ŋqdqɏeɎ bɆ dədɆbɎзə d ɕɔɑbɔɏ Ɉqqdɏqɏè

УДК 591.3
ББК 28.63
Д67

Рецензенты: д-р биол. наук *Д. С. Боголюбов*, канд. биол. наук *Р. П. Костюченко* (С.-Петерб. гос. ун-т)

*Печатается по решению*
*Учебно-методической комиссии биологического факультета*
*Санкт-Петербургского государственного университета*

**Дондуа А. К.**
Д67 Биология развития: учебник. 2-е изд., испр. и доп. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2018. — 812 с.
ISBN 978-5-288-05827-1

В книге изложены принципы организации индивидуального развития животных. Книга открывается очерком концепций, последовательное развитие которых на протяжении веков лежало в основе превращения описательной эмбриологии в биологию развития — интегральную науку, исследующую закономерности онтогенеза животных на всех уровнях организации — от анатомического и клеточного до генетического и молекулярного, равно как и эволюцию механизмов, управляющих индивидуальным развитием. Центральное положение занимают главы, посвященные развитию основных групп животных — от губок до млекопитающих. Материал по сравнительной эмбриологии животных излагается в соответствии с новой филогенией. Описание включает не только традиционные морфологические характеристики, но и данные о молекулярно-генетических механизмах дифференциации. Заключительные главы касаются проблем экспериментальной эмбриологии, роли материнских факторов, эмбриональной индукции, становления лево-правой асимметрии, генетики развития конечности и других морфогенезов. В главе, посвященной регенерации, анализируется зависимость этого процесса от организации системы поддержания тканевого гомеостаза. В особой главе рассмотрены механизмы детерминации пола, в том числе у червей, насекомых, низших и высших позвоночных. В заключительной главе развивается идея о креативной роли индивидуального развития в возникновении новых форм животных и излагаются аргументы в пользу модели эволюции Metazoa, обусловленной эволюцией генетических систем управления индивидуальным развитием.

Предназначено студентам, изучающим эмбриологию животных, а также широкому кругу зоологов, интересующихся современным состоянием проблем индивидуального развития.

**УДК 591.3**
**ББК 28.63**

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2018

ISBN 978-5-288-05827-1

© А. К. Дондуа, 2018

ŋqdqɏeɎ bɆ dədɆbɎзə d ɕɔɑbɔɏ Ɉqqdɏqɏè

ŋqdqɏeɎ bɆ dədɆbɎɜə d ɕɔɑbɔɏ Ɉqddɏqɏè

# Оглавление

**От автора . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7**
**Введение. От описательной эмбриологии к биологии развития. Предмет и методы биологии развития . . . . . . . . . . . . . . . . . . 11**

**ЧАСТЬ I. ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ**

**Глава 1. Дифференциальная экспрессия генов как основа индивидуального развития организмов . . . . . . . . . 29**
1.1. Проблема генетической идентичности дифференцированных клеток . . . 30
1.2. Теория дифференциальной активности генов . . . . . . . . . . . . . . . . . 40
1.3. Регуляция экспрессии генов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 44
    1.3.1. *Транс*-регуляторный аппарат. Транскрипционные факторы . . . . . . 45
    1.3.2. *Цис*-регуляторный аппарат. Организация транскрипции в пространстве и времени . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 50
    1.3.3. Малые интерферирующие микроРНК . . . . . . . . . . . . . . . . . . 54
1.4. Системы проведения внешних сигналов к геному (сигналинг) . . . . . . . 55
1.5. Эпигенетическая регуляция активности генов . . . . . . . . . . . . . . . . 67
1.6. Генетические программы развития. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 73

**Глава 2. Пространственная организация зародыша и позиционная информация . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 77**
2.1. Пространственная организация яйцеклетки . . . . . . . . . . . . . . . . . 78
2.2. Позиционная информация . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 82
2.3. Кластерные гомеобокссодержащие гены, или *Hox*-гены . . . . . . . . . . . 96

**ЧАСТЬ II. ОСНОВНЫЕ СОБЫТИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ**

**Глава 3. Гаметогенез . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 103**
3.1. Первичные половые клетки . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 107
3.2. Гонии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 117
3.3. Мейоз . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 119
3.4. Оогенез . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 121
    3.4.1. Яйцевые оболочки . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 122
    3.4.2. Пути формирования энергетических запасов . . . . . . . . . . . . . 123
    3.4.3. Типы оогенеза . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 125
3.5. Сперматогенез . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 142

**Глава 4. Оплодотворение . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 154**

**Глава 5. Дробление . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 179**
5.1. Типы дробления . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 179
5.2. Особенности клеточного цикла в период дробления . . . . . . . . . . . . 189
5.3. Ооплазматическая сегрегация. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 194
5.4. Детерминативный и регулятивный типы развития . . . . . . . . . . . . . 198

ŋqdqɏeɎ bɆ dədɆbɎɜə d ɕɔɑbɔɏ Ɉqddɏqɏè

ŋqdqⱯeɎ bɆ dəqɆbɎɜə q ɕɔɑbɔⱯ ɈqdqɎqⱯè

5.5. Бластула . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 200
5.6. Дробление как счетчик времени . . . . . . . . . . . . . . . . . . 202

**Глава 6. Гаструляция. Зародышевые листки . . . . . . . . . . . . . . . . . 206**

**Глава 7. Личиночное развитие. Метаморфоз . . . . . . . . . . . . . . . . . 214**

## ЧАСТЬ III. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

**Глава 8. Классификация форм развития животных . . . . . . . . . . . . . . 225**

**Глава 9. Metazoa, не имеющие *HOX*-генов. Ahoxozoa . . . . . . . . . . . . 230**
9.1. Губки (Porifera) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 230
9.2. Гребневики (Ctenophora) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 242

**Глава 10. Diploblastica. Стрекающие (Cnidaria) . . . . . . . . . . . . . . . 253**

**Глава 11. Билатеральные. Lophotrochozoa . . . . . . . . . . . . . . . . . . 268**
11.1. Спиральные (Spiralia) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 269
  11.1.1. Спиральные с целомической полостью . . . . . . . . . . . . . 270
  11.1.2. Спиральные без целомической полости . . . . . . . . . . . . 283
11.2. Щупальцевые (Tentaculata) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 291

**Глава 12. Билатеральные. Ecdysozoa . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 297**
12.1. Нематоды (Nematoda) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 297
12.2. Членистоногие (Arthropoda) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 304
  12.2.1. Хелицеровые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 306
  12.2.2. Многоножки . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 311
  12.2.3. Жабродышащие. Ракообразные . . . . . . . . . . . . . . . . . 313
  12.2.4. Насекомые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 320

**Глава 13. Deuterostomia. Ambulacraria . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 343**
13.1. Иглокожие (Echinodermata) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 344
13.2. Полухордовые (Hemichordata) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 357

**Глава 14. Deuterostomia. Chordonia . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 362**
14.1. Оболочники (Tunicata) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 365
14.2. Бесхвостые асцидии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 390
14.3. Морфогенез и генетические программы развития . . . . . . . . . . . . 391

**Глава 15. Deuterostomia. Бесчерепные (Acrania) . . . . . . . . . . . . . . 397**

**Глава 16. Deuterostomia. Anamnia. Бесчелюстные (Agnatha) . . . . . . . . . 410**

**Глава 17. Vertebrata. Anamnia. Рыбы (Pisces) . . . . . . . . . . . . . . . . 432**
17.1. Класс хрящевые (Chondrichthyes) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 435
17.2. Класс костные (Osteichthyes) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 444
  17.2.1. Подкласс лучепёрые (Actionopterygii) . . . . . . . . . . . . . 444
    17.2.1.1. Хрящекостные (Chondrostei) . . . . . . . . . . . . . . . 445
    17.2.1.2. Костистые (Teleostei) . . . . . . . . . . . . . . . . . . 452
  17.2.2. Подкласс лопастепёрые (Sarcopterygii) . . . . . . . . . . . . 469
17.3. Некоторые закономерности эволюции раннего онтогенеза рыб . . . . . 476

ŋqdqⱯeɎ bɆ dəqɆbɎɜə q ɕɔɑbɔⱯ ɈqdqɎqⱯè

ŋqdqyeY bƎ deqƎbYse d ɛɑqɑɔч Jqdqyqè

**Глава 18. Anamnia. Tetrapoda. Амфибии (Amphibia)** . . . . . . . . . . . . . . . **484**

**Глава 19. Deuterostomia: Amniota. Рептилии и птицы (Sauropsida)** . . . . . **519**
19.1. Ранний эмбриогенез рептилий . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 525
19.2. Ранний эмбриогенез птиц . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 527

**Глава 20. Deuterostomia. Amniota. Mammalia (Млекопитающие)** . . . . . . **543**

## ЧАСТЬ IV. КЛЕТОЧНЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА

**Глава 21. Автономная детерминация** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **567**
21.1. Материнские факторы формирования осей зародыша . . . . . . . . . . . 568
  21.1.1. Роль материнских факторов в формировании переднезадней оси зародыша дрозофилы . . . . . . . . . . . . . . . . . 569
  21.1.2. Роль материнских факторов в спецификации дорсовентральной оси зародыша дрозофилы . . . . . . . . . . . . . . . . 573
21.2. Материнские факторы детерминации клеточных линий . . . . . . . . . . 577
  21.2.1. Ооплазматическая сегрегация и формирование клеточных клонов у Spiralia . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 580
  21.2.2. Ооплазматическая сегрегация и формирование клеточных клонов у *Caenorhabditis elegans* . . . . . . . . . . . . . . . . . 584
  21.2.3. Автономные факторы спецификации энтодермального зачатка иглокожих и асцидий . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 585
  21.2.4. Факторы автономной спецификации хордомезодермы позвоночных . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 588
  21.2.5. Факторы автономной спецификации мышечных клеток у асцидий . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 588

**Глава 22. Зависимая детерминация** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **593**
22.1. Эмбриональная индукция. История открытия . . . . . . . . . . . . . . . . 595
22.2. Индукция и компетенция . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 600
22.3. Гетерогенные индукторы . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 603
22.4. Образование мезодермального зачатка у амфибий и рыб . . . . . . . . . 604
22.5. Молекулярные механизмы, определяющие свойства организатора. Нейрализация . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 608
22.6. Антагонистическая направленность действия белков BMP и Chordin как условие спецификации клеток у асцидий . . . . . . . . . . . . . . . . 615
22.7. Факторы роста фибробластов как индукционные сигналы . . . . . . . . 616
22.8. Межклеточная, или контактная, индукция . . . . . . . . . . . . . . . . . . 617
  22.8.1. Межклеточная индукция с помощью паракринных факторов . . . 617
  22.8.2. Межклеточные взаимодействия с помощью юкстакринных факторов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 622

**Глава 23. Клеточная адгезия и процессы морфогенеза** . . . . . . . . . . . **628**

**Глава 24. Некоторые генетические программы развития позвоночных** . . **641**
24.1. Становление лево-правой асимметрии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 641
24.2. Морфогенез конечности . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 643
24.3. Апоптоз как фактор морфогенеза . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 655

ŋqdqyeY bƎ deqƎbYse d ɛɑqɑɔч Jqdqyqè

ŋqdqɏeɎ bɆ dedɆbɎзə b ɒɔɑbɔɏ Ɉqdqɏqɏè

**Глава 25. Регенерация** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **661**
25.1. Регенерация: история открытия и основные понятия . . . . . . . . . . . . 662
25.2. Регенерация у стрекающих. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 667
25.3. Регенерация у планарий . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 670
25.4. Регенерация конечности позвоночных . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 671
25.5. Роль нервной системы в процессах регенерации . . . . . . . . . . . . . . . 682

**Глава 26. Детерминация пола** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **689**
26.1. Механизмы детерминации пола с помощью половых хромосом . . . . . . 696
  26.1.1. Молекулярно-генетические аспекты детерминация пола у дрозофилы (X:A-механизм) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 696
  26.1.2. Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола нематоды *Caenorhabditis elegans* (X,0-механизм) . . . . . . . . . . . . . . . . . 702
  26.1.3. Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола у плацентарных млекопитающих (X,Y-механизм) . . . . . . . . . . . . . . . 706
  26.1.4. Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола у сумчатых. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 715
  26.1.5. Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола у птиц. . 717
  26.1.6. Детерминация пола у бабочки *Bombyx mori* (ZW-механизм) . . . . 721
26.2. Детерминация пола без участия половых хромосом . . . . . . . . . . . . . 723
26.3. «Прогамное» определение пола . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 729
26.4. Фенотипическое определение пола. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 731
26.5. Соотношение полов в потомстве . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 734

**Глава 27. Эволюционная биология развития** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **740**
27.1. Кооптация генов как фактор эволюции многоклеточных животных . . . 745
27.2. Эволюция генных сетей путем кооптации. Модель Дэвидсона . . . . . . . 749
27.3. Ретроградное формирование регуляторных путей. Модель Уилкинса . . 752
27.4. Эволюция онтогенеза и филогения животных . . . . . . . . . . . . . . . . . . 753

**Именной указатель** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **765**

**Указатель латинских названий** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **767**

**Предметный указатель** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **774**

ŋqdqɏeɎ bɆ dedɆbɎзə b ɒɔɑbɔɏ Ɉqdqɏqɏè