

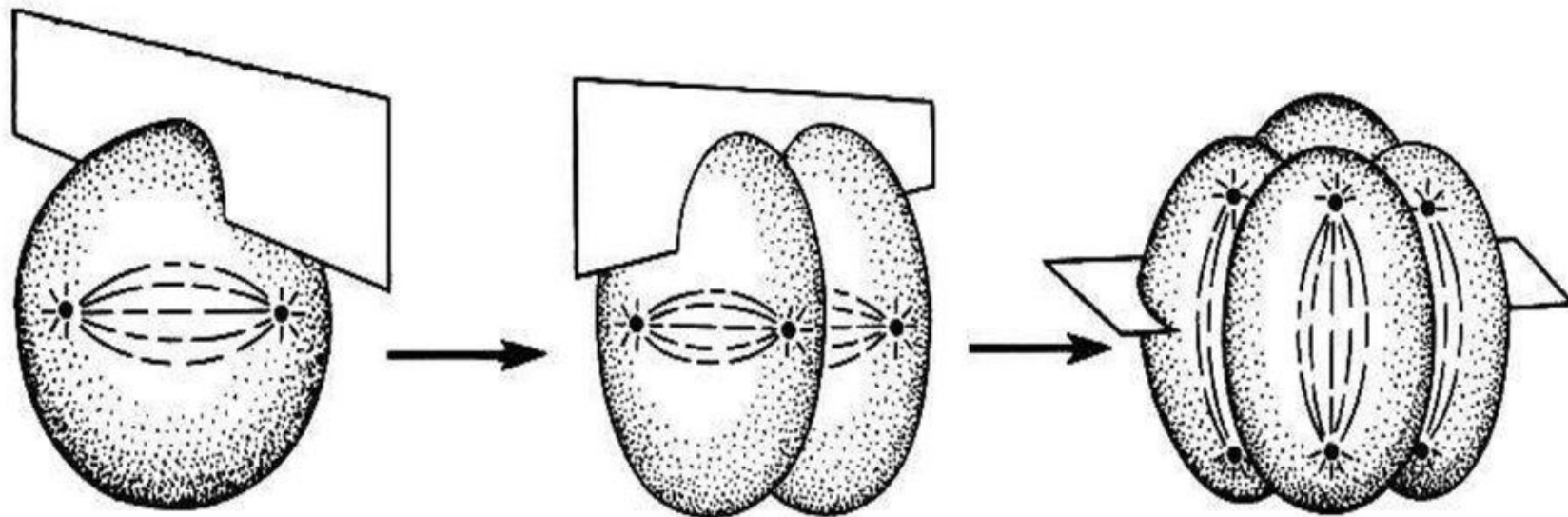
Дробление

Эмбриональный период. Дробление

- **Дробление** – следующие друг за другом **митотические** деления **без периода роста**;
- Клетки – **бластомеры**;
- **Борозды дробления** – перетяжки .
- **Бластодерма** – стенка бластулы.

- Уже во время **овогенеза** яйцеклетка становится полярной (овоплазматическая сегрегация) : определяются **анимальный** и **вегетативный** полюса.
- Эта полярность сохраняется и в зиготе.
- По отношению к полюсам различают борозды:
 - меридиональные,
 - широтные,
 - экваториальная ,
 - тангенциальные – параллельно поверхности зародыша;

Борозды дробления



Ход борозд дробления (по Гилберту, 1993):

A – первая меридиональная борозда; *B* – вторая меридиональная борозда; *C* – широтная борозда

Биологическое значение дробления

- **Накопление клеточного материала** для дальнейшего развития зародыша;

У дрозофил в период дробления в первые 2 часа митоз происходит каждые 10 минут.

- Установление нормальных **ядерно-цитоплазматических отношений**, нарушенных в период роста овоцита;

Характеристика дробления

- Зародыш **не растет**
- Прогрессивное **увеличение суммарного количества ДНК** вследствие редупликации;
- Наследственный материал бластомеров **заблокирован**, отсутствует синтез специфических белков;

- Бластомеры становятся разнокачественными вследствие **ооплазматической сегрегации**, т.е. в разные бластомеры попадают разные участки структурированной цитоплазмы зиготы;
- Различия связаны с функционированием **материнского генома** в период **овогенеза**;

- Завершается дробление образованием **бластулы**;
- Стенка бластулы – **бластодерма**;
- Бластуле может предшествовать **морула** – ранняя бластула из 32-64 бластомеров **без полости бластоцеля**;

- **Презумптивные зачатки** в бластуле – пространственно **необособленные группы клеток**, из которых в ходе дальнейшего развития образуются определенные органы (В. Фогт, 20-е г.г. XX в. - прижизненное окрашивание)

- Характер дробления зависит от количества и распределения **желтка** в яйцеклетке (зиготе) , т.к. желток- генетически инертный материал, который затрудняет образование перегородки между клетками.

Классификация яйцеклеток

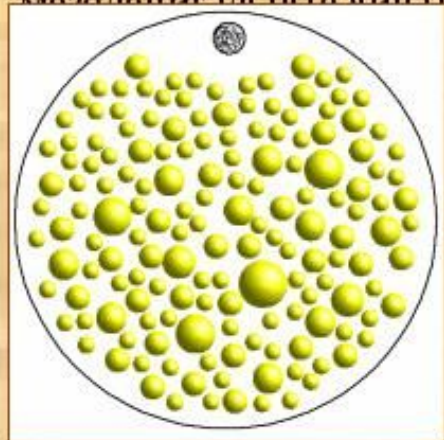
- По количеству желтка:
 - **алецитальные** (плоские черви, плацентарные млекопитающие)
 - **олиголецитальные** (ланцетник, иглокожие)
 - **мезолецитальные** (осетровые рыбы, амфибии)
 - **полилецитальные** (членистоногие, рептилии ,птицы, костистые рыбы)

- По распределению желтка:
 - **изо(гомо)лецитальные** (ланцетник, иглокожие)
 - **телолецитальные** (амфибии, птицы, рептилии, костистые рыбы, головоногие моллюски)
 - **центролецитальные** (членистоногие)

Классификация яиц по расположению желтка

Телолецитальные

желток смещен к вегетативному полюсу. Противоположный полюс - анимальный (некоторые полилецитальные и все мезолецитальные яйца)



Гомолецитальные (изолецитальные) — желток распределен равномерно (олиголецитальные яйца)



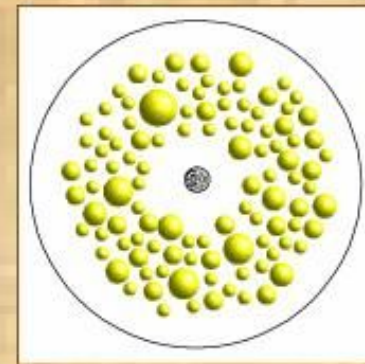
первично
изолециталь.

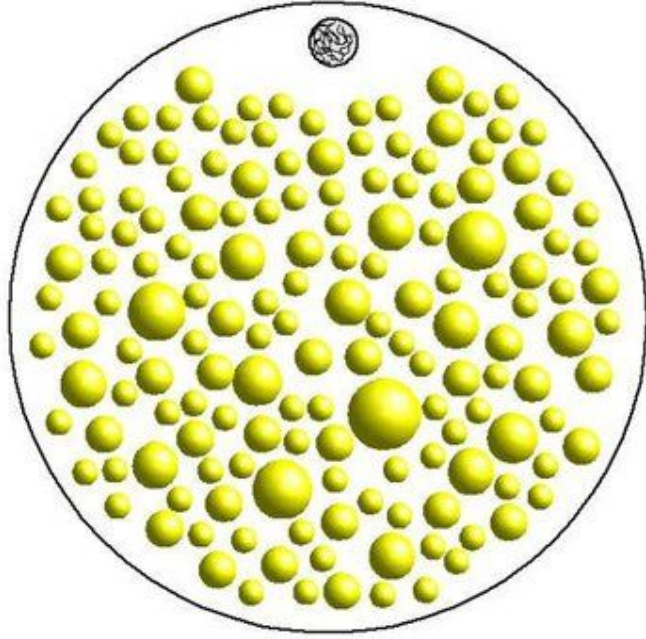


вторично
изолецитальная

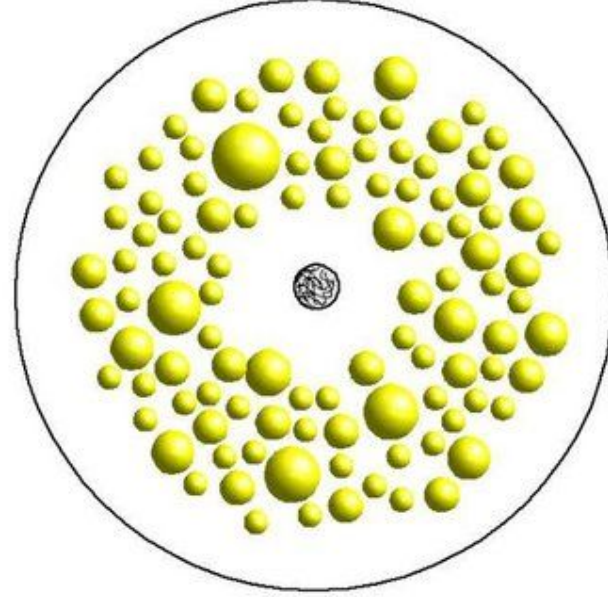
Центролецитальные

—желток расположен в центре (некоторые полилецитальные - членистоногие). Анимально-вегетативная полярность не выражена, т.к. место выделения редуцированных телец м.б. различным. По периферии находится ободок свободной от желтка цитоплазмы. Центр и периферия связаны цитоплазматическими мостиками, все промежуточное пространство занято желтком





**Телолецитальная
яйцеклетка.
(У вегетативного
полюса)**



**Центролецитальная
яйцеклетка
(В центре клетки)**

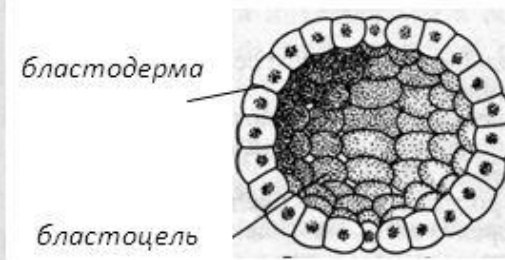
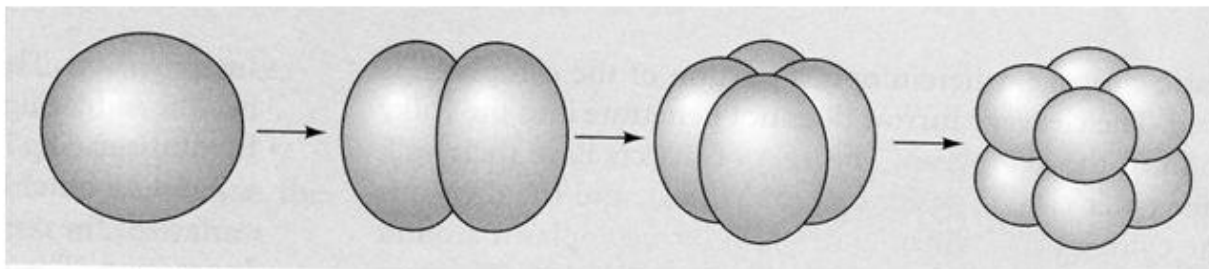
Классификация дробления



Полное (голобластическое) равномерное дробление (ланцетник, морской еж).

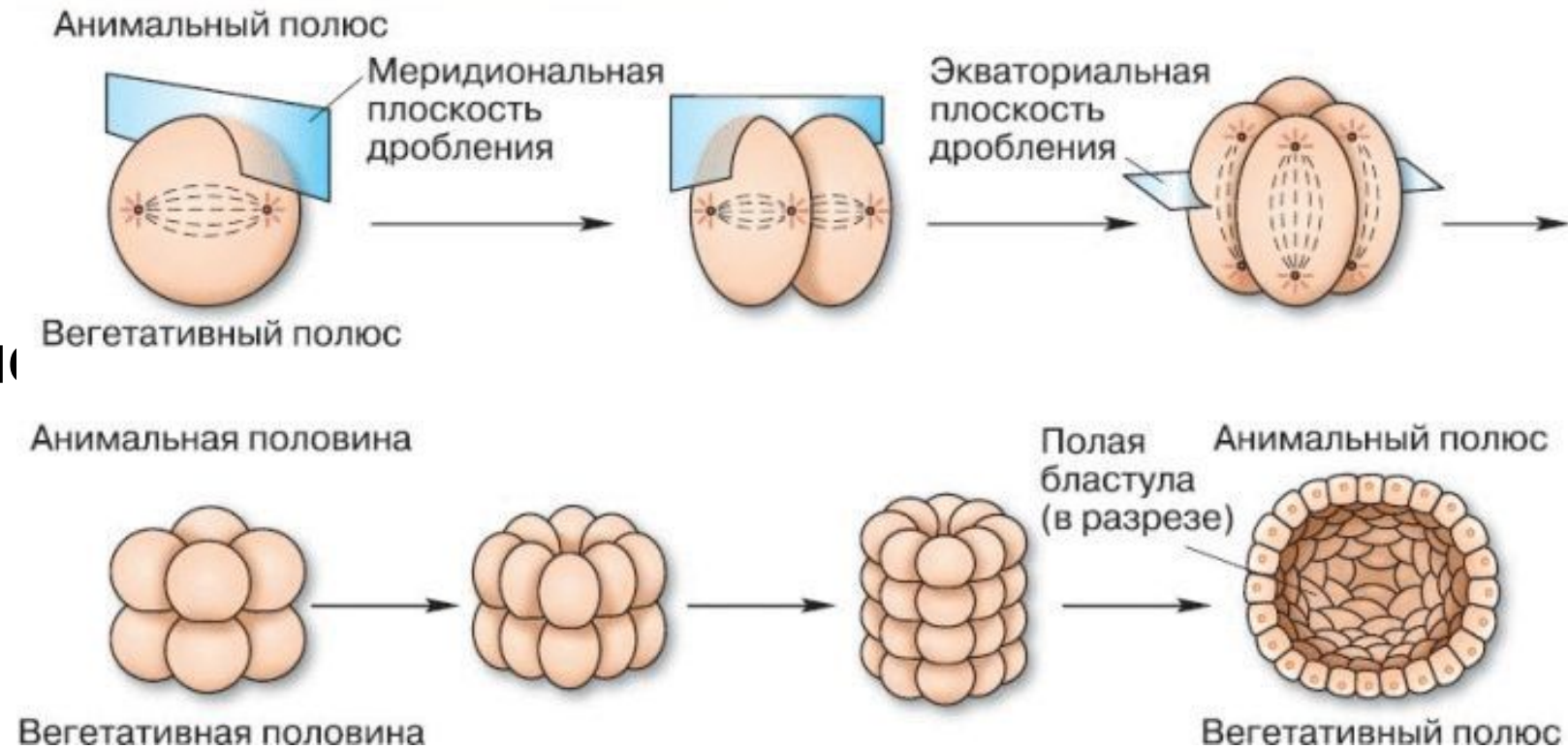
- Характерно для зигот, имеющих небольшое количество желтка, распределенного равномерно – **гомолецитальных яйцеклеток** (олигоизолецитальные).

Ланцетник – полное равномерное дробление

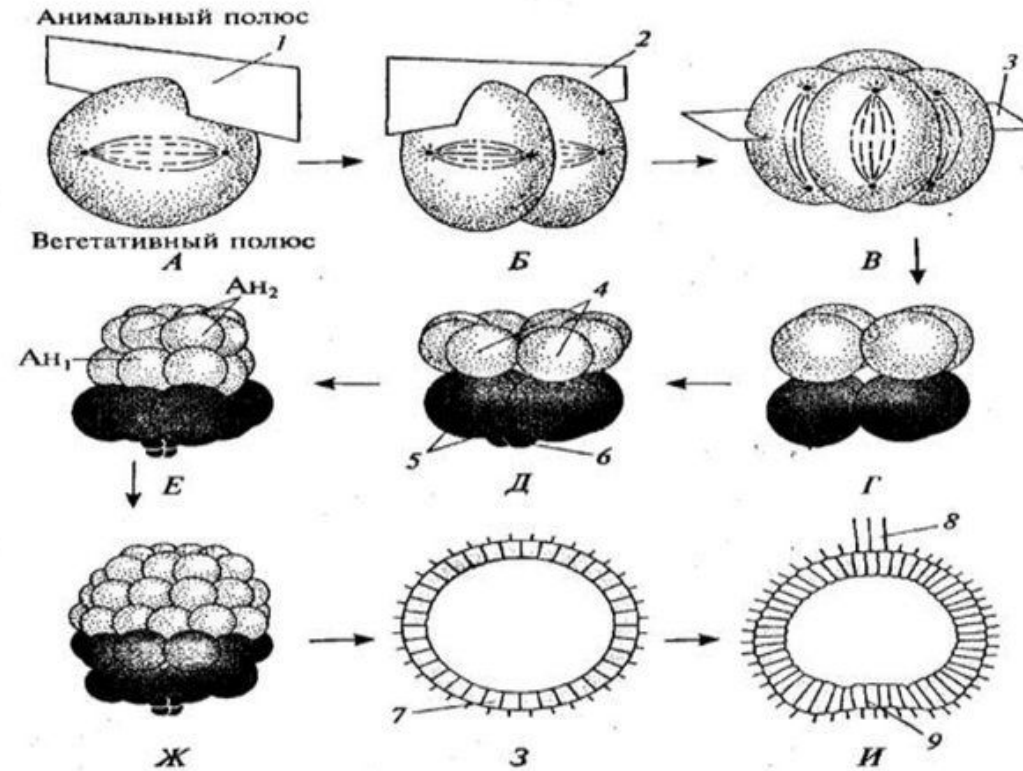


Целобластула

- 1 и 2 борозды – меридиональные,
- 3 – экваториальная
- Далее – чередование меридиональных и широтных борозд



ПОЛНОЕ РАВНОМЕРНОЕ ДРОБЛЕНИЕ



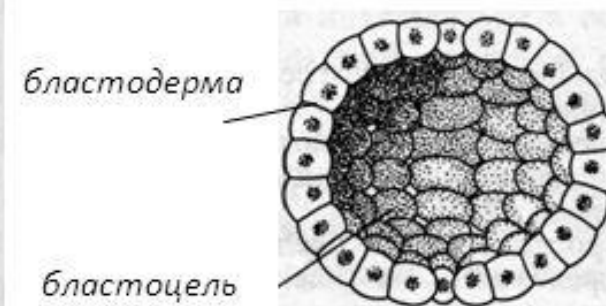
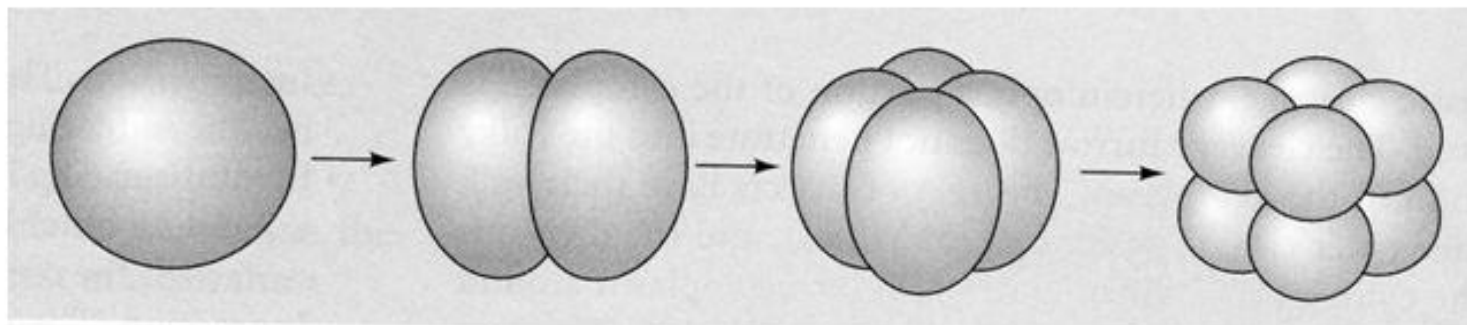
Дробление у морского ежа и образование целобластулы:

А — борозда первого деления дробления; Б — борозда второго деления дробления; В — борозда третьего деления дробления; Г — стадия 4 бластомеров; Д — стадия 8 бластомеров; Е — стадия 16 бластомеров; Ж — стадия ранней бластулы; З — стадия средней бластулы; И — стадия поздней бластулы (свободноплавающая целобластула); 1 — меридиональная плоскость первого деления дробления; 2 — меридиональная плоскость второго деления дробления; 3 — экваториальная плоскость третьего деления дробления; 4 — мезомеры; 5 — макромеры; 6 — микромеры; 7 — эпителиальные клетки целобластулы с ресничками; 8 — пучок ресничек на анимальном полюсе поздней бластулы; 9 — вегетативная пластинка поздней бластулы

Целобластула

Голобластическое (полное) дробление

Ланцетник – полное равномерное дробление

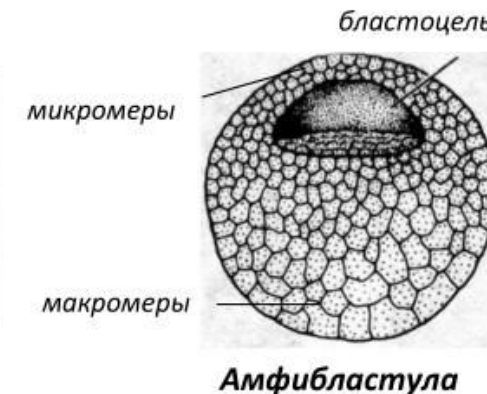
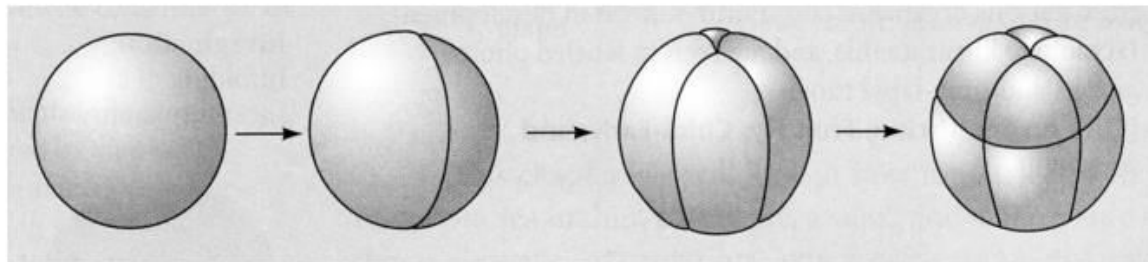


Целобластула

Полное неравномерное дробление (амфибии)

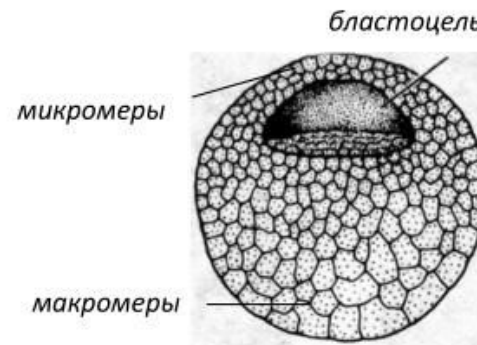
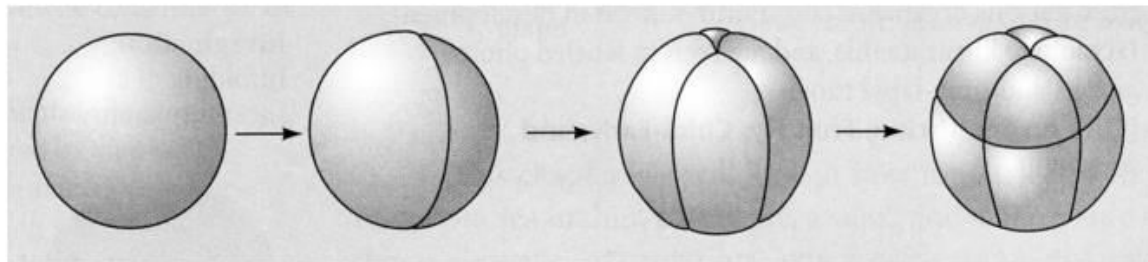
- Характерно для **мезотелолецитальной** яйцеклетки ,н-р, амфибий.
- 1 и 2 борозды – меридиональные,
- 3 – **широтная**, смещена к анимальному полюсу (где мало желт

Амфибии - полное неравномерное дробление



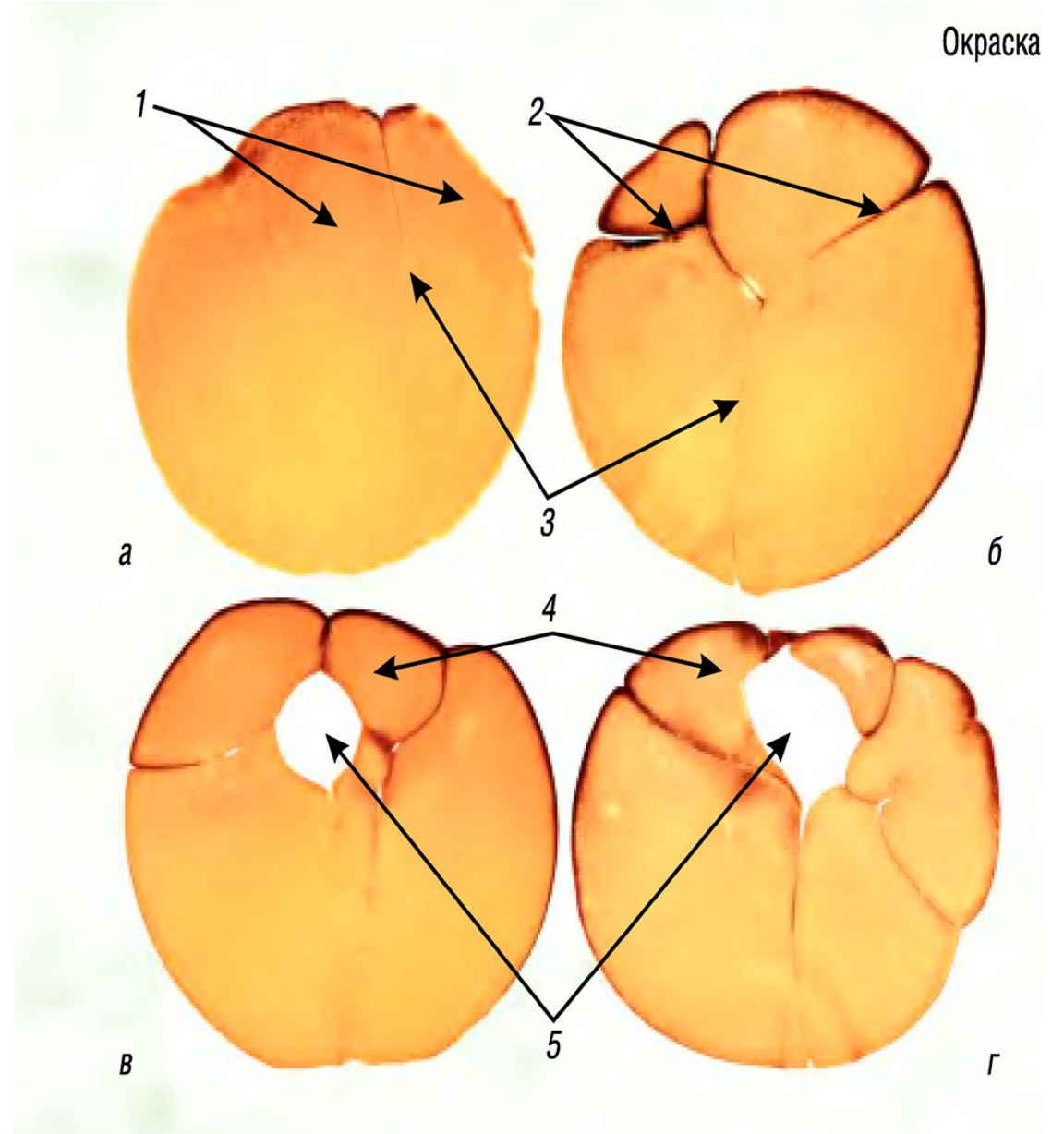
- На определенной стадии борозда проходит параллельно поверхности зародыша – **тангенциальная борозда**.
- Стенка бластулы (бластодерма) становится **двуслойной**.

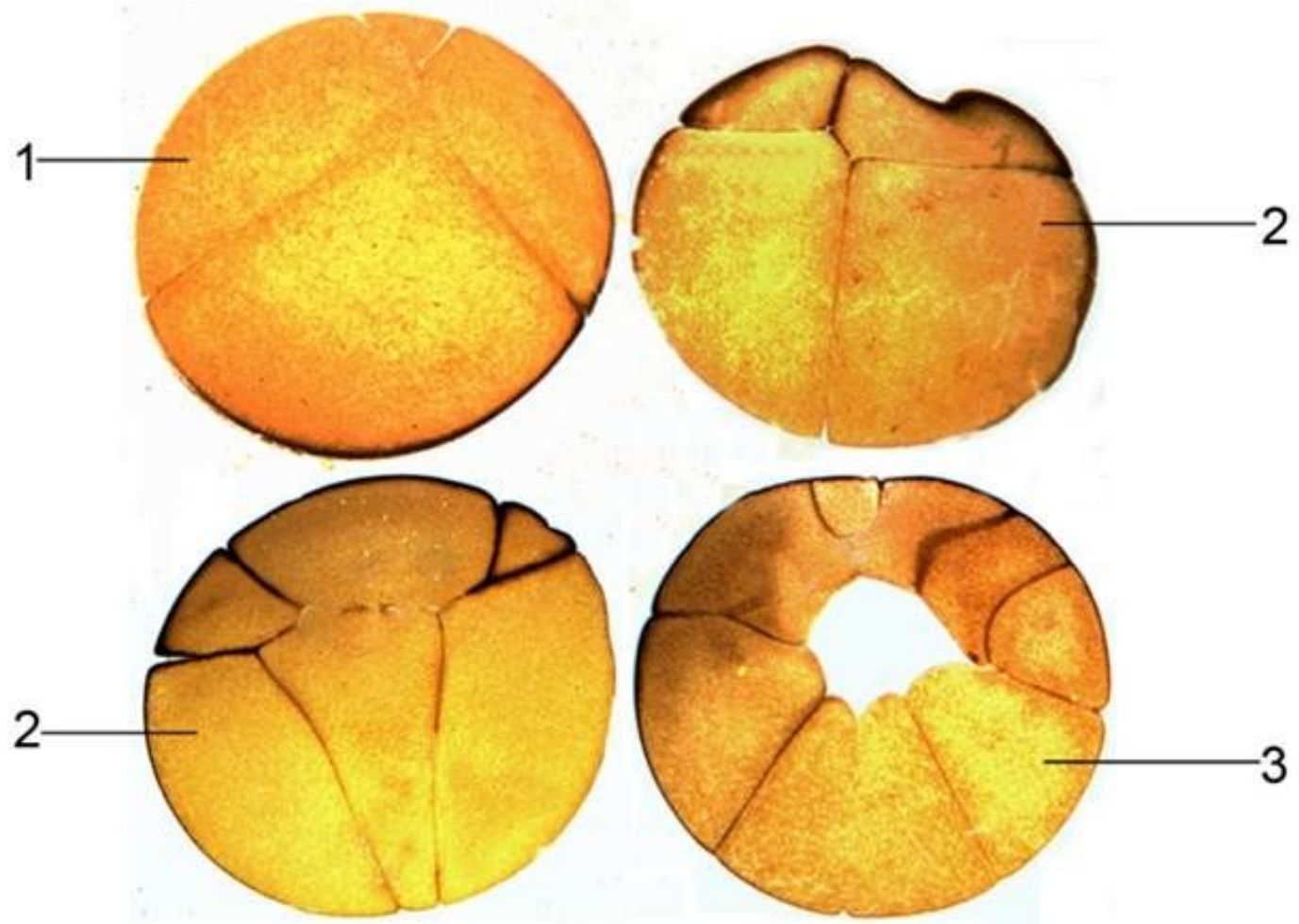
Амфибии - полное неравномерное дробление

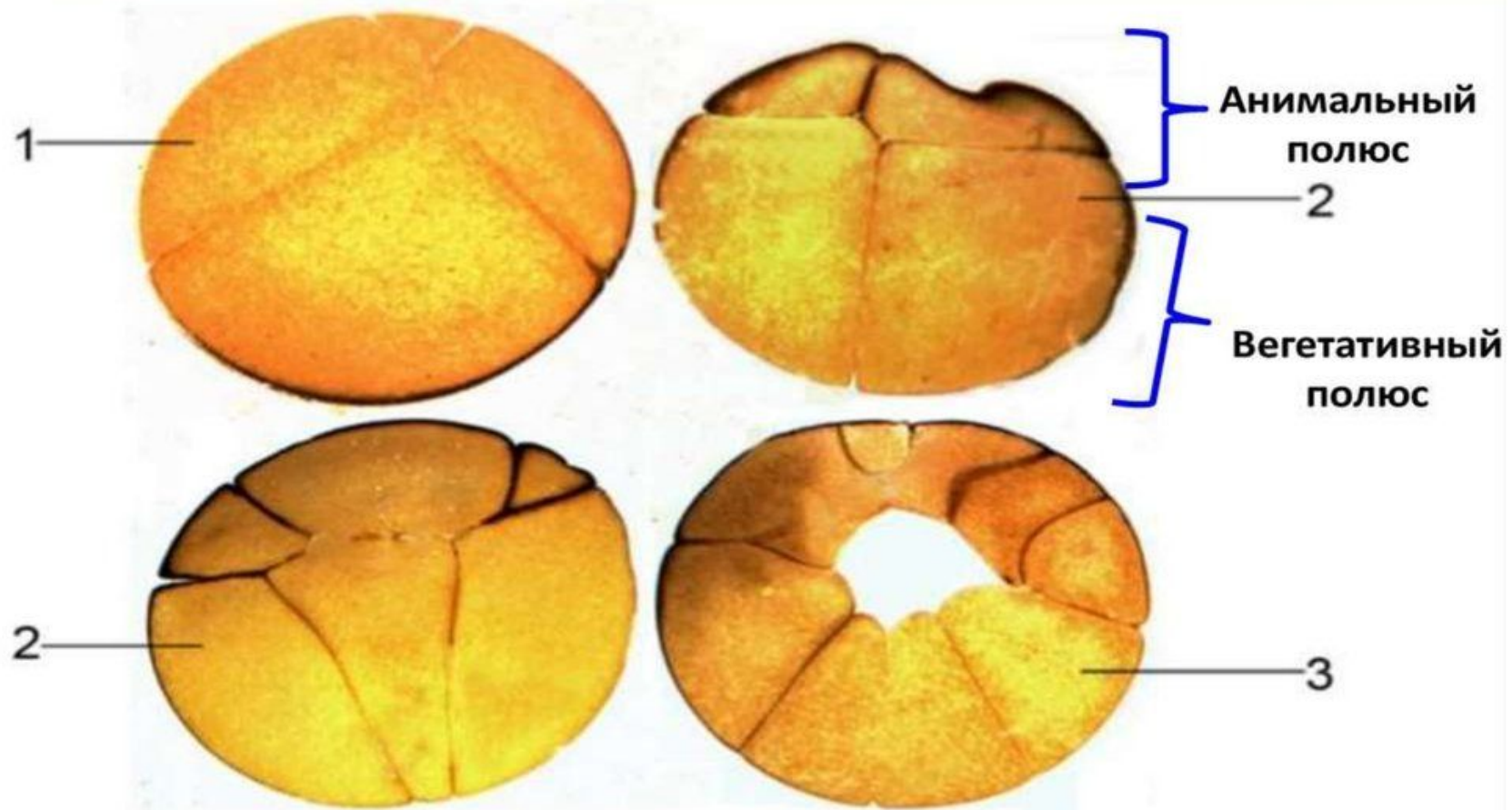


Амфибластула

- На анимальном полюсе яйцеклетка амфибии покрыта пигментом;
- На анимальном полюсе образуются **микроммеры**, на вегетативном - макроммеры







- 1 – стадия 4-х бластомеров
- 2 - стадия 8-ми бластомеров
- 3 – стадия 16-ти бластомеров

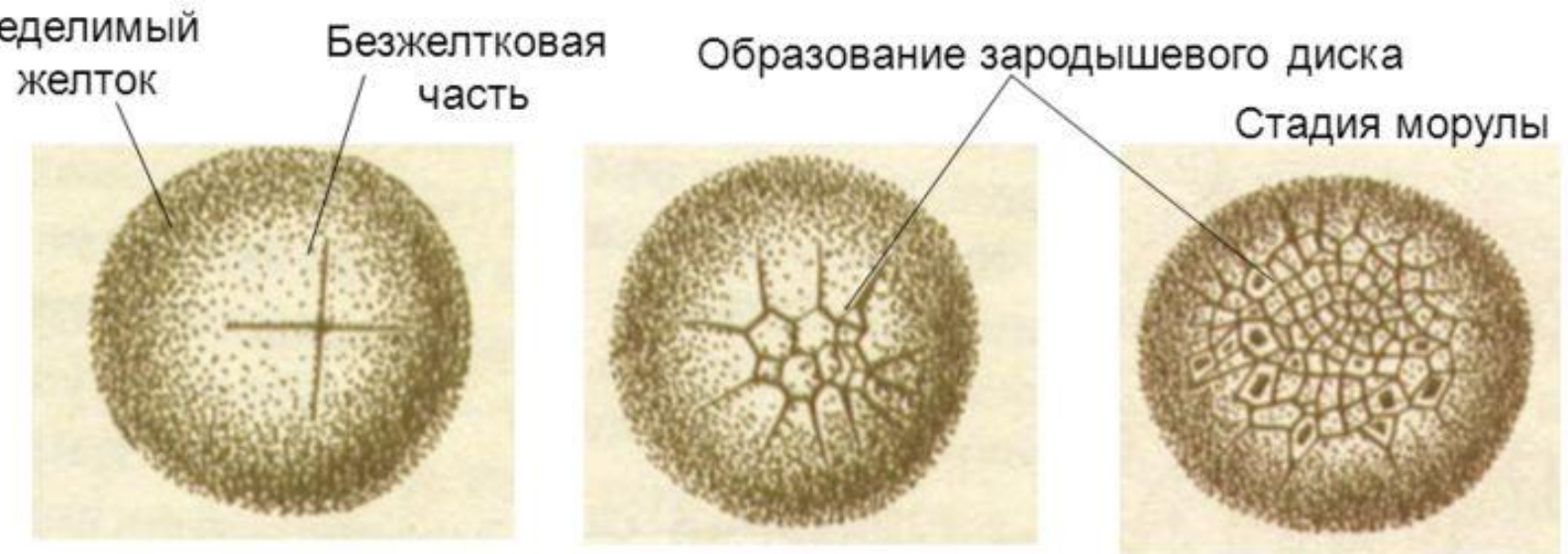


Дробление яйца лягушки
(стадия 6-х бластомеров)
1-мелкие бластомеры анимального
полюса, 2-крупные бластомеры
вегетативного полюса.

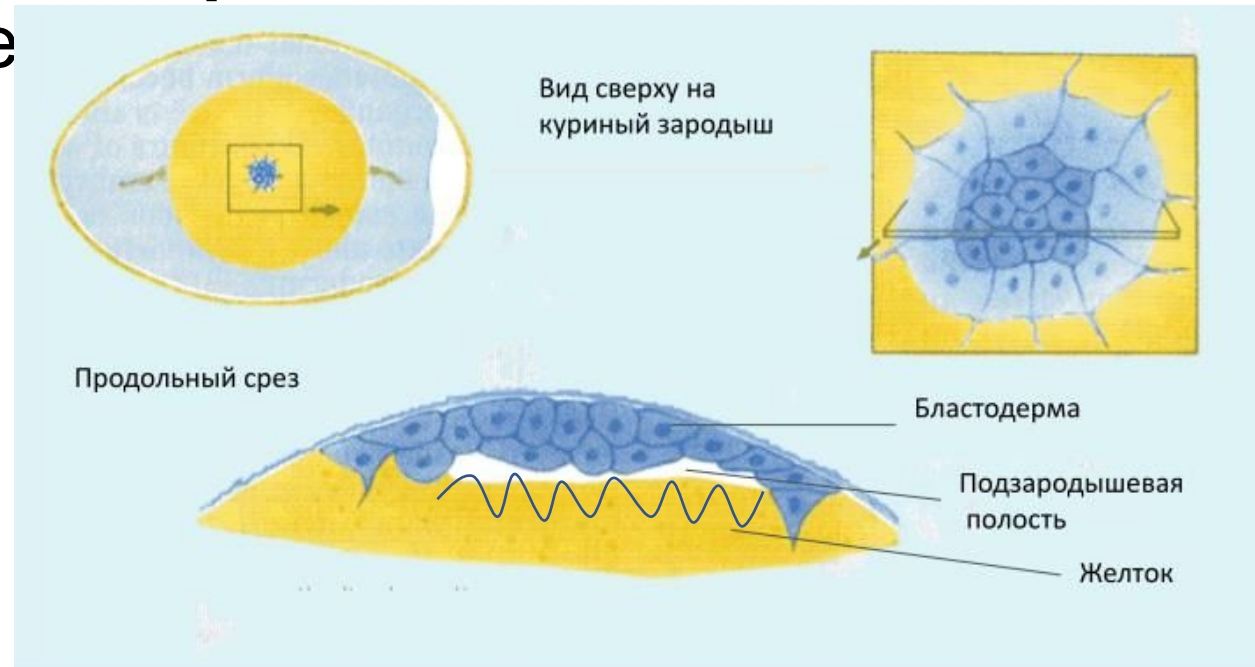
Cleavage of frog's ovum
(stage of 6 blastomeres)
1-small blastomeres of animale pole,
2-large blastomeres of vegetative pole.

Неполное (меробластическое) дискоидальное дробление

- Характерно для **полителолецитальных яиц** Птиц, Пресмыкающихся, Костистых рыб;
- Первые три борозды – меридиональные, разделяют только диск цитоплазмы с ядром и органоидами, лежащий на желтке (желт

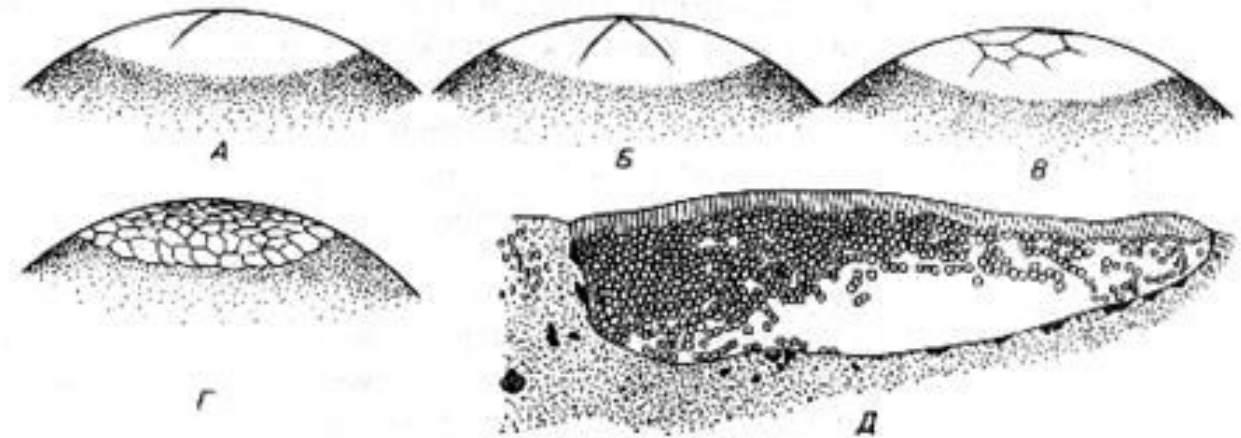


- Затем проходит широтная борозда которая отделяет верхний слой клеток (**эмбриобласт**) от нижнего слоя, лежащего на желтке

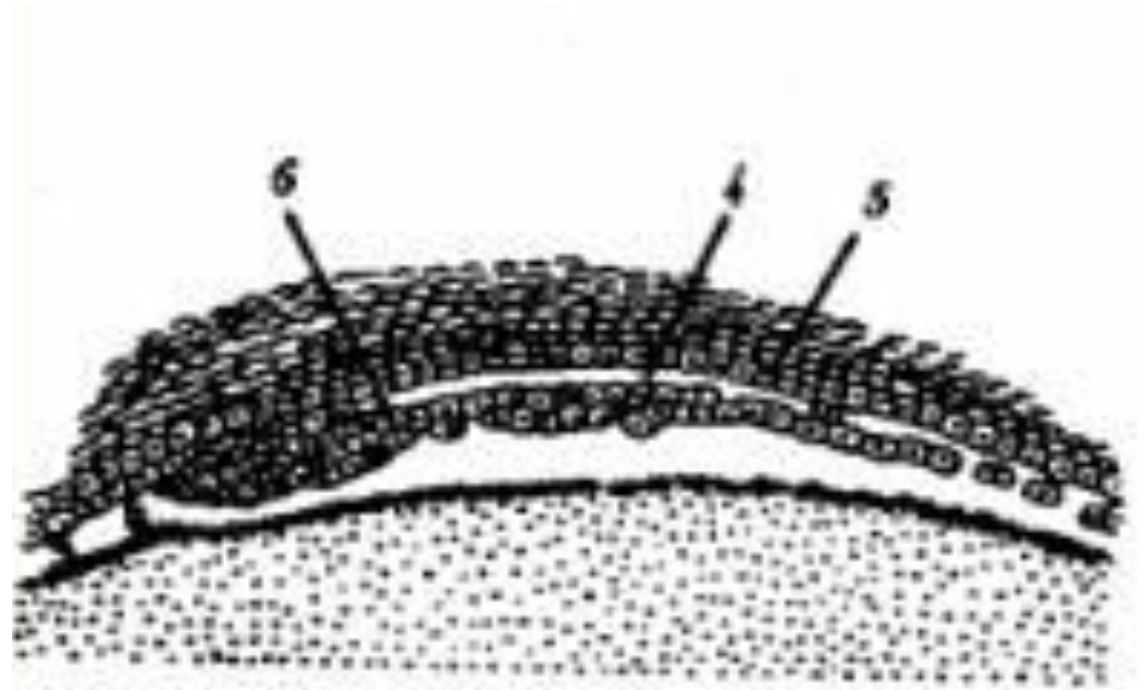


Дискобластула (птицы, рептилии, яйцекладущие млекопитающие)

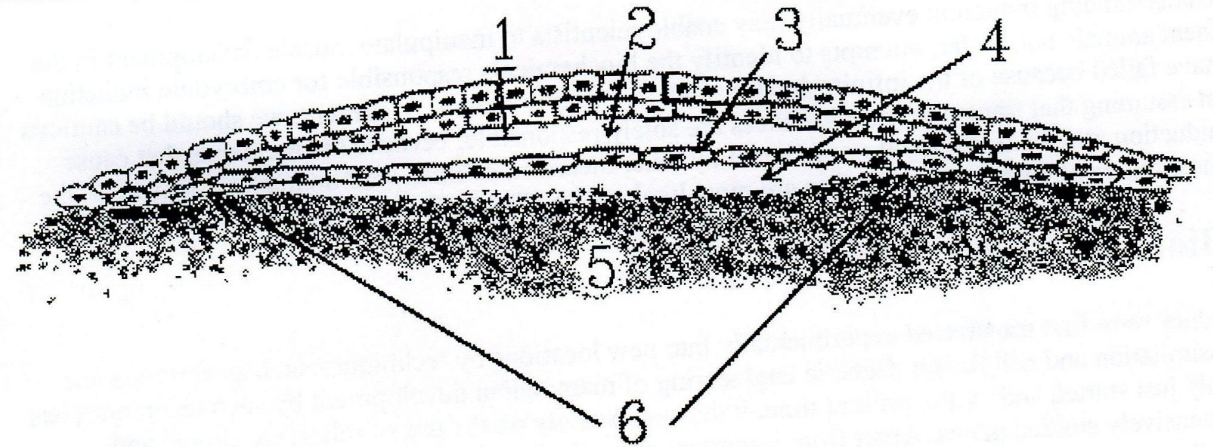
- Из **эмбриобласта** будет развиваться зародыш;
- Клетки **перибласта** не имеют нижней границы и участвуют в переработке желтка;
- Количество желтка уменьшается; в результате между **эмбриобластом** и **перибластом** образуется **подзародышевая полость**



- Внутри эмбриобласта формируется щелевидная бластоцель, которая разделяет его на верхний слой – **эпибласт** и нижний – **гипобласт**.



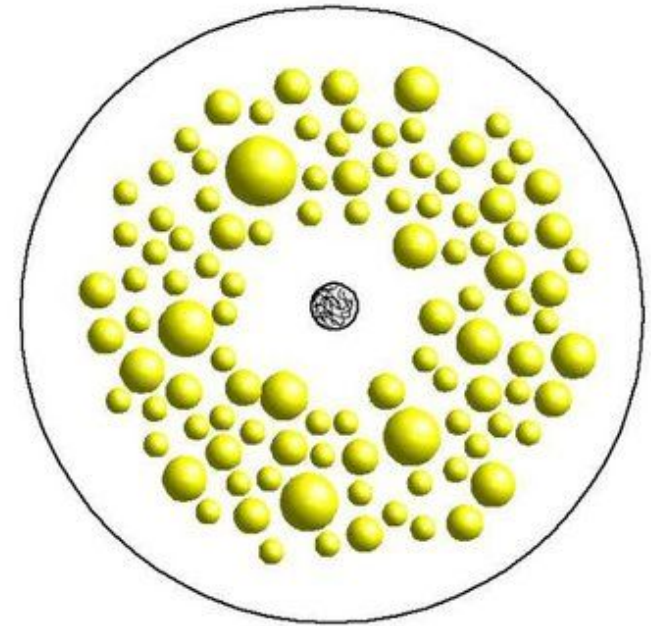
- Бластула лежит на желтке в виде диска и называется **дискобластула**.



The blastodisc (sectioned in the diagram above) is a pale area several millimeters across. A flat cavity called either the **blastocoele** (2) or the cleft space develops within the depth of the blastodisc to produce superficial (1 = **epiblast**) and deep (3 = **hypoblast**) layers of cells. The presence of a subgerminal cavity gives the central part of the blastodisc a semitransparent appearance so that this area is called the **area pellucida**(6).

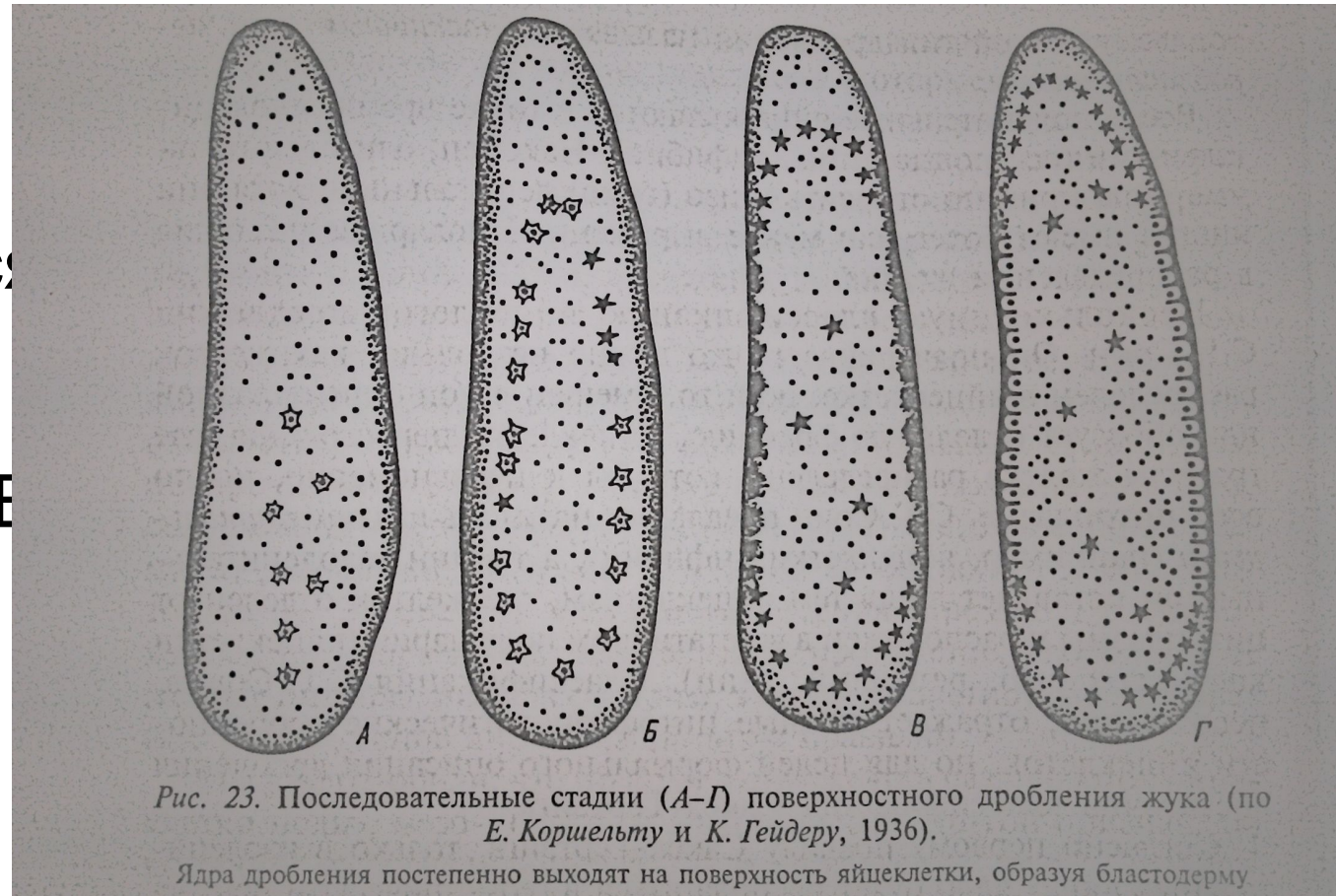
Неполное (меробластическое) периферическое дробление

- Характерно для насекомых, имеющих **полицентролецитальные** яйцеклетки;



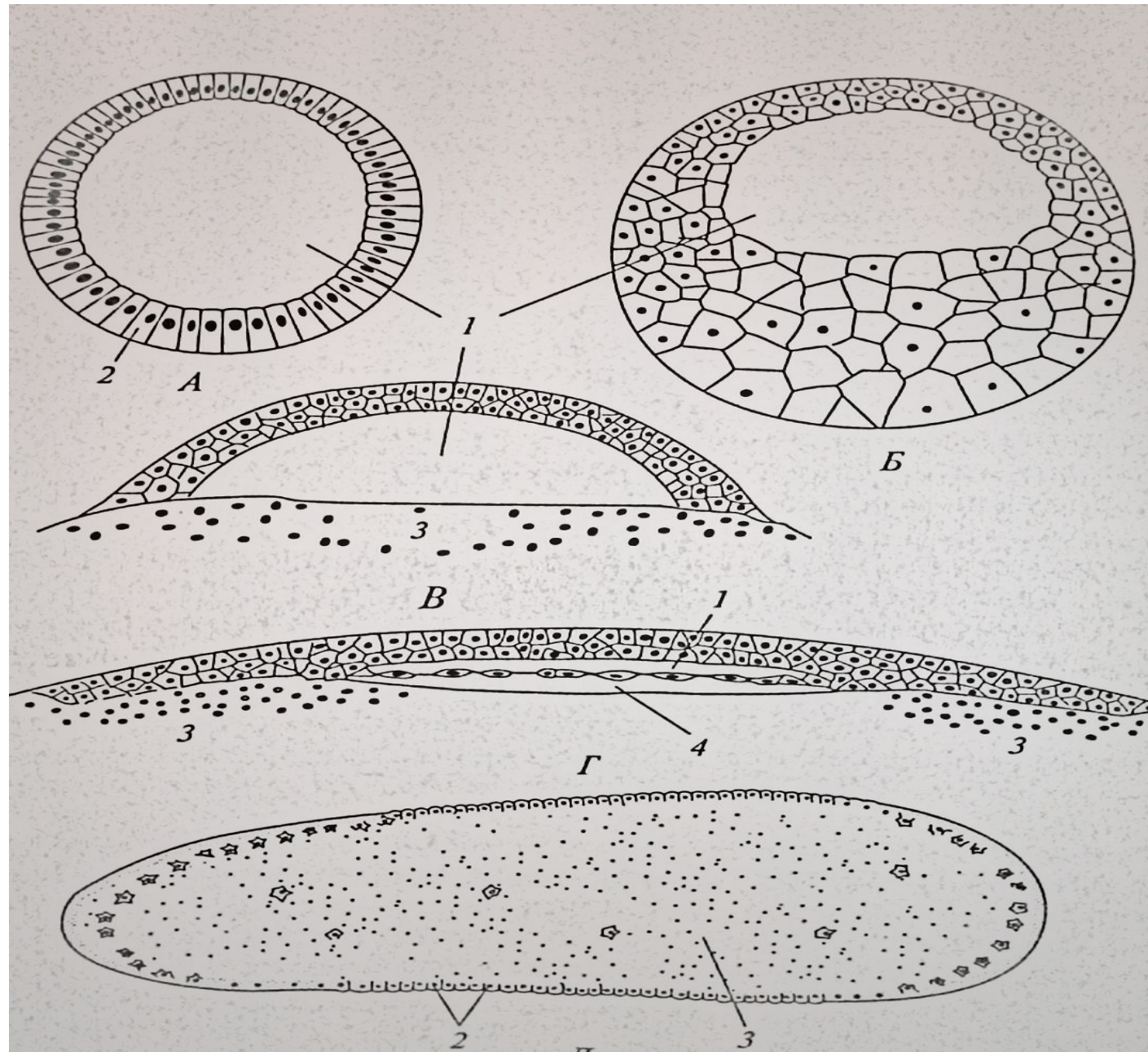
**Центролецитальная
яйцеклетка**

- Сначала делится только ядро;
- Затем желток перемещается к центру, а ядра выходят на периферию и вокруг них обособляется цитоплазма. В результате образуется **перибластула**.



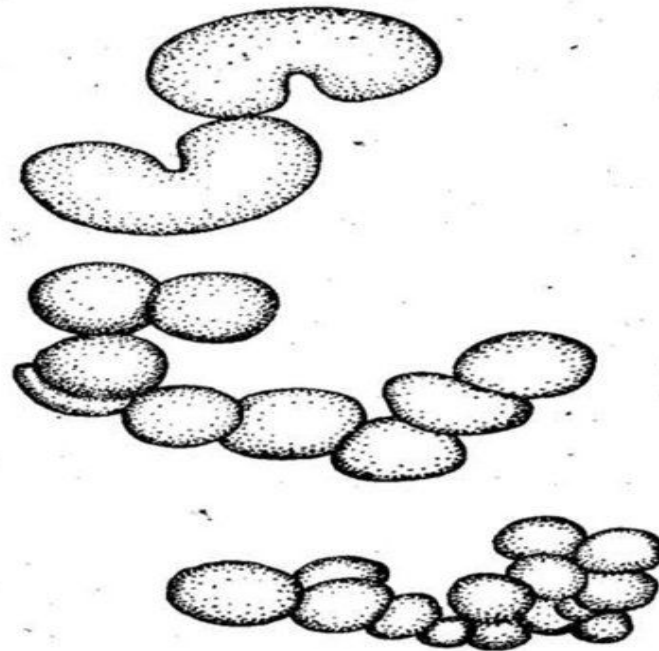
- Некоторое количество ядер остается в желтке и участвует в его переработке (вителлофаги)





Типы дробления в зависимости от взаимного расположения бластомеров

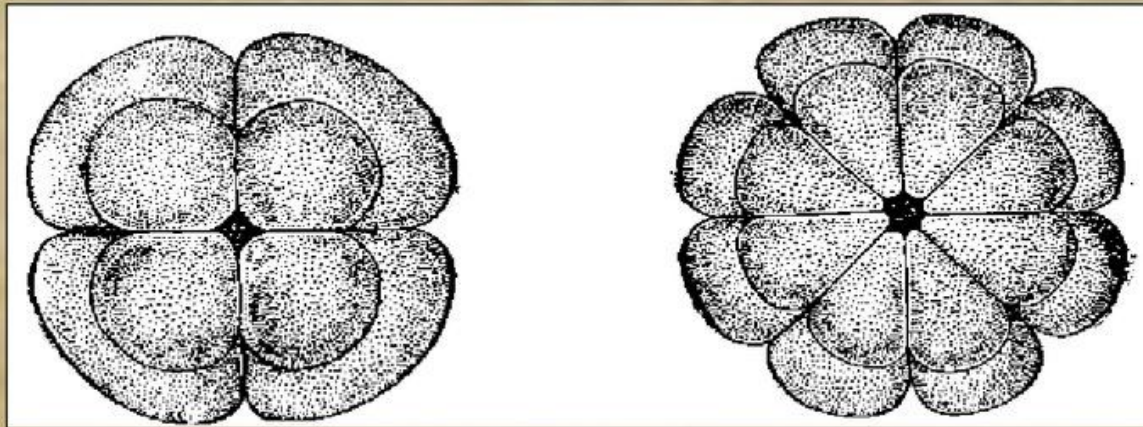
- **Анархическое** – отсутствие закономерности в расположении бластомеров (у низших беспозвоночных – Губок, Кишечнополосатых)



медузы Анархическое дробление
Oscapia

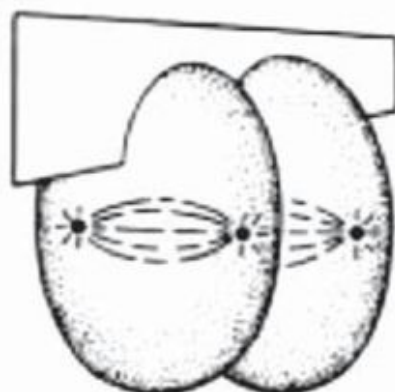
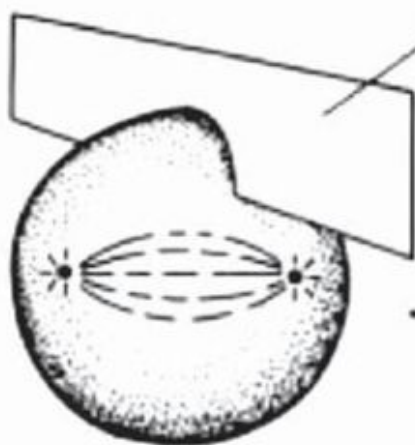
- **Радиальное** –полярная ось яйца служит осью симметрии в расположении бластомеров (**бластомеры располагаются один над другим**). Характерно для вторичноротых (Иглокожие, ланцетник, Круглоротые, осетровые, Амфибии)

Радиальное дробление (иглокожие, хордовые) - после первых делений зиготы бластомеры анимального полушария лежат строго над бластомерами вегетативного полушария.



Анимальный полюс

Меридиональная
плоскость
дробления

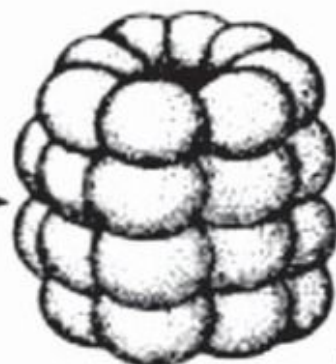
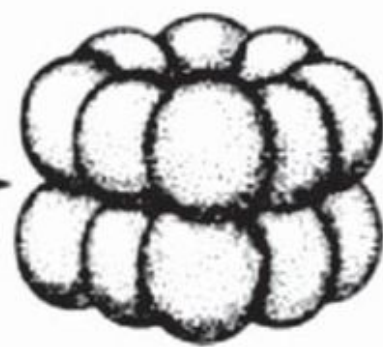
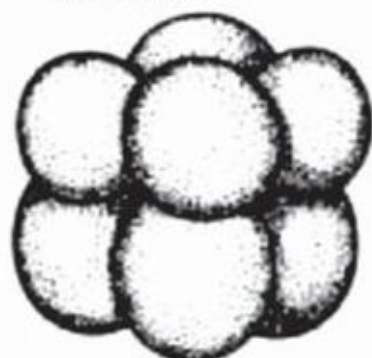


Экваториальная
плоскость
дробления

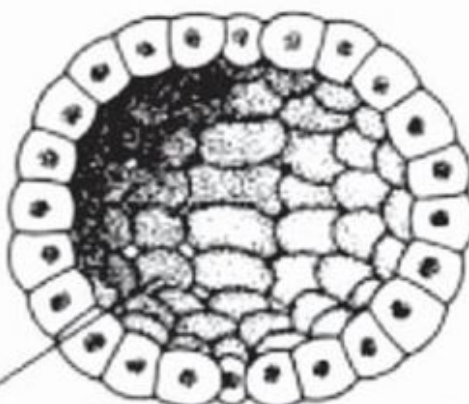


Вегетативный полюс

Анимальная
половина



Анимальный полюс



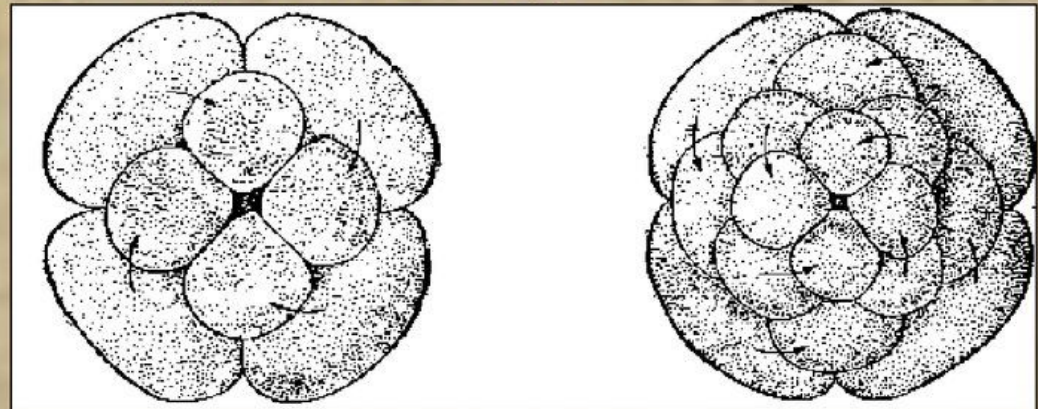
Полая
бластула

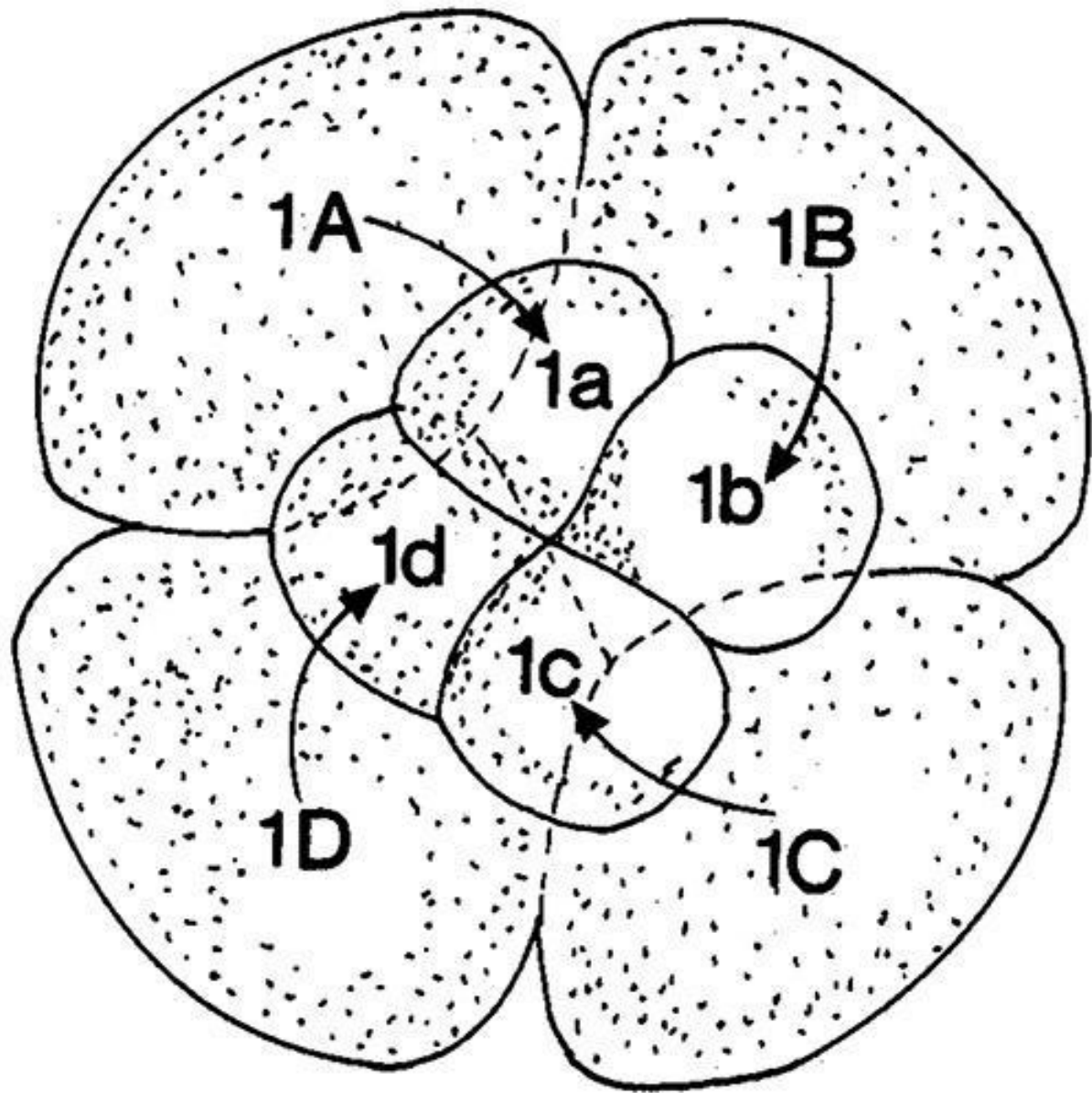
Вегетативный полюс
(в разрезе)

Вегетативная
половина

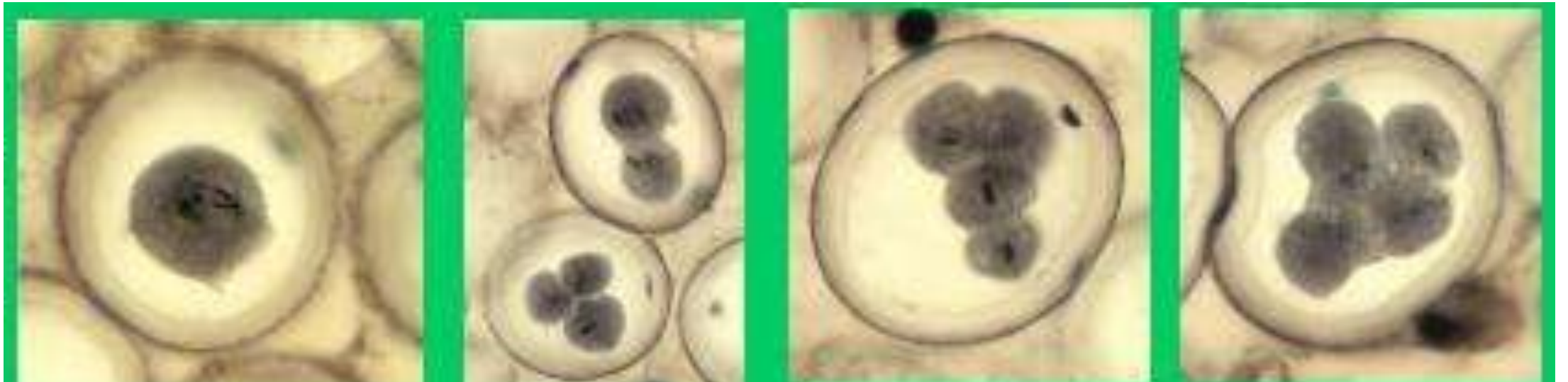
- **Спиральное** – при взгляде с анимального полюса бластомеры повернуты относительно **анимально-вегетативной оси** то вправо, то влево, образуя спираль. Характерно для Первичноротых (ресничные черви, большинство кольчатых и круглых червей, большинство моллюсков)

Спиральное дробление (кольчатые черви, моллюски, членистоногие) - бластомеры смещены друг относительно друга.





- **Билатеральное** дробление (у некоторых беспозвоночных, н-р, нематод, у асцидий) – устанавливается двусторонняя симметрия



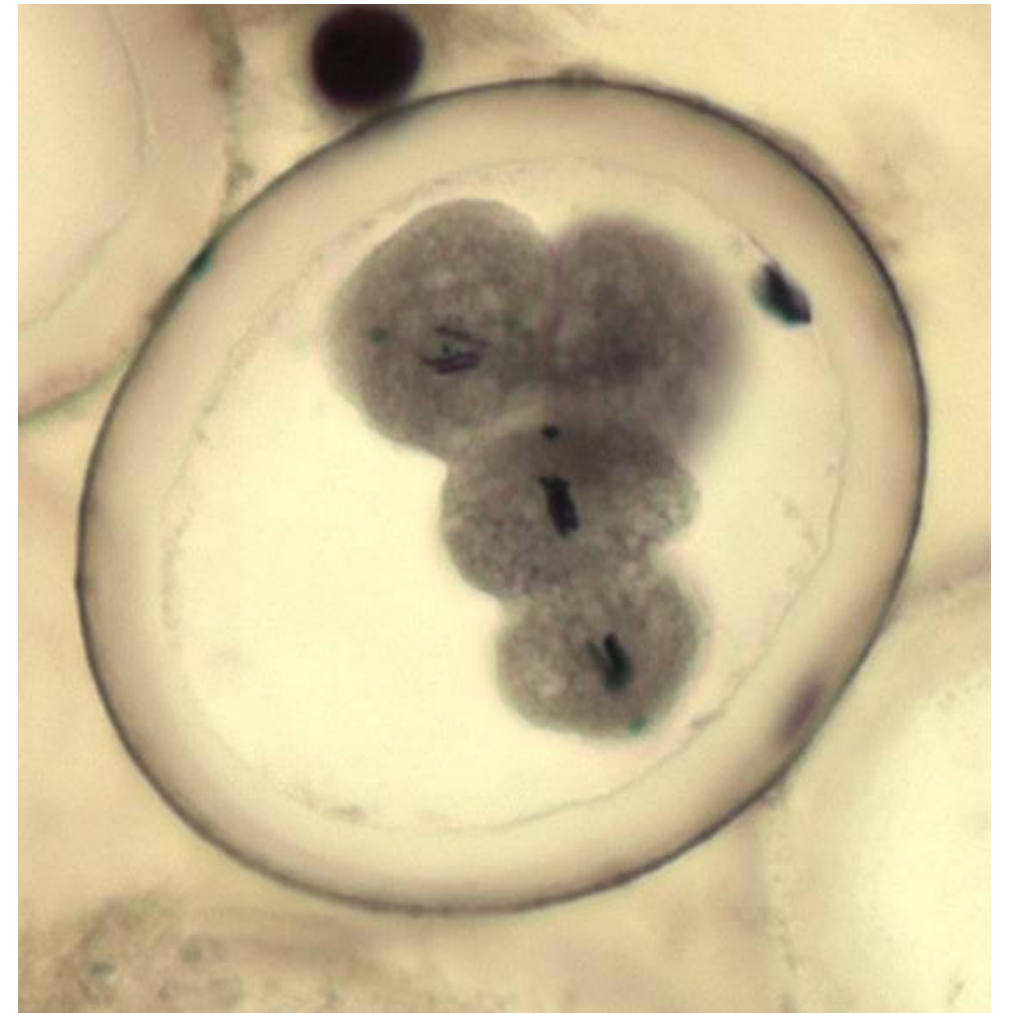
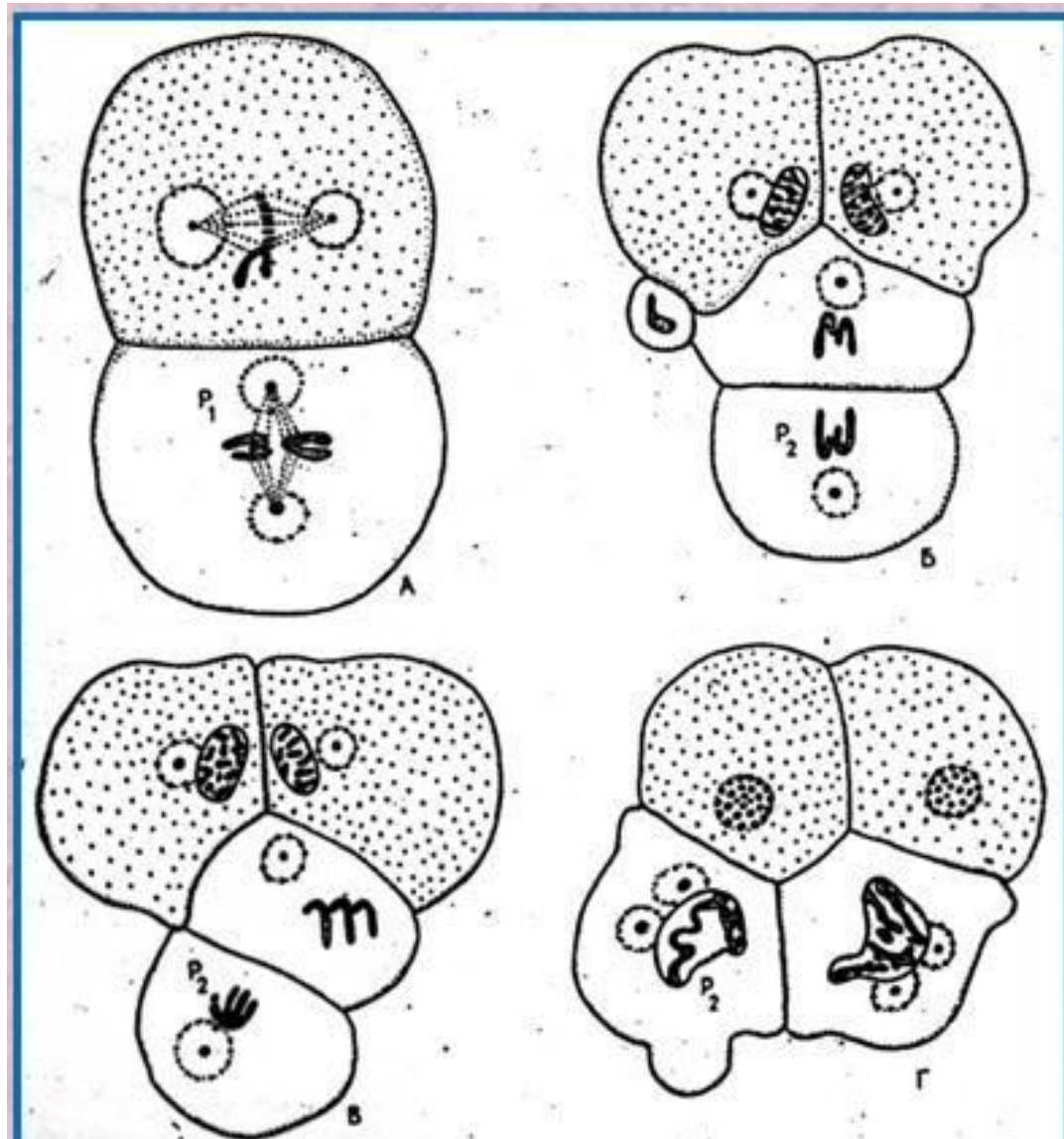
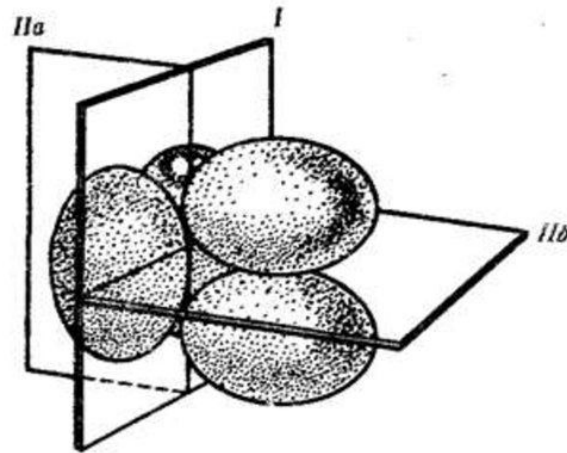


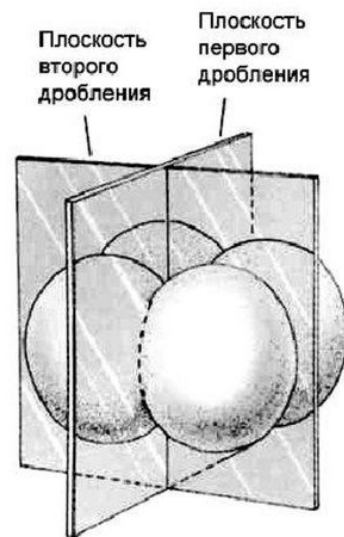
Рис. 27. Дробление яйца аскариды:
 А — стадия двух бластомеров с веретенами следующих делений; Б — стадия четырех бластомеров до поворота вегетативной пары; Б' — начало поворота вегетативной пары бластомеров; Г — ромбическая фигура из четырех бластомеров после завершения поворота. Бластомеры P₁ и P₂ — последовательные поколения предков половых клеток (по Бовери)

Ранние стадии дробления зиготы кролика:

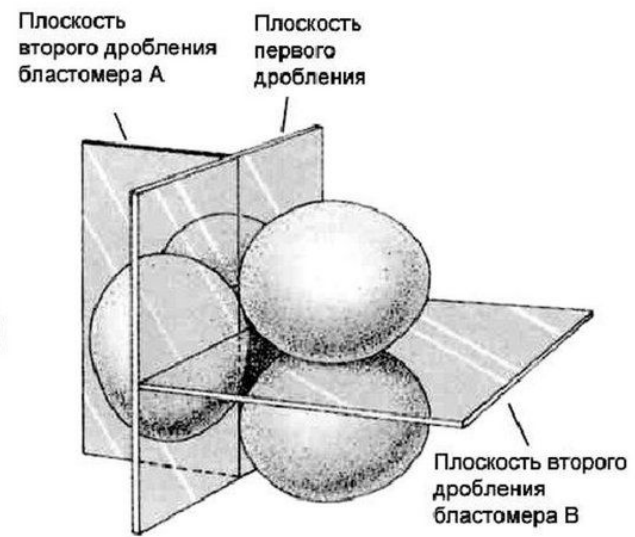


I—плоскость первой борозды дробления. IIa —плоскость второй борозды дробления одного из первых двух бластомеров, IIб — плоскость второй борозды дробления второго из первых двух бластомеров

Дробление



Ланцетник



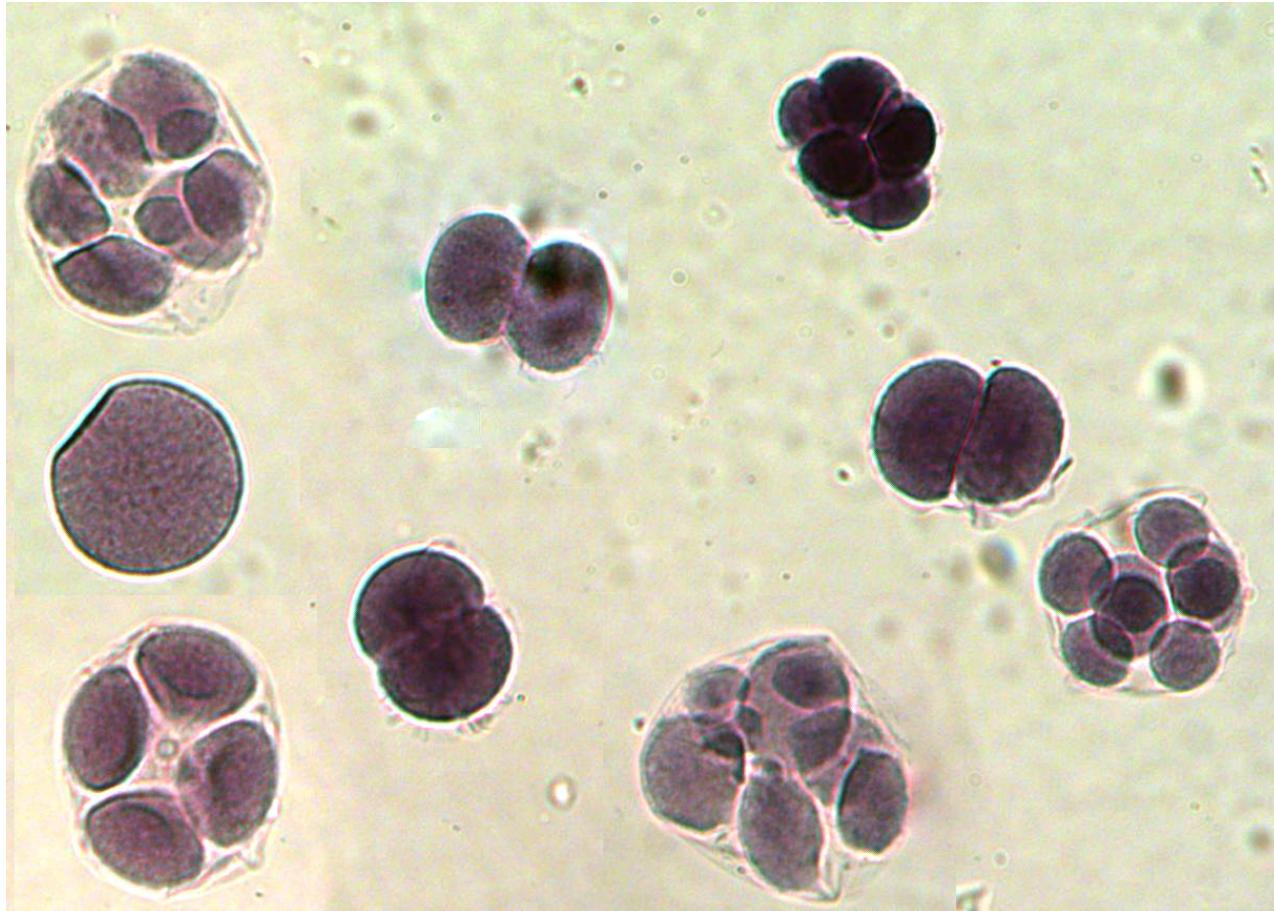
Млекопитающие

Типы дробления в зависимости от продолжительности карио- и цитотомии

- **Синхронное** – все бластомеры делятся одновременно; в интерфазе происходит синтез ДНК и гистонов; **транскрипция не происходит**
- **Асинхронное** – начало и продолжительность деления в разных бластомерах неодинаковы; удлиняется интерфаза; **пробуждается транскрипционная активность генома зародыша**

Практическая часть

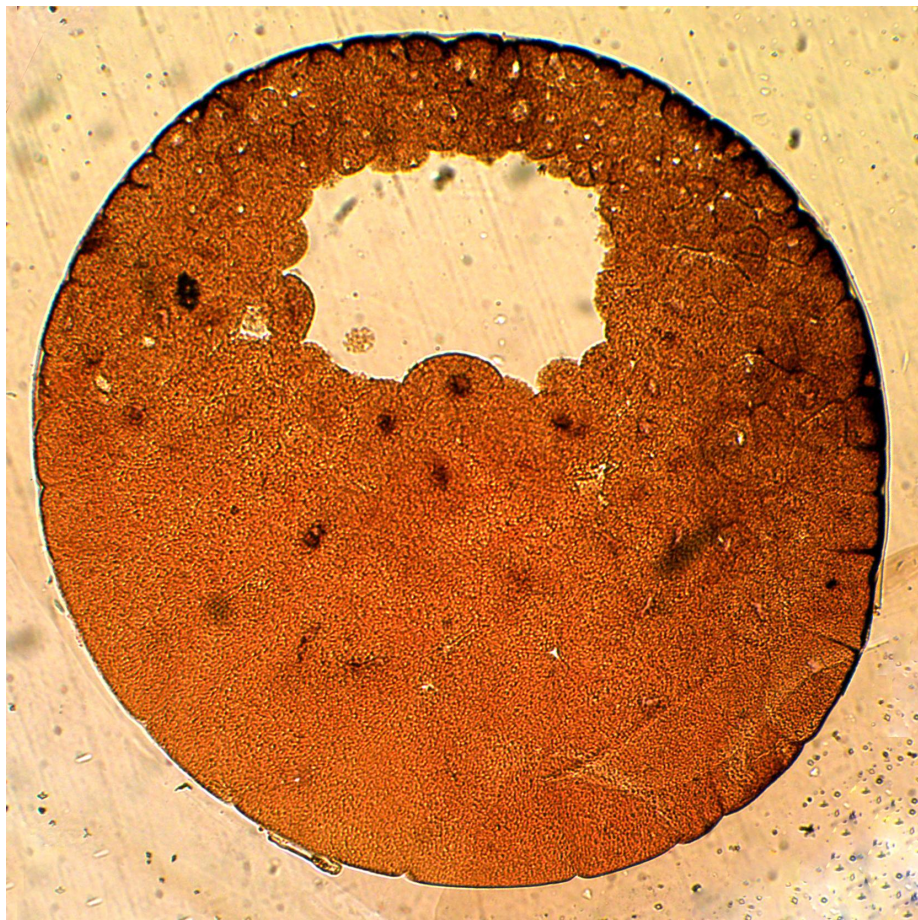
Полное равномерное дробление (морской еж)



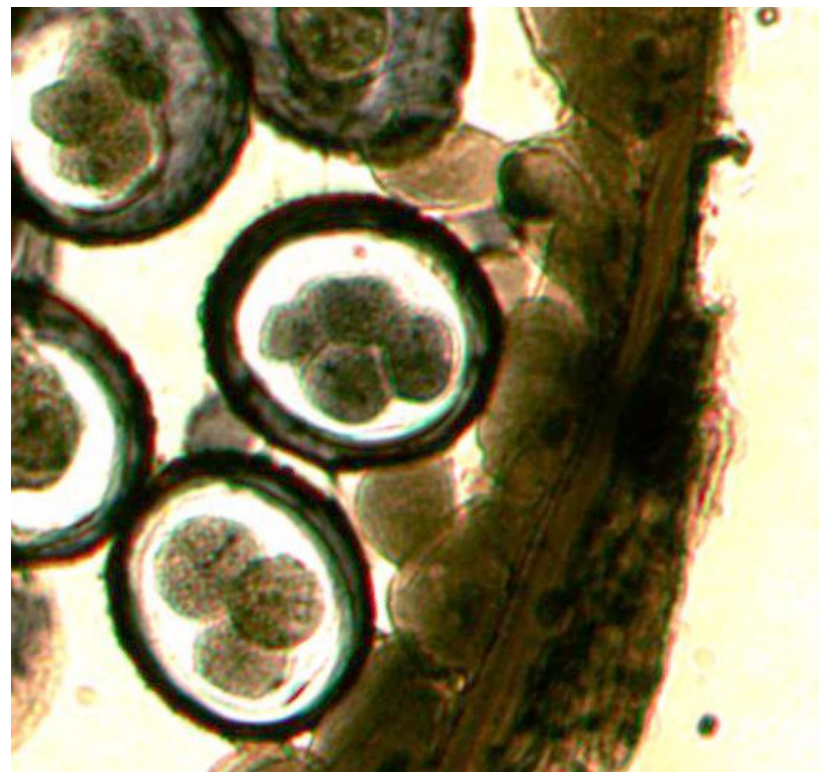
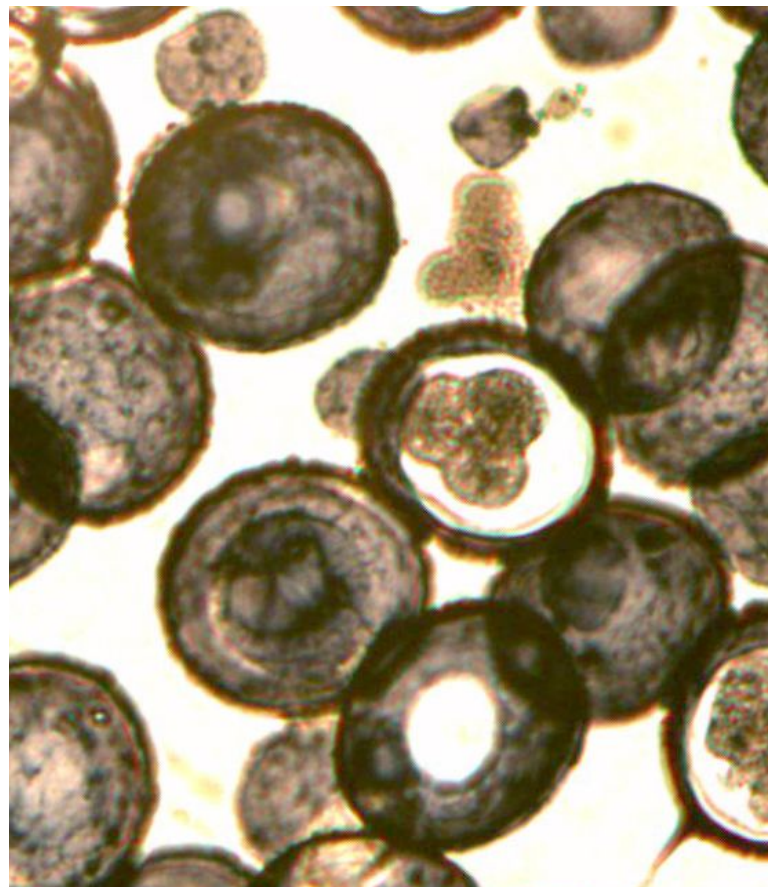
Полное неравномерное дробление (амфибии)

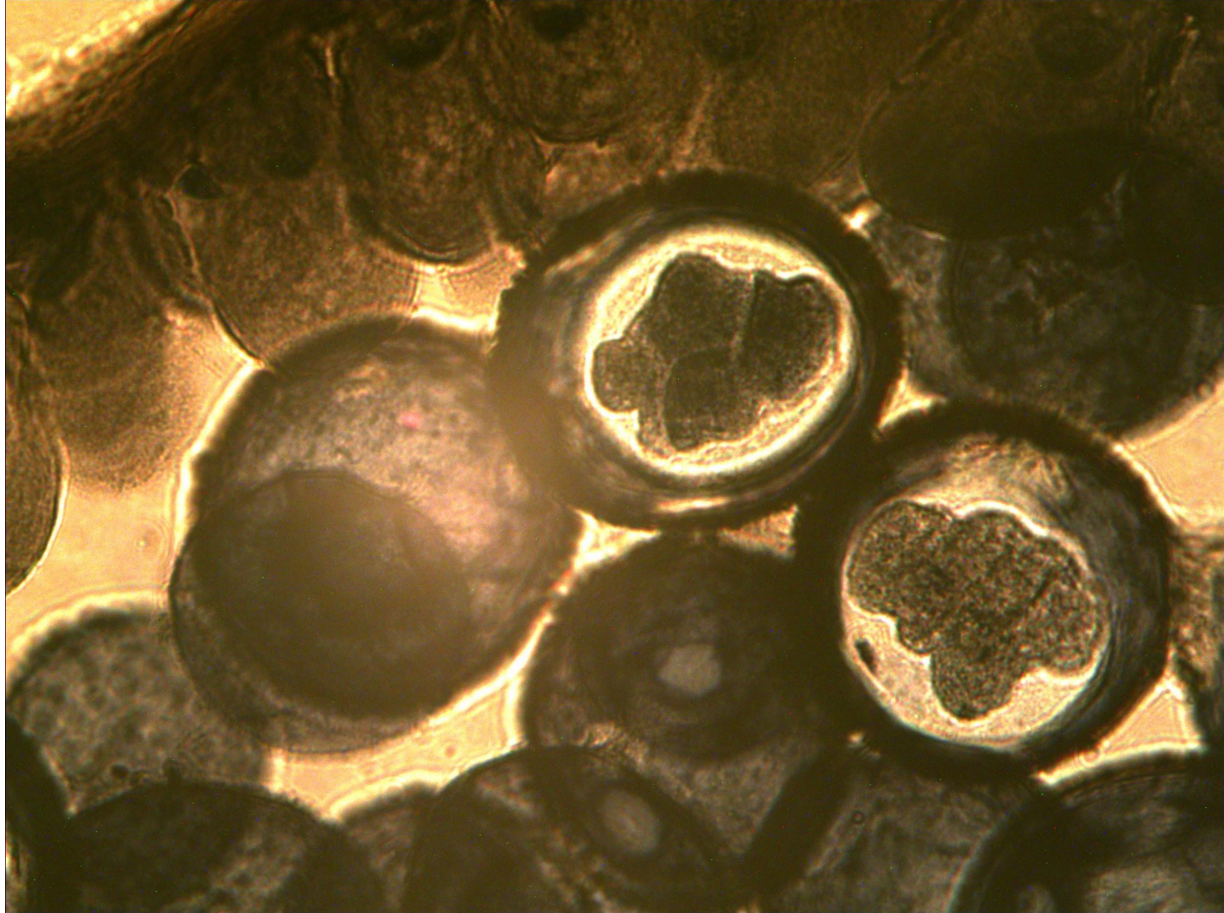


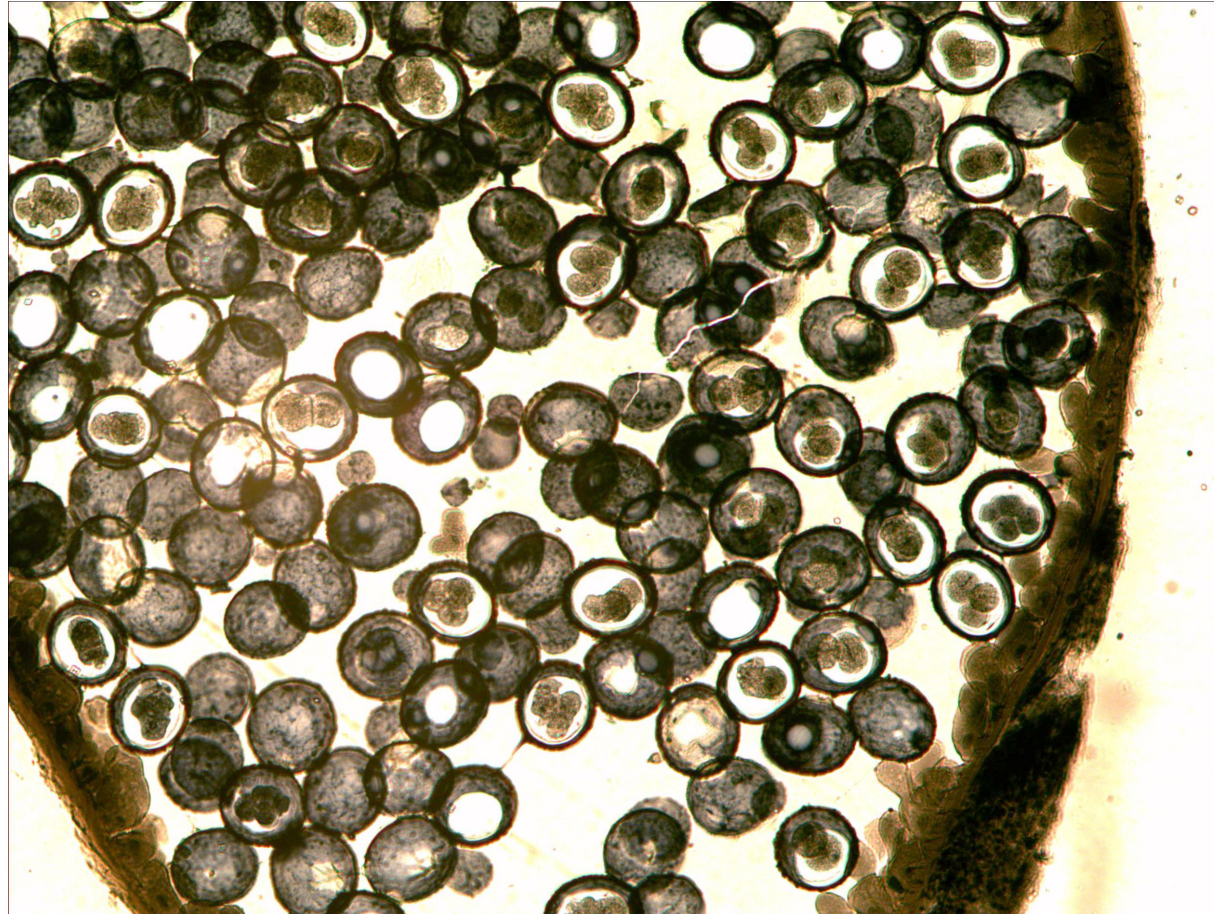
Амфибластул



Билатеральное дробление (аскарида)







Неполное дискоидальное дробление
костистой рыбы (вьюн).
Стадия 2-х бластомеров

