

Запліднення та його біологічне значення. Запліднення — це процес злиття статевих клітин самця й самиці, в результаті якого утворюється одноклітинний зародок — зигота.

Запліднення поділяють на зовнішнє і внутрішнє. *Зовнішнє запліднення* відбувається за межами організму (ракоподібні, риби, амфібії), внутрішнє — в статевих органах самиці (птахи, ссавці).

Внутрішнє запліднення здійснюється в ампульній частині яйцепроводу в два етапи — дистантний і контактний. Дистантний етап передуює власне заплідненню і починається ще в сім'явиносних шляхах самця перед еякуляцією (сім'явивипорскуванням). У цей етап спочатку відбувається перебудова глікокаліксу плазмолемі сперматозоїдів, що захищає їх від руйнування в статевих шляхах самиці. Після потрапляння сперматозоїдів у статеві шляхи самиці вони вступають у контакт із секретом маткових залоз та епітелію статевих шляхів, унаслідок чого здійснюється активація (капацитація) сперматозоїдів. При цьому плазмолема сперматозоїдів стає більш проникною для іонів кальцію, в результаті чого їх рухливість різко зростає. Завдяки своїм фізіологічним особливостям (реотаксис, хемотаксис) сперматозоїди досягають ампульної частини яйцепроводу, де знаходиться вторинний овоцит, і взаємодіють з ним (контактний етап запліднення). Цей етап починається з акросомальної реакції. При цьому з акросоми сперматозоїда виділяються гіалуронідаза й трипсиноподібні ферменти, які порушують контакти фолікулярних клітин вторинної оболонки, внаслідок чого вторинний овоцит оголюється (*денудация*). Це дає можливість сперматозоїду проникнути в нього (*пенетрація*). Цитоплазма овоцита в місці контакту утворює горбок запліднення. В цитоплазму вторинного овоцита проникають лише головка і шийка сперматозоїда. Після проникнення сперматозоїда у вторинний овоцит починається кортикальна реакція. При цьому з кортикального шару цитоплазми овоцита виходять біополімери, які взаємодіють з глікокаліксом первинної оболонки овоцита і утворюють непроникну для інших сперматозоїдів оболонку запліднення.

Отже, кортикальна реакція забезпечує моноспермність запліднення — проникнення в овоцит лише одного сперматозоїда. Моноспермія властива ссавцям.

У заплідненому вторинному овоциті завершується другий поділ мейозу, в результаті чого утворюються зріла яйцеклітина і одне полярне тільце. Ядро сперматозоїда перетворюється на пронуклеус самця, а яйцеклітини — на пронуклеус самиці. Вони зближуються, зливаються і утворюють ядро зиготи, в якому міститься диплоїдне число хромосом. Хромосоми при злитті пронуклеусів формують метафазну екваторіальну пластинку. Центріоля, що вноситься в яйцеклітину сперматозоїдом, подвоюється. Центріолі розходяться до полюсів зиготи, і починає формуватись мітотичне веретено поділу. Таким чином, зигота вступає в наступний етап ембріонального розвитку — *дроблення* (дробіння).

Запліднення має велике біологічне значення. Завдяки цьому процесу здійснюється передавання спадкового матеріалу від батьків новому організму. В результаті виникає багато нових комбінацій спадкового матеріалу, утворюється різноманітний генофонд, який є матеріалом для добору в господарській діяльності людини.

Ранні етапи ембріогенезу. Дроблення. Гастрюляція

Дроблення — це черговий етап ембріогенезу, який закінчується утворенням багатоклітинного зародка — *бластули*.

Після утворення зигота ділиться шляхом мітозу на дві клітини — *бластомери*, які не розходяться і продовжують ділитися разом. Поділи новостворених клітин відбуваються швидко, один за одним, по чергові в меридіональній, екваторіальній та широтній площинах, внаслідок чого вони не досягають розмірів материнських. Такий процес поділу називають дробленням. Ядра дочірніх клітин не відрізняються від материнських, оскільки кожному поділу передують подвоєння ДНК. Співвідношення між ядрами й цитоплазмою бластомерів змінюється після кожного поділу, і коли воно набуває характерного для соматичних клітин певного виду тварин значення, дроблення закінчується.

У процесі дроблення спочатку утворюється група клітин, які щільно прилягають одна до одної. Далі вони зміщуються на периферію і формують пухирець з порожниною — *бластулу*.

Бластула має кулясту форму і складається зі стінки (*бластодерми*) й порожнини (*бластоцелі*). Стінка утворена бластомерами. Вони щільно прилягають один до одного і розміщуються в один або кілька шарів. Бластодерма обмежує бластоцель — первинну порожнину тіла, заповнену рідиною. На бластুলі розрізняють дах, дно і крайову зону (рис. 17).

Залежно від кількості жовтка, який міститься в зиготі, швидкість і характер дроблення неоднакові. У зв'язку з цим розрізняють два види дроблення: повне (голобластичне) і часткове (меробластичне). **Повне дроблення** поділяють на рівномірне і нерівномірне. **Повне рівномірне** дроблення характерне для зигот з малим вмістом жовтка, який рівномірно розміщений у цитоплазмі (ланцетник). Під час цього дроблення в поділі бере участь уся зигота і бластомери мають майже однакові розміри. Для зигот із середнім вмістом жовтка, який сконцентрований у ділянці вегетативного полюса (окремі види риб, амфібії), характерне **повне нерівномірне** дроблення. У процесі цього дроблення в поділі бере участь уся зигота. Однак швидкість поділу вегетативного полюса, який переобтяжений жовтком, менша від швидкості поділу анімального полюса, внаслідок чого бластомери мають неоднакові розміри. У ділянці дна бластули вони великі (макромери), а в ділянці даху — малі (мікромери).

Часткове, або дискоїдальне, дроблення характерне для зигот з великим вмістом жовтка (риби, плазуни, птахи). Дроблення в таких яйцеклітинах відбувається лише в ділянці анімального полюса. Частина зиготи, заповнена жовтком, у дробленні участі не бере.

Зиготи свійських ссавців містять малу кількість жовтка. Дроблення їх починається як повне рівномірне, далі воно відбувається як повне нерівномірне і асинхронне. Такий вид дроблення окремі автори визначають як неправильне, або архаїчне (Б.П.Токін, 1966).

Залежно від виду дроблення утворені бластули мають особливості будови та специфічні назви (рис. 17). У разі повного рівномірного дроблення утворюється одношарова, з великою порожниною бластула, яку називають *целобластулою* (ланцетник). У результаті повного нерівномірного дроблення (амфібії) формується багатшарова бластула — *амфібластула* (різновид целобластули). Її порожнина зміщена до даху. В разі часткового дроблення утворюється *дискобластула* (птахи). Її дах і крайова зона утворені бластомерами, а дно — жовтком. Порожнина дискобластули щілиноподібна.

Бластулу ссавців називають *стереобластулою*. Її стінка утворена одним шаром клітин (трофобласт). На внутрішній поверхні стінки розміщена група клітин (ембріобласт). Між трофобластом та ембріобластом знаходиться невелика порожнина.

На кожній бластулі за допомогою спеціальних методів виявляють ділянки, з яких у подальшому розвиваються зародкові листки і органи, на які вони диференціюються. Ці ділянки формують карту презумптивних органів (від лат. *praesumptio* — припущення). Знання цієї карти допомагає зрозуміти наступний етап ембріогенезу.

Так, у ділянці даху целобластули й амфібластули міститься клітинний матеріал презумптивної ектодерми, у ділянці крайової зони — презумптивних хорди й мезодерми, а в ділянці дна — презумптивної ентодерми. В дискобластулі клітинний матеріал презумптивної ектодерми розміщений у передній і центральній ділянках, далі послідовно розміщений клітинний матеріал презумптивних хорди, мезодерми та ентодерми.

Гастрюляція. Сформована бластула вступає у новий етап ембріогенезу, який називають гастрюляцією. У результаті гастрюляції утворюється зародок, який спочатку складається з двох, а пізніше із трьох зародкових листків: внутрішнього — *ентодерми*, середнього — *мезодерми* і зовнішнього — *ектодерми*. В ході гастрюляції виділяються також зачатки осьових органів: нервової трубки, кишкової трубки та хорди (спинної струни). Процес гастрюляції здійснюється в результаті росту й поділу клітин бластули, їх переміщення, перегруповування та диференціації.

Залежно від виду бластули розрізняють чотири типи гастрюляції: інвагінація, епіболія, імміграція та деламінація (рис. 18). У хребетних тварин гастрюляція, як правило, відбувається за кількома типами, що можуть іти

один за одним або паралельно. Один із них називають основним, інші — додатковими.

Інвагінація (впинання). Так гастрюла утворюється з целобластули. Бластодерма ділянки дна целобластули впинається в бластоцель і прилягає до бластодерми даху та крайової зони. При цьому порожнина целобластули зникає і утворюється зародок, який складається із зовнішнього зародкового листка — *ектодерми* і внутрішнього — *ентодерми*. Внутрішній зародковий листок обмежує порожнину первинної кишки — гастроцель, яка сполучається з навколишнім середовищем отвором — бластопором (первинний рот). Бластопор обмежений дорсальною, вентральною та латеральними губами.

Епіболія (обростання). Це основний тип гастрюляції амфібластули. При цьому малі бластомери даху та крайової зони активно розмножуються і обростають великі бластомери дна бластули, внаслідок чого формуються зовнішній та внутрішній зародкові листки.

Імміграція (вселення). За цього типу гастрюляції окремі бластомери стінки бластули іммігрують у її порожнину, розміщуються поблизу бластодерми і утворюють внутрішній зародковий листок. Бластомери, що не іммігрували зі стінки, формують зовнішній зародковий листок. Такий тип гастрюляції є основним у кишковопорожнинних, додатковим — у птахів і ссавців.

Деламінація (розшарування). Цей тип гастрюляції є один із основних у птахів і ссавців. При цьому клітини стінки бластули активно діляться і розміщуються у два шари (зародкові листки) — ектодерму та ентодерму.

Середній зародковий листок — мезодерма — розміщений між ектодермою та ентодермою. Джерела її розвитку в різних видів тварин неоднакові. У вторинноротих тварин вона розвивається з ентодерми і частково з ектодерми.

Нервова трубка розвивається з ектодерми, кишкова — з ентодерми. Джерела розвитку хорди в окремих видів тварин різні.