

В. ЕФРЕМОВ

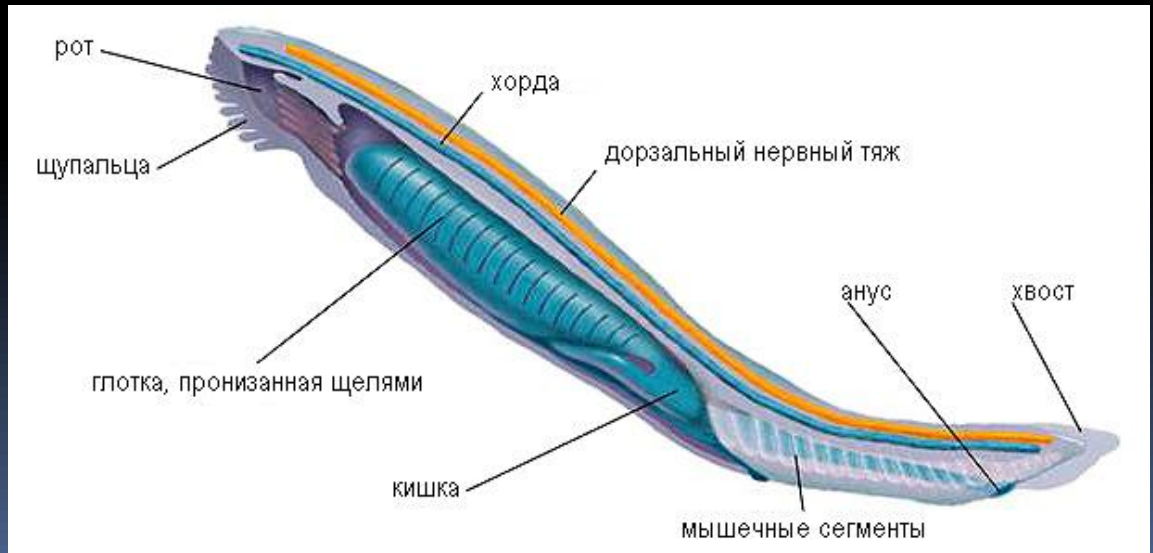
Эмбриональное развитие ланцетника (*Branchiostoma*)



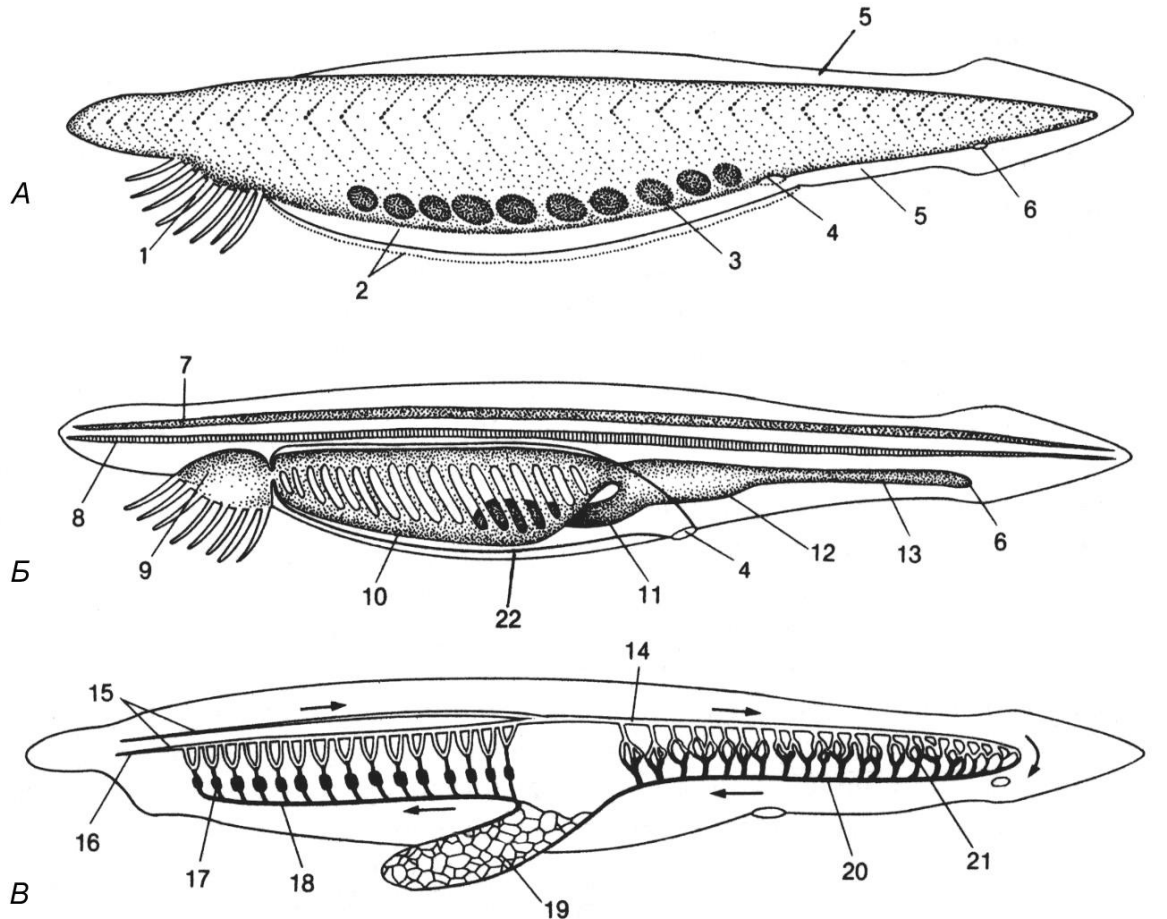
внешний вид



ланцетник в песчаной норке



Строение тела ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*)



А – внешний вид (метамерность мускулатуры и положение сегментарных гонад (3). 1 – цирры (ротовые щупальца); 2 – метаплевральная складка; 4 – атриопор; 5 – непарная плавниковая складка; 6 – анальное отверстие.

Б – нервная система (7); хорда (8); 9 – ротовая полость; 10 – глотка с жаберными щелями; пищеварительная система (11, 12, 13).

В – кровеносная система: 14-15 – спинная аорта; 17-18 – брюшная аорта и луковички; 19 - воротная система печени

по Хадорн и Венер (1989)



Ланцетник впервые был описан в 1774 году русским академиком П.С. Палласом как моллюск (*Limax lanceolatus*), затем продолжительное время ланцетников относили к рыбам. И только строго научные исследования А.О. Ковалевского обнаружили в развитии этого животного много черт сходства с развитием беспозвоночных. По общему признанию, современные *Ascania* это тупиковая боковая ветвь Хордовых.

Петр Симон Паллас (1741-1811) - крупнейший естествоиспытатель XVIII в. Сделанные им открытия способствовали развитию зоологии, ботаники, геологии, минералогии, палеонтологии и других наук

Бесчерепные в системе Хордовых

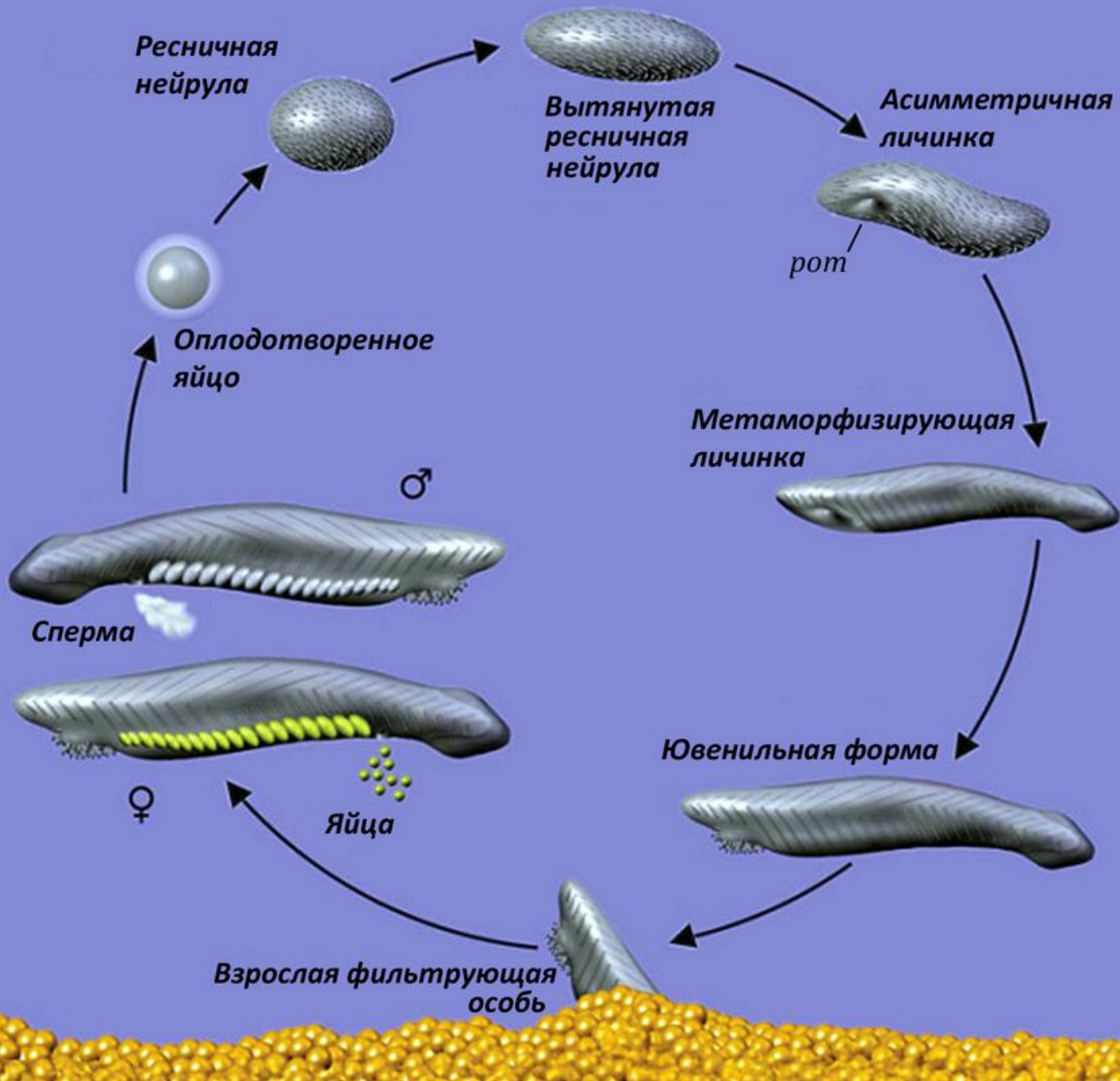


Недавно проведенный филогенетический анализ поменял местами Ланцетника и Оболочников в системе Хордовых, переместив Ланцетника базально по отношению к кладам Оболочников и Позвоночных.

Сравнение экспрессии и функции генов, принимающих участие в организации осей тела ранних зародышей Ланцетника и Позвоночных показало, что, несмотря на морфологические различия в гастрюляции между ними, и те и другие используют в сущности одни и те же механизмы контроля и регуляции раннего эмбрионального развития.

**Жизненный
цикл
*Branchiostoma
floridae***

(из Garsia-Fernandez et al., 2009)



Оплодотворённая яйцеклетка *Branchiostoma belcheri*

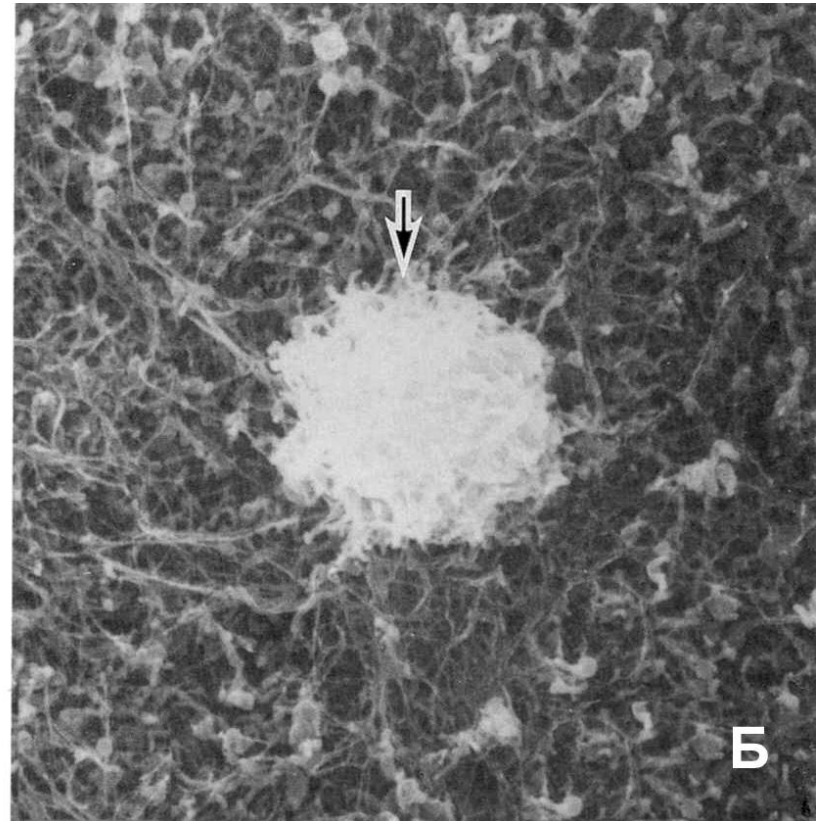
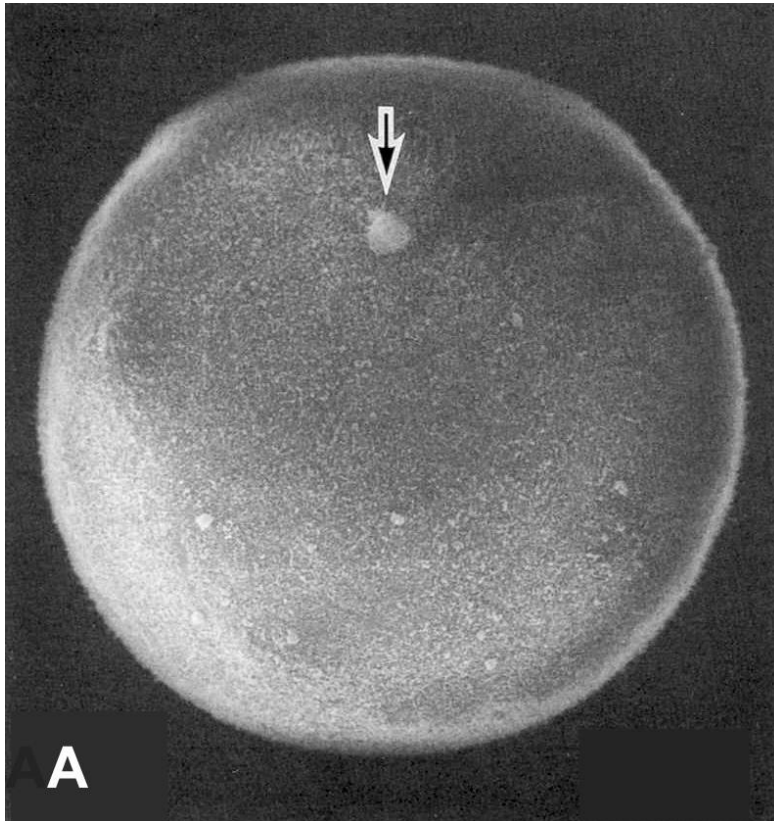
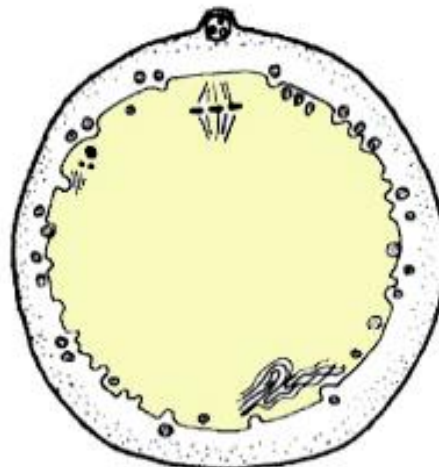


Фото выполнены с помощью сканирующего электронного микроскопа. Стрелками обозначено второе полярное тельце. На правом фото при большем увеличении на поверхности зиготы можно видеть полярное тельце и многочисленные микроворсинки

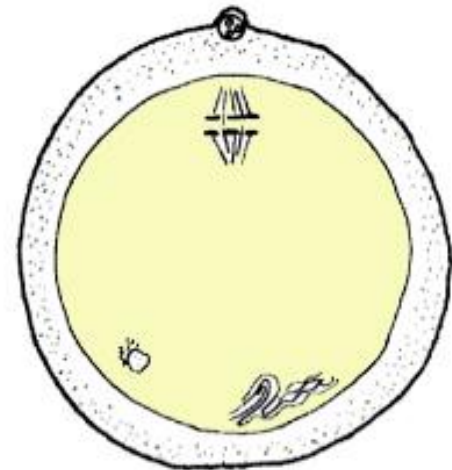
События в яйце *Branchiostoma floridae* в первые 16 мин после оплодотворения



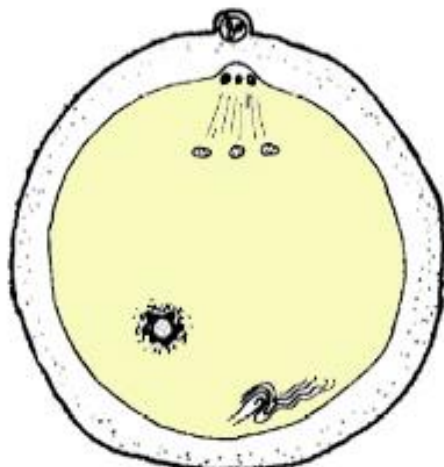
неоплодотворенное



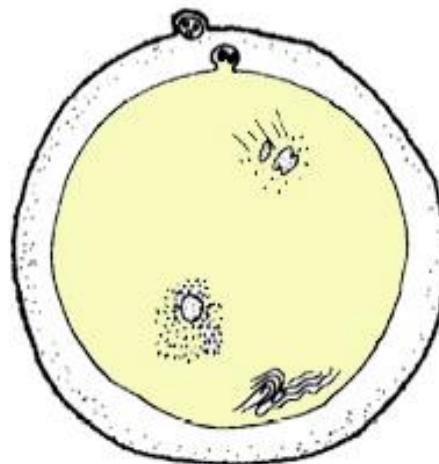
45 сек



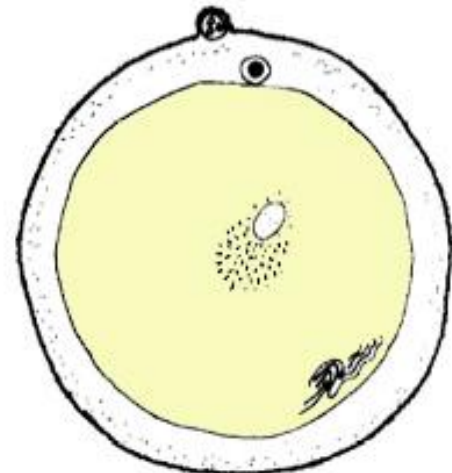
2 мин



6 мин

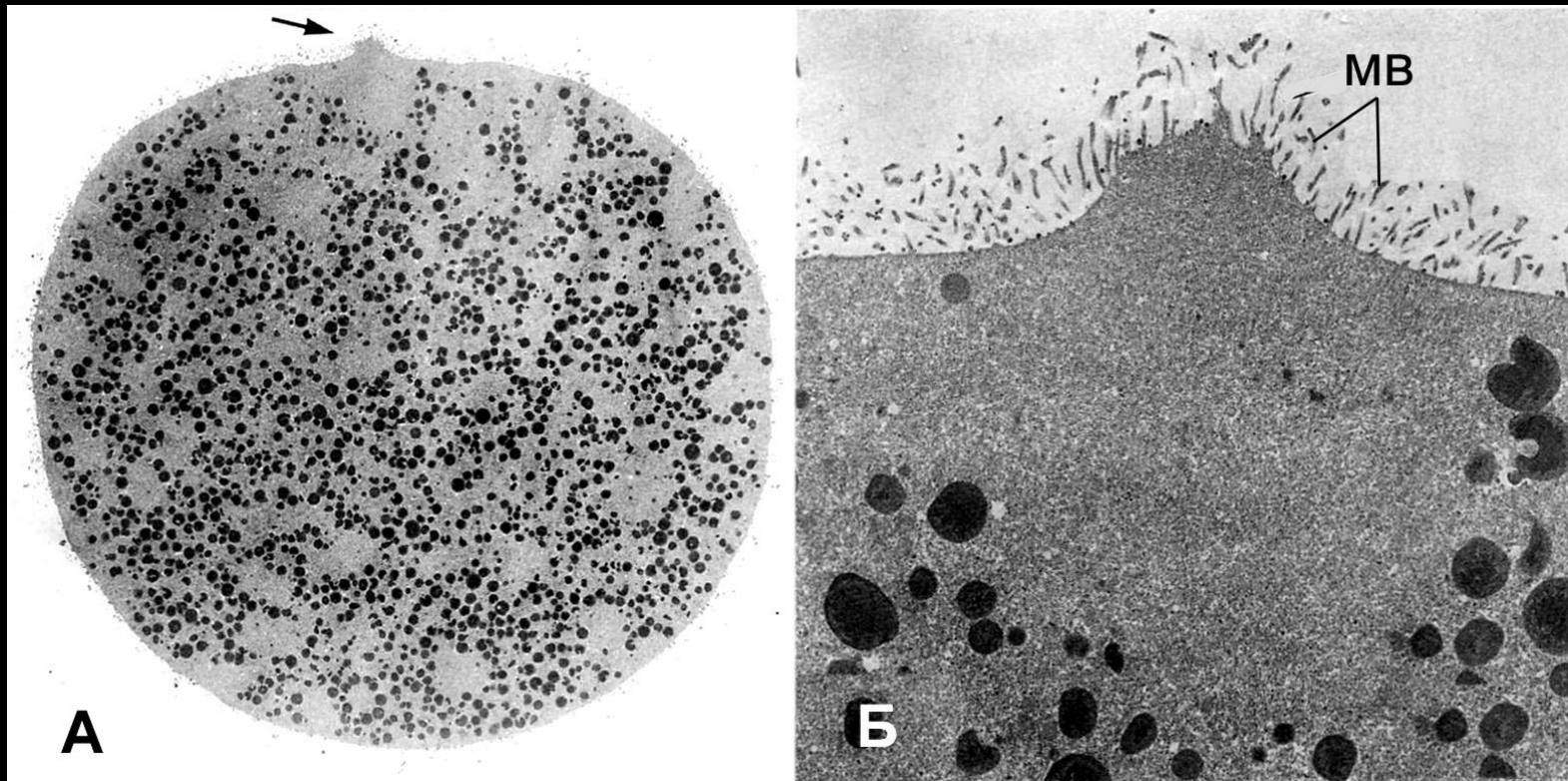


10 мин



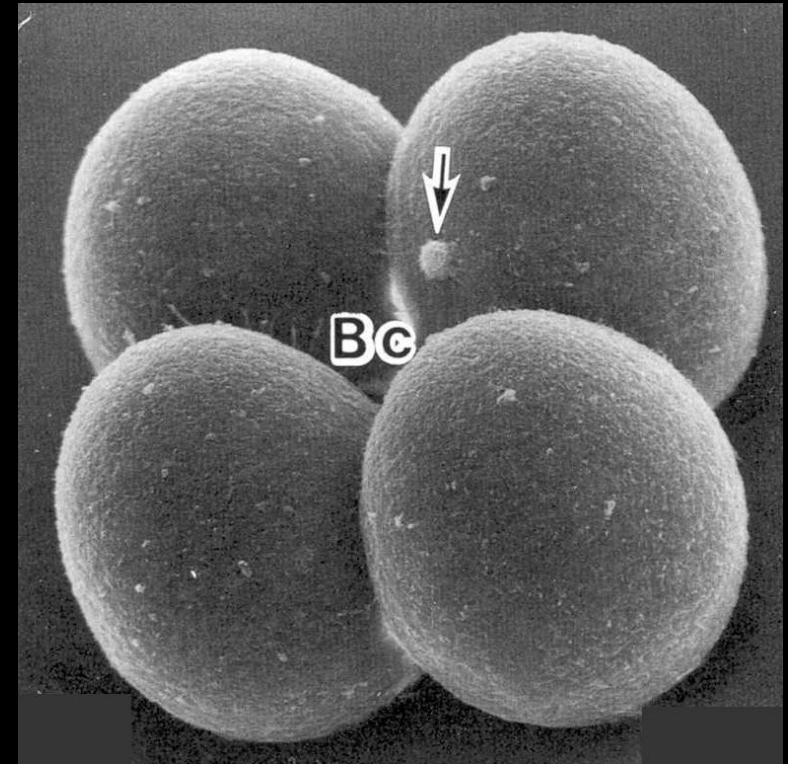
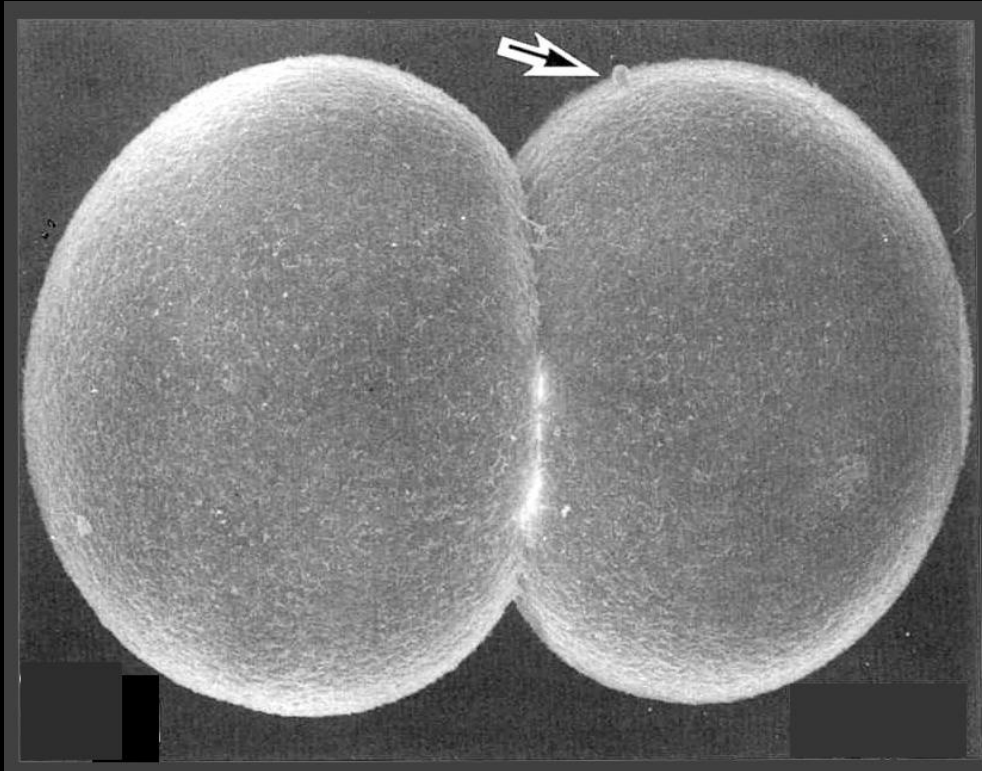
16 мин

У ланцетников отсутствует ооплазматическая сегрегация

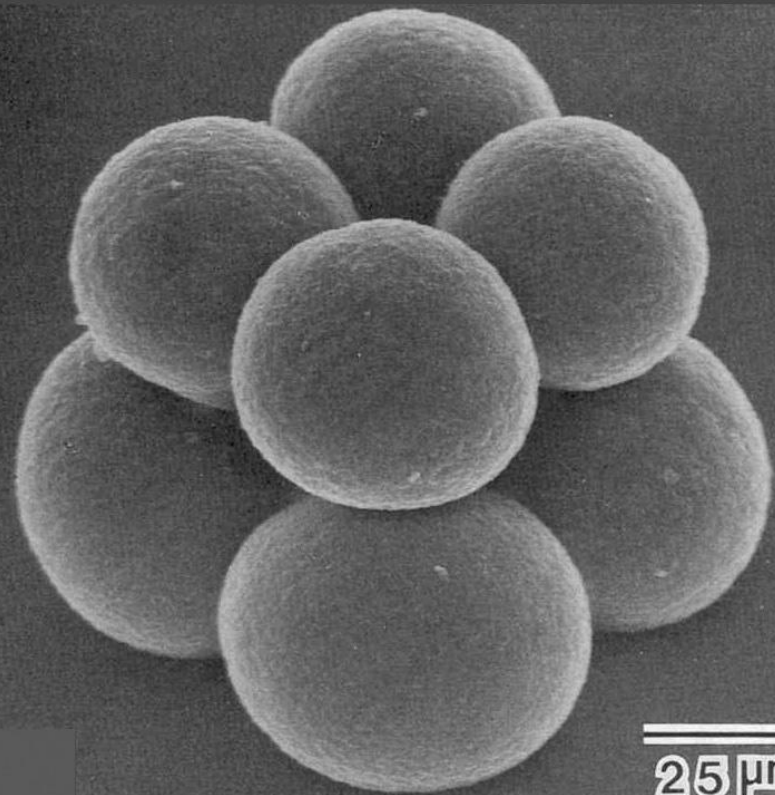
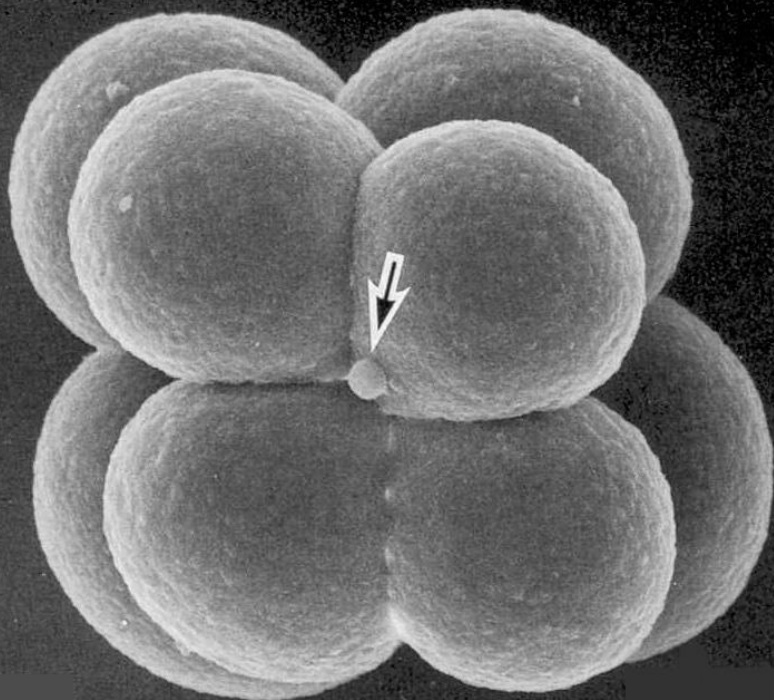


- Электронномикроскопическое изображение зиготы *B. belcheri*. А: общий вид при малом увеличении, стрелкой показано полярное тельце. Б: область анимального полюса при большем увеличении. Полярное тельце и его окружение (mv – микроворсинки).

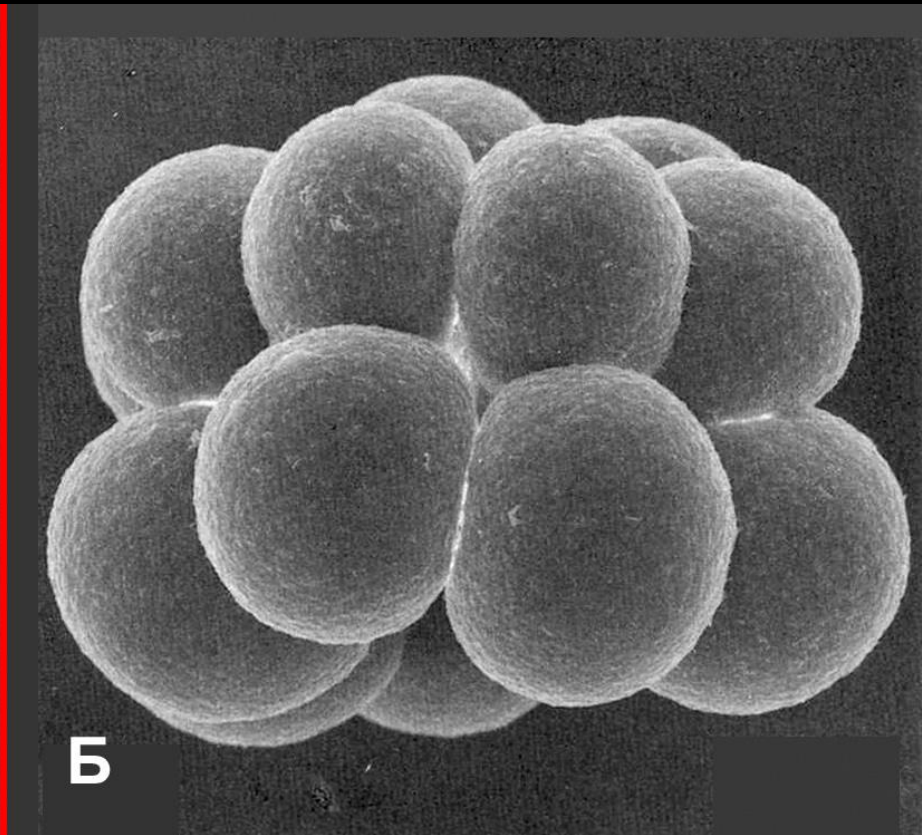
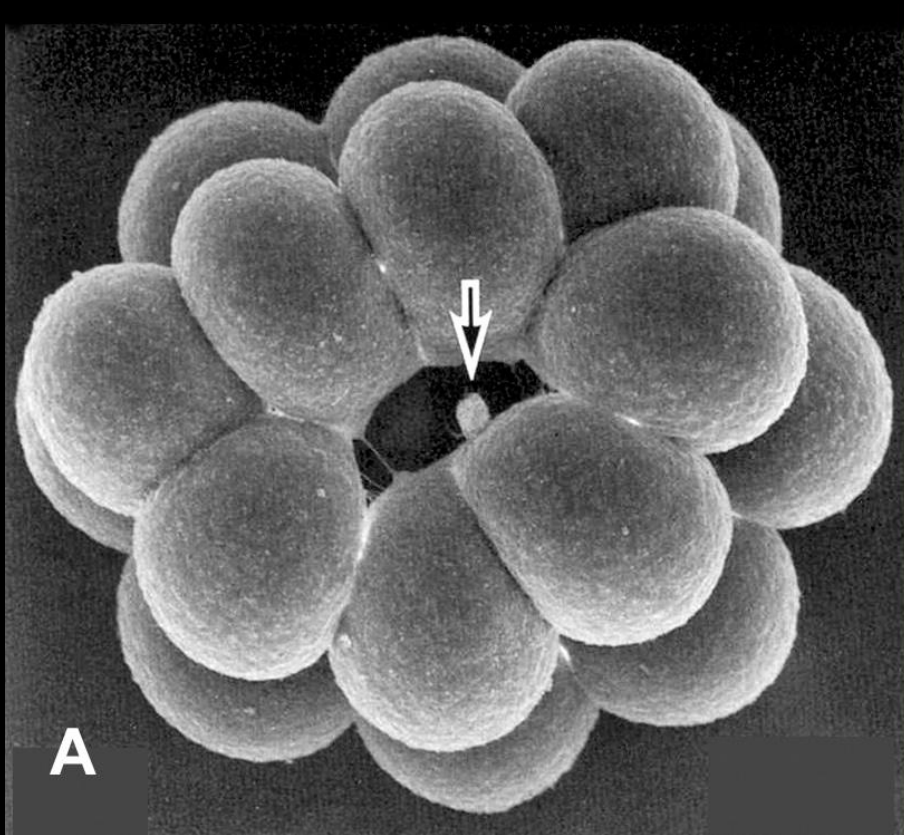
Дробление у *Branchiostoma belcheri*



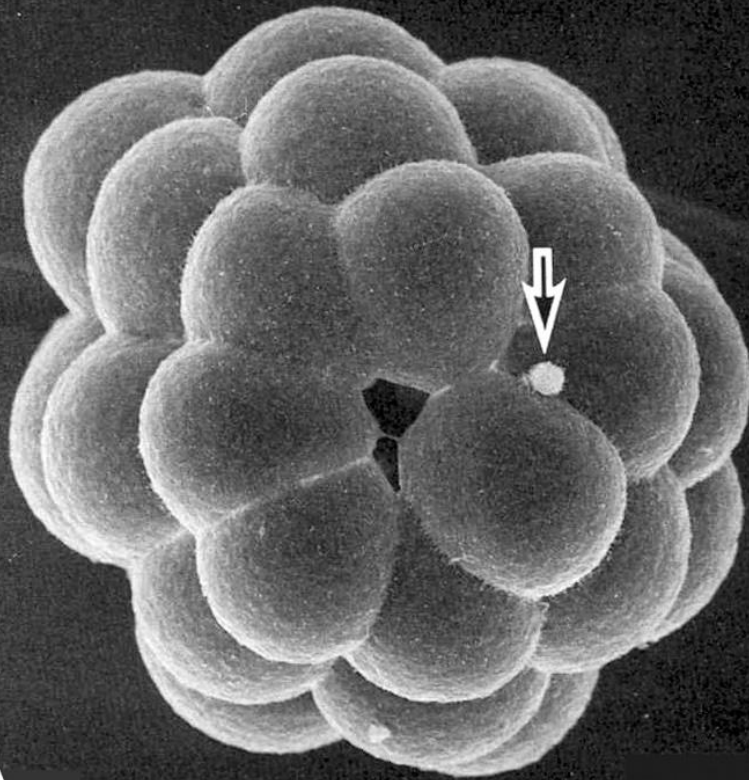
Дробление у Ланцетника **полное** (голобластическое), не вполне равномерное и **радиальное** с элементами билатеральной симметрии (у некоторых видов). Борозды первых двух делений дробления проходят в меридиональной плоскости



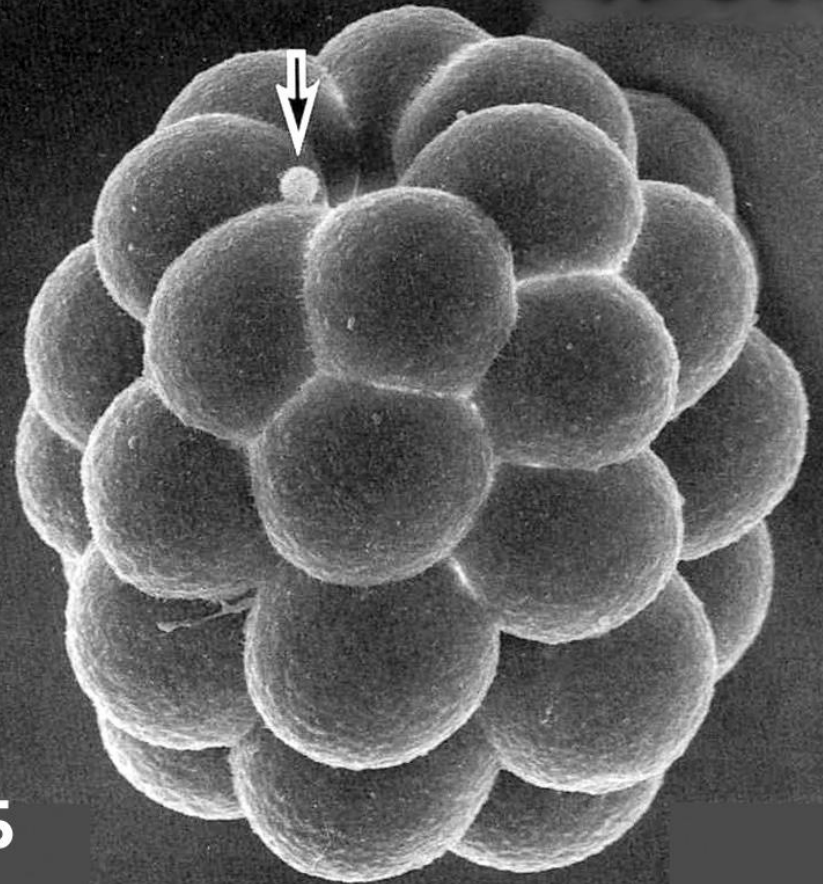
Стадия 8 бластомеров – результат третьего «широтного» деления (левый снимок - вид с анимального полюса, правый – сбоку, под углом). На фото отчётливо видна разница в размерах между анимальными и вегетативными бластомерами. По-прежнему, невелика поверхность прилегания бластомеров друг к другу.



Branchiostoma belcheri. Стадия 16 бластомеров. При наблюдении с анимального полюса (А) хорошо видны различия в размерах между анимальными и вегетативными бластомерами и увеличенное пространство в середине ассоциации бластомеров. Следует отметить строгую соосность между бластомерами анимального и вегетативного яруса (Б).



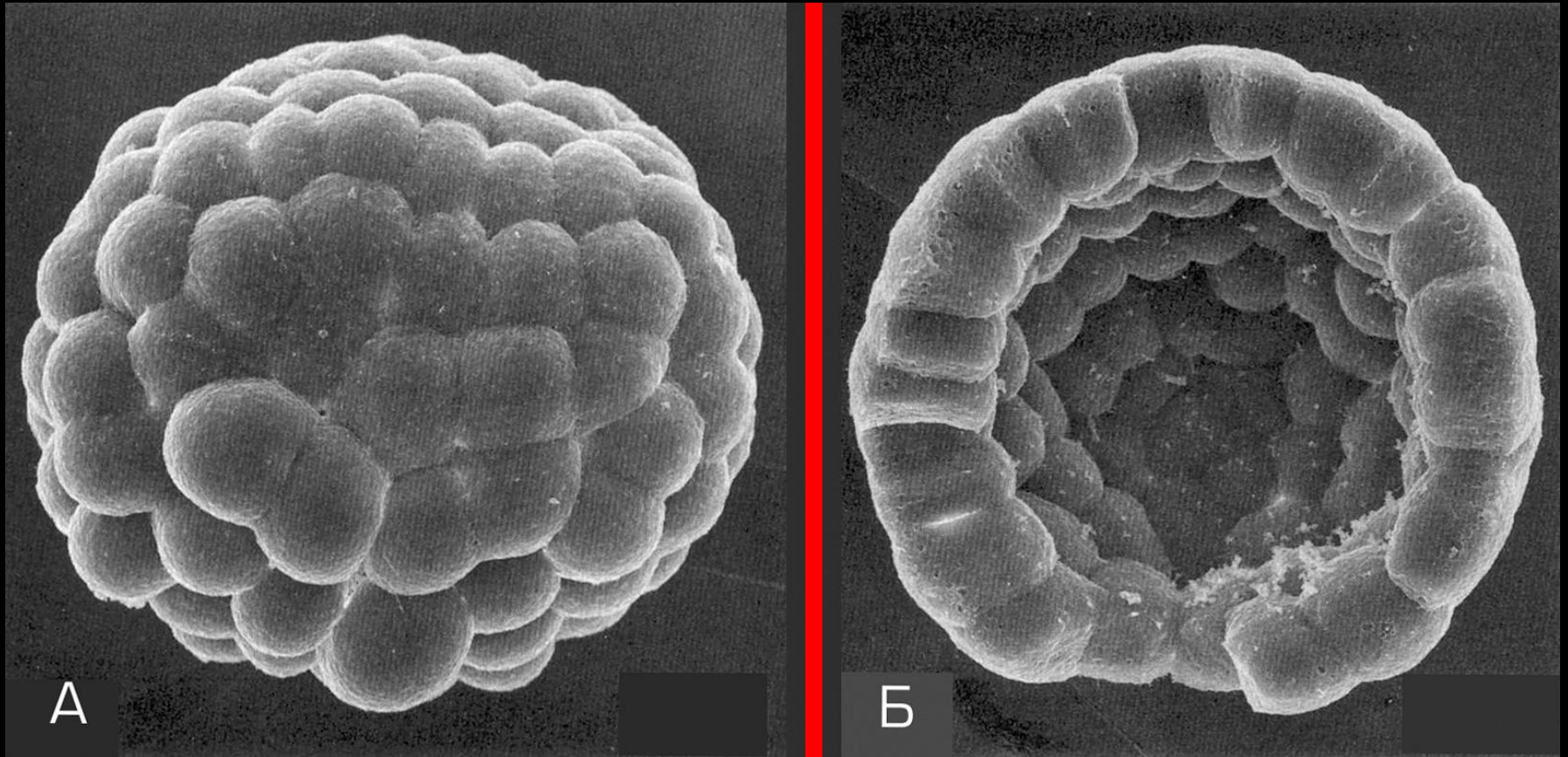
А



Б

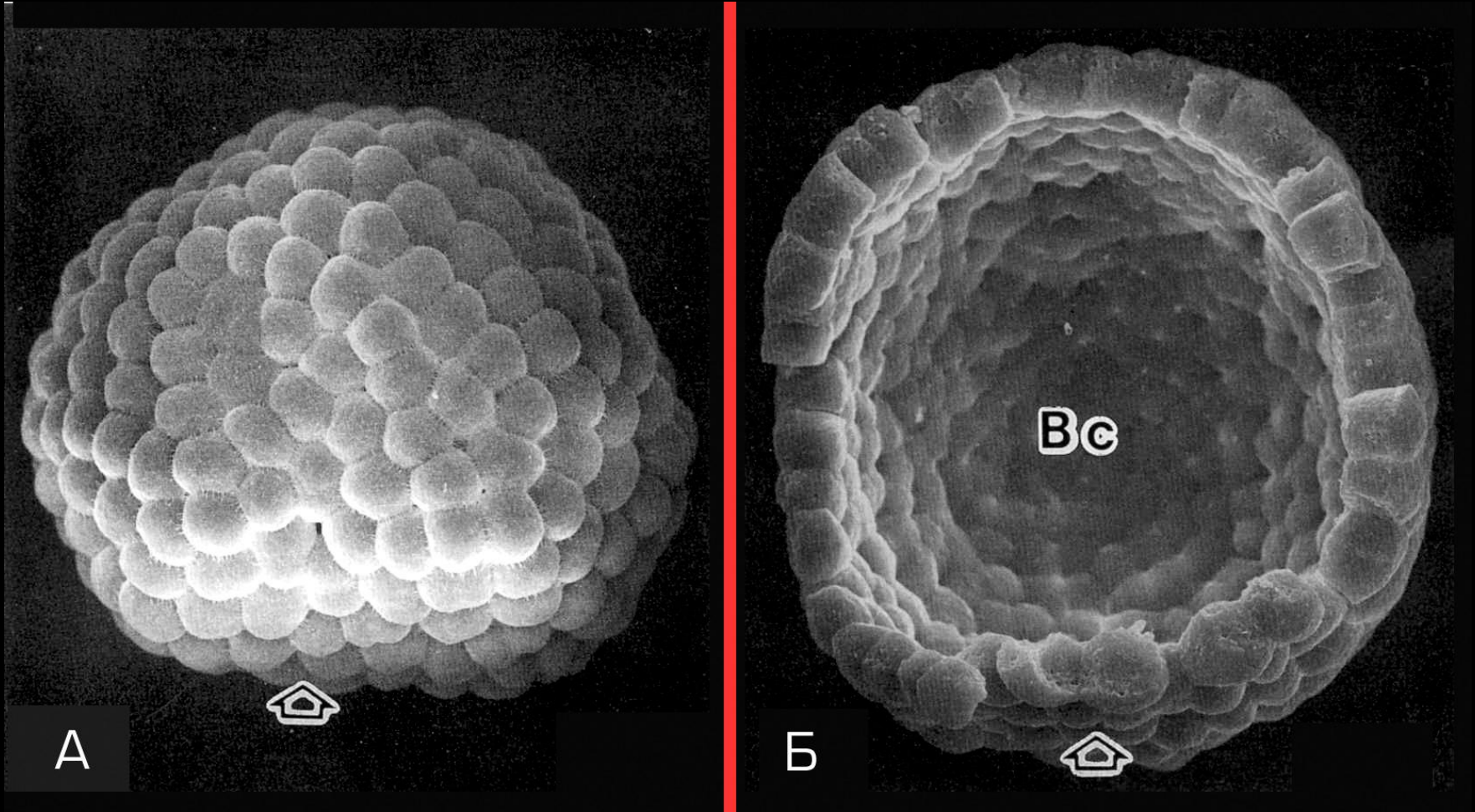
Branchiostoma belcheri. Стадия 32 бластомеров. На этой стадии всё ещё сохраняются полярные отверстия в бластоцель

Целобластула ланцетника



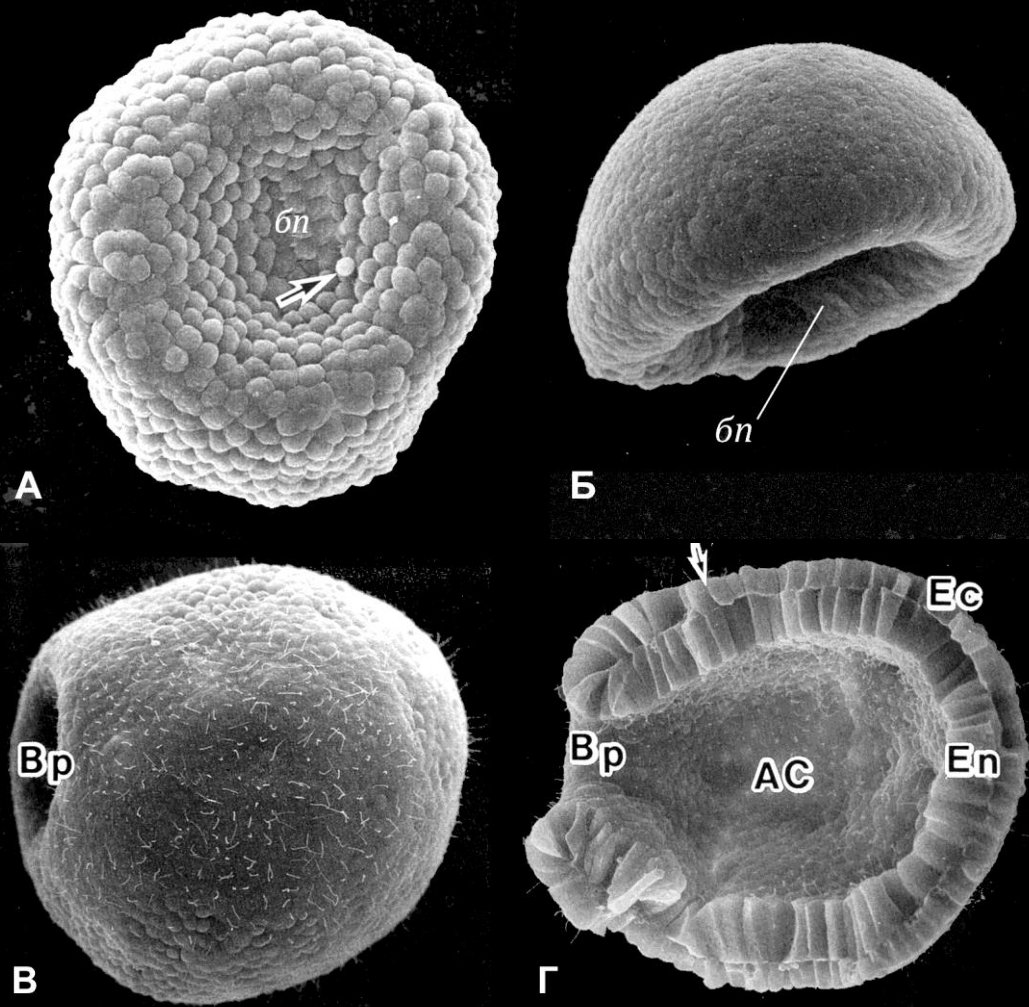
Branchiostoma belcheri. Стадия 128 бластомеров (3 часа после оплодотворения) – ранняя бластула. Б – скол через середину зародыша (вид в бластоцель)

Зародыш перед началом гаструляции



А – внешний вид; Б – медиальный скол через зародыш. Bc – бластоцель; стрелки отмечают уплощенную поверхность бластулы – место будущей инвагинации

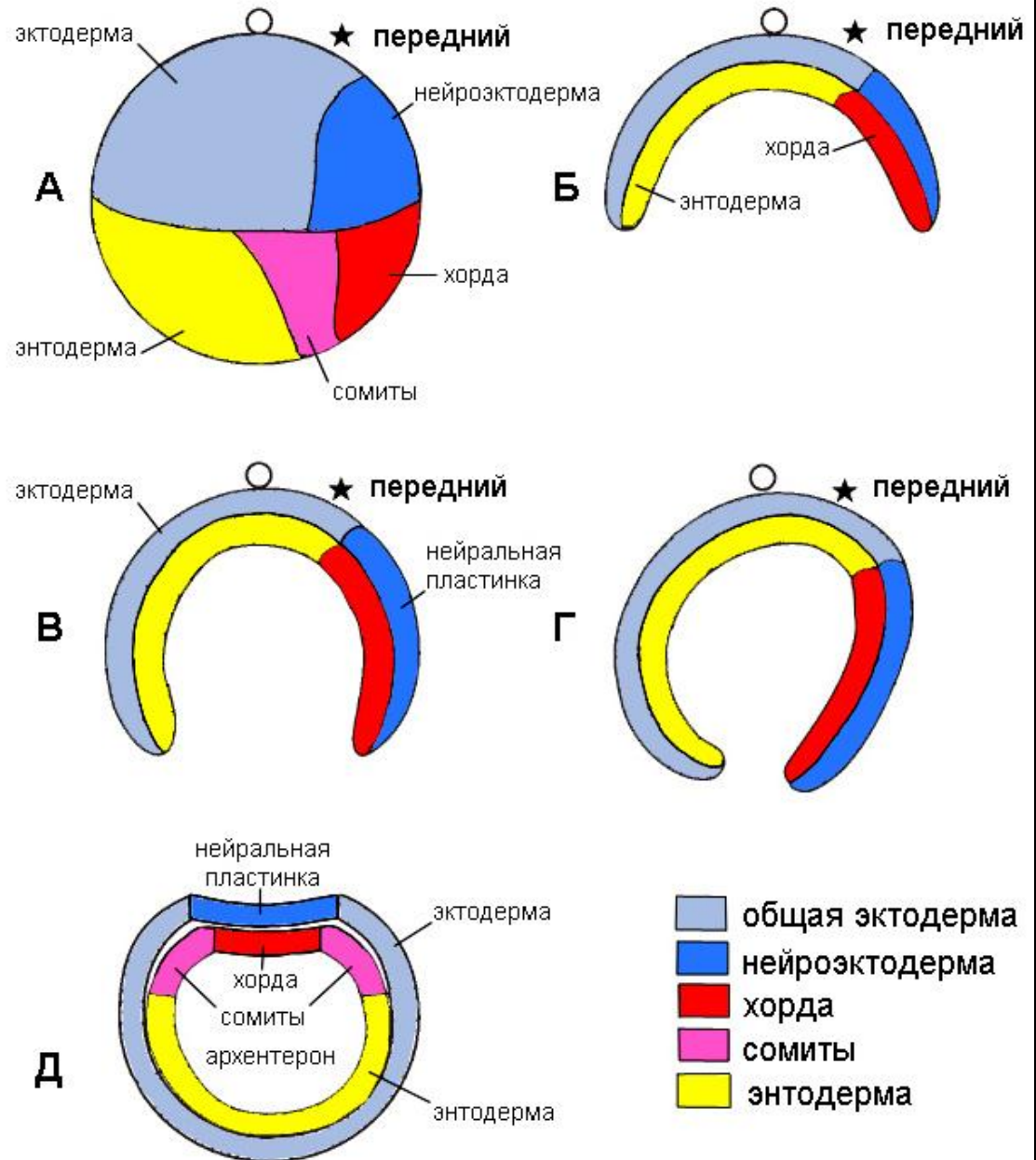
Интернализация путем инвагинации у *V. belcheri*. Пример «открытого» бластопора



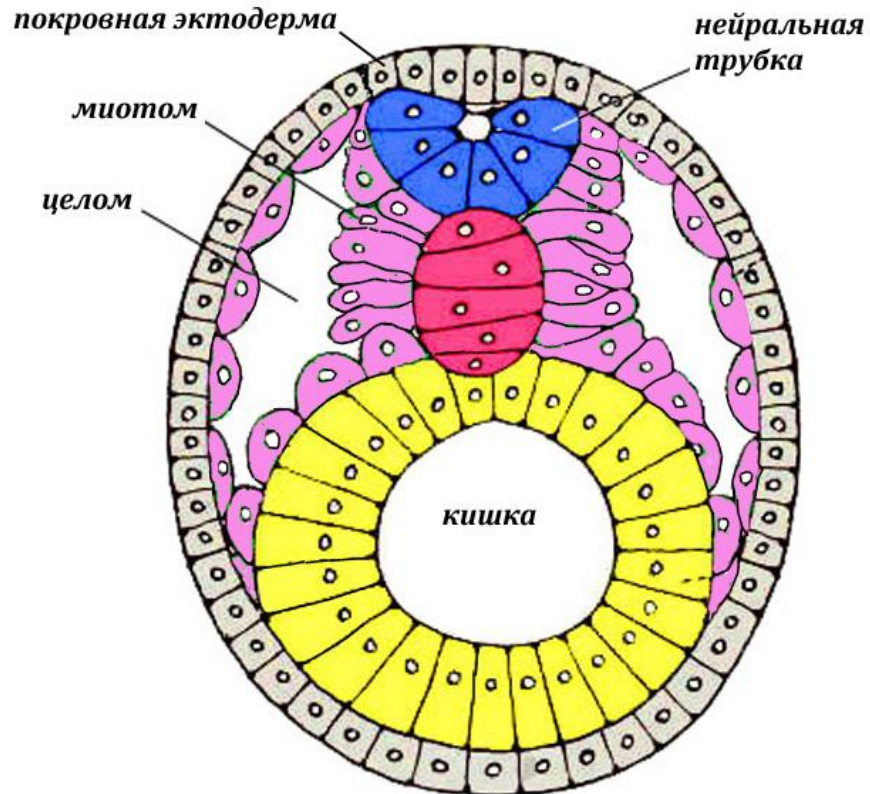
(А) Начало инвагинации. Вид с вегетативного полюса. (Б) Стадия средней гастролы. Вид зародыша сбоку. Продолжаются движения инвагинации, в результате которых внутрь переместилась значительная часть вегетативной половины зародыша, который на этой стадии составляет половину (но двухслойную) былой сферы. *дг* – дорсальная губа бластопора (*bn*). (В) Стадия поздней гастролы. Типичный двухслойный зародыш. На сколе (Г) справа заметны различия между эктодермой (слой кубических клеток) и эндодермой (слой цилиндрических клеток). *AC* – архентерон (гастроцель).

Презумптивные области бластулы и гастролы ланцетника

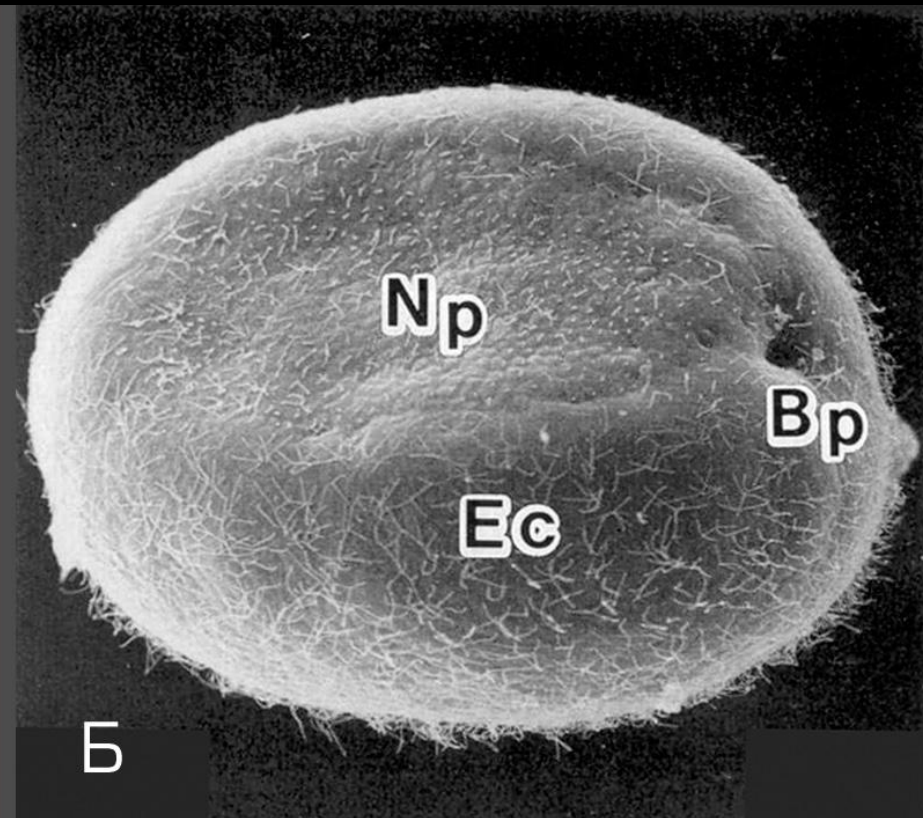
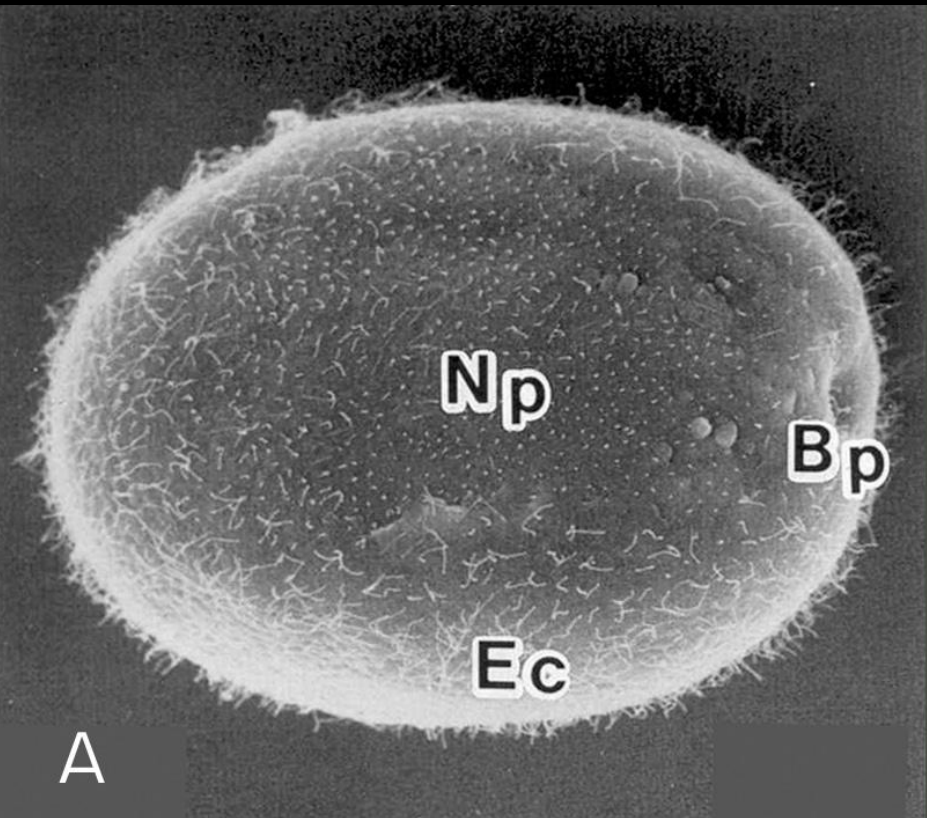
А – вид с левого боку поздней бластулы; **Б** – меридиональный срез через среднюю гастролу двухслойного зародыша; **В** – меридиональный срез через гастролу на стадии начала сужения бластопора; **Г** – поперечный срез через позднюю гастролу (продолжается сужение бластопора); **Д** – поперечный срез зародыша на стадии поздней гастролы – ранней нейрулы.



НОТОГЕНЕЗ у ЛАНЦЕТНИКА

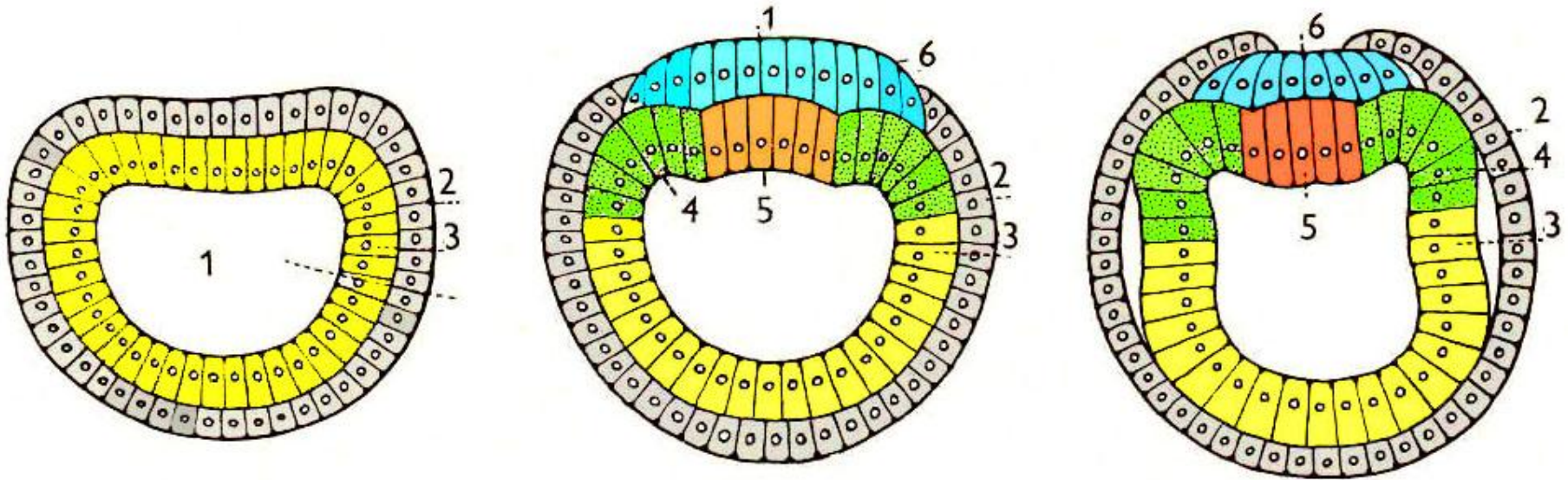


ОСЕВОЙ КОМПЛЕКС ЗАЧАТКОВ ЛАНЦЕТНИКА



Branchiostoma belcheri. Финал гаструляции, начало нотогенеза (10 ч. 20 мин. после оплодотворения). Блaстопор (Bp) сузился до небольшого отверстия. В результате движений конвергентного удлинения зародыш теперь приобрел овальную форму. Уп্লoщенная часть его дорсальной поверхности – *нейральная пластинка* (Np) – отличается от остальной эктодермы более короткими ресничками.

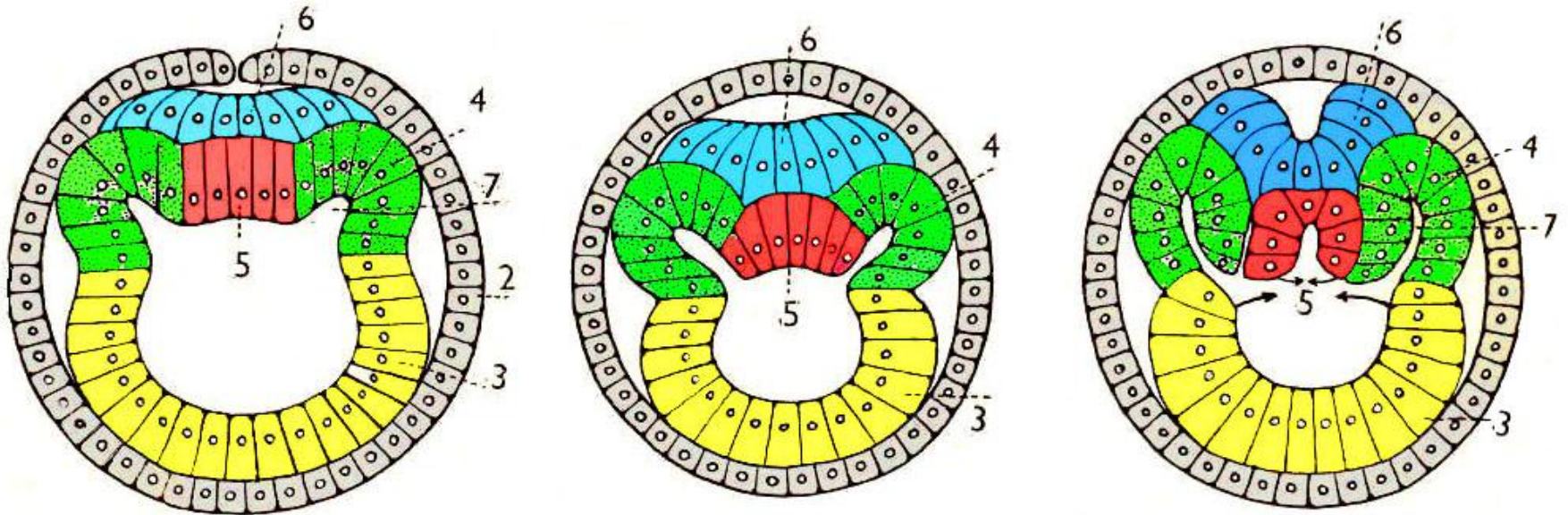
Обрастание нейральной пластинки покровной эктодермой



Схемы поперечных срезов.

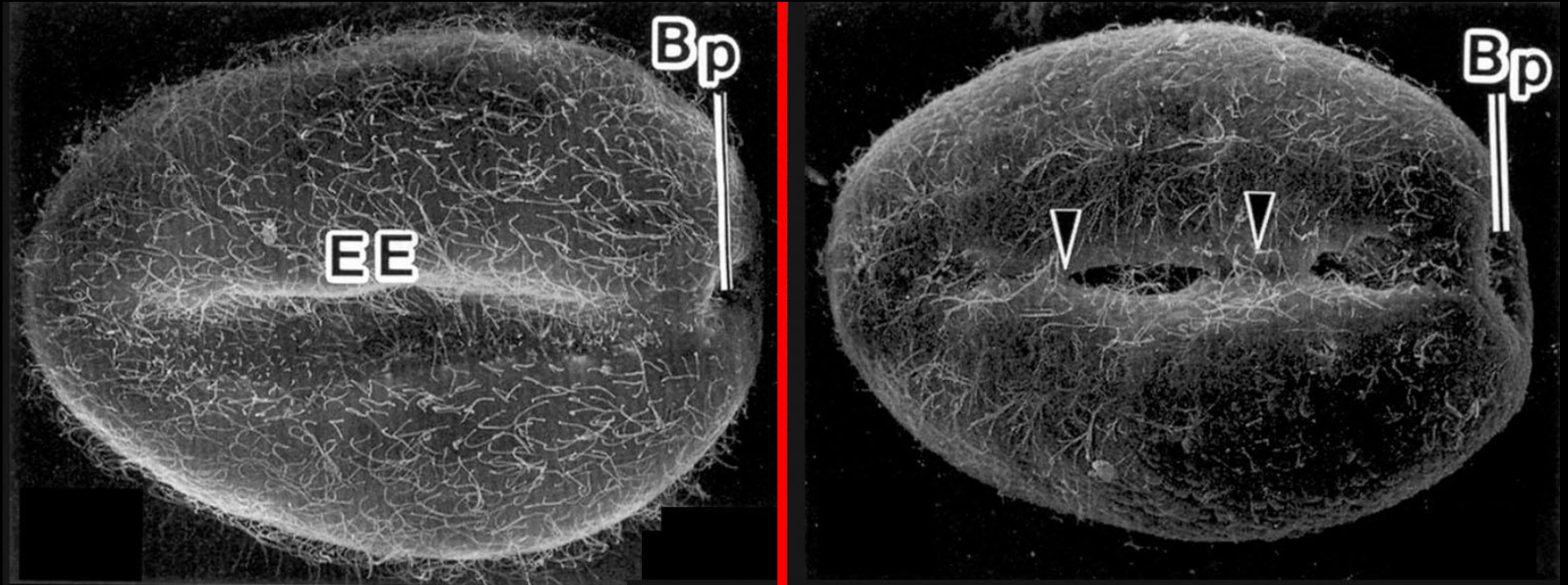
1 – архентерон, 2 – эктодерма, 3 – энтодерма, 4 – мезодерма, 5 – хордальная пластинка или хорда, 6 – нейральная пластинка (нейральная трубка)

Нейруляция и образование целомических складок

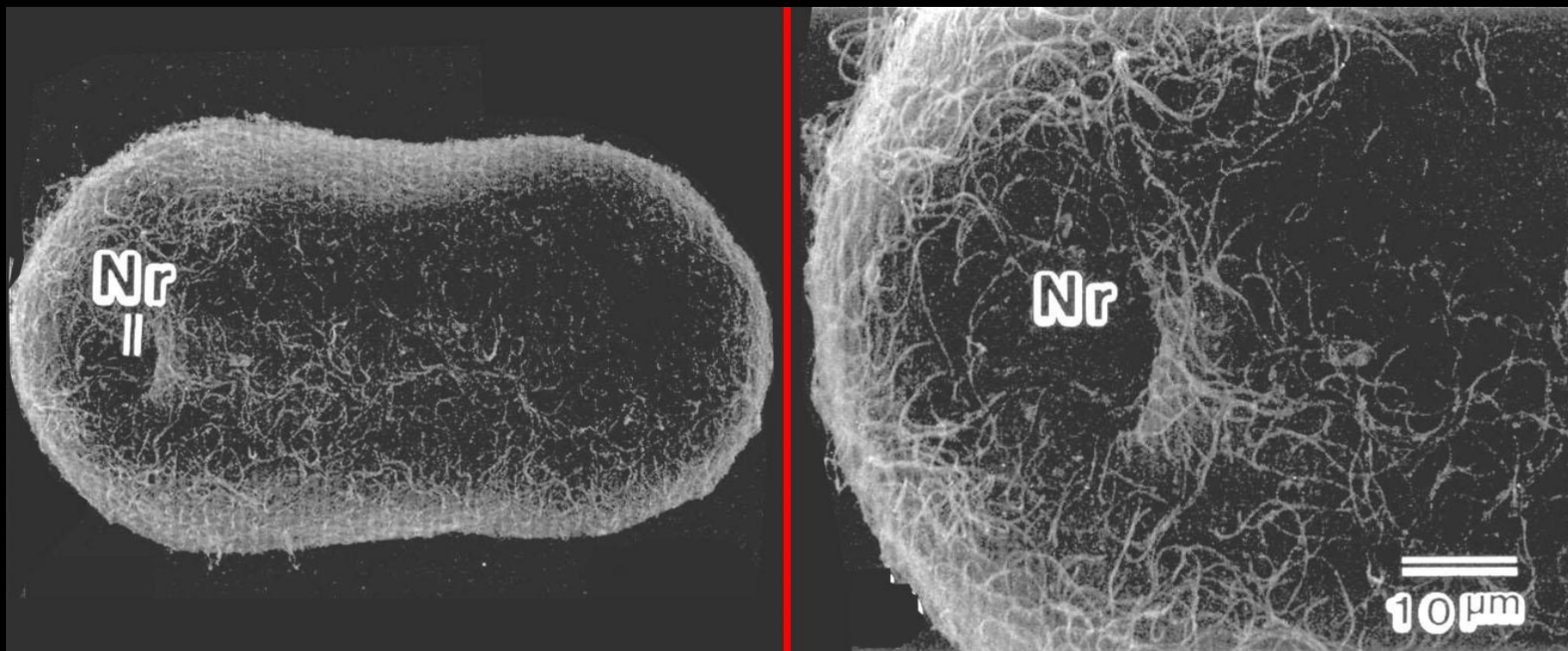


- Формирование осевого комплекса зачатков (поперечные срезы). Выгибание нейральной пластинки (6) и хордальной пластинки (5) в противоположных направлениях. Выпячивание и отделение мезодермальных валиков (4) из свода архентерона с последующей их сегментацией. Стрелки показывают места сближения слоев с образованием цилиндрических структур (хорды и кишки).

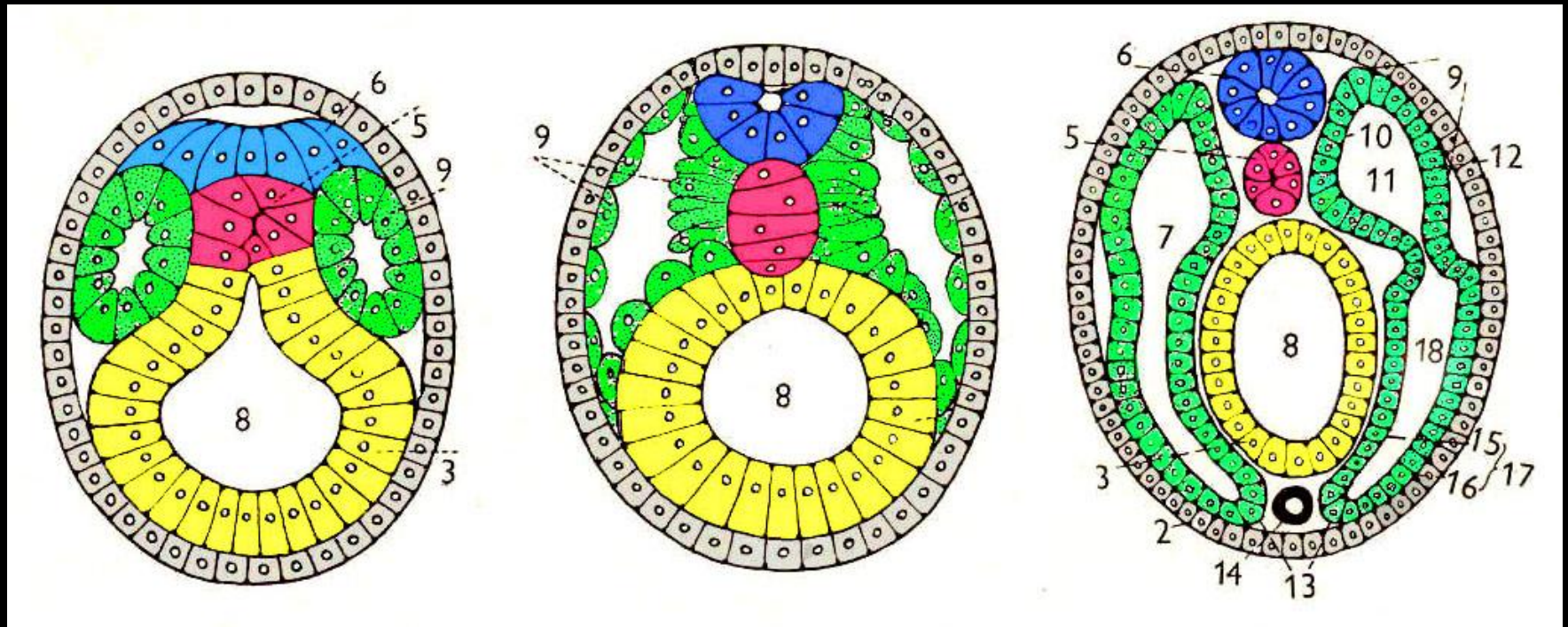
Нотогенез у зародышей ланцетника



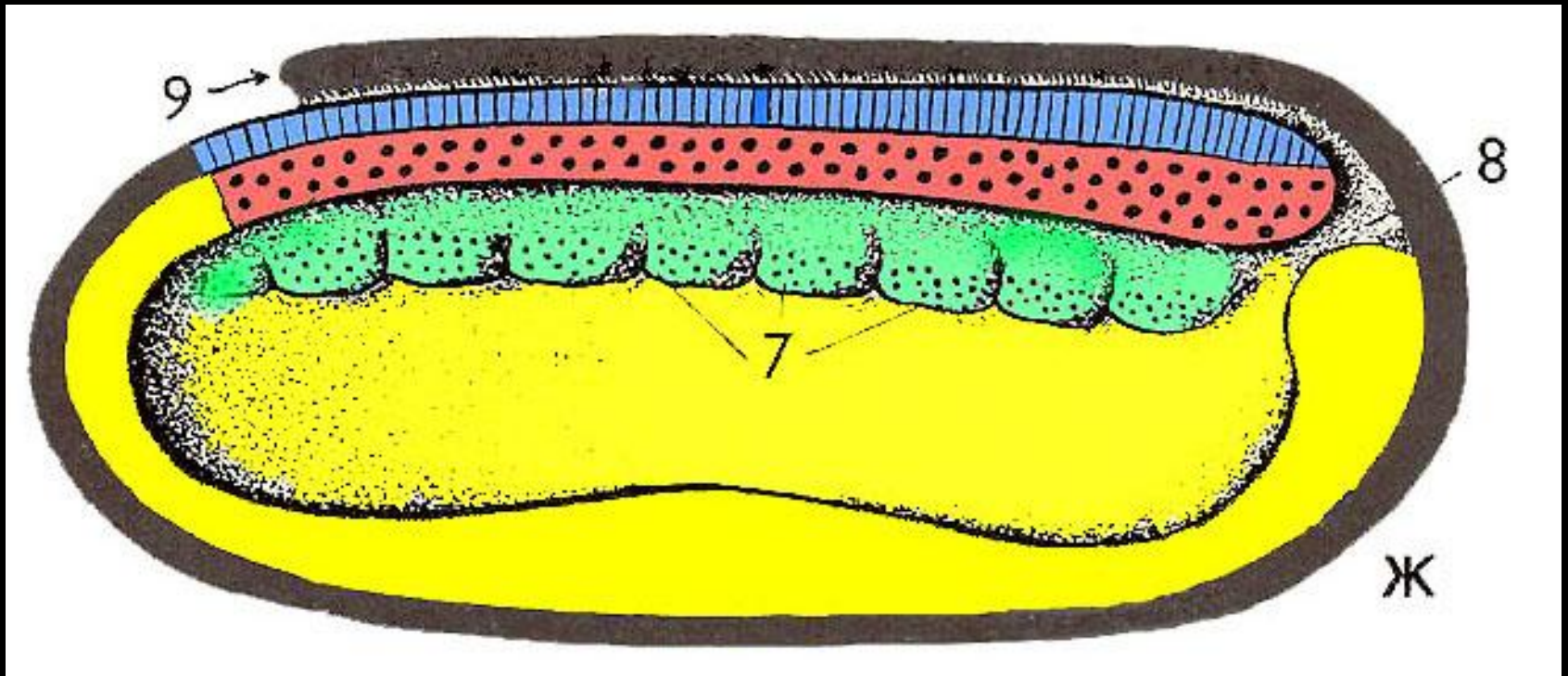
Стадия 10 ч. 30 мин. после оплодотворения характеризуется активным разрастанием эпидермальной эктодермы поверх нейральной пластинки. ЕЕ – край эктодермы, Вр – бластопор.



Branchiostoma belcheri. Стадия **вылупления** (3-5 пар сомитов). Переход от двухслойной к трёхслойной организации. Передний нейропор (Nr) на этой стадии имеет значительные размеры.

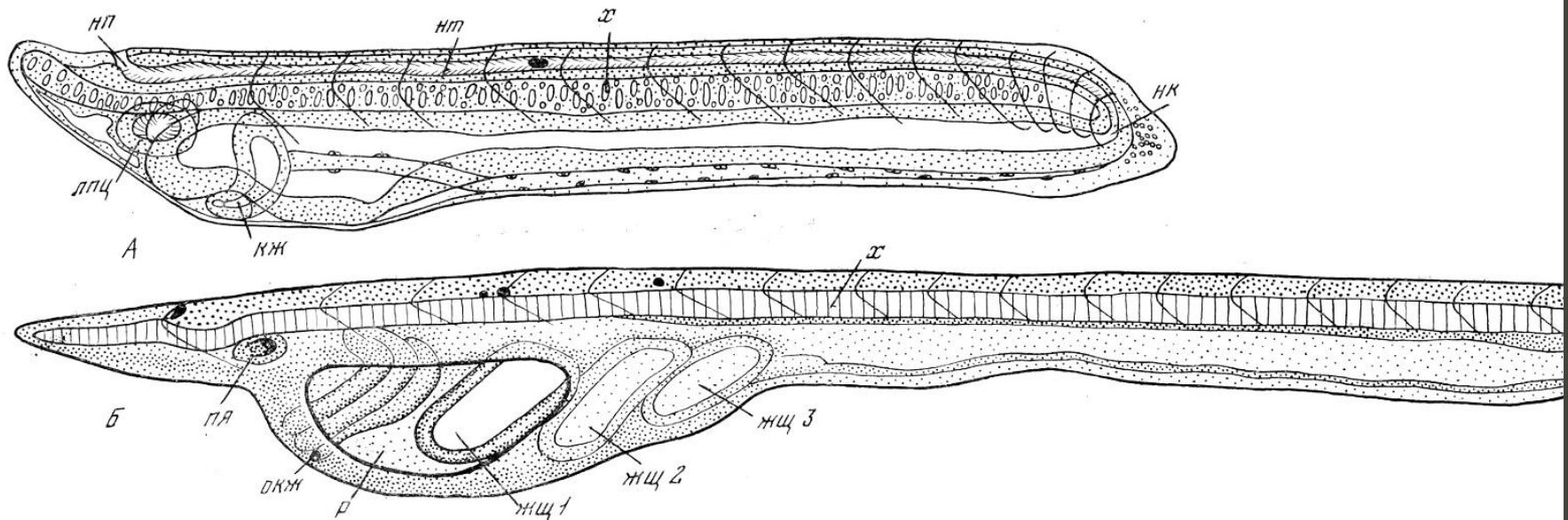


Предличиночные стадии развития. Происходит смыкание нейральных валиков (6), обособление хорды (5), образование целомических мешков (9). 10 – миотом, 11 – миоцель, 12 – дерматом, 13 – закладка вентрального мезентерия, 14 – подкишечная вена (черного цвета), 15 – висцеральный листок спланхнотома, 16 - париетальный листок спланхнотома, 17 – спланхнотом (латеральная пластинка мезодермы), 18 – спланхноцель.



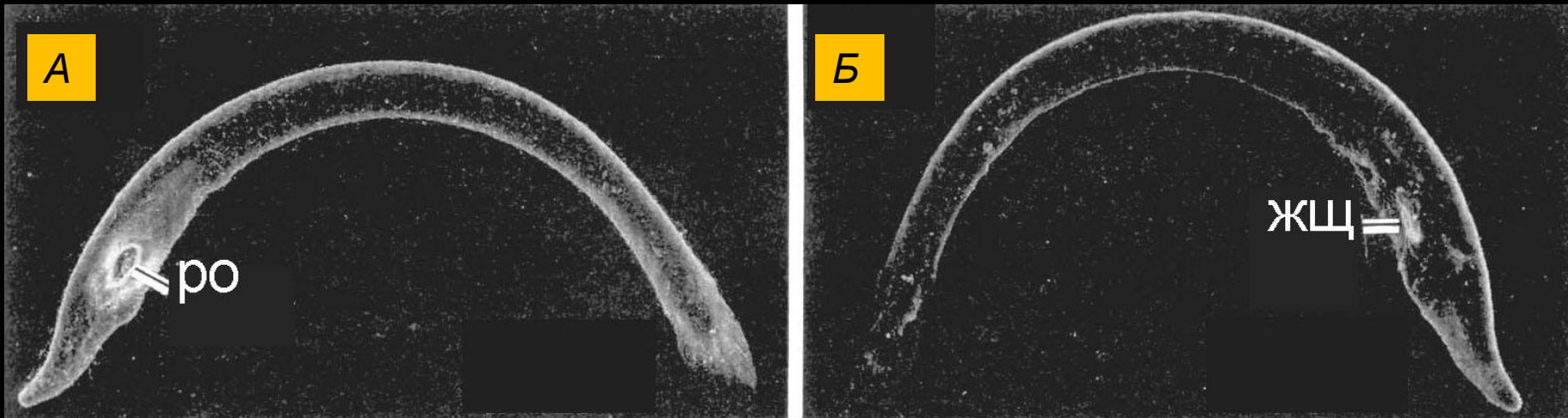
Предличиночная стадия (продольный разрез). 7 – закладка сегментов мезодермы, 8 – нейрально-кишечный канал, 9 - нейропор

Личиночный период развития ланцетника



- А – личинка до образования рта (*р*); Б – личинка после образования рта и трёх жаберных щелей (*жщ*): *кж* – колбовидная железа, *лпц* – левый передний целом, *нк* – нейро-кишечный канал, *нт* – нейральная трубка, *пя* – преоральная ямка, *х* - хорда

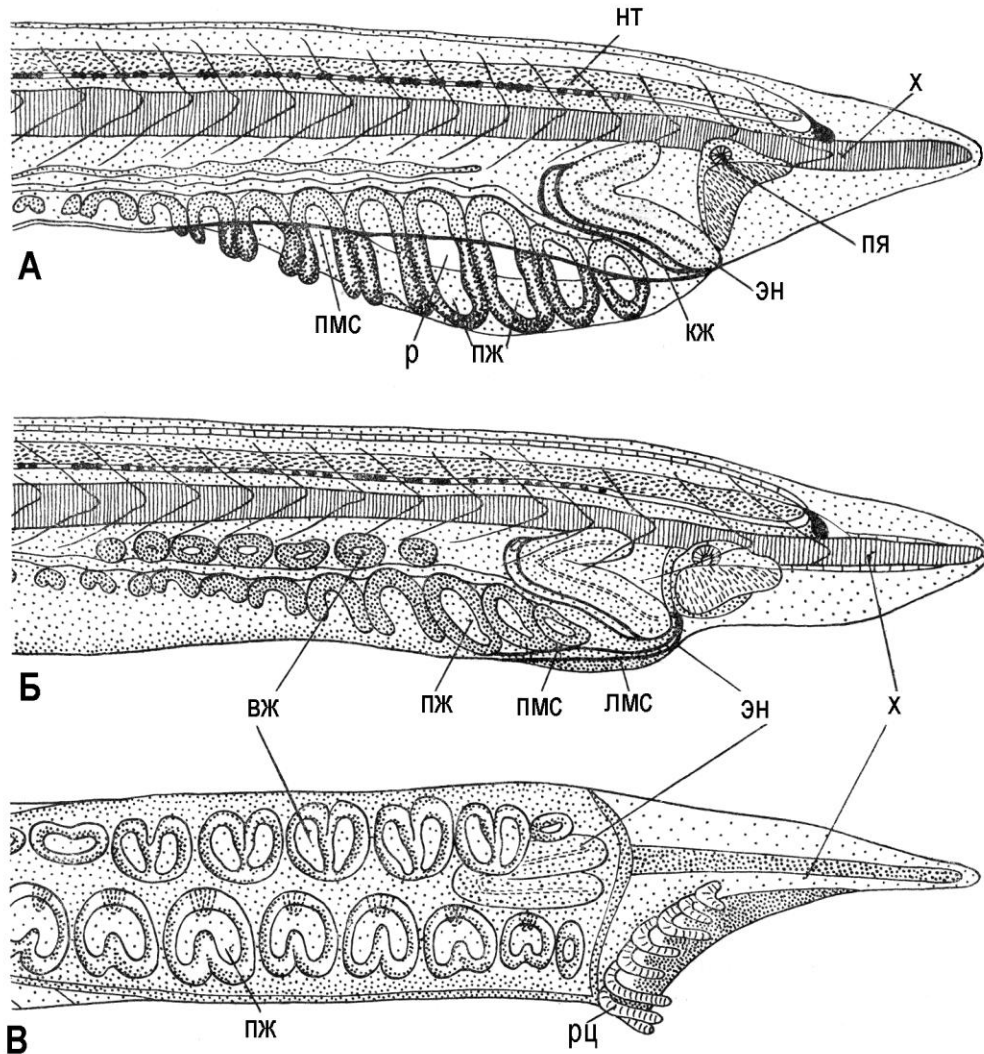
Ранняя личинка Ланцетника



Branchiostoma belcheri, личинка после открытия рта. А – вид с левого бока; Б – вид с правого бока.

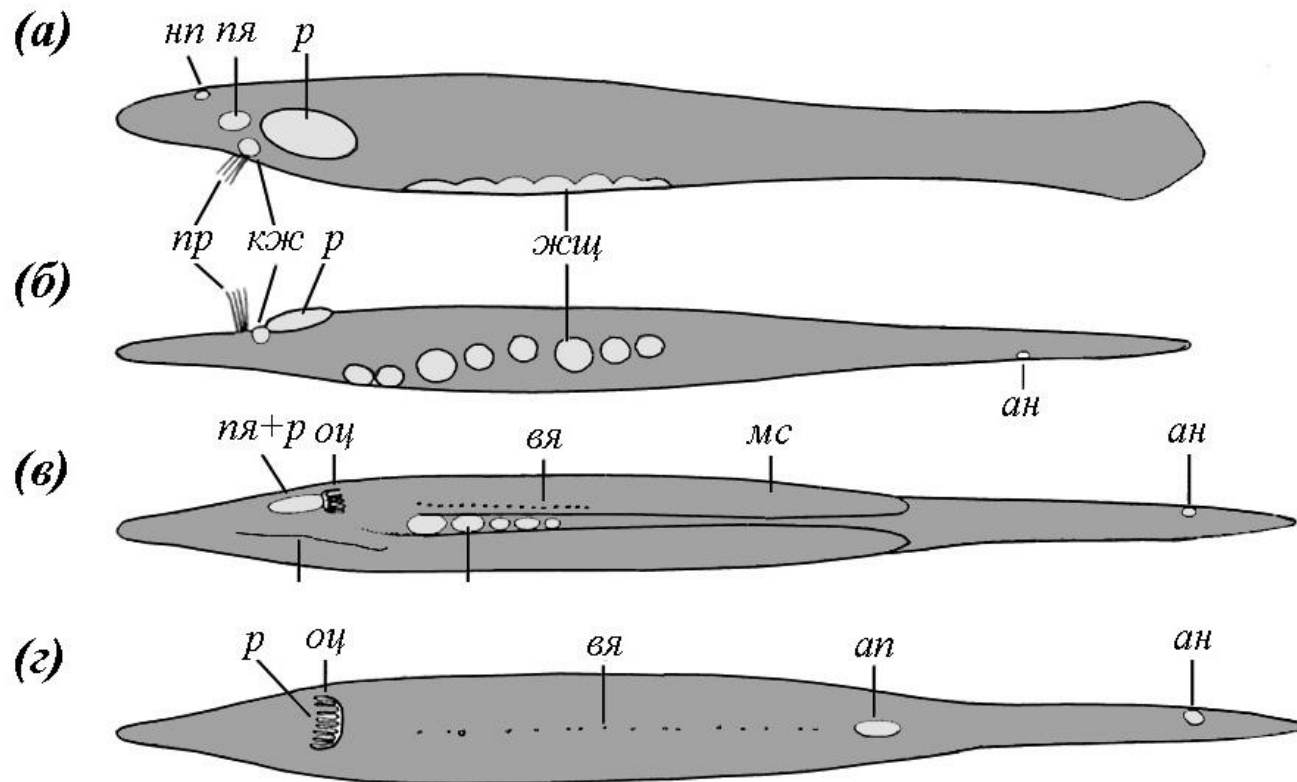
po – ротовое отверстие, жщ – первая жаберная щель (на данной стадии ещё не открыта). На левом фото хорошо виден формирующийся хвостовой плавник

Развитие жаберного аппарата у личинки ланцетника



- А – стадия 12 жаберных щелей
- Б – образование вторичных ж.щ. (вид справа)
- В – более поздняя стадия (вид с брюшной стороны): вж – вторичные ж.щ., кж – колбовидная железа, лм – левая метаплевральная складка, пж – первичные ж.щ., пм – правая метаплевральная складка, пя – преоральная ямка, р – рот, р.щ. – ротовые щупальца (цирры), х – хорда, эн – эндостиль

Метаморфоз у *Branchiostoma floridae*

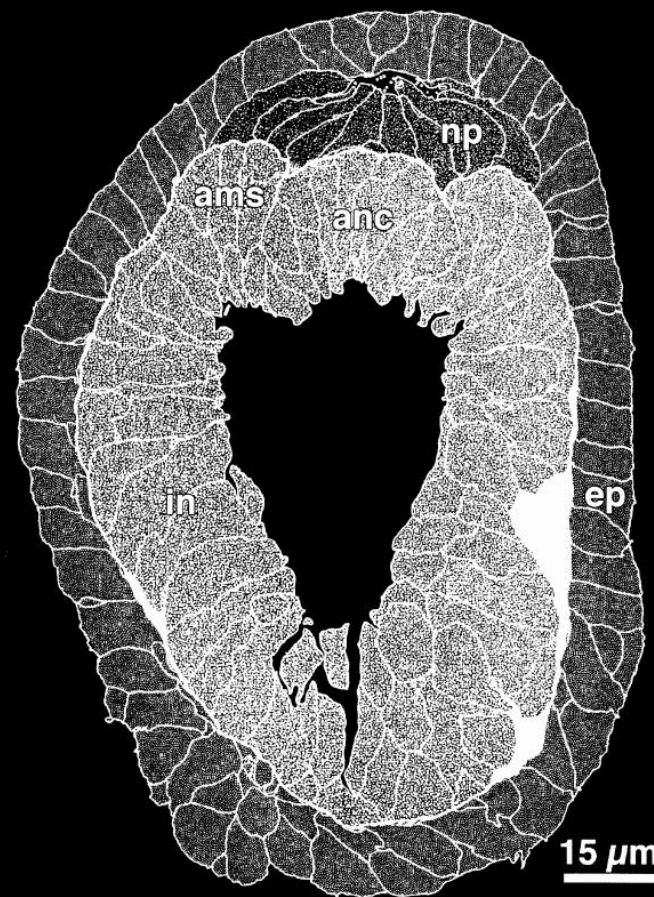


Главные структурные изменения у *Branchiostoma floridae* во время метаморфоза. (а) – личинка перед метаморфозом (вид с левой стороны); (б) – та же личинка вид с вентральной стороны; (в) – личинка в процессе метаморфоза; (г) – ранняя ювенильная стадия (вид с вентральной стороны).

ВСЁ РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА ЕСТЬ ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ



Василий Львов





КОНЕЦ ПРЕЗЕНТАЦИИ