциты второго порядка (сперматоциты II) и, наконец, в сперматиды, являющиеся гаплоидными зародышевыми клетками, дифференцирующимися в конечном итоге в зрелые сперматозоиды. Таким образом, в обобщенном виде можно сказать, что сперматогенез инициируется в диплоид-ных соматических клетках (сперматогони-ях), после чего следует период созревания зародышевых клеток, в котором происходит два деления ядер путем мейоза, приводящего к образованию сперматид.

Мейоз в сперматогенезе протекает в несколько стадий (фаз). Между делениями имеются две интерфазы. Таким образом, мейотическое деление можно представить в виде серии следующих одно за другим событий, а именно: интерфаза I → первое мейотическое деление (ранняя профаза I, поздняя профаза I, метафаза I, анафаза I, телофаза I) → интерфаза II (интерокинез) → второе мейотическое деление (профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II). Процесс мейоза очень динамичен, поэтому микроскопические различия между разными стадиями отражают скорее не характер самих стадий, а скорее свойства хромосом на разных стадиях Интерфаза I характеризуется тем, что в ней происходит репликация хромосом (удвоение ДНК), которая к началу ранней профазы I почти полностью завершается.

Первое мейотическое деление начинается в первичном сперматоците и характеризуется длинной профазой, которая состоит из переходящих одна в другую профазы I и профазы II. В профазе I различают пять главных стадий — лептонему, зигонему, пахинему, диплонему и диакинез.

На стадии лептонемы хромосомы в ядре представлены в виде тонких спирализованных нитей, содержащих многочисленные темноок-рашенные гранулы (хромомеры). Расщепления хромомер и нитей не отмечают, но считают, что хромосомы на уровне этой стадии являются двойными, т. е. диплоидными. Гомологи каждой хромосомной пары объединяются хромомерами вдоль их длины по принципу застежки.

На стадии зигонемы характерно установление синапсов между гомологичными хромосомами, в результате чего образуются спаренные хромосомы (биваленты). Хромосомы Х и Y ведут себя по сравнению с аутосомами несколько по-другому. Они конденсируются в темноокрашиваемые гетерохроматиновые тела, спариваемые в результате наличия гомологичных районов на их концах.

На стадии пахинемы, которая является наиболее долгой во времени стадией в мейотической профазе, происходит конденсация бивалентов и разделение каждой хроматиды надвое, в результате чего каждый бивалент представляет собой сложную спиральную структуру, состоящую из четырех сестринских хроматид (тетрад). В конце этой стадии начинается разделение спаренных хромосом-бивалентов. Теперь гомологичные хромосомы могут наблюдаться рядом. Поэтому в некоторых препаратах можно видеть четыре хромосомы, которые образуются в результате дупликации каждого гомолога, формирующего сестринские хроматиды. На этой стадии происходят обмены между гомологами и формирование хиазм.

На стадии диплонемы происходит укорачивание, утолщение и взаимное отталкивание сестринских хроматид, в результате чего хроматиды в биваленте почти разъединены. Разделение является неполным по той причине, что в каждой паре хромосом еще не расщеплена центромера. Что касается бивалентов, то они удерживаются на различных местах вдоль их длины с помощью хиазм, которые являются структурами, сформированными между гомологичными хроматидами в результате предыдущего кроссинговера между синаптически связанными гомологами. В хороших препаратах можно наблюдать от одной до нескольких хиазм в зависимости от длины бивалента. Каждая наблюдаемая на этой стадии хиазма представляет собой результат обмена, который встречался между несестринскими хроматидами в течение стадии пахинемы. Поскольку сжатие и отталкивание бивалентов усиливается, хиазмы двигаются к концам хромосом, т. е. происходит терминализация хромосом. В конце диплонемы наступает деспирализация хромосом; гомологи продолжают отталкиваться друг от друга.

На стадии диакинеза, которая сходна с диплотеной, продолжается укорочение бивалентов и наступает ослабление (уменьшение) хиазм, вследствие чего формируются дискретные единицы в виде хроматид (четырех). Непосредственно после завершения этой стадии происходит растворение ядерной мембраны.

В метафазе I биваленты достигают наибольшей конденсации. Становясь овальными, они располагаются в экваториальной части ядра, где формируют экваториальные пластинки мейотической метафазы I. Форма каждого бивалента определяется числом и локализацией хиазм. У мужчин число хиазм на бивалент в метафазе I составляет обычно 1—5. Бивалент XY становится палочковидным в результате одиночной терминально расположенной хиазмы.

В анафазе I начинается движение противоположных центромер к противоположным полюсам клетки. В результате этого происходит разделение гомологичных хромосом. Каждая хромосома состоит теперь из двух хроматид, удерживаемых центромерой, которая не делится и остается интактной. Этим анафаза I мейоза отличается от анафазы митоза, при котором центромера подвергается разделению. Важно заметить, что благодаря кроссинговеру каждая хроматида является генетически различной.

В стадии телофазы I хромосомы достигают полюсов, чем заканчивается первое мейотическое деление. После телофазы I наступает короткая интерфаза (интеркинез), в которой хромосомы деспирализуются и становятся диффузными, или телофаза I переходит прямо в профазу II второго мейотического деления. Ни в одном, ни в другом случае репликации ДНК не отмечается. После первого мейотического деления клетки называют спермат&цитами II порядка. Количество хромосом в каждой такой клетке снижается от 2п до п, но содержание ДНК еще не изменяется.

Второе мейотическое деление осуществляется в течение нескольких фаз (профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II) и сходно с митотическим делением. В профазе II хромосомы вторичных сперматоцитов остаются у полюсов. В метафазе П центромера каждой из двойных хромосом делится, обеспечивая каждую новую хромосому собственной центромерой. В анафазе II начинается формирование веретена, к полюсу которого двигаются новые хромосомы. В телофазе II второе мейотическое деление заканчивается, в результате чего каждый сперматоцит II порядка дает два сперматида, из которых дифференцируются затем сперматозоиды. Как и во вторичном сперматоците, число хромосом в сперматиде является гаплоидным (п). Однако хромосомы сперматид являются одиночными, тогда как хромосомы вторичных сперматоцитов II являются двойными, будучи построенными из двух хроматид. Следовательно, ядро каждого сперматида имеет одиночный набор негомологичных хромосом. Вторичное мейотическое деление является делением митотического типа (экваториальным делением). Оно разделяет двойные сестринские хроматиды и отличается от редукционного деления, в котором гомологичные хромосомы разделены. Единственное существенное отличие от классического митоза заключается в том, что здесь имеется гаплоидный набор хромосом.

Итак, первое мейотическое деление сперматоцитов I порядка приводит к образованию двух вторичных сперматоцитов (II порядка). Обе хро-матиды структур, образующиеся в результате редукционного деления, являются сестринскими хроматидами. Последние возникают в результате репликации, предшествующей первому мейотическому делению. Второе мейотическое деление каждого вторичного сперматоцита приводит к образованию четырех сперматидов. Таким образом, в типичном мейозе клетки делятся дважды, тогда как хромосомы только один раз

Конечный этап в сперматогенезе связан с дифференциацией, которая заканчивается тем, что каждый из сравнительно больших, сферических неподвижных сперматидов превращается в небольшой вытянутый подвижный сперматозоид.

У большинства взрослых (сексуально зрелых) мужских особей животных сперматогенез происходит в семенниках постоянно или периодически (сезонно). Например, у насекомых для завершения цикла сперматогенеза требуется лишь несколько дней, тогда как у млекопитающих этот цикл затягивается на недели и даже месяцы. У взрослого человека сперматогенез проходит в течение всего года. Время развития примитивных сперматогоний В зрелые сперматозоиды составляет около 74 дней.

Мужские половые клетки, продуцируемые организмами разной видовой принадлежности, характеризуются подвижностью и чрезвычайным разнообразием в размерах и по структуре. Например, длина сперматозоидов D. melanogaster составляет 1,76 мм, что в 300 раз превышает длину сперматозоидов человека. Больше того, длина сперматозоидов D. bifurca составляет более 28 мм, что превышает длину самих насекомых этого вида в двадцать раз.

Каждый сперматозоид человека состоит из трех отделов — головки, средней части и хвоста В головке сперматозоида располагается ядро. В нем содержится гаплоидный набор хромосом. Головка снабжена акросомой, которая содержит литические ферменты, необходимые сперматозоиду для вступления в яйцеклетку. В головке локализуется также две центриоли — проксимальная, которая побуждает деление оплодотворенной сперматозоидом яйцеклетки, и дистальная, которая дает начало аксимальному стержню хвоста. В средней части сперматозоида располагаются базальное тельце хвоста и митохондрии. Хвост (отросток) сперматозоида образован внутренним аксимальным стержнем и внешним футляром, имеющим цитоплазматическое происхождение. Сперматозоиды человека характеризуются значительной подвижностью.

Овогенез — это процесс формирования яйцеклеток. Его функциями являются обеспечение гаплоидного набора хромосом в ядре яйцеклетки и обеспечение питательных потребностей зиготы. Овогенез в своем проявлении в основном сопоставим со сперматогенезом.

У млекопитающих и человека овогенез начинается еще во внутриутробном периоде (до рождения). Овогонии, представляющие собой мелкие клетки с довольно крупным ядром и локализованные в фолликулах яичников, начинают в фолликулах дифференцироваться в первичные овоциты. Последние формируются уже на третьем месяце внутриутробного развития, после чего они вступают в профазу первого мейотического деления. Ко времени рождения девочки все первичные овоциты уже находятся в профазе первого мейотического деления. Первичные овоциты остаются в профазе вплоть до наступления половой зрелости женского индивида. Когда при наступлении половой зрелости фолликулы яичника созревают, мейотическая профаза в первичных овоцитах возобновляется. Первое мейотическое деление для каждой развивающейся яйцеклетки завершается вскоре перед временем овуляции этой яйцеклетки. В результате первого мейотического деления и неравномерного распределения цитоплазмы одна образовавшаяся клетка становится вторичным овоцитом, другая — полярным (редукционным) тельцем.

Вторичное мейотическое деление у человека наступает, когда вторичный овоцит (развивающаяся яйцеклетка) проходит из яичника в фаллопиеву трубу. Однако это деление не завершается до тех пор, пока во вторичный овоцит не проникает ядерное содержимое сперматозоида, что происходит обычно в фаллопиевой трубе. Когда ядро сперматозоида проникает во вторичный овоцит, то последний делится, в результате чего образуется овотида (зрелая яйцеклетка) с пронуклеусом, содержащим одиночный набор из 23 материнских хромосом. У некоторых других видов образуются яйцеклетки, определяющие как мужской пол, так и женский. Важно подчеркнуть, что здесь происходит также расщепление и рекомбинация генов, основу которой создает расхождение хромосом. Другая клетка, образующаяся в результате второго мейотического деления у человека, является вторым полярным тельцем, не способным к дальнейшему развитию. В это время подвергается делению надвое и полярное (редукционное) тельце. Таким образом, развитие одного овоцита первого порядка сопровождается образованием одной овотиды и трех редукционных телец. В яичниках таким путем на протяжении жизни обычно созревает 300-400 ово-цитов, но в месяц созревает лишь один овоцит. В течение дифференциации яйцеклеток формируются мембраны, уменьшается в размере их ядро.

У некоторых видов животных овогенез протекает быстро и непрерывно и приводит к образованию большого количества яйцеклеток.

Вопреки сходству со сперматогенезом овогенез характеризуется некоторыми специфическими особенностями. Питательный материал (желток) первичного овоцита не распределяется поровну между четырьмя клетками, которые образуются в результате мейотических делений. Основное количество желтка сохраняется в одной большой клетке, тогда как полярные тельца содержат очень мало этого вещества. Первые и вторые полярные тельца получают в результате делений те же самые хромосомные наборы, что и вторичные овоциты, но они не становятся половыми клетками. Поэтому яйцеклетки намного богаче питательным материалом по сравнению со сперматозоидами. Особенно сильно это различие проявляется в случае яйцекладущих животных.

Яйцеклетки млекопитающих имеют овальную или несколько вытянутую формуи характеризуются типичными чертами клеточного строения. Они содержат все структуры, характерные для соматических клеток, однако внутриклеточная организация яйцеклетки очень специфична и определяется тем, что яйцеклетка является также и средой, которая обеспечивает развитие зиготы. Одна из характерных особенностей яйцеклеток заключается в сложности строения их оболочек. У очень многих животных различают первичную, вторичную и третичную оболочки яйцеклеток. Первичная оболочка (внутренняя) формируется еще на стадии овоцита. Представляя собой поверхностный слой овоцита, она имеет сложную структуру, т. к. пронизана выростами прилегающих к ней фолликулярных клеток. Вторичная (средняя) оболочка полностью сформирована фолликулярными клетками, а третичная (наружная) образована веществами, представляющими собой продукты секреции желез яйцеводов, через которые проходят яйцеклетки. У птиц, например, третичными оболочками яйцеклеток служат белковая, подскорлуповая и скорлуповая оболочки. Для яйцеклеток млекопитающих характерно наличие двух оболочек. Структура внутриклеточных компонентов яйцеклеток специфична в видовом отношении, а иногда имеет даже индивидуальные особенности.

**Оплодотворение**

Оплодотворение — это процесс объединения мужской и женской гамет, который приводит к формированию зиготы и последующему развитию нового организма. В процессе оплодотворения происходит установление диплоидного набора хромосом в зиготе, что определяет выдающееся биологическое значение этого процесса.

В зависимости от видовой принадлежности организмов у животных, размножающихся половым путем, различают наружное и внутреннее оплодотворение.

Наружное оплодотворение происходит в окружающей среде, в которую поступают мужские и женские половые клетки. Например, наружным является оплодотворение у рыб. Выделяемые ими мужские (молока) и женские (икра) половые клетки поступают в воду, где и происходит их «встреча» и объединение. Данные об оплодотворении у морских ежей свидетельствуют о том, что уже через 2 секунды после соприкосновения сперматозоидов и яйцеклетки наступают изменения в электрических свойствах плазменной мембраны яйцеклетки. Слияние содержимого гамет наступает через 7 секунд.

*Внутреннее* оплодотворение обеспечивается переносом сперматозоидов из мужского организма в женский в результате полового акта. Такое оплодотворение встречается у млекопитающих, причем центральным моментом здесь является исход встречи между половыми клетками. Считают, что в яйцеклетку этих животных проникает ядерное содержимое лишь одного сперматозоида. Что касается цитоплазмы сперматозоида, то у одних животных она поступает в яйцеклетку в небольшом количестве, у других совсем не поступает в яйцеклетку.

У человека оплодотворение происходит в верхней части фаллопиевой трубы, причем в оплодотворении, как и у других млекопитающих, участвует лишь один сперматозоид, ядерное содержимое которого поступает в яйцеклетку. Иногда в фаллопиевой трубе может оказаться не одна, а две или более яйцеклеток, в результате чего возможно рождение двоен, троен и т. д. Например, в XVIII в. зарегистрирован случай рождения в России одной матерью (женой крестьянина Федора Васильева) 16 двоен, 7 троен и 4 четверней (всего 69 детей).

В результате оплодотворения в оплодотворенной яйцеклетке восстанавливается диплоидный набор хромосом. Яйцеклетки способны к оплодотворению в течение примерно 24 часов после овуляции, тогда как оплодотворяющая способность сперматозоидов сохраняется до 48 часов.

В механизмах оплодотворения многое еще остается неясным. Предполагают, что проникновение в яйцеклетку ядерного материала лишь одного из множества сперматозоидов связано с изменениями электрических свойств плазматической мембраны яйцеклетки. По вопросу о причинах активации сперматозоидом метаболизма яйцеклетки существует две гипотезы. Одни исследователи считают, что связывание сперматозоида с внешними рецепторами на поверхности клеток представляет собой сигнал, который через мембрану поступает внутрь яйцеклетки и активирует там инозитолтрифосфат и ионы кальция. Другие полагают, что сперматозоиды содержат специальный инициирующий фактор.

Оплодотворенная яйцеклетка дает начало зиготе, развитие организмов через образование зигот называют зигогенезом. Экспериментальные разработки, выполненные в последние годы, показали, что оплодотворение яйцеклеток млекопитающих, включая человека, возможно и в пробирке, после чего зародыши, развившиеся в пробирке, могут быть имплантированы в матку женщины, где они могут развиваться дальше. К настоящему времени известны многочисленные случаи рождения «пробирочных» детей Установлено также, что оплодотворить яйцеклетку человека способны не только сперматозоиды, но и сперматиды. Наконец, возможно оплодотворение яйцеклеток (лишенных искусственно ядер) млекопитающих ядрами их соматических клеток

В отличие от зигогенеза, многие животные организмы способны к размножению в естественных условиях путем партеногенеза (от греч. parthenos — девственница и genesis — рождение). Различают облигатный и факультативный партеногенез. Облигатный партеногенез — это размножение организмов из неоплодотворенной яйцеклетки. Такой партеногенез служит способом размножения животных более 90 видов, включая некоторых позвоночных. Примером облигатного партеногенеза является размножение кавказской скальной породы ящерицы, представленной только женскими особями. Напротив, факультативный партеногенез заключается в том, что яйцеклетки способны развиваться как без оплодотворения, так и после оплодотворения. Факультативный партеногенез в свою очередь бывает женским и мужским. Женский партеногенез част у пчел, муравьев, коловраток, у которых из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются самцы. Мужской партеногенез встречается у некоторых изогамных водорослей.

У растений также известны случаи, когда зародыш развивается из не оплодотворенной яйцеклетки. Как отмечено выше, это явление получило название апомикса. Оно очень широко встречается у многих покрытосеменных растений, в т. ч. у культивируемых, таких, как свекла, хлопчатник, лен, табак и другие.

Наряду с естественным партеногенезом различают искусственный (индуцированный) партеногенез, который можно вызвать раздражением яйцеклеток с помощью физических или химических факторов, что ведет к активации яйцеклеток и, как следствие, к развитию неоплодотворенных яиц. Искусственный партеногенез наблюдали в случае животных, принадлежащих ко многим систематическим группам — иглокожим, червям, моллюскам и даже некоторым млекопитающим.

Известна форма партеногенеза, получившая название андроге-неза (от греч. andros — мужчина, genesis — рождение). Если в яйцеклетке инактивировать ядро и если после этого в нее проникнет несколько сперматозоидов, то из такой яйцеклетки в результате слияния мужских (сперматозоидных) ядер развивается мужской организм. Широко известны эксперименты В. Л. Астаурова (1904-1974), который показал андрогенез на тутовом шелкопряде. Эти опыты заключались в следующем. В яйцеклетках шелкопряда одного вида (Bombyx mandarina) с помощью высокой температуры инактивировали ядра, а затем такие яйцеклетки оплодотворяли сперматозоидами шелкопряда другого вида (В. mori). Проникнув в яйцеклетки, последние сливались между собой, что давало начало новым организмам, которые по своим свойствам оказались отцовскими организмами (В. mori). Скрещивания этих организмов с самками В. mori давало потомство, принадлежащее к В. mori.

Роль партеногенеза и его форм в природе невелика, т. к. он не обеспечивает широких адаптивных возможностей организмов. Однако его использование имеет практическое значение. В частности, Б. Л. Астауровым был разработан способ получения партеноге-нетического потомства у тутового шелкопряда, что широко используется в промышленном производстве шелка.

В отличие от зигогенеза и партеногенеза существует гиногенез (от греч. gyne — женщина), который представляет собой псевдогамию, заключающуюся в том, что сперматозоид встречается с яйцеклеткой и активирует ее, но ядро сперматозоида не сливается с ядром яйцеклетки. В этом случае позволяющее потомство состоит только из женских особей. У отдельных видов круглых червей, рыб и земноводных гиногенез служит нормальной формой размножения, давая потомство, состоящее только из самок. Гиногенез можно вызвать и искусственно с помощью факторов, способных разрушать клеточные ядра (радиации, температуры и др.). В частности, описаны случаи искусственного гиногенеза у тутового шелкопряда, у некоторых видов рыб и амфибий. Получение таких форм может иметь некоторое практическое значение в случае хозяйственно полезных видов.

Как было отмечено выше, оплодотворение у цветковых (покрытосеменных) имеет существенную отличительную особенность в виде двойного оплодотворения (С. Г. Навашин, 1896), которое сводится к тому, что в зародышевом мешке гаплоидная яйцеклетка и дипло-идная центральная клетка оплодотворяются спермиями, в результате чего образуется диплоидный зародыш и триплоидная клетка, развивающаяся в клетки эндосперма

Партеногенез, андрогенез и гиногенез являются формами нарушения полового размножения. Предполагают, что эти формы возникли в ходе эволюции в результате частных эволюционных приспособлений.

**Чередование поколений**

Организмам, размножающимся только половым путем, характерно чередование гаплоидной и диплоидной фаз в их развитии. У многих организмов, включая млекопитающих, это чередование имеет регулярный характер, и на нем основано сохранение видовых признаков организмов. Диплоидия способствует накоплению разных аллелей. Напротив, для организмов, которые могут размножаться как половым, так и бесполым путем, характерно чередование (смена) поколений, когда одно или несколько бесполых поколений организмов сменяется поколением организмов, размножающихся половым путем.

Различают первичное и вторичное чередование поколений. Первичное чередование поколений отмечается у организмов, развивших в ходе эволюции половой прогресс, но сохранивших способность к бесполому размножению, и заключается в регулярном чередовании полового и бесполого поколений Оно встречается у животных (простейших), у водорослей и у всех высших растений. У простейших классическим примером первичного чередования поколений является бесполое размножение малярийного плазмодия в организме человека (шизогония) и половое — в организме малярийного комара. У растений половое поколение представлено гаметофитом, бесполое — спорофитом. Механизм первичного чередования заключается в том, что на растениях спорофитного поколения развиваются споры, которые на основе мейоза дают гаплоидные мужские и женские гаметофиты. На последних развиваются спермии и яйцеклетки. Оплодотворение яйцеклетки дает начало диплоидному спорофиту. Таким образом, клетки гаметофита содержат гаплоидный набор хромосом, а спорофита — диплоидный набор, т. е. у растений чередование поколений связано со сменой гаплоидного и диплоидного состояний.

Если проследить за соотношением между спорофитом и гаметофитом у растений разного уровня организации, то можно увидеть, что в ходе эволюции развитию подвергался спорофит, тогда как для гаметофиты была характерной редукция. Например, у мхов преобладающим является гаметофит (гаплоидное поколение), на котором живет спорофит. Но уже у папоротникообразных преобладающим является спорофит (диплоидное поколение) в виде хорошо развитого растения со стеблями и корнями, а гаметофит представлен слоем клеток, которые образуют пластину, прикрепляющуюся к почве с помощью ризоидов. Далее, у голосеменных гаметофит уменьшается до небольших количеств клеток, а у покрытосеменных мужской гематофит представлен лишь двумя клетками, женский — семью, тогда как спорофитом у голосеменных являются деревья (сосна, ель и другие), а покрытосеменных — деревья, кустарники, травы.

Между гаметофитом и спорофитом могут быть как сходства по морфологии и продолжительности жизни, так и различия по этим признакам. В первом случае это называют изоморфным чередованием поколений, во втором — гетероморфным.

Вторичное чередование поколений широко встречается у животных. Оно отмечается в формах гетерогонии и метагенеза. Гетерогония заключается в первичном чередовании полового процесса и партеногенеза. Например, у трематод половое размножение регулярно сменяется партеногенезом. У многих других организмов гетерогония зависит от сезона. Так, коловратки, дафнии и тли осенью размножаются путем зигогенеза (путем оплодотворения яйцеклеток и образования зигот), а летом — путем партеногенеза. Метагенез заключается в чередовании полового размножения и вегетативного (бесполового). Например, гидры размножаются обычно почкованием, но при понижении температуры образуют половые клетки. У кишечнополостных на некоторых стадиях развития происходит переход от полового размножения к вегетативному. У некоторых морских кишечнополостных полипоидное поколение правильно чередуется с медузоидным. Для полипоидного поколения характерно размножение так называемой стробиляцией (поперечными перетяжками), для медузоидного — половым путем (оплодотворение яиц, образование личинок и развитие полипов).

**Половой диморфизм. Гермафродитизм**

Для мужских и женских особей животных характерны различия в специфических фенотипических чертах (размеры, строение тела, окраска и другие свойства), а также в поведении. Различия между самками и самцами по их свойствам называют половым диморфизмом. У животных он встречается уже на низших ступенях эволюционного развития, например у круглых гельминтов, членистоногих, и достигает наибольшего выражения у позвоночных животных, у которых внешние различия между самцами и самками очень выразительны. У растений тех видов, для которых характерно наличие мужских и женских особей, также имеет место половой диморфизм, однако выражен он очень незначительно.

Если у животных мужские и женские половые клетки продуцируются одной и той же особью, имеющей как мужские, так и женские половые железы, то это явление носит название гермафродитизма. Термин «гермафродитизм» является сочетанием греческих имен Гермеса (бог мужской красоты) и Афродиты (богини женской красоты). Различают истинный и ложный гермафродитизм. Истинный гермафродитизм чаще всего встречается у организмов, находящихся на низких уровнях эволюции, например у плоских и кольчатых червей, а также у моллюсков. У плоских червей мужские и женские половые железы функционируют на протяжении всей жизни особи. Напротив, у моллюсков половые железы продуцируют яйцеклетки и сперматозоиды попеременно. Однако явление истинного гермафродитизма встречается и у более организованных существ. В частности, оно встречается у млекопитающих. Например, у свиней иногда отмечается развитие яичников на одной стороне тела, а развитие тестисов на другой, либо происходит развитие комбинированных структур (овотестисов), причем в обоих случаях имеет место синтеза функционально активных яйцеклеток и сперматозоидов. Таких животных относят к «промежуточному» полу, причем большинство особей промежуточного сексуального типа является особями женского пола с двумя ХХ-хромосомами. Некоторые из них характеризуются агрессивным поведением, а это свидетельствует о том, что хотя их тектикулярная ткань не содержит зародышевых клеток, секреция тестостерона, влияющая на поведение, все же имеет место. Аналогичное явление отмечено у коз.

Истинный гермафродитизм встречается и у человека, возникая в результате нарушений развития. Генотипами гермафродитов являются 46ХХ или 46XY, причем большинство случаев относится к XX (около 60%). Генотипы XX чаще всего встречаются у гермафродитов негроидных африканских популяций, тогда как генотипы XY чаще среди японцев. У гермафродитов обоих типов отмечена тенденция в сторону билатеральной ассиметрии гонад. Среди истинных гермафродитов встречаются также хромосомные мозаики, у которых соматические клетки содержат пару хромосом XX, другие — пару хромосом XY.

Известен и ложный гермафродитизм, когда индивидуумы обладают наружными половыми органами и вторичными половыми признаками, характерными для обоих полов, но продуцируют половые клетки лишь одного типа — мужские или женские.

Для большинства цветковых растений характерны гермафродитные цветки, которые обычно называют обоеполыми, поскольку в каждом цветке имеется пестик и тычинки. По этой причине плоды развиваются со всех цветков. Обоеполыми являются пшеница, вишня, яблоня и многие другие виды растений. Помимо обоеполых в ходе эволюции развились растения с разделением полов в пределах одного и того же вида, т. е. возникли однодомность и двудомность растений. Растения, содержащие одновременно пестичные (женские) и тычиночные (мужские) цветки получили название однодомных. У однодомных растений плоды развиваются только из пестичных цветков. Однодомными являются кукуруза, огурец, тыква и другие. Напротив, двудомными являются растения, содержащие либо пестичные, либо тычиночные цветки (в пределах одного и того же вида). У двудомных растений плодоносящими бывают только те, которые имеют пестичные цветки (женские особи). Двудомными являются тополь, клубника и другие виды древесных и травянистых растений.

Гермафродитизм у человека представляет одно из патологических состояний. Что касается растений, то знания об их гермафродитизме чрезвычайно важны для практики сельского хозяйства.

**Онтогенез, его типы и периодизация**

Онтогенез (от греч. ontos — существо, genesis — развитие) — это полная история (цикл) развития индивидуального организма (животного или растения), начинающаяся с образования давших ему начало половых клеток и заканчивающаяся его смертью. Представления об онтогенезе (индивидуальной истории развития организма) основаны на данных о росте организма, дифференцировке его клеток и морфогенезе. Следовательно, онтогенез есть категория индивидуальная.

В противоположность онтогенезу видовой категорией является филогенез (от греч. phyle — племя, genesis — развитие) под которым со времен Э. Геккеля, впервые обосновавшего этот термин, понимают историю возникновения и развития вида (животных или растений). Между онтогенезом и филогенезом существует тесная связь, которая отражена в так называемом биогенетическом законе (Э. Геккель, Ф. Мюллер), который, как показали исследования, в принципе справедлив. Поскольку онтогенез индивидуума определяется определенными чертами филогенетического развития вида, к которому принадлежит данный индивидуум, то можно сказать, что онтогенез является основой филогенеза, с одной стороны, и результатом филогенеза — с другой.

Изучение фундаментальных основ онтогенеза имеет важное значение для понимания биологии и эволюции организмов. Однако, чтобы лучше узнать современное состояние учения об онтогенезе, рассмотрим вначале, как понимали рост и развитие организма в прошлые времена на примере организма человека.

Первые представления о росте и развитии восходят ко временам античного мира. Еще Гиппократ (460-377 гг. до н. э.) предполагал, что яйцеклетки уже содержат полностью сформированный организм, но в очень уменьшенном виде. Это представление затем нашло продолжение в учении о преформизме (от лат. preformatio — предобразование), которое особенно популярным оказалось в XVII—XVIII вв. Сторонниками преформизма были Гарвей, Мальпиги и многие другие видные биологи и медики того времени. Для преформистов спорный вопрос заключался лишь в том, в каких половых клетках преформирован организм — женских или мужских. Тех, кто отдавал предпочтение яйцеклеткам, называли овистами, а тех, кто большое значение придавал мужским половым клеткам, называли анималькулистами. Преформизм — это метафизическое учение от начала до конца, ибо оно отрицало развитие. Решающий удар преформизму нанес Ш. Бонне (1720-1793), который открыл в 1745 г. партеногенез на примере развития тлей из неоплодотворенных яиц. После этого преформизм уже не мог оправиться и стал терять свое значение.

В античном мире возникло и другое учение, противоположное преформизму и получившее впоследствии название эпигенеза (от греч. epi — после, genesis — развитие). Как и преформизм, эпигенез большое распространение получил также в XVII—XVIII вв. В распространении эпигенеза большое значение имели взгляды К. Ф. Вольфа (1733—1794), обобщенные в его книге «Теория развития» (1759). К. Ф. Вольф считал, что в яйце нет ни переформированного организма, ни его частей, и что яйцо состоит из первоначально однородной массы. В отличие от преформистов взгляды К- Ф. Вольфа и других сторонников эпигенеза для своего времени были прогрессивны, т. к. содержали мысль о развитии. Однако в дальнейшем появились новые моменты. В частности, в 1828 г. К. Бэр опубликовал свой труд «История развития животных», в котором показал, что содержимое яйца не однородно, т. е. структурировано, причем степень структурированности возрастает по мере развития зародыша. Таким образом, К. Бэр показал несостоятельность как преформизма, так и эпигенеза.

В наше время рост организма понимают в качестве постепенного увеличения его массы в результате увеличения количества клеток. Рост можно измерить, построив на основе результатов измерений кривые размеров организма, массы, сухой массы, количества клеток, содержания азота и других показателей. Что же касается дифференциации клеток, то это процесс, благодаря которому одни клетки становятся морфологически, биохимически и функционально отличными от других клеток. Размножение и дифференцировка одних клеток всегда координированы с ростом и дифференцировкой других. Оба эти процесса происходят на протяжении всего жизненного цикла организма. Поскольку дифференцирующиеся клетки изменяют свою форму, а в изменения формы вовлекаются группы клеток, то это сопровождается морфогенезом, представляющим собой совокупность процессов, определяющих структурную организацию клеток и тканей, а также общую морфологию организмов. Таким образом, рост является результатом количественных изменений в виде увеличения количества клеток (массы тела) и качественных — в виде дифференцировки клеток и морфогенеза.

Понятия о росте организмов (размножении клеток), дифференцировке клеток и о морфогенезе позволяют сформулировать заключение о развитии как основополагающей особенности онтогенеза.

Развитие — это качественные изменения организмов, которые определяются дифференцировкой клеток и морфогенезом, а также биохимическими изменениями в клетках и тканях, обеспечивающими в ходе онтогенеза прогрессивные изменения индивидов. В рамках современных представлений развитие организма понимают в качестве процесса, при котором структуры, образовавшиеся ранее, побуждают развитие последующих структур. Процесс развития детерминирован генетически и теснейшим образом связан со средой. Следовательно, развитие определяется единством внутренних и внешних факторов. Онтогенез в зависимости от характера развития организмов типируют на прямой и непрямой, в связи с чем различают прямое и непрямое развитие.

Прямое развитие организмов в природе встречается в виде неличиночного и внутриутробного развития, тогда как непрямое развитие наблюдается в форме личиночного развития.

Под личиночным развитием понимают непрямое развитие, поскольку организмы в своем развитии имеют одну или несколько личиночных стадий. Личиночное развитие широко распространено в природе и характерно для насекомых, иглокожих, амфибий. Личинки этих животных ведут самостоятельный образ жизни, подвергаясь затем превращениям. Поэтому это развитие называют еще развитием с метаморфозами (см. ниже).

Неличиночное развитие характерно для организмов, развивающихся прямым образом, например для рыб, пресмыкающихся и птиц, яйца которых богаты желтком (питательным материалом). Благодаря этому в яйцах, откладываемых во внешнюю среду, проходит значительная часть онтогенеза, метаболизм зародышей обеспечивается развивающимися провизорными органами, представляющими собой зародышевые оболочки (желточный мешок, амнион, аллантоис).

Внутриутробное развитие также характерно для организмов, развивающихся прямым путем, например для млекопитающих, включая человека. Поскольку яйцеклетки этих организмов очень бедны питательными веществами, то все жизненные функции зародышей обеспечиваются материнским организмом посредством образованных из тканей матери и зародыша провизорных органов, среди которых главным является плацента. Эволюционно внутриутробное развитие является самой поздней формой, однако оно наиболее выгодно для зародышей, т. к. наиболее эффективно обеспечивает их выживание.

Онтогенез подразделяют на проэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды. В случае человека, а иногда и высших животных, период развития до рождения часто называют пренатальным или антенатальным, после рождения — постнатальным. В пределах пренатального периода выделяют начальный (первая неделя развития), зародышевый и плодный периоды. Развивающийся зародыш до образования зачатков органов называют эмбрионом, после образования зачатков органов — плодом.

**Промбриональный и эмбриональный периоды**

Проэмбриональный (от греч. pro — до, embryon — зародыш) период в индивидуальном развитии организмов связан с образованием половых клеток в процессе гаметогенеза. Как отмечено выше, мужские половые клетки животных по своей структуре не имеют существенных отличий от других (соматических) клеток, тогда как яйцеклетки характеризуются важной отличительной чертой, заключающейся в том, что они содержат очень много желтка. Учитывая количество желтка и топографию его в яйцеклетках, последние классифицируют на три типа, а именно:

1. Изолецитальные клетки. Эти яйцеклетки содержат немного желтка, который локализован равномерно по всей клетке. Изолецитальные яйцеклетки продуцируются иглокожими (морскими ежами), низшими хордовыми (ланцетниками), млекопитающими.

2. Телолецитальные яйцеклетки. Эти яйцеклетки содержат большое количество желтка, который сосредоточен на одном из полюсов — вегетативном. Такие яйцеклетки продуцируются моллюсками, земноводными, рептилиями, птицами. Например, яйцеклетки лягушки состоят из желтка на 50%, яйцеклетки кур (в обиходе куриные яйца) — на 95% . На другом полюсе (анимальном) телолецитальных яйцеклеток сосредоточены цитоплазма и ядро.

3. Центролецитальные яйцеклетки. В этих яйцеклетках желтка немного, но он занимает центральное положение. Периферию таких яйцеклеток занимает цитоплазма. Примером центролецитальных яйцеклеток являются яйцеклетки, продуцируемые членистоногими.

Для проэмбрионального периода характерно также то, что в этот период в гаметах происходят метаболические процессы, связанные с накоплением интенсивно синтезируемых молекул РНК.

Эмбриональный период или эмбриогенез (от греч. embryon — зародыш, genesis — развитие), начинается со слияния ядер мужской и Женской половых клеток, который представляет собой процесс оплодотворения яйцеклеток. У организмов, для которых характерно внутриутробное развитие, эмбриональный период заканчивается рождением потомства, а у организмов, для которых характерны личиночный и неличиночный типы развития, эмбриональный период завершается выходом потомства из яйцевых или зародышевых оболочек соответственно.

В пределах эмбрионального периода различают стадии зиготы, дробления, бластулы, гаструлы, образования зародышевых листков, гистогенез и органогенез. Как отмечено выше, с учетом фактора времени у млекопитающих и человека зародыш до момента формирования зачатков органов называют эмбрионом, а после этого вплоть до рождения называют плодом. У человека развитие эмбриона (зародыша) заканчивается к концу второго месяца. Начиная с 9-й недели, следует плодный период, характеризующийся дальнейшим ростом и развитием организма (плода) во внутриутробном состоянии вплоть до рождения.

**Зигота**. У млекопитающих зигота образуется в результате оплодотворения, начинающегося с того, что одна из мужских половых клеток достигает яйцеклетки и инициирует ее развитие. В активированной мужской половой клеткой яйцеклетке происходит ряд физических и химических процессов, включая перемещение протоплазмы, что ведет к установлению билатеральной симметрии яйцеклетки, а также перестройку плазматической мембраны, что исключает слияние с яйцеклеткой других (дополнительных) мужских половых клеток. Затем следует слияние плазматических мембран яйцеклетки и спермия с последующим разрушением ядерных мембран, что обеспечивает слияние ядер двух клеток. Ядра клеток сливаются, при этом восстанавливается диплоидный набор хромосом. Оплодотворение яйцеклетки сопровождается активированием в ней синтеза белков. Таким образом, образуется по существу одноклеточный организм.

**Дробление**. Образование морулы. Дробление представляет собой начальный период развития зиготы (оплодотворенного яйца). Поскольку яйцеклетки обладают центриолями, то оно заключается в делении зиготы путем митоза, которое начинается, например у человека, через 30 часов после осеменения. У человека деление начинается с движения оплодотворенной яйцеклетки по фаллопиевой трубе и заключается в появлении на поверхности яйцеклетки борозды. Первая борозда приводит к образованию двух клеток — двух бластомеров, вторая — четырех бластомеров, третья — восьми бластомеров и т. д. Группа клеток, образовавшаяся в результате последовательных дроблений зиготы, получила название морулы (от греч. morum — тутовая ягода).

Стадию морулы проходят все многоклеточные животные, размножающиеся половым путем. В зависимости от видовой принадлежности деление идет по-разному. Различают радиальное (позвоночные, иглокожие), билатеральное (грибневики, некоторые хордовые) и спиральное дробление (немертины, кольчатые черви, многие моллюски), причем эти формы дробления зависят от плоскостей дробления. Поэтому их морулы состоят из разного количества клеток. Кроме того, из части клеток образуется структура, называемая трофобластом, клетки которого питают зародыш, а благодаря ферментам обеспечивают также внедрение последнего в стенку матки. У человека прикрепление морулы к стенке матки происходит на 7-й день после оплодотворения. Позднее клетки трофобласта отслаиваются от зародыша и образуют пузырек, который заполняется жидкостью тканей матки.

Характерная особенность дробления заключается в том, что при нем значительного роста клеток не происходит. Поэтому биологическое значение этой стадии заключается в том, что из крупной клетки, которой является яйцеклетка, образуются более мелкие клетки, в которых уменьшено отношение цитоплазмы к ядру. В результате этого происходит изменение топологии цитоплазматических комплексов в бластомерах, что создает новое цитоплазматическое окружение для ядер.

Дробление зиготы завершается образованием многоклеточной структуры, получившей название бластулы (от греч. blastos — росток). Эта структура имеет форму пузырька, состоящего из одного слоя клеток, называемого бластодермой. Теперь эти клетки называют эмбриональными. По размерам бластула сходна с яйцеклеткой. В период дробления увеличивается количество ядер, возрастает общее количество ДНК. В конце стадии бластулы синтезируется также небольшое количество мРНК и тРНК, но новые рибосомы и рибосомная РНК до начала гаструляции еще не обнаруживаются, либо если обнаруживаются, то в ничтожных количествах.

Гаструляция. Гаструляция (от греч. gastre — полость сосуда) — это следующий за образованием бластулы процесс движения эмбриональных клеток, который сопровождается формированием двух или трех (в зависимости от вида животных) слоев зародыша или так называемых зародышевых листков

Гаструляция характеризуется увеличением интенсивности обмена по сравнению с дроблением в 2-3 раза. Резко возрастает синтез мРНК, рРНК, рибосом и белков.

Развитие (гаструляция) изолецитальных яиц происходит путем инвагинации (впячивания) вегетативного полюса внутрь бластулы, в результате чего противоположные полюса почти сливаются, а бла-стоцель (полость бластулы) почти исчезает либо полностью исчезает. Внешний слой клеток зародыша получил название эктодермы (от греч. ectos — снаружи, derma — кожа) или наружного зародышевого листка, тогда как внутренний — энтодермы (от греч. entos — внутри) или внутреннего зародышевого листка. Образующаяся при этом полость получила название гастроцели, или первичной кишки, вход в которую называют бластопором (первичным ртом).

Развитие двух зародышевых листков характерно для губок и кишечнополостных. Однако для хордовых в период гаструляции характерно развитие третьего зародышевого листка — мезодермы (от греч. mesos — средний), образующегося между эктодермой и энтодермой

Гаструляция является необходимым пререквизитом для последующих стадий развития, поскольку она приводит клетки в положение, открывающее возможность формировать органы. Дифференцированный на три эмбриональных закладки зародышевый материал дает начало всем тканям и органам развивающегося зародыша.

**Гистогенез и органогенез**

Развитие (дифференцировка) зародышевых листков в ходе эмбриогенеза сопровождается тем, что из них формируются различные ткани и органы. В частности, из эктодермы развиваются эпидермис кожи, ногти и волосы, сальные и потовые железы, нервная система (головной мозг, спинной мозг, ганглии, нервы), рецепторные клетки органов чувств, хрусталик глаза, эпителий рта, носовой полости и анального отверстия, зубная эмаль. Из энтодермы развиваются эпителий пищевода, желудка, кишек, желчного пузыря, трахеи, бронхов, легких, мочеиспускательного канала, а также печень, поджелудочная железа, щитовидная, паращитовидная и зобная железы. Из мезодермы развиваются гладкая мускулатура, скелетные и сердечные мышцы, дерма, соединительная ткань, кости и хрящи, дентин зубов, кровь и кровеносные сосуды, брыжейка, почки, семенники и яичники. У человека первыми обособляются головной и спинной мозг. Через 26 дней после овуляции длина человеческого зародыша составляет около 3,5 мм. При этом уже видны зачатки рук, но зачатки ног только вступают в развитие. Через 30 дней после овуляции длина зародыша равна уже 7,5 мм. В это время уже можно различить сегментацию зачатков конечностей, глазные бокалы, полушария головного мозга, печень, Желчный пузырь и даже разделение сердца на камеры.

У восьминедельного зародыша человека при длине его около 40 мм и весе около 5 г появляются почти все структуры тела. Органогенез заканчивается к концу эмбрионального периода. В это время эмбрион по внешнему виду приобретает черты сходства с человеком.

Длина 12 недельного человеческого плода составляет уже около 87 мм, а масса около 45 г. Продолжается дальнейший рост и развитие плода. Например, на 4-м месяце развития появляются волосы, а на 20-й неделе начинают образовываться клетки крови.

Если дефинитивное ротовое отверстие образуется на месте первичного рта (бластопора), то этих животных называют первичноротыми (черви, моллюски, членистоногие). Если же дефинитивный рот образуется в противоположном месте, то этих животных называют вторичноротыми (иглокожие, хордовые).

Для обеспечения связи зародыша со средой у него развиваются так называемые провизорные органы, которые существуют временно. В зависимости от типа яйцеклеток провизорными органами являются разные структуры. У рыб, рептилий и птиц провизорным органом является желточный мешок. У млекопитающих желточный мешок закладывается в начале эмбриогенеза, но не развивается. Позднее он редуцируется. В ходе эволюции у рептилий, птиц и млекопитающих развились зародышевые оболочки, обеспечивающие защиту и питание эмбрионов (рис. 91). У млекопитающих, в т. ч. у человека, эти зародышевые оболочки являются листками ткани, развивающимися из тела эмбриона. Существуют три такие оболочки — амнион, хорион и аллантоис. Наружная оболочка эмбриона называется хорионом. Она врастает в матку. Место наибольшего врастания в матку называется плацентой. Зародыш с плацентой связан через пуповину или пупочный канатик, в котором имеются кровеносные сосуды, обеспечивающие плацентарное кровообращение. Амнион развивается из внутреннего листка, а аллантоис развивается между амнионом и хорионом. В пространстве между эмбрионом и амнионом, которое называется амниотической полостью, содержится жидкость (амниотическая). В этой жидкости находится эмбрион, а затем и плод до самого рождения. Метаболизм плода обеспечивается через плаценту.

В основе формообразующего взаимодействия частей эмбриона лежат определенным образом скоординированные процессы обмена веществ. Закономерностью развития является гетерохронность, под которой понимают разное во времени образование закладок органов и разную интенсивность их развития. Быстрее развиваются те органы и системы, которые должны раньше начать функционировать. Например, у человека зачатки верхних конечностей развиваются быстрее, чем зачатки нижних.

Большое влияние на развитие зародыша и плода оказывают условия жизни матери. Зародыш чрезвычайно чувствителен к разным воздействиям. Поэтому различают так называемые критические периоды, т. е. периоды, в которых зародыши, а потом и плоды наиболее чувствительны к повреждающим факторам. В случае человека критическими периодами эмбрионального онтогенеза являются первые дни после оплодотворения, время образования плаценты и роды, а повреждающими факторами являются алкоголь, токсические вещества, недостаток кислорода, вирусы, бактерии, патогенные простейшие, гельминты и другие факторы. Эти факторы обладают терратогенным действием и ведут к уродствам, нарушениям нормального развития.

Еще со времен Гиппократа (V в. д. н. э.) обсуждается вопрос о причинах, которые инициируют рождение плода. В частности, сам Гиппократ предполагал, что развитие плода инициирует собственное рождение. Новейшие экспериментальные работы английских исследователей, выполненные на овцах, показали, что у овец инициация окотов контролируется комплексом гипоталамус + гипофиз + надпочечники плодов. Повреждения ядер гипоталамуса, удаление передней доли гипофиза или надпочечников пролонгирует беременности овец. Напротив, введение овцам аденокортикотропного гормона (секрета передней доли гипофиза) или кортизола (секрета надпочечников) сокращает сроки их беременностей.

Довольно частым нарушением развития является разделение зародыша на очень ранней стадии развития, что сопровождается развитием однояйцевых (моно-зиготных) близнецов Известны также и так называемые сиамские близнецы, представляющие собой неразделенные организмы. Неразделенность встречается разной — от незначительного соединения до почти полного слияния двух организмов с разделенными головами или ногами. Иногда из двух сиамских близнецов один нормален, но другой чрезвычайно изменен, будучи прикрепленным к нормальному, являясь, по существу, паразитом.

Итак, в процессе развития высших эукариотов одиночная оплодотворенная клетка-зигота в ходе дальнейшего развития в результате митоза дает начало клеткам разных типов — эпителиальным, нервным, костным, клеткам крови и другим, которые характеризуются разнообразием морфологии и макромолекулярного состава. Однако для клеток разных типов характерно и то, что они содержат одинаковые наборы генов, но являются высокоспециализированными, выполняя лишь одну или несколько специфических функций, т.е. одни гены «работают» в клетках, другие неактивны. Например, только эритроциты специфичны в синтезе и хранении гемоглобина.

Точно так лишь клетки эпидермиса синтезируют кератин. Поэтому давно возникли вопросы о генетической идентичности ядер соматических клеток и о контрольных механизмах развития оплодотворенных яйцеклеток как пререквизита в познании механизмов, лежащих в основе дифференцировки клеток.

Начиная с 50-х годов во многих лабораториях были выполнены эксперименты по успешной пересадке ядер соматических клеток в яйцеклетки, искусственно лишенные собственных ядер. Исследование ДНК из ядер разных дифференцированных клеток показало, что почти во всех случаях геномы содержат одинаковые наборы последовательностей нуклеотидных пар. Известны лишь исключения, когда эритроциты млекопитающих теряют свои ядра в течение последней стадии дифференцировки. Но к этому времени пулы стойких гемоглобиновых мРНК уже синтезированы, так что ядра больше не нужны эритроцитам. Другими примерами служат гены иммуноглобулинов и Т-клеток, модифицируемые в ходе развития.

Одним из крупных этапов в направлении познания контрольных механизмов эмбрионального онтогенеза стали результаты экспериментов, выполненных в 1960—70 гг. английским исследователем Д. Гёрдоном с целью выяснить, обладают ли ядра соматических клеток способностью обеспечивать дальнейшее развитие яйцеклеток, если эти ядра ввести в яйцеклетки, из которых предварительно удалены собственные ядра. приведена схема одного из этих экспериментов, в котором ядра соматических клеток головастика пересаживали в яйцеклетки лягушки с предварительно удаленными ядрами. Эти эксперименты показали, что ядра соматических клеток действительно способны обеспечивать дальнейшее развитие яйцеклеток, т. к. они оказались способными оплодотворять яйцеклетки и «заставляли» их развиваться дальше. Этим была показана возможность клонирования животных.

Позднее другими исследователями были выполнены эксперименты, в которых было показано, что перенос отдельных бластомеров из 8- и 16-дневных эмбрионов овец одной породы в безъядерную половину яйцеклетки (после рассечения последней пополам) другой породы сопровождалось формированием жизнеспособных эмбрионов с последующим рождением ягнят.

В начале 1997 г. английскими авторами было показано, что введение в искусственно лишенные ядра яйцеклеток овец ядер соматических клеток (клеток эмбрионов, плодов и вымени взрослых овец), а затем имплантация оплодотворенных таким образом яйцеклеток в матку овец сопровождается возникновением беременности с последующим рождением ягнят.

Оценка этих результатов показывает, что млекопитающих можно размножать асексуальным путем, получая потомство животных, клетки которых содержат ядерный материал отцовского или материнского происхождения в зависимости от пола овцы-донора, в таких клетках лишь цитоплазма и митохондрии имеют материнское происхождение. Это заключение имеет чрезвычайно важное общебиологическое значение, расширяет наши взгляды на потенциал размножения животных. Но важно также добавить, что речь идет о генетических манипуляциях, которые в природе отсутствуют. С другой стороны, в практическом плане эти генетические манипуляции представляют собой прямой путь клонирования высокоорганизованных животных с заданными свойствами, что имеет важное экономическое значение. В медицинском плане этот путь, возможно, будет использован в будущем для преодоления мужского бесплодия.

Итак, генетическая информация, необходимая для нормального развития эмбриона, не теряется в течение дифференцировки клеток. Другими словами, соматические клетки обладают свойством, получившим название тотипотентности, т. е. в их геноме содержится вся информация, полученная ими от оплодотворенной яйцеклетки, давшей им начало в результате дифференциации. Наличие этих данных с несомненностью означает, что дифференциация клеток подвержена генетическому контролю.

Установлено, что интенсивный белковый синтез, следующий за оплодотворением, у большинства эукариотов не сопровождается синтезом мРНК. Изучение овогенеза у позвоночных, в частности. У амфибий, показало, что интенсивная транскрипция происходит еще в течение профазы I (особенно диплотены) мейоза. Поэтому генные транскрипты в форме молекул мРНК или про-мРНК сохраняются в яйцеклетках в бездействующем состоянии. Установлено, что у эмбриональных клеток имеет место, так называемое ассиметричное деление, заключающееся в том, что деление эмбриональной клетки дает начало двум клеткам, из которых лишь одна наследует белки, принимающие участие в транскрипции. Таким образом, неравное распределение транскрипционных факторов между дочерними клетками ведет к экспрессии в них разных наборов генов после деления, т. е. к дифференциации клеток.

У амфибий и, возможно, у большинства позвоночных, генетические программы, контролирующие раннее развитие (до стадии бластулы), устанавливается еще в течение овогенеза. Более поздние стадии развития, когда начинается клеточная дифференциация (примерно со стадии гаструлы) нуждаются в новых программах для экспрессии генов. Таким образом, дифференцировка клеток связана с перепрограммированием генетической информации в том или ином направлении.

Характерная особенность дифференцировки клеток заключается в том, что она необратимо ведет к тому или иному типу клеток. Этот процесс носит название детерминации и также находится под генетическим контролем, а как сейчас предполагают, дифференциация и детерминация клеток регулируется взаимодействием клеток на основе сигналов, осуществляемых пептидными ростовыми факторами через тирозинкиназные рецепторы. Вероятно, существует много таких систем. Одна из них заключается в том, что дифференциация мышечных и нервных клеток регулируется нейрорегулинами, представляющими собой мембранные белки, действующие через один или более тирозинкиназных рецепторов.

Генетический контроль **детерминации** демонстрируется также существованием, так называемых гомейотропных или гомеозисных мутаций, которые, как показано у насекомых, вызывают изменения при детерминации в специфических имагинальных дисках. В результате некоторые части тела развиваются не на своих местах. Например, у дрозофил мутации трансформируют детерминацию антенного диска в диск, который развивается в аппендикс конечности, протянутой от головы. У насекомых из рода Ophthalmoptera структуры крыльев могут развиваться из диска для глаз. У мышей показано существование генного кластера (комплекса) Нох, который состоит из 38 генов и контролирует развитие конечностей.

Самостоятельное значение имеет вопрос о регуляции активности генов в период эмбрионального развития. Считают, что в ходе дифференцировки гены действуют в разное время, что выражается в транскрипции в разных дифференцированных клетках разных мРНК, т. е. имеет место репрессия и дерепрессия генов. Например, количество генов, транскрибируемых в РНК в бластоцитах морского ежа, равно 10% , в клетках печени крыс — тоже 10% , а в клетках тимуса крупного рогатого скота — 15%. Предполагают, что в контроле транскрипционного статуса генов принимают участие негистоновые белки. В пользу этого предположения свидетельствуют следующие данные. Когда хроматин клеток в фазе транскрибируется в системе in vitro, то синтезируется только гистоновая мРНК, а вслед за нею и гистоны. Напротив, когда используют хроматин клеток из G1-фазы, то никакой гистоновой мРНК не синтезируется. Когда же негистоновые белки удаляются из хроматина G1-фазы и замещаются негис-тоновыми хромосомными белками, синтезированными в фазе S, то после транскрипции такого хроматина in vitro синтезируется гистоновая мРНК. Больше того, когда негистоновые белки происходят из G1-фазы клеток, а ДНК и гистоны из S-фазы клеток, никакой гистоновой мРНК не синтезируется. Эти результаты показывают, что содержащиеся в хроматине негистоновые белки определяют возможность транскрипции генов, кодирующих гистоны. Поэтому считают, что негистоновые хромосомные белки могут играть важную роль в регуляции и экспрессии генов у эукариот.

Имеющиеся данные позволяют считать, что в регуляции транскрипции у животных принимают участие белковые и стероидные гормоны. Белковый (инсулин) и стероидные (эстрогон и тестостерон) гормоны представляют собой две сигнальные системы, используемые в межклеточных коммуникациях. У высших животных гормоны синтезируются в специализированных секреторных клетках. Освобождаясь в кровяное русло, они поступают в ткани, поскольку молекулы белковых гормонов имеют относительно крупные размеры, то они не проникают в клетки. Поэтому их эффекты обеспечиваются белками-рецепторами, локализованными в мембранах клеток-мишеней, и внутриклеточными уровнями циклического АМФ (цАМФ). Напротив, стероидные гормоны являются малыми молекулами, вследствие чего легко проникают в клетки через мембраны. Оказавшись внутри клеток, они связываются со специфическими рецепторными белками, которые имеются в цитоплазме только клеток-мишеней. Как считают, комплексы гормон + белковый рецептор, концентрируясь в ядрах клеток-мишеней, активирует транскрипцию специфических генов через взаимодействие с определенными негистоновыми белками, которые связываются с промоторными районами специфических генов. Следовательно, связывание комплекса гормон + белок (белковый рецептор) с негистоновыми белками освобождает промоторные районы для движения РНК-полимеразы. Обобщая данные о генетическом контроле эмбрионального периода в онтогенезе организмов, можно заключить, что его ход контролируется дифференциальным включением и выключением действия генов в разных клетках (тканях) путем их дерепрессии и репрессии.

**Постэмбриональный период**

После появления организма на свет начинается его постэмбриональное развитие (постнатальное для человека), которое у разных организмов протекает от нескольких дней до сотен лет в зависимости от их видовой принадлежности. Следовательно, продолжительность жизни — это видовой признак организмов, не зависящий от уровня их организации

В постэмбриональном онтогенезе различают ювениальный и пубертатный периоды, а также период старости, заканчивающийся смертью.

**Ювенильный период**. Этот период (от лат. juvenilis — юный) определяется временем от рождения организма до полового созревания. У разных организмов он протекает по-разному и зависит от типа онтогенеза организмов. Для этого периода характерно либо прямое, либо непрямое развитие.

В случае организмов, для которых характерно прямое развитие (многие беспозвоночные, рыбы, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие, человек), вылупившиеся из яйцевых оболочек или новорожденные сходны со взрослыми формами, отличаясь от последних лишь меньшими размерами, а также недоразвитием отдельных органов и несовершенными пропорциями тела

Характерной особенностью роста в ювенильный период организмов, подверженных прямому развитию, является то, что происходит увеличение количества и размеров клеток, изменяются пропорции тела. Рост разных органов человека неравномерен. Например, рост головы заканчивается в детстве, ноги достигают пропорциональной величины примерно к 10 годам. Наружные половые органы очень быстро растут в возрасте 12—14 лет. Различают определенный и неопределенный рост. Определенный рост характерен для организмов, которые к определенному возрасту прекращают свой рост, например, насекомые, млекопитающие, человек. Неопределенный рост характерен для организмов, которые растут всю жизнь, например, моллюски, рыбы, земноводные, рептилии, многие виды растений.

В случае непрямого развития организмы претерпевают превращения, называемые метаморфозами (от лат. metamorphosis — превращение). Они представляют собой видоизменения организмов в процессе развития. Метаморфозы широко встречаются у кишечнополостных (гидры, медузы, коралловые полипы), плоских червей (фасциолы), круглых червей (аскариды), моллюсков (устрицы, мидии, осьминоги), членистоногих (раки, речные крабы, омары, креветки, скорпионы, пауки, клещи, насекомые) и даже у некоторых хордовых (оболочечники и земноводные). При этом различают полные и неполные метаморфозы. Наиболее выразительные формы метаморфозов наблюдают у насекомых, которые подвергаются как неполным, так и полным метаморфозам.

Неполное превращение — это такое развитие, при котором из яйцевых оболочек выходит организм, строение которого сходно со строением взрослого организма, но размеры намного меньше. Такой организм называют личинкой. В процессе роста и развития размеры личинок увеличиваются, но имеющийся хитипизированный покров мешает дальнейшему увеличению размеров тела, что приводит к линьке, т. е. сбрасыванию хитинизированного покрова, под которым находится мягкая кутикула. Последняя расправляется, и это сопровождается увеличением размеров животного. После нескольких линек животное достигает зрелости. Неполное превращение характерно, например, в случае развития клопов

Полное превращение — это такое развитие, при котором из яйцевых оболочек освобождается личинка, существенно отличающаяся по строению от взрослых особей. Например, у бабочек и многих насекомых личинками являются гусеницы. Гусеницы подвержены линьке, причем могут линять по нескольку раз, превращаясь затем в куколки. Из последних развиваются взрослые формы (имаго), которые не отличаются от исходных

У позвоночных метаморфозы встречаются среди земноводных и костных рыб. Для личиночной стадии характерно наличие провизорных органов, которые либо повторяют признаки предков, либо имеют явно приспособительное значение. Например, для головастика, являющегося личиночной формой лягушки и повторяющего признаки исходной формы, характерны рыбообразная форма, наличие жаберного дыхания, одного круга кровообращения. Приспособительными признаками головастиков являются их присоски, длинный кишечник. Для личиночных форм характерно также и то, что по сравнению со взрослыми формами, они оказываются приспособленными к жизни в совершенно иных условиях, занимая другую экологическую нишу и другое место в цепи питания. Например, личинки лягушек имеют жаберное дыхание, тогда как взрослые формы — легочное. В отличие от взрослых форм, которые являются плотоядными существами, личинки лягушек питаются растительной пищей.

Последовательность событий в развитии организмов часто называют жизненными циклами, которые могут быть простыми и сложными. Наиболее простые циклы развития характерны, например, для млекопитающих, когда из оплодотворенной яйцеклетки развивается организм, который снова продуцирует яйцеклетки и т. д. Сложными биологическими циклами являются циклы у животных, для которых характерно развитие с метаморфозами. Знания о биологических циклах имеют практическое значение, особенно в случаях, когда организмы являются возбудителями или переносчиками возбудителей болезней животных и растений.

Развитие и дифференциация, связанные с метаморфозами, являются результатом естественного отбора, благодаря которому многие личиночные формы, например, гусеницы насекомых и головастики лягушек адаптированы к среде лучше, чем взрослые половозрелые формы.

**Пубертатный период**. Этот период называют еще зрелым, и он связан с половой зрелостью организмов. Развитие организмов в этот период достигает максимума.

На рост и развитие в постэмбриональный период большое влияние оказывают факторы среды. Для растений решающими факторами являются свет, влажность, температура, количество и качество питательных веществ в почве. Для животных первостепенное значение имеет полноценное кормление (наличие в корме белков, углеводов, липидов, минеральных солей, витаминов, микроэлементов). Важны также кислород, температура, свет (синтез витамина Д).

Рост и индивидуальное развитие животных организмов подвержены нейрогуморальной регуляции со стороны гуморальных и нервных механизмов регуляции. У растений обнаружены гормоноподобные активные вещества, получившие название фитогормонов. Последние влияют на жизненно важные отправления растительных организмов.

В клетках животных в процессе жизнедеятельности синтезируются химически активные вещества, влияющие на процессы жизнедеятельности. Нервные клетки беспозвоночных и позвоночных вырабатывают вещества, получившие название нейросекретов. Железы эндокринной, или внутренней, секреции также выделяют вещества, которые получили название гормонов. Эндокринные железы, в частности, те, которые имеют отношение к росту и развитию, регулируются нейросекретами. У членистоногих регуляция роста и развития очень хорошо показана на примере влияния гормонов на линьку. Синтез личиночного секрета клетками регулируется гормонами, накапливающимися в мозге. В особой железе у ракообразных вырабатывается гормон, тормозящий линьку. Уровни этих гормонов определяют периодичность линек. У насекомых установлена гормональная регуляция созревания яиц, протекание диапаузы.

У позвоночных железами внутренней секреции являются гипофиз, эпифиз, щитовидная, паращитовидная, поджелудочная, надпочечники и половые железы, которые тесно связаны одна с другой Гипофиз у позвоночных вырабатывает гонадотропный гормон, стимулирующий деятельность половых желез. У человека гормон гипофиза влияет на рост. При недостатке развивается карликовость, при избытке — гигантизм. Эпифиз продуцирует гормон, который влияет на сезонные колебания в половой активности животных. Гормон щитовидной железы влияет на метаморфоз насекомых и земноводных. У млекопитающих недоразвитие щитовидной железы ведет к задержке роста, недоразвитию половых органов. У человека из-за дефекта щитовидной железы задерживается окостенение, рост (карликовость), не наступает полового созревания, останавливается психическое развитие (кретинизм). Надпочечники продуцируют гормоны, оказывающие влияние на метаболизм, рост и дифференцировку клеток. Половые железы продуцируют половые гормоны, которые определяют вторичные половые признаки. Удаление половых желез ведет к необратимым изменениям ряда признаков. Например, у кастрированных петухов прекращается рост гребня, теряется половой инстинкт. Кастрированный мужчина приобретает внешнее сходство с женщиной (не растет борода и волосы на коже, отлагается жир на груди и в области таза, сохраняется тембр голоса и т. д.).

Фитогормонами растений являются ауксины, цитокинины и гиббереллины. Они регулируют рост и деление клеток, образование новых корней, развитие цветков и другие свойства у растений.

На всех периодах онтогенеза организмы способны к восстановлению утраченных или поврежденных частей тела. Это свойство организмов носит название регенерации, которая бывает физиологической и репаративной.

*Физиологическая регенерация* — это замена утерянных частей тела в процессе жизнедеятельности организма. Регенерации этого типа очень распространены в животном мире. Например, у членистоногих она представлена линькой, которая связана с ростом. У рептилий регенерация выражается в замещении хвоста и чешуи, у птиц — перьев, когтей и шпор. У млекопитающих примером физиологической регенерации может быть ежегодное сбрасывание оленями рогов.

*Репаративная регенерация* — это восстановление части тела организма, отторгнутой насильственным путем. Регенерация этого типа возможна у многих животных, но ее проявления различны. Например, она часта у гидр и связана с размножением последних, поскольку из части регенерирует весь организм. У других организмов регенерации проявляются в виде способности отдельных органов к восстановлению после утраты ими какой-либо части. У человека достаточно высокой регенеративной способностью обладают эпителиальная, соединительная, мышечная и костная ткани.

Растения многих видов также способны к регенерации. Данные о регенерации имеют большое значение не только в биологии. Их широко используют в сельском хозяйстве, в медицине, в частности, в хирургии.

Старость как этап онтогенеза. Старость является предпоследним этапом онтогенеза животных, причем ее длительность определяется общей продолжительностью жизни, которая является видовым признаком и которая у разных животных является разной. Наиболее точно старость изучена у человека.

Известны самые различные определения старости человека. В частности, одно из наиболее популярных определений заключается в том, что старость есть накопление последовательных изменений, сопровождающих повышение возраста организма и увеличивающих вероятность его болезней или смерти. Науку о старости человека называют геронтологией (от греч. geron — старик, старец, logos — наука). Ее задачей является изучение закономерностей возрастного перехода между зрелостью и смертью.

Научные исследования в геронтологии распространяются на разные области, начиная с исследований изменения активности клеточных ферментов и заканчивая выяснением влияния психологических и социологических смягчений в стрессах среды на поведение старых людей.

В случае человека различают физиологическую старость, старость, связанную с календарным возрастом, и преждевременное старение, обусловленное социальными факторами и болезнями. В соответствии с рекомендациями ВОЗ пожилым возрастом человека следует считать возраст порядка 60-75 лет, а старым в 75 лет и более.

Старость человека характеризуется рядом внешних и внутренних признаков.

Среди внешних признаков старости наиболее заметными являются снижение плавности движений, изменение осанки, снижение эластичности кожи, массы тела, упругости и эластичности мышц, появление на лице и других участках тела морщин, выпадение зубов. Так, например, по обобщенным данным человек в возрасте 30 лет теряет 2 зуба (в результате выпадения), в 40 лет — 4 зуба, в 50 лет — 8 зубов, а в 60 лет — уже 11 зубов. Заметным изменениям подвергается первая сигнальная система (притупляется острота органов чувств). Например, максимальное расстояние, при котором здоровые люди различают те или иные одинаковые звуки, в 20-30 лет составляет 12 м, в 50 лет — 10 м, в 60 лет — 7 м, а в 70 лет — только 4 м. Заметно изменяется также вторая сигнальная система (изменяется речевая интонация, голос становится глухим).

Среди внутренних признаков в первую очередь следует назвать такие признаки, как обратное развитие (инволюция) органов. Отмечается уменьшение размеров печени и почек, уменьшается количество нефронов в почках (к 80-ти годам почти наполовину), что снижает функциональные возможности почек и отражается на водно-элекролитном обмене. Снижается эластичность кровеносных сосудов, уменьшается перфузия кровью тканей и органов, повышается периферическая сопротивляемость сосудов. В костях накапливаются неорганические соли, изменяются (обызвествляются) хрящи, снижается способность органов к регенерации. Происходят существенные изменения в клетках, замедляется деление и восстановление их функционального тонуса, уменьшается содержание воды, снижается активность клеточных ферментов, нарушается координированность между ассимиляцией и диссимиляцией. В головном мозге нарушается синтез белков, в результате чего образуются аномальные белки. Повышается вязкость клеточных мембран, нарушается синтез и утилизация половых гормонов, происходят изменения в структуре нейронов. Наступают структурные изменения белков соединительной ткани и изменения эластичности этой ткани. Ослабляются иммунологические реакции, увеличивается возможность аутоиммунных реакций. Снижаются функции эндокринных систем, в частности, половых желез.

Стремления понять природу старения организма возникли давно. В Древней Греции Гиппократ считал, что старение связано с неумеренностью в пище, недостаточным пребыванием на свежем воздухе. Аристотель считал, что старение связано с расходом тепловой энергии организмом. Значение пищи как фактора старения отмечал также Гален. Но долгое время для объективного понимания этой проблемы не хватало научных данных. Лишь в XIX в. в изучении старения наметился некоторый прогресс, стали формулировать теории старения.

Одной из первых наиболее известных теорий старения организма человека является теория немецкого врача Х. Гуфеланда (1762-1836), который отмечал в долголетии значение трудовой деятельности. До нас дошло его высказывание о том, что ни один лентяй не дожил до преклонного возраста. Еще более известной является эндокринная теория старения, которая берет начало от опытов, выполненных еще в середине прошлого века Бертольдом (1849), который показал, что пересадка семенников от одних животных к другим сопровождается развитием вторичных половых признаков. Позднее французский физиолог Ш. Броун Секар (1818-1894) на основе результатов впрыскиваний себе экстрактов из семенников утверждал, что эти инъекции производят благотворное и омолаживающее действие. В начале XX в. уже сложилось убеждение в том, что наступление старости связано с угасанием деятельности желез внутренней секреции, в частности, половых желез. В 20-30-е гг. на основе этого убеждения в разных странах было проделано много операций по омолаживанию пожилых или старых людей. Например, Г. Штейнах в Австрии перевязывал у мужчин семенные канатики, что вело к прекращению внешней секреции половых желез и, якобы, к некоторому омоложению. С. А. Воронов во Франции пересаживал семенники от молодых животных к старым и от обезьян к мужчинам, а Тушнов в СССР омолаживал петухов, вводя им гистолизаты половых желез. Все эти операции приводили к некоторым эффектам, но лишь временным. После названных воздействий процессы старения продолжались, причем еще интенсивнее.

В начале нашего века возникла микробиологическая теория старения, творцом которой был И. И. Мечников, который различал физиологическую старость и патологическую. Он считал, что старость человека является патологической, т. е. преждевременной. Основу представлений И. И. Мечникова составляло учение об ортобиозе (Orthos — правильный, bios — жизнь), в соответствии с которым основной причиной старения является повреждение нервных клеток продуктами интоксикации, образующимися в результате гниения в толстом кишечнике. Развивая учение о нормальном образе жизни (соблюдение правил гигиены, регулярный труд, воздержание от вредных привычек), И. И. Мечников предлагал также способ подавления гнилостных бактерий кишечника путем употребления кисломолочных продуктов.

В 30-е гг. широкое распространение получила теория о роли центральной нервной системы в старении. Творцом этой теории является И. П. Павлов, который установил интегрирующую роль центральной нервной системы в нормальном функционировании организмов. Последователи И. П. Павлова в экспериментах на животных показали, что преждевременное старение вызывается нервными потрясениями и продолжительным нервным перенапряжением.

Заслуживает упоминания теория возрастных изменений соединительной ткани, сформулированная в те годы А.А. Богомольцем (1881—1946). Он считал, что физиологическую активность организма обеспечивает соединительная ткань (костная ткань, хрящи, сухожилия, связки и волокнистая соединительная ткань) и что изменения коллоидного состояния клеток, потеря их тургора и т. д. определяют возрастные изменения организмов. Современные данные указывают на значение накопления кальция в соединительной ткани, т. к. он способствует потере ее упругости, а также уплотнению сосудов.

Для современных подходов к познанию сущности и механизмов старения характерно широкое использование данных физико-химической биологии и, в частности, достижений молекулярной генетики. Наиболее распространенные современные представления о механизмах старения сводятся к тому, что в процессе жизни в клетках организма накапливаются соматические мутации, в результате которых происходит синтез дефектных белков или нерепарируемые сшивки ДНК с белком. Поскольку дефектные белки играют дезинтегрирующую роль в клеточном метаболизме, то это ведет к старению. В случае культивируемых фибробластов показано, что связанные со старыми клетками белки и мРНК подавляют синтез ДНК в молодых фибробластах.

Известна также гипотеза, в соответствии с которой старение является результатом изменения митохондриальных метаболитов с последующим нарушением функций ферментов.

У человека показано существование генов, определяющих сроки развития наследственных дегенеративных процессов, связанных со старением. Ряд исследователей считает, что причиной старения являются изменения в системе иммунологической защиты организма, в частности, аутоиммунные реакции на структуры организма, имеющие жизненное значение. Наконец, в объяснениях механизмов старения специалисты большое внимание уделяют повреждениям белков, связанным с образованием свободных радикалов. Наконец, иногда придают значение освобождающимся после распада лизосом гидролазам, которые разрушают клетки.

Однако исчерпывающей теории старения все же еще не создано, поскольку ясно, что ни одна из этих теорий самостоятельно объяснить механизмы старения не может.

Смерть. Смерть является завершающим этапом онтогенеза. Вопрос о смерти в биологии занимает особое место, ибо чувство смерти «... совершенно инстинктивно присуще человеческой природе и всегда составляло одну из величайших забот человека» (И. И. Мечников, 1913). Больше того, вопрос о смерти стоял и стоит в центре внимания всех философских и религиозных учений, хотя философия смерти в разные исторические времена представлялась по-разному. В античном мире Сократ и Платон доказывали бессмертие души, тогда как Аристотель отрицал платоновскую идею бессмертия души, верил в бессмертность человеческого духа, продолжающего жить после смерти человека.

Цицерон и Сенека также признавали будущую жизнь, но Марк Аврелий считал смерть естественным явлением, которое следует принимать безропотно. В прошлом веке И. Кант и И. Фихте (1762-1814) тоже верили в будущую жизнь, а А. Г. Гегель придерживался убеждений, по которым душа поглощается «абсолютным существом», хотя природа этого «существа» не раскрывалась.

В соответствии со всеми известными религиозными учениями земная жизнь человека продолжается и после его смерти, и человек должен неустанно готовиться к этой будущей смерти. Однако естествоиспытатели и философы, не признающие бессмертия, считали и считают, что смерть представляет собой, как неоднократно подчеркивал И. И. Мечников, естественный исход жизни организма. Более образное определение смерти заключается в том, что она «... есть явная победа бессмыслия над смыслом, хаоса над космосом» (В. Соловьев, 1894).

Научные данные свидетельствуют о том, что у одноклеточных организмов (растений и животных) следует отличать смерть от прекращения их существования. Смертью является их гибель, тогда как прекращение существования связано с их делением. Следовательно, недолговечность одноклеточных организмов компенсируется их размножением. У многоклеточных растений и животных смерть является в полном смысле слова завершением жизни организма.

У человека вероятность смерти повышается в пубертатный период. В частности, в развитых странах вероятность смерти повышается почти экспоненциально после 28 лет.

Различают клиническую и биологическую смерть человека. Клиническая смерть выражается в потере сознания, прекращении сердцебиения и дыхания, однако большинство клеток и органов все же остаются живыми. Происходит самообновление клеток, продолжается перистальтика кишечника.

Клиническая смерть не «доходит» до биологической смерти, ибо она обратима, т. к- из состояния клинической смерти можно «возвращать» к жизни. Например, собак «возвращают» к жизни через 5—6 минут, человека — через 6—7 минут от начала клинической смерти. Биологическая смерть характеризуется тем, что она необратима. Остановка сердцебиения и дыхания сопровождается прекращением процессов самообновления, гибелью и разложением клеток. Однако гибель клеток начинается не во всех органах одновременно. Вначале гибнет кора головного мозга, затем гибнут эпителиальные клетки кишечника, легких, печени, клетки мышц, сердца.

На представлениях о клинической смерти основаны мероприятия по реанимации (оживлению) организмов, что имеет исключительно важное значение в современной медицине.

Продолжительность жизни. Сравнение данных о продолжительности жизни разных представителей флоры и фауны показывают, что среди растений и животных разные .организмы живут разное время. Например, травянистые растения (дикие и культурные) живут в течение одного сезона. Напротив, древесные растения характеризуются большей продолжительностью жизни. Например, вишня живет 100 лет, ель — 1000 лет, дуб — 2000 лет, сосна — до 3000-4000 лет.

Ряд видов членистоногих живет 40-60 лет, рыбы многих видов, например, осетровые живут 55-80 лет, лягушки — 16 лет, крокодилы — 50-60 лет, дикие свиньи — 25 лет, змеи и ящерицы — 25—30 лет, птицы некоторых видов — до 100 лет и более. Продолжительность жизни млекопитающих является меньшей. Например, мелкий рогатый скот живет — 20-25 лет, крупный рогатый скот — 30 лет и более, лошади — 30 лет, собаки — 20 лет и более, волки — 15 лет, медведи — 50 лет, слоны — 100 лет, кролики — 10 лет.

Среди млекопитающих долгожителем является человек. Еще в Библии отмечено, что Мафусаил дожил до 969 лет, а гомеровский герой Нестор прожил три человеческих века, Дандо и один из лак-мейских королей — более 500 лет.

Конечно, эти данные неточны. В действительности же многие люди доживали до 115—120 лет и более. Достоверны случаи, когда отдельные люди доживали даже до 150 лет. В то же время долгожители часто сохраняют на высоком уровне как физические, так и умственные способности. Например, Платон, Микеланджело, Тициан, И. Гёте и В. Гюго лучшие свои произведения создали после 75 лет.

Отмечено, что долгожительство характерно не только для европеоидов. Еще старые авторы отмечали, что отдельные негры жили 115-160 и более лет.

Еще в XVIII в. швейцарский физиолог А. Галлер (1708-1777) отмечал, что столетний возраст имеет семейное распространение, т. е. долговечность представляет собой наследственный признак. Современные данные не опровергают это заключение.

В случае человека различают естественную продолжительность ясизни и среднюю продолжительность жизни. Под естественной продолжительностью жизни понимают количество лет, дальше которых человек не может жить, если даже условия его существования являются самыми благоприятными. Напротив, средняя продолжительность жизни представляет собой длительность жизни индивидов определенной группы, прерываемая смертностью.

В соответствии с существующими представлениями естественная продолжительность жизни является видовым количественным признаком, подверженным контролю со стороны генотипа.

Считают, что такой контроль осуществляется в каждом периоде онтогенеза, причем первые доказательства в пользу этого заключения были получены еще в 60-е годы в экспериментах по культивированию фибробластов человека (

Предполагают, что естественная продолжительность жизни является эволюционным приобретением вида. Что касается долгожительства отдельных индивидуумов, то объяснение таких случаев обычно сводится к допущению либо наличия в генотипах долгожителей сочетаний определенных генов, либо наличия небольшого количества или полного отсутствия мутаций в их клетках.

Естественную продолжительность жизни определяют путем установления длительности периода роста человека и длительности жизни. Считают, что человек растет примерно 20 лет, но живет, как показывают долгожители, в 5-7 раз дольше. Руководствуясь этими соображениями, швейцарский физиолог Галлер еще в XVIII в. допускал, что человек может жить до 200 лет. И. И. Мечников тоже считал, что человек может жить до 150 лет, А.А. Богомолец и И.И. Шмальгаузен подсчитали, что естественная продолжительность жизни человека должна составлять 120-150 лет. Однако до 100-летнего возраста доживают лишь отдельные индивиды. Поэтому фактическая средняя продолжительность жизни вопреки ее росту не совпадает с естественной продолжительностью жизни.

На повышение средней продолжительности жизни оказывает влияние ряд факторов (частота рождаемости, снижение детской смертности, эффективность борьбы с инфекциями, успехи хирургии, улучшение питания и общих условий жизни, снижение смертности в результате несчастных случаев), причем эти факторы оказываются более эффективными в случае молодого возраста членов той или иной популяции. Однако при этом естественная продолжительность жизни не увеличивается.

Главнейшие причины снижения средней продолжительности жизни заключаются в детской смертности, а также смертности от голода, болезней, недостаточной медицинской помощи.

Частота смертных случаев обвально снижается в период после рождения и до достижения пубертанного возраста, а затем она повышается В развитых странах частота смертности повышается почти экспоненциально после возраста около 28 лет.

Средняя продолжительность жизни у древних греков и римлян составляла примерно 30 лет. Средняя продолжительность жизни в Европе составляла в XVI в. — 21 год, в XVII в. — 26 лет, в XVIII в. — 34 года. В конце XIX в. она начала медленно возрастать. В 1988 г. в среднем по всему миру она составляла 61 год, причем в индустриально развитых странах она составляла 73, а в Африке лишь 52 года. Но известны исключения, когда продолжительность жизни растет чрезвычайно быстро, достигая очень высокого уровня, как это имело место в Швеции и Японии

В медицинском плане средняя продолжительность жизни — это показатель здоровья нации. СССР по числу старых людей занимал первое место в мире. Например, на 1 млн. жителей приходилось 104 человека в возрасте свыше 90 лет, тогда как в Англии — 6, Франции — 7 и США — 15 человек.

В связи с изменениями в продолжительности жизни в настоящее время отмечаются изменения границ трудоспособного населения по сравнению, например, с 30-ми годами нашего столетия. Во многих странах мира отмечается также разрыв между пенсионным возрастом и активностью людей, в результате чего во многих странах мира люди пенсионного возраста продолжают трудиться в той или иной форме. Особенно это распространено в нашей стране.

В 1982 г. в Вене состоялась Всемирная ассамблея по проблемам населения мира, на которой были сформулированы прогнозы по демографической проблематике до 2025 г. В соответствии с этими прогнозами предполагается, что в мире численность людей в возрасте 60 лет и старше по сравнению с 1950 г. возрастет в 5 раз, а людей старше 80 лет — в 7 раз. Другими словами, по данным этого международного форума население Земли постепенно стареет, причем скорость старения населения применительно к разным народам, странам и регионам является различной. Закономерностью является то, что чем ниже жизненный уровень населения, тем быстрее оно стареет.

Гериатрия — это одна из медицинских наук, задачей которой является разработка способов нормализации изменяющихся функций стареющего организма. Начала гериатрии уходят в далекое прошлое, ибо еще Гиппократ в древней Греции придавал большое значение умеренности в пище, приему воздушных и водных ванн. Вслед за ним многие знаменитые врачи прошлого (Гален, Абу Али ибн Сина и другие) также уделяли внимание гериатрии. В наше время проблемы гериатрии разрабатываются во многих научно-исследовательских учреждениях мира.

Однако вопреки успехам в познании биологических основ старения современная гериатрия еще не располагает методами и средствами воздействия на угасающие с возрастом нормальные физиологические процессы. Поэтому роль гериатрии ограничивается лечением возникающих в пожилом и старческом возрасте заболеваний и исключением (при наличии возможностей) факторов риска, вызывающих преждевременное старение.

**Онтогенез растений**

Поскольку растения чрезвычайно разнообразны, то для них характерны специфические онтогенезы. Можно сказать, что содержание онтогенеза растений зависит от их таксономической принадлежности.

В случае одноклеточных организмов растительной природы (бактерий и других) онтогенез может быть определен жизнью клетки на протяжении времени от одного деления до другого. Деление бактериальной клетки на две дочерние клетки можно оценить в качестве завершающего этапа онтогенеза, т. е. ее смерти. Однако многие виды бактерий, например спорообразующих, могут сохраняться длительное время без размножения. Известно также, что циано-бактерии могут сохраняться жизнеспособными (без деления) в донных отложениях озер и прудов на протяжении нескольких десятков лет.

В случае многоклеточных растений, например у цветковых растений, онтогенез начинается с возникновения зародыша в семени и заканчивается смертью растения. У этих растений онтогенез состоит из ряда периодов, которые являются, по существу, возрастными. В частности, различают латентный (покоящиеся семена), дегенеративный, или виргинильный (время от прорастания семени до первого цветения), генеративный (время от первого цветения до последнего) и сепильный, или старческий (от потери способности к цветению до отмирания), периоды. В пределах этих периодов вычленяют далее ряд этапов, важнейшими из которых являются дифференциация соцветия и цветка (цветков), макро- и микроспорогенез, макро- и микрогаметогенез, оплодотворение (зигогенез), формирование плода и семени.

Важнейшим моментом на протяжении онтогенеза растений является морфогенез, который зависит от деления и дифференцировки неподвижных клеток и который обеспечивается активностью меристем, что ведет к росту растений в той или иной мере на протяжении всей жизни. Во время роста деление клеток происходит почти полностью в меристемах. Различают апикальные и латеральные меристемы. Апикальные меристемы обеспечивают рост растений в основном в длину (высоту), тогда как латеральные меристемы ответственны за толщину растений. Латеральной меристемой служит камбий, из клеток которого формируются проводящие ткани.

Не менее важным в онтогенезе является процесс органогенеза, т. е. образование и развитие корня, стебля, листьев и цветков. При этом нужно заметить, что видовая принадлежность растений определяет сроки и интенсивность заложения и развития тех или иных органов.

Например, у таких растений как ель, которая растет всю жизнь, образование репродуктивных органов и оплодотворение с последующим развитием зародыша осуществляется в течение года, тогда как у некоторых однолетних покрытосеменных растений, жизнь которых определяется одним сезоном, длительность этих процессов составляет лишь около месяца или несколько больше. Рост и деление клеток растений подвержены влиянию света, температуры, гравитации и других факторов.

Размеры, форма и расположение зародыша в семени являются разными у растений разной видовой принадлежности. То же можно сказать и о запасе питательных веществ в зародыше (жиров, углеводов, белков).

Зародыш в семени может находиться длительное время в состоянии покоя, что зависит от дегидратации семян.

Сохранение всхожести семян растений разных видов колеблется, в основном, от одного года до многих десятилетий. Например, семена тех цветов, которые широко известны под названием астр, сохраняют всхожесть один год, тогда как семена многих огородных культур — несколько лет. Известно, что найденные в египетских захоронениях семена злаковых растений сохранили жизнеспособность в течение нескольких тысячелетий.

Условия прорастания семян (освещенность, температура, влажность и др.) растений разной видовой принадлежности также существенно различны. Например, семена одних растений могут прорастать при температуре 0°С, тогда как семена других растений нуждаются в положительных температурах.

Рост и развитие растений подвержены регуляции со стороны фитогормонов (регуляторов роста растений), которые представляют собой сигнальные молекулы и которыми являются ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен. Перечисленные соединения либо синтезируются в клетках, либо транспортируются к клеткам-мишеням. Наибольший эффект этих соединений проявляется при их сочетанном действии. Например, ауксин, индолилуксусная кислота, стимулирует образование корней, но в сочетании с гиббереллином содействует росту корней в длину, а в сочетании с цитокинином — стимулирует закладку и рост боковых почек.

**Происхождение способов размножения**

Предполагают, что наиболее древним является бесполое размножение, в частности, вегетативное размножение. Из последнего развилось размножение спорообразованием, несомненное преимущество которого заключается в том, что оно обеспечивает лучшие возможности для сохранения видов и особенно для расширения их ареалов (расселение).

Половое размножение является наиболее эффективным путем воспроизводства организмов, дающим возможность «перетасовки» и комбинирования генов. Предполагают, что оно развилось из бесполого, возникнув около 1 млрд. лет назад, причем первые этапы в этом процессе были связаны с усложнением в развитии гамет. Примитивные гаметы характеризовались недостаточной морфологической дифференцировкой, в результате чего для многих организмов ведущей была изогамия (от греч. isos — равный, gamos — брак), когда половые клетки были подвижными изогаметами, еще не дифференцированными на мужские и женские формы. Изогамия встречается у ряда видов простейших.

В последующем получила развитие анизогамия (от греч. anisos — неравный, games — брак), характеризующаяся дифференцировкой гамет, различающихся между собой лишь по величине. Примером анизогамии является образование гамет также у ряда видов простейших. У этих организмов размеры гамет различны (макрогаметы и микрогаметы).

На более поздних этапах эволюции животных возникли резкие различия в подвижности, форме и размерах гамет, что особенно заметно в случае гамет млекопитающих. Следует добавить также, что у млекопитающих выработалась также способность продуцировать мужские гаметы в огромных количествах.

Биологическая роль полового размножения исключительно велика. Несомненно, что она имеет значительные преимущества по сравнении с вегетативным размножением и размножением спорообразованием. Еще К. А. Тимирязев (1843-1920) неоднократно обращал внимание на половое размножение как на выдающийся источник изменчивости организмов, поскольку в ходе мейоза имеет место рекомбинация генов, а при объединении гамет — образование новых сочетаний генов. Можно сказать, что в природе половое размножение является доминирующим по сравнению с другими формами размножения. У животных, размножающихся половым путем, репродуктивная способность сохраняется относительно долго. Так в случае человека способность к репродукции у женщин сохраняется в основном до 40-45 лет, а у мужчин — практически всю жизнь.

Поскольку для полового размножения требуются два родителя, то это вызывает определенные трудности во встрече партнеров. Однако в ходе эволюции у позвоночных в порядке компенсации выработался также ряд добавочных приспособлений, облегчающих перенос половых клеток самца в половые пути самки и создающих условия для развития оплодотворенной яйцеклетки. Эти приспособления в ходе эволюции развились из выделительной системы, что привело к формированию мочеполовой системы (см. раздел об эволюции половой и выделительной систем).

У многих организмов развилась независимая тенденция к прямому развитию и живорождению. Если прямое развитие отмечается уже у большинства безлегочных саламандр, у всех безногих и у значительной части бесхвостых амфибий, то живорождение у животных появляется, начиная с чешуйчатых рептилий. Появление живорождения обязано преимущественному выживанию на ранних этапах развития внутри материнского организма. Считают, что возникновение живорождения у позвоночных связано с экологическими условиями.

Например, у рептилий оно связано с адаптацией их к жизни в высоких широтах, у амфибий — с адаптацией к низким температурам, а у хрящевых рыб — с адаптацией к жизни в тропических широтах.

Диплоидное состояние сопровождается накоплением различных аллелей. Поэтому половое размножение имеет еще и то преимущество, что оно представляет организмам большую возможность изменчивости по сравнению с бесполым, а это имеет важнейшее значение в эволюции.

Явные репродуктивные преимущества имеет партеногенез, т. к. он продуцирует потомство лишь женского рода. Однако он редок. Для объяснения низкой частоты замещения партеногенезом полового размножения в естественных популяциях организмов используют две гипотезы. В соответствии с одной из гипотез (мутацион-но-аккумулятивной) пол является адаптивным приспособлением, поскольку он «очищает» геном от повторяющихся мутаций, тогда как по другой гипотезе (экологической) пол является адаптивным приспособлением в меняющихся условиях среды. Многие считают, что обе гипотезы справедливы.

У растений в связи с эволюционным развитием неподвижности в образе жизни возникла необходимость в выработке приспособлений, обеспечивающих объединение мужских и женских гамет. Эволюция водных растений привела к появлению подвижных мужских половых клеток. У семенных растений развились пыльца и пыльцевая трубка, а также семя, что способствовало исключительному распространению растений.

Половое размножение растений играет важную роль в их распространении.

**Список литературы:**

* Биология. В 2 кн. (Учебник) Под ред. В.Н. Ярыгина (2003, 5-е изд., 432с., 3
* Микробиология. (Учебник) Гусев М.В., Минеева Л.А. (2003, 464с.)
* Биология с основами экологии. (Учебник) Пехов А.П. (2000,