

Занятие 7

РАЗВИТИЕ АМФИБИИ. ГАСТРУЛЯЦИЯ. НЕЙРУЛЯЦИЯ

- 1 Общая характеристика процесса гастрюляции
- 2 Способы гастрюляции
- 3 Способы закладки мезодермы
- 4 Особенности процессов гастрюляции и нейруляции у амфибий

Основные понятия по теме

После прохождения стадии бластулы в зародыше начинаются интенсивные передвижения, как отдельных клеток, так и обширных участков стенки бластулы, приводящие к тому, что однородный зародыш расчленяется на два или три слоя, которые называются *зародышевыми листками*. Самый внутренний зародышевый листок – **энтодерма**, внешний – **эктодерма**. Эти листки образуются у зародышей всех многоклеточных животных, за исключением губок (у них нет деления на 2 зародышевых листка). У всех животных, кроме кишечнополостных и губок, формируется ещё и третий, средний зародышевый листок – **мезодерма**, располагающийся между двумя первыми.

Процесс расслоения на зародышевые листки называется **гастрюляцией**, а сам зародыш на стадии расслоения – **гастрюлой**.

Способы гастрюляции:

1) **иммиграции** (выселение) открыт в 1884 году И. Мечниковым у гидромедуз и считается эволюционно наиболее древним. Сводится к выселению (иммиграции) в полость бластоцеля отдельных клеток из стенки бластулы. Клетки, мигрирующие внутрь, становятся *энтодермой*, а оставшиеся наружи – *эктодермой*;

2) **деламинация** – наблюдается у кишечнополостных, дробление которых заканчивается сплошной морулой без полости. Деламинация сопровождается расслоением клеток бластодермы при помощи плазматической мембраны на два слоя: экто- и энтодерму;

3) **инвагинация** (впячивание) внутрь бластоцеля входят не отдельные клетки, а целый участок клеточного пласта. Впячивание образует первичный кишечник – *архентерон* (гастроцель, гастральная полость), который сообщается с окружающей средой первичным ртом – *бластопором*. Края бластопора называются губами. Судьба бластопора у разных животных различна. У червей, моллюсков и членистоногих первичный рот развивается, дифференцируется и превращается в рот взрослого организма. Эти животные называются *первичноротыми*. У иглокожих и хордовых бластопор превращается в анальное отверстие, а рот возникает на противоположном конце тела в результате особых формообразовательных процессов – это *вторичноротые* животные;

4) **эпиболлия** (обрастание) – характерна для телолецитальных яиц. При эпиболлии быстро дробящиеся бластомеры анимального полюса обрастают медленно дробящиеся бластомеры вегетативного полюса. Из микромеров таким образом формируется эктодерма, а из макромеров – энтодерма;

5) **смешанный** – содержит элементы 4-х названных типов.

Способы закладки мезодермы:

1) **телобластический** – встречается у спирально дробящихся яиц первичноротых животных. Во время гастрюляции на границе между экто – и энтодермой, по бокам бластопора, закладываются две большие клетки – **телобласты**. Они делятся и образуют популяцию или клон мелких клеток, располагающихся между экто – и энтодермой и образующих мезодермальную пластинку. Телобласты, давая новые и новые поколения клеток мезодермы, сами остаются на заднем конце зародыша. По этой причине такой способ образования мезодермы называется телобластическим (*telos* – конец).

Затем мезодермальный пласт разделяется поперечными бороздами на **сомиты**, которые делятся на два листка: наружный – **париетальный** и внутренний – **висцеральный**. Между этими листками путём расхождения клеток образуются участки вторичной полости или **целома**;

2) **энтероцельный** – свойственен вторичноротым животным (иглокожие, низшие хордовые). При энтероцельном способе закладки совокупность клеток формирующейся мезодермы появляется в виде карманоподобных выступов первичного кишечника (происходит выпячивание его стенок внутрь бластоцеля). Затем эти выпячивания отшнуровываются, из стенок пузырьков образуется мезодерма, а из полости – **целом**.

Вопросы для самоконтроля

- 1 Охарактеризуйте процесс гастрюляции.
- 2 Какие способы гастрюляции вы знаете?
- 3 Назовите и охарактеризуйте способы закладки мезодермы.
- 4 Перечислите особенности гастрюляции у амфибий.
- 5 Расскажите о нейруляции амфибий.

Лабораторная работа 7

Цель: изучение механизма гастрюляции и нейруляции у амфибий.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Бластула (зародышевый пузырь) лягушки. Меридиональный срез».

Объект можно изучать при малом увеличении. Препарат демонстрирует не только особенности строения бластулы лягушки, но и общие черты бластул разных животных. Последнее свидетельствует об общности происхождения органического мира и служит примером параллелизма в эволюционном развитии структур. При удачном сечении зародыша (рисунок 16) видна его пигментированная анимальная часть – крыша (1), светлая, вегетативная часть дно (2) и расположенная между ними экваториальная или «краевая» зона (3). Сохранение расположения этих участков яйца в бластуле объясняется тем, что в процессе дробления материал зиготы почти не перемещается, а лишь разделяется на все большее количество клеток; в сущности происходит распределение единой цито- плазмы яйца между образующимися бластомерами.

Стенка бластулы – бластодерма (4) многослойна; бластомеры расположены на нескольких уровнях, не образуя правильного ряда, что обусловлено особенностями дробления (к меридиональным и широтным бороздам присоединяются и тангенциальные, параллельные поверхности зародыша). Вследствие неодинаковой толщины бластодермы полость бластулы бластоцель (5) расположена эксцентрично, ближе к анимальному полюсу. В анимальной части стенка бластулы тонкая, состоит из 2-3 рядов мелких, сплюснутых клеток многогранной формы, содержащих пигментные зерна и образующих эпителиоподобный пласт. В вегетативной части стенка толстая, состоит из многих слоев беспорядочно расположенных, местами разобщенных небольшими щелями крупных клеток многогранной и округлой формы, загруженных желточными включениями.

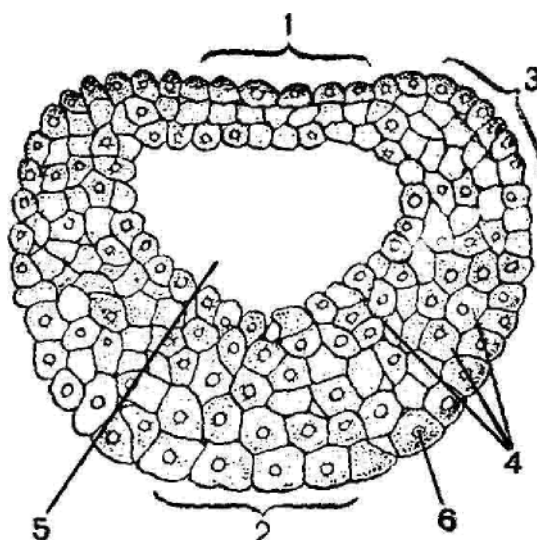


Рисунок 16 – Бластула лягушки [3]

В «краевой» зоне стенка бластулы образована клетками средней величины, содержащими небольшое количество пигментных зерен и желточных включений. Их форма и окраска отражают постепенный переход от клеток анимального полюса к клеткам вегетативного полюса. Бедные хроматином ядра (6) бластомеров находятся в состоянии биохимической активности; в них происходит репликация ДНК и синтез РНК, фигуры митоза наблюдаются редко, так как большая часть жизненного цикла соответствует интерфазному периоду. Митоз при дроблении протекает очень быстро. Бластомеры различаются по морфологическим признакам, биохимическим свойствам, функциональным особенностям и потенции к развитию. Региональные различия свидетельствуют о начале дифференцировки будущих зародышевых листков эктодермы, хордомезодермы, энтодермы.

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Гаструла лягушки. Сагиттальный разрез».

Препарат следует ориентировать спинной стороной зародыша кверху (на этой стороне наиболее четко обозначена складка обрастания) и изучить при малом увеличении.

В зависимости от степени завершенности процесса гастрюляции различают раннюю, среднюю и позднюю гастралу. На срезе ранней гастралы (рисунок 17, А) видны два зародышевых листка – экто- дерма (1) и энтодерма (2) и первичная полость тела – бластоцель (3). Эктодерма покрывает большую часть наружной поверхности зародыша, многослойна, состоит из пигментированных клеток. Энтодерма в основном находится внутри зародыша, представлена крупными клетками, содержащими желточные включения. Эктодерма и энтодерма образовались вследствие обрастания более активной анимальной половиной бывшей бластулы ее вегетативной половины. Этот процесс быстрее распространился по спинной стороне зародыша, где край обрастания становится дорзальной губой бластопора – зародышевого отверстия.

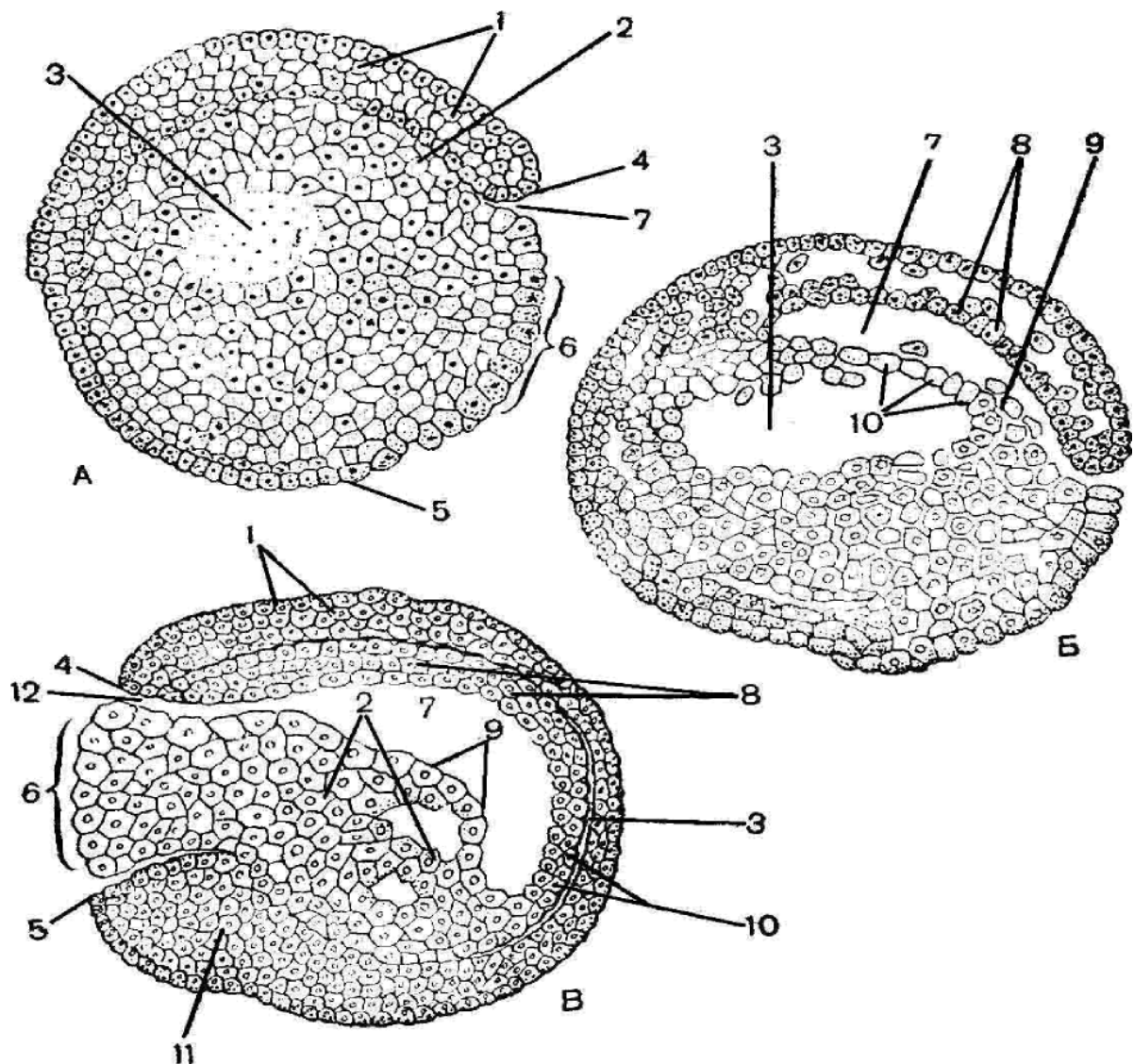


Рисунок 17 – Гастрала лягушки. Сагиттальный разрез [3]

На брюшной стороне зародыша край обрастания заметен слабее и представлен едва намечающейся вентральной губой (5) бластопора. Между губами бластопора находится несколько выступающая из зародыша желточная пробка (6), состоящая из крупных энтодермальных клеток. В месте границы серого серпа

бывшей зиготы с вегетативной частью находится небольшое углубление – зачаток полости первичной кишки (7). На тотальном препарате это углубление представлено серповидной бороздкой, возникшей вследствие инвагинации и иммиграции части клеток будущей хорды и энтодермы. На срезе средней гастролы (Б) видна возникшая вследствие удлинения и углубления серповидной бороздки полость первичной кишки – гастрощель. Крыша гастрощели (8) образована подвернувшимся через вентральную губу бластопора материалом серого цвета, представляющим зачаток спинной струны или хорды. Дно (9) первичной кишки образовано клетками вегетативного полюса бывшей бластулы. Эти клетки образуют также тонкую перегородку (10), отделяющую гастрощель от гастрощели. Таким образом, на этой стадии внутрь зародыша переместился материал серого серпа и непигментированных клеток вегетативной части бластулы.

На срезе поздней гастролы (В) гастрощель увеличена в размере, гастрощель в виде узкой щели смещена к периферии, зачаток хорды свернут в плотный тяж вакуолизированных клеток, вентральная и дорсальная губы бластопора четко обозначены; боковые губы, складка обрастания, замкнутая по кругу, видны в общем виде только на тотальном препарате. Материал «краевой» зоны бывшей бластулы, подвернувшийся через боковые губы бластопора, распространяется внутрь зародыша и дает начало среднему зародышевому листку - мезодерме (11). В отличие от ланцетника мезодерма амфибий перемещается вперед и вентрально между эктодермой и энтодермой и не входит в состав стенки первичной кишки. Материал будущей хорды погружается в глубь зародыша, поэтому первичная кишка некоторое время оказывается незамкнутой на своей дорсальной стороне. Бластопор (12) в отличие от ланцетника прикрыт желточной пробкой и имеет вид узкой щели, расположенной между желточной пробкой и дорсальной губой.

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Нейрула лягушки. Поперечный срез зародыша».

Надо ориентировать срез спинной поверхностью зародыша кверху и изучить при малом увеличении. На спинной стороне эктодерма несколько утолщена. Нейруляция индуцируется взаимодействием материала будущей хорды и расположенного над ним участка дорсальной эктодермы. В силу их непосредственного контакта и пространственной взаимосвязи материал хорды сворачивается в плотный тяж клеток, а эктодерма дифференцируется и образует нервную пластинку. Последняя утолщается, становится плоской, затем изгибается в желобок. На срезе (рисунок 18, А) видны нервные валики (1) и ограниченная ими нервная пластинка (2). Толщина этих образований обусловлена как увеличением высоты образующих их клеток, так и нагромождением клеток друг на друга. Цитоплазма этих клеток содержит пигментные зерна и небольшое число желточных включений; ядра лежат на разных уровнях, бедны хроматином, бледноокрашенные, что свидетельствует об их функциональной активности. Клеточный материал нервных валиков и нервного желобка почти однороден. Однако клетки нервных валиков отличаются меньшей величиной, неправильным расположением и большим содержанием пигмента. Остальная часть эктодермы кожная (3). Она в основном однослойна, образована мелкими, темноокрашенными

клетками кубической формы, цитоплазма которых содержит пигментные зерна; ядра бедны хроматином.

Под нервным желобком находится хорда (4), состоящая из плотнорасположенных клеток с четко выраженными границами, цитоплазмой, содержащей небольшое количество пигментных зерен и желточных включений, с бедными хроматином ядрами. Первичная кишка замкнута. Ее полость (5) в виде узкой щели расположена эксцентрично, нижняя, более толстая стенка (6) кишки состоит из крупных клеток, цитоплазма которых богата желточными включениями. Светлые участки в клетках соответствуют расположению ядер. Часть клеток, ближайших к просвету кишки, разрушена, что свидетельствует о процессе их ассимиляции.

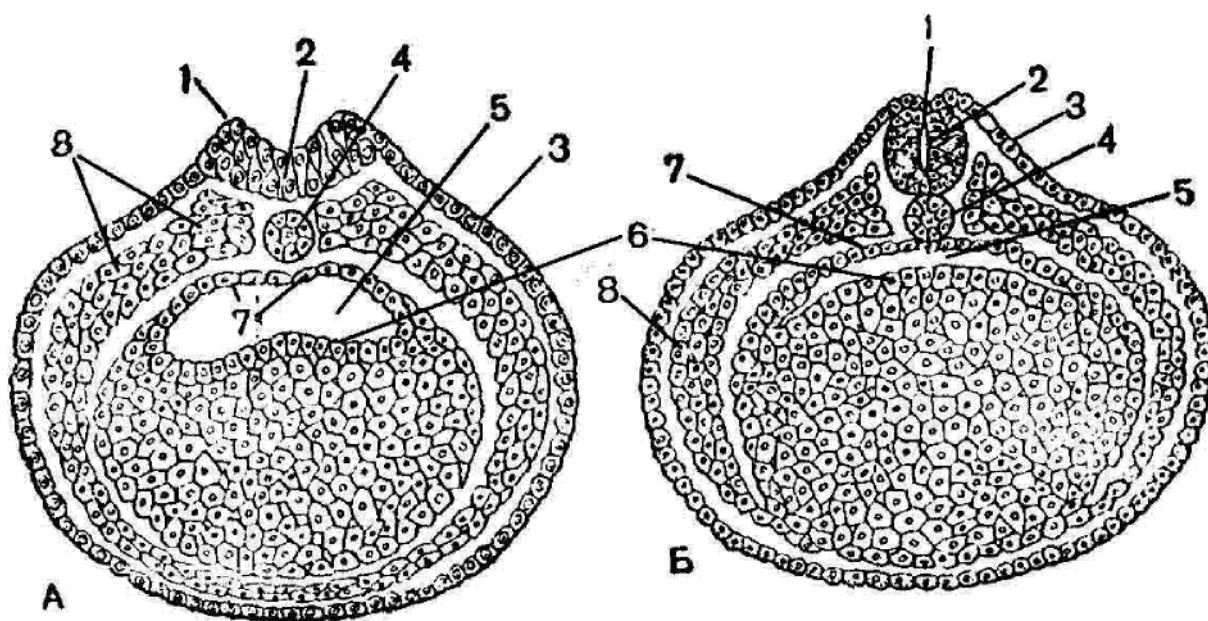


Рисунок 18 – Нейрула лягушки. Поперечный срез зародыша [3]

Клетки, подлежащие усвоению зародышем, в своей совокупности составляют желточную энтодерму. Верхняя стенка (7) первичной кишки тонкая, состоит из клеток, относящихся к кишечной энтодерме. Мезодерма (8), образованная из материала «краевой» зоны бывшей бластулы, представлена плотным пластом однородных клеток и имеет вид двух клиньев, соединяющихся на брюшной стороне зародыша. Широкие основания этих клиньев располагаются по бокам от хорды, а их узкие вершины распространяются вентрально между эктодермой и энтодермой. На срезе поздней нейрулы лягушки (рисунок 18 Б) видно, что нервные валики (1) срослись, а нервный желобок свернут в нервную трубку (2).