

1. Взаимосвязь между мейозом и оплодотворением.

Лишь у немногих видов (некоторые кишечнополостные, морские ежи) мейоз доходит до конца без участия сперматозоида, внедряющегося в яйцеклетку. У большинства животных течение мейоза останавливается на некотором этапе созревания (возникает блок мейоза) и для дальнейшего его протекания требуется оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом или действие другого активирующего агента. Различают следующие три типа блока мейоза.

1. Мейоз останавливается на стадии диакинеза, т.е. участие сперматозоида необходимо для протекания обоих мейотических делений. Этот тип блока мейоза наблюдается у губок, отдельных представителей плоских, круглых и кольчатых червей, моллюсков и щетинко-челюстных и трех представителей млекопитающих: собаки, лисы и лошади.

2. Мейоз останавливается на метафазе первого деления созревания (у некоторых губок, немертин, кольчатых червей, моллюсков и почти всех насекомых).

3. Мейоз останавливается на метафазе второго деления созревания (почти у всех хордовых, а у летучих мышей - на анафазе второго деления созревания). Именно на этих стадиях созревания происходит овуляция яйцеклетки у млекопитающих. Оплодотворение позволяет завершиться ее созреванию и перейти к дальнейшему развитию.

Во время метафазы мейоза прогестерон индуцирует трансляцию белка pp39^{mos}. Это инактивирует протеазу циклина, что предотвращает деградацию циклина. Циклин остается связанным с белком cdc-2, и фактор, стимулирующий созревание (ФСС), сохраняет активность. В результате клетка задерживается в метафазе. При оплодотворении освобождаются ионы кальция, активирующие кальпен II – протеазу, специфически расщепляющую pp39^{mos}. Деградация pp39^{mos} приводит к тому, что протеаза циклина активируется М-фосфатазой. Следствием этой активации оказывается деградация циклина и инактивация ФСС.

21. СПОСОБЫ ОБРАЗОВАНИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЯИЦЕВЫХ ОБОЛОЧЕК.

Классификация

1. Первичные (ПО) – производные плазматической мембраны, они присущи якл почти всех животных, но особенно у позв., они пронизаны выростами якл и фолликулярных клеток, при малых увеличениях такая оболочка выглядит радиально исчерченной и называется zona radiata. Первичная оболочка яиц млеков похожа на блестящий ободок и назыв. Zona pellucida. ПО изменяется и достраивается после оплодотворения.

2. Вторичные (ВО) (хорион) образуются в яичнике, исключительно продукт выделения фолликулярных клеток, они есть далеко не у всех птиц, лучше выражены у насекомых, в хорионе есть 1 или неск узких отверстий (микропиле), через которые сперматозоид проникает в яйцо

3. Третичные (ТО) выделяются железами яичевода (у оплодотворенных или нет), у некот позв. развиты оч. сильно (акуловые, химеровые рыбы). У птиц ТО представлены белком, 2 слоями подскорлуповой пергаментной оболочки и скорлупой. ТО выделяются последовательно расположенными железами яичевода по мере движения яйца по яичеводу. Яйцо вращается во время движения благодаря гладкой мускулатуре стенок яичевода, о чем можно судить по винтовой закрученности халаз – плотных тяжей белкового в-ва, которые поддерживают желток в менее плотной массе белка.

Передне-задняя ось зародыша расположена всегда перпендикулярно направлению движения яйца по яичеводу, а направление от хвоста зародыша к голове совпадает с направлением вращения яйца (правило Бэра, не получено объяснений).

8. Оплодотворение: реакция активации сперматозоида.

Оплодотворением называют слияние сперматозоида с яйцеклеткой, завершающееся объединением их 2 ядер в одно ядро оплодотворенного яйца- зиготы. Функции сперматозоида: активация яйца, не специфична для сперматозоида, может быть заменена рядом мех. факторов. Может быть партеногенез – без сперматозоида. Вторая ф-я – внесение генетического материала в яйцеклетку – здесь он незаменим.

Взаимодействие гамет:

1. Дистантные
2. Контактные
3. Процессы, протекающие после вхождения сперматозоида в яйцеклетку

1. Эти взаимодействия осуществляются посредством хемотаксиса – движение сперматозоида по градиенту веществ, выделяемых яйцеклеткой. Существенно явление реотаксиса – движение сперматозоида по верхним отделам яичевода против встречного потока жидкости.

2. Второй тип взаимодействия – активация спермия материалом студенистой оболочки, вызывает акросомную реакцию: а) разрыв акросомного пузырька; б) выдвигание акросомного выроста.

Акросомную р-ю может инициировать растворенный материал студенистой оболочки, сама студенистая оболочка или непосредственный контакт с яйцом. Эта реакция может быть вызвана повышением концентрации Са в воде. У морских ежей контакт со студенистой оболочкой вызывает разрушение акросомы и выделение протеолитических ферментов. Полагают, что акросомную реакцию инициируют сульфатированные полисахариды студенистой оболочки, которые вызывают поступление ионов Са и Na в головку спермия и замещение ими ионов калия и водорода. Разрыв акросомного пузырька происходит в рез-те кальции-зависимого слияния акросомной мембраны с прилегающей плазматической

22. ОБРАЗОВАНИЕ И Ф-ИЯ ОБОЛОЧЕК КУРИНОГО ЯЙЦА.

Классификация

1. Первичные (ПО) – производные плазматической мембраны, они присущи якл почти всех животных, но особенно у позв., они пронизаны выростами якл и фолликулярных клеток, при малых увеличениях такая оболочка выглядит радиально исчерченной и называется zona radiata. Первичная оболочка яиц млеков похожа на блестящий ободок и назыв. Zona pellucida. ПО изменяется и достраивается после оплодотворения.

2. Вторичные (ВО) (хорион) образуются в яичнике, исключительно продукт выделения фолликулярных клеток, они есть далеко не у всех птиц, лучше выражены у насекомых, в хорионе есть 1 или неск узких отверстий (микропиле), через которые сперматозоид проникает в яйцо

3. Третичные (ТО) выделяются железами яичевода, у некот позв развиты оч. сильно (акуловые, химеровые рыбы). У птиц ТО представлены белком, 2 слоями подскорлуповой пергаментной оболочки и скорлупой. ТО выделяются последовательно расположенными железами яичевода по мере движения яйца по яичеводу. Яйцо вращается во время движения благодаря гладкой мускулатуре стенок яичевода, о чем можно судить по винтовой закрученности халаз – плотных тяжей белкового в-ва, которые поддерживают желток в менее плотной массе белка.

3. ТИПЫ ПИТАНИЯ ЯЙЦЕКЛЕТОК.

Существует несколько типов питания яйцеклеток.

1. Диффузный, или фагоцитарный – наиболее примитивный способ питания ооцитов многоклеточных животных (губки и пресноводная гидра). Основной биохимический процесс в цитоплазме – это синтез гидролитических ферментов для переваривания фагоцитарного материала, который откладывается в лизосомах (фаголизосомах). Настоящих желточных гранул при данном типе питания не образуется.

2. Солитарный (одиночный) - растущий ооцит не связан непосредственно с другими клетками и получает все вещества, необходимые для синтеза макромолекул, из окружающей среды (полости гонады и целомической жидкости) в низкомолекулярной форме (у колониальных гидроидных полипов, приапулидов, морских звезд, планетника и др.) Желток и все типы РНК синтезируются самими ооцитами. Желток по своему происхождению является часто эндогенным.

3. Нутриментарный – встречается у различных групп червей, членистоногих. В яичниках данных животных ооцит окружен специальными питающими клетками - трофоцитами, которые представляют собой абортивные половые клетки, связанные с ооцитом цитоплазматическим мостиком. Растущий ооцит и трофоциты представляют собой сестринские клетки (возникают из одного гнезда размножающихся оогониев). Судьба оогонийной клетки зависит от количества цитоплазматических мостиков, которыми она связана с другими оогониями – важная роль связности клетки для определения направления дифференцировки. Трофоциты синтезируют р-РНК, которая поступает по цитоплазматическим мости-

7. СТРОЕНИЕ ЖГУТИКОВОГО СПЕРМАТОЗОИДА.

Каждый спермий содержит гаплоидное ядро, двигательную систему, обеспечивающую перемещение ядра, и мешок, заполненный ферментами, необходимыми для проникновения ядра в яйцо.

Большая часть цитоплазмы элиминируется при созревании, сохраняются только некоторые органеллы. В период созревания гаплоидное ядро приобретает обтекаемую форму, ядро сильно уплотняется. Впереди него лежит акросомный пузырек, произошедший от апл. Гольджи и содержащий ферменты, переваривающие белки и полисахариды (похож на измененную лизосому). Служит для проникновения в яйцо через внешние покровы. У морского ежа между ядром и акросомой есть обл., содержащая глобулярный актин. Он используется для образования пальцеобразного выроста. (служит для узнавания яйцеклетки). Акросома и ядро образуют головку спермия.

Перед акросомой – утолщение – головной чехлик.

Способы передвижения различны. У аскариды при помощи ламеллоподий, но у большинства при помощи жгутика. Аксонему жгутика образуют микротрубочки, отходящие от центриоли в основании ядра. Стержень аксонемы сост. Из 9 двойных микротрубочек и 2 центральных одиночных микротрубочек. Далее вспоминаем цитологию. Связаны между собой тубулином.

С микротрубочками связан динеин – обладает атф-азной активностью и осуществляет движение спермия. (синдром триада Картеджнера – динеин отсутствует во всех клетках – сперматозоиды неподвижны.)

Энергия биения жгутика исходит от кольца митохондрий в обл. шейки спермия.

У многих видов между митохондриями и аксонемой – слой плотных волокон. Этот слой придает хвостовому отделу спермия большую жесткость. Толщина слоя уменьшается от головки к хвосту – служит для предотвращения слишком резких изгибов головки.

4. КЛАССИФИКАЦИЯ ЯЙЦЕКЛЕТОК.

По количеству откладываемого в период вителлогенеза желтка яйцеклетки принято делить на

полилецитальные, или многожелтковые (большинство членистоногих, рыбы, птицы), **мезолецитальные** – со средним количеством желтка (амфибии, осетровые рыбы), **олиголецитальные** – маложелтковые (большинство червей, моллюсков, иглокожих) и **алецитальные**, т.е. практически безжелтковые (плацентарные формы млекопитающие, а также некоторые беспозвоночные).

Количество желтка строго детерминировано генетически и не зависит от условий питания самки.

23. СТРОЕНИЕ КУРИНОГО ЯЙЦА.

Классификация яйцевых оболочек

- Первичные (ПО) – производные плазматической мембраны, они присущи якл почти всех животных, но особенно у позв., они пронизаны выростами якл и фолликулярных клеток, при малых увеличениях такая оболочка выглядит радиально исчерченной и называется zona radiata. Первичная оболочка яиц млеков похожа на блестящий ободок и назыв. Zona pellucida. ПО изменяется и достраивается после оплодотворения.

- Вторичные (ВО) (хорион) образуются в яичнике, исключительно продукт выделения фолликулярных клеток, они есть далеко не у всех птиц, лучше выражены у насекомых, в хорионе есть 1 или неск узких отверстий (микропиле), через которые сперматозоид проникает в яйцо

- Третичные (ТО) выделяются железами яичевода, у некот позв развиты оч. сильно (акуловые, химеровые рыбы). У птиц ТО представлены белком, 2 слоями подскорлуповой пергаментной оболочки и скорлупой. ТО выделяются последовательно расположенными железами яичевода по мере движения яйца по яичеводу. Яйцо вращается во время движения благодаря гладкой мускулатуре стенок яичевода, о чем можно судить по винтовой закрученности халаз – плотных тяжей белкового в-ва, которые поддерживают желток в менее плотной массе белка.

кам в ооцит в виде комплекса с рибосомными белками под действием разности электрических потенциалов или, по мнению других авторов, под действием сил гидростатического давления. Основная часть желточных белков синтезируется в соматических клетках (желток по происхождению - экзогенный) и поступает в ооцит посредством пиноцитоза.

4. **Фолликулярный** – наиболее распространенный и совершенный (у ряда беспозвоночных и у всех хордовых). Из соматических клеток гонады образуется один или несколько слоев фолликулярного эпителия, который окружает ооцит. Ооцит вместе с фолликулярным эпителием называется фолликулом. Этот способ может сочетаться с нутриментарным (у насекомых).

Фолликулярный эпителий отделен от ооцита периооцитным пространством, которое пересекается множеством отростков фолликулярных клеток. Через контакты щелевого типа осуществляется перенос ионов и низкомолекулярных веществ (в частности цАМФ). Фолликулярный эпителий играет роль избирательно проницаемого барьера для белков, поступающих из кровеносных сосудов в периооцитное пространство. Благодаря этому в периооцитном пространстве создается повышенная концентрация вителлогенинов, поглощаемых растущим ооцитом путем пиноцитоза. Т.о, фолликулярный эпителий служит органом избирательного транспорта к ооциту необходимых ему питательных веществ, синтезированных в органах материнского организма и перенесенного к яичнику с током крови. У многих животных фолликулярные клетки на поздних стадиях оогенеза выделяют белки для построения вторичной оболочки яйцеклетки.

мембраной спермия. По сути дела это является реакцией экзоцитоза.

Второй этап акросомной реакции – образование акросомного выроста. Этот вырост возникает в результате полимеризации молекул глобулярного актина и образования актиновых филаментов. Этот процесс, как полагают, происходит из-за выхода ионов водорода из головки спермия. До активации спермия полимеризация актина, вероятно, блокирована регуляторным белком, сопровождающее активацию повышение внутриклеточного РН может воспрепятствовать выполнению этой функции. Значительное повышение РН вызывает не только образование акросомного выроста, но и активирует динеиновую АТФ-азу в шейке спермия. В результате такой активации происходит быстрое использование АТФ и увеличение интенсивности дыхания митохондрий. Эта энергия используется для обеспечения движения жгутика.

Далее акросомный вырост вступает в контакт с желточной оболочкой при участии белка биндина. Это белок осуществляет узнавание желточной оболочки своего вида.

Для организмов с внутренним оплодотворением ситуация немного иная. Спермии млекопитающих не способны к акросомной реакции, если они не находятся в половых путях самки. Условия, требующиеся для капситазации (приобретения оплодотворяющей способности) варьируют в зависимости от вида. Механизмы этого процесса пока не ясны.

Вопрос об инициации акросомной реакции у млекопитающих тоже спорен. У некоторых видов инициация происходит на некотором расстоянии от яйца, у морской свинки инициация происходит в определенный момент времени. Выделенные ферменты называют лизинами, они позволяют спермию проникать через лучистый венец. У некоторых для этого участие ферментов не требуется.

Прозрачная оболочка яиц млекопитающих выполняет такую же роль, как и желточная оболочка. Прикрепление спермия к прозрачной оболочке лишь относительно, а не абсолютно специфично.

Куриное яйцо.

1. скорлупа с восковой кутикулой
2. две подскорлуповые оболочки с возд камерой между ними (на одном полюсе)
3. белковые оболочки:
 - наружная жидкая
 - плотный (белковый) мешок
 - халазиферная
 - внутренняя жидкая
4. белковая связка
5. халаза
6. слои желтка
 - желтый желток
 - белый желток (концентрическими слоями)
7. бластодиск
8. желточная мембрана
9. пандерово ядро
10. латембра (в центре желтка)

Оболочки кур яйца.

1. скорлупа с восковой кутикулой
2. две подскорлуповые оболочки с возд камерой между ними (на одном полюсе)
3. белковые оболочки:
 - наружная жидкая
 - плотный (белковый) мешок
 - халазиферная
 - внутренняя жидкая
4. белковая связка
5. халаза
6. слои желтка
 - желтый желток
 - белый желток (концентрическими слоями)
7. бластодиск
8. желточная мембрана
9. пандерово ядро
10. латембра (в центре желтка)

25. ОРГАНОГЕНЕЗ: РАЗВИТИЕ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ У ПТИЦ.

У птиц парный зачаток сердца возникает в середине вторых суток инкубации в виде 2 симметрично расположенных углощипий висцерального листка мезодермы, который тесно связан с энтодермой. Левый и правый зачатки соединяются лишь после сворачивания энтобласти в трубку головной кишки, причем вентральная последняя. Из объединяющихся трубок висцеральной мезодермы возникает мышечная стенка сердца – миокард. Внутренняя оболочка сердца – эндокард – также получается в результате слияния 2 трубчатых зачатков, образованных мигрировавшими по энтобласти и миокарду мезенхимными клетками. Единая желточная трубка переходит в желточные вены, несущие кровь от внезародышевой системы кровообращения со стенки желточного мешка. Сердечная трубка лежит в широкой перекардиальной полости, являющейся частью целома. Точно так же, как у цыпленка, развивается сердце у всех амниот. В отношении цитодифференцировки сердечная мышца отличается от скелетной тем, что здесь не сливаются миобласты и не образуются мышечные волокна. На протяжении всего онтогенеза эта ткань сохраняет клеточное строение.

Кровеносные сосуды позвоночных развиваются, видимо, исключительно из мезенхимы. Они закладываются в виде не связанных друг с другом кровяных островков – клеточных скоплений, внутри которых позже образуются просветы. Затем отдельные трубочки сливаются в рыхлую сеть. Эти стадии развития особенно

29. РАЗВИТИЕ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА ПОЗВОНОЧНЫХ.

Наиболее важные черты сложных морфологических преобразований, происходящих в ходе развития осевого скелета у позвоночных, таковы. Опорной системой тела в онтогенезе разных позвоночных служит хорда. На следующих этапах онтогенеза развиваются частично (в связи с хордой и независимо от нее) хрящевые структуры. Хрящевой скелет оказывается дефинитивным у круглоротых (Cyclostomata) и у хрящевых рыб (Elasmobranchii). У большинства позвоночных на более поздних стадиях онтогенеза хрящевой скелет дополняется и в большей своей части замещается костным скелетом.

Источником для развития осевого скелета, как уже сказано, служит склеротом. Эта часть сомитов состоит из массы мезенхимных клеток. Размножаясь, они заполняют пространство, окружающее хорду, покрывая ее и оказываются источником развития хрящевых тел и дуг позвонков. Мезенхима склеротома распространяется таким образом, что покрывает развивающийся спинной мозг на всем его протяжении, хвостовые артерии и вены. С каждой стороны хорды развиваются треугольные массы, углы которых постепенно вытягиваются в спинном, брюшном и срединном направлениях. Так возникают зачатки *невральных, поперечных и хордальных отростков позвонков*. Хордальные отростки одной стороны срастаются с хордальными отростками другой стороны, таким образом начинают формироваться позвонки. В образовании позвонка участвует задняя часть одного склеротома и передняя часть следующего за ним склеротома; так, образуясь позвонки не соответствуют «первичным позвонкам» (сомитам) и их миотомам: каждый миотом соприкасается с задней половиной одного и передней половиной следующего за ним позвонка, т. е. они располагаются на стыках двух миотомов. Вскоре начинается охрящевание позвонков. Заключенная в образу-

26. РАЗВИТИЕ МОЗГА У ЦЫПЛЕНКА.

Нервная трубка зародышей всех позвоночных вскоре после своего замыкания состоит из более широкого переднего (первичный мозговой пузырь или первичный головной мозг – archencephalon) и более узкого заднего отдела. Первичный головной мозг открывается наружу невропором, а задний отдел посредством нервно-кишечного канала связан с задним отделом гастроцеля (в области дорсальной губы бластопора). Невропор и нервно-кишечный канал потом зарастают. Нервная трубка по средней линии подстилается хордой, которая доходит до задней границы первичного головного мозга, который подстилается тканью, происшедшей из прекардальной пластинки. Как правило, задняя граница первичного головного мозга также отмечена резкой складкой вентральной стенки нервной трубки (вентральная мозговая складка), спереди от которой вентральная стенка первичного мозгового пузыря образует воронкообразный выступ (infundibulum), или воронку мозга. Вентральная мозговая складка и воронка формируют характерный для всех позвоночных теменной, или среднемозговой, изгиб. Далее передняя часть нервной трубки дифференцируется на 3 мозговых пузыря: передний (prosencephalon), расположенный спереди от вентральной складки, средний (mesencephalon), находящийся над этой складкой, и задний (rhombencephalon), без резкой границы переходящий в спинной мозг. У зародышей высших позвоночных уже на стадии трех мозговых пузырей при взгляде сверху отчетливо видны боковые выступы переднего мозгового пузыря, впоследствии дающие начало глазным зачаткам. Позже передний мозговой пузырь подразделяется на 2 отдела: передний (telencephalon) и промежуточный (diencephalon) мозг, из боковых стенок которого в даль-

31. ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО РАЗВИТИЯ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.

У высших млекопитающих яйца алецитальные (очень небольшое количество желтка в бластомерах все же имеется, но желток этот впоследствии выталкивается). Дробление полное. Бластомеры связаны, очевидно, очень слабо и могут поворачиваться относительно друг друга. С самого начала дробление асинхронное. Уже на стадии 2-4 бластомеров начинает функционировать геном зародыша, и со стадии 8 клеток трансляция белков идет полностью на зародышевых, а не на материнских матрицах. Для млекопитающих также характерно образование плотных контактов между бластомерами – их компактизация. В результате дробления образуется плотная морула (стерробластула). В моруле очень скоро (у зародышей мыши на стадии 16 бластомеров) выделяется слой светлых наружных клеток и более темная плотная масса внутренних клеток. Из наружного слоя впоследствии развивается внезародышевая ткань – трофобласт, а из внутренней массы (зародышевого узелка) – сам зародыш. То, разделение на зародыш и внезародышевые части происходит уже в раннем дроблении. Вскоре (у мыши на стадии 32 бластомеров) в зародыше возникает обширная полость, заполненная выделенными клетками трофобласта. На этой стадии зародыш называется бластоцистой. Вслед за этим в зародышевом узелке обособляется внутренний обращенный в полость бластоцисты слой. Его называют либо энтодермой, либо гипобластом. Краевые клетки гипобласта распространяются по внутренней поверхности трофобласта, образуя стенку полости, называемой желточным мешком (желтка, правда в нем нет). Одновременно с образованием желточного мешка или вскоре вслед за этим начинает формироваться полость амниона. Лишь у немногих млекопитающих она образуется примерно также, как у низших амниот, т. е. путем смыкания краев трофобласта над зародышевым узелком. У большинства она возникает кавитационным, или шизоцельным, путем, т. е. благодаря расхождению клеток за-

27. ОРГАНОГЕНЕЗ: РАЗВИТИЕ СЕРДЦА.

У птиц парный зачаток сердца возникает в середине вторых суток инкубации в виде двух симметрично расположенных углощипий висцерального листка мезодермы, который тесно связан с энтодермой. Левый и правый зачатки соединяются лишь после сворачивания энтобласти в трубку головной кишки, причем вентральная последняя. Из объединяющихся трубок висцеральной мезодермы возникает мышечная стенка сердца – миокард. Внутренняя оболочка сердца – эндокард – также получается в результате слияния двух трубчатых зачатков, образованных мигрировавшими по энтобласти и миокарду мезенхимными клетками. Единая сердечная трубка переходит в широкие желточные вены, несущие кровь от внезародышевой системы кровообращения со стенки желточного мешка. Сердечная трубка лежит в широкой перекардиальной полости, являющейся частью целома. Сердечная мышца отличается от скелетной тем, что в ней не сливаются миобласты и не образуются мышечные волокна. Кровеносные сосуды развиваются исключительно из мезенхимы. Они закладываются в виде не связанных друг с другом кровяных островков – клеточных скоплений, внутри которых потом образуются просветы. Затем отдельные трубочки сливаются в рыхлую сеть. Наружные клетки островков (ангиобласт) уплощаются и вступают в контакт друг с другом, образуя эндотелиальную стенку сосуда, а внутренние клетки (гемобласт) превращаются в клетки крови. Первые крупные сосуды зародыша – желточные вены. Расположение возникающих в дальнейшем сосудов в основном определяется окружающими их морфологическими структурами. Так, в головной области зародышей всех позвоночных вначале образуются 6 пар дуг аорты – по числу жаберных дуг. Большинство потом дегенерирует. Лишь те сосуды, направление которых соответствует анатомическим особенностям тела взрослого животного и через которые проходит достаточно мощный кровяной поток, превращаются в развитые кровеносные стволы.

33. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СЕГМЕНТАЦИИ.

Эдвард Льюис исследовал работу генов гомеозиса (гомеотических), т. е. генетическую регуляцию процесса сегментации. 20 генов собственно сегментации: считают сегменты, определяют полярность. 50 генов гомеозиса отвечают за структуру сегмента, форму сомита.

Бетсем считал: гомеозис – шаговая симметрия, т. е. организм разделен на части, если сдвинуть на 1 сомит, они совпадут, т. е. совмещение частей при движении на 1 элемент. То. Гены гомеозиса за схожесть сомитов.

Корочкин (на голове половые органы – мутация генов гомеозиса).

Гены гомеозиса в кластерах, их экспрессия в пределах кластера, алгоритм экспрессии в порядке морф. структуры. Морфологическая структура = коллинеарность = чертеж на объект. Гомеобокс – последовательность из 180 пар оснований, (маркированность). Различия гомеобокса нивелируются в гомеодомене.

Эти гены у всех сегментированных животных, гены экспрессируются в раннем развитии и работают 1 раз. Гомеобокс у всех животных, даже у несегментированных (пр. нематоды).

Препатер – химическая предразметка будущего сегмента, окраска генов гомеозиса (гены только начинают работать) в неоплодотворенном яйце дрозофилы.

28. ОБРАЗОВАНИЕ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА СОМИТОВ.

У всех позвоночных имеется осевая и боковая мезодерма, причем осевая подразделяется на сомиты (метамеризуется). Способ закладки и дифференцировки сомитов в разных классах хордовых неодинаков. У ланцетника сомиты формируются в виде энтероцельных выпячиваний архентерона и с самого начала содержат участок целомической полости. У большинства позвоночных сомиты сначала закладываются в виде сплошных скоплений мезодермальных клеток и лишь позже в них возникает полость путем расхождения этих клеток. Далее из сомита образуется 3 основных закладки:

§ наружная, обрабатываемая эктодермой стенка сомита формирует кожный листок, или дерматом (из его клеток потом возникает соединительная часть кожи, представленная преимущественно фибробластами);

§ внутренняя часть сомита, примыкающая к хорде (нижние позв) или к хорде и нервной трубке (высшие), образует склеротом – зачаток осевого скелета, вскоре распадающийся на отдельные клетки;

§ часть сомита между дерматомом и склеротомом – миотом – зачаток всей поперечно-полосатой мускулатуры.

В разных классах позвоночных соотношение и темпы развития частей сомита неодинаковы. У низших основная часть сомитов представляет собой миотомы. У высших сомиты вначале подразделяются на

35. ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ ПОЛОСТИ ТЕЛА. СПОСОБЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЦЕЛОМОВ.

Два принципиально отличных типа (способа) закладки мезодермы:

1. *телобластический* — у спирально дробящихся форм. Две крупные клетки потомства бластомера 4d, симметрично расположенные в полости бластоцеля в области губ бластопора, дают начало всей целомической мезодерме личинки. Эти бластомеры — *мезобласты* (*мезотелобласты*). Более мелкие, мезодермальные клетки отпочковываются от этих крупных бластомеров путем последовательных делений. В результате возникает пара мезодермальных полосок. Позже они подразделяются на парные *сомиты*, внутри которых путем расхождения клеток образуются участки вторичной полости тела, или *целома*.

Шизоцельный (кавитационный) способ образования полостей — образ-е путем расхождения клеток. При телобластическом способе закладки целомическая мезодерма образуется из двух бластомеров со строго определенной генеалогией. Мезодерма при этом никак не связана с энтодермой, образующейся из других бластомеров. Закладка мезодермы из отдельных предназначенных к тому бластомеров имеет место также у большинства круглых червей, некоторых ракообразных и в ряде других групп первичноротых животных. В разных систематических группах генеалогия порождающих мезодерму бластомеров весьма различна.

2. *энтероцельный* — у иглокожих, ланцетника, кишечнодышащих, плеченогих. Материал будущей мезодермы вворачивается вместе с энтодермой в составе единого гастрального выпячивания, и в процессе инвагинации граница между обоими закладками, как правило, неразлич-

дерматом и массу склеротомных клеток, а миотом (точнее, скопление эмбриональных мышечных клеток, - миобластов) появляется позже на внутренней поверхности дерматомы. Вначале осевая мезодерма метамеризуется не только в туловищной, но и в головной части тела зародыша. Но во взрослом состоянии головные сомиты распадаются (кроме ланцетника) вскоре после своего возникновения. Основная часть их клеток образует парные хрящевые закладки задней части черепа – парахордалии. Таким образом, эта клеточная масса по своим потенциалам соответствует склеротомам. Передние концы парахордалии, как и передний конец хорды, находятся на уровне вентральной мозговой складки. Спереди от нее возникают ещё 2 парные Г-образные хрящевые закладки черепа – трабекулы. Их задняя часть строится из мезенхимы прехордальной пластинки, а передняя – из клеток нервного гребня (как и висцеральный скелет). Туловищные сомиты всех позвоночных в конце концов также распадаются, но намеченная ими метамерия тела у взрослых животных сохраняется. Во-первых, это связано с тем, что сомиты определяют расположение спинномозговых (спинальных) нервных ганглиев, во-вторых, выходящие из спинальных ганглиев нервные окончания прорастают всегда через передние, а не задние половины сомитов, в-третьих, метамеризация закрепляется в расположении тел позвонков: каждый позвонок возникает из передней части более заднего сомита и задней части более переднего сомита.

чима. Только проследив судьбу закладок в ретроспективном порядке, т.е. идя от поздних стадий развития назад, к ранним, можно выяснить, какую часть гастроляного впаивания выстилает материал будущей мезодермы. *Первичный кишечник (архентерон)* — впаивание, включающее в себя материал и энтодермы и мезодермы (а у хордальных еще и хорды). Гастроцель в этих случаях называется полостью первичной кишки (полостью архентерона). Мезодерма выделяется из архентерона путем выпячивания его стенок и отшнуровки возникших выпячиваний, реже – путем деламинации стенок архентерона или иммиграции клеток из них. После отделения мезодермы в составе стенки архентерона остается уже чисто энтодермальный материал, и архентерон превращается в полость вторичной (дефинитивной) кишки.

Как и полость сомитов первичноротых, полость отшнуровавшихся мезодермальных пузырьков (часть бывшей полости архентерона) называется целомом. И телобластический, и энтероцельный способы в этом виде встречаются у сравнительно немногих форм. Эти формы относятся к двум разным ветвям животного мира – к первично- и вторичноротым животным. Первичноротые — животные, у которых отверстие бластопора непосредственно превращается в ротовое отверстие, вторичноротые – у которых ротовое отверстие закладывается вторично, на стороне тела, противоположной бластопору (бластопор превращается в анальное отверстие).

У *Spiralia* — телобластическая закладка мезодермы. Огромный тип членистоногих, у которых телобластичность почти утрачена, естественно выводится из типичных *Spiralia* – кольчатых червей. У иглокожих — энтероцельность.

До гомеозисных генов существует ещё каскад генов, работа которых и определяет препарат. Это:

1. гены материнского эффекта: bicoid – ответственный за передний, задний концы; torso – за передне-задний градиент; oskar – за задние структуры.

2. gap гены – регуляторы разделения полос, являются на раннем дроблении (полоски соответствуют числу сегментов), у этих генов смешанное происхождение: материнское и зиготическое.

3. pair-rule гены ответственные за разделение сомита на 2 части, у каждого полусомита свой регулятор генов. Происхождение этих генов тоже смешанное.

4. гены гомеозиса работают во всех сомитах, это гены структуры сомита.

нейшем развиваются глазные зачатки. Средний не рачленяется, а задний отдел делится на задний (metencephalon) и продолговатый (myelencephalon), переходящий в спинной мозг. У низших позвоночных эти отделы лежат примерно в одной плоскости, а у высших почти сразу после формирования всех отделов головной мозг образует затылочный (на месте перехода продолговатого мозга в спинной и направлен в ту же сторону, что и теменной) и мозговой (в области заднего мозга и назван так потому, что потом в вентральной стенке этого пузыря возникнет варолиев мост, и направлен в сторону, противоположную двум другим изгибам) резкие изгибы. В области переднего мозга разрастаются переднебоковые стенки, что приводит к образованию пары выступов – зачатков полушарий головного мозга, которые особенно сильно разрастаются у высших позвоночных, где накрывают собой почти все отделы мозга, вплоть до мозжечка. Неравномерное разрастание их поверхности приводит к появлению глубоких борозд. У низших позвоночных полушария переднего мозга развиты значительно слабее. Из них образуются лишь обонятельные доли мозга. Из боковых стенок промежуточного мозга выпячиваются зачатки глаз – глазные пузыри. Утолщения боковых стенок промежуточного мозга образуют зрительные бугры. Дно промежуточного мозга формирует глубокое выпячивание – воронку мозга. Из её нижнего конца возникает нейральная часть гипофиза. Железистая часть гипофиза развивается из выступа стомодеума – так называемого кармана Ратке. Из стенки промежуточного мозга, расположенной сзади от воронки, образуется подбугровая область мозга – гипоталамус, а в области тонкой дорсальной стенки промежуточного мозга – эпифиз, или шишковидная железа.

родышевого узелка. Дно полости амниона (примыкающее к гипобласту) представляет собой зародышевый щиток (иногда он сильно изогнут), а крыша гомологична амниотической оболочке (гомологом серозной оболочки следует считать трофобласт). Сам зародыш развивается из зародышевого щитка, подобно развитию зародыша у низших амниот (проходя через стадии первичной полоски, первичной бороздки с генезовским узелком и т.д.). У некоторых млекопитающих (летучие мыши, морские свинки) возникает, как у рептилий, мезодермальный мешочек; у других, как у птиц, вперед от генезовского узелка растет плотных хордальный вырост без полости внутри. После образования первичной полости часть выселившихся из неё мезодермальных клеток проникает в пространство между трофобластом и стенкой желточного мешка и дает начало внезародышевой мезодерме. У приматов аналогичная закладка (первичная мезенхима) формируется ещё раньше – одновременно с трофобластом и независимо от неё обособившись к этому времени зародышевого щитка. В массе внезародышевой мезодермы (мезенхимы) возникают лакуны, которые затем сливаются между собой, образуя полость внезародышевого целома. В трофобласте развиваются к этому времени многочисленные выросты – первичные ворсинки, в которые затем врастают клетки внезародышевой мезодермы (мезенхимы), образуя там кровеносные сосуды. Ворсинки трофобласта с выросшими в них кровеносными сосудами называются вторичными ворсинками, а сам трофобласт с вторичными ворсинками – хорионом. Позже у зародышей млекопитающих развивается образование, сходное с аллантоисом; иногда его называют аллантоидной ножкой. Она построена исключительно из внезародышевой мезодермы и богата кровеносными сосудами, подрастающими изнутри к ворсинкам хориона. И вторичные ворсинки хориона, и аллантоидная ножка представляют собой важнейшие эмбриональные приспособления, необходимые для установления связи между кровеносными системами плода и матери. Эта связь осуществляется благодаря имплантации.

хорошо видны на краю бластодиска зародышей птиц, но по существу не отличаются и у других позвоночных. Наружные клетки островков (**ангиобласт**) уплощаются и вступают в контакт друг с другом, образуя эндотелиальную стенку сосуда, а внутренние клетки (**геобласт**) превращаются в клетки крови. Первые крупные сосуды зародыша – парные желточные вены, впадающие в трубчатый зачаток сердца сзади и несущие (у амниот) к сердцу кровь от внезародышевых частей, а также выходящий из переднего конца зачатка сердца ствол аорты, разделяющийся на 2 артериальных ствола. Расположение возникающих в дальнейшем кровеносных сосудов в основном определяется окружающими их морфологическими структурами. Так, в головной области всех позвоночных вначале образуются 6 парных дуг аорты – по числу жаберных дуг. У высших позвоночных большинство этих сосудов впоследствии дегенерирует. Вообще, в начале развития возникает избыточное число мелких сосудов, часть которых в дальнейшем запусает или превращается в капилляры. Лишь те сосуды, направление которых соответствует анатомическим особенностям тела взрослого животного и через которые проходит достаточно мощный кровяной поток, превращаются в развитые кровеносные стволы. Изучая развитие кровеносной системы, В. Ру впервые пришел к принципу эквивалентности: один и тот же план строения кровеносной системы взрослого организма создается разными путями из беспорядочных, вариабельных «узоров» эмбриональных кровеносных сосудов.

щийся позвоночный столб хорда впоследствии почти целиком дегенерирует, точнее редуцируется до межпозвоночных прослоек. Хрящевой, а позднее костный позвоночный столб замещает функционально хорду.

Хрящевые ребра развиваются независимо от позвоночника в межмышечных связках, в их спинных отделах. Они растут в брюшном направлении, концы выросших хрящевых ребер сливаются друг с другом, образуя зачаток *грудины*.

Сложные процессы происходят при развитии *скелета голловы*, т.е. развитии *черепа* и *висцерального скелета*. Череп образуется по бокам и впереди переднего конца хорды. Сначала развивается и дифференцируется соединительная ткань, окружающая головной мозг и развивающиеся органы слуха, зрения и обоняния. Этот так называемый перепончатый череп постепенно охрящевевает, а впоследствии происходит окостенение.

У ранних эмбрионов позвоночных хрящевой череп состоит из нескольких независимых зачатков: *трабекул* («черепных переключателей»), *парахордальных хрящей* (от греч. para – подле, chorde – струна; парахордальный – находящийся рядом, по бокам хорды) и *хрящевых капсул* вокруг органов зрения, слуха и обоняния.

Передняя часть трабекул развивается из клеточного материала, мигрирующего из ганглиозной пластинки, значит, она эктодермального происхождения. Задняя часть их развивается из мезенхимы склеротомов. Хрящевые капсулы органов чувств развиваются из мезенхимы разного происхождения: слуховая капсула - из мезенхимы склеротомов, хрящ носовой капсулы, как показал в 1939 г. И.И. Шмальгаузен, развивается из эмбрионального зачатка носа. Неясно происхождение соединительно-тканной капсулы, окружающей глазное яблоко и превращающейся впоследствии в хрящевую.

36. АЛЛАНТОИС. РАЗВИТИЕ И ФУНКЦИИ.

К концу 3-х суток инкубации у куриного зародыша появляется новый эмбриональный орган, характерный для всех амниот, - аллантаис. Образован энтодермой, а также прилежащим к ней висцеральным листком мезодермы и представляет собой вырост задней кишки зародыша.

Ф:

1. работает как зародышевый орган выделения – вплоть до вылупления зародыша в аллантаисе накапливаются продукты распада.

2. служит органом дыхания зародыша; в мезодермальной оболочке аллантаиса развивается мощная сеть кровеносных сосудов, а по мере развития зародыша аллантаис сильно разрастается и в конце концов занимает полость внезародышевого целома, тесно срастаясь с серозной оболочкой.

Хориоаллантаис — обильно снабженная кровеносными сосудами оболочка, возникшая в результате сращения стенки аллантаиса и серозы, (у птиц и млекопитающих). Аллантаис, как амниотическая и серозная оболочки, относится к внезародышевым органам. К концу развития большая часть его отбрасывается, и лишь незначительная часть втягивается внутрь зародыша, образуя мочевой пузырь.

40. Партогенез естественный и искусственный.

Яйца многих животных могут быть активированы естественно или искусственно без помощи сперматозоида. Развитие без участия сперматозоида называют партеногенезом. Естественный партеногенез типичен для летных поколений некоторых ракообразных и коловраток; он обнаружен у пчел, ос ряда чешуекрылых, а из позвоночных – у некоторых видов ящериц и змей. По искусственному партеногенезу: удалось стимулировать развитие неоплодотворенных яиц тутового шелкопряда кратковременным нагреванием или потиранием щеткой; действием гипери или гипотонической морской воды, кислотами, мочевиной, сахарозой вызвали партеногенез у яиц морского ежа; уколом иглы, смоченной в лягушиной крови, активировали яйца лягушки. Рождение партеногенетических особей у млекопитающих не наблюдалось. В некоторых случаях спонтанного партеногенеза дробящиеся зародыши становятся источниками опухолей яичника – тератом, в которых могут развиваться зачатки органов.

В большинстве случаев после партеногенетической активации яйцеклетки в ней восстанавливается диплоидный набор хромосом. Существует 2 основных способа диплоидизации. При амейотическом партеногенезе выпадает процесс редукции числа хромосом. При мейотическом партеногенезе редукция числа хромосом происходит, но диплоидный набор восстанавливается путем объединения хромосомных наборов обоих ядер, получившихся в результате митотического деления гаплоидного ядра яйцеклетки. Своеобразной разновидностью партеногенеза является гиногенез – оплодотворение спермой другого (родственного) вида, которая лишь активирует яйцеклетку, но не вносит свой генетический материал в геном зародыша (яйца серебряного караса – спермой сазана, плотвы). В популяциях гиногенетических животных встречаются только самки.

37. ИМПЛАНТАЦИЯ И ПЛАЦЕНТАЦИЯ. ФУНКЦИИ И ТИПЫ ПЛАЦЕНТ.

Характерное свойство развития высших млекопитающих – более или менее плотное соединение зародыша со стенкой матки, устанавливающееся через несколько дней после начала развития (у мыши на 6-е сутки, у человека – на 7-е), когда зародыш находится на стадии бластоцисты. В основе этого процесса, называемого имплантацией, лежит погружение вторичных ворсинок хориона в стенку матки. В результате образуется особый орган – плацента, имеющий зародышевую часть – ворсинки хориона, и материнскую часть – более или менее измененную стенку матки. К зародышевой части плаценты относят также и аллантаидальную ножку, которая имеет особое значение для кровоснабжения плода у низших млекопитающих (сумчатые), где материнская часть плаценты не развита. У высших млекопитающих по глубине погружения ворсинок хориона зародыша и степени их проникновения в слизистую оболочку матки различают следующие типы плацент:

1. Полуплацента (у свиньи, лошади, бегемота, верблюда, лемура и китообразных) – ворсинки хориона не проробдают даже эпителиальной выстилки матки, а лишь погружаются в складки её слизистой оболочки, как пальцы в перчатку.

2. Десмохориальная плацента (у жвачных) – ворсинки хориона в месте контакта разрушают слизистую оболочку матки и внедряются в её соединительнотканый слой, но не достигают стенок кровеносных сосудов матки.

41. ПОЛ И ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЕ.

Как известно, пол определяется в подавляющем случае набором половых хромосом организма (гоносом). Есть 2 варианта определения пола: 1) у некоторых животных в диплоидном наборе особи женского пола обладают двумя одинаковыми гоносомами XX, а мужского – разными гоносомами XY или, в частных случаях, при отсутствии хромосомы Y – гоносомами XO. Это животные с гетерогаметным мужским полом и гомогаметным женским. Сюда относятся большинство млекопитающих (включая человека), некоторые амфибии, нематоды, моллюски, иглокожие, большинство членистоногих; 2) у других, напротив, гетерогаметен женский пол (гоносомы ZW), а гомогаметен мужской (гоносомы ZZ или XX). К этой категории принадлежат птицы, пресмыкающиеся, а из насекомых – тутовый шелкопряд. При нормальном оплодотворении оба варианта обеспечивают статистически равный процент мужских и женских особей. Однако при различных типах партеногенеза и при андрогенезе будут возникать особи лишь одного пола. Очевидно, что в случае амейотического партеногенеза особи будут иметь те же гоносомы, что и незрелая яйцеклетка, т.е. ZW, и все будут самками. При мейотическом партеногенезе (с последующей аутодиплоидизацией) будут возникать наборы ZZ (из них будут возникать самцы), а особи с набором WW нежизнеспособны. Т.о.

38. Регенерация. Общая характеристика явления. Классификация процессов регенерации.

Следует отличать две группы явлений: собственно регенерацию и соматический эмбриогенез. *Регенерация* – восстановление организмами утраченных частей: клеток, тканей, частей органов или целых органов и систем. Таким образом, регенерацией можно назвать, например, восстановление части удаленной конечности тритона, удаленного участка тела гидры или инфузории, заживление кожной раны у млекопитающих и т.п. Если бы часть отрезанного листа растения могла восстановиться, это было бы регенерацией.

Соматический эмбриогенез – экспериментально вызванное развитие новых организмов из отдельных соматических клеток или из комплексов их. Эти явления имеют совершенно иные, чем при регенерации, генезис и характер формообразования. При соматическом эмбриогенезе теряется прежняя индивидуальность, полярность, симметрия. Необходимость разграничения процессов регенерации сознавалась многими учеными, в связи с чем предполагались различные названия: «морфаллаксис», «реститудия», «мультиполлярные формы» и т.п.

Процессы регенерации в свою очередь нуждаются в классификации. Различают физиологическую и репаративную регенерацию.

Физиологическая регенерация – это процессы обновления функционирующих тканей и органов, как-то: замена слущивающихся поверхностных слоев кожи новыми, регенерация эпителия матки в связи с менструацией, смена шерсти или шерстного покрова и т.п.

Репаративной регенерацией называют процессы восстановления частей тела, происходящие после различного рода повреждений. Внутренние, а также некоторые

39. ПОЗИЦИОННАЯ ИНФОРМАЦИЯ НА ПРИМЕРАХ РЕГЕНЕРАЦИИ КОНЕЧНОСТЕЙ.

Восстановление клеткой, тканями, органом, организмом частей может совершаться только при условии сохранения остатка данных систем, причем сохранения не в хаотическом состоянии, а с совершенными типическими «замками» клеточных и тканевых корреляций.

Конечности тритона, аксолотля или головастика бесхвостых амфибий, а также хвост этих организмов, ампутированные на любом уровне, восстанавливаются недостаточно. При удалении пояса конечности или, в случае оптов с хвостом, при удалении его на уровне клоаки восстановления не происходит.

Ряд экспериментов свидетельствует о том, что требуется сохранение остатка органа с его нормальной, а не анархизированной структурой. При облучении части бедра задней конечности хвостатых амфибий, например 8000 Р (эксперимент А. И. Здруйковской, 1944), а затем ампутации, произведенной по середине облученного участка, регенерации не происходит. В случае удаления тех или иных тканей в остатке органа также регенерация ухудшается или происходит атипично.

Развивается ли при регенерации каждая ткань от соответствующей предыдущей? Этот вопрос не решается однозначно для всех животных, так как гистогенетические процессы у разных организмов неодинаковы. Можно говорить, что для восстановления утраченных частей нередко характерен эпиморфоз,

3730

т.е. как бы надставка недостающего. Однако в целом виде эпиморфоз никогда не встречается. Он сочетается чаще всего с морфаллаксисом – способом регенерации, предполагающим переплавку, перегруппировку всех клеток и тканей, участвующих в восстановлении. Оба термина были предложены в начале нашего столетия Т. Морганом. Так, например, при перерезании бедра конечности тритона процесс регенерации происходит не с восстановления недостающей части бедра, а затем голени и стопы. Происходит удивительное явление: сначала дифференцируются дистальные части. В этом смысле регенерация конечности тоже не «чистая» надставка.

Морфаллаксические перестройки бывают сильно выражены при регенерации конечности у членистоногих. Этот механизм регенерации присущ многим немертинам, планариям и кольчатым червям.

наружные органы регенируют по типу регенерационной и компенсаторной гипертрофии. *Регенерационная гипертрофия* – это процесс морфофункциональной перестройки поврежденного или патологически измененного непарного органа. В результате этого процесса увеличиваются объем и масса органа без нарастания тканей на раневой поверхности. Исходная форма органа при этом не восстанавливается. *Компенсаторной гипертрофией* называют морфофизиологические перестройки интактного парного органа (например, почки, семенника) после удаления или повреждения другого.

Поведение клеток при регенерации:

Несмотря на различие гистогенетических процессов, происходящих при регенерации у разных животных, можно все же отметить важные общие черты, касающиеся поведения клеток. В первое время после травмы в районе регенерации неизбежны процессы дезинтеграции, затрагивающие больший или меньший участок тканей, наблюдается гибель клеточных элементов, возможно инфицирование раны, имеет место фагоцитарная активность клеток, выполняющих «санитарную функцию» освобождения от дегенерирующих клеток и чужеродных частиц, которые могут оказаться в районе раны.

Как правило, после периода деструктивных процессов и временной утраты черт специализации клетками, прилегающими к раневой поверхности, наступают явления редифференцировки, т. е. возобновления у временно дедифференцированных клеток черт исходной специализации. Наряду с этим в регенерации могут принимать участие и особые клетки, которые активируются после травмы и мигрируют в область повреждения. Таковы клетки-сателлиты в мышечной ткани у позвоночных животных; необласти у червей, i-клетки у кишечнополостных и др.

3. Эндотелиохориальная плацента (у хищных) – устанавливается контакт между сосудами плода и матери, ворсинки хориона проникают через весь соединительнотканый слой матки и отделяются от её сосудов только эндотелиальной стенкой последних.

4. Гемохориальная плацента (приматы) – наиболее тесная связь сосудов плода и матери. Здесь ворсинки хориона прободают также и эндотелий сосудов слизистой оболочки матки и погружаются в кровяные лакуны, заполненные кровью матери. Т.о. кровь плода отделена от крови матери только тонкой наружной оболочкой хориона и стенками капиллярных сосудов самого зародыша. Установлено, что клетки ворсинок хориона активно заглатывают путем пиноцитоза целые капельки крови матери. Тем не менее существует плацентарный барьер, препятствующий проникновению в кровяное русло плода некоторых вредных для него веществ.

при мейотическом партеногенезе будут возникать исключительно самцы. То же самое будет и при андрогенезе. У самцов в коконе тутового шелкопряда больше шелка, поэтому, чтобы преимущественно или исключительно получать особей мужского пола придумали 3 метода:

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

Мейотический пертеногенез, стимулируемый 2-часовым охлаждением яйцеклеток.

Метод сбалансированных летелей. Была выведена радиационным методом генетически особая порода тутового шелкопряда, у которой в обеих Z-хромосомах самцов имеются летальные гены, расположенные в негомологичных друг другу положениях. У самцов действие каждой летали компенсируется нормальным геномом другой гоносомы, и самцы вполне жизнеспособны. У самок же компенсирующая гоносома отсутствует, отчего все они на ранних развития погибают.

Это пока что единственные полностью успешные работы по определению пола у животных. У млекопитающих успешных работ пока нет.