

БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра физиологии человека и животных

ГАСТРУЛЯЦИЯ

**Методические указания
по курсу «Биология индивидуального развития»
для студентов биологического факультета
специальности 1-31 01 01 «Биология»**



**МИНСК
2006**

УДК 611.06
ББК 28.03
Г 22

А в т о р ы - с о с т а в и т е л и :
Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров

Рекомендовано Ученым советом
биологического факультета
12 января 2006 г., протокол № 5

Р е ц е н з е н т
кандидат биологических наук,
А. М. Ходосовская

Гастрюляция : метод. указания / авт.-сост.: Г. Т. Маслова,
Г 22 А. В. Сидоров. – Мн. : БГУ, 2006. – 23 с.

В данном издании изложены методические указания по курсу «Биология индивидуального развития». Предназначено для студентов биологического факультета специальности 1-31 01 01 «Биология».

УДК 611.06
ББК 28.706

© БГУ, 2006

СОДЕРЖАНИЕ

Общая характеристика и определения.....	3
Способы гастрюляции.....	3
Закладка мезодермы и формирование целома.....	7
Презумптивные карты зародышей.....	10
Зародышевые листки и их производные.....	10
Периодизация гастрюляции.....	13
Формирование осевых органов.....	13
Причины и механизмы гастрюляции.....	14
Контрольные вопросы.....	21
Литература.....	22

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

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 **гаструлой**.

Бластула состоит из большого числа клеток, локализация которых определяется еще в период дробления. Во время гастрюляции эти клетки занимают новые положения и приобретают новых соседей. В этот период устанавливается план строения многослойного тела животного.

Гастрюляция является промежуточным этапом единого динамического процесса, в течение которого органообразующие участки бластулы перестраиваются так, чтобы затем было легче перейти к органогенезу и сформировать организм.

Клетки, которые в будущем образуют энтодермальные и мезодермальные органы попадают внутрь зародыша, тогда как клетки из которых возникнут кожа и нервная система распространяются по его поверхности (органы эктодермального происхождения). Таким образом, три зародышевых листка – наружная эктодерма, внутренняя энтодерма и лежащая между ними мезодерма впервые формируются в процессе гастрюляции. При этом создаются условия для взаимодействия между ними.

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. Бодемер, 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**

Представляет собой вворачивание участка клеточной стенки зародыша подобно тому, как вдавливается внутрь мягкая стенка резинового мяча, когда на него нажимают. При инвагинации механическая целостность стенки бластулы не нарушается. Впячивание одного из участков бластодермы внутрь осуществляется целым пластом (рис. 1).



Рис. 1. Схема процесса инвагинации:
А – движение пласта клеток; Б – инвагинационная гастрала

У ланцетника впячиваются клетки вегетативного полюса, а у земноводных инвагинация происходит на границе между анимальным и вегетативным полюсом в области *серого серпа*. Процесс инвагинации возможен только в яйцах с небольшим или средним количеством желтка. В результате образуется двуслойный 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 *зубами бластопора*.

Судьба бластопора у разных животных неодинакова. 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**

При этом происходит вворачивание внутрь зародыша увеличивающегося в размерах наружного пласта клеток, который распространяется по внутренней поверхности остающихся снаружи клеток (рис. 2).

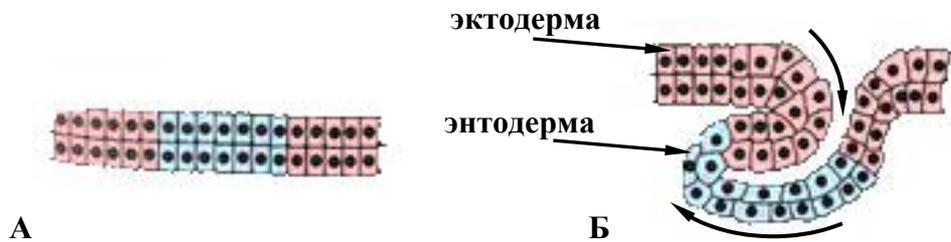


Рис. 2. Схема инволюции:

А - исходный пласт клеток, Б – движения клеточного пласта в ходе инволюции

- **ИММИГРАЦИЯ**

Представляет собой наиболее древний способ гастрюляции, открытый И. И. Мечниковым (1886). 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, так и с двух противоположных (анимального и вегетативного) полюсов – *биполярная* иммиграция (рис. 3).

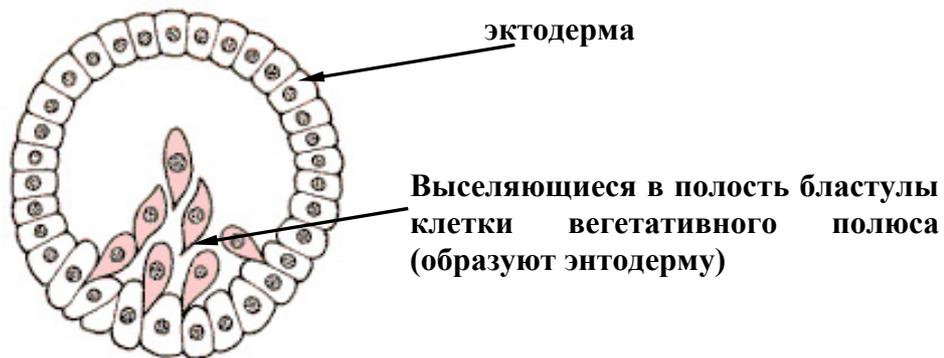


Рис. 3. Униполярная иммиграция (схема)

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.

Униполярная иммиграция характерна почти для всех гидромедуз, особенно тех, которым свойственна плавающая целобластула. Би- и мультиполярная иммиграция, напротив, встречаются гораздо реже. У многих кишечнополостных, которым свойственна иммиграционная гастрюла, происходит столь массовое, активное выселение клеток бластодермы, что бластоцель полностью заполняется их плотной массой и исчезает. Важной особенностью иммиграционной гастрюлы является отсутствие бластопора, а значит нет и характерного для инвагинационной гастрюлы сообщения гастроцеля с внешней средой.

При иммиграции происходит перемещение отдельных клеток или групп клеток, не объединенных в единый пласт. Иммиграция, в том или ином виде, встречается у всех зародышей, но в наибольшей степени характерна для второй фазы гастрюляции высших позвоночных (птиц и млекопитающих).

- **деляминация**

В тех случаях, когда дробление заканчивается образованием бластулы с невыраженной или почти отсутствующей полостью (бластоцелем), например морулы у некоторых кишечнополостных, наблюдается расщепление единого клеточного пласта на два более или менее параллельных. Каждая клетка, образующая бластодерму, путем митотического деления расщепляется и отшнуровывает второй слой (рис. 4).

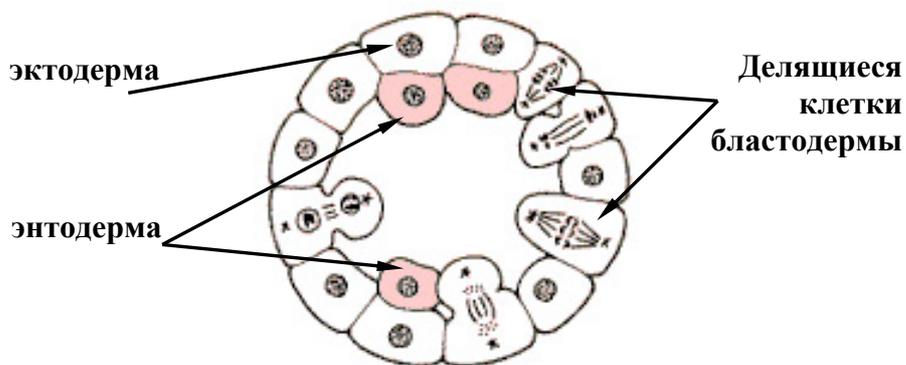


Рис. 4. Деляминация (схема)

При деляминации клеточные перемещения практически отсутствуют. Этот тип гастрюляции ограничивается выравниванием внутренних стенок клеток наружного слоя, причем такое выравнивание нередко идет волной от одной соседней клетки к другой. Вдоль выровненных поверхностей формируется базальная мембрана, отделяющая внешний клеточный слой (эктодерму) от внутренней массы

клеток, которая вся становится энтодермой. Деляминацию можно наблюдать у зародышей с неполным типом дробления, таких как пресмыкающиеся, птицы, низшие млекопитающие.

- **эпиболия**

Представляет движение эпителиальных пластов клеток (обычно эктодермальных), которые распространяются как одно целое, а не индивидуально и окружают глубокие слои зародыша. Другими словами, происходит обрастание мелкими клетками анимального полюса более крупных, отстающих в скорости деления и менее подвижных, клеток вегетативного полюса (рис. 5).

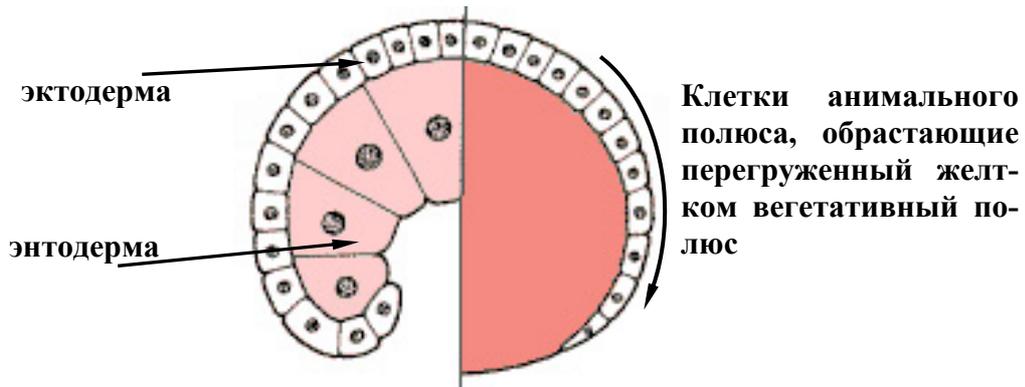


Рис. 5. Эпиболия (схема)

Формирование эпиболической гастролы ярко выражено у земноводных и некоторых организмов с резко телолецитальным строением яиц. В результате у зародышей таких животных бластопор отсутствует и архентерон не формируется. Только впоследствии, когда макромеры делясь становятся меньшего размера, образуется полость - формируется зачаток первичного кишечника.

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.

ЗАКЛАДКА МЕЗОДЕРМЫ И ФОРМИРОВАНИЕ ЦЕЛОМА

После завершения гастрюляции материал, оставшийся на поверхности зародыша, формирует наружный зародышевый листок — эктодерму, а погружившийся любым способом внутренний зародышевый листок (энтодерма) образует впоследствии стенку пищеварительного тракта с его производными. Кроме того, погружившийся внутрь материал

помимо энтодермы содержит и закладку среднего зародышевого листка – **мезодермы**, который потом отделяется от энтодермы.

Таким образом, в связи с гастрულიей, параллельно с ней или на следующем, обусловленном ей же, этапе у всех животных, за исключением кишечнополостных, возникает мезодерма. Это совокупность клеточных элементов залегающих между эктодермой и энтодермой, т.е. в бластоцеле. В результате зародыш становится не двуслойным, а трехслойным. У высших позвоночных трехслойное строение зародышей возникает уже в процессе гастрულიи, тогда как у низших хордовых и у всех других типов в результате собственно гастрულიи образуется лишь двуслойный эмбрион.

В настоящее время вопросы образования мезодермы у животных, в общем, могут считаться решенными в плоскости формально-морфологического описания этих процессов. Если отвлечься от разнообразных деталей формирования мезодермы у разных животных, то можно выделить два принципиально разных пути ее образования.

- **телобластический**

У первичноротых во время гастрულიи на границе между эктодермой и энтодермой, по бокам бластопора, уже имеются две большие клетки (или несколько таких клеток) – телобласты, получившие в ходе делений дробления всю полярную ооплазму. Впоследствии они отделяют от себя мелкие клетки и формируют, таким образом, средний пласт – мезодерму. Постепенно телобласты, давая новые и новые поколения клеток мезодермы, отодвигаются к заднему концу зародыша. По этой причине такой способ закладки называют телобластическим.

Телобластический способ закладки мезодермы встречается, преимущественно, у спирально дробящихся форм. В результате, из потомков 2d и 4d бластомеров 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**. Такой способ образования полостей называется *шизоцельным* или *кавитационным*. В результате такого способа закладки, мезодерма никак не связана с энтодермой, образующейся из других бластомеров. Закладка мезодермы из отдельных, предназначенных к тому бластомеров, имеет также место у большинства круглых червей, некоторых ракообразных и в ряде других групп первичноротых животных.

- **энтероцельный**

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, не различима. Прослеживая судьбу закладок в обратном, ретроспективном порядке, от поздних стадий развития назад к ранним, можно выяснить какую часть гастрального впячивания выстилает материал будущей мезодермы. Такое впячивание, включающее в себя материал и энтодермы, и мезодермы, а у хордовых еще и хорды, называется первичным кишечником, тогда как гастроцель представляет собой полость первичной кишки.

Мезодерма выселяется из архентерона:

- путем выпячивания его стенок и отшнуровки возникших выпячиваний;
- путем деламинации стенки архентерона;
- путем иммиграции клеток из стенки архентерона.

После отделения мезодермы в составе стенки архентерона остается уже чисто энтодермальный материал и архентерон превращается в полость дефинитивной кишки. Полость отшнуровавшихся мезодермальных карманов – это целом.

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. При образовании гастроцели и целома бластоцель все больше уменьшается, так что от нее остаются лишь щели в промежутках между стенками кишки и целома. Эти щели у некоторых животных превращаются в полости кровеносной системы. Гастроцель же со временем превращается в полость средней кишки.

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. У нематод и некоторых других животных применять понятие зародышевые листки неправомерно, так как у них зачатки будущих органов обособляются в виде отдельных бластомеров, минуя стадию формирования клеточных зародышевых пластов.

Сердцевину ствола эволюционного дерева первичноротых животных образует группа с телобластической закладкой мезодермы, хотя у огромного типа членистоногих телобластичность почти утрачена. С другой стороны, у основания ствола вторичноротых животных находятся иглокожие и бесчерепные с их ярко выраженной энтероцельностью, а у большинства хордовых энтероцельность затушевана.

ПРЕЗУМПТИВНЫЕ КАРТЫ ЗАРОДЫШЕЙ

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

Для выяснения этого вопроса большое значение сыграла 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 (рис. 6).

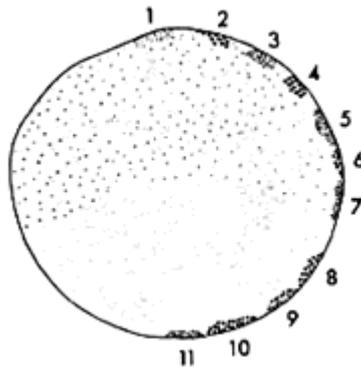
В качестве красящих веществ используют нейтральные краски – нильский голубой, нейтральный красный, метиленовый синий и другие.

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.

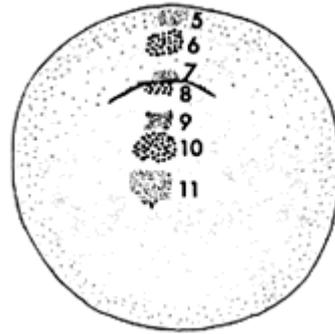
ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ

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

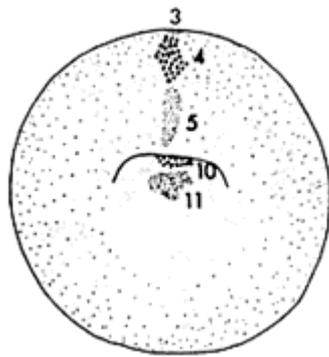
А



Б



В



Г

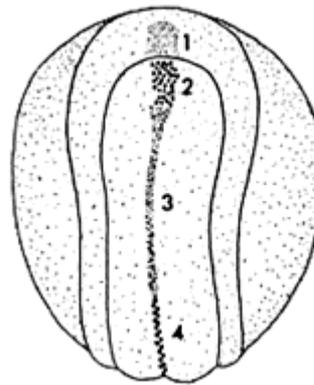


Рис. 6. Маркировка частей зародыша (по Vogt, 1929):

А – Г – последовательные стадии развития зародыша амфибий.

Цифрами указано положение участков эмбриона, окрашенных разными витальными красителями

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. Постепенно развивается определенная форма органов, устанавливаются пространственные и функциональные связи между ними. Процессы *морфогенеза* сопровождаются дифференциацией тканей и клеток, а также избирательным и неравномерным ростом отдельных органов и частей организма.

Начало органогенеза называют периодом *нейруляции*, она охватывает процессы от появления первых признаков формирования нервной пластинки до замыкания ее в нервную трубку. Параллельно

формируются хорда и вторичная кишка (кишечная трубка), а лежащая по бокам от хорды мезодерма расщепляется в краниокаудальном направлении на сегментированные парные структуры – сомиты, т.е. параллельно с процессами гастрюляции идет образование осевых органов (нервная трубка, хорда, вторичная кишка).

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

Из эктодермы развиваются:

Эпидермис кожи и его производные (волосы, ногти, перья, сальные, потовые и молочные железы), компоненты органов зрения (хрусталик и роговица), слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов. Важнейшими эктодермальными производными являются нервная трубка, нервный гребень и образующиеся из них все нервные клетки. Органы чувств, передающие нервной системе информацию о зрительных, звуковых, обонятельных и иных стимулах, также развиваются из эктодермальных закладок. Например, сетчатка глаза образуется как вырост мозга и, следовательно, является производным нервной трубки, тогда как обонятельные клетки дифференцируются прямо из эктодермального эпителия носовой полости.

Производными энтодермы являются:

Эпителий желудка и кишки, клетки печени, секреторные клетки поджелудочной железы, слюнных, кишечных и желудочных желез. Передний отдел эмбриональной кишки образует эпителий легких и воздухоносных путей, а также секреторные клетки передней и средней доли гипофиза, щитовидной и паращитовидной желез.

Из мезодермы формируются:

Скелет, скелетная мускулатура, соединительно-тканная основа кожи (дерма), органы выделительной и половой систем, сердечно-сосудистая система, лимфатическая система, плевра, брюшина и перикард.

Из **мезенхимы**, имеющей смешанное происхождение за счет клеток трех зародышевых листков, развиваются все виды соединительной ткани, гладкая мускулатура, кровь и лимфа. Мезенхима – это часть среднего зародышевого листка, представляющая рыхлый комплекс разрозненных амeboподобных клеток. Мезодерма и мезенхима отличаются друг от друга по своему происхождению. Мезенхима большей частью эктодермального происхождения, начало же мезодерме дает энтодерма. У позвоночных, однако, мезенхима, в меньшей своей части, эктодермального происхождения, основная же масса мезенхимы имеет общее с остальной мезодермой происхождение. Несмотря на

отличное от мезодермы происхождение, мезенхима может рассматриваться как часть среднего зародышевого листка.

Зачаток конкретного органа формируется первоначально из определенного зародышевого листка, но затем орган усложняется и в итоге в его образовании принимают участие два или три зародышевых листка.

ПЕРИОДИЗАЦИЯ ГАСТРУЛЯЦИИ

Для удобства рассмотрения хода гастрюляции и ее результатов у хордовых весь процесс условно разделен на 2 этапа: *ранний и поздний*.

В течение ранней гастрюляции первоначально единый пласт клеток бластулы, реорганизуясь любым из приведенных выше способов, образует два слоя: наружный слой клеток - **эпибласт** (у низших хордовых это эктодерма) и внутренний - **гипобласт** (у низших хордовых это энтодерма). Таким образом, в результате ранней гастрюляции формируется двуслойный зародыш и бластопор, а у млекопитающих и птиц, кроме этого, еще и некоторые внезародышевые органы.

В ходе поздней гастрюляции образуется мезодерма и комплекс осевых органов, а также внезародышевые органы. После появления мезодермы и определенных преобразований слои эпи- и гипобласта называются, соответственно, экто- и энтодермой.

ФОРМИРОВАНИЕ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ

Осевые органы – это хорда, нервная и кишечная трубки. Независимо от вида животного, те клетки, которые мигрируют через область дорсальной губы бластопора, в дальнейшем преобразуются в хорду, а через область латеральных (боковых) губ бластопора - в третий зародышевый листок – мезодерму. У высших хордовых животных (птицы и млекопитающие) вследствие иммиграции клеток зародышевого щитка, бластопор в ходе гастрюляции не формируется. Клетки, мигрировавшие через дорсальную губу бластопора формируют хорду – плотный клеточный тяж, расположенный по средней линии зародыша между экто- и энтодермой. Под ее влиянием в наружном зародышевом листке начинает формироваться нервная трубка и только в последнюю очередь энтодерма образует кишечную трубку.

Формирование нервной трубки непосредственно связано с нейруляцией – закладкой центральной нервной системы. Нейруляция очень важный и интересный период в развитии зародыша не только потому, что происходит закладка сложнейшей системы, но и вследствие

того, что при формировании нервной трубки отмечается теснейшее взаимодействие между прилегающими друг к другу структурами: эктодермой, хордой и мезодермой.

Следует подчеркнуть, что одно из главных последствий морфогенетических перемещений состоит в том, что группы клеток, которые прежде могли быть значительно удалены друг от друга, настолько сближаются, что между ними становятся возможными взаимодействия, которые носят название *индукционных*. Нейруляция, в частности, формирование нервной трубки, является результатом таких индукционных воздействий.

На указанном этапе развития у животных реализуется общий план строения организма и только затем начинается окончательная дифференцировка тканей, органов и систем.

ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ ГАСТРУЛЯЦИИ

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

- **увеличение числа клеток посредством делений**

Особенно актуально при эпиболии, 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 эпиболии (рис. 7).

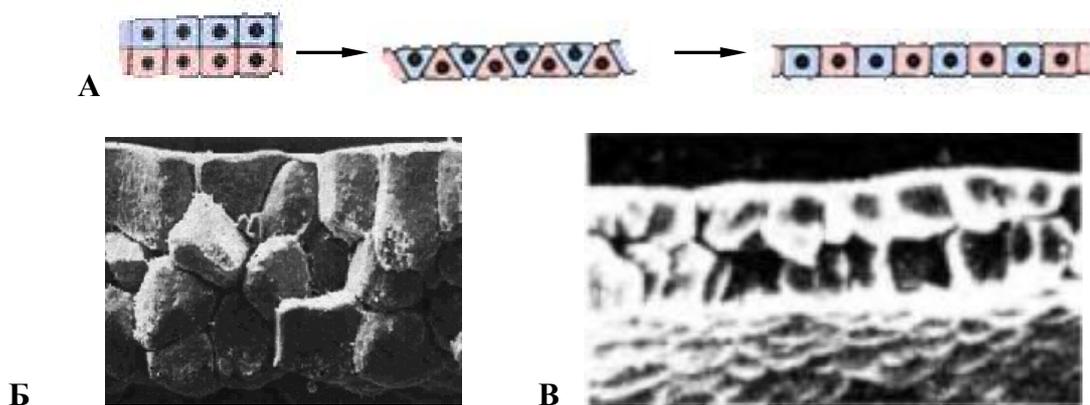


Рис. 7. Интеркаляция нескольких глубоких слоев клеток (Б, В по Гилберту, 1993):
А – схема процесса; *Б* – строение крыши бластулы лягушки на стадии средней бластулы; *В* – тоже на стадии средней гаструлы

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 гастрюляции у амфибий (рис. 8).

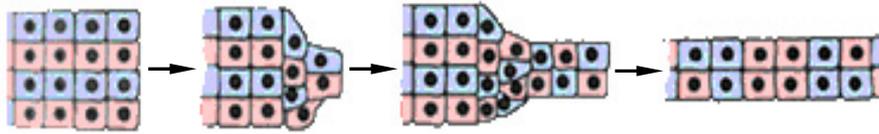


Рис. 8. Конвергентное растяжение (схема)

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**

Любое активное изменение формы эпителиального пласта в период гастрюляции и нейруляции начинается с того, что его клетки поляризуются, т.е. вытягиваются в перпендикулярном или косом направлении по отношению к поверхности пласта. Поляризация клеток основана на сложных перестройках цитоскелета и клеточной мембраны: сборке микротрубочек и микрофиламентов и их ориентации по длинной оси поляризующейся клетки, а также движениями, так называемых, интегральных белков. В результате этих движений происходит перераспределение ионных каналов и насосов в плазмалемме. Первые концентрируются на внешней стороне клетки, а вторые на боковых и базальных сторонах. Поляризация обуславливает протекание в клетках направленного эндо- и экзоцитоза.

Поляризация затрагивает не одну клетку, а целый клеточный пласт, т.е. поляризация одной клетки побуждает соседнюю к такому же превращению. Этот процесс осуществляется лишь при наличии клеточных контактов и поэтому носит название *контактной клеточной поляризации*.

Клетки не могут оставаться в состоянии поляризации неограниченно долго. Через определенное время происходит деформация поляризованной клетки, которая уменьшает отношение ее поверхности к объему (сокращение). Этот процесс осуществляется сократительным аппаратом клетки – микрофиламентами. В ходе последовательных сокращений пласт изгибается, происходит элементарное морфогенетическое перемещение.

- **сокращение поляризованных клеток**

В результате сокращения апикальных поверхностей поляризованных клеток происходит изменение формы всего клеточного пласта образованными ими (рис. 9). Подобные сокращения клеток нейроэктодермы играют важную роль в формировании нервной трубки. В данном случае движущей силой является сокращение кольца актиновых микрофиламентов, окружающих апикальные края клеток и связанных с мембраной клетки посредством интегрального белка **спектрина**.

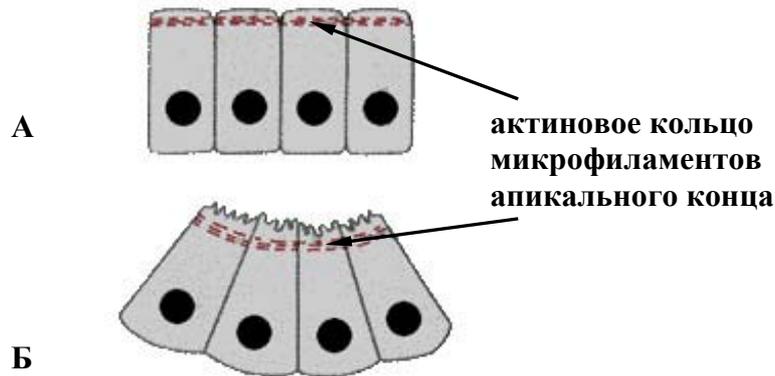


Рис. 9. Сворачивание пласта клеток (схема):
А, Б – последовательные стадии процесса

- **образование колбовидных клеток**

В ходе поляризации формируются так называемые колбовидные клетки (рис. 10).

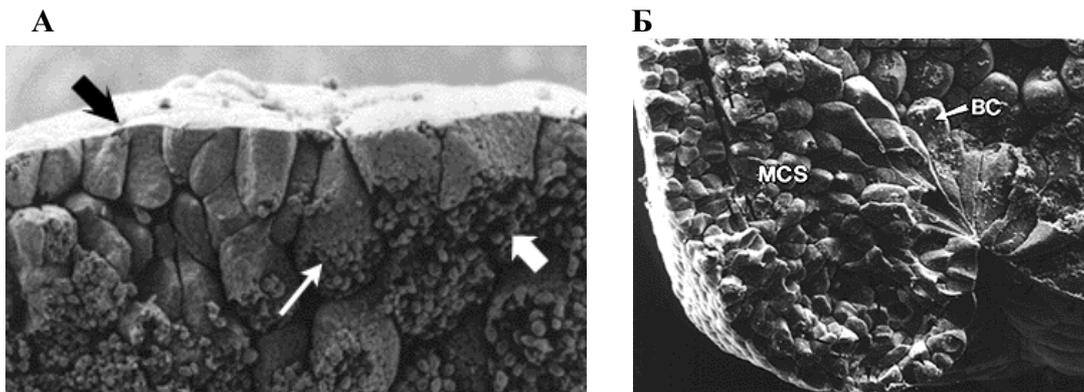


Рис. 10. Колбовидные клетки (по Гилберту, 1993):

А – бокаловидные клетки (тонкая светлая стрелка) до начала инвагинации поверхностного слоя (темная стрелка) внутрь глубоких слоев (толстая светлая стрелка) бластулы; Б – формирующийся бластопор зародыша амфибий (ВС – бокаловидные клетки, MCS – мезодермальные клетки)

Основная часть тела каждой клетки смещена внутрь зародыша, сохраняя контакт с поверхностью посредством узкого цитоплазматического тяжа. Они способны сокращаться, активно перемещаться внутрь, и тянуть за собой остальные клетки пласта. В результате начинает формироваться и постепенно увеличиваться полость архентерона.

Тем не менее оказалось, что после того, как сформировались колбовидные клетки, они не имеют особого отношения к увеличению размеров гастроцеля. Частичное или полное удаление этих клеток не предотвращает инволюцию прилежащих к ним клеток в бластопор.

Главным фактором движения клеток внутрь зародыша является инволюция глубоких клеток краевой зоны бластулы. Эти клетки вворачиваются внутрь и мигрируют к анимальному полюсу по внутренним поверхностям еще неинволюировавших глубоких клеток (рис. 11). Удаление лидирующих глубоких клеток краевой зоны останавливает формирование архентерона.

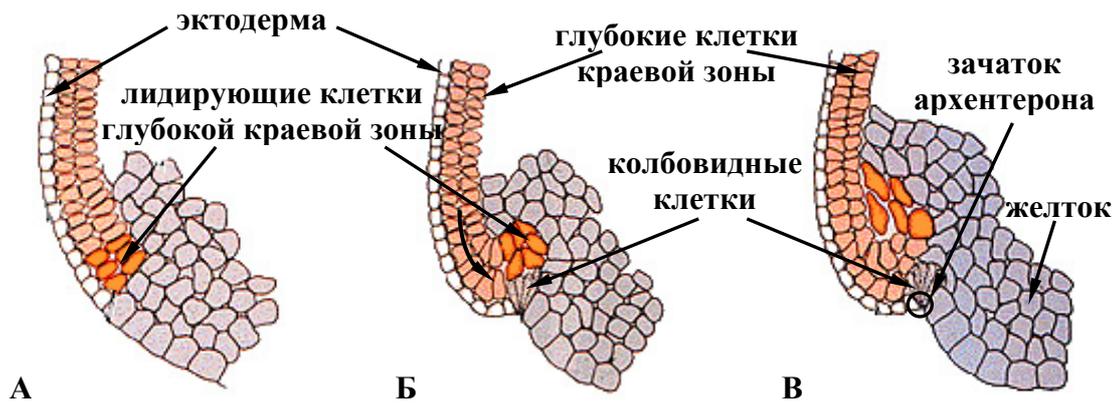


Рис. 11. Модель клеточных движений в период гастрюляции (по Гилберту, 1993):
A, B, C – последовательные стадии процесса

Таким образом, колбовидные клетки ответственны лишь за образование начального углубления бластопора, а движущая сила инволюции заключена в глубоком слое краевых клеток.

- **способность клеток к амебоидным движениям**

Адгезивность и подвижность неодинаковы у клеток разных листков. Так клетки эктодермы, контактируя друг с другом, образуют непрерывный пласт, т.е. эпителизируются.

Они способны распространяться над мезодермой и энтодермой. Клетки мезодермы имеют тенденцию инвагинировать в любое

находящееся поблизости скопление клеток, а клетки энтодермы относительно неподвижны.

Для гастрюляции характерна активность особых групп клеток. Так у морских ежей в начале гастрюляции необычайно активны клетки первичной мезенхимы (рис. 12).

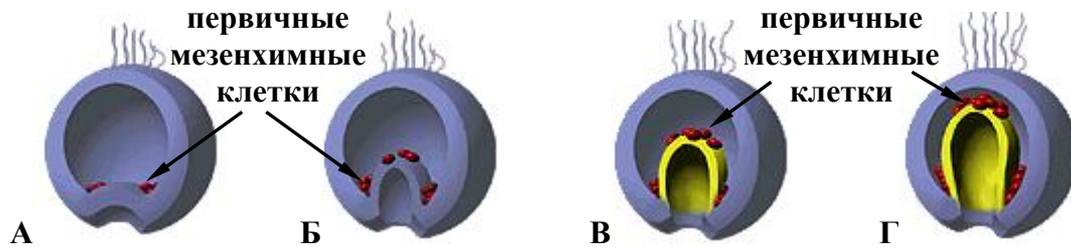


Рис. 12. Поведение мезенхимных клеток при гастрюляции у морского ежа (схема): А – первичные мезенхимные клетки мигрировали внутрь бластоцеля; Б – вторичные мезенхимные клетки попадают внутрь вместе с инвагинирующей первичной кишкой; В, Г – мезенхимные клетки сохраняют свое положение на вершине архентерона, а сокращение их нитевидных отростков, прикрепленных к внутренней поверхности эктодермы, способствует инвагинации архентерона

Они перемещаются от внутренней стенки зародыша в области бластопора в бластоцель, выпускают ламеллоподии (рис. 13) и активно мигрируют к тому месту, где они образуют скелет.

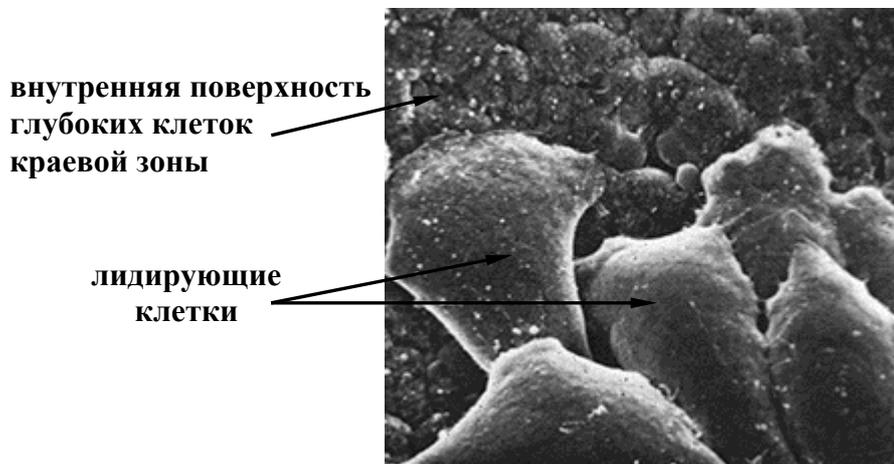


Рис. 13. Мигрирующие при помощи ламеллоподий лидирующие клетки мезодермы зародыша шпорцевой лягушки

Вслед за ними начинает активно инвагинировать остальная часть зародыша.

- **роль внеклеточного матрикса**

Попав внутрь бластоцеля клетки с помощью ламеллоподий

мигрируют по внеклеточному матриксу. Для их успешной миграции важны 2 белка.

Один из них – **фибронектин**. Это высокомолекулярный гликопротеин (400 кДа), являющийся обычным компонентом базальных мембран.

Исследования показали, что во время гаструляции сродство мигрирующих клеток к данному белку резко возрастает, а сам процесс миграции зависит от концентрации фибронектина (рис. 14).

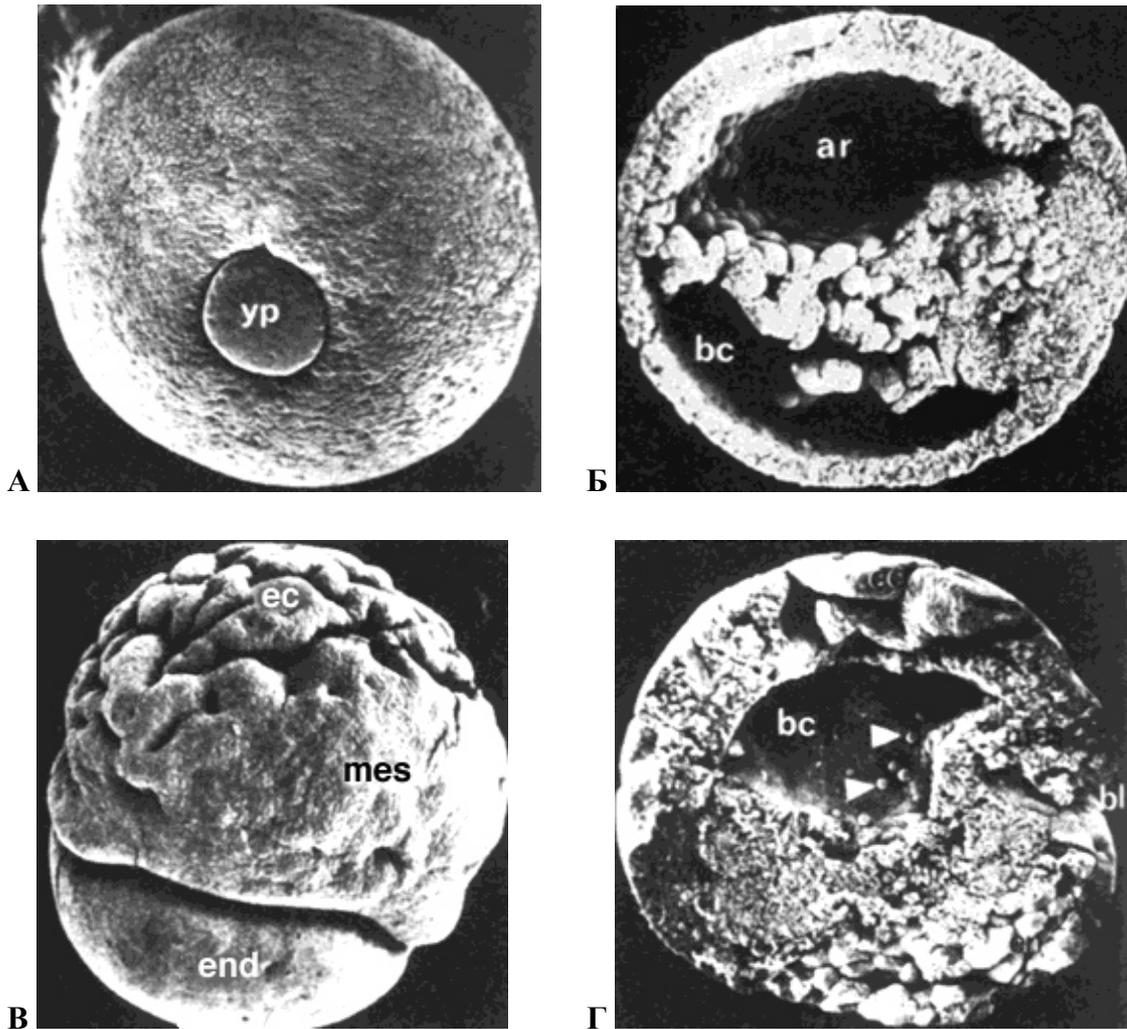


Рис. 14. Роль фибронектинового матрикса в процессах гаструляции у амфибий (по Гилберту, 1993):

А, Б – нормально развившаяся бластула (вид со стороны желточной пробки и поперечный разрез, ур - желточная пробка, ar – архентерон, bc - бластоцель); *В, Г* – тоже после инъекции синтетического пептида, препятствующего связыванию мигрирующих клеток с фибронектином (bl – бластопор, ec – эктодерма, mes – мезодерма, end – энтодерма)

Клетки связываются с определенным участком фибронектина, содержащим специфическую последовательность из 10 аминокислот.

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**, линейный полимер глюконовой кислоты и N-ацетилглюкозамина. 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.

Как ни разнообразны типы гаструляции, существуют общие изменения на клеточном уровне, которые приводят к морфогенетическим перемещениям. Клеточные деления, возникающие в определенном регионе в связи с особыми внешними условиями и воздействиями, создают механические напряжения в пласте. Эти напряжения ведут к возникновению поляризации, которая несет информацию о направлении будущего перемещения, а его реализация, т.е. собственно перемещение, происходит во время сокращения. Морфогенетические движения на протяжении всего развития являются активными. Их источники энергии и исполнительные механизмы находятся внутри того участка, который испытывает ту или иную деформацию.

Факторами организации могут являться механические натяжения тканей зародыша. Первым фактором, обусловившим натяжение эмбриональных тканей, является тургорное давление в полости бластоцеля, растягивающее крышу бластоцеля. Если ослабить его - возникают нарушения в морфогенезе и структуре органов.

Таким образом, в основе большинства формообразовательных процессов лежат клеточные деления, вызывающие, в свою очередь, возникновение механических напряжений в пласте клеток, приводящих к изменению формы зародка.

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.

Контрольные вопросы

1. *Определение гастрюляции. Периодизация гастрюляции.*
2. *Типы движений при гастрюляции.*
3. *Телобластический и энтероцельный способы закладки мезодермы.*
4. *Образование вторичной полости тела (целома).*
5. *Производные зародышевых листков.*
6. *Клеточные основы процесса гастрюляции.*

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Белоусов Л. В. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 95–118.
2. Голиченков В. А., Иванов Е. А., Никерясова Е. Н. Эмбриология. М.: Академия, 2004. С. 95–103.
3. Токин Б. П. Общая эмбриология. М.: Высш. школа, 1987. С. 108–159.

Дополнительная

4. Гистология, цитология и эмбриология: Атлас / Под ред. О. В. Волковой, Ю. К. Елецкого. М.: Медицина, 1996.
5. Алмазов И. В., Сутулов Л. С. Атлас по гистологии и эмбриологии. М.: Медицина, 1978.
6. Гилберт С. Биология развития. Т. 1. М.: Мир, 1993.
7. Карлсон Б. М. Основы эмбриологии по Пэттену. Т. 1. М.: Мир, 1983.
8. Кноррэ А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека. М.: Медицина, 1967.

Учебное издание

Г А С Т Р У Л Я Ц И Я

**Методические указания
по курсу «Биология индивидуального развития»
для студентов биологического факультета
специальности 1 – 31 01 01 «Биология»**

А в т о р ы - с о с т а в и т е л и
Маслова Галина Трофимовна
Сидоров Александр Викторович

В авторской редакции

Ответственный за выпуск
А. В. Сидоров

Подписано в печать 24.01.2006. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. 1,34. Уч.-изд. л. 1,02. Тираж 55 экз. Зак.

Белорусский государственный университет.
Лицензия на осуществление издательской деятельности №02330/0056804 от 02.03.2004.
220050, Минск, проспект Независимости, 4.

Отпечатано с оригинала-макета заказчика
на копировально-множительной технике
биологического факультета
Белорусского государственного университета.
220064, Минск, ул. Курчатова, 10.