

## ЛЕКЦИЯ 8

# ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОЦЕССА ГАСТРУЛЯЦИИ

1. Основные способы гастрюляции
2. Телобластический и энтероцельный способы закладки мезодермы.
3. Способы образования вторичной полости тела.
4. Карта презумптивных зачатков органов.
5. Образование зародышевых листков (эктодерма, энтодерма, мезодерма) как результат гастрюляции.
6. Механизмы гастрюляции.

### 1. Основные способы гастрюляции

Гастрюляция представляет собой интегрированный процесс миграции клеток, приводящий к резкому перераспределению содержимого бластулы. В результате образуются зародышевые листки: *эктодерма*, *энтодерма* и *мезодерма*. Зародыш, расчлененный на зародышевые листки, называется **гастрюлой**.

Бластула состоит из большого числа клеток, локализация которых определяется еще в период дробления. Во время гастрюляции эти клетки занимают новое положение и приобретают новых соседей. В этот период устанавливается план строения многослойного тела животного. Гастрюляция, с которой связаны возникновение различий в клетках и самая ранняя дифференцировка зародыша, сопряжена с экспрессией генов зародыша. Дифференциальную активность генов в процессе гастрюляции отражают понятия компетенции и детерминации.

**Компетентность** – это способность клетки дифференцироваться в нескольких (немногих) направлениях.

**Детерминация** – это состояние, при котором клетка уже вступила на путь определенной дифференциации и находится в самом его начале.

Согласно ныне существующему определению (Ч. Бодмер, 1971), **гастрюляция** представляет собой ряд морфогенетических движений, в результате которых перспективные зачатки тканей (эктодерма, мезодерма и энтодерма) перемещаются в места, предназначенные для них в соответствии с планом организации.

#### Способы гастрюляции

Характер гастрюляции в животном царстве необычайно сильно варьирует, однако осуществляется она при участии сравнительно немногочисленных механизмов. При гастрюляции наблюдается сочетание нескольких основных типов движений.

**Инвагинация** – вворачивание участка клеточной стенки зародыша, при которой не нарушается механическая целостность стенки бластулы (осуществляется целым пластом).

Процесс инвагинации возможен только в яйцах с небольшим или средним количеством желтка. В результате образуется двухслойный мешок, наружной стенкой которого является первичная эктодерма, а внутренней – первичная энтодерма.

**Бластоцель** (первичная полость тела, или полость Бэра) постепенно вытесняется, в ходе впячивания образуется **гастроцель** – первичный кишечник, или *архентерон*, а отверстие, при помощи которого он сообщается с внешней средой, называют **бластопором**, или *первичным ртом*. Последний со всех сторон окружен *губами бластопора*.

У многих животных первичный рот, развиваясь и дифференцируясь, превращается в дефинитивный рот взрослого организма – **первичноротые** (черви, моллюски и членистоногие).

Не менее обширна группа **вторичноротых**, у которых бластопор превращается в анальное отверстие (щетинкочелюстные, плеченогие, иглокожие, кишечнодышащие) или в нервно-кишечный канал, находящийся в заднем конце эмбриона (хордовые).

**Инволюция.** Происходит вворачивание внутрь зародыша увеличивающегося в размерах наружного пласта клеток, который распространяется по внутренней поверхности остающихся снаружи клеток.

**Иммиграция.** перемещение отдельных клеток или их групп, не объединенных в единый пласт. Встречается у всех зародышей (наиболее древний способ гастрюляции). Иммиграционная гастрюла характерна для многих кишечнополостных.

Она развивается вследствие активного выселения (*ингрессии*) части клеток стенки бластулы внутрь бластоцеля. Это выселение клеток может происходить как с одного (вегетативного) полюса – *униполярная* иммиграция (гидромедузы), так и с двух противоположных полюсов – *биполярная* иммиграция (кишечнополостные).

Иногда процессы иммиграции идут без особого порядка по всей поверхности бластулы – *мультиполярная* иммиграция. Выселившиеся клетки позднее образуют внутренний слой гастрюлы – энтодерму. Таким образом, как и в ходе инвагинации, зародыш становится двухслойным.

**Деляминация** – расщепление единого клеточного пласта на два параллельных. Дробление заканчивается образованием бластулы с невыраженной или почти отсутствующей полостью (бластоцелем), например, морулы у некоторых кишечнополостных. Каждая клетка, образующая бластодерму, путем митотического деления расщепляется и отшнуровывает второй слой.

Деляминацию можно наблюдать у зародышей с неполным типом дробления, таких как пресмыкающиеся, птицы, низшие млекопитающие.

**Эпиболия.** Представляет движение эпителиальных пластов клеток, которые распространяются как одно целое и окружают глубокие слои зародыша (обрастание мелкими клетками анимального полюса более крупных, отстающих в скорости деления и менее подвижных, клеток вегетативного полюса).

В чистом виде указанные способы гастрюляции встречаются крайне редко. В каждом конкретном случае эмбриогенеза, как правило, сочетаются несколько типов движений. В результате принято выделять последний, **смешанный** способ гастрюляции.

## **2. Телобластический и энтероцельный способы закладки мезодермы**

После завершения гастрюляции материал, оставшийся на поверхности зародыша, формирует эктодерму, а погружившийся любым способом внутренний зародышевый листок образует энтодерму. Кроме того, формируется с средний зародышевый листок – **мезодерма**. Мезодерма – совокупность клеточных элементов, залегающих между эктодермой и энтодермой, т. е. в бластоцеле. В результате зародыш становится трехслойным. Формирования мезодермы у разных животных, то можно выделить два принципиально разных способа ее образования.

**Телобластический** способ. У первичноротых во время гастрюляции на границе между эктодермой и энтодермой, по бокам бластопора, уже имеются две большие клетки – телобласты. Они отделяют от себя мелкие клетки и формируют, таким образом, средний пласт – мезодерму. Телобластический способ закладки мезодермы встречается преимущественно у спирально дробящихся форм. В результате возникает пара так называемых *мезодермальных полосок*. Позже они подразделяются на парные

структуры – **сомиты**, внутри которых путем расхождения клеток образуются участки *вторичной полости тела*, или **целома**.

**Энтероцельный** способ. Принципиально другой способ закладки мезодермы наблюдается у вторичноротых животных: иглокожих, бесчерепных (ланцетника), кишечнодышащих, плеченогих, хордовых. Материал будущей мезодермы вворачивается вместе с энтодермой в составе единого гастрального впячивания, и в процессе инвагинации граница между обеими закладками, как правило, неразличима. Такое впячивание, включающее в себя материал и энтодермы, и мезодермы.

### **3. Способы образования вторичной полости тела**

У всех животных, которым свойственна вторичная полость тела, начало целомическим мешкам дает мезодерма. При энтероцельном происхождении мезодермы целомические мешки образуются путем изменения и последующей дифференцировки карманоподобных выпячиваний архентерона, а при телобластическом способе образования – за счет расхождения мезодермальных тяжей. В обоих случаях целомические мешки формируются симметрично по бокам кишечника.

Таким образом, в ходе развития зародыша формируются различные полости, имеющие важное морфогенетическое или функциональное значение. Сначала появляется полость бластулы. Затем в связи с процессами гастрюляции возникает гастроцель, наконец у многих животных вторичная полость тела – целом.

Процессы гастрюляции непосредственно предшествуют периоду органогенеза. У одних животных закладываются органы и системы органов, приобретающие постепенно дефинитивное значение, у других животных формируются сначала органы, свойственные личинке, а затем совершается метаморфоз и происходят процессы формирования дефинитивных органов взрослого организма.

### **4. Карта презумптивных зачатков органов**

Какое положение займут различные области бластулы после завершения гастрюляции и какова их окончательная судьба?

Для выяснения этого вопроса большое значение имела предложенная немецким эмбриологом В. Фогтом (1929) методика маркировки частей зародыша. При этом на поверхность бластулы наносят метки красками или другими веществами и, прослеживая движение меток в ходе гастрюляции, отмечают на схеме бластулы или ранней гастрюлы судьбу каждой меченой точки.

Современные методы маркировки эмбриональных тканей позволяют получать карты презумптивных зачатков не только для стадии бластулы, но и для более ранних стадий развития. При этом используют инъекции в отдельные бластомеры флуоресцентных красителей, которые затем выявляются у потомков при рассматривании срезов в люминесцентном микроскопе. Таким способом были составлены карты презумптивных зачатков органов для различных представителей животного мира.

### **5. Образование зародышевых листков (эктодерма, энтодерма, мезодерма) как результат гастрюляции**

В результате гастрюляции образуется 3 зародышевых листка: **эктодерма**, **энтодерма** и **мезодерма**. Вначале состав каждого зародышевого листка однороден.

Затем зародышевые листки, контактируя и взаимодействуя, обеспечивают такие взаимоотношения между различными клеточными группами, которые стимулируют их развитие в определенном направлении. Это так называемая *эмбриональная индукция* – важнейшее следствие взаимодействия между зародышевыми листками.

В ходе следующего за гастрულიей *органогенеза* изменяются форма, структура, химический состав клеток, обособляются клеточные группы, представляющие собой зачатки будущих органов. Процессы *морфогенеза* сопровождаются дифференциацией тканей и клеток, а также избирательным и неравномерным ростом отдельных органов и частей организма.

Эктодерма, мезодерма и энтодерма в ходе дальнейшего развития, продолжая взаимодействие друг с другом, участвуют в формировании определенных органов.

### **Периодизация гастрულიи**

Ход гастрულიи и ее результатов у хордовых условно разделен на 2 этапа: *ранний* и *поздний*.

В течение ранней гастрულიи первоначально единый пласт клеток бластулы образует два слоя клеток – наружный (эпибласт, или эктодерма низших хордовых) и внутренний (гипобласт, или энтодерма низших хордовых). Формируется двухслойный зародыш с бластопором, а также некоторые внезародышевые органы (амнион и желточный мешок).

В ходе поздней гастрულიи эпибласт дает начало зародышевой экто-, энто- и мезодерме, формирующих комплекс осевых органов (хорда, нервная и кишечная трубки).

## **6. Механизмы гастрულიи**

В основе перемещения клеточных пластов, обеспечивающих процесс гастрულიи, лежат различные морфогенетические движения и процессы.

**Увеличение числа клеток посредством делений.** Особенно актуально при эпиболлии, когда обеспечивается низкий темп деления на вегетативном полюсе и высокая скорость дробления на анимальном полюсе. При инвагинации также отмечается локальное усиление митотической активности в области бластопора.

**Растяжение поверхностных клеток эктодермы.** Перестройка многослойной стенки крыши бластулы приводит к началу эпиболлии.

В ходе реаранжировки клетки наружного ряда уплощаются, стенка бластулы становится тоньше, а клеточный пласт смещается в сторону формирующегося бластопора.

**Конвергенция клеток краевой зоны бластулы.** Наблюдается в ходе гастрულიи у амфибий.

Представляет собой схождение к центру и удлинение инволюирующего участка бластулы, расположенного непосредственно над областью бластопора. В результате стягивания клеток в более узкую полосу происходит ее растяжение в переднем направлении.

**Поляризация клеток.** вытягивание клетки в перпендикулярном или косом направлении по отношению к поверхности пласта. Затрагивает весь клеточный пласт (контактная клеточная поляризация), будучи основанной на:

– сборке микротрубочек и микрофиламентов (ориентированы по длинной оси поляризующейся клетки);

– движении интегральных белков: перераспределение ионных каналов и насосов (сосредоточение на внешней и на боковых (базальных) сторонах плазмалеммы соответственно);

**Сокращение поляризованных клеток.** при сокращении апикальных поверхностей поляризованных клеток происходит изменение формы всего клеточного пласта.

**Образование колбовидных клеток.** формируются при поляризации. Сохраняя контакт с поверхностью, могут сокращаться, перемещаться внутрь и тянуть за собой другие клетки пласта.

**Способность клеток к амeboидным движениям,** обеспечивающим активность особых групп клеток: адгезивность и подвижность неодинаковы у клеток разных листков (клетки эктодермы способны распространяться над мезодермой и энтодермой, клетки мезодермы могут инвагинировать в любое скопление клеток, клетки энтодермы относительно неподвижны).

**Роль внеклеточного матрикса.** Попад внутрь бластоцеля, клетки движутся по внеклеточному матриксу. Для их успешной миграции важны два белка. Один из них – **фибронектин**. Это высокомолекулярный гликопротеин, являющийся обычным компонентом базальных мембран. Вторая важная составляющая часть внеклеточного матрикса – *сульфатированные гликопротеины* клеточной поверхности мигрирующих клеток.

Важную роль в миграции клеток внутри бластоцеля, особенно у высших позвоночных (птиц и млекопитающих), играют внеклеточные сложные полисахариды. Одним из них является **гиалуроновая кислота**. Она накапливается в бластоцеле, покрывая сплошным слоем поверхность вступающих в бластоцель клеток, поддерживая их в диспергированном состоянии за счет способности значительно увеличивать свой объем в воде.

В регуляции путей развития важную роль играют несколько десятков белков, именуемых факторами роста, которые в организме животных регулируют клеточные деления и дифференцировку, а также возникновение тканей. Подобно нейромедиаторам в нервной системе такие факторы, по-видимому, используются в разных обстоятельствах для передачи различных сигналов между клетками.