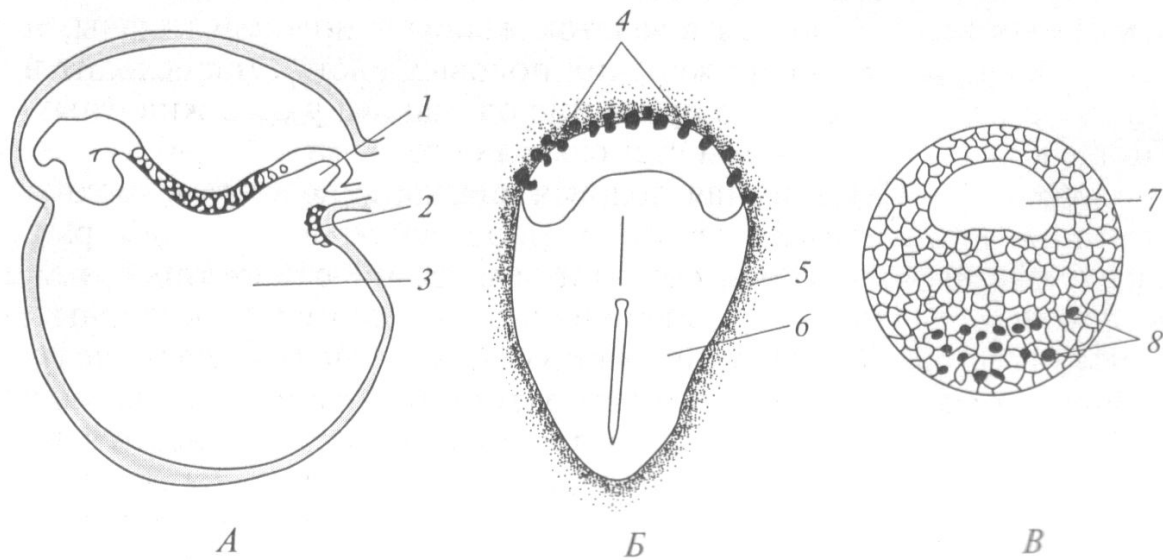


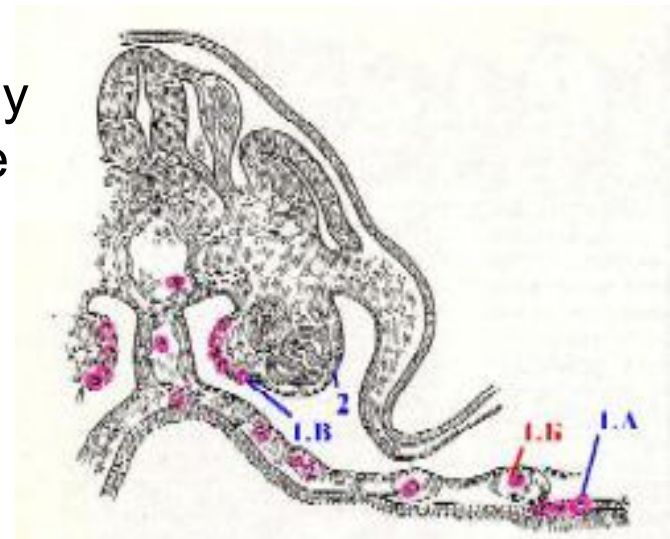
Процесс образования женских половых клеток – оогенез

<p>1. Стадия гоноцитов (первичных половых клеток)</p>	<p>Протекает в зародыше до сформирования гонад, т. е. до определения направления развития гоноцитов.</p>
<p>2. Оогенез</p>	<p>Протекает внутри гонад</p>



Расположение
гоноцитов у
представителей
различных классов
позвоночных

Первичные половые клетки (гоноциты) у человека впервые появляются в стенке желточного мешка. Отсюда они мигрируют по кровеносным сосудам и внедряются в половые шнуры.



Периодизация оогенеза

Оогенез проходит в три фазы:

- 1. Период размножения:** Митотическое размножение **оогоний** происходит ещё в эмбриональный период (внутриутробно).
- 2. Период роста.** **Ооциты первого порядка** проходят профазу первого деления мейоза до стадии диплотены и на время мейоз блокируется. Состоит из двух фаз: малый рост проходит до полового созревания, большой рост – после полового созревания.
- 3. Период созревания** начинается непосредственно перед овуляцией ооцита. С наступлением полового созревания группы ооцитов периодически возобновляют мейоз. Завершается первое деление мейоза, образуется **ооцит второго порядка** и первое полярное тельце. Второе деление проходит до метафазы и мейоз вновь блокируется до оплодотворения.

Период размножения

а) Данная стадия происходит во внутриутробном периоде: на 3-м – 4-м месяце развития.

б) При этом число клеток увеличивается в 2^k раз, где k - число митотических циклов.

Период роста

период малого роста

Период малого роста ооцита I происходит тоже до рождения и некоторое время после рождения.

Протекают следующие стадии профазы мейоза (прелептотена, лептотена, зиготена, пахитена, неполная диплотена).

В итоге, в ооцитах I примордиальных фолликулов хромосомы удвоены, опарно конъюгированы, образуют хиазмы.

Период покоя

На стадии диплотены ооциты I вступают в длительную фазу покоя. Она продолжается до периода большого роста (может начинаться до полового созревания (рано обрывается), а также в течение всего репродуктивного периода жизни женщины). Т.е., ооциты I могут покоиться на стадии диплотены **в течение нескольких десятилетий.**

Оогонии ($2n, 2c$)
 $\times 2^k$

Оогонии ($2n, 2c$)

Ранний ооцит I
($2n, 2c$)

Ооцит I,
стадия диплотены
($4n, 2c$)

(в составе
примордиального
фолликула)

Ооцит I,
диплотена,
($2n, 4c$)

Ооцит I,
диплотена,
($2n, 4c$)

Продолжение мейоза (период большого роста)

Данный этап оогенеза **инициируется** фолликулостимулирующим гормоном (**ФСГ**) гипофиза и происходит **в созревающем фолликуле**, который при нормальном развитии последовательно **становится первичным, вторичным и третичным**. Вначале длительное время ооцит **1 растёт**: значительно увеличивается в размере и накапливает в цитоплазме питательные вещества. **Завершается профазы мейоза** - стадии **диплотена** и **диакинез**. В самом конце существования фолликула **быстро проходят остальные стадии 1-го деления мейоза**: **метафаза**, **анафаза** и **телофаза**.

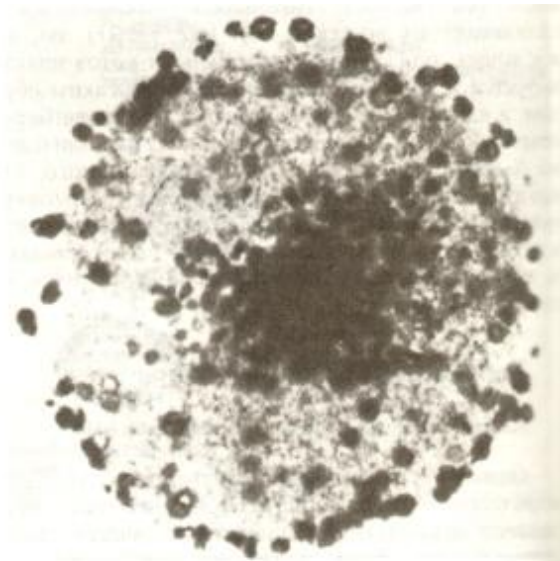
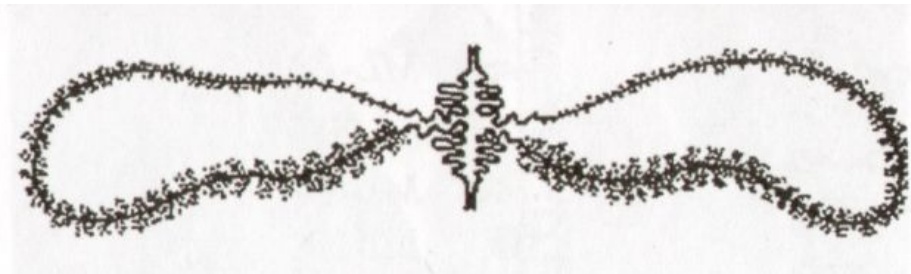


Рис. 11.9. Ядро, изолированное из ооцита *Xenopus laevis*. Темноокрашенные пятна представляют собой экстрахромосомные ядрышки. (Из Brown, Dawid, 1968; фотография с любезного разрешения D. D. Brown.)



Хромосомы типа ламповых щеток

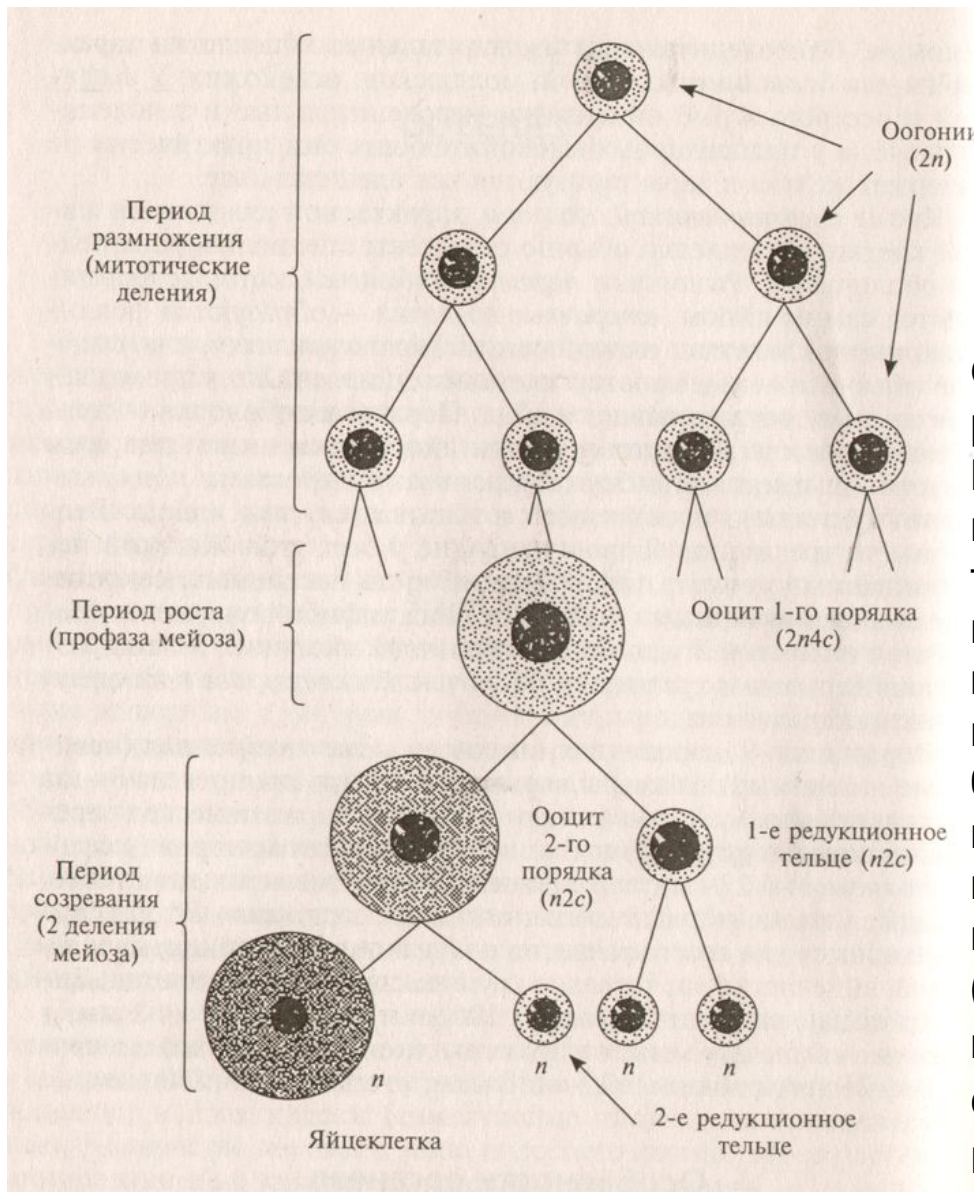
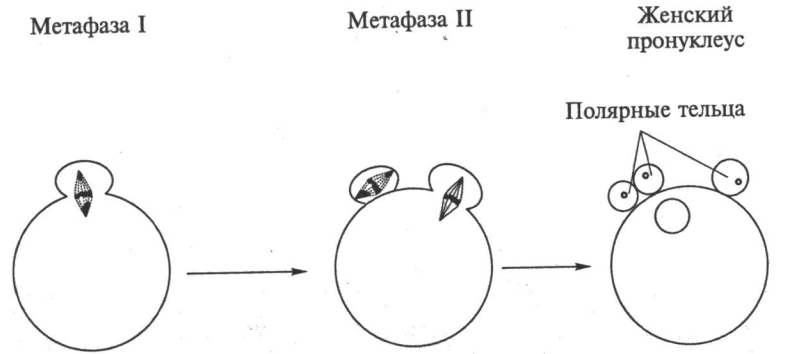


Схема оогенеза



Оогенный мейоз отличается расположением метафазной пластинки. Метафазное веретено первичного ооцита мигрирует на периферию клетки. Во время телофазы одна из клеток почти не содержит цитоплазмы, а другая получает почти все компоненты клетки. Меньшая клетка называется **первым полярным тельцем**, а большая — **вторичным ооцитом**. Во время второго деления вновь происходит неравный цитокинез. Большая часть цитоплазмы остается в зрелой яйцеклетке (**яйце**), а **второе полярное тельце** - гаплоидное ядро. **Оогенный мейоз служит сохранению объема цитоплазмы ооцита в одной клетке, не допуская ее равного распределения между четырьмя клетками.**

Фолликулогенез

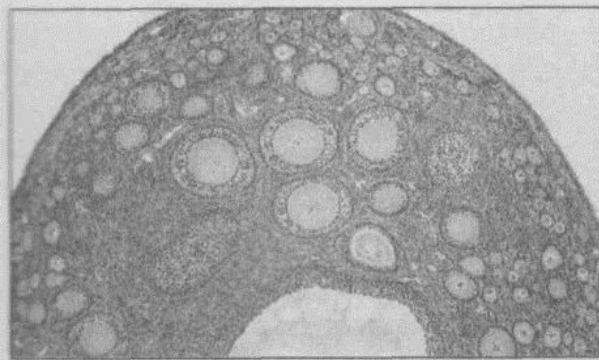
Оогенез протекает при взаимодействии оогенных клеток с эпителием в составе фолликулов. Структуры, состоящие из **ооцита** и окружающего **слоя фолликулярных клеток**, называются **фолликулами**.

Ооцит первого порядка, окруженный одним слоем **плоских фолликулярных клеток**, называется **примордиальным фолликулом**.

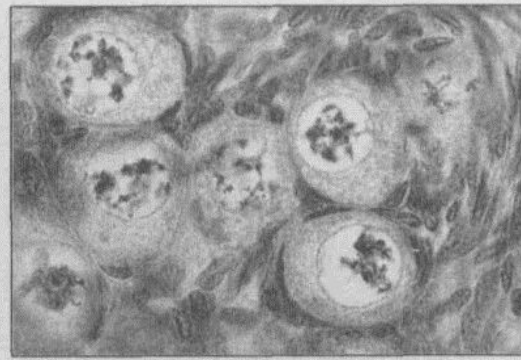
Ооцит первого порядка, окруженный одним-двумя слоями кубических или цилиндрических фолликулярных клеток и блестящей оболочкой, называется **первичный фолликул**. Вокруг фолликула образуется наружная оболочка из элементов стромы – тека (внутренний клеточный слой – theca interna, наружный фиброзный - theca externa).

Ооцит первого порядка, окруженный несколькими слоями фолликулярных клеток, между которыми формируется **антрум** (полость), заполненный смесью белков, гормонов и других молекул, называется **вторичным фолликулом**.

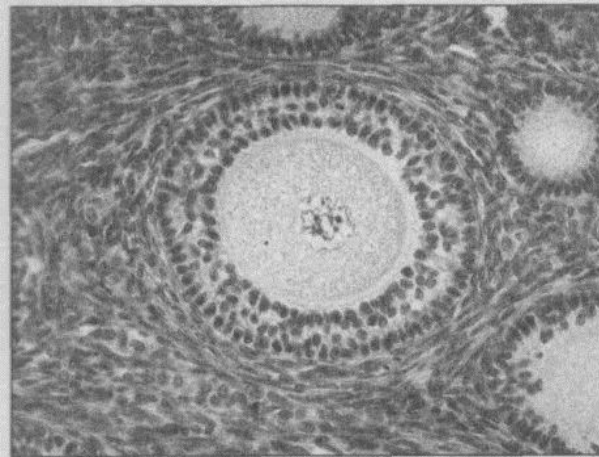
Зрелый **третичный фолликул**, или Граафов пузырьек, достигает 1-2.5 см в диаметре, в полость пузырька вдается холмик из фолликулярных клеток, внутри которого находится яйцеклетка, в котором завершается первое деление мейоза перед овуляцией.



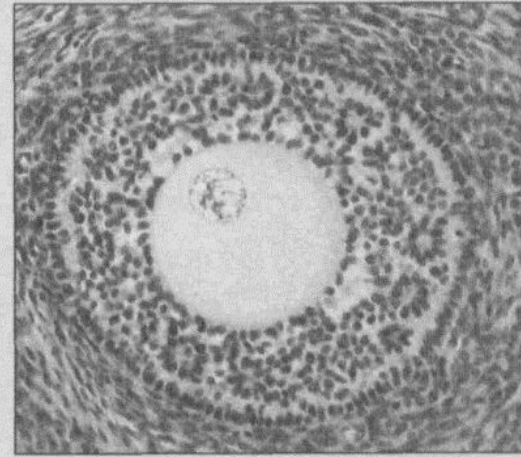
А



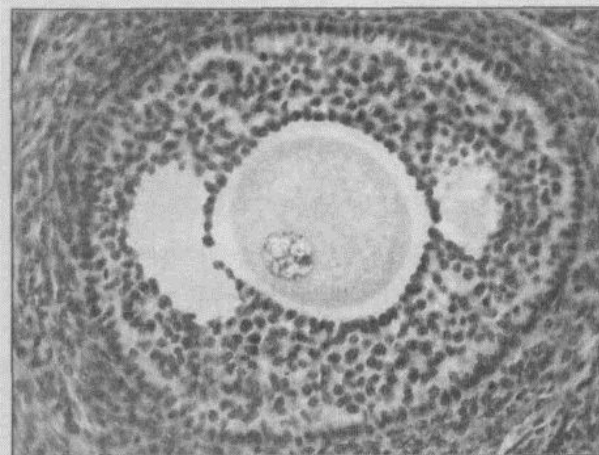
Б



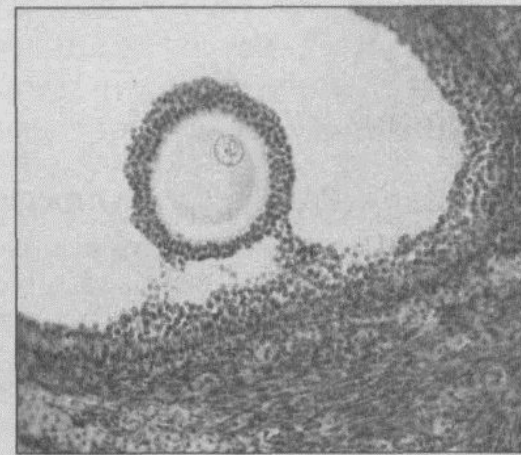
В



Г



Д



Е

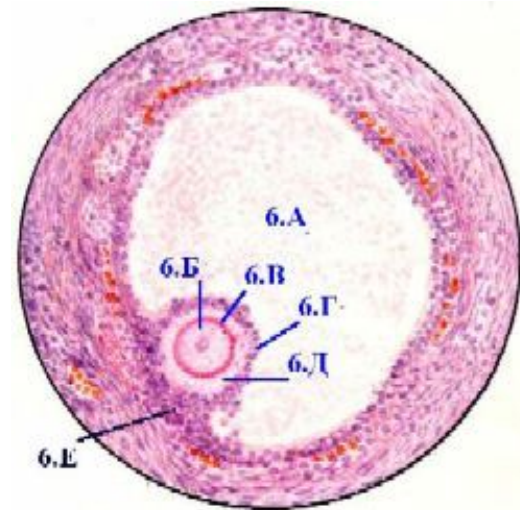
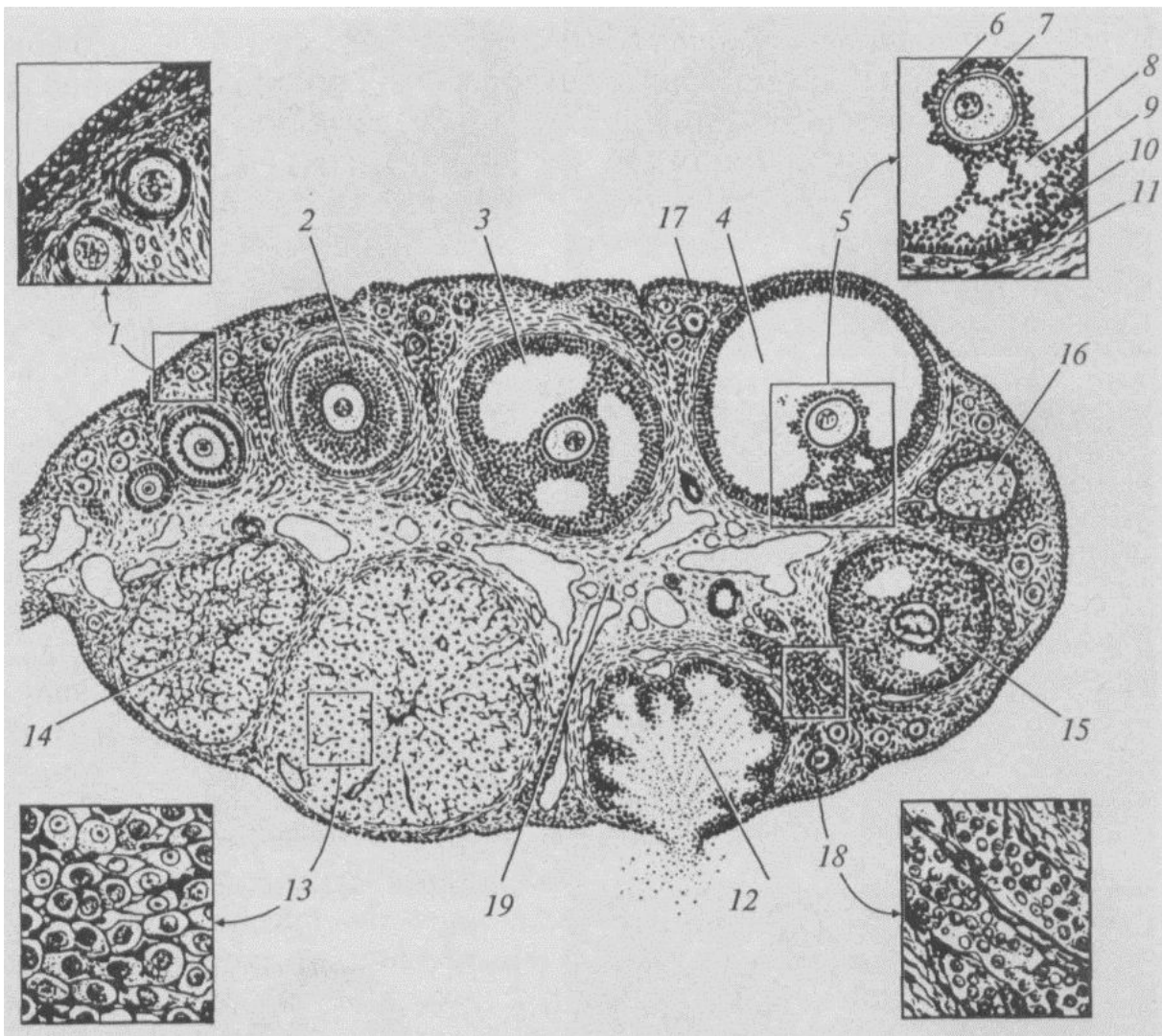
Гистологический срез яичника кролика:

А - общий вид: расположение фолликулов в корковой зоне яичника; *Б* — группа примордиальных фолликулов на периферии корковой зоны; *В* — первичный многослойный фолликул; *Г* - ранний вторичный фолликул: начало формирования лакун; вторичный фолликул; *Е* — третичный фолликул

Разрыв стенки фолликула и освобождение из него яйцеклетки называется **овуляцией**.

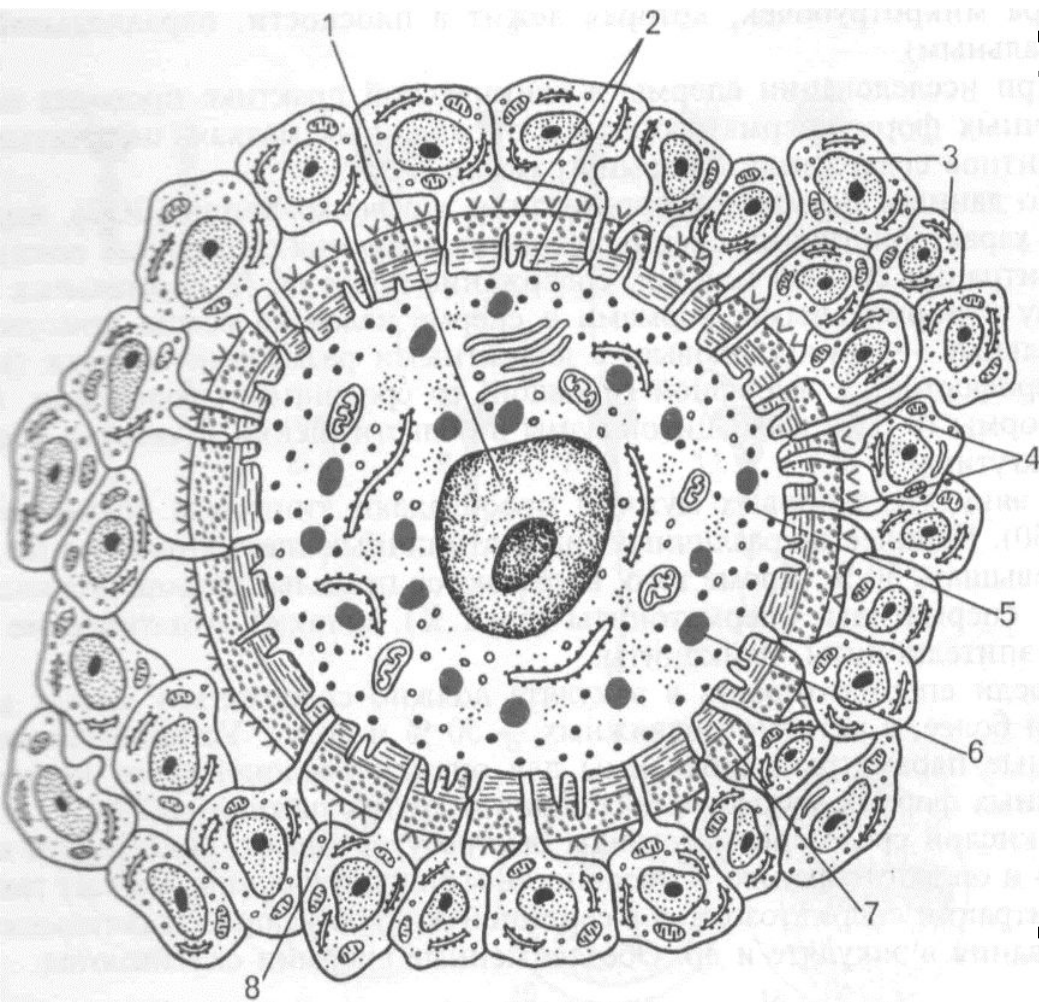
Клеточная масса, оставшаяся в фолликуле, под влиянием **ЛГ** становится **желтым телом** (временным эндокринным органом). Если оплодотворение не произошло, желтое тело дегенерирует и становится белым телом.

Большинство фолликулов проходят тот или иной путь, ведущий к созреванию, а затем дегенерируют. Этот процесс называется **атрезия фолликулов**, а дегенерирующие фолликулы называют **атретическими**.



Третичный фолликул

Схема строения яичника млекопитающих



Яйцеклетка. 1 – ядро, 2-3 – клетки фолликулярного эпителия (corona radiata). 4 – zona pellucida. 5 - 6 – желточные гранулы

Яйцо человека имеет диаметр около 130 мкм. Содержит **трофические включения** (желточные гранулы); **аппарат синтеза белка** (мРНК, тРНК, рибосомы, ЭПС, АГ), морфогенетические факторы, митохондрии.

По периферии - кортикальный слой, содержащий актин и кортикальные гранулы. Нет клеточного центра.

Ядро яйца находится на стадии метафазы II, гаплоидное, но каждая хромосома состоит из двух хроматид.

Оболочки включают плазмалемму, прозрачную оболочку zona pellucida и слой клеток лучистого венца corona radiata.

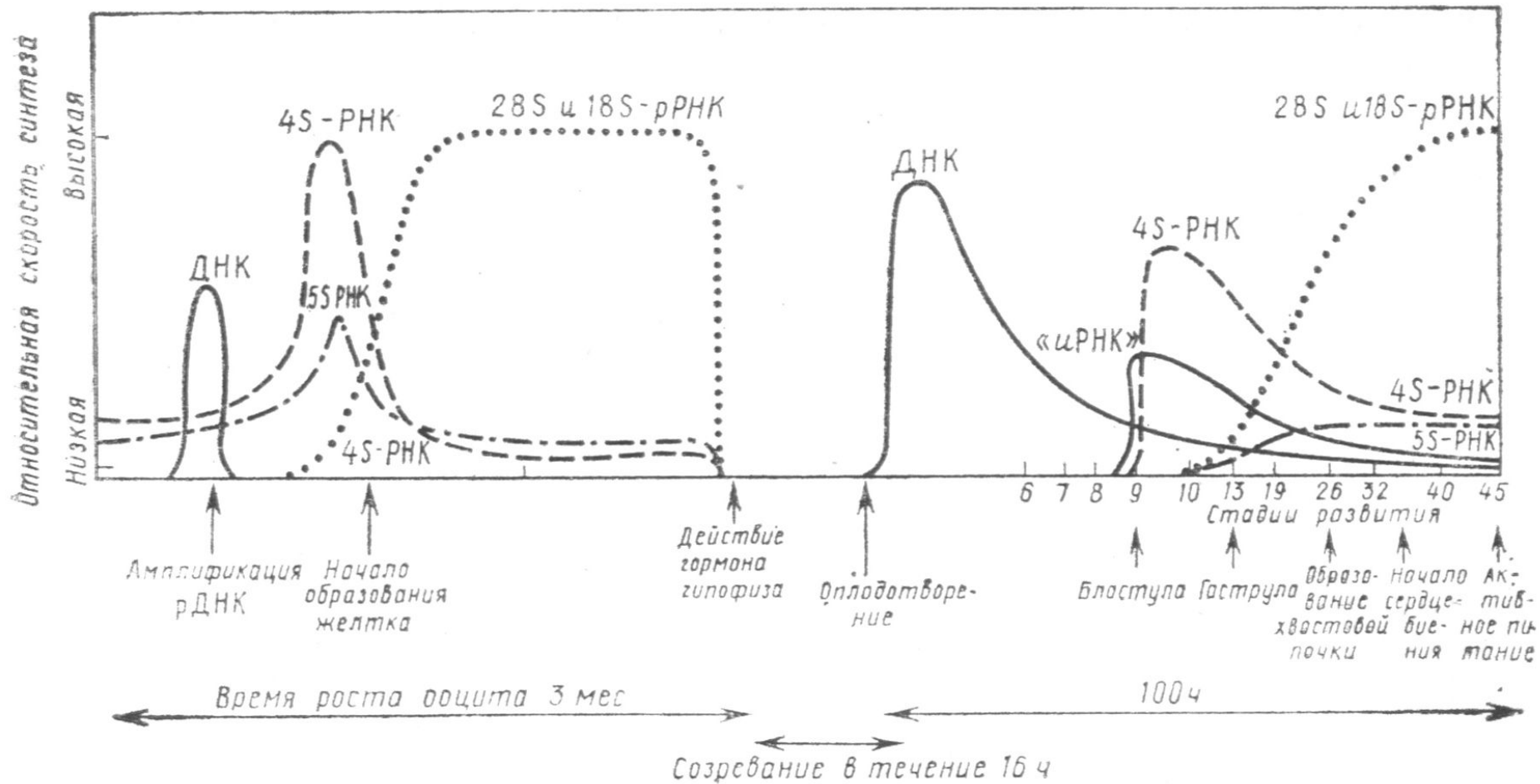
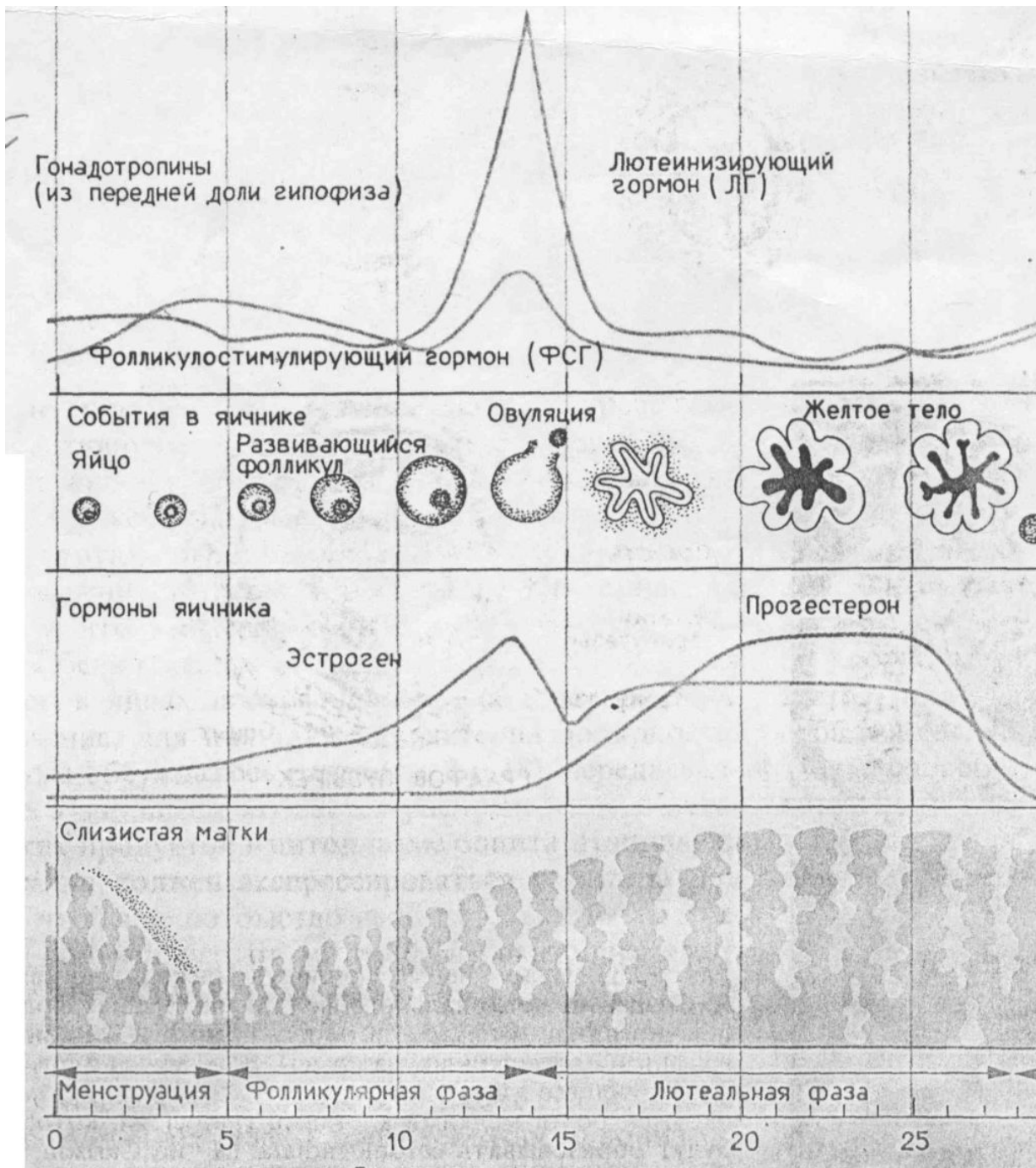


Рис. 58. Относительные скорости синтеза нуклеиновых кислот в ходе развития амфибий (по Дж. Гердону, 1974). Фракция 4S-РНК содержит в основном тРНК, фракция иРНК — гяРНК

Периодический цикл в созревании и выделении яйцеклетки, завершающийся выделением из матки крови и клеточного дебриса, называется **овариально-менструальным циклом**. Цикл представляет собой интеграцию 1) **овариального цикла**, связанного с созреванием и выделением ооцита и 2) **маточного цикла**, функция которого заключается в обеспечении необходимых условий для имплантации бластоцисты.

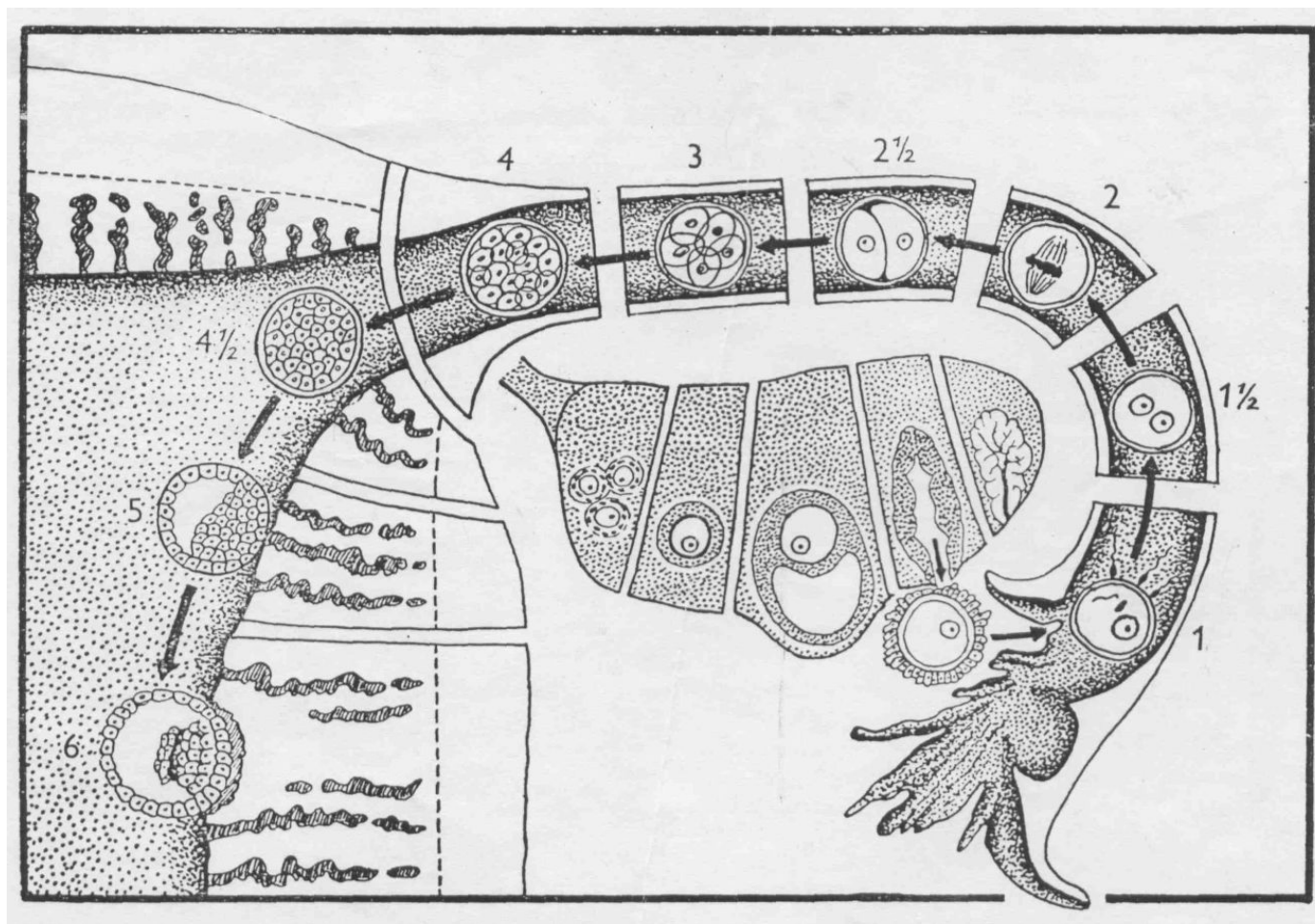
Все эти функции интегрированы посредством гормонов гипоталамуса, гипофиза и яичника.



Гормональная регуляция овариального цикла

Особенности овогенеза по сравнению со сперматогенезом:

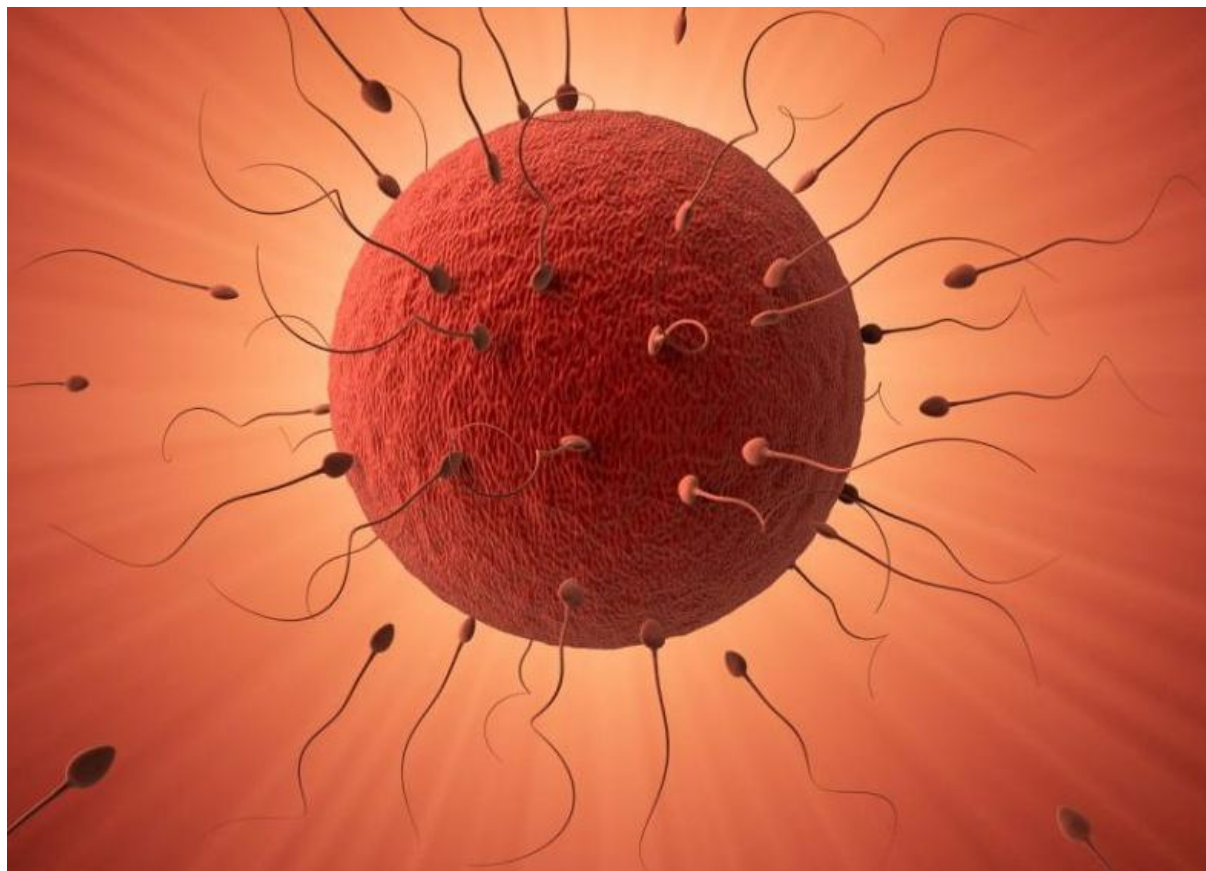
- отсутствие фазы формирования;
- протекание фазы размножения во внутриутробном периоде;
- очень длительная фаза роста;
- образование при созревании неодинаковых клеток;
- завершение вне гонады и лишь при оплодотворении;
- гибель большинства клеток, вступивших в этот процесс;
- выраженная цикличность
- прекращение после менопаузы с полным исчезновением половых клеток.



Схематическое изображение созревания фолликулов, овуляции, оплодотворения яйце-вой клетки в яйцевом, дробления яйца, перемещение его в полость матки и имплантация (по Гамильтону, Бойду и Моссману).

1 — оплодотворенная яйцеклетка, 2 — первое дробление, 3 — стадия пяти бластомеров, 4 — морула, 5 — бластоциста, 6 — прививающаяся бластоциста; начало имплантации. Числа одновременно означают дни с момента оплодотворения.

Оплодотворение - процесс слияния двух половых клеток (гамет) друг с другом, в результате чего возникает новая особь, одноклеточный диплоидный организм - зигота.



Оплодотворение осуществляет две разные функции: половую (комбинирование генов двух родителей) репродуктивную (создание нового организма)

Оплодотворение сводится к четырем основным процессам:

1. Контакт спермия с яйцом и их взаимное узнавание. Это этап качественного контроля. Спермий и яйцо должны принадлежать к одному и тому же виду.

2. Регуляция проникновения спермия в яйцо. Это этап количественного контроля. Только один спермий должен оплодотворить яйцо.

3. Слияние генетического материала спермия и яйца.

4. Активация метаболизма яйца.

Дистантные взаимодействия



видоспецифическое привлечение спермиев

(выражено у животных с наружным оплодотворением)

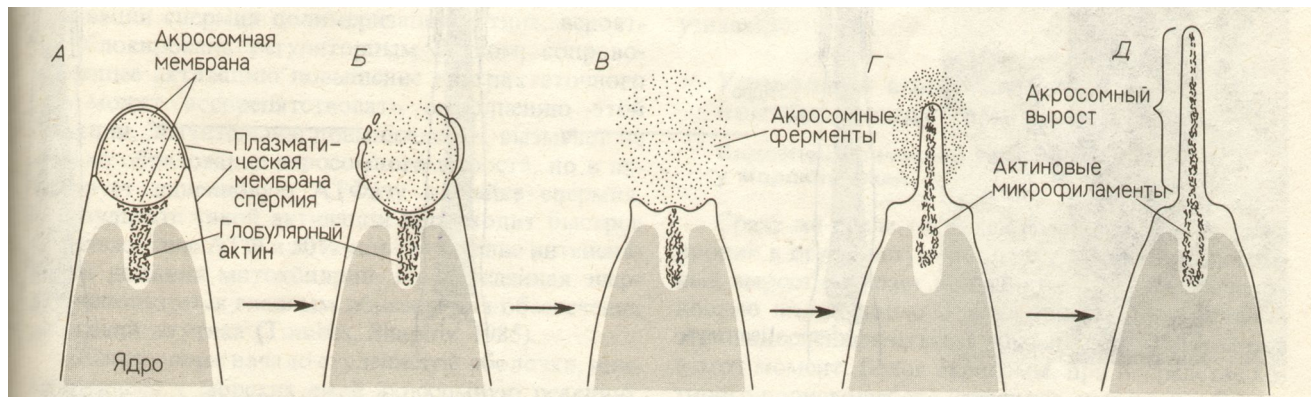
Капацитация - приобретение спермиями оплодотворяющей способности под действием секрета женских половых путей (изменение структуры липидов клеточной мембраны спермия и удаление гликолипидов с поверхности клеточной мембраны).



Видоспецифическая активация

Контактные

Акросомные взаимодействия акросомной гранулы



Контактные

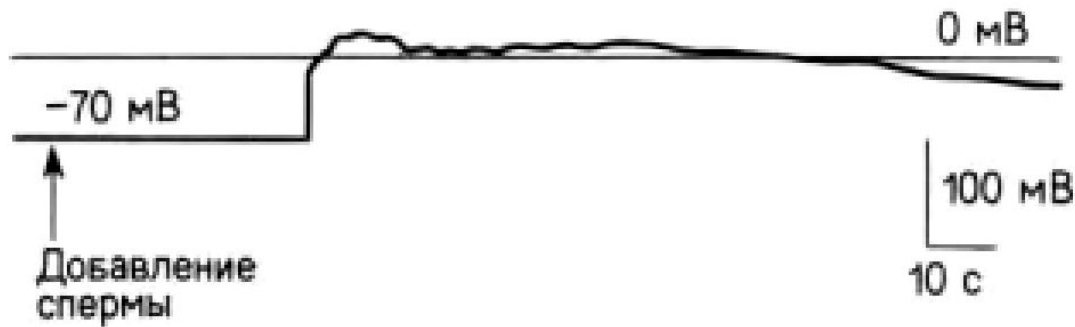
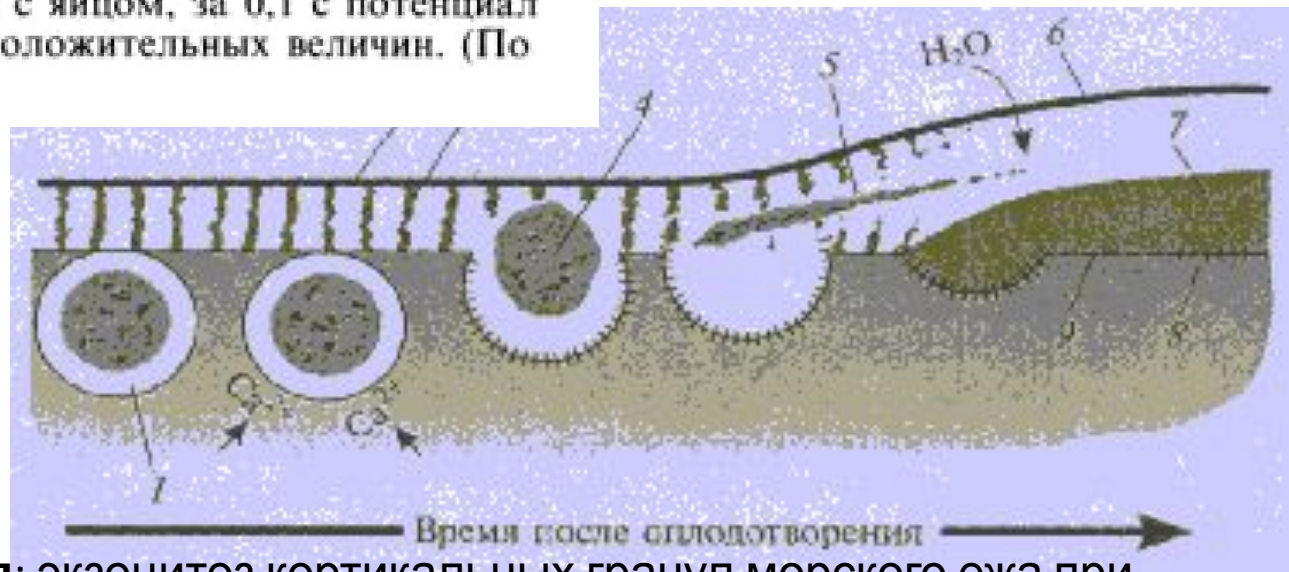


Рис. 2.22. Мембранный потенциал в яйце морского ежа до и после оплодотворения. До добавления спермы разность потенциалов по обе стороны плазматической мембраны составляла около -70 мВ (содержимое клетки имеет больший отрицательный заряд, чем ее окружение). Когда спермий соединяется с яйцом, за $0,1$ с потенциал сдвигается в направлении положительных величин. (По Яффе, 1980.)



Кортикальная реакция: экзоцитоз кортикальных гранул морского ежа при оплодотворении

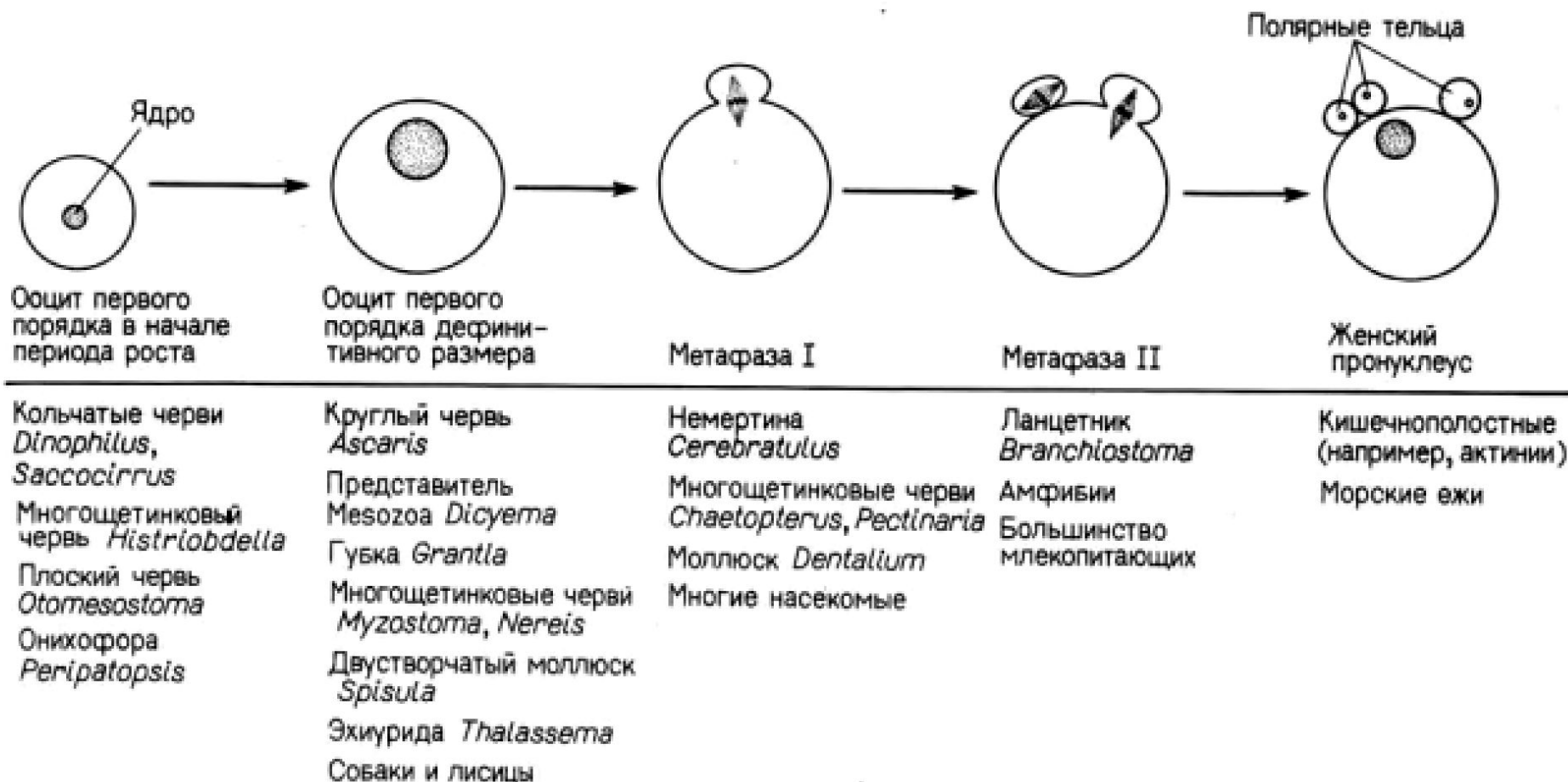
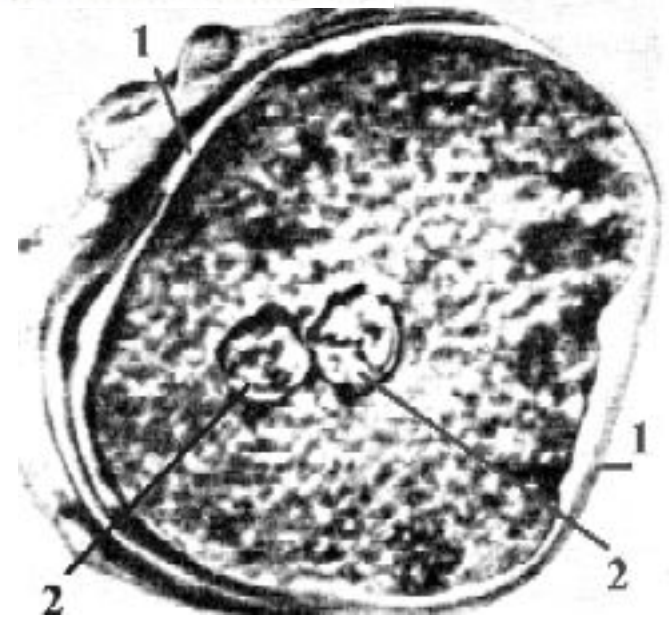
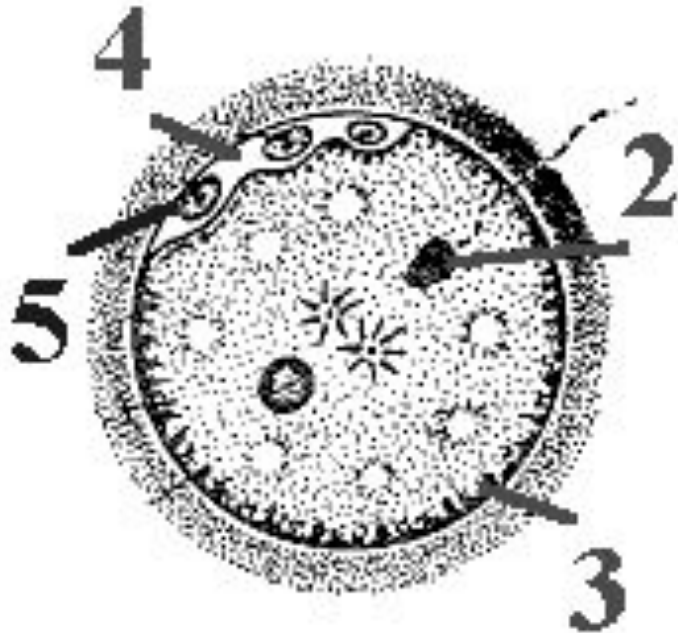


Рис. 2.5. Стадии созревания, на которых находятся яйца, когда в них проникает спермий, у разных животных. (По Austin, 1965.)

Слияние генетического материала

Овуляция происходит на стадии метафазы второго деления мейоза. Только после оплодотворения блок мейоза снимается и завершается мейоз.



Активация метаболизма яйца

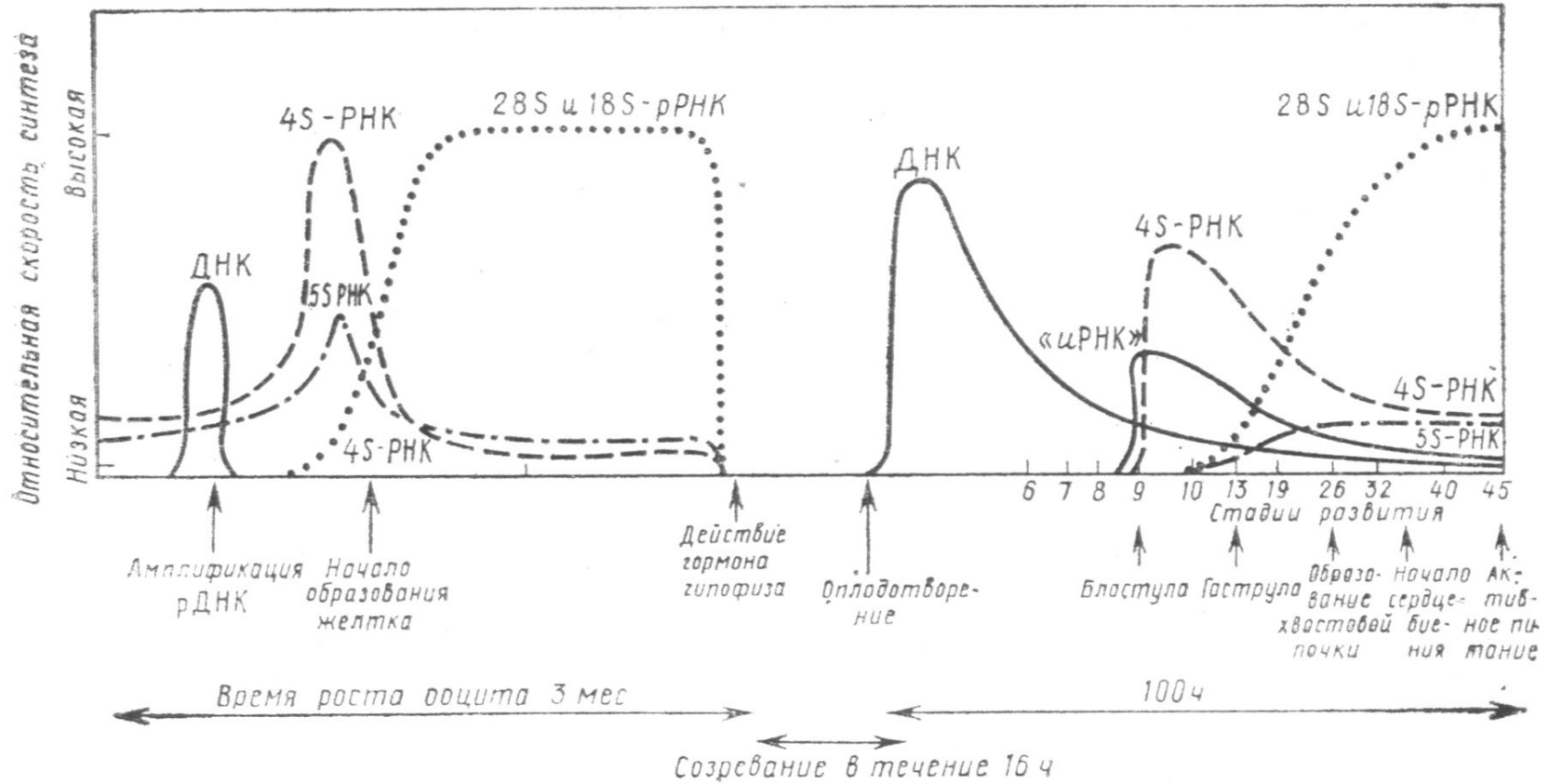


Рис. 58. Относительные скорости синтеза нуклеиновых кислот в ходе развития амфибий (по Дж. Гердону, 1974). Фракция 4S-РНК содержит в основном тРНК, фракция иРНК — гяРНК

Преобразование цитоплазмы яйца

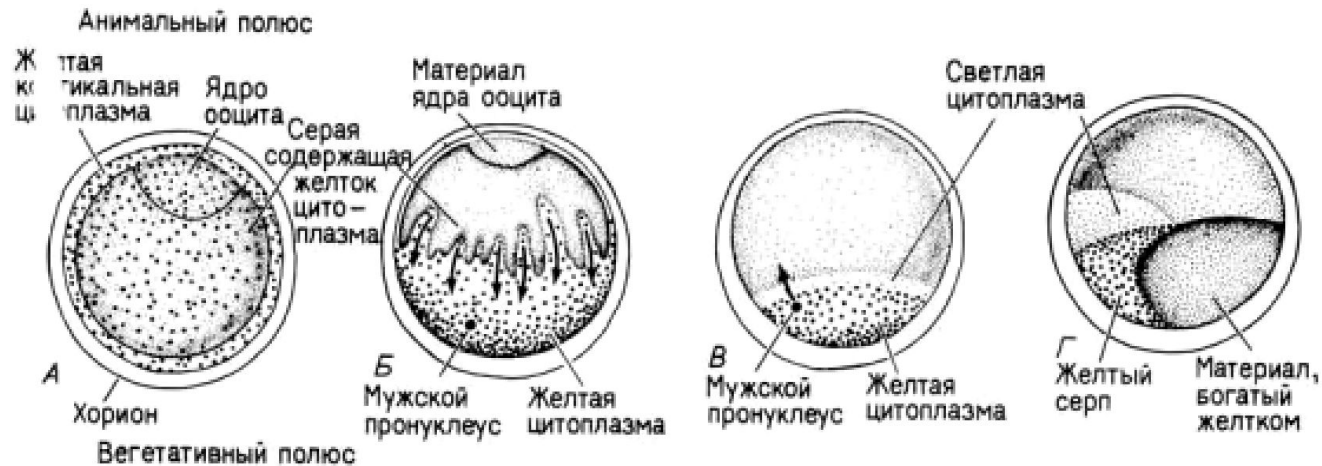


Рис. 2.36. Перемещение цитоплазматических масс в яйце асцидии *Styela partita*. А. До оплодотворения желтая кортикальная цитоплазма окружает серую цитоплазму, содержащую желток. Б. В момент проникновения спермия желтая кортикальная цитоплазма и светлая цитоплазма из области, где произошло разрушение ядра ооцита, перетекают в вегетативное полушарие по направлению к спермию. В. Когда мужской пронуклеус мигрирует в анимальном направлении к женскому пронуклеусу, желтая цитоплазма и светлая цитоплазма перемещаются вместе с ним. Г. Окончательное положение светлой цитоплазмы и желтой цитоплазмы. Оно соответствует областям, в которых будут расположены клетки, дающие начало соответственно мезенхиме и мышцам. (По Duechag, 1975.)

Ооплазматическая сегрегация – разделение, расслоение различных составных частей цитоплазмы яйцеклетки, которая обычно происходит в момент оплодотворения.

Партеногенез

Развитие без оплодотворения называется партеногенез. При партеногенезе развитие идет при участии только женского пронуклеуса (некоторые ракообразные и коловратки, некоторые чешуекрылые, пресмыкающиеся).

Гиногенез – разновидность партеногенеза, происходящего в результате незавершенного оплодотворения. Т.е. оплодотворение играет роль агента, активирующего яйцо, но мужской пронуклеус в нем не участвует.

Андрогенез – явление, противоположное партеногенезу. В этом случае яйцеклетка развивается только с участием мужского ядра (табак, кукуруза, шелкопряд).

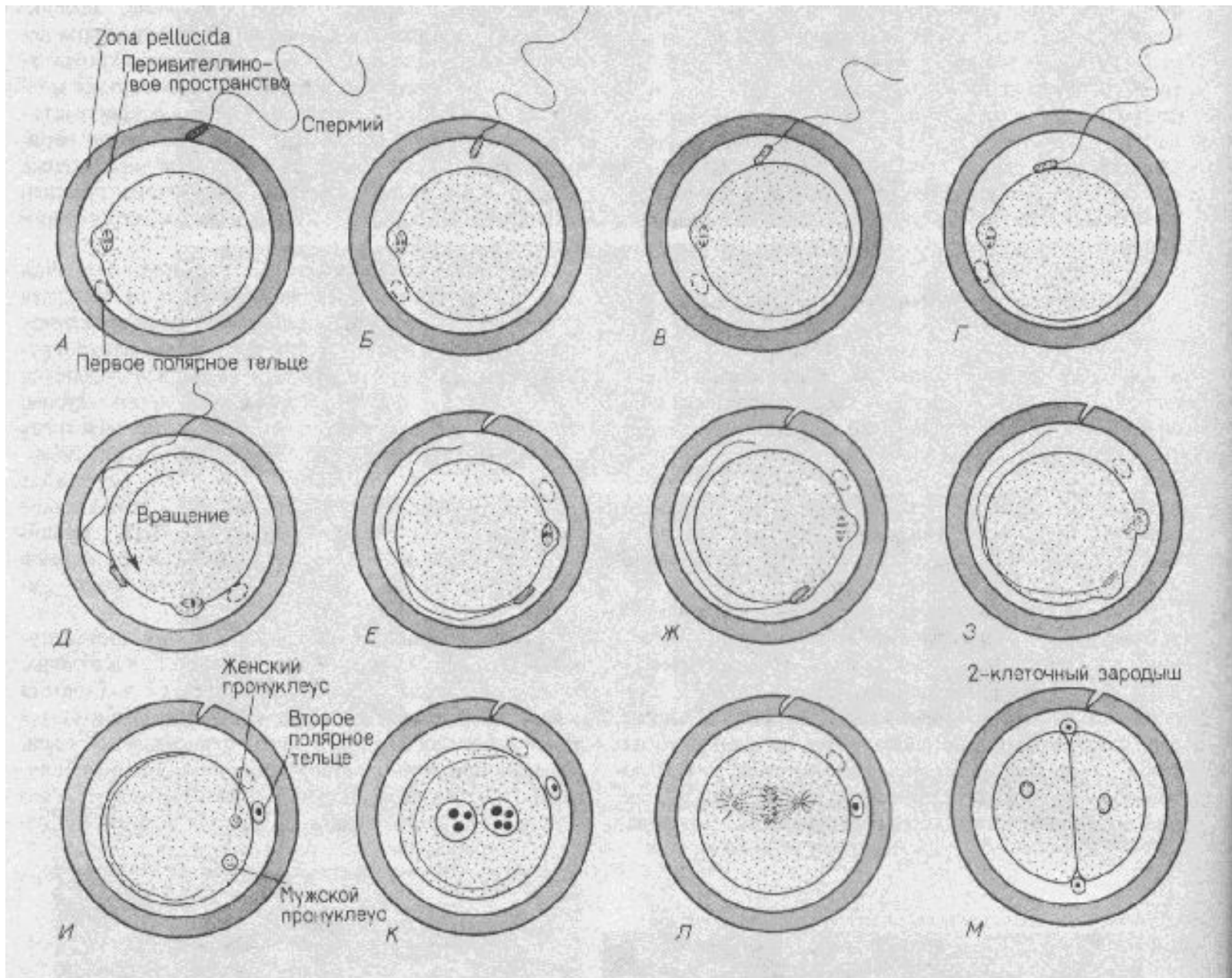


Схема процесса оплодотворения у млекопитающего