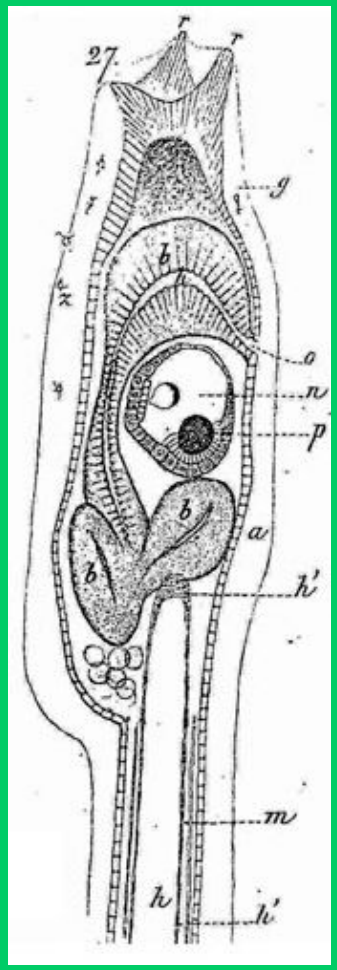
ОСНОВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ



лекции 6-10

Основные принципы развития животных:

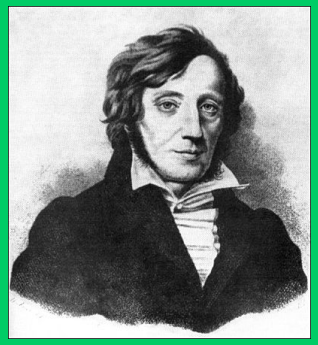
Закон эмбриональной дивергенции: общее для данного морфологического типа животных образуется в эмбриогенезе раньше, чем специальное (сначала закладываются признаки, характерные для всех без исключения представителей данного типа, а потом более частные и, наконец, специальные.

Закон зародышевого сходства (закон Бэра): эмбрионы высшей формы данного типа никогда не походят на другую форму взрослого животного, но только на ее зародыш.

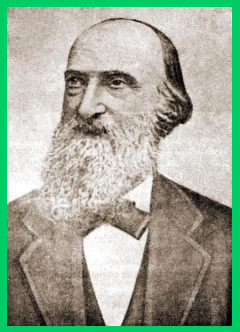
Биогенетический закон: онтогенез есть краткое повторение филогенеза (в действительности, речь идет о рекапитуляции не всего филогенеза, а лишь отдельных признаков или структур).

- **палингенетические** признаки: их образование повторяет органы предковых форм (хорда, жаберные щели человека);
- **ценогенетические** признаки: новоприобретенные структуры, позволяющие зародышу приспособиться к условиям среды, в которой происходит его развитие (амнион, аллантоис).

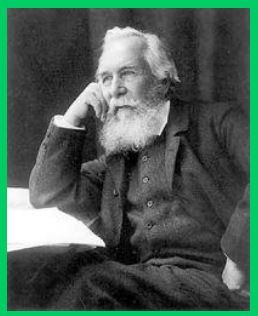
Применение биогенетического закона ограничено *гетерохрониями* (изменением в ходе эволюции времени закладки органов: задержка (**ретардация**) или ускорение (**акселерация**)) и *гетеротопией* (изменением области тела, по сравнению с предковой формой, в которой происходит закладка органа у данного вида).



К. Бэр
(1792-1876)



Ф. Мюллер
(1821-1897)



Э. Геккель
(1834-1919)

Эволюция животного мира:

Базовые типы развития:

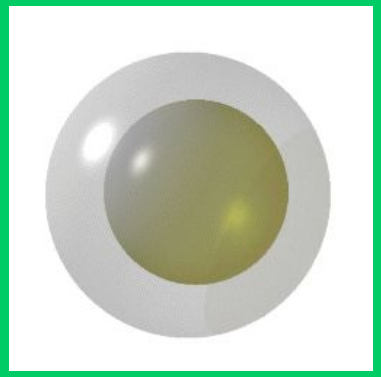
- **прямое** – план строения тела взрослого животного закладывается в эмбриональном периоде
- **непрямое** – начале эмбриогенеза формируется личинка, которая затем в ходе *метаморфоза* преобразуется в дефинитивную форму

Тип развития – сложившийся в ходе эволюционного развития *комплекс взаимосвязанных морфогенетических процессов*, как очень древних, унаследованных от отдаленных предков, так и возникших в более позднее время (О. М. Иванова-Казас, 1995).

Тип развития группы неразрывно связан с её филогенезом

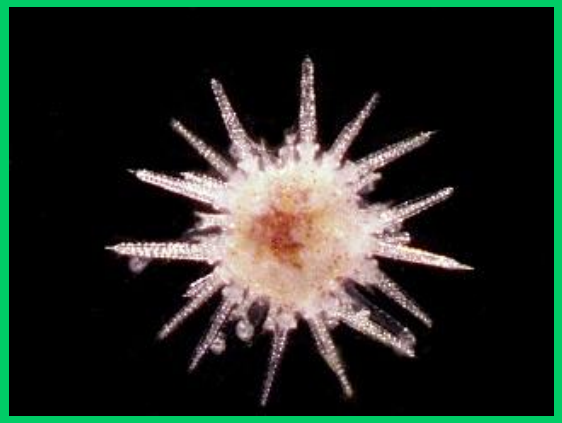
Филогения Metazoa (по Дондуа, 2005)

Arbacia punctulata



РАЗВИТИЕ ИГЛОКОЖИХ

лекция 6 *(1)*



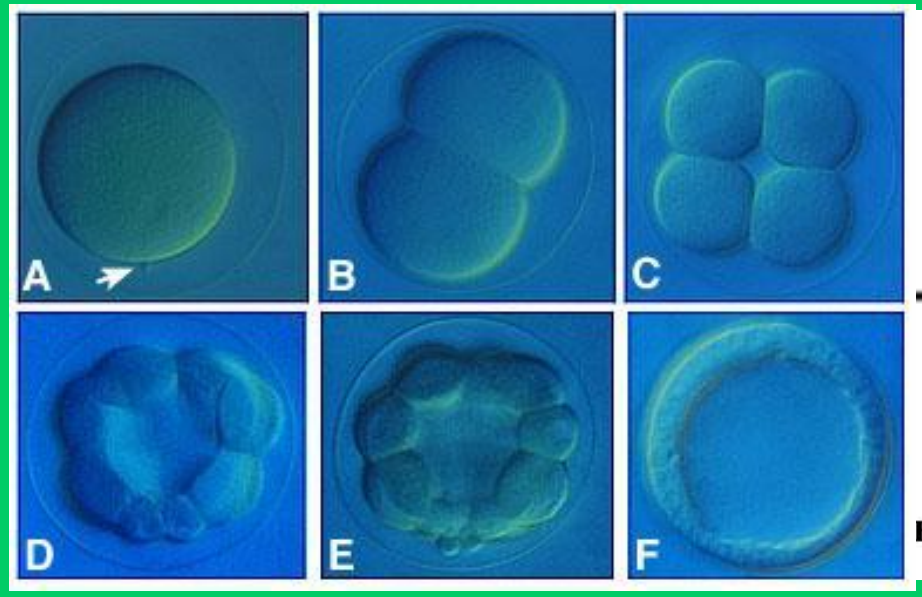
Lytechinus pictus

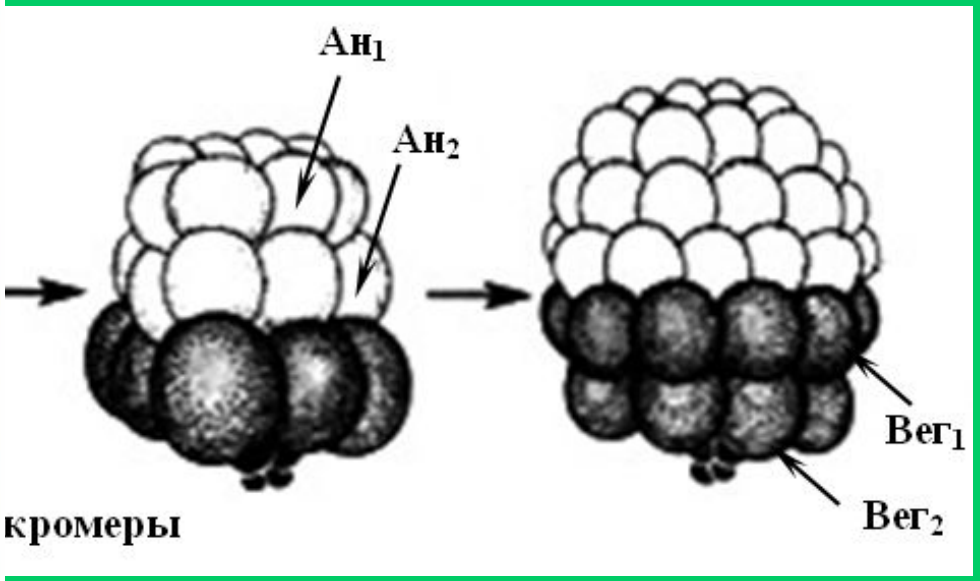
Раннее развитие: оплодотворение, дробление

Оплодотворение ***наружное, моноспермное.***

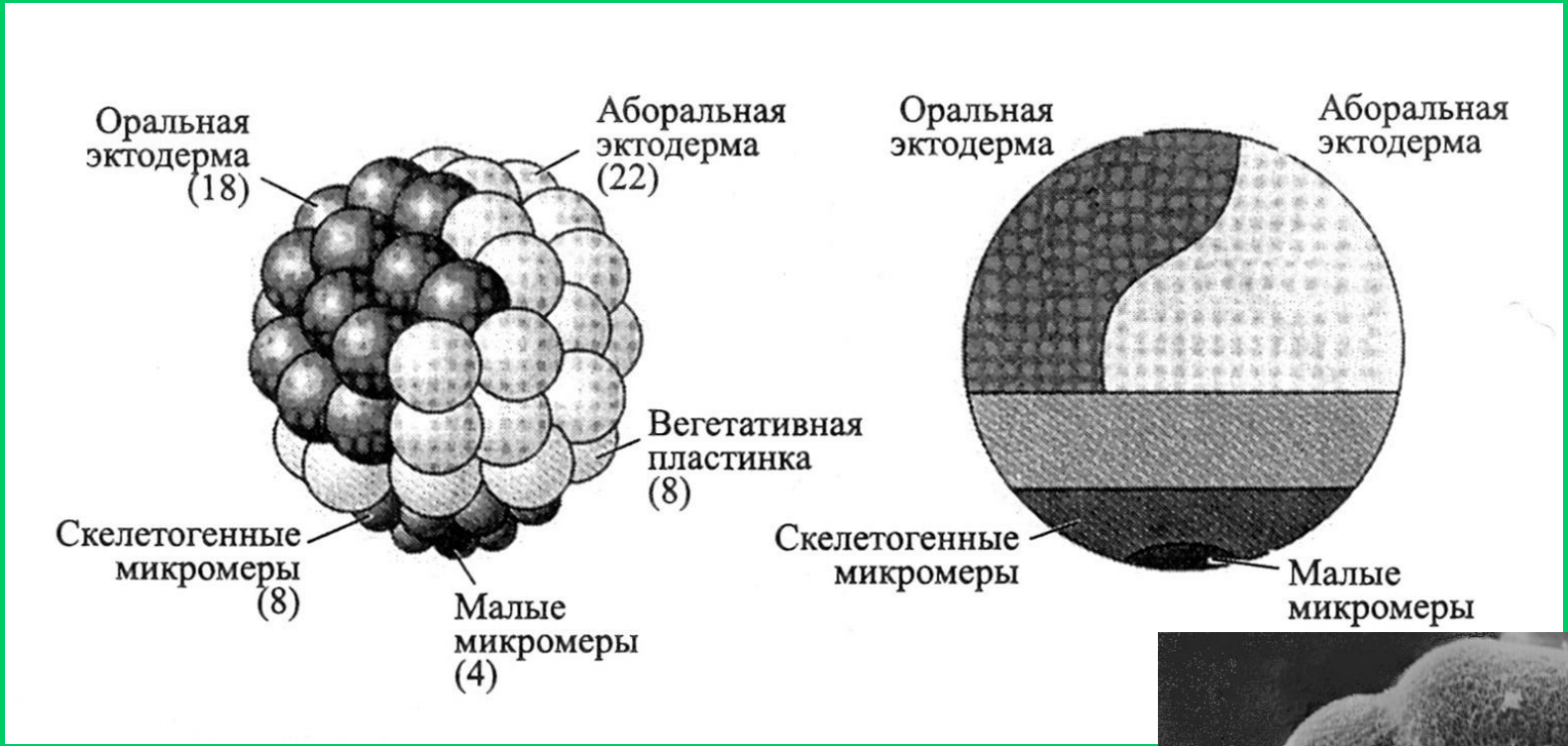
Дробление ***голобластическое, радиального*** **типа.**

- **1-я и 2-я борозды – меридиональные (перпендикулярны), 3-я – экваториальная;**
- **в результате 4-го деления – *мезомеры* (8) на анимальном, *макро-* (4) и *микромеры* (4) на вегетативном;**
- **при 5-м делении мезомеры делятся экваториально (ярусы Ан1, Ан2), макромеры – меридионально (8-ми клеточный ярус ниже Ан 2), при 6-м – только экваториально, при 7-м – меридионально. Микромеры – в отдельной группе.**





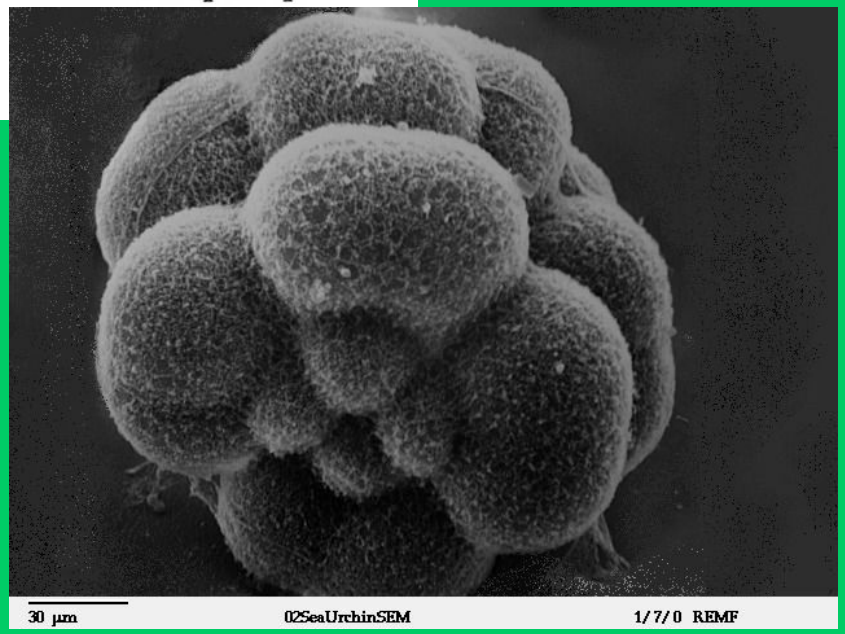
Раннее развитие: бластула



128-клеточный зародыш находится на стадии бластулы.

Бластула у морского ежа *однослойна*, содержит от 1000 до 2000 клеток (различаются по своим размерам и свойствам).

В конце дробления насчитывается пять зон.

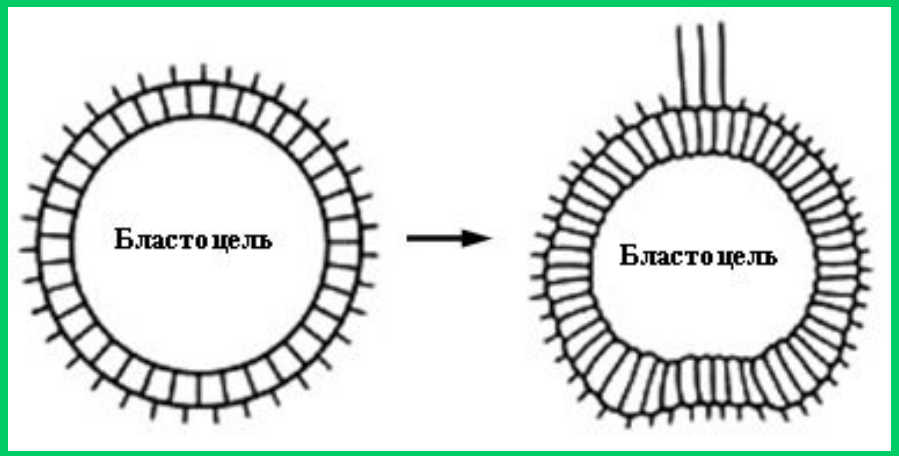


Раннее развитие: бластула

В *целобластуле* каждая клетка стенки контактирует с жидкостью бластоцеля и с гиалиновым слоем. Образуют плотные контакты друг с другом.

Сопряженность увеличения поверхности бластулы и формирования бластоцеля:

- осуществляется под действием сил самого бластоцеля: давление жидкости на бластомеры приводит к ориентации длинной оси клетки так, что её деление не направлено в сторону бластоцеля – распространение вширь (K. Dan, 1960)
- имеет значение разная адгезивность клеток по отношению друг к другу и к гиалиновому слою, окружающему бластулу: пока клетки остаются прочно связанными с гиалиновым слоем, единственной возможностью для них остается расширение поверхности клеточного пласта – увеличение поверхности бластулы (L. Wolpert, T. Gustafson, 1961).

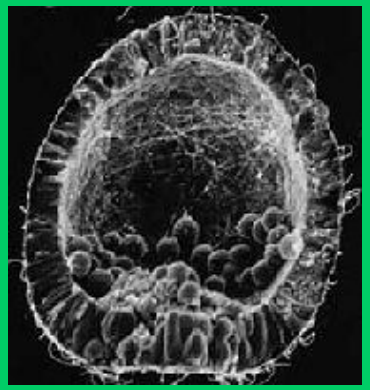


Реснички на наружной поверхности бластулы позволяют ей вращаться внутри оболочки оплодотворения. *Фермент вылупления* переваривающего оболочку, зародыш становится свободноплавающим.

Гаструляция у иглокожих (1)

Начинается с *выселения первичной мезенхимы,* *PMC* (из микромеров, за счёт *филоподий*).

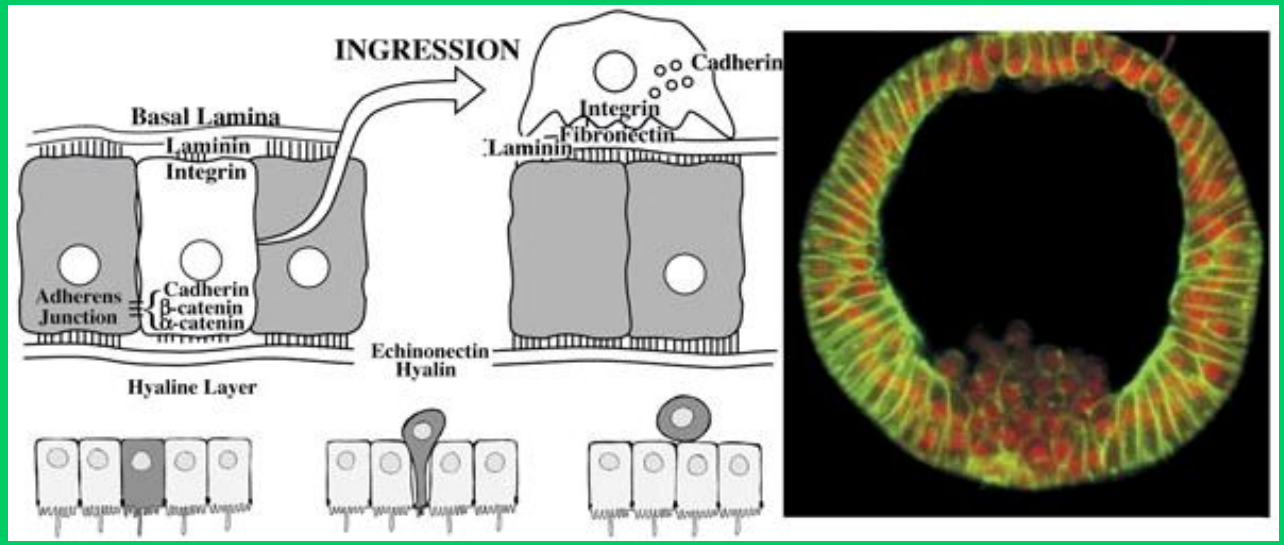
Mov 1

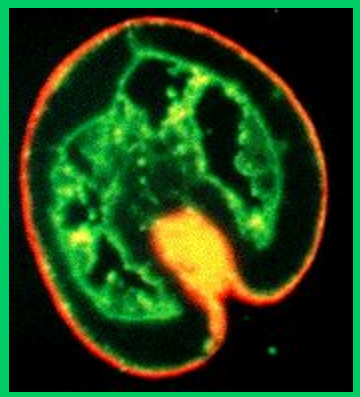


Mov 2

В ходе гаструляции адгезивные свойства микромеров меняются:

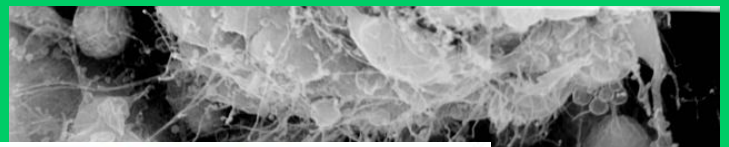
- **потеря сродства к гиалиновому слою (до 2 % первоначального значения)**
- **увеличение сродства к базальной мембране (x 100).**

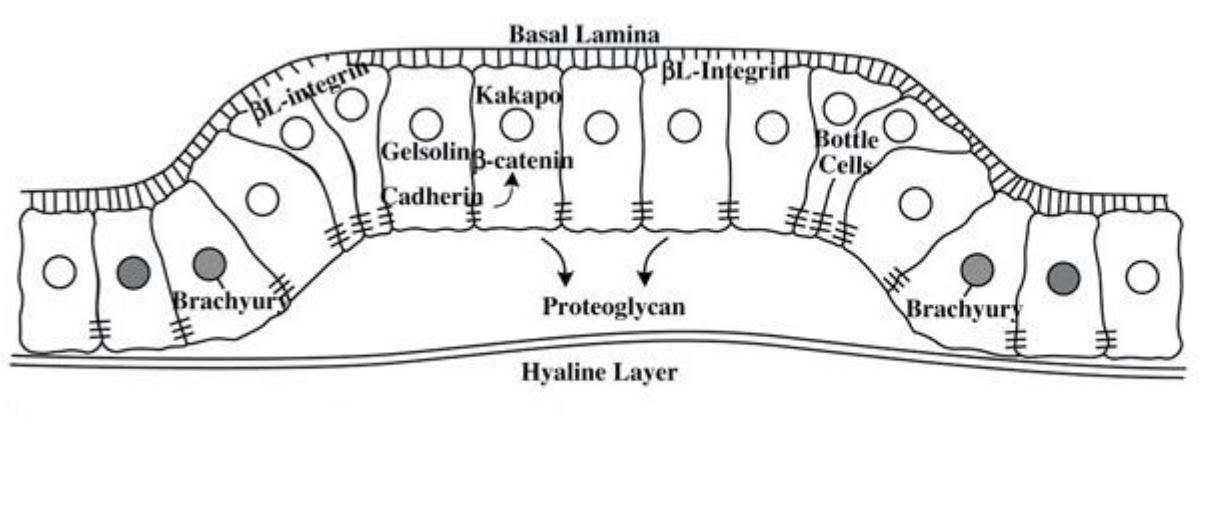


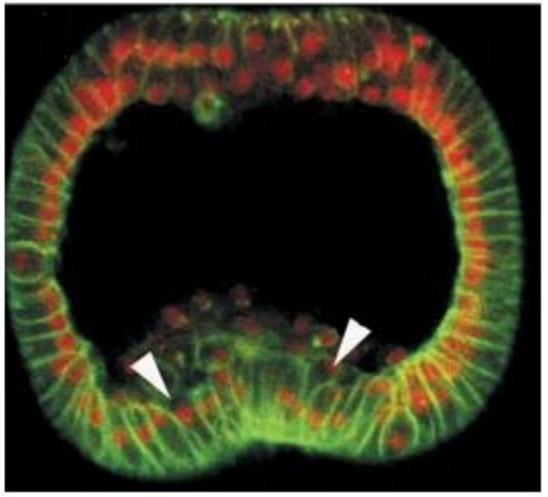


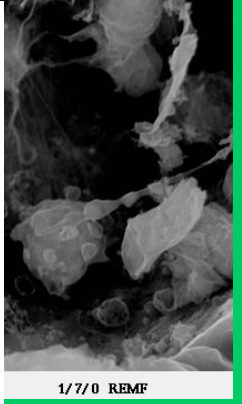
Базальная пластинка – зелёный, гиалиновый слой – красный цвет

Гаструляция у иглокожих (2)

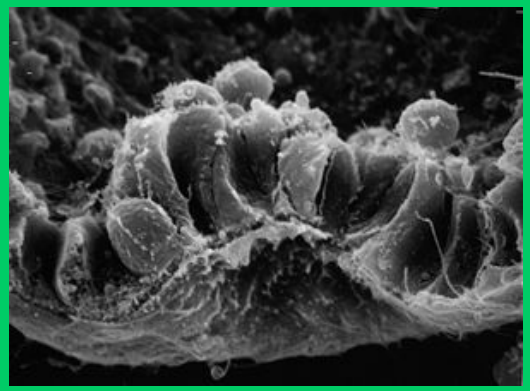


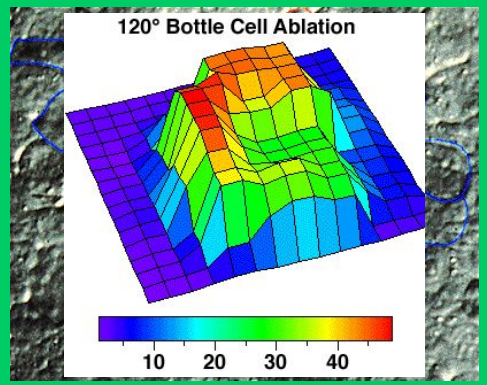


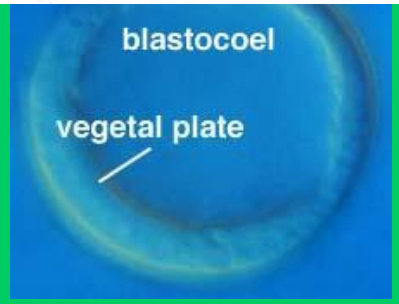


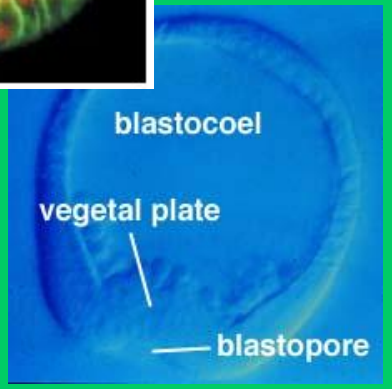


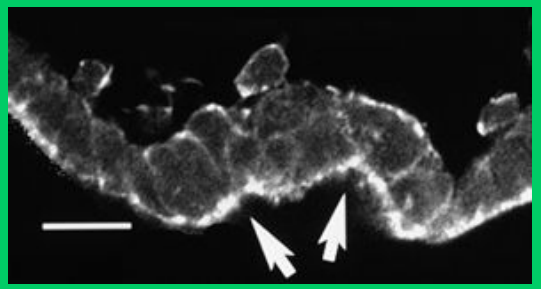
бластоцель примерно на ¼–½ своего пути.



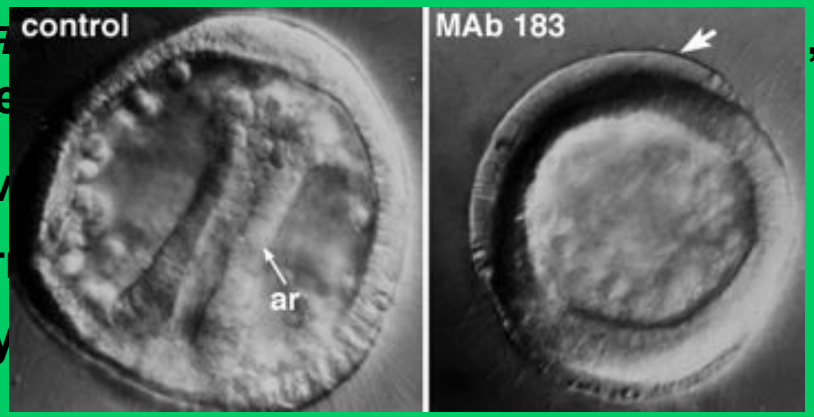








Первая ,
заключе



- **утрата** контакта с другим
- **увеличение** поверхност
- **плотный контакт** на вну

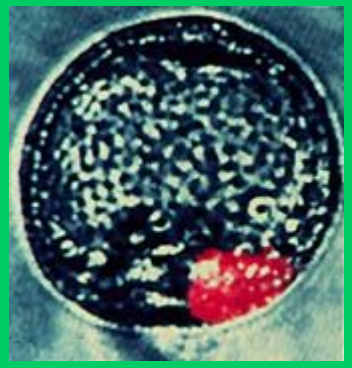
изгиб пластинки внутрь

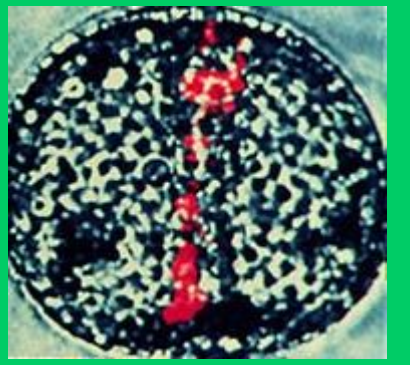
Гаструляция у иглокожих (3)

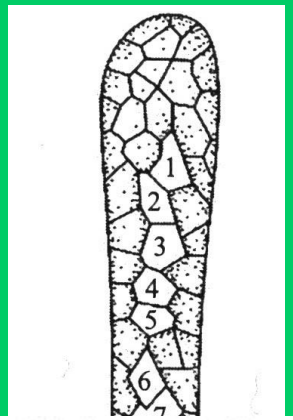
Вторая фаза инвагинации **начинается после паузы.**

- **резкое удлинение архентерона (его длина утраивается и короткий широкий зачаток архентерона трансформируется в длинную тонкую трубку).**

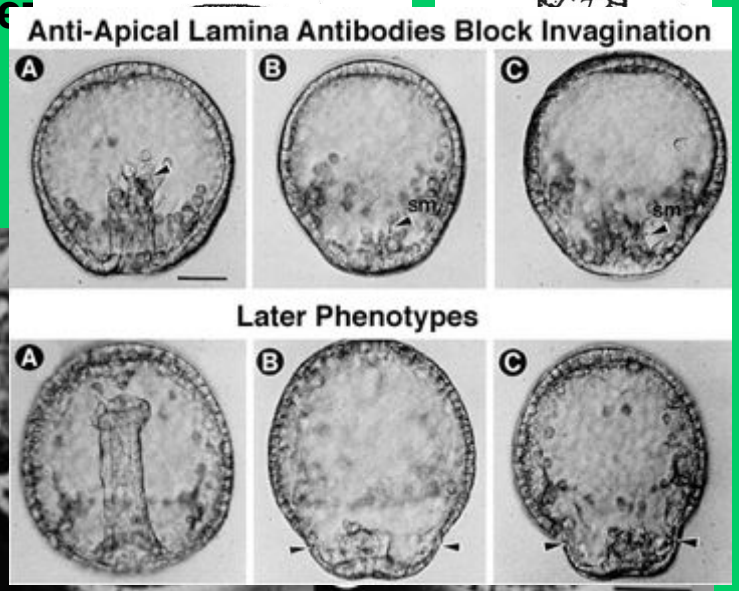
Новые клетки при этом практически *не образуются*, а растяжение за счёт реаранжировкой клеток архентерона посредством миграции одних клеток по другим и их уплощения.

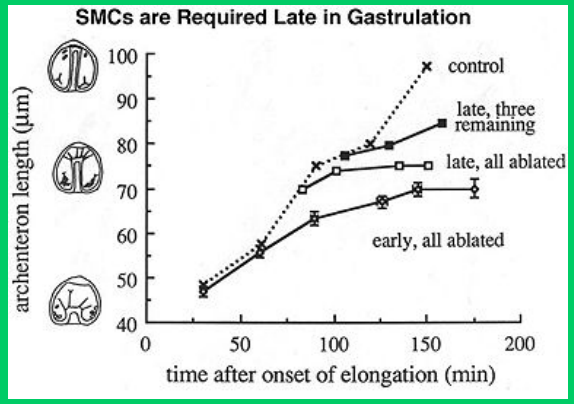


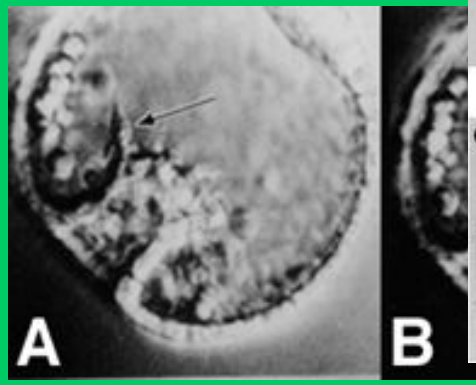




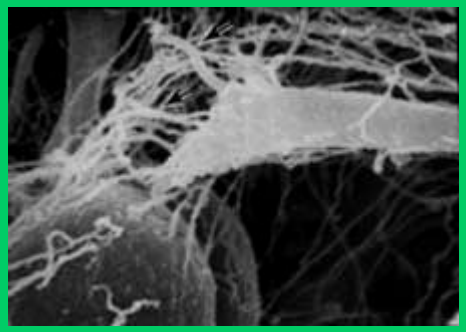
- **направление, в котором удлиняется гастроцель, может быть задано клетками вторичной мезенхи-мы, которые формируются на верхушке архентерона.**





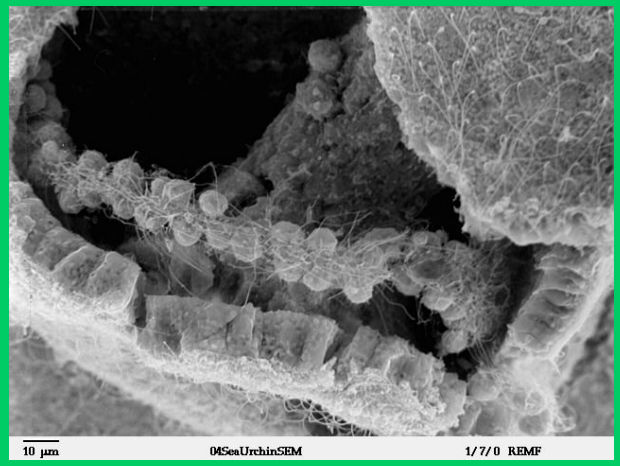


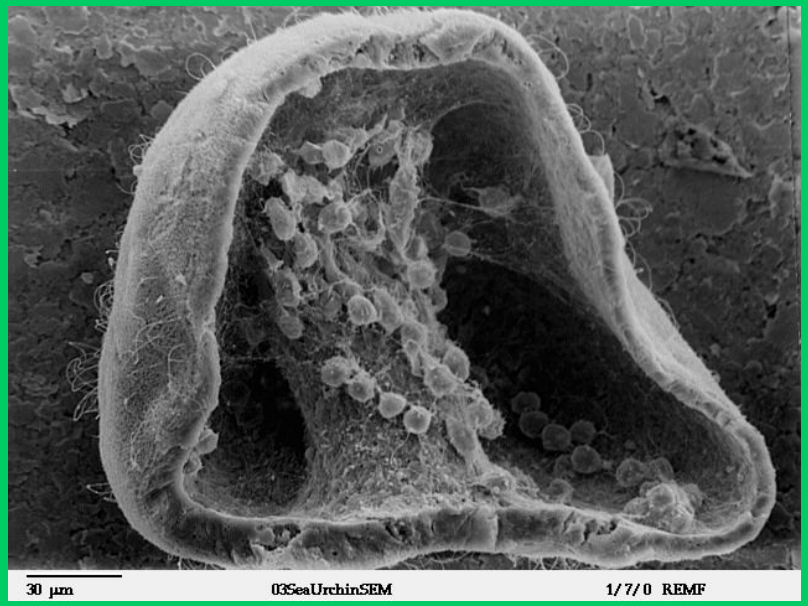
Гаструляция у иглокожих (4)



Филоподии **клеток вторичной мезенхимы, простираясь через жидкость, содержащуюся в бластоцеле, устанавливают контакт с поверхностью его внутренней стенки.**

- **клетки первичной мезенхимы образуют *синцитиальные тяжи.***
- **клетки вторичной мезенхимы рассеиваются в бластоцеле, пролиферируют, формируя мезодермальные органы.**





Инвагинировавшая область – архентерон (*гастроцель*), отверстие архентерона – бластопор.

На месте контакта архентерона со стенкой бластоцеля формируется ротовое отверстие (сливаясь с архентероном образует непрерывную пищеварительную трубку, а бластопор становится анальным отверстием).

Личиночная стадия и метаморфоз иглокожих

- сокращения филоподий также участвуют в растяжении архентерона и изгибании первичной кишки в сторон будущей оральной области.
- одновременно происходит сужение анимальной области гаструлы и расширение вегетативной.

Личинка конической формы – *стадия призмы*.

Перед образованием ротового отверстия из архентерона выделяется *целомическая мезодерма*.

Целомический мешок возникает на вершине первичной кишки – непарный энтероцель (возможно его возникновение в виде парных образований), подразделяющийся на правый и левый *целомы* (делятся на передний (аксоцель), средний (*гидроцель*) и задний (*соматоцель*) отделы).

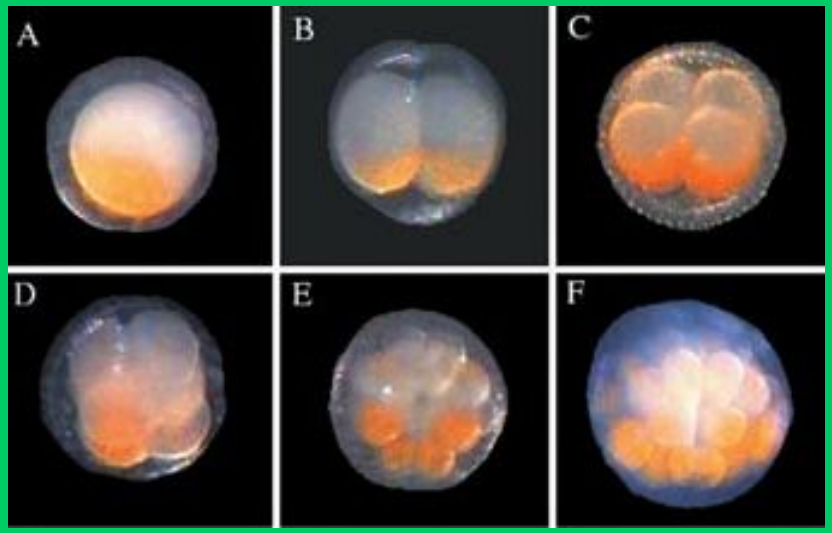
Непрямое развитие (метаморфоз личинок, в ходе которого образуется радиально-симметричный зачаток будущей взрослой формы:

- планктотрофной (питается планктоном)
- лецитотрофной (имеет запас питательных веществ).

РАЗВИТИЕ ОБОЛОЧНИКОВ И БЕСЧЕРЕПНЫХ

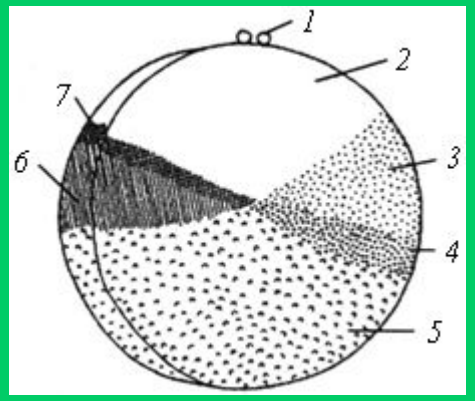
лекция 6 (2)

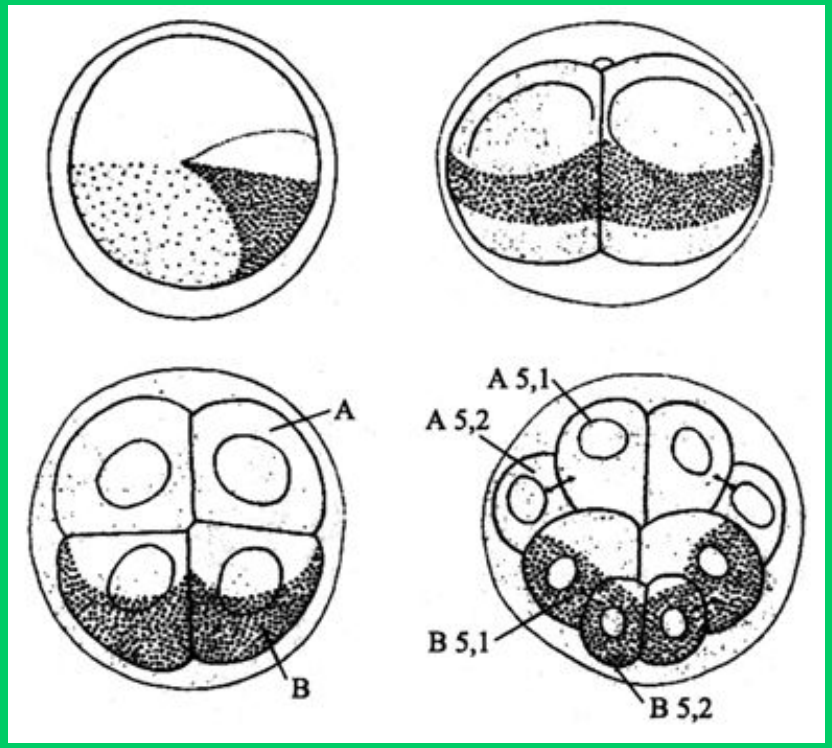
Развитие оболочников (1)



Дробление у асцидий *билатеральное*:
1-я меридиональная борозда делит яйцо на симметричные правую и левую половины, 2-я меридиональная борозда отделяет переднюю и заднюю половины зародыша друг от друга, 3-я широтная борозда делит зародыш на анимальную и вегетативную половины, содержащие по 4 клетки каждая.

***Карта презумптивных зачатков асцидии*:**
***1* – редукционные тельца; *2* – эктодерма; *3* – нейральный зачаток; *4* – хорда; *5* – энтодерма; *6* – мезодерма; *7* – каудальная мезодерма**



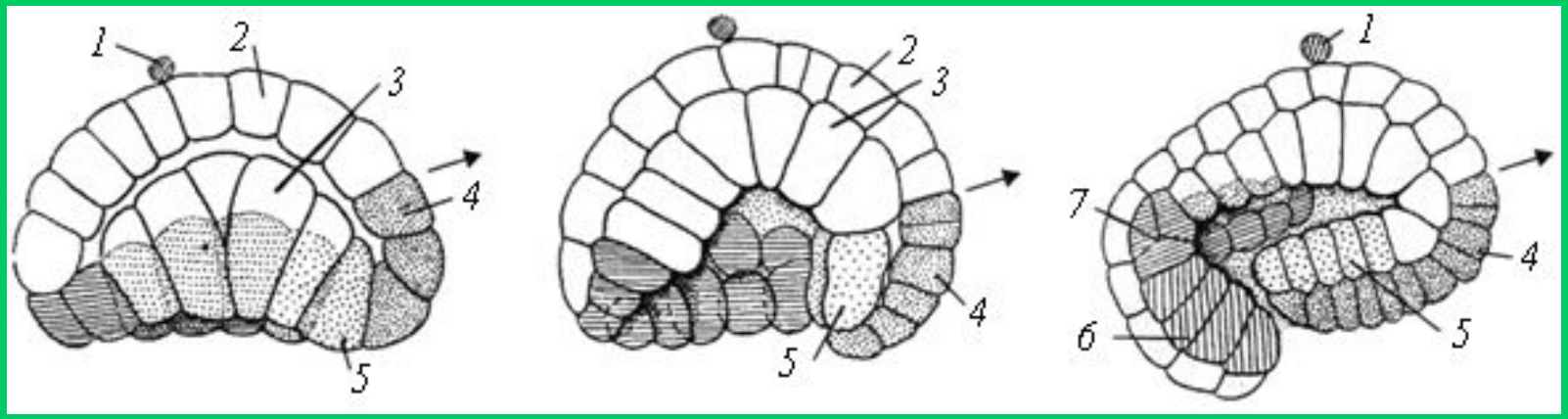


Дробление завершается на 7-м цикле, возникает уплощенная в анимально-вегетативном направлении бластула без выраженного бластоцеля.

Развитие оболочников (2)

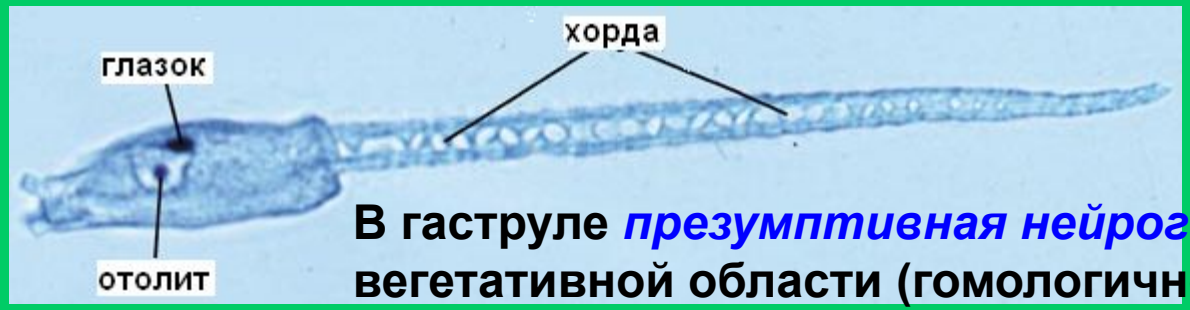
Гаструляция:

- **инвагинация**: центральные клетки вегетативного полушария (энтодерма);
- **инволюция**: клетки по периферии энтодермы зачатка (хордо-мезодерма);
- **эпиболия**: клетки эктодермы, которые уплощаются и обрастают клетки вегетативного полушария, формируя покров личинки.

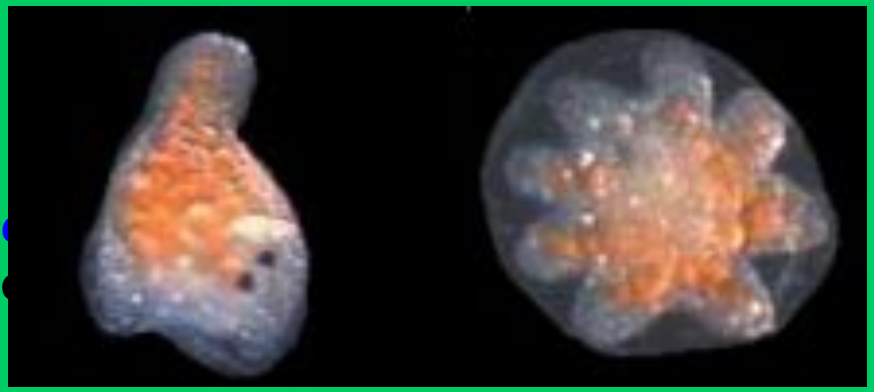


При **нейруляции** формируется замкнутая нервная трубка (из материала нервной пластинки при ее изгибании).

1 – редукционные тельца; *2* – эктодерма; *3* – энтодерма; *4* – нейральный зачаток; *5* – хорда; *6* – каудальная мезодерма; *7* – мезенхима



В гаструле *презумптивная нейрог*
вегетативной области (гомологичн



В результате **метаморфоза** личинка утрачивает
формируется взрослая особь, прикрепленная передним концом к субстрату.

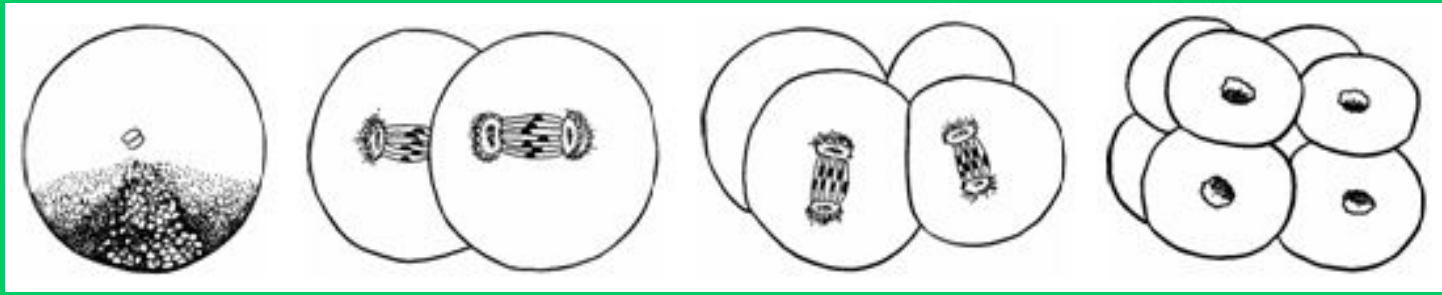
Развитие ланцетника (1)

Олиголецитальные яйцеклетки ланцетника изолецитального типа (~ 100 мкм).

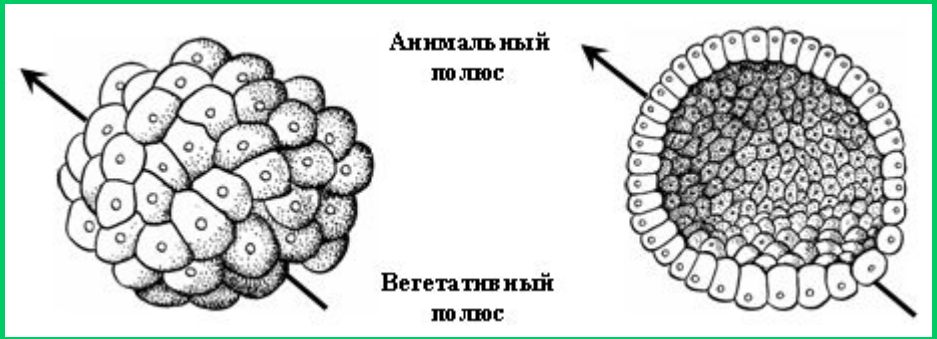
Оплодотворение **наружное**, **моноспермное**.

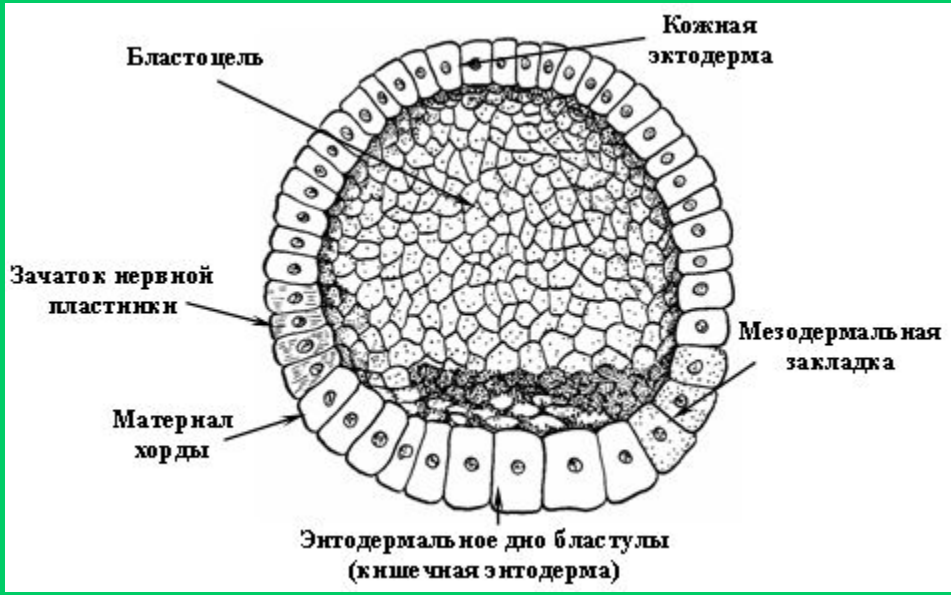
Дробление:

- **полное**
- почти **равномерное**
- **радиальное**



Анимальный полюс соответствует будущему переднему концу тела личинки. **1-я** и **2-я** борозды дробления – меридиональные, **3-я** – широтная





Зародыш принимает форму типичной **целобластулы** – пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток (бластодерма) и полостью (бластоцель).

Клетки вначале округлые, затем приобретают форму призм и плотно смыкаются (***эпителиальная бластула***).

Развитие ланцетника (2)

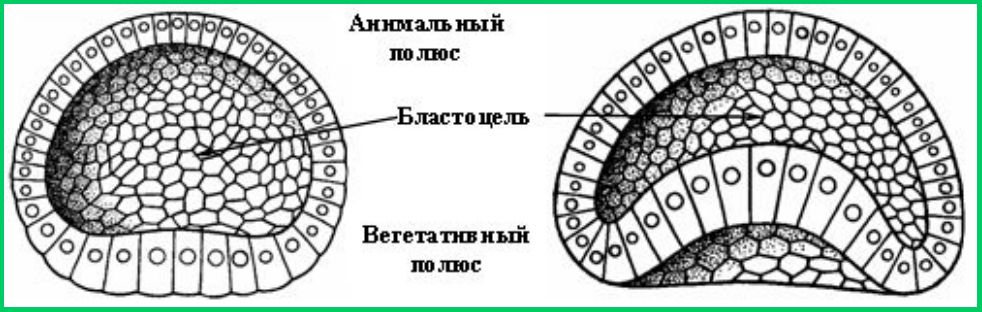
Гаструляция путем **инвагинации**.

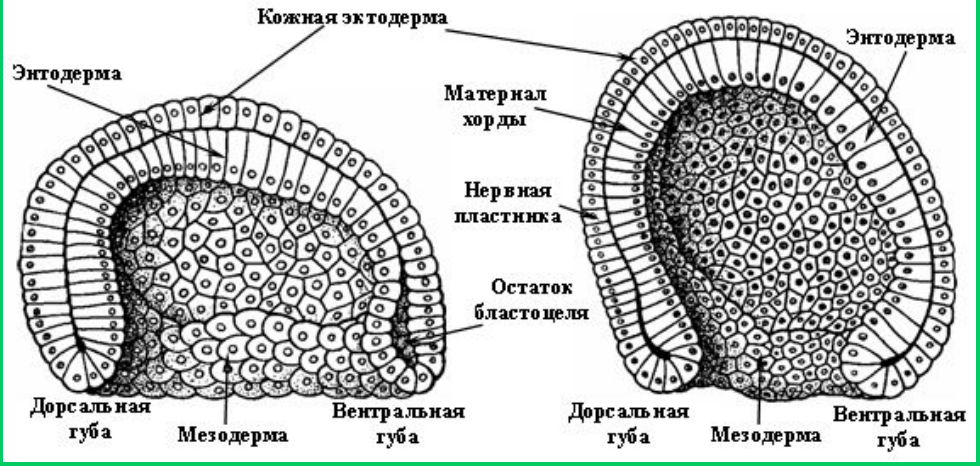
- **разница темпов деления клеток** в краевой зоне и в вегетативной части бластулы, приводящей к активному перемещению клеточного материала

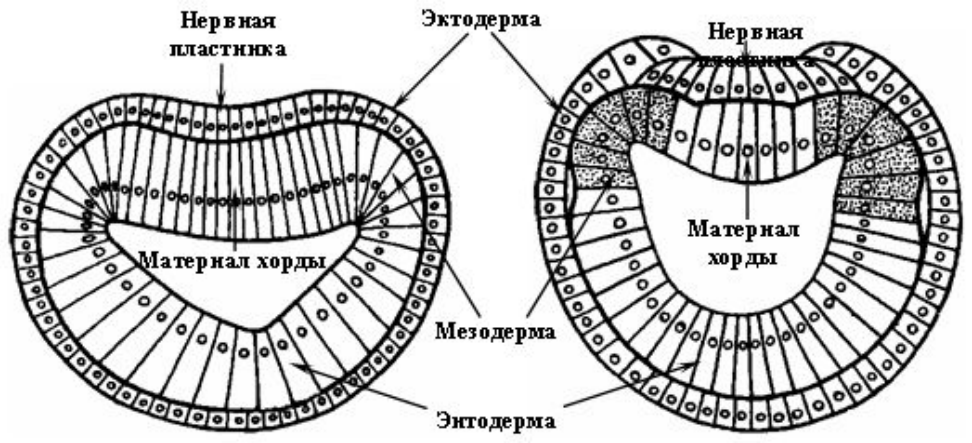
Анимальное полушарие становится наружным зародышевым листком – ***первичная эктодерма***.

Вегетативное полушарие бластулы уходит внутрь и становится внутренним зародышевым листком – ***первичная энтодерма***.

Зародыш в виде 2-слойной чаши с ***первичным ртом*** (***бластопором***), окружённым ***дорсальной***, ***вентральной*** и ***боковыми*** губами, ***гастроцелью***.





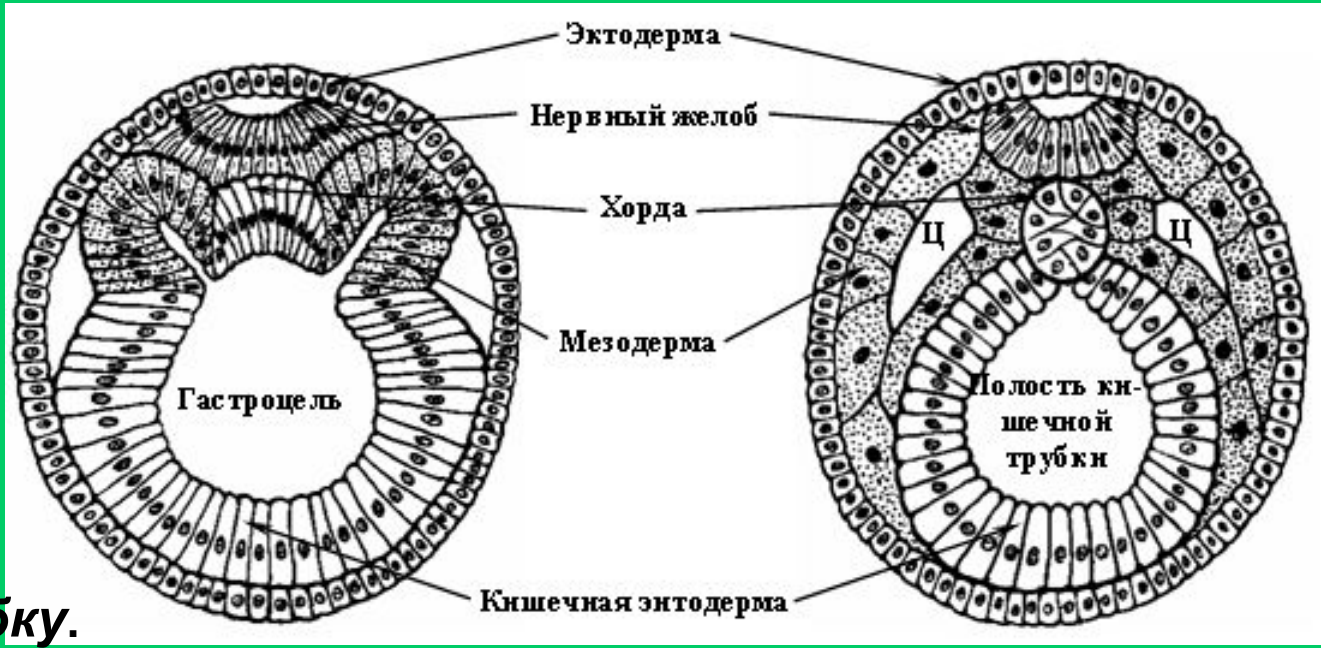


Бластула плавает анимальным полюсом кверху, а после инвагинации поворачивается бластопором кверху, происходит концентрическое смыкание его краев и удлинение зародыша. Бластопор соответствует анусу (задний конец зародыша).

Развитие ланцетника (3)

Стадия **нейрулы** – дифференцировка зародышевых листков и закладка осевых органов.

Нейруляция – смыкание *нервной пластинки* в замкнутую *нервную трубку*.



В задней части тела нервная трубка остается сообщенной с кишечной полостью – образуется **нервно-кишечный канал** (исчезает при образованием хвоста).

Дифференцировка сомита:

- **дерматом**
- **склеротом**
- **миотом**

Из энтодермы обособляются:

- **хорда**
- **мезодерма и целом**
- **кишечник**

В головной части кишки прорывается ротовое, а на заднем конце, под хвостом, анальное отверстие (на месте бластопора).

Особенности:

- отделение от пер
архентерона ещё
мешков (трёхсег
- полная сегмент
мальных тяжей
обособленными,
сливаются образу

А.О. Ковалевский
(1840-1901)

Дополнительная литература по теме:

- ***Иванова-Казас О.М.*** **Сравнительная эмбриология беспозвоночных.** Новосибирск, 1975.
- ***Иванова-Казас О.М.*** **Эволюционная эмбриология животных.** Спб., 1995.

Electronic resource: **http:// www.zoology.wisc.edu/urchins**
The Sea Urchin Embryology Tutorial.