Дробление

Биологическое значение дробления

Дробление – ряд последовательных митотических делений зиготы и далее бластомеров, результатом которых является образование многоклеточного зародыша – ***бластулы.*** Первое деление дробления начинается после объединения наследственного материала пронуклеусов и образования общей метафазной пластинки.

Возникающие при дроблении клетки называют ***бластомерами*** (от греческого *бласте* – росток, зачаток).

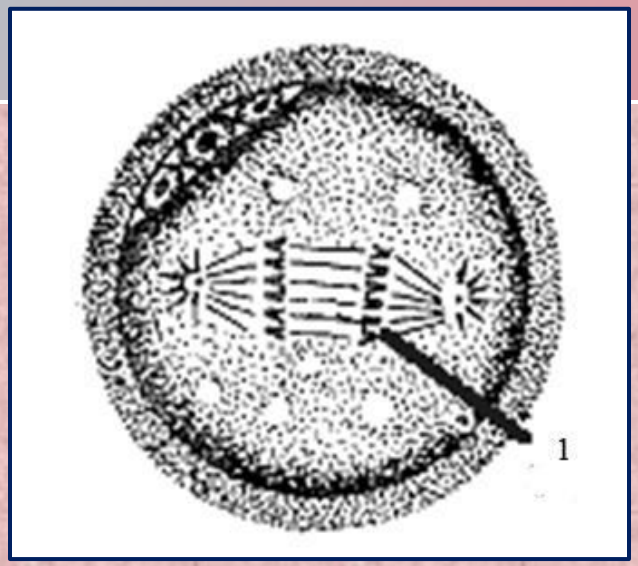
Биологический смысл дробления заключается:

- в выравнивании ядерно-плазменного отношения, что необходимо для дальнейшей дифференцации
- достижения многоклеточности
- в закладке основных осей симметрии (у большинства животных).

Начало первого митотического деления

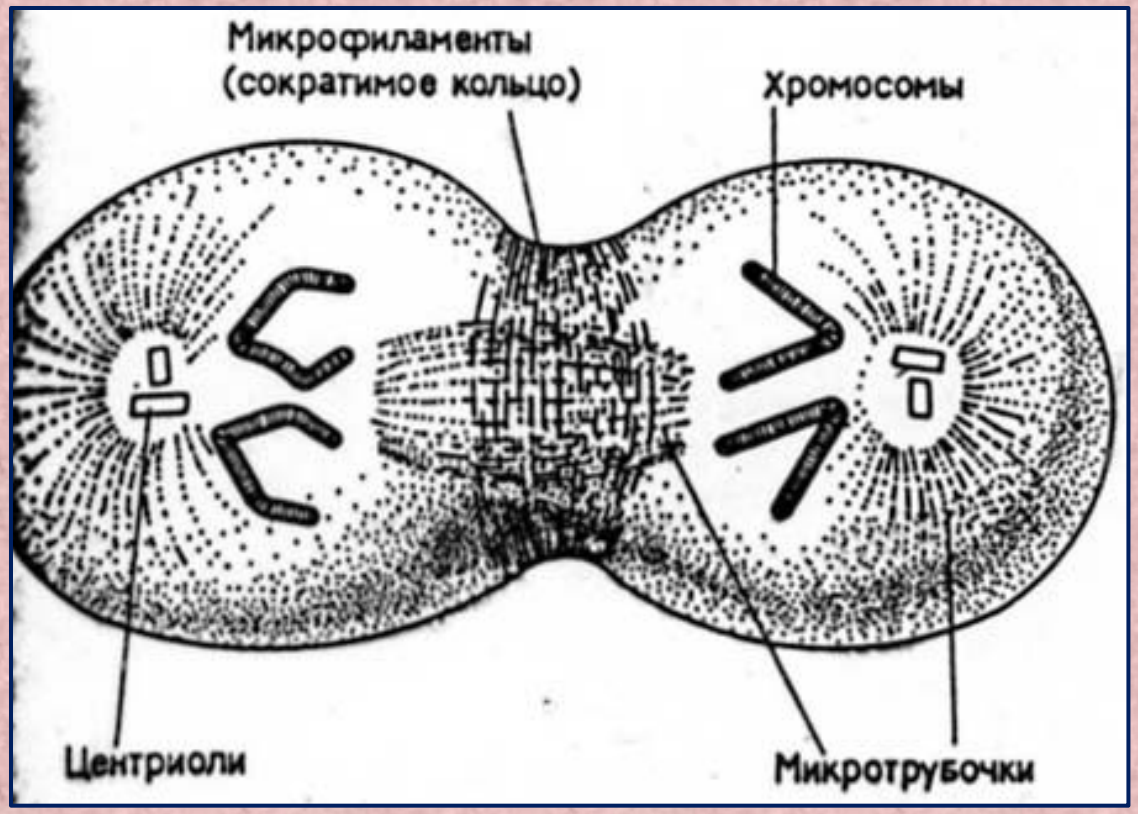
Образование единой материнской звезды

В первом митотическом делении участвуют два так и не слившихся пронуклеуса:
а) их оболочки разрушаются,
б) хромосомы конденсируются и в метафазе образуют единую материнскую звезду (1).
в) в одноклеточном зародыше восстанавливается диплоидный набор хромосом



Образование бластомеров в процессе дробления

Актиновые филламенты *(участвуют в цитотомии)*



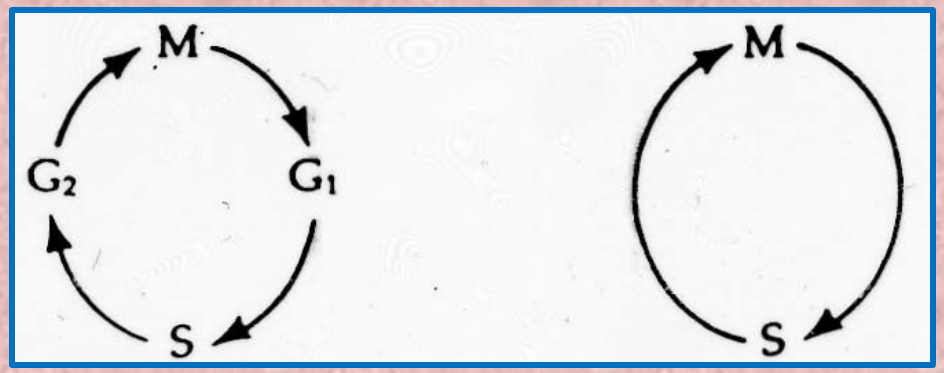
Тубулиновые филламенты

(участвуют в кариотомии)

Особенности стадии дробления

- В промежутке между делениями клетки не растут, в результате зародыш становится многоклеточным, а по размеру не превышает зиготу.
- Во время дробления – есть запасы АТФ, питательных веществ, белков, предшественников ДНК. Во время дробления выпадают пресинтетический (G1) и постсинтетический (G2) периоды. Синтетический период каждого цикла по времени совпадает с телофазой предыдущего деления.
- Первые дробления – *синхронные*. Постепенно, по мере истощения запаса питательных веществ нарастает *асинхронность*. Это связано с удлинением интерфазы (начинаются процессы синтеза). Момент когда начинаются собственные синтетические процессы – смена функции материнского генома зародышевым. Чем больше запас питательных веществ, тем позднее включается зародышевый геном.

Изменение клеточного цикла в процессе дробления



Асинхронное

Синхронное дробление

дробление

Особенности стадии дробления

- Характер дробления зависит от количества желтка и его распределения в цитоплазме яйца. При небольшом количестве и равномерном распределении желтка в цитоплазме происходит деление всей массы зиготы с образованием одинаковых бластомеров – *полное (голобластическое) равномерное* дробление. При скоплении желтка преимущественно у одного из полюсов зиготы происходит *полное неравномерное дробление* - образуются бластомеры, различающиеся по размерам: более крупные макромеры и микромеры (например, у амфибий). Если же яйцеклетка очень богата желтком, то дробится ее часть, свободная от желтка – дробление *неполное (меробластическое)*.
- При дроблении соблюдается *правило Гертвига-Сакса*: клеточное ядро стремится расположиться в центре свободной от желтка цитоплазмы. Ось веретена дробления обычно совпадает с направлением наибольшей протяженности свободной от желтка цитоплазмы.

Борозды дробления

Перетяжки, разделяющие дробящуюся яйцеклетку на все более мелкие клетки (бластомеры), называются **бороздами дробления**. При полном дроблении *плоскость первого деления* соответствует плоскости двусторонней симметрии. *Плоскость второго деления* проходит перпендикулярно плоскости первого. Обе борозды первых двух делений ***меридианные***, т.е. начинаются на анимальном полюсе и распространяются к вегетативному полюсу. Яйцевая клетка оказывается разделенной на четыре более или менее равных по размеру бластомера. *Плоскость третьего деления* проходит перпендикулярно первым двум в широтном направлении – ***широтная борозда***. Параллельно поверхности зиготы проходит ***тангенциальная борозда***, в результате чего образуется многослойный зародыш. Затем дробление осуществляется путем чередования меридианных, широтных и тангенциальных борозд.

Пространственные типы дробления

Данная классификация основана на *взаимном пространственном расположении бластомеров*.

Выделяют четыре основных типа *голобластического* дробления:

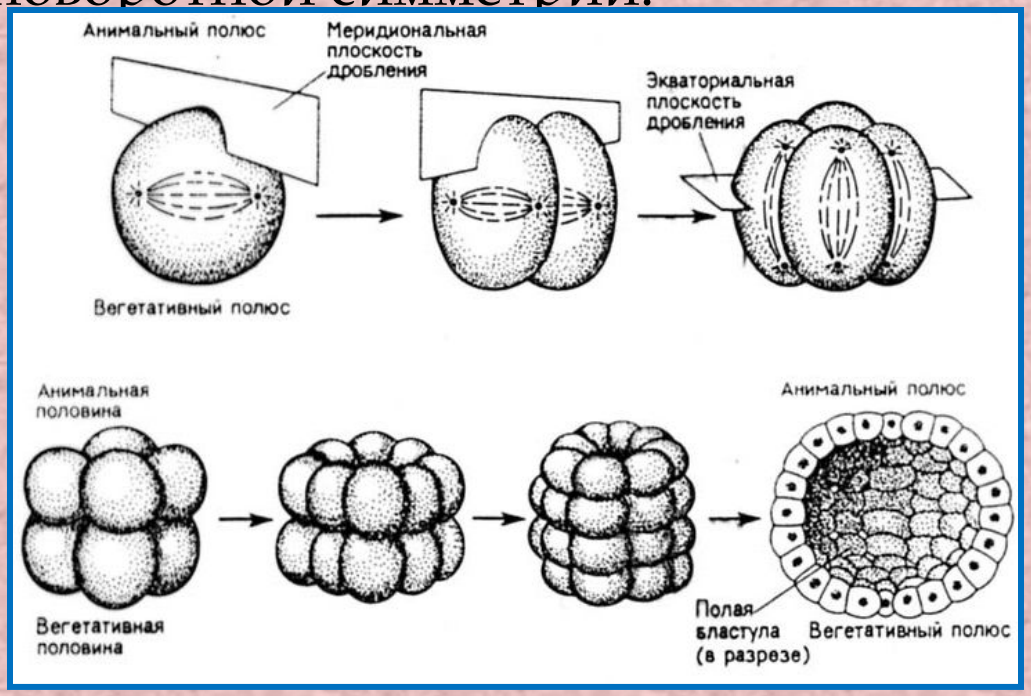
- радиальное;
- спиральное;
- билатерально-симметричное;
- анархическое
- ротационное (чередующееся)

И два типа *меробластического* дробления:

- дискоидальное
- поверхностное

Радиальное дробление

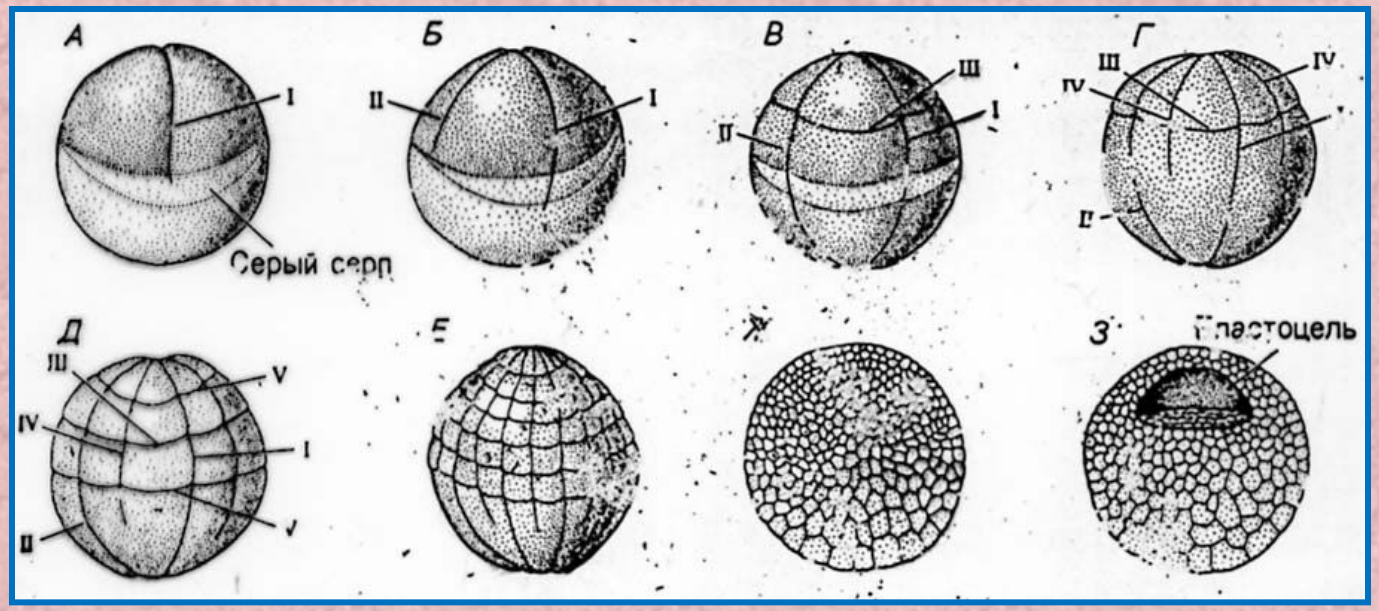
Радиальный тип дробления является голобластическим, наблюдается у *хордовых* (*ланцетник, круглоротые, осетровые рыбы, амфибии), иглокожих* и некоторых других групп. При этом типе дробления бластомеры разных широтных ярусов располагаются, по крайней мере, на ранних стадиях, довольно точно один над другим, так что полярная ось яйца служит осью поворотной симметрии.

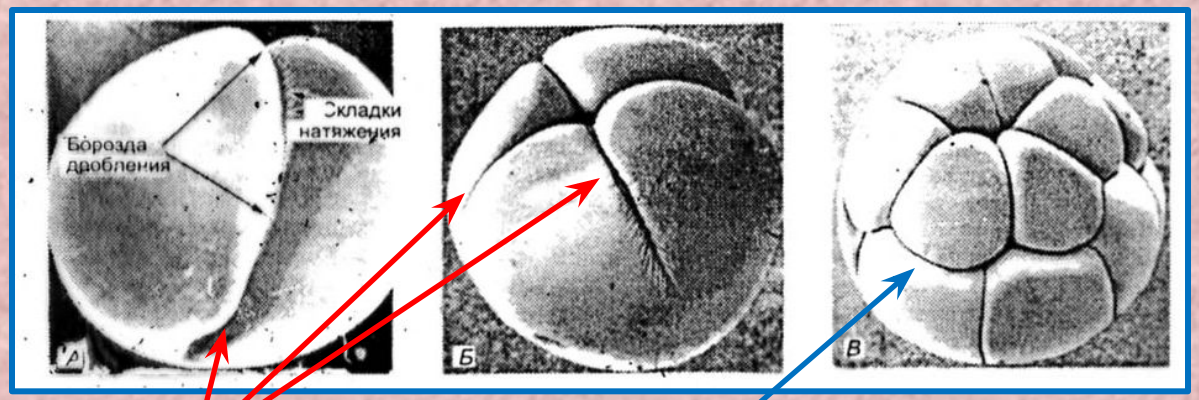


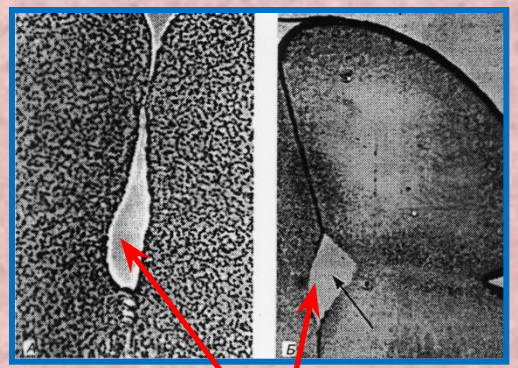
Радиальное дробление у иглокожих (голобластическое, равномерное)

Радиальное дробление у амфибий

(голобластическое, неравномерное)







Меридиональные и широтные борозды дробления

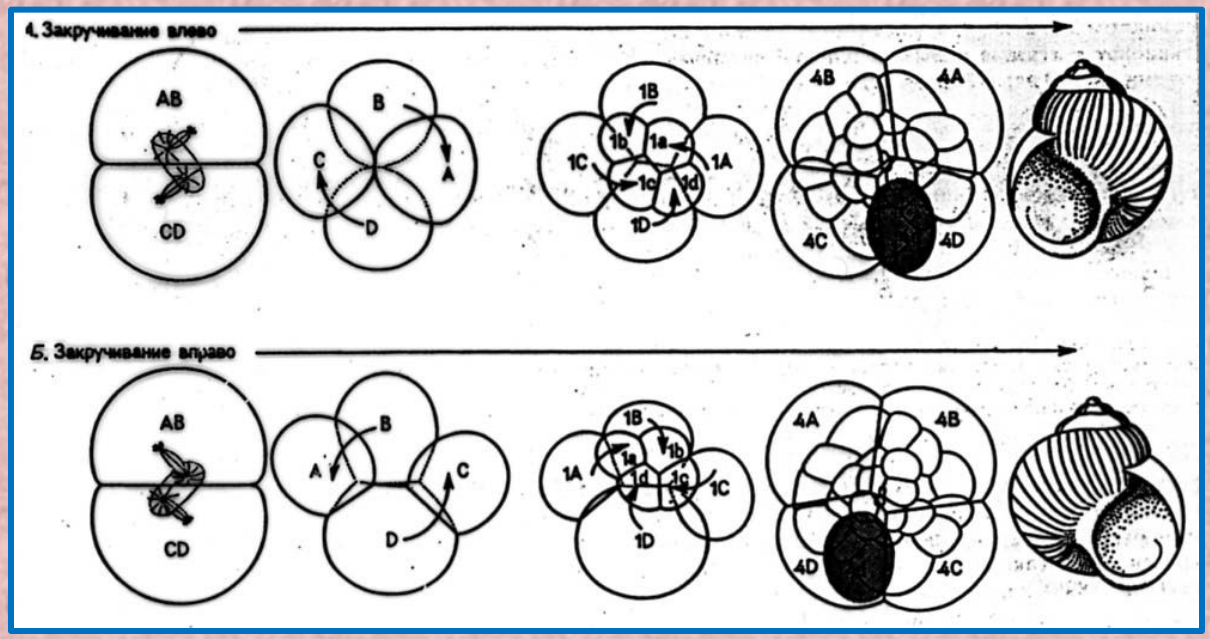
Полость Бэра

Спиральное дробление

В анафазе бластомеры разворачиваются. Отличается лево-правой дисимметрией уже на стадии четырёх (иногда двух) бластомеров. Типично *для некоторых моллюсков, кольчатых и ресничных червей*. “Закрученность” (дексио-(право-) или лео-(лево-)тропность) бластулы определяется геномом матери.

Особенности:

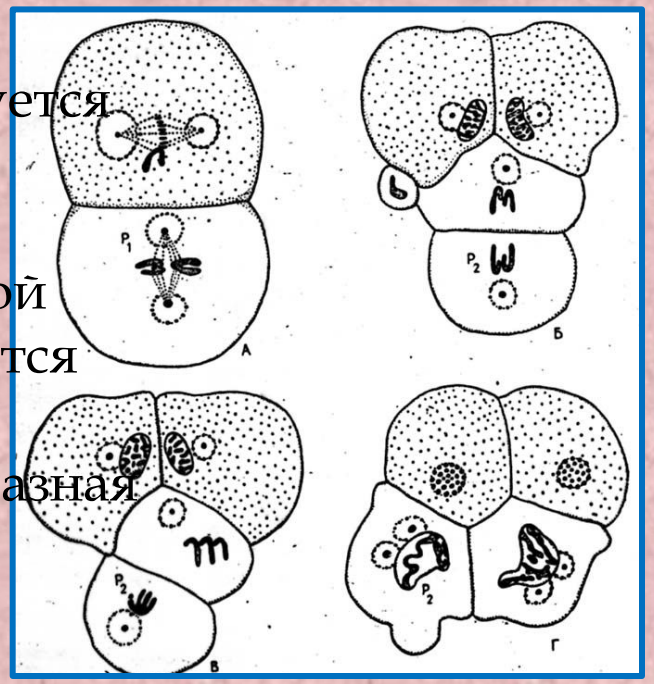
- плоскости делений дробления ориентированы наклонно, что приводит к спиральному расположению дочерних бластомеров;
- число контактов между клетками больше, чем при радиальном дроблении;
- зародыши проходят меньше делений до начала гаструляции.



Билатеральное дробление

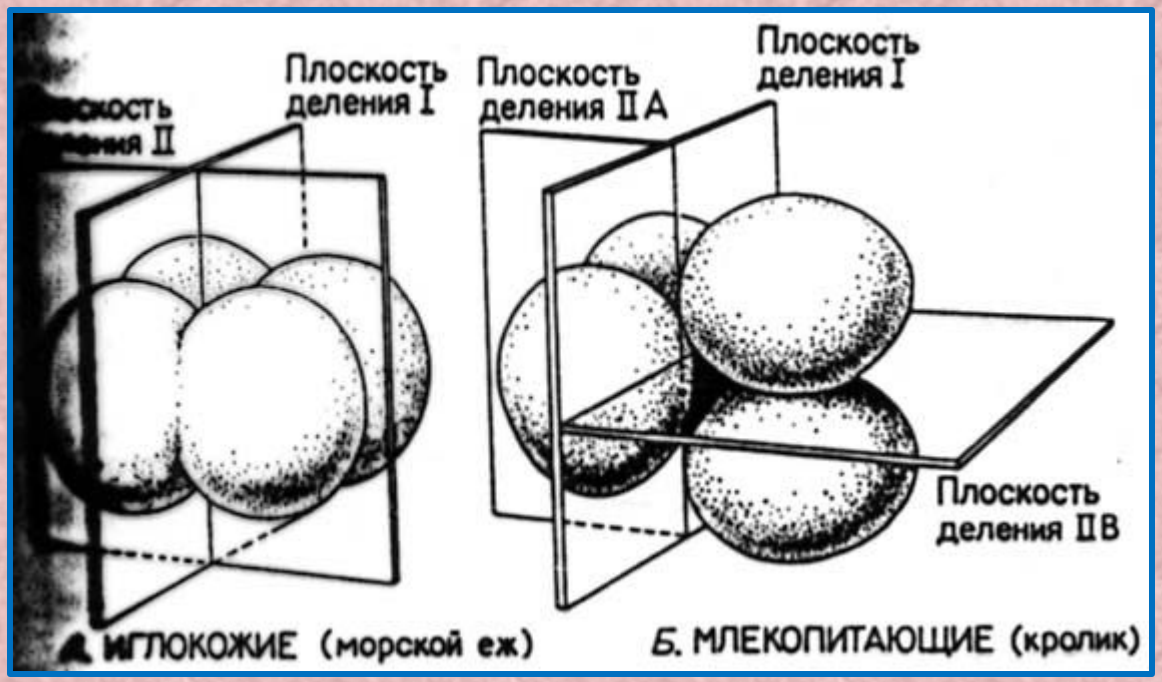
Билатеральный тип дробления (круглые черви, оболочники) характеризуется наличием одной плоскости симметрии. Особенность этого типа дробления заключается в том, что плоскость первого деления устанавливает единственную плоскость симметрии зародыша Каждое последующее деление ориентируется по отношению к этой плоскости симметрии так, что половина зародыша по одну сторону от первой борозды представляет собой зеркальное отражение половины зародыша по другую ее сторону.

При дроблении лошадиной аскариды формируется одна плоскость симметрии:
1-я борозда проходит экваториально, далее анимальный бластомер делится меридиональной бороздой, а вегетативный – широтной. Получается *Т-образная фигура* из 4-х бластомеров. Путем поворота вегетативной пары бластомеров Т-образная фигура преобразуется *в ромбическую*.
Этот поворот происходит в промежутке между делениями, в интерфазе.

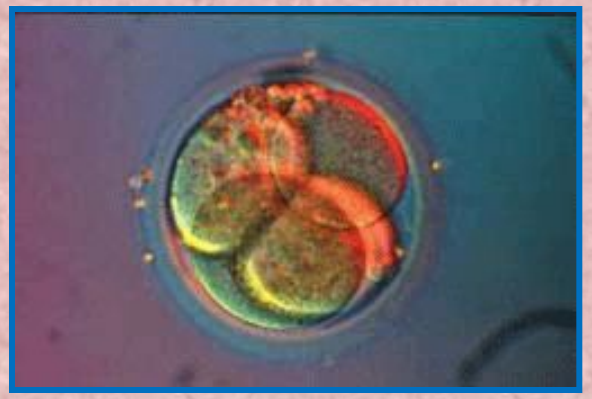


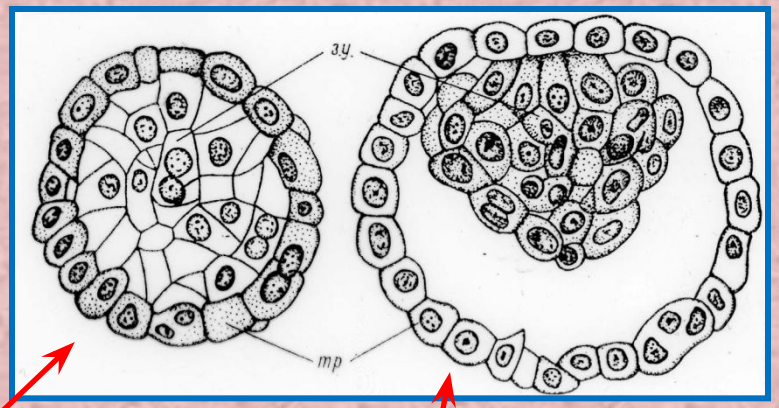
Ротационное (чередующееся) дробление

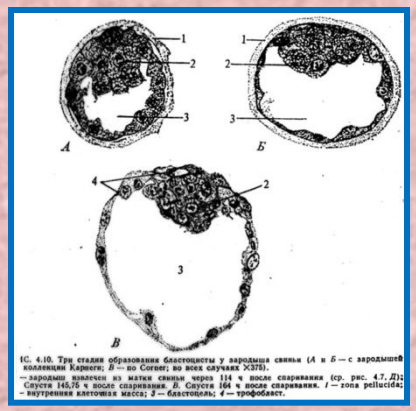
начиная со 2-го акта дробления плоскости дробления соседних бластомеров располагаются *взаимноперпендикулярно*, это увеличивает число клеточных контактов (млекопитающие)



Чередующееся дробление у млекопитающих

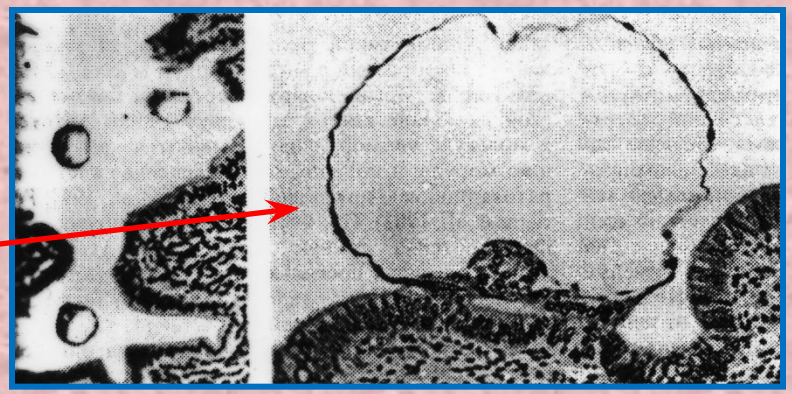






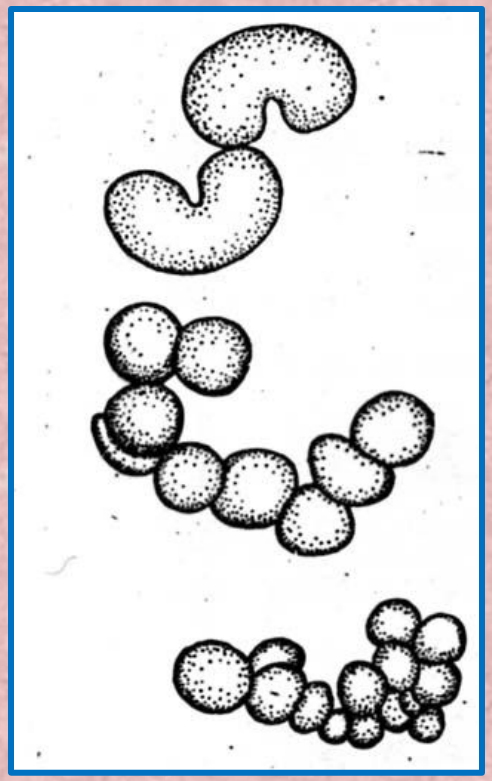
Морула

Бластоциста (дискобластула)



Анархическое дробление

Анархический тип дробления присущ кишечнополостных и паразитическим плоским червям. Бластомеры слабо связаны между собой, сначала образуют цепочки или бесформенную массу; часто у одного вида встречаются разные варианты расположения бластомеров. Типично для кишечнополостных.
Особенность - бластомеры слабо связаны между собой и располагаются неправильными цепочками. При этом они могут распадаться, например, под ударами волн, но из отдельных участков образуются полноценные зародыши.



Дискоидальное дробление

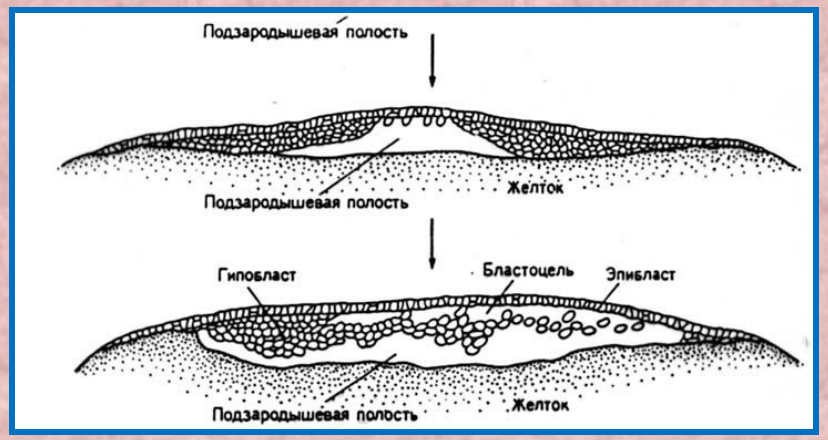
Меробластическое дробление (неполное, неравномерное) ограничено относительно небольшим участком у анимального полюса, плоскости дробления не проходят через всё яйцо и не захватывают желток.

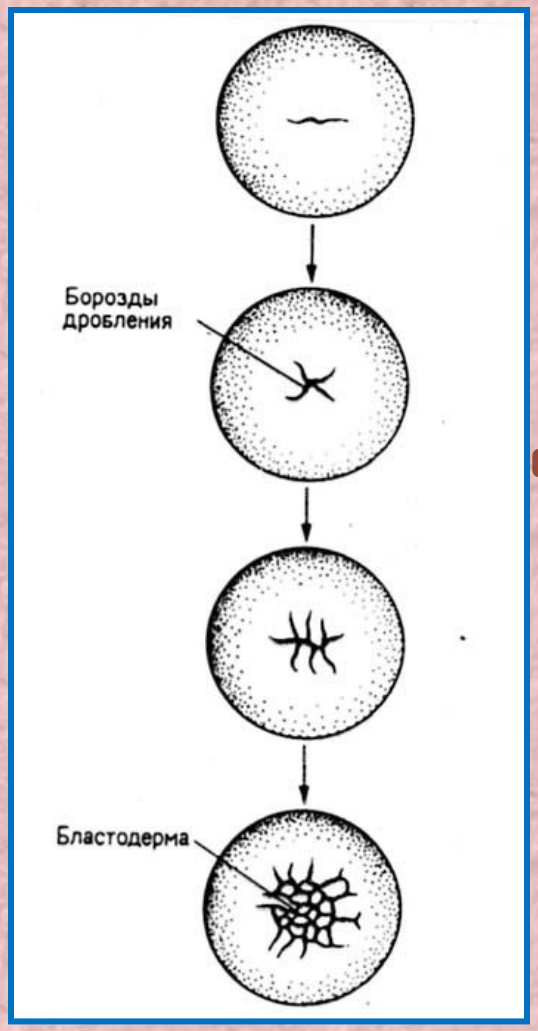
Такой тип дробления типичен *для телолецитальных яйцеклеток, богатых желтком*. Такое дробление называют ***дискоидальным***, так как в результате дробления на анимальном полюсе образуется небольшой диск клеток *(бластодиск*). *Дискоидальный* тип дробления присущ оплодотворенным полилецитальным и телолецитальным яйцеклеткам рыб, рептилий и птиц.

Первые две борозды проходят перпендикулярно друг другу, но далее строгий порядок прохождения борозд нарушается. При этом на бластомеры делится лишь тонкий диск цитоплазмы (бластодиск), расположенный на анимальном полюсе

Дискоидальный тип дробления у рыб и птиц

(у птиц)





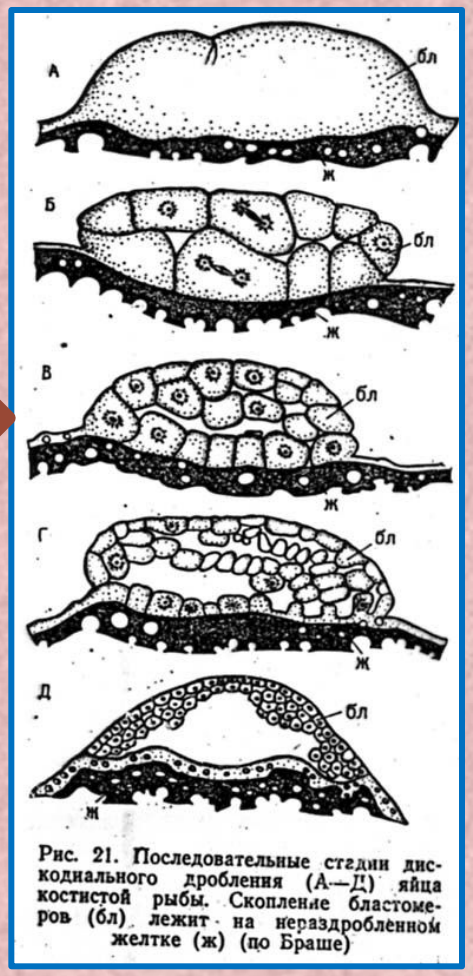
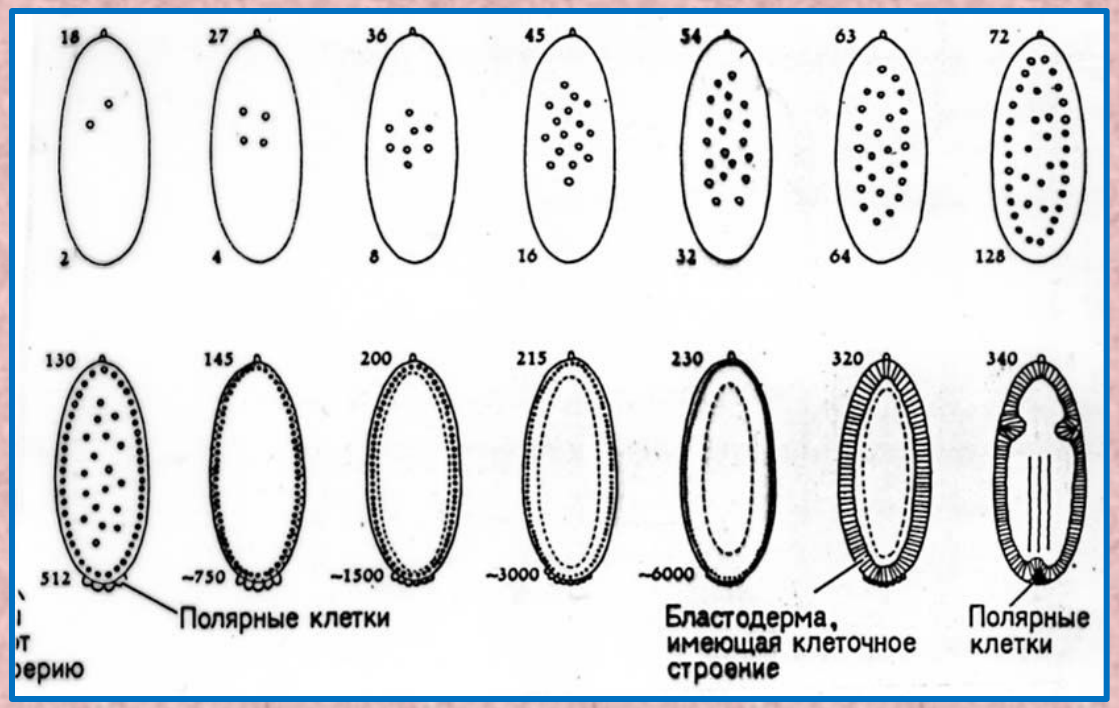


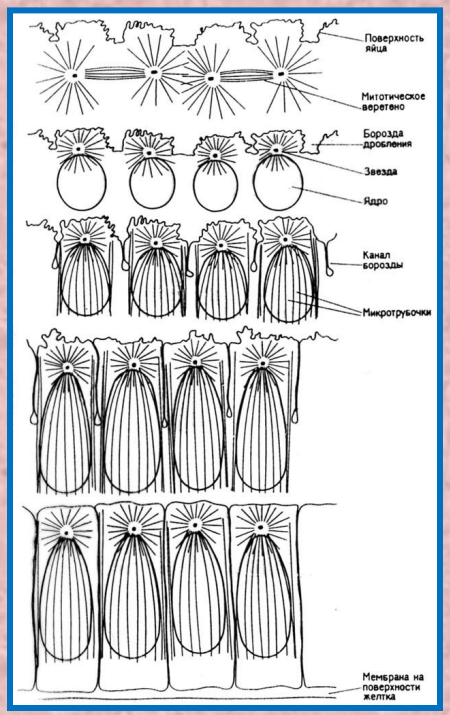
Рис. 21. Последовательные стадии дискодиального дробления (А—Д) яйца костистой рыбы. Скопление бластомеров (бл) лежит на нераздробленной желтке (ж) (по Браше)

(у рыб)

Поверхностное дробление

Особенности: вначале делится ядро зиготы; образующиеся ядра перемещаются под плазмалемму, образуя *синцитиальную бластодерму* вокруг лежащего в центре желтка. Затем ядра разделяются мембранами, и бластодерма становится клеточной. Такой тип дробления характерен для членистоногих. До возникновения клеточных перегородок, ядра окружены особыми структурами из микротрубочек, деление ядер асинхронно, между ними формируются клеточные перегородки и образуется базальная мембрана, отделяющая периплазму от центральной массы желтка. Возникший поверхностный слой клеток называется *клеточной бластодермой*





Бластула

Бластула (зародышевый пузырек, бластосфера) — это многоклеточный зародыш, окончательный результат процесса дробления яйца. Клетки бластулы поляризованы. Внешние клетки бластулы формируют *базальную мембрану,* отграничивающую внешний и внутренние слои бластомеров. У многих яйцеклеток еще на ранних стадиях дробления внутренние концы бластомеров расходятся и между ними возникает полость – *бластоцель*, которая может достигать значительных размеров.

Бластоцель выполняет функции:

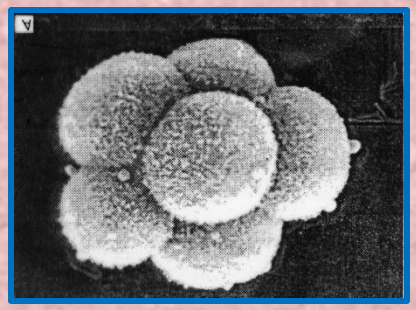
Благодаря активности бластомеров бластоцель заполняется жидкостью, объем которой может возрастать и играть определенную формообразовательную роль.

- дает возможность клеткам при гаструляции мигрировать внутрь зародыша;
- предотвращает взаимодействие между клетками, которые находятся выше и ниже её.

Бластоцель - первая полость многоклеточного зародыша, содержимое которой отличается от внешней по ионному составу. Клетки стенок бластоцели имеют между собой плотные контакты, обладающие избирательной проницаемостью для ионов. Избирательная способность приводит к избытку в бластоцели ионов Na^+ и Cl^-, обеспечивая в ней повышенное осмотическое давление и перенос воды. Давление растягивает поверхность зародыша, что важно для его последующего развития. Избыток натрия в бластоцеле может оказывать влияние на скорость клеточных циклов

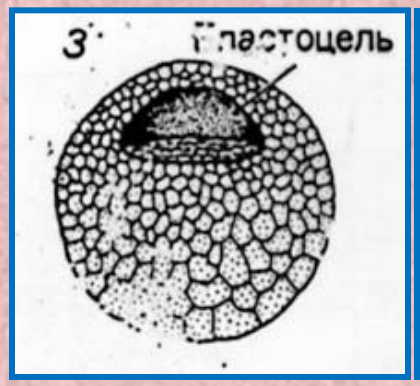
Типы бластул

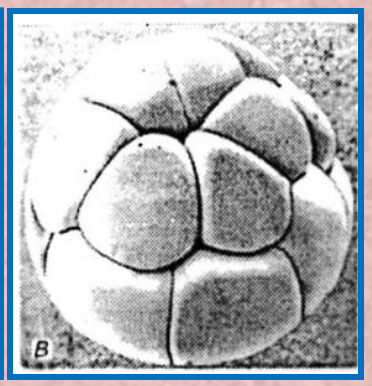
Разнообразные типы дробления приводят к образованию огромного числа разновидностей **бластул:**



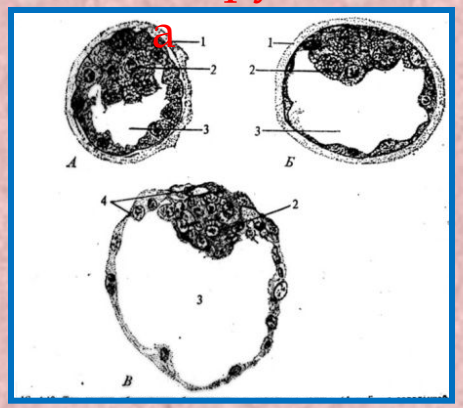
Морула

Целлобластула

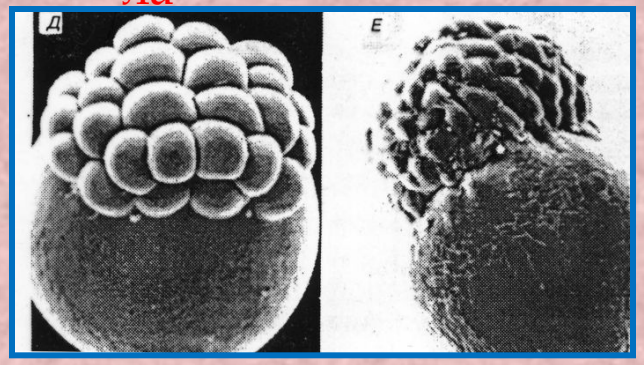




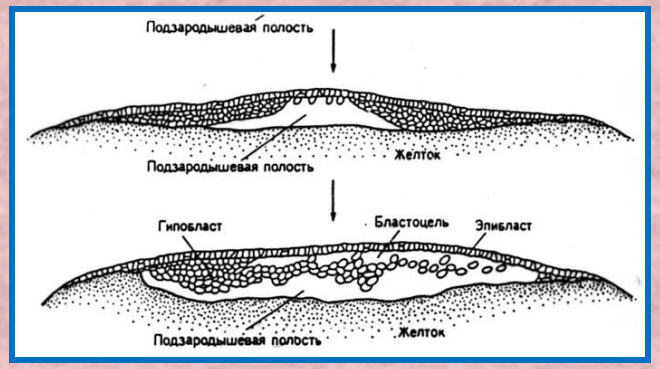
Амфибластула



Бластоциста (дискобластула)

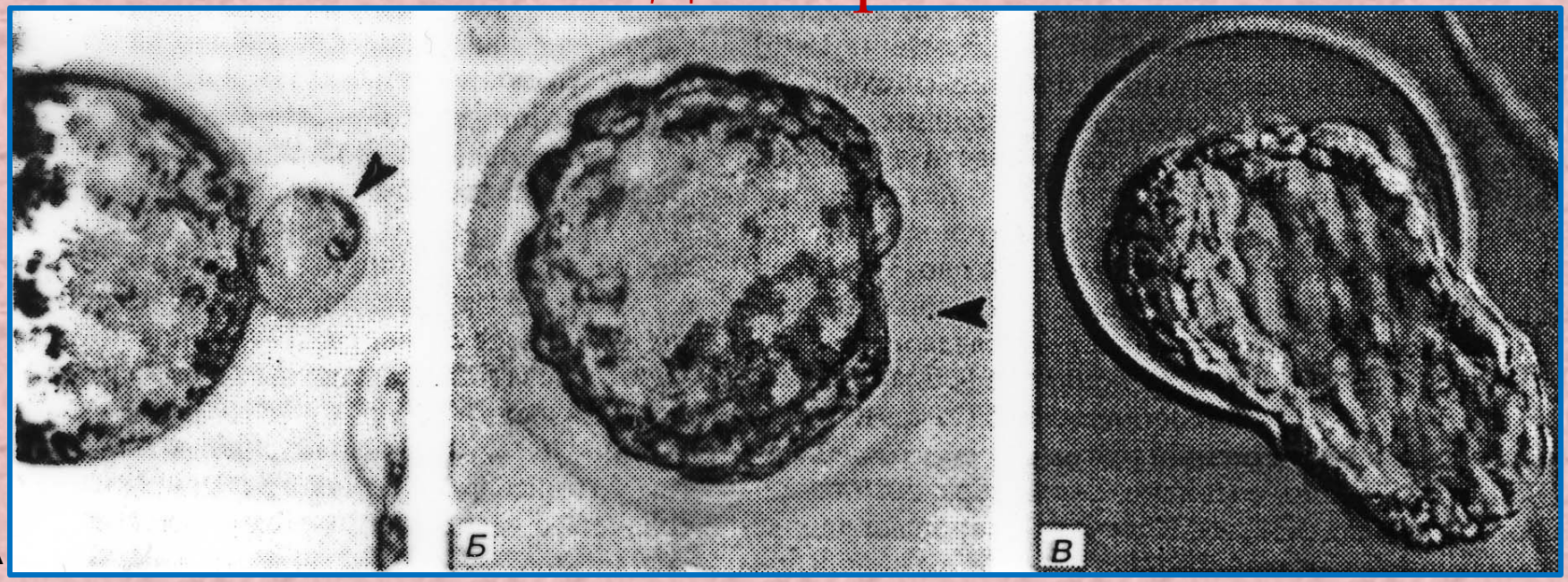


Дискобластула



Перибластула

Высвобождение бластулы из оболочки оплодотворения



А - черной стрелкой указан бластомер с ферментом стрипсином.
Б - стрелкой отмечено расплавление оболочки оплодотворения
В – выход бластулы из оболочки оплодотворения