

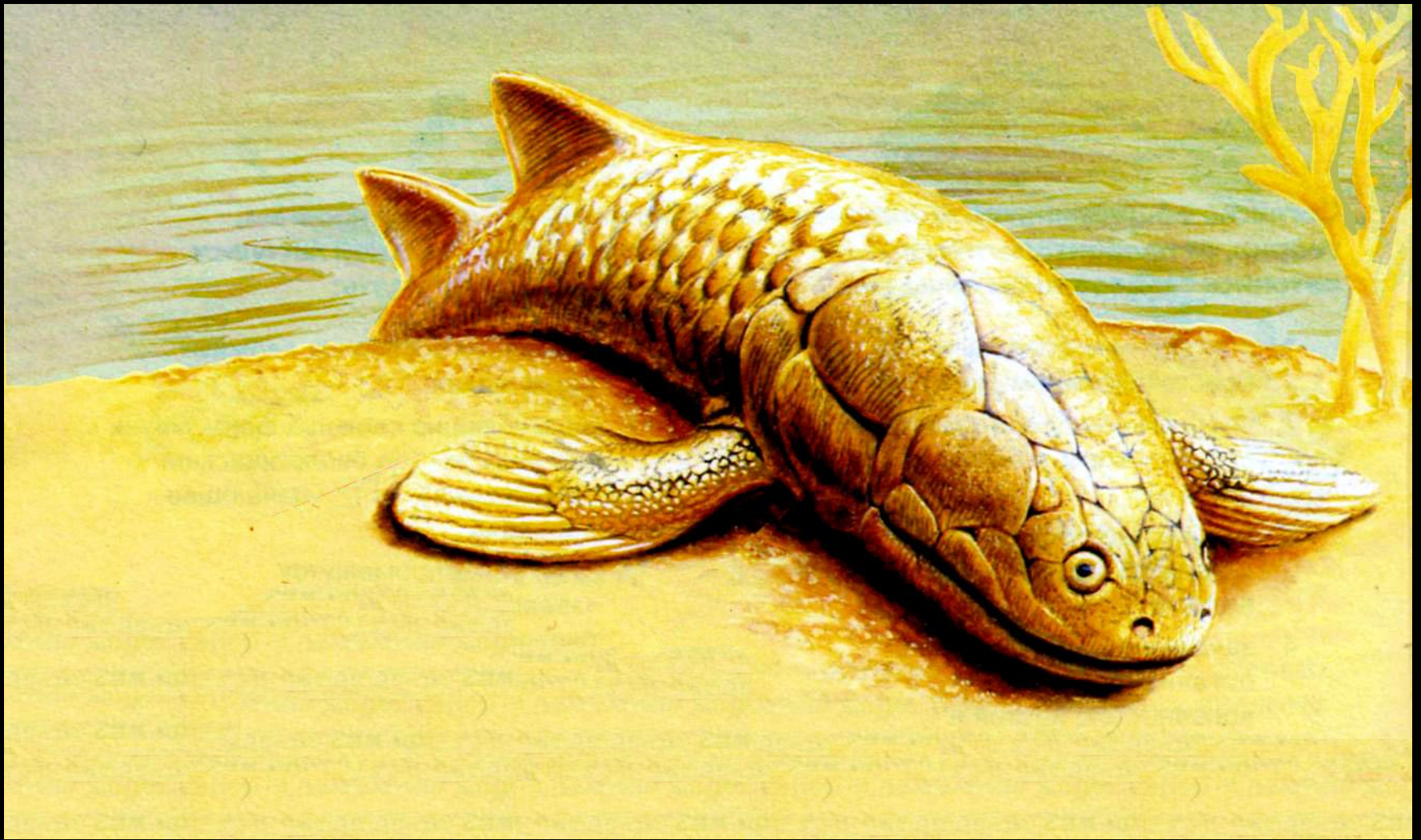
В. Ефремов

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ
ЭМБРИОЛОГИЯ
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

2018 г



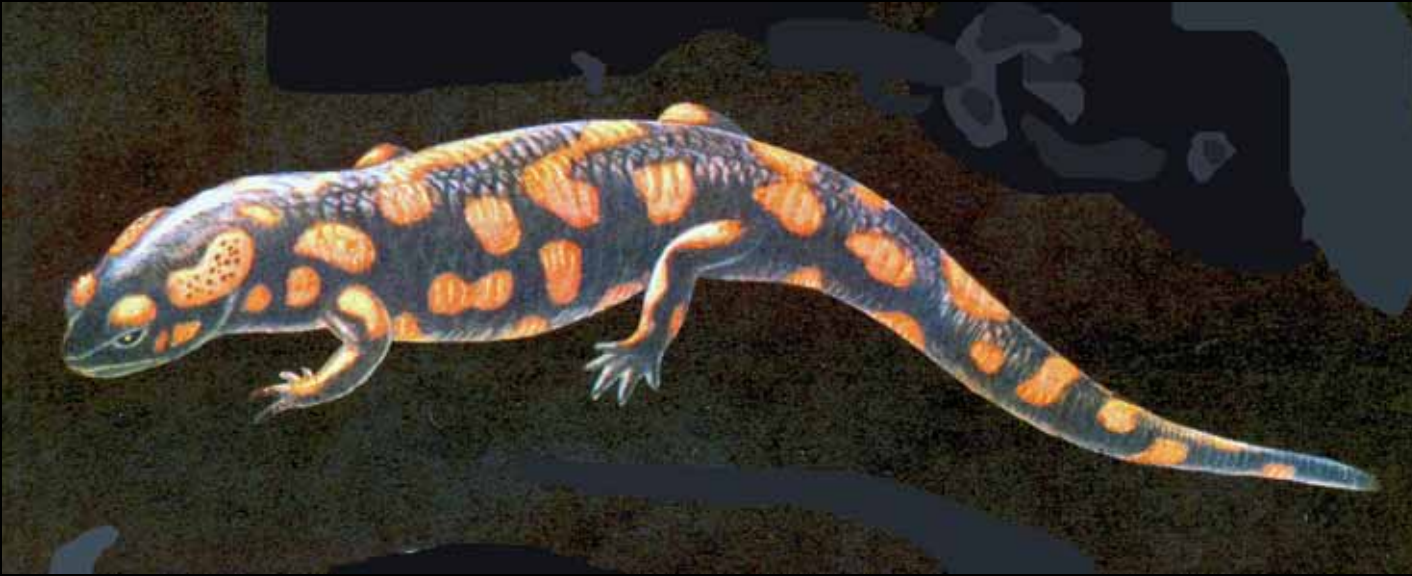
РАЗВИТИЕ АМФИБИЙ



«Самой грандиозной из всех рискованных затей, предпринятых позвоночными за всю их долгую историю, было, пожалуй, развитие четвероногости и выход на сушу»

Альфред Ромер

Наши современники



- ▣ Пятнистая или огненная саламандра (*Salamandra salamandra*) – типичный представитель отряда Хвостатых земноводных (**Caudata** или **Urodela**). Этому виду присущи внутреннее осеменение и живорождение.

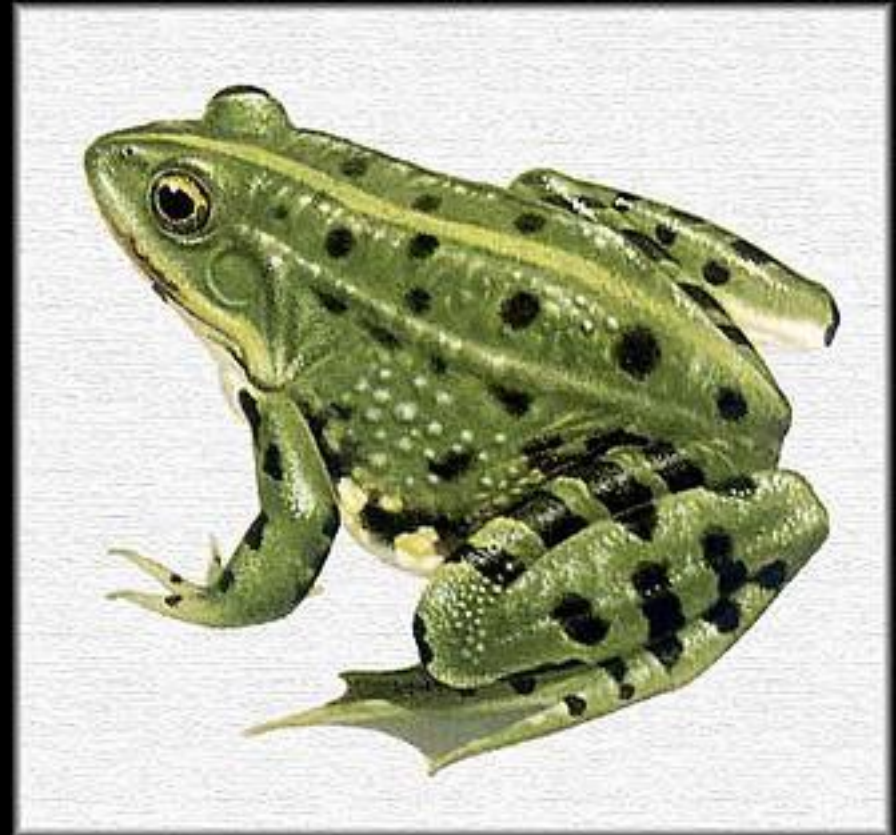
Наши современники



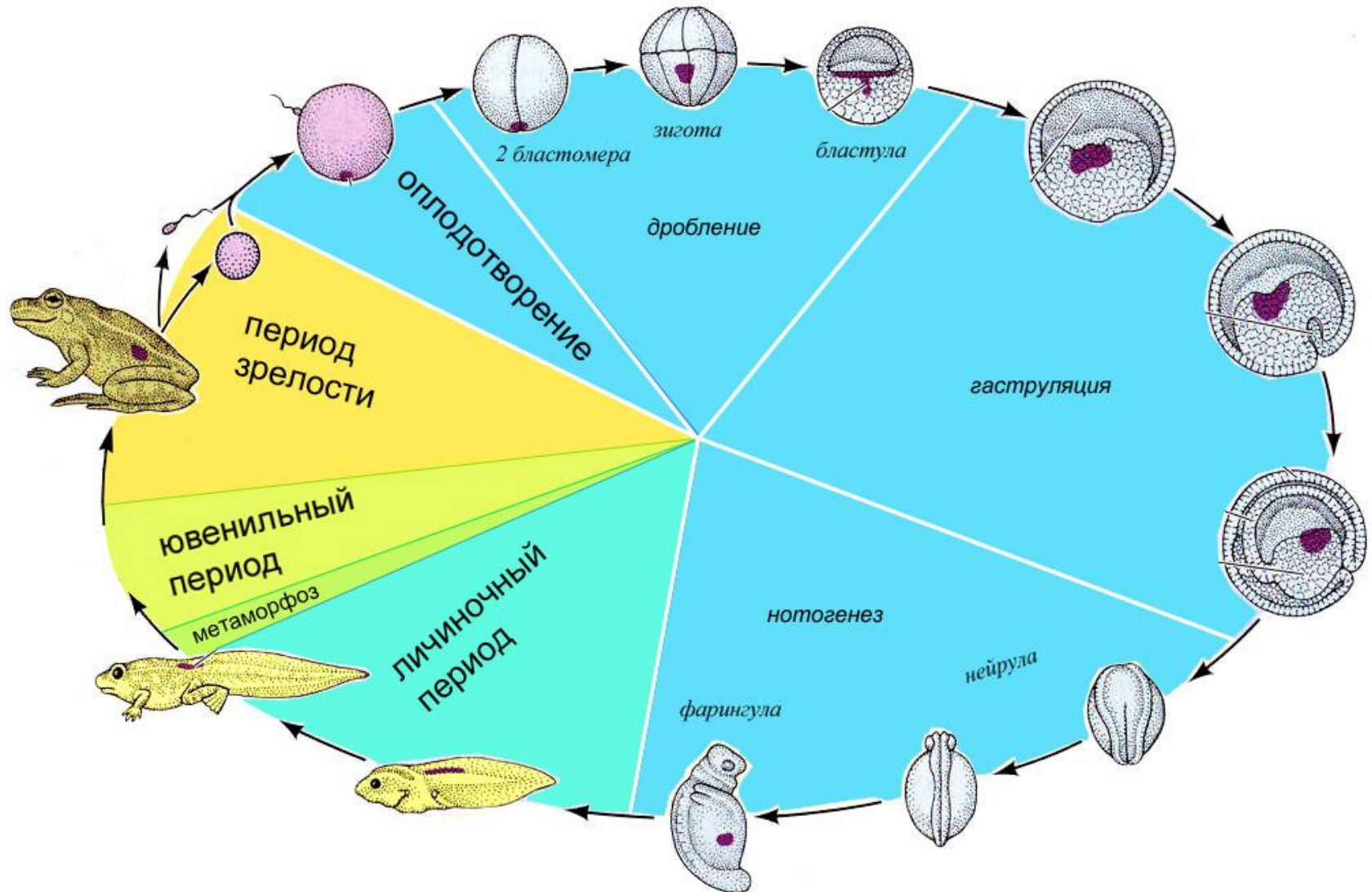
- ▣ Кольчатая червяга, *Siphonops annulatus* (слева) и африканская червяга *Schistomeyорum thomensis* (справа), как и все представители отряда (**Apoda** или **Gymnophiona**), лишены не только парных конечностей, но и хвоста, т.к. клоака у них располагается почти на конце тела . Все червяги живут на суше и ведут роющий образ жизни; для большинства из них характерно живорождение

Наши современники

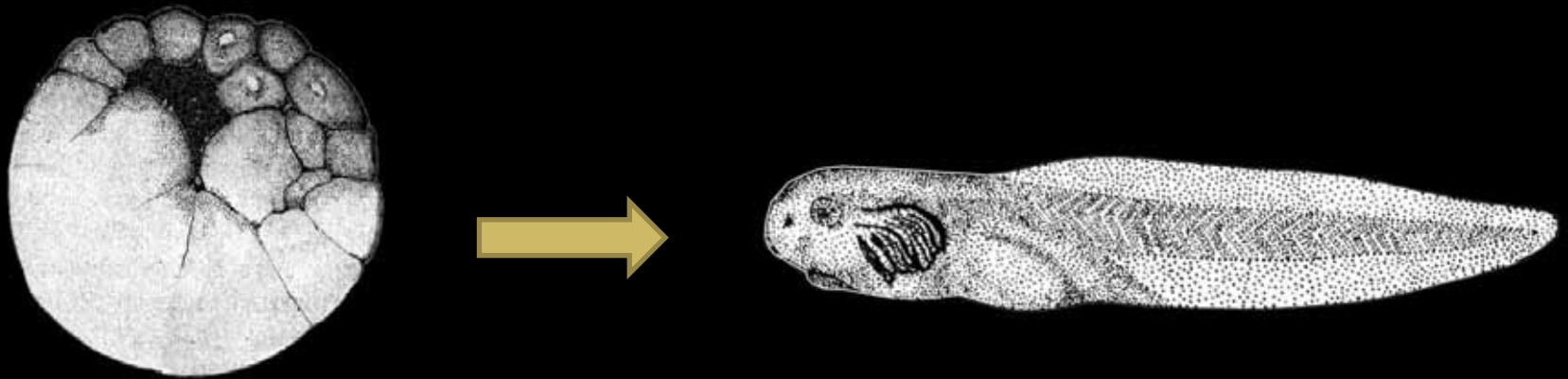
- ▣ Лягушка прудовая, *Rana esculenta* – европейский вид из отряда Бесхвостых амфибий (**Ecaudata** или **Anura**). Для Anura характерно наружное осеменение и моноспермное оплодотворение; развитие происходит в воде. Эмбриональный период протекает сравнительно быстро; из яйца вылупляется личинка – головастик. В процессе метаморфоза головастик превращается в молодую лягушку.



Жизненный цикл лягушки *Rana ripiens*



Для Земноводных характерен
«голобластический тип» развития



Лабораторные объекты из мира Anura (Ecaudata)



Травяная лягушка,
Rana temporaria

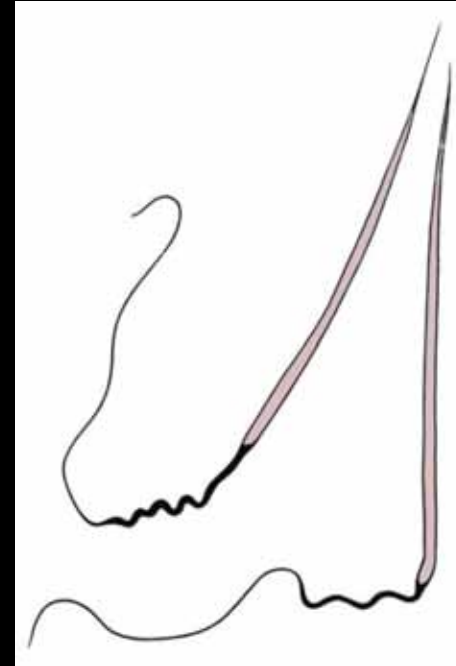
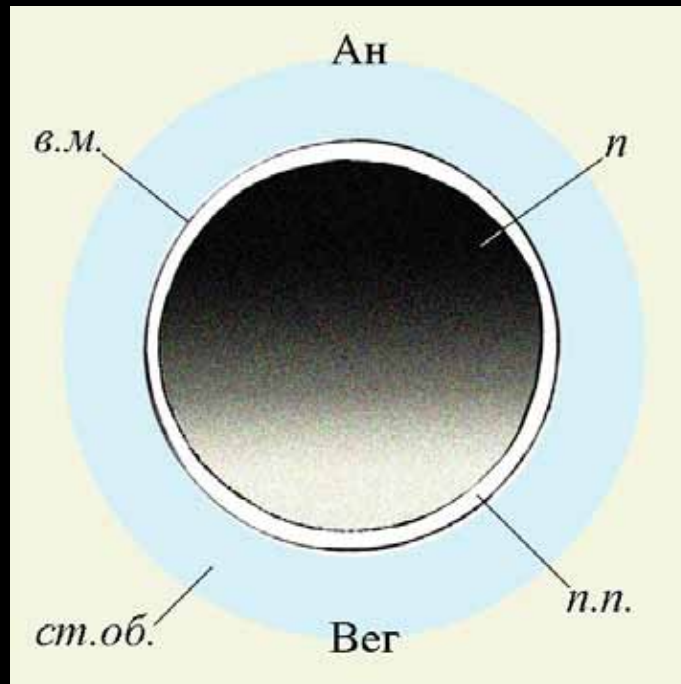


Шпорцевая лягушка,
Xenopus laevis



Hepect *Rana temporaria*

Гаметы травяной лягушки, *Rana temporaria*



Яйца лягушки плазмолецитального типа, мезо- и телолецитальные. Анимальный полюс интенсивно пигментирован. Яйца имеют диаметр 2 мм, а икринки с набухшими оболочками - 8 – 10 мм: Ан – анимальный полюс; Вег – вегетативный полюс; в.м. – вителлиновая мембрана (желточная оболочка); n – пигмент; п.п. – перивителлиновое пространство; ст.об. – многослойная студенистая оболочка. Справа – сперматозоиды травяной лягушки. Длина хвоста соответствует длине головки. Шейка короткая, широкая.

Препаттерн развития

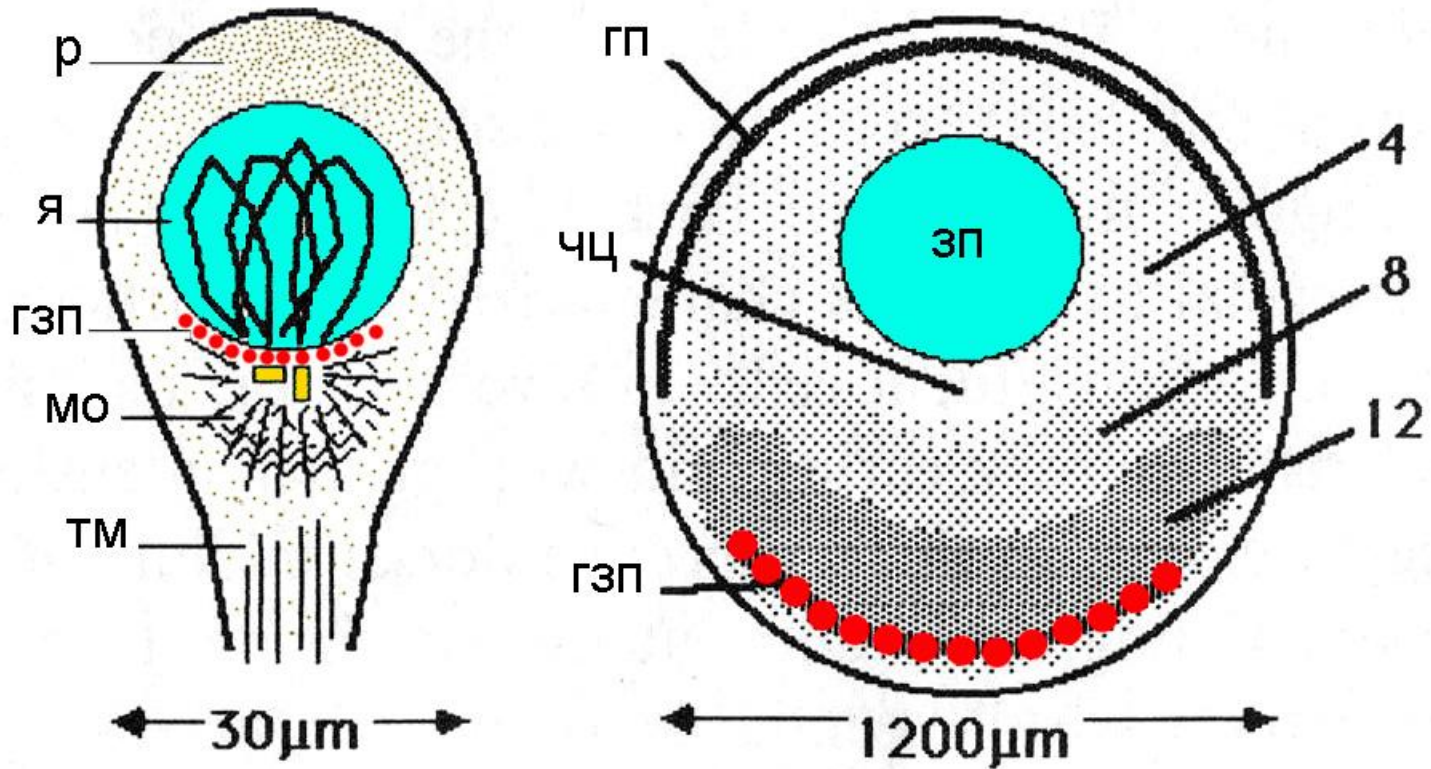
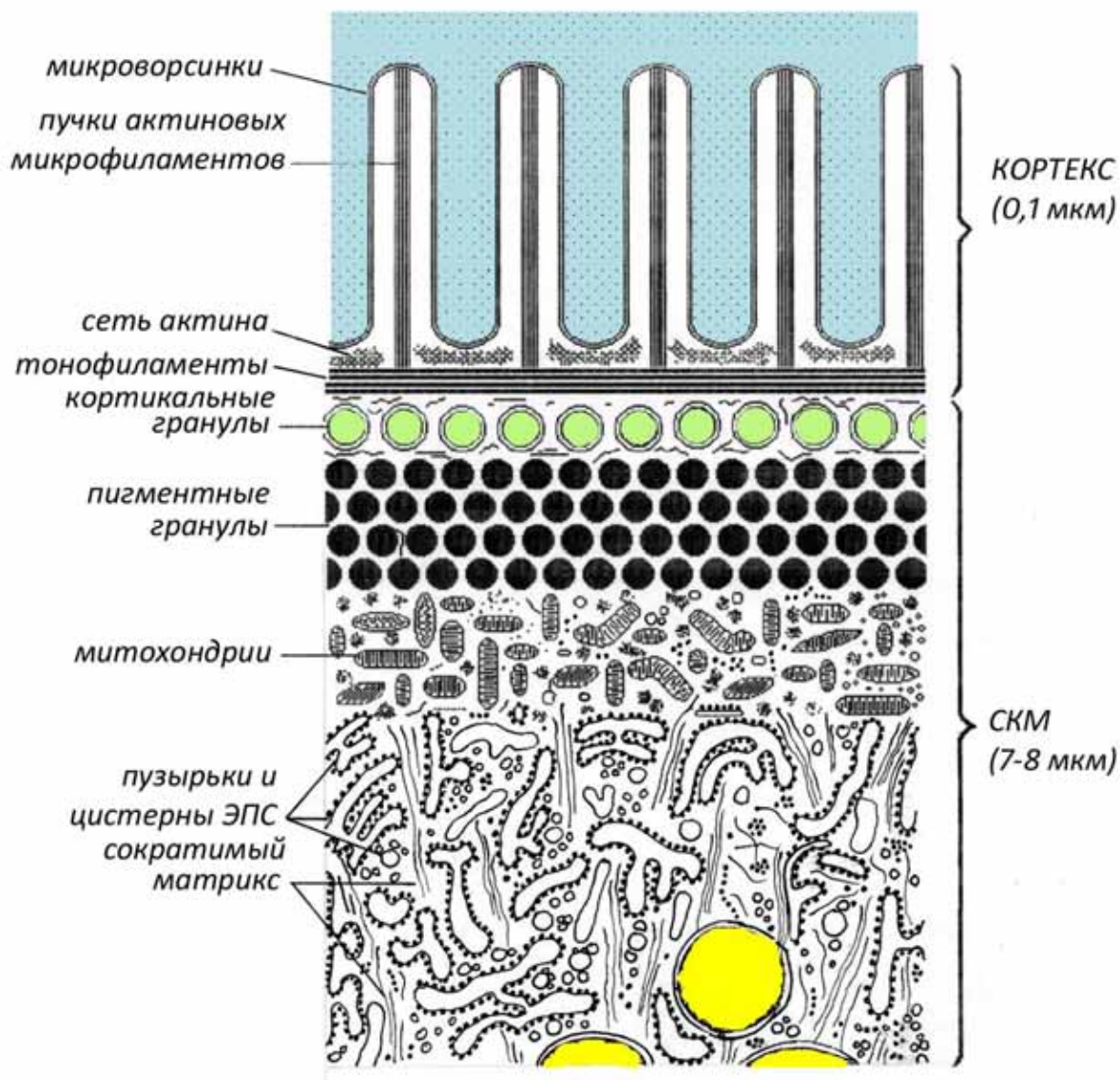


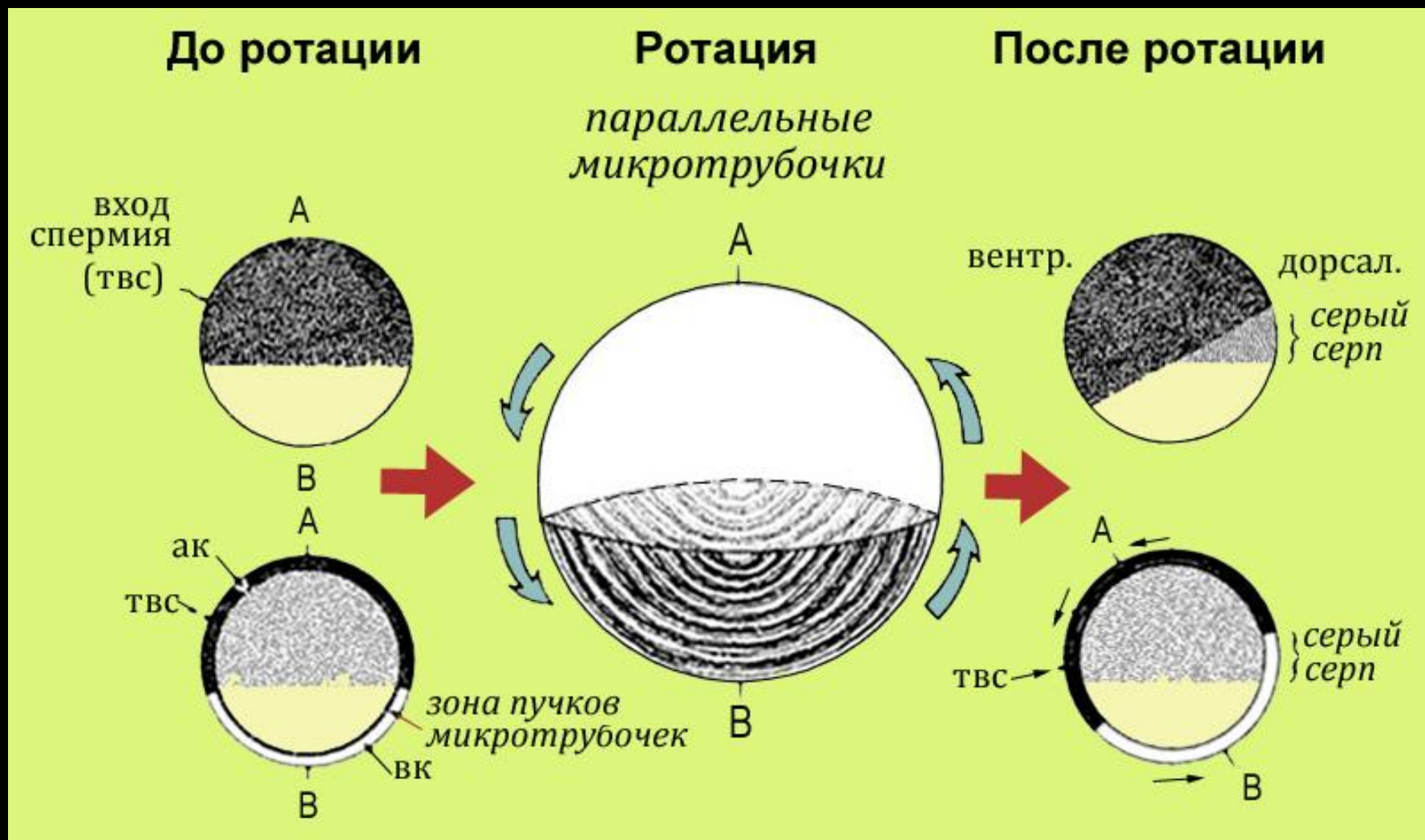
Схема строения ооцита *Xenopus laevis* в начале и в конце периода роста.

гзп – гранулы зародышевой плазмы; гп – гранулы пигмента; мо – митохондриальное «облако»; р – рибосомы; тм – телофазный мостик; чц – «чистая» цитоплазма; я – мейотическое ядро на стадии «букета»; 4-, 8-, 12 – зоны цитоплазмы ооцита, содержащие гранулы желтка разного размера: 4 м; 8 м; 12 м.

Схема строения кортикального слоя зрелой яйцеклетки Земноводного



Кортикальная ротация и образование серого серпа



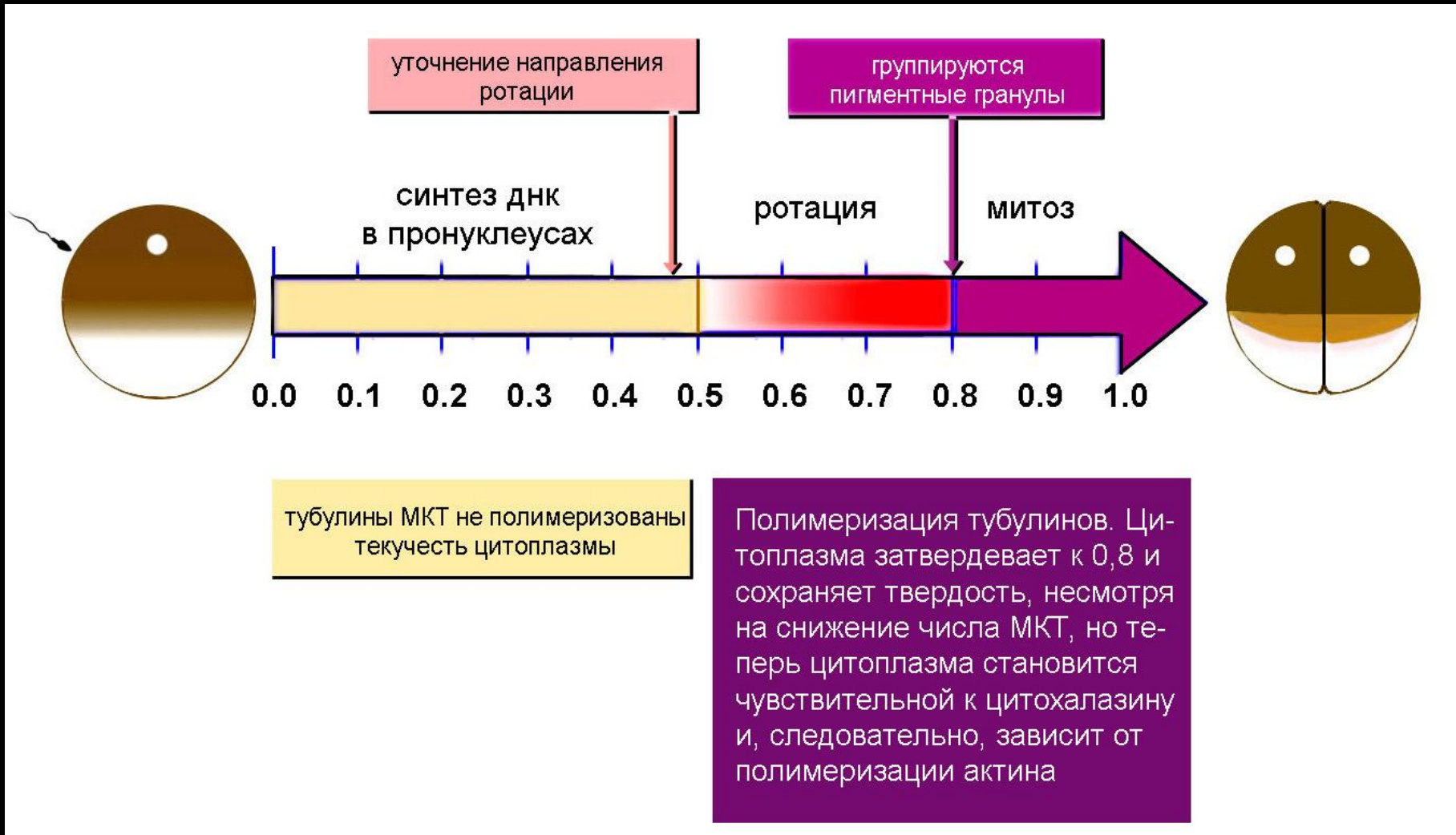
Пояснения к предыдущему слайду

«Кортикальная ротация и образование серого серпа»

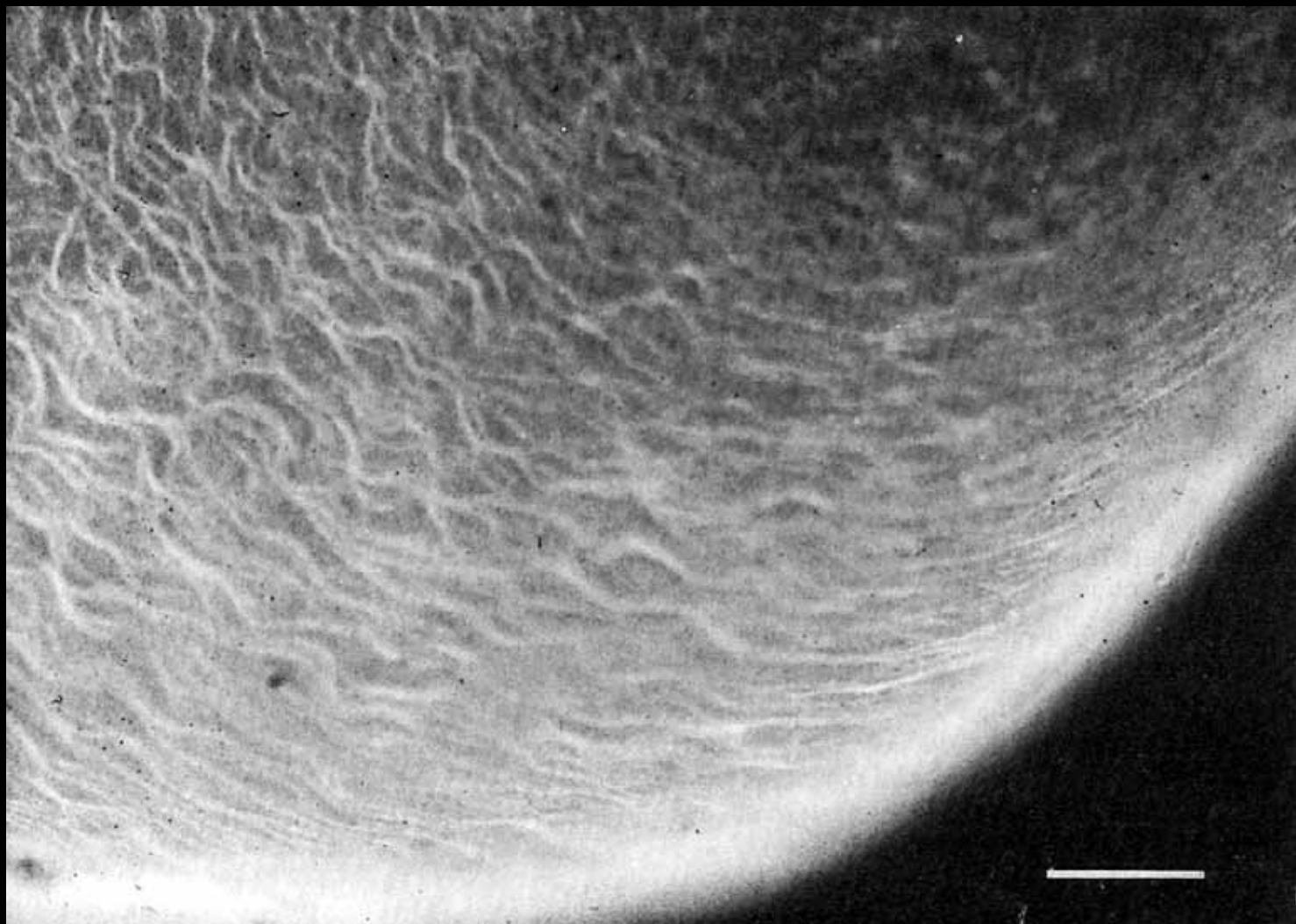
Из пяти представленных на схеме изображений оплодотворенной яйцеклетки Бесхвостой амфибии рисунки в левом и правом рядах показывают внешний вид (верхний рисунок) и продольный разрез (нижний рисунок). Рисунки в левом ряду отражают состояние яйцеклетки до начала ротации, в правом – после завершения ротации. В середине представлена объемная схема, изображающая положение, организацию области упорядоченных пучков микротрубочек в вегетативном полушарии яйцеклетки и направления вращения яйцеклетки.

Условные обозначения: А – анимальный полюс; В – вегетативный полюс; ак – анимальный кортекс; вк – вегетативный кортекс; ТВС – точка вхождения в яйцо сперматозоида.

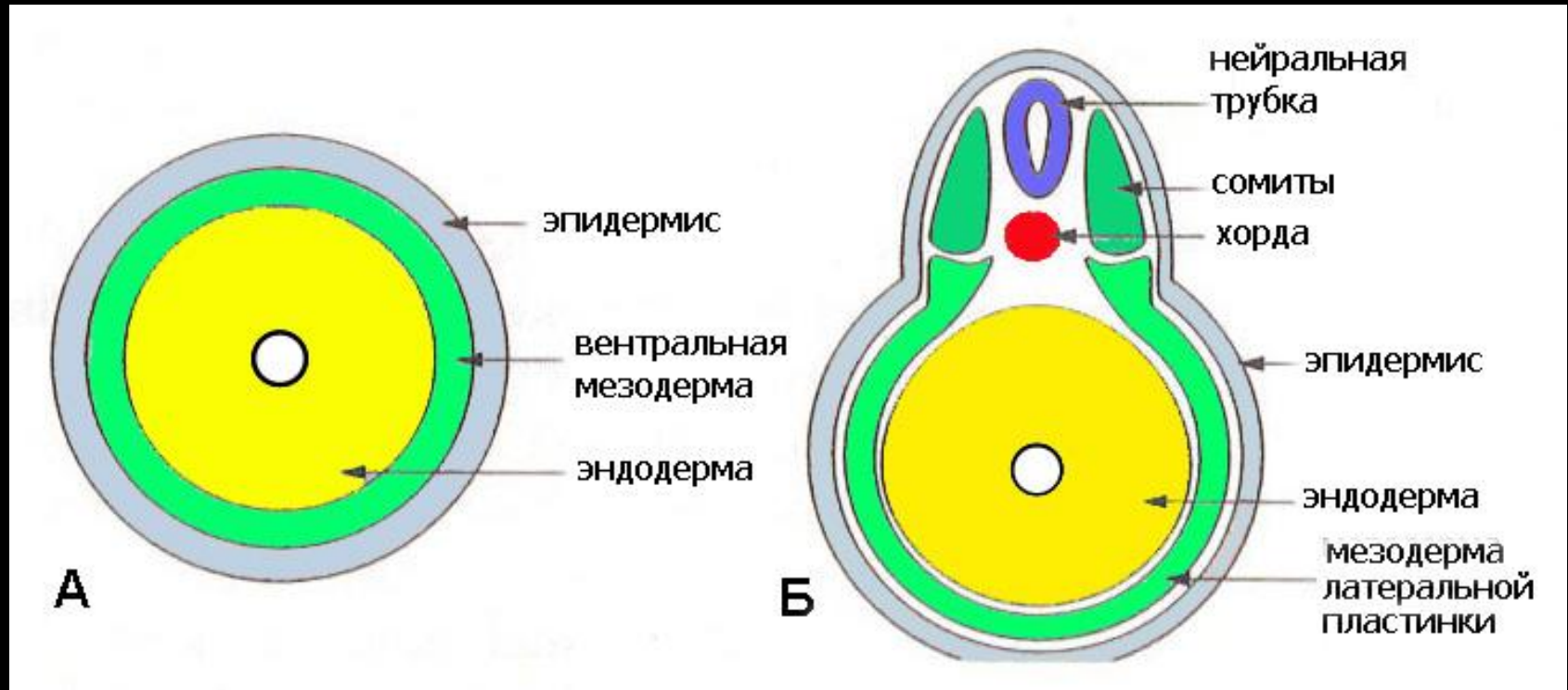
Хронология кортикальной ротации



Параллельные тяжи микротрубочечек

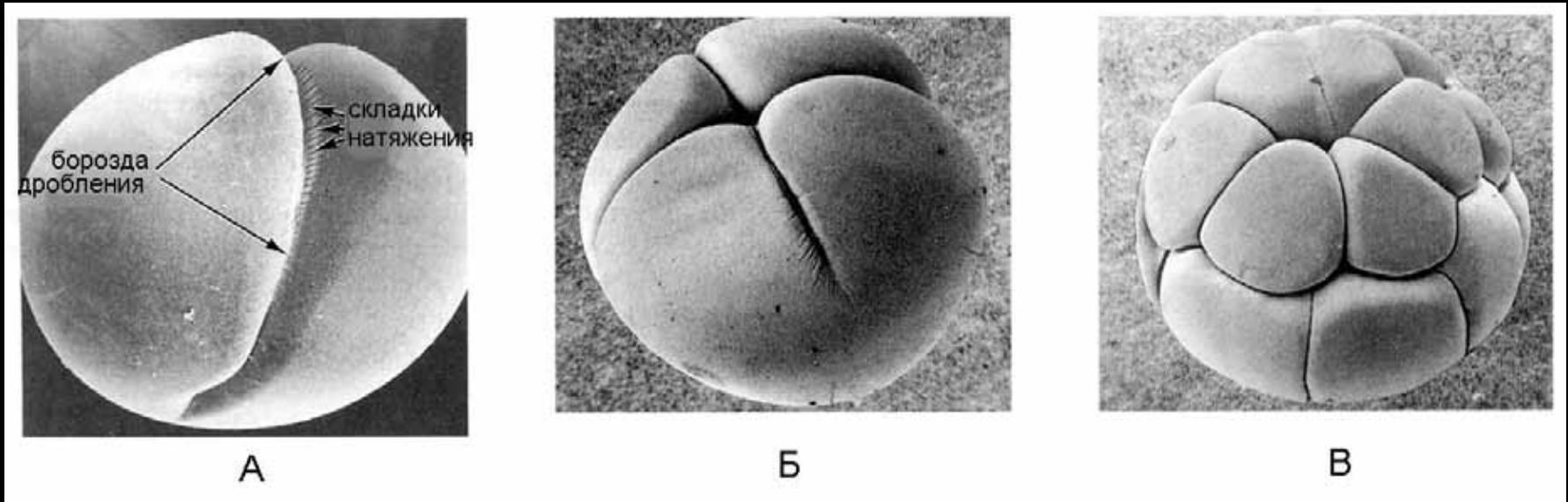


Морфогенетическое значение ротации



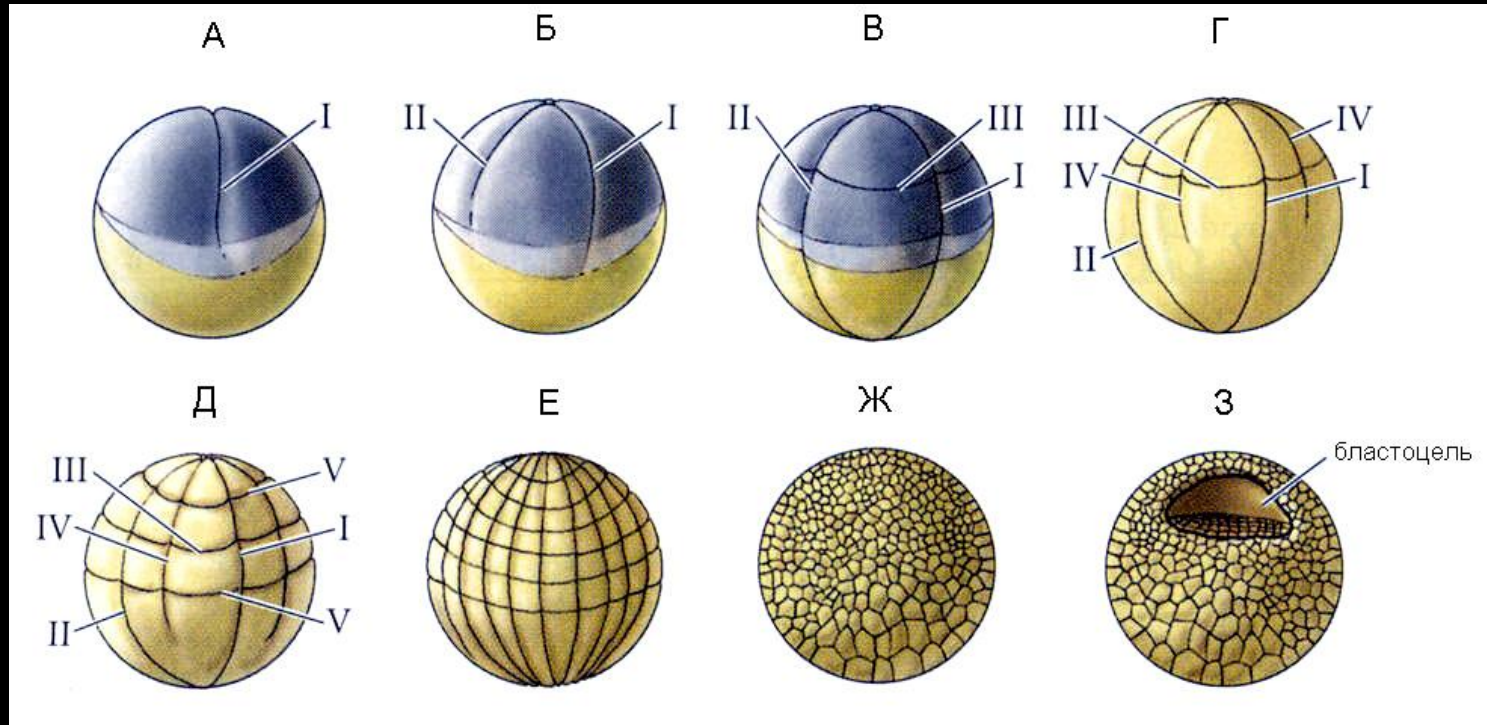
- А – «вентрализованное развитие», вызванное экспериментальным подавлением кортикальной ротации. В результате такого дефективного развития формируется «беспозвоночное» животное.
- Б – нормальное «дорсализованное развитие», приводящее к образованию характерных структур позвоночных, всецело зависит от полноты ротации яйцевого материала после оплодотворения.

Дробление яйца Земноводных



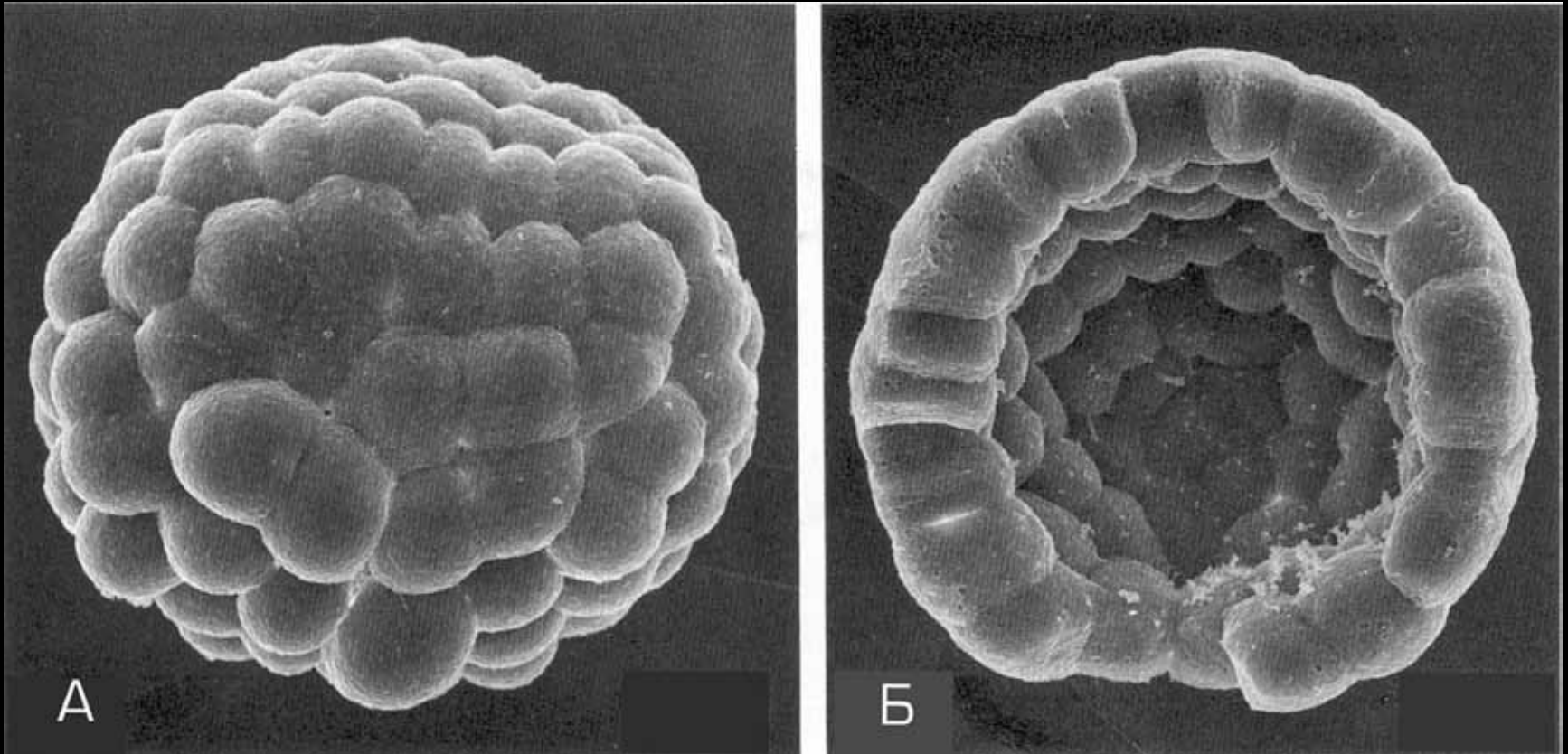
Сканирующий эл. микроскоп. Ранние стадии полного стереотипного дробления яйца лягушки. (А) Первое меридиональное деление. Врезающаяся борозда. (Б) Второе, также меридиональное деление (4 клетки). Третье широтное деление приводит к образованию двух квартетов клеток. (В) Результатом четвертого деление (вновь меридионального) является 16-клеточная стадия; хорошо видны различия в размерах клеток анимального и вегетативного полушария

Порядок дробления яйца Земноводных



Дробление яйца лягушки. Римскими цифрами обозначены борозды последовательных циклов дробления. (А-Е) Стадии дробления. (Ж-З) Стадия средней бластулы; вид снаружи (Ж) и вид на разрезе (З)

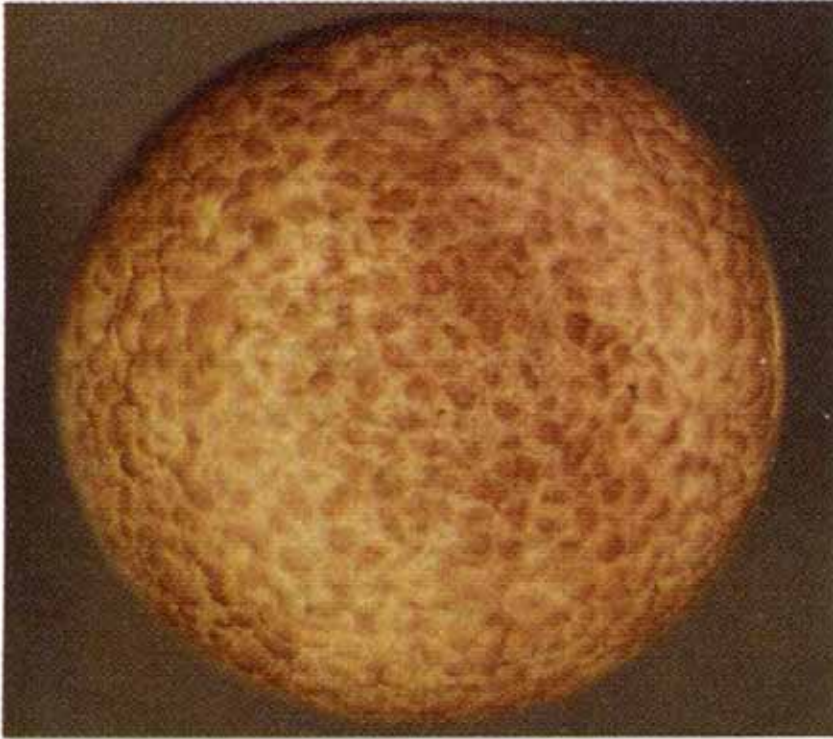
Целобластула ланцетника



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

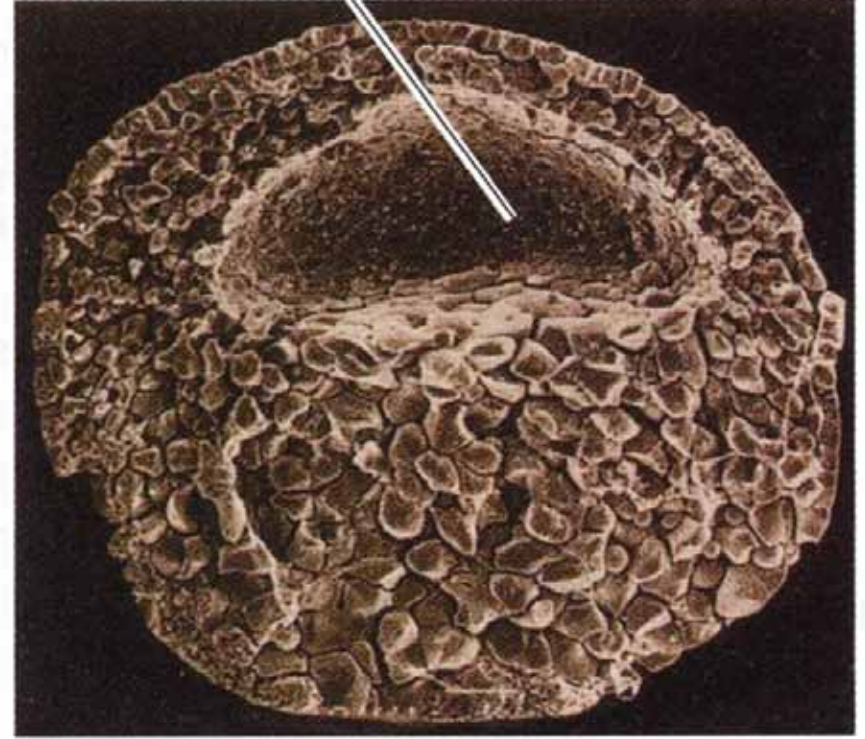
Поздняя бластула *Xenopus laevis*

А



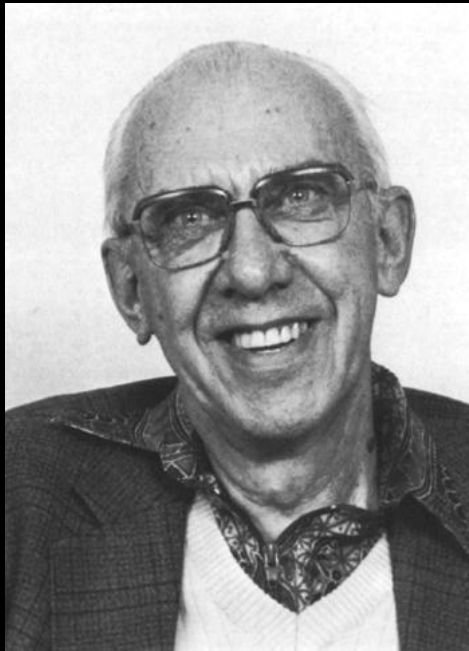
Б

бластоцель



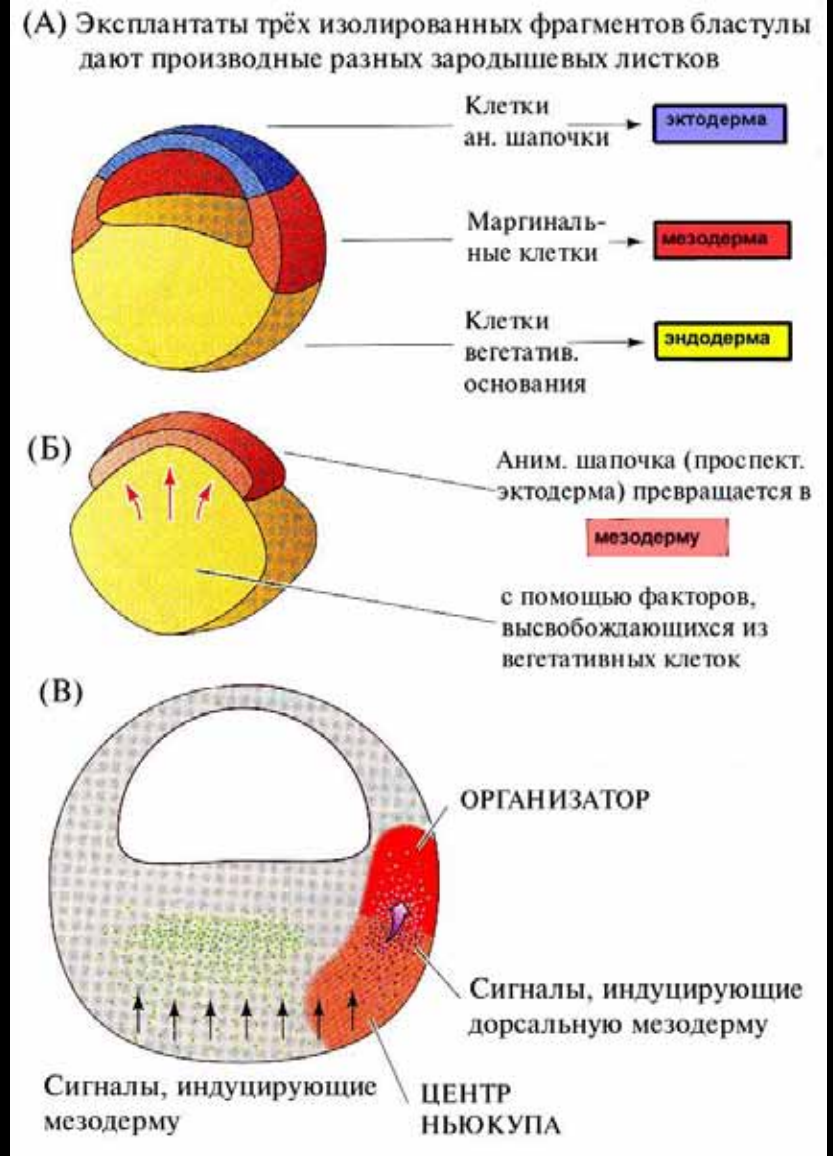
(А) внешний вид (яйцевые оболочки удалены); (Б) Поперечный разрез такой бластулы. Виден расположенный в анимальном полушарии бластоцель. Стенки бластоцеля содержат несколько рядов клеток

Ранние индукции в развитии амфибий



Pieter D. Nieukoop
(1917 – 1996)

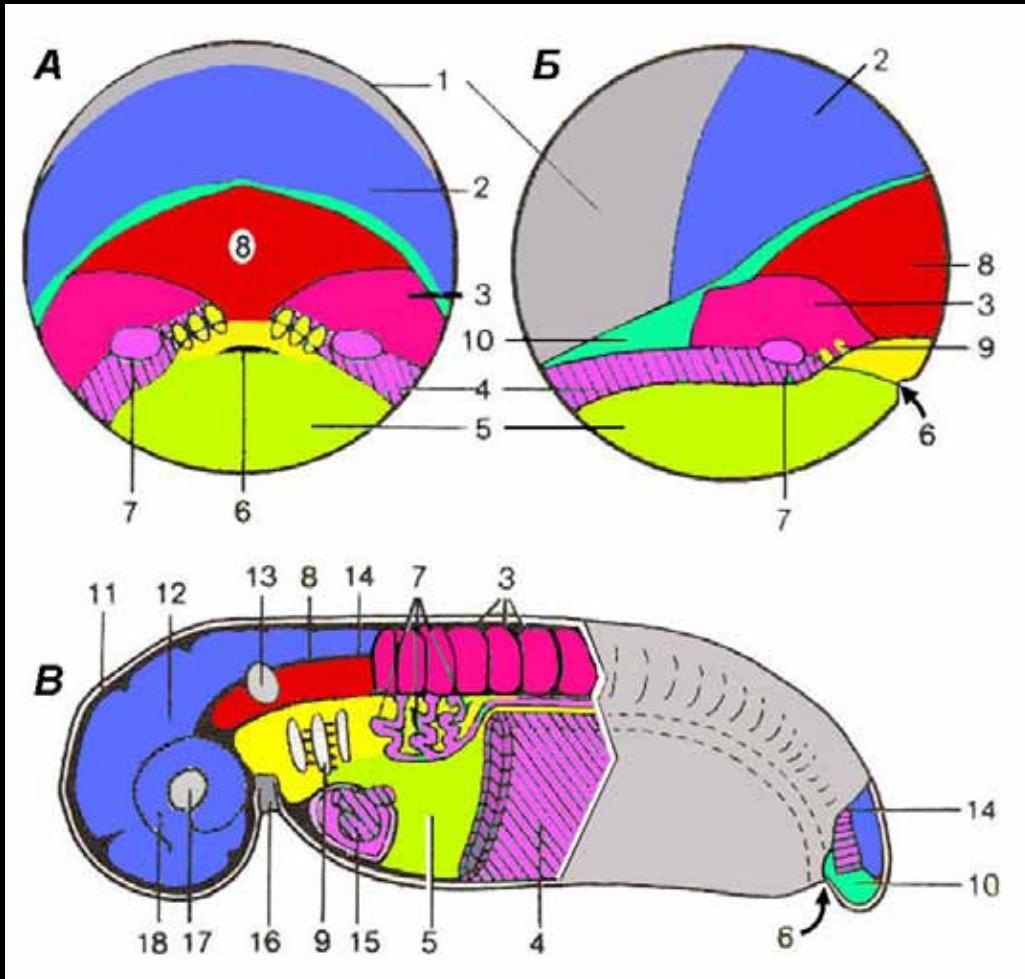
Основной ключ к разгадке того, как дорсальная губа бластопора приобретает свои свойства, дали эксперименты Петера Ньюкупа. Он и его коллеги показали, что мезодермальные свойства индуцируются подлежащими вегетативными (презюмтивными эндодермальными) клетками.



Обобщенная карта презумптивных зачатков Urodela



Карты презумптивных зачатков зародышей тритона к началу гастрюляции

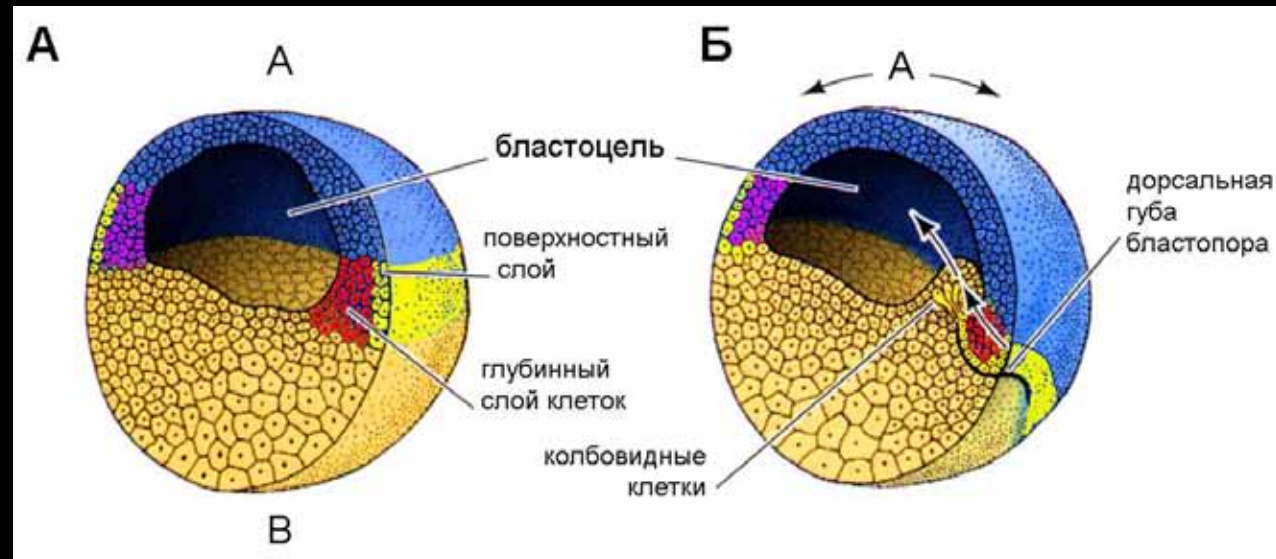
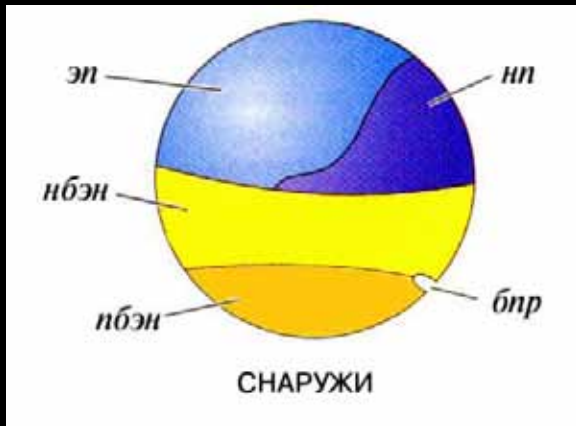


А – вид со стороны бластопора (6), *Б* – вид слева, *В* – локализация органов на стадии фарингулы.

1 – покровная эктодерма образует эпидермис (11), хрусталик (17), слуховой пузырёк (13) и стомодеум (16); нейральная эктодерма (2) образует нейральную трубку с головным (12), спинным мозгом (14) и глазным бокалом (18). 8 – хорда, 3 – сомиты, 4 – боковые пластинки, 15 – сердце, 10 – материал хвостовой почки, 7 – пронефрос. Эндодерма (5) занимает снаружи вегетативную область ранней гастрюлы и образует позднее кишку с жаберными щелями (9). 6 – анус.

из Hadorn & Wehner (1986)

Карты презумптивных зачатков на стадиях поздней бластулы – начала гаструляции *Xenopus laevis*



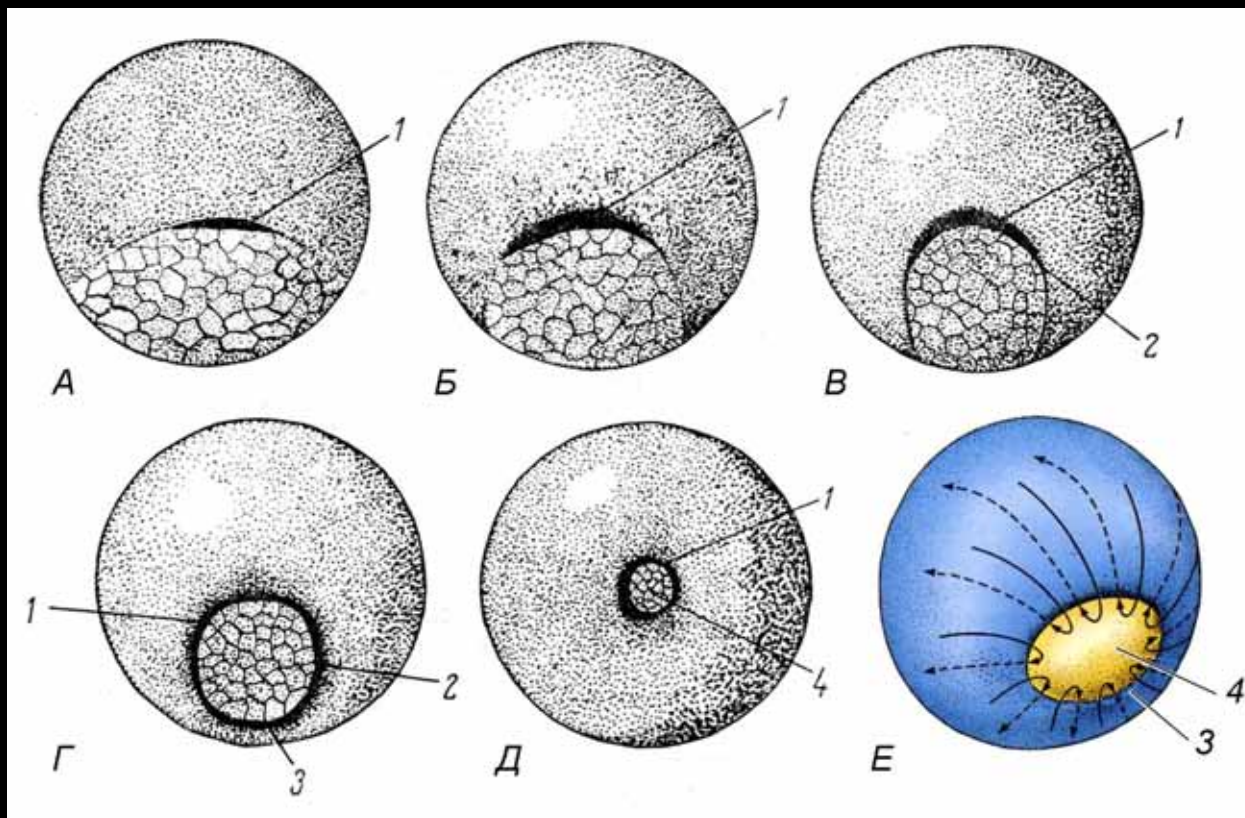
Снаружи (поверхностные зачатки). *эп* — покровная эктодерма, *нп* — нейральная пластинка, *бпр* — бластопор, *нбэн* — энтодерма свода архентерона, *пбэн* — энтодерма дна архентерона

Гастрюляция у Xenopus



А – начало гастрюляции. Гастрюляция начинается процессом инвагинации, в результате которого образуется щелевидный бластопор (бпр) на будущей дорсальной стороне эмбриона. Б – та же стадия развития, но вид с вентральной поверхности. В – разгар процесса. Щель бластопора приобретает форму кольца, от края которого внутрь перемещаются будущие клетки мезодермы, на поверхности зародыша останутся клетки эктодермы. В центре – клетки эндодермы в виде т.н. «желточной пробки».

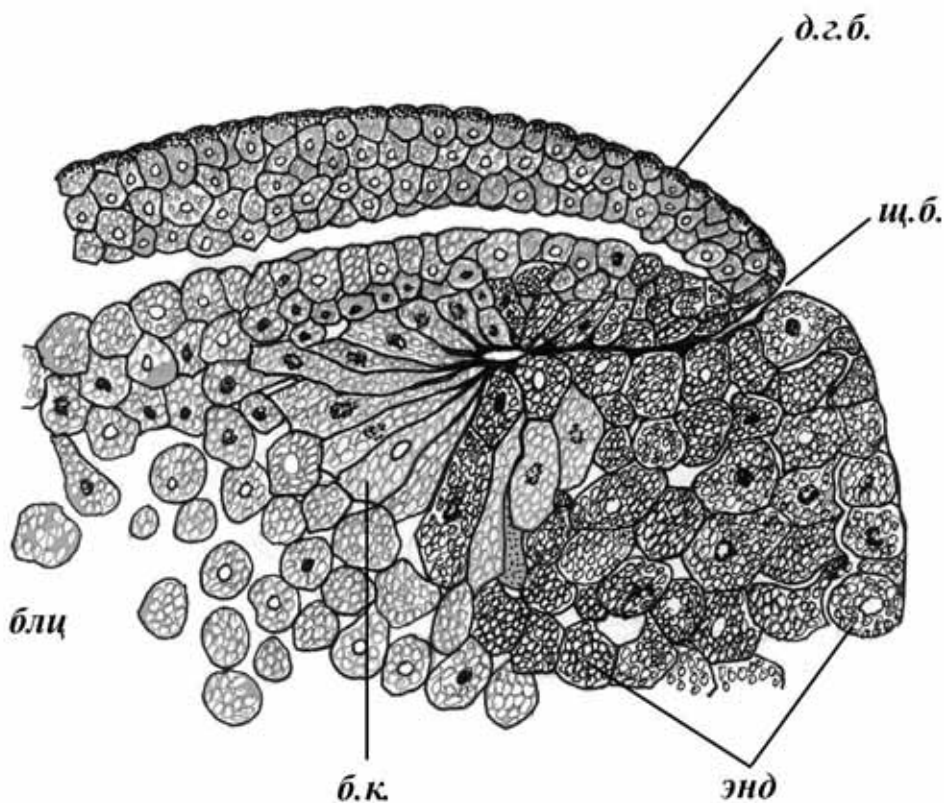
Внешние признаки гастрюляции у лягушки



Вид со стороны будущего заднего конца зародыша. А, Б – возникновение серповидной бороздки (дорсальной губы blastopora 1). В – образование боковых губ blastopora (2). Г – возникновение вентральной губы (3) и завершение формирования blastopora. Д – concentрическое замыкание blastopora [видна желточная пробка (4)]. Е – движения эпителии эктодермы (сплошные стрелки) и инволюция мезодермальных клеток (пунктирные линии), перемещающихся через blastopore внутрь и затем под поверхность в обратном направлении.

Начало гаструляции у травяной лягушки

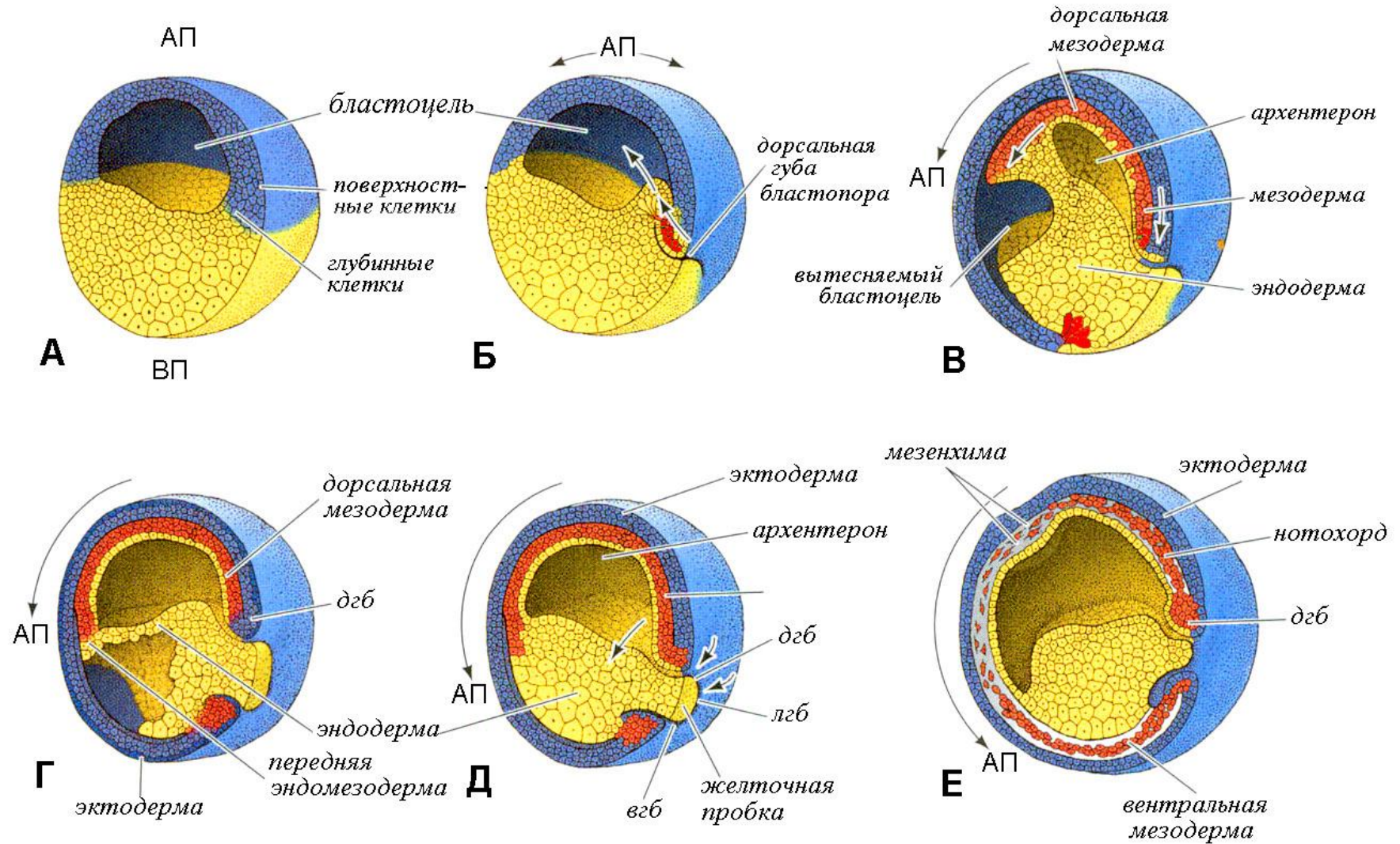
Rana temporaria



Окрашенный сагиттальный срез зародыша лягушки на стадии ранней гаструлы в области дорсальной губы бластопора. Обозначения: б.к. – бутылковидные клетки; блц – бластоцель; дзб – дорсальная губа бластопора; щ.б. – щелевидный бластопор; энд – клетки вегетативного основания – клетки эндодермы.

Оригинальный рисунок, выполненный с препарата из кафедральной коллекции.

Последовательные стадии (А-Е) гастрюляции Anura

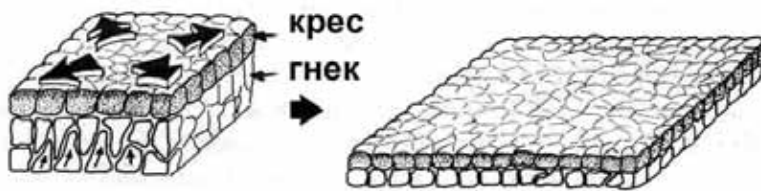


Пояснение к предыдущему слайду «Последовательные стадии (А-Е) гаструляции у Anura»

(А) Стадия поздней бластулы; (Б) Стадия ранней гаструлы. Вслед за кратковременной инвагинацией бутылковидных клеток начинается инволюция поверхностных клеток дорсальной губы бластопора. АП обозначает положение анимального полюса, который по мере развития будет постепенно перемещаться. (В) и (Г) Срединная гаструляция. Образуется архентерон (гастроцель), который оттесняет уменьшающийся в объеме бластоцель. Начинается миграция клеток из боковых и вентральной губы бластопора внутрь эмбриона. Клетки анимального полушария перемещаются в направлении вегетативной области, смещая бластопор к области вблизи вегетативного полюса. (Д) и (Е) Ближе к концу гаструляции бластоцель исчезает, а эмбрион постепенно полностью покрывается эктодермой. При этом бластопор сужается (как стягивается табачный кисет), эндодерма интрнализуется, а мезодермальные клетки располагаются между эктодермой и эндодермой, образуя мезенхимную мантию; бластопор сужается, в какой-то момент этих событий лишь совсем небольшая часть вегетативной эндодермы просматривается в виде т.н. «желточной пробки».

Не показаны конвергентные движения клеток, приводящие к удлинению тела эмбриона

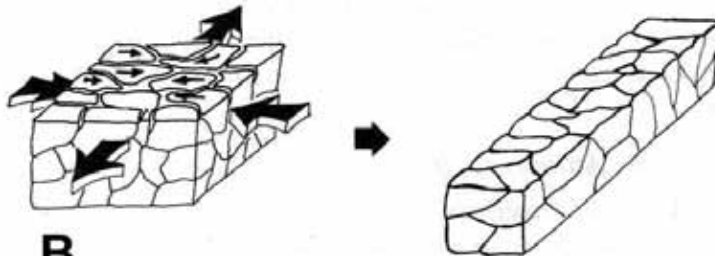
Клеточные трансформации и транслокации в процессе гаструляции у *Xenopus*



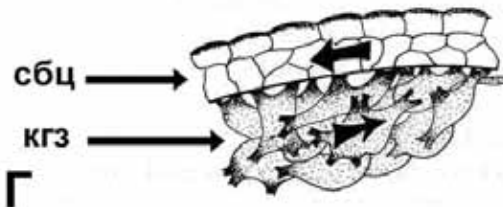
A



Б



В

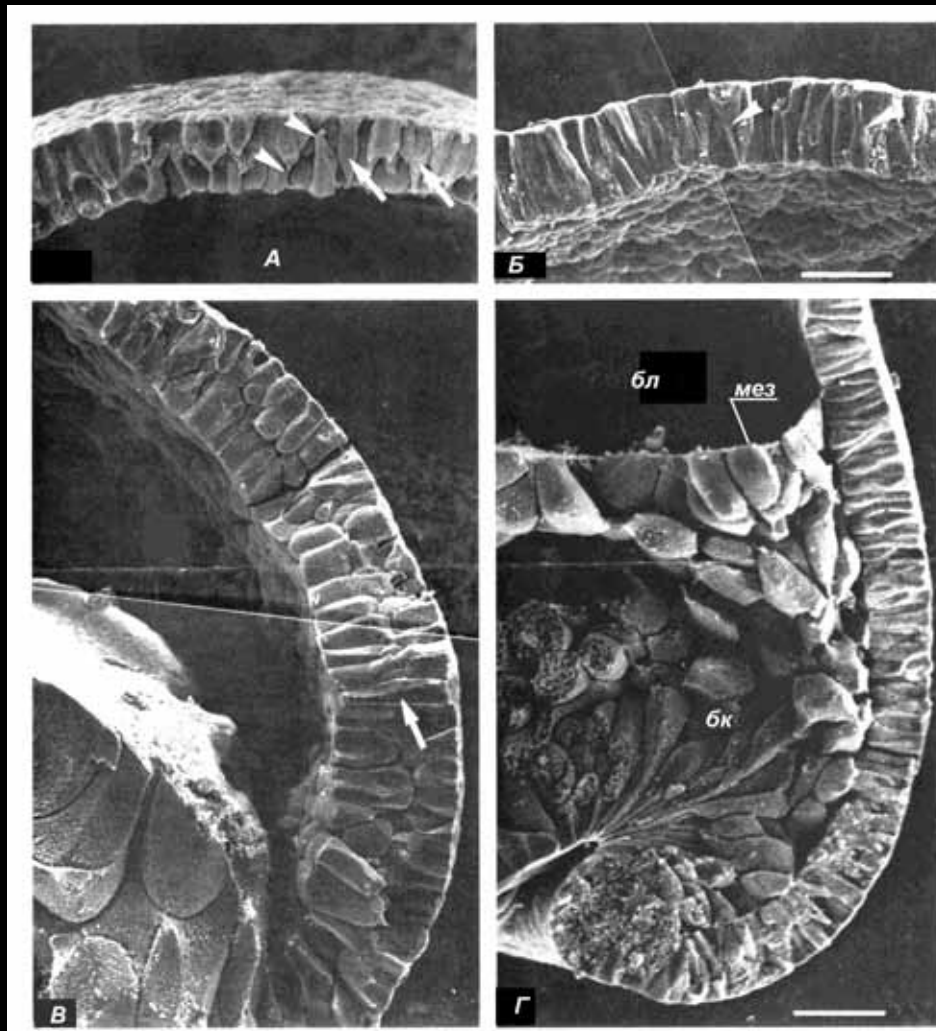


Г

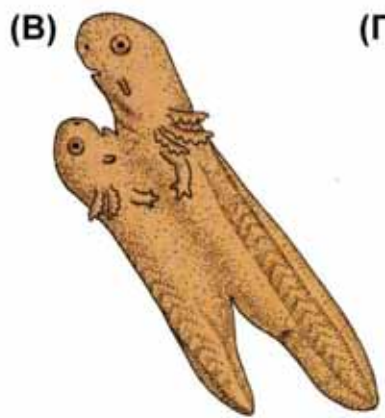
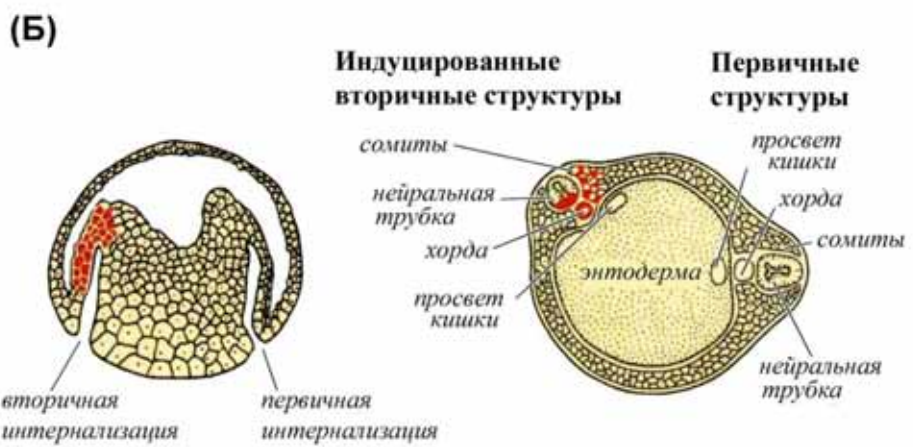
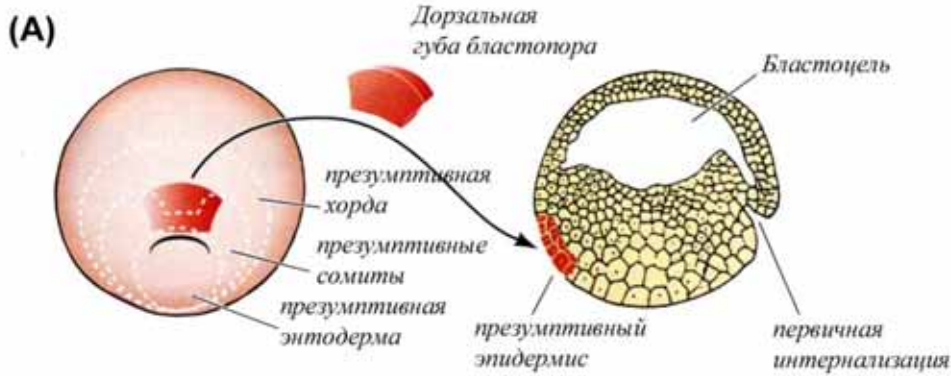
Четыре типа клеточных транслокаций

- А – радиальная интеркаляция в анимальной шапочке
- Б – трансформация бокаловидных клеток
- В – интеркаляция в ходе конвергентного удлинения,
- Г – перемещение «спянной популяции» клеток глубинной зоны

Радиальная интеркаляция клеток в стенке бластулы *Pleurodeles valtli*



- Различие в локализации презумптивных зачатков перед началом гастрюляции и в ходе гастрюляции Anura и Caudata определяется многослойностью свода бластоцеля и области губ бластопора у первых и однослойностью его у вторых.
- На фото (А и Б) свода бластоцеля и (В и Г) дорсальной губы бластопора зародышей тритона *Pleurodeles valtli*, полученных с помощью СЭМ, показан постепенный по мере приближения к началу гастрюляции переход к однослойности

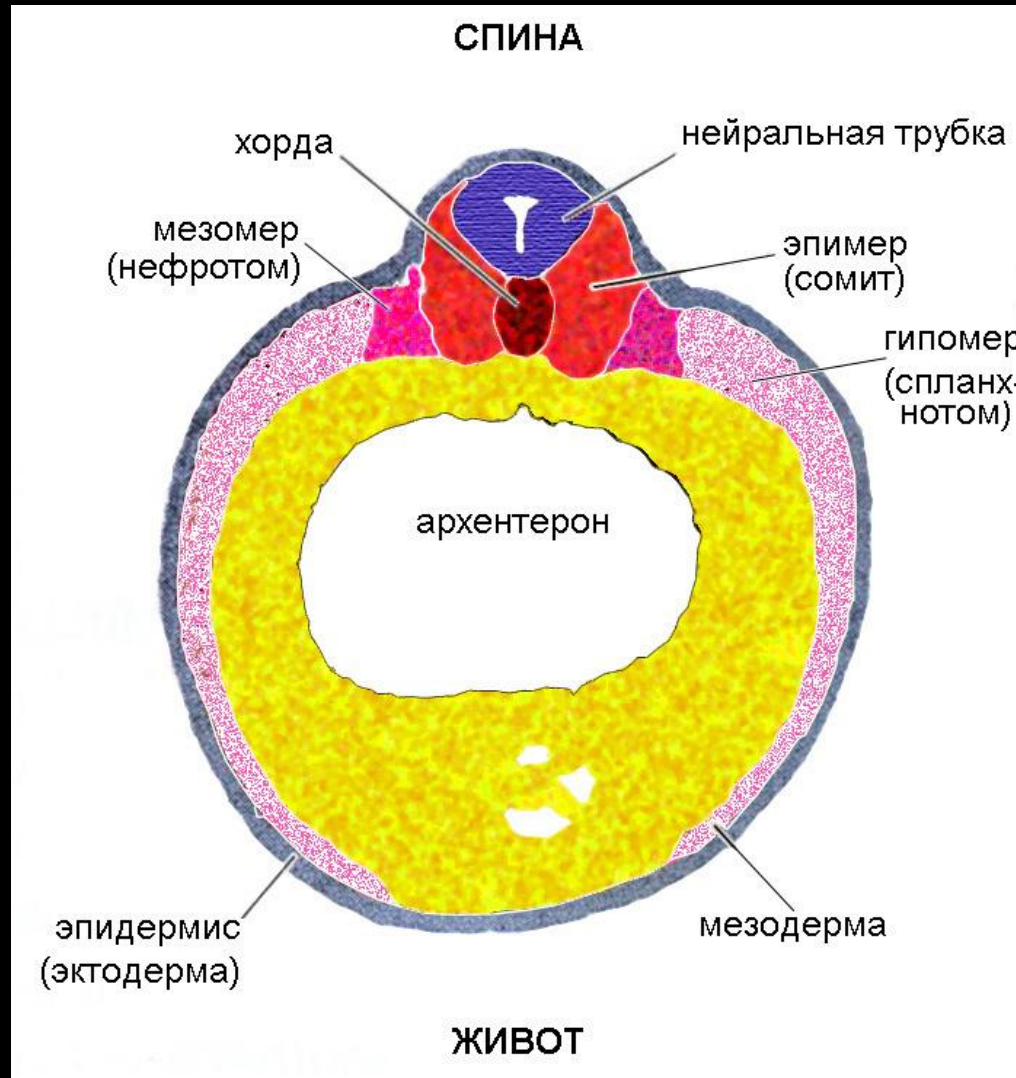


Индукция вторичной оси клетками дорсальной губы бластопора амфибий.

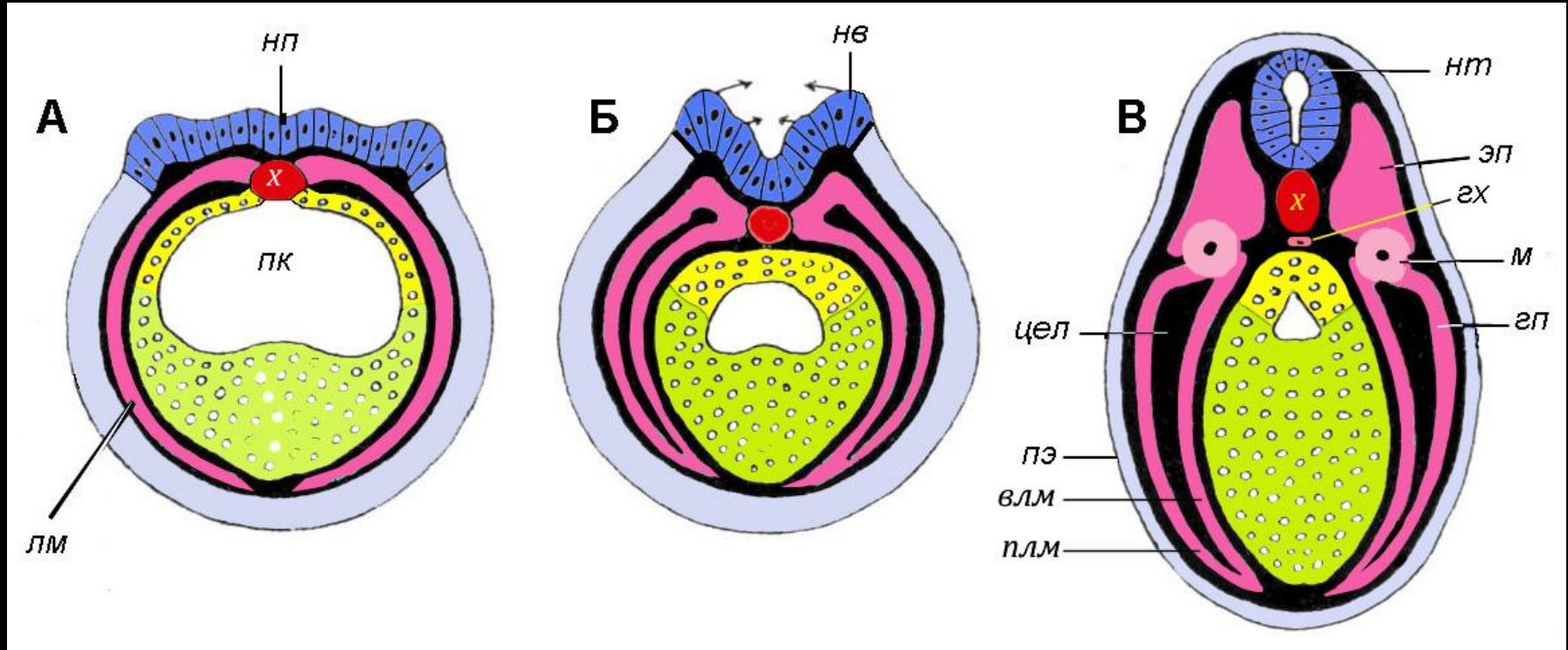
(А) Материал дорсальной губы бластопора из ранней гастролы трансплантировали в другую раннюю гастролу, в область, которая в норме развивает лишь вентральный эпидермис. (Б) Ткани донора интернализируются и образуют вторичный архентерон, а затем и вторичную эмбриональную ось, включающую новые нейральную трубку, хорду и сомиты. В организованную вторичную ось вносят свой вклад и клетки донора, и клетки хозяина. (В) В конце концов формируются два взаимосвязанных организма. (Г) Строение области дорсальной губы бластопора в ранней гастроле *Xenopus*.

Нотогенез в развитии Земноводных

Осевой комплекс зачатков амфибии

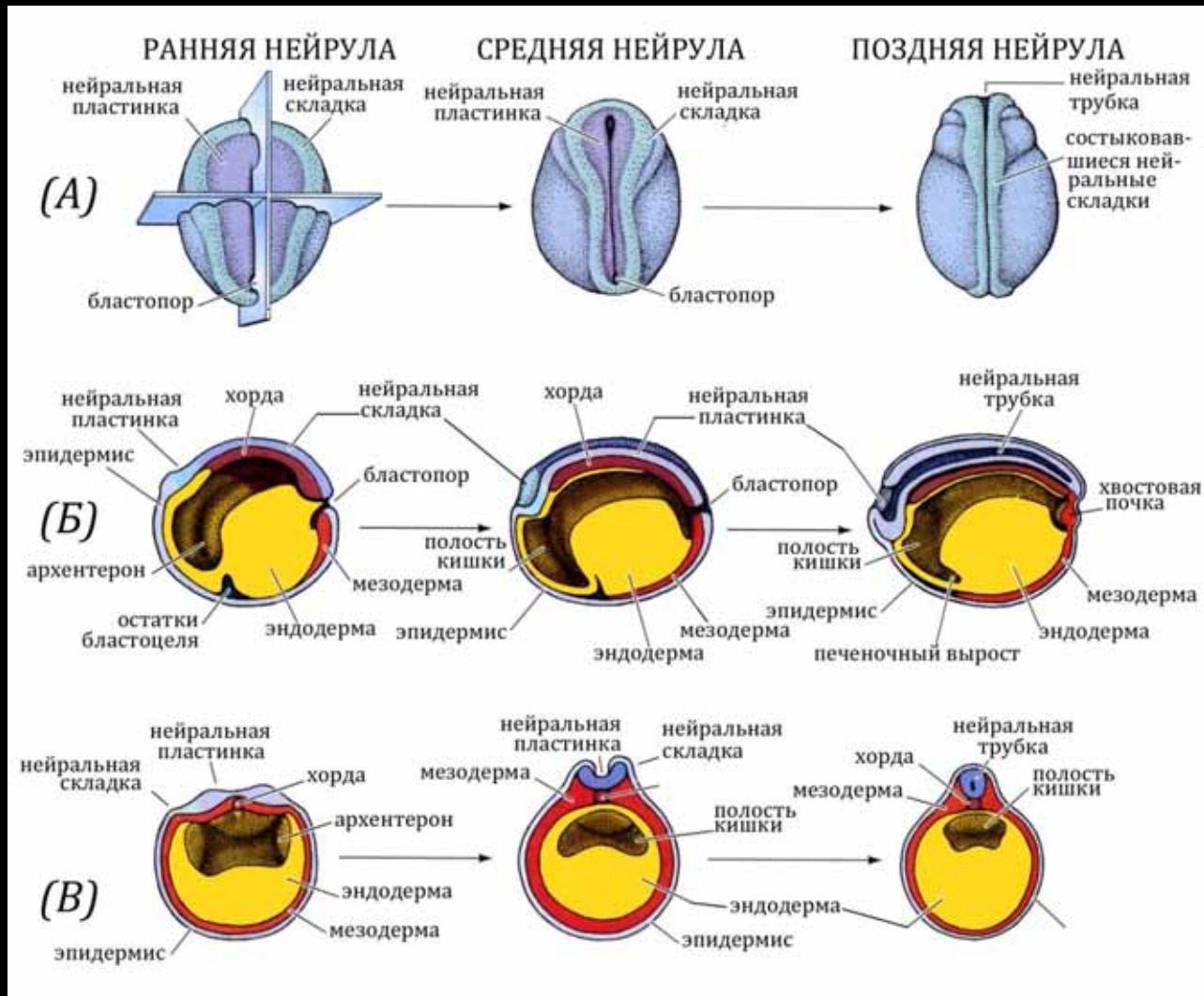


Формирование осевого комплекса зачатков (нотогенез)

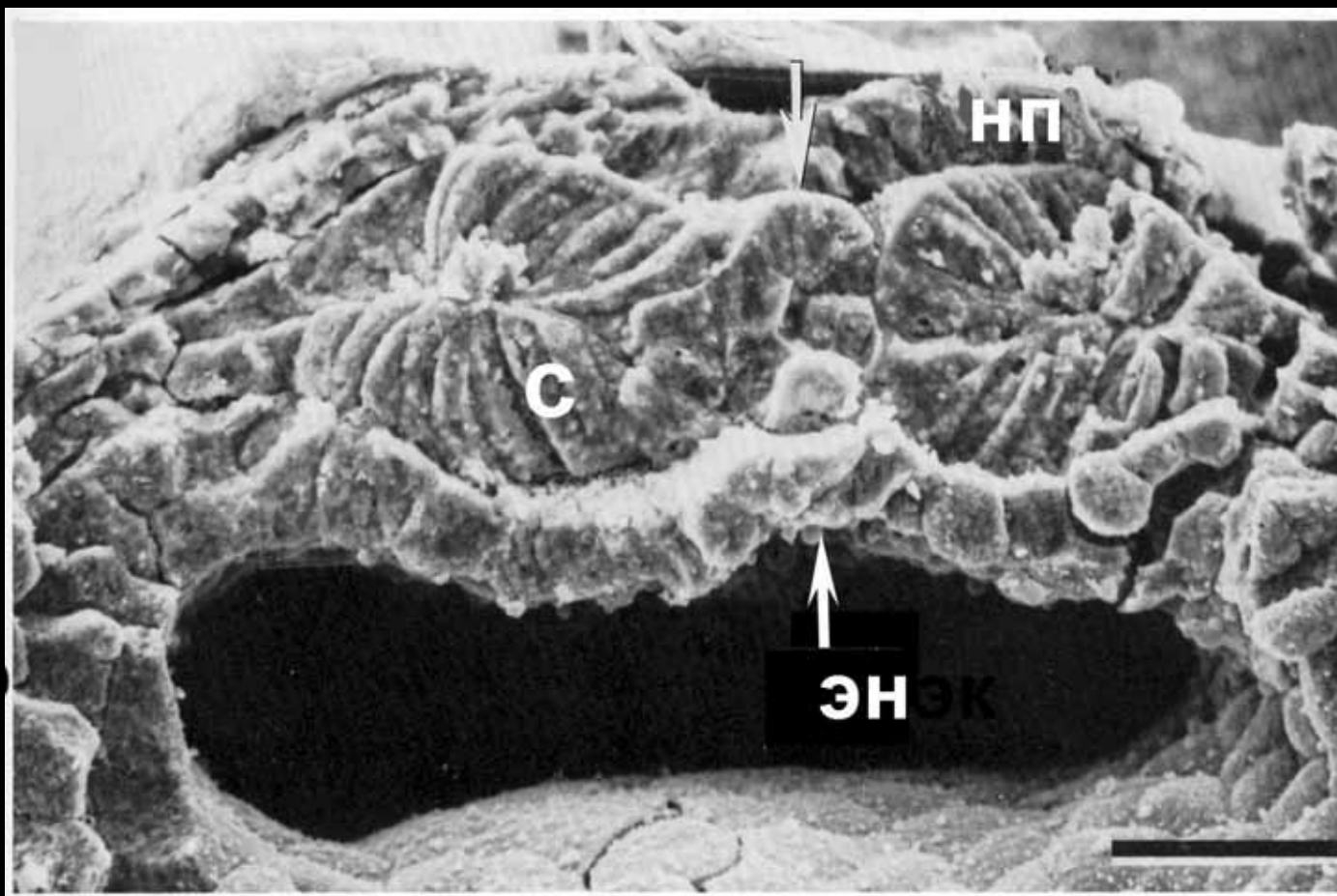


Схематическое изображение поперечных срезов. (А) – стадия формирования нейральной пластинки (нп); (Б) – стадия сближения нейральных валиков (нв); стадия сформированного осевого комплекса зачатков. влм – висцеральный листок мезодермы; гп – гипомер или боковая (латеральная) пластинка мезодермы; гх – гипохорда; м – мезомер; нт – нейральная трубка; плм – париетальный листок мезодермы; пэ – покровная эктодерма; цел – целом; эп – эпимер.

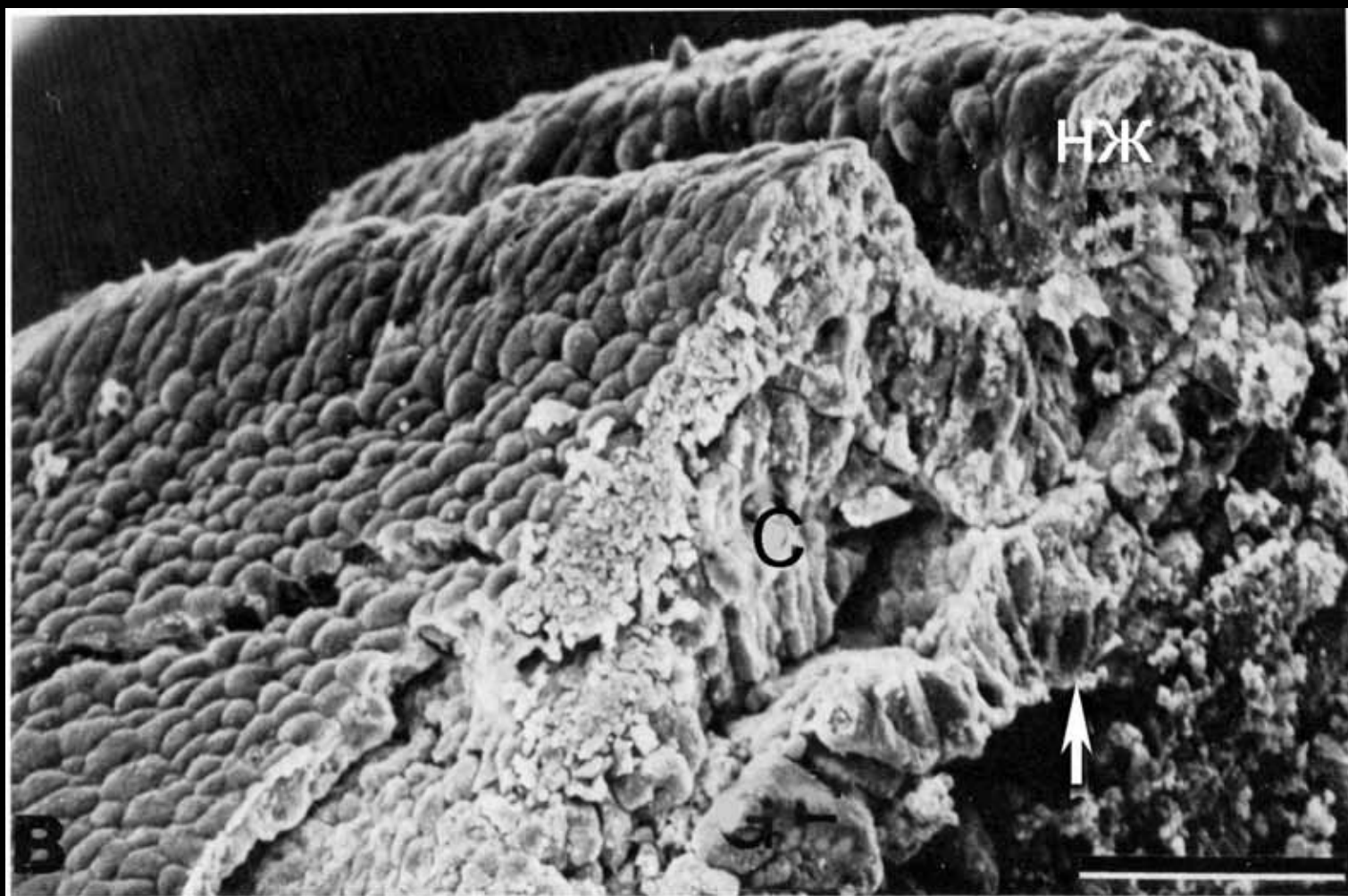
Нейруляция у Земноводных



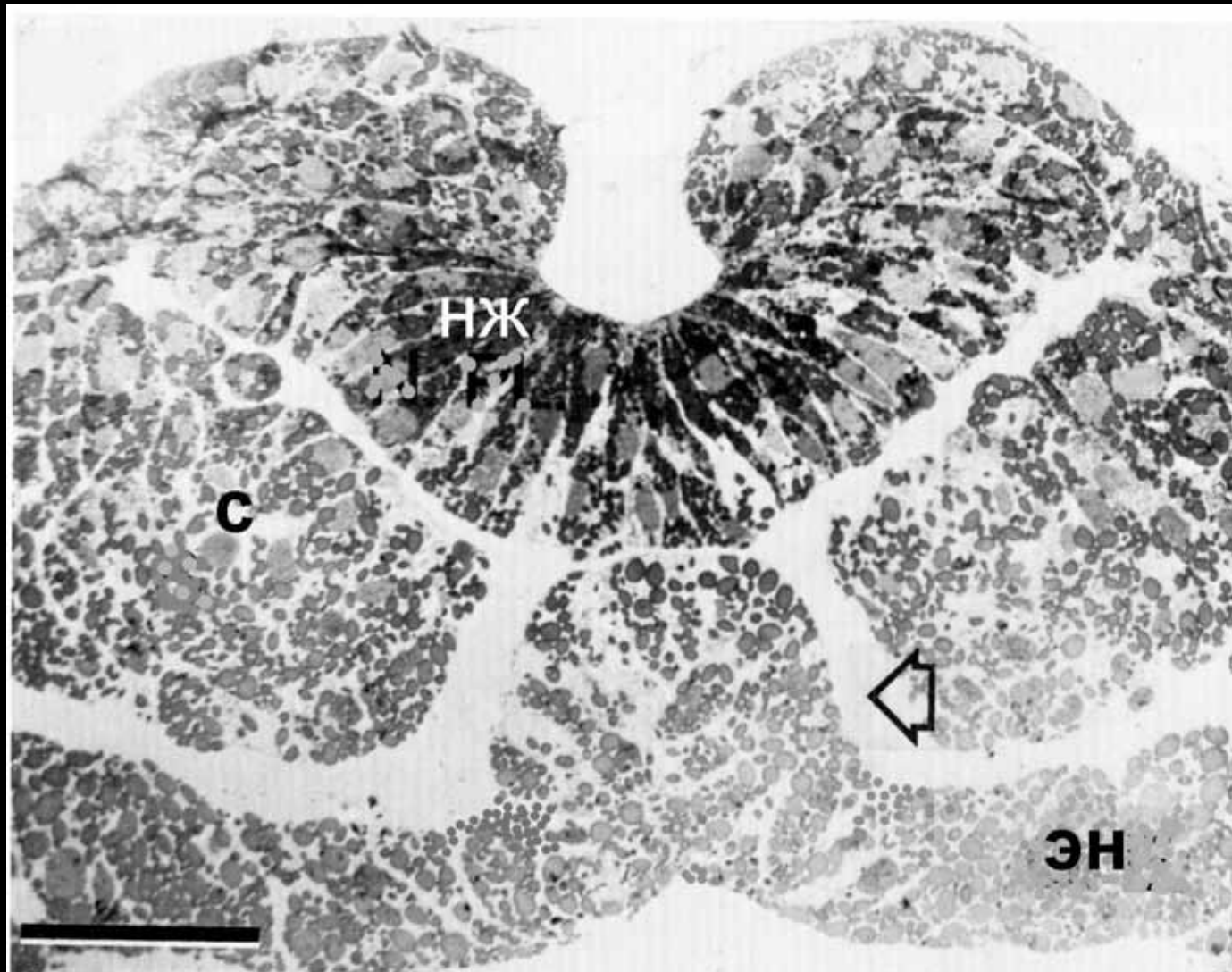
Осевой комплекс зачатков у Anura (*Xenopus*)



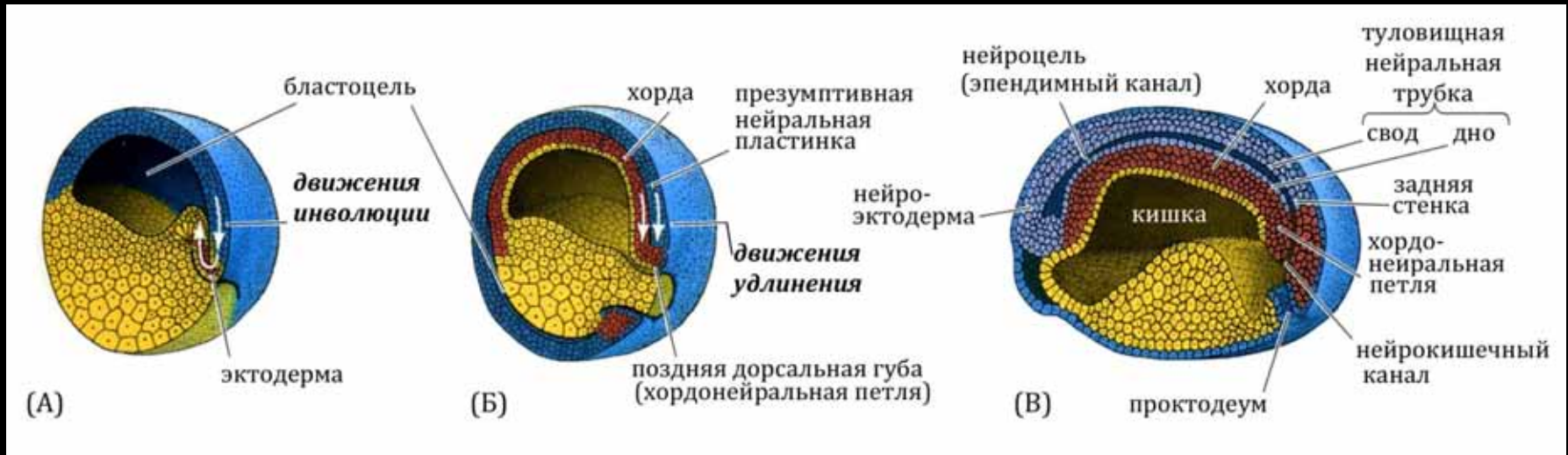
Осевой комплекс зачатков у Caudata (*Ambystoma*)



Вычленение хорды (стрелка) из свода архентерона у *Ambystoma*

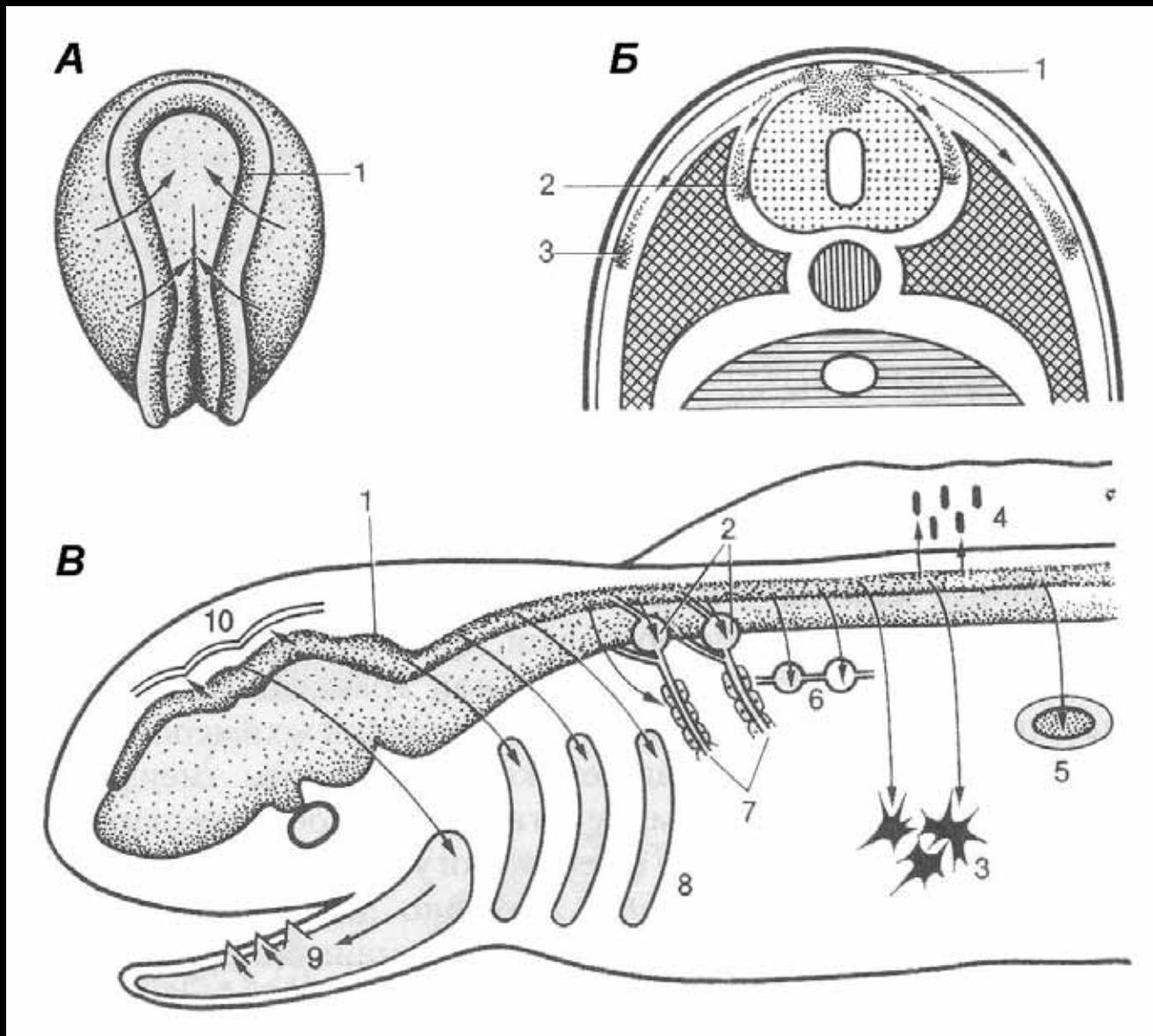


От гастролы к хвостовой почке



Изменение конфигурации зародыша к стадии хвостовой почки. (А) Начало гастрюляции у Амфибий (инволюция); (Б) Движения материала дорсальной губы бластопора на стадии поздней гастролы/ранней нейрулы; инволюция прекратилась и эктодерма и мезодерма губы бластопора перемещаются в заднем направлении. (В) Стадия поздней нейрулы/ранней хвостовой почки, клетки, выстилавшие бластопор, теперь образуют нейральнокишечный канал, часть которого вскоре станет просветом вторичной нейральной трубки. Зародыш из сферы с диаметром 1,2 мм превращается в продолговатую конструкцию длиной 9 мм.

Нейральный гребень Земноводных и его производные



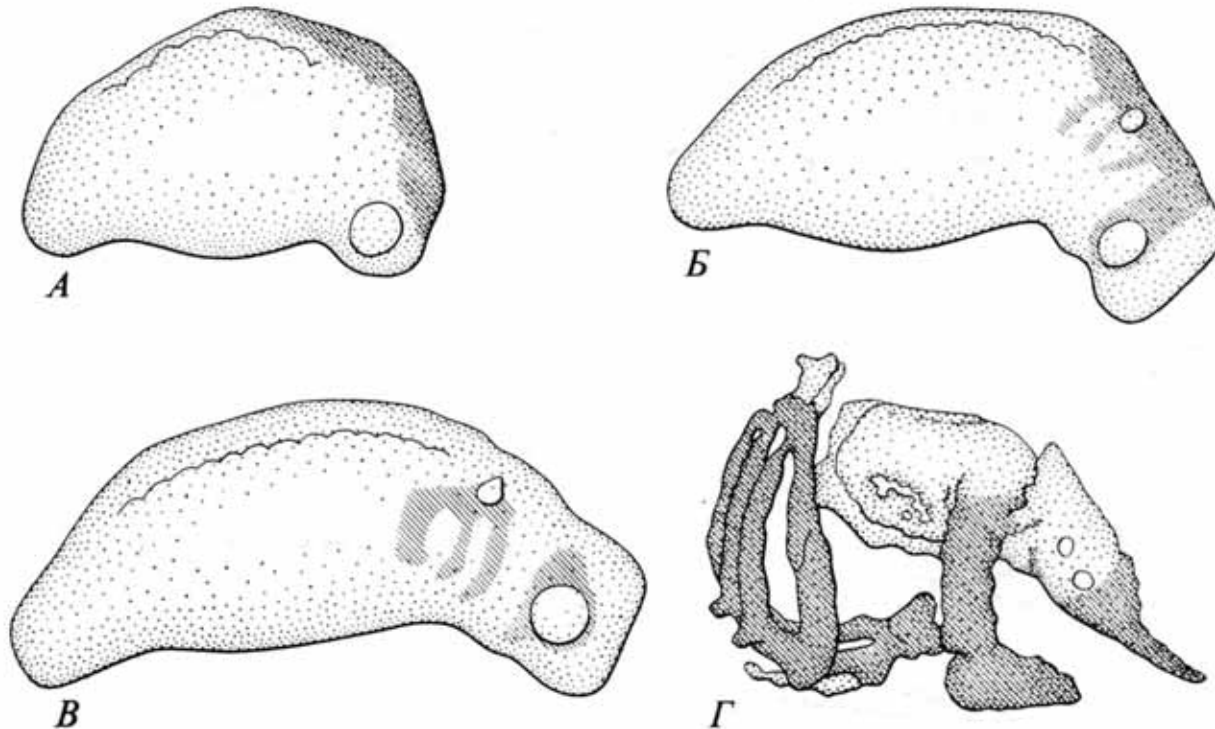
Нейральный гребень Земноводных и его производные (пояснения к предыдущему слайду)

А – нейрула (стрелки показывают сближение нейральных валиков). *Б* – начинающаяся миграция клеток (стрелки) после отделения нейральной трубки от покровной эктодермы; *В* – схема производных нейрального гребня (в настоящее время перечень производных значительно шире, приведенного на схеме):

1 – положение популяции клеток НГ; 2 – ганглий спинного мозга; 3 – пигментные клетки; 4 – мезенхима края плавника; 5 – мозговая часть надпочечника; 6 – симпатические ганглии; 7 – шванновские клетки оболочки нервного волокна; 8 – хрящ висцерального скелета; 9 – зачатки дентина зубов; 10 – оболочки мозга.

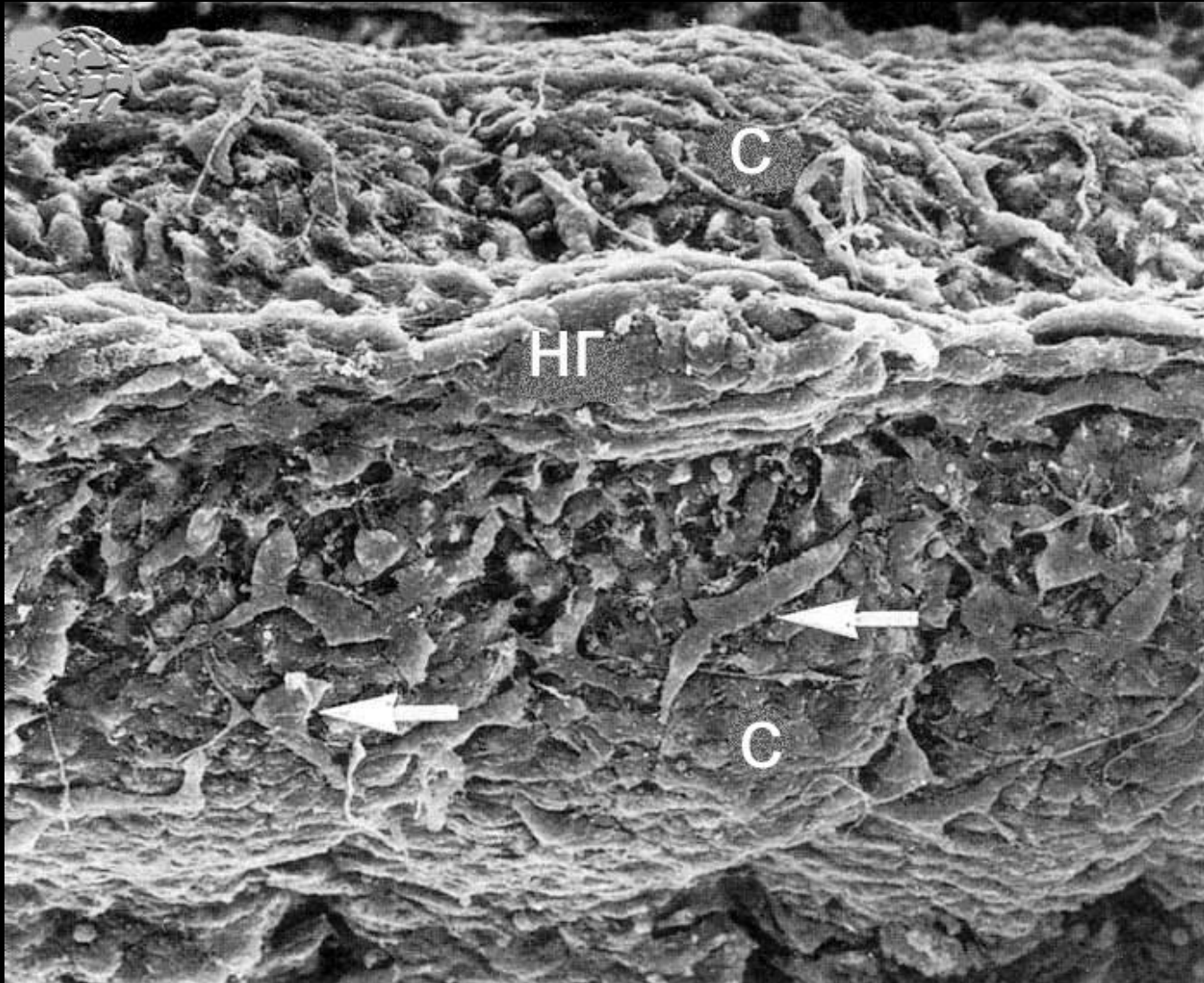
По: Hadorn and Wehner (1986)

Миграции клеток черепной фракции нейрального гребня

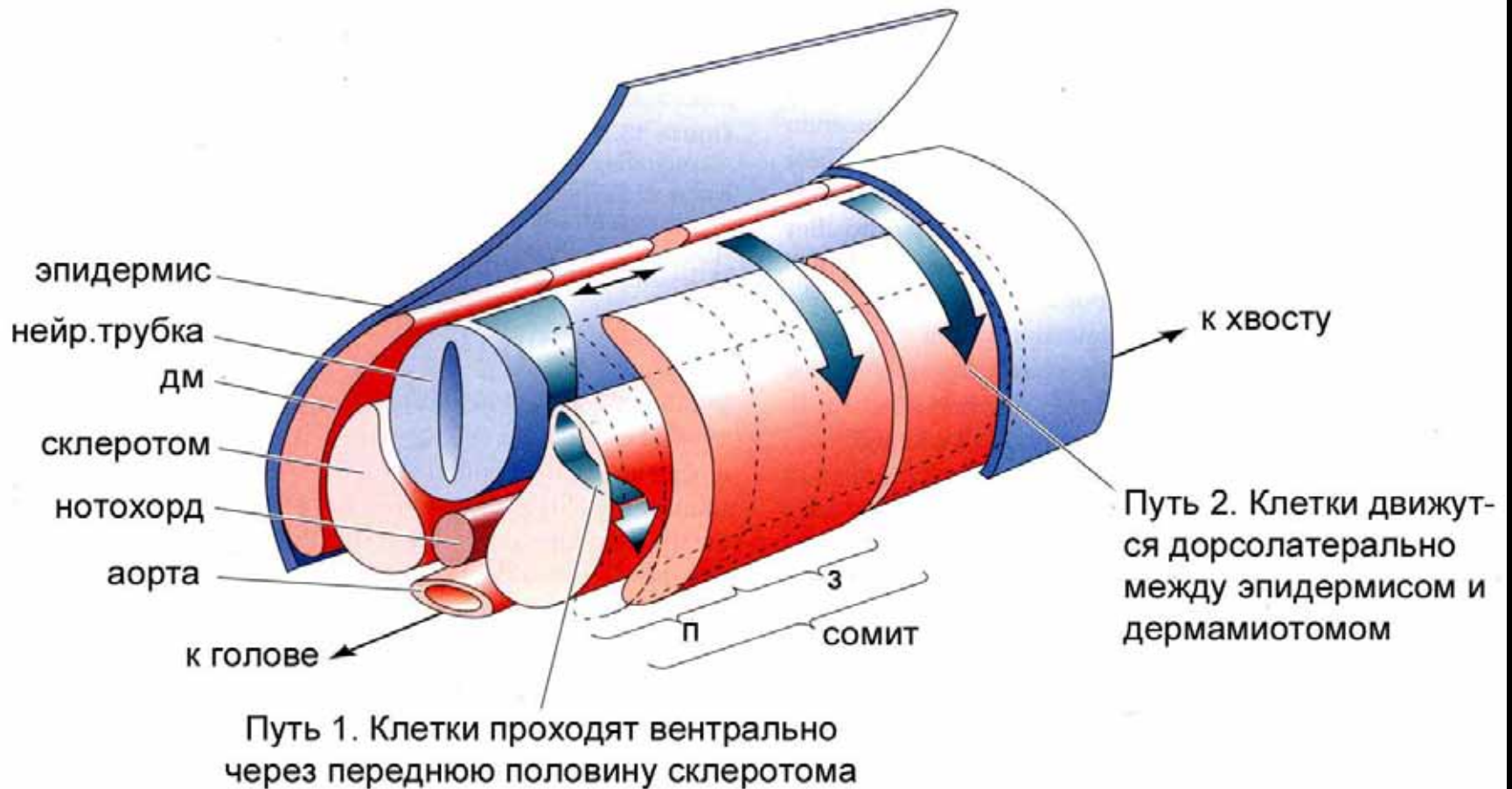


А – В. Миграции клеток нейрального гребня (заштрихованные участки) в жаберную и головную области зародыша хвостатых амфибий. Г. Череп саламандры с указанием частей, берущих свое начало из нейрального гребня (заштриховано) и из мезодермы (не заштриховано).

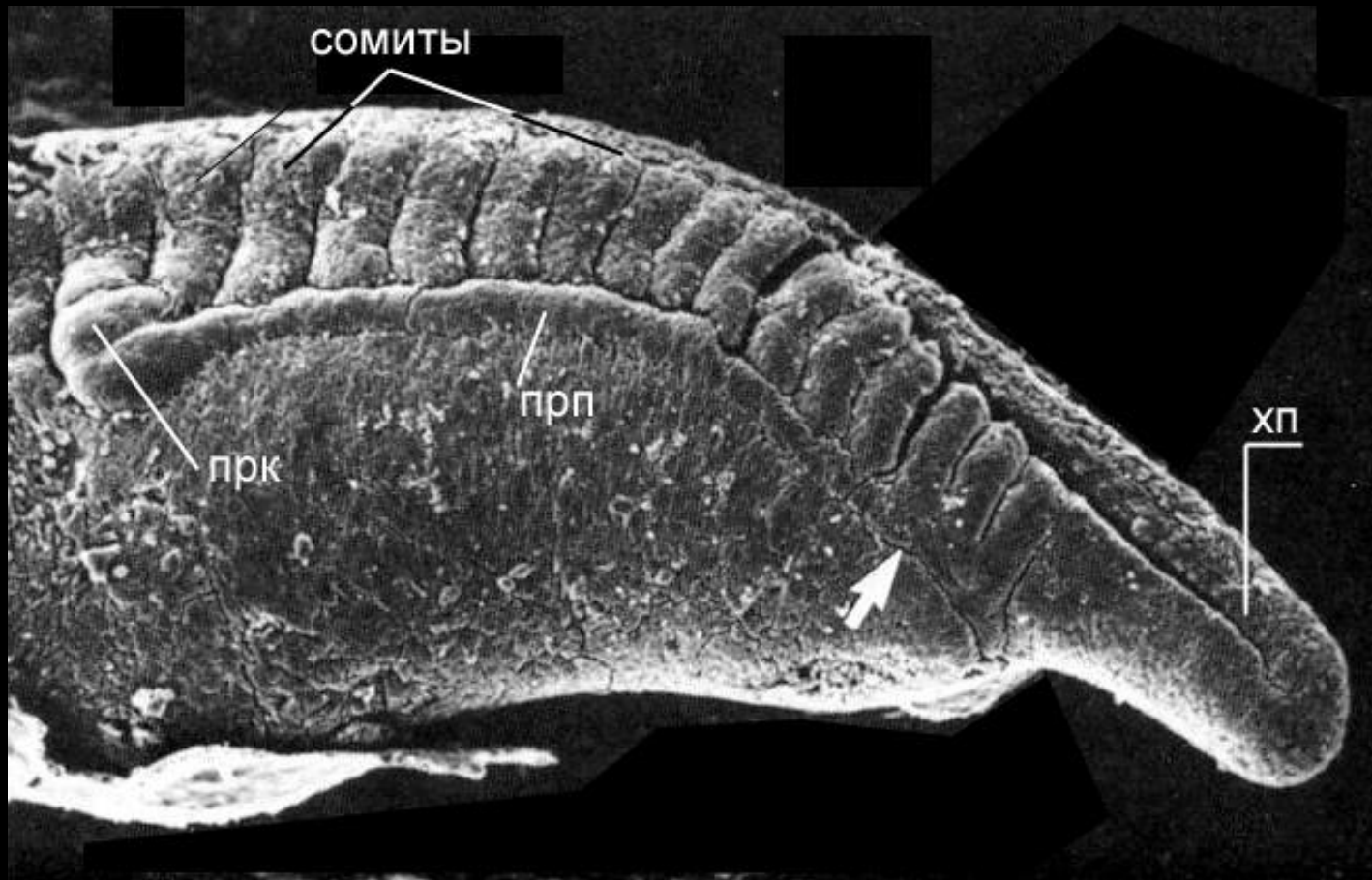
Мигрирующие клетки туловищного нейрального гребня у зародыша аксолотля



Миграции клеток туловищной фракции нейрального гребня

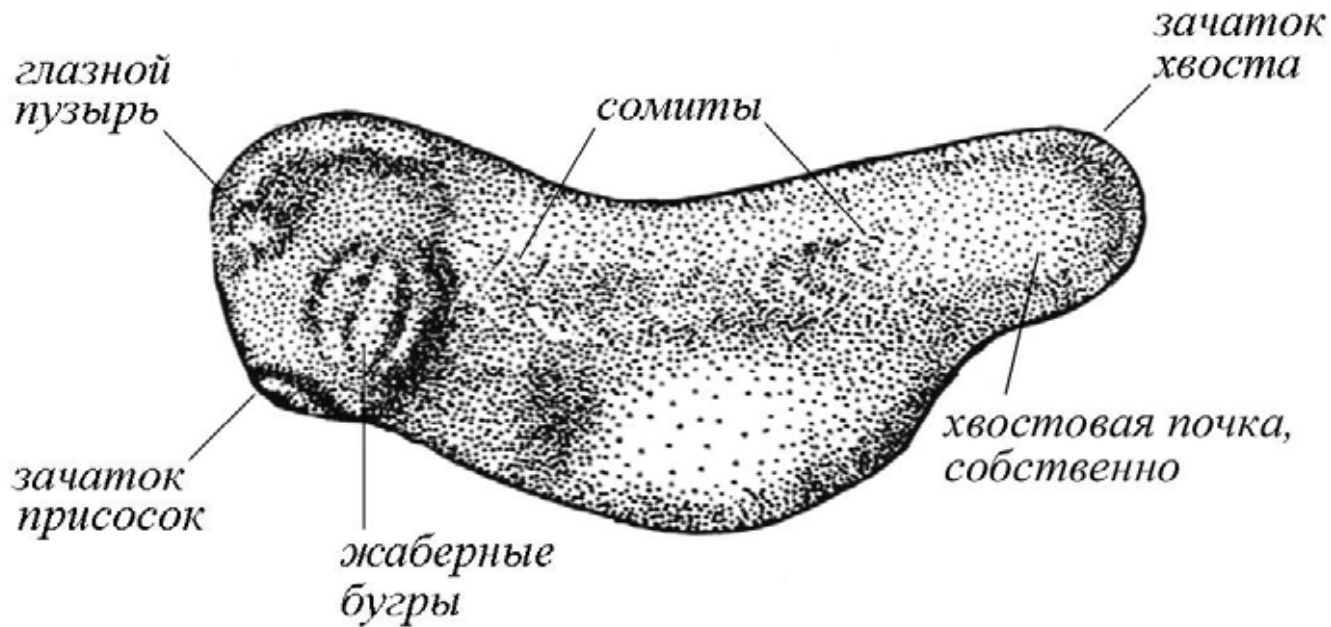


Сегментация параксиальной мезодермы у аксолотля



СЭМ. Внешний вид туловищного и каудального отдела тела зародыша аксолотля на стадии хвостовой почки. Хорошо видны: левый ряд сомитов, хвостовая почка (хп) и пронефрические канальцы (прк) с пронефрическим протоком (прп, стрелкой показан его терминальный участок).

Завершение эмбрионального периода. Фарингула



Схматическое изображение эмбриона лягушки на стадии хвостовой почки. Примечательной особенностью зародыша на этой стадии является формирование вздутой стенки глотки – жаберных карманов (бугров). Поэтому он получил название «фарингула» (от лат pharings – глотка). На этой стадии зародыш освобождается от яйцевых оболочек и начинает вести самостоятельный образ жизни как личинка лягушки, «головастик»

Фарингула Земноводных

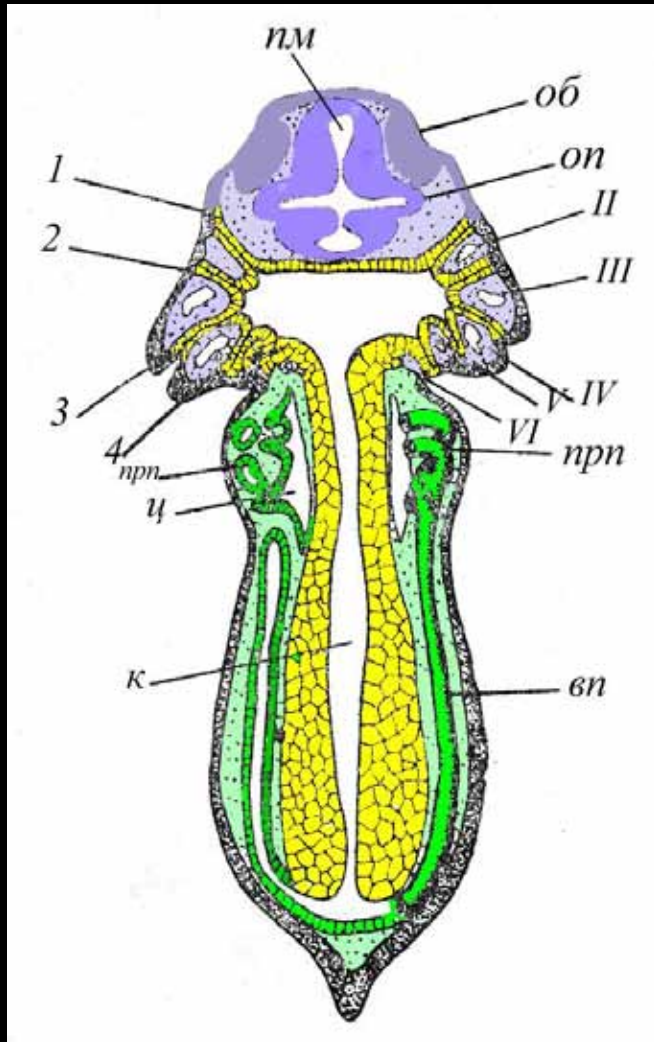
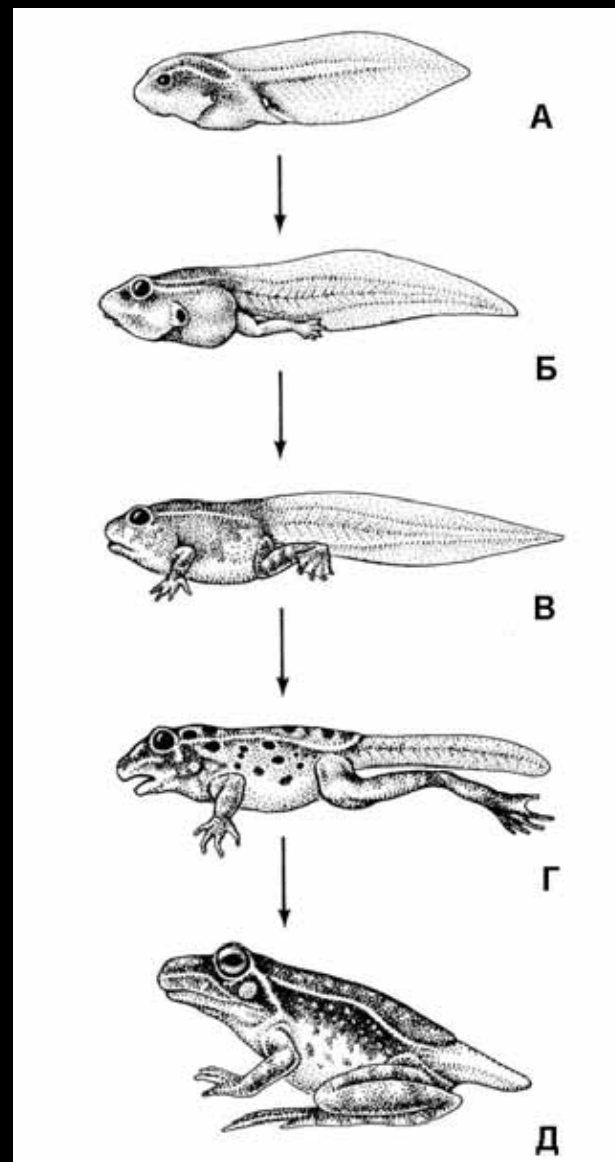
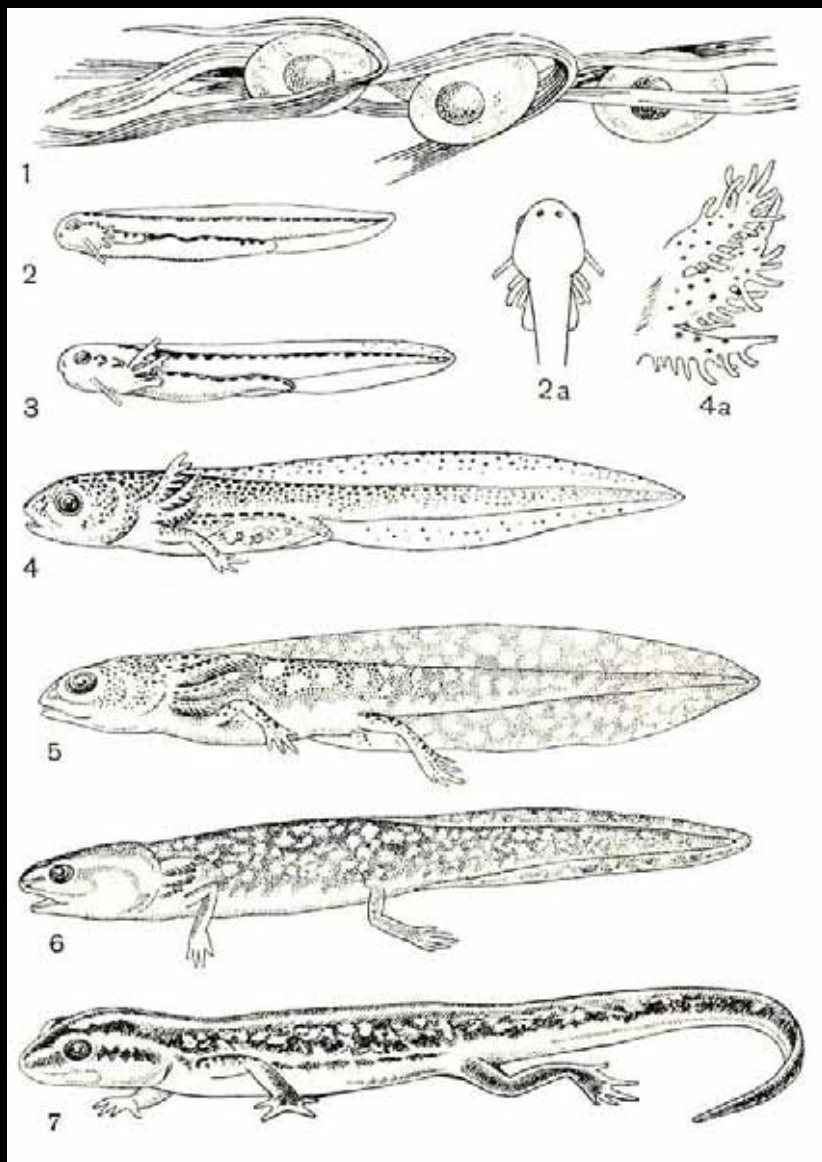


Схема фронтального разреза зародыша лягушки перед вылуплением

1-4 – жаберные карманы, II-VI – висцеральные дуги, в.п. – вольфов проток, к – кишка, об – обонятельная ямка, оп – корень глазного стебелька, пм – передний мозг, прп – пронефрические канальцы, ц – целом

Метаморфоз у земноводных



Метаморфоз у земноводных

Метаморфоз у земноводных может протекать в двух формах: *эволютивной* и *некробиотической*.

Первая форма характерна, в частности, для представителей Хвостатых земноводных (левый рис.). Она состоит в постепенных изменениях, ограничивающихся в основном перестройкой органов дыхания, кровообращения и развитием парных конечностей.

У Бесхвостых амфибий в перестройке личиночной организации процессы некробиоза принимают значительно большее участие (правый рис.). У них метаморфоз начинается с резорбции кишечника (с уменьшением длины последнего в 10 раз). Коренным перестройкам подвергается также строение рта, органов дыхания, кровеносной системы, исчезают органы чувств боковой линии, развиваются парные конечности. Завершается метаморфоз полной резорбцией хвоста личинки и развитием дефинитивной кожи.

Конец презентации

