



# РАЗВИТИЕ НИЗШИХ ХОРДОВЫХ: АМФИБИИ

*лекция 7*



# Основы развития круглоротых

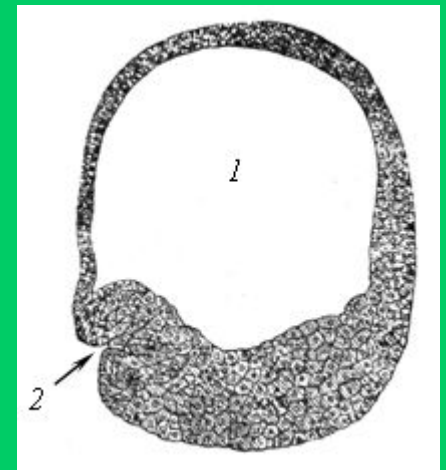
В яйцеклетке желток расположен неравномерно (преобладает в вегетативном полушарии).

**Дробление** полное и неравномерное:

1, 2-я борозды меридиональные, 3-я широтная

**Бластула миноги:**

1 – бластоцель;  
2 – бластопор



Формируется *многослойная целобластула*: 2–3 слоя анимальных *микромеров*, 6–7 слоёв вегетативных *макромеров*, бластоцель заполнен студенистой массой (расположение презумптивных эмбриональных закладок как и у ланцетника).

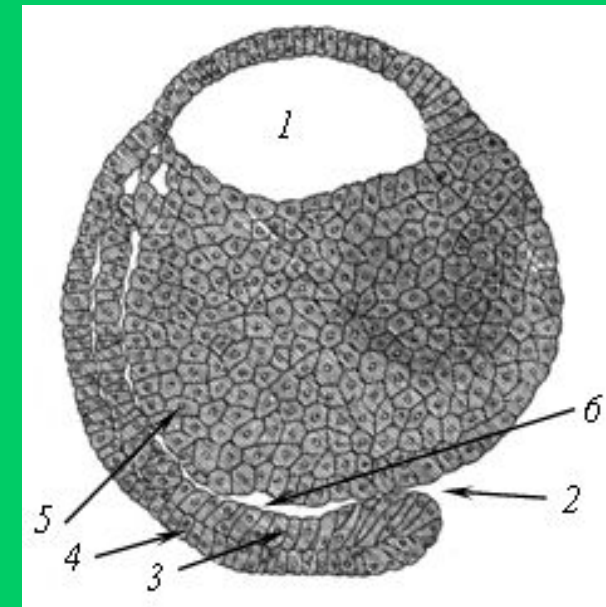
**Гастрюляция**: *инволюция, эпиболия и конвергентное удлинение клеточных пластов* (инвагинация практически полностью отсутствует).

**Дифференциация** нервной трубки, хорды, мезодермы и кишечника. От переднего конца архентерона отшнуровываются: пара передних (премандибулярных) целома, две пары мандибулярных и гиоидных целома.

**Нервная система** – в виде плотного тяжа (полость только в головном отделе).

**Гастрюла миноги:**

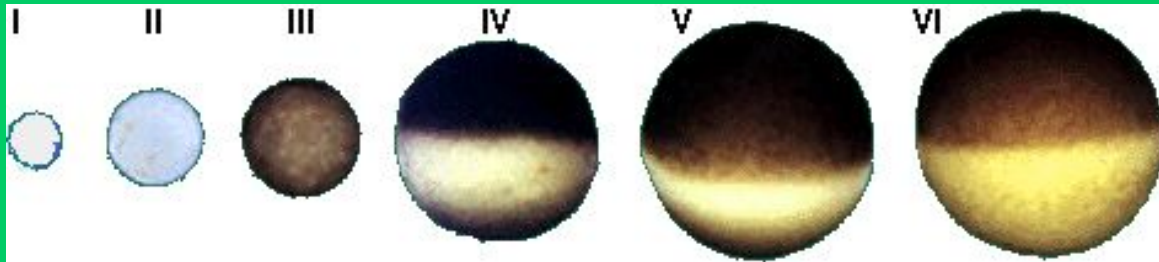
1 – бластоцель; 2 – бластопор; 3 – зачаток хорды;  
4 – нейральная пластинка; 5 – энтодерма; 6 – гастрюцель



# Строение и развитие яйцеклеток амфибий

Оогенез у амфибий длится 3 года:

- **первые два года** – медленное увеличение размеров ооцита
- **третий год** – быстрое накопление желтка



Созревание ооцитов происходит партиями:

- **после метаморфоза**
- **через год после метаморфоза**

Яйцеклетки амфибий – *мезолецитальные*, умеренно *телолецитальные*.

Анимальное полушарие пигментировано (меланин).

**Желточные зерна** вегетативного полюса – овальные пластинки большого размера. Ближе к анимальному полюсу их количество и размеры уменьшаются.

# Оплодотворение и образование серого серпа

Оплодотворение вызывает радикальные перемещения цитоплазмы ооцита (играют решающую роль в процессах клеточной дифференцировки при последующем развитии зародыша):

- **меняется распределение цитоплазматических компонентов** яйца
- **поверхностный слой цитоплазмы смещается** примерно на  $30^\circ$  по отношению к внутренней цитоплазме
- **появляется слабо пигментированная область – серый серп** (вблизи экватора против места проникновения спермия) серповидная.



Mov 1

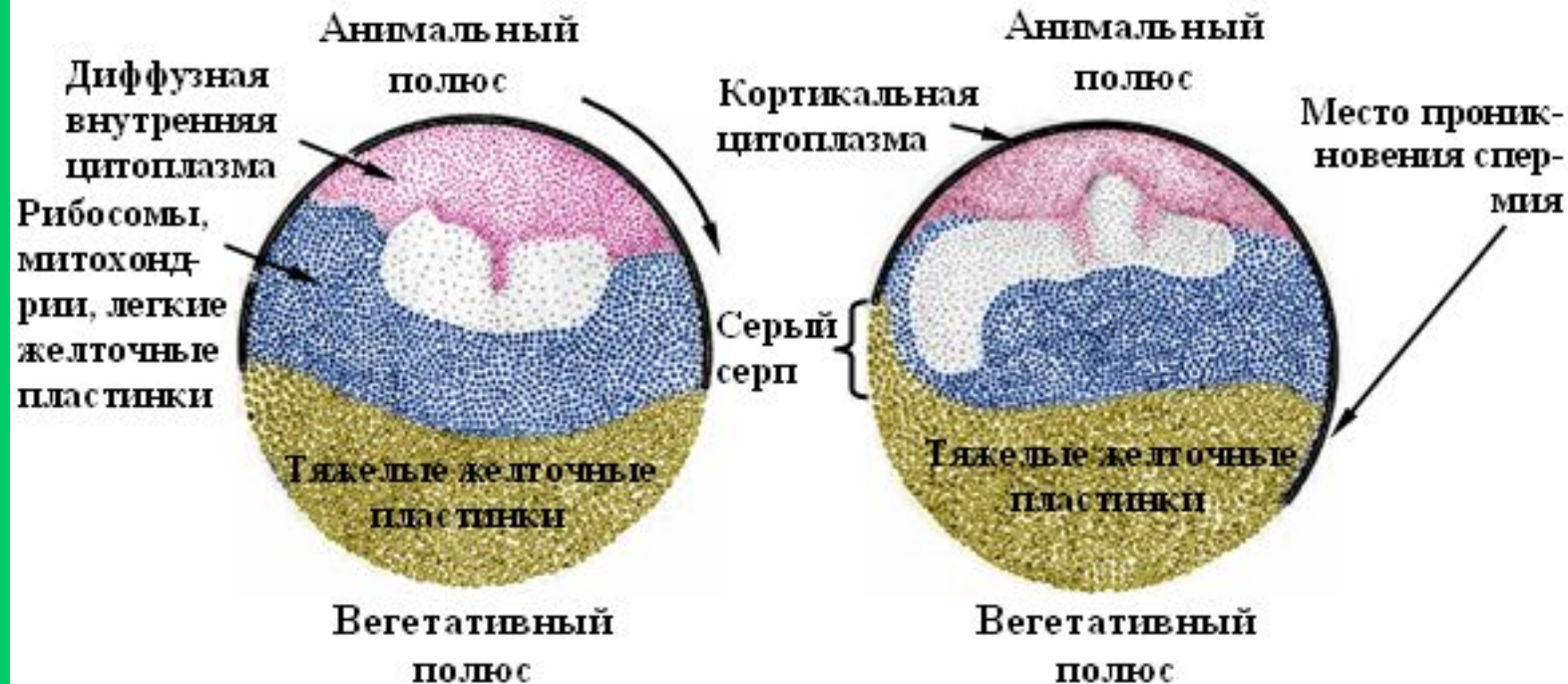


Mov 2



Mov 3

У амфибий **моноспермное** оплодотворение (*внутреннее / наружное*). Спермий проникает в яйцеклетку ниже экватора (у бесхвостых – может проникнуть в любом месте анимального полушария).



# Поворот оплодотворения

Серый серп определяет:

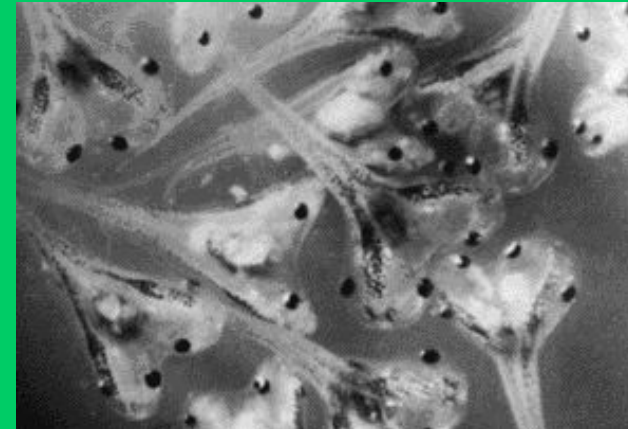
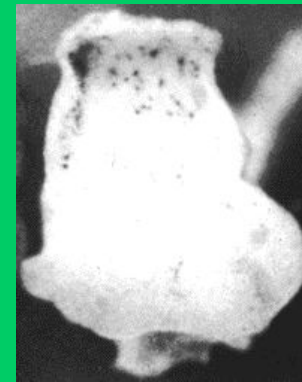
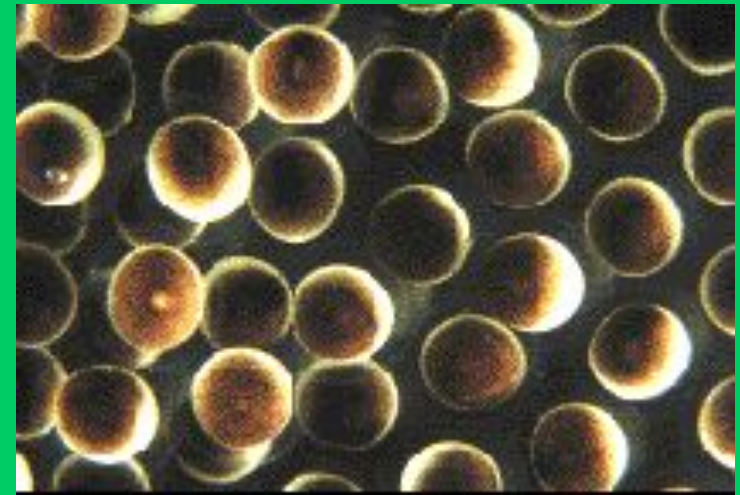
- место, где **иницируется** гастрюляция
- положение **дорсовентральной оси**
- определяет **правую и левую стороны**

*Роль микротрубочек:*

- обработка **нокодазолом** (вызывает деполимеризацию микротрубочек): нарушается образование структур переднего конца тела (глаз и т.п.)
- обработка **таксолом** (вызывает стабилизацию микротрубочек): “гипердорсализация” зародыша (формируются дополнительные глаза и структуры рта)

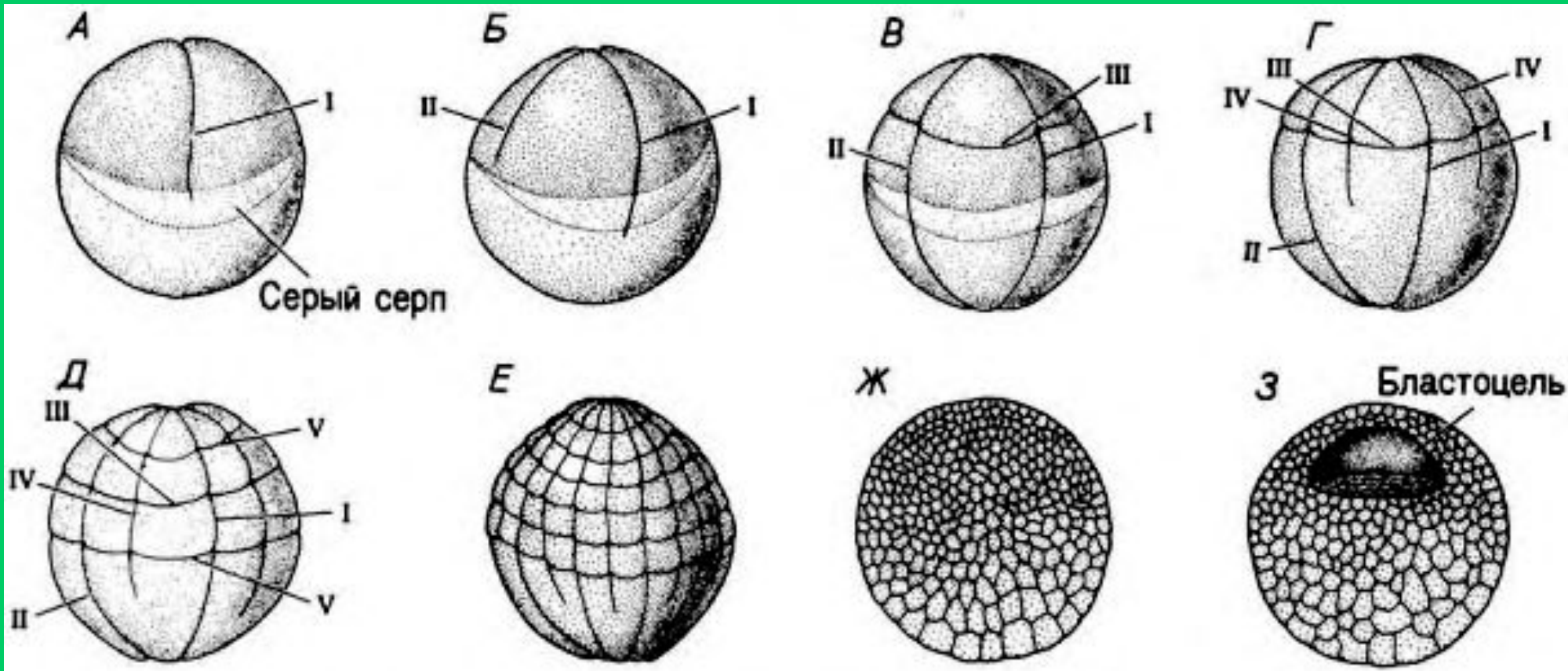
*Роль смещения цитоплазмы:*

- **вторичное смещение кортикального слоя** цитоплазмы (центрифугирование оплодотворенных яиц *Xenopus* после начала поворота) достаточно для создания второй области, ответственной за формирование дорсовентральной оси – 2-х головные головастики.



# Дробление у амфибий

Полное, неравномерное и асинхронное: 2 – 4 – 8 – 12 – 16 – 24 – 32 – 64

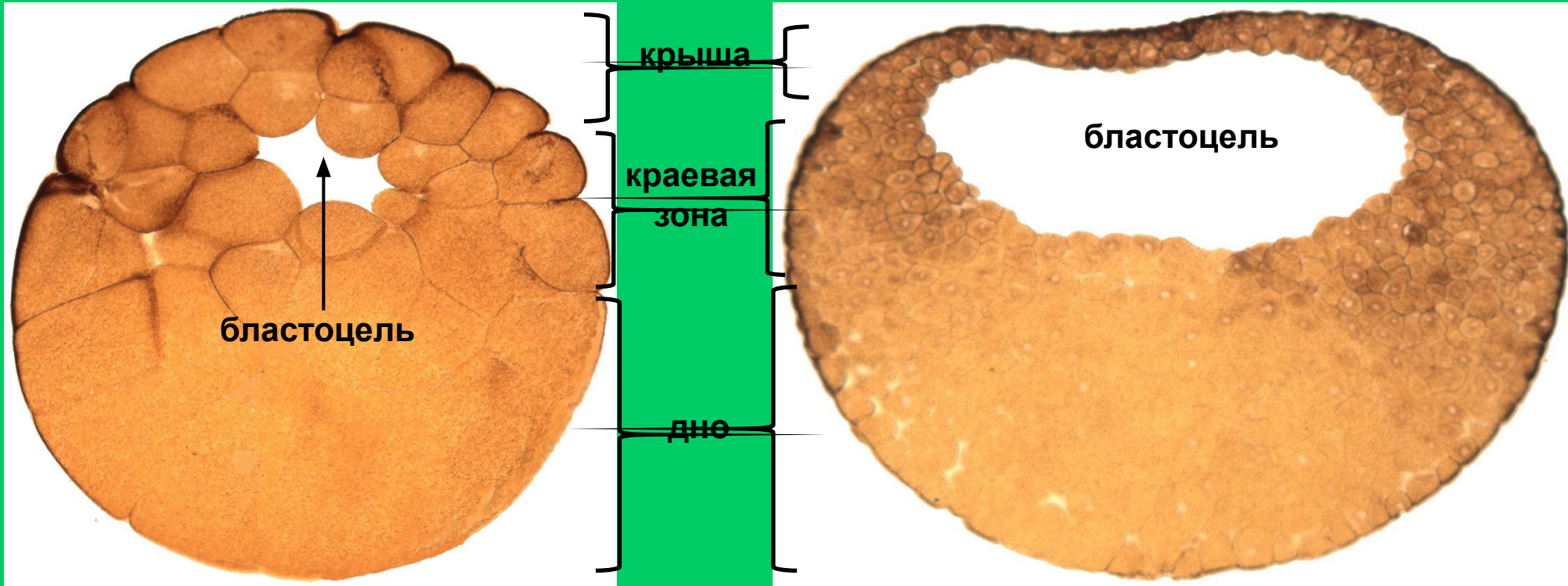


Образование *бластоцеля* прослеживается с самого первого деления дробления. Параллельно с прохождением меридиональных и широтных борозд дробления образуется *тангенциальная борозда* (зародыш приобретает многослойность).

- от 16 до 64 клеток – **морула**.

- на 128-клеточной стадии – **стадия бластулы** (хорошо различим бластоцель)

# Бластула амфибий



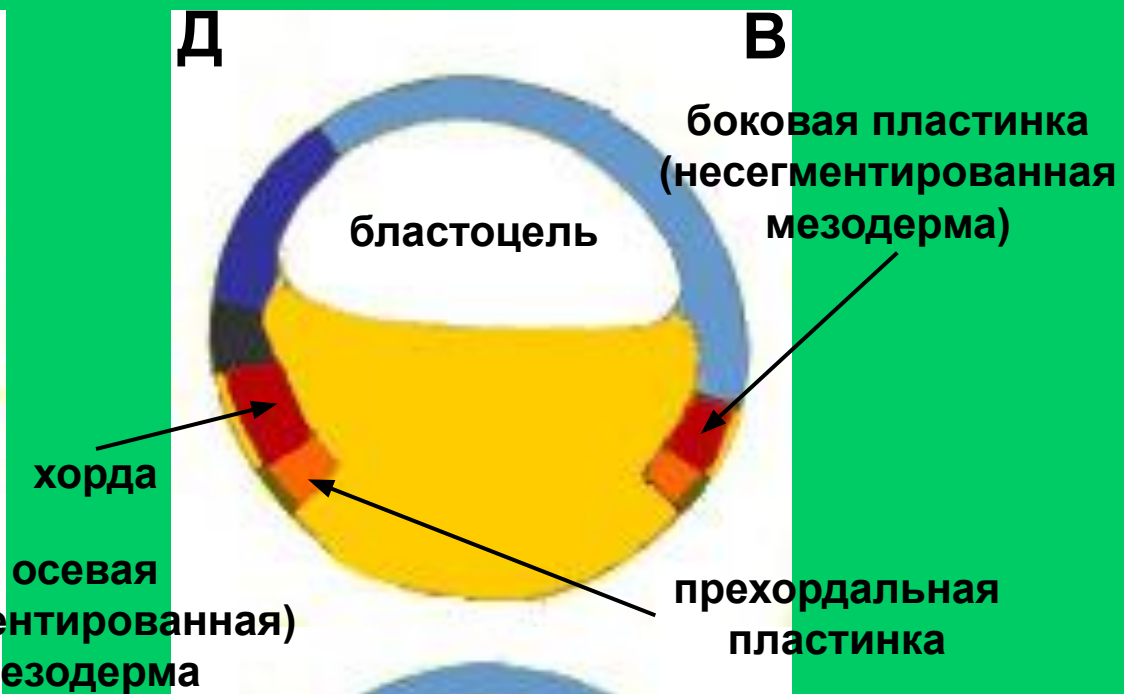
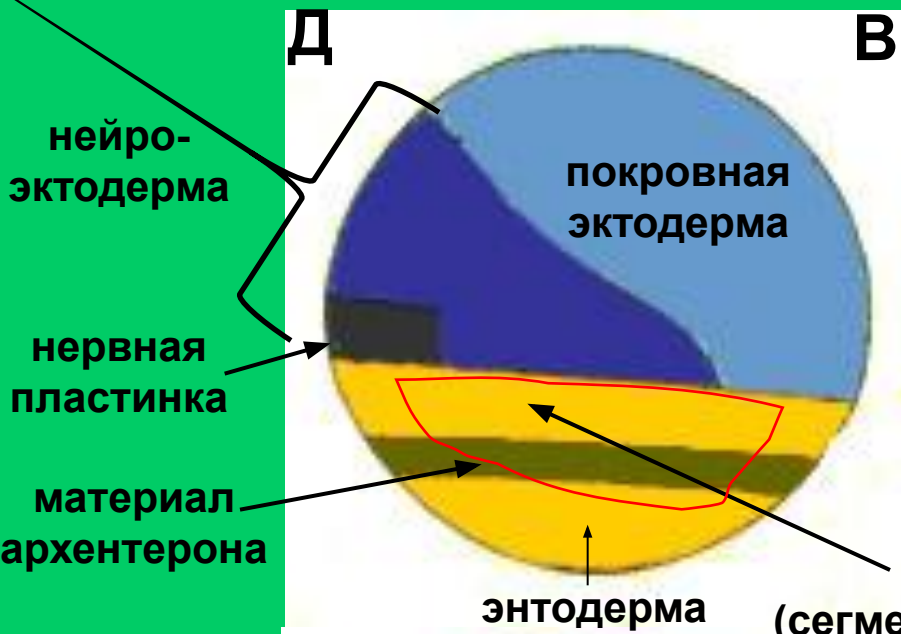
3 составные части:

- **крыша:** 2–4 слоя *микромеров*
- **краевая (промежуточная) зона:** 5–7 слоёв *мезомеров*
  - поверхностный слой клеток
  - глубокие клетки краевой зоны
- **дно:** 10 и более слоев *макромеров*

Бластоцель амфибластулы:

- небольшого объёма
- смещен к анимальному полюсу

# Карты презумптивных органов у амфибий





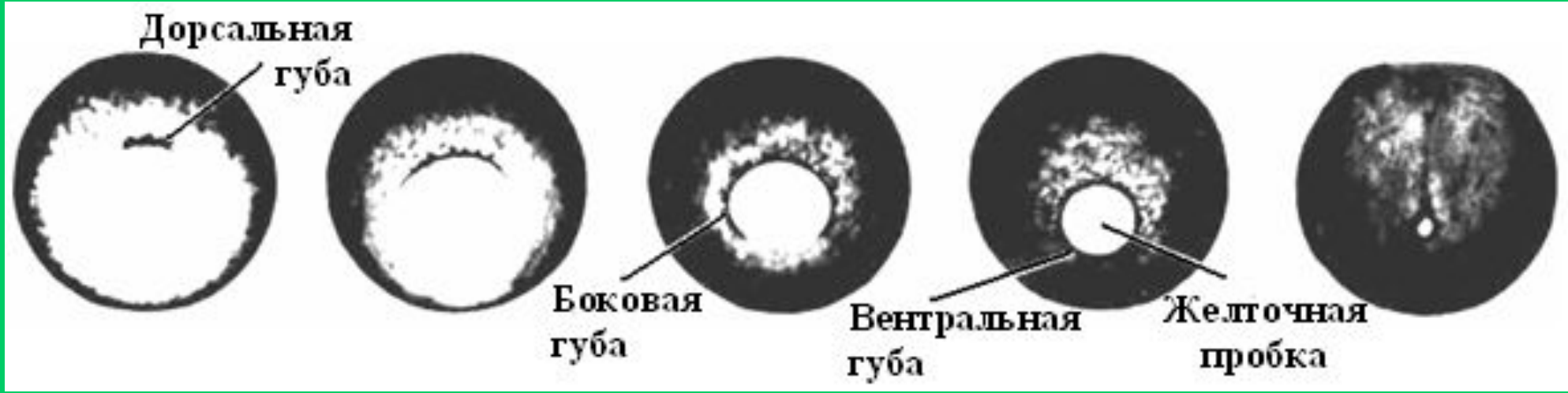
# Гастрюляция у амфибий (1): внешний вид

Массивная вегетативная половина бластулы и малый бластоцель препятствуют *инвагинации* пласта клеток.

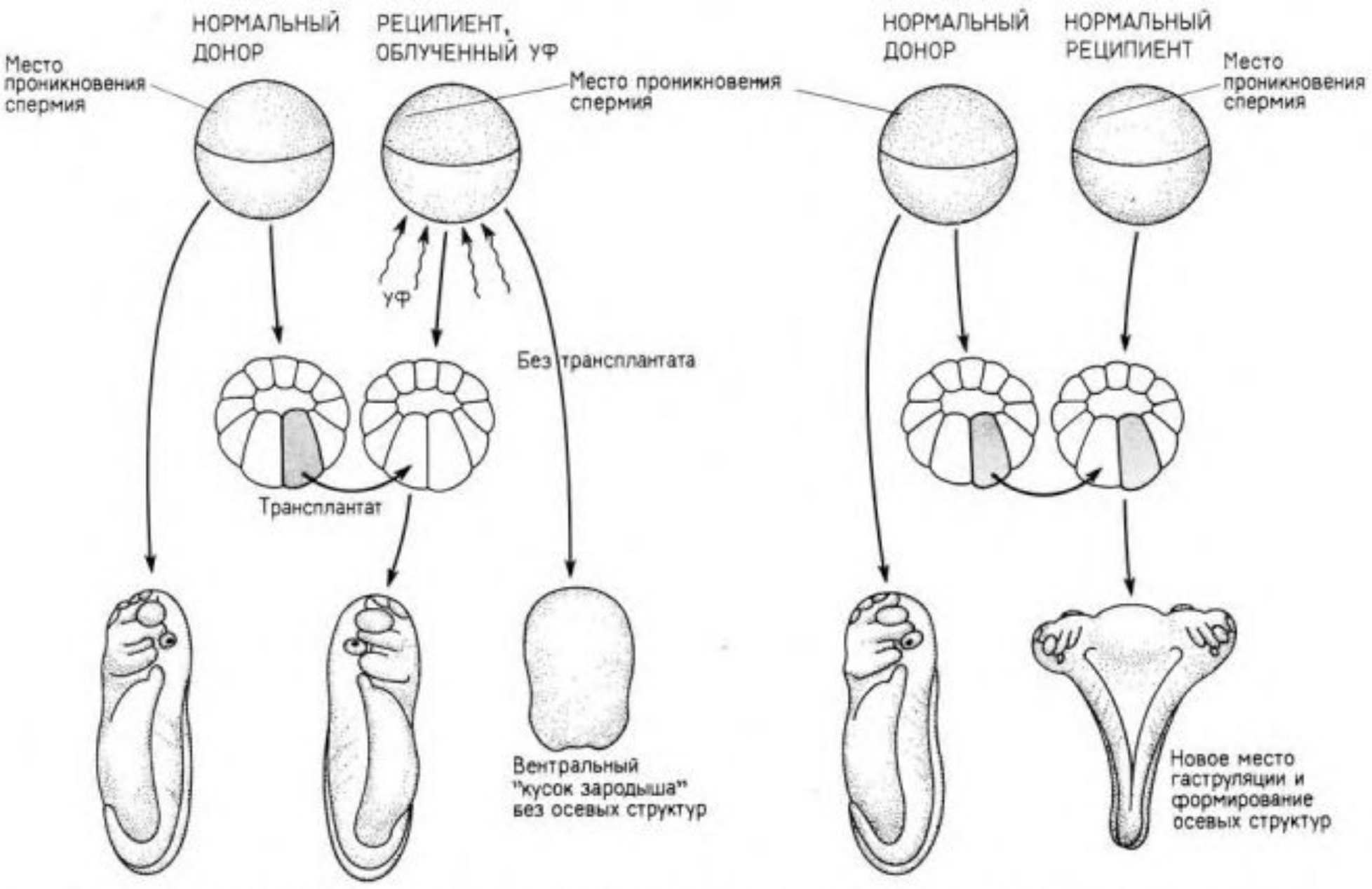
Гастрюляция начинается с в области серого серпа.

На будущей дорсальной стороне зародыша образуется щелевидный бластопор:

- дорсальная губа
- боковые губы
- вентральная губа
- желточная (рускониевая) пробка

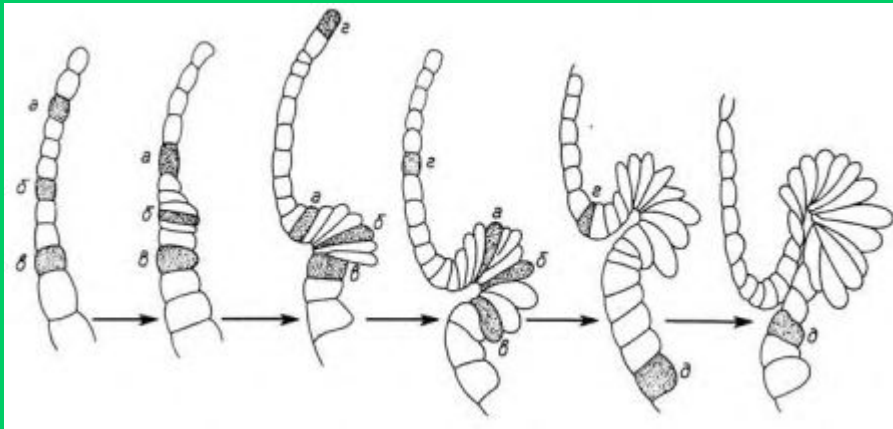
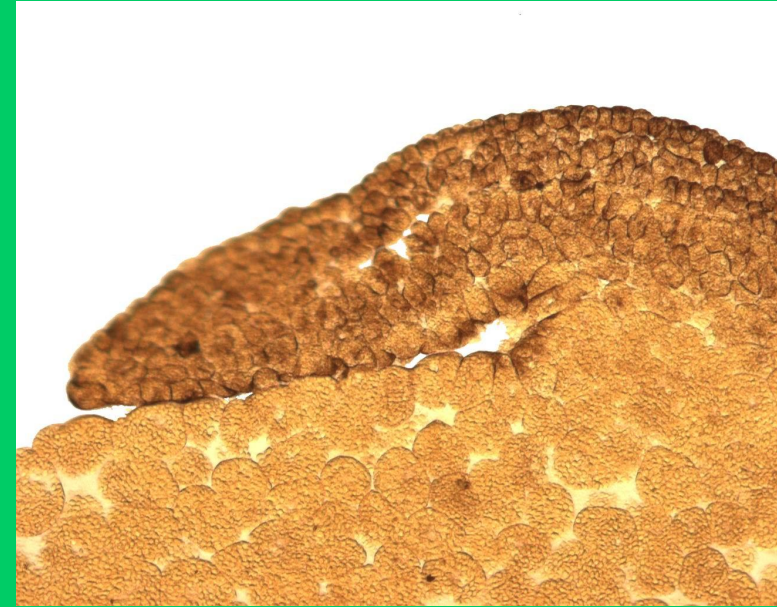
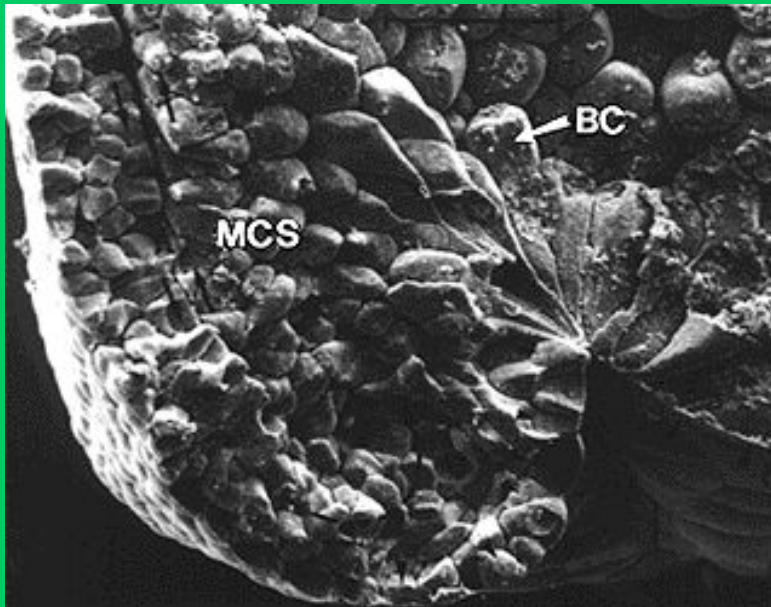


# Гастрюляция у амфибий (2): инициация



# Гастрюляция у амфибий (3): инвагинация

Клетки этой области сокращают свою наружную апикальную поверхность – формируются **колбовидные клетки**, погружающиеся вглубь зародыша, но сохраняющие связь с поверхностным слоем.



Колбовидные клетки ответственны за образование **начального углубления** бластопора.

Перемещение клеток при образовании дорсальной губы бластопора.

# Гастрюляция у амфибий (4): инволюция

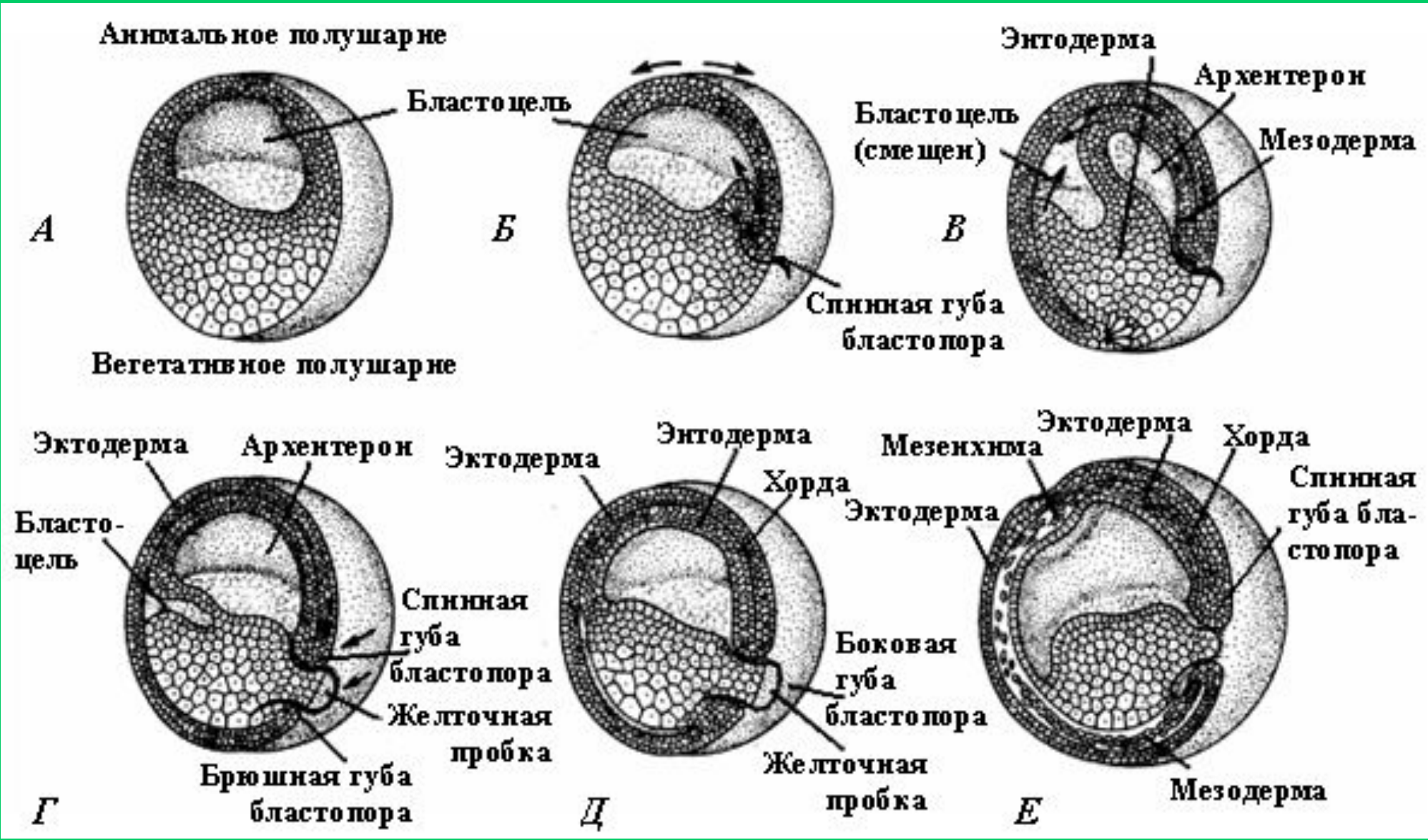
**Подворачивание** и **миграция** клеток краевой зоны зародыша.

**Первые** погружившиеся внутрь клетки, начинают активно двигаться в анимальном направлении, **увлекая за собой** клетки краевой зоны.

Клетки поверхностного слоя и подповерхностные клетки краевой зоны сначала смещаются в вегетативном направлении к щели бластопора, а достигнув ее, **подворачиваются внутрь** и продолжают двигаться единой массой уже в анимальном направлении, вдоль внутренней поверхности крыши бластоцеля.



# Гастрюляция у амфибий (5): эпиболия

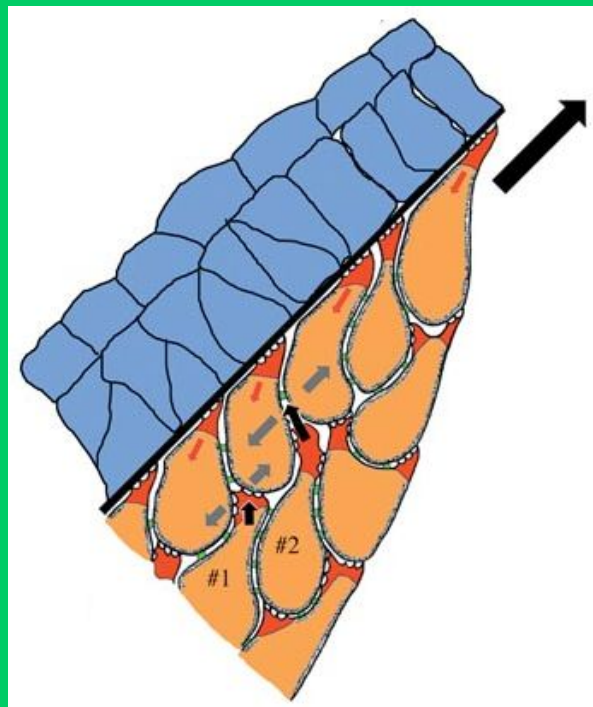
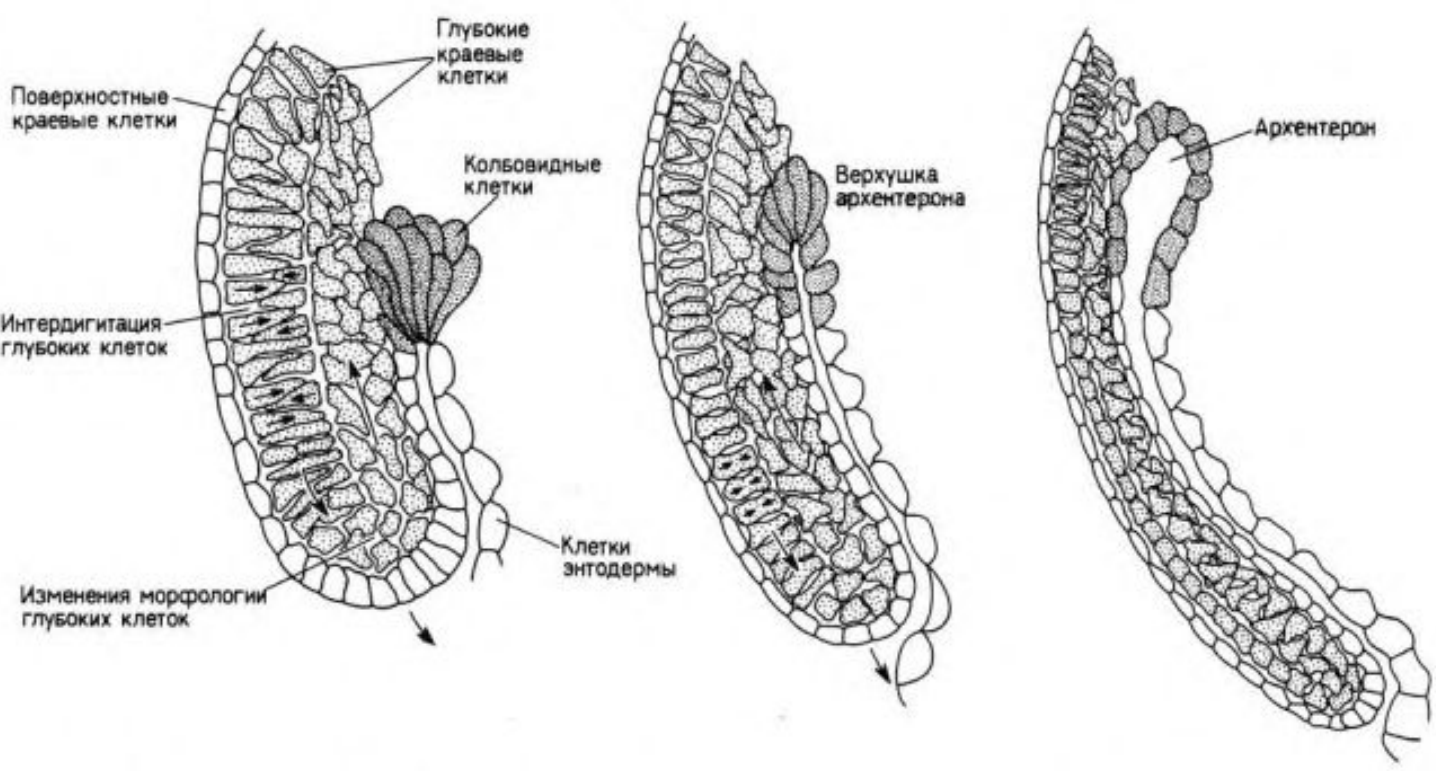


# Гастрюляция у амфибий (6): механизмы

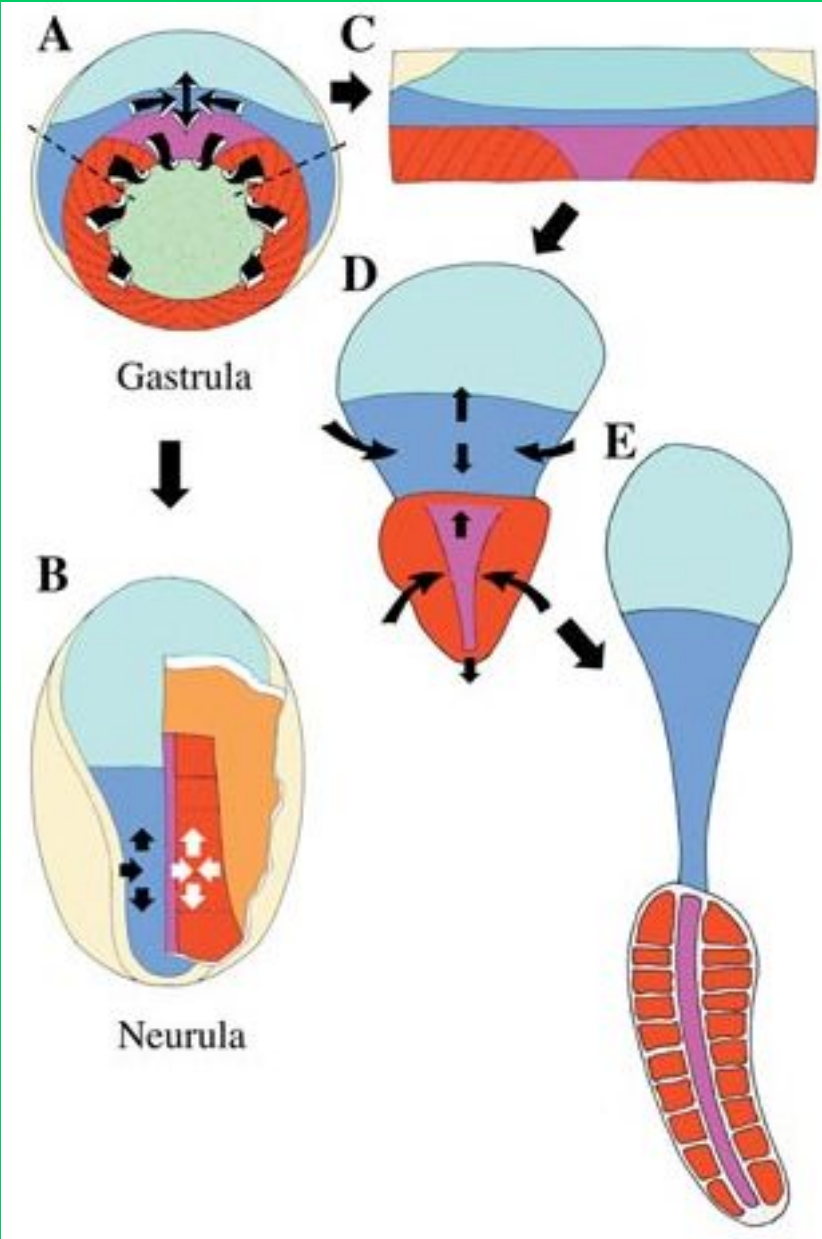
Анимальная половина **нарастает** на инертную вегетативную половину.

Эпиболия идет на границе между серым серпом и вегетативным полюсом, распространяясь латерально в обе стороны и завершая образование бластопора.

Движущая сила инволюции – в глубоком слое краевых клеток. Определяют продолжающуюся миграцию клеток внутрь зародыша: мигрируют к анимальному полюсу по фибронектиновой сети, секретлируемой клетками крыши бластоцеля.

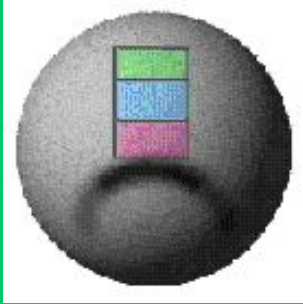


# Гаструляция у амфибий (7): механизмы



## Механизмы:

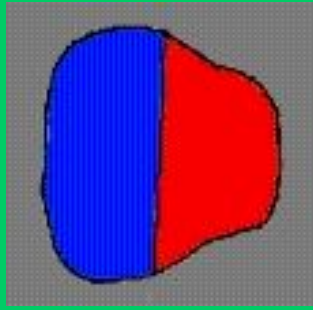
- увеличение числа клеток посредством делений
- конвергентное растяжение слоёв клеток
- латерально-медиальная миграция



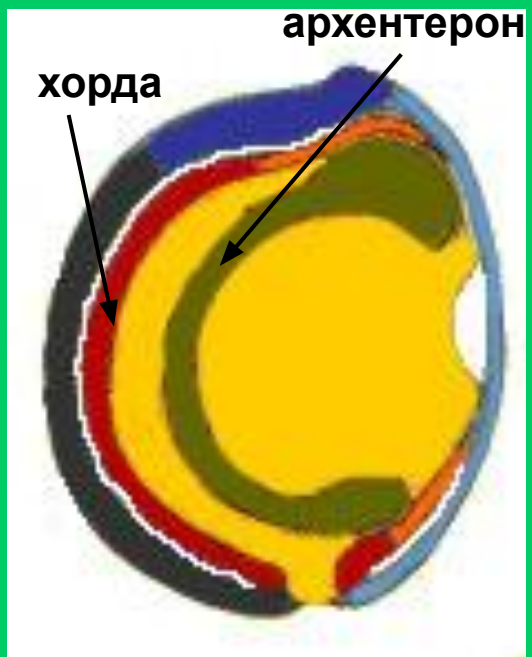
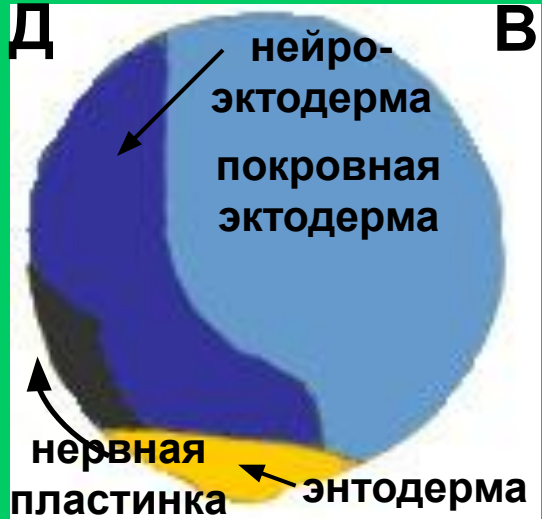
«Сендвичи» Кёллера (Ray Keller)

animal cap  
 non-involuting marginal zone  
 involuting marginal zone

Animal Cap/Dorsal Non-Involuting Marginal Zone  
 Dorsal Involuting Marginal Zone



# Гастрюляция у амфибий (7): окончание

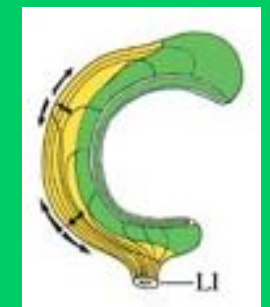
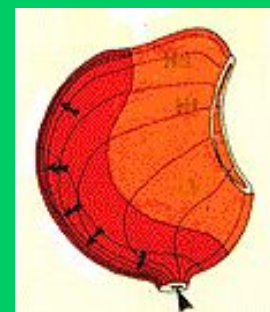


- постепенное **сокращение диаметра кольцевого бластопора** (смыкание губ бластопора) приводит к погружению всех предшественников энтодермы внутрь зародыша.
- гастрюляция **завершается**, когда кольцо бластопора сокращается до точки (желточная пробка погружается внутрь зародыша), а клетки анимального полушария покрывают всю поверхность вегетативного.
- к концу гастрюляции глубокие клетки крыши, подповерхностные клетки краевой зоны интегрируются в **однослойный пласт** большей площади.



# Гастрюляция у амфибий (8): итоги

Клетки в губах бластопора *постоянно обновляются*. Подворачивание и миграция **активнее** совершаются **на дорсальной стороне**.



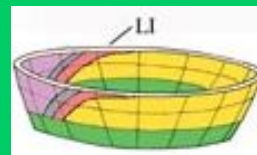
- **дорсальная губа**: материал прехордальной пластинки, образующий ведущий край архентерона (клетки глоточного отдела передней головной кишки) и хорды;

- **боковые губы**: материал сегментированной мезодермы;

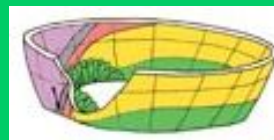
- **вентральная губа**: материал несегментированной мезодермы.

Энтодерма закрывает вход в гастрюцель в виде **желточной пробки**: погружается внутрь из-за обрастания её эктодермой.

- **эктодерма**: темнопигментированный материал анимальной части бластулы;



- **энтодерма**: материалом серого серпа (*крыша первичной кишки*) и материал непигментированных клеток вентральной губы (*дно первичной кишки*). Дифференцируется на **желточную** и **кишечную** части

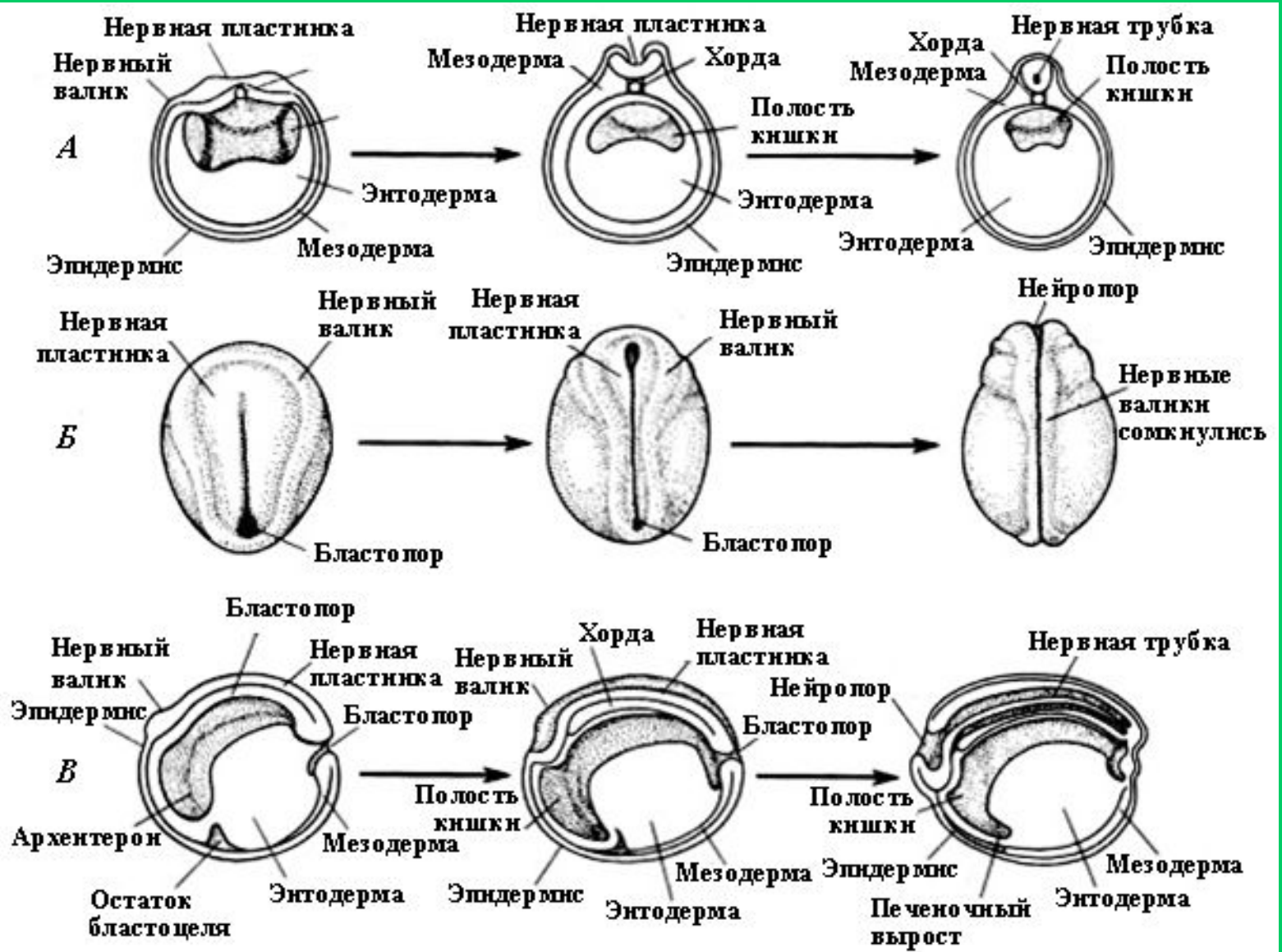


Зародышевые листки:

- **мезодерма**: материал медиальной части серого серпа (хорда), латеральные его части врастают в промежуток между эктодермой и стенкой первичной кишки.

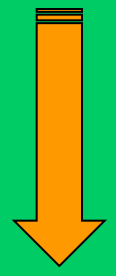
# Нейруляция у амфибий

Поздняя гастрולה вытягивается в длину: образование **нервных (медуллярных) валиков**, ограничивающих дорсальную полосу эктодермы – **нервную пластинку**.



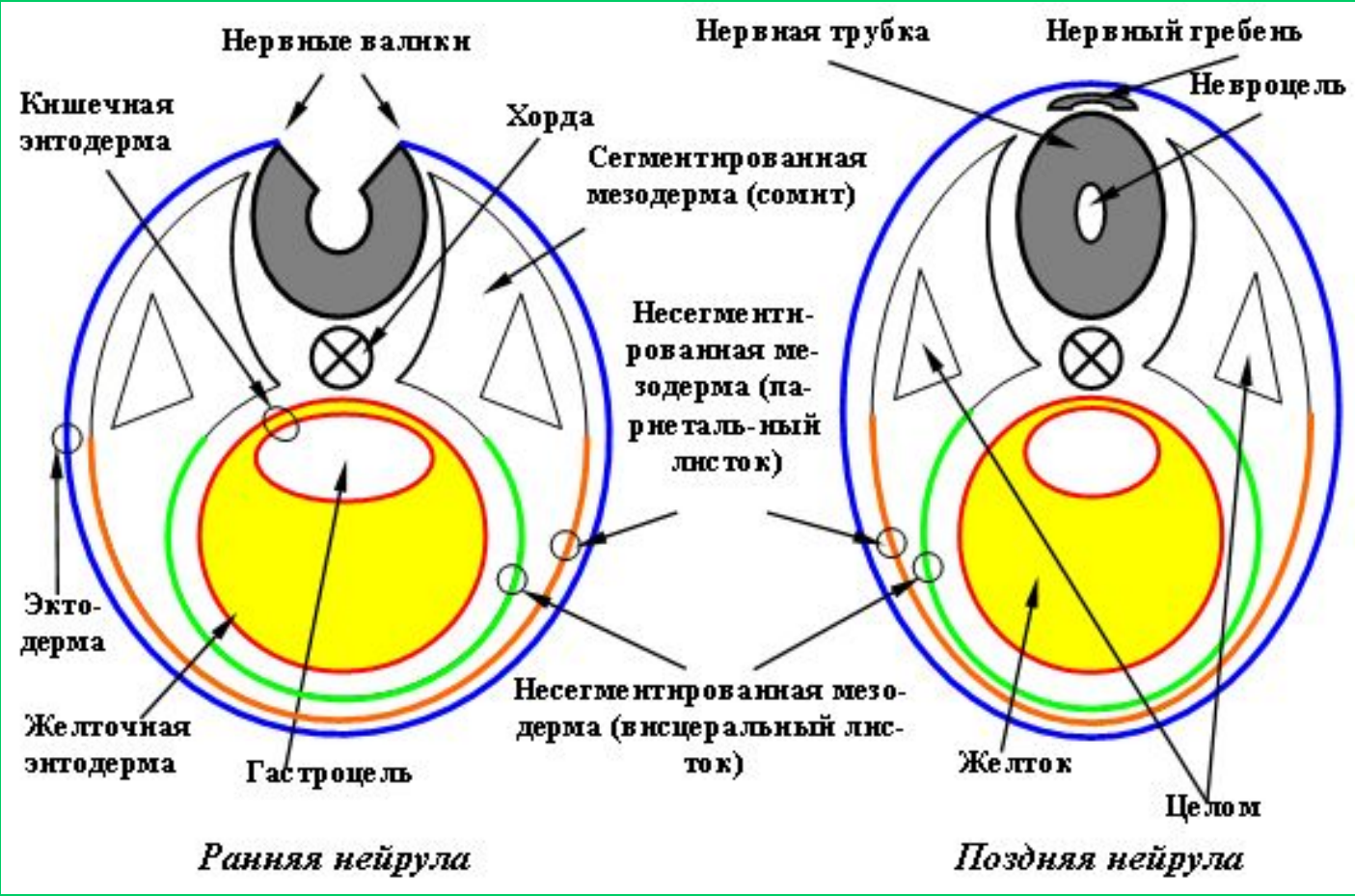
## Эктодерма:

- эпидермальная эктодерма
- нейро-эктодерма



- ганглиозная пластинка (нервный гребень)
- нервная трубка

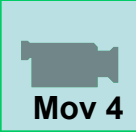
# Дифференциация мезодермы у амфибий



- **спинные сегменты (сомиты)**: делятся на склеротом, дерматом и миотом;
- **сегментные ножки (нефротомы)**: материал мочеполовой системы;
- **боковые пластинки (спланхнотом)**: срастаются друг с другом под кишечной трубкой, формируя общую полость целома.

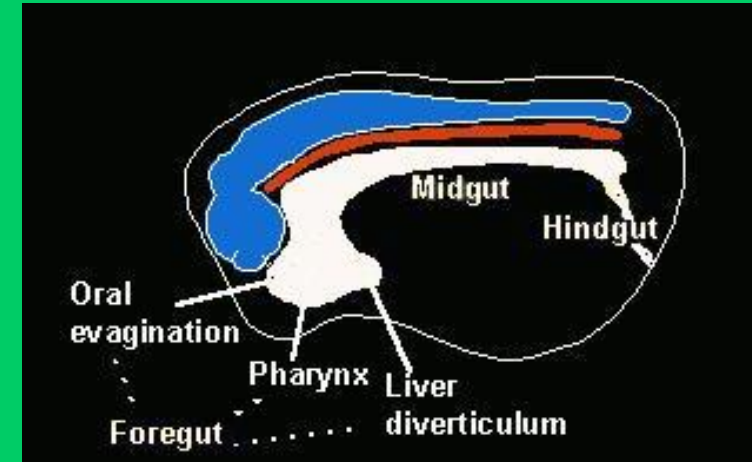
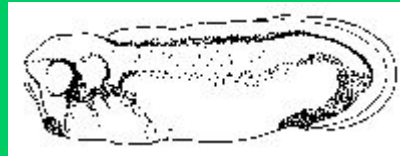
- **висцеральный листок**: прирастает к кишке, образуя серозную оболочку;
- **париетальный листок**: прирастает к стенке тела, образуя пристеночную брюшину;
- **мезенхима**: часть клеток мезодермы, выселившаяся в промежутки между эмбриональными зачатками, образует рыхлую клеточную массу.

# Органогенез и метаморфоз у амфибий



Стадия фарингулы:

- образование жаберных щелей;
- преобразование нервной трубки в спинной и головной мозг;
- формировании сердца;
- закладка почки конечности.



Метаморфоз (головастик – взрослое животное):

- резорбируется хвост;
- редуцируются жабры, жаберные щели и жаберная крышка;
- усиленный рост конечностей и челюстей;
- глаза смещаются, занимая переднее положение;
- укорачивается кишечник.



# Дополнительная литература по теме:

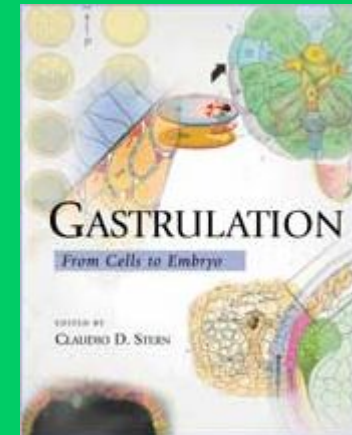
- *Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных.* Спб., 1995.

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

Edited By Claudio D. Stern, University College London.

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

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



Electronic resource: [http:// www.zoology.wisc.edu/frogs](http://www.zoology.wisc.edu/frogs)

The Amphibian Embryology Tutorial.