

## ЛЕКЦИЯ 2

### СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖЕНСКИХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

1. Происхождение первичных половых клеток в онтогенезе
2. Половые и соматические клетки. Их сходство и различия
3. Строение и свойства яйцеклетки
4. Яйцевые оболочки (первичные, вторичные, третичные), их функциональное значение
5. Классификация яйцеклеток
6. Типы питания яйцеклеток

#### 1. Происхождение первичных половых клеток в онтогенезе

Все современные многоклеточные организмы состоят из генеративной (половые клетки) и соматической частей. Половые клетки у всех животных, имеющих морфологически выраженные гонады, закладываются вне их, *экстрагонадно*. Они более крупные, чем соседние соматические клетки, имеют округлую форму, гликоген и щелочную фосфатазу и идентифицируются уже у *15-20-дневных* эмбрионов человека. С момента выделения и до вселения в гонаду их называют *первичными половыми клетками (ППК)*.

ППК попадают в область зачатка гонады с током жидкости или активно мигрируя через клеточные пласты на большие расстояния посредством амебоидного движения.

На стадии первичных гоноцитов мужские и женские половые клетки неотличимы. Представляют собой *обычные диплоидные клетки*. Они незаменимы, поскольку их разрушение или удаление у зародышей животных оказываются стерильными.

*Различия появляются после проникновения в половые железы*. Они делятся *митотически*. Одна из дочерних клеток образует половые клетки, другая – стволовая клетка, растет и делится и т.д.

Дифференцировка гонад по полу, т.е. появление морфологических различий в их структуре, позволяющих идентифицировать яичники от яичек, отмечена уже у *6-недельных эмбрионов*. Часть гоноцитов в половых железах дегенерирует, часть образует оогонии и сперматогонии.

Несмотря на то, что пол зародыша определяется хромосомным набором, различия в их строении становятся заметными лишь при дифференцировке половой железы. *Зачатки мужских и женских гонад состоят из корковой и мозговой области*. В случаях развития семенников (яичников) возникают различия в положении половых клеток: у самцов они располагаются в мозговой, а у самок в корковой области.

#### 2. Половые и соматические клетки. Их сходство и различия

Основные отличия половых клеток от соматических:

1. Сперматозоиды и яйцеклетки имеют гаплоидный набор хромосом, а не диплоидный.
2. Для половых клеток характерно сложное, стадийное развитие; при этом наблюдается мейоз.

3. Половые клетки тотипотентны, т. е. они сохраняют способность формировать любые (все) органы и ткани организма.

4. У половых клеток резко изменено ядерно-плазменное отношение: у яйцеклеток оно снижено благодаря увеличенному объему цитоплазмы, в которой размещен питательный материал (желток) для развития зародыша, а у сперматозоидов благодаря малому количеству цитоплазмы ядерно-цитоплазматическое отношение высокое.

5. Различный уровень метаболизма: яйцевая клетка в отношении обмена веществ находится в состоянии депрессии, а у сперматозоидов столь малое количество цитоплазмы и питательных веществ, что нормальный метаболизм и вовсе исключается. В половых железах или половых протоках самца сперматозоиды находятся в неподвижном анабиотическом состоянии. Оказавшись вне мужской половой системы, они живут очень короткое время.

6. Яйцеклетки и сперматозоиды представляют собой высокоорганизованные клетки, обладающие многими специальными, выработанными в процессе эволюции приспособлениями для выполнения специфических функций (жгутик, оболочки яйцеклеток);

– ♂ имеет акросому (для проникновения через оболочки ♀) и мощный двигательный аппарат – хвостик;

– ♀ яйцеклетка имеет желток (запас питательных веществ и строительных материалов) и оболочки (I, II, а у некоторых видов и III).

7. Сперматозоиды неспособны развиваться и доходить до итогового этапа в жизни клетки – митоза. Яйцеклетки также не могут делиться без влияния особых факторов: если не произойдет оплодотворение или если они не будут активированы к развитию партеногенетическими агентами.

### 3 Строение и свойства яйцеклетки

Наиболее характерной чертой ♀ является её большой размер. Наиболее крупные яйца встречаются у сельдевых акул и птиц – свыше 20 см в диаметре, наименьшие – у некоторых насекомых (до 7 мкм). У человека яйцеклетка имеет размер около 150-200 мкм в диаметре.

Все материалы, необходимые для начальных стадий роста и развития зародыша, должны быть запасены в зрелом яйце. Объем яйца, как правило, превосходит объем спермия во много раз (у морского ежа их отношение составляет 10 000:1). Цитоплазма яйца представляет собой огромную кладовую запасов, накопленных в период вителлогенеза.

**Вителлогенез** (от лат. *vitellus* – желток и греч. *genesis* – зарождение, образование) – синтез и накопление желтка в развивающихся ооцитах в период оогенеза. Эти запасы включают белки, рибосомы, транспортную и матричную РНК, морфогенетические факторы. Это молекулы, которые направляют процессы дифференцировки клеток, необходимые для образования различных тканей и органов. Они рассеяны по всему яйцу и распределяются между разными клетками при дроблении. Внутри этого огромного объема цитоплазмы располагается большое ядро.

Слой цитоплазмы, располагающийся непосредственно под плазматической мембраной, называется кортикальным слоем или кортексом. Кортикальная цитоплазма гораздо более вязкая, чем расположенная глубже основная масса цитоплазмы. В кортексе заключены кортикальные гранулы. Эти мембранные структуры гомологичны акросомному пузырьку спермия, поскольку они содержат протеолитические ферменты и формируются аппаратом Гольджи. Однако если каждый спермий имеет только один акросомный пузырек, то каждое яйцо содержит приблизительно 15000 кортикальных гранул. Кроме того, в кортикальных гранулах помимо протеолитических ферментов содержатся мукополисахариды и белок гиалин. Ферменты и мукополисахариды участвуют в защите яйца от проникновения многочисленных спермиев (предотвращают полиспермию).

Значительная часть ♀ характеризуется высокой степенью асимметрии. В связи с этим в ♀ выделяют два полюса.

*Вегетативный*, где располагается основная масса желтка и *анимальный*, где располагаются ядро и другие органеллы. К концу вителлогенеза цитоплазма ооцита становится стратифицированной (многослойной).

*Кортикальные* гранулы, митохондрии и в некоторых ♀ – пигментные включения располагаются на периферии клетки, образуя кортикальную зону ооцита. Во внутренней цитоплазме возникают четкие градиенты. Если желточные гранулы все более концентрируются у вегетативного полюса ооцита, то гранулы гликогена, рибосомы, эндоплазматический ретикулум, некоторая часть митохондрий, а также ядро располагаются ближе к анимальному полюсу.

#### **4. Яйцевые оболочки (первичные, вторичные, третичные), их функциональное значение**

Поверх плазматической мембраны яйцеклетка может быть окружена еще несколькими оболочками. Различают:

- *первичную оболочку*, представляющую собой производную плазматической мембраны яйцеклетки;
- *вторичную*, являющуюся продуктом деятельности фолликулярных клеток;
- *третичные оболочки*, которыми яйцо окружается во время прохождения по яйцеводу.

**Первичная оболочка** иногда называется желточной, она присуща яйцеклеткам почти всех животных (за исключением губок и большинства стрекающих). Образованная гликопротеинами, эта оболочка играет важную роль в обеспечении видовой специфичности прикрепления спермия. У позвоночных, в том числе млекопитающих и человека, первичная оболочка входит в состав прозрачной оболочки, образуя ее внутреннюю часть. Внешняя часть прозрачной оболочки продуцируется фолликулярными клетками и является, по сути, вторичной оболочкой. Прозрачная оболочка

изнутри пронизана микроворсинками яйцеклетки, а снаружи – микроворсинками фолликулярных клеток, отчего при большом увеличении она выглядит исчерченной и поэтому называется лучистой оболочкой.

**Вторичные оболочки (хорион)** образуются в яичниках и представляют собой исключительно продукт выделения фолликулярных клеток. Они есть не у всех яиц, но наиболее развиты у насекомых. В хорионе имеется одно или несколько узких отверстий (микропиле), через которые сперматозоид проникает в ядро. Фолликулярные клетки млекопитающих продолжают доставлять питательные вещества яйцеклетке вплоть до ее овуляции.

**Третичные оболочки** хорошо развиты у хрящевых рыб и амфибий, но особенную сложность они приобретают у наземных позвоночных – пресмыкающихся, птиц и низших млекопитающих. Образуюсь из секретов желез яйцевода, эти оболочки не имеют клеточного строения. У всех позвоночных они выполняют функцию защиты зародыша от механических повреждений и действия вредных биотических факторов. Кроме того, у наземных позвоночных они выполняют принципиально новые функции запаса воды и питательных веществ для обеспечения нужд зародыша. У пресмыкающихся скорлуповая оболочка действует как насос, забирая воду из почвы и воздуха. У птиц третичные оболочки представлены белковой, двумя слоями подскорлуповой пергаментной оболочки и скорлуповой оболочкой. Запас воды находится в белковой оболочке. Поглощение и испарение воды регулируется порами в скорлуповой оболочке. Скорлупа также содержит большое количество минеральных солей, необходимых для развития скелета зародыша. К третичным оболочкам относится и студенистая оболочка. Она выполняет функцию привлечения или активации спермиев, а также служит для прикрепления яйца к какой-либо поверхности.

В ♀ накапливаются питательные вещества, необходимые в дальнейшем для развития зародыша, поэтому ♀ – это очень крупная клетка, и когда она делится, цель – сохранить питательные вещества для будущего зародыша, поэтому деление цитоплазмы несимметрично.

## **5. Классификация яйцеклеток**

По количеству желтка ♀ подразделяются на нескольких типов:

- 1. Алецитальные** – безжелтковые (млекопитающие).
- 2. Олиголецитальные** – маложелтковые (ланцетник, моллюски).
- 3. Мезолецитарные** – с небольшим количеством желтка (амфибии, осетровые рыбы).
- 4. Полилецитальные** – многожелтковые (членистоногие, рыбы, птицы).

В процессе эволюционного развития выявляется закономерность: чем длиннее эмбриональный период, тем больше желтка должно быть накоплено в яйцеклетке.

У ланцетника, представителя низших хордовых, яйцеклетка олиголецитальная. Среди низших позвоночных (*Anamnia*) наибольшее количество желтка содержат яйца миксин, акул, химеровых и безногих амфибий. У осетровых рыб, а также остальных амфибий яйцеклетки включают уже среднее количество желтка.

У высших позвоночных (*Amniota*), таких как пресмыкающиеся, птицы и яйцекладущие млекопитающие, в яйцеклетке очень много желтка. Эмбриональное развитие у них протекает особенно долго. Эта закономерность нарушена у сумчатых и плацентарных млекопитающих, которые имеют олиго- и алецитальные яйцеклетки. У плацентарных млекопитающих и человека зародыш выходит из яйцевых оболочек еще раньше, в стадии бластоцисты, но затем переходит к внутриутробному существованию, где и завершает все основные периоды развития. Уменьшение количества желтка в яйцеклетках млекопитающих можно назвать вторичным, поскольку их предки, освоившие наземную среду, имели, как и все амниоты, полилецитальные яйца.

По расположению желтка относительно полярной оси яйцеклетки делятся (рис.):

- на гомо- (изо-) лецитальные;
- анизолецитальные клетки.

При малом количестве желтка в яйцеклетке он обычно распределен в цитоплазме равномерно и ядро располагается примерно в центре. Такие яйцеклетки и называют изолецитальными. У большинства позвоночных желтка много, и он распределен в цитоплазме яйцеклетки неравномерно. Анизолецитальные яйца подразделяются на телолецитальные и центролецитальные.

Если основная масса желтка скапливается у одного из полюсов клетки – вегетативного, то такие яйцеклетки называют *телолецитальными*. Противоположный полюс именуется анимальным.

К *центролецитальному* типу относятся яйца многих членистоногих. Вместо анимального и вегетативного полюсов у этих яиц говорят о переднем и заднем полюсах. В центре яйца расположено ядро, а по периферии – свободный от желтка ободок цитоплазмы. Центр и периферия яйца связаны тонкими цитоплазматическими мостиками, а все промежуточное пространство заполнено желтком.

## **6. Типы питания яйцеклеток**

**Вителлогенез** – синтез и накопление желтка в развивающихся ооцитах в период оогенеза, начинается на относительно поздних стадиях оогенеза. Он Происходит в диплотене профазы мейоза.

В растущий ооцит поступают нуклеиновые кислоты, аминокислоты, углеводы, жиры и белки, используемые им для синтеза и накопления желтка. Вителлогенез развит у животных, зародыш которых длительно неспособен самостоятельно питаться.

В случаях, когда зародыш начинает рано добывать пищу активно (личиночное развитие) или может питаться за счёт материнского организма, в яйцах образуется мало желтка. У большинства животных ооциты окружены вспомогательными клетками – фолликулярными и питающими (трофоцитами).

Желток представляет собой смесь различных веществ, основным компонентом которой является белок вителлогенин. В цитоплазме белки упаковываются и накапливаются в виде окруженных мембраной дискретных гранул.

Кроме них в цитоплазме ооцита имеются жировые капли, которые также относят к желточным включениям.

Лишь немногие яйцеклетки развиваются исключительно за счет эндогенного желтка. В зависимости от способа доставки к клетке веществ, необходимых для синтеза желтка, выделяют следующие способы питания яйцеклеток:

**Диффузный**, или фагоцитарный. Наиболее примитивный способ питания у многоклеточных. Встречается у губок и пресноводной гидры. Растущий ооцит питается, перемещаясь по межклеточному пространству. Настоящих желточных гранул не образуется.

**Солиитарный** (одиночный). В этом случае растущий ооцит непосредственно не связан с какими-либо другими клетками и получает все необходимые для синтеза желтка вещества из окружающей среды в низкомолекулярной форме. Такой способ присущ колониальным гидроидным полипам, морским звездам, ланцетнику.

**Нутриментарный.** В яичниках данных животных (различные группы червей и членистоногие) ооцит окружен специальными питающими клетками – **трофоцитами**, связанными с ооцитом цитоплазматическими мостиками. Основная функция трофоцитов – синтез в них рРНК, поступающей по цитоплазматическим мостикам в виде комплекса с рибосомными белками в яйцеклетку. Основная часть желточных белков при этом способе питания синтезируется в соматических клетках и поступает в ооцит посредством пиноцитоза.

**Фолликулярный.** Наиболее распространенный. Он связан с образованием из соматических клеток гонад одного или нескольких слоев фолликулярного эпителия, окружающего ооцит. Особо развит у млекопитающих. Фолликулярные клетки отделены от ооцита узкой щелью – перооцитным пространством. Функции фолликулярных клеток:

- обеспечивают формирование избирательно проницаемого барьера для белков, синтезированных в печени материнского организма
- выполняют гормональную функцию (синтез эстрогенов и андрогенов)
- на поздних стадиях оогенеза фолликулярные клетки выделяют белки, используемые для строительства вторичной оболочки яйцеклетки.