

Введение в эмбриологию

Крохалева Валентина Константиновна

v.krohaleva03@mail.ru

<https://vk.com/7kartoha7>

@kartoha2801

Что можно почитать?

- Белоусов Л.В., Основы общей эмбриологии
- Скотт Гилберт, Биология развития
- Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии
- Юшканцева, Быков. Гистология, цитология и эмбриология
- Быков Б.Л. Частная гистология человека
- Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А., ред. Гистология, цитология и эмбриология

Эмбриология

– это наука, изучающая гаметогенез, оплодотворение, образование зиготы и развитие зародыша: эмбриогенез

Биология развития

– наука о закономерностях онтогенеза многоклеточных организмов, от оплодотворения и эмбрионального развития до рождения и смерти

биология развития

эмбриология



Гистология

Эволюционная
теория

Генетика

Эмбриология

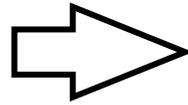
Экология

Молекулярная
биология

Цитология

Онтогенез – индивидуальное развитие организма

Проэмбриогенез:
А) гаметогенез
Б) оплодотворение



Завершается
образованием
зиготы

Эмбриогенез:
А) дробление
Б) гаструляция
В) нейруляция
Г) гистогенез и
органогенез

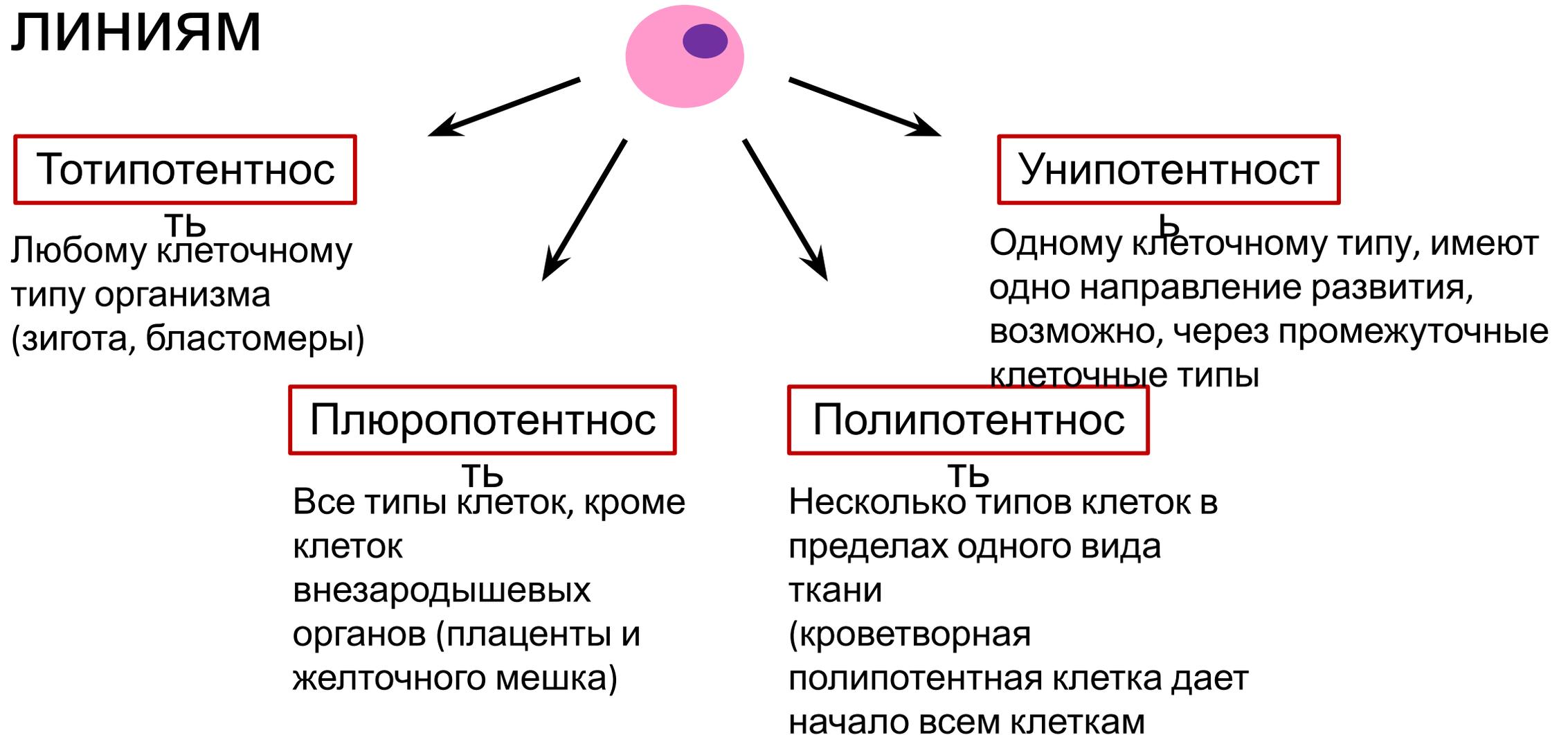
Образование осевых органов
(нервной трубки, хорды, вторичной
кишки)

Постэмбриогенез
А) без метаморфоза (прямое
развитие)
Б) с метаморфозом (непрямое

Гаметогенез – процесс формирования половых клеток (гамет)

- Происходит в гонадах (яичниках и семенниках)
- Состоит из периодов размножения, роста, созревания, формирования
- Гаметы образуются из первичных половых клеток ($2n$) – **ГОНОЦИТОВ**

Потентность – способность стволовых клеток давать начало (дифференцироваться) зрелым клеточным линиям



Сперматогенез

- Происходит в извитых канальцах яичка
- t превращения сперматогония в спермий = 74-75 суток
- Периоды: размножение, рост, созревание и формирование

Период размножения



А
сперматогони

Истинно ^истволовые,
(темные)
редко вступают в
митоз, имеют
длинный клеточный
цикл



А сперматогонии
(светлые)

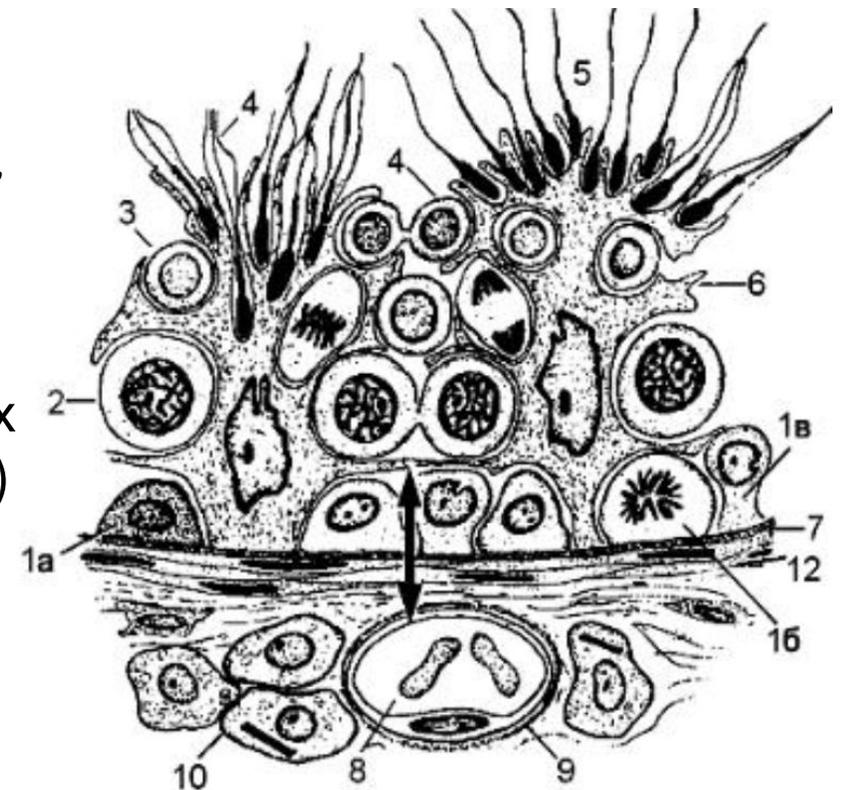
Полустволов
ые
После митоза:
либо 1Асв и
1В, либо 2В



В сперматогонии

При их делении нет
полного цитокинеза,
клетки остаются
связанными с
помощью
цитоплазматических
мостиков (синцитий)

1а – клетки типа А
темные
1б – клетки типа А
светлые



Период роста

сперматоциты I порядка

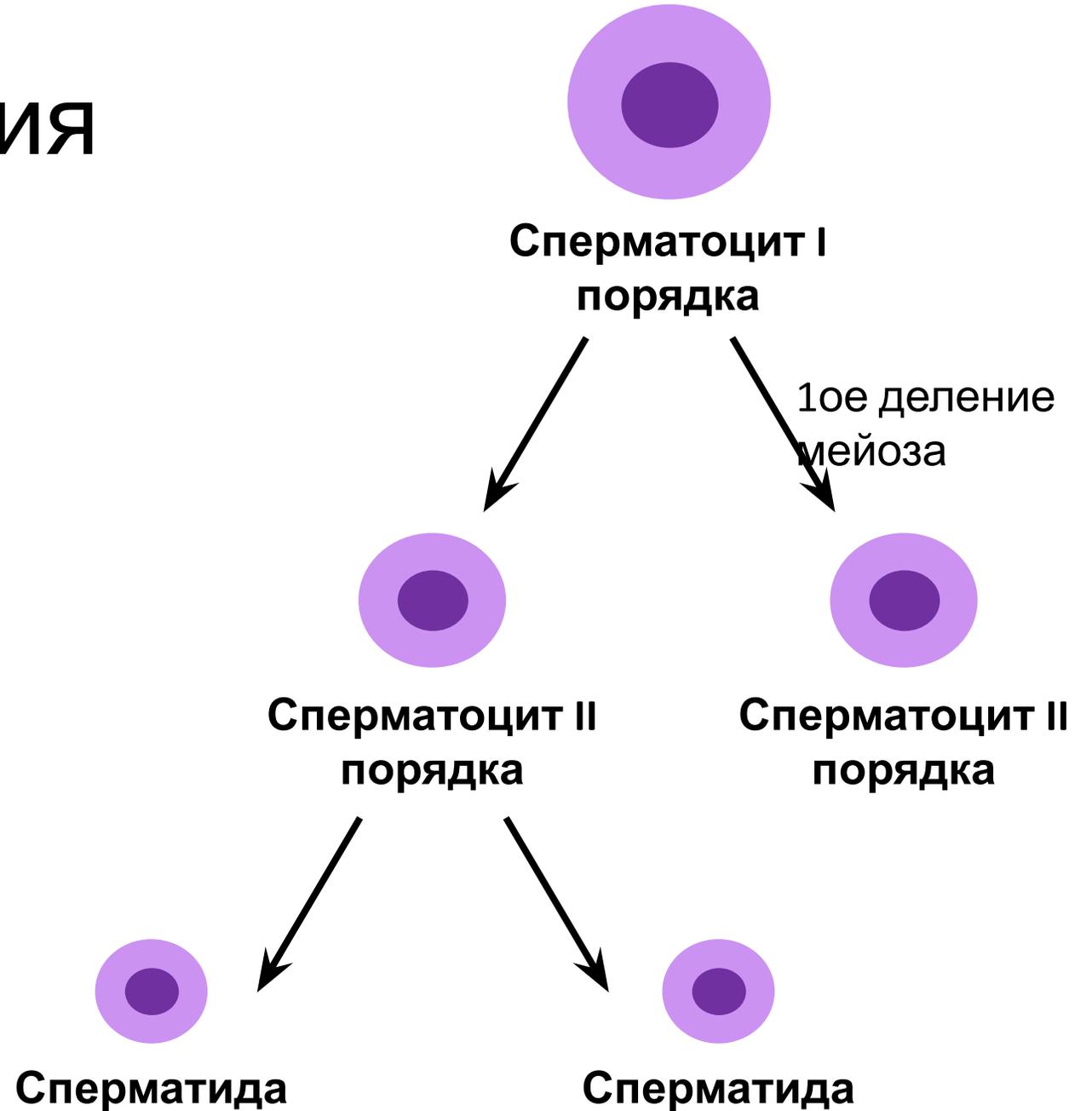
Интерфаза: репликация

Проходит профазу первого деления мейоза, увеличивается в V
 $t = 22$ суток

В сперматоцитах I порядка происходит конъюгация хромосом, кроссинговер, синтез белков, рРНК, синтез проакрозина и тубулина

Период созревания

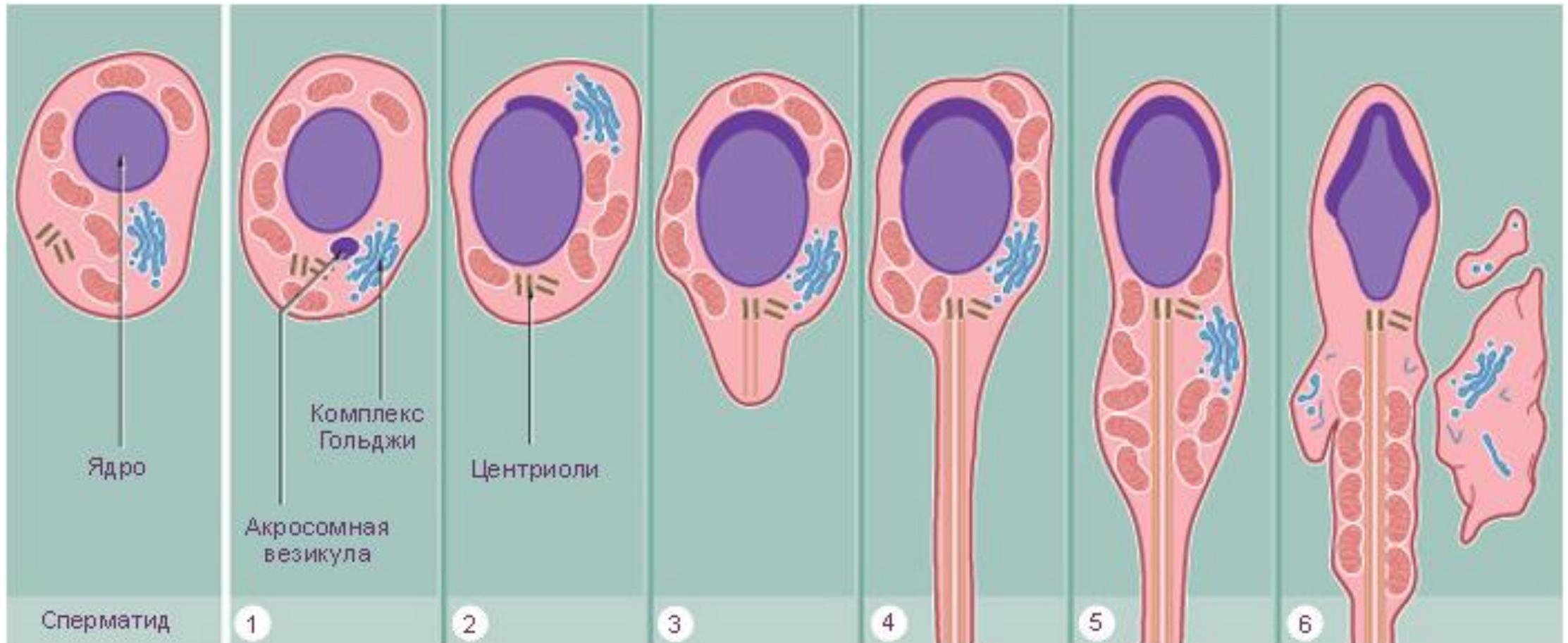
- Сперматоцит I порядка
 $2n4c$
- Сперматоцит II порядка
 $n2c$
- Сперматиды nc



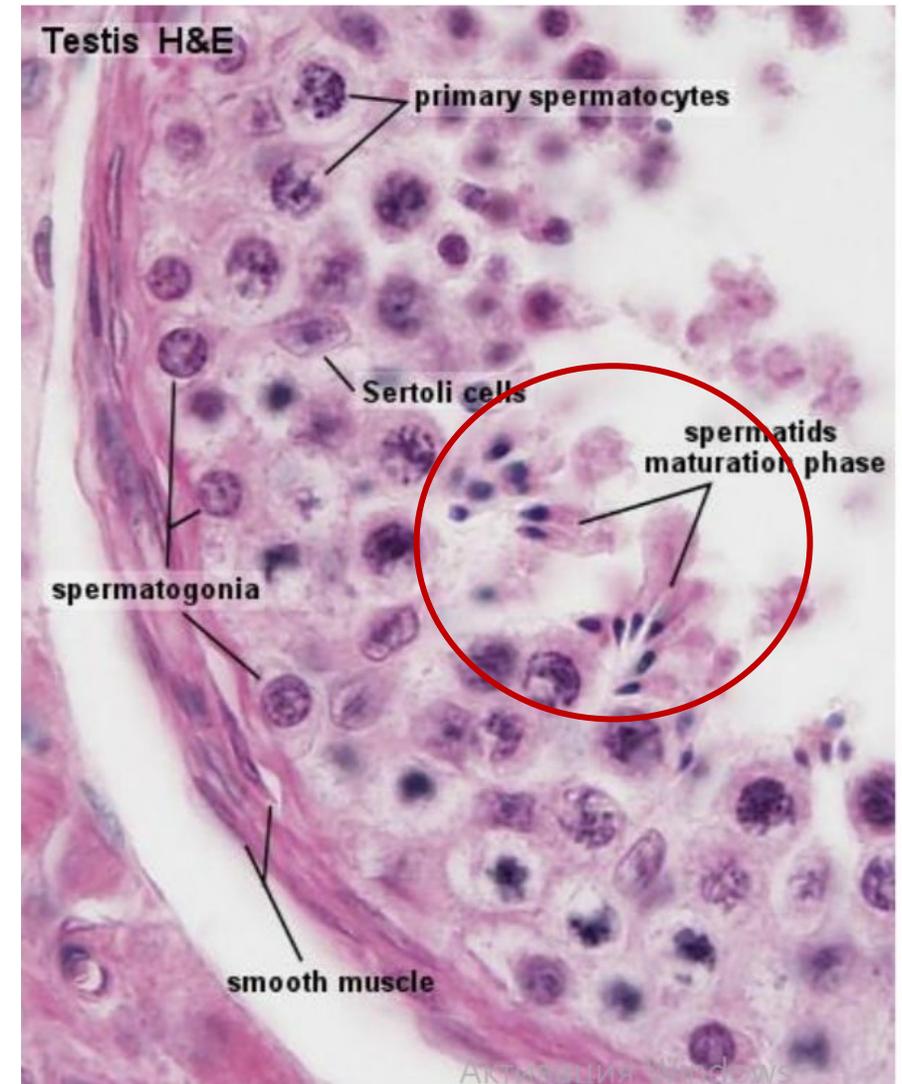
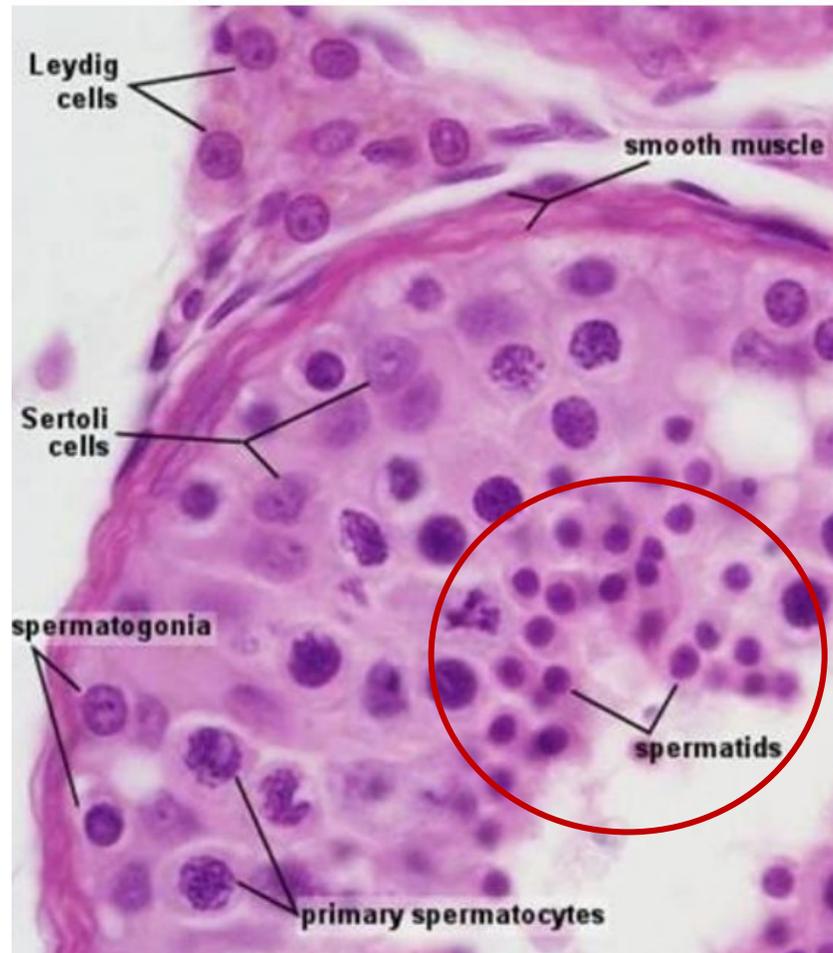
Период формирования

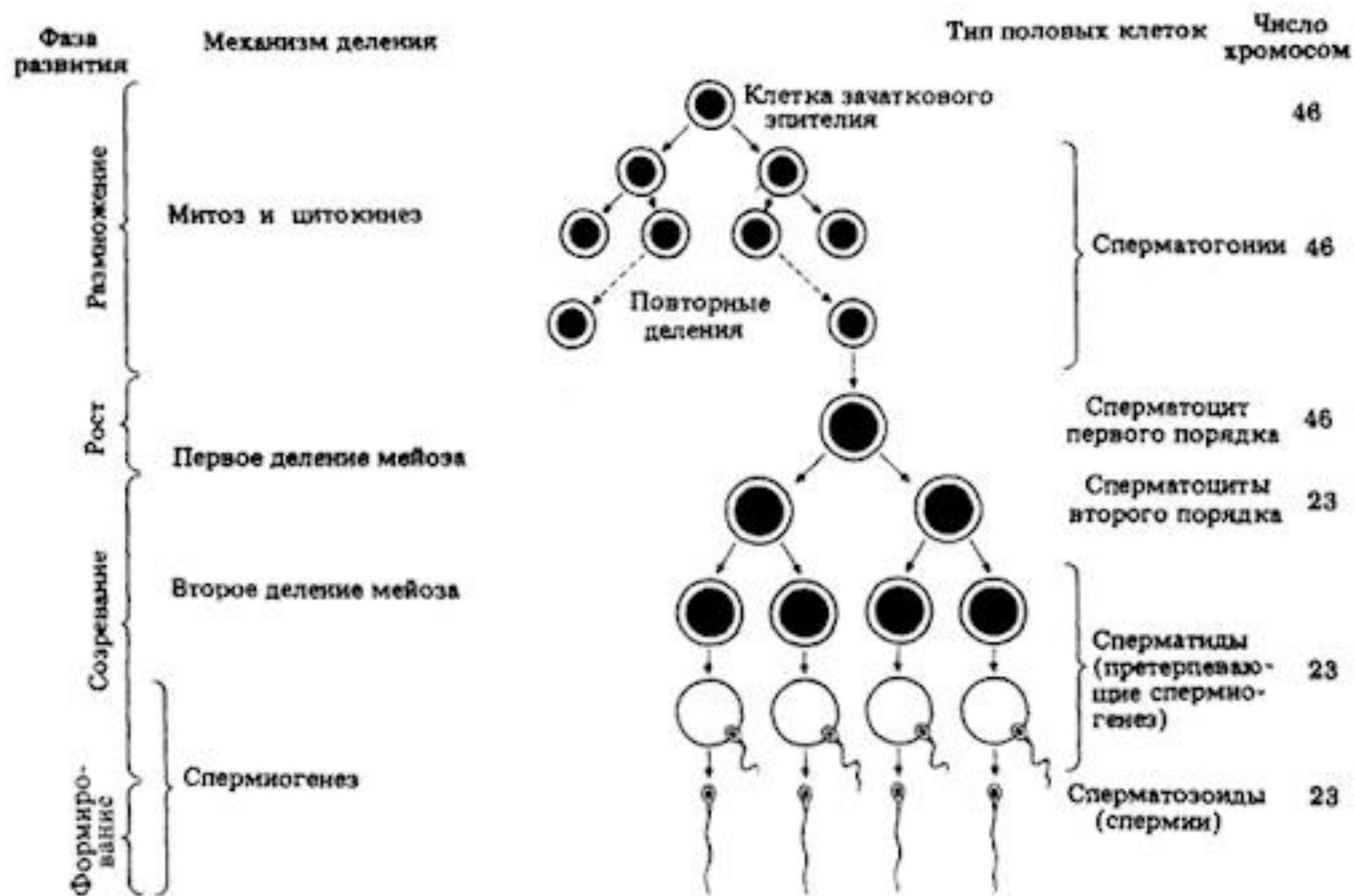
- Самый продолжительный (~50суток)
- Завершается синтез белков-ферментов акросомы и цитоскелета
- Формирование специфических антигенов сперматозоида

Морфологические изменения сперматиды

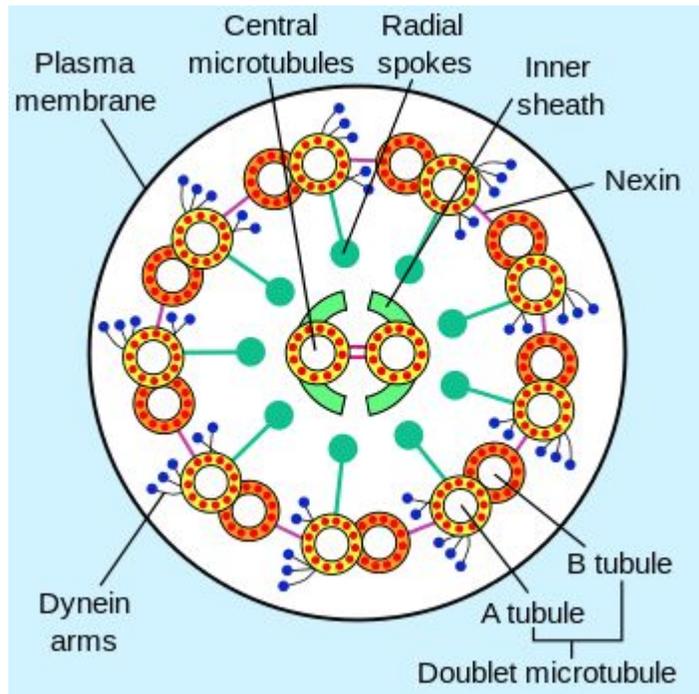


Отличия ранних и поздних сперматид на препарате





Сперматозоид



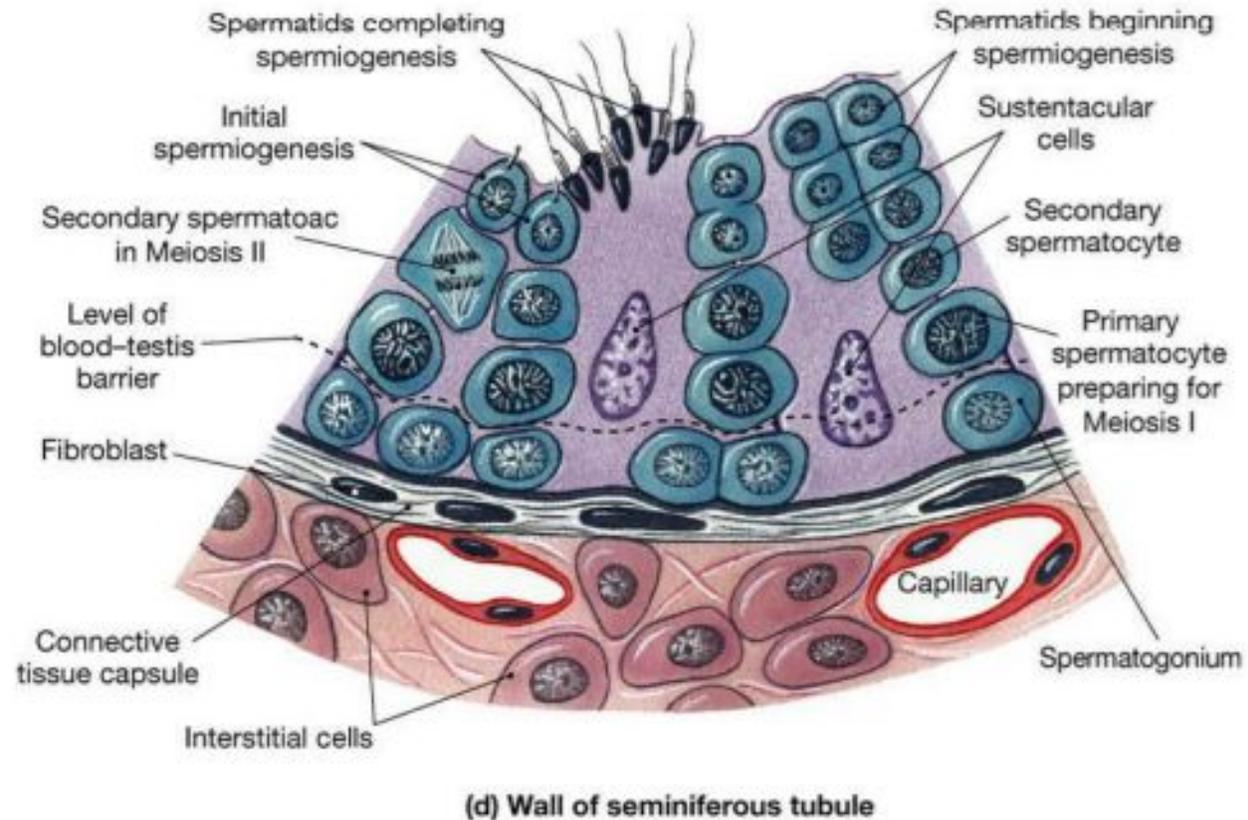
Извитые семенные каналцы

Снаружи от базальной пластинки:

- 3-4 слоя ГМК и фибробластов

Кнутри от базальной пластинки – многослойный сперматогенный эпителий:

- сперматогенные клетки (сперматогонии, сперматоциты I, сперматоциты II, сперматиды, сперматозоиды)
- поддерживающие клетки (клетки Сертоли)

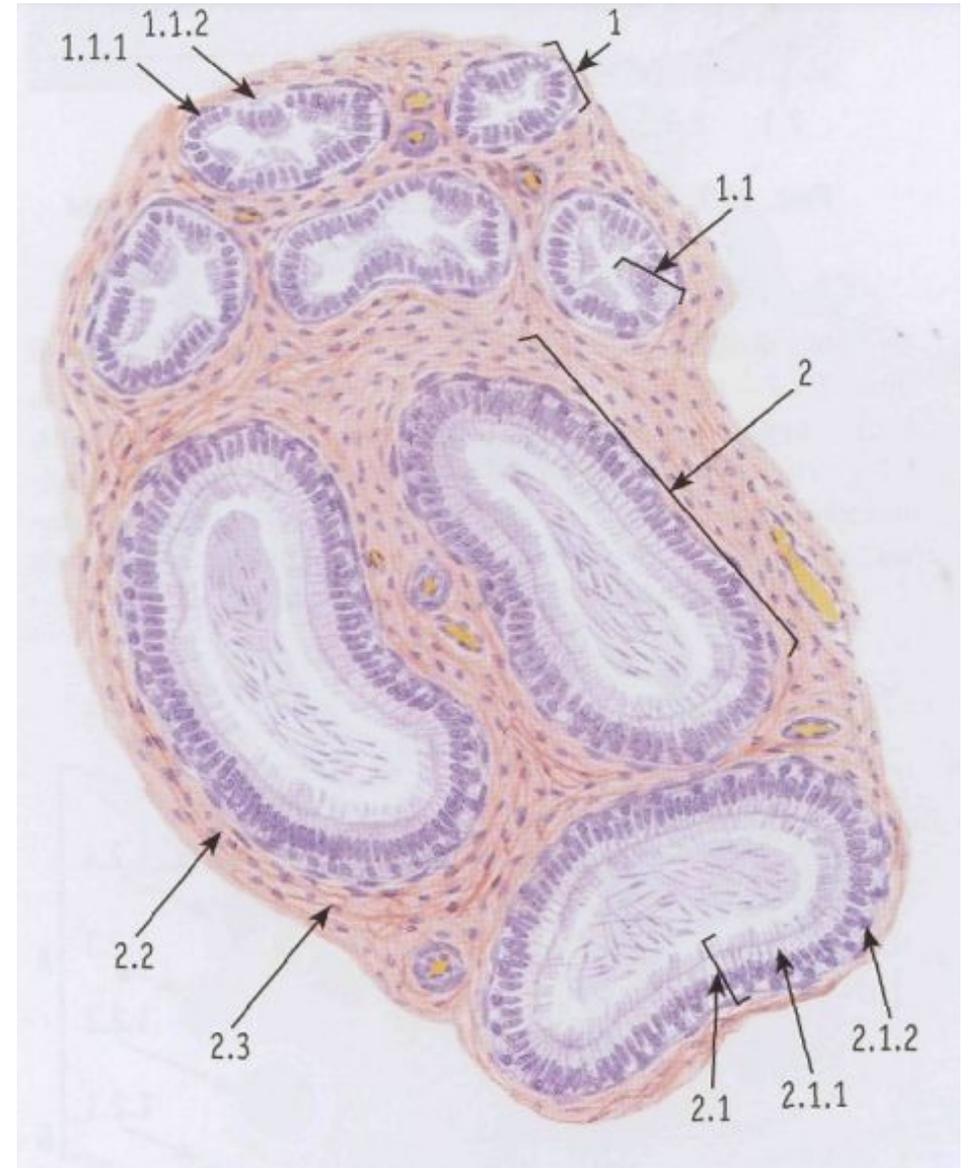


Между канальцами - интерстиций (группы клеток Лейдига, фибробласты, РВСТ)

Рис. 232. Придаток яичка

Окраска: гематоксилин – эозин

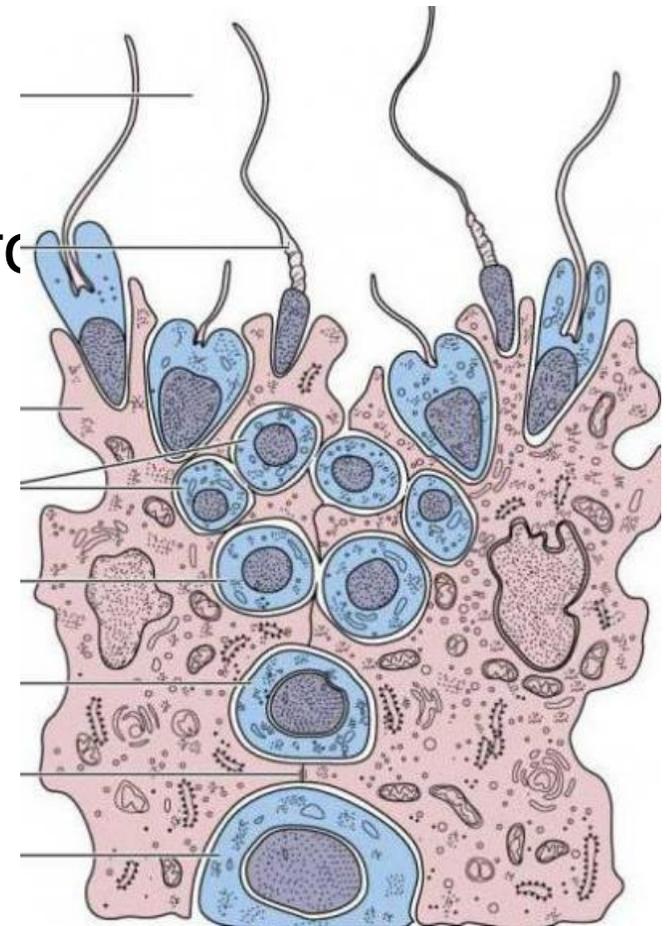
1 – выносящий каналец яичка: 1.1 – многорядный призматический эпителий, 1.1.1 – кубические эпителиоциты с микроворсинками, 1.1.2 – призматические эпителиоциты с ресничками; 2 – проток придатка: 2.1 – многорядный призматический эпителий, 2.1.1 – эпителиоциты со стереоцилиями, 2.1.2 – базальные эпителиоциты, 2.2 – мышечная оболочка, 2.3 – адвентиция



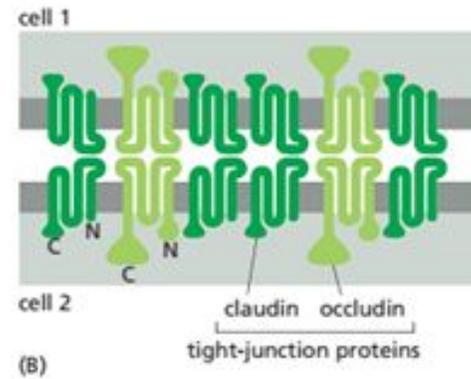
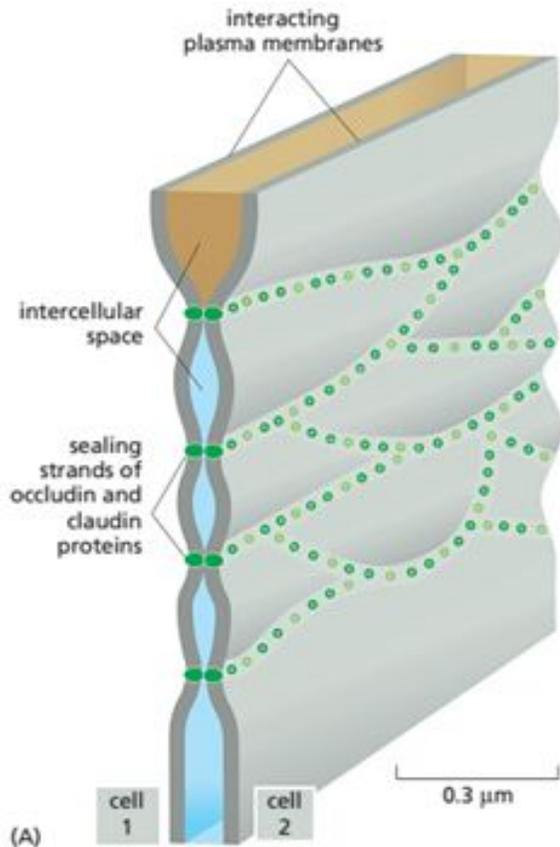
Клетки Сертоли (суспендентоциты)

- Механическая и трофическая поддержка сперматогенных клеток
- Поглощают остаточное тельце от сперматиды
- Плотные контакты с соседними клетками Сертоли

- Крупные клетки с отростками
- Крупное бледное ядро с выраженным ядрышком
- Гладкая ЭПС

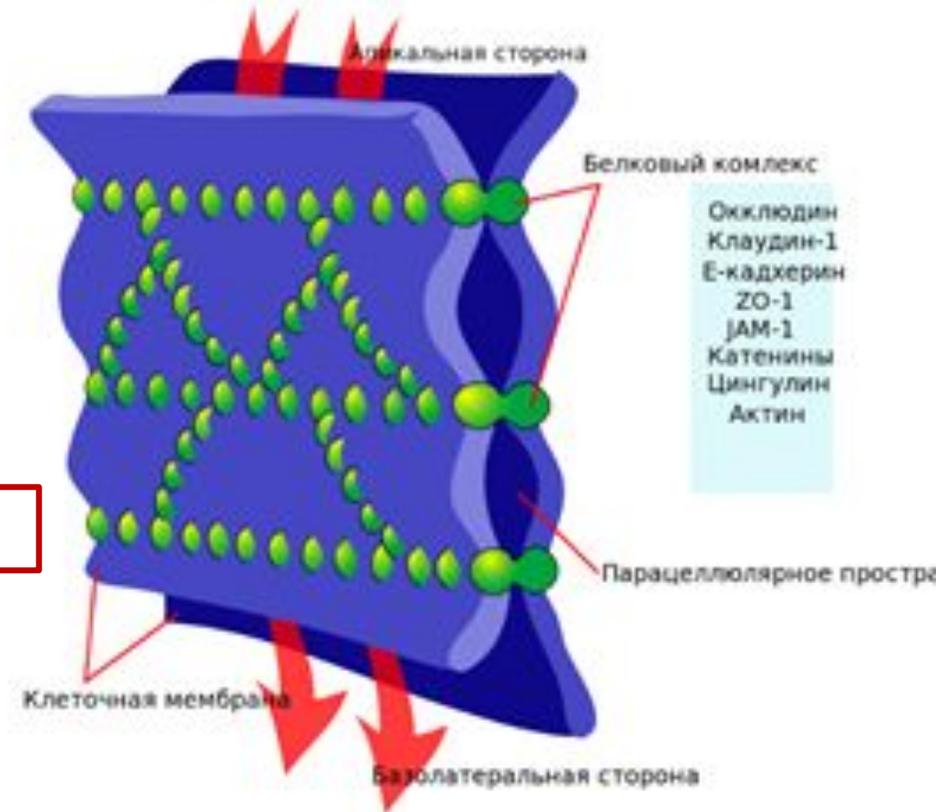
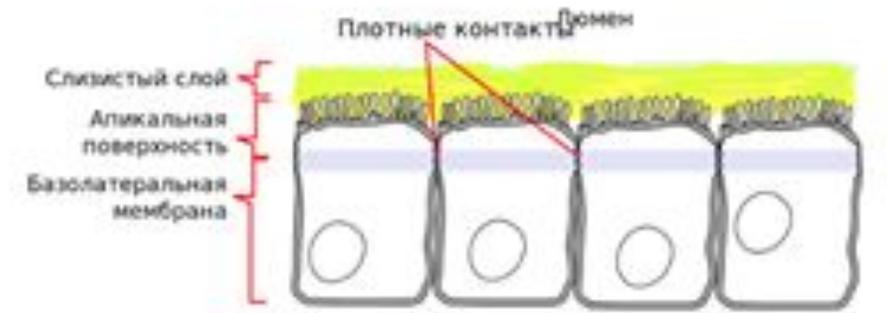


Плотные контакты (zonula occludens)



Образованы клаудинами и окклюдинами

С цитоплазматической стороны ассоциированы с актиновыми филаментами



Клетки Сертоли (суспендоциты)

- Участвуют в формировании гемато-тестикулярного барьера
- Секреция жидкости для транспорта сперматозоидов
- Активируются ФСГ
- Синтез АСБ (Андроген Связывающий Белок) в просвет канальца под влиянием ФСГ
- Секреция ингибина, подавляющего секрецию ФСГ

Сперматозоиды теряют связь с клетками Сертоли, переходят в просвет канальца, откуда пассивно транспортируются по половым путям

Рис. 229. Яичко. Извитые семенные канальцы и интерстиций

Окраска: гематоксилин — эозин

1 — извитой семенной каналец: 1.1 — эпителиосперматогенный слой, 1.1.1 — ядро sustentocита, 1.1.2 — ядра сперматогоний, 1.1.3 — ядра первичных сперматоцитов, 1.1.4 — сперматиды, 1.1.5 — спермии, 1.2 — базальная мембрана, 1.3 — слой миоидных клеток; 2 — интерстиций: 2.1 — волокнистая соединительная ткань, 2.2 — интерстициальные эндокриноциты (клетки Лейдига), 2.3 — кровеносные сосуды

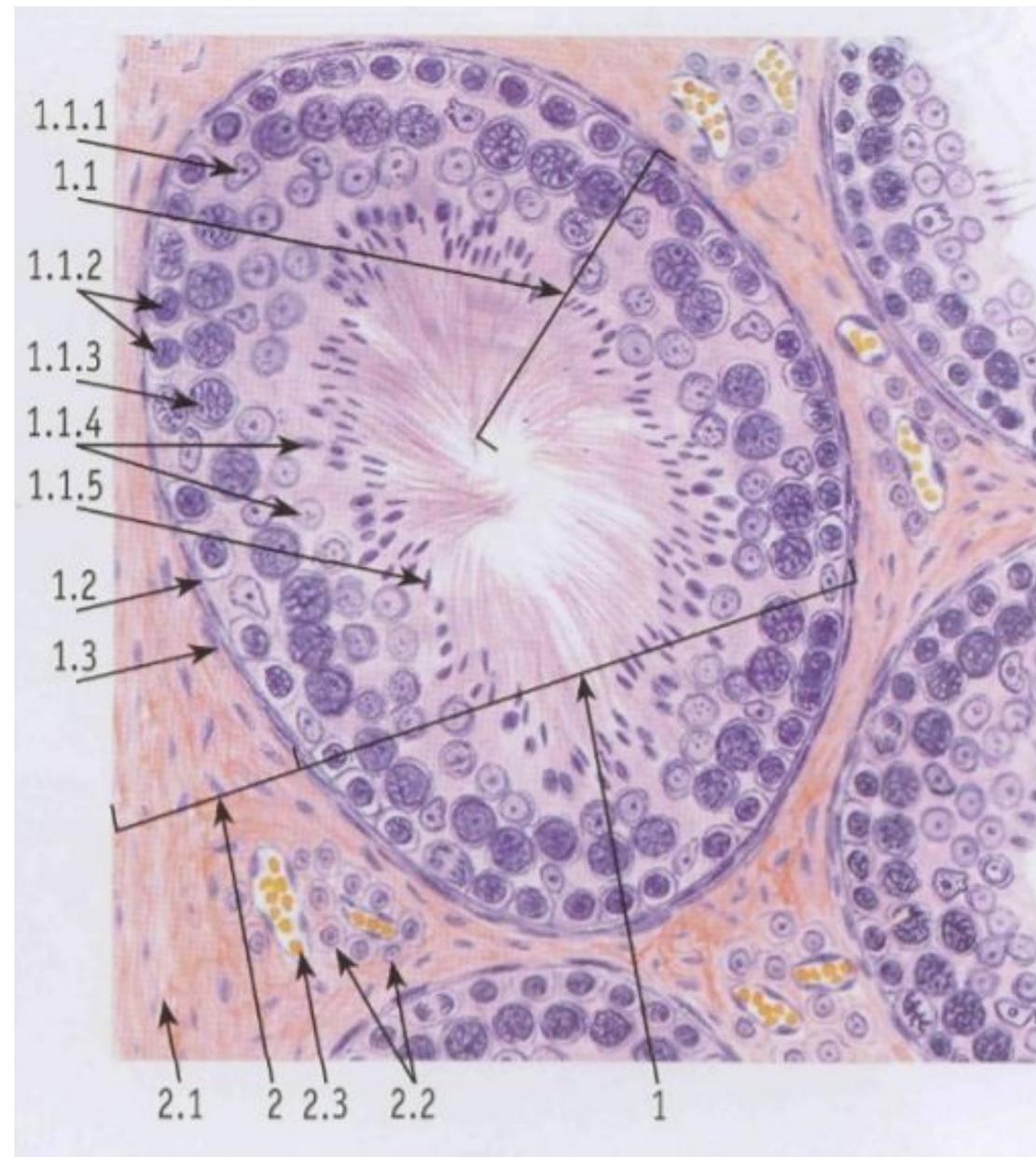
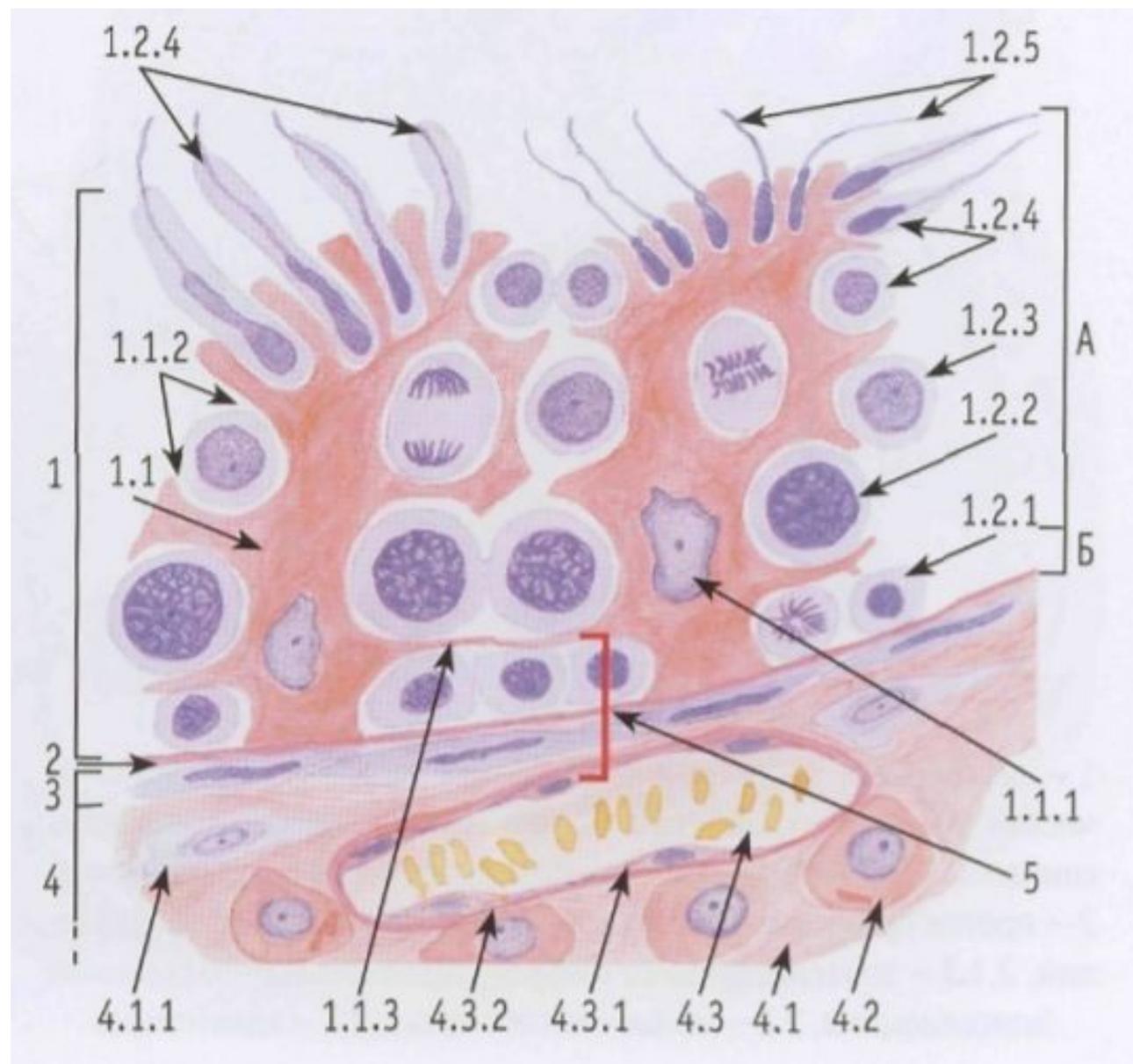




Рис. 230. Яичко. Участок стенки извитого семенного канальца и интерстиция (схема)

1 – эпителиосперматогенный слой: 1.1 – сустентоцит, 1.1.1 – ядро сустентоцита, 1.1.2 – карманы в цитоплазме с развивающимися в них сперматогенными клетками, 1.1.3 – латеральные отростки сустентоцитов, разделяющие каналец на базальный (Б) и адлюминальный (А) отделы, 1.2 – сперматогенные клетки: 1.2.1 – сперматогонии, 1.2.2 – первичные сперматоциты, 1.2.3 – вторичные сперматоциты, 1.2.4 – сперматиды, 1.2.5 – спермии; 2 – базальная мембрана; 3 – слой миоидных клеток; 4 – интерстиций: 4.1 – соединительная ткань, 4.1.1 – фибробласт, 4.2 – интерстициальный эндокриноцит (клетка Лейдига), 4.3 – кровеносный сосуд, 4.3.1 – эндотелиоцит, 4.3.2 – базальная мембрана; 5 – гематотестикулярный барьер



Гемато-тестикулярный барьер (blood-testis barrier, BTV)

- физиологический гистогематический барьер между кровеносными сосудами и семенными канальцами

~~семенников~~

Барьер между кровью и развивающимися сперматогенными клетками

Извитой семенной каналец



Гемато-тестикулярный барьер (blood-testis barrier, BTV)

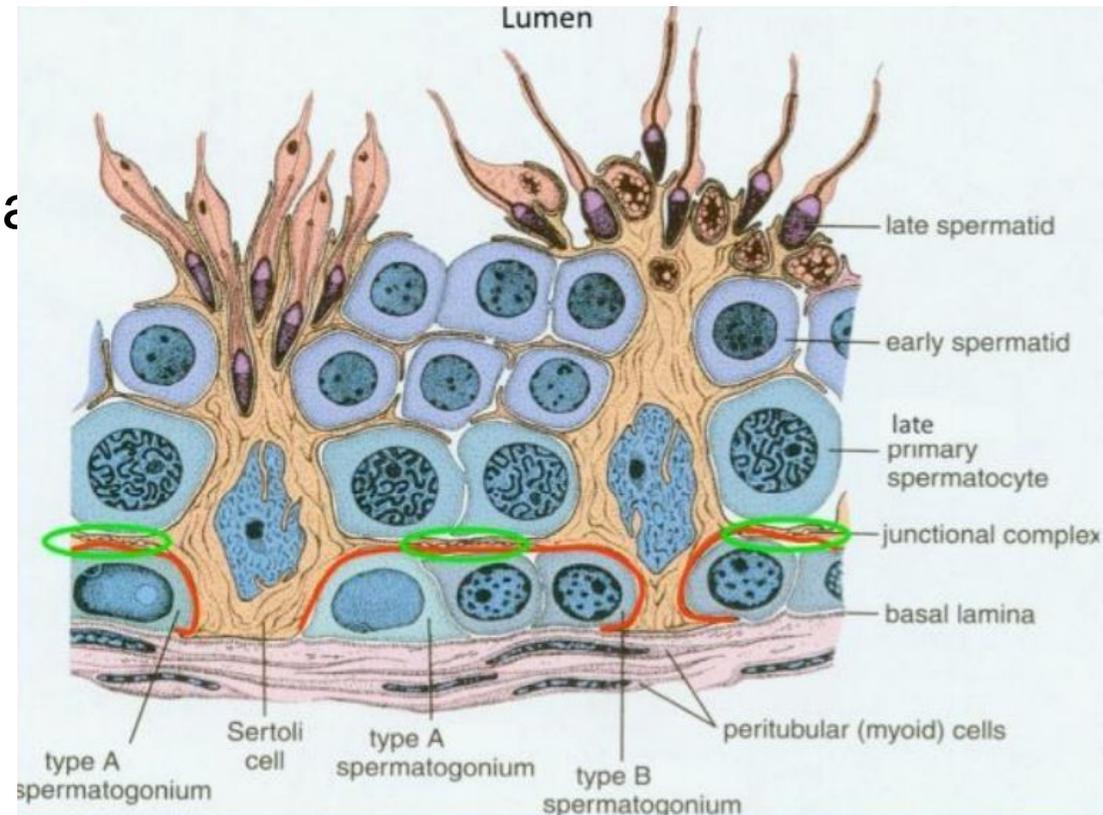
Образован:

1. стенкой капилляра (эндотелий + базальная мембрана)
2. стенкой извитого канальца
(фибробласты/ГМК + базальная мембрана)
3. плотными контактами между

соседними клетками Сертоли

**Плотные контакты разделяют
сперматогенный эпителий на:**

1. Базальное пространство (только сперматогонии)
2. Адлюминальное пространство (остальные сперматогенные клетки)



Гемато-тестикулярный барьер (blood-testis barrier, BTB)

Функции:

1. Отделить стволовые клетки от дифференцированных
2. Защищает развивающиеся сперматогенные клетки от токсических веществ из крови
3. Предупреждает атаку иммунной системы против поверхностных антигенов сперматозоидов
4. В адлюминальном пространстве создаётся высокая концентрация тестостерона, необходимая для сперматогенеза

Овогенез

Начало

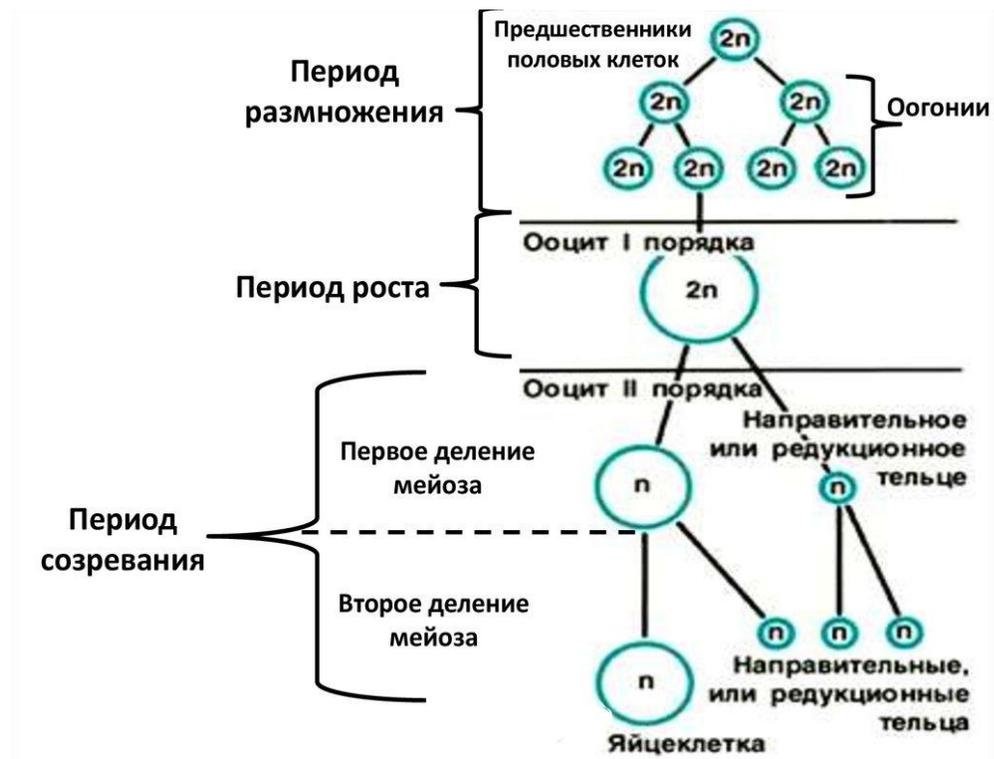
Первичные половые клетки (гоноциты) мигрируют в корковое в-во яичника

Фолликул – скопление клеток яичника, окружающие одну или несколько яйцеклеток

Размножение

Рост

Созревание



Период роста

Овогонии дифференцируются в ооциты I порядка



Они теряют способность к митозу и вступают в мейоз I
Происходит рост половых клеток

Период роста – превителлогенез

Стадия малого роста

- V ядра и цитоплазмы увеличиваются пропорционально и незначительно => ядерно-цитоплазматическое соотношение не нарушается
- Активный синтез всех видов РНК (впрок для оплодотворенной яйцеклетке)

Экспрессируются гены **ингибитора созревания овоцита** (сдерживания мейоза в стадии диплотены)

Зачем? гаплоидная яйцеклетка быстро стареет, что чревато хромосомными aberrациями

Период роста – вителлогенез

Стадия большого роста

- V цитоплазмы увеличивается в 10тки тысяч раз, V ядра увеличивается незначительно => ядерно-цитоплазматическое соотношение сильно уменьшается
- Образуется желток

Желток

эндогенны

й

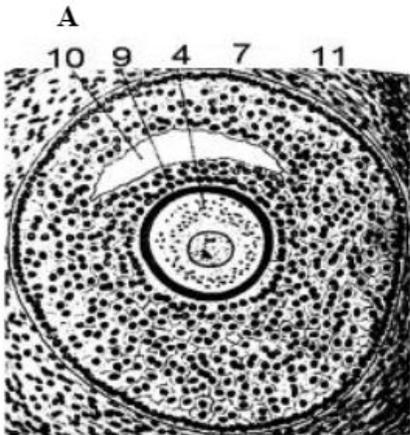
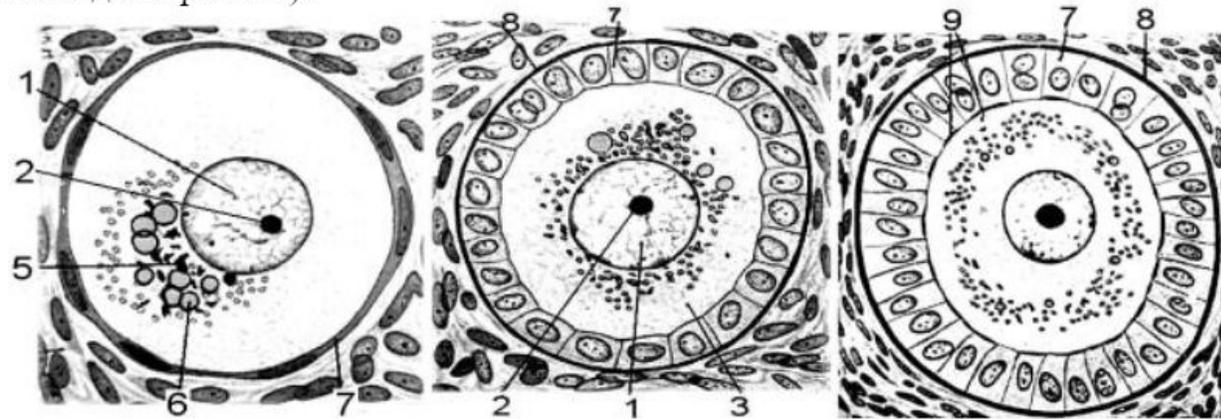
Синтезируется
ооцитом
самостоятельно

экзогенный

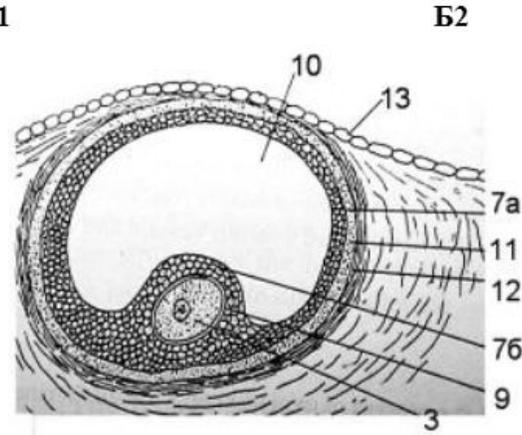
На основе белка вителлогенина,
который поступает в ооцит извне
(у позвоночных – из печени -> по крови
-> в фолликул)

Поглощается ооцитом
пиноцитозом

Фолликулы разной степени зрелости



В

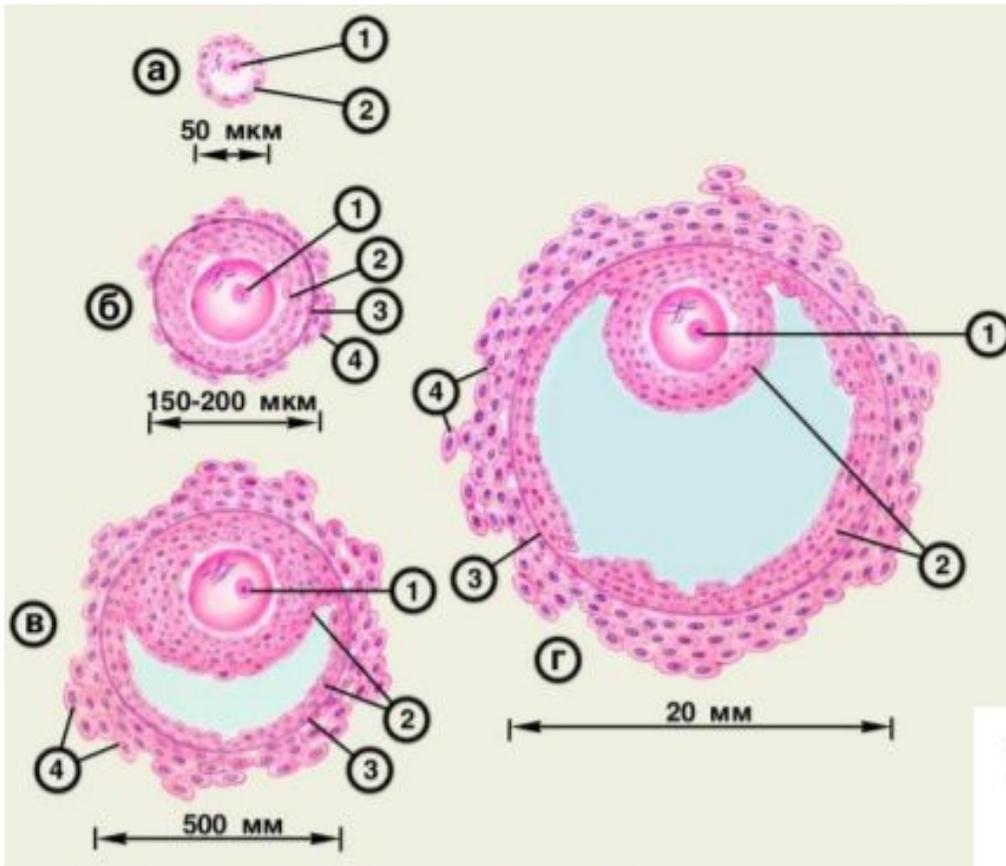


Г

1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — цитоплазма; 4 — митохондрии; 5 — комплекс Гольджи; 6 — жировые включения овоцита; 7 — фолликулярные клетки: 7а — зернистая зона, 7б — лучистый венец; 8 — базальная мембрана фолликула; 9 — прозрачная оболочка; 10 — полость фолликула; 11 — внутренняя тека; 12 — наружная тека; 13 — покровный эпителий яичника

А— примордиальный фолликул **Б1, Б2** — первичные фолликулы **В**— вторичный фолликул **Г** — третичный фолликул

Различные стадии развития фолликула яичника



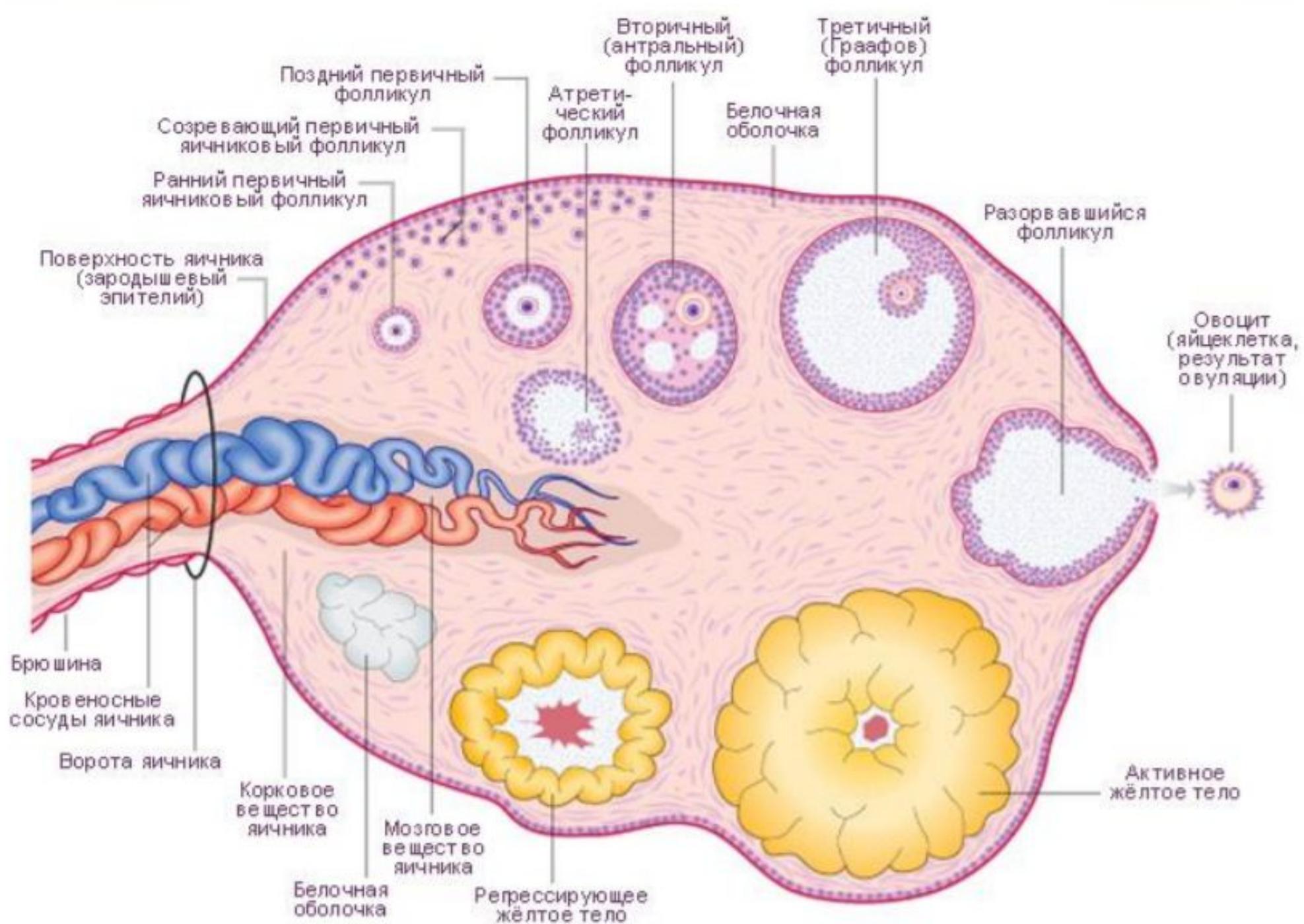
*а — примордиальный фолликул

*б — многослойный фолликул
(вторичный, преантральный)

*в — ранний Граафов пузырек
(третичный, ранний антральный
фолликул)

*г — Граафов пузырек (третичный,
зрелый предовуляторный фолликул)

*(1 — ооцит, 2 — фолликулярные клетки
(гранулезные); 3 — базальная мембрана;
4 — фолликулярные клетки (текаклетки)

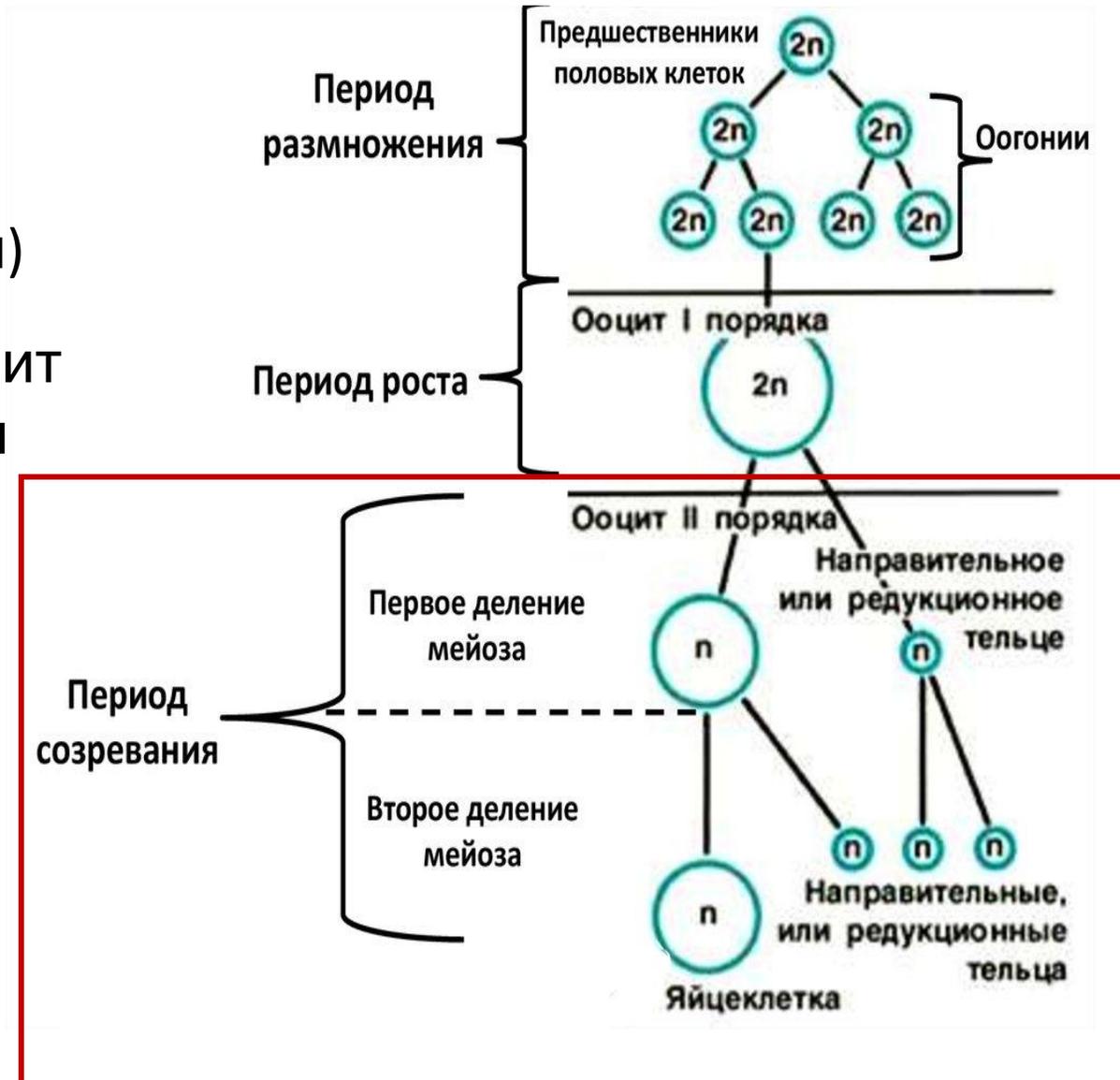


Период созревания

2 деления мейоза (второе до метафазы)

При подготовке к первому делению ооцит длительное время находится на стадии профазы I (**диктиотене**) – рост ооцита происходит в это время

После 1ого деления мейоза (редукционного) образуется **ооцит II порядка** и 1ое **полярное тельце**

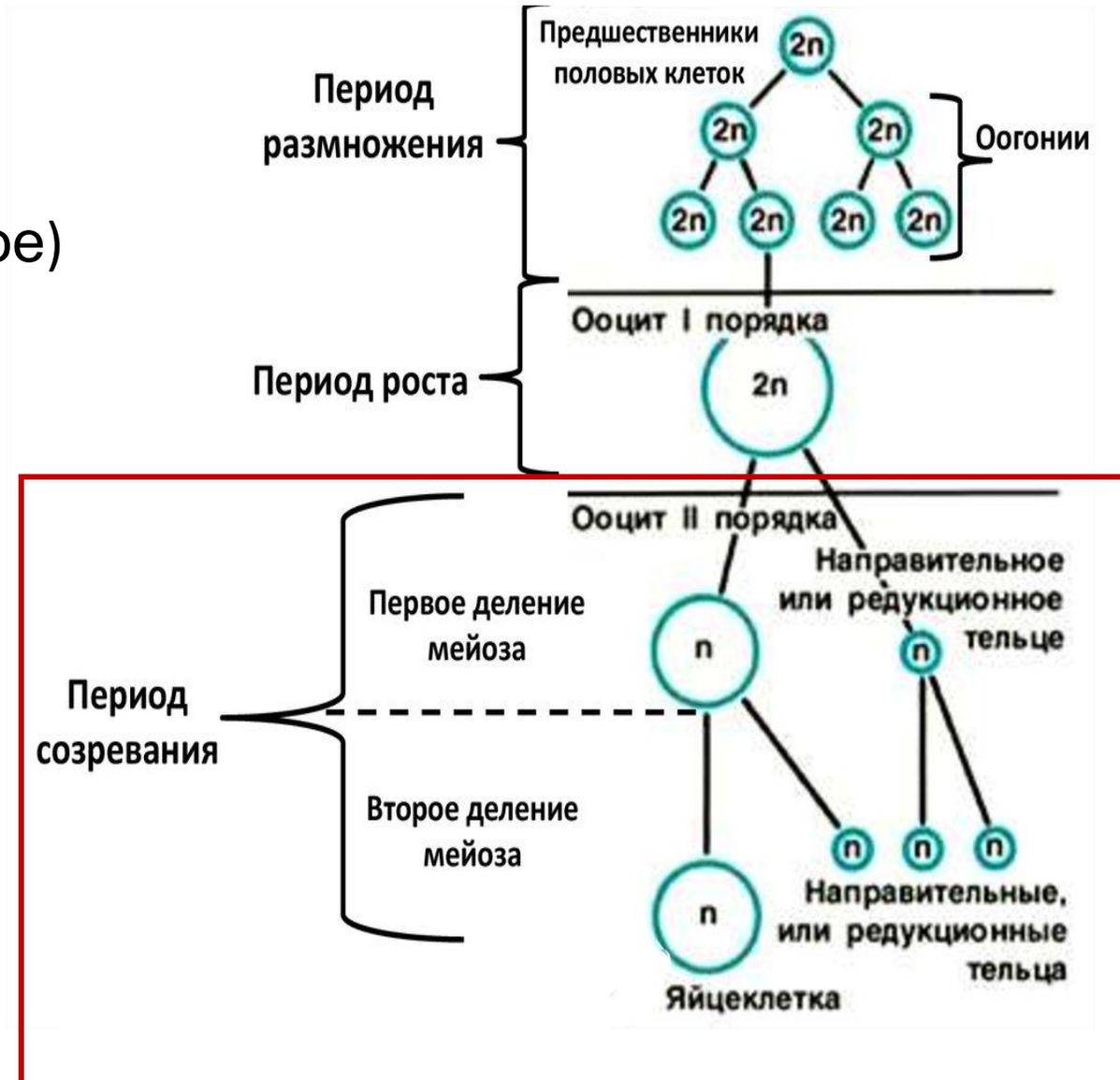


Период созревания

2ое мейотическое деление (эквационное)

идет до стадии метафазы – не продолжается до оплодотворения (в яйцеводах)

Ооцит II порядка заканчивает 2ое деление мейоза, образует **овотиду** (зрелую яйцеклетку) и 2ое полярное тельце (неравное распределение цитоплазмы)



Значение редукционных телец

Редукционные тельца (=полярные тельца, =направительные тельца):

- 1) забирают половину наследственного материала, обеспечивая гаплоидность яйцеклетке
- 2) оставляют почти всю цитоплазму с запасом питательных веществ яйцеклетке
- 3) определяют полюс яйцеклетки

Два полюса у яйцеклетки



Анимальный полюс
(А)

Вегетативный полюс
(В)

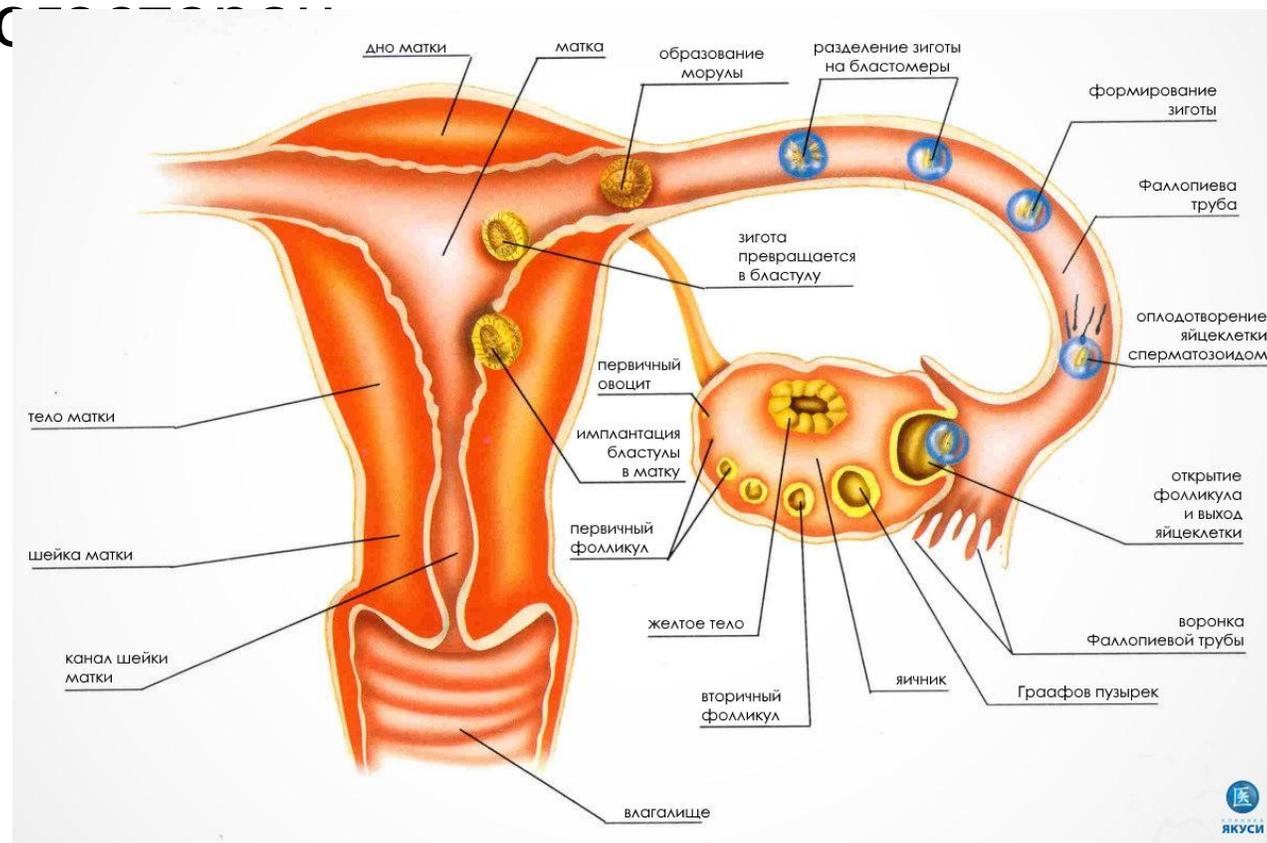
- Это точка, где от яйцеклетки отделяется полярное тельце
- На А-полюсе желтка меньше всего
- Тут ядро в окружении чистой цитоплазмы

- Это точка яйцеклетки, противоположная А-полюсу
- Скапливаются запасные в-ва (желток)

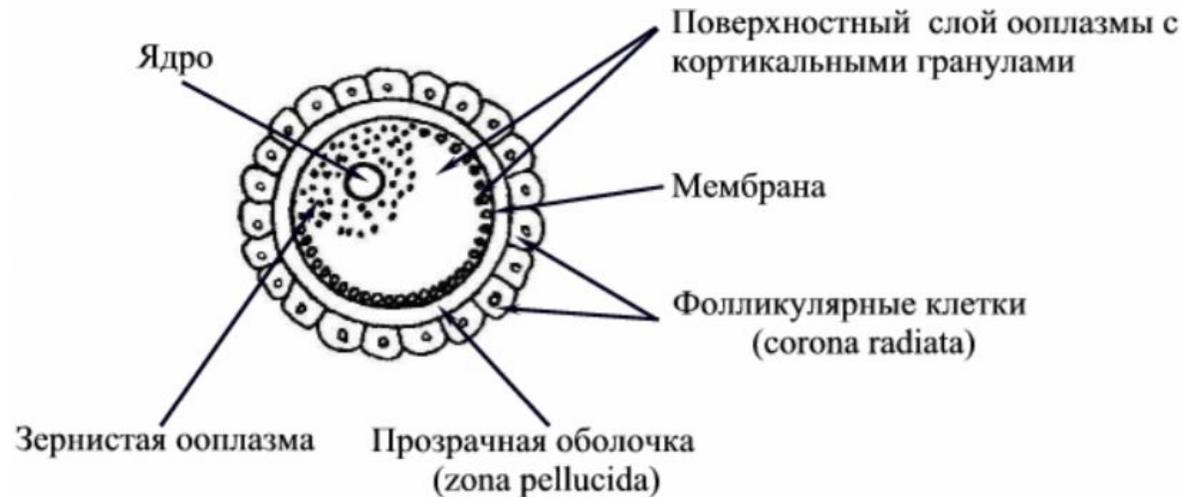
А-полюс более физиологически активен, именно с него начинается дробление яйцеклетки

Желтое тело (corpus luteum)

Временная железа внутренней секреции в женском организме, образуемая после овуляции и вырабатывающая гормон прогестерон



Строение яйцеклетки



Яйцевые оболочки защищают яйца от различных негативных воздействий (проникновение паразитов, высыхание, механические повреждения):

- *первичные (у млекопитающих – блестящая, zona pellucida)
- *вторичные (хорион)
- *третичные

Первичную оболочку формирует сам ооцит во время развития

Первичную оболочку есть почти у всех, тогда как вторичная и третичная могут отсутствовать

Третичная оболочка (есть далеко не у всех)

Формируются во время продвижения по яйцеводу из секретов желез яйцеводов

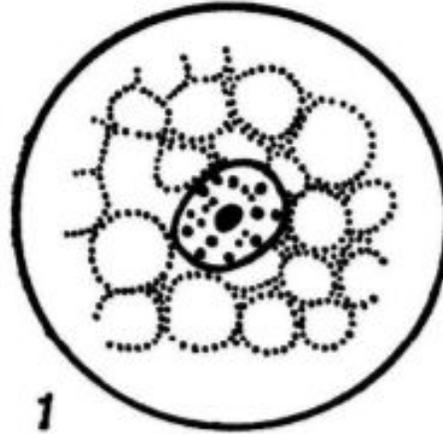
Может быть:

- студенистой (встречается у рыб, земноводных, иглокожих, моллюсков)
- волокнистой известковой (некоторые пресмыкающиеся)
- плотной белковой с роговой скорлупой (акулы, головоногие)

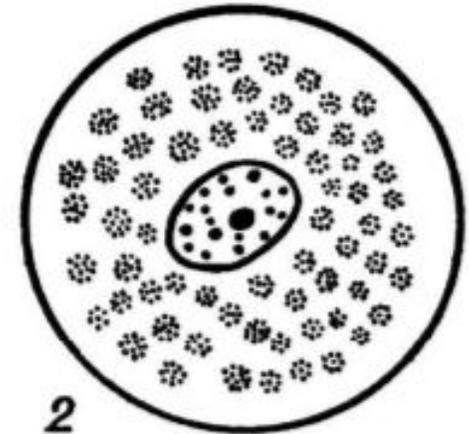
*У яиц птиц присутствует известковая скорлупа и подскорлуповые оболочки, также являющиеся частью третичной оболочки

Типы яйцеклеток по количеству желтка

1 – алецитальный



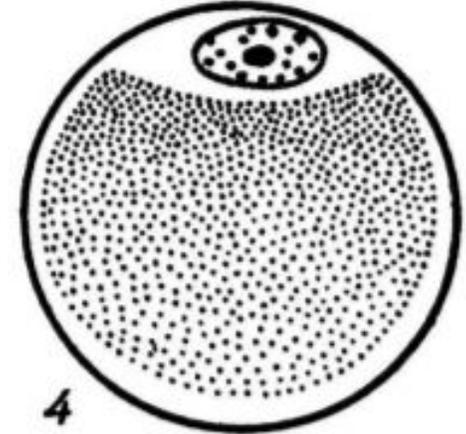
2 – олиголецитальный



3 – мезолецитальный

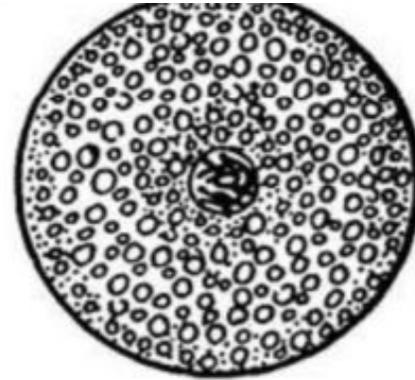


4 – полилецитальный



Типы яйцеклеток по расположению желтка

Гомо(изо)-лецитальная



Телолецитальная



Центролецитальная

Типы яйцеклеток и у кого какие

- 1. Алецитальные** (почти нет желтка): плацентарные млекопитающие
- 2. Олиголецитальные** (маложелтковые): черви, моллюски, иглокожие \ **изолецитальные**
- 3. Мезолецитальные** (среднее кол-во желтка): амфибии, осетровые рыбы \ **телолецитальные**
- 4. Полилецитальные** (многожелтковые):
 - ***телолецитальные** (птицы, рептилии, костистые рыбы)
 - ***центролецитальные** (насекомые)

Отличия половых клеток от соматических

- Гаплоидность
- Другое ядерно-плазменное соотношение (отношение объема ядра к объему цитоплазмы). У сперматозоида очень высокое, у яйцеклетки очень низкое.

Оплодотворение

Биологическое значение оплодотворения

1. Восстановление диплоидного набора хромосом
2. Зигота содержит новую комбинацию хромосом и генетического материала, отличного от родительского
3. Определение пола (в зависимости от оплодотворения сперматозоидом, несущего X или Y-хромосому)
4. Проникновение сперматозоида - сигнал для завершения мейотического деления овоцита
5. Оплодотворение инициирует дробление

Оплодотворение

- Наружное – половые клетки сливаются вне организма
- Внутреннее – внутри половых путей особи

- Перекрестное – слияние половых клеток разных особей
- Самооплодотворение – от одного организма редко у гермафродитов)

- Моноспермия – оплодотворение яйцеклетки одним сперматозоидом
- Полиспермия – в оплодотворении участвуют несколько сперматозоидов (часть птиц, рептилии)

Партеногенез

форма полового размножения, организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки



Коловратки



Обыкновенная дафния



Тля



Перепончатокрылые

Андрогенез

В развитии зародыша участвует мужское ядро (привнесенное в яйцо сперматозоидом) и цитоплазма яйцеклетки



наездники *Habrobracon*



Тутовый шелкопряд

Этапы оплодотворения

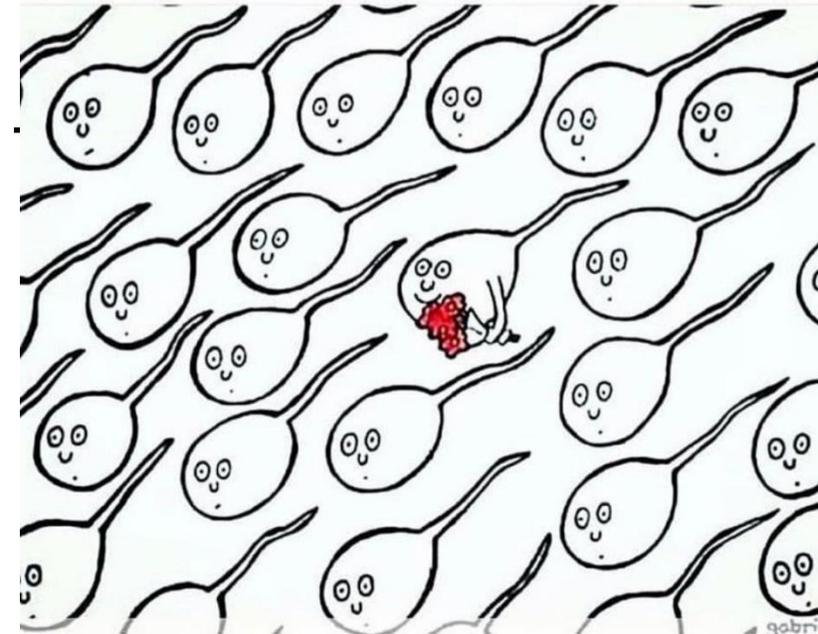
1. Активация сперматозоида – в половых путях а) дистантная, б) контактная
2. Акросомная реакция – ферменты акросомы растворяют оболочку яйца
3. Слияние цитоплазмы (плазмогамия) - мембраны сперматозоида и яйцеклетки объединяются, ядро и центриоль сперматозоида переходит в цитоплазму яйцеклетки
4. Реакция активации яйца – побуждения яйца к развитию (завершается созревание)
5. Кортикальная реакция – образование оболочки оплодотворения путем распада кортикальных гранул
6. Кариогамия – слияние ядерного материала

Активация сперматозоида

1. Дистантная

- Хемотаксис – движение по направлению к яйцеклетке (аттрактанты, или гамоны; резакт у иглокожих)
- Реотаксис – способность двигаться против жидкости

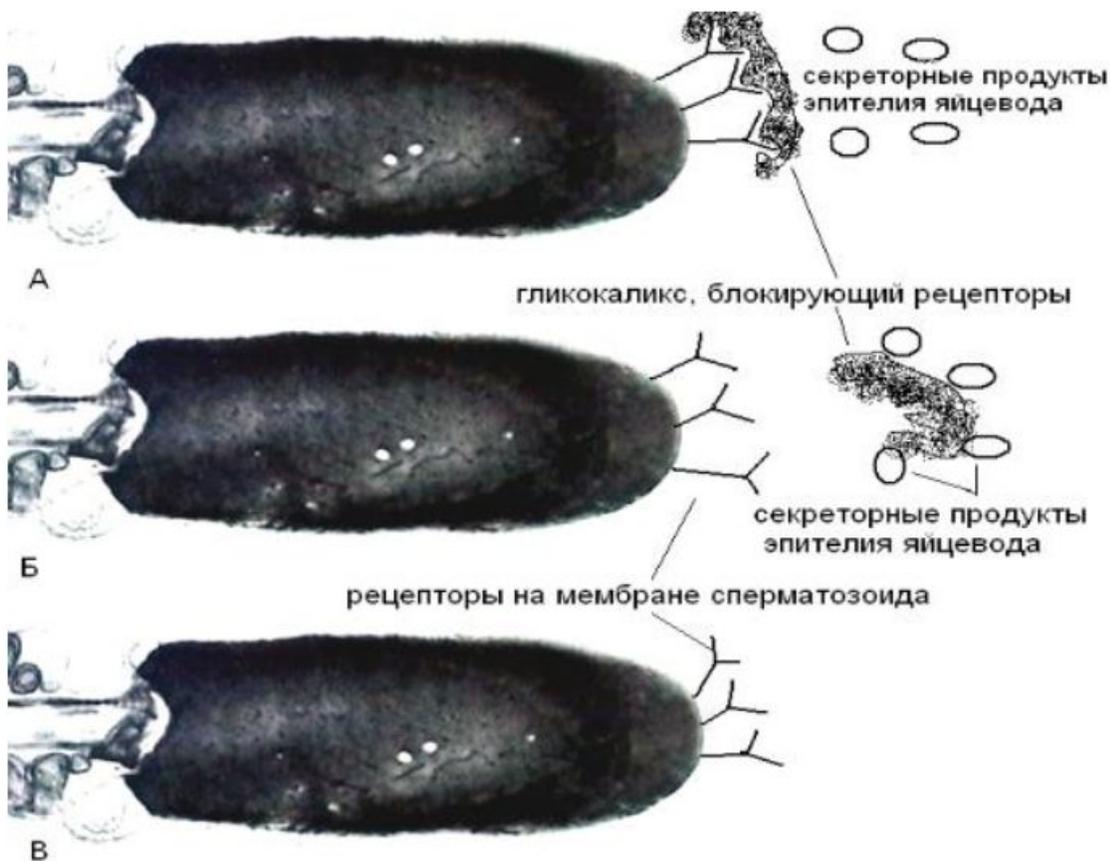
Everyone has a dream but



Not everyone has a plan

Активация сперматозоида

1. Дистантная

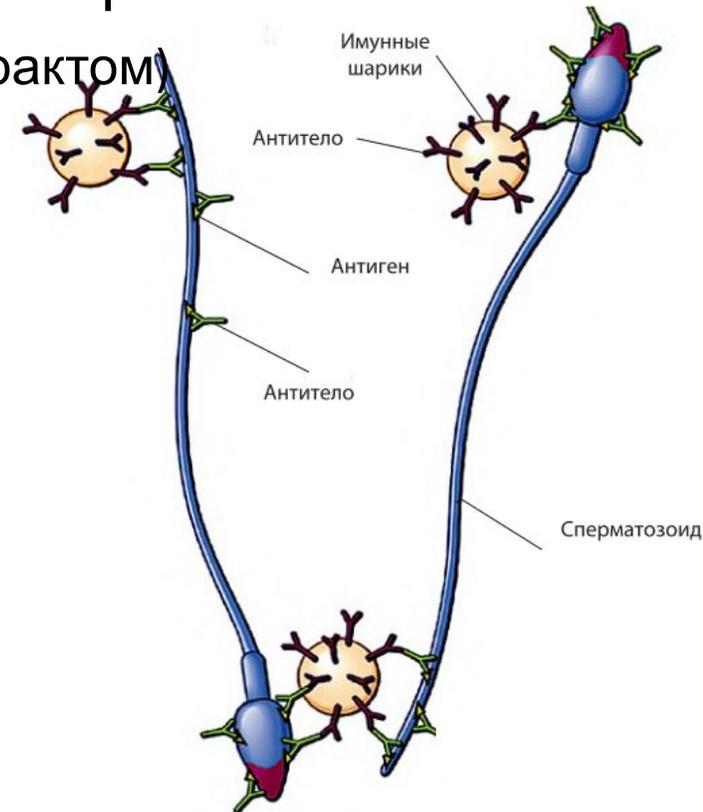


Капацитация – приобретение сперматозоидом оплодотворяющей способности под влиянием секретов, **вырабатываемых клетками яйцеводов** (преальбумин, глобулины, трансферрин, липопротеины, гликозамингликаны)

Еще немного фактов о сперматозоидах, пытающихся достичь яйцеклетку

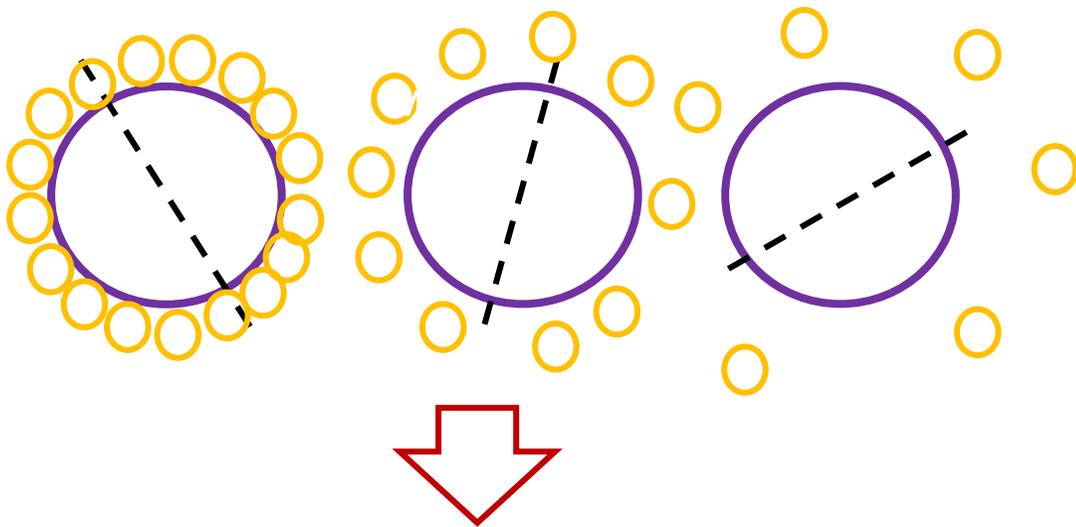
- Скорость 2-3 мм/мин, но она очень зависит pH, вязкости среды, гормонального окружения, инфекционных заболеваний
- Только ~ 200 сперматозоидов достигают места оплодотворения (большинство дегенерируют и резорбируются женским половым трактом)

грануло-, агранулоциты, макрофаги и IgA препятствуют продвижению сперматозоидов (может быть причиной бесплодия)



Фаза контактного взаимодействия

Разрушение межклеточных контактов фолликулярных клеток лучистого венца – **пентеразы** и **гиалуронидазы (из акросом)**

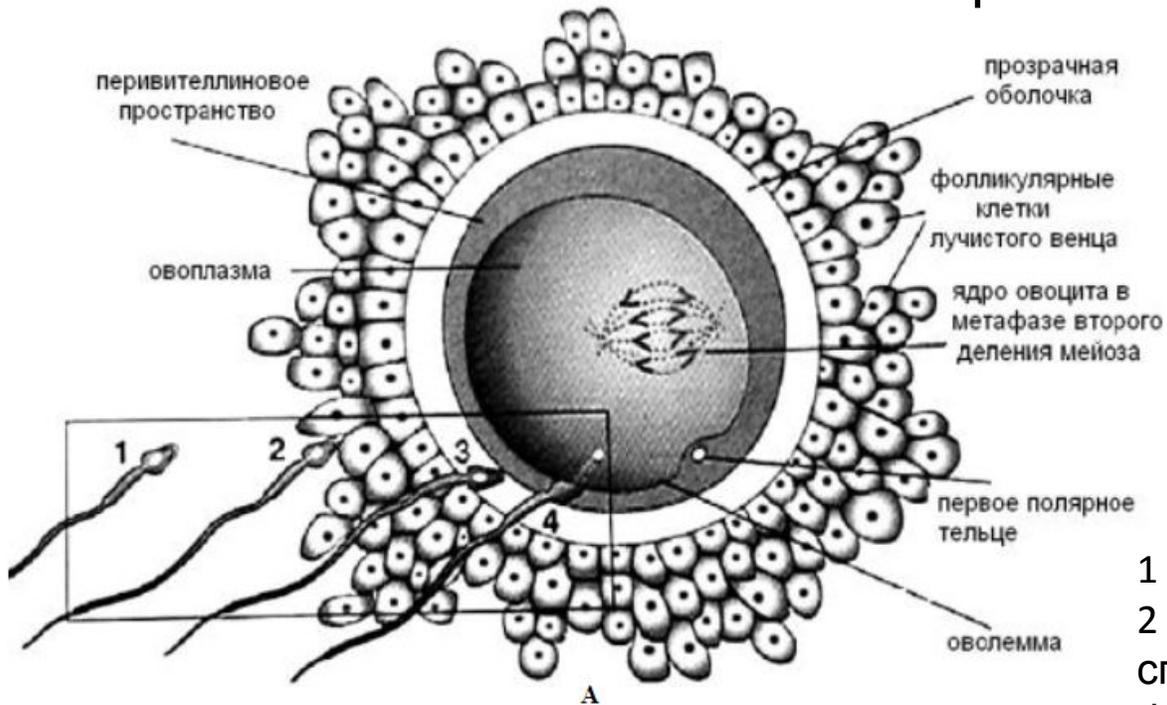


биение жгутиков индуцирует яйцеклетку совершать вращательные движения вокруг своей оси

с поверхности овоцита удаляются уже не связанные между собой клетки лучистого венца (денудация овоцита)

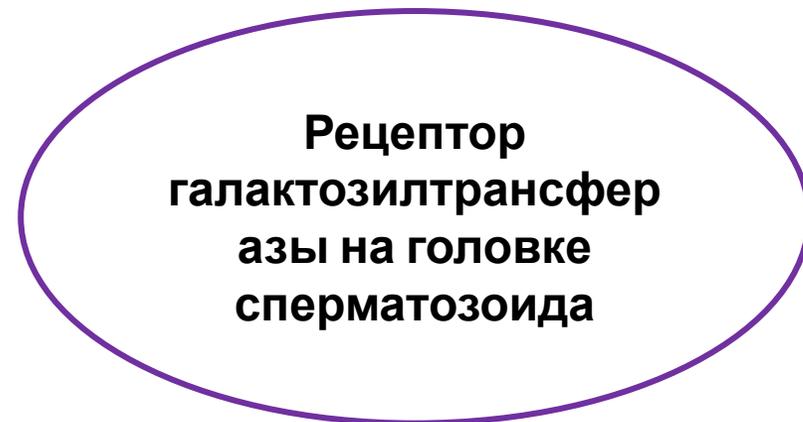
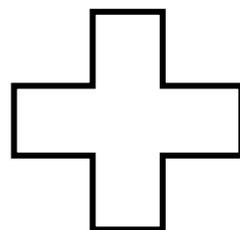
Акросомная реакция

экзоцитоз содержимого акросомы для локального разрушения желточной оболочки яйцеклетки



- 1 — сперматозоид во время капацитации
- 2 — выход ферментов из акросом некоторого количества сперматозоидов разрушает межклеточные контакты фолликулярных клеток
- 3 — контакт ZP рецепторов прозрачной оболочки с рецепторами сперматозоидов приводит к развитию акросомальной реакции
- 4 — проникновение головки сперматозоида в овоцит

Акросомная реакция



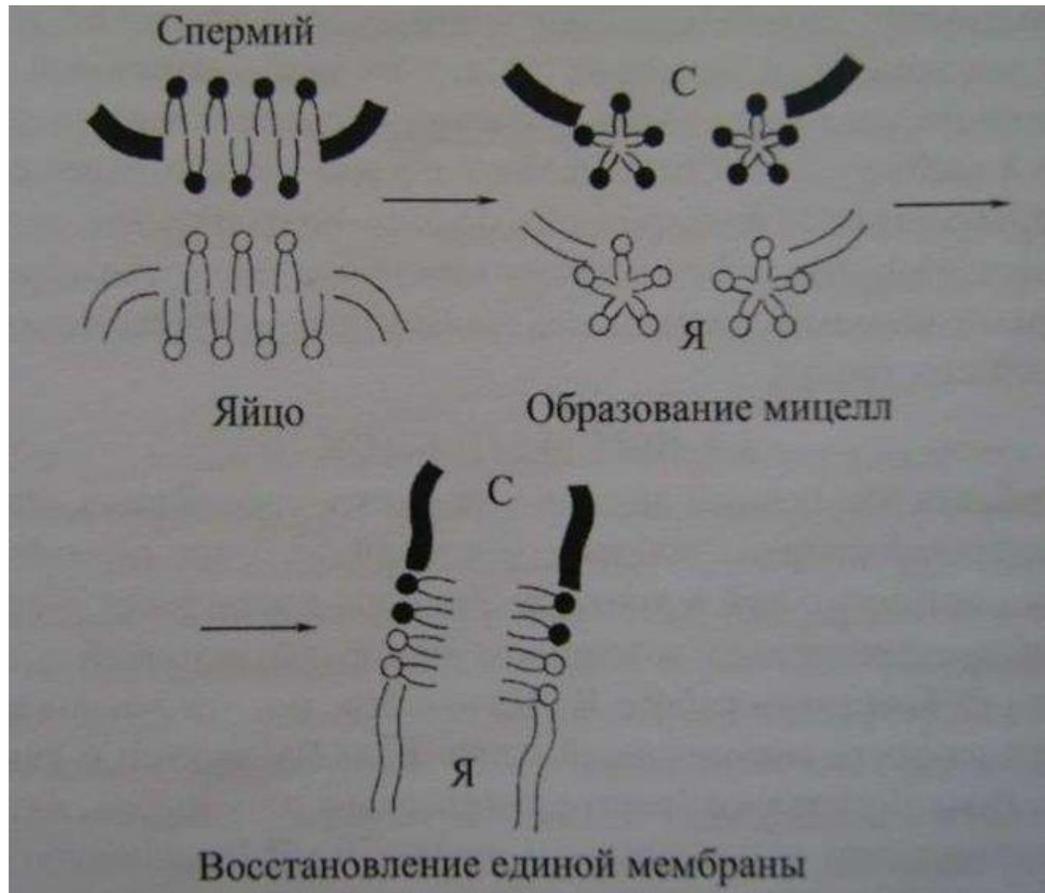
- Транспорт Ca^{2+} , Na^{+} в головку сперматозоида

приход Ca^{2+} -> активация Ca^{2+} - зависимой фосфолипазы -> изменение кол-ва циклических нуклеотидов -> активация протонной АТФазы -> H^{+} наружу -> pH внутри сперматозоида повышается

- Транспорт H^{+} из головки сперматозоида

Повышение pH и увеличение Ca^{2+} в клетке -> запуск акросомной реакции

Во время акросомальной реакции происходит слияние мембран сперматозоида и яйцеклетки



взаимодействие рецепторов гамет приводит к активации вторичных посредников — **Rab-белков** (G-белки)

Rab активируют белок наружной акросомальной мембраны **синаптоагмин VI**

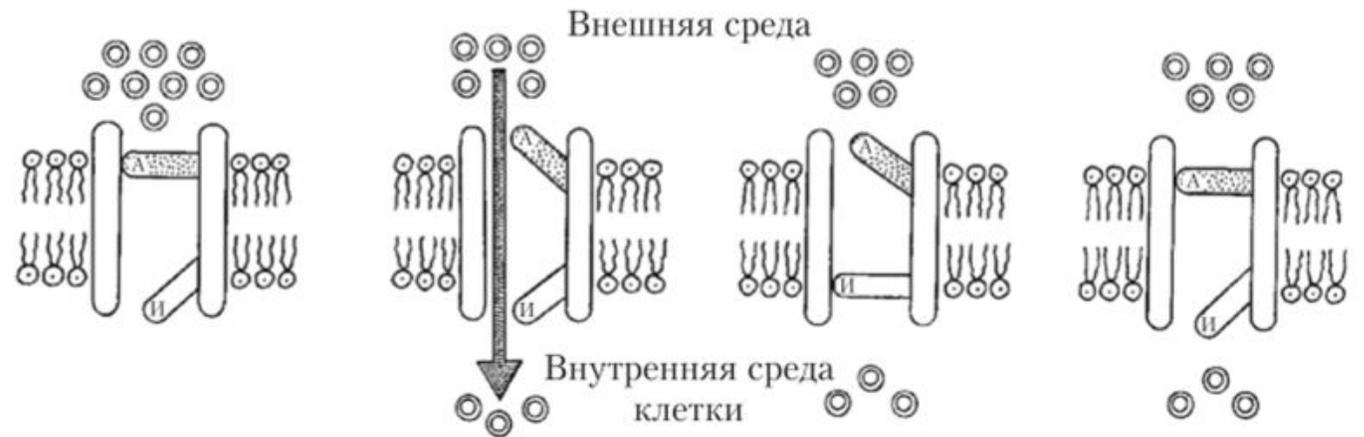
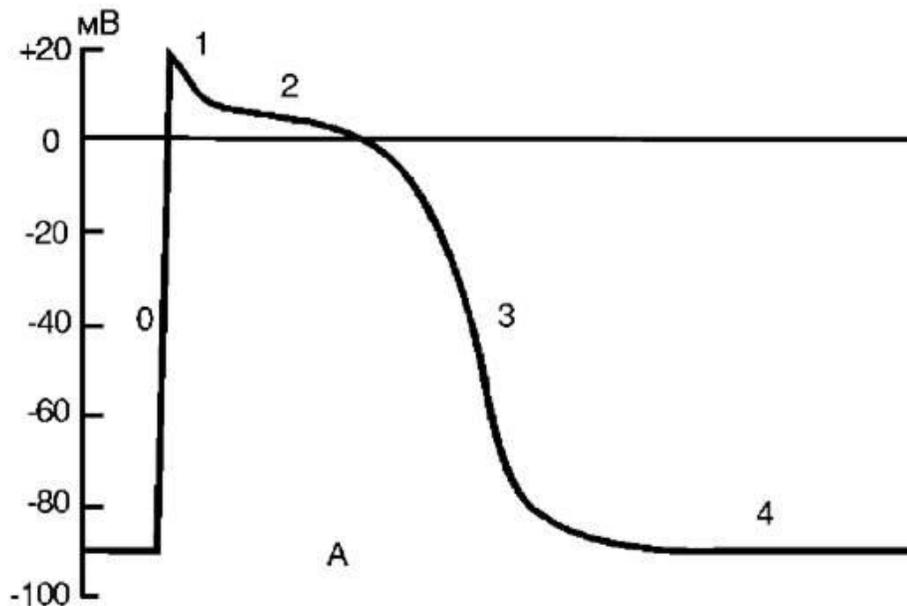
-> слияние плазмолемм



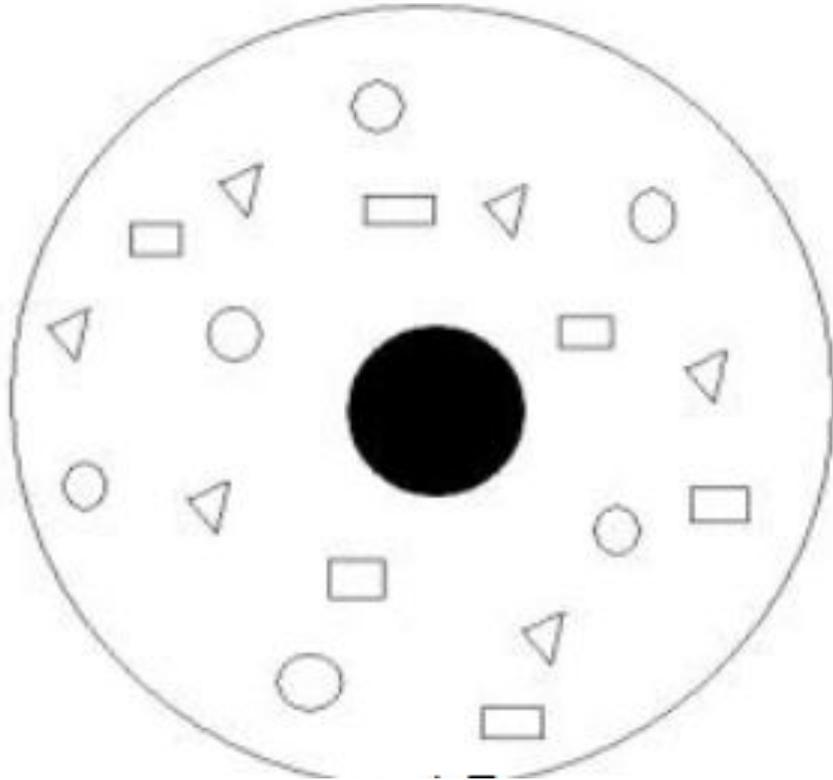
Быстрый блок полиспермии

После контакта первого сперматозоида с ооцитом – быстрая смена потенциалов на мембране яйца с -70 mV до $+20 \text{ mV}$ (деполяризация за счет открытия Na -каналов)

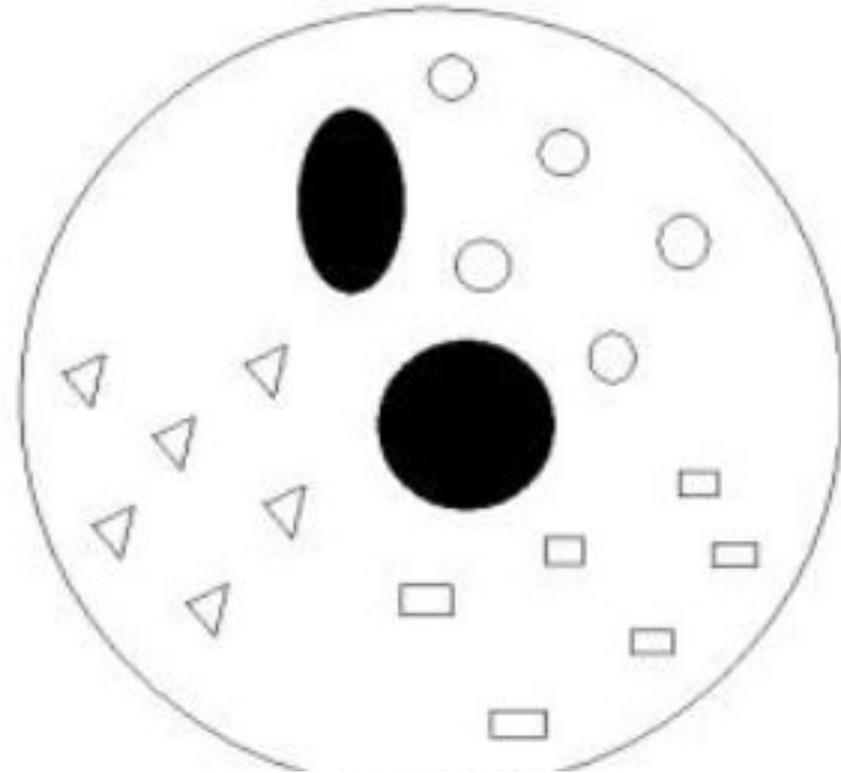
Действует недолго (у морского ежа до 1 минуты)



Сегрегация цитоплазмы

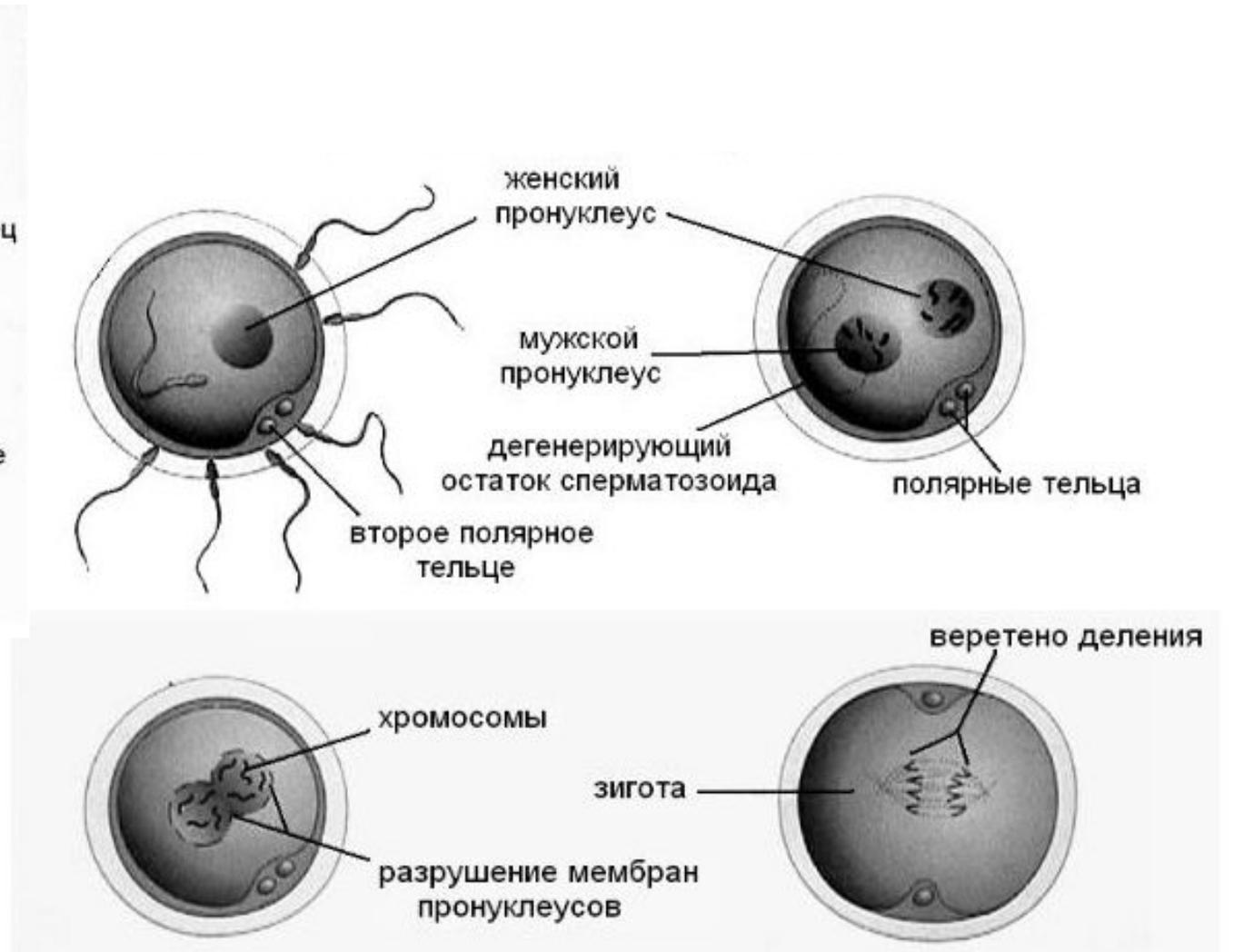
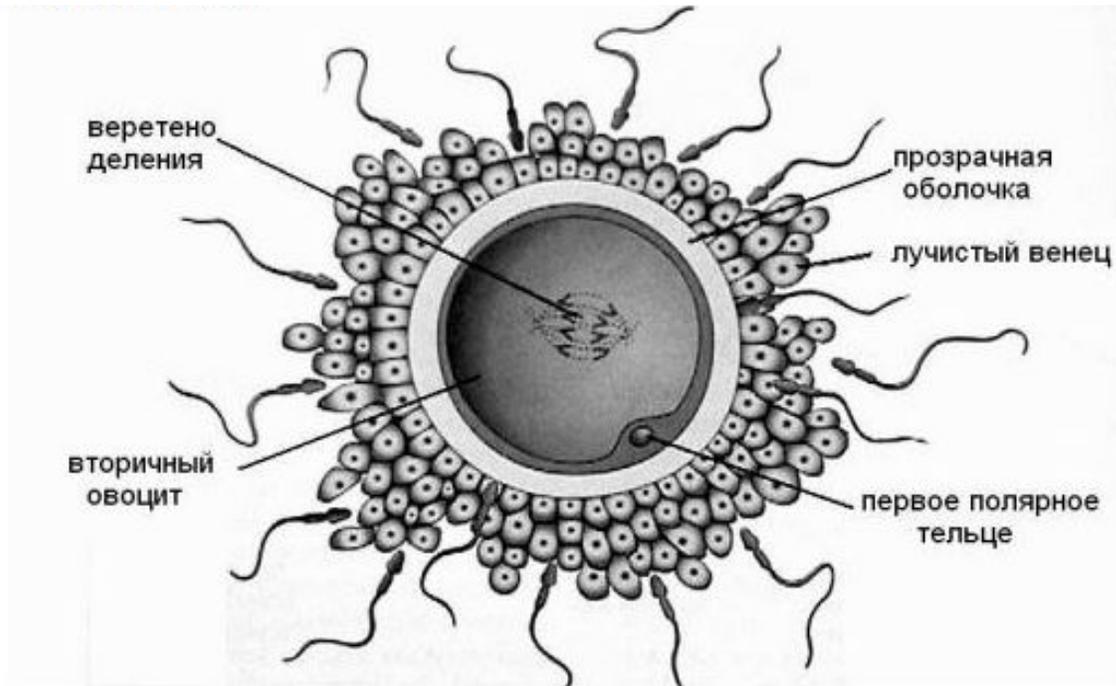


овоцит до оплодотворения



овоцит после
оплодотворения

Кариогамия



Проникновение сперматозоида в яйцеклетку у различных групп животных может происходить на разных этапах оогенеза

1. на стадии ооцита I порядка (нематоды)
2. на стадии метафазы 1-го деления созревания (асцидии, некоторые моллюски, кольчатые черви)
3. на стадии метафазы 2-го деления созревания (позвоночные)
4. на стадии зрелой яйцеклетки (кишечнополостные, иглокожие)

Дробление – первый период эмбриогенеза

– ряд последовательных митотических делений оплодотворенной или инициированной к развитию яйцеклетки

Масса зародыша и его объём не меняются, оставаясь такими же, как и в начале дробления (сохранение оболочки оплодотворения)

В результате образуется **бластула**

*Клетки бластулы – **бластомеры**

*Бластуляция – образование полости бластулы **бластоцеля**

Значение дробления:

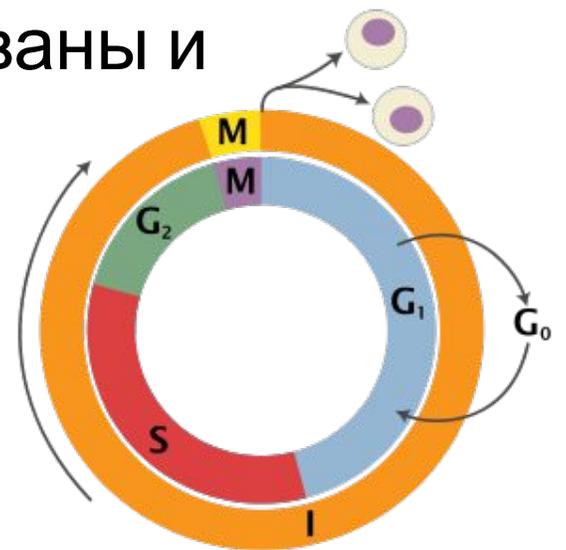
- 1) накопление клеточного материала для дифференцировки зародыша
- 2) восстановление ядерно-плазменного соотношения клеток, нарушенного в гаметогенезе

Образование многоклеточности

Скорость изменения Я-Ц соотношения – фактор, определяющий активацию определенных генов

Особенности дробления:

- 1) отсутствие стадии роста в интерфазах (G1)
- 2) синхронность репликации ДНК
- 3) Клетки, полученные в результате дробления не растут => с каждым последующим делением становятся все более мелкими
- 4) Получившиеся клетки мало дифференцированы и сравнительно однородны

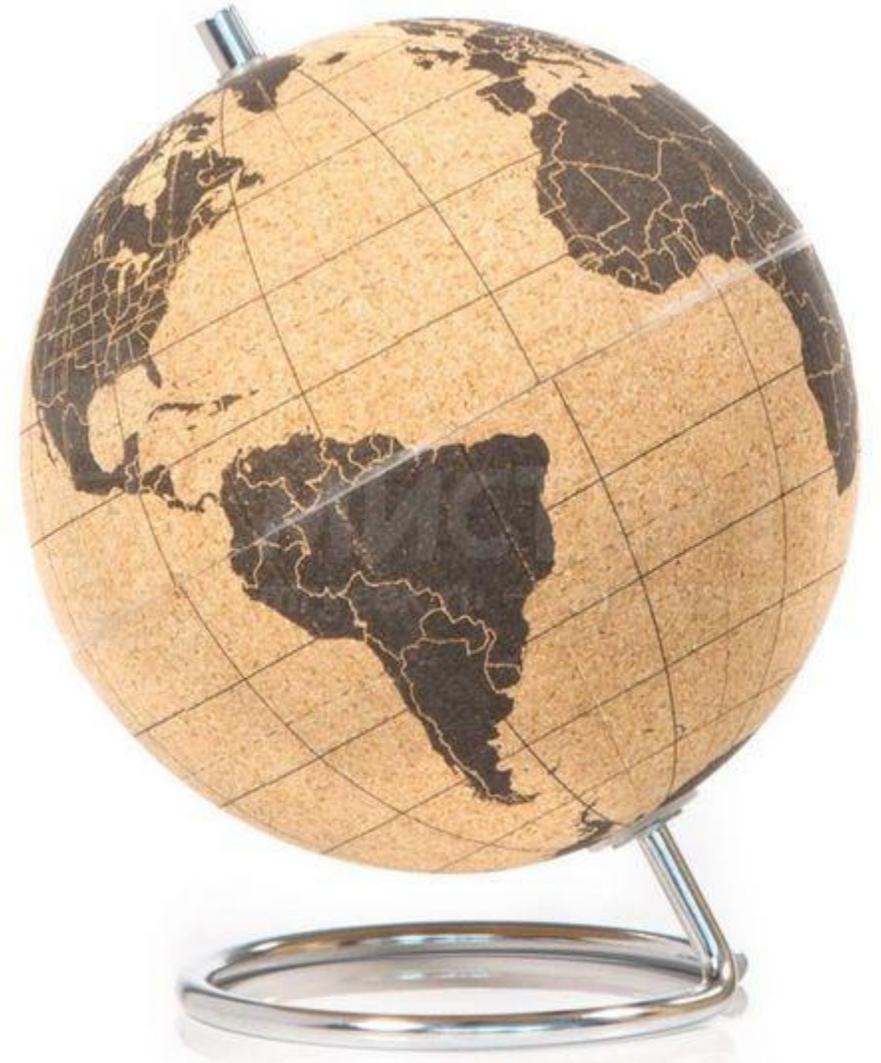


Скорость деления яйцеклеток высока

- 1) В яйцеклетке заранее запасены предшественники ДНК (цистидин, тимидин-3-фосфаты), гистоны, мРНК
- 2) ДНК имеет больше точек инициации репликации, нежели у других клеток

Борозды дробления

- *Меридиональные
- *Экваториальные
- *Широтные
- *Тангенциальные



Способы дробления

Характер дробления зависит от количества желтка и его расположения в клетке

Полное (голобластическое)		Неполное (меробластическое)	
Равномерное	Неравномерное	Поверхностное	Дискоидальное
Алецитальные, олиголецитальные яйцеклетки	Мезолецитальные	Полицентролецитальные	Полителолецитальные
Ланцетник, морской еж	Амфибии	Насекомые	Рыбы, рептилии, птицы
Целобластула	Амфибластула	Перибластула	Дискобластула

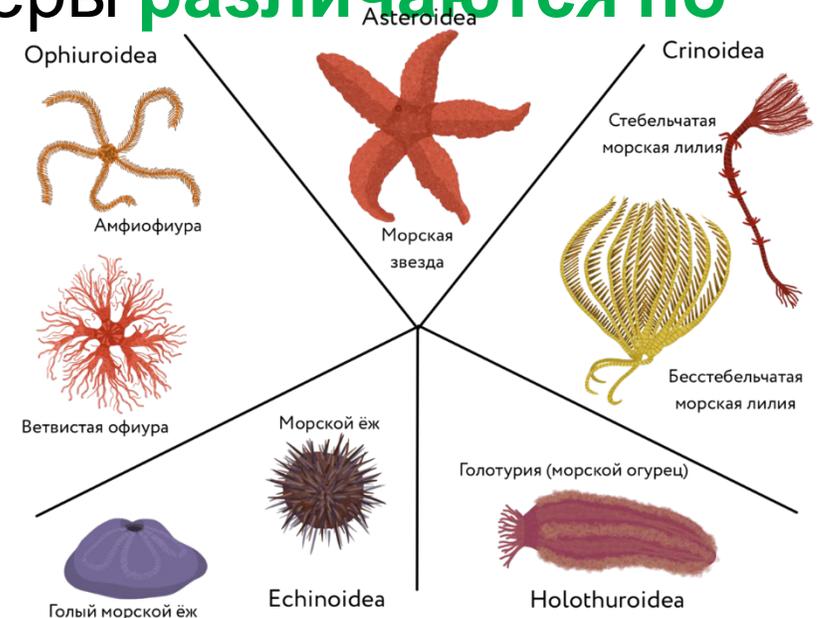
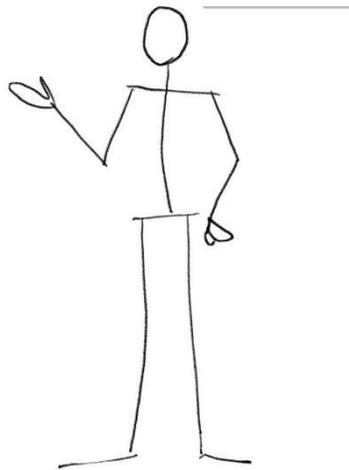
Голобластическое (полное) дробление



Плоскости дробления разделяют яйцо полностью

При **полном равномерном** бластомеры **не различаются по размеру**

При **полном неравномерном** бластомеры **различаются по**



Дробление морского ежа



Дробление ланцетника

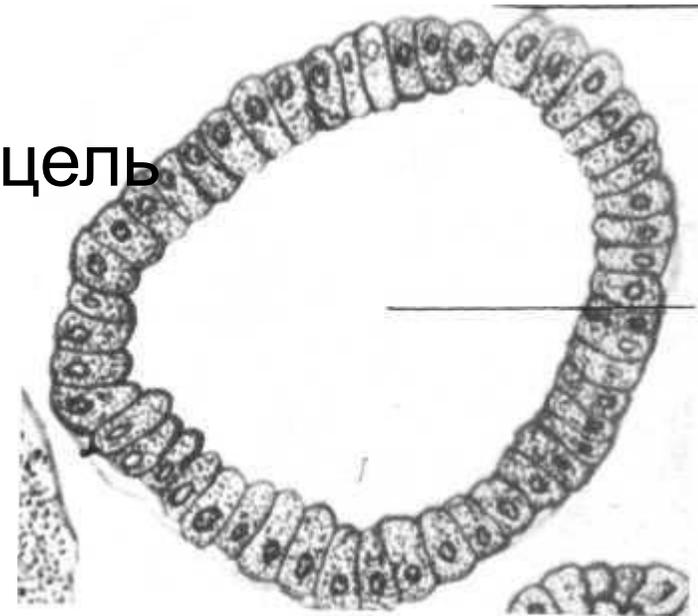
Две первые борозды меридиональные, третья – широтная – далее чередование меридиональных и широтных борозд

Результат: целобластула

*однослойная бластодерма

*сходные бластомеры

*центрально расположенная обширная бластоцель



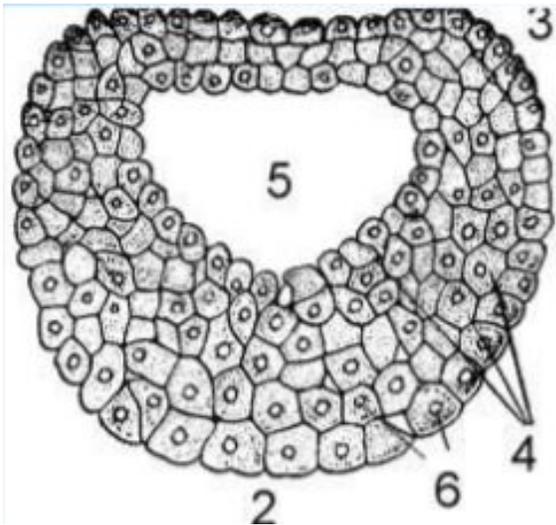
Дробление лягушки, стадия 4-8 бластомеров

Две первые борозды деления
меридиональные, далее
широтная

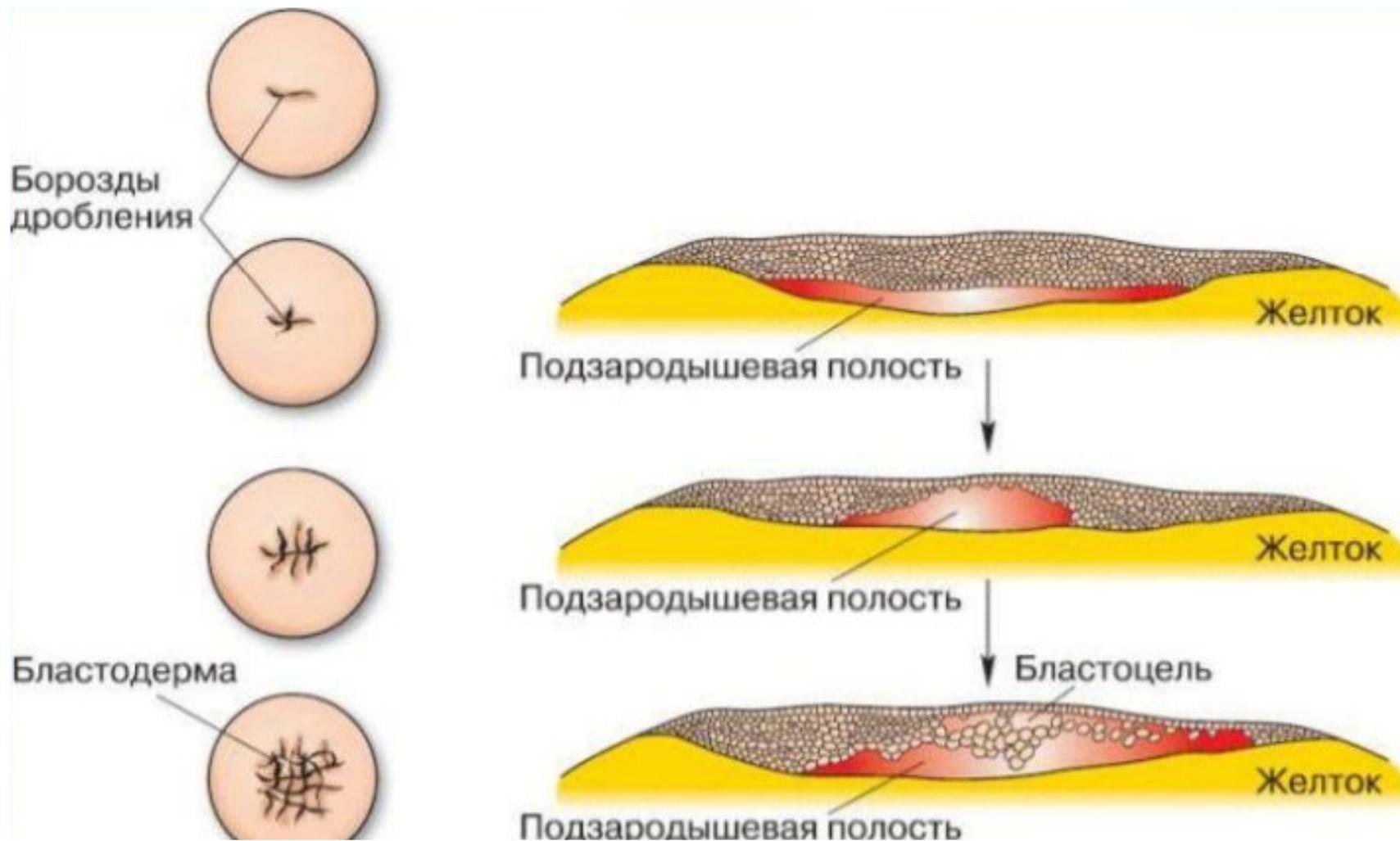


Результат голобластического неравномерного дробления – амфибластула

- Многослойная бластодерма
- Состоит из макро (дно) и микромеров (крыша)
- Бластоцель смещена к анимальному полюсу



Дробление у птиц



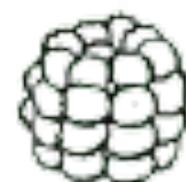
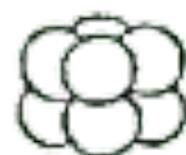
Правила дробления Гертвинга-Сакса

- Клеточное ядро стремится расположиться в центре «чистой» цитоплазмы
- Веретено деления стремится расположиться по направлению наибольшего протяжения свободной от желтка цитоплазмы
- Скорость прохождения борозд дробления обратно пропорциональна кол-ву желтка в цитоплазме

Дробление (по расположению бластомеров)

1. Радиальное (ланцетник, морской еж, амфибии)
2. Билатеральное (аскарида) - на ранних этапах билатеральная симметрия (Т-фигура)
3. Спиральное (моллюски, мн. черви)- бластомеры каждого слоя располагаются с поворотом, образуют восходящую спираль
4. Анархическое (некоторые кишечнополостные) – нет симметричных фигур

Р а д и а л ь н о е



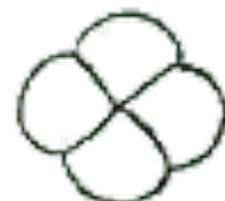
(у голотурии)

С п и р а л ь н о е



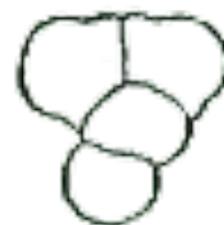
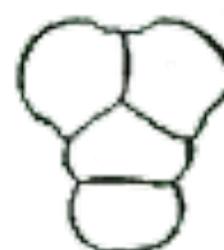
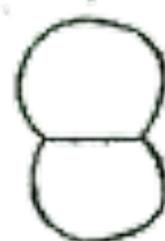
(у лягушки)

Б и л а т е р а л ь н о е

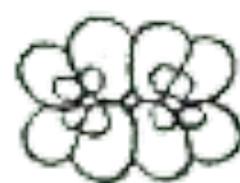
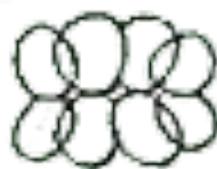


(у моллюска)

Д в у с и м м е т р и ч н о е



(у аскариды)



(у гребневика)

Гаструляция

процесс образования гаструлы – зародыша разделенного на зародышевые листки: эктодерма, мезодерма и энтодерма

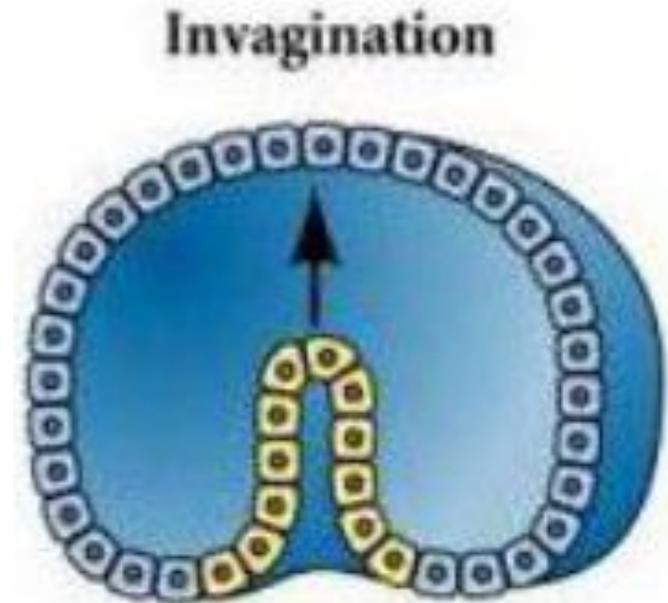
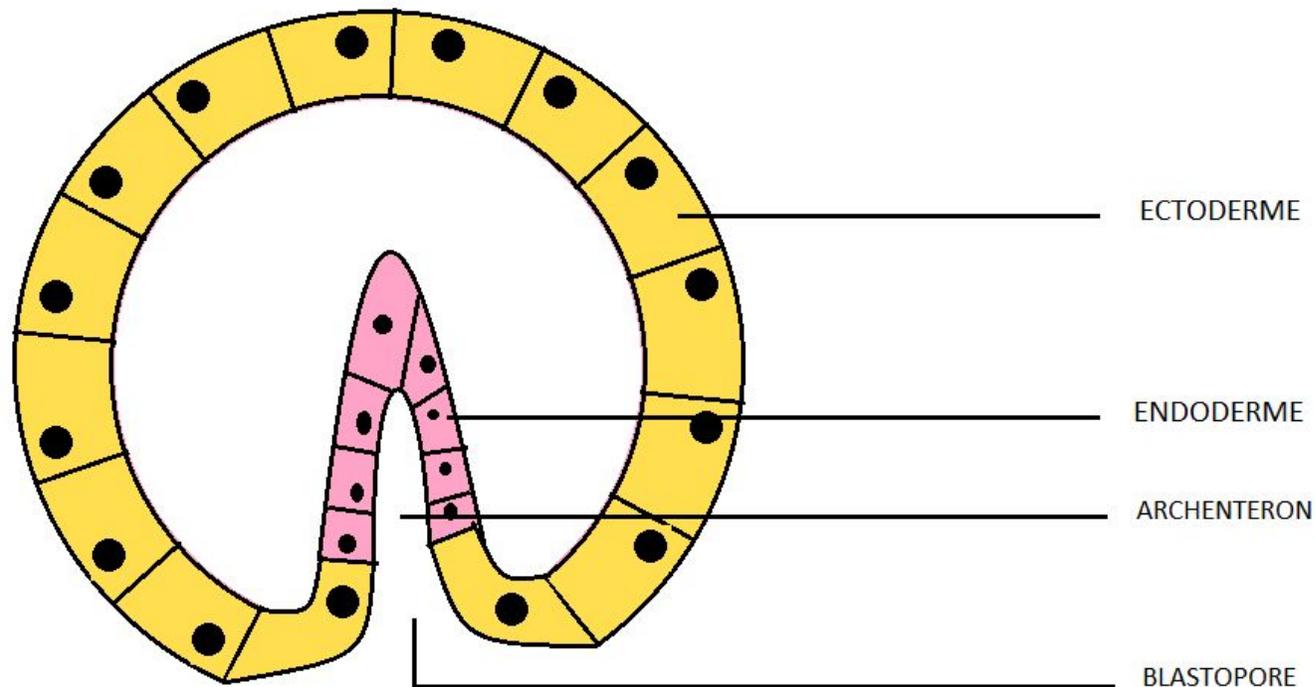
размножение, **рост**, перемещение и **дифференцировка** отдельных клеток и обширных клеточных пластов

Результат: образование **многослойного зародыша**

Способы гастрюляции

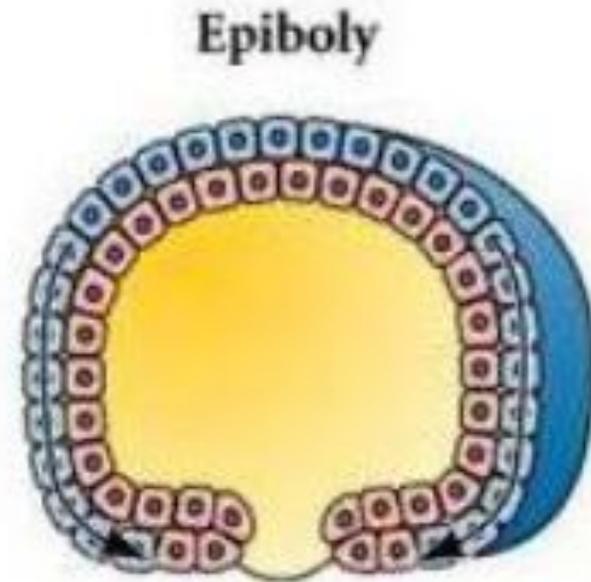
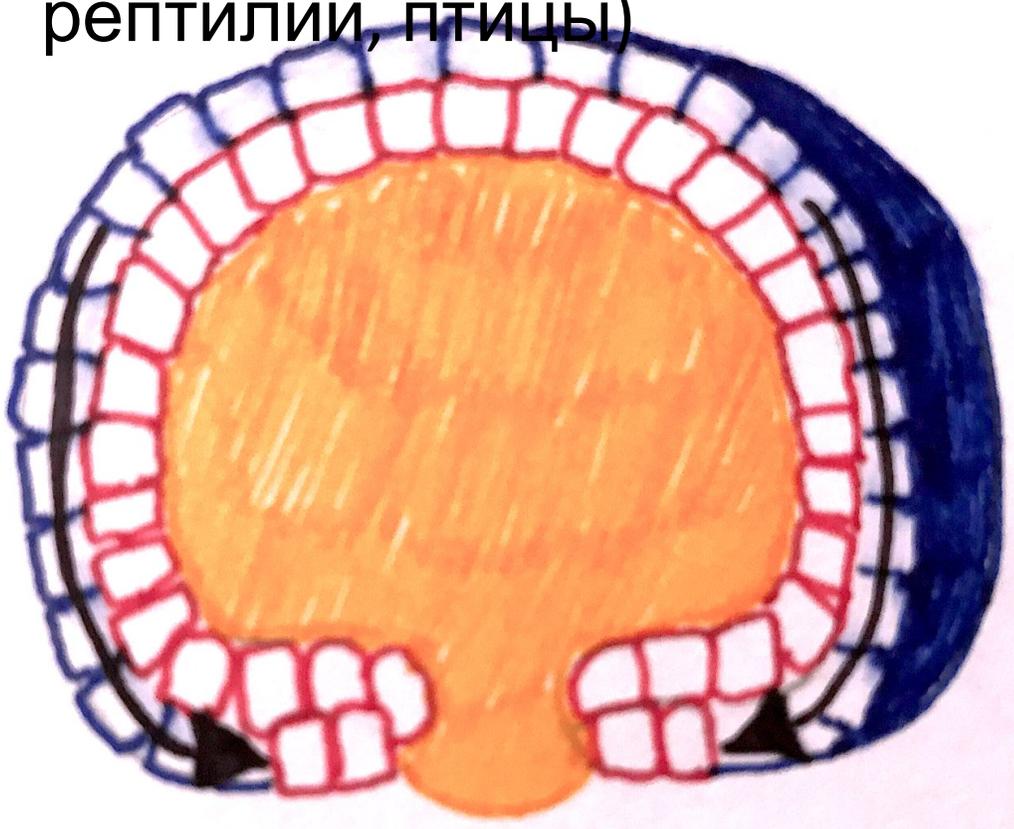
*Инвагинация – впячивание пласта клеток (ланцетник, амфибии)

INVAGINATION



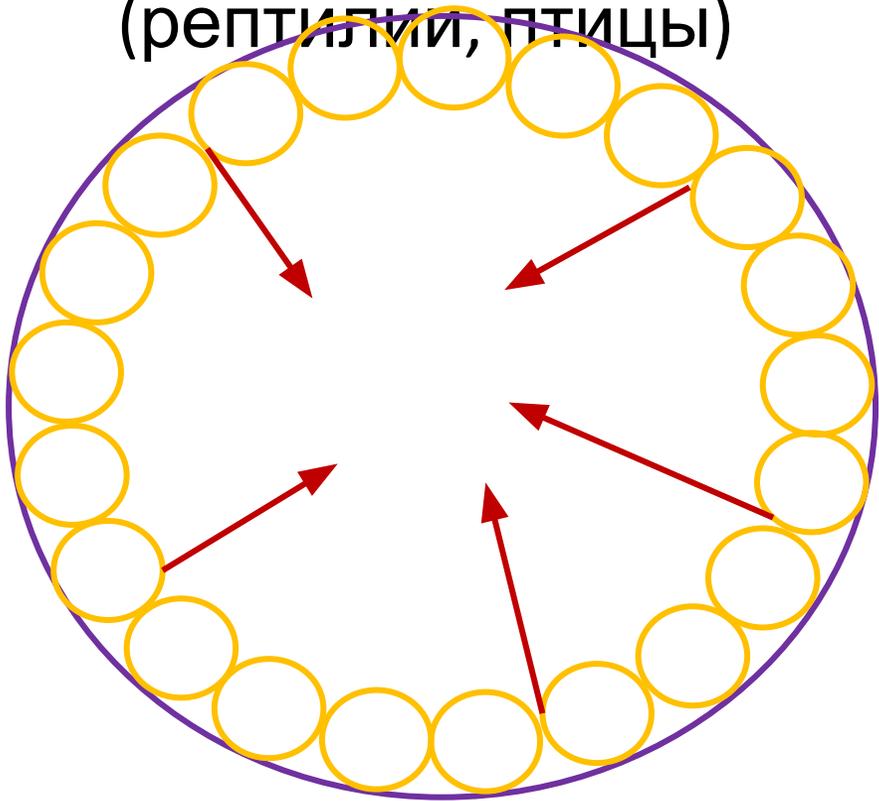
Способы гастрюляции

*Эпиболия – перемещение по поверхности, обрастание мелкими подвижными клетками более крупных (амфибии, рептилии, птицы)



Способы гаструляции

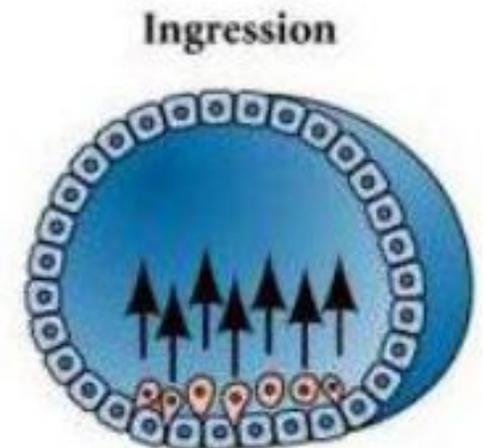
*Иммиграция – выселение отдельных клеток внутрь
(униполярная, биполярная мультиполярная иммиграция)
(рептилии, птицы)



*Униполярная – из одного места

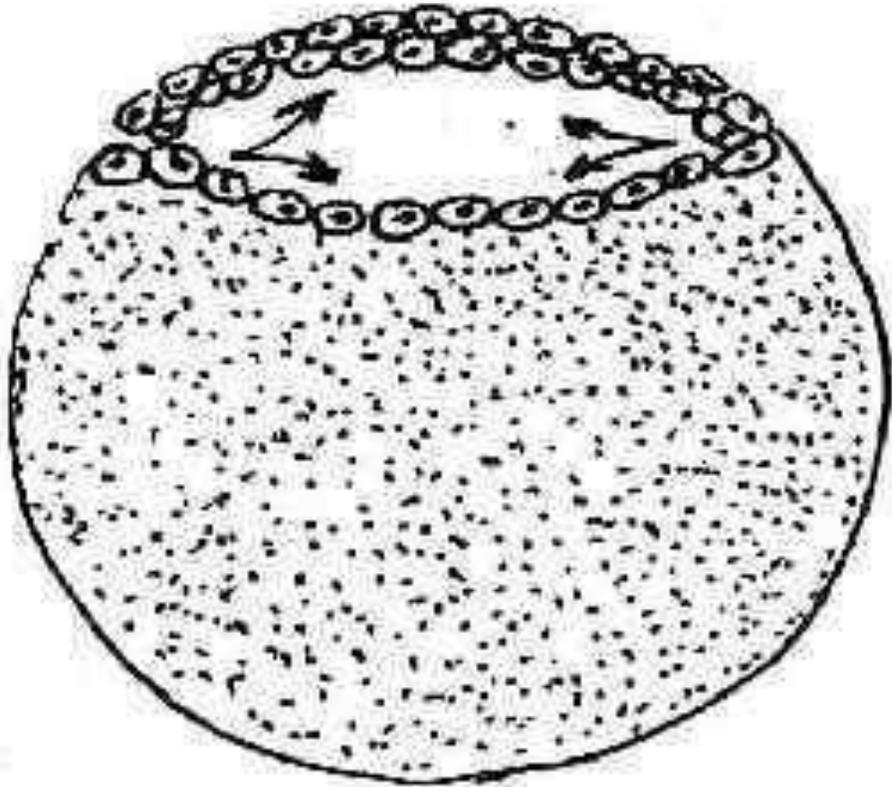
*Биполярная – из двух мест

*Мультиполярная – из более 2х
мест



Способы гаструляции

*Деламинация (расслоение) – расщепление пласта клеток на два слоя (рептилии, птицы, млекопитающие)



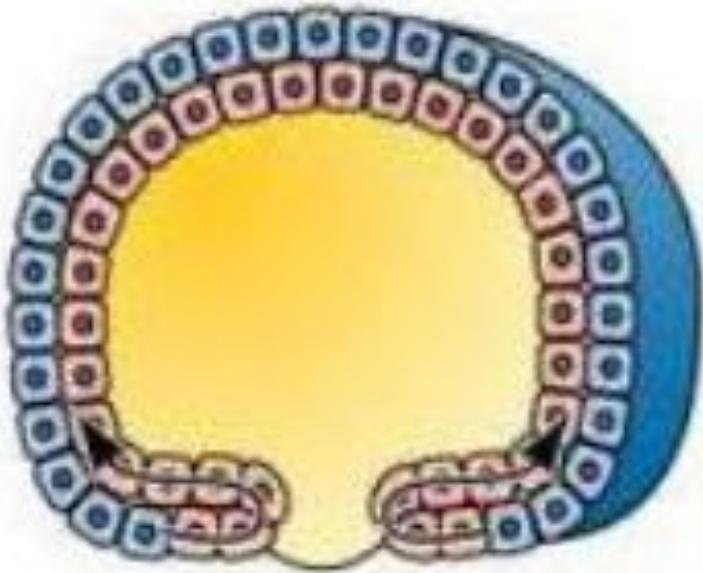
Delamination



Способы гаструляции

*Инволюция – подворачивание пласта клеток (амфибии)

Involution



Механизмы гаструляции

- **Локальное усиление митотической активности**

При эпиболии низкая скорость деления клеток на вегетативном полюсе и высокая скорость на анимальном

При инвагинации – в области бластопора

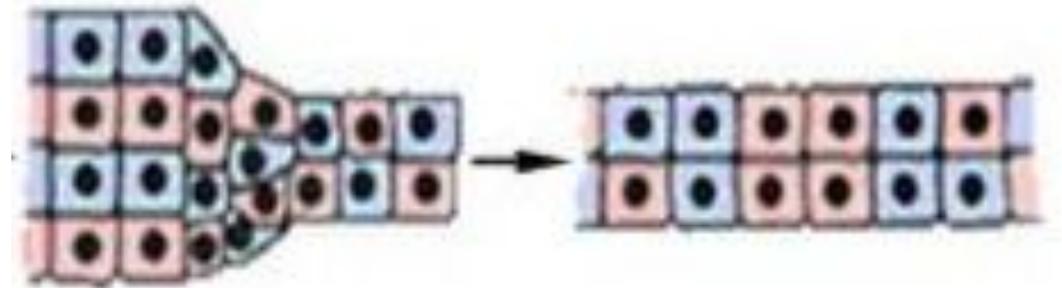


- **Растяжение поверхностных клеток бластодермы**

При эпиболии клетки наружного ряда уплотняются, стенка бластулы становится тоньше, а клеточный пласт смещается в сторону формирующегося бластопора

- **Конвергенция клеток краевой зоны**

Стягивание клеток инволютирующего участка в более узкую полоску –

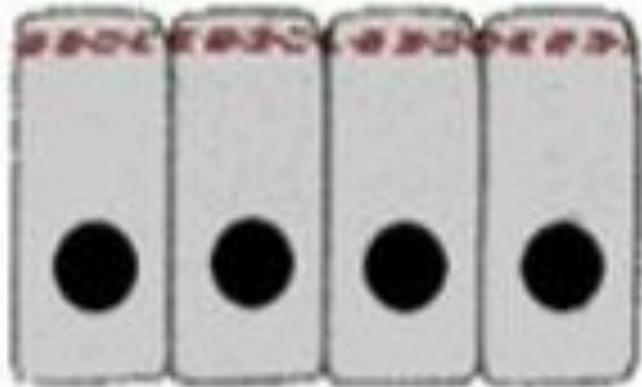


Механизмы гаструляции

• Поляризация клеток

вытягивание клетки в перпендикулярном или косом направлении по отношению к поверхности пласта

Затрагивает целый клеточный пласт!



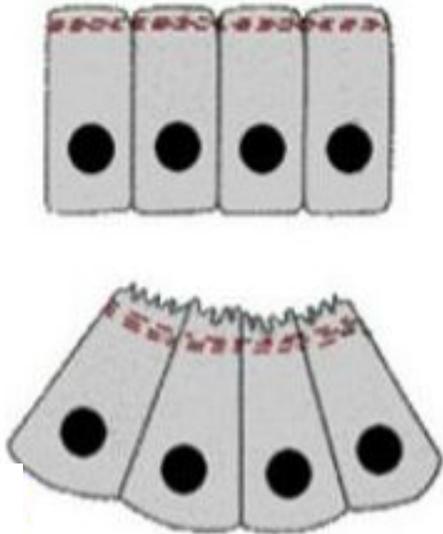
Основана на:

- * сборке микротрубочек и микрофиламентов (их ориентации по длинной оси поляризующейся клетки)
- * движению интегральных белков (перераспределение ионных каналов (на внешней стороне) и насосов (на боковых и базальных сторонах) в плазмалемме)

Механизмы гаструляции

- **Сокращение поляризованных клеток**

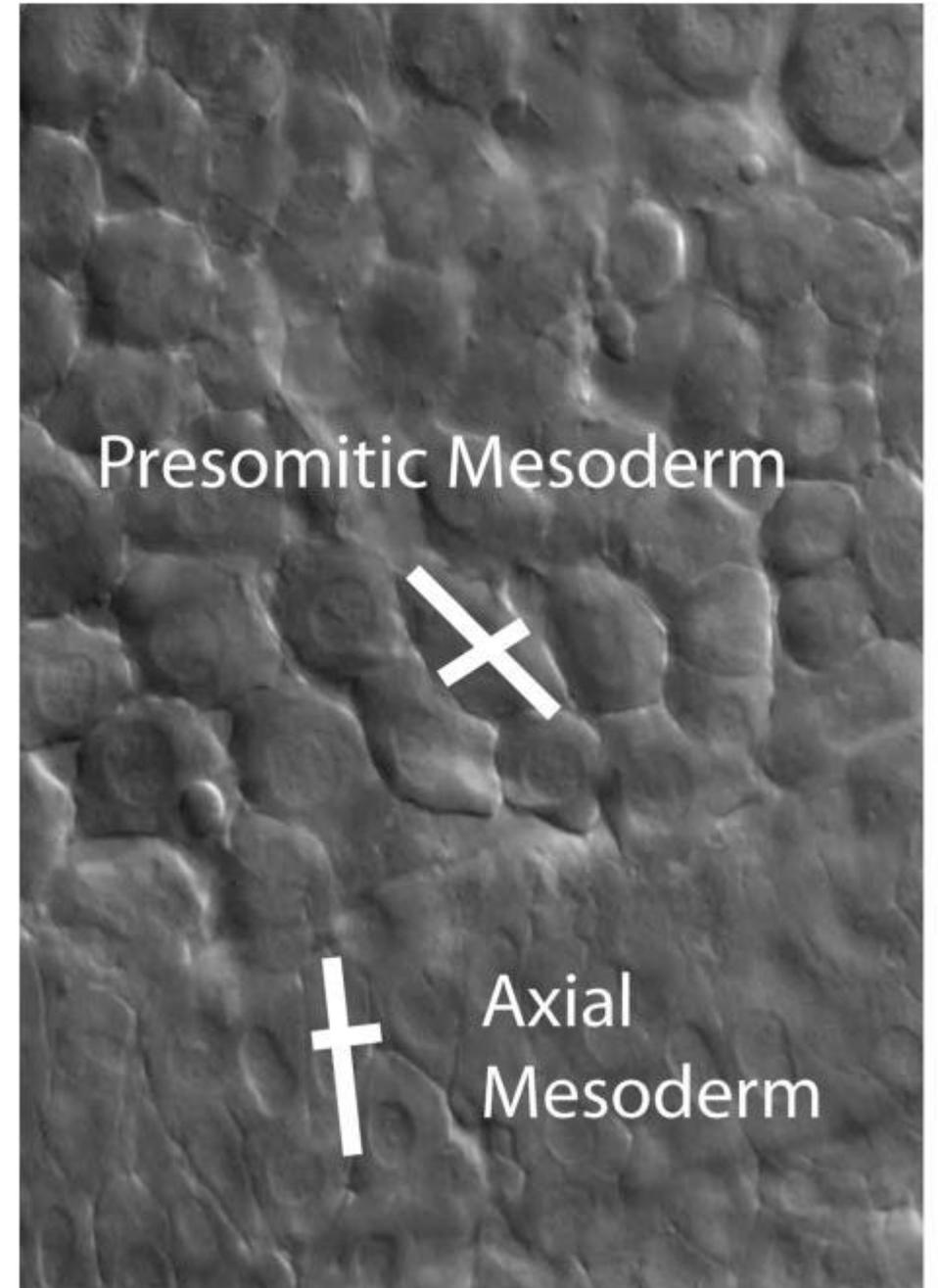
при сокращении апикальных поверхностей поляризованных клеток происходит изменение формы всего клеточного пласта, образованного ими



Образование колбовидных клеток

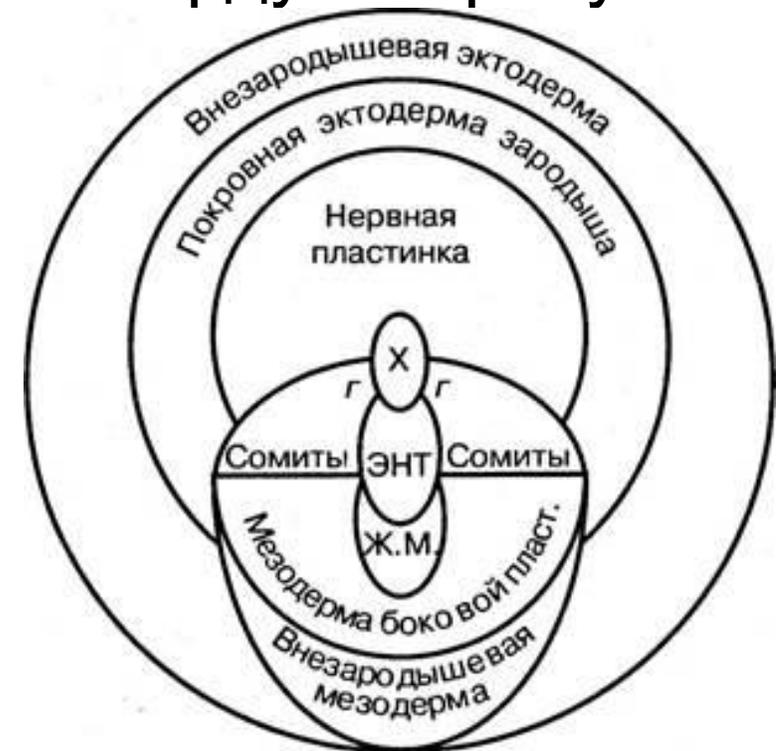
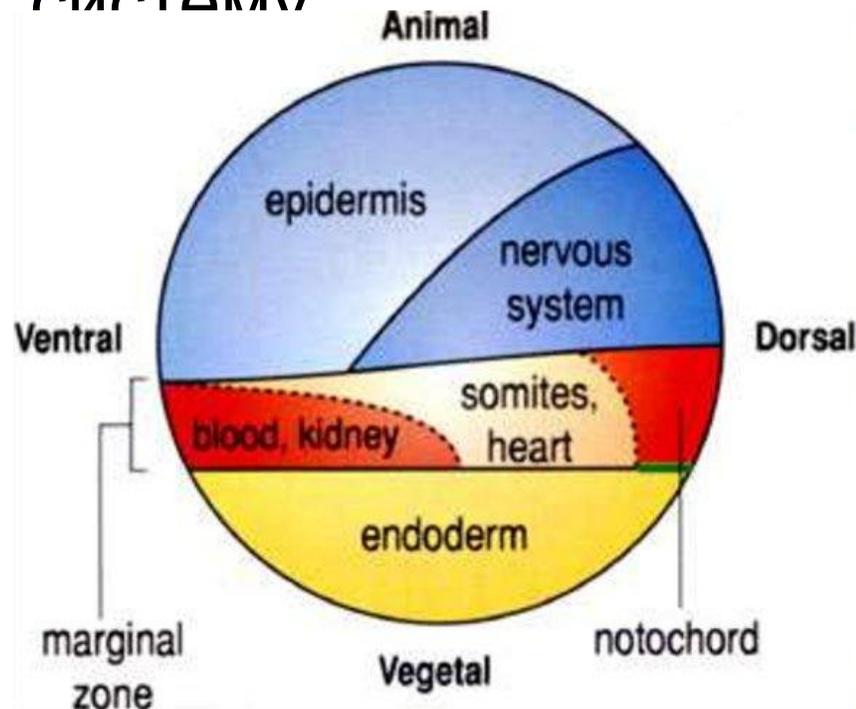


Douglas C Weiser, David Kimelman. 2012. Analysis of cell shape and polarity during zebrafish gastrulation. *Methods Mol Biol.*
DOI: [10.1007/978-1-61779-510-7_5](https://doi.org/10.1007/978-1-61779-510-7_5)



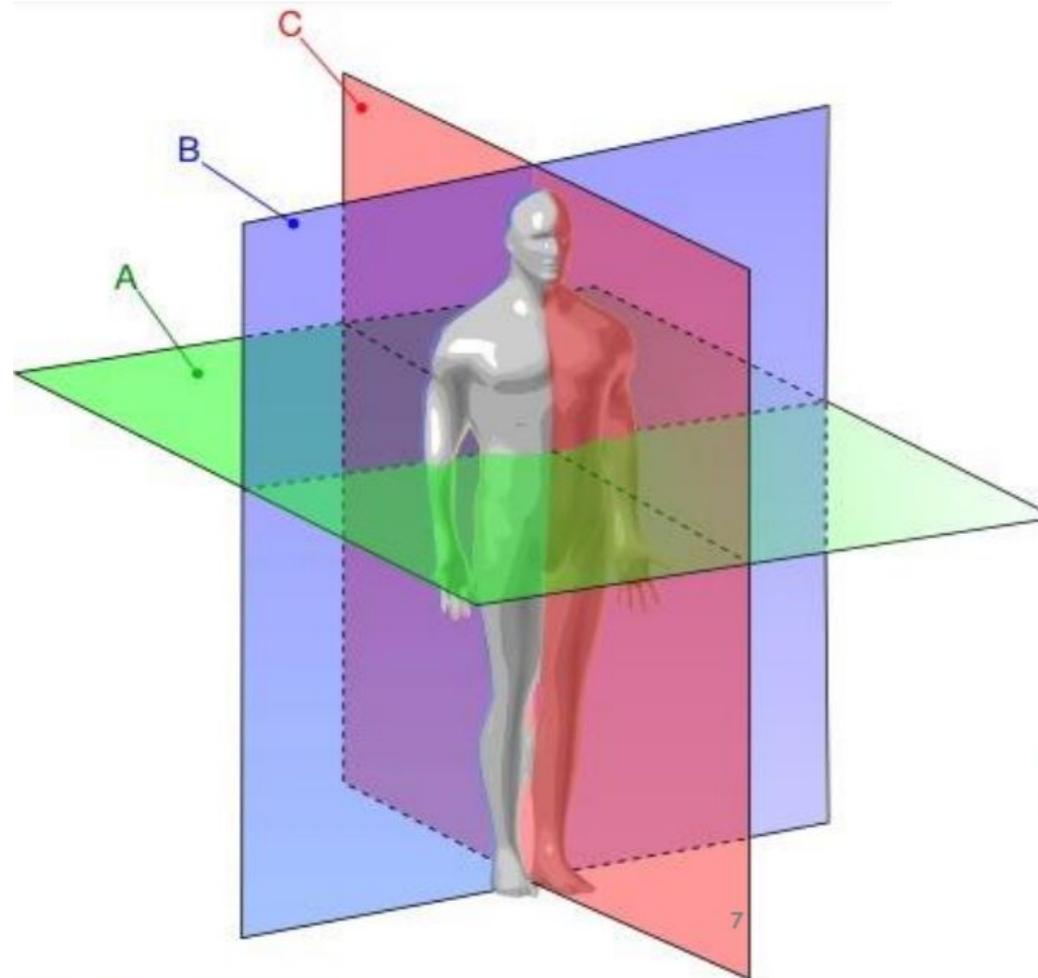
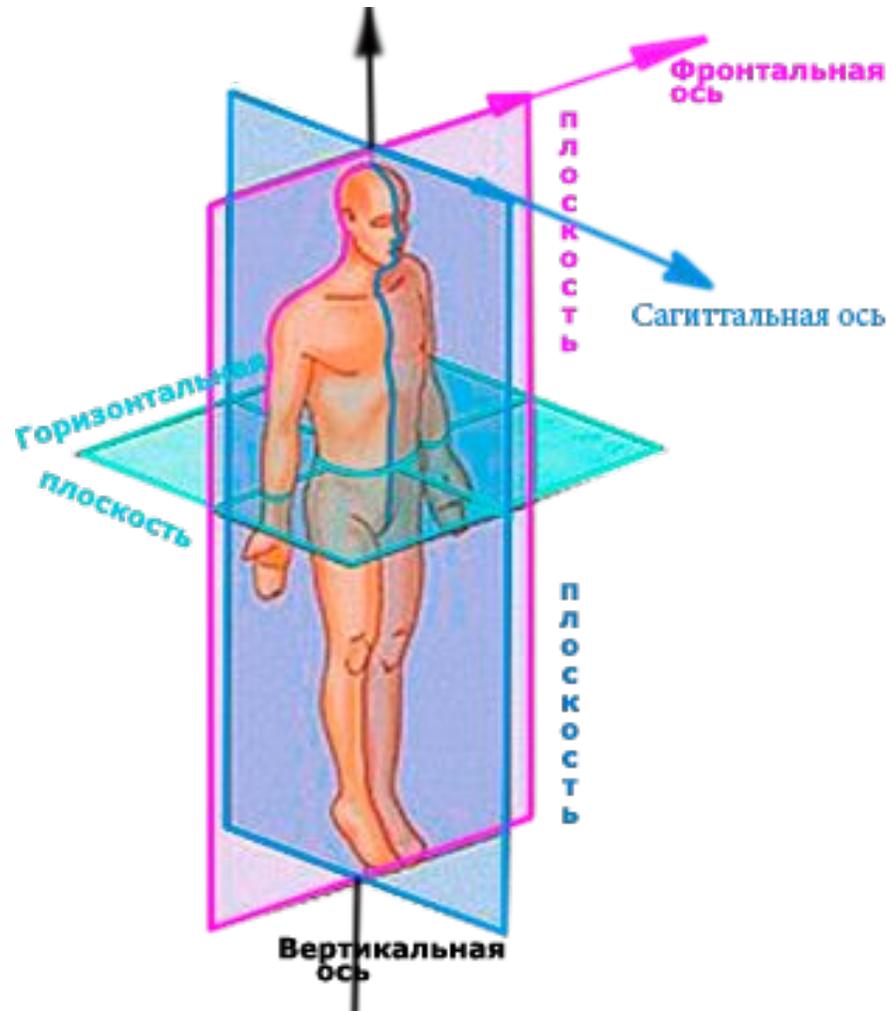
Презумптивными = предполагаемые зачатки

группы морфологически недифференцированных клеток бластулы, которые в ходе гаструляции дадут зародышевые листки, а также их основные производные: хорду и нервную систему

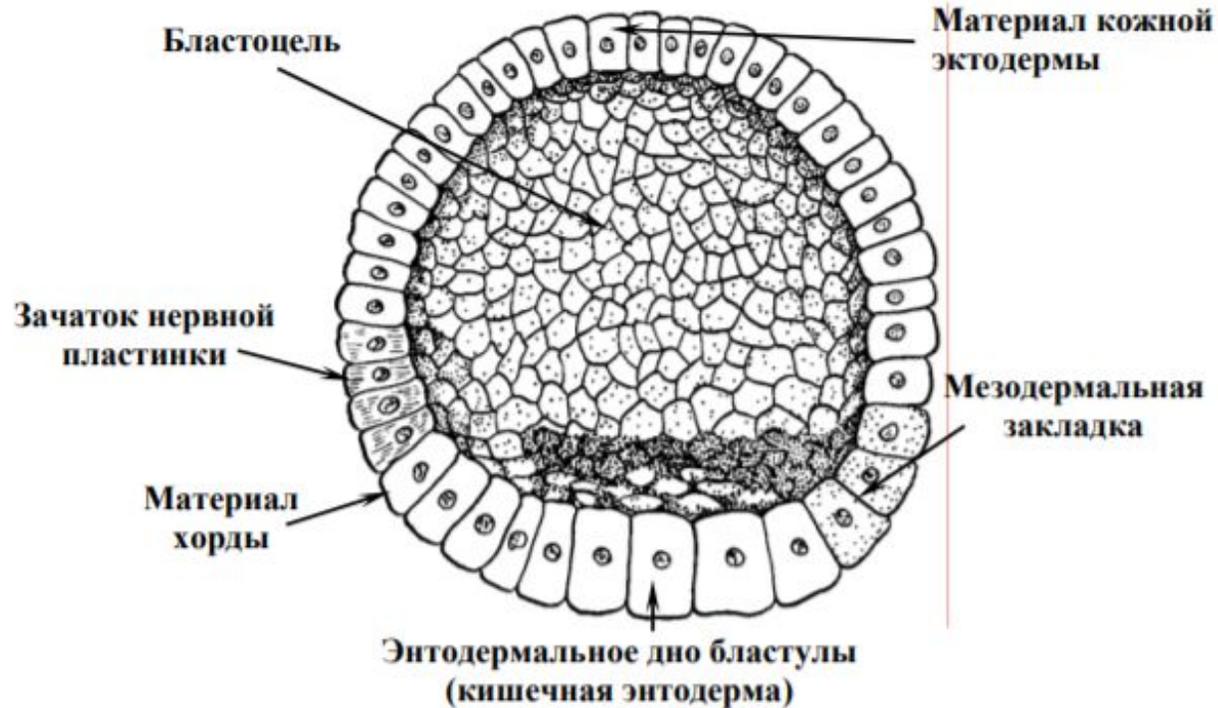


Оси и срезы

- *А – поперечный срез
- *В – фронтальный срез
- *С - сагиттальный срез

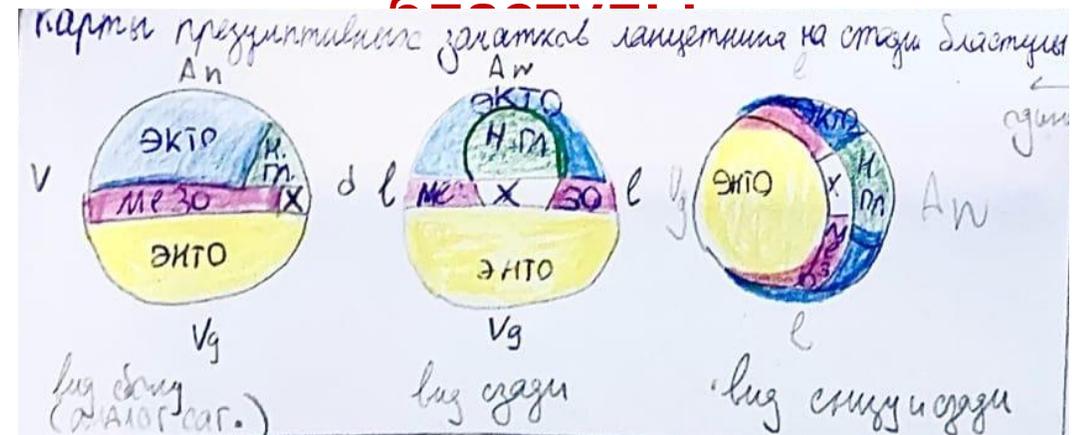


Ланцетник



Вегетативная часть
зародыша

расположение материалов
будущих органов на
сагитальном разрезе



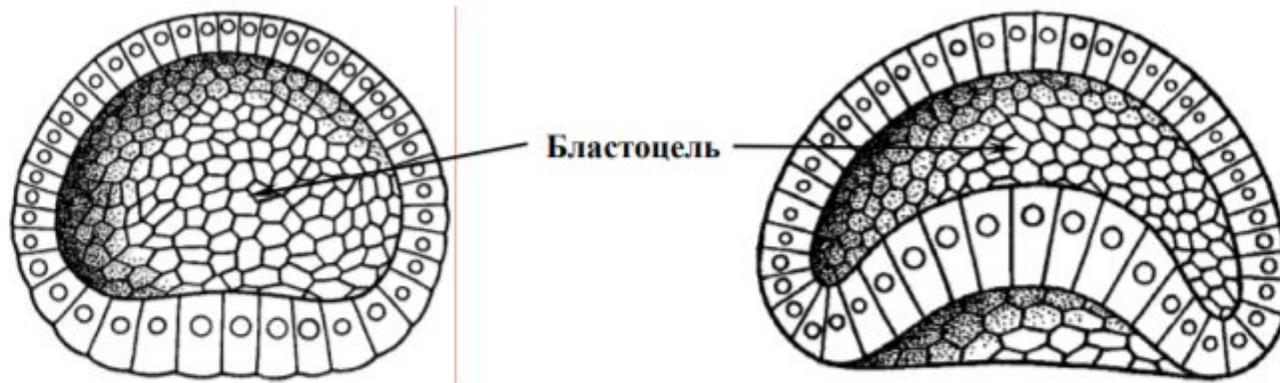
Гастрюляция ланцетника

Отверстие, ведущее в гастрюцель, называется **бластопором - первичным ртом**

Глобластическое равномерное дробление

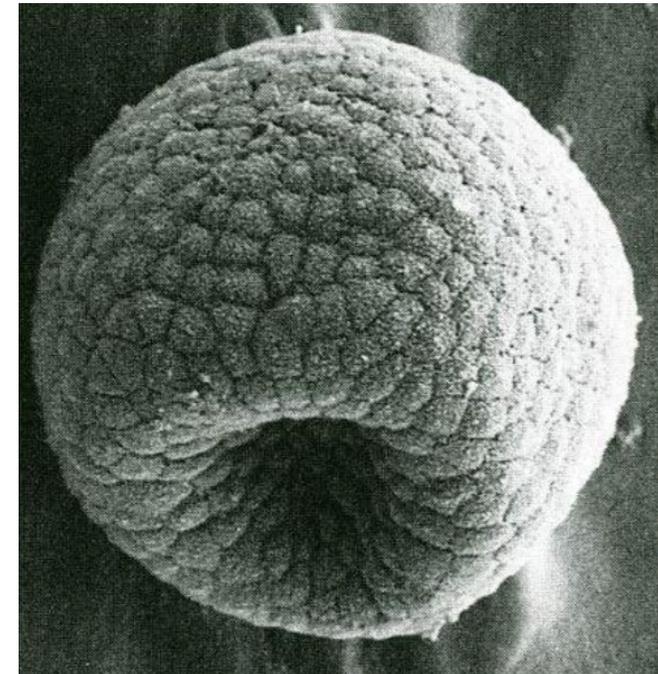
Инвагинация и эпиболия

Полость впячивания называется **гастроцелем** (полостью архентерона или первичной кишки)

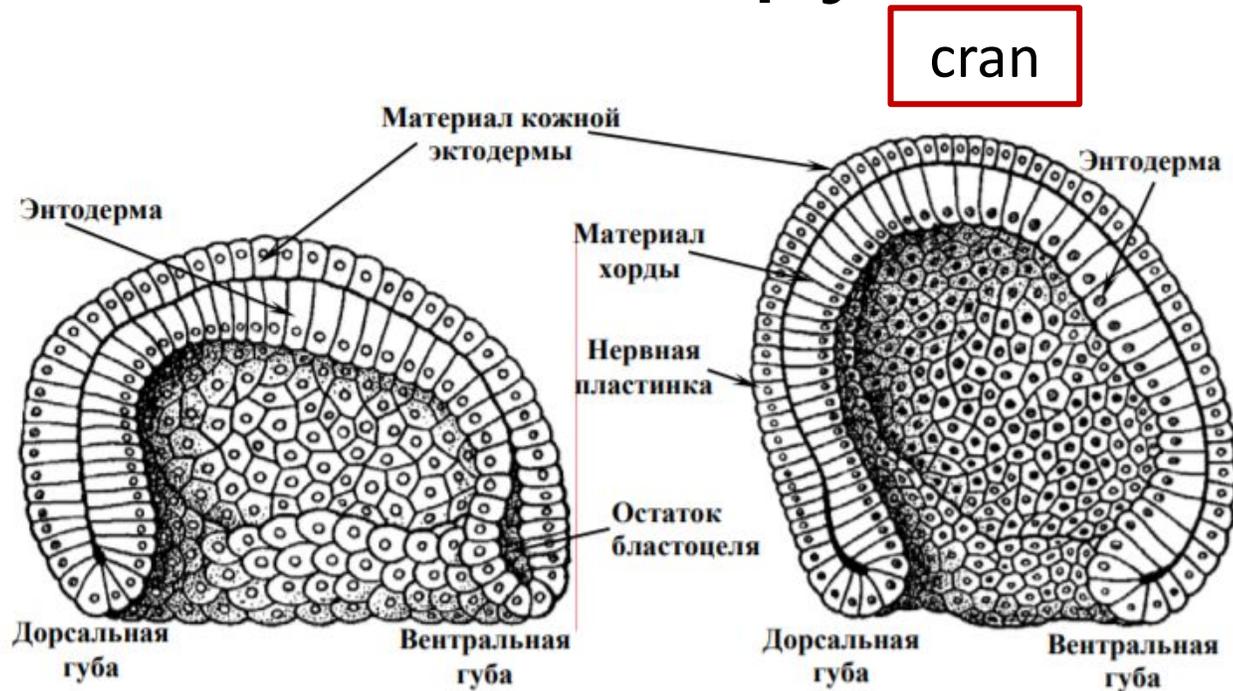


Начальные стадии гастрюляции ланцетника

(инвагинация)



Поздняя гаструла ланцетника

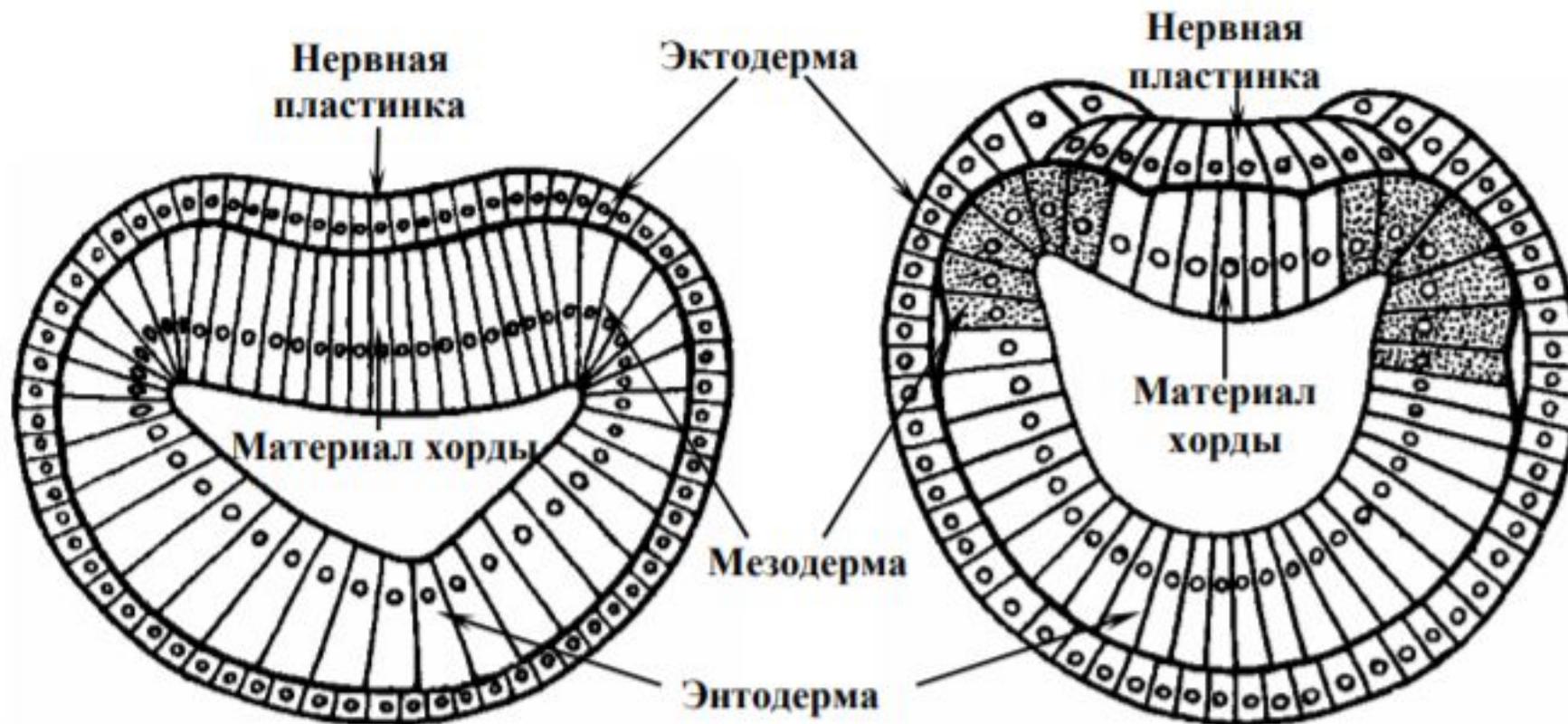


дорзальная, вентральная
и боковые губы
бластопора

зародыш вытягивается в
кранио-каудальном
направлении

Результат инвагинации и эпиболии –
стягивание губ бластопора и сползание
бластопора к заднему концу тел (В-
полюс)

Поперечный срез



Первичноротые

бластопор превращается в настоящий рот (черви, моллюски, кишечнополостные)



Вторичноротые

бластопор превращается в анальное отверстие на заднем конце туловища, а на переднем – заново возникает ротовое отверстие (иглокожные, плеченогие, хордовые)



Вопрос – как плавают бластула и гастрюла?

ВОЗДУХ

An



Vg

An



Vg

ВОДИЧКА

После гаструляции – органогенез

Его начальный этап – **нейруляция** – процесс образования осевых органов зародыша:

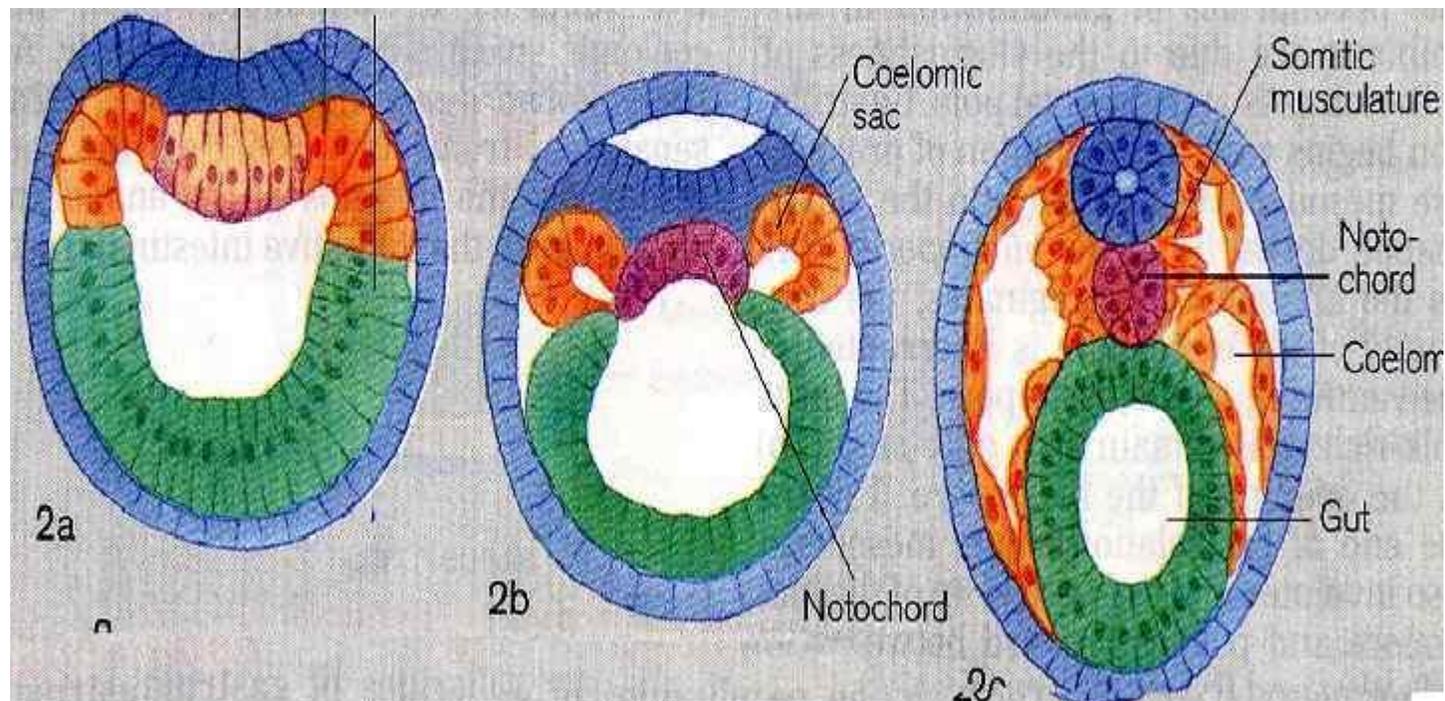
нервной трубки

вторичного кишечника

мезодермальных комплексов

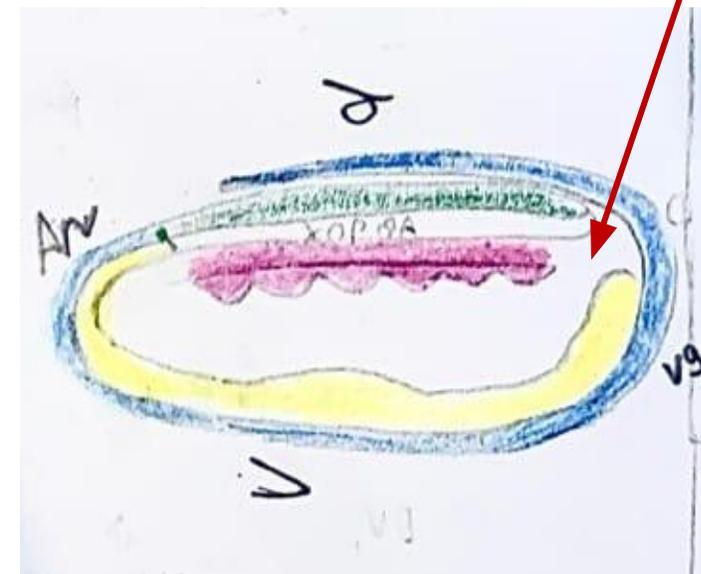
хорды

Образование нервной трубки

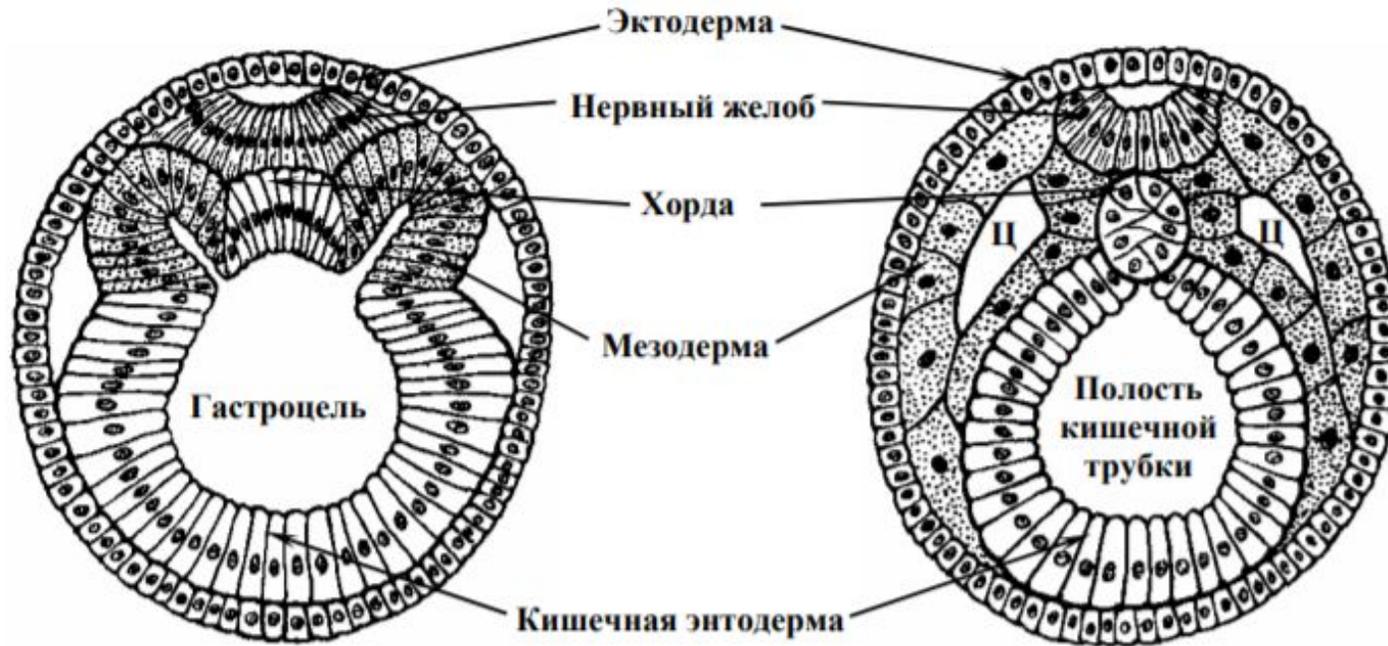


Желобок -> трубка

Нервно-кишечный канал



Образование хорды



Ранняя стадия
нейрулы

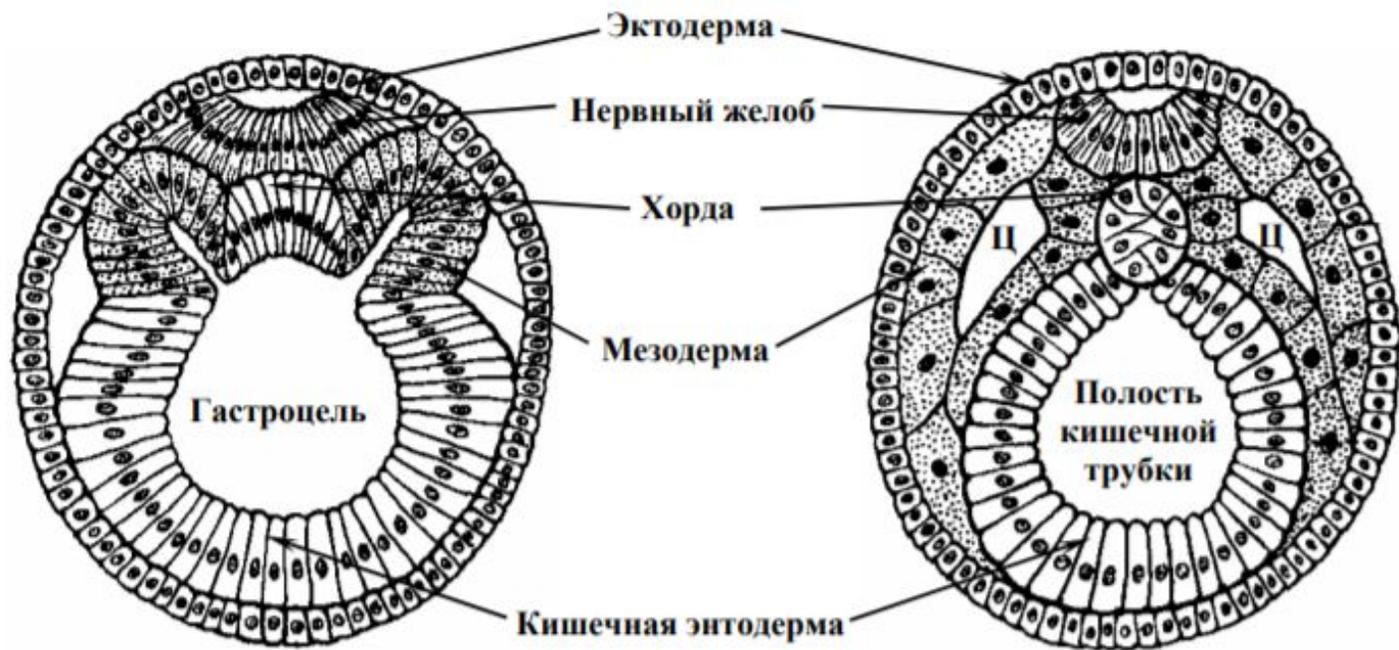
Поздняя стадия
нейрулы

Зачаток хорды выгибается –
итог: сплошной цилиндр

Мезодерма подразделяется на 3 части

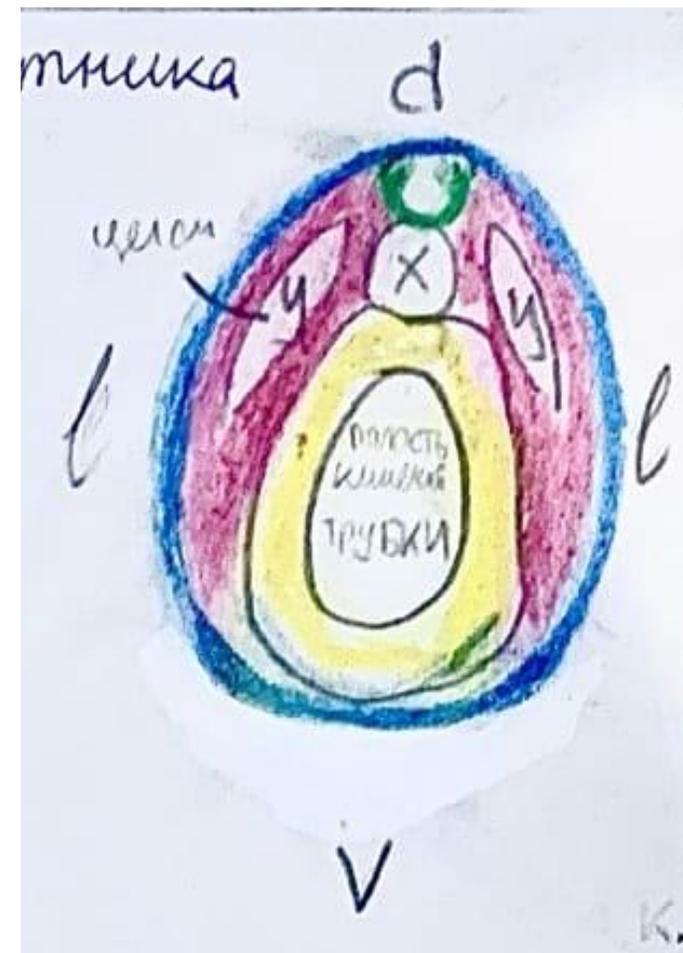
1. Дорсальная часть – сомиты (**дерматом + миотом + склеротом**)
2. Вентральная часть – спланхотомы (**париетальный** листок + **висцеральный** листок)
3. Часть мезодермы, соединяющая сомиты со спланхотомами:
 - в передней части туловища, сегментируется и называется **нефрогонотомами** (ножки сомитов, сегментные ножки)
 - в задней части туловища не сегментируется – **нефрогенная ткань**

Обособление мезодермы



Ранняя стадия
нейрулы

Поздняя стадия
нейрулы



Мезодерма

Хорда

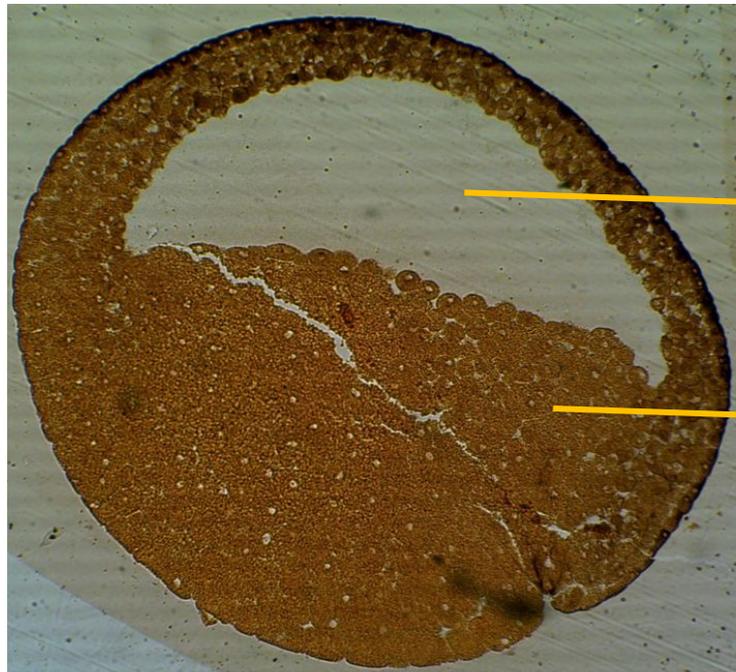
Эктодерма

Энтодерма

Нейроэктодерма

Подготовка клеток к гаструляции у амфибий осуществляется уже в период дробления

на стадии перехода к средней бластуле происходит перестройка клеточного цикла - он замедляется в результате **появления G1 и G2 периодов** – впервые в жизни животного в ядрах клеток происходит транскрипция новых мРНК

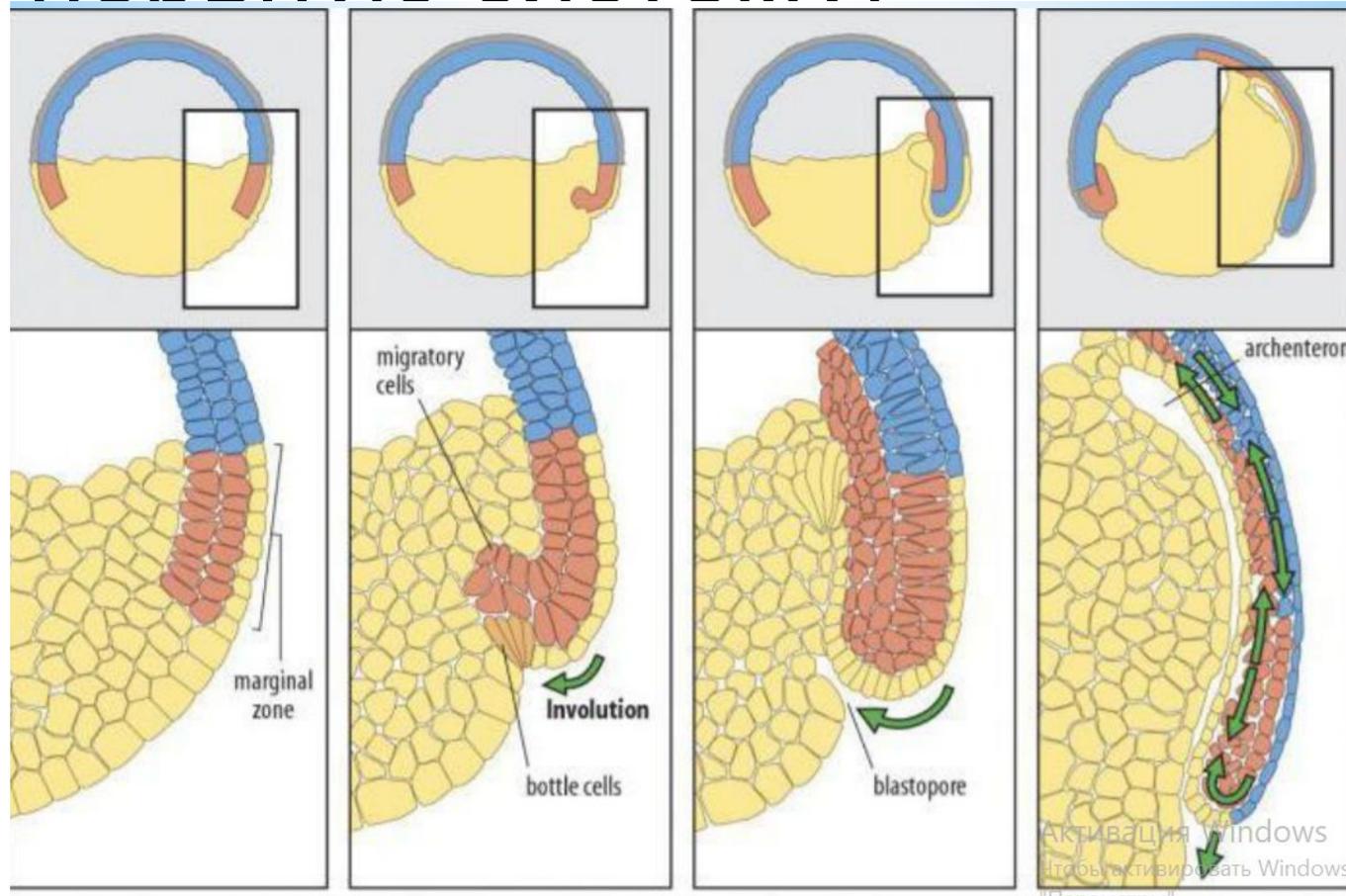


Маленькая
бластоцель

Очень много
желтка



Начало – инволюция материала
прехордальной пластинки и хорды под
наружный слой клеток, (презумптивную
нервную систему)



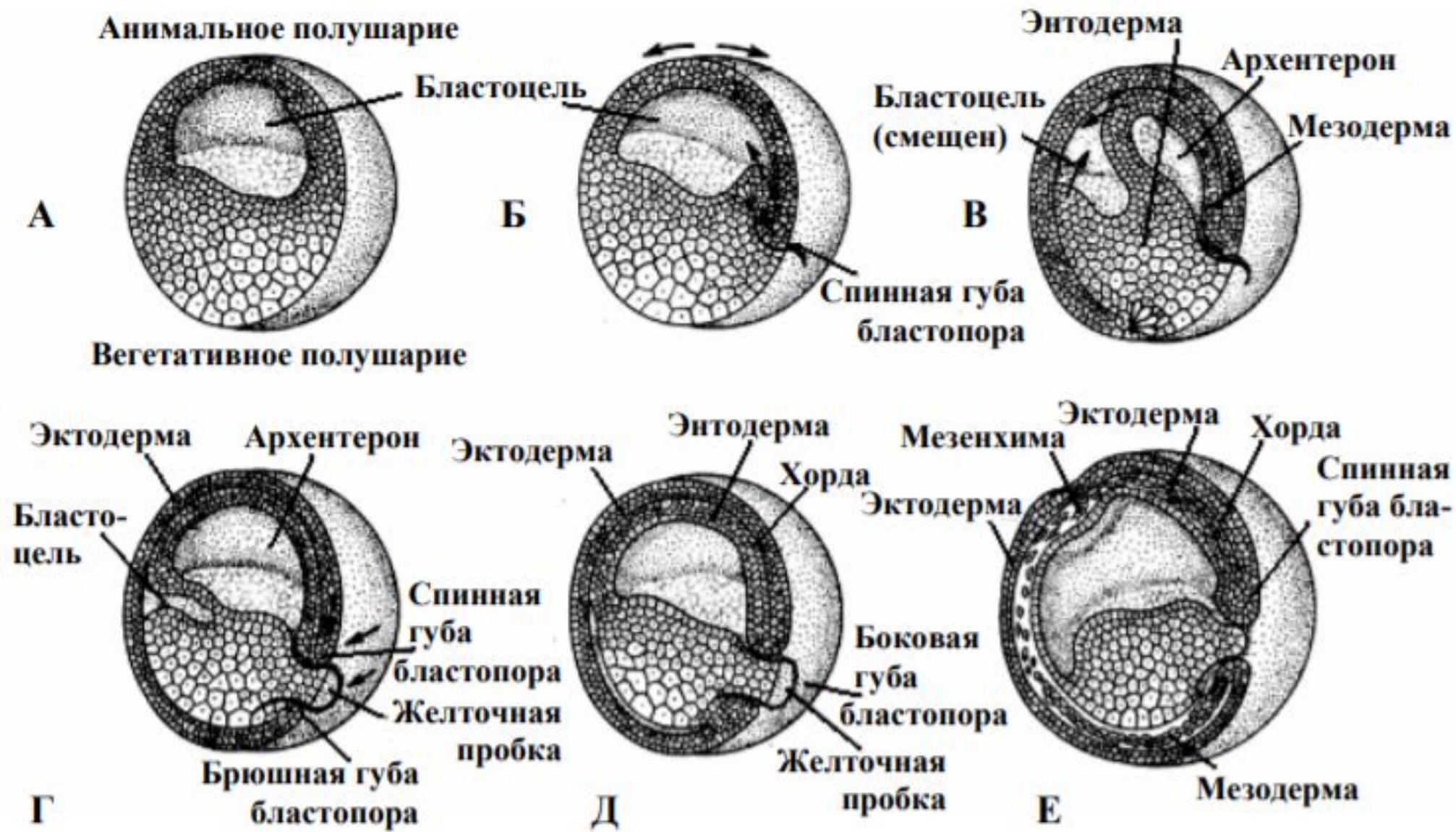
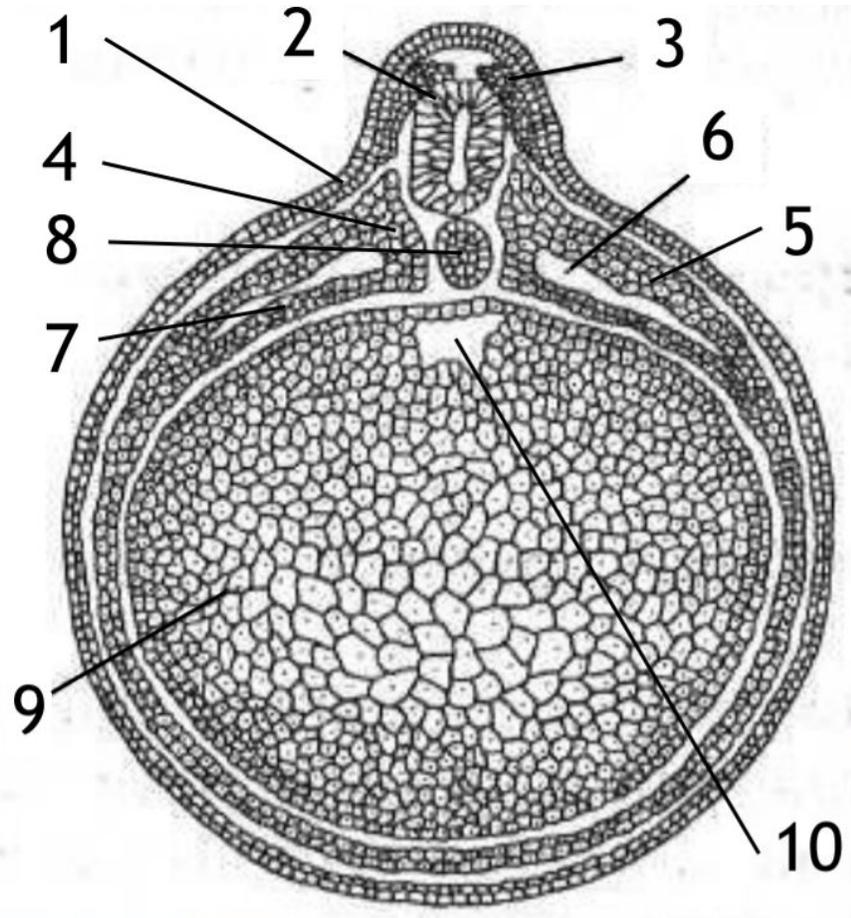


Рис. 7. Гастрюляция (А – Е) у амфибий (по Гилберту, 1993).
Стрелками указаны направления движения клеток в ходе гастрюляции

Нейрула амфибий



- *1 – эктодерма
- *2 – нервная трубка
- *3 – ганглионарная пластинка
- *4 – сомит
- *5 – соматоплевра
- *6 – целом
- *7 –спланхноплевра
- *8 – хорда
- *9 – энтодерма
- *10 - полость вторичной кишки

Гастрюляция птиц носит двухфазный характер



В первой фазе (на последних этапах дробления) бластодиск путем деламинации разделяется на два слоя:

*внутренний слой клеток — гипобласт

*наружный – эпибласт

гетероморфнос

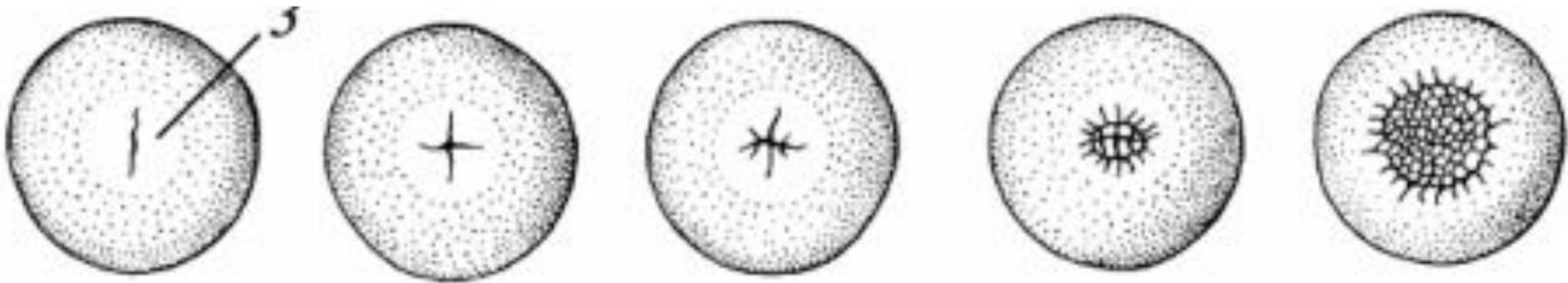
ть

Гипобласт является зачатком внезародышевой энтодермы

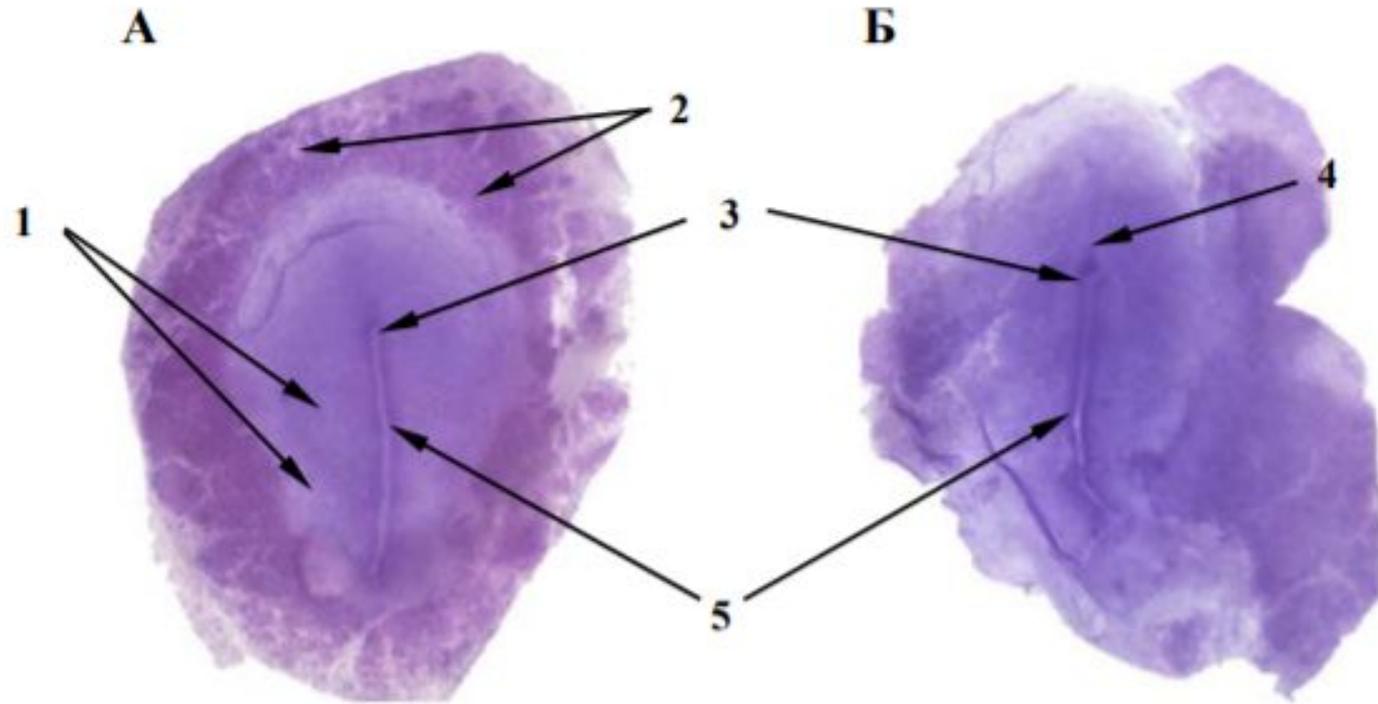
Вопрос

К моменту откладки яйца бластодерма только что отложенного яйца насчитывает около 60 тыс. клеток

Сколько было делений зиготы? Как это посчитать?



Если на все это посмотреть сверху



Начало развития – в
центральной позиции
Потом перемещение от
переднего к заднему
концу

1 – area pellucida; 2 – area opaca; 3 – гензеновский узелок; 4 – хордальный (головной) вырост; 5 – первичная полоска (бороздка), ограниченная валиками

Образование хордального выроста

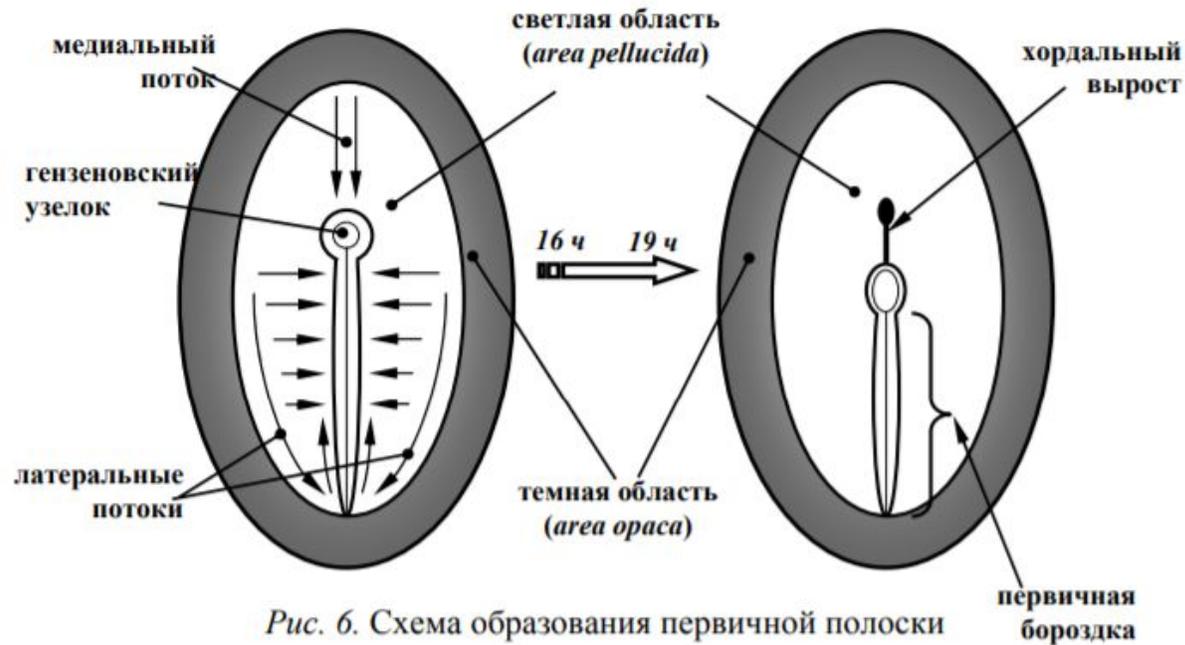
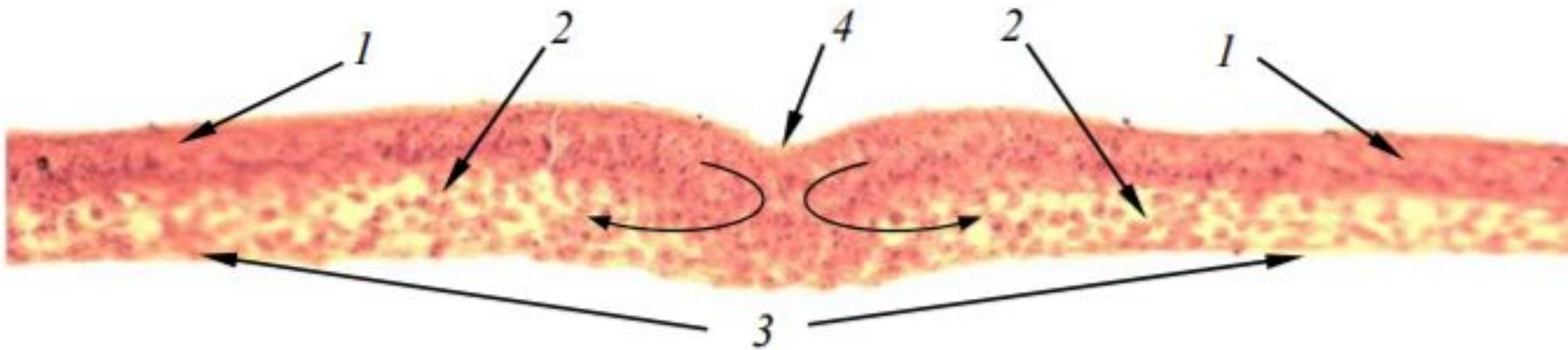


Рис. 6. Схема образования первичной бороздки

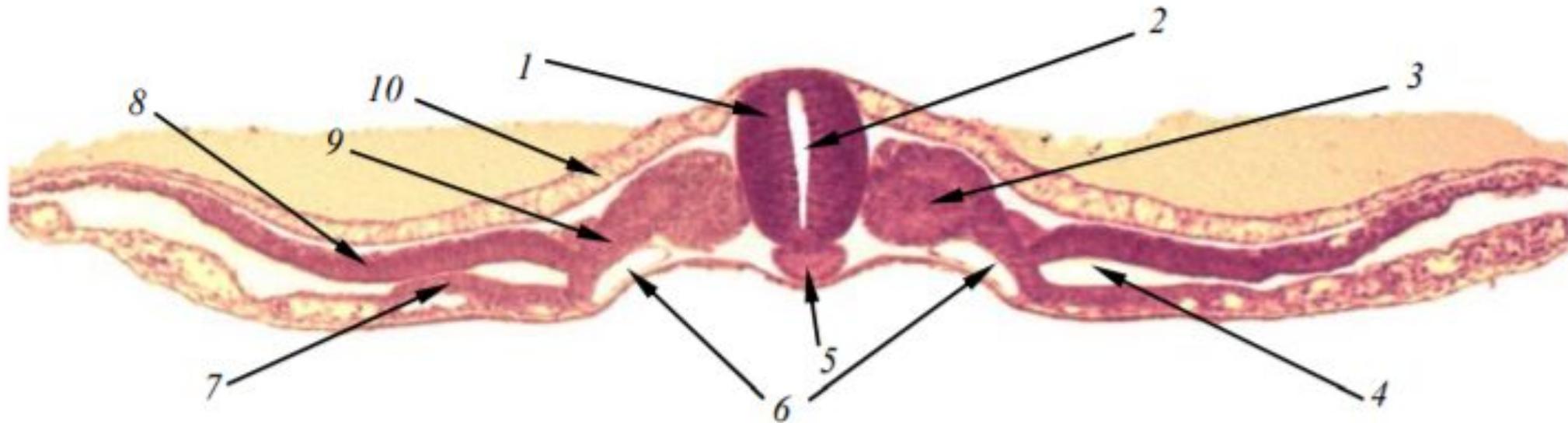
в первичной бороздке образуется щелевидное углубление – **первичная бороздка**, через которую клетки сосредоточенные в первичной бороздке и гензеновском узелке начинают перемещаться внутрь зародыша

Миграция энтодермальных и мезодермальных клеток через первичную полосу



1 – эктодерма; 2 – мезодерма; 3 – энтодерма; 4 – первичная бороздка

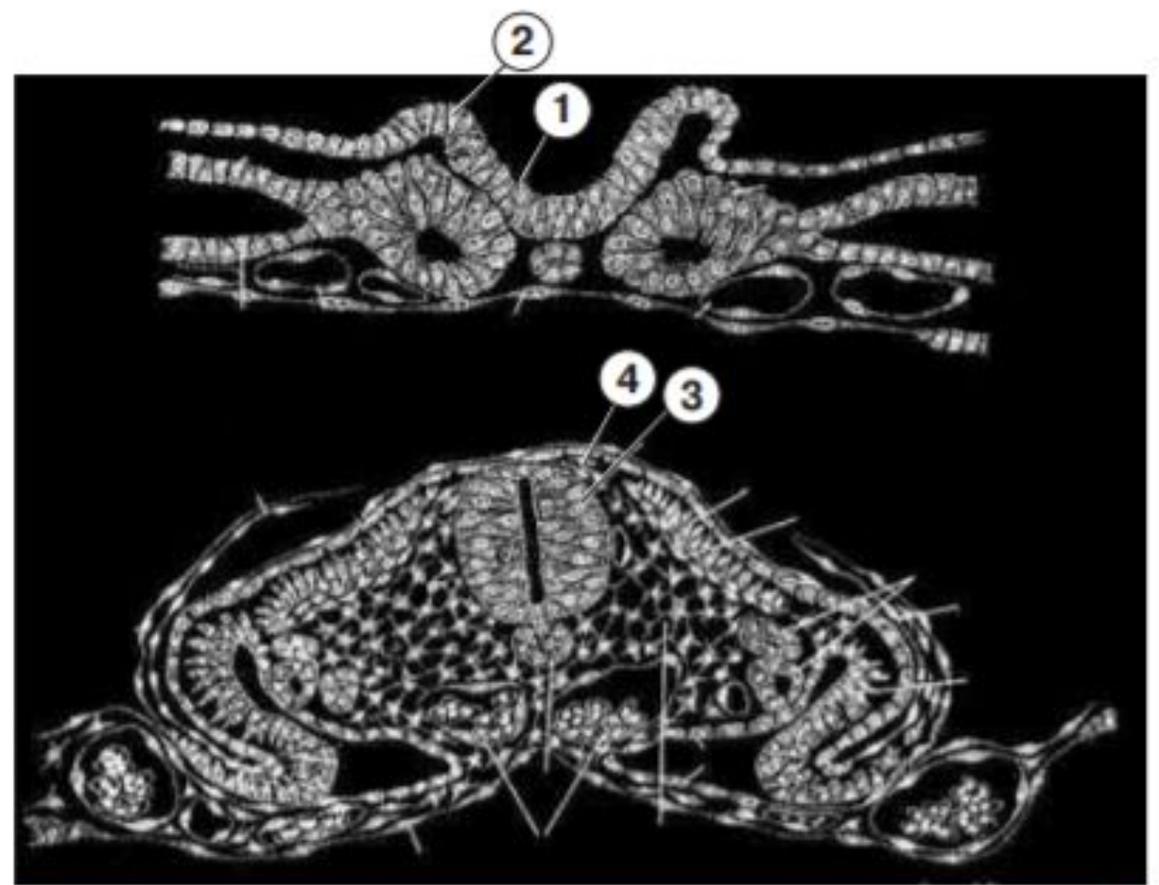
Формирование осевых органов



1 – нервная трубка; 2 – невроцель; 3 – сомит; 4 – целом; 5 – хорда; 6 – аорта; 7 – висцеральный листок несегментированной мезодермы; 8 – париетальный листок несегментированной мезодермы; 9 – нефротом; 10 – эктодерма

Нервная система

- 1 – нервный желобок
- 2 – нервный валик
- 3 – нервная трубка (многорядный нейроэпителий)
- 4 – нервный гребень, или ганглиозная пластинка



Нервный
желобок



Нервная трубка

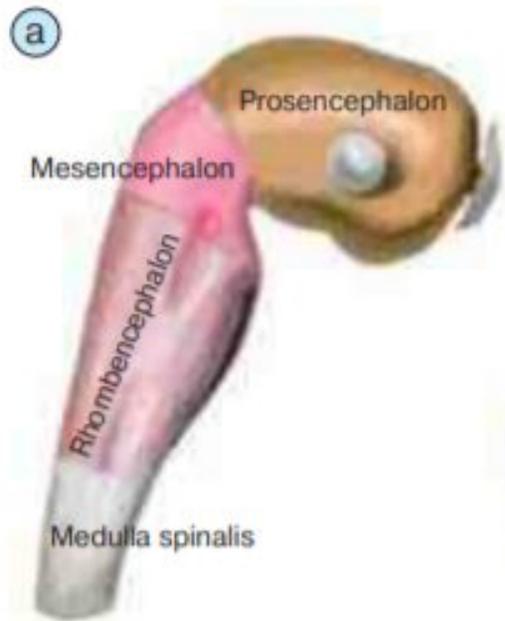
Нервные валики



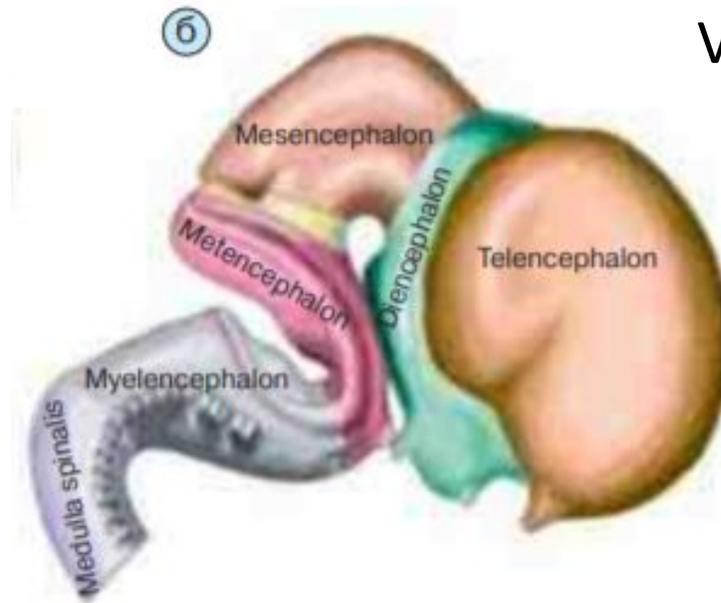
Нервные гребни

Головной мозг

- I. Продолговатый мозг
- II. Собственно задний мозг
- III. Средний мозг
- IV. Промежуточный мозг
- V. Конечный мозг



Стадия трех
пузырей



Стадия пяти
пузырей

Производные зародышевых листков

Эктодерма:

*эпидермис кожного покрова и его производные (чешуи рептилий, перья птиц, волосы, когти, ногти и рога млекопитающих, эмаль зубов и хрусталик глаза)

*центральную нервную систему

*рецепторную часть органов чувств

*жаберные лепестки в группе – эктобранхиат (рыбы)

Производные зародышевых листков

Ганглионарная пластинка:

- *спинальные и вегетативные ганглии
- *хроматофоры (меланоциты) – пигментные клетки кожи
- *периферические нейроэндокриноциты — клетки мозгового вещества надпочечников, а также многочисленные одиночные гормонпродуцирующие клетки

Производные зародышевых листков

Энтодерма:

- *выстилку кишки с пищеварительными железами
- *жаберные лепестки в группе энтобранхиат (круглоротые)
- *эпителиальную выстилку органов дыхания у тетрапод
- *часть эндокринных желез (тимус, щитовидная и паращитовидные железы)

Производные зародышевых листков

Мезодерма:

- * дерму кожи спины (из дерматомов сомитов)
- * скелетную мускулатуру (из миотомов сомитов)
- * осевой скелет (из склеротомов сомитов, клетки склеротомов мигрируют и окружают хорду и нервную трубку, формируя позвонки)
- * выделительную систему (почечные канальцы) из нефротомов
- * половую систему из гонотомов
- * из соматоплевры (париетальный листок) - скелет конечностей, гладкие мышцы кишечника, дерма боков и брюшной стороны, париетальный (наружный) листок выстилки целома
- * из спланхноплевры (висцеральный листок) – гладкие мышцы кровеносных сосудов и других внутренних органов, мышцу сердца, кору надпочечников, висцеральный (внутренний) листок выстилки целома (плевральная, перикардальная и перитониальная полости)

Дифференцировка внезародышевого материала амниот – провизорные органы

Основные ф-ции оболочек зародыша:

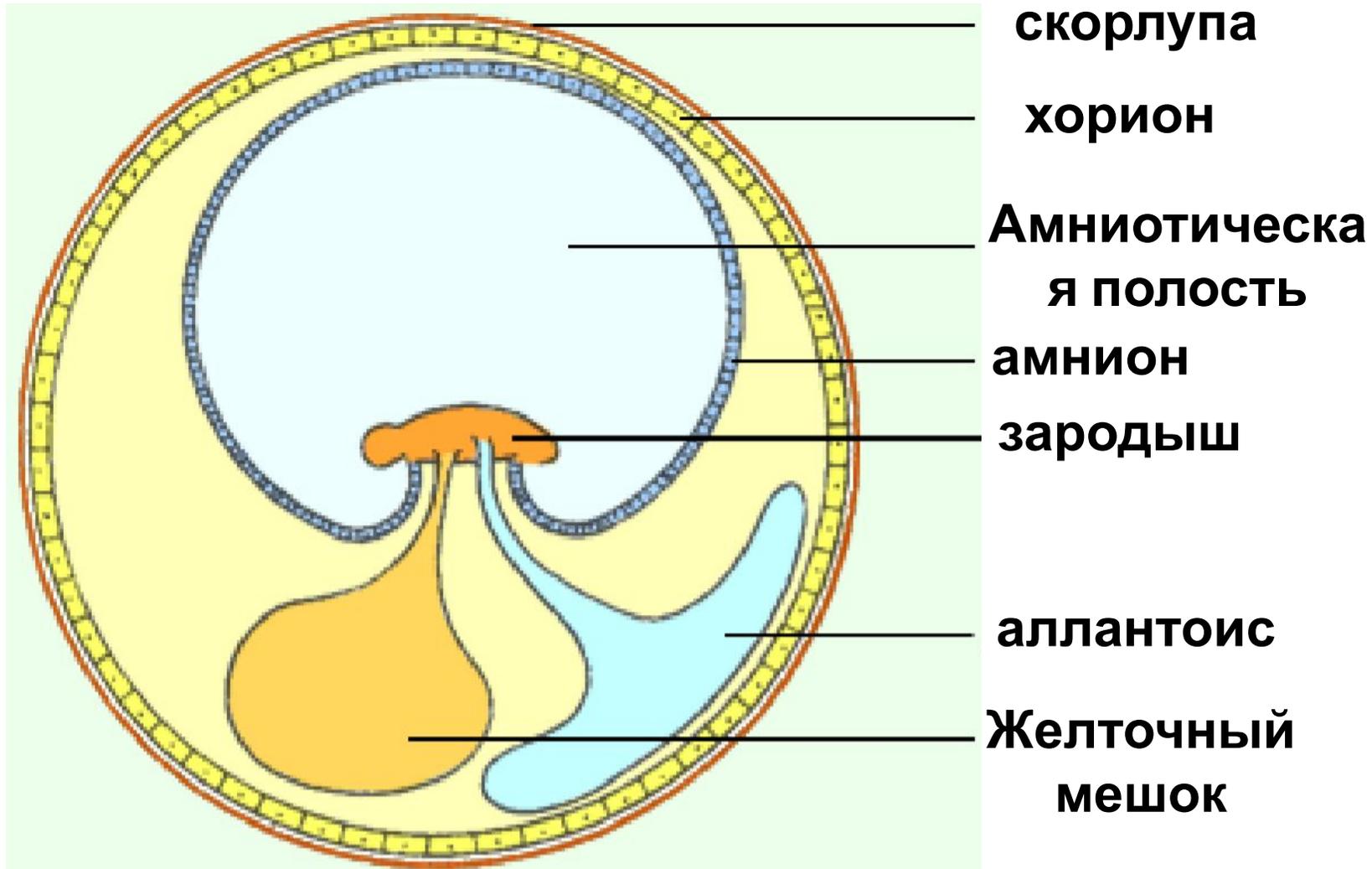
*защита от обезвоживания (если яйца откладываются на суше) и обеспечивают

*питание

*удаление конечных продуктов обмена и газообмен

нормальное зародышевое развитие в наземных условиях

Зародышевые оболочки



Желточный мешок

наполнен желтком – питание зародыша

*содержит густую сеть кровеносных сосудов и

*клетки, вырабатывающие пищеварительные ферменты

Функции:

1. трофическая
2. кроветворная (у зародыша)
3. дыхательная
4. половая (формирует первичные половые клетки - гонобласты)

Сероза (у рептилий и птиц) или хорион (у млекопитающих)

самая наружная оболочка, окружающая зародыш и другие оболочки

Функции:

1. Защитная
2. Дыхательная

Амнион предохраняет клетки зародыша от высыхания благодаря амниотической жидкости, секретлируемой его клетками

Аллантоис (зародышевый мочевой пузырь)

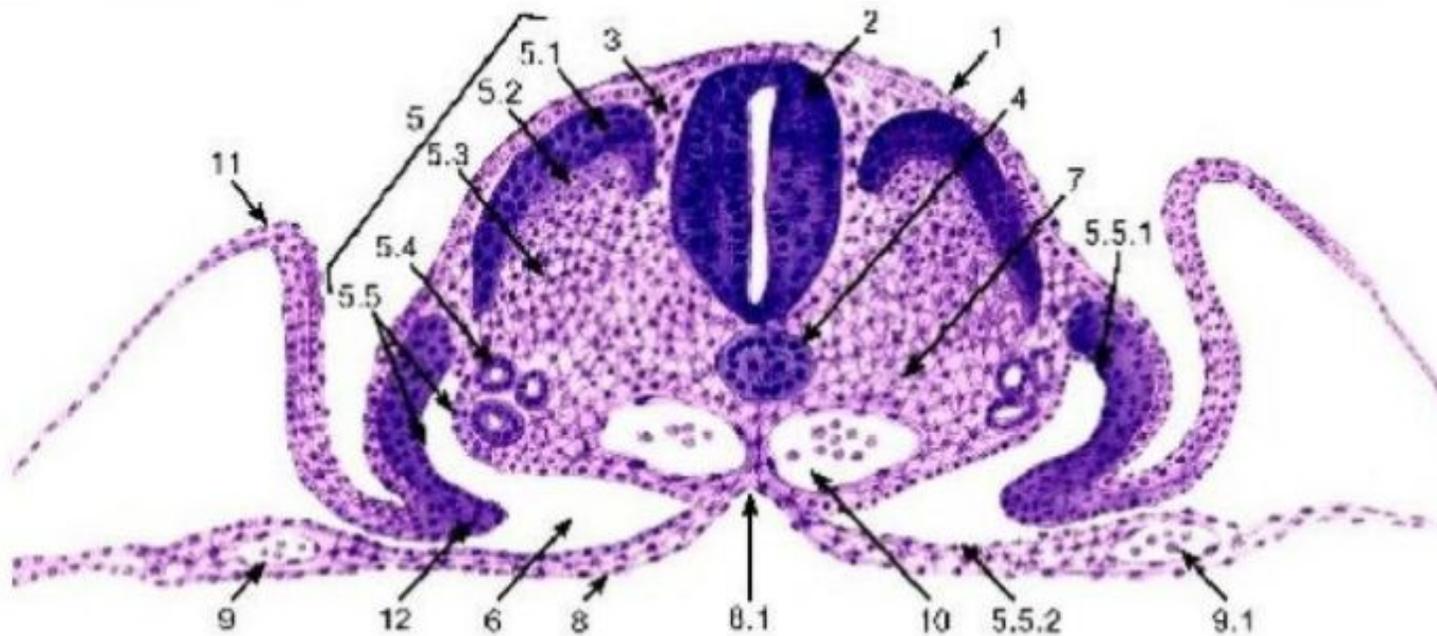
вентральный вырост задней кишки

У пресмыкающихся и птиц аллантоис служит резервуаром для конечных продуктов обмена, поступающих из почек зародыша

Функции:

1. Выделительная
2. Дыхательная

Образование амниотических валиков, серозы и амниона



Амниотические валики разрастаются к медиальной линии, смыкаются и послойно срастаются, образуя две зародышевых оболочки:

- *снаружи серозу
- *ближе к зародышу - амнион
- *между ними – внезародышевый целом (экзоцелом)

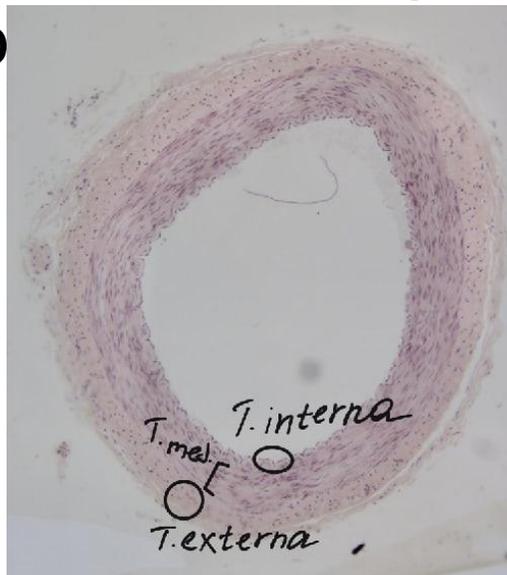
1 - эктодерма; 2 - нервная трубка; 3 - нервный гребень; 4 - хорда; 5 - мезодерма: 5.1 - дерматом, 5.2 - миотом, 5.3 - склеротом, 5.4 - нефротом (канальцы предпочки), 5.5 - спланхнотом, 5.5.1 - париетальный листок, 5.5.2 - висцеральный листок; 6 - целом; 7 - мезенхима; 8 - энтодерма: 8.1 - кишечный желобок; 9 - сосуды желточного круга кровообращения, 9.1 - первичные кровяные клетки; 10 - аорта; 11 - амниотическая складка; 12 - туловищная складка

Образование желточного мешка

обрастание желтка энтодермой и спланхноплеврой

В мезодерме желточного мешка рано возникают **кровеносные сосуды**, объединяемые в **желточный круг кровообращения** – транспорт к зародышу питательных веществ, получаемых из желтка, благодаря ферментативной деятельности

ЭНТО



ПИТЕЛИЯ



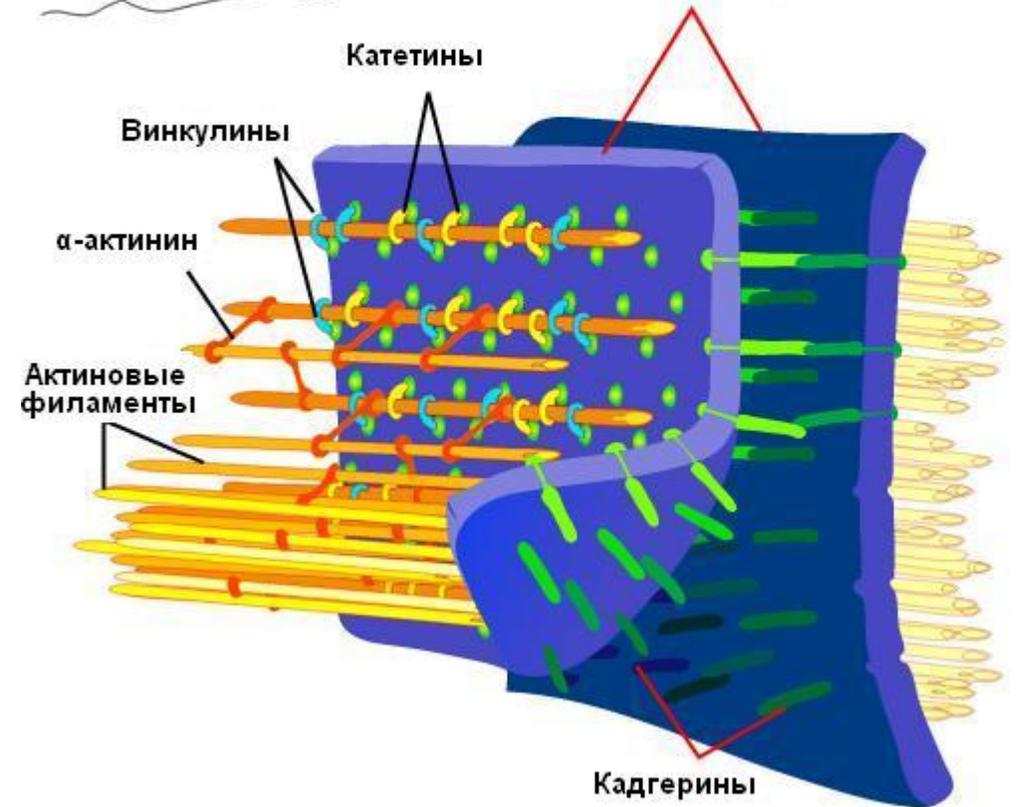
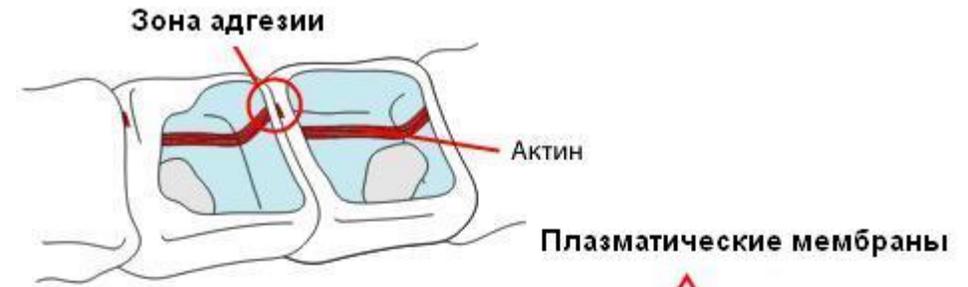
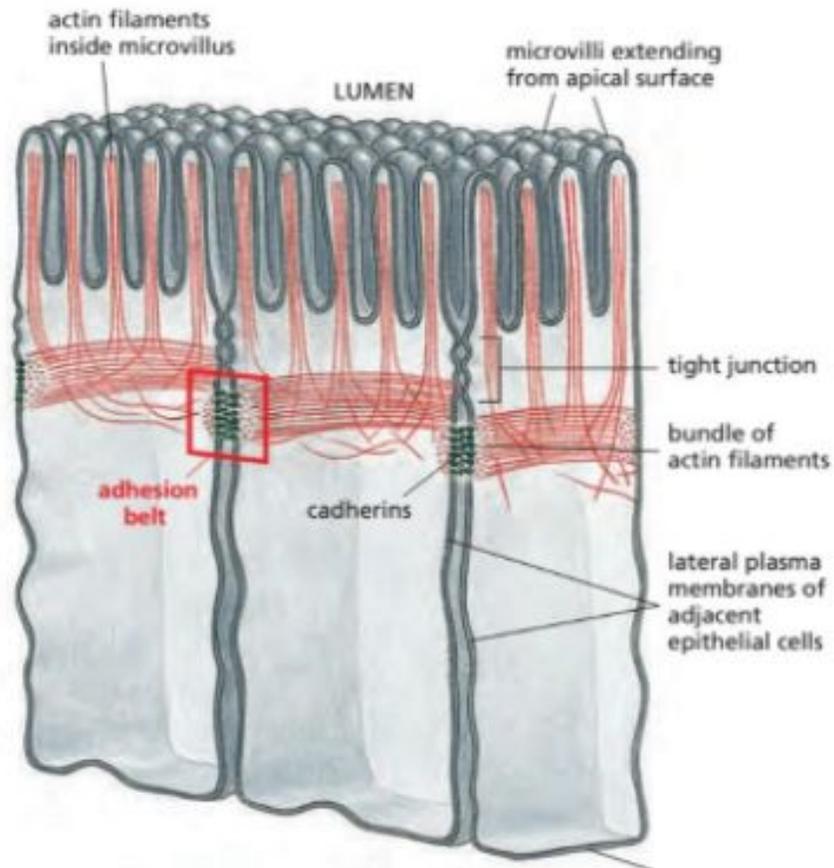
Образование алантоиса

вентральный вырост задней кишки, т.е. он образован энтодермой и спланхноплеврой

алантоис разрастается в экзоцеломе

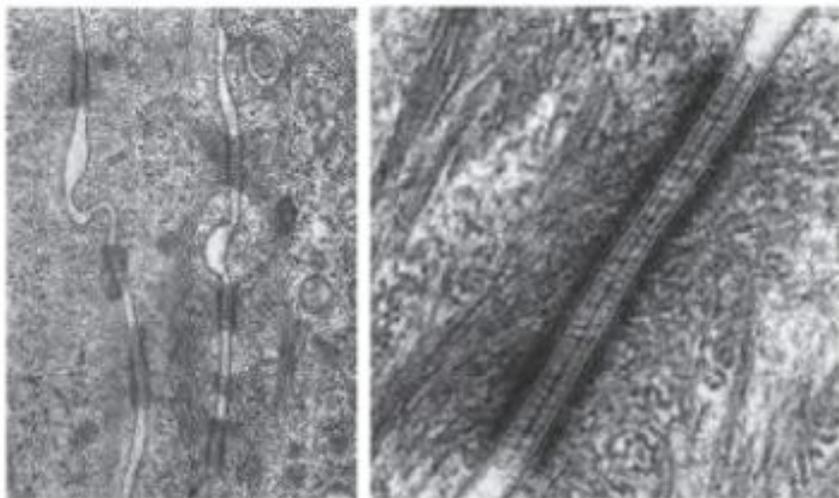
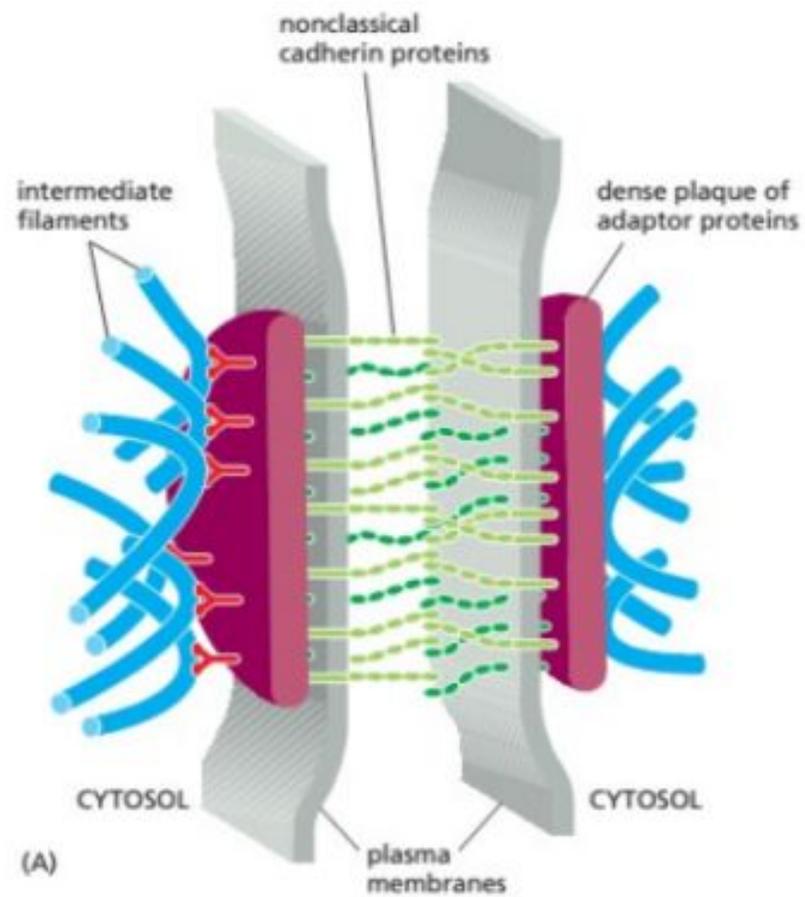
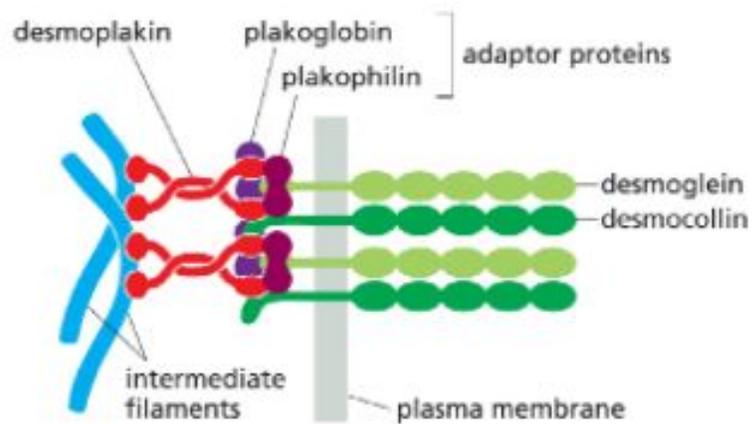
Адгезивные контакты (zonula adherens)

Снаружи кадгерин, внутри
актин



Десмосомы

Снаружи кадгерины, внутри промежуточные контакты



Межклеточные контакты

