

# ОСНОВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ

*лекции 6-10*

# Основные принципы развития животных:

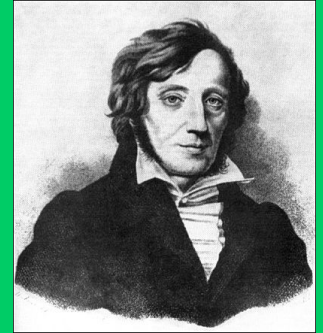
**Закон эмбриональной дивергенции:** общее для данного морфологического типа животных образуется в эмбриогенезе раньше, чем специальное (сначала закладываются признаки, характерные для всех без исключения представителей данного типа, а потом более частные и, наконец, специальные).

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

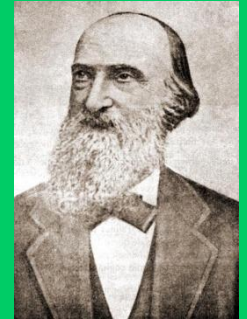
**Биогенетический закон:** онтогенез есть краткое повторение филогенеза (в действительности, речь идет о рекапитуляции не всего филогенеза, а лишь отдельных признаков или структур).

- **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).

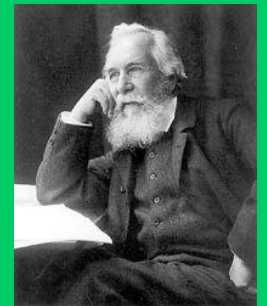
**Применение биогенетического закона ограничено гетерохрониями** (изменением в ходе эволюции времени закладки органов: задержка (**ретардация**) или ускорение (**акселерация**)) и **гетеротопией** (изменением области тела, по сравнению с предковой формой, в которой происходит закладка органа у данного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



**К. Бэр**  
(1792-1876)



**Ф. Мюллер**  
(1821-1897)



**Э. Геккель**  
(1834-1919)

# Эволюция животного мира:

Базовые типы развития:

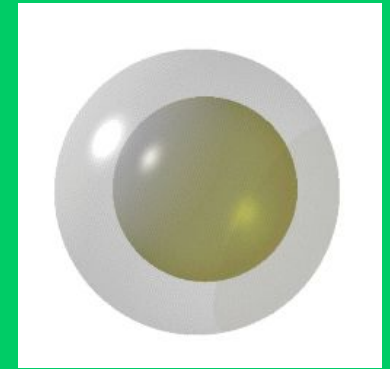
- **прямое** – план строения тела взрослого животного закладывается в эмбриональном периоде
- **непрямое** – начале эмбриогенеза формируется личинка, которая затем в ходе *метаморфоза* преобразуется в дефинитивную форму

**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).





*Arbacia punctulata*



# РАЗВИТИЕ ИГЛОКОЖИХ

**лекция 6 (1)**



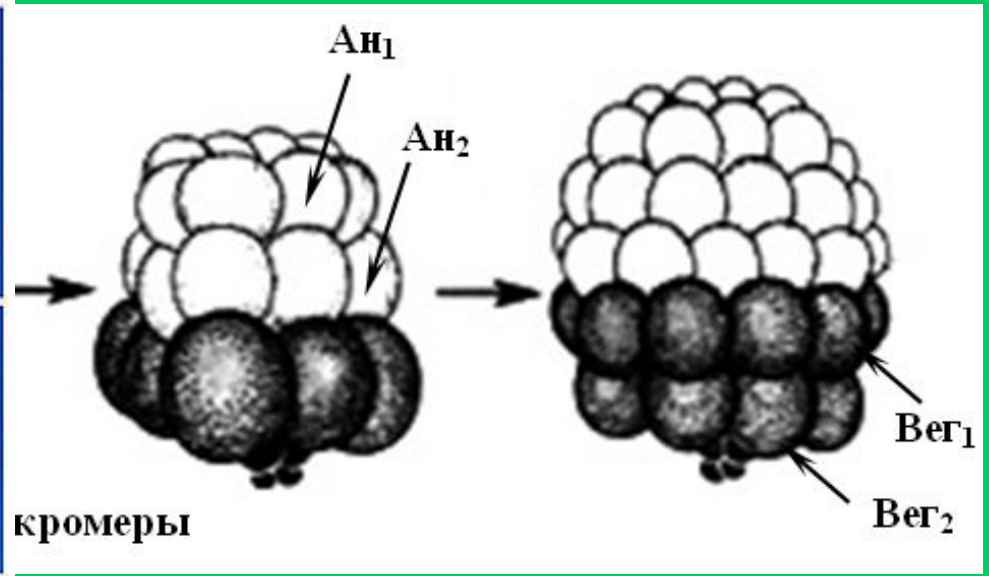
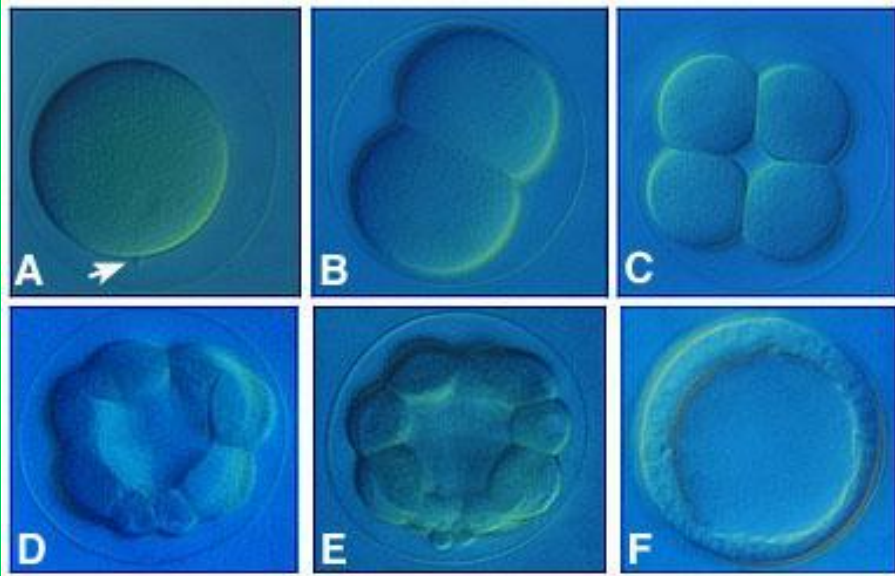
*Lytechinus pictus*

# Раннее развитие: оплодотворение, дробление

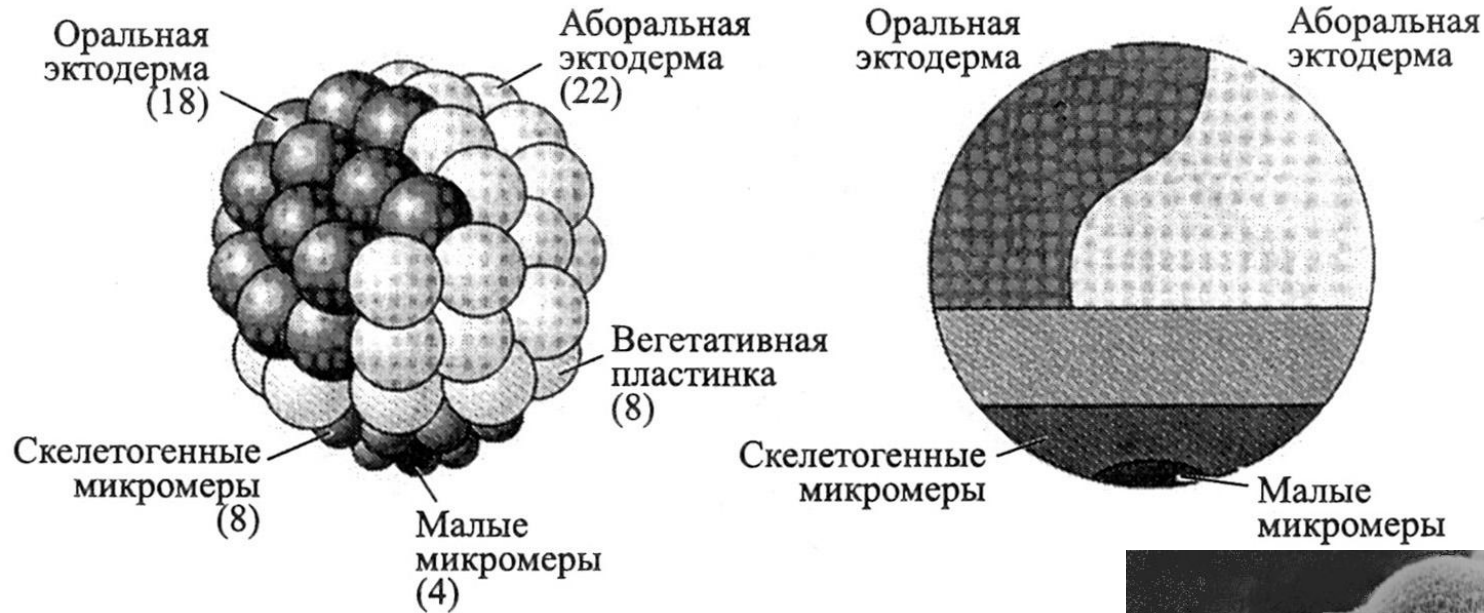
Оплодотворение *наружное, моноспермное.*

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 *микроммеры* (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. Микроммеры – в отдельной группе.



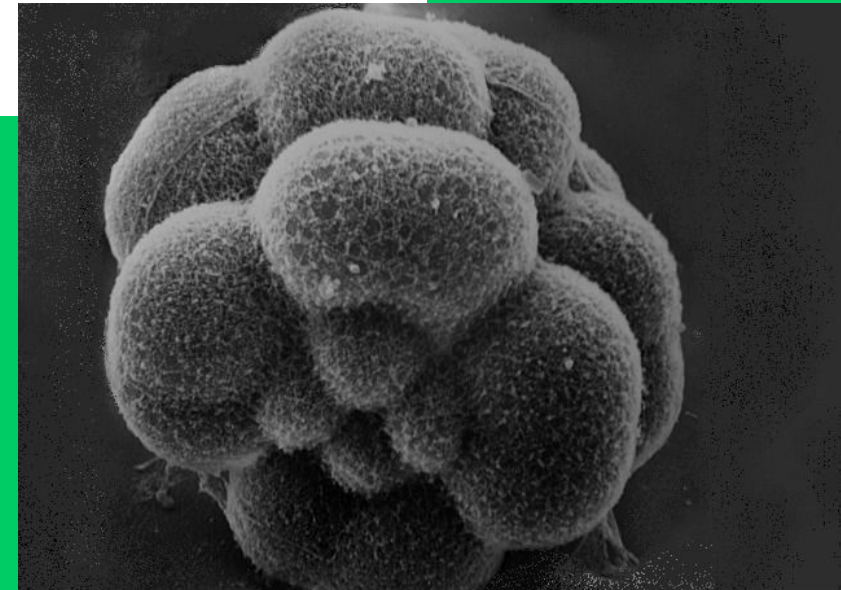
# Раннее развитие: бластула



**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**.

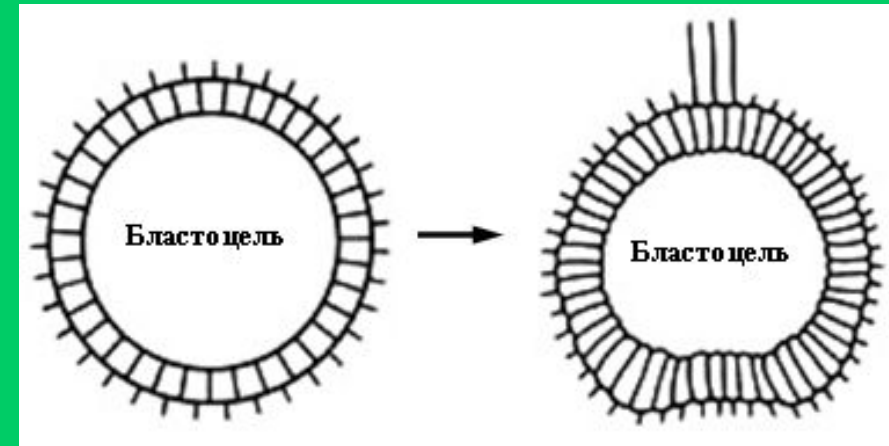


# Раннее развитие: бластула

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).

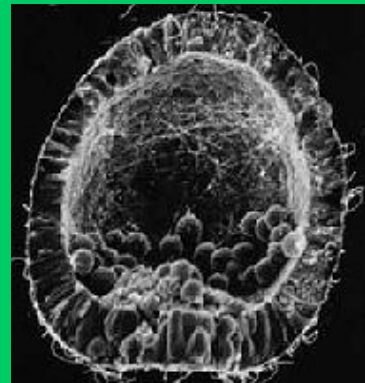


Реснички на наружной поверхности бластулы позволяют ей вращаться внутри оболочки оплодотворения.

**Фермент вылупления** переваривающего оболочку, зародыш становится свободноплавающим.

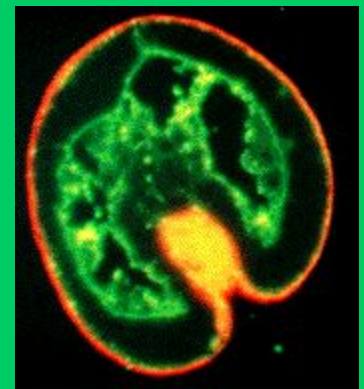
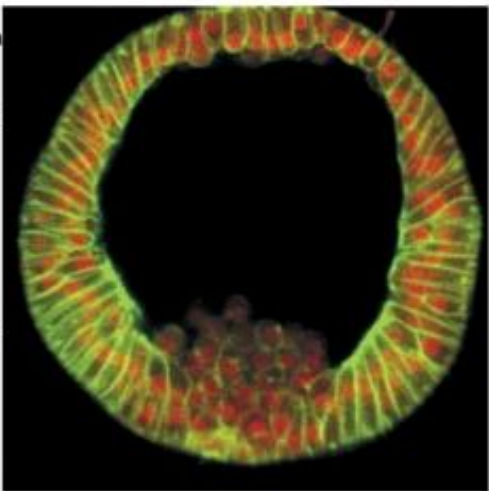
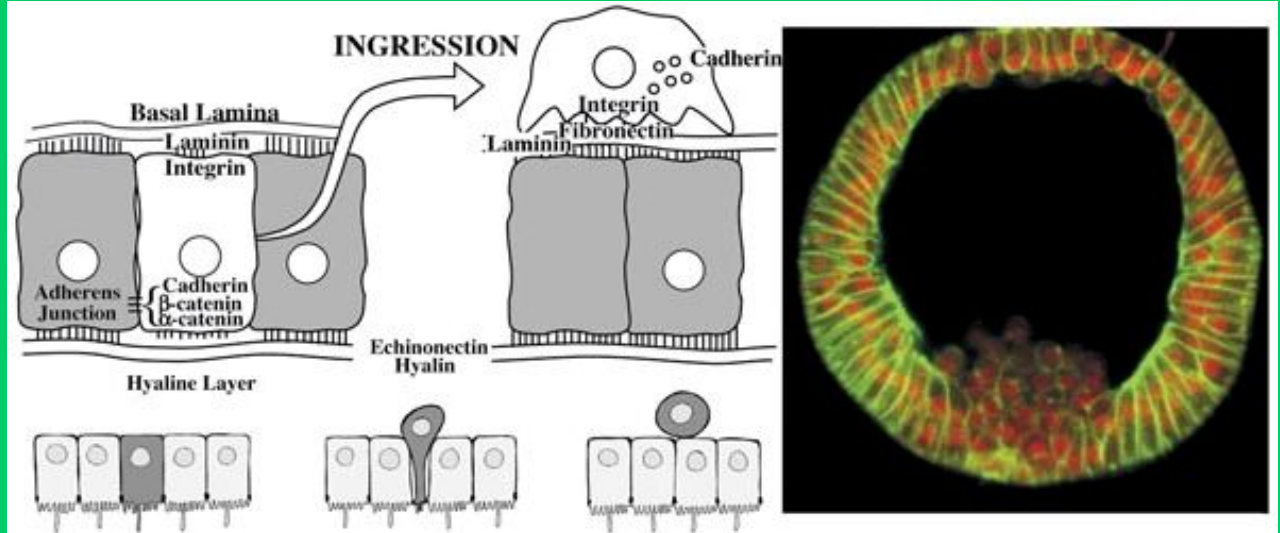
# Гастрюляция у иглокожих (1)

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



В ходе гастрюляции адгезивные свойства микромеров меняются:

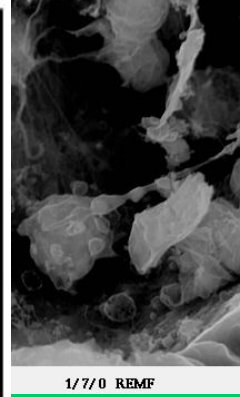
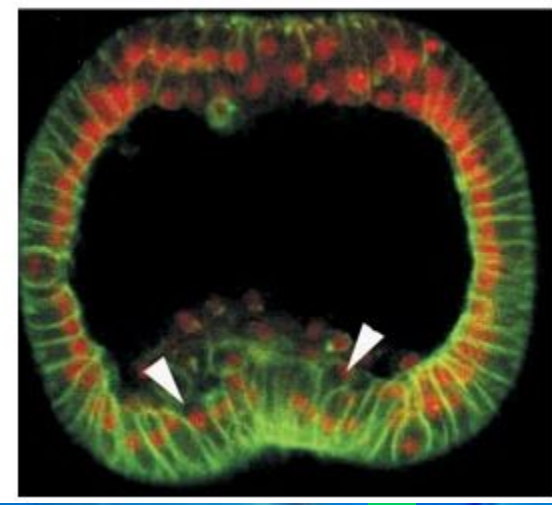
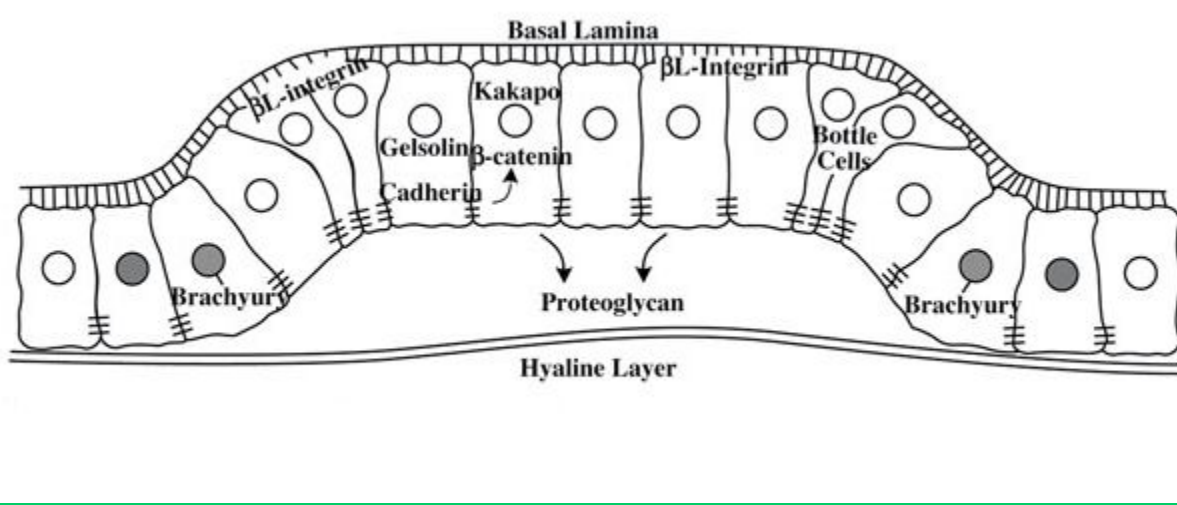
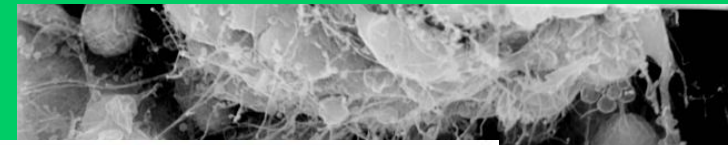
- **потеря сродства** к гиалиновому слою (до 2 % первоначального значения)
- **увеличение сродства** к базальной мембране (x 100).



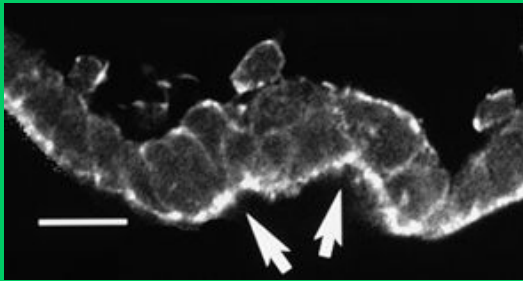
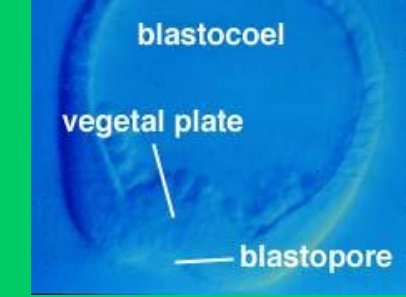
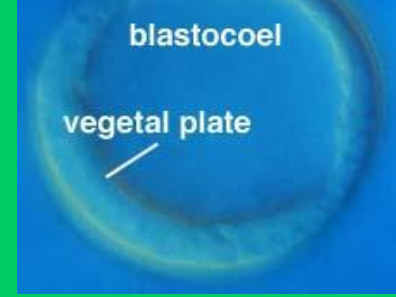
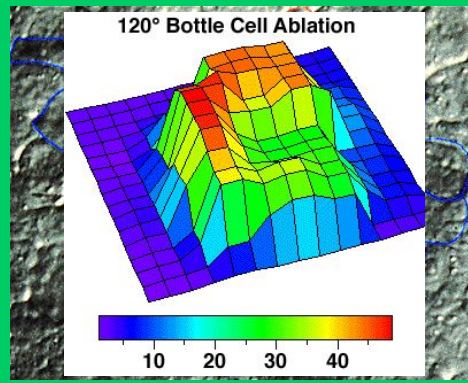
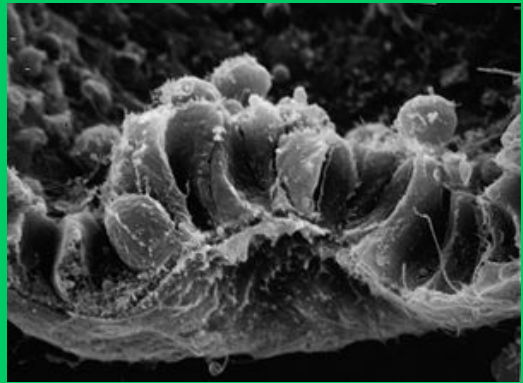
Базальная пластинка – зелёный, гиалиновый слой – красный цвет



# Гастрюляция у иглокожих (2)

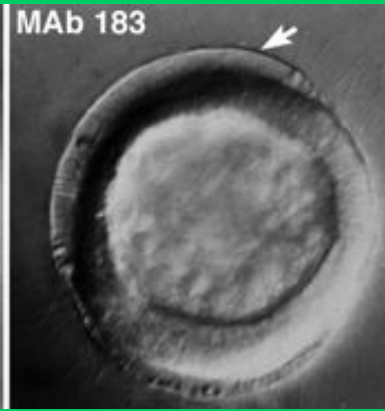
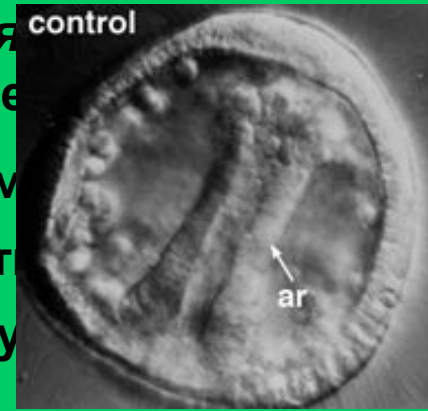


бластоцель примерно на  $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{2}$  своего пути.



- **утрата** контакта с другим
- **увеличение** поверхности
- **плотный контакт** на внутреннем изгиб пластинки внутрь

Первая заключе



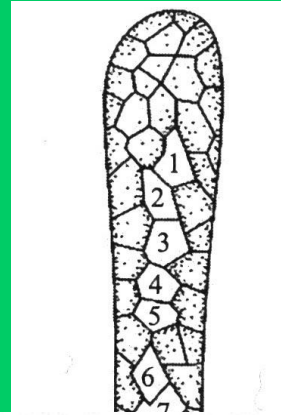
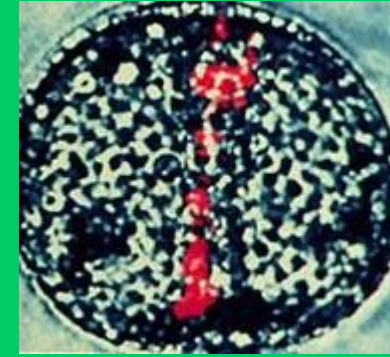
# Гастрюляция у иглокожих (3)

Вторая фаза инвагинации начинается после паузы.



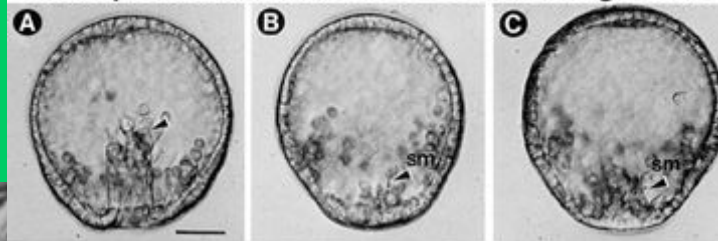
- резкое удлинение архентерона (его длина утраивается и короткий широкий зачаток архентерона трансформируется в длинную тонкую трубку).

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

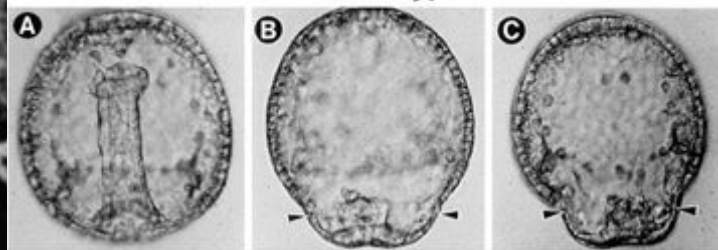


- направление, в котором удлиняется гастроцель, может быть задано **клетками вторичной мезенхимы**, которые формируются на верхушке архентерона.

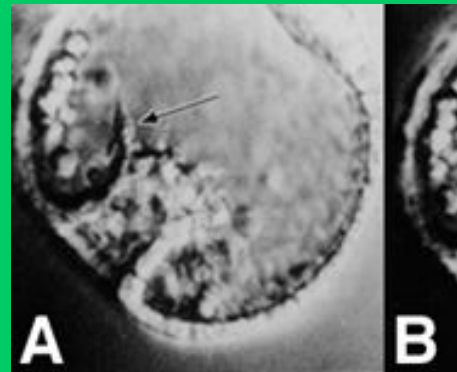
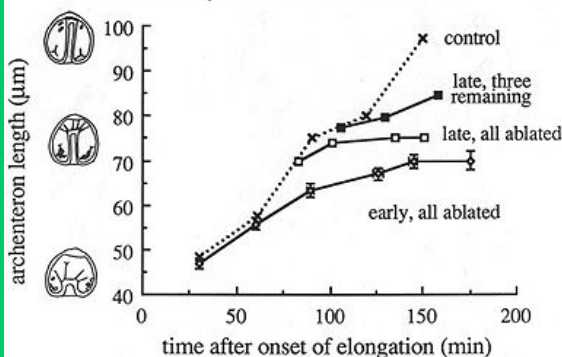
Anti-Apical Lamina Antibodies Block Invagination



Later Phenotypes

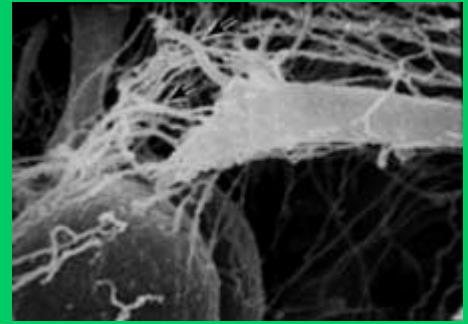


SMCs are Required Late in Gastrulation

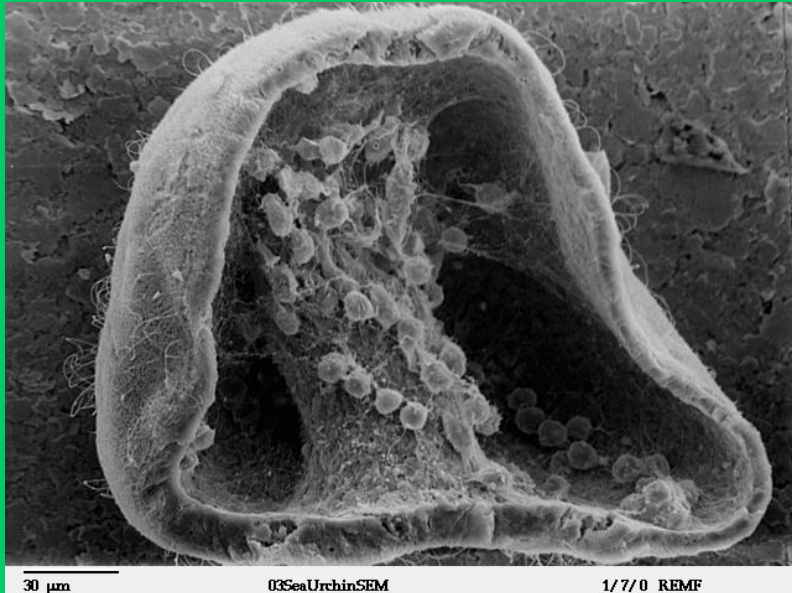
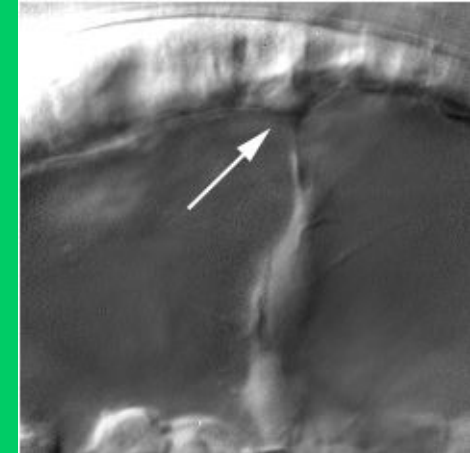
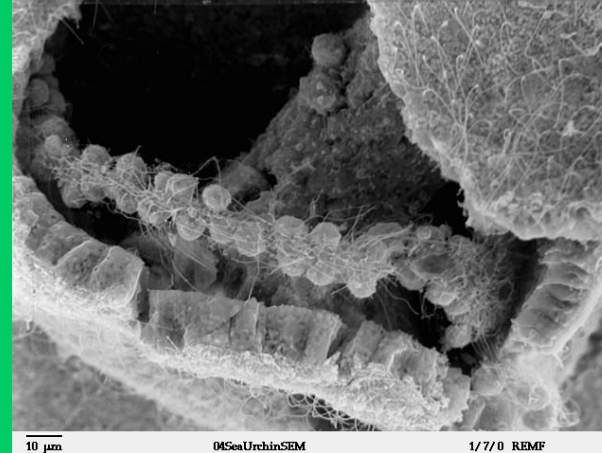


# Гастрюляция у иглокожих (4)

*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 сторону будущей оральной области.
- одновременно происходит **сужение анимальной** области гастрюлы и **расширение вегетативной**.

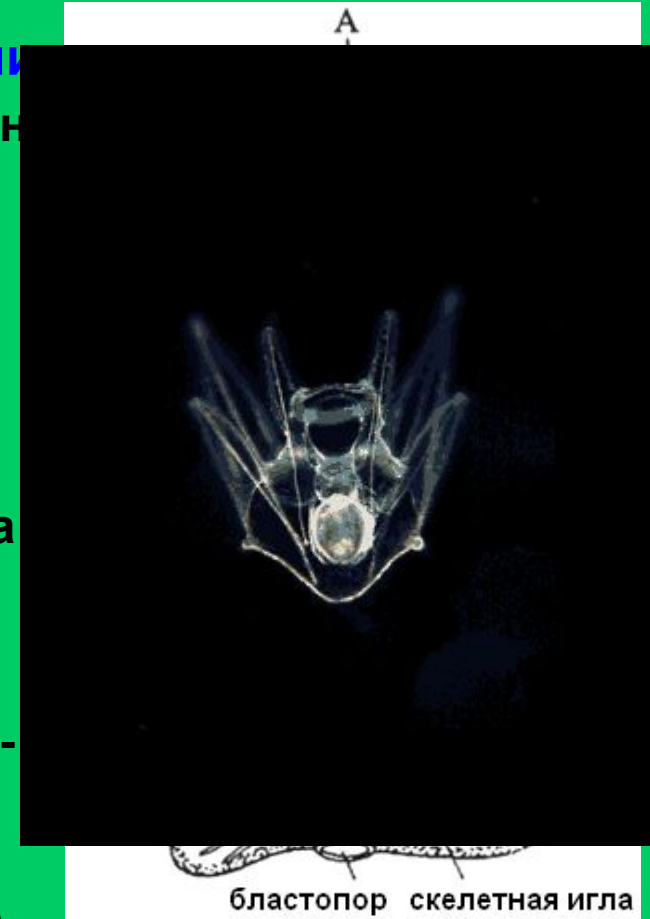
Личинка конической формы – **стадия призмы**.

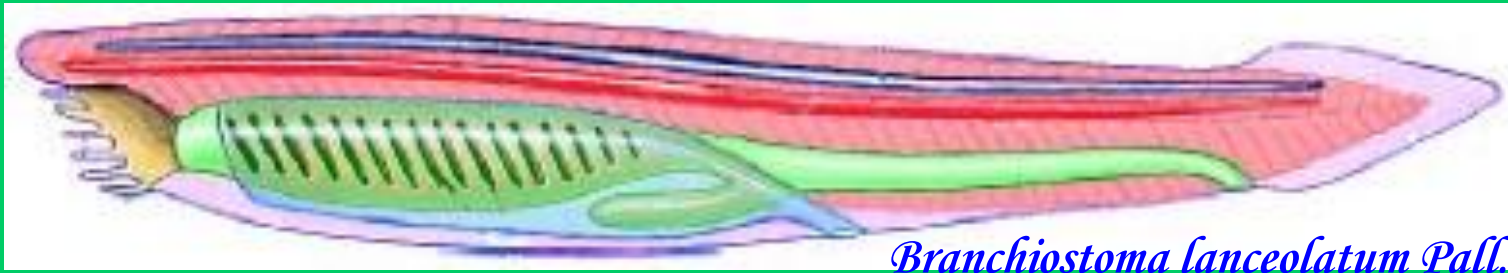
Перед образованием ротового отверстия из архентерона выделяется **целомическая мезодерма**.

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).





*Branchiostoma lanceolatum* Pall.

# РАЗВИТИЕ ОБОЛОЧНИКОВ И БЕСЧЕРЕПНЫХ

лекция 6 (2)

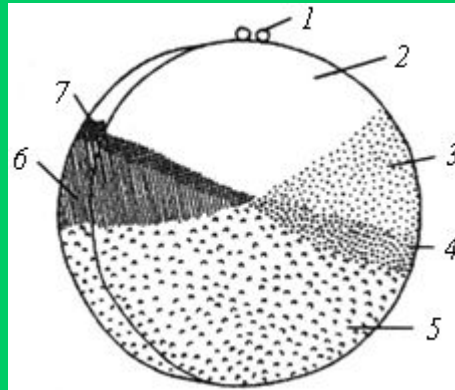


# Развитие оболочников (1)

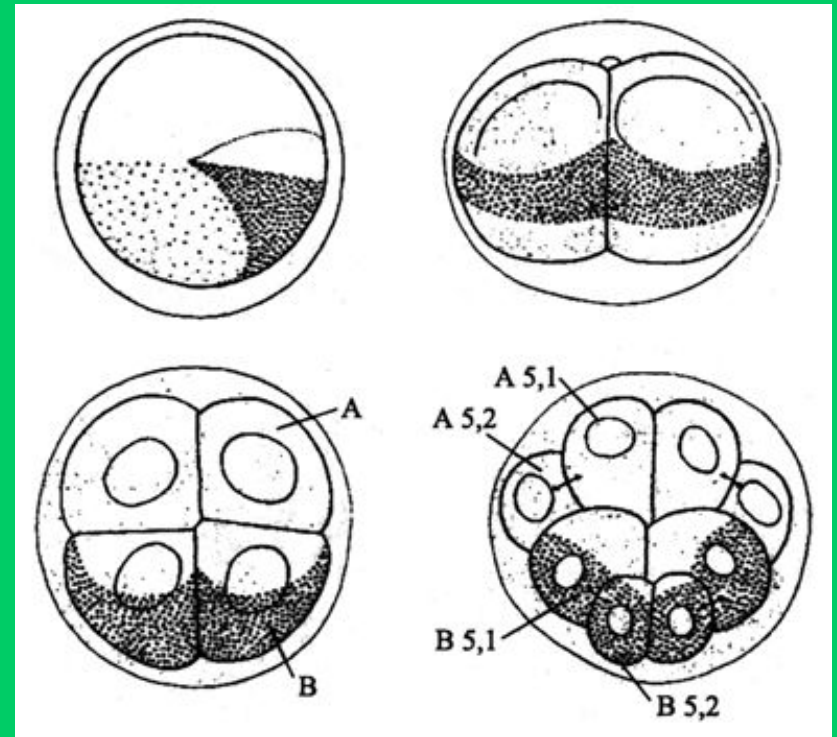
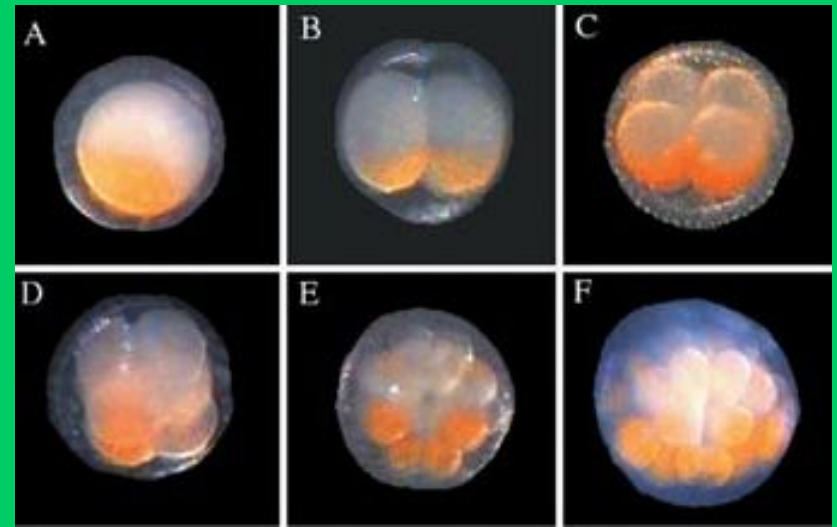
Дробление у асцидий **билатеральное**:  
**1-я** меридиональная борозда делит яйцо на симметричные правую и левую половины,  
**2-я** меридиональная борозда отделяет переднюю и заднюю половины зародыша друг от друга,  
**3-я** широтная борозда делит зародыш на анимальную и вегетативную половины, содержащие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

## Карта презумптивных зачатков асцидии:

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



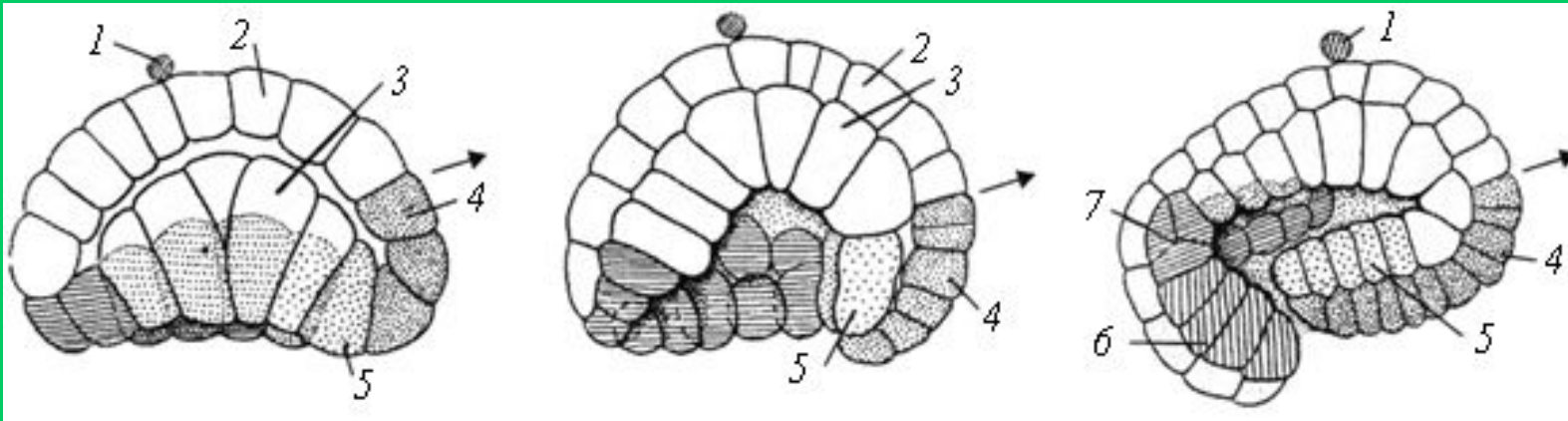
Дробление завершается на **7-м** цикле, возникает уплощенная в анимально-вегетативном направлении бластула без выраженного бластоцеля.



# Развитие оболочников (2)

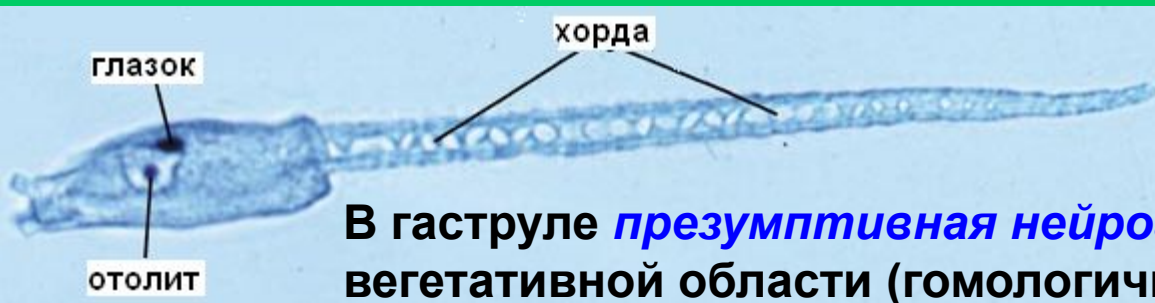
Гастроуляция:

- **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.

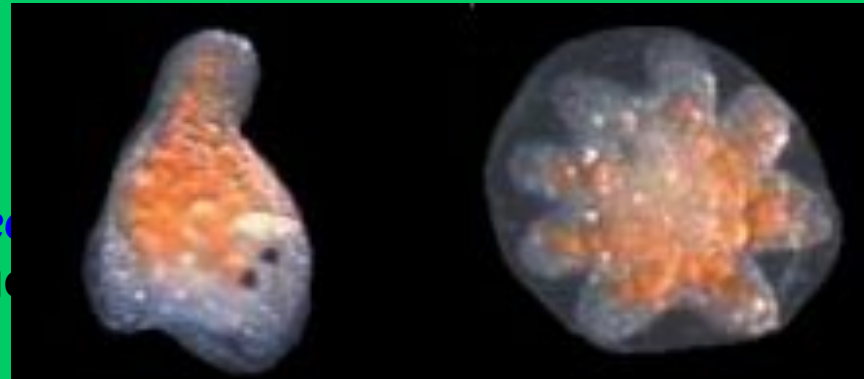


1 – редукционные тельца; 2 – эктодерма; 3 – энтодерма; 4 – нейральный зачаток; 5 – хорда; 6 – каудальная мезодерма; 7 – мезенхима

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



В гастрале **презумптивная нейрога** вегетативной области (гомологично)



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

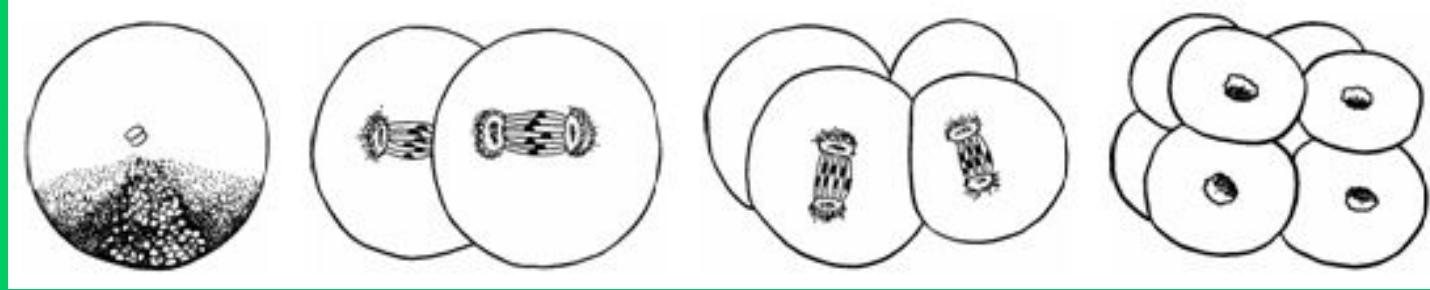
# Развитие ланцетника (1)

Олиголецитальные яйцеклетки ланцетника изолецитального типа (~ 100 мкм).

Оплодотворение **наружное, моноспермное**.

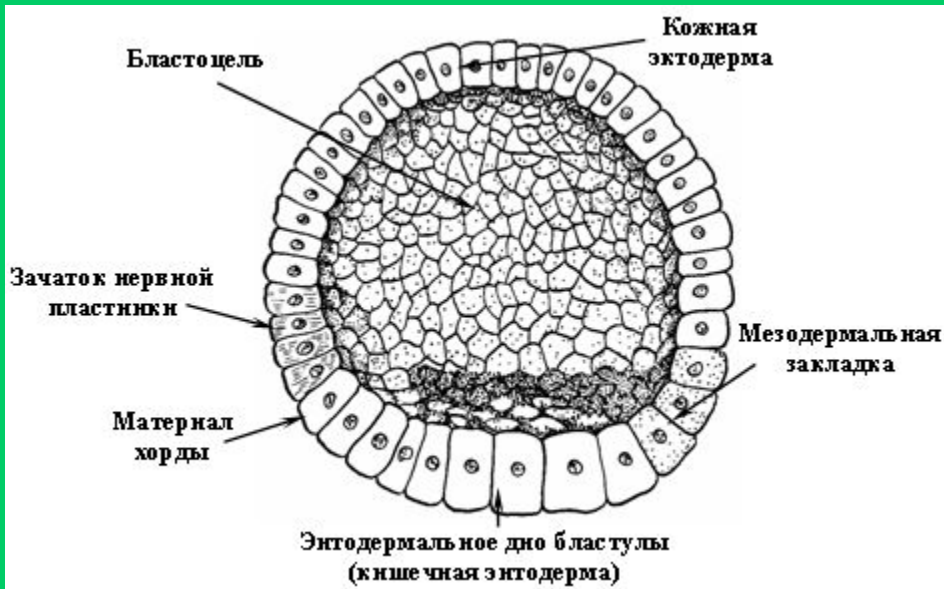
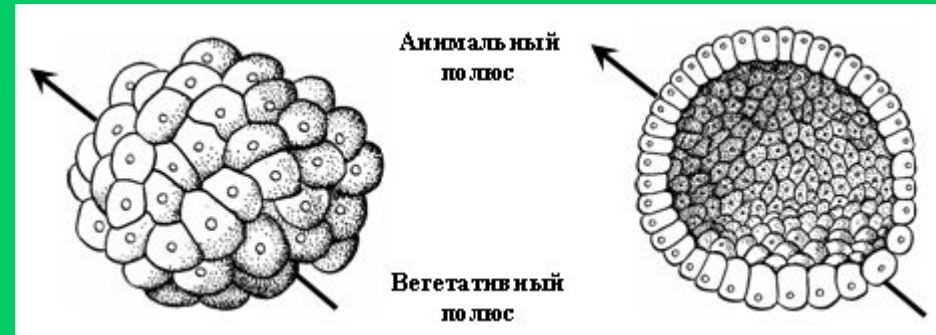
Дробление:

- **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 (блястоцель).

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



# Развитие ланцетника (2)

Гастрюляция путем **инвагинации**.

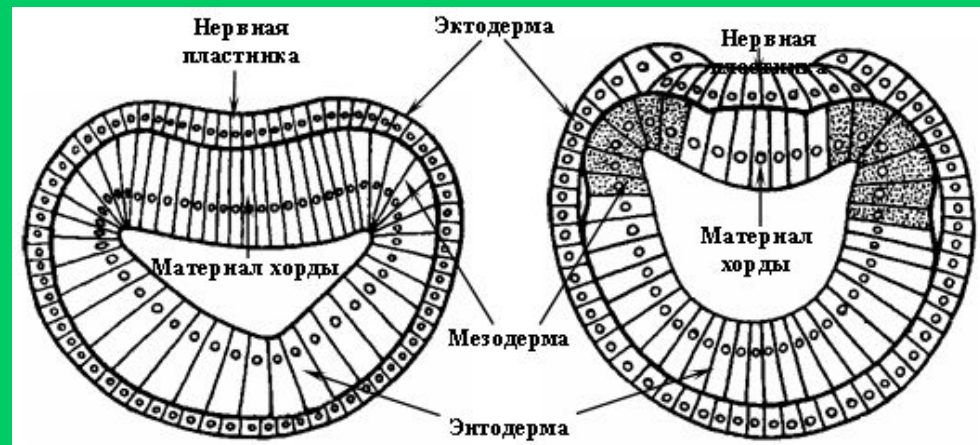
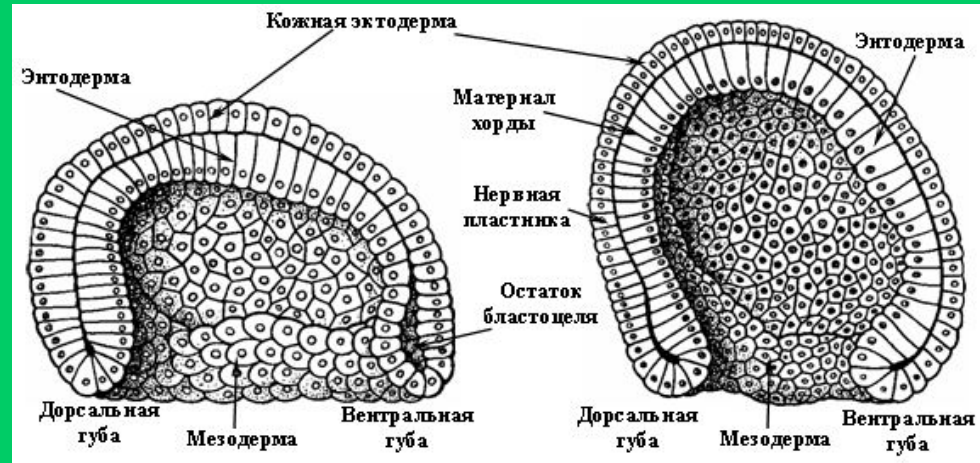
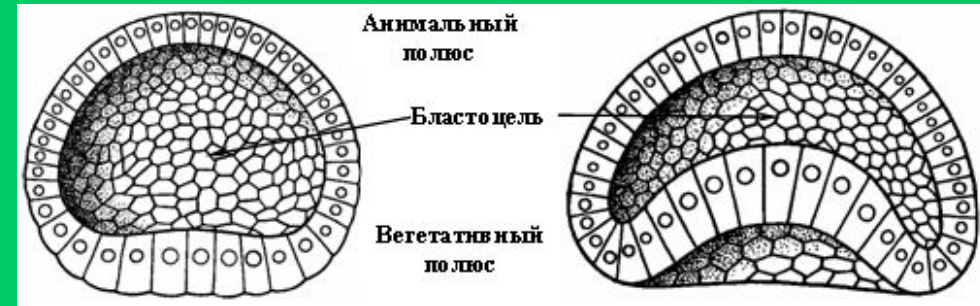
- разница темпов деления клеток** в краевой зоне и в вегетативной части бластулы, приводящей к активному перемещению клеточного материала

**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**.

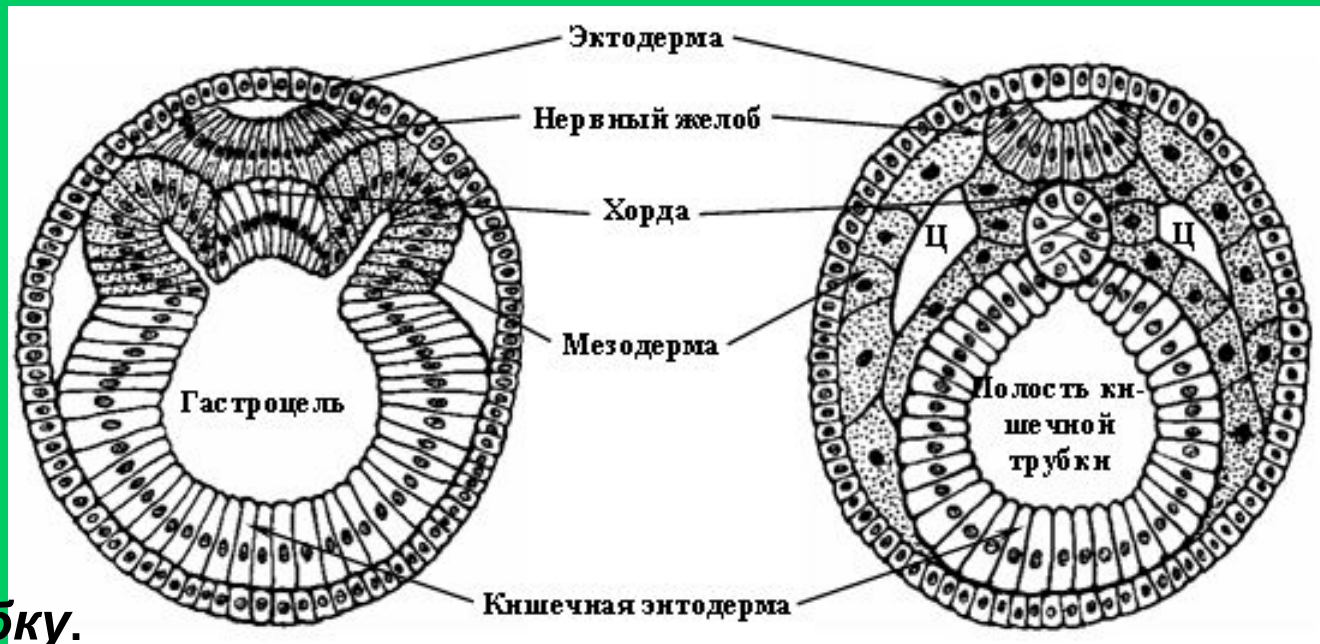
Бластула плавает анимальным полюсом кверху, а после инвагинации поворачивается бластопором кверху, происходит концентрическое смыкание его краев и удлинение зародыша. Бластопор соответствует анусу (задний конец зародыша).



# 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 образовании хвоста).

Дифференцировка сомита:

Из энтодермы обособляются:

- дерматом
- склеротом
- миотом
- 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 перархентерона ещё мешков (**трёхсегментальных**)
- **полная сегментация** мезодермальных тяжей обособленными, сливаются образуя



**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](http://www.zoology.wisc.edu/urchins)  
The Sea Urchin Embryology Tutorial.