

Урок 9. Размножение и онтогенез

Способы размножения, оплодотворение и развитие организма

Теория

Содержание урока

01. Организм как открытая саморегулирующаяся система · 70+
02. Бесполое размножение · 70+
03. Половое размножение и его эволюционный смысл · 70+
04. Гаметы и оплодотворение у животных · 80+
05. Дробление, бластула и имплантация · 70+
06. Гастрюляция и зародышевые листки · 80+
07. Нейруляция, органогенез и эмбриональная индукция · 90+
08. Рост, дифференцировка и регенерация · 80+
09. Постэмбриональное развитие и метаморфоз · 70+
10. Жизненные циклы растений и двойное оплодотворение · 90+
11. Внезародышевые органы и плацента · 80+
12. Растительный онтогенез и гормональная координация · 80+
13. Регенерация, клонирование и перепрограммирование · 90+
14. Сравнение жизненных циклов и смены поколений · 90+

Как работать с уроком

70+ — обязательное ядро; 80+ — объяснение механизмов и применение; 90+ — углубление, эксперимент и перенос знаний. Это ориентиры сложности, а не обещание экзаменационного балла.

После урока: Объяснять последовательность эмбриогенеза, происхождение тканей и смену плоидности.

01. Организм как открытая саморегулирующаяся система

70+

Многочелюстный организм — иерархическая система клеток, тканей, органов и систем органов, объединённых обменом веществ, сигналами и общим геномом. Он открыт: получает вещество и энергию, выделяет продукты и тепло, обменивается информацией со средой. Устойчивость поддерживает гомеостаз — динамическое сохранение параметров в допустимом диапазоне. Отрицательная обратная связь компенсирует отклонение, например повышение глюкозы стимулирует процессы, снижающие её; положительная обратная связь временно усиливает процесс, как каскад свёртывания или сокращения матки.

Развитие организма требует сочетания пролиферации, перемещения клеток, дифференцировки и программируемой гибели. Почти все соматические клетки имеют одинаковую последовательность ДНК, но экспрессируют разные наборы генов. Сигналы соседних клеток, гормоны, градиенты морфогенов, положение в ткани и эпигенетическое состояние направляют клетку по определённому пути. Нарушение одного звена может изменить архитектуру целого органа, потому что система строится

через взаимодействия, а не простое увеличение числа клеток.

На что обратить внимание в ЕГЭ

На ЕГЭ слово «организм» требует ответа на нужном уровне. Если спрашивают о причине фенотипа, связывайте молекулярное изменение с клеточным процессом, тканью и функцией организма. Если обсуждается гомеостаз, обязательно называйте регулируемый параметр, рецептор/датчик, координирующий центр, эффектор и направление обратной связи. Не называйте любое постоянство абсолютным: температура, pH и концентрации колеблются вокруг диапазона.

02. Бесполое размножение

70+

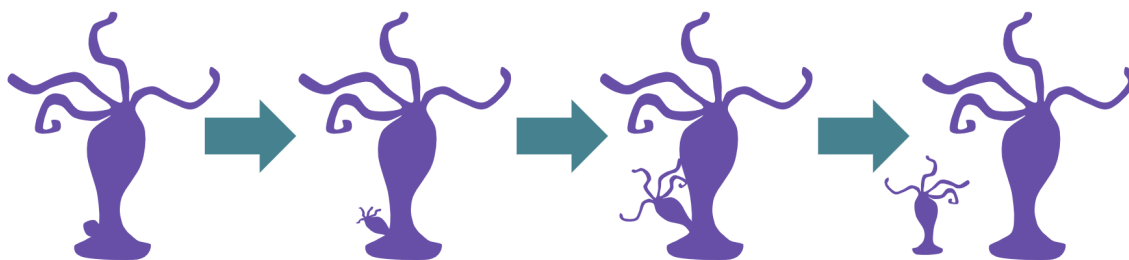
При бесполом размножении новый организм возникает из одной родительской особи без слияния гамет. Деление надвое характерно для многих одноклеточных; множественное деление даёт сразу несколько дочерних клеток; почкование встречается у дрожжей и гидры; фрагментация с регенерацией — у некоторых червей и водорослей; спорообразование широко распространено у грибов и растений; вегетативное размножение растений идёт клубнями, луковицами, корневищами, усами, черенками и другими органами.

Клеточная основа большинства форм — митоз, поэтому потомки обычно генетически близки родителю и друг другу. Однако «клон» не означает абсолютную неизменность: возникают соматические мутации, мобильные элементы, эпигенетические различия и влияние среды. Преимущество — быстрое увеличение численности без поиска партнёра и сохранение успешного генотипа. Недостаток — меньшее комбинативное разнообразие, что особенно опасно при резкой смене условий или распространении паразита.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Спору бесполого размножения не следует путать с гаметой. Спора развивается без слияния с другой клеткой; гамета участвует в оплодотворении. У мхов и папоротников споры образуются мейозом у диплоидного спорофита и уже гаплоидны, но это часть полового жизненного цикла. Вегетативное размножение цветкового растения сохраняет сортовые признаки, поэтому используется в сельском хозяйстве, однако одновременно может распространять вирусные инфекции посадочного материала.

ПОЧКОВАНИЕ



Почкование встречается у кораллов, актиний, гидры, дрожжей, бактерий и других организмов. На теле родительской особи возникает вырост — почка. Она растёт, затем отделяется и начинает самостоятельную жизнь.

Родительская и дочерняя особи имеют одинаковую наследственную информацию.

Рисунок 1. Почкование гидры. Новая особь развивается как вырост тела родительской. При отсутствии новых мутаций потомок сохраняет генотип родителя; гаметы в процессе не участвуют. Рисунок из исходного Word-комплекта.

03. Половое размножение и его эволюционный смысл

70+

Половое размножение основано на образовании гаплоидных гамет и их слиянии. Мейоз уменьшает число хромосом и создаёт разнообразие через независимое расхождение и кроссинговер; случайное оплодотворение объединяет два генома. Изогамия означает сходные гаметы, анизогамия — различающиеся по размеру, оогамия — крупную неподвижную яйцеклетку и мелкий подвижный сперматозоид. Гермафродитизм объединяет мужскую и женскую системы в одной особи, но многие виды всё равно используют перекрёстное оплодотворение.

Половое размножение затратно: нужно производить гаметы, находить партнёра, передавать потомку только часть собственного генома. Его преимущество проявляется на уровне популяции во времени: рекомбинация создаёт новые сочетания аллелей, помогает отбору объединять полезные варианты и отделять их от вредных. Разнообразное потомство повышает вероятность, что часть особей переживёт изменения среды, патогенов или конкурентов.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Не пишите, что половое размножение «обязательно создаёт новые гены»: оно прежде всего создаёт новые сочетания существующих аллелей; новые аллели возникают мутациями. Партеногенез — развитие из неоплодотворённой яйцеклетки — относят к особой форме полового размножения по происхождению клетки, хотя слияния гамет нет. Генетический результат зависит от механизма восстановления диплоидности и может различаться у пчёл, тлей и позвоночных.

04. Гаметы и оплодотворение у животных

80+

Яйцеклетка содержит гаплоидное ядро, цитоплазму, органоиды, материнские РНК и белки, необходимые раннему зародышу. Сперматозоид специализирован для доставки генома: акросома содержит ферменты, средняя часть богата митохондриями, жгутик обеспечивает движение. При контакте с оболочками яйцеклетки видоспецифичное распознавание предотвращает межвидовое слияние. Акросомная реакция помогает пройти оболочки, затем мембраны гамет сливаются и сперматозоид активирует ооцит.

У млекопитающих повышение Ca^{2+} в яйцеклетке запускает кортикальную реакцию: гранулы выделяют вещества, изменяющие прозрачную оболочку и блокирующие полиспермию. Ооцит завершает мейоз II, формируются мужской и женский пронуклеусы, геномы объединяются при первом митозе. Зигота получает диплоидный набор, новые сочетания аллелей и цитоплазму преимущественно от матери; поэтому митохондриальная ДНК обычно наследуется по материнской линии.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Внешнее оплодотворение требует водной среды и большого числа гамет, потому что вероятность встречи и выживания мала. Внутреннее уменьшает потери гамет и защищает ранние стадии, но требует спаривания и специальных органов. В задании не путайте оплодотворение с осеменением: осеменение доставляет сперматозоиды, оплодотворение — слияние гамет/их генетического материала. Блок полиспермии нужен, поскольку лишние centrosомы и наборы хромосом нарушают первые деления.



Рисунок 2. Контакт сперматозоида с яйцеклеткой. Контакт клеток ещё не равнозначен завершённому оплодотворению. Для образования зиготы необходимы слияние мембран и объединение наследственного материала. Из согласованной программы по биологии ЕГЭ. [Источник изображения.](#)

05. Дробление, бластула и имплантация

70+

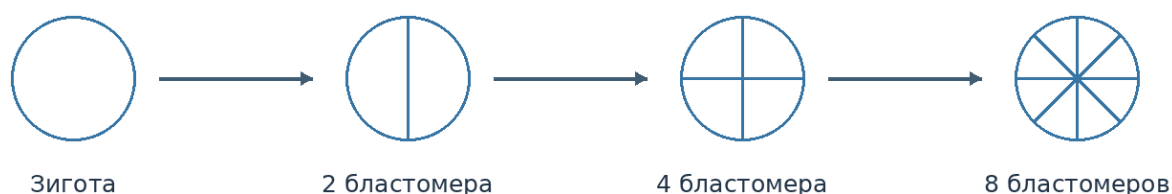
После оплодотворения зигота многократно делится митозом. Эти деления называют дроблением: число бластомеров растёт, но суммарный объём зародыша почти не увеличивается, поэтому клетки становятся мельче. У разных животных характер дробления зависит от количества и распределения желтка. Полное равномерное дробление возможно при малом количестве желтка; большое количество желтка ограничивает борозды и делает дробление неполным.

Плотный шар бластомеров называют морулой. Затем возникает полость — бластоцель — и формируется бластула. У млекопитающих бластоциста содержит трофобласт, участвующий в имплантации и образовании внезародышевых структур, и внутреннюю клеточную массу, из которой развивается тело зародыша. До имплантации зародыш питается запасами и секретами половых путей; прикрепление к эндометрию открывает обмен с организмом матери.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Увеличение числа клеток без роста объясняется чередованием коротких S- и M-фаз с сокращёнными G-периодами и разделением исходной цитоплазмы. На схеме нельзя называть любую полую стадию гастрুলы: бластула имеет один слой/стенку вокруг полости, гастрюляция создаёт зародышевые листки и первичную кишку. Для человека корректнее говорить о бластоцисте, а не просто о бластуле, когда обсуждаются трофобласт и имплантация.

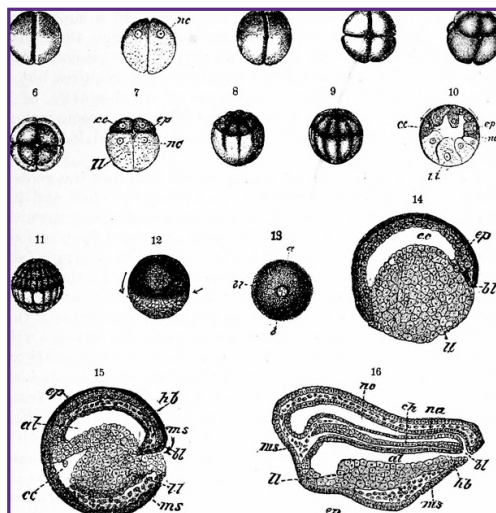
Дробление: деление клеток без роста зародыша



Условная схема; размер каждой клетки уменьшается, число клеток растёт.

Рисунок 3. Схема составлена для курса; обозначения и причинные связи приведены на русском языке.

Последовательные стадии дробления зародыша



Ключ: При дроблении число клеток растёт, но общий объём раннего зародыша почти не меняется.

Рисунок 4. Историческая гравюра стадий дробления и раннего развития: Internet Archive Book Images, общественное достояние. Источник: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Frog_embryo_cleavage_stadia.jpg. Русская учебная рамка — из исходного комплекта курса.

06. Гастрюляция и зародышевые листки

80+

Гастрюляция — комплекс перемещений клеток, превращающий относительно простую бластулу в многослойный зародыш. Клетки меняют форму, адгезию и направление движения; используются втягивание, обрастание, иммиграция, расслоение и другие способы. Возникают эктодерма, энтодерма и у большинства животных мезодерма, закладывается первичная кишка и основные оси тела. Важен не только набор листков, но и пространственное положение клеток, определяющее последующие сигнальные взаимодействия.

Эктодерма даёт эпидермис и его производные, нервную систему, органы чувств и эмаль зубов. Мезодерма образует мышцы, соединительные ткани, скелет, кровь, сердце и сосуды, почки, гонады и дерму. Энтодерма формирует эпителий пищеварительной и большей части дыхательной трубки, печень, поджелудочную железу и некоторые эндокринные структуры. Происхождение эпителия зависит от органа: эпидермис эктодермален, кишечный эпителий энтодермален, эндотелий сосудов мезодермален.

На что обратить внимание в ЕГЭ

В ответе «какие органы из какого листка» используйте точные пары и не переносите происхождение органа на все его ткани. В кишечнике эпителий энтодермален, но мышцы и соединительная ткань мезодермальные, а нервные элементы имеют эктодермальное происхождение. Для запоминания полезнее связать листок с положением и функцией, а затем проверять исключения, чем учить один длинный список.

Зародышевые листки: опорное сравнение

Листок	Основные производные
Эктодерма	Эпидермис, нервная система
Мезодерма	Мышцы, скелет, кровь, почки, половые железы
Энтодерма	Эпителий пищеварительной и дыхательной систем; ряд желёз

07. Нейруляция, органогенез и эмбриональная индукция

90+

У хордовых участок эктодермы над хордой утолщается в нервную пластинку, края поднимаются и замыкаются в нервную трубку. Из неё развивается центральная нервная система; клетки нервного гребня мигрируют и дают разнообразные структуры периферической нервной системы, пигментные клетки и часть лицевого скелета. Мезодерма сегментируется на сомиты, из которых возникают позвонки, скелетные мышцы и дерма определённых областей. Органы строятся из взаимодействующих зачатков нескольких происхождений.

Эмбриональная индукция означает, что одна группа клеток направляет развитие другой сигнальными молекулами. Хорда, например, влияет на образование нервной пластинки. Клетка должна быть компетентна — иметь рецепторы и внутренние регуляторные сети для ответа. Морфоген создаёт градиент; разные пороги концентрации включают разные гены. Поэтому небольшое смещение источника сигнала способно изменить границы тканей.

Опыт пересадки организатора Шпемана показывает причинность: участок дорсальной губы бластопора, перенесённый на другую сторону зародыша амфибии, вызывает вторую ось тела. Контрольная пересадка обычной ткани такого эффекта не даёт. В экспериментальном ответе назовите независимую переменную, контроль, наблюдаемый результат и вывод; одного описания «вырос второй зародыш» недостаточно.

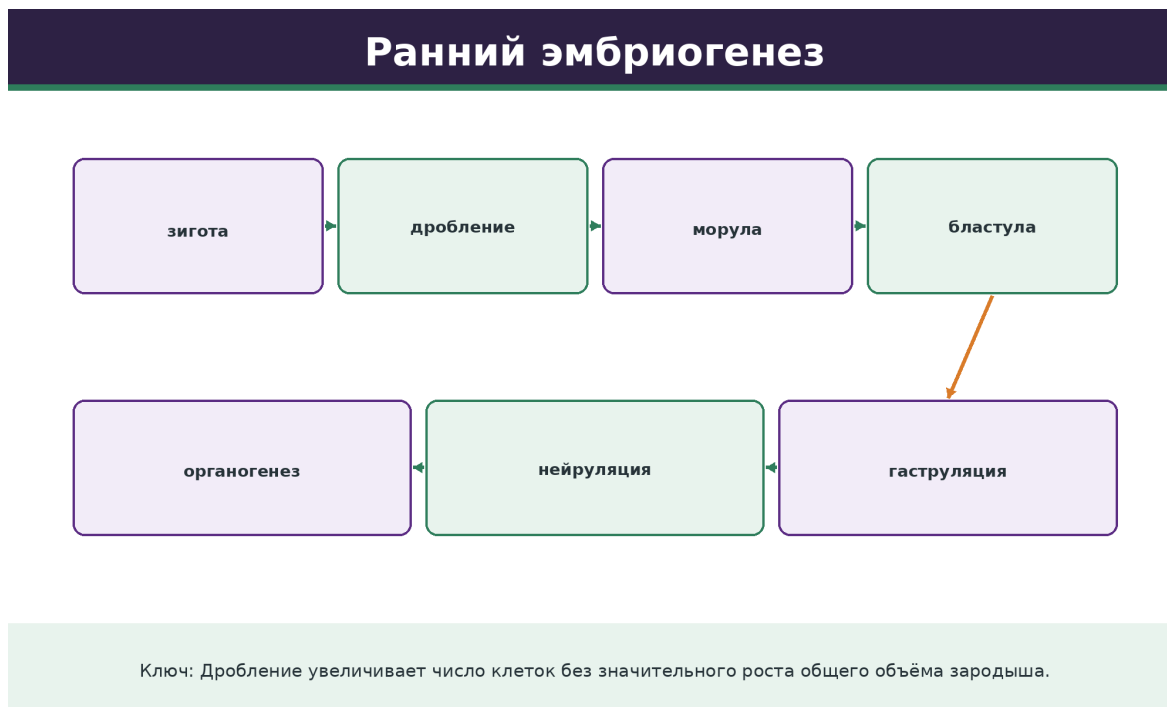


Рисунок 5. Последовательность раннего развития. От дробления и образования бластулы развитие переходит к гастрюляции и формированию органов. Для млекопитающих на стадии бластулы используется название «бластоциста». Русскоязычная схема из согласованного комплекта.

Разбор 90+: индукция или переселение клеток?

После пересадки участка зародыша рядом с ним возникла дополнительная структура. Одной фотографии недостаточно, чтобы заключить, что донорские клетки превратились в эту структуру.

Нужно пометить клетки донора и проследить их потомков. Если дополнительная структура состоит преимущественно из клеток хозяина, результат поддерживает индукцию: трансплантат изменил их развитие. Контроль — такая же операция без активного организующего участка.

08. Рост, дифференцировка и регенерация

80+

Рост организма определяется увеличением числа клеток, их размеров и объёма межклеточного вещества. Он регулируется генетической программой, гормонами, питанием, кислородом, механической нагрузкой и внешними факторами. Рост может быть ограниченным, как у большинства животных, или продолжаться за счёт меристем у растений. Дифференцировка создаёт специализированные клетки через устойчивые изменения экспрессии генов, строения и функций при сохранении в основном одинакового генома.

Стволовые клетки различаются потенцией: тотипотентные могут дать весь организм и внезародышевые ткани, плюрипотентные — почти все типы тела, мультипотентные —

несколько родственных линий. Регенерация зависит от сохранения стволовых клеток, способности зрелых клеток возвращаться в цикл и организации ткани. У планарии она высока, у млекопитающих хорошо восстанавливаются эпителий и печень, но центральная нервная ткань ограничена.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Не смешивайте рост и развитие: рост — количественное увеличение, развитие включает качественные изменения, дифференцировку и морфогенез. Если в опыте орган увеличился, нужно выяснить, связано ли это с пролиферацией, гипертрофией клеток, отёком или накоплением матрикса. Маркеры S-фазы, число митозов, размеры клеток и состав ткани дают разные ответы.



Рисунок 6. От сигнала к дифференцировке клетки. Сигнал действует через рецептор и меняет активность регуляторных генов. Различия экспрессии приводят к различиям строения и функций клеток. Русскоязычная схема из согласованного комплекта.

09. Постэмбриональное развитие и метаморфоз

70+

При прямом развитии молодая особь в основном похожа на взрослую и растёт без личиночной перестройки. При непрямом развитии есть личинка, заметно отличающаяся по строению, питанию или среде; переход к взрослой форме сопровождается метаморфозом. У земноводных головастики имеют жабры и хвост, затем формируются лёгкие и конечности, перестраиваются кишечник и кровообращение. У насекомых с полным превращением последовательность яйцо–личинка–куколка–имаго разделяет стадии питания и размножения.

Метаморфоз регулируют гормоны. У амфибий важны тиреоидные гормоны; у насекомых экдизон запускает линьку, а уровень ювенильного гормона определяет, сохранится ли личиночная программа. Преимущество личинки — использование другой пищи и среды, что уменьшает конкуренцию со взрослыми. Цена — сложная перестройка и уязвимость переходных стадий.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Нельзя считать куколку «покоящейся мёртвой стадией»: в ней активно разрушаются личиночные ткани и формируются органы имаго. Сравнивая полное и неполное превращение, укажите отсутствие куколки при неполном и сходство нимфы со взрослой особью. Для земноводных метаморфоз связывайте не только с появлением конечностей, но и со сменой дыхания, кровообращения и питания.



Рисунок 7. Полное превращение бабочки. Последовательность: яйцо → личинка → куколка → взрослое насекомое. Личинка и имаго различаются строением, питанием и образом жизни. Фотография из исходного Word-комплекта.

10. Жизненные циклы растений и двойное оплодотворение

90+

У растений чередуются диплоидный спорофит и гаплоидный гаметофит. Спорофит образует споры мейозом; спора без оплодотворения развивается митозами в гаметофит; гаметофит образует гаметы митозом; после слияния гамет зигота даёт новый спорофит. У мхов доминирует гаметофит, спорофит зависит от него. У папоротников доминирует самостоятельный спорофит, а гаметофит мал. У семенных гаметофиты крайне редуцированы и развиваются внутри тканей спорофита.

У цветковых пылцевое зерно — мужской гаметофит. Пыльцевая трубка растёт к семязачатку и доставляет два спермия. Один сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу $2n$; второй — с центральной клеткой зародышевого мешка, обычно содержащей два полярных ядра, образуя первичный эндосперм $3n$. Это двойное оплодотворение. Семязачаток становится семенем, его покровы — семенной кожурой, завязь — плодом.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Ключевая ловушка: у растений гаметы образуются митозом гаплоидного гаметофита, а мейоз даёт споры, не гаметы. Эндосперм питает зародыш и у цветковых обычно триплоиден, но конкретная плоидность может отличаться. На схеме проследите две стрелки спермиев и различайте яйцеклетку и центральную клетку.

Двойное оплодотворение покрытосеменных

Слияние	Продукт
Спермий n + яйцеклетка n	Зигота $2n$ → зародыш
Спермий n + центральная клетка с двумя полярными ядрами $n + n$	Первичное ядро эндосперма $3n$ → питательная ткань

Разбор 90+: три набора эндосперма

Если у растения $2n = 24$, один спермий несёт 12 хромосом. После его слияния с яйцеклеткой получается зигота с 24 хромосомами.

Второй спермий объединяется с центральной клеткой зародышевого мешка. Два её полярных ядра дают 24 хромосомы, спермий — ещё 12. Первичное ядро эндосперма содержит 36 хромосом, то есть $3n$.

11. Внезародышевые органы и плацента

80+

У амниот формируются оболочки, обеспечивающие развитие на суше. Амнион окружает зародыш жидкостью и защищает от высыхания и механических воздействий. Хорион участвует в газообмене и у млекопитающих — в образовании плодной части плаценты. Желточный мешок у яйцекладущих содержит запас пищи, а у млекопитающих выполняет ранние кроветворные и другие функции. Аллантоис связан с выделением и газообменом у яйца и участвует в формировании сосудов пуповины.

Плацента образуется из тканей плода и матери, увеличивает площадь обмена и разделяет кровотоки: кровь обычно не смешивается напрямую, вещества проходят через барьер. К плоду поступают O_2 , глюкоза, аминокислоты и антитела определённых классов; уходят CO_2 и продукты обмена. Плацента также выделяет гормоны. Барьер избирателен, но не абсолютен: алкоголь, никотин, некоторые лекарства и вирусы могут его преодолевать.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Не называйте плаценту органом, который «очищает кровь как почка»: она обеспечивает обмен между двумя системами, а удаление продуктов происходит органами матери. При нарушении площади ворсин или кровотока доставка кислорода падает, что ограничивает рост. В экспериментальной/медицинской задаче разделяйте концентрацию вещества в крови матери, транспорт через плаценту и ответ тканей плода.

12. Растительный онтогенез и гормональная координация

80+

Онтогенез растения начинается с прорастания: вода активирует обмен, зародыш использует запасы, корешок выходит первым, затем побег переходит к фотосинтезу. Рост сохраняется в апикальных и боковых меристемах. Ауксин участвует в растяжении клеток, апикальном доминировании и тропизмах; цитокинины стимулируют деление и влияют на образование побегов; гиббереллины способствуют росту и прорастанию; абсцизовая кислота поддерживает покой семян и закрывание устьиц; этилен регулирует созревание плодов и реакции на стресс.

Фототропизм возникает из-за неравномерного распределения ауксина: в побеге затенённая сторона сильнее удлиняется, и орган изгибается к свету. Это ростовая реакция, а не движение всего растения. Фотопериодизм использует длину ночи как сезонный сигнал; фитохром переключается между формами в красном и дальнем красном свете и влияет на цветение, покой и прорастание.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Гормон не имеет одного неизменного эффекта: результат зависит от концентрации, ткани, возраста и сочетания сигналов. В культуре тканей отношение ауксина и цитокинина может направить образование корней или побегов. В ответе укажите рецепцию сигнала, изменение экспрессии/роста клеток и итог органа, а не просто «гормон отвечает за рост».

13. Регенерация, клонирование и перепрограммирование

90+

Регенерация может восстанавливать клетки, ткань или целую часть тела. Эпителий обновляется за счёт стволовых клеток; печень способна к компенсаторной пролиферации; у планарий многочисленные необласты дают разные типы тканей. Полная регенерация требует информации о положении: клетки должны понимать, какая часть отсутствует и где сформировать ось. Сигнальные градиенты, нервы, матрикс и механическое напряжение участвуют в этом решении.

Перенос ядра соматической клетки в энуклеированную яйцеклетку показывает, что дифференцированное ядро обычно сохраняет геном, достаточный для развития. Цитоплазма яйцеклетки перепрограммирует эпигенетическое состояние, но процесс неэффективен: многие эмбрионы останавливаются из-за неполного сброса меток. Клон имеет близкий ядерный геном донору, но митохондрии яйцеклетки, эпигенетические особенности и среда делают его не абсолютной копией.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Индукированные плюрипотентные клетки получают введением факторов, меняющих регуляторную сеть зрелой клетки. Они полезны для моделирования болезней и потенциальной терапии, но требуют контроля мутаций, стабильности и риска опухолевого роста. На ЕГЭ важно причинно связать одинаковый геном с различной экспрессией и обратимостью части дифференцировки.

14. Сравнение жизненных циклов и смены поколений

90+

Жизненный цикл удобно анализировать по двум переключателям пloidности. Мейоз уменьшает $2n$ до n , оплодотворение восстанавливает $2n$. У животных многоклеточная стадия преимущественно диплоидна, а гаплоидны только гаметы. У растений обе фазы многоклеточные: спорофит $2n$ образует споры n , гаметофит n — гаметы. У многих грибов значительна гаплоидная или дикариотическая фаза, поэтому универсальная схема должна учитывать конкретную группу.

Эволюция наземных растений сопровождалась усилением спорофита и редукцией гаметофита. У мхов заметен гаметофит, у папоротников самостоятельны обе фазы, у семенных гаметофиты микроскопичны и защищены тканями спорофита. Пыльца переносит мужской гаметофит без свободной воды, семя защищает зародыш и запас, плод способствует распространению.

На что обратить внимание в ЕГЭ

На любой схеме подпишите у каждой стадии n или $2n$, затем поставьте только две стрелки изменения ploидности. Если стрелка не является мейозом или оплодотворением, ploидность сохраняется и процесс идёт митозом. Этот алгоритм устраняет распространённую ошибку «гаметы всегда образуются мейозом»: у гаплоидного гаметофита они возникают митозом. Споры не являются гаметами: они делятся митозом и образуют гаметофит, тогда как слияние гамет формирует диплоидную зиготу.

Жизненный цикл и ploидность



Ключ: Мейоз снижает ploидность, оплодотворение восстанавливает её.

Рисунок 8. Диплофазный цикл животных: организм $2n$ образует гаметы n мейозом; оплодотворение восстанавливает $2n$. У наземных растений иначе: мейоз даёт споры, а гаметы формируются митозом. Сопоставьте с текстом о смене поколений.

[Пройти тест по этому уроку: 60 заданий с ответами](#)

[Следующий урок: Урок 10. Законы Менделя](#)

[Все материалы курса «Биология ЕГЭ»](#)