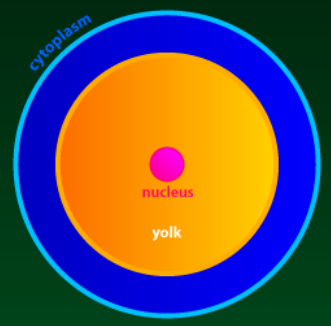
Биология развития

8-9. Развитие первичноротых

По характеру локализации желтка

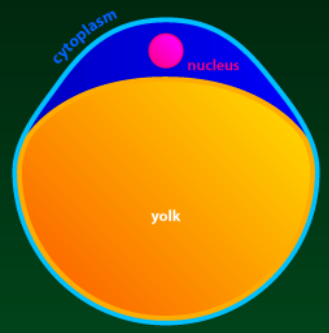
Isolecithal
Urchin

изолецитальные



Centrolecithal
Insect

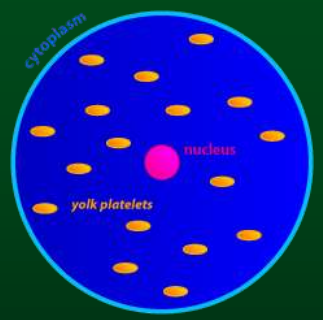
центролецитальные



Telolecithal
Zebrafish

телолецитальные

По количеству желтка



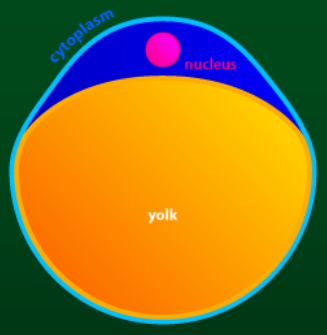
Alecithal
Mammal

алецитальные
олиголецитальные

Mesolecithal
Xenopus

мезолецитальные

Centrolecithal
Insect



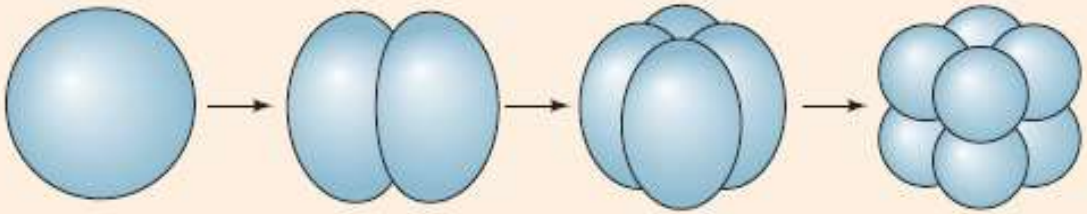
Telolecithal
Zebrafish

полилецитальные

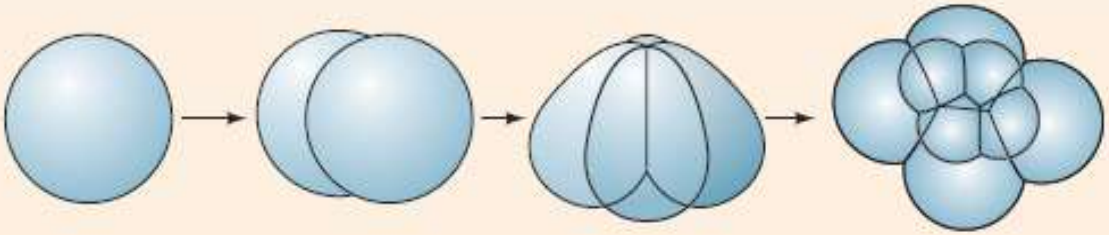
I. ГОЛОБЛАСТИЧЕСКОЕ (ПОЛНОЕ) ДРОБЛЕНИЕ

А. **Изолецитальное**
(Равномерно редко распределённый желток или полностью отсутствует)

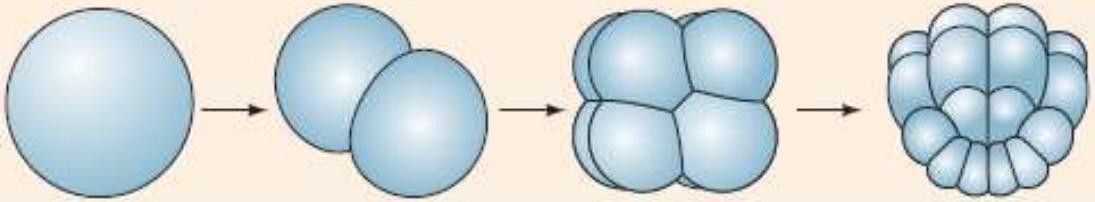
1. Радиальное дробление
Иглокожие, ланцетник



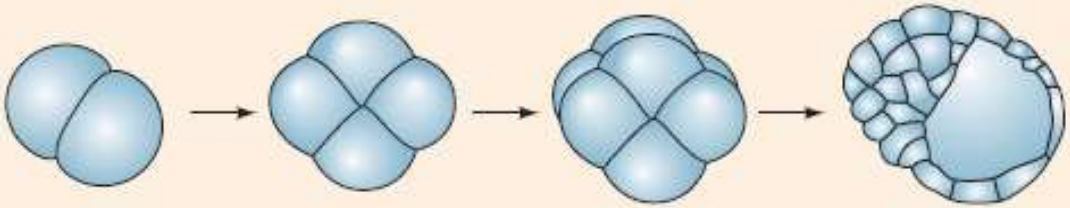
2. Спиральное дробление
Кольчатые черви, моллюски, плоские черви



3. Билатеральное дробление
Оболочники нематоды

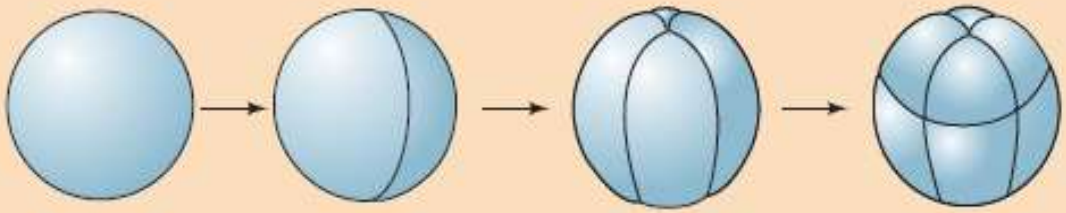


4. Ротационное дробление
Млекопитающие



Б. **Мезолецитальное**
(Умеренное содержание желтка, расположенного ближе к вегетативному полюсу)

Смещённое радиальное дробление
Амфибии

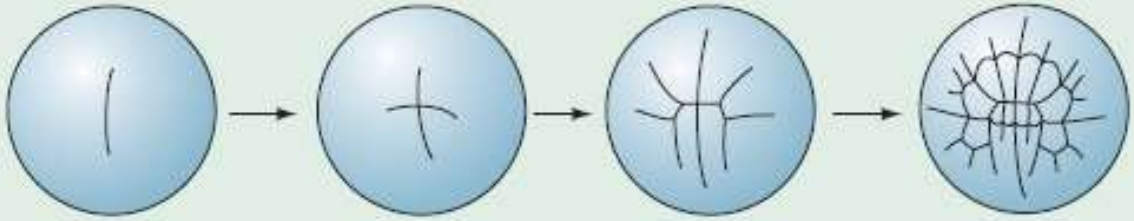


II. МЕРОБЛАСТИЧЕСКОЕ (НЕПОЛНОЕ) ДРОБЛЕНИЕ

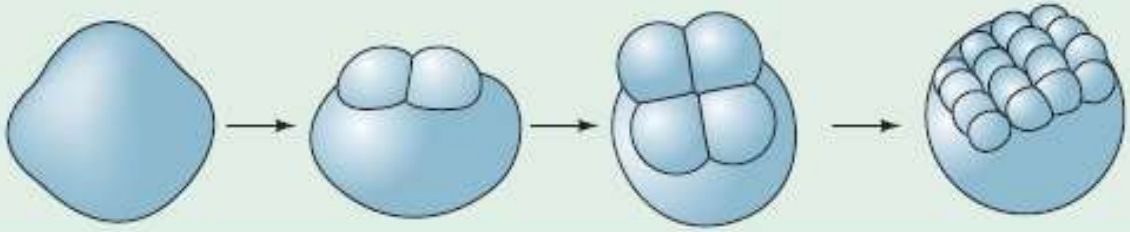
Дискоидальное

А. **Телолецитальное**
(Плотное распределение желтка по всей клетке)

1. Билатеральное дробление
Головоногие моллюски

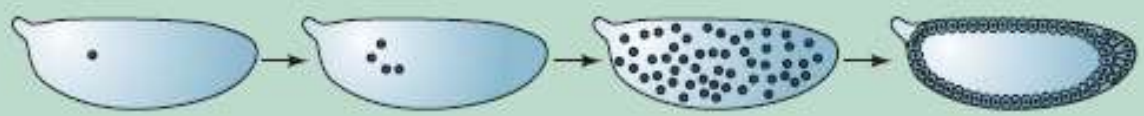


2. Дискомальное дробление
Рыбы, пресмыкающиеся, птицы

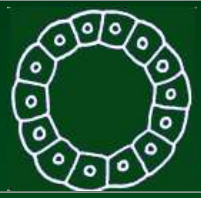
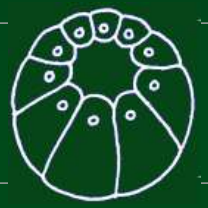
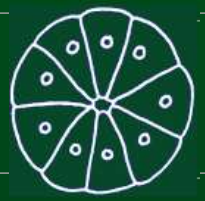
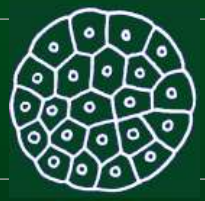
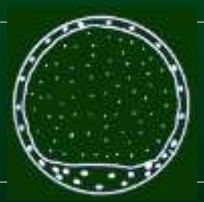


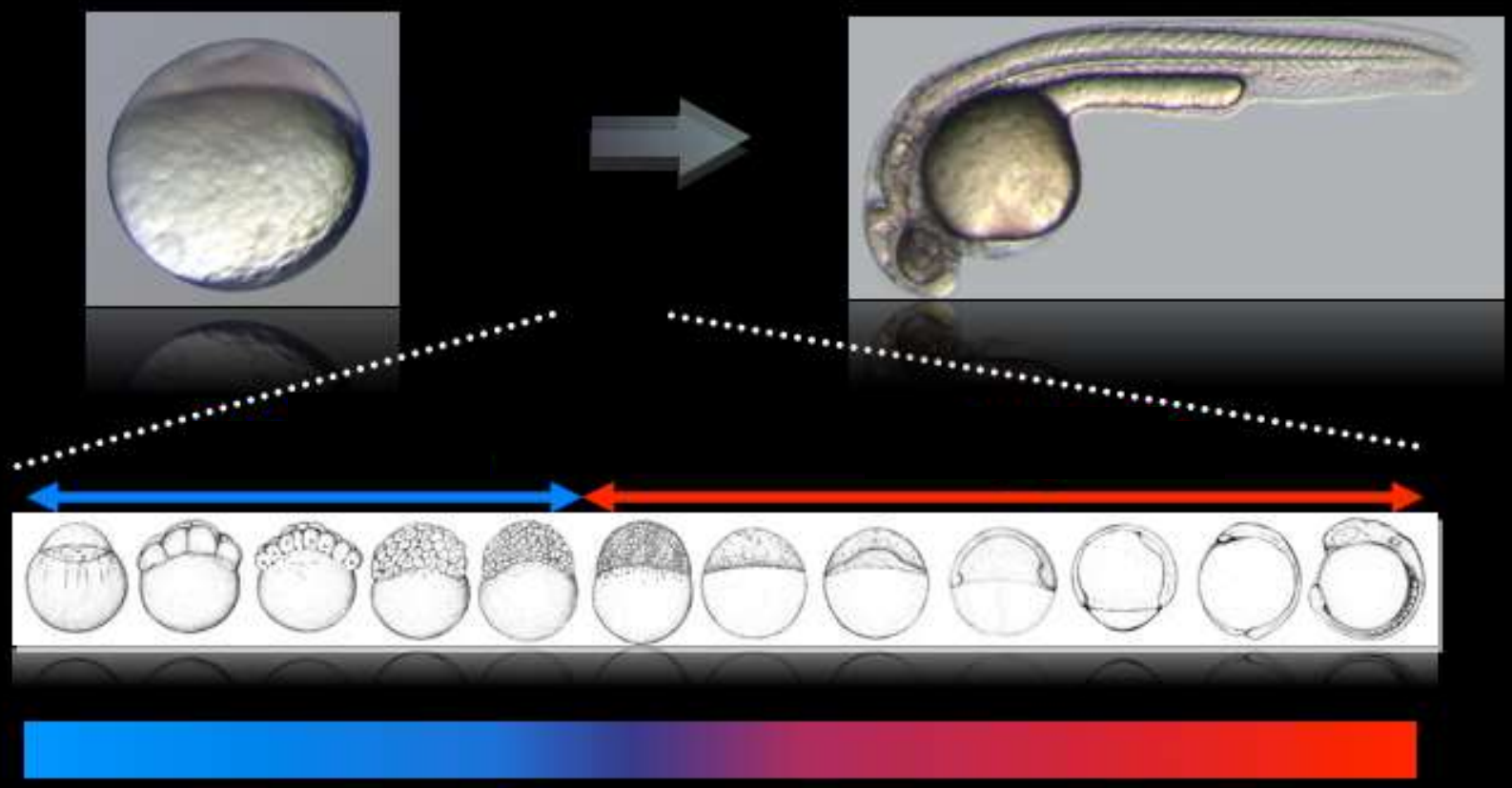
Б. **Центролецитальное**
(Желток в центре яйца)

Поверхностное дробление
Большая часть насекомых



Дробление у Metazoa

Характер дробления	Бластула	Схема	Животные
Полное	Целобластула		Echinodermata, Cnidaria, Calcinea
	Неравномераня целобластула		Amphibia
	Стерробластула		Mollusca, Annelida
	Морула		Demospongiae, Hydrozoa
Неполное	Перибластула		Insecta
	Дискобластула		Cephalopoda, Pisces, Reptilia, Aves



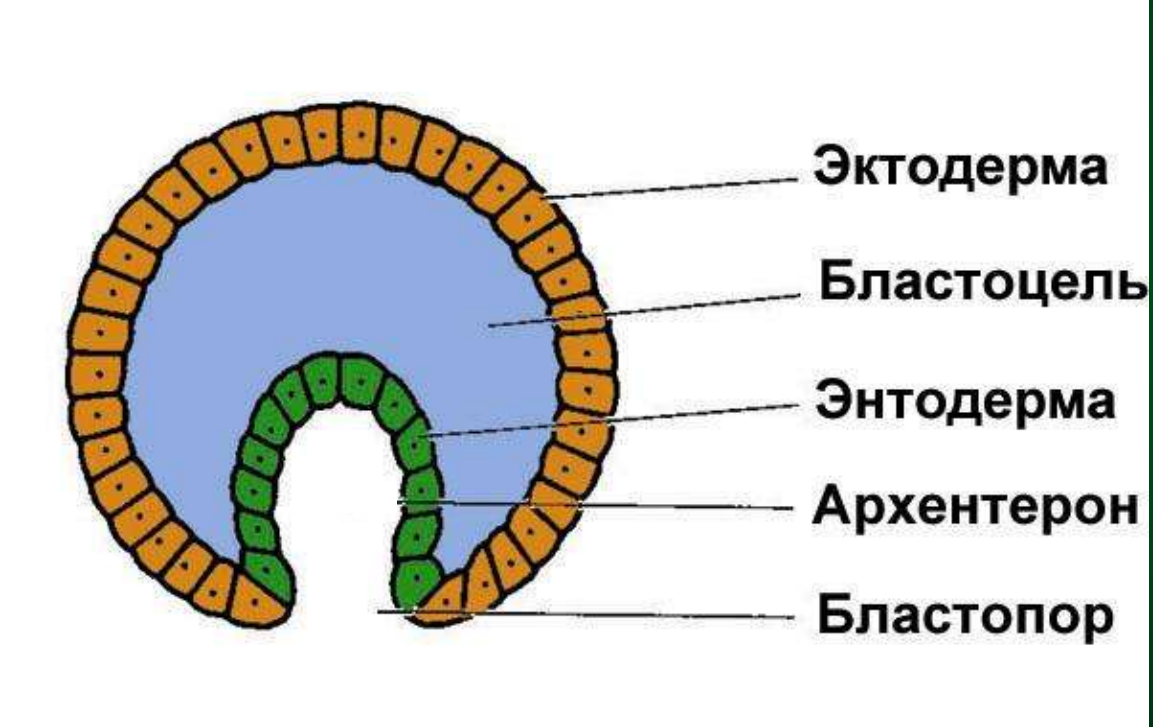
материнская экспрессия **зиготическая экспрессия**

материнские иРНК
транскрипционное молчание

материнские иРНК деградируют
активация транскрипции

переход средней бластулы (MBT, mid-blastula transition)

Гаструляция



Гаструла

Типы гаструляции у **Metazoa**

(Gilbert, 2003)

Invagination:
Infolding of cell sheet into embryo

Example :
Sea urchin endoderm

Involution:
Inturning of cell sheet over the basal surface of an outer layer

Example :
Amphibian mesoderm

Ingression:
Migration of individual cells into the embryo

Example :
Sea urchin mesoderm, *Drosophila* neuroblasts

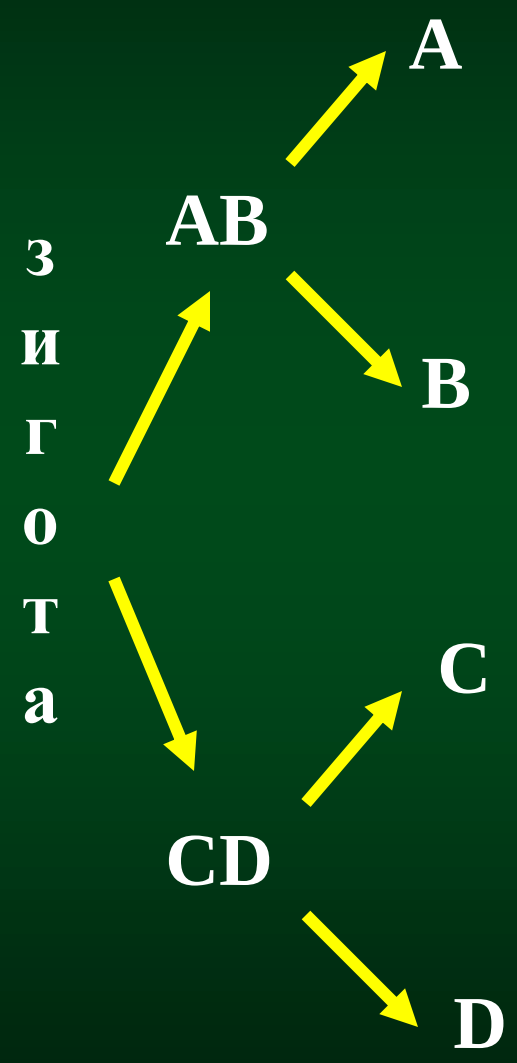
Delamination:
Splitting or migration of one sheet into two sheets

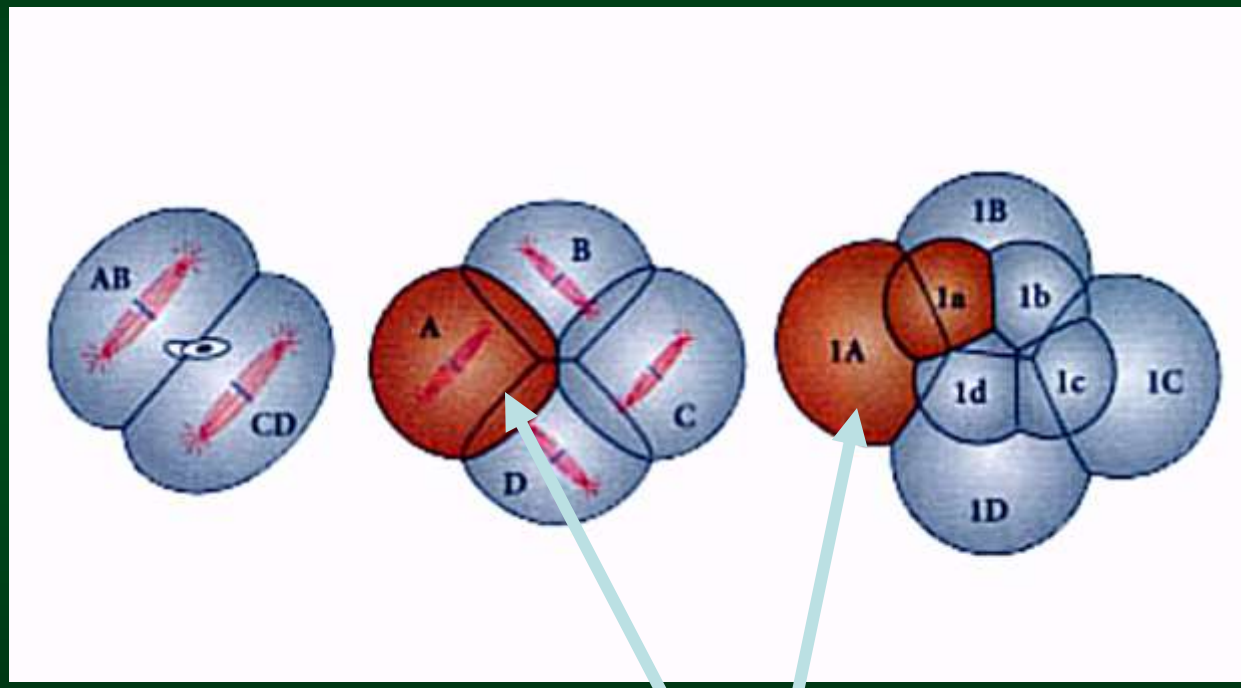
Example :
Mammalian and bird hypoblast formation

Epiboly:
The expansion of one cell sheet over other cells

Example :
Ectoderm formation in amphibians, sea urchins, and tunicates

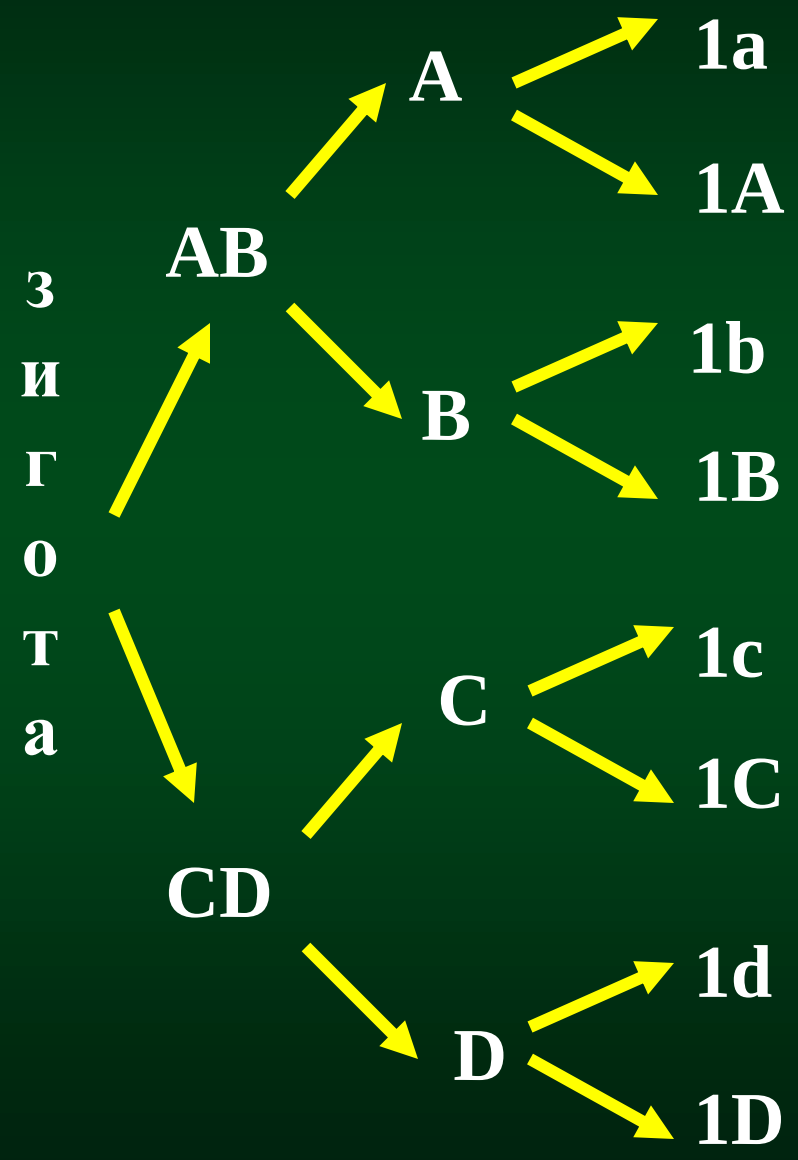
СПИРАЛЬНОЕ ДРОБЛЕНИЕ





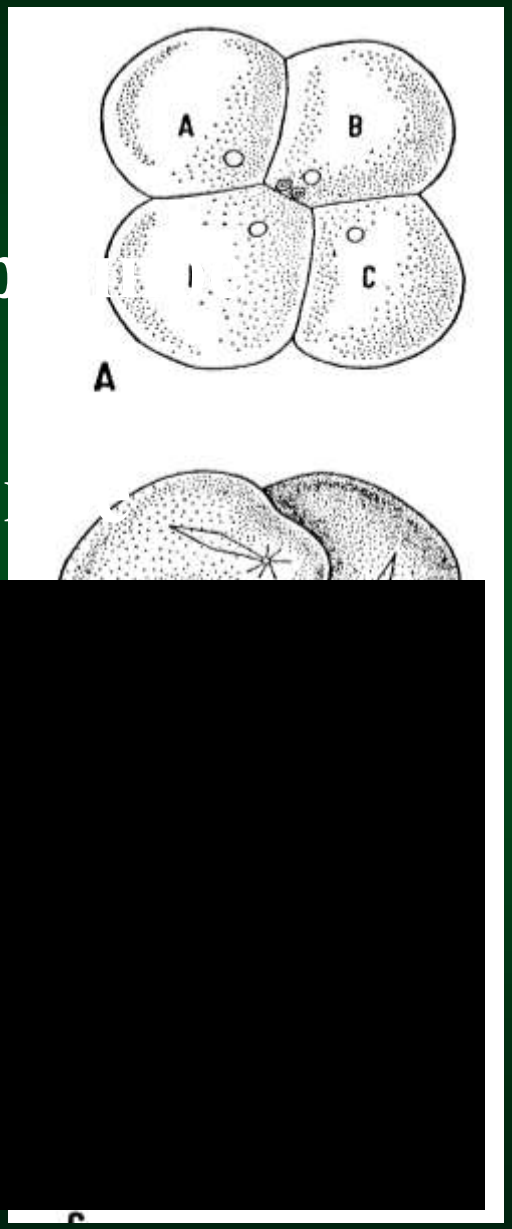
квадрант

СПИРАЛЬНОЕ ДРОБЛЕНИЕ

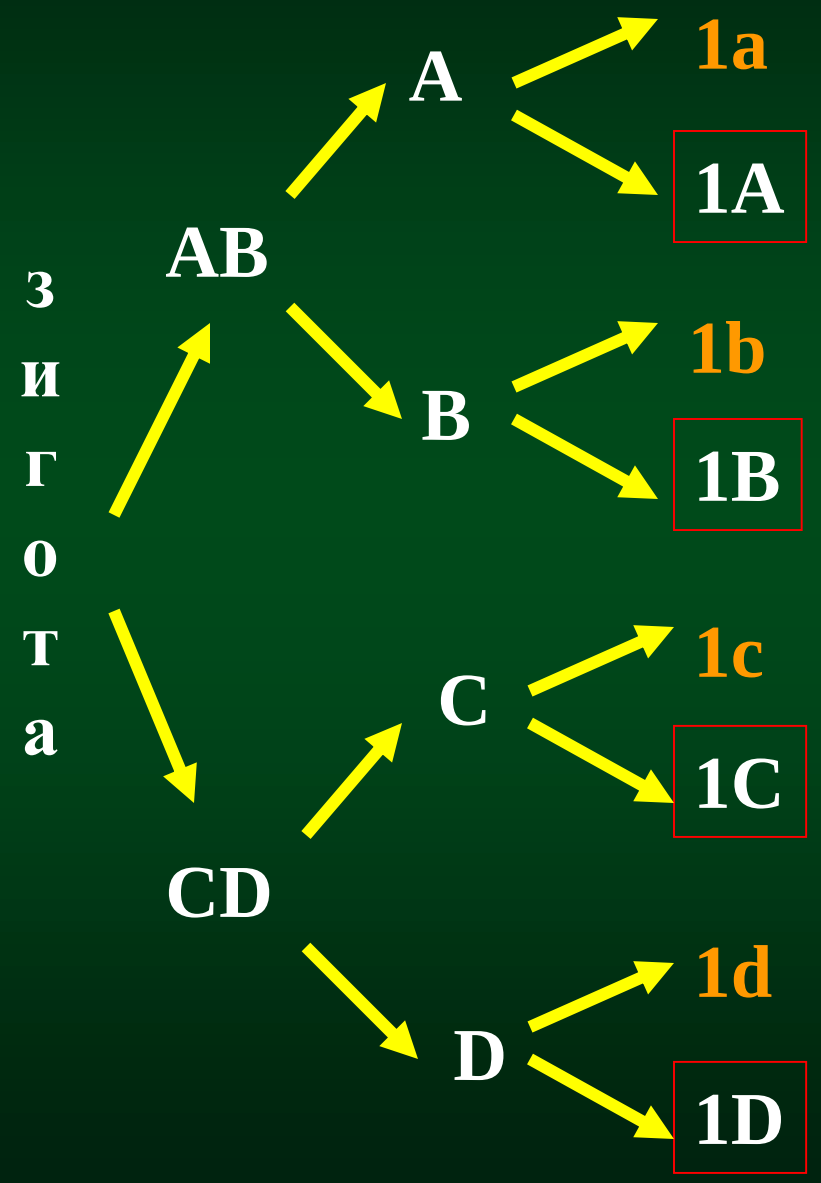


дексиотр

леотроп

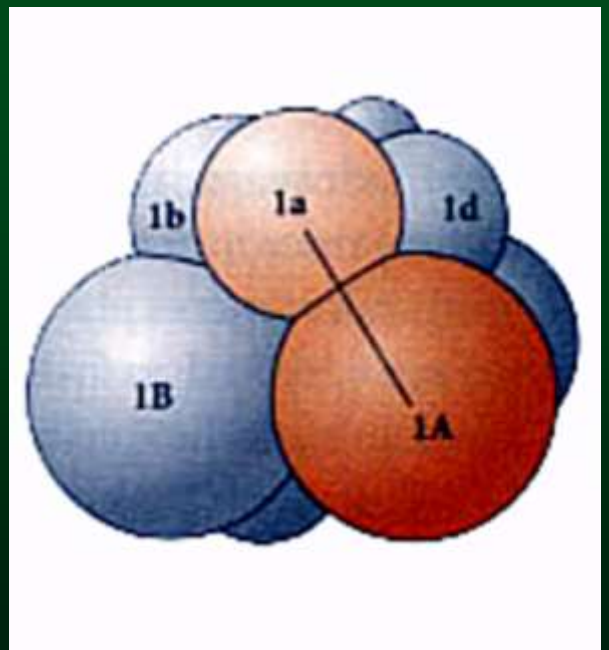


СПИРАЛЬНОЕ ДРОБЛЕНИЕ



микромеры

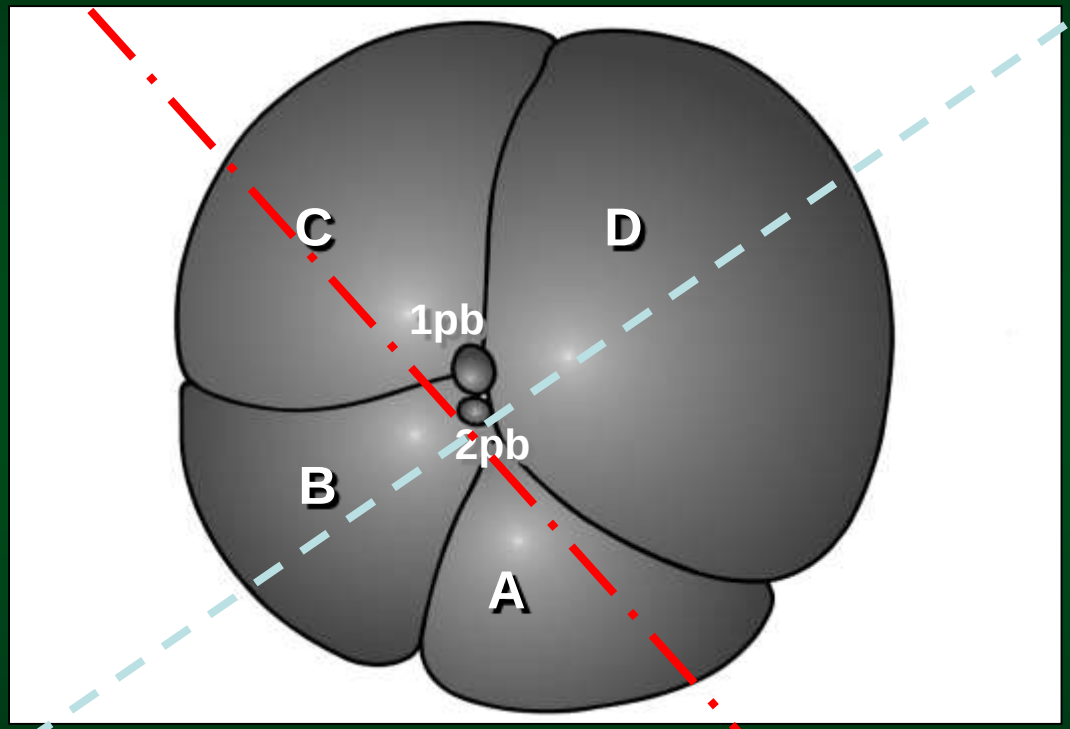
макромеры



СПИРАЛЬНОЕ ДРОБЛЕНИЕ

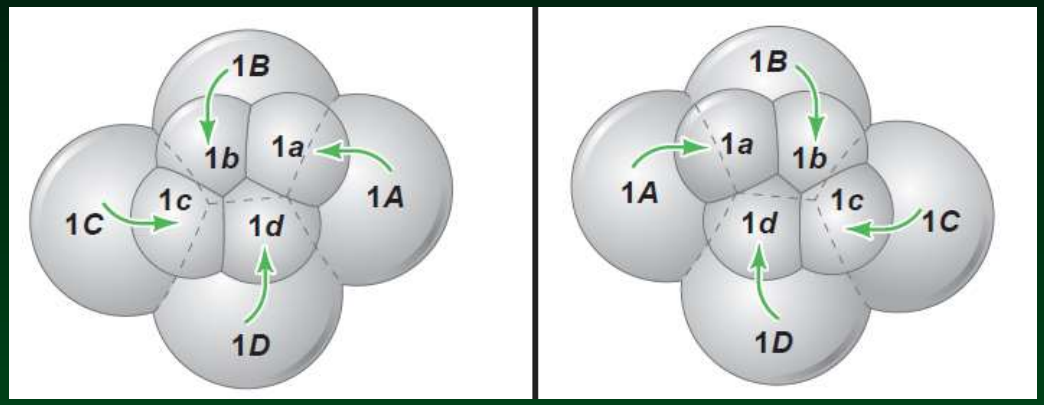
правая сторона

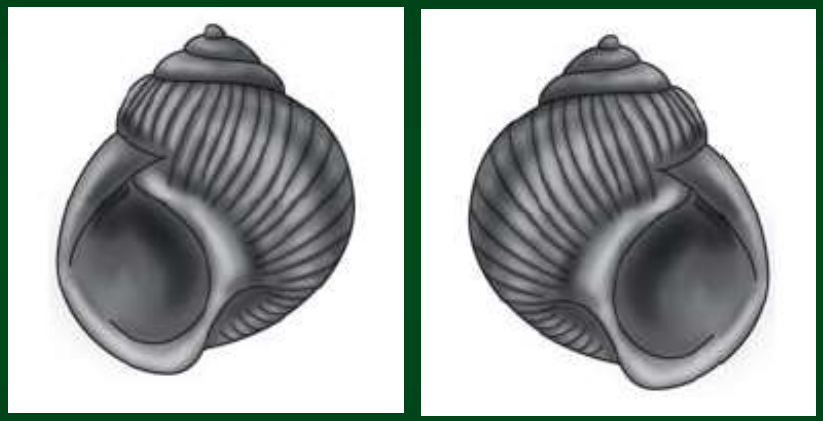
спинная (дорсальная)



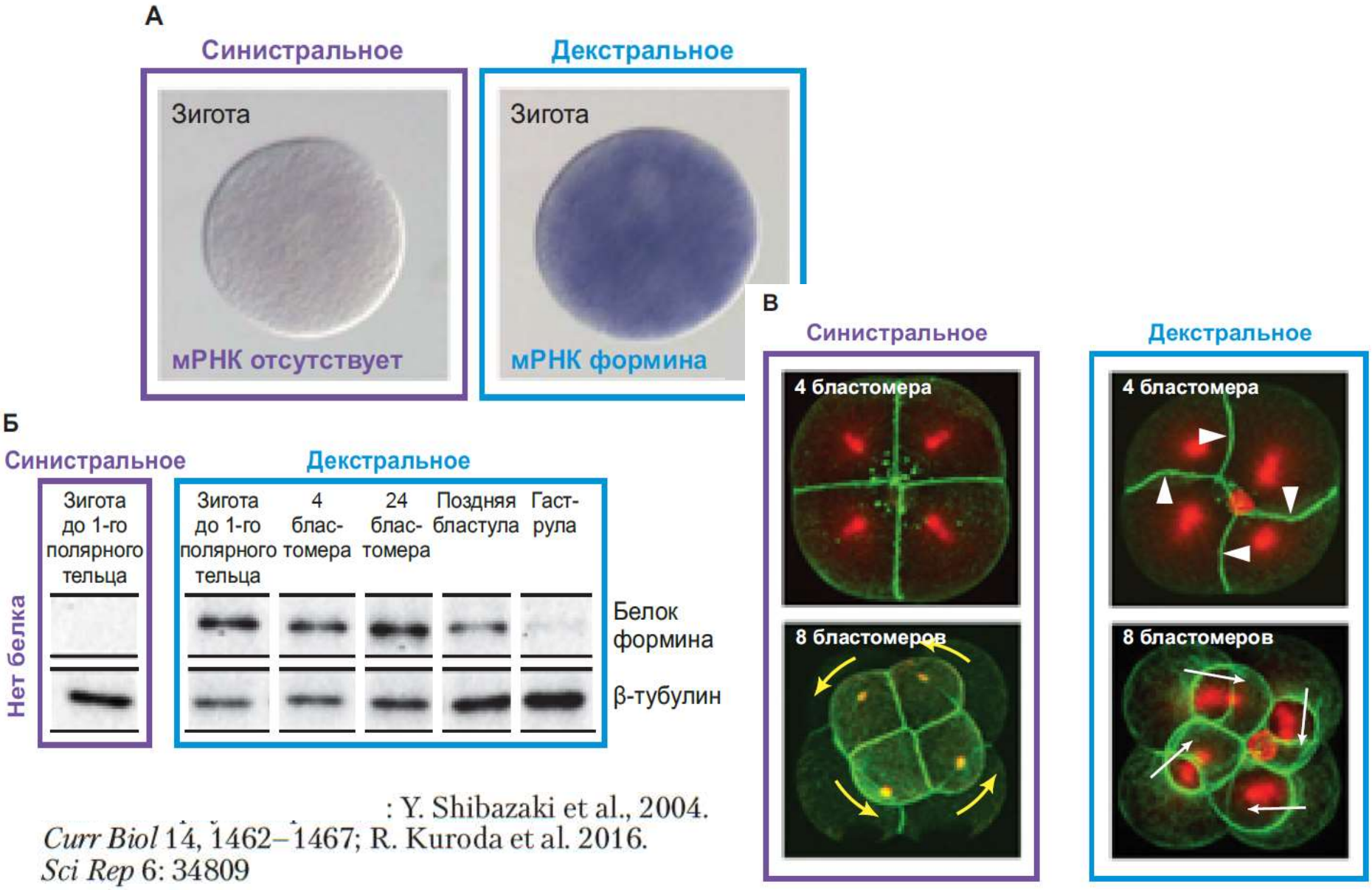
брюшная (вентральная)

левая сторона





Генотип	Фенотип
DD♀Xdd♂ → Dd	Все правозакрученные
DD ♂Xdd♀ → Dd	Все левозакрученные
DdXDd → 1DD:2Dd:1dd	Все правозакрученные



: Y. Shibazaki et al., 2004. *Curr Biol* 14, 1462–1467; R. Kuroda et al. 2016. *Sci Rep* 6: 34809

По Барреси, Гилберт, 2022

По Барреси, Гилберт, 2022

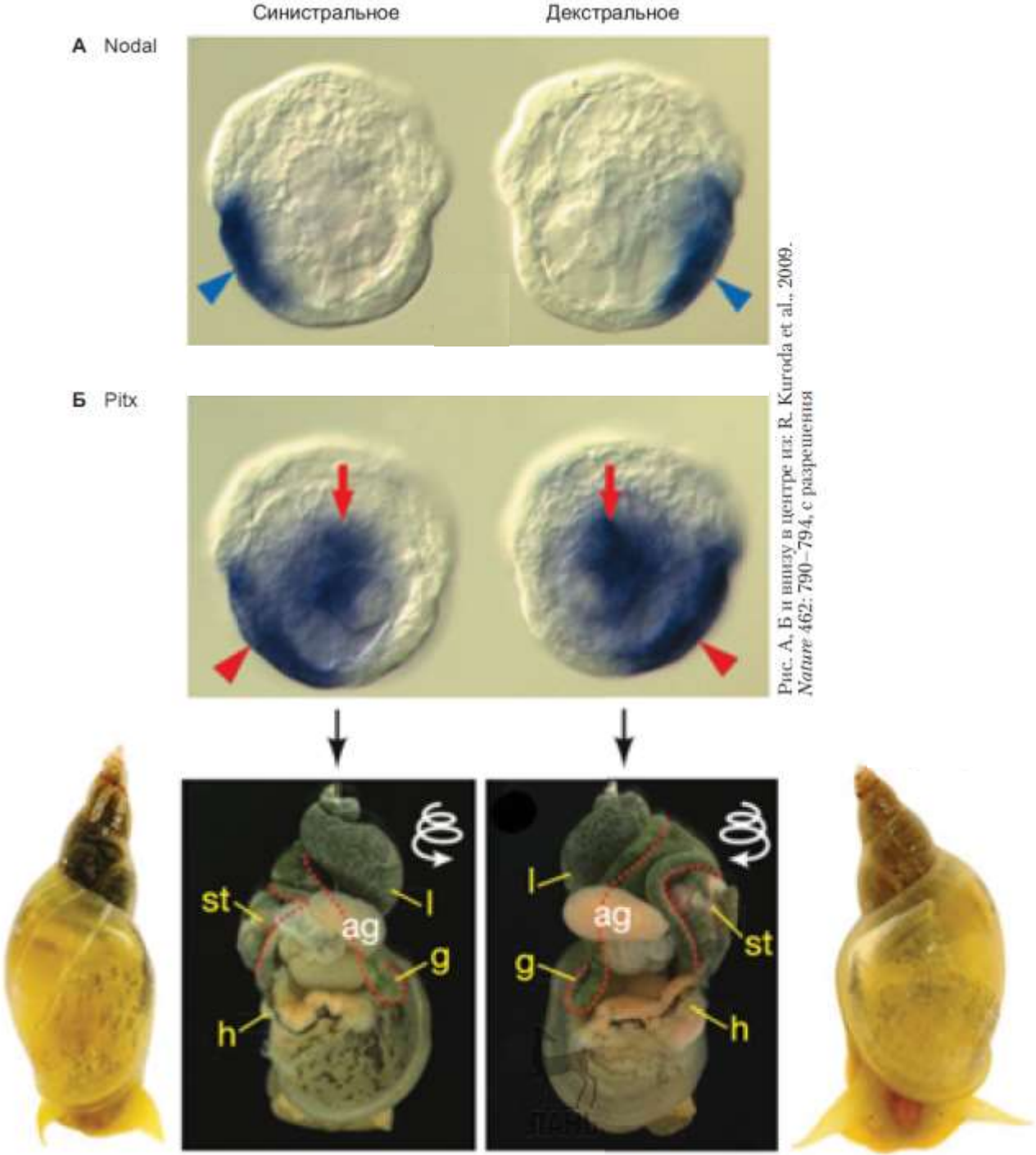


Рис. А, Б и внизу в центре из: R. Kuroda et al., 2009. *Nature* 462: 790–794, с разрешения

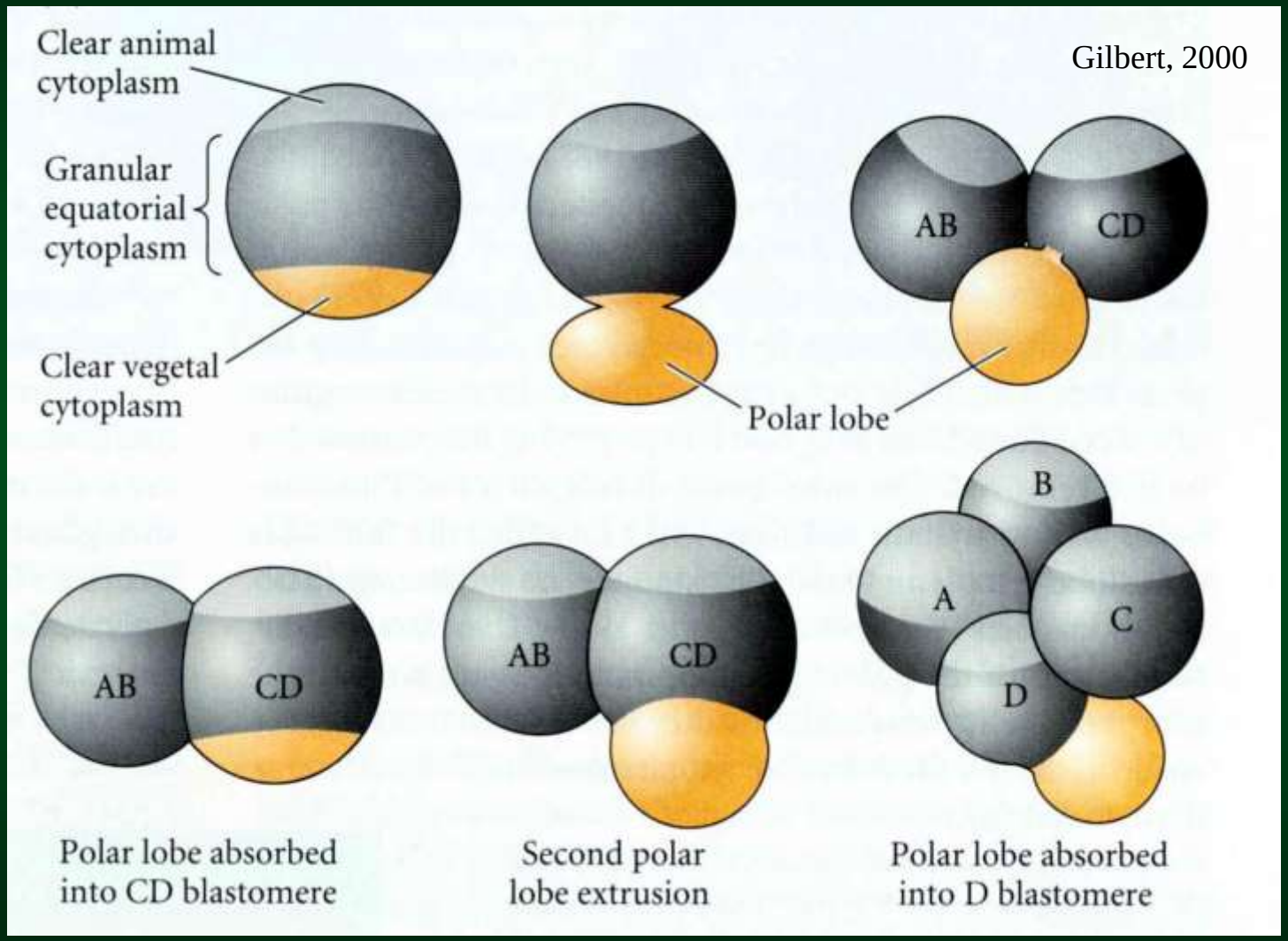
Рис. Б внизу, слева и справа из: R. Kuroda et al., 2016. *Sci Rep* 6: 34809/CC BY 4.0

ООПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕГРЕГАЦИЯ

процесс перераспределения отличающихся по своим свойствам цитоплазматических доменов ооплазмы в ходе созревания и ранних этапов дробления яйца

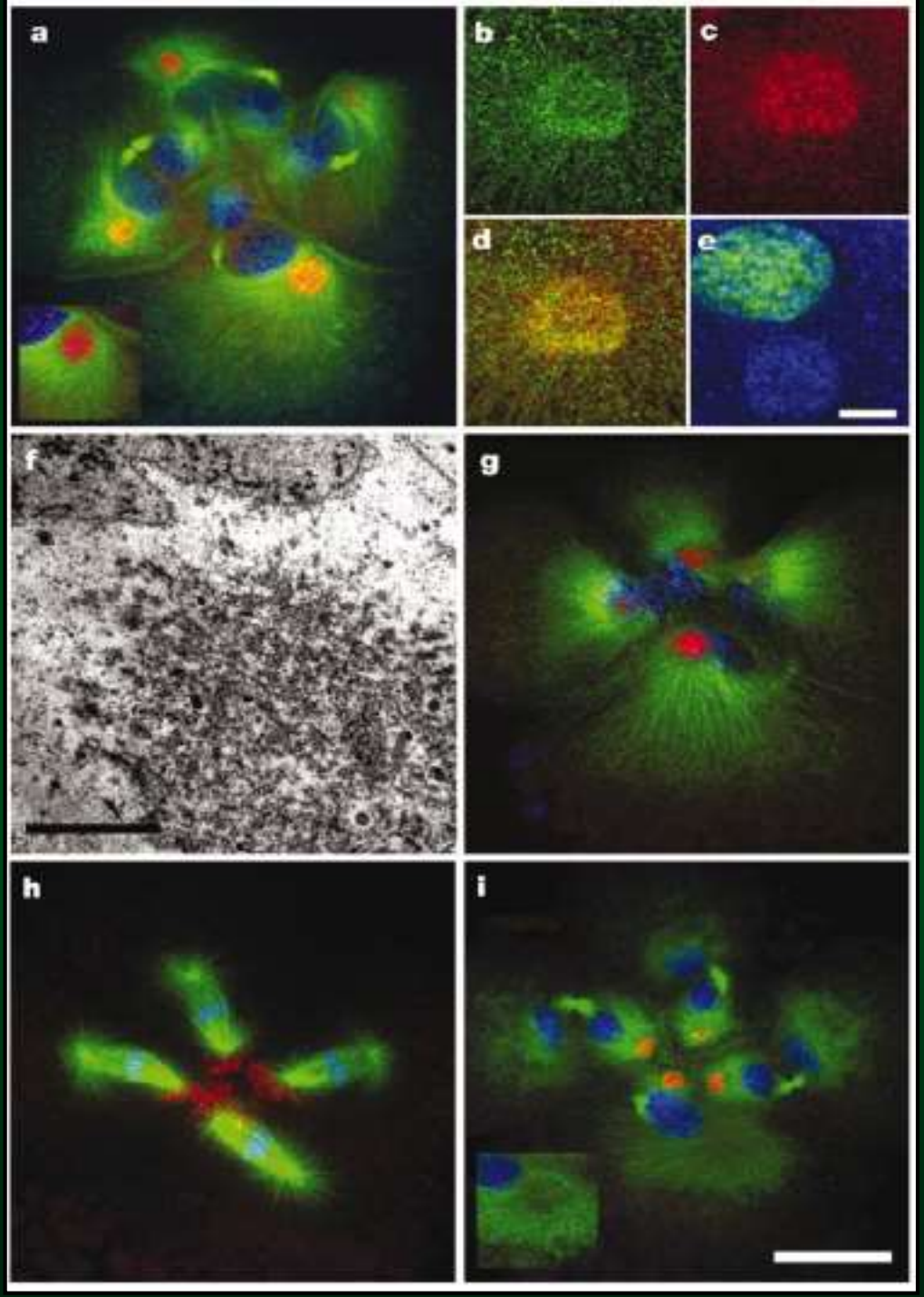
приводит к сегрегации отдельных цитоплазматических детерминант по разным бластомерам

ООПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕГРЕГАЦИЯ



Формирование полярной лопасти

Сегрегация, *Ilyanassa*

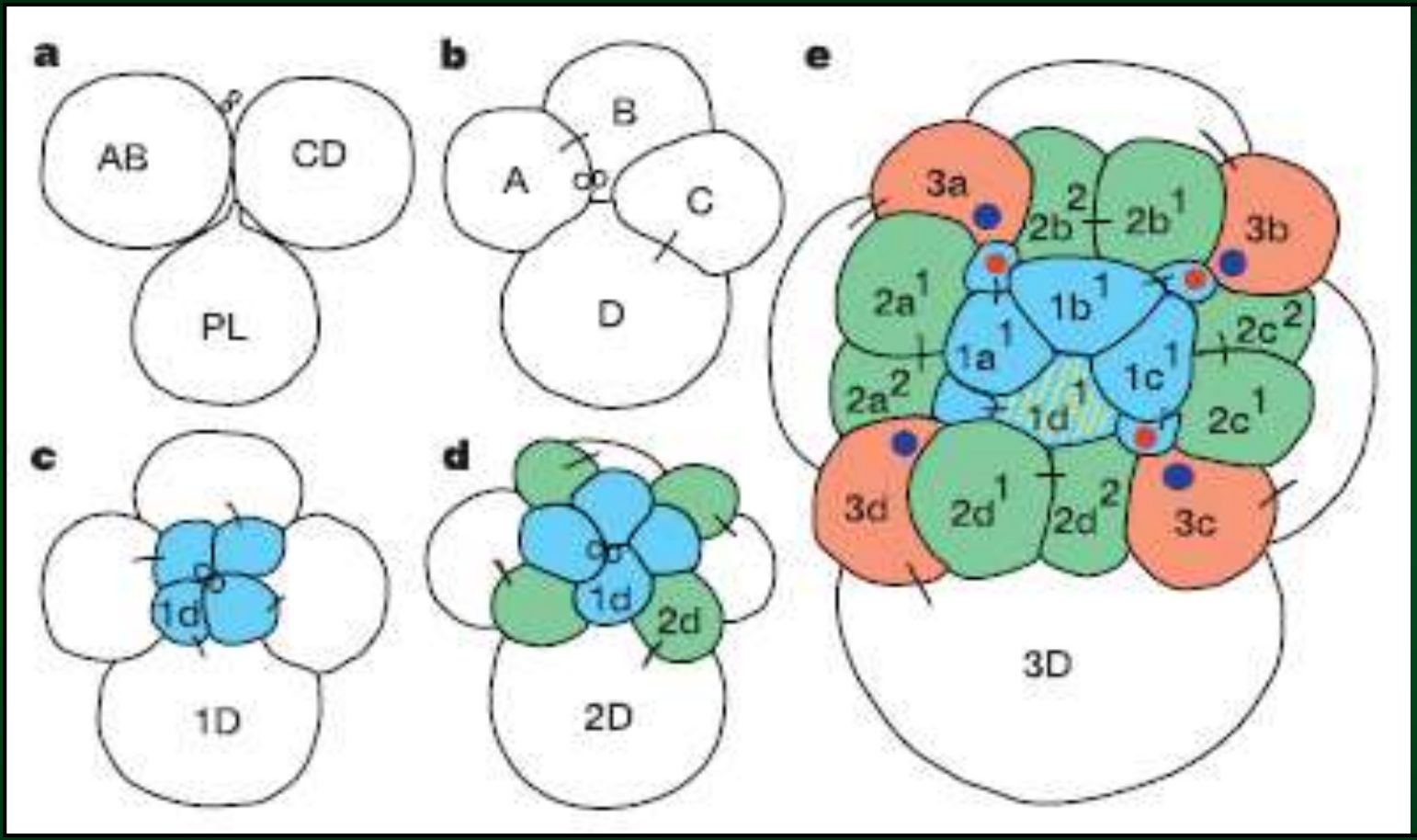


Lambert, Nagy
NATURE | VOL 420 | 12 DECEMBER 2002 |

IoEve

IoDpp

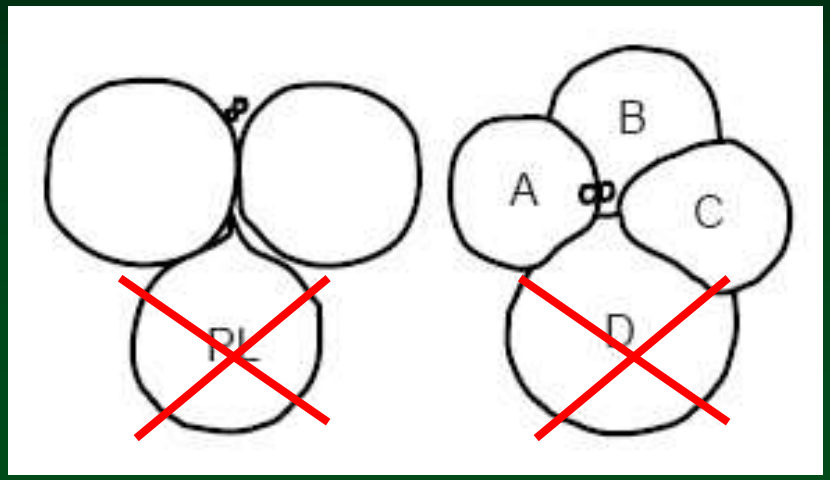
IoTld



Lambert, Nagy
NATURE | VOL 420 | 12 DECEMBER 2002 |

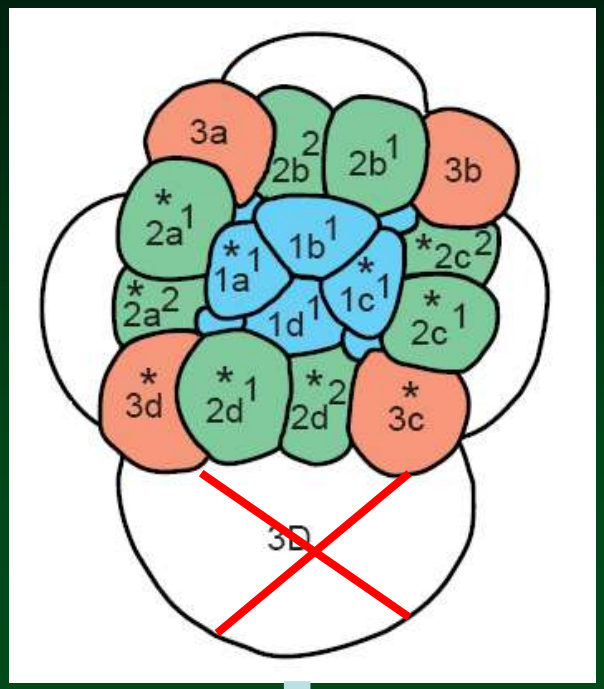
Mollusca

Ilyanassa obsoleta



отсутствие дорсо-вентральной оси

отсутствие большинства мезодермальных производных и некоторых эктодермальных



Mollusca

Ilyanassa obsoleta

~~3D~~

нормальная ось и полный набор эктодермальных производных личинки

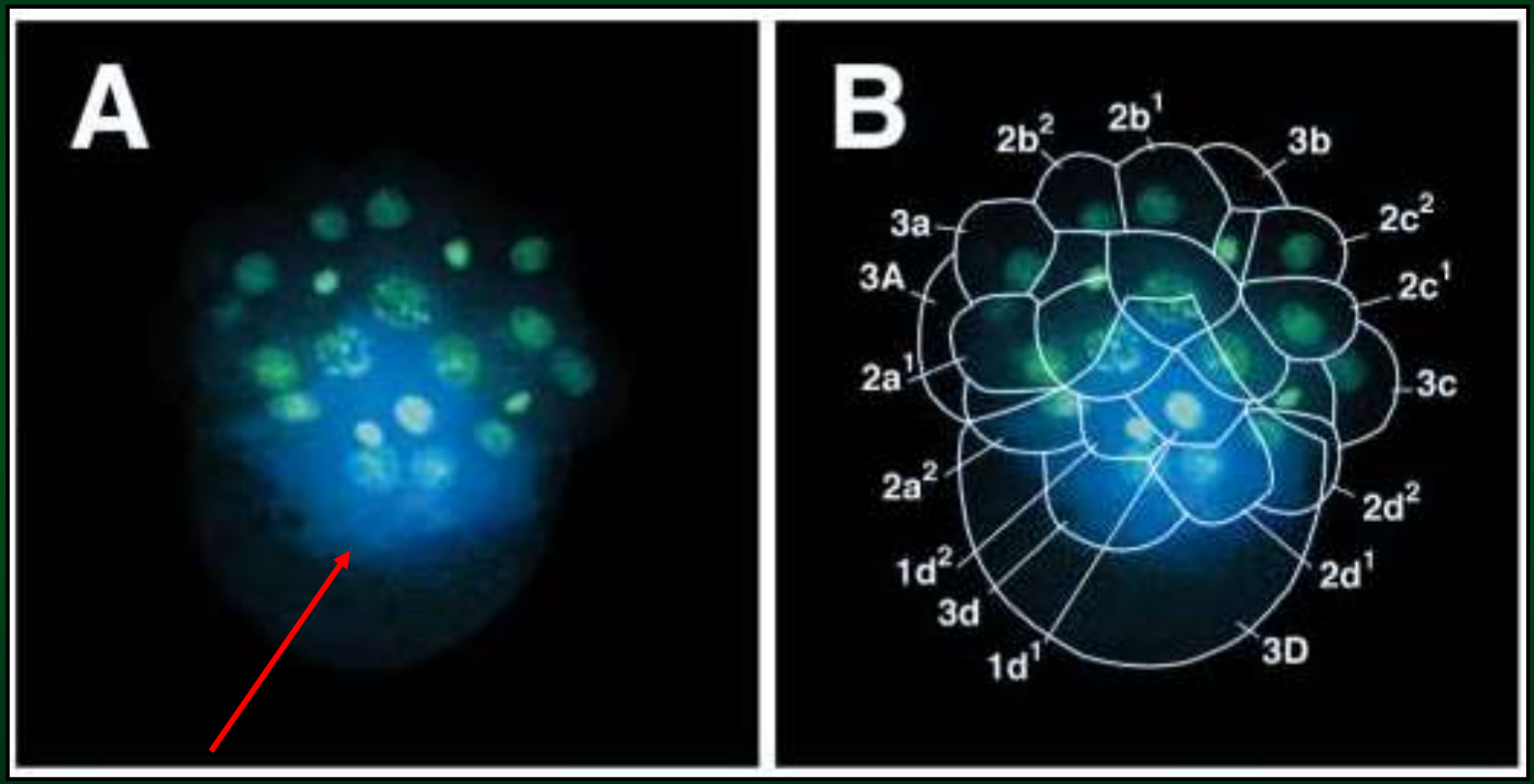
отсутствие дорсо-вентральной оси

отсутствие большинства мезодермальных производных и некоторых эктодермальных

Mollusca

Ilyanassa obsoleta

30 мин после образования 3D



MAPK

Lambert, Nagy, 2001

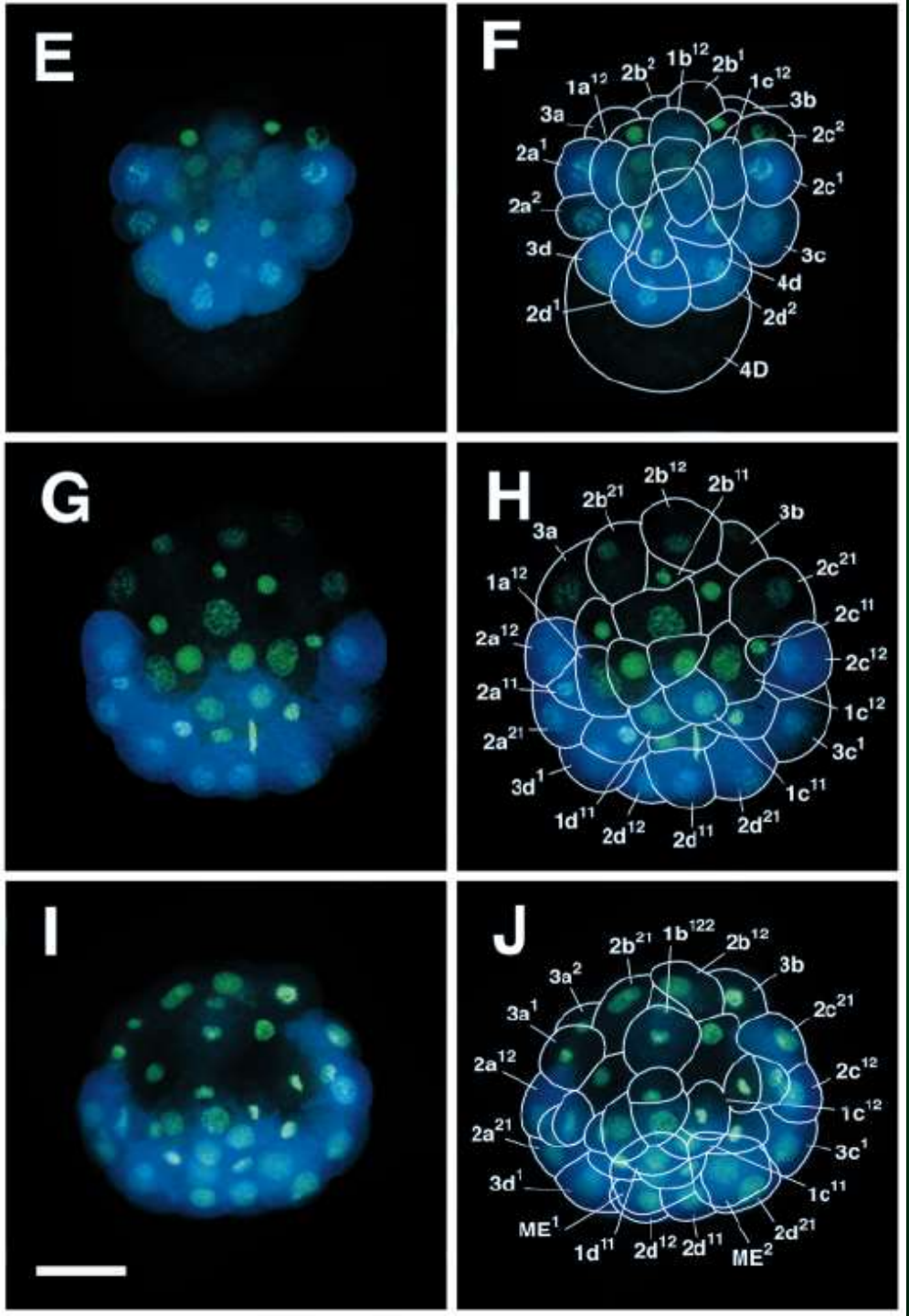
Mollusca

Ilyanassa obsoleta

100 мин п/образования 3D

150 мин п/образования 3D

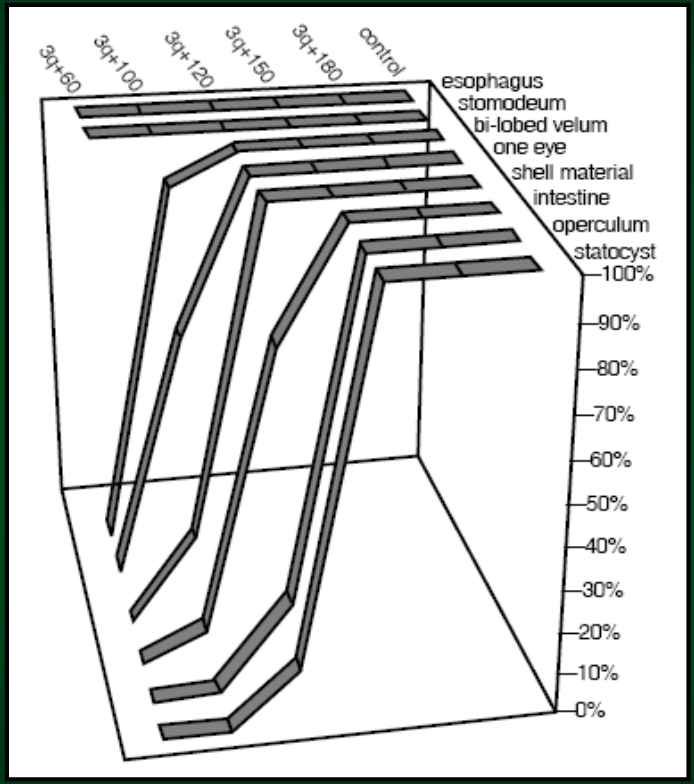
210 мин п/образования 3D

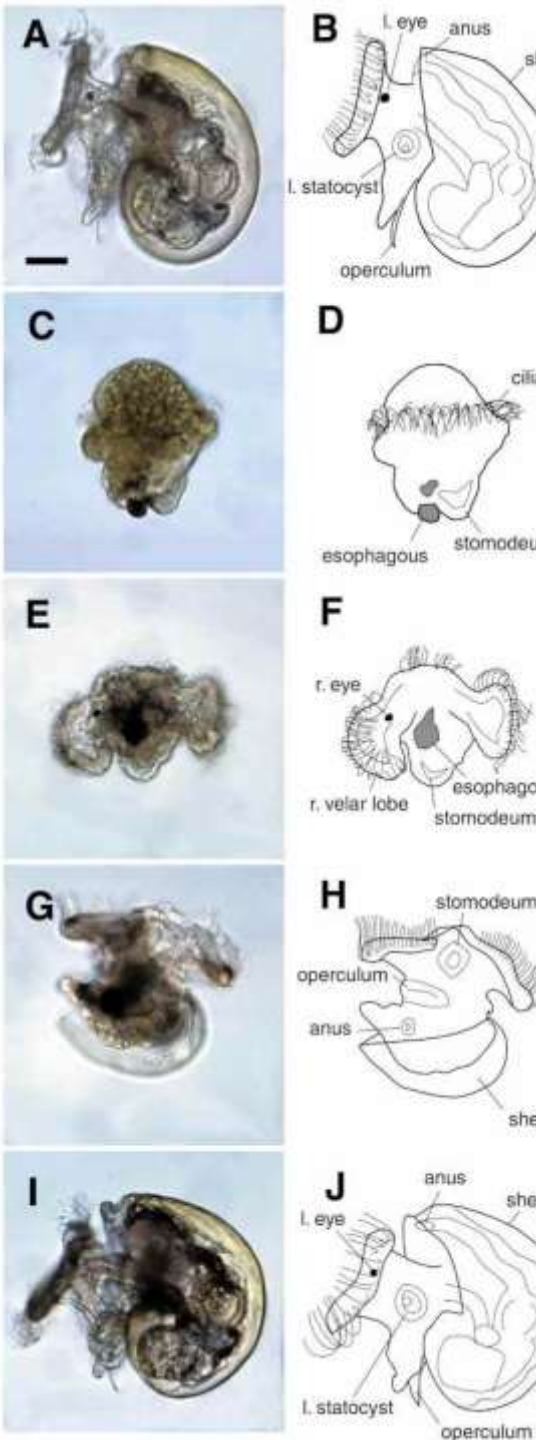


Lambert, Nagy, 2001

Mollusca

Ilyanassa obsoleta

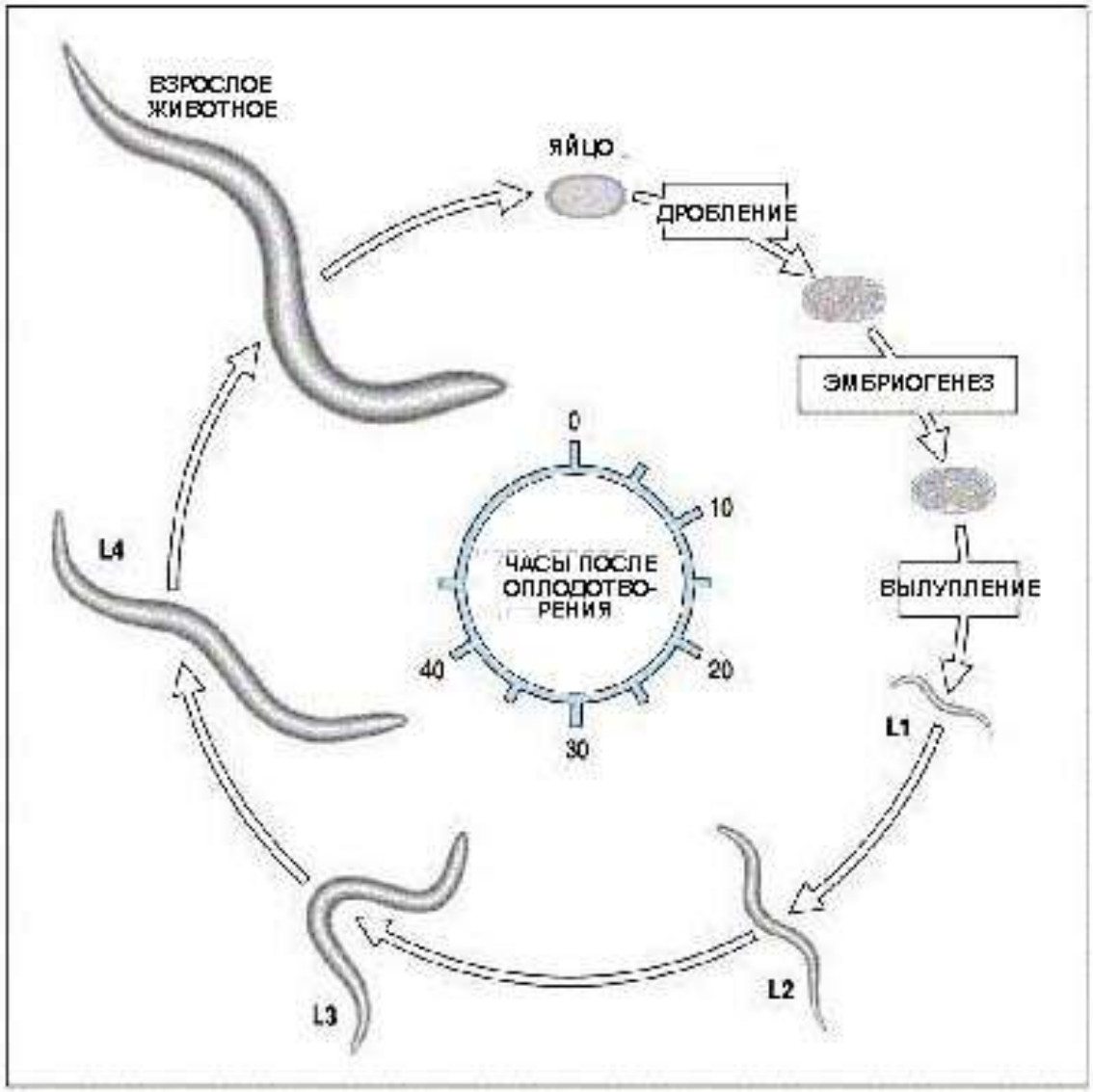


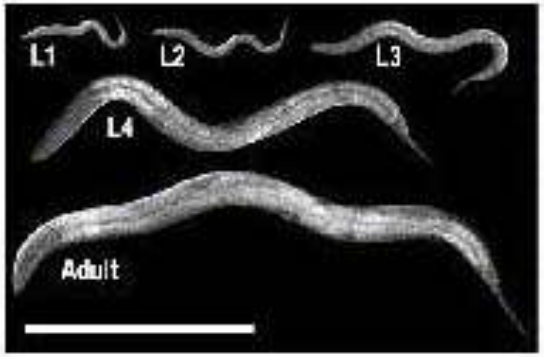


ингибитор МАРК

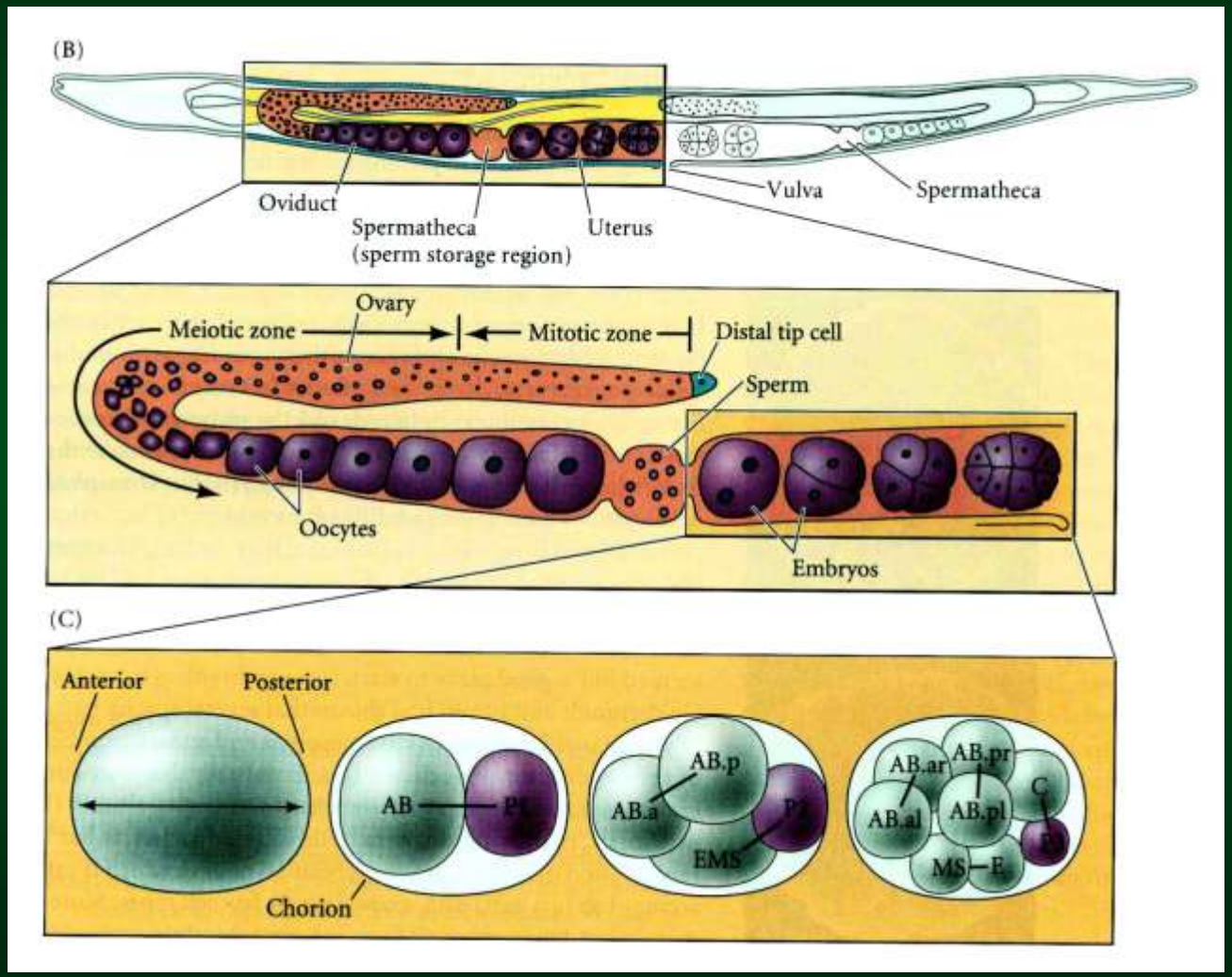
Lambert, Nagy, 2001

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *Caenorhabditis elegans*



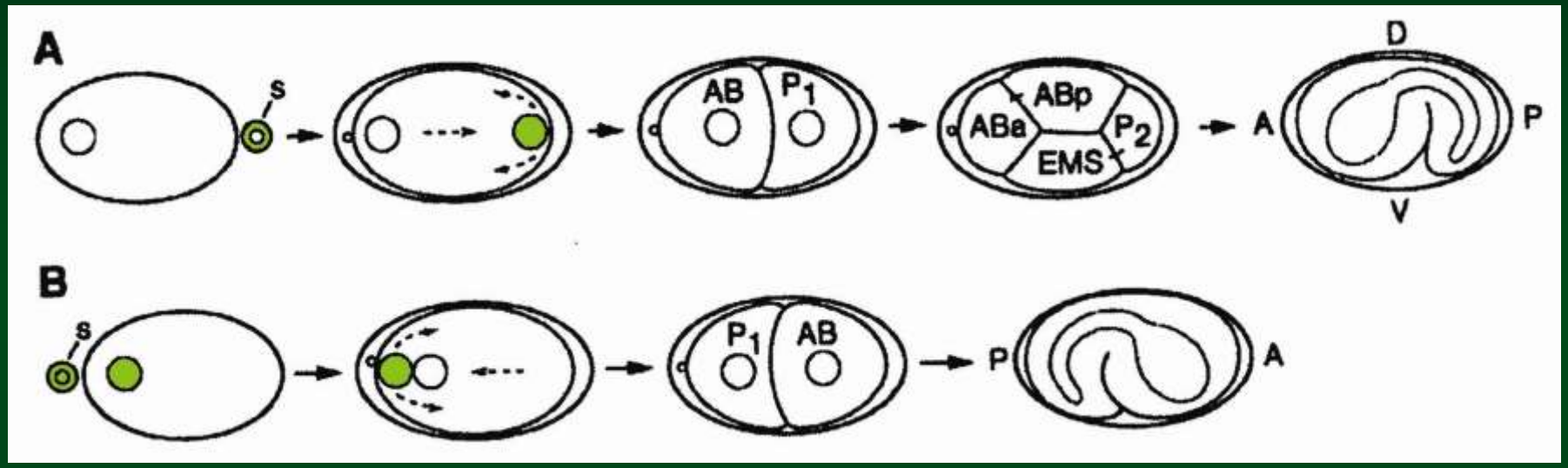


Nematoda


(B)
Oviduct
Spermatheca
(sperm storage region)
Uterus
Vulva
Spermatheca
Ovary
Meiotic zone
Mitotic zone
Distal tip cell
Sperm
Oocytes
Embryos
(C)
Anterior
Posterior
AB
P1
AB.p
AB.a
P2
EMS
AB.ar
AB.pr
AB.al
AB.pl
C
MS
E
Chorion

Nematoda

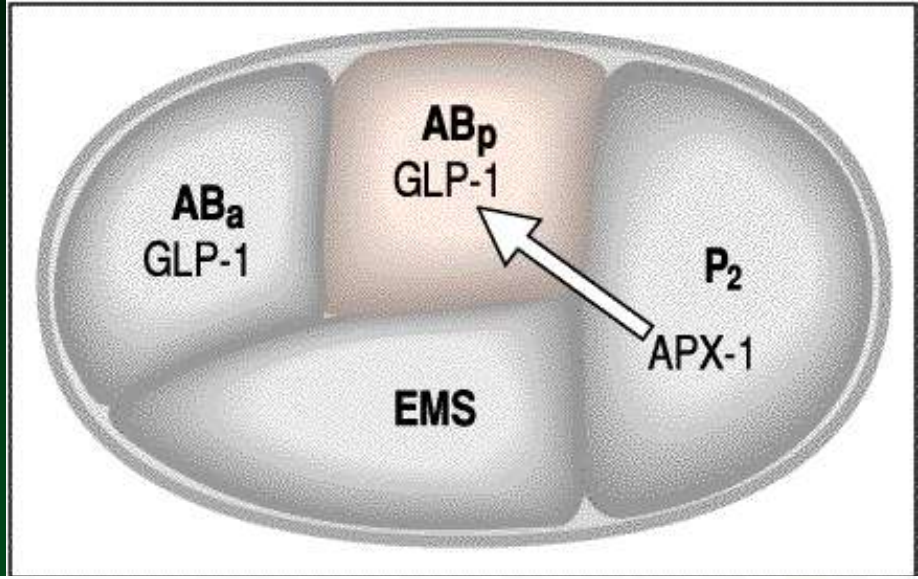
норма

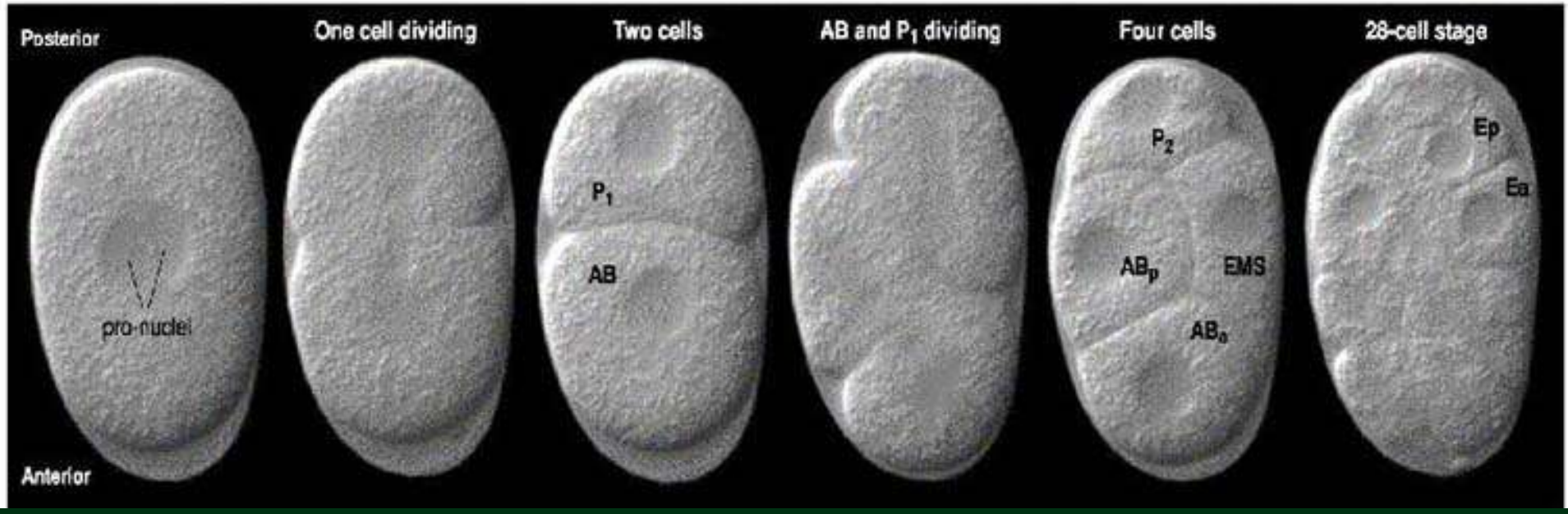


эксперимент

Инверсия полярности зародыша у ***Caenorhabditis elegans***

СТАДИИ ДРОБЛЕНИЯ
Caenorhabditis elegans

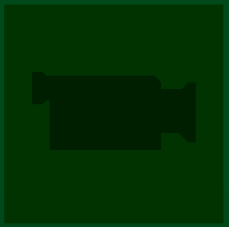


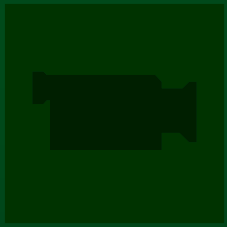


ООЦИТ 2 БЛАСТОМЕРА 4 БЛАСТОМЕРА

Caenorhabditis elegans

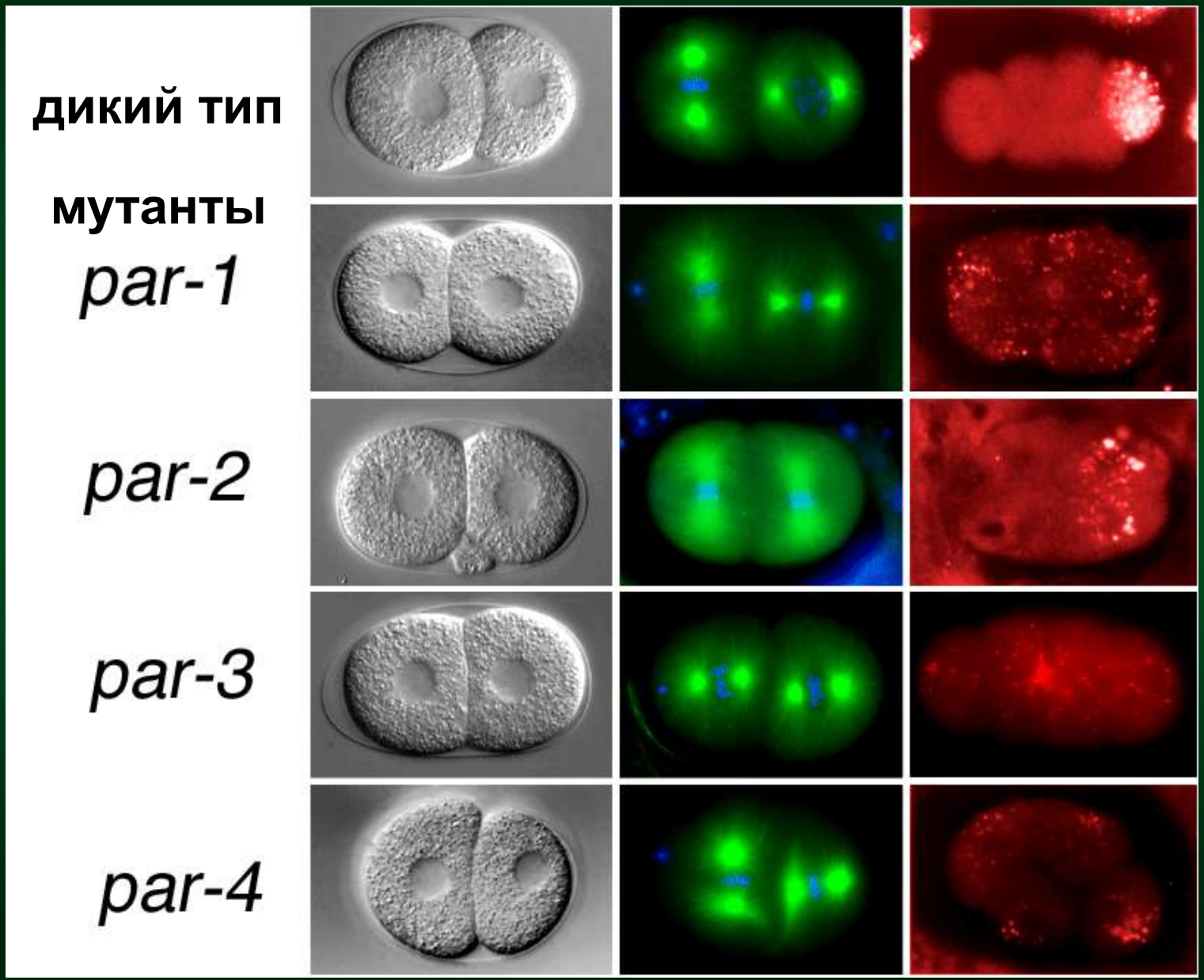
Ооплазматическая сегрегация по типу «вскипание цитоплазмы»





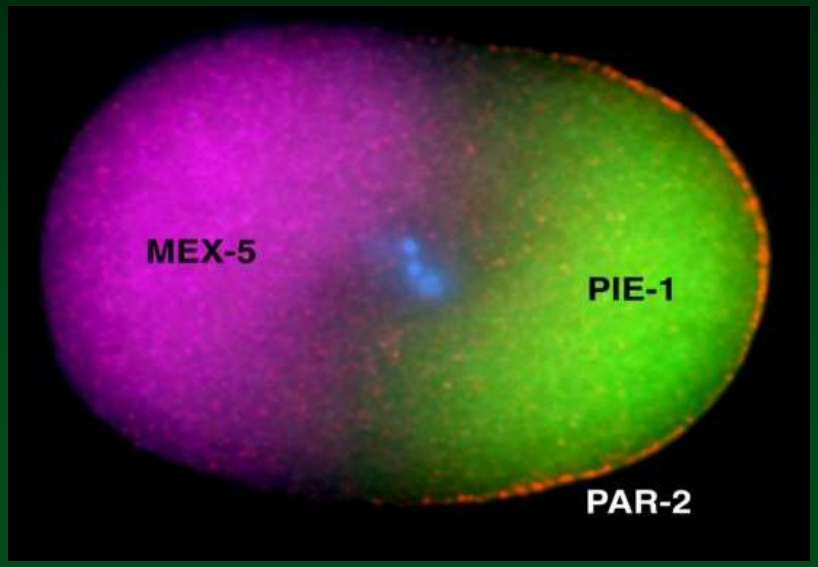
Seydoux lab

Caenorhabditis elegans



Caenorhabditis elegans

Разделение на соматические и половые линии клеток



PAR-3/PAR-6

PAR-2/PAR-1

MEX-5/MEX-6

⊥

PIE-1

PAR-3/PAR-6

PAR-2/PAR-1

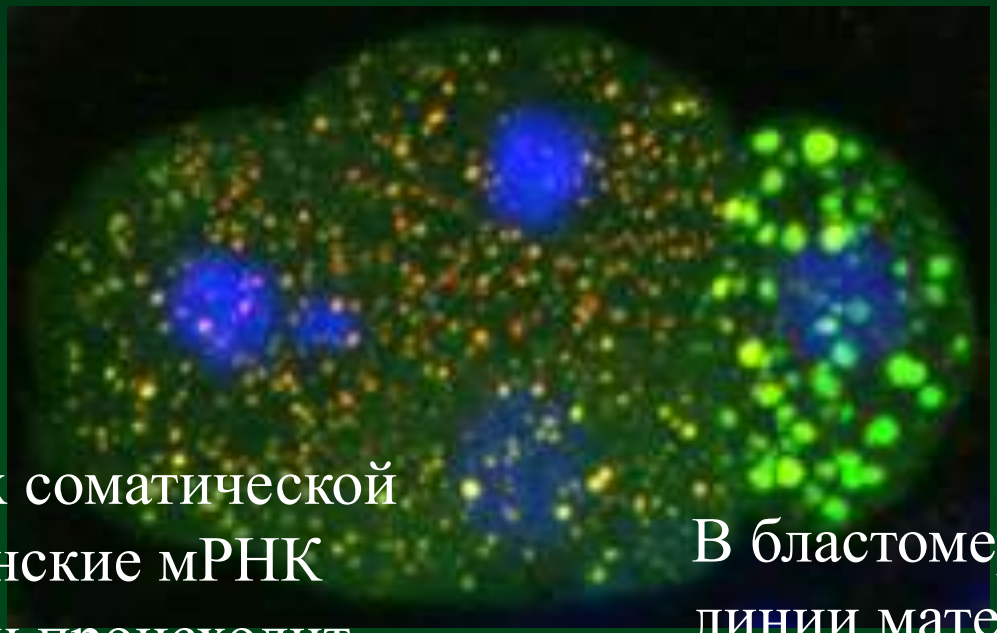
⊥

MEX-5/MEX-6

PIE-1

Caenorhabditis elegans

Разделение на соматические и половые линии клеток



В бластомерах соматической линии материнские мРНК разрушаются и происходит активация зиготической экспрессии вскоре после разделения на соматическую и половую линии.

В бластомерах половой линии материнские мРНК сохраняются, а запуск зиготической транскрипции откладывается до конца гаструляции.

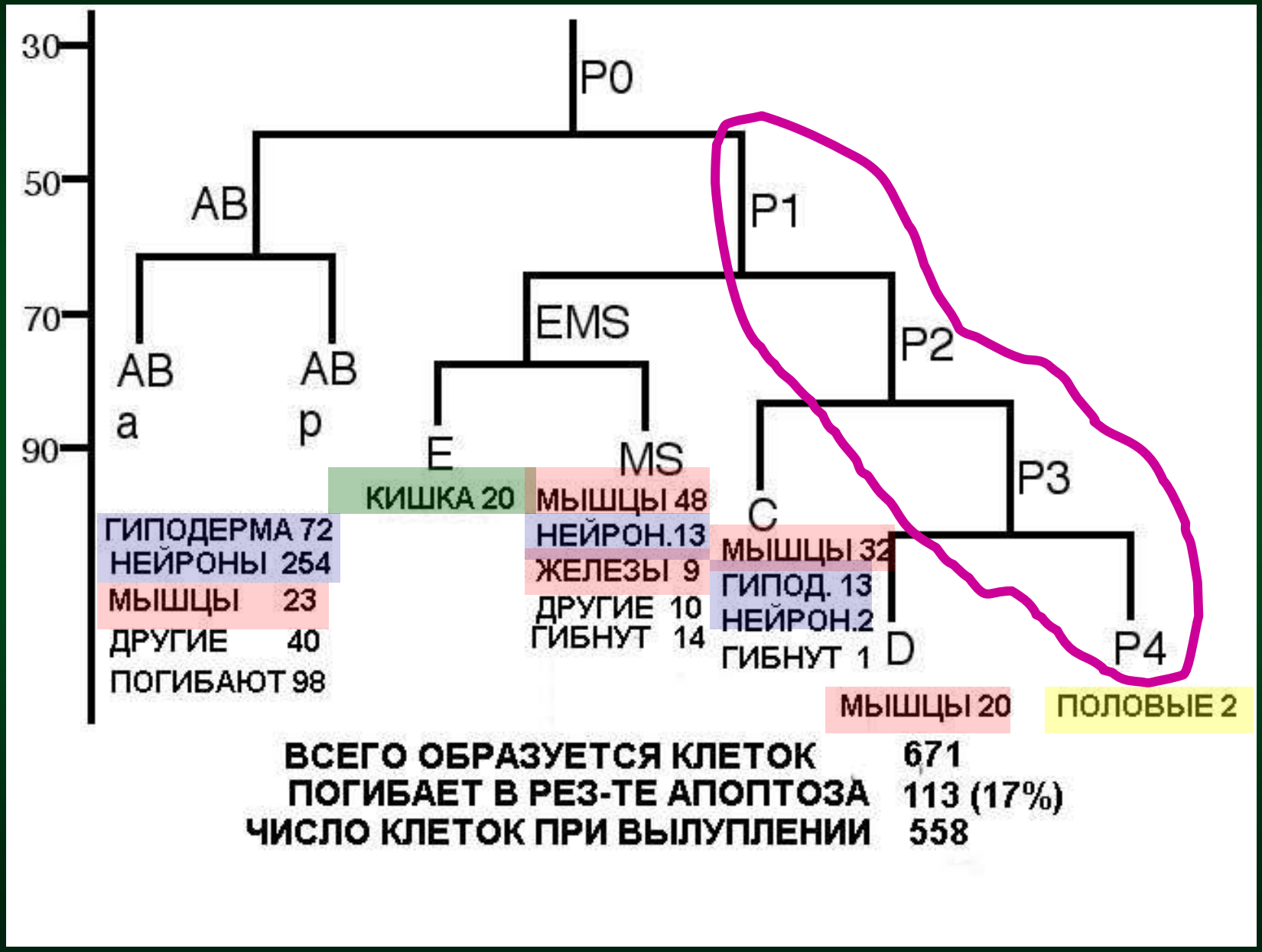
Seydoux lab

Caenorhabditis elegans

Дробление и гаструляция

Seydoux lab

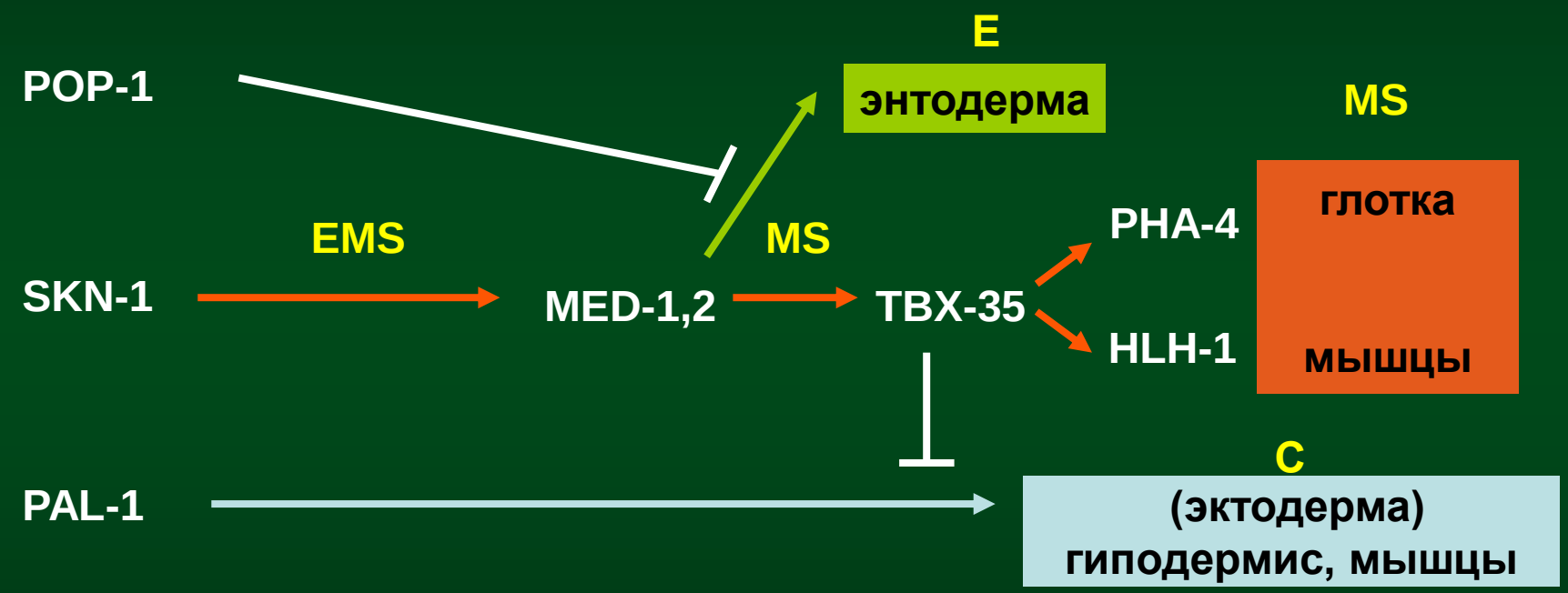
ГЕНЕАЛОГИЯ КЛЕТОК *C.elegans*

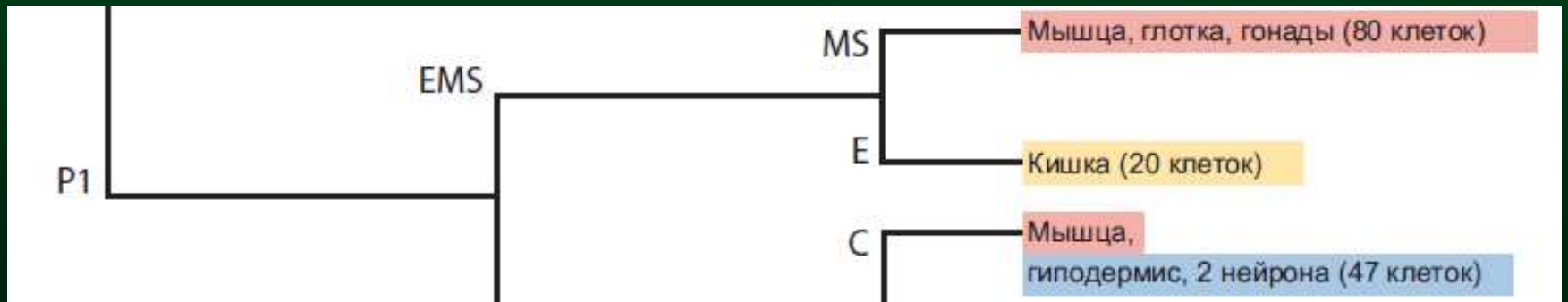


Caenorhabditis elegans

Сегрегация клеточных линий за счет материнских факторов (автономная спецификация)

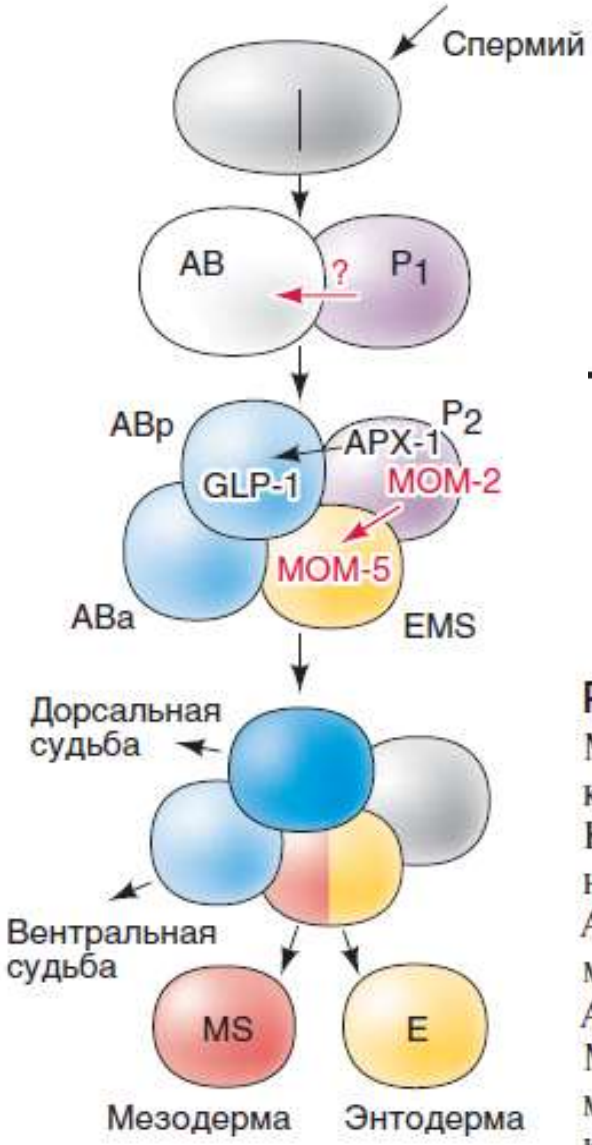
материнские факторы **зиготические факторы**





Caenorhabditis elegans

Зависимая спецификация клеточных линий



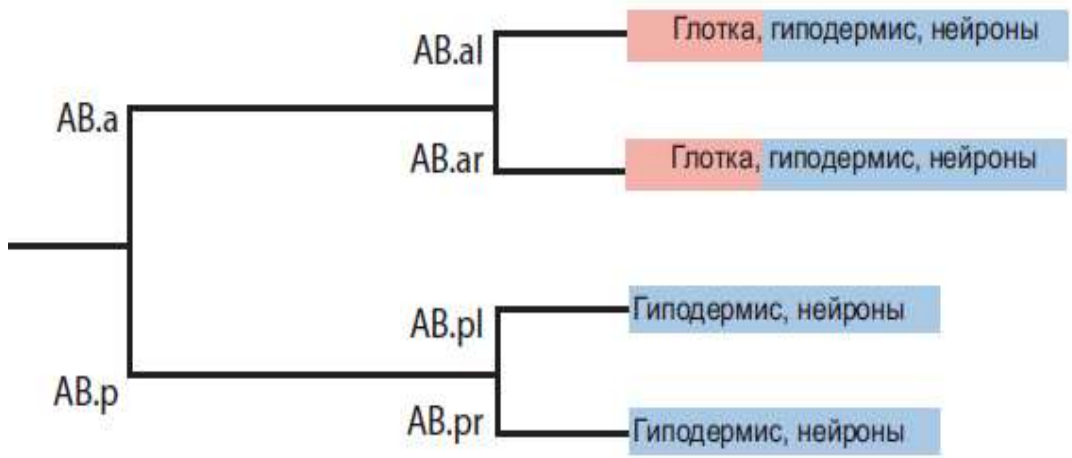


Рисунок 8.47
Межклеточный сигналинг в 4-клеточном зародыше *C. elegans*. Клетка P2 формирует два сигнала: (1) юкстакринный белок APX-1 (Delta), связанный с помощью GLP-1 (Notch) на клетке ABp, и (2) паракринный белок MOM-2 (Wnt), связанный с помощью MOM-5 (Frizzled) на клетке EMS. По Han 1998.

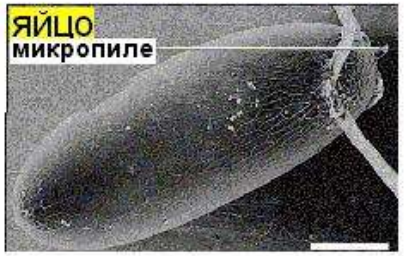
каскад MOM-2/MOM-5

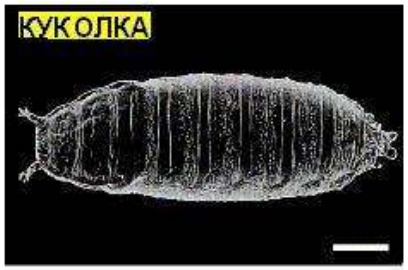
[POP-1]

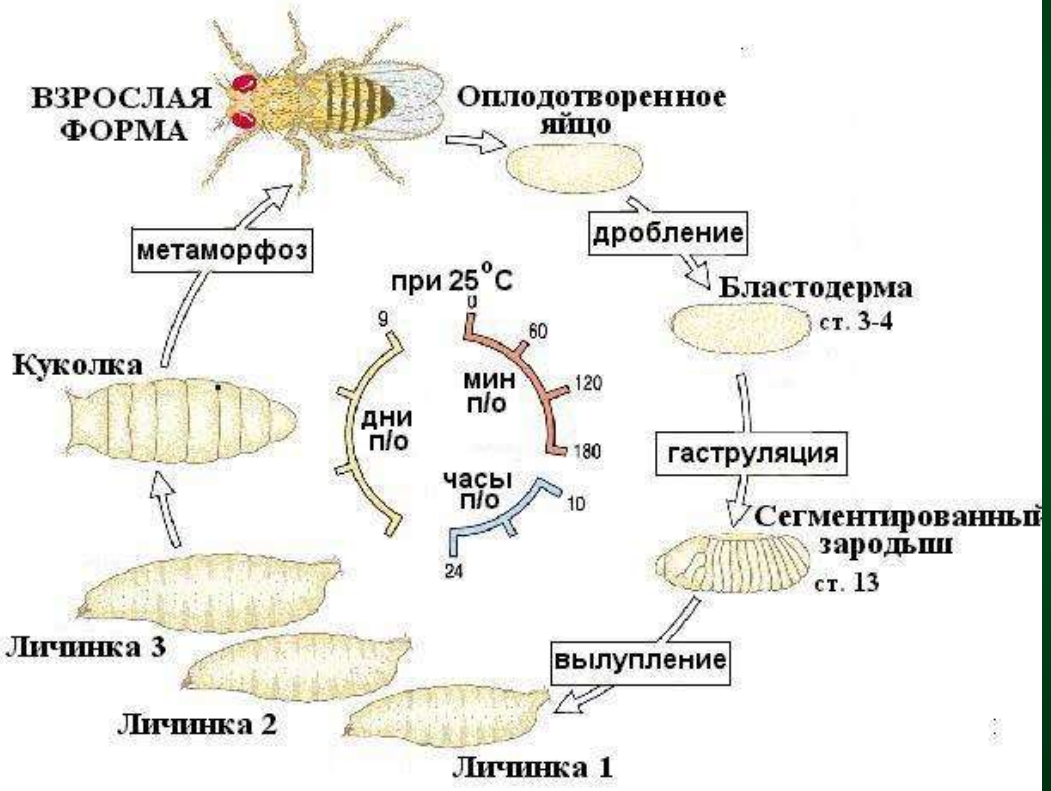
E

энтодерма

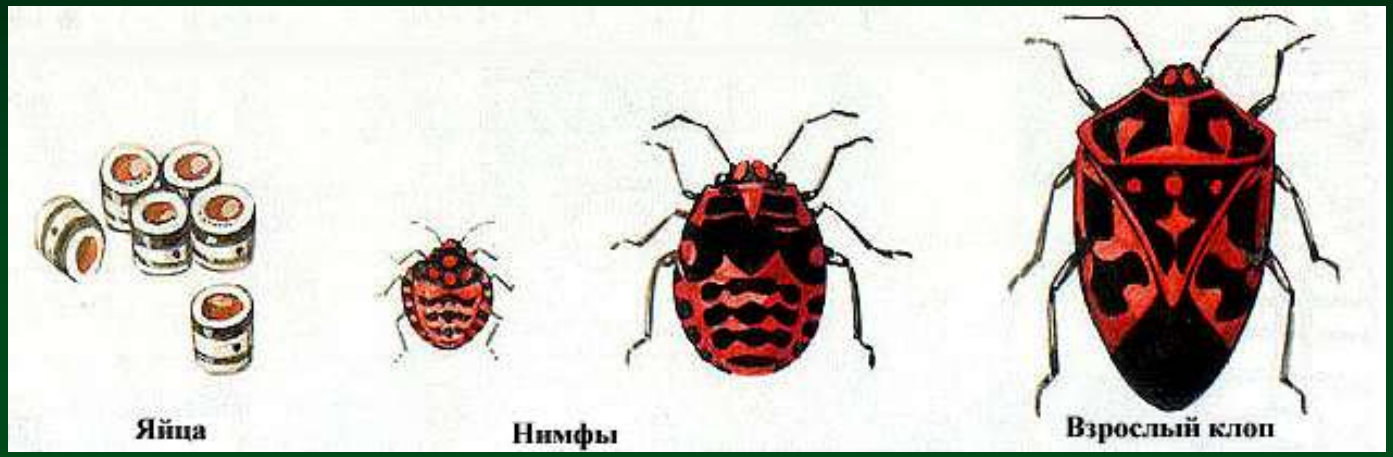
РАЗВИТИЕ ДРОЗОФИЛЫ







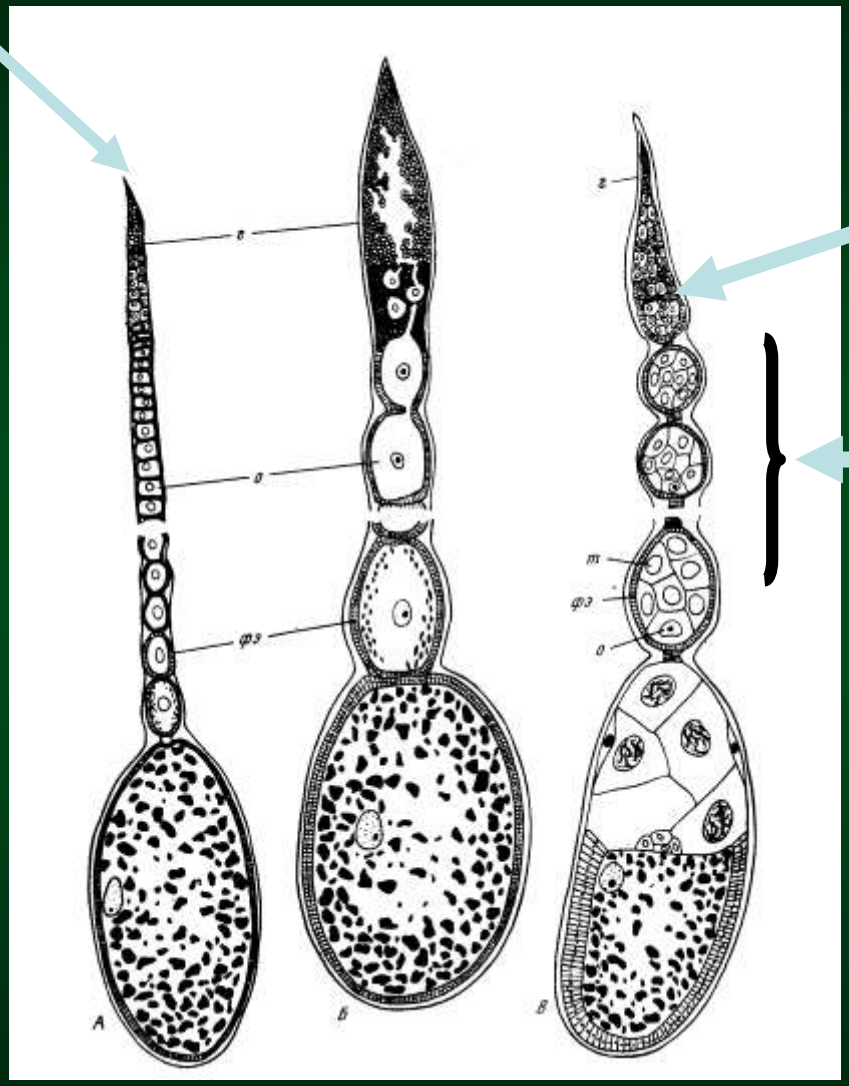
Развитие Insecta



Hemimetabola

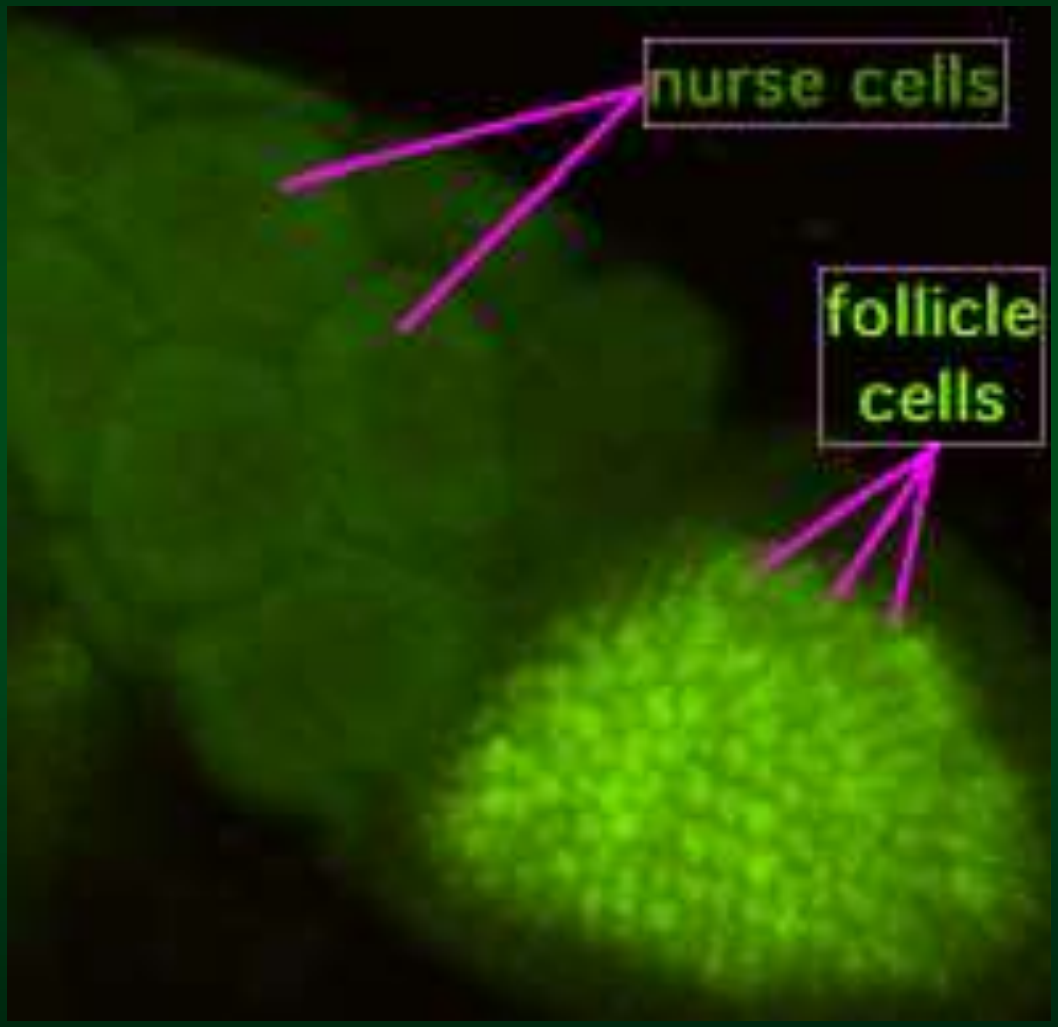
Holometabola

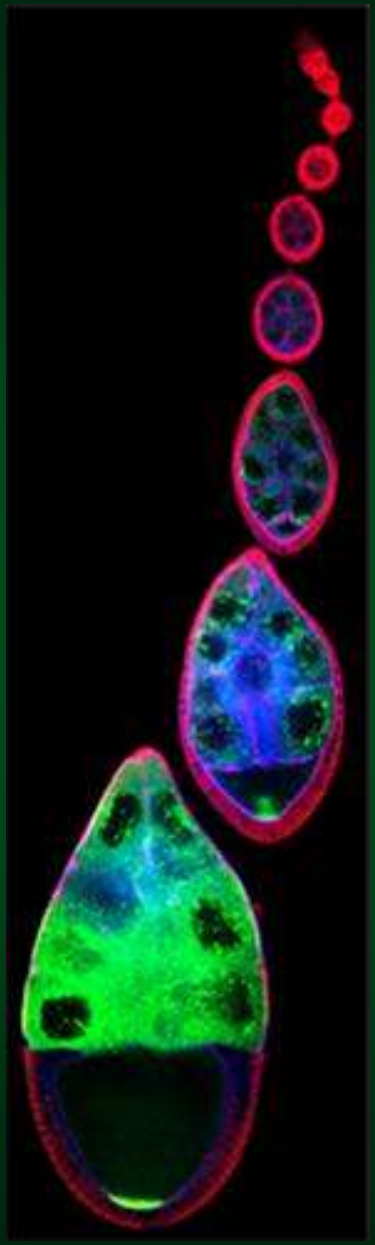
Развитие Insecta

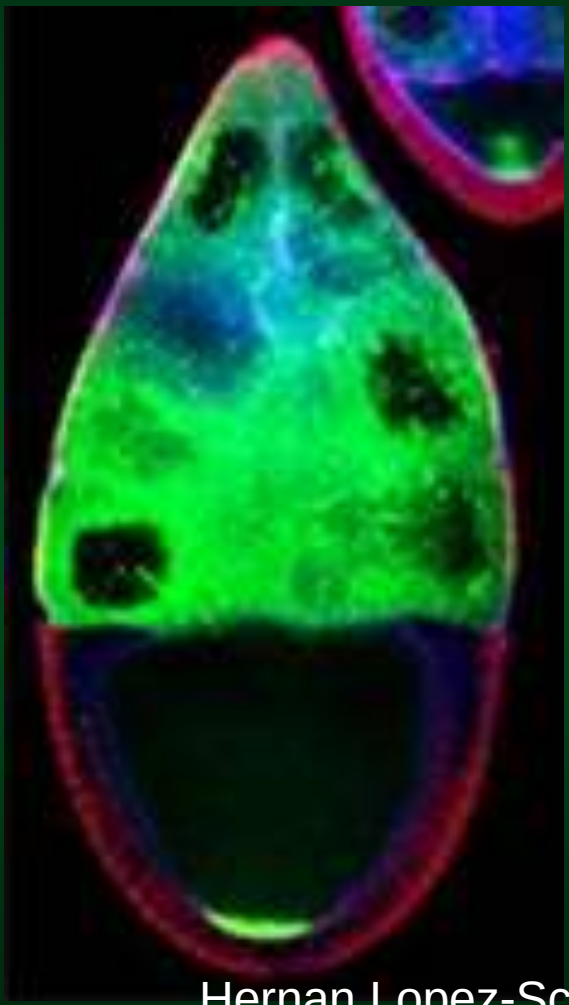


Яйцевые трубочки Насекомых

Оогенез у Дрозофилы



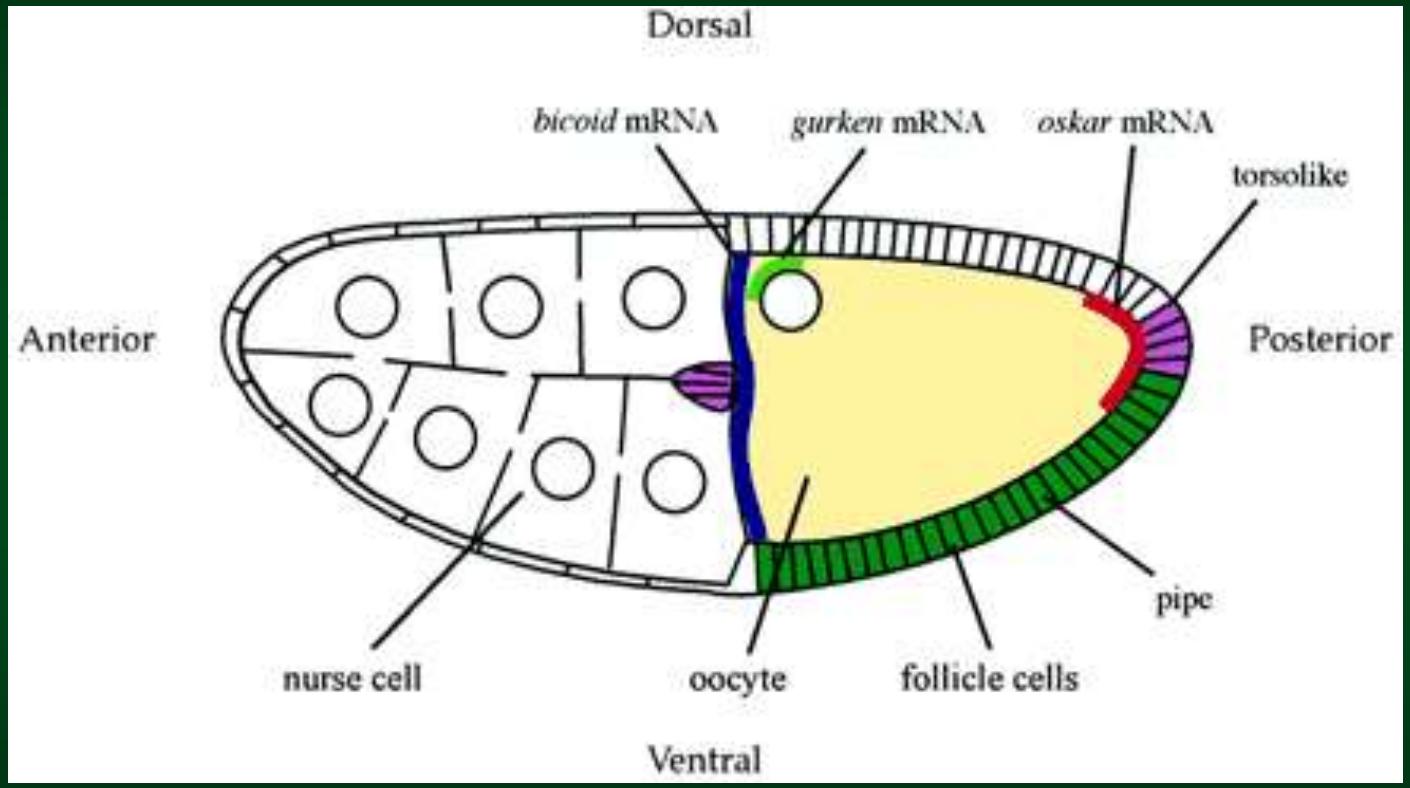




Drosophila

Hernan Lopez-Schier, St Johnston lab
GFP staufen

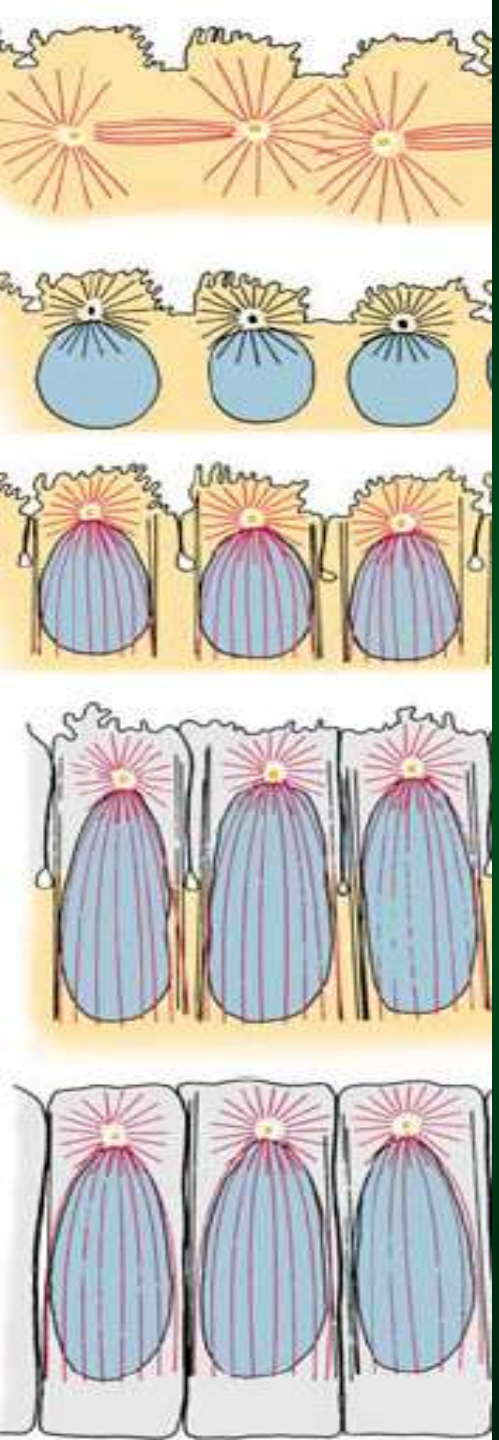
Развитие Insecta



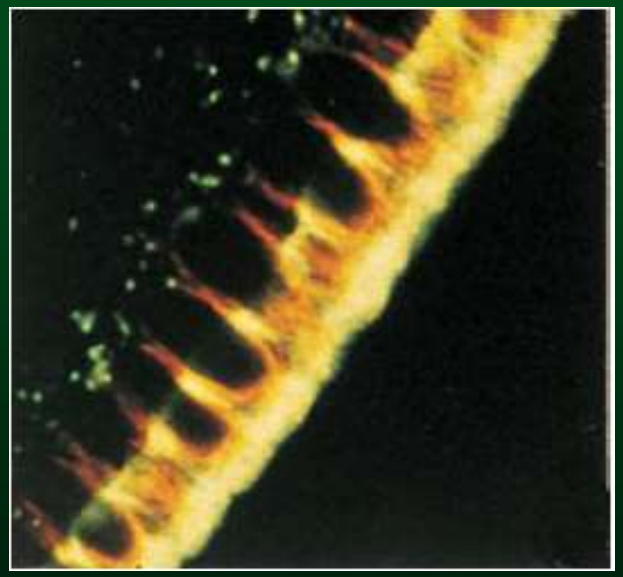
Становление переднезадней и дорсовентральной осей у *Drosophila*

дробление у *Drosophila*

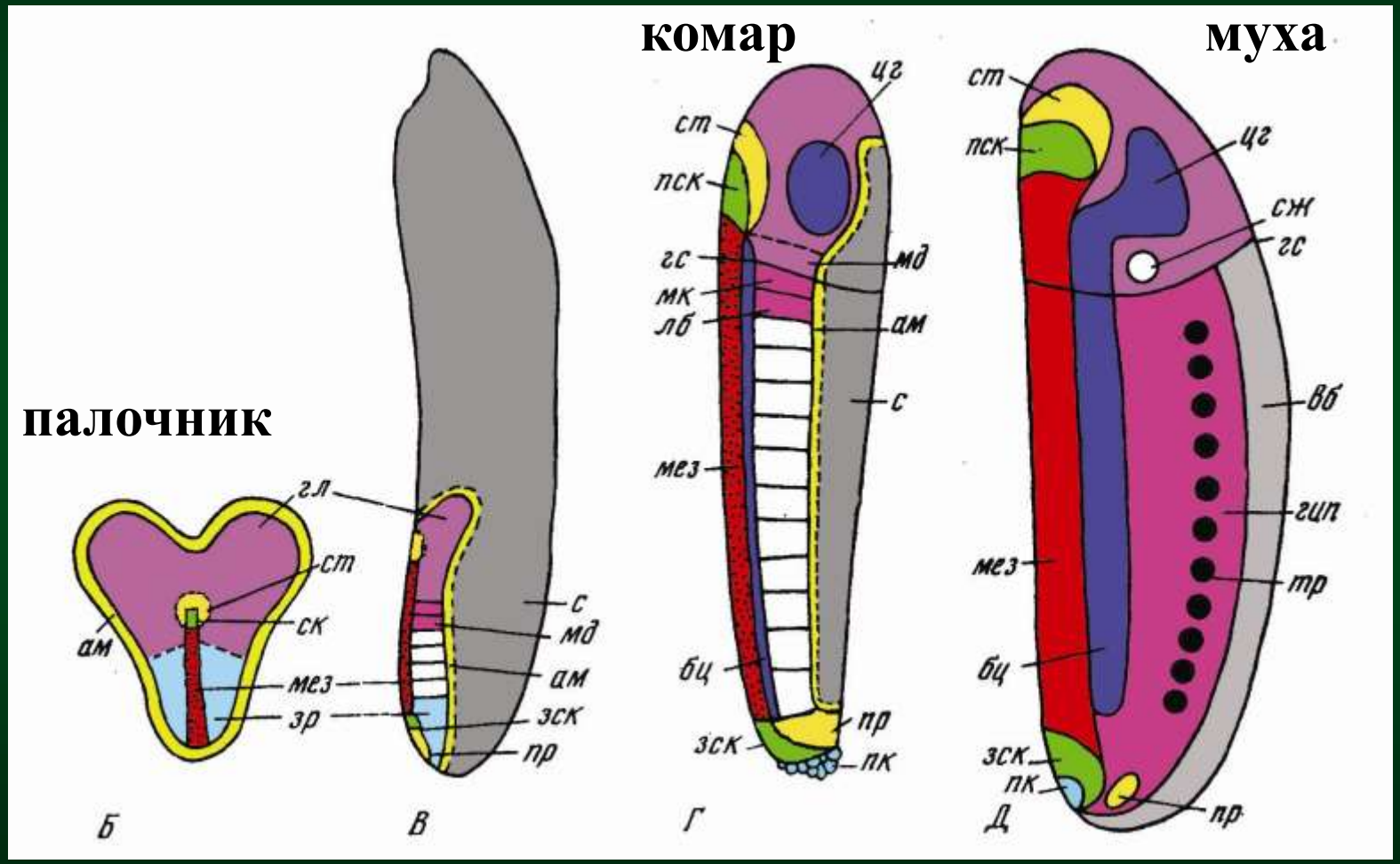
Smolik Lab



дробление у *Drosophila*

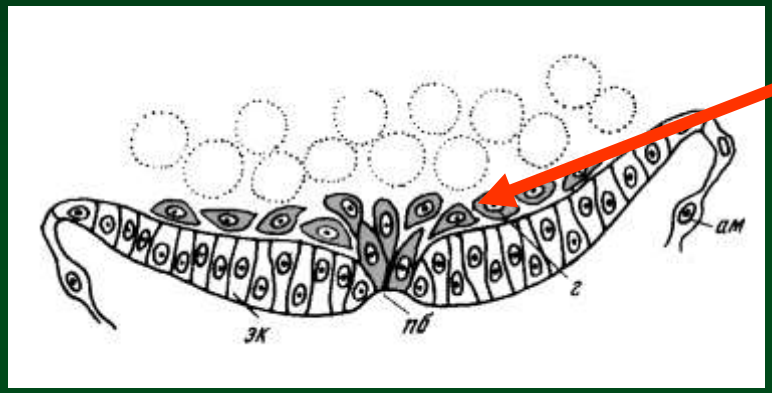


Развитие Insecta

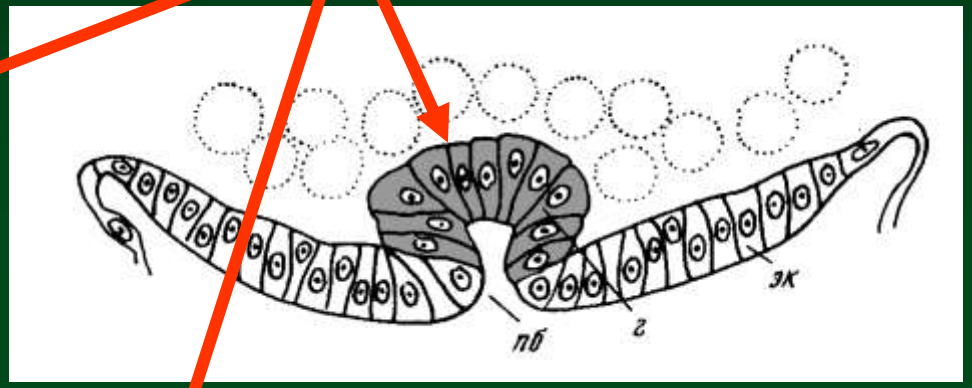


Карта презумптивных зачатков в бластодерме Насекомых

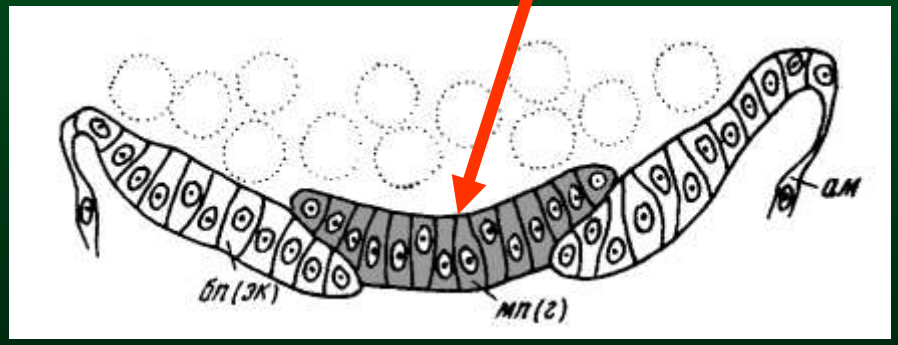
Типы морфогенетических движений при гаструляции у насекомых



ингрессия



инвагинация



эпиболия

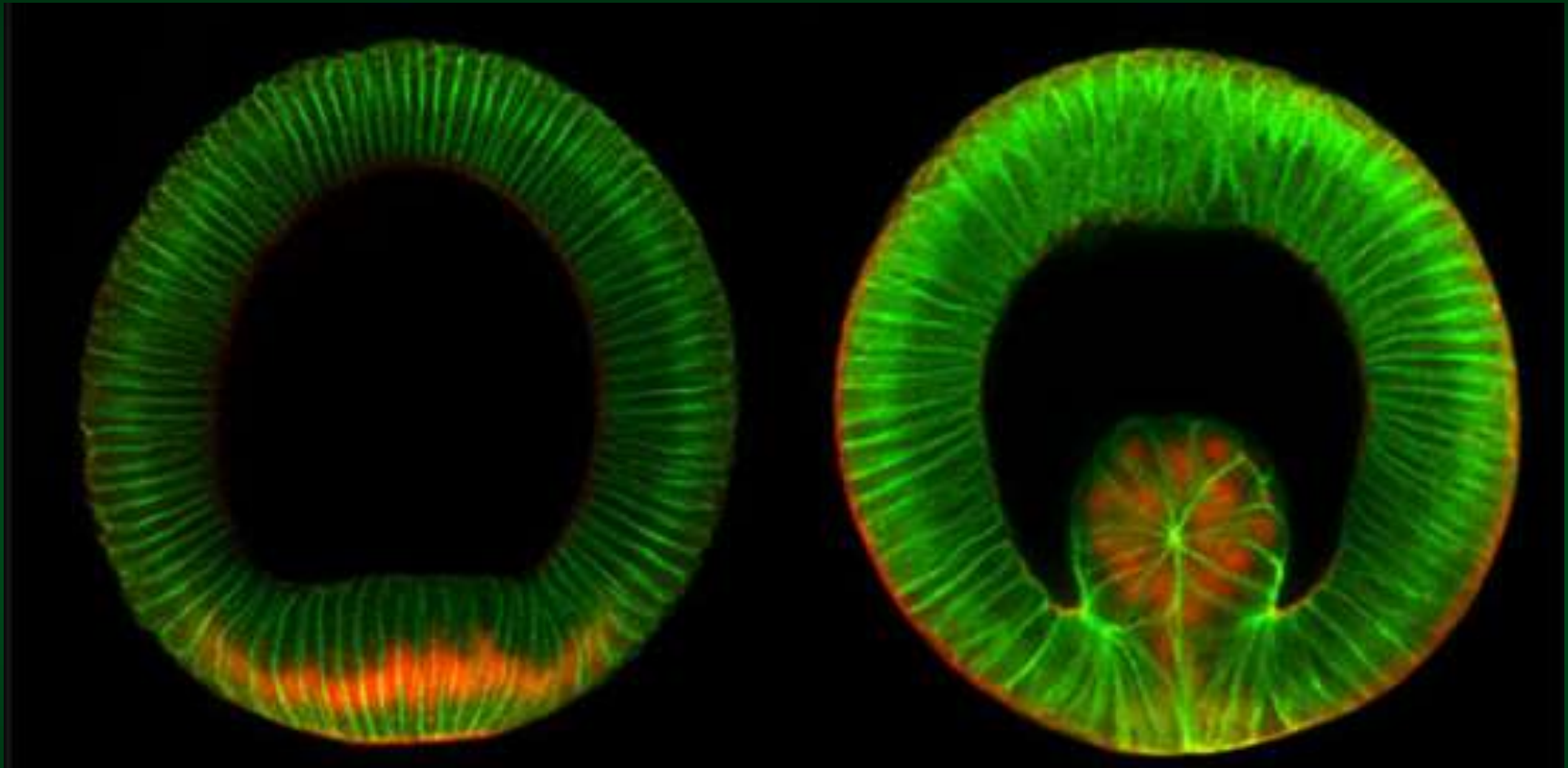
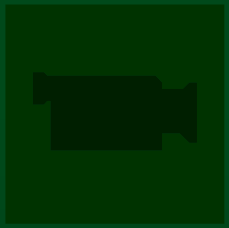


Figure 1: Prospective mesoderm cells (red) are internalised during Drosophila gastrulation

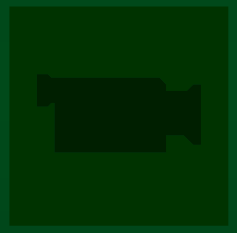
Rachel Hoang

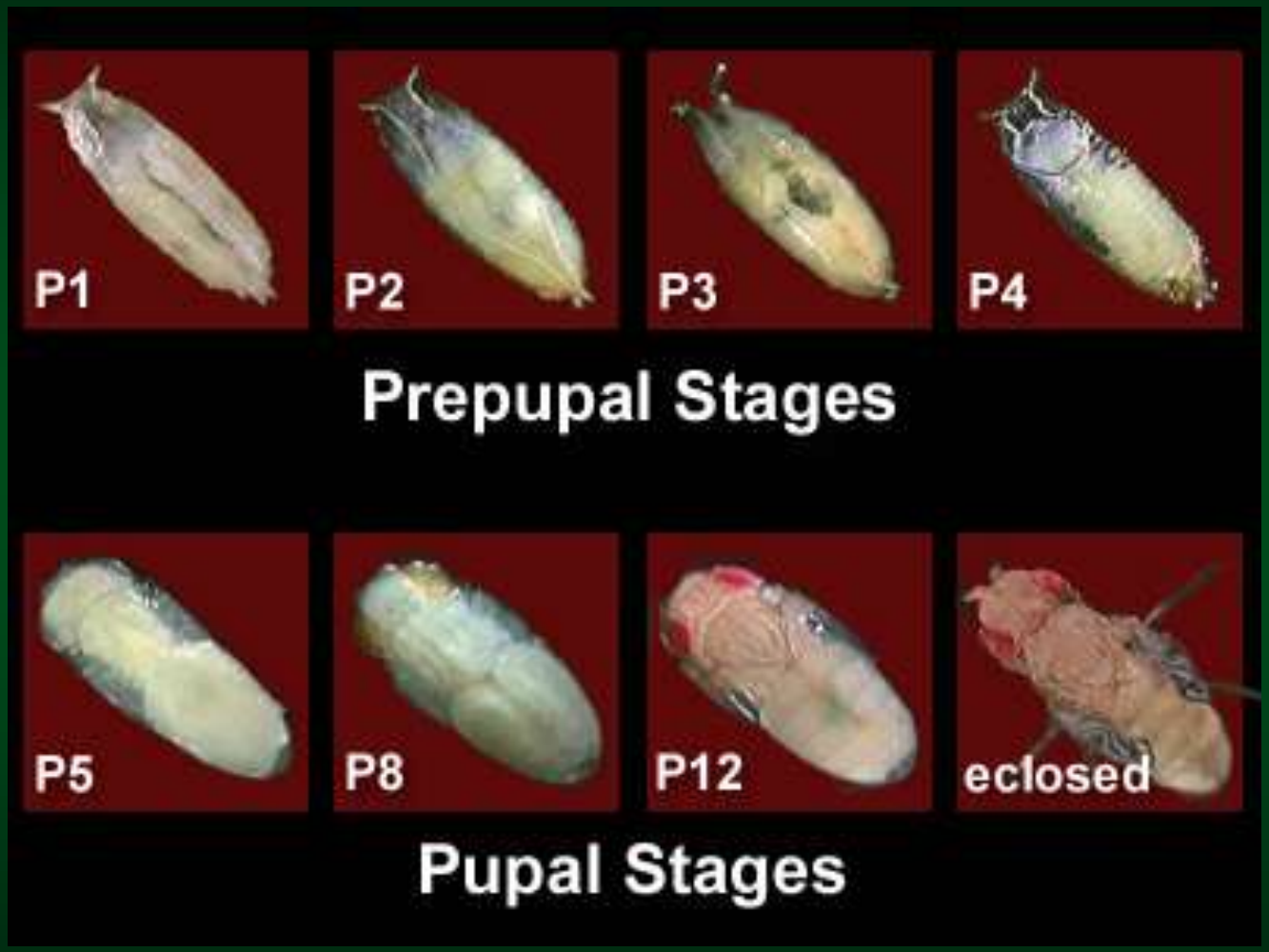
Гаструляция



Удлинение и сокращение зародышевой полоски

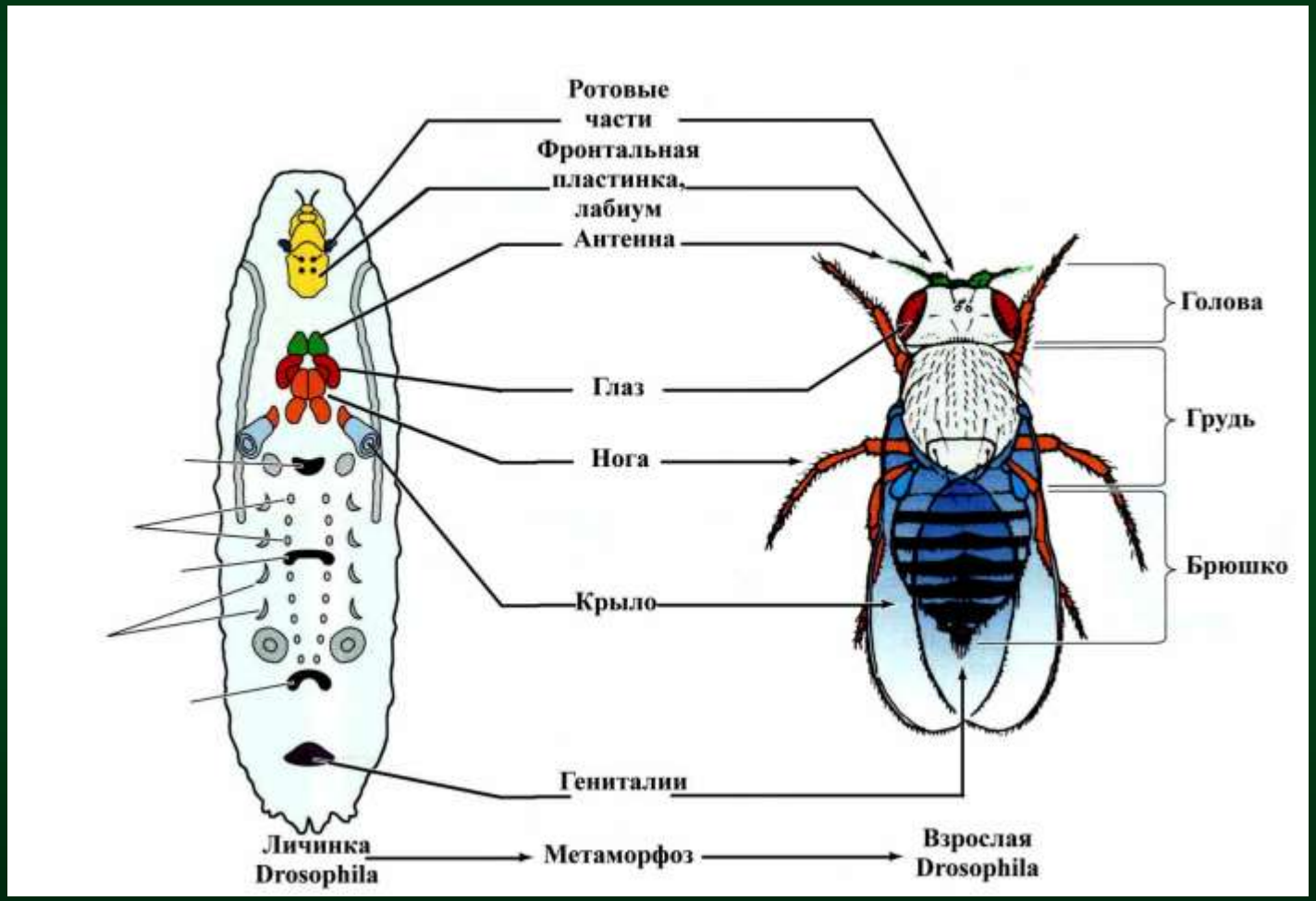
нейробласты





Различные стадии созревания куколки у Дрозофилы

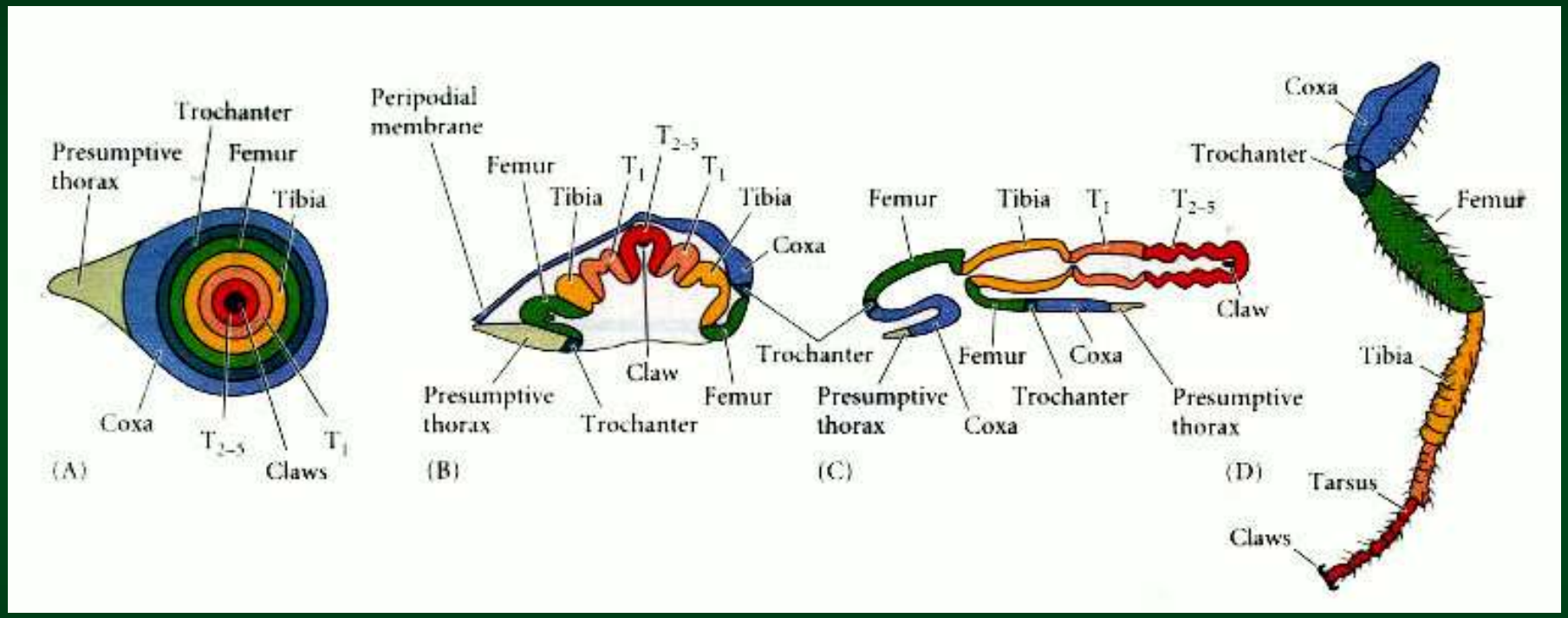
Развитие Insecta



Имагинальные диски Дрозофилы

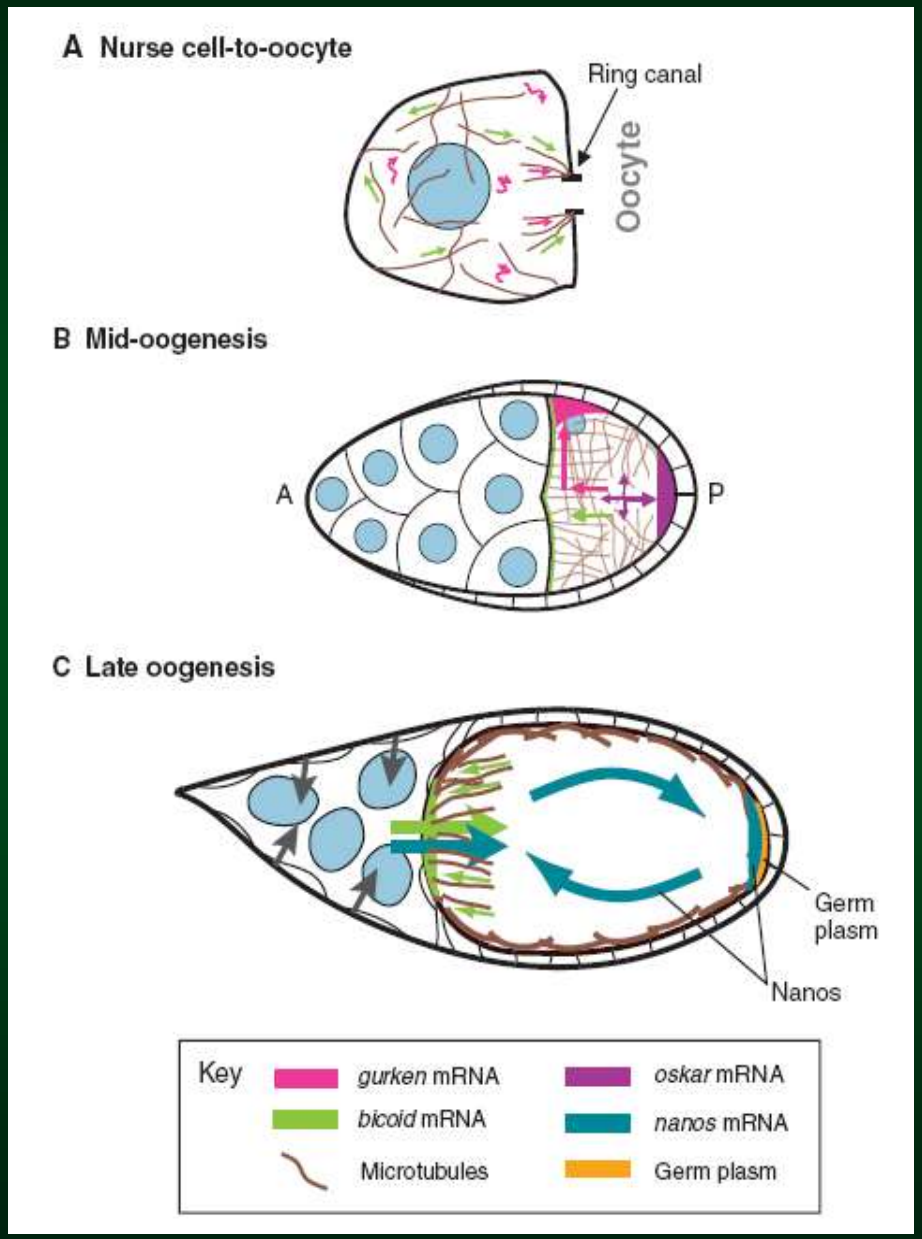
Гилберт, 2010

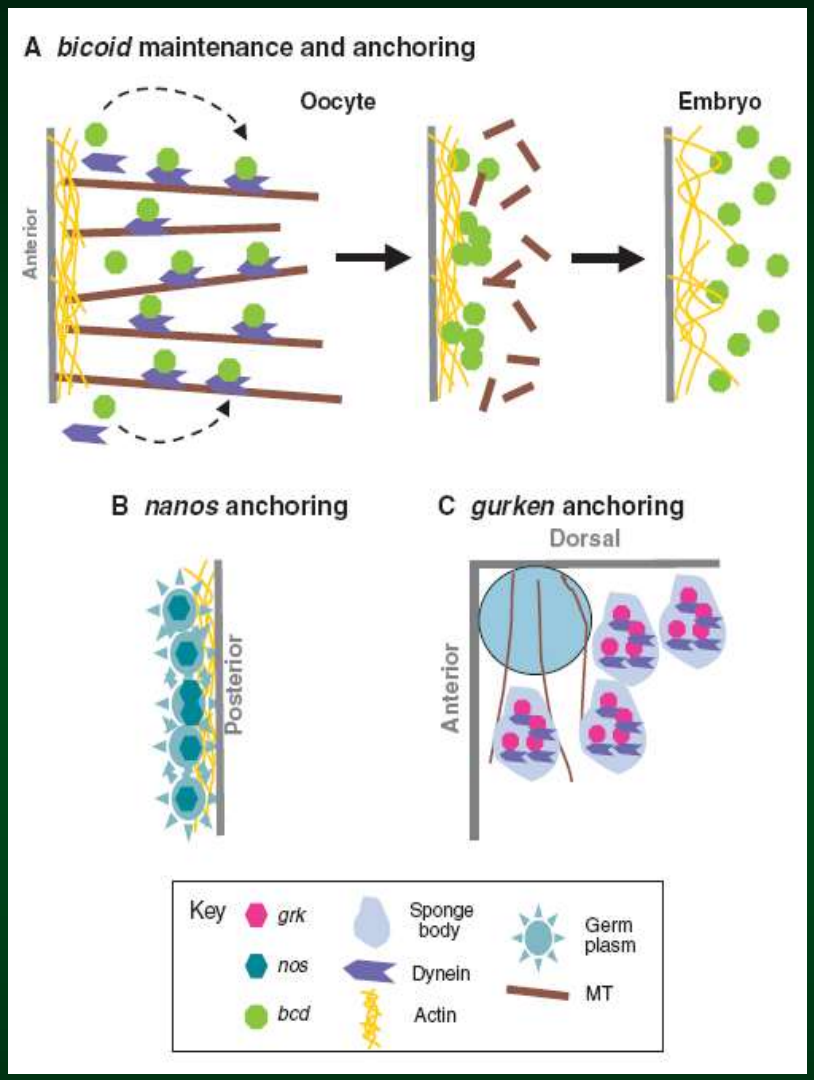
Развитие Insecta



Развитие имагинального диска ноги Дрозофилы при метаморфозе

Drosophila: СТАНОВЛЕНИЕ ОСЕЙ

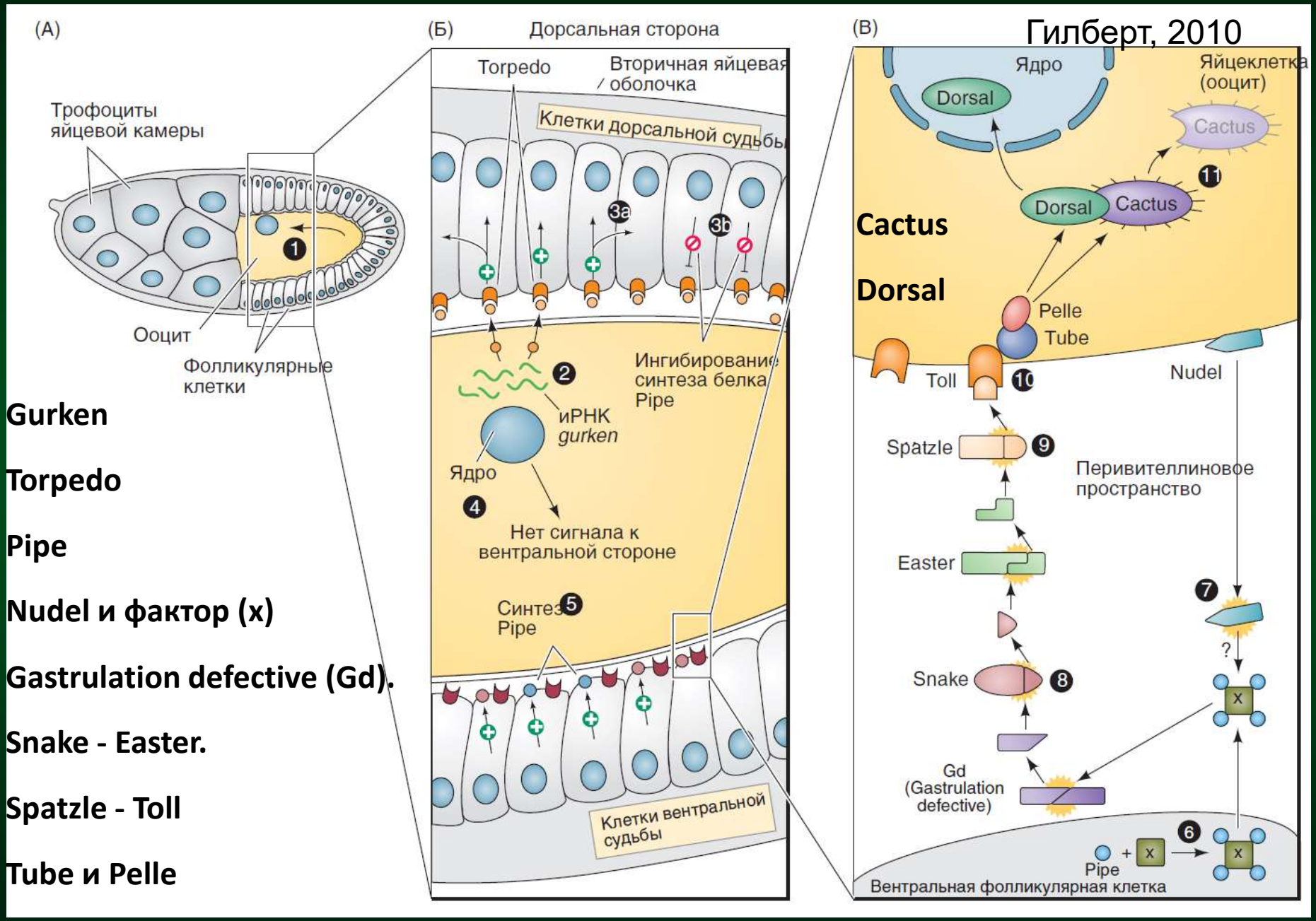




Becalska and Gavis, 2009

Drosophila: дорсовентральная ось

Гилберт, 2010



Gurken

Torpedo

Pipe

Nudel и фактор (x)

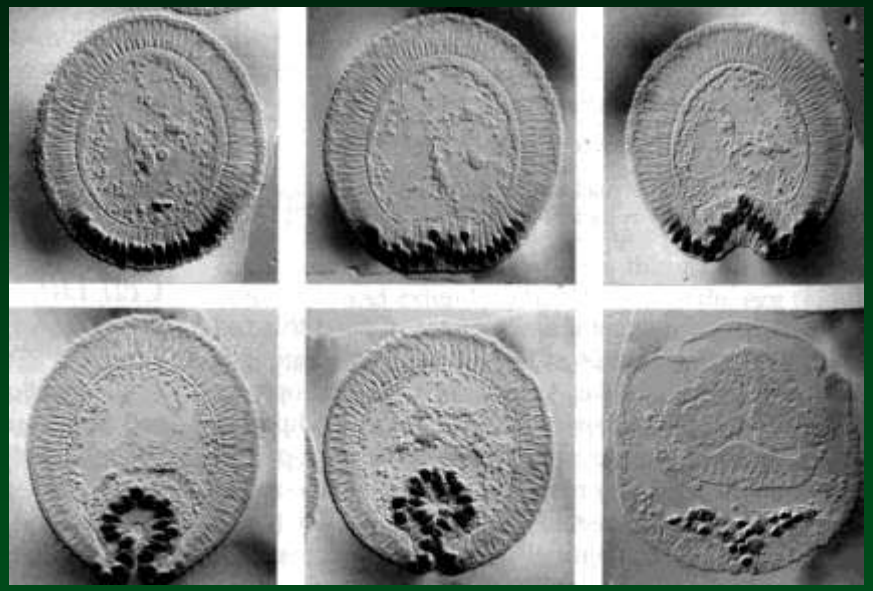
Gastrulation defective (Gd).

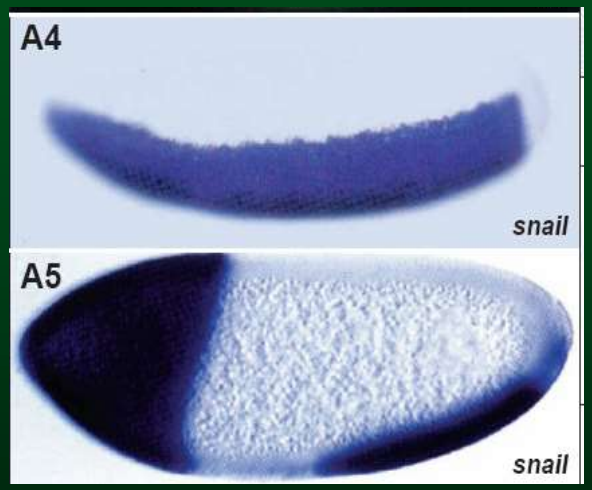
Snake - Easter.

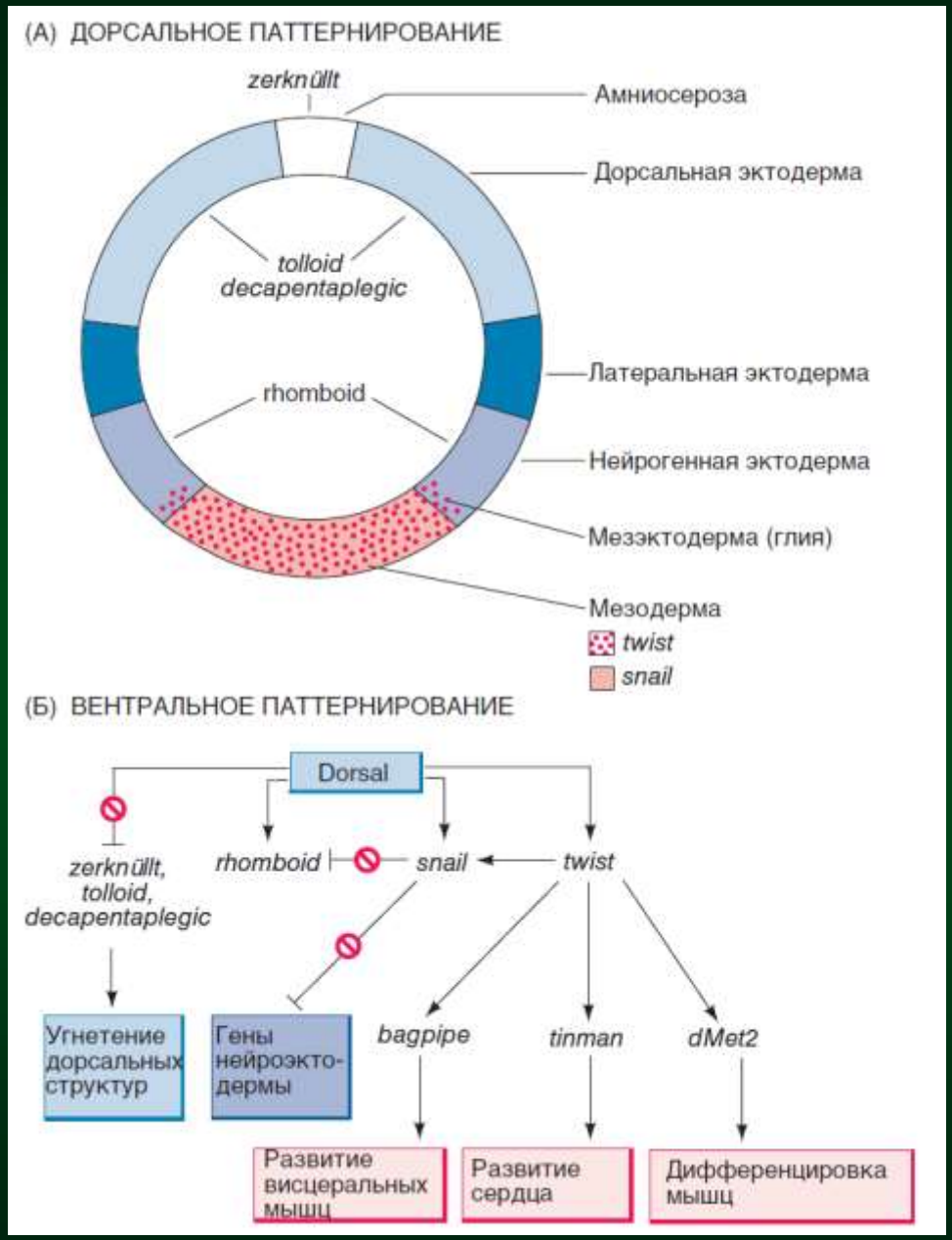
Spatzle - Toll

Tube и Pelle

Drosophila: дорсо-вентральная ось

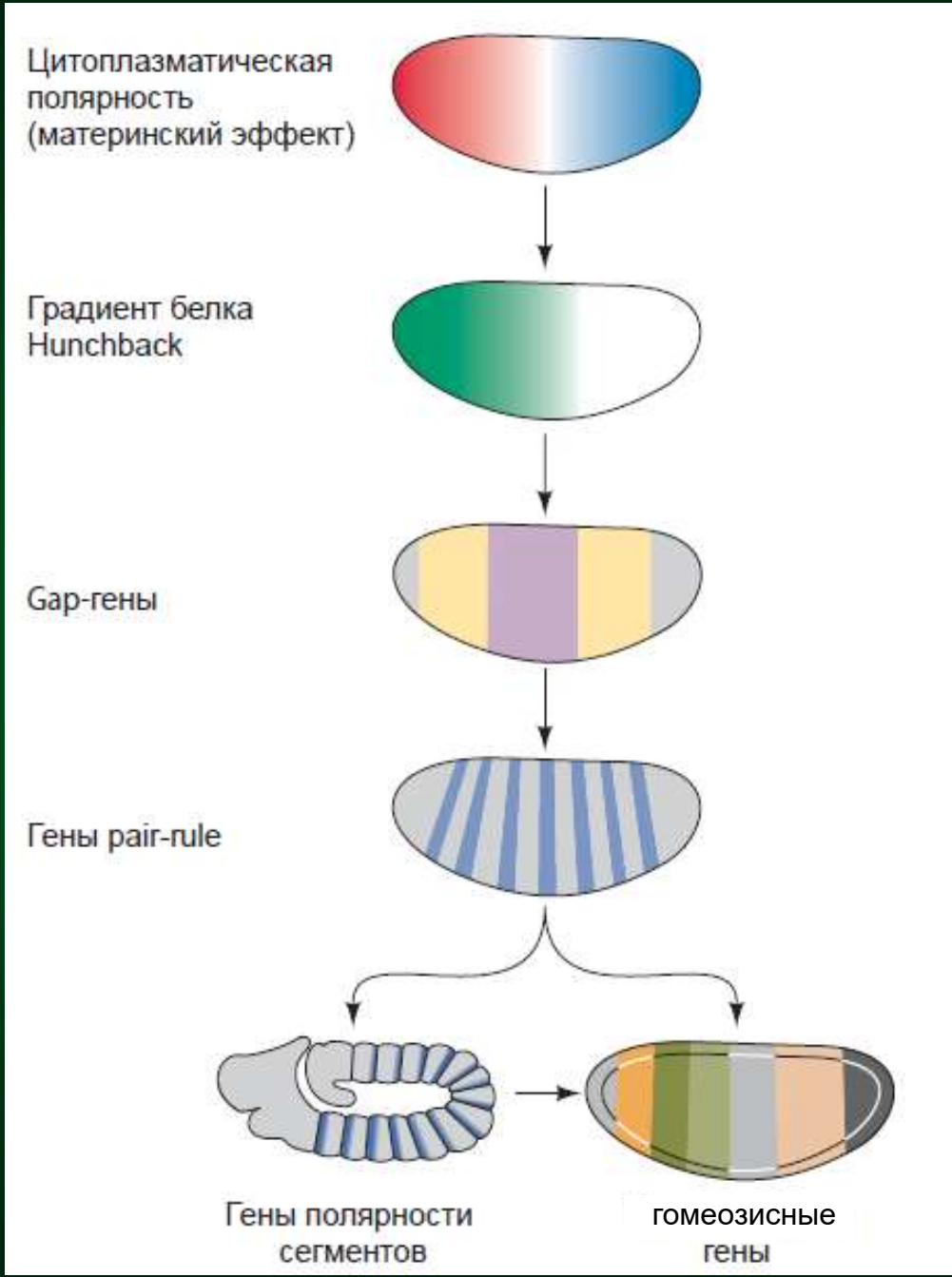




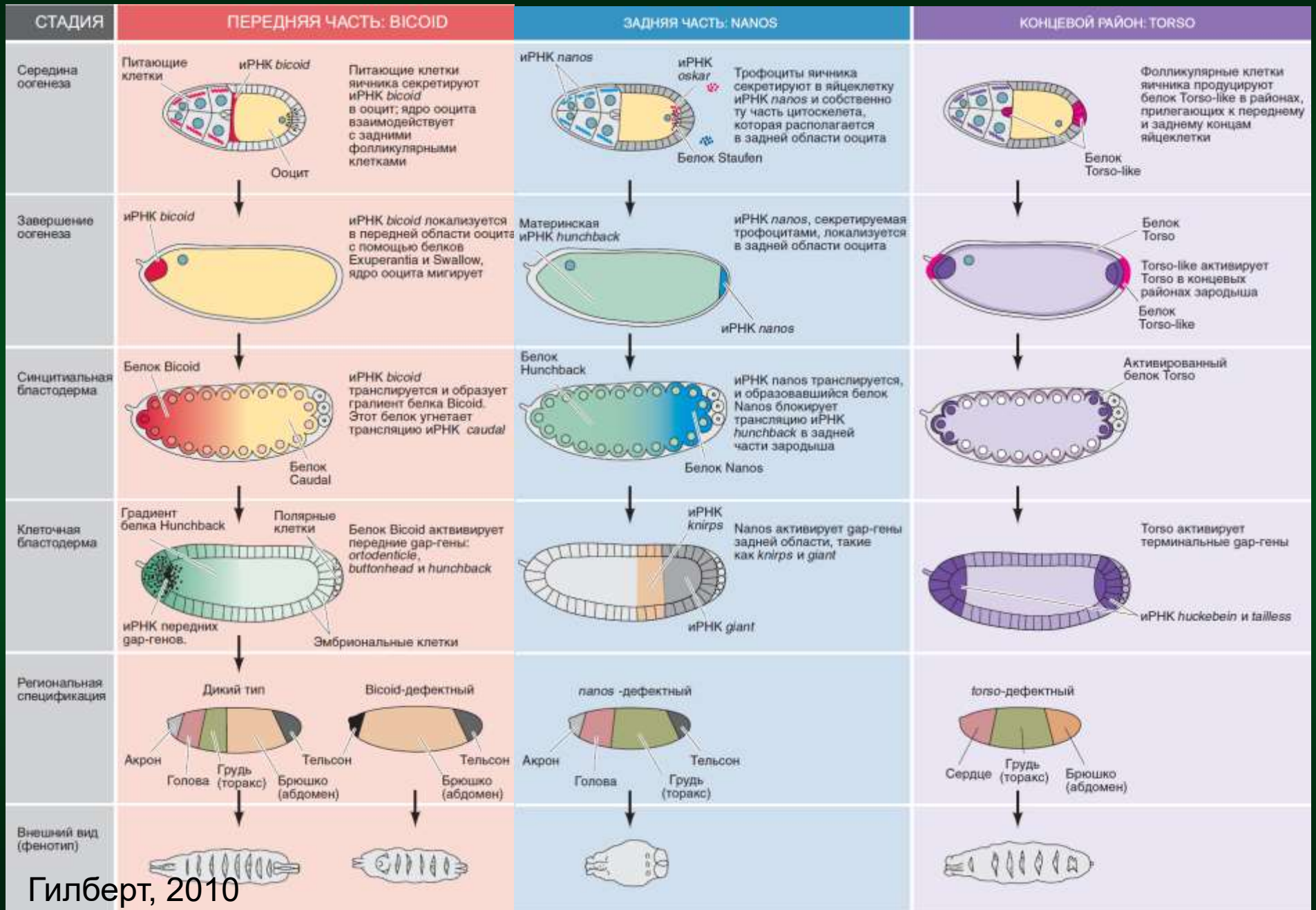


Drosophila:

СТАНОВЛЕНИЕ ПЕРЕДНЕ-ЗАДНЕЙ ОСИ и процессы сегментации



Drosophila: Гены материнского эффекта



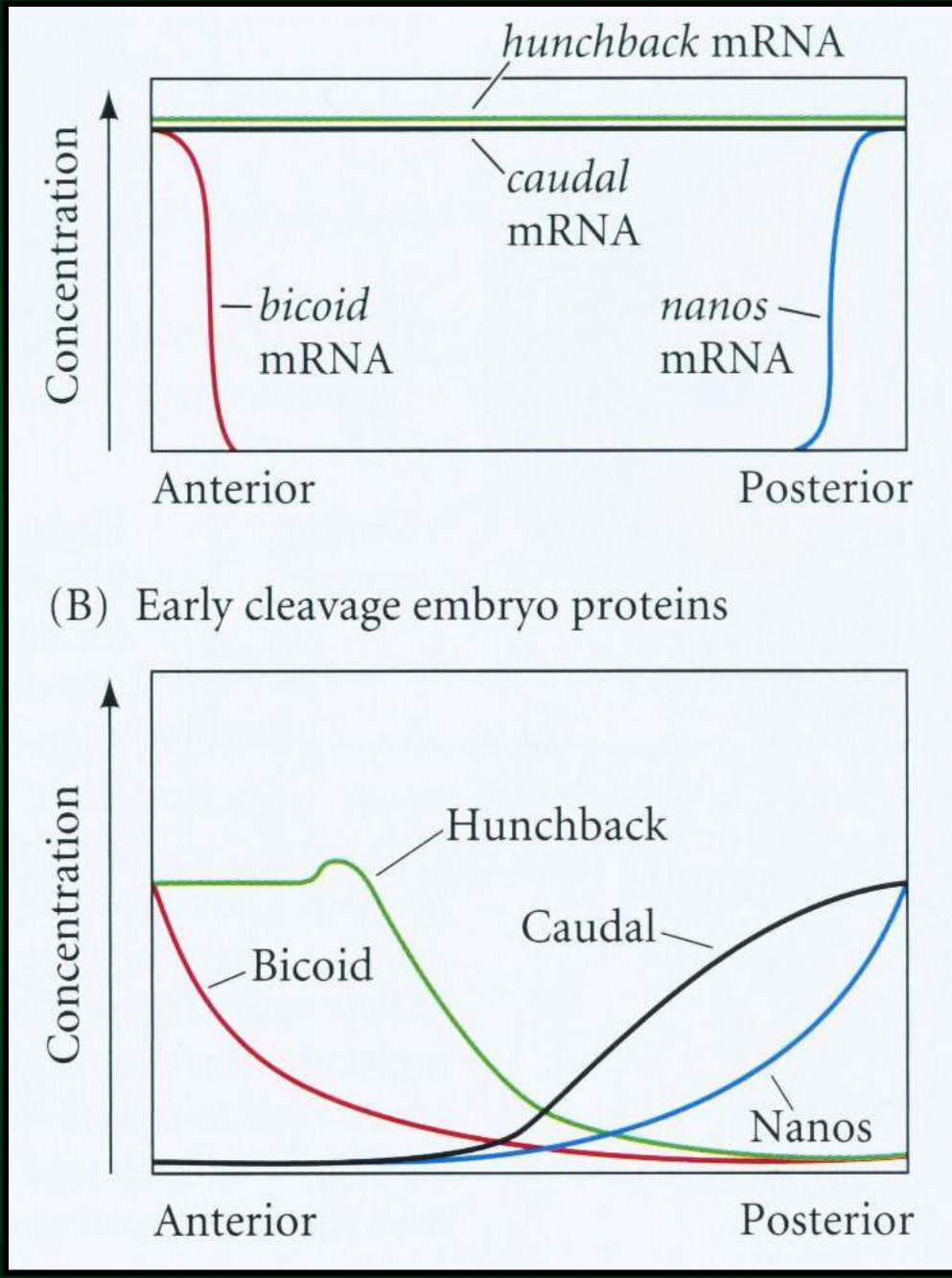
Гилберт, 2010

Drosophila: Гены материнского эффекта

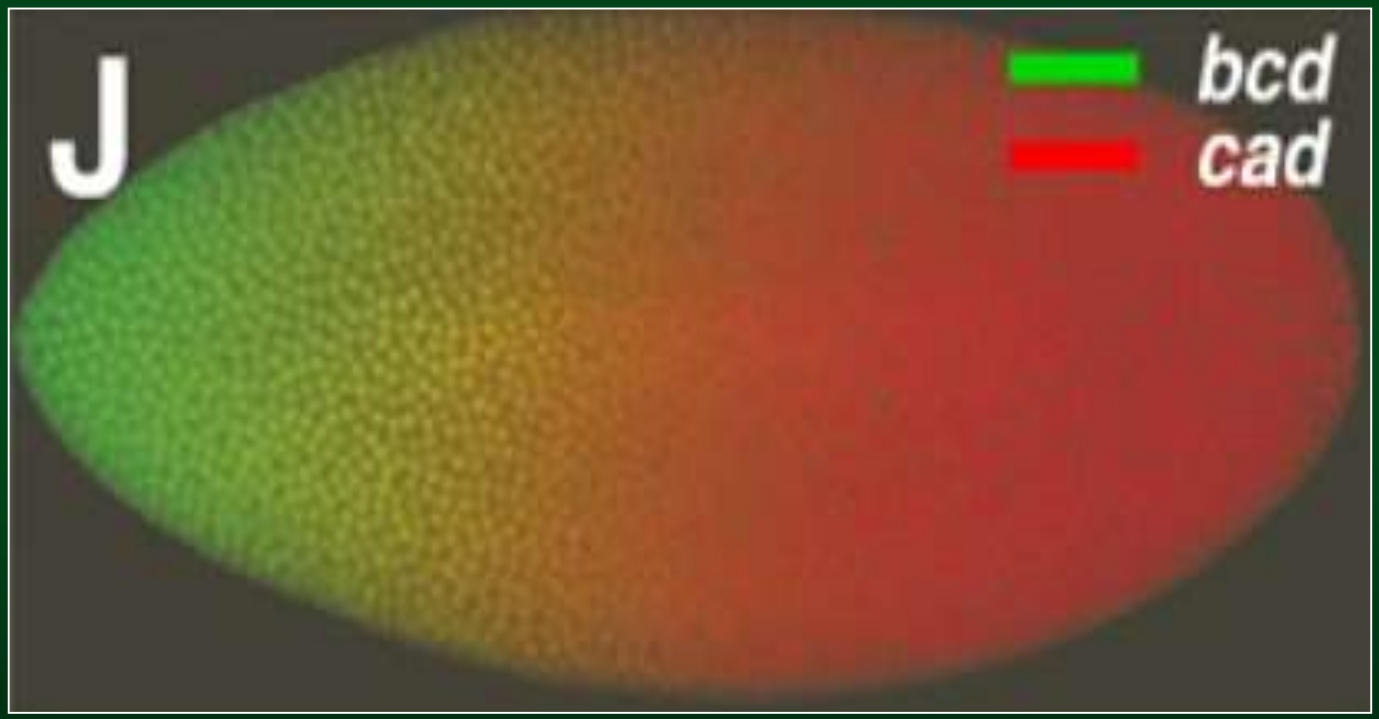
Ген	Мутантный фенотип	Предполагаемые структура и функция
ПЕРЕДНЯЯ ГРУППА		
bicoid (bcd)	Утрата головы и груди, которые замещаются инвертированным тельсоном	Морфоген передней части, содержит гомеодомен, репрессирует *caudal*
exuperantia (exu)	Утрата передних головных структур	Заякоривание иРНК *bicoid* на переднем конце
swallow (swa)	Утрата передних головных структур	Заякоривание иРНК *bicoid*
ЗАДНЯЯ ГРУППА		
nanos (nos)	Отсутствие брюшных структур	Морфоген задней части, репрессирует *hunchback*
tudor (tud)	Отсутствие брюшных структур, Отсутствие полярных клеток	Удерживание иРНК *nanos* на заднем конце
oskar (osk)	Отсутствие брюшных структур, Отсутствие полярных клеток	Удерживание иРНК *nanos*
vasa (vas)	Отсутствие брюшных структур, Отсутствие полярных клеток, нарушения оогенеза	Удерживание иРНК *nanos*
valois (val)	Отсутствие брюшных структур, Отсутствие полярных клеток, нарушения целлюляризации зародыша	Стабилизация комплекса, удерживающего иРНК *nanos*
pumillio (pum)	Отсутствие брюшных структур	Участие в опосредованном связывании белка Nanos с иРНК *hunchback*
caudal (cad)	Отсутствие брюшных структур	Активация задних терминальных генов
КОНЦЕВАЯ ГРУППА		
torso (tor)	Отсутствие терминальных сегментов	Вероятный морфоген для терминальных сегментов
trunk (trk)	Отсутствие терминальных сегментов	Передача сигнала с Torso-like на Torso
fs(1)Nasrat[fs(1)N]	Отсутствие терминальных сегментов, дефектная структура яиц.	Передача сигнала с Torso-like на Torso
fs(1)polehole[fs(1)ph]	Отсутствие терминальных сегментов, дефектная структура яиц.	Передача сигнала с Torso-like на Torso

Гилберт, 2010

Drosophila: Гены материнского эффекта

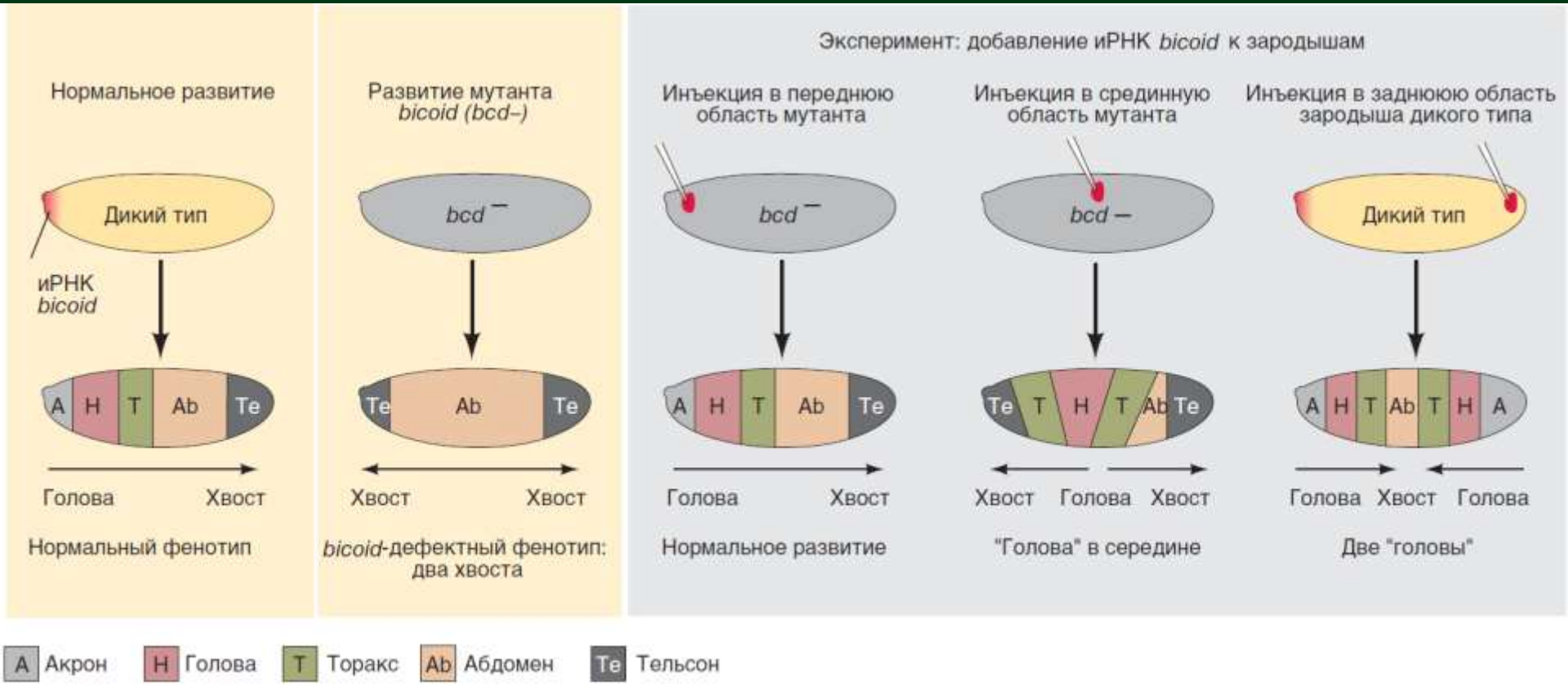


Drosophila: Гены материнского эффекта



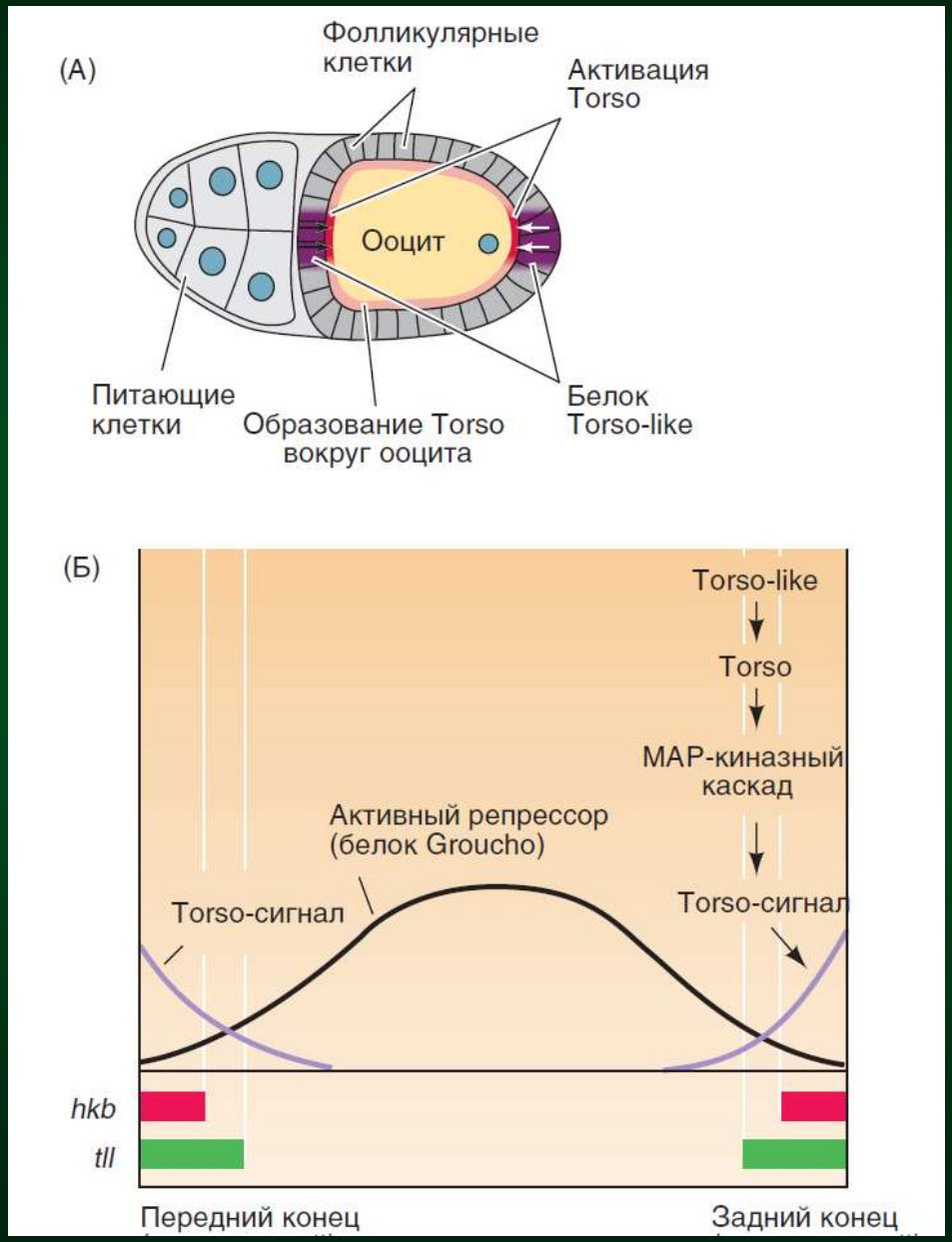
Reinitz et al., 2008

Drosophila: Гены материнского эффекта



Гилберт, 2010

Drosophila: Гены материнского эффекта



gap-гены *tailless* и *huckebein*

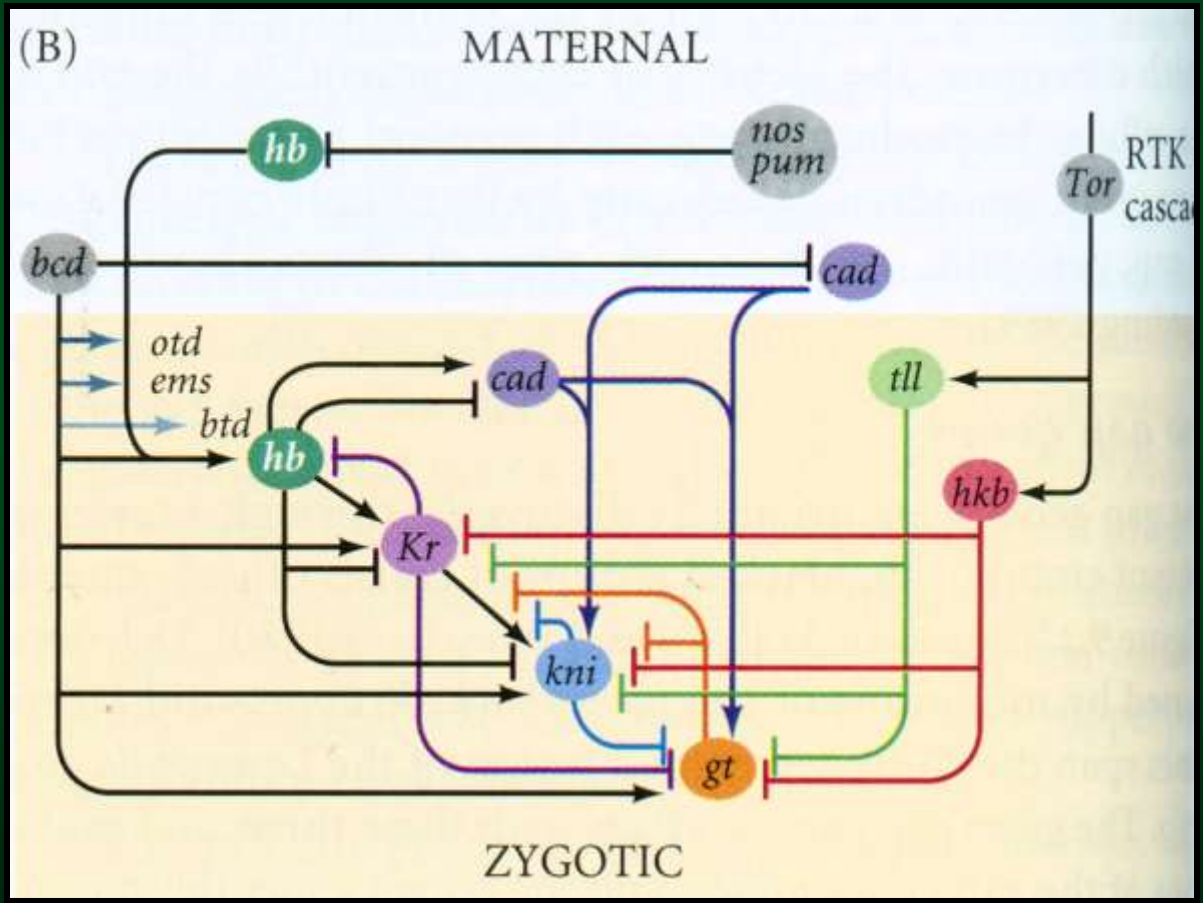
Гилберт, 2010

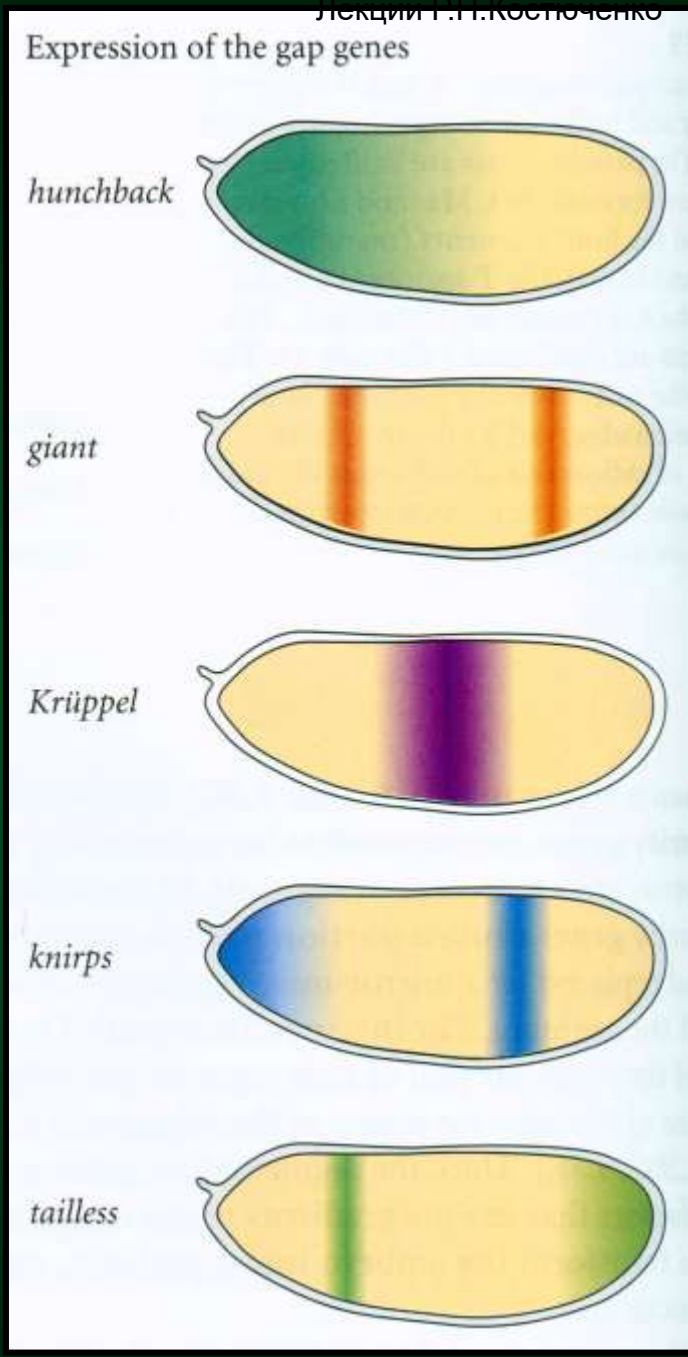
Drosophila: Гены сегментации

Категория	Обозначение
Гены gap	*Krüppel (Kr)* *knirps (kni)* *hunchback (hb)* *giant (gt)* *tailless (tll)* *huckebein(hkb)* *buttonhead (btd)* *empty spiracles(ems)* *ortodenticle (otd)*
Гены pair-rule (первичные)	*hairy (h)* *even-slipped (eve)* *runt (run)*
Гены pair-rule (вторичные)	*fushi tarazu (ftz)* *odd-paired (opa)* *odd-skipped (odd)* *sloppy-paired (slp)* *paired (prd)*
Гены полярности сегментов	*engrailed (en)* *wingless (wg)* *cubitus interruptus (ciD)* *hedghog (hh)* *hedghog (hh)* *fused (fu))* *armadillo (arm)* *patched (ptc)* *gooseberry (gsb)* *pangolin (pan)*

Гилберт, 2010

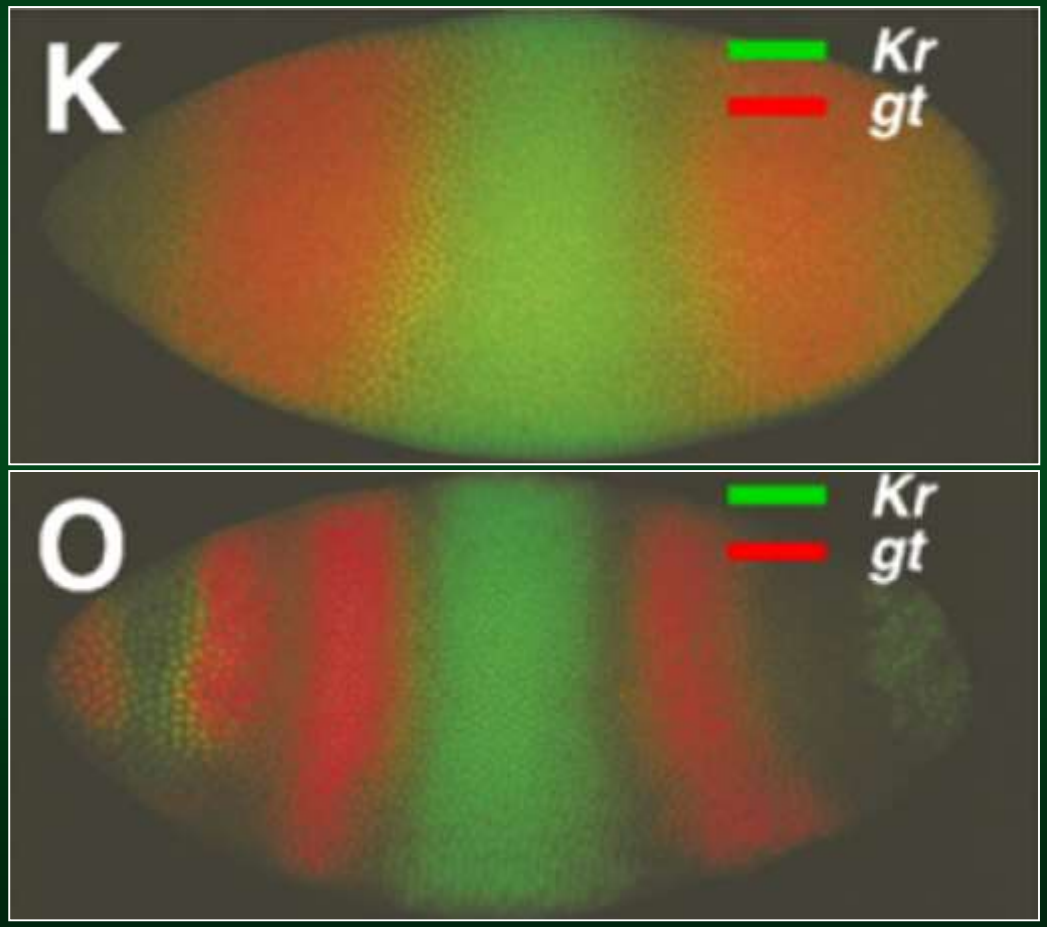
Drosophila: **gap genes**





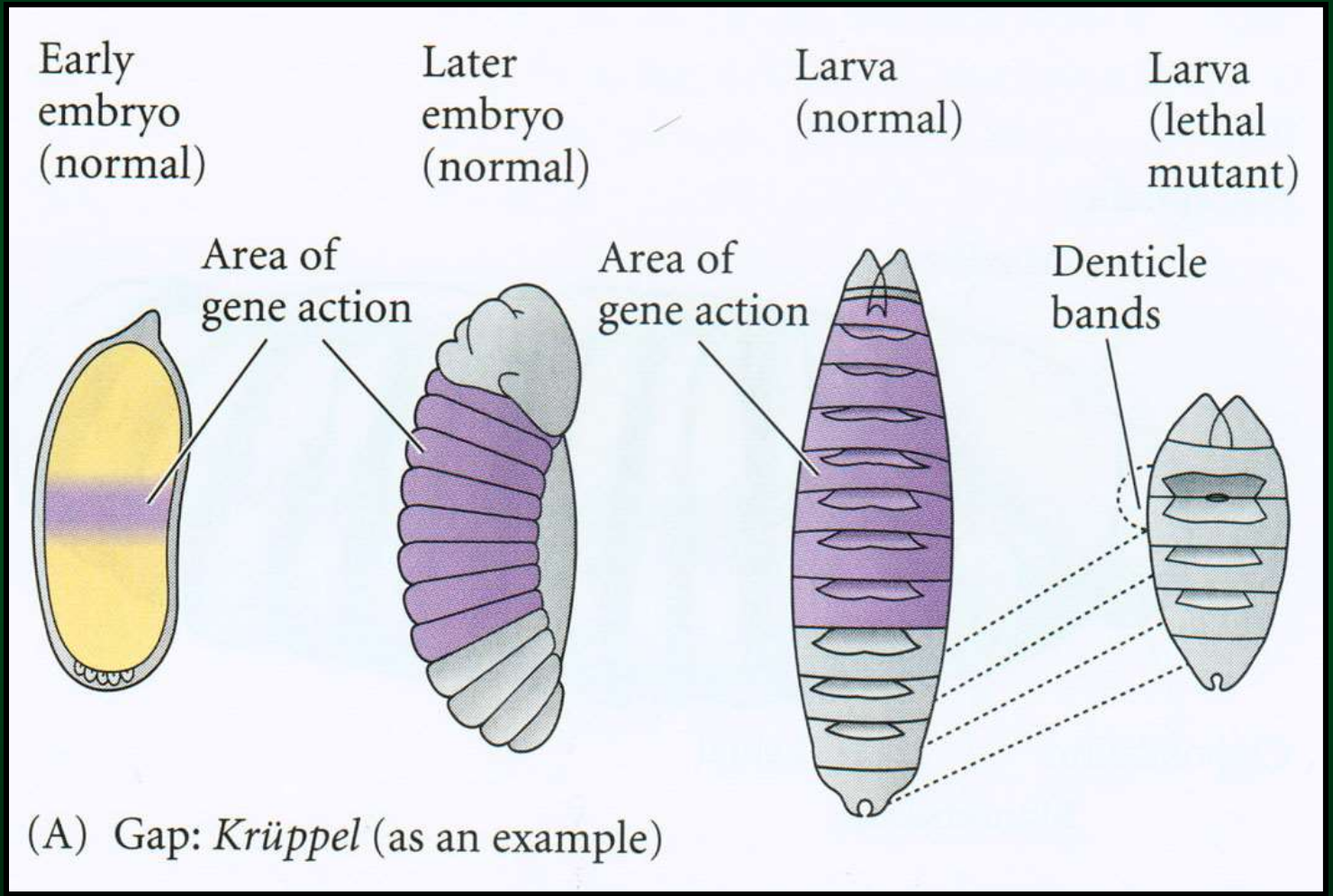
Gilbert, 2010

Drosophila: **gap genes**



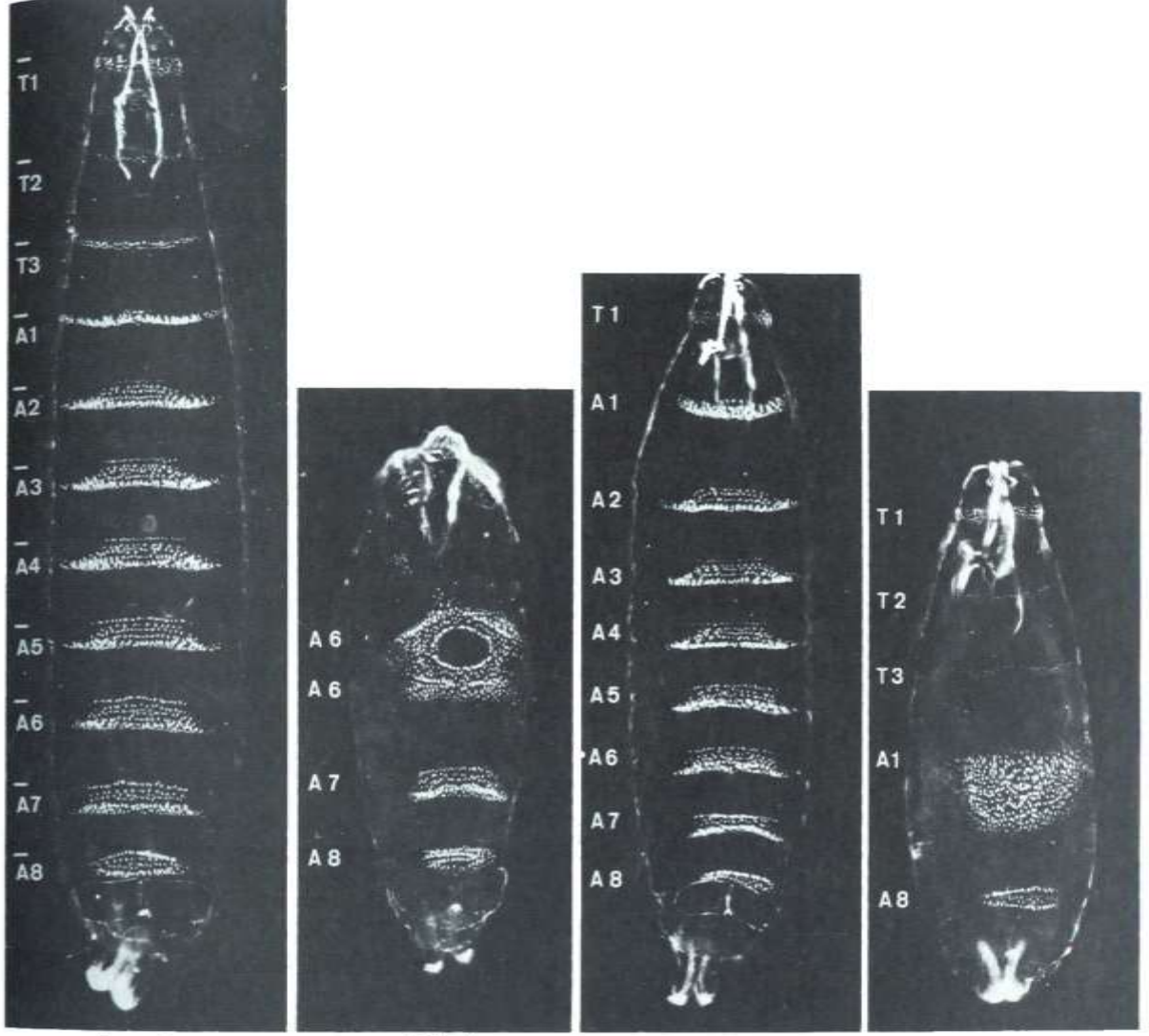
Reinitz et al., 2008

Drosophila: мутационный анализ



Gilbert, 2010

gap genes-
гены пропуска
или **гены пробела**

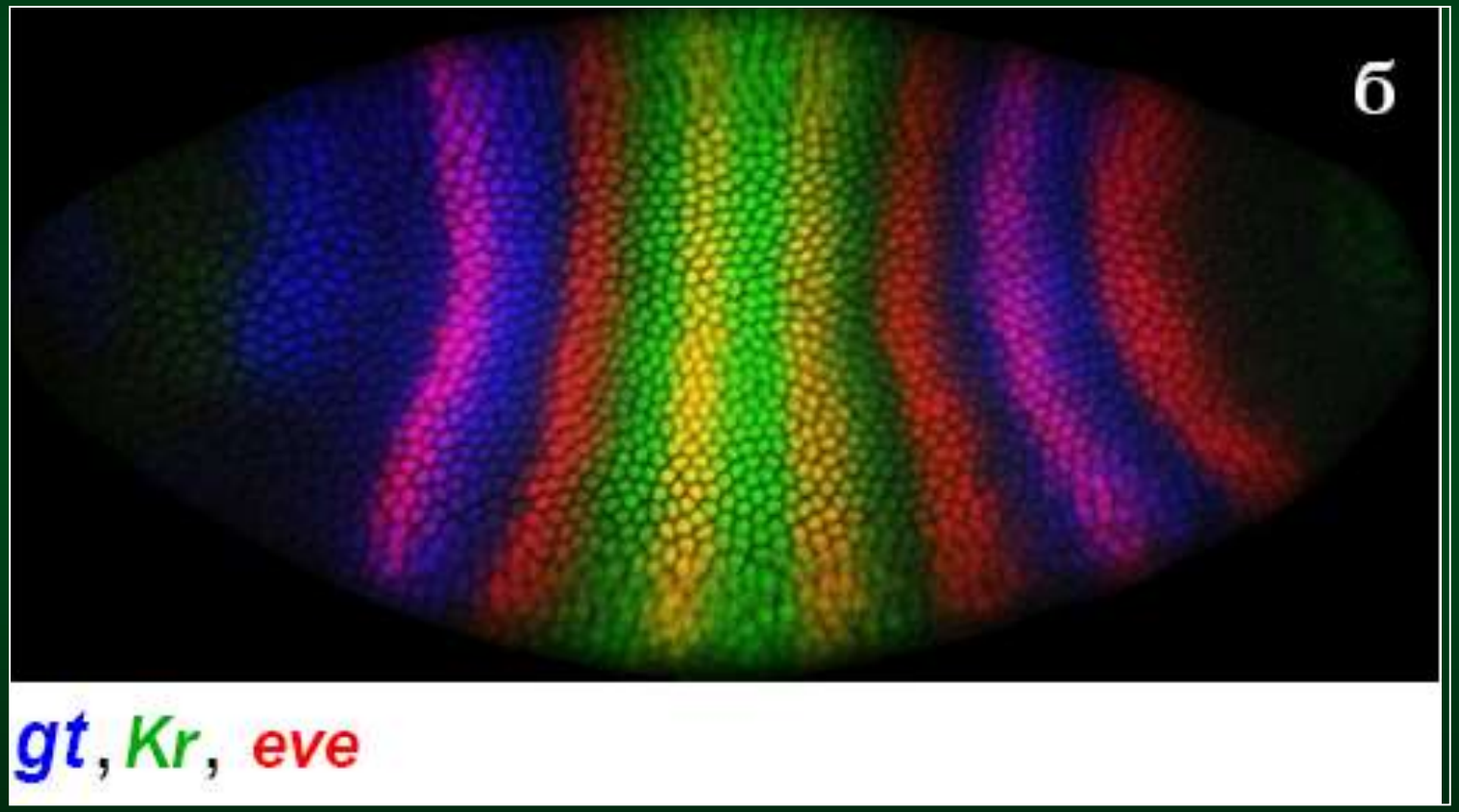


Normal | *Krüppel* | *hunchback* | *knirps*

	Acron	Max	Max	Lab	T1	T2	T3	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	Telson
hunchback																
Krüppel																
knirps																
tailless																
giant																

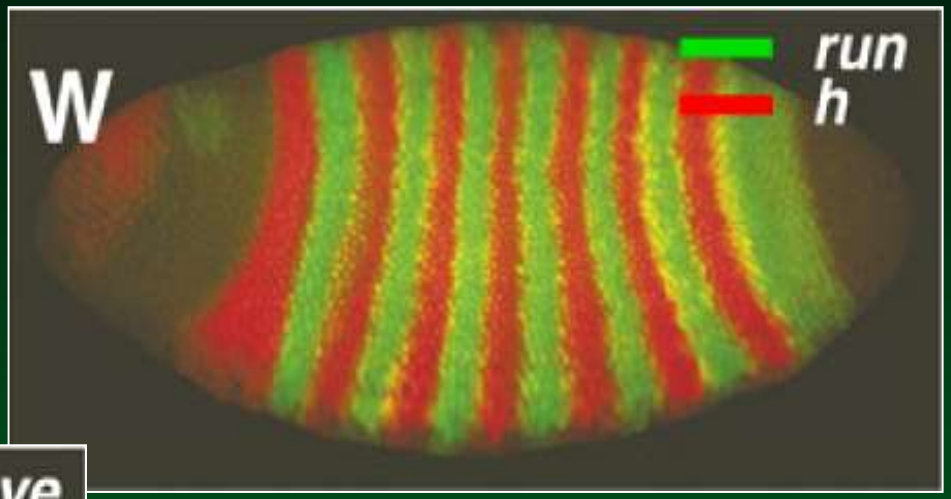
Gilbert, 2010

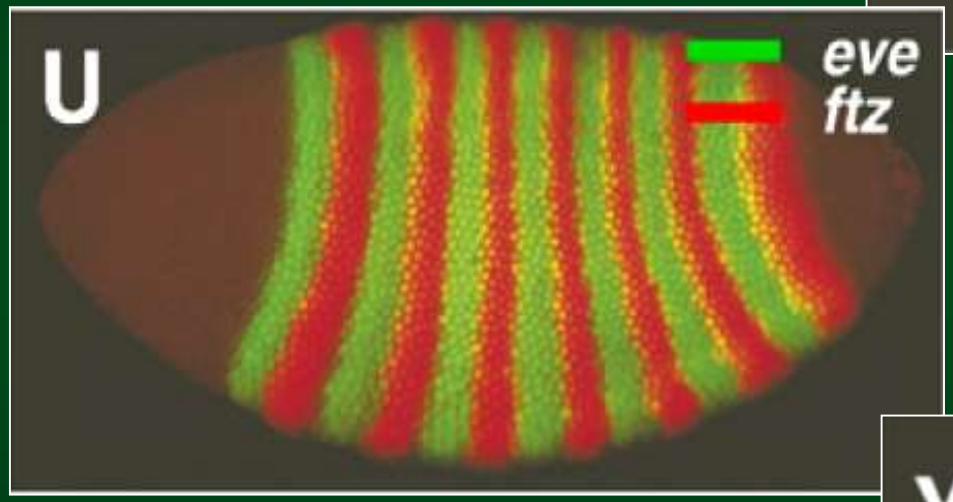
Drosophila:
гены парности (pair rule)

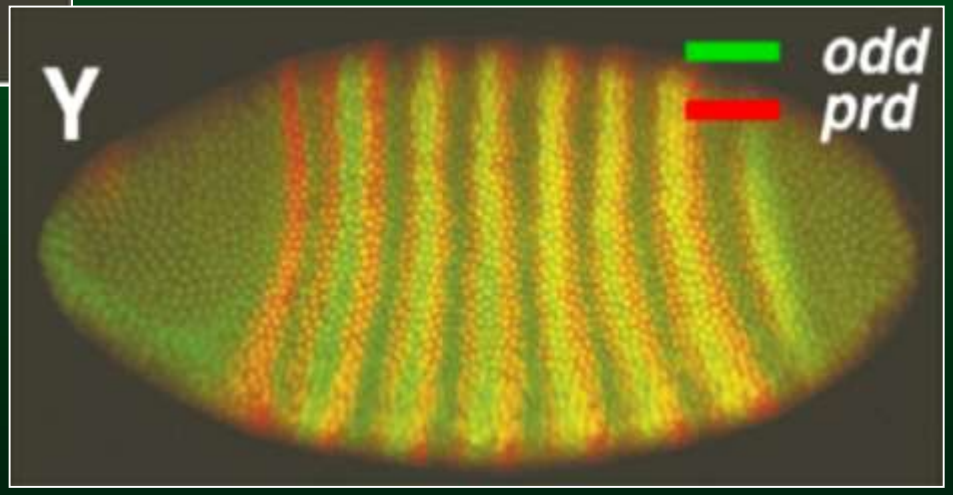


Самсонова, 2008

Drosophila:
гены парности (pair rule)



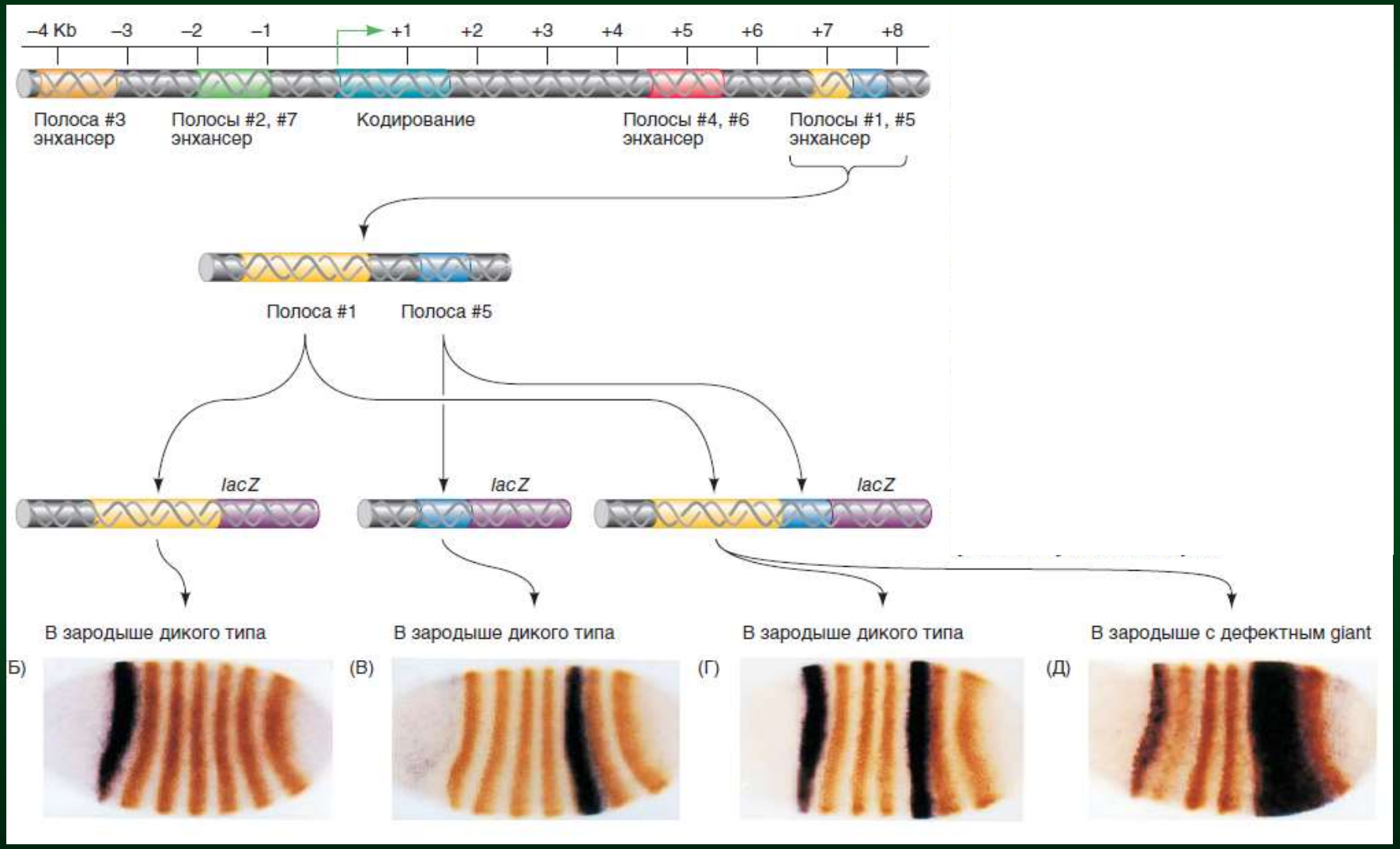




Reinitz et al., 2008

Drosophila: гены парности (pair rule)

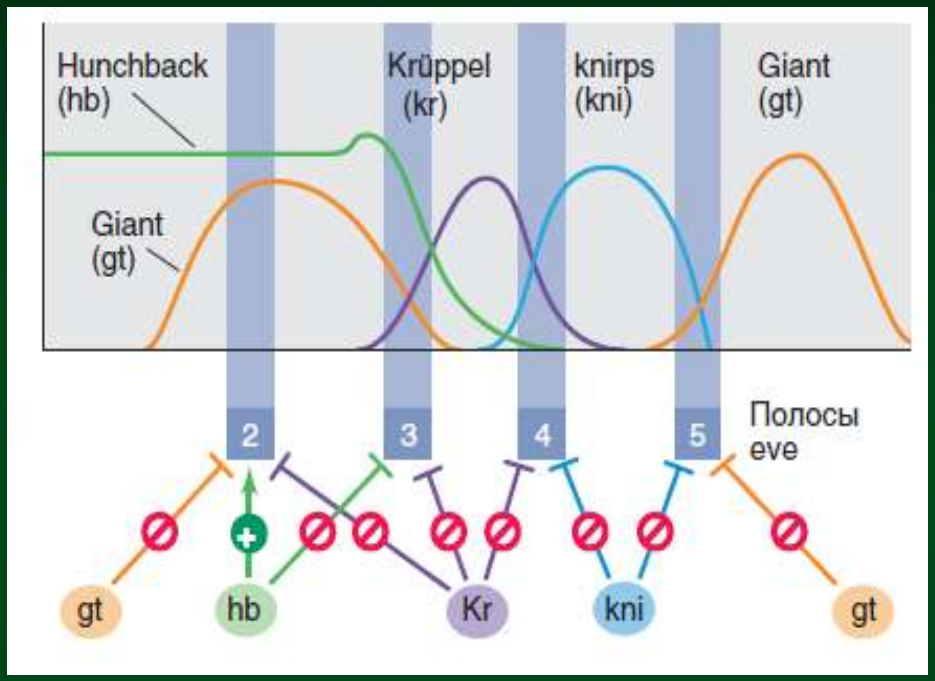
even-skipped (*eve*)

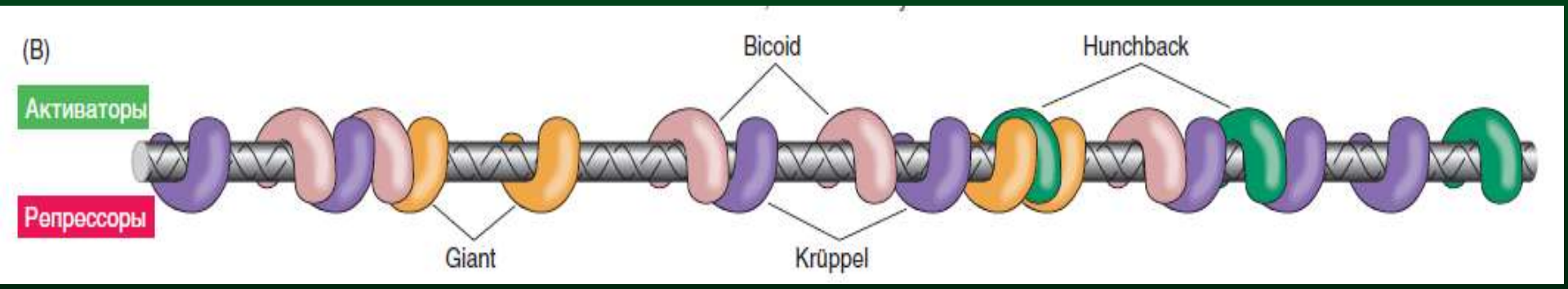


Гилберт, 2010

Drosophila: гены парности (pair rule)

even-skipped (*eve*)

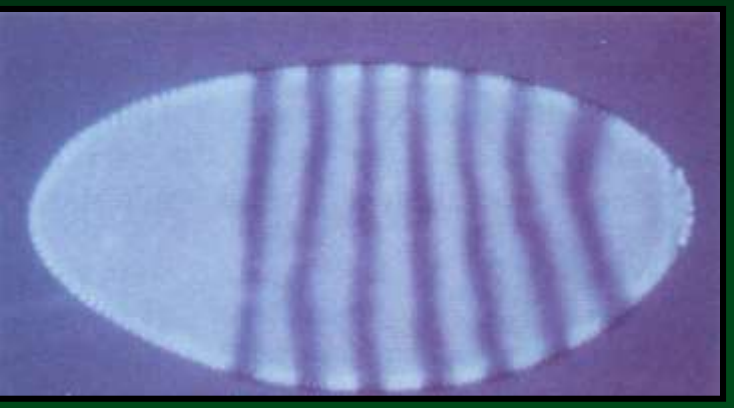


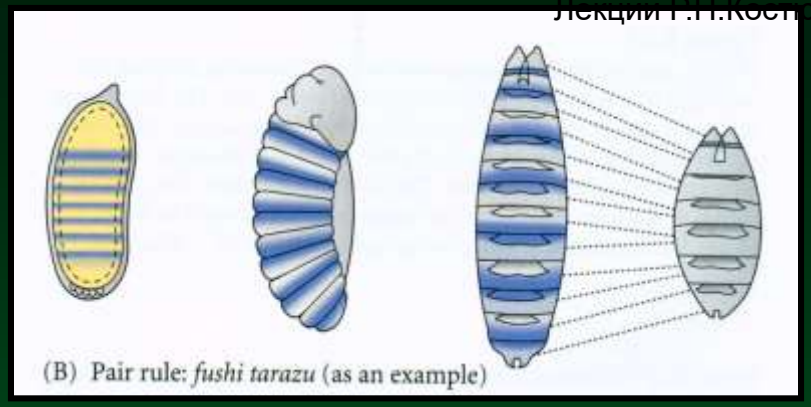


Гилберт, 2010

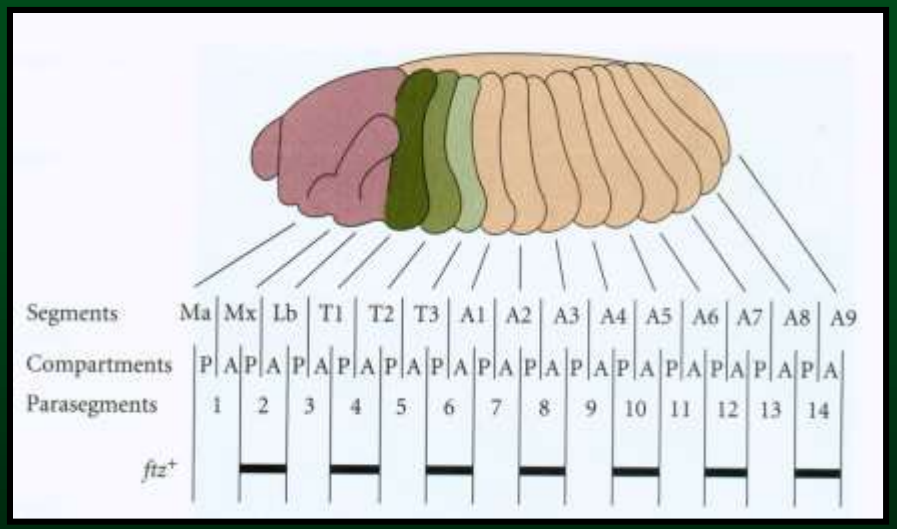
Drosophila:

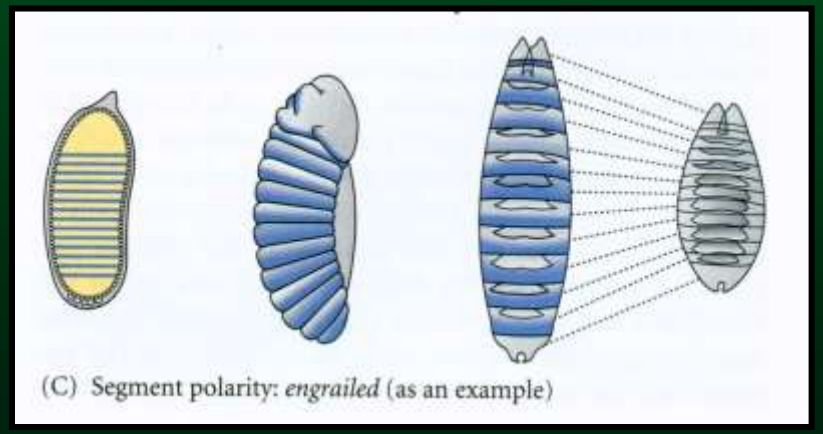
гены парности (pair rule)



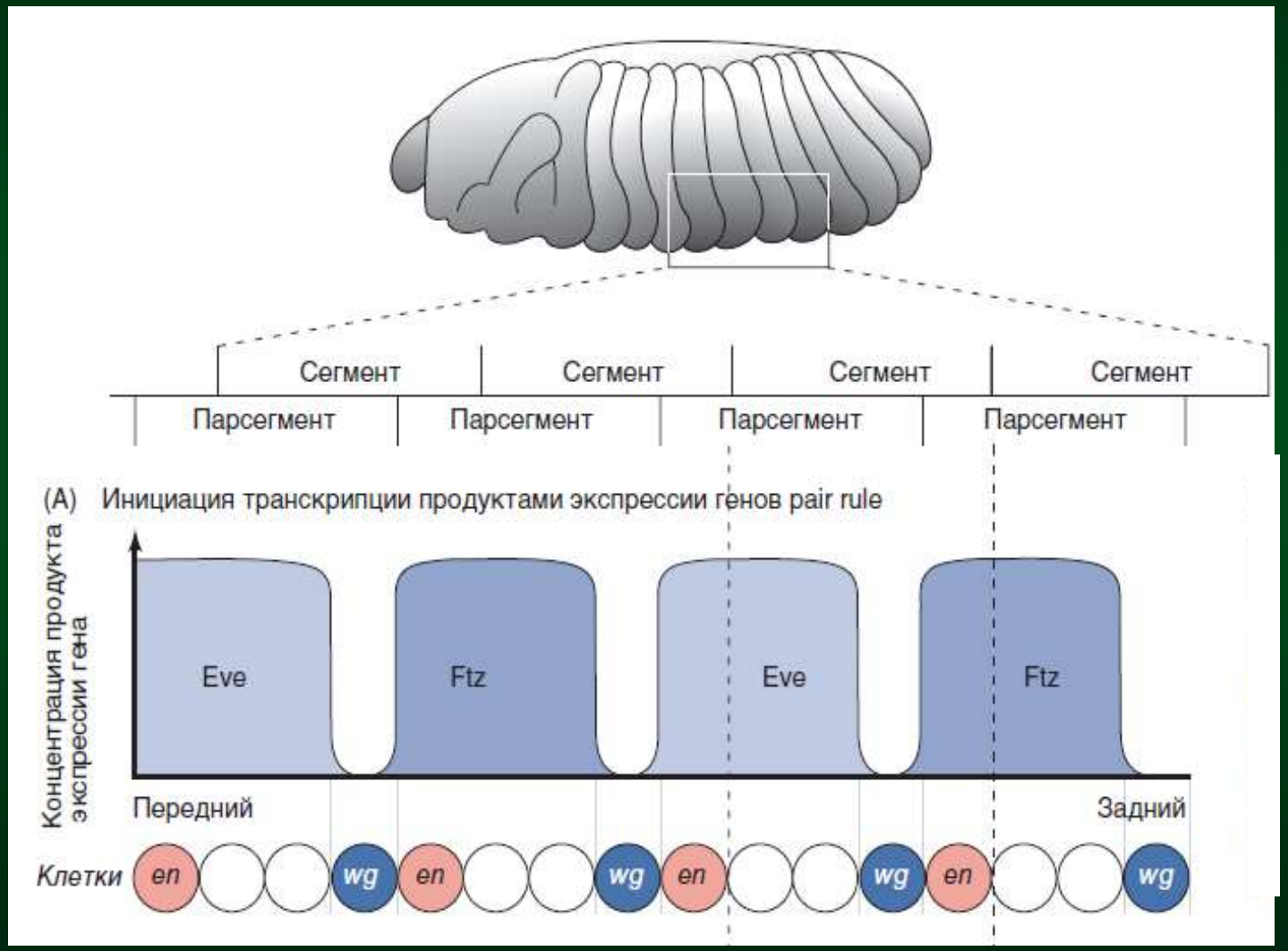


гены полярности сегментов (segment polarity)

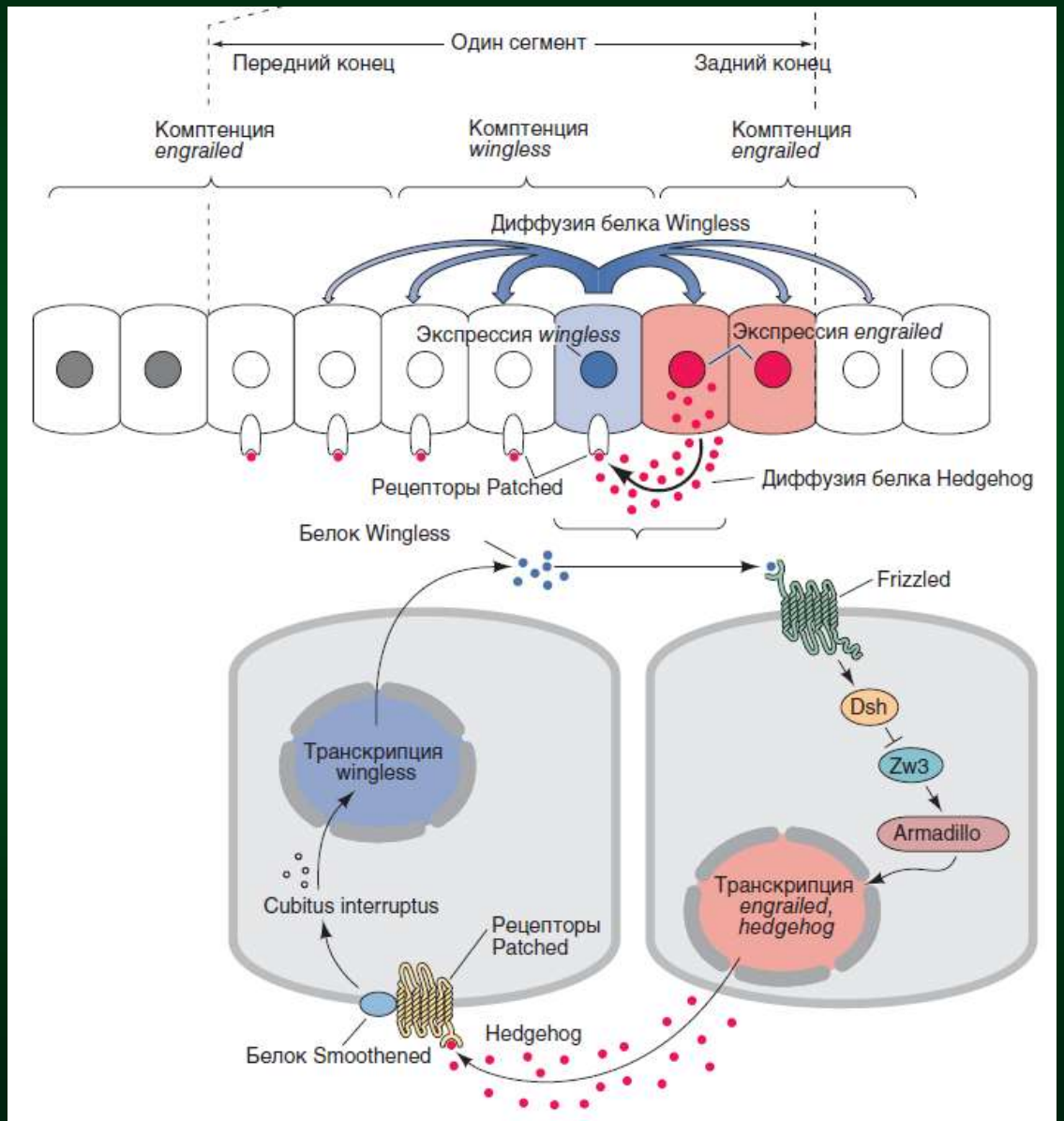




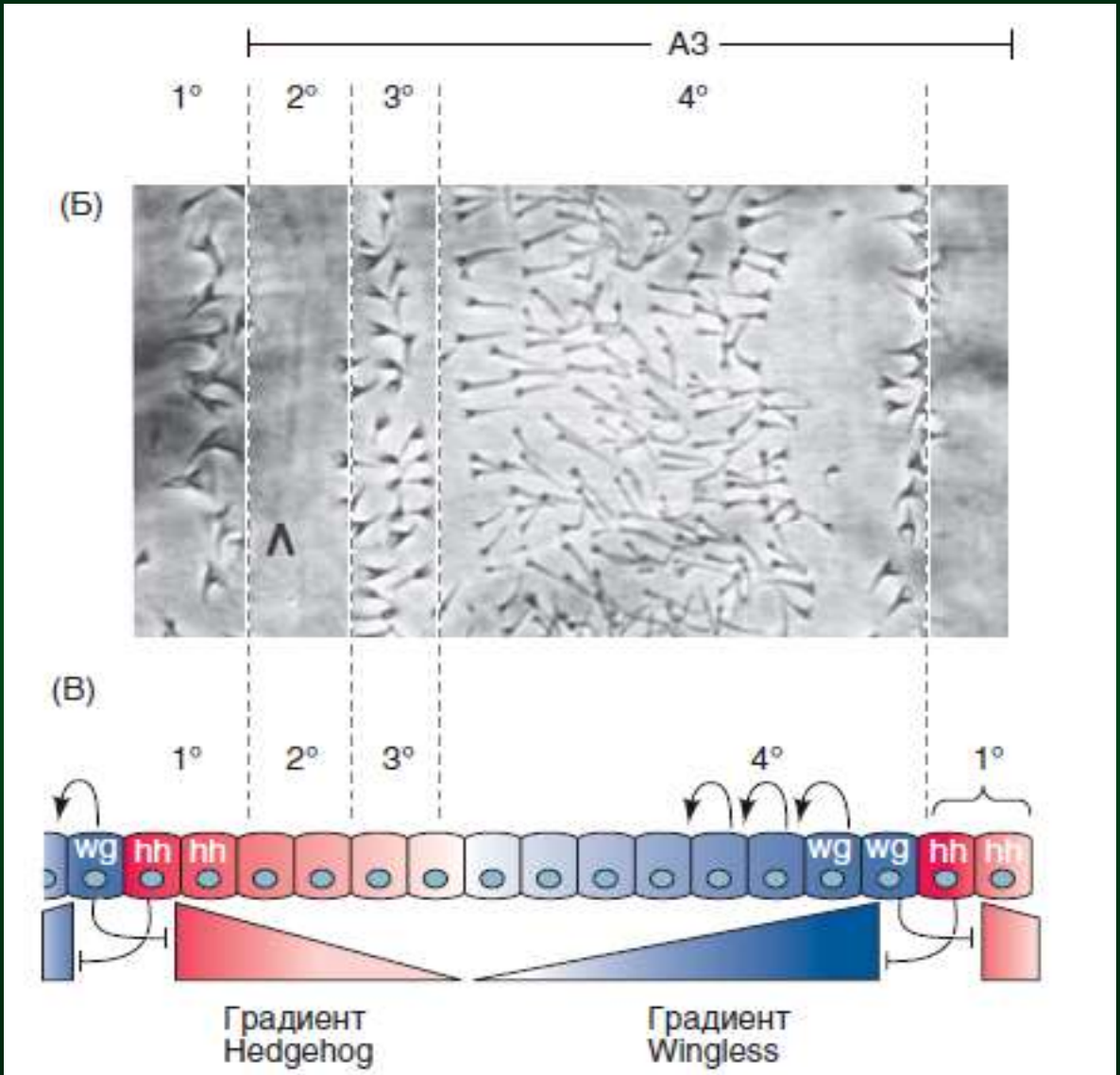
Drosophila: гены полярности сегментов *engrailed* и *wingless*



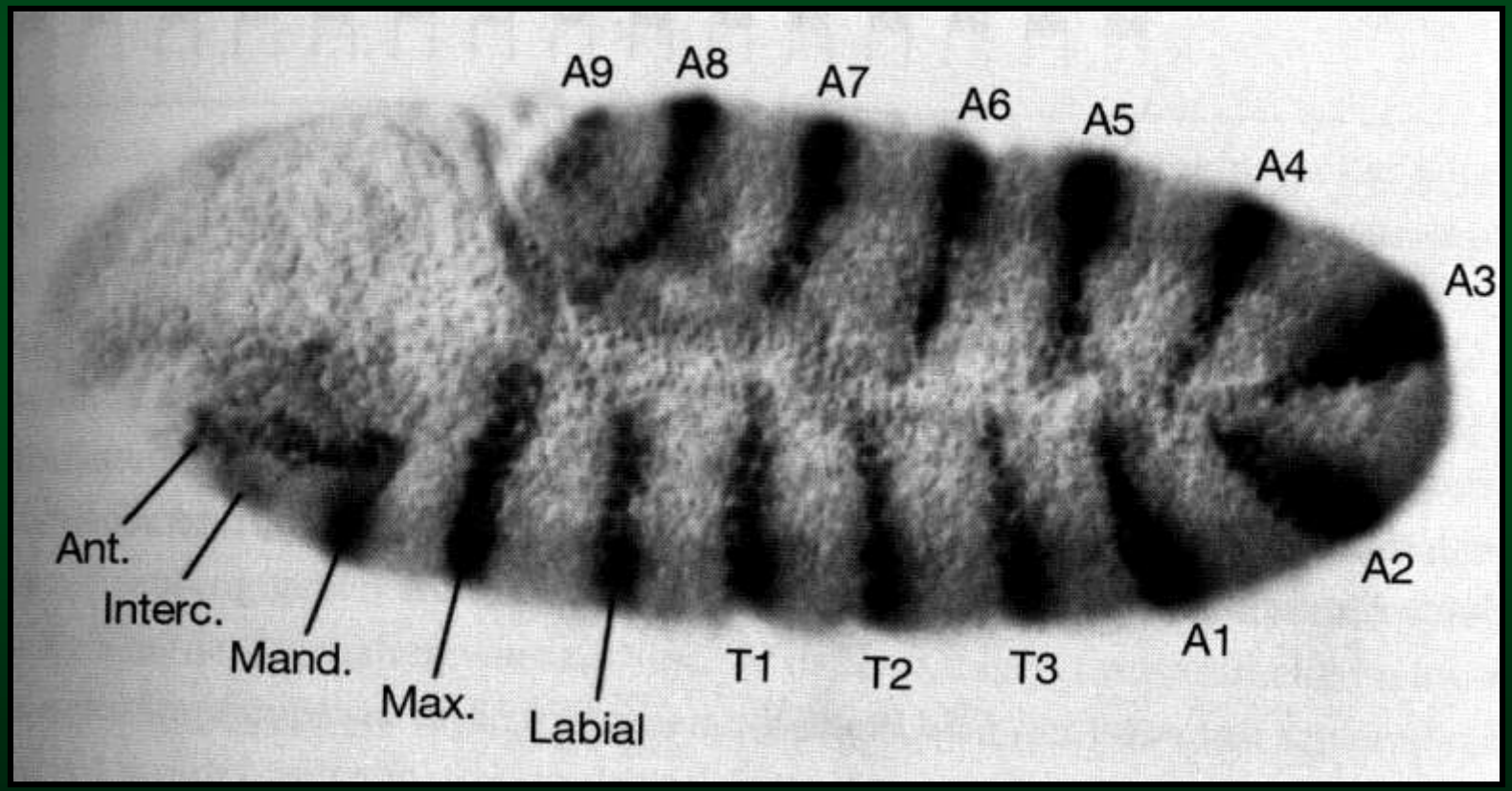
Drosophila: гены полярности сегментов *engrailed* и *wingless*



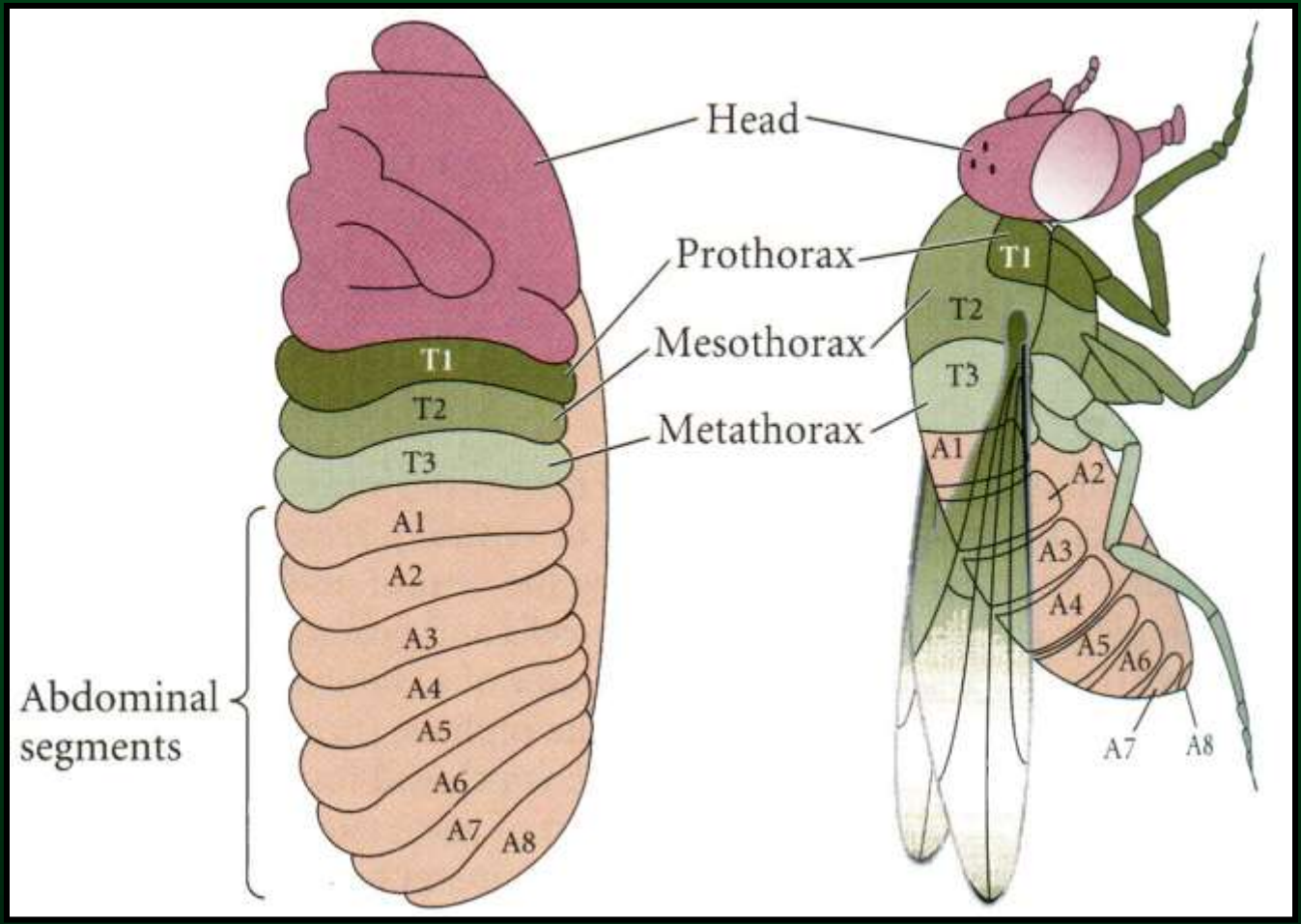
Drosophila: гены полярности сегментов



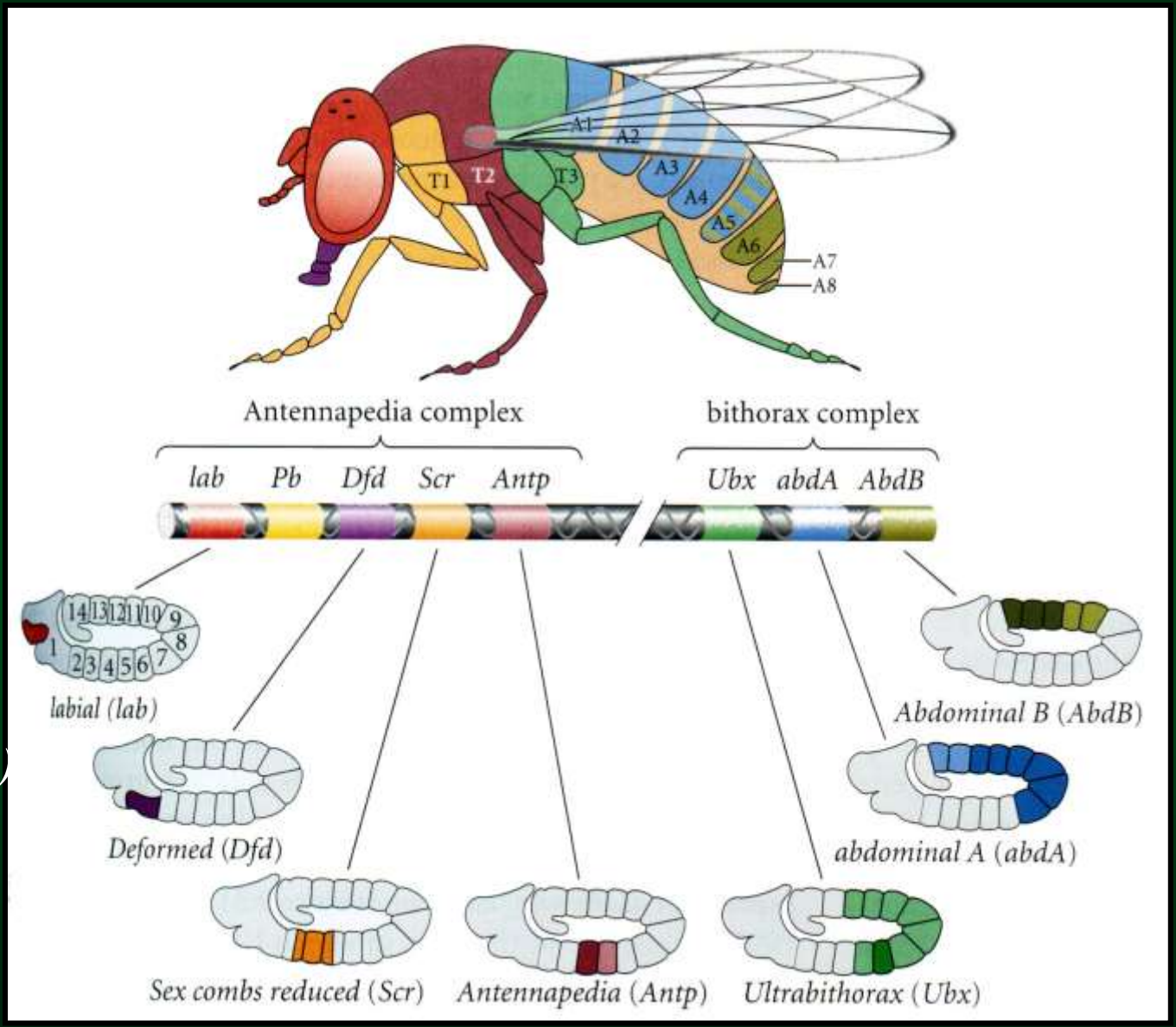
Drosophila: engrailed



Drosophila: структуры специфицированы вдоль предне-задней оси

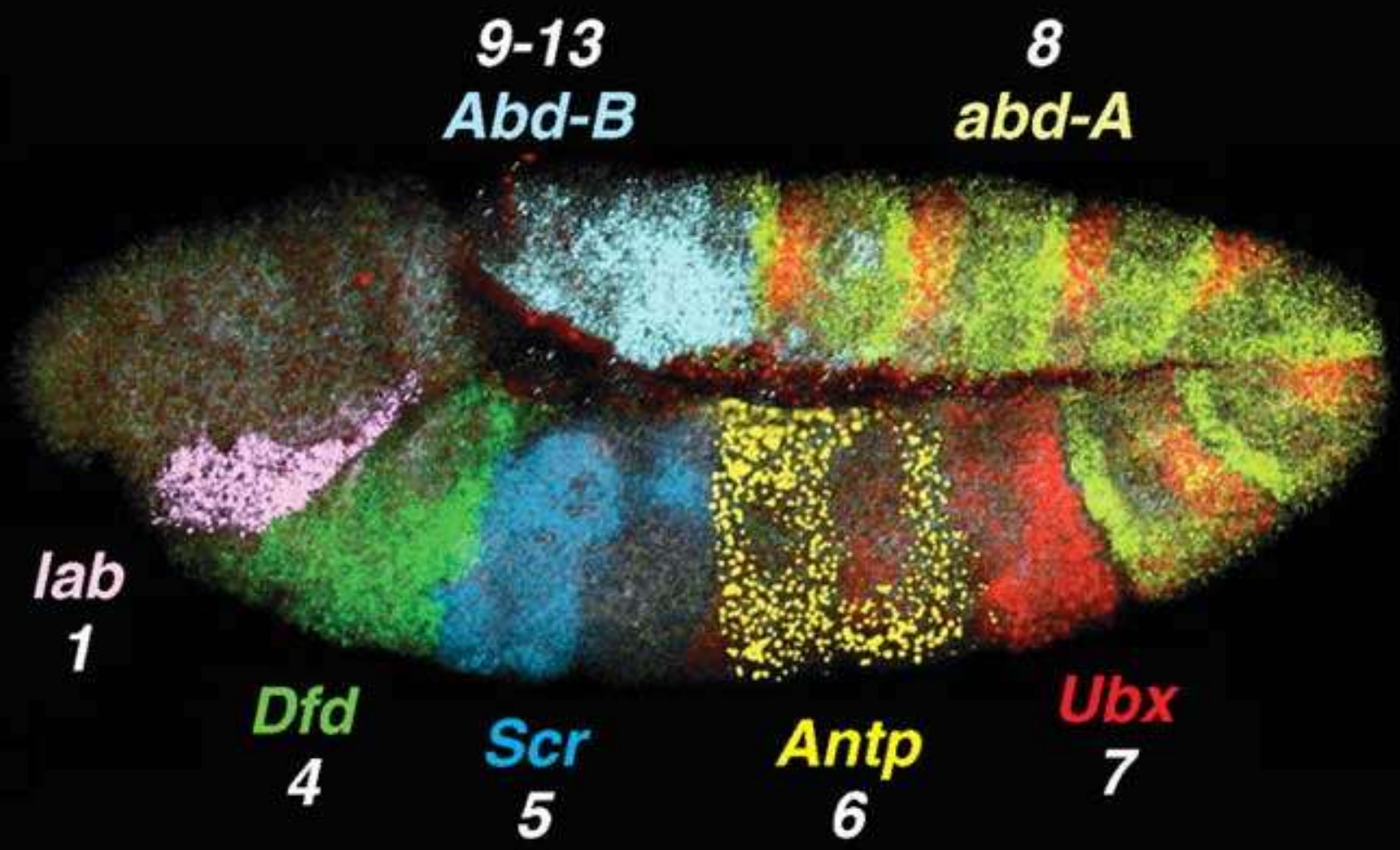


Drosophila: Hox гены



определяют судьбу участков тела (специфицируют) вдоль передне-задней оси

Hox gene activity, *Drosophila* embryo



Hox homology groups

Lemons D, McGinnis W (2006)

Drosophila: гомеозисные гены

Рисунок 9.29
Эта четырёхкрылая плодовая мушка была получена, сведением воедино трёх мутаций в *цис*-регуляторных элементах гена *ultrabithorax*. Мутации такого рода эффективно трансформируют третий торакальный сегмент в дополнительный второй (то есть превращают жужжальца в крылья). Фото E. B. Lewis.

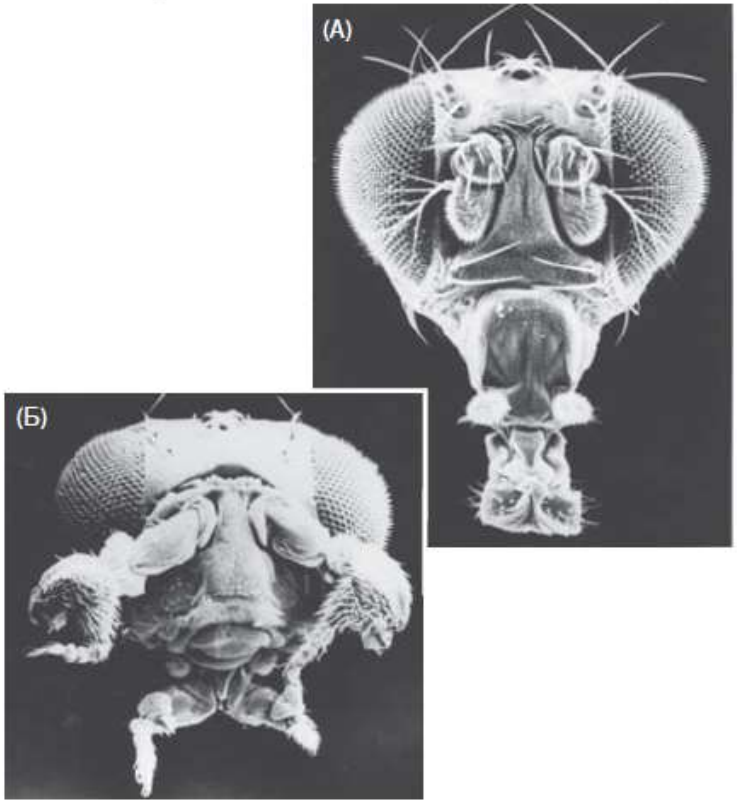
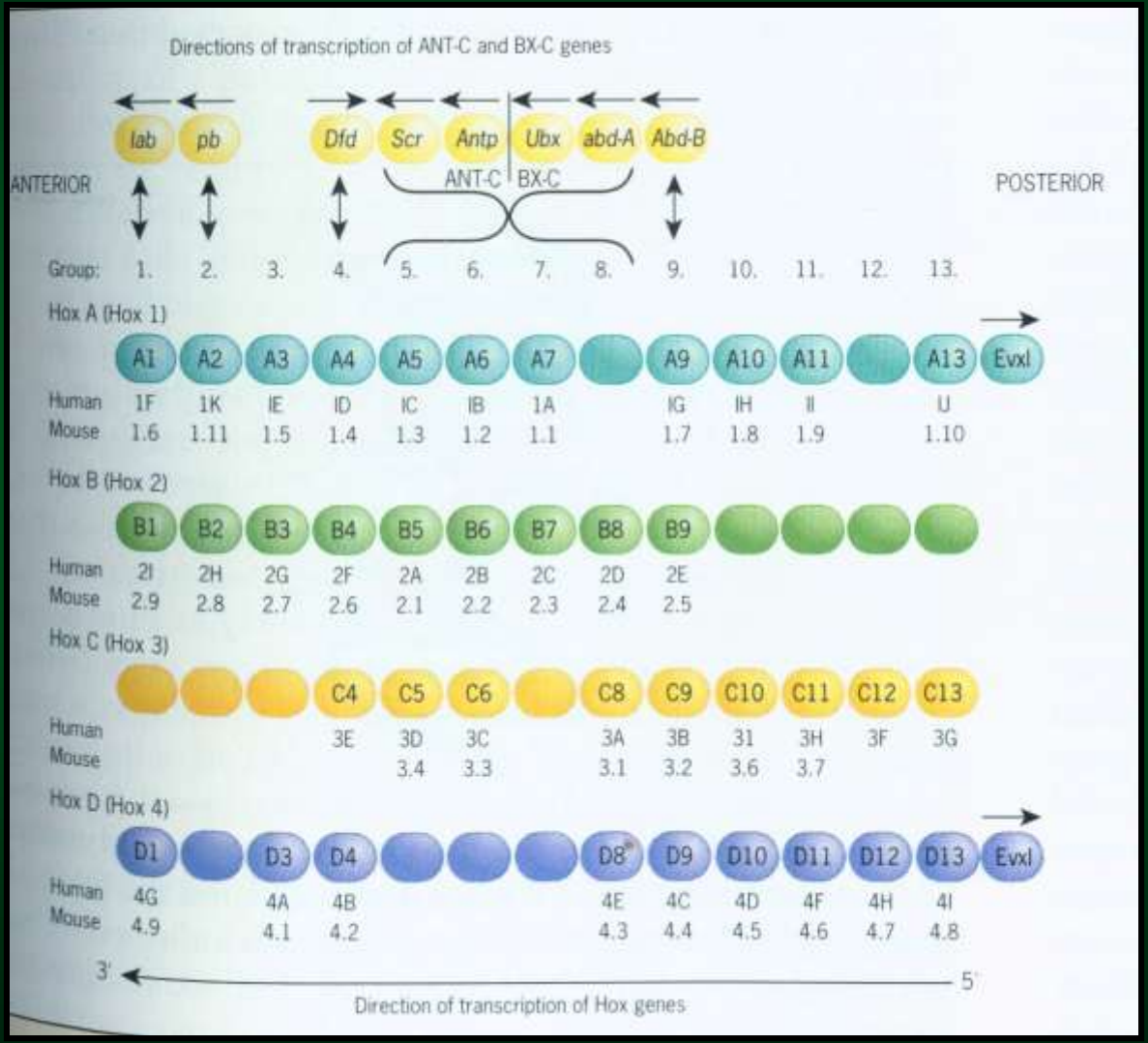


Рисунок 9.30
А — Голова мушки дикого типа. Б — Голова мушки, несущей мутацию *Antennapedia*, превращающую антенны в ноги. По Kaufman et al. 1990; фото T. C. Kaufman.

Hox гены


Directions of transcription of ANT-C and BX-C genes
lab
pb
Dfd
Scr
Antp
Ubx
abd-A
Abd-B
ANTERIOR
ANT-C
BX-C
POSTERIOR
Group: 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13.
Hox A (Hox 1)
A1 A2 A3 A4 A5 A6 A7 A9 A10 A11 A13 Evxl
Human 1F 1K IE ID IC IB 1A IG IH II U
Mouse 1.6 1.11 1.5 1.4 1.3 1.2 1.1 1.7 1.8 1.9 1.10
Hox B (Hox 2)
B1 B2 B3 B4 B5 B6 B7 B8 B9
Human 2I 2H 2G 2F 2A 2B 2C 2D 2E
Mouse 2.9 2.8 2.7 2.6 2.1 2.2 2.3 2.4 2.5
Hox C (Hox 3)
C4 C5 C6 C8 C9 C10 C11 C12 C13
Human 3E 3D 3C 3A 3B 31 3H 3F 3G
Mouse 3.4 3.3 3.1 3.2 3.6 3.7
Hox D (Hox 4)
D1 D3 D4 D8 D9 D10 D11 D12 D13 Evxl
Human 4G 4A 4B 4E 4C 4D 4F 4H 4I
Mouse 4.9 4.1 4.2 4.3 4.4 4.5 4.6 4.7 4.8
3'
5'
Direction of transcription of Hox genes