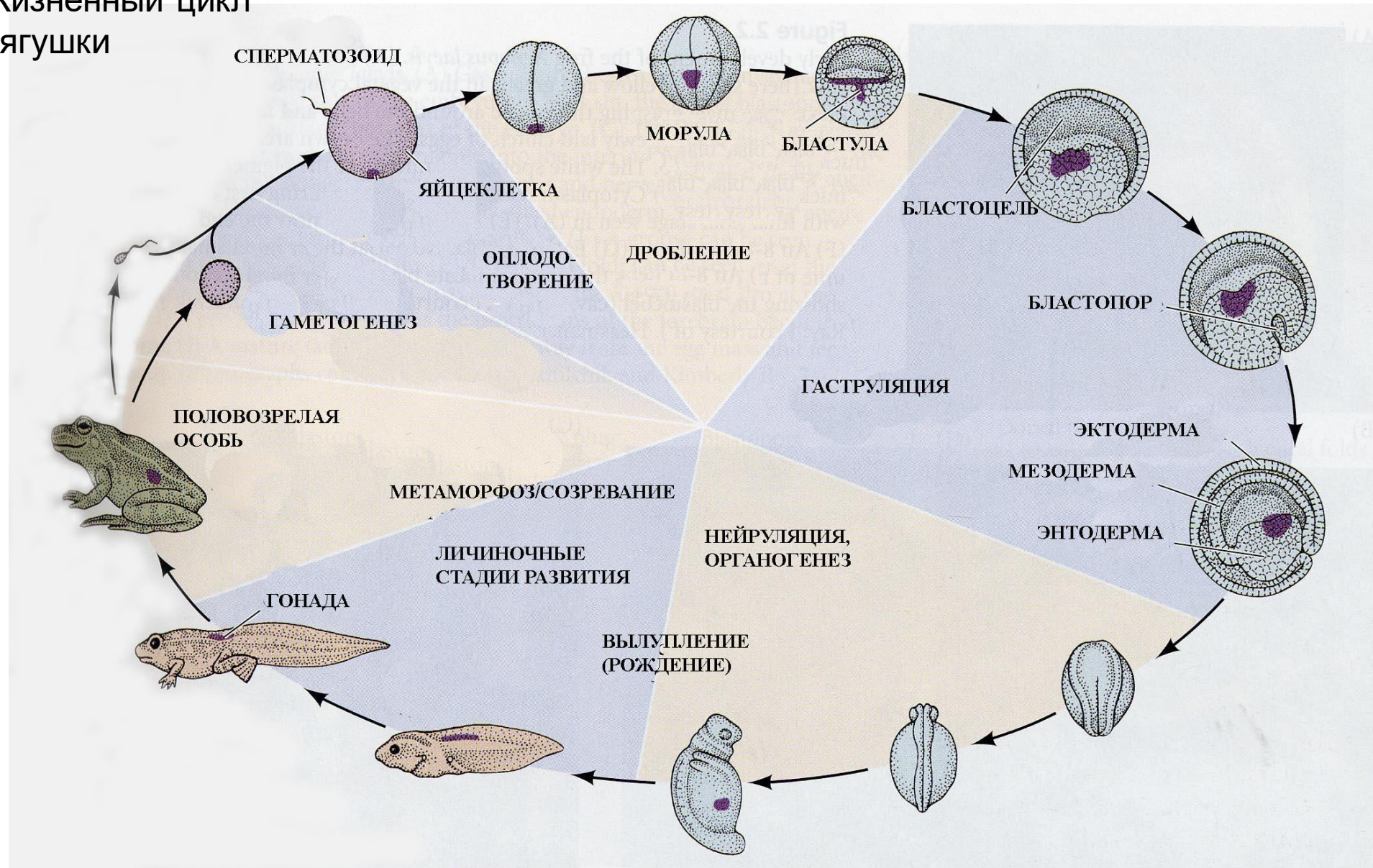


# Онтогенез

(от греч. on, род. падеж ontos — существо и ...генез), онтогенез, индивидуальное развитие особи, вся совокупность её превращений от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельного существования вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи). Термин «О.» введён Э. Геккелем (1866).

## Жизненный цикл лягушки



## Этапы онтогенеза животных

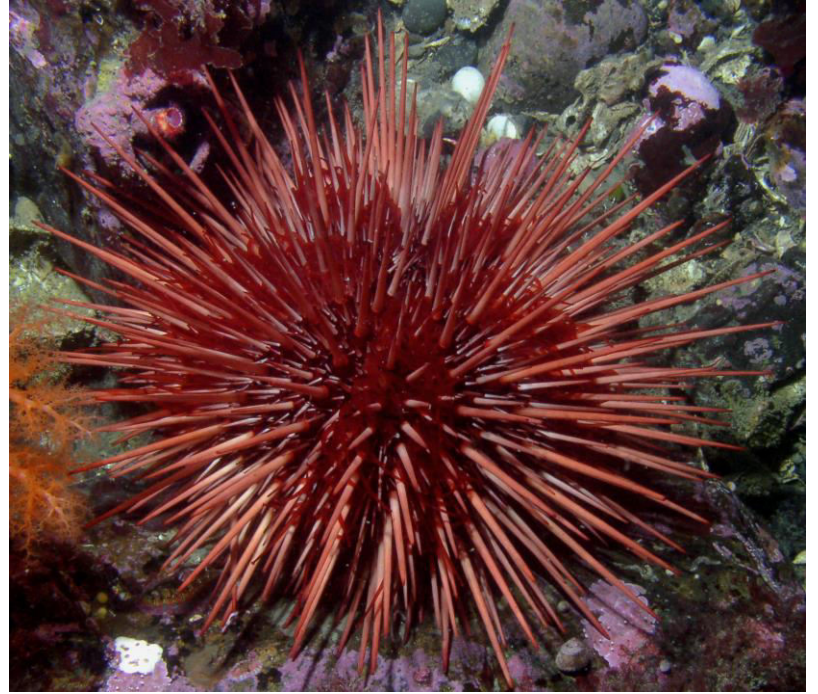
0. **Предзародышевый этап (прогенез) -- гаметогенез и оплодотворение. Не все считают это этапом онтогенеза!!**
1. **Зародышевый (эмбриональный) период** — от зиготы до выхода организма из яйцевых и зародышевых оболочек или до рождения:  
выделяют фазы
  - 1) дробления,
  - 2) гастрюляции,
  - 3) гисто- и органогенеза
2. **Послезародышевый (постэмбриональный) период** :
  - 1) ювенильный период; у некоторых животных есть личиночная стадия;
  - 2) период половой зрелости (репродуктивный период);
  - 3) пострепродуктивный период и старение
  - 4) онтогенез завершается смертью

## Личинка



Планктонная личинка (плутеус) морского ежа [\[ref\]](#)

## Взрослое животное



*Mesocentrotus franciscanus* [\[wiki\]](#) Морской еж, диаметр ~18см, пасутся на твердых подводных субстратах



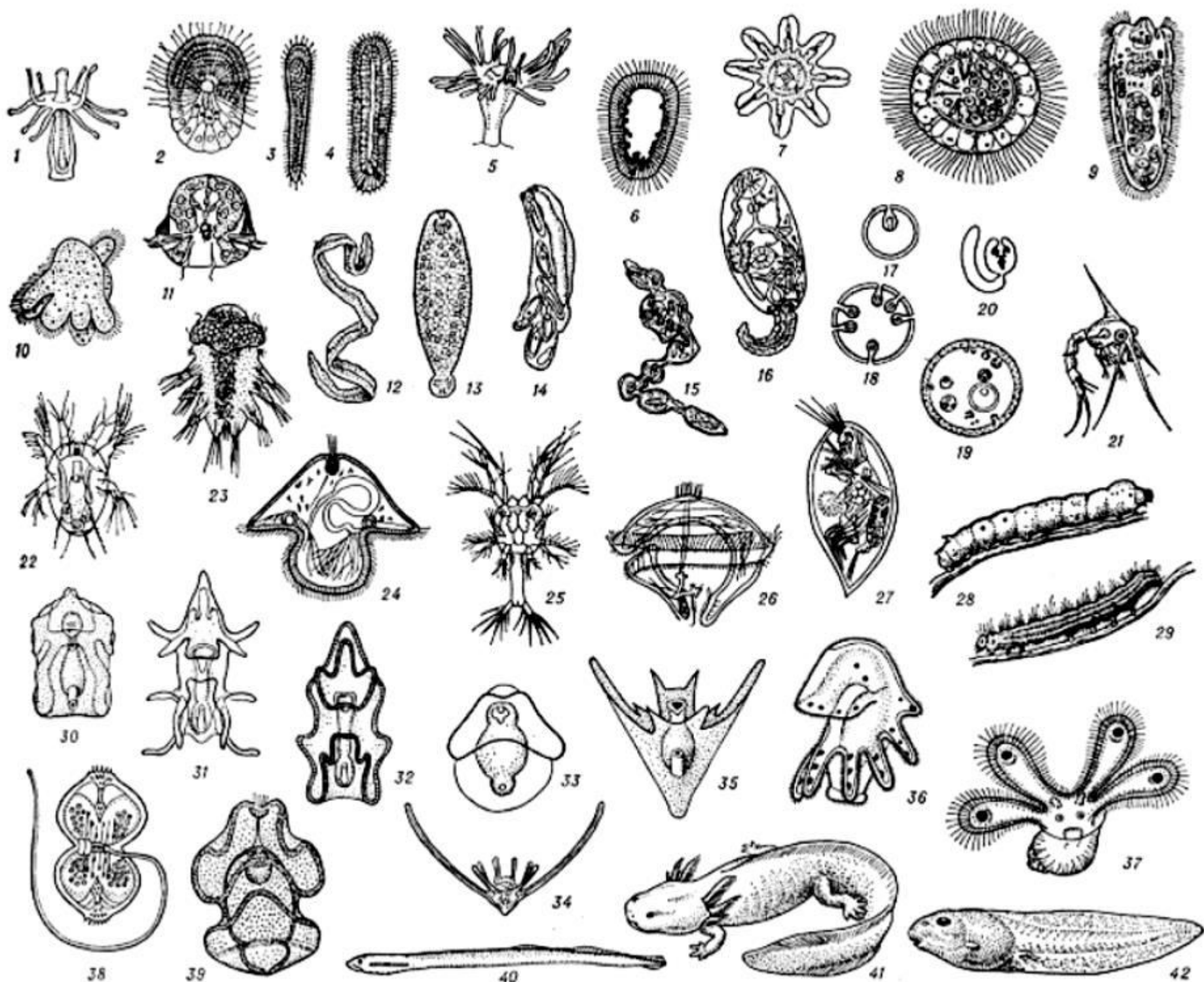
Взрослая форма поденки живет один день [\[ref\]](#)



Травяная лягушка [\(wiki\)](#)



Многощетинковый червь *Spirobranchus giganteus*



**Личинки и другие стадии индивидуального развития животных:** 1 — ползающая актинола гидроида *Tubularia indirisa*; 2 — амфибластула губки *Leucosolenia variabilis*; 3 — паренхимула гидромедузы *Metrocoma annae*; 4 — планула гидроидных; 5 — сцифистома рода *Aurelia*; 6 — целобластула известковой губки рода *Clathrina*; 7 — эфира сцифомедузы; 8 — корацидий рода *Bothriocephalus*; 9 — мирацидий трематод; 10 — мюллеровская личинка турбеллярий; 11 — онкосфера ленточных червей; 12 — плероцеркоид ремнеца *Ligulaintestinalis*; 13 — процеркоид широкого лентеца; 14 — редия трематод; 15 — спороциста трематод с развивающимися в ней редиями; 16 — церкария трематод; 17 — цистицерк; 18 — ценур; 19 — эхинококк; 20 — цистицеркоид; 21 — зоеа краба рода *Rhithropanopeus*; 22 — науплиус рачка циклопа; 23 — нектохета многощетинкового червя рода *Nereis*; 24 — пилидий гетеронемертин; 25 — протозоеа креветки рода *Penaeus*; 26 — трохофора многощетинкового червя рода *Polygordius*; 27 — циприсовидная личинка морской утки; 28 — гусеница тутового шелкопряда (*Bombix mori*); 29 — гусеница кольчатого коконопряда (*Malacosoma neustria*); 30 — аурикулярия голотурий; 31 — бипиннария морской звезды рода *Asterias*; 32 — брахиолярия её же; 33 — диплеурула; 34 — офиюплутеус; 35 — эхиноплутеус; 36 — актинотроха форонид; 37 — велигер; 38 — глохидий; 39 — торнария *Balanoglossus clavigerus*; 40 — пескоройка ручьевой миноги; 41 — аксолотль (личинка тигровой амбистомы); 42 — головастик остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на стадии появления задних конечностей.

# Некоторые термины

( по материалам Биологического энциклопедического словаря / Гл. ред. М.С. Гиляров. М., "Сов. энциклопедия", 1989)

## Личинка

- **ЛИЧИНКА** (*larva*), постэмбриональная стадия онтогенеза многих беспозвоночных и некоторых позвоночных животных (рыб и земноводных).
- План строения личинки может резко отличаться от плана строения тела взрослого организма. Личинка обычно имеет провизорные органы, не свойственные . взрослой форме, и лишена многих органов, присущих взрослой форме. Ср., например, строение тела гусеницы и бабочки.
- У личинок, как правило, отсутствует половая система. Примеры исключений см на слайде «Гетерохрония у саламандр»
- Личиночная стадия появляется у тех животных, у которых запасы питательных веществ недостаточны для завершения развития молодого животного. Личинка ведёт самостоятельную жизнь, активно питается, растёт и развивается.
- У многих животных личинка и взрослое животное занимают разные экологические ниши (ср. , например, головастика и лягушку). Это позволяет увеличить количество и разнообразие используемых ресурсов и избежать конкуренции между личинкой и взрослым животным.
- У сидячих или малоподвижных животных плавающая личинка обеспечивает расселение вида (например, планула кишечнорастворимых, трохофора многощетинковых червей, велигер моллюсков).
- **Развитие со стадией личинки называется непрямим развитием**

## Метаморфоз

- У животных метаморфоз, или метаболит, — это глубокое преобразование строения организма, в процессе которого личинка превращается во взрослую особь. Метаморфоз свойствен большинству групп беспозвоночных и лишь немногим позвоночным — миногам, некоторым рыбам (например, двоякодышащим, речному угрю, камбале) и земноводным.  
Личинка миног — пескоройка — живёт в грунте, а взрослые особи — полупаразиты рыб;
- Метаморфоз связан обычно с резкой сменой образа жизни животного в онтогенезе, например с переходом от свободноплавающего к прикрепленному образу жизни, от водного — к наземному или от скрытого в субстрате к открытому воздушному и т. п.
- В жизненном цикле животных, развивающихся с метаморфозом, бывает хотя бы одна личиночная стадия, в которой организм существенно отличается от взрослого животного.
- Регуляция метаморфоза животных осуществляется гормонами.
- Метаморфозы есть и у растений
- Истинный метаморфоз у растений — превращение одного органа в другой со сменой формы и функции — происходит у многих травянистых растений (постепенное отмирание надземного побега и переход в корневище, луковицу, клубнелуковицу на время неблагоприятного периода).
- В большинстве же случаев метаморфозу подвергаются не взрослые органы, а их зачатки, например при превращении части побегов и листьев в колючки, усики.

## Линька

- **ЛИНЬКА**, периодическая смена наружных кожных покровов и различных их образований (кутикулы, чешуй, шерсти, перьев и др.) у животных. Может быть возрастной (проходит в первые месяцы или недели жизни), сезонной (в определённые сезоны года) и постоянной (на протяжении всего года).
- Тело членистоногих и нематод тело покрыто толстой и прочной кутикулой. Возрастная линька даёт этим животным возможность изменить формы и увеличить размеры тела. Животное растёт до тех пор, пока вновь образованный покров (экзоскелет) не станет тесным и не начнёт тормозить рост, тогда животное снова линяет. В этом случае говорят о прерывистом росте.  
У насекомых число линек варьирует от 3 (мухи) или 4–5 (многие прямокрылые, клопы, бабочки и др.) до 25–30 (подёнки, веснянки). Взрослые формы (имаго) насекомых с полным или неполным превращением больше не растут. У нематод линяют личинки (обычно имеется четыре личиночные стадии), взрослые нематоды не растут и не линяют. У таких групп членистоногих, как ракообразные, пауки, первично бескрылые насекомые, линьки и рост продолжают в течение всей жизни.  
Линьки регулируется гормонами — экдизоном, ювенильным, мозговым.
- У позвоночных линька связана с приспособлением к определённым сезонам года, восстановлением изнашивающихся покровов. Регулируется гормонами эндокринной системы. У земноводных и пресмыкающихся линька заключается в сбрасывании и обновлении верхнего ороговевшего слоя кожи и происходит в течение всего лета (от 2 до 6 раз). У птиц линяют перья, а также роговые образования на ногах и клюве. У млекопитающих возрастная и сезонная линька сопровождаются сменой волосяного покрова.

## АПОПТОЗ

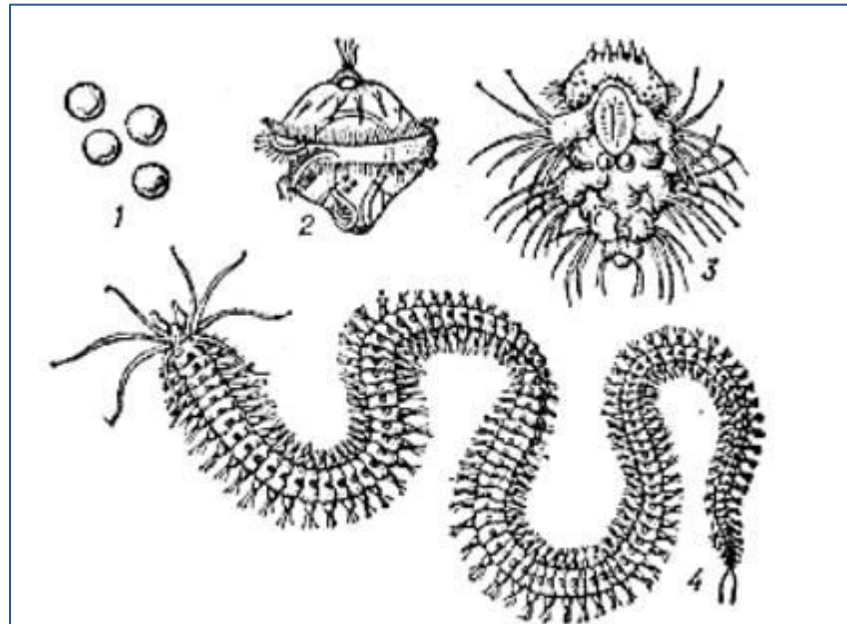
- Апоптоз — одна из форм гибели клеток, так называемая «запрограммированная гибель клеток». При апоптозе клетка как бы совершает альтруистическое самоубийство, не имея при этом каких-либо физических или химических повреждений. В результате апоптоза клетка животных распадается на мелкие фрагменты, пожираемые затем макрофагами.
- Апоптоз — важный и частый процесс, необходимый для регуляции дифференцировки, гомеостаза и преобразования органов и тканей.
- Примеры апоптозов в процессах онтогенеза животных: гибель клеток мюллера и вольвова канала при развитии мочеполовой системы позвоночных, гибель клеток между пальцами в процессе эмбриогенеза, гибель клеток при метаморфозах (исчезновение хвоста у головастиков, жабр у тритона), гибель фолликулярных клеток после овуляции и клеток молочной железы после лактации.....Примеры у растений — листопад, образование сосудов,.....

# Примеры метаморфозов у животных

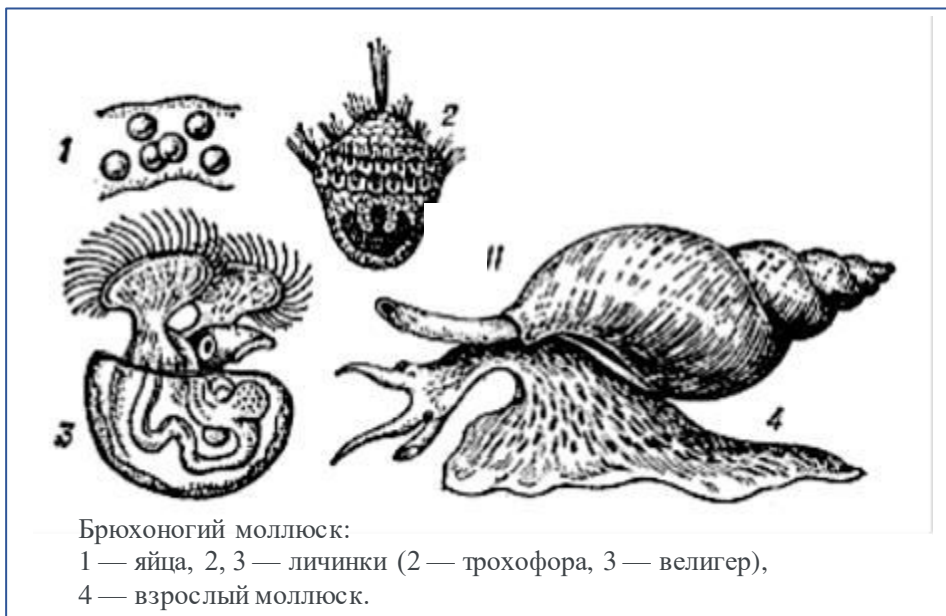
(Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. М., "Сов. энциклопедия", 1989)



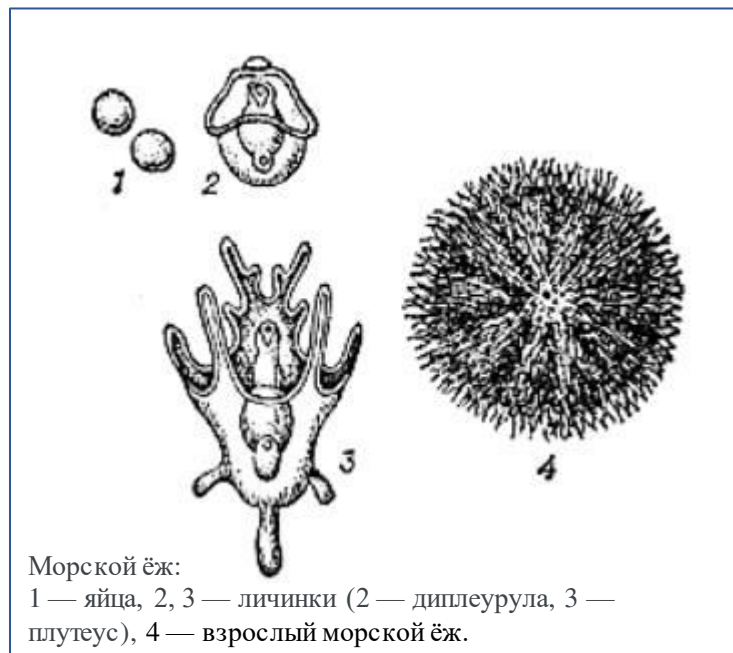
Гидроидные: 1 — колония гидроида, отпочковывающая медуз, 2 — медуза, 3 — яйца, 4 — планула (личинка), 5 — полип, дающий начало колонии.



Многощетинковый червь: 1 — яйца, 2, 3 — личинки (2 — трохофора, 3 — нектохета), 4 — взрослый червь.



Брюхоногий моллюск: 1 — яйца, 2, 3 — личинки (2 — трохофора, 3 — велигер), 4 — взрослый моллюск.



Морской ёж: 1 — яйца, 2, 3 — личинки (2 — диплеурула, 3 — плутеус), 4 — взрослый морской ёж.



Жук: 1 — яйца, 2 — личинка, 3 — куколка, 4 — имаго.

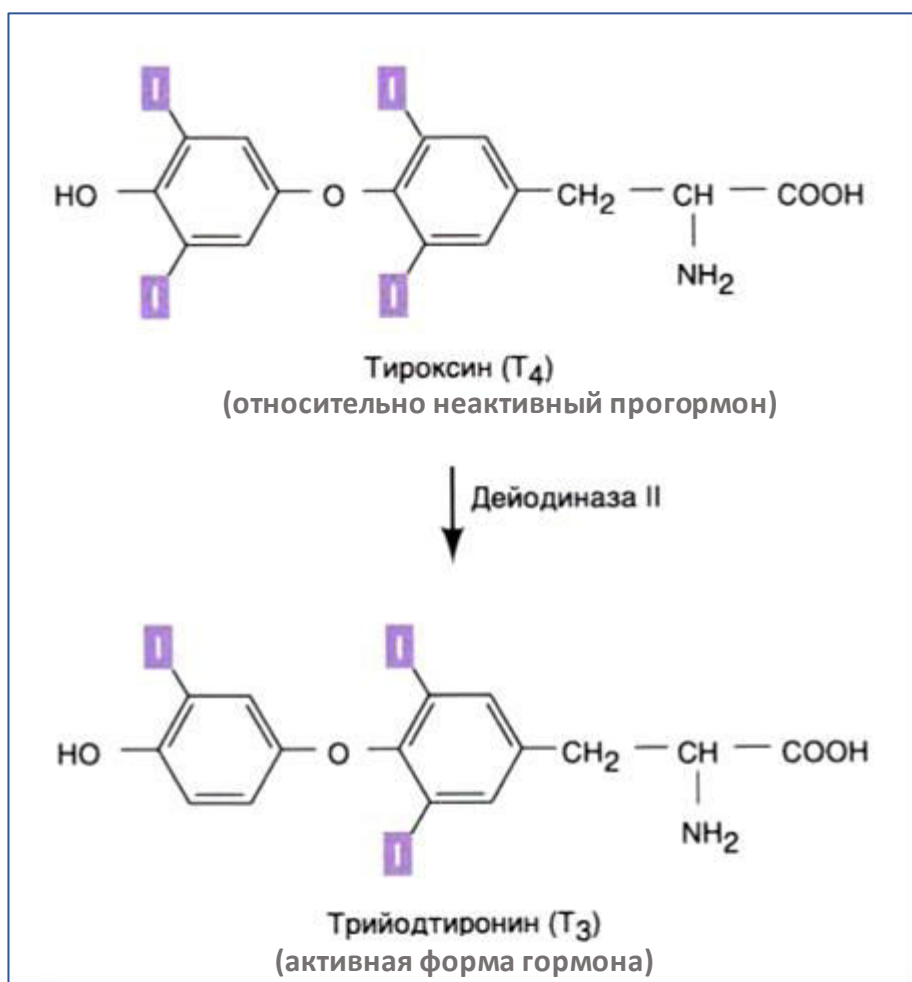
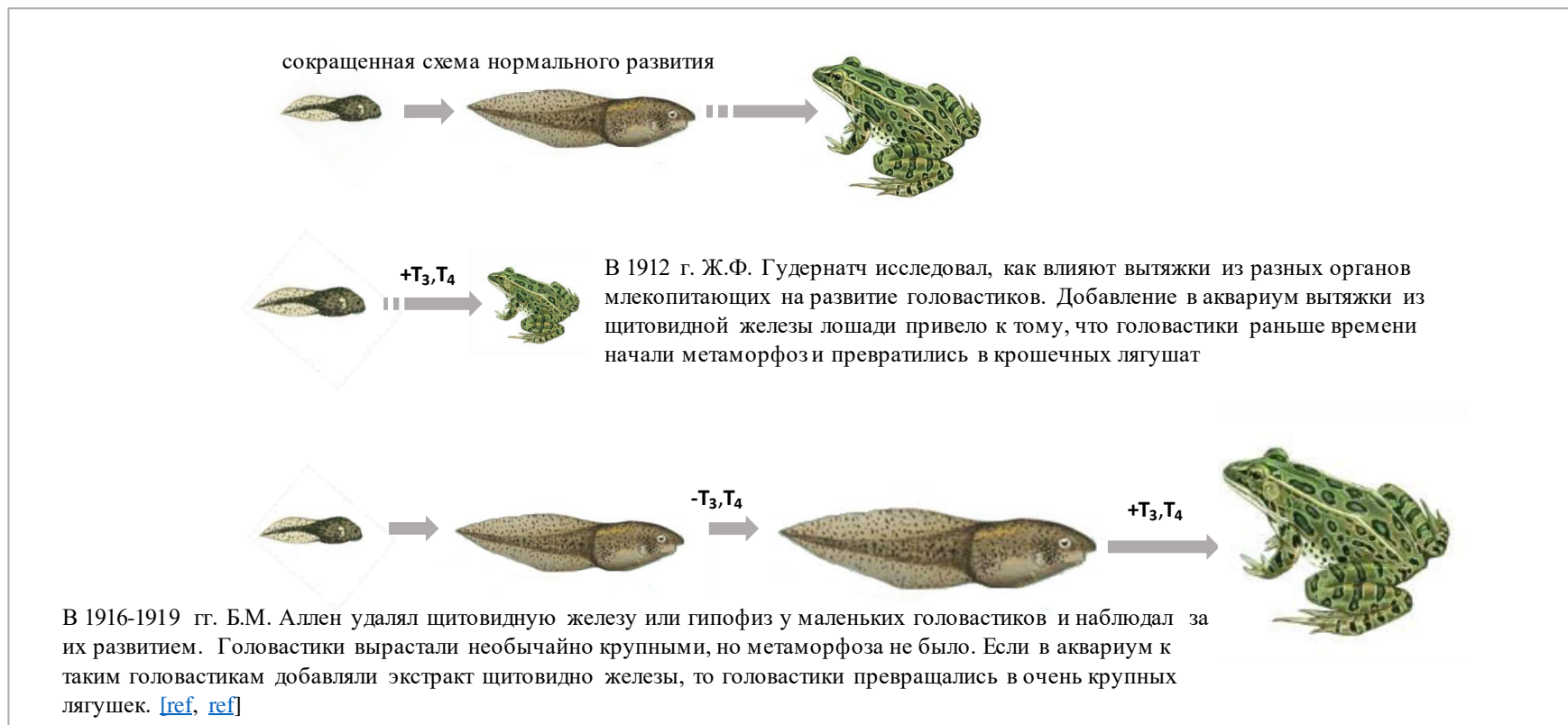


Лягушка: 1 — яйца (икра), 2 — головастик с наружными жабрами, 3 — без жабр, 4 — с задними ногами, 5 — со всеми ногами и с хвостом, 6 — лягушка.

## Различия между головастиком и взрослой лягушкой

Характеристика	Личинка (головастик)	Взрослое животное (лягушка)
1. Среда обитания	Водная	Наземно-воздушная
2. Части тела	Голова, туловище, хвост	Голова, туловище, конечности наземного типа, хвоста нет
3. Способ передвижения	Плавает с помощью хвоста	Прыгает
4. Скелет	В начале есть хорда	Хорды нет. Скелет в значительной степени окостеневает
5. Питание	Вегетарианский рацион (соскабливает питательные вещества с поверхности растений) Длинный тонкий спиральный кишечник, кишечные симбионты. Роговые челюсти и губные зубы	Плотоядное животное (хищник, питается насекомыми, червями и др.) Добыча прилипает к концу длинного клейкого языка. Короткий кишечник, много протеаз. Зубов или нет, или они мелкие и не играют особой роли.
6. Органы дыхания	Жабры, в начале наружные, затем внутренние, и кожа (в основном кожа хвоста)	Легкие и кожа
7. Кровеносная система	1 круг кровообращения. Двухкамерное сердце. Кровь в сердце венозная. Гемоглобины личиночного типа	2 круга кровообращения Трехкамерное сердце Кровь в сердце смешанная Гемоглобины взрослого типа
8. Органы чувств	Есть боковая линия Нет среднего уха Нет мигательной перепонки	Нет боковой линии Есть среднее ухо Есть мигательная перепонка
9. Конечный продукт азотистого обмена	Главным образом – аммоний, в меньшей степени мочевины	Мочевина
10. Покровы тела	Тонкий двуслойный эпидермис с тонкой дермой. Желез в дерме мало или совсем нет	Многослойный плоский эпителий с большим количеством кератинов. Хорошо развитая дерма содержит много слизистых желез, ядовитых желез, желез, выделяющих антимикробные пептиды.

# Метаморфоз амфибий контролируется гормонами щитовидной железы



Щитовидная железа есть у всех позвоночных.

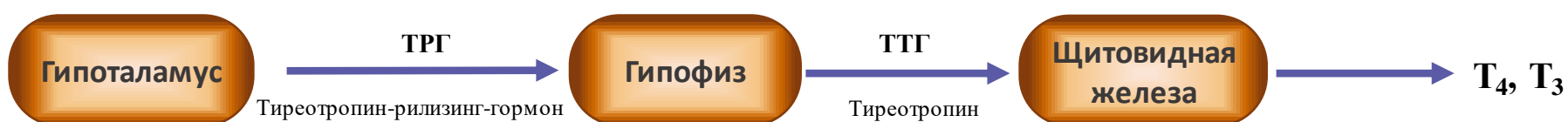
У всех она вырабатывает йодсодержащие гормоны, тироксин (Т<sub>4</sub>) и трийодтиронин (Т<sub>3</sub>).

Это очень важный класс гормонов, рецепторы к Т<sub>3</sub> есть у подавляющего большинства клеток животных.

У подрастающего человека тиреоидные гормоны влияют на рост и развитие. Особо важную роль они играют в развитии мозга во время внутриутробного развития и в течении первых 2-х лет жизни.

У взрослых тиреоидные гормоны ускоряют практически все метаболические процессы. (аппетит, поглощение питательных веществ, расщепление углеводов и жиров и т.п.). Тиреоидные гормоны усиливают сердцебиение и поглощение кислорода.

## Система гипоталамус - гипофиз - щитовидная железа

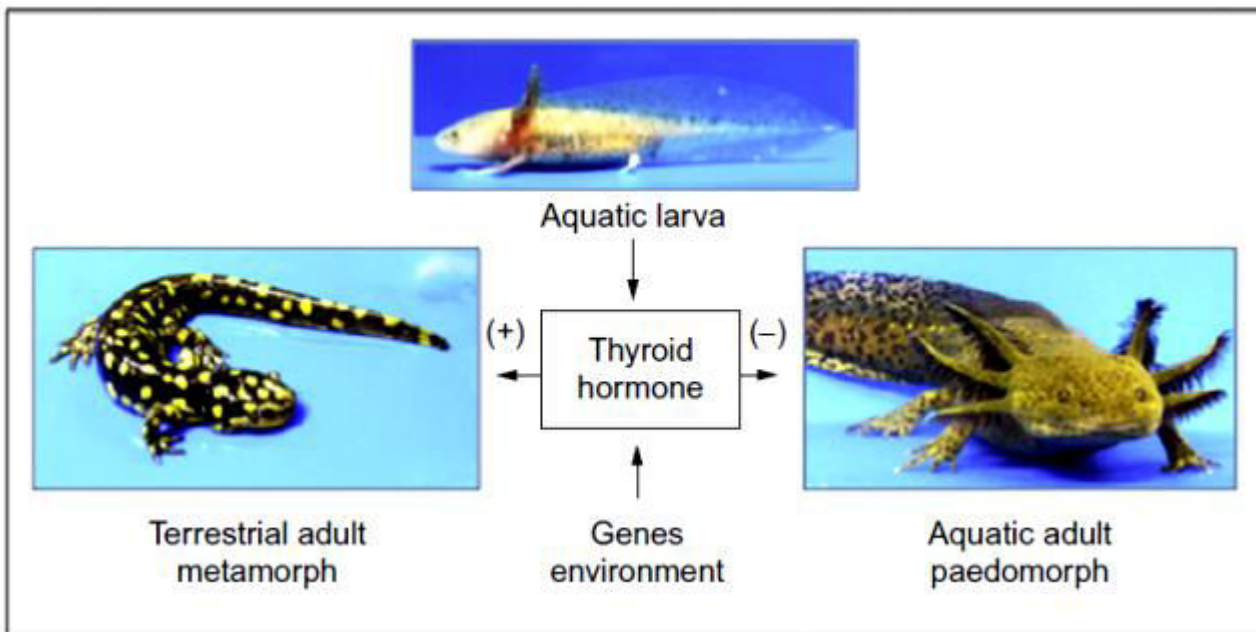


У амфибий роль тиреотропин-рилизинг гормона (ТРГ) играет кортикотропин-рилизинг гормон (КТРГ), который у человека вызывает секрецию гипофизом АКТГ

# Гетерохрония у амфибий

Гетерохрония – изменение сроков развития какого-либо органа у данного вида относительно предковой формы. Гетерохронии обусловлены изменениями времени экспрессии одной группы регуляторных генов относительно времени экспрессии генов другой группы.

Скорость развития соматических признаков	Скорость развития половых органов	Результат		Пример
ускорение	без изменений	акселерация		прямое развитие у листовая лягушки коки
без изменения	ускорение	педоморфоз	прогенез	описан у листовая саламандры и у альпийского тритона [ref].
задержка	ускорение		неотения	классический пример - аксолотль, неотеническая личинка тигровой саламандры



A representative salamander larva, adult metamorph (*Ambystoma tigrinum*), and adult paedomorph (*A. mexicanum*). Critical levels of thyroid hormone induce metamorphosis in salamanders. Environmental and genetic factors may cause thyroid hormone levels to be low, resulting in paedomorphic salamanders. The pictures were taken by Jeremiah Smith. [ref]

[Видео](#)

## Формирование различных видов хвостатых амфибий, вызванное блокированием метаморфоза, на разных стадиях гормональной цепочки гипоталамус-гипофиз-щитовидная железа

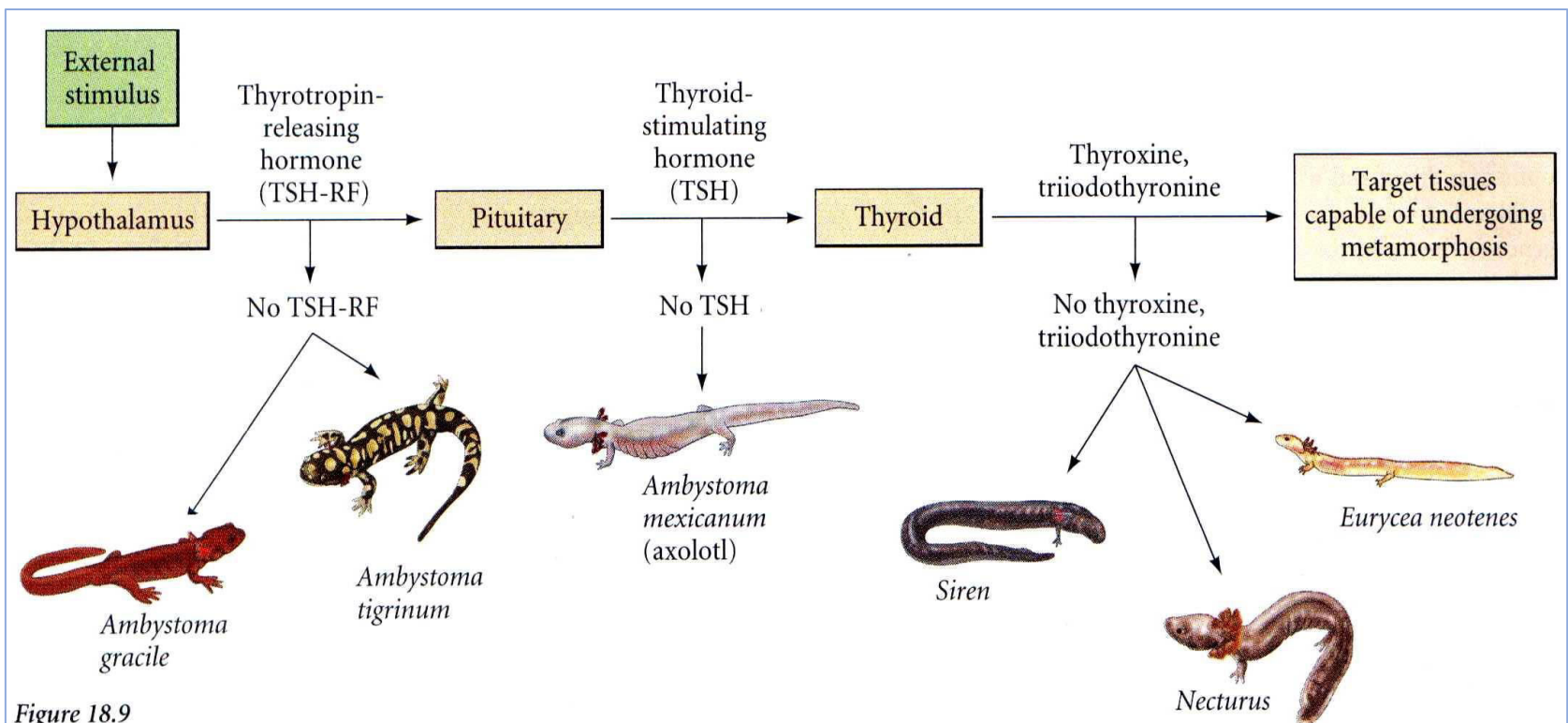
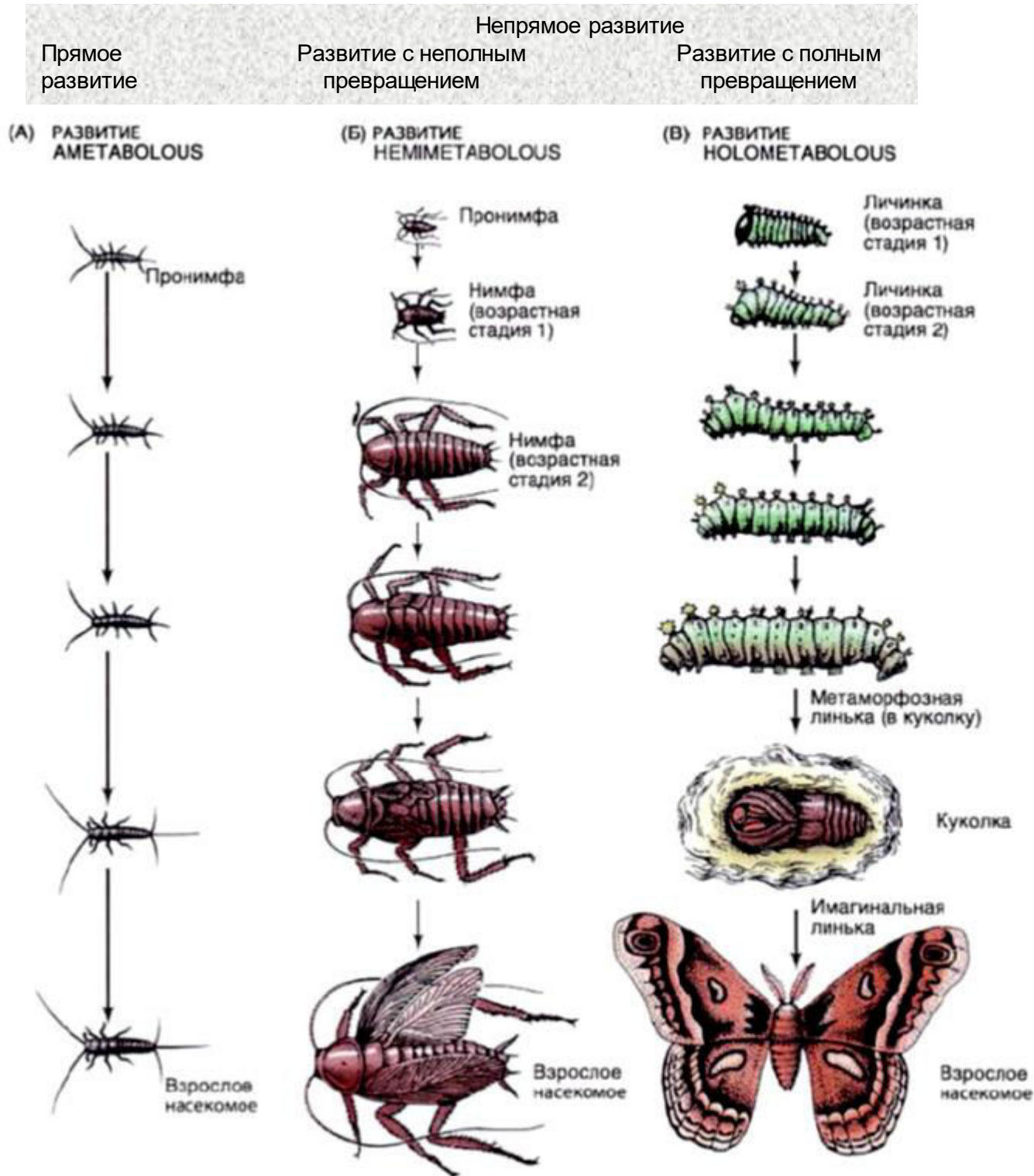


Figure 18.9

Stages along the hypothalamus-pituitary-thyroid axis of salamanders at which various species are thought to have blocked metamorphosis. Normally, thyrotropin-releasing factor from the hypothalamus causes the release of thyrotropin from the pituitary. Thyrotropin causes the thyroid gland to synthesize and release  $T_3$  and  $T_4$ . These thyroid hormones bind to their receptors in competent tissues. *Ambystoma tigrinum* and *A. gracile* have defects in thyrotropin-releasing hormone, while *A. mexicanum* has a defect in thyrotropin production. *Eurycea*, *Necturus*, and *Siren* appear to have a receptor defect in the thyroid hormone-responsive tissues. *Eurycea* will metamorphose when exposed to extremely high concentrations of thyroxine, while *Necturus* and *Siren* do not respond to any dose. (After Frieden 1981.)



# Типы постэмбрионального развития насекомых



**Рисунок 18.10**  
 Модель развития насекомых. Линьки представлены в виде стрелок. А — аметаболитическое (прямое) развитие чешуйницы. После короткой стадии пронимфы насекомые выглядят как мелкие взрослые особи. Б — гемиметаболитический (последовательный) метаморфоз таракана. После короткой стадии пронимфы насекомое становится нимфой. После каждой линьки нимфа следующего возраста выглядит все более похожей на взрослую особь, с постепенно увеличивающимися в размерах крыльями и половыми органами. В — Голометаболитический (полный) метаморфоз мотылька. После вылупления из яйца личинка проходит ряд последовательных линек, метаморфозная линька приводит к образованию куколки. Имагинальная линька приводит к появлению взрослой особи.

[Развитие стрекозы](#)

Отряды насекомых с неполным превращением	Отряды насекомых с полным превращением
1. Прямокрылые (кузнечики, саранча, сверчки, медведки)	1. Ручейники
2. Термиты	2. Чешуекрылые или бабочки
3. Тараканы и богомолы	3. Жесткокрылые или жуки
4. Стрекозы	4. Блохи
5. Равнокрылые (тли, медяницы, щитовки)	5. Перепончатокрылые (наездники, осы, пчелы, шмели, муравьи)
6. Клещи или полужесткокрылые	6. Двукрылые (мухи, слепни, оводы, комары)
7. Поденки	
8. Пухоеды и вши	

# • In insects

– Molting and development are controlled by three main hormones

1 Neurosecretory cells in the brain produce brain hormone (BH), which is stored in the corpora cardiaca (singular, *corpus cardiacum*) until release.

2 BH signals its main target organ, the prothoracic gland, to produce the hormone ecdysone.

3 Ecdysone secretion from the prothoracic gland is episodic, with each release stimulating a molt.

4 Juvenile hormone (JH), secreted by the corpora allata, determines the result of the molt. At relatively high concentrations of JH, ecdysone-stimulated molting produces another larval stage. **JH suppresses metamorphosis.** But when levels of JH fall below a certain concentration, **pupa forms** at the next ecdysone-induced molt. The adult insect emerges from the pupa.

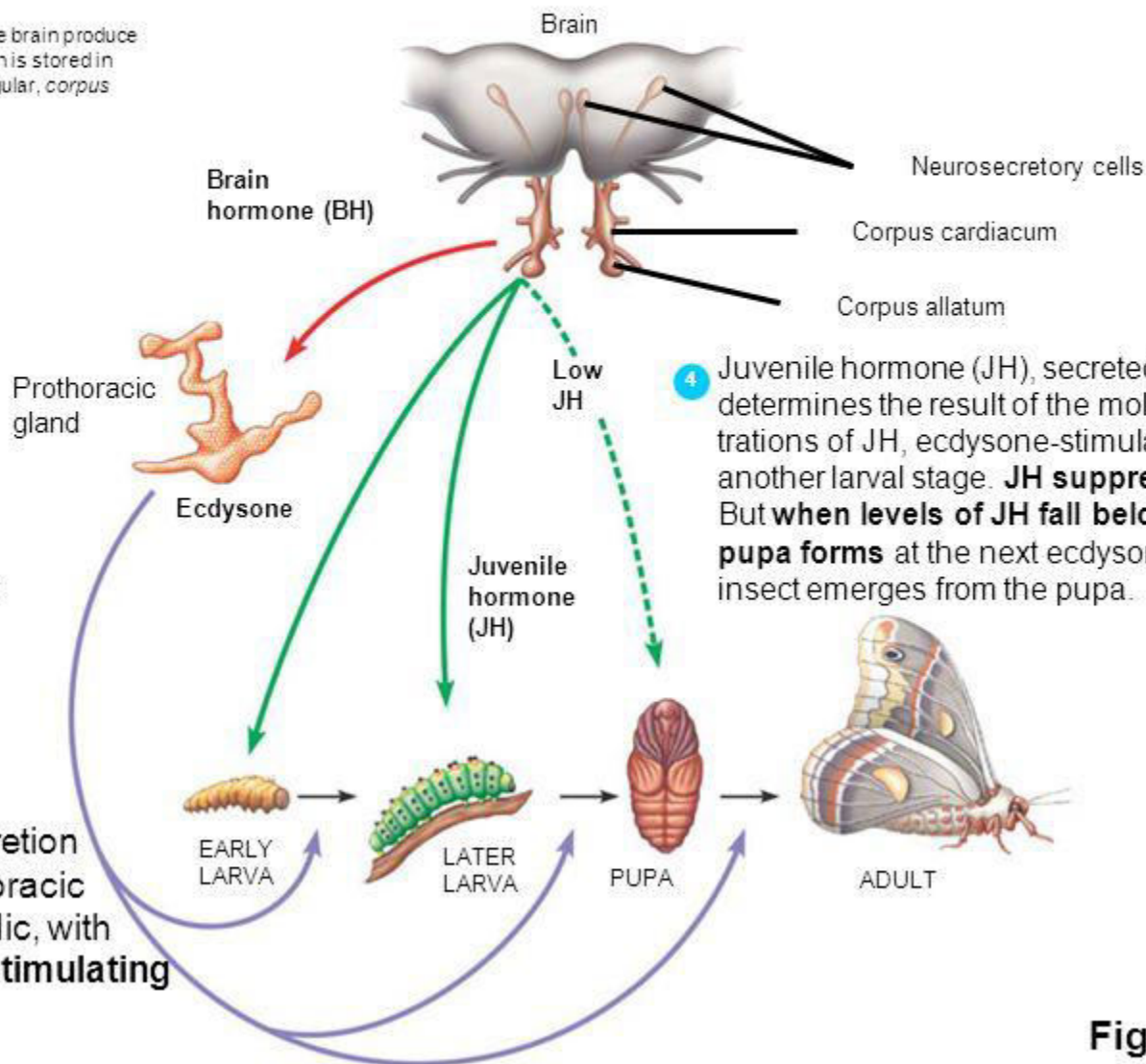
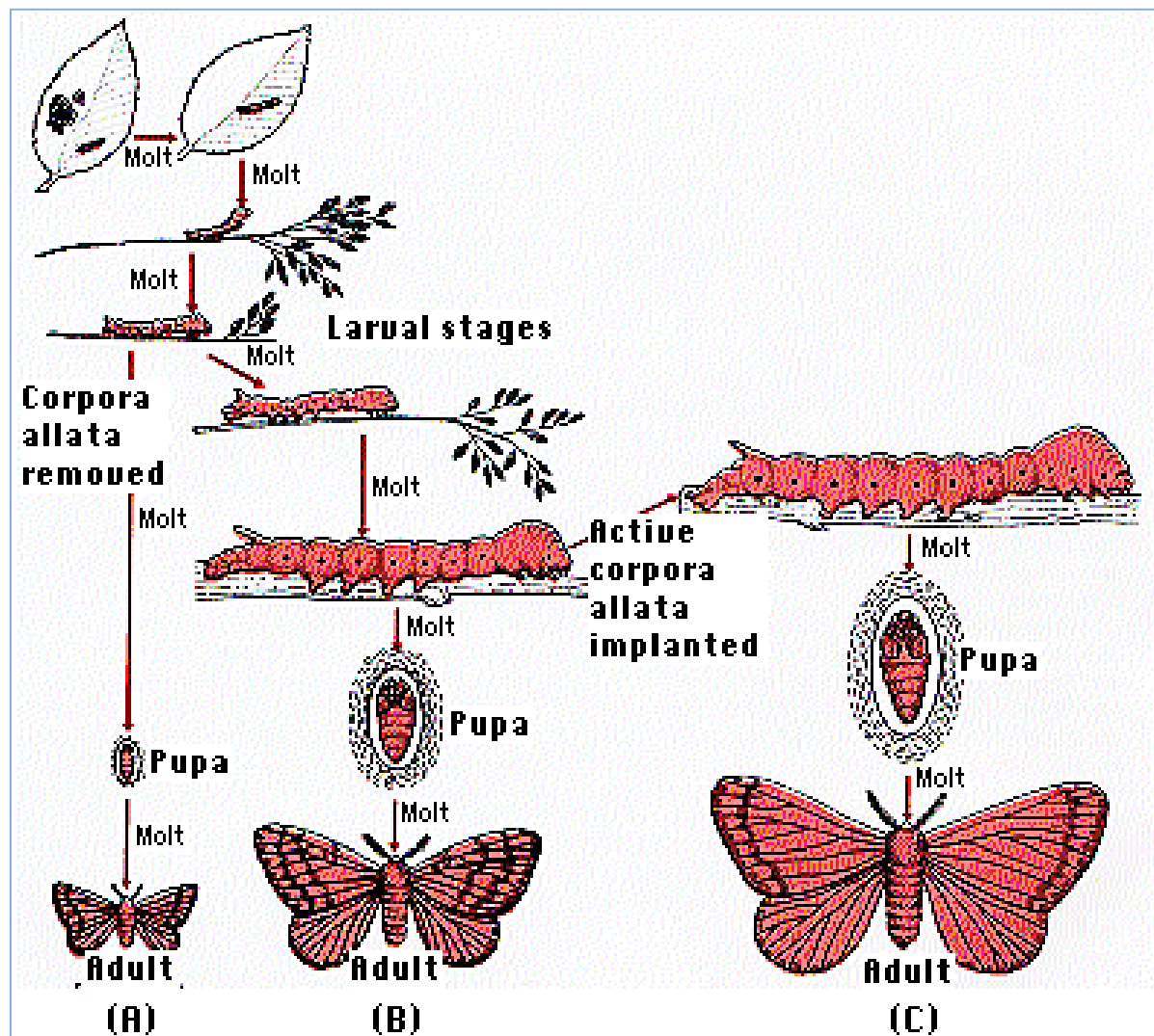
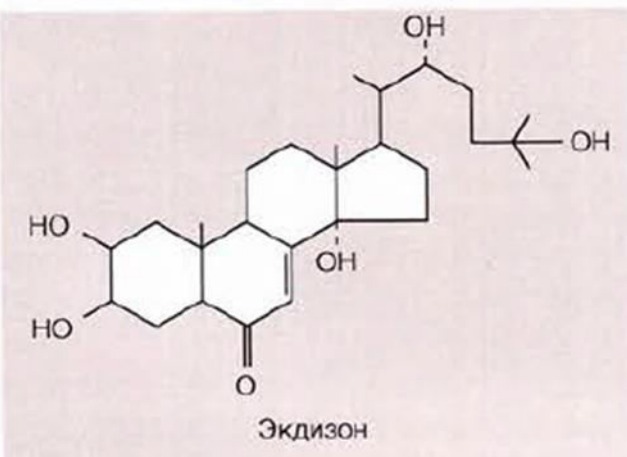
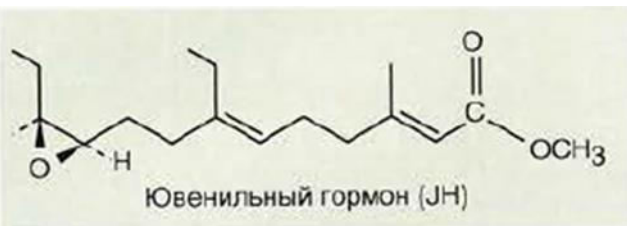


Figure 45.15

“Brain hormone” – устаревшее название проторакотропного гормона (ПТТГ), это полипептид (белок). Цепь из примерно 100 а.о., известно, что некоторые гормоны – гомодимеры [ref]





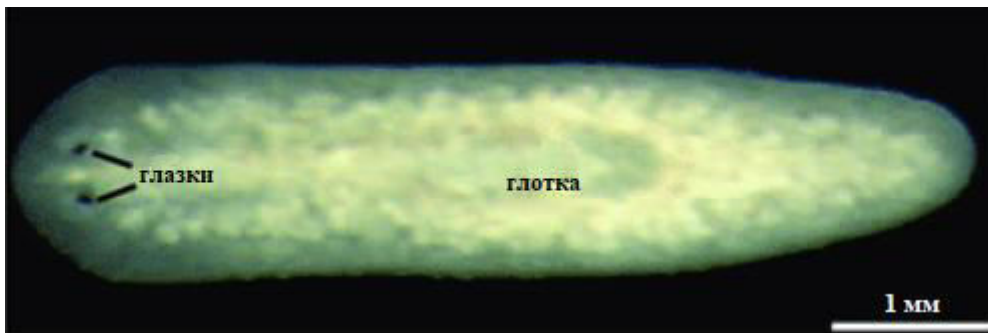
Это двухдневные личинки рыбок данио, снятые сканирующим электронным микроскопом. Фотография была сделана сотрудниками Института биологии развития Макса Планка (Германия) и заняла первое место в конкурсе научной фотографии в 2012 году. На фото хорошо видны и хвост, и ротовое отверстие, и даже зачатки обонятельной системы (ноздри), которые пока смотрятся как «глазки». В этом возрасте личинки еще не плавают. Но развитие личинок происходит очень быстро. От оплодотворения до вылупления из икры проходит примерно три дня. После вылупления, для того чтобы из личинки стать неполовозрелой рыбкой, им потребуется еще 28 дней, а размножаться они начнут только через 90 дней. [\[ref\]](#)

# Регенерация

«Регенерация (от позднелатинского *regeneration* — возрождение, возобновление), восстановление организмом утраченных или повреждённых органов и тканей (собственно регенерация), а также восстановление целого организма из его части (соматический эмбриогенез, вегетативное размножение).

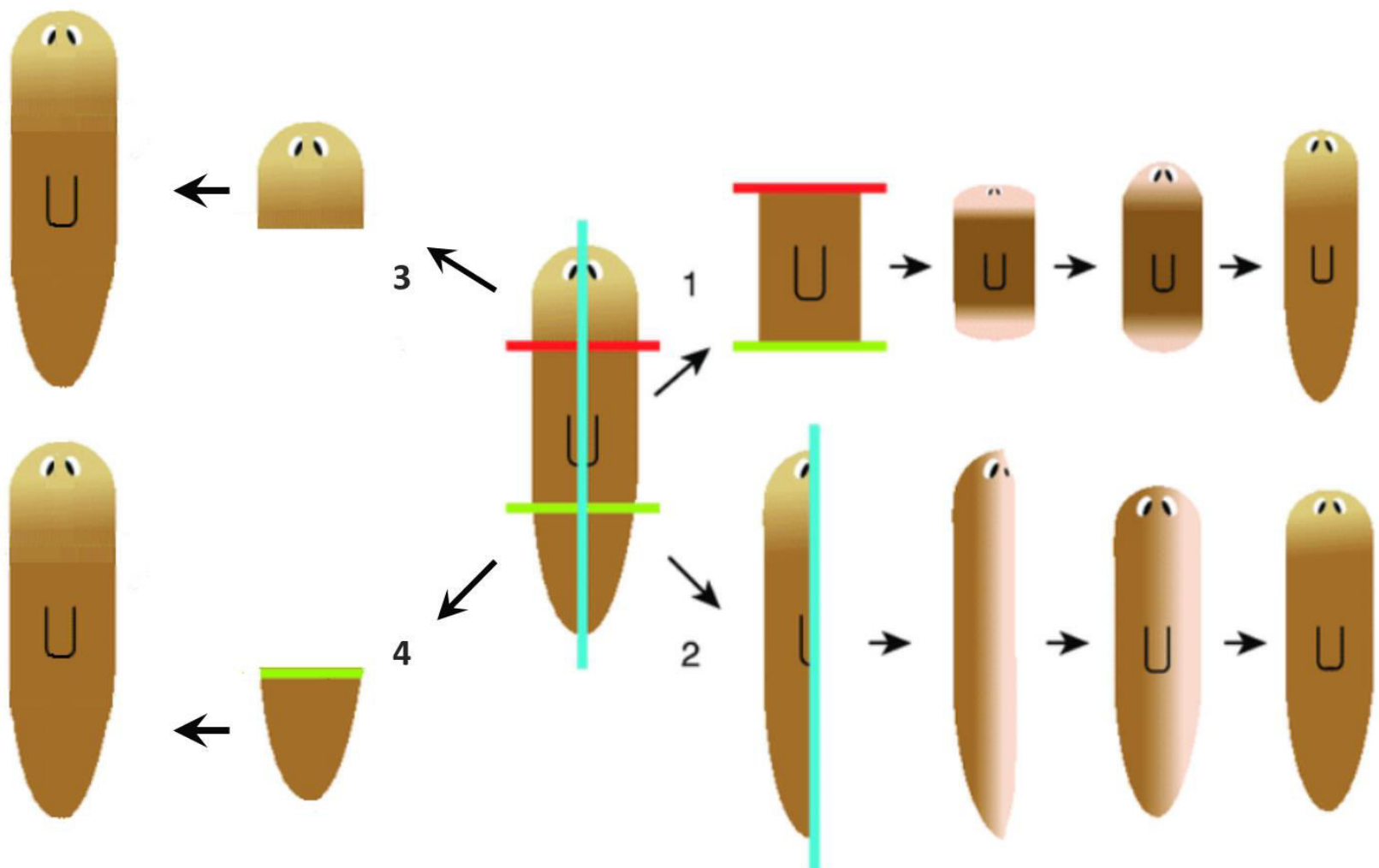
У животных и человека выделяют репаративную регенерацию (образование новых структур взамен удалённых или погибших в результате повреждения) и физиологическую регенерацию (образование структур взамен утраченных в процессе нормальной жизнедеятельности). Более широко распространена физиологическая регенерация, например, циклически происходящее в организме млекопитающих обновление клеток крови, некоторых эпителиальных тканей. У разных групп животных регенерация выражена в разной степени. Так, у многих низших беспозвоночных возможна регенерация целого организма из небольшого кусочка тела; у низших позвоночных (земноводные) могут восстанавливаться целые конечности, хвост, разные части глаза, внутренние органы и ткани, а у млекопитающих и человека возможна регенерация лишь отдельных тканей. »

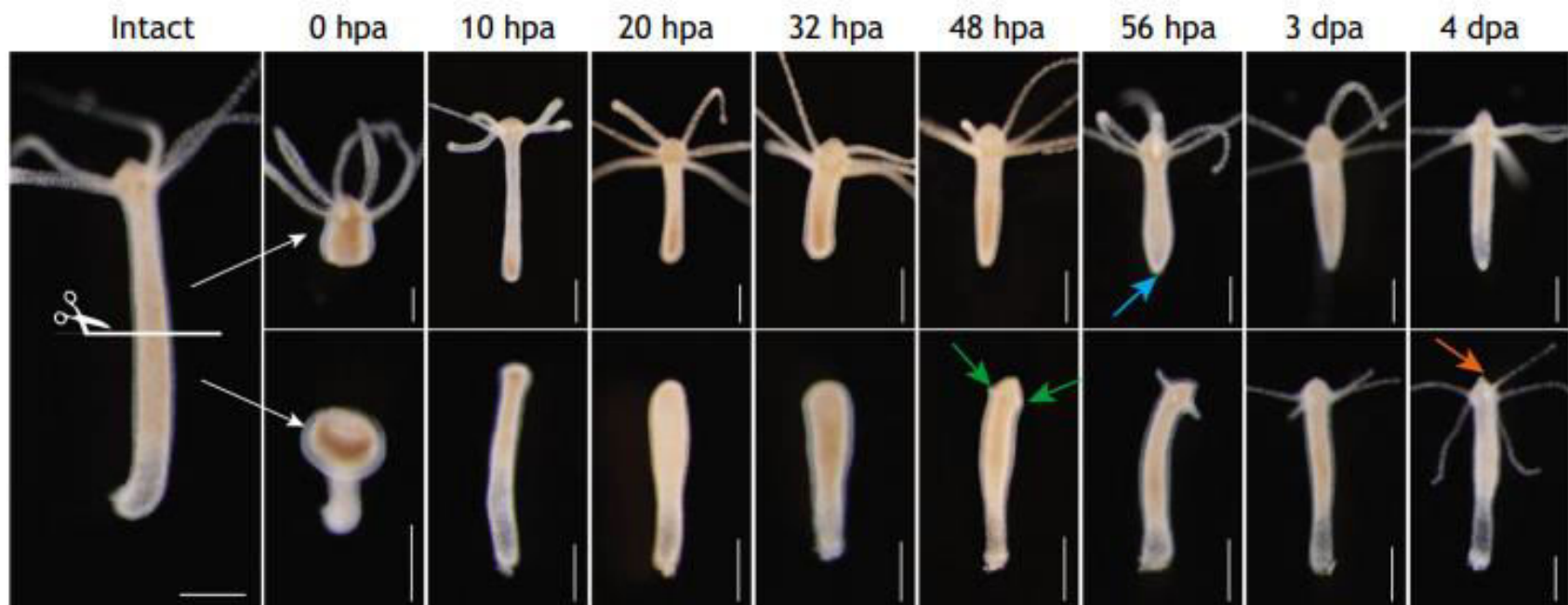
Биологический энциклопедический словарь под редакцией Гилярова



## Планарии

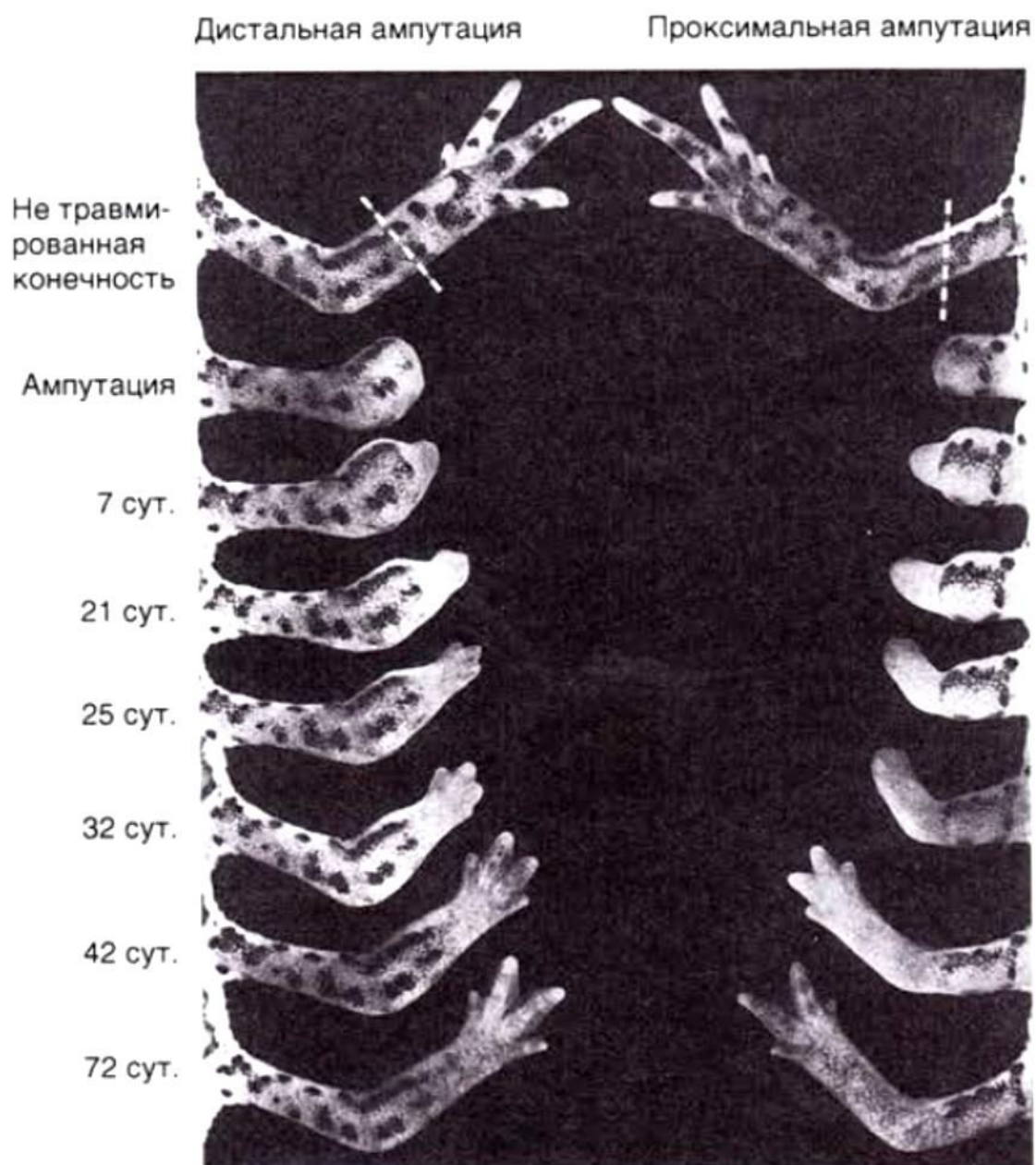
Планарии обладают удивительной способностью к регенерации, почти из любого маленького кусочка за 2 недели восстанавливается полноценный организм. По материалам [\[ref\]](#)





Matthias Vogg, Brigitte Galliot and Charisios Tsiairis introduce a freshwater Cnidarian with an extraordinary regenerative capacity that has been studied since 1740.  
<https://dev.biologists.org/content/146/21/dev177212>

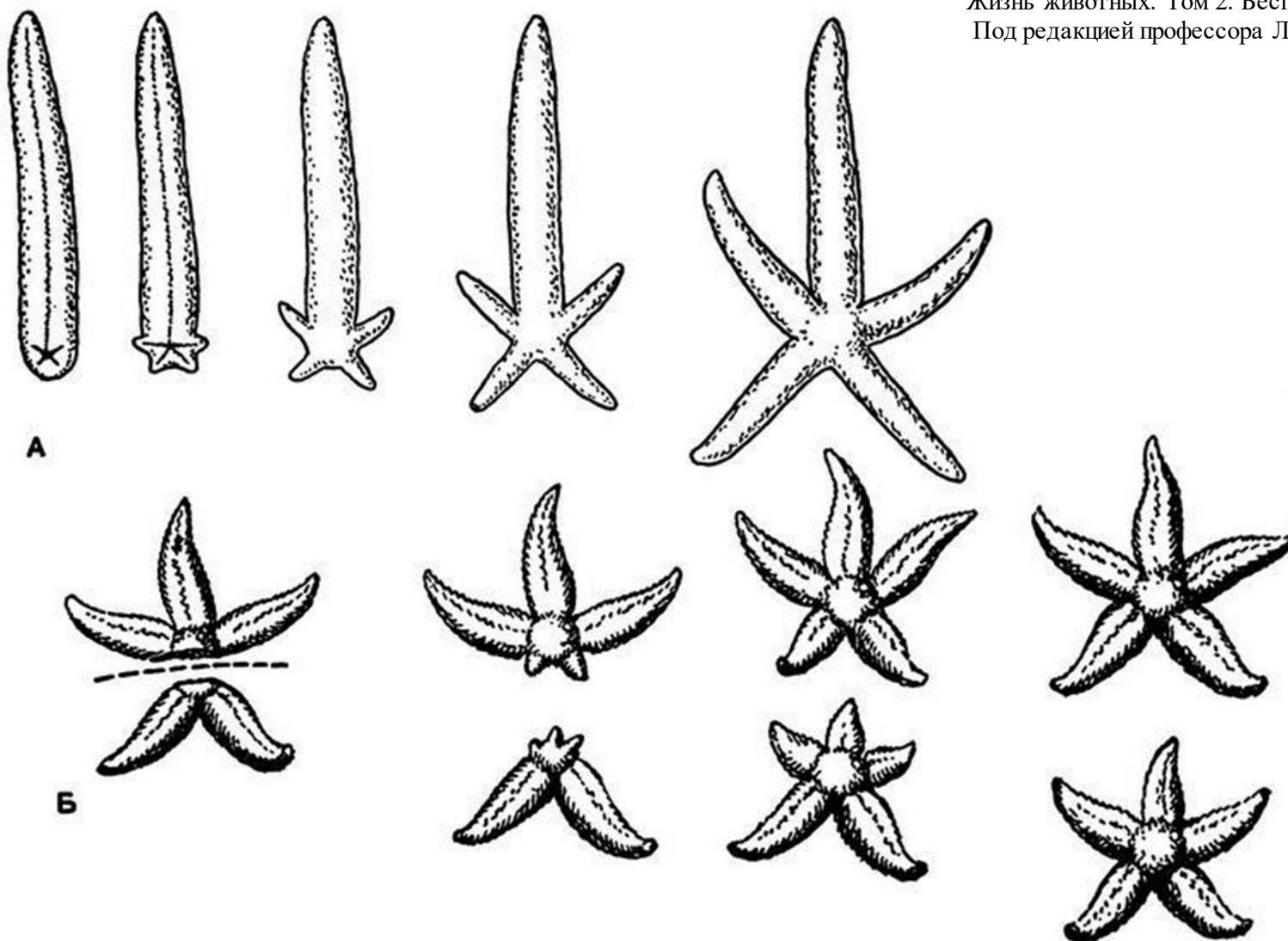
### Регенерация передней лапки саламандры



# АВТОТОМИЯ



Белоголовой карликовый геккон с утраченным в результате автотомии хвостом.



Жизнь животных. Том 2. Беспозвоночные  
Под редакцией профессора Л.А.Зенкевича 1968

Рис. 144. Бесполое размножение морских звезд: А — образование звезды из отделившегося луча у *Linckia*; Б — образование двух звезд после поперечного деления у *Neparthia* (отряд *Spinulosa*).