



ГАСТРУЛЯЦИЯ



Общая характеристика и определения:

Гастрюляция – интегрированный процесс миграции клеток, приводящий к резкому перераспределению содержимого бластулы.

Зародышевые листки образуются в результате гастрюляции : **эктодерма**, **энтодерма** и **мезодерма**.

Гастрюла – зародыш, расчлененный на зародышевые листки.

Локализация клеток определяется при дроблении, а во время гастрюляции клетки занимают **новое положение** и приобретают **новых соседей** (устанавливается план строения тела животного).

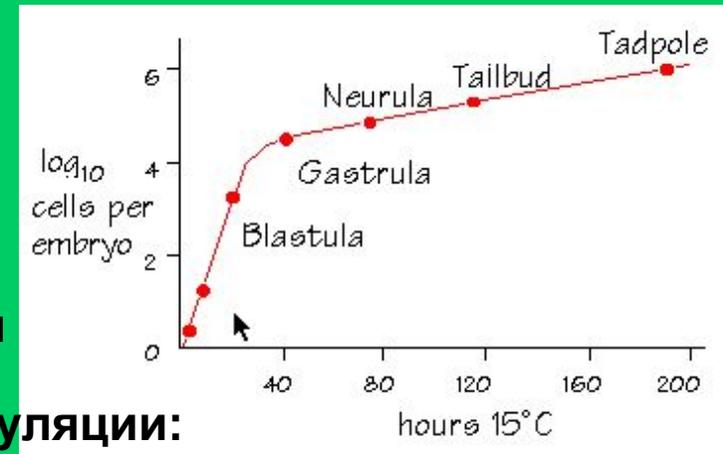
Зародышевые листки (3):

- **эктодерма** – наружный листок
- **энтодерма** – внутренний листок
- **мезодерма** – лежит между экто- и энтодермой

Дифференциальная активность генов при гастрюляции:

- **компетентность** – способность дифференцироваться в ряде направлений
- **детерминация** – состояние, когда клетка вступила на путь дифференциации

Гастрюляция – ряд морфогенетических движений, в результате которых перспективные зачатки тканей (эктодерма, мезодерма и энтодерма) перемещаются в места, предназначенные для них в соответствии с планом организации (Ч. Бодемер).



Способы гастрюляции (1): **инвагинация**

Вворачивание участка клеточной стенки зародыша при которой не нарушается механическая целостность стенки бластулы (осуществляется целым пластом).

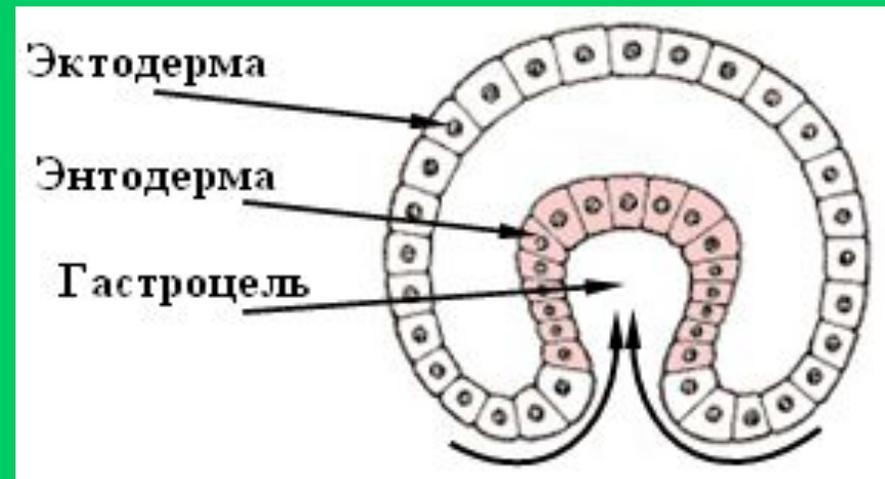
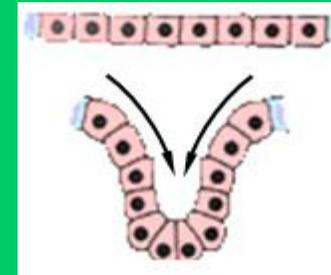
Возможна в **олиго-** или **мезолецитальных** яйцах.

Образуется:

- **двухслойный** зародыш (наружная стенкой – первичная эктодерма, внутренняя – первичная энтодерма);
- **гастроцель** – первичный кишечник (*архентерон*), вытесняющий бластоцель;
- **бластопор** (*первичный рот*) – отверстие при помощи которого гастроцель сообщается с внешней средой (окружен *губами бластопора*).

Судьба бластопора:

- **первичноротые** – *дефинитивный рот* взрослого организма (черви, моллюски, членистоногие);
- **вторичноротые** – *анальное отверстие* (щетинкочелюстные, плеченогие, иглокожие, кишечнодышащие) или *нервно-кишечный канал* (хордовые)



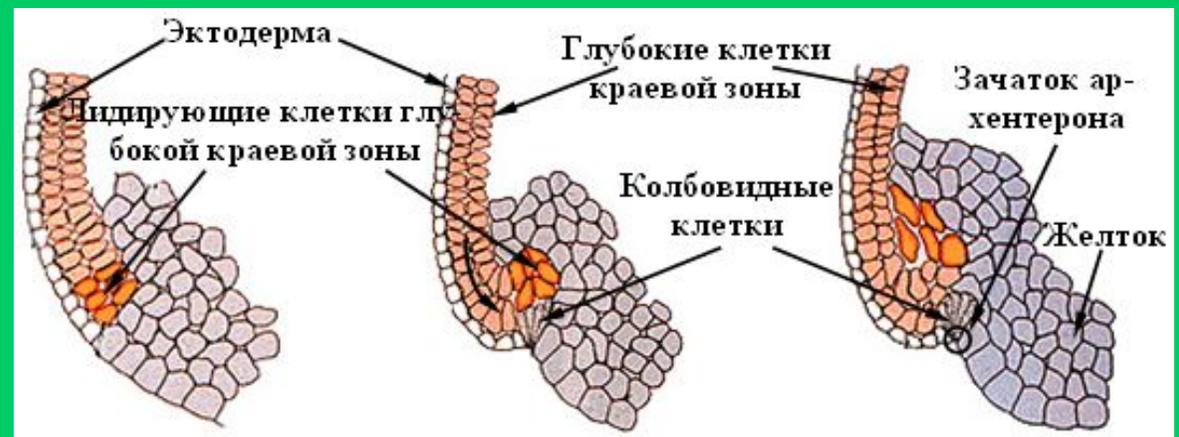
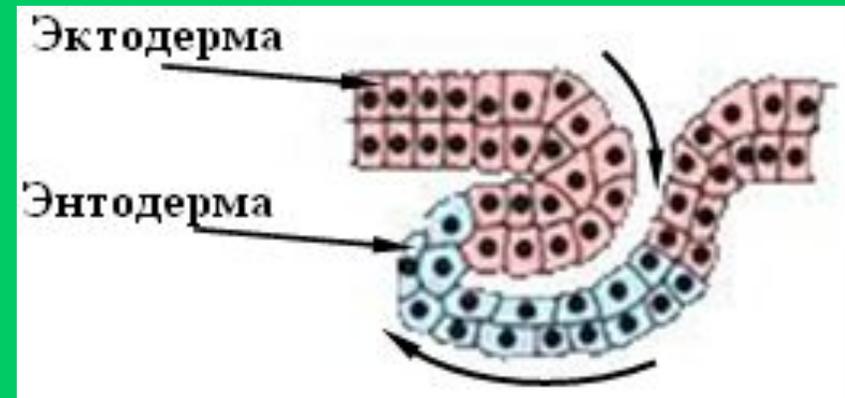
Способы гаструляции (2): **ИНВОЛЮЦИЯ**

Подворачивание внутрь зародыша увеличивающегося в размерах наружного пласта клеток, который *распространяется по внутренней поверхности* остающихся снаружи клеток.

Характерна для **мезолецитальных** яйцеклеток амфибий.

У амфибий инволюция *глубоких клеток краевой зоны бластулы* является главным фактором движения клеток внутрь зародыша является (подворачивание внутрь и миграция к анимальному полюсу по внутренним поверхностям еще неинволюировавших глубоких клеток).

Удаление **лидирующих** глубоких клеток краевой зоны останавливает формирование архентерона (движущая сила инволюции заключена в глубоком слое краевых клеток).



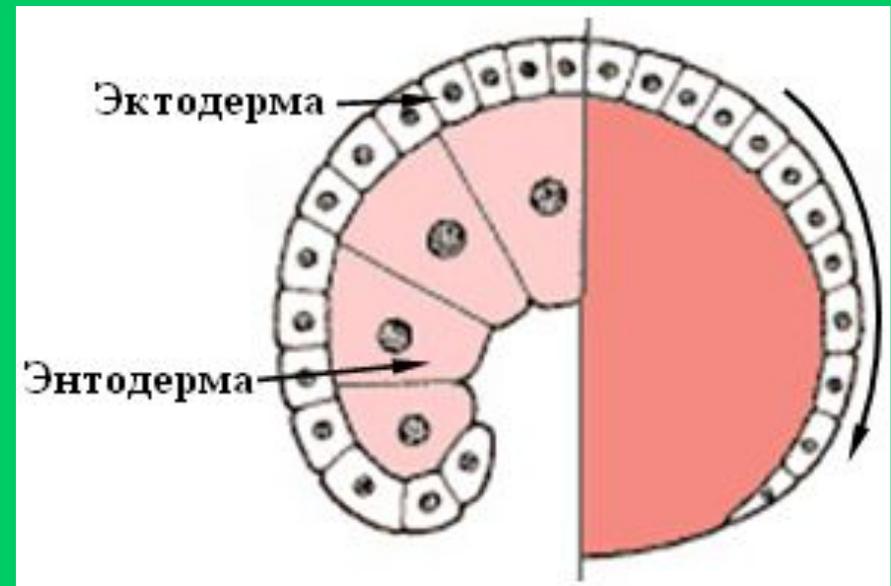
Способы гаструляции (3): эпиболия

Движение эпителиальных пластов клеток (обычно эктодермальных), распространяющихся как одно целое, окружающих глубокие слои зародыша.

Обрастание мелкими клетками анимального полюса более крупных (отстающих в скорости деления и менее подвижных) клеток вегетативного полюса.

Характерно для мезо- и полилецитальных яйцеклеток с телолецитальным расположением желтка.

Бластопор отсутствует и архентерон не формируется. Зачаток первичного кишечника формируется когда макромеры вегетативного полюса становятся меньше и между ними образуется полость.



Способы гаструляции (4): **иммиграция**

Перемещение отдельных клеток или их групп, не объединенных в единый пласт.

В том или ином виде встречается у **всех** зародышей (наиболее древний способ гаструляции, открыт И.И. Мечниковым, 1886).

Выселение (*ингрессия*) части клеток стенки бластулы внутрь бластоцеля (выселившиеся клетки образуют энтодерму двуслойного зародыша:

- **униполярная** иммиграция – выселение клеток с одного полюса (гидромедузы);
- **биполярная** иммиграция – выселение клеток с 2-х противоположных полюсов (кишечнополостные);
- **мультиполярная** иммиграция – беспорядочное выселение клеток (по всей поверхности бластулы).



Активное, массовое выселение клеток бластодермы может приводить к **ПОЛНОМУ ИСЧЕЗНОВЕНИЮ** бластоцеля (бластопор отсутствует, сообщения гастроцеля с внешней средой нет).

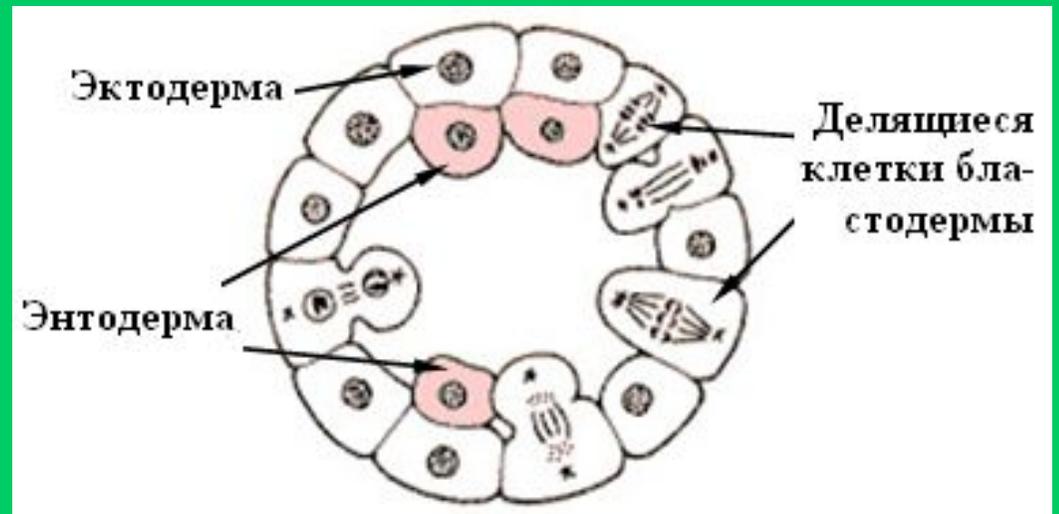
Способы гаструляции (5): **деляминация**

Расщепление единого клеточного пласта на два параллельных.

Встречается, когда дробление заканчивается образованием бластулы с невыраженным бластоцелем (морула).

Каждая клетка бластодермы путем митотического деления **отшнуровывает второй слой.**

Клеточные перемещения при деляминации практически **отсутствуют** (выравнивание внутренних стенок клеток наружного слоя и формирование базальной мембраны).



В чистом виде указанные способы гаструляции **встречаются крайне редко.** В каждом конкретном случае эмбриогенеза сочетаются несколько типов движений – **смешанный** способ гаструляции.

Способы образования мезодермы (1)

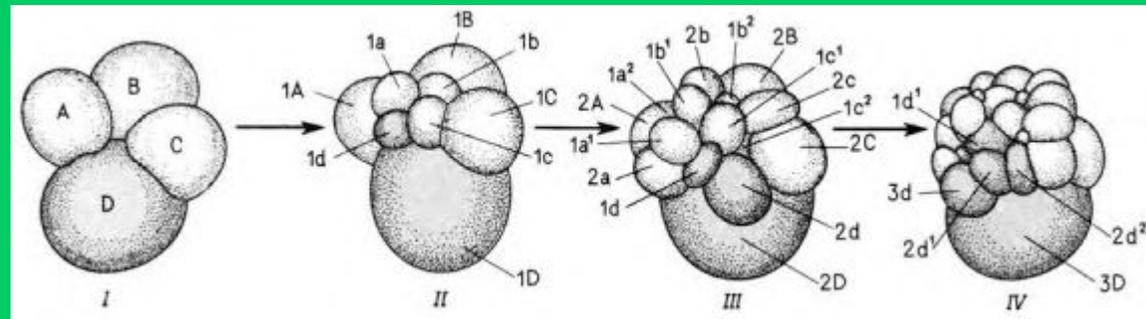
- **Телобластический способ:** закладка мезодермы из отдельных, предназначенных к тому бластомеров. При этом, мезодерма никак не связана с энтодермой, образующейся из других бластомеров.

Телобласты – две большие клетки (несколько клеток), выявляемых в ходе гастрюляции у первичноротых на границе между эктодермой и энтодермой, по бокам blastopore (в ходе дробления они получили всю полярную ооплазму).



Телобласты отделяют от себя мелкие клетки, что отодвигает формирующийся средний пласт клеток (мезодерму) к заднему концу зародыша.

Потомки 2d и 4d бластомеров дают начало **мезодермальным полоскам**, разделяющимся на сомиты, внутри которых путем расхождения клеток образуются участки **вторичной полости тела**, или **целома** (**шизоцельным** или **кавитационным** способ).



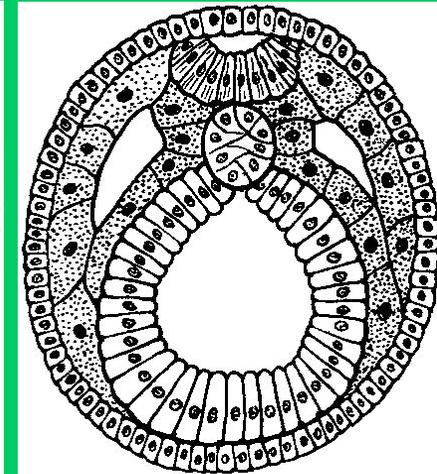
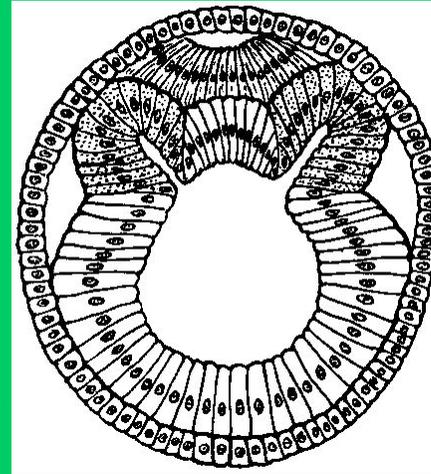
Встречается преимущественно у спирально дробящихся форм, у большинства круглых червей, некоторых ракообразных и ряда других первичноротых.

Способы образования мезодермы (2)

- **Энтероцельный способ**: материал мезодермы вворачивается вместе с энтодермой в составе единого гастрального впячивания (в процессе инвагинации граница между обеими закладками неразличима).

Мезодерма выселяется из архентерона путём:

- **выпячивания** его стенок и **отшнуровки** возникших выпячиваний;
- **деляминации** стенки архентерона;
- **иммиграции** клеток из стенки архентерона.



После отделения мезодермы в составе стенки архентерона остается только энтодермальный материал.

Целом – полость отшнуровавшихся мезодермальных карманов.

У всех вторичнополостных животных начало симметрично расположенным по бокам кишечника целомическим мешкам дает мезодерма.

Встречается у вторичноротых: иглокожих, бесчерепных (ланцетника), кишечнодышащих, плеченогих, хордовых.

Зародышевые полости:

- **бластоцель** (полость бластулы): у ряда животных щели бластоцеля превращаются в полости кровеносной системы;
- **гастроцель** (полость гастролы): превращается в полость средней кишки;
- **целом** (вторичная полость тела): полости тела (брюшная, плевральная, перикардальная).

Гастрюляция и органогенез:

- у большинства животных при гастрюляции образуется **2-х слойный эмбрион**;
- у высших позвоночных **3-х слойное строение зародыша** возникает непосредственно в ходе гастрюляции;
- у нематод и некоторых других животных применять понятие зародышевые листки неправомерно, так как у них зачатки будущих органов **обособляются в виде отдельных бластомеров**, минуя стадию формирования клеточных зародышевых пластов.

В результате гастрюляции образуется 3 зародышевых листка. Состав каждого из них однороден. Зародышевые листки, контактируя и взаимодействуя, обеспечивают взаимоотношения между различными клеточными группами, стимулирующие их развитие в определенном направлении (**эмбриональная индукция**).

Органогенез и закладка осевых органов

На указанном этапе развития реализуется общий план строения организма (окончательная дифференцировка тканей, органов и систем проходит позже).

- **органогенез**: изменяются форма, структура, химический состав клеток, обособляются клеточные группы, представляющие собой зачатки органов.
- **морфогенез**: сопровождаются дифференциацией тканей и клеток, избирательным и неравномерным ростом отдельных органов и частей организма.

Закладываются органы (их системы), приобретающие дефинитивное значение, или формируются сначала органы, свойственные личинке, а затем совершается метаморфоз и формирования дефинитивных органов взрослого организма.

Осевые органы:

- **хорда** – из клеток, мигрировавших через дорсальную губу бластопора. Плотный клеточный тяж, расположенный по средней линии зародыша между экто- и энтодермой, индуцирующий формирование нервной трубки;
- **нервная трубка** – из клеток эктодермы в ходе *нейруляции* (от формирования нервной пластинки до замыкания ее в нервную трубку);
- **кишечная трубка** – из клеток энтодермы.

Лежащая по бокам от хорды мезодерма расщепляется в краниокаудальном направлении на сегментированные парные структуры – **сомиты** (материал, погружившийся через область латеральных (боковых) губ бластопора.

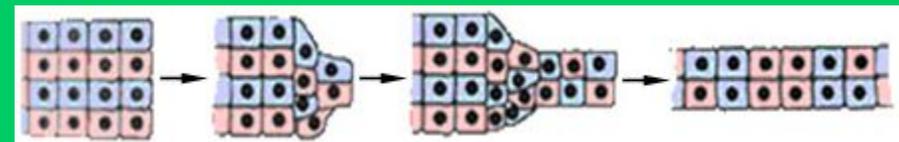
Механизмы гаструляции (1):

- **увеличение числа клеток посредством делений**

Актуально при эпиболии, когда обеспечивается низкий темп деления на вегетативном полюсе и высокая скорость дробления на анимальном полюсе. При инвагинации также отмечается локальное усиление митотической активности в области бластопора.

- **растяжение поверхностных клеток эктодермы**

Перестройка многослойной стенки крыши бластулы приводит к началу эпиболии. В ходе реаранжировки клетки наружного ряда уплощаются, стенка бластулы становится тоньше, а клеточный пласт смещается в сторону формирующегося бластопора.



- **конвергенция клеток краевой зоны бластулы**

Представляет собой схождение к центру и удлинение инволюирующего участка бластулы, расположенного непосредственно над областью бластопора. В результате стягивания клеток в более узкую полосу происходит ее растяжение в переднем направлении.



Механизмы гаструляции (2)

- **поляризация клеток** – вытягивание клетки в перпендикулярном или косом направлении по отношению к поверхности пласта. Затрагивает целый клеточный пласт (*контактная клеточная поляризация*).

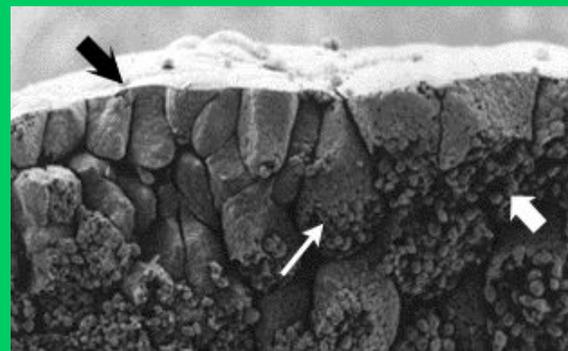
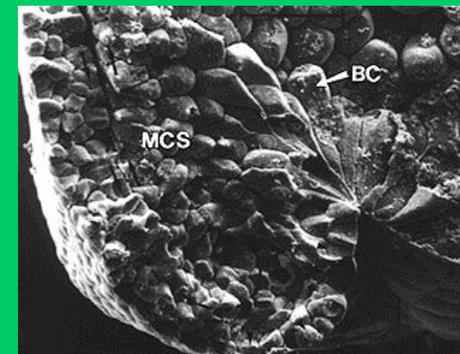
Основана на:

- **сборке** микротрубочек и микрофиламентов (их ориентации по длинной оси поляризующейся клетки);
- **движению** интегральных белков (перераспределение ионных каналов (на внешней стороне) и насосов (на боковых и базальных сторонах) в плазмалемме).

- **сокращение поляризованных клеток** – при сокращении апикальных поверхностей поляризованных клеток происходит изменение формы всего клеточного пласта, образованного ими.

- **образование колбовидных клеток** – формируются при поляризации.

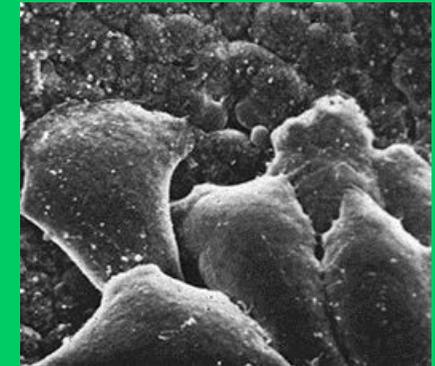
Сохраняя контакт с поверхностью способны сокращаться, перемещаться внутрь и тянуть за собой остальные клетки пласта.



Механизмы гаструляции (3)

- **способность клеток к амебоидным движениям**

Адгезивность и подвижность неодинаковы у клеток разных листков: клетки эктодермы способны распространяться над мезодермой и энтодермой, клетки мезодермы могут инвагинировать в любое скопление клеток, клетки энтодермы относительно неподвижны.



- **активность особых групп клеток**

Клетки первичной мезенхимы (у морских ежей) необычайно активны в начале гаструляции. Они перемещаются от внутренней стенки зародыша в области бластопора в бластоцель, выпускают ламеллоподии и активно мигрируют к тому месту, где они образуют скелет. Вслед за ними начинает активно инвагинировать остальная часть зародыша.

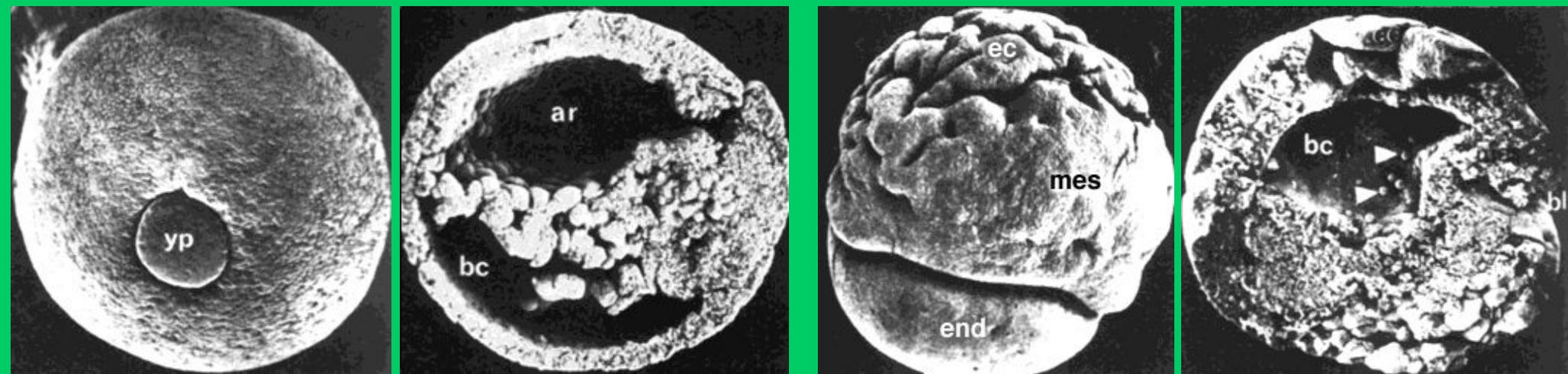


Механизмы гаструляции (4)

- роль внеклеточного матрикса

Для успешной миграции клеток важны:

- **фибронектин** (гликопротеин, 400 кДа, компонентом базальных мембран);
- **сульфатированные гликопротеины** поверхности мигрирующих клеток;
- **гиалуроновая кислота** (полимер глюкуроновой кислоты и N-ацетилглюкозамина), поддерживает клетки в диспергированном состоянии.



В основе большинства **формообразовательных** процессов лежат **клеточные деления**, вызывающие возникновение механических напряжений в пласте клеток, приводящих к изменению формы зародыша.

В регуляции путей развития ключевую роль играют факторы роста.

Дополнительная литература по теме:

- **Gastrulation: From Cell to Embryo.**

Edited By Claudio D. Stern, University College London.

Electronic resource: [http:// www.gastrulation.org](http://www.gastrulation.org)

The web site provides supplementary data and movies to accompany the chapters in the book.

