



Geotria australis

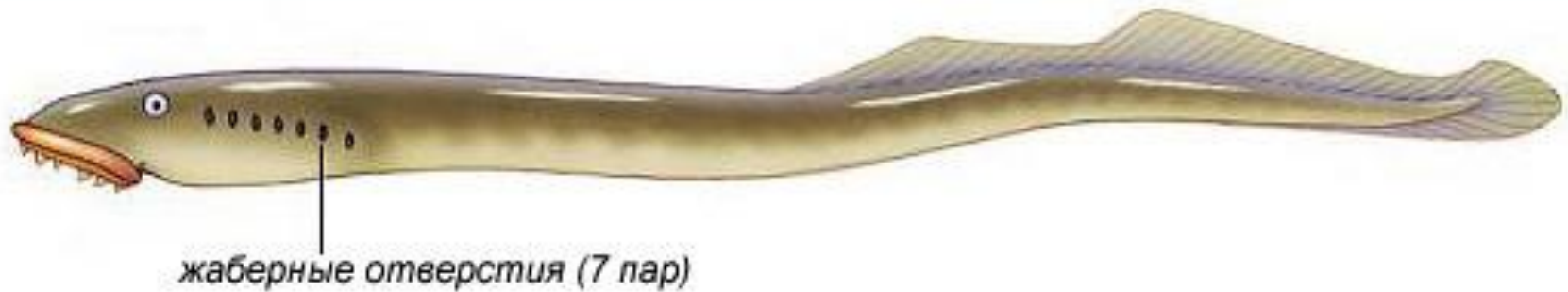
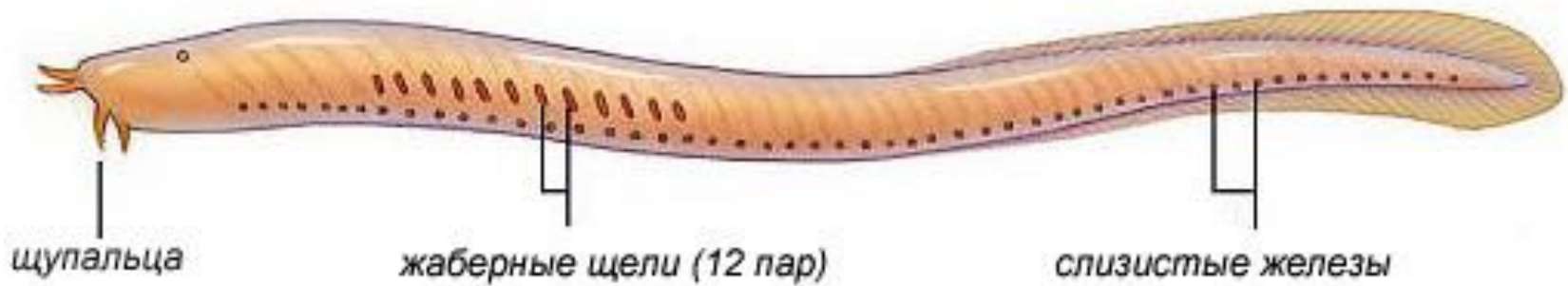
Развитие миног (Petromyzontida)

Положение миног в основании филогенетического древа Позвоночных всегда привлекало к этой группе внимание эмбриологов 19-го – начала 20-го столетия (Schultze, 1856; Kupffer, 1890; Götte, 1890; Koltzoff, 1901 и др.), изучавших закономерности эволюции и филогенетическое положение отдельных крупных таксонов. Именно в этот период были получены основные сведения по морфологии развития этих животных. Эта работа не прекращается и в наши дни, только теперь она проводится с применением молекулярно-генетического подхода для решения таких вопросов как участие системы *нейрального гребня* и *плакод* в эволюции черепа, челюстей, как проблема происхождения головы Позвоночных (Kuratani et al., 1999, 2001 и др.). **Миноги оказались одним из главных объектов спора о филогенетических отношениях среди Черепных** (Janvier, 1996, 2001; Ota and Kuratani (2006).

Известно около 24 видов миног, в составе 5 родов (Petromyzon, Entosphenus, Caspiomyzon, Lampetra, Ichthyomyzon) с 16-20 видами – в северном полушарии, и 2 рода (Geotria, Mordacia) с 4 видами – в южном полушарии.

Миксина и минога (внешний вид)

А. Миксина



Б. Минога

Анатомические особенности организации представителей подкласса

Тело вытянутое, *угревидной формы*, округлое со скользкой покрытой слизью кожей. Один или два *медиальных плавника*, нет парных плавников.

Скелет волокнистый или хрящевой; хорда присутствует и во взрослом состоянии; впереди она продолжается очень далеко вперед, достигая уровня *среднего мозга*, что совершенно необычно для позвоночных.

Воронковидный оральный диск и язык с хорошо развитыми *кератиновыми зубами*

Сердце с венозным синусом, предсердием и желудочком; дуги аорты в жаберной области

Семь пар жабр, каждая с наружным жаберным отверстием

Почка – опистонефрос; ионная и осмотическая регуляция жидкостей тела

Жизненные циклы и репродуктивный модус: анадромные и пресноводные организмы;

Дорсальный нервный тяж с дифференцированным головным мозгом, маленький мозжечок; 10 пар черепных нервов, дорсальный и вентральный корешки нервов разделены

Образ жизни:

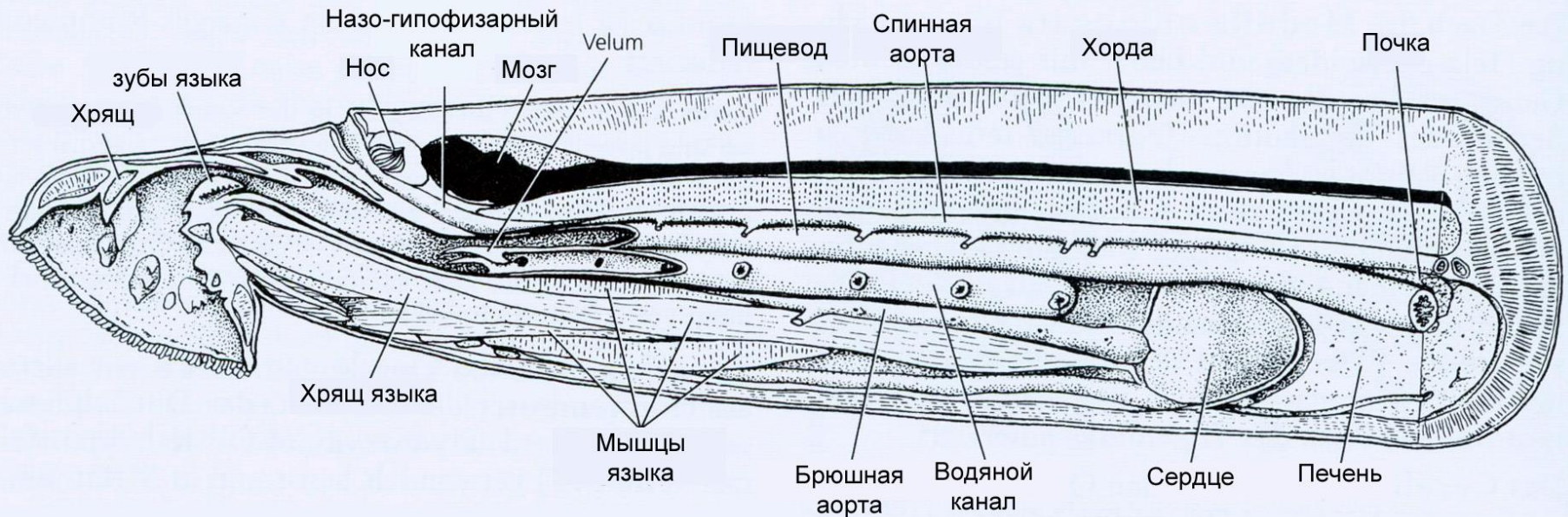
По образу жизни миноги делятся на *паразитирующих* (экзопаразиты) и *непаразитирующих*. Самый крупный представитель миноговых – *морская минога*, *Petromyzon marinus*, достигающая 90-100 см в длину и до 3 кг веса. ММ широко распространена в северной части Атлантического океана у обоих его берегов. В Великих озерах Северной Америки образует озёрную форму. До сооружения обводного канала вокруг Ниагарского водопада встречалась только в верховьях реки Святого Лаврентия и в озере Онтарио. В 1921 году она проникла по каналу Уэлленд в озеро Эри, а позже в озера Гурон и Мичиган.

В наших водах чаще других встречается имеющая промысловое значение, европейская речная минога (*Lampetra fluviatilis*), достигающая 41 см длины.

Циклы размножения: *анадромные* (проходные) формы и *оседлые* (пресноводные). В наши реки речная минога поднимается из Балтийского моря. Ход в реки начинается в конце мая – начале июня и продолжается до октября или даже ноября. Миноги, вошедшие в реки в конце лета – начале осени остаются в них около года, ничем не питаюсь. За это время у них происходят заметные как *внешние, так и внутренние изменения*: созревает икра и молоки, у самцов вырастает половой сосочек. Кишечник дегенерирует и превращается в тонкий тяж, зубы становятся тупыми, прекращают функционировать слюнные железы, Увеличиваются спинные плавники, а у самок они вырастают.

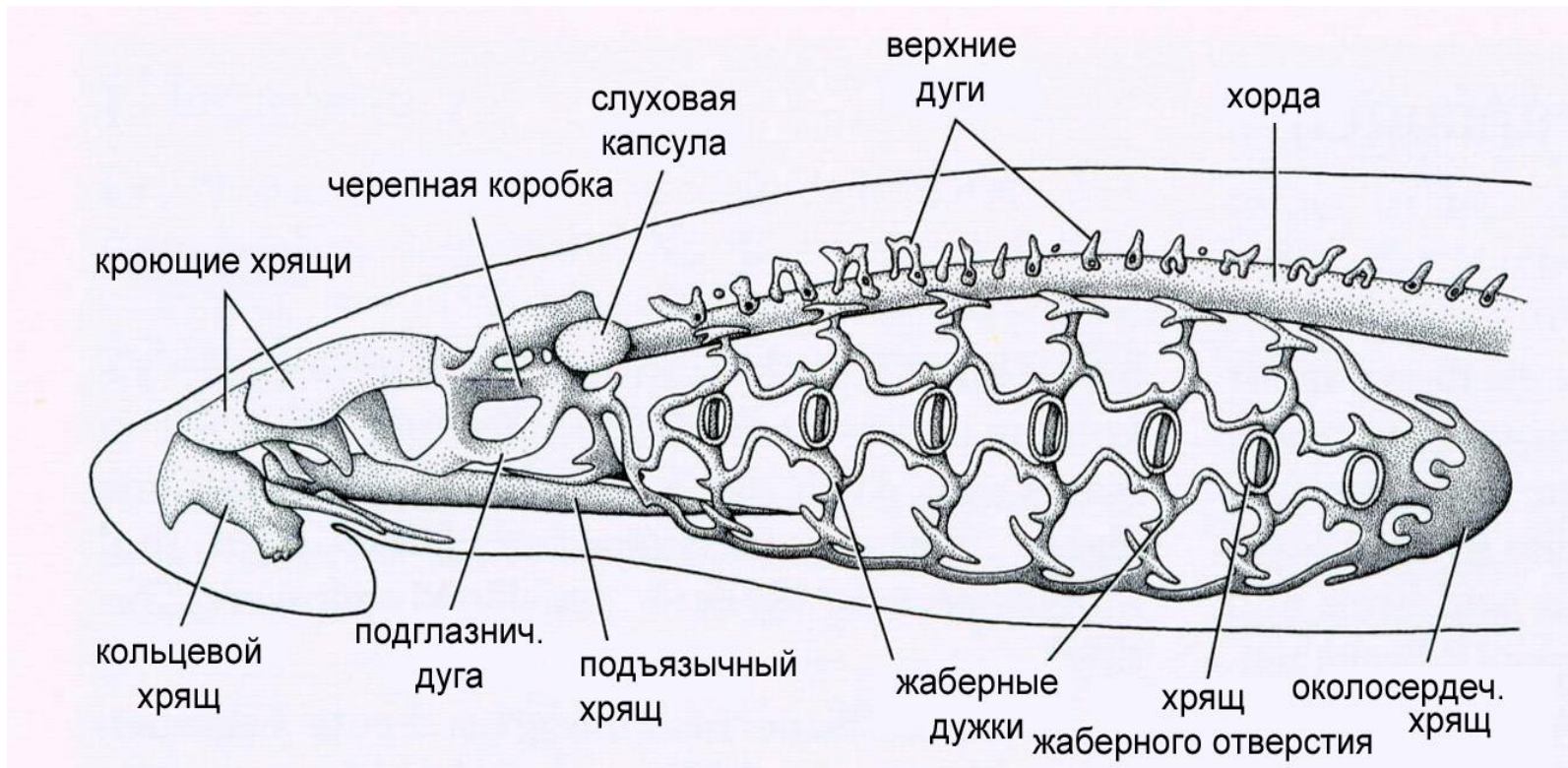
Самое примечательное в преднерестовых изменениях – уменьшение не только веса, но и длины производителей (рост вспять).

Строение переднего отдела тела миноги



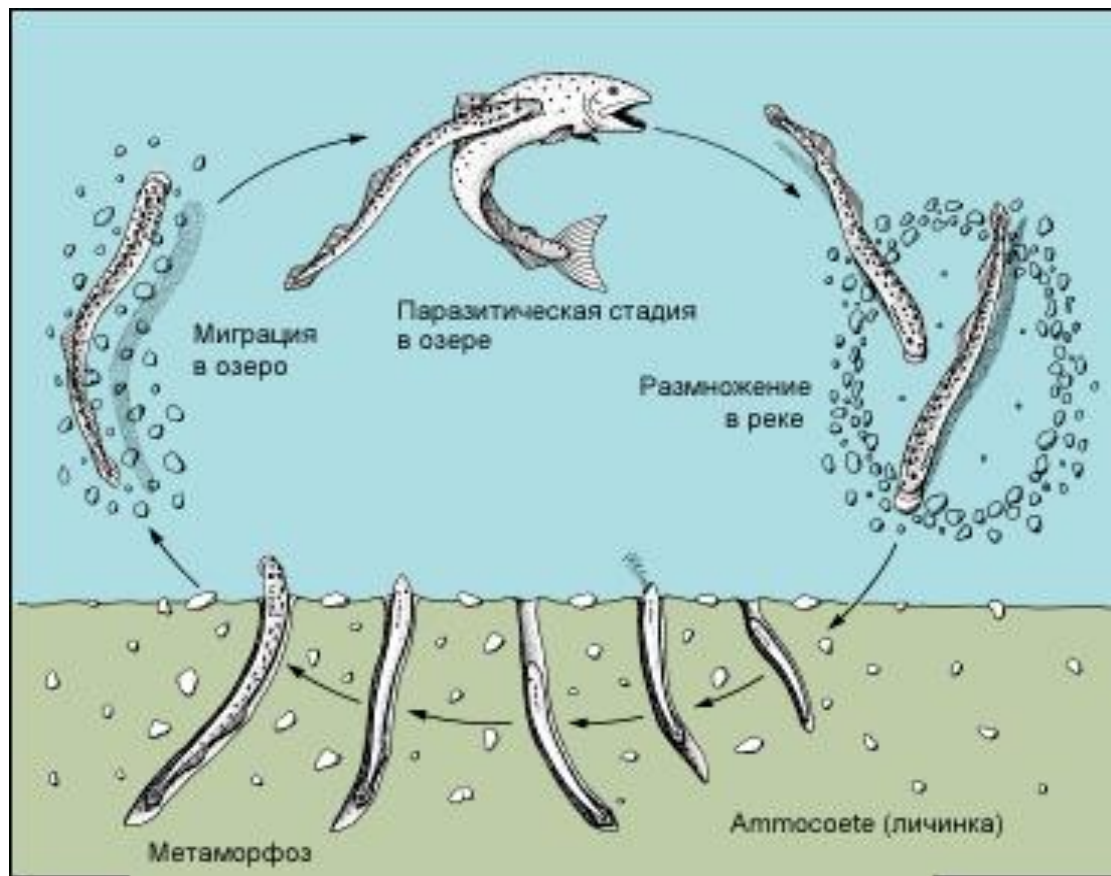
Речная минога, *Lampetra fluviatilis*, продольный разрез. Передний отдел тела взрослого животного. Обращает внимание необычно далеко вперед продвинутая хорда; у миноги хорда достигает уровня среднего мозга.

Череп и висцеральный скелет миноги



Череп, как и весь скелет миноги, выполнен из хряща. Он состоит из трех отделов: *черепной коробки*, *скелета предротовой воронки*, (структуры присущей исключительно миногам) и из *скелета висцерального аппарата*. К переднему краю мозговой коробки прилегает непарная обонятельная капсула (не показана). С боков задней части ч.к. располагаются парные слуховые капсулы, которые у миног в отличие от других позвоночных не входят в состав мозговой коробки.

Жизненный цикл и биология размножения миноги



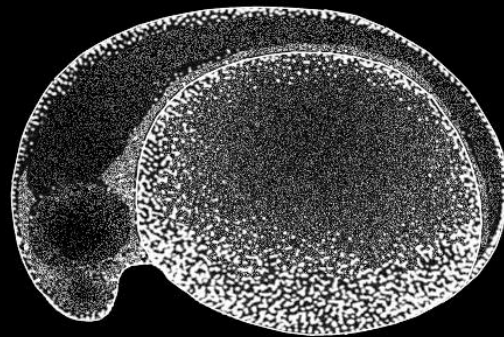
По образу жизни миноги делятся на *паразитирующих* и *непаразитирующих*. Морская минога, *Petromyzon marinus* относится к анадромным видам. Размножается она, как и все прочие миноги, исключительно в реках и ручьях. Там же вылупившиеся из яиц формы проходят очень долгий личиночный период, питаясь органическим детритом и мельчайшими беспозвоночными. После завершения метаморфоза взрослые миноги скатываются в море или в озера (озерная форма) и там, ведя паразитический образ жизни, питаются кровью рыб, нагуливают вес и на следующий год или по прошествии 1,5 лет вновь поднимаются в реки для размножения.. *Взрослые особи после нереста вскоре гибнут*. Такая же участь ожидает и большинство развивающихся зародышей; из яиц их вылупляется всего 1 %.



Жертва – радужная форель



ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ МИНОГИ



ЦИКЛЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Анадромные (проходные) формы и *оседлые* (пресноводные). В наши реки речная минога поднимается из Балтийского моря. Ход в реки начинается в конце мая – начале июня и продолжается до октября или даже ноября. Миноги, вошедшие в реки в конце лета – начале осени остаются в них около года, ничем не питаюсь. За это время у них происходят заметные как *внешние*, так и *внутренние изменения*:

1. Созревает икра и молоки, у самцов вырастает половой сосочек,
2. Кишечник дегенерирует и превращается в тонкий тяж, зубы становятся тупыми, прекращают функционировать слюнные железы,
3. Увеличиваются спинные плавники, а у самок они вырастают,
4. Самое примечательное в преднерестовых изменениях – уменьшение не только веса, но и длины производителей (рост вспять).

Зрелое яйцо.

Яйца миног сферической или грушевидной формы, диаметром около 1,0 мм. Яйца кроме *первичной желточной оболочки* окружены *сложной светопропускающей оболочкой*, состоящей из *наружного прозрачного слоя* и *внутреннего радиально исчерченного слоя* – ***zona radiata***. Иногда эти два слоя объединяют под одним общим названием – *хорион*. [Это название лучше не применять, так как оно уже занято; насекомые вторичная оболочка «хорион» (Гинзбург, 1968)]. Никаких специальных структур (типа микропиле), служащих, с одной стороны, для облегчения проникновения спермия в яйцо, а с другой стороны, препятствующих полиспермии, в яйцевой оболочке у миног не описано (см. слайд 16). После овуляции на анимальном полюсе яйца появляется специфический *султанчик* (венчик, tuft), происхождение и значение которого остается неизвестным (Larsen, 1970).

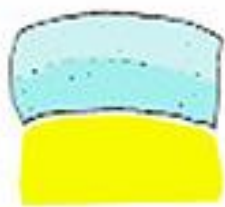
Итак, яйца *телолецитального типа* (но не обособленножелтковые) содержат довольно много желтка, который, как считают, распределен неравномерно; его больше на вегетативном полюсе, где к тому же сосредоточены самые крупные зерна желтка. *Ядро локализовано в центре анимального полушария.*

В цитоплазме зрелого яйца различают *анимальную, вегетативную* и *околоядерную* области. На анимальном полюсе после разрушения зародышевого пузырька образуется *полярная плазма*, что подчеркивает телолецитальный характер яйцеклетки.

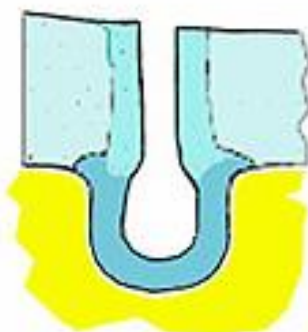
Вариации мест вхождения спермия и микропиле до и после акросомной реакции у некоторых хордовых животных



Оболочники



Миноги



Миксины

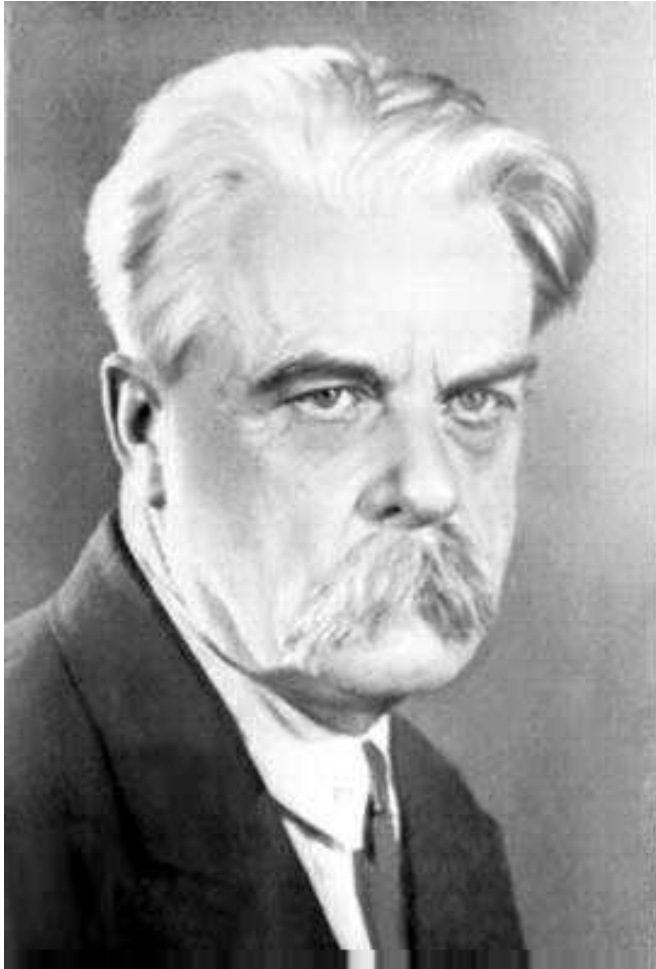


Осетровые



Костистые

Николай Константинович Кольцов



(3.07.1872 - 2.12.1940)

Выдающийся русский биолог-генетик, цитолог, эмбриолог Николай Константинович Кольцов родился в 1872 г в Москве, в 1894 году окончил Московский университет, защитив дипломную работу «Развитие пояса задних конечностей позвоночных». В 1897-1898 гг работал в лаборатории В. Флемминга в Киле и на морских биологических станциях в Неаполе, Роскове и Вилла-Франке. В 1901 году, будучи приват-доцентом Московского университета, защитил магистерскую диссертацию «Развитие головы миноги». В 1916 он был избран ч/к РАН, а в 1917 г на частные средства Н.К. Кольцова был создан Институт экспериментальной биологии (в последствии часть его превратилась в Институт биологии развития, ИБР), первым директором которого был избран Николай Константинович. В круге интересов Н.К. Кольцова постоянно находились вопросы генетики. В 1938 г Н.К. Кольцов был вынужден уйти с поста руководителя Института экспериментальной биологии, а через два года, 2 декабря 1940 года Николай Константинович умер в Ленинграде от обширного инфаркта.

Репродукция миног

Миноги – *раздельнополые животные*. Половые железы непарные. Половые продукты выводятся через *мочеполовой синус*, заканчивающийся (у самцов) *мочеполовым сосочком*.

Нерестятся миноги весной или в начале лета. Самцы начинают подготовку к нересту со строительства гнезда, которое затем завершается с помощью самок. Во время нереста самка прикрепляется к камню над гнездом, самец присасывается к верхней поверхности её головы. Миноги довольно плодовиты (Морская минога откладывает от 24 до 170 тысяч яиц; Европейская минога - в среднем 22 тысячи яиц). Яйца донные (украдемерсальная), снаружи покрыты липкой субстанцией и поэтому не выносятся течением за пределы гнезда. Взрослые особи вскоре после нереста гибнут. Такая же участь ожидает и большинство развивающихся зародышей, из яиц их вылупляется всего 1 %. Развитие у всех видов миног непрямое, и через **2** недели из яйца вылупляется маленькая *личинка (amphocoetes) или пескоройка*.

ЗРЕЛЫЕ ГАМЕТЫ

Овуляция яйца миноги

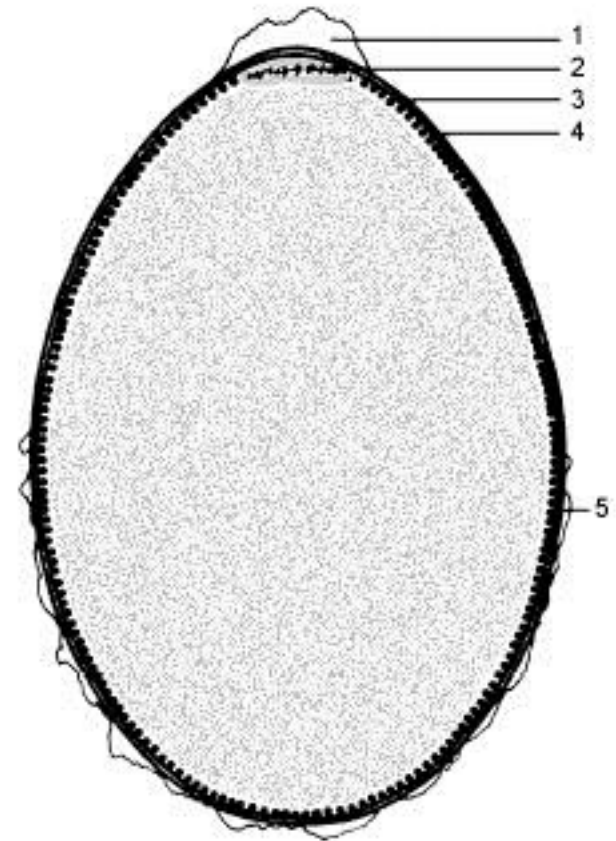
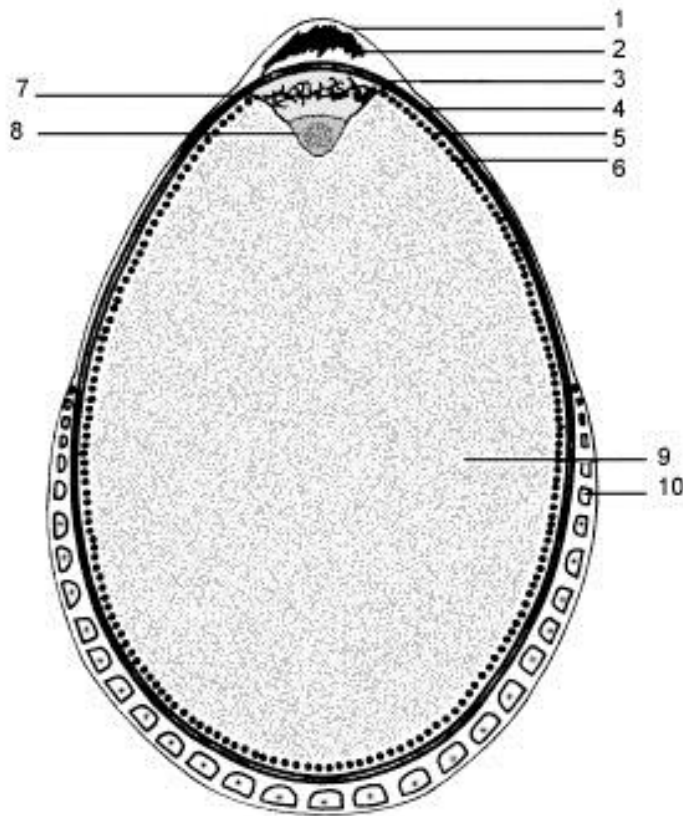
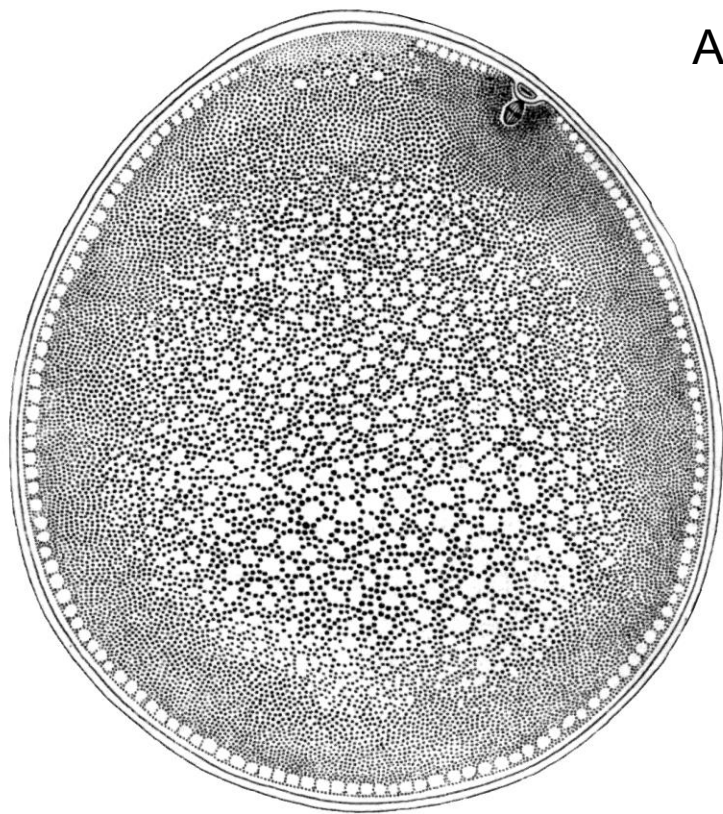


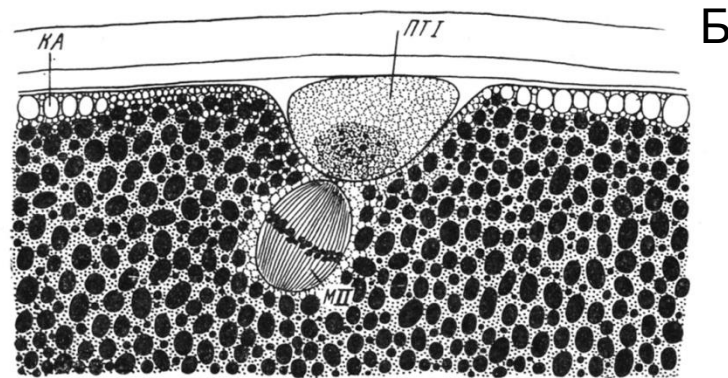
Схема зрелого яйца *Lampetra fluviatilis* в яичнике (А) и овулировавшего яйца до оплодотворения (Б). **А:** 1- тека; 2- аморфный материал; 3- наружный слой zona pellucida; 4- внутренний слой z.p.; 5- кортикальная цитоплазма с кортикальными гранулами (6); 7- полярная плазма; 8- ядро; 9- желток; 10- фолликулярные клетки. **Б:** 1- венчик (tuft); 2- остатки полярной плазмы; 3 и 4 – слои zona pellucida; 5- адгезивный слой (остатки фолликулярных клеток).

По Larsen (1970)

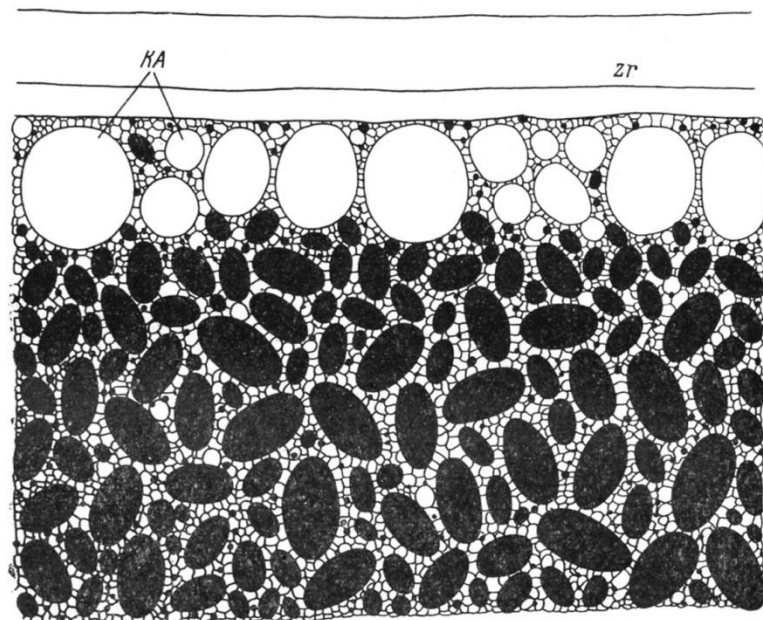
Зрелое неоплодотворенное яйцо речной миноги *Lampetra fluviatilis*



А



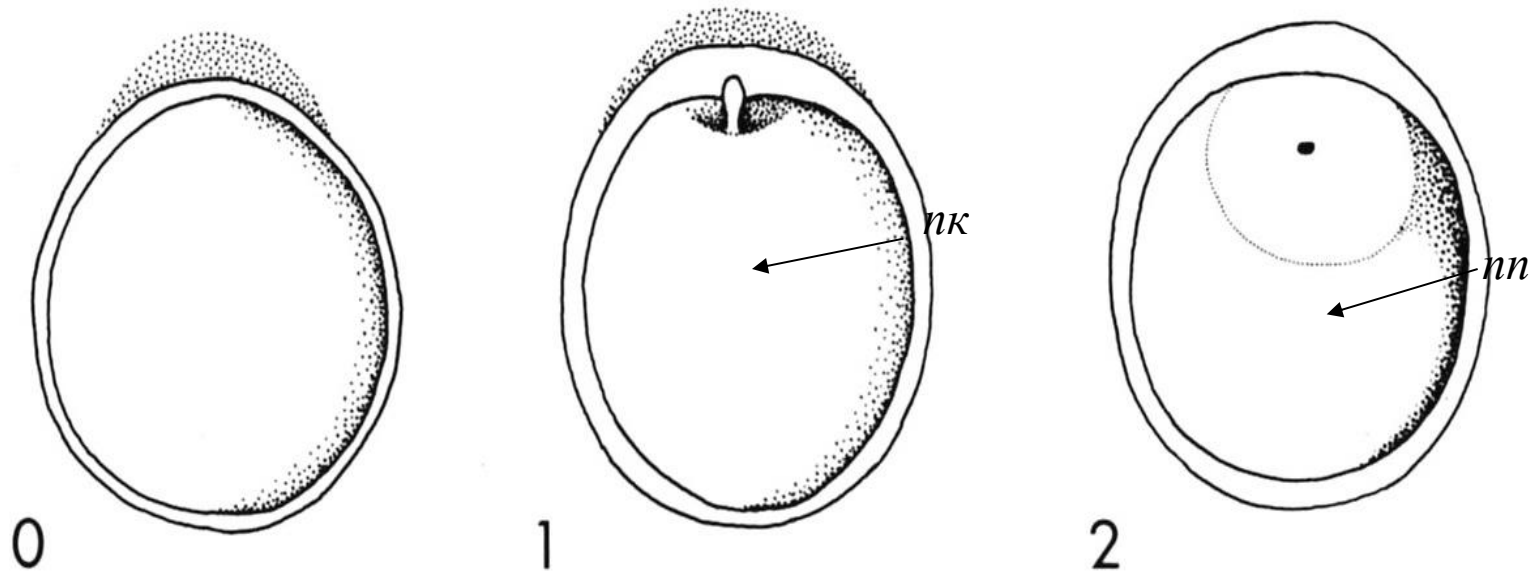
Б



А – разрез яйца по а/в оси; Б – фрагменты поверхности яйца при большем увеличении

Из Гинзбург (1968)

Яйцеклетка и оплодотворение у *Lampetra reissneri*



Дальневосточная минога, *Lampetra reissneri*. (0) Неоплодотворенное яйцо вскоре после овуляции. Кремово-белое яйцо имеет овальную форму, сужаясь к анимальному полюсу. Яйцо окружено клейкой оболочкой, к которой обычно прилипают взвешенные в воде частицы. Размер (0,8x0,6 мм). (1) Яйцо вскоре после оплодотворения. Анимальный полюс становится плоским, появляется перивителлиновое пространство. Показана *экструзия* полярного конуса из сплюсненной полярной области. (2) 30 мин после оплодотворения, стадия «*полярного пятна*». Полярный конус абсорбируется в ооплазму, оставляя позади себя «*полярное пятно*». Яйцо принимает сферическую форму. Размер около 1 мм.

По Y. Tahara, 1988

Сперматозоид

Спермии, длина которых достигает 150 μm , имеют цилиндрическую головку (14 μm) и хвост. Впереди ядра располагается акросома. При контакте взаимодействующих гамет спермий образует акросомальную нить.

Осеменение и оплодотворение. Осеменение наружное, оплодотворение моноспермное (полиспермия предотвращается трансформированной вителлиновой мембраной в момент оплодотворения).

ДРОБЛЕНИЕ. Дробление голобластическое (полное), радиальное, неравномерное. Первые две борозды проходят по меридианам яйца во взаимно перпендикулярном направлении, третья борозда – широтная - делит четырехклеточный зародыш на анимальный квартет микромеров и вегетативный квартет макромеров (обычный стереотип голобластического дробления). От этого стереотипа могут быть отклонения, в частности при дроблении у *P. marginus* третья борозда проходит также в меридиональном направлении.

Синхронность делений дробления у миног соблюдается в течение 3-х митотических циклов. После третьего деления вегетативные бластомеры (потомки вегетативного квартета макромеров) делятся в замедляющемся темпе. Уже на 8-клеточной стадии в центральной области зародыша появляется полость, стенка которой однослойна. Полость по мере дробления заполняется жидкостью и увеличивается в объеме. Пятая борозда зарождается в бластомерах анимального полушария. После шестого деления 64-клеточный зародыш называется *морулой*.

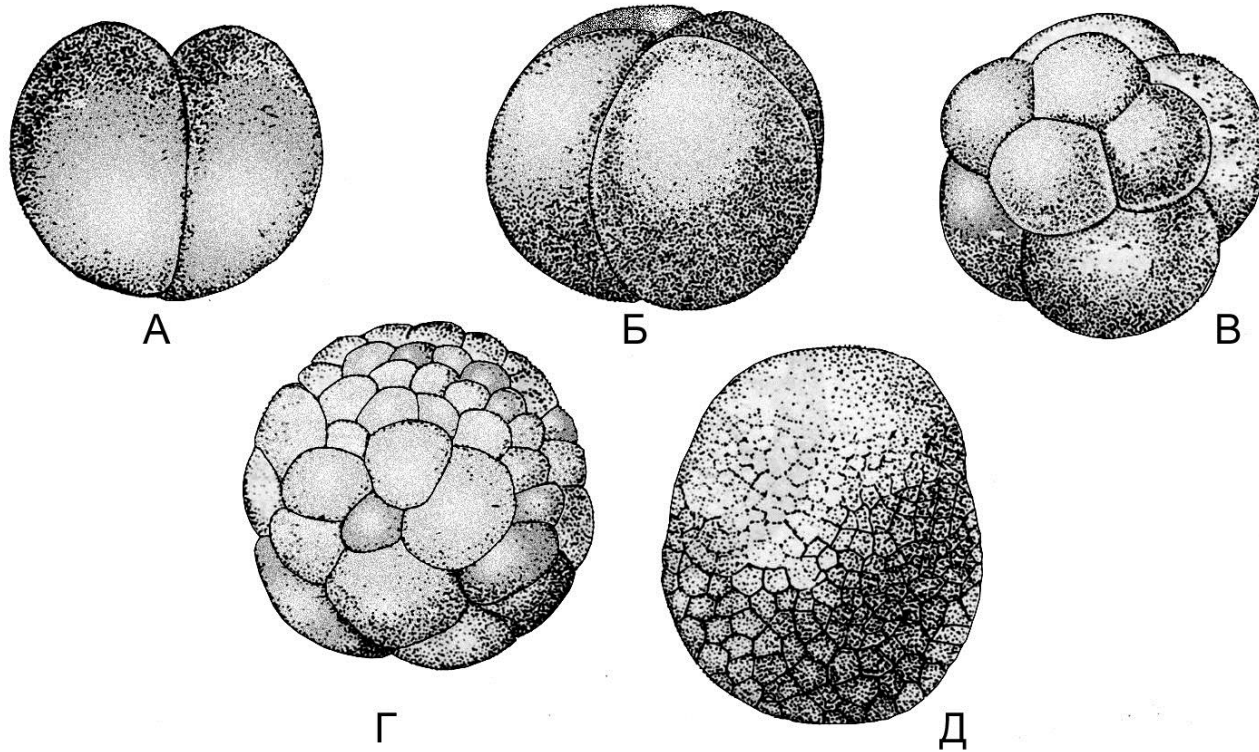
Бластула. После 7-го деления дробления на стадии 128 бластомеров возникает типичная целобластула с обширной полостью (*бластоцелем*), во многом сходная с бластулой низших вторичноротых. Однако при внимательном изучении срезов зародышей на этой стадии, оказывается, что крыша бластоцеля у них состоит из двух слоев мелких клеток, а дно – из 3-х слоев. По мере развития многорядность стенки бластулы увеличивается. Так, на стадии **средней бластулы** у *Lampetra reissneri* (дальневосточной миноги) крыша бластоцеля состоит из 3-х слоев клеток, а его дно,

превратившееся в «*вегетативную подушку*», содержит от 5 до 7 слоев (Tahara, 1988). Перед началом гастрюляции на стадии поздней бластулы наружная поверхность зародыша, включая и вегетативное полушарие, становится гладкой. Таким образом, бластула миноги перед началом гастрюляции приобретает одно весьма важное отличительное свойство, важность которого подчеркивается универсальностью его для всех Позвоночных.

После 12-го митотического цикла бластула эпителизуется, и в результате продолжающейся клеточной пролиферации её стенка становится многослойной (многорядной). Поскольку формирование «многорядного зародыша» до начала обособления и дифференциации зародышевых листков коррелирует с возникновением позвоночных, это изменение, по-видимому, можно рассматривать важным этапом в эволюции животных. Появление многорядной бластулы не только привело к существенному видоизменению морфогенетических процессов, обеспечивающих гастрюляцию, но, что, может быть, еще более существенно для дальнейшей эволюции онтогенеза позвоночных, создало предпосылки для дифференциации различного рода зачатков на основе межклеточных взаимодействий (Дондуа, 2003).

На стадии бластулы объем зародыша, благодаря накоплению жидкой субстанции в бластоцеле (*P. marinus*) увеличивается более чем в 3 раза (Piavis, 1971). При этом анимальная половина зародыша заметно растягивается, а стенка бластулы в этой области становится много тоньше. «*Вегетативная подушка*», образованная клетками, богатыми желтком, напротив сохраняет свою массивность. В результате к началу гастрюляции зародыш миноги приобретает *грушевидную форму* с более широкой вегетативной областью.

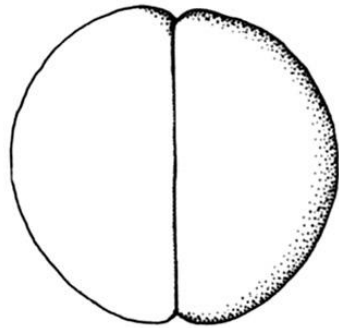
Голобластическое дробление яйца *Petromyzon marinus*



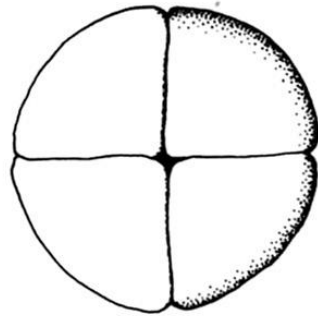
А – стадия 2 бластомеров; Б – стадия 4 бластомеров; В – стадия 8 бластомеров; Г – стадия 32 бластомеров; Д - бластула

по П.П. Иванову, (1937)

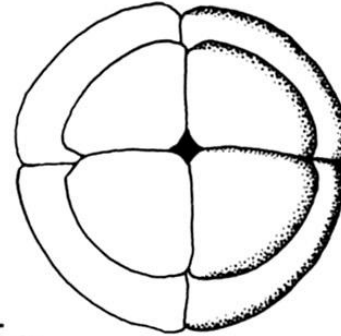
Дробление яйца *Lampretra reissneri*



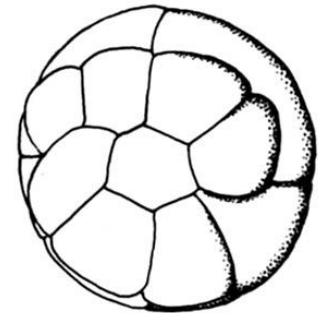
3a



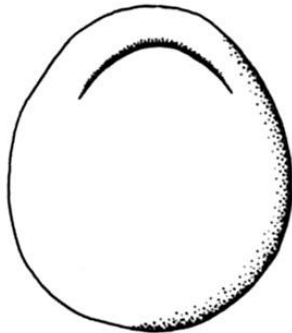
4a



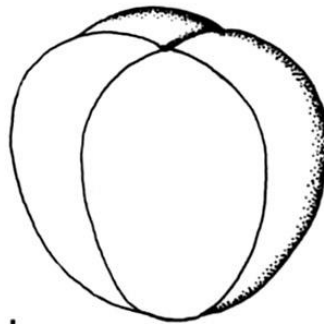
5a



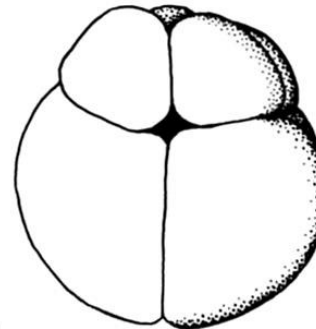
6a



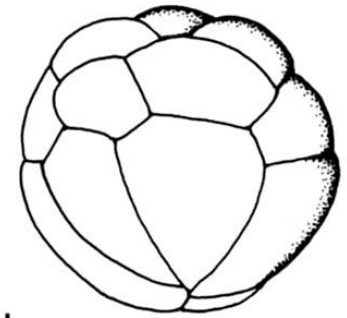
3b



4b



5b



6b

2 бластомера
бластомеров

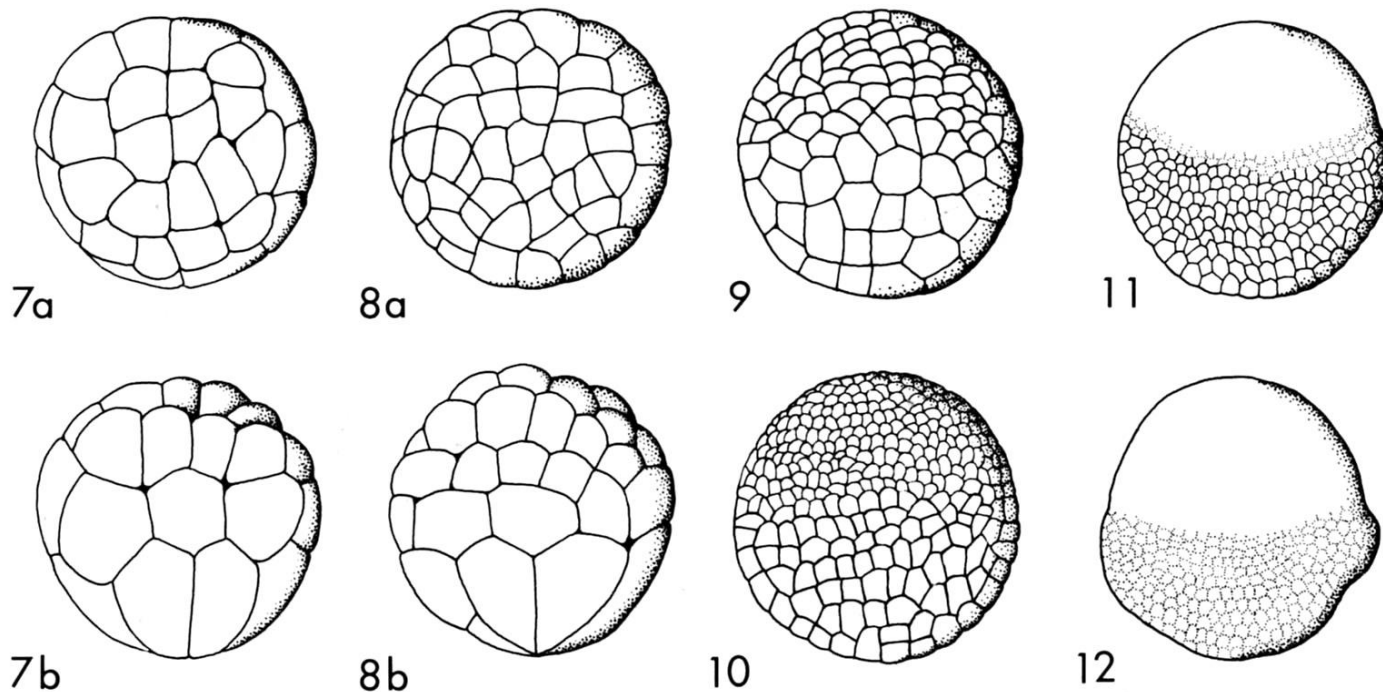
4 бластомера

8 бластомеров

16

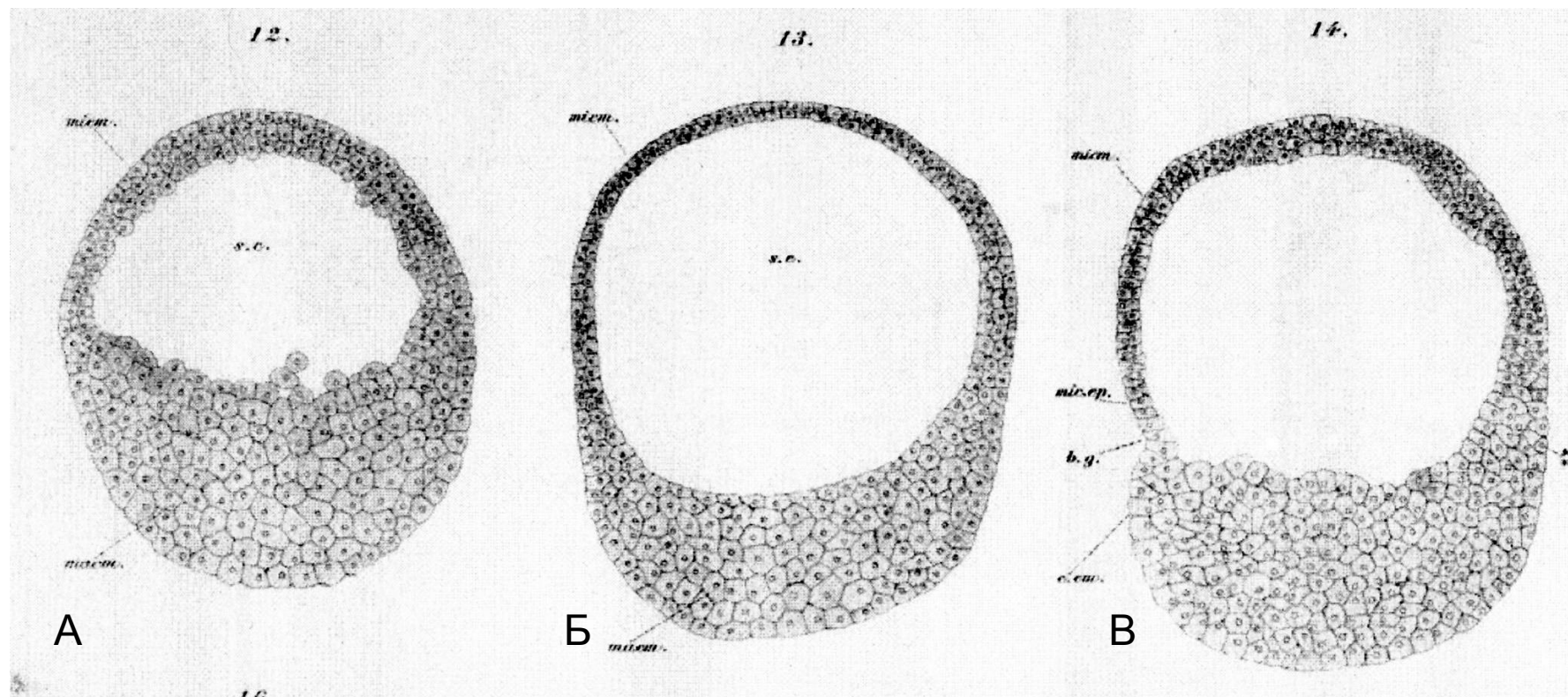
По Y. Tahara, 1988

Бластула *Lampetra reissneri*



7. 24 часа развития (24-23 клетки). а – вид с анимального полюса; б – вид сбоку; **8.** 28 часов развития (6-й цикл, морула); **9.** 32 часа развития (7-й цикл, ранняя бластула); **10.** 48 часов (средняя бластула); **11.** 58 часов (поздняя бластула); **12.** 3 суток (начало гаструляции, дорсальный конус)

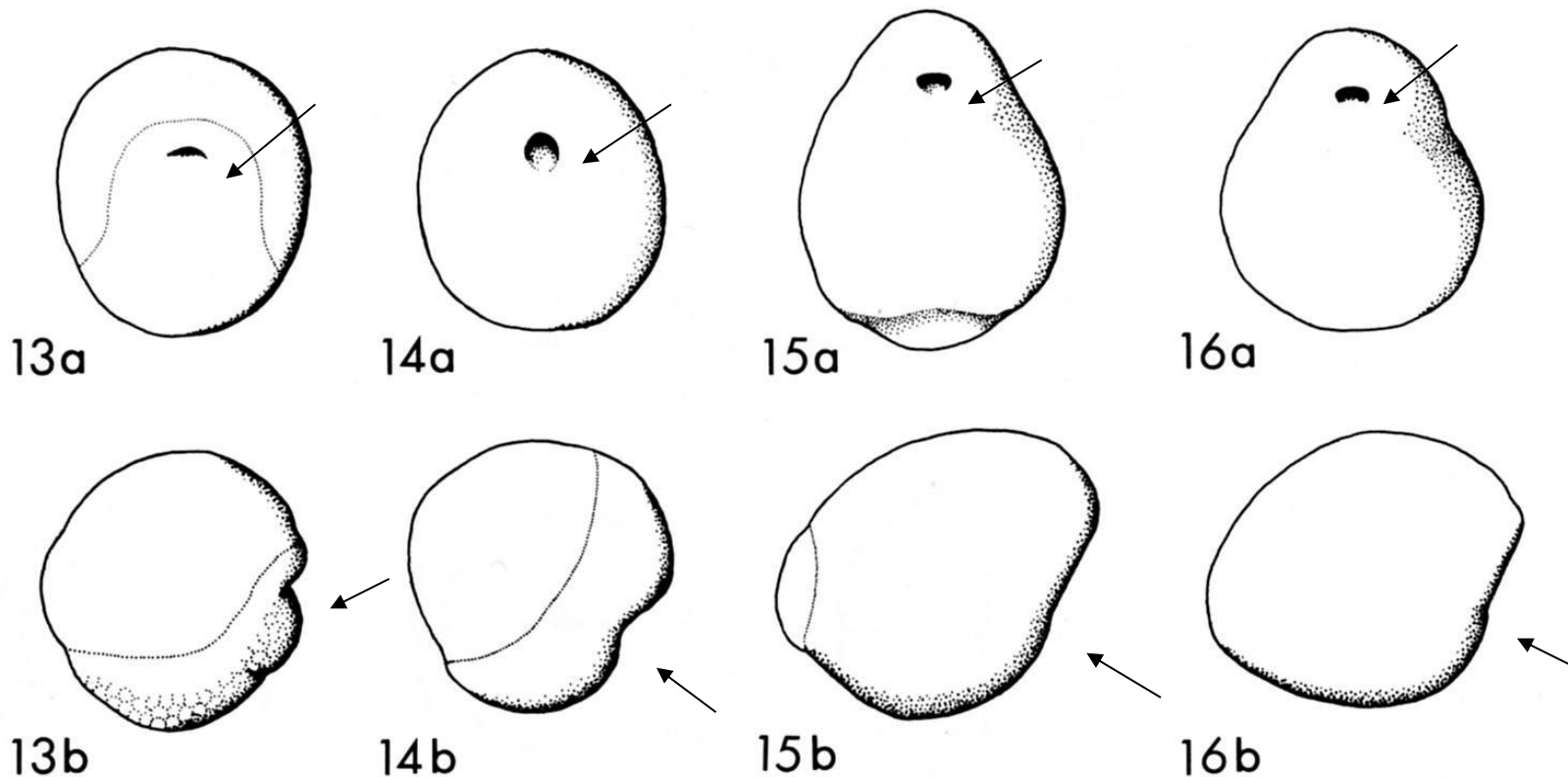
Бластула *Petromyzon marina*



Бластула по мере приближения к моменту гастрюляции. Обратите внимание на возрастание объема бластоцеля, увеличение количества клеток в своде бластулы и, одновременно, уменьшение размеров клеток в стенке бластулы.

Гаструляція у миноги

Гастрюляция у *Lampetra reissneri*



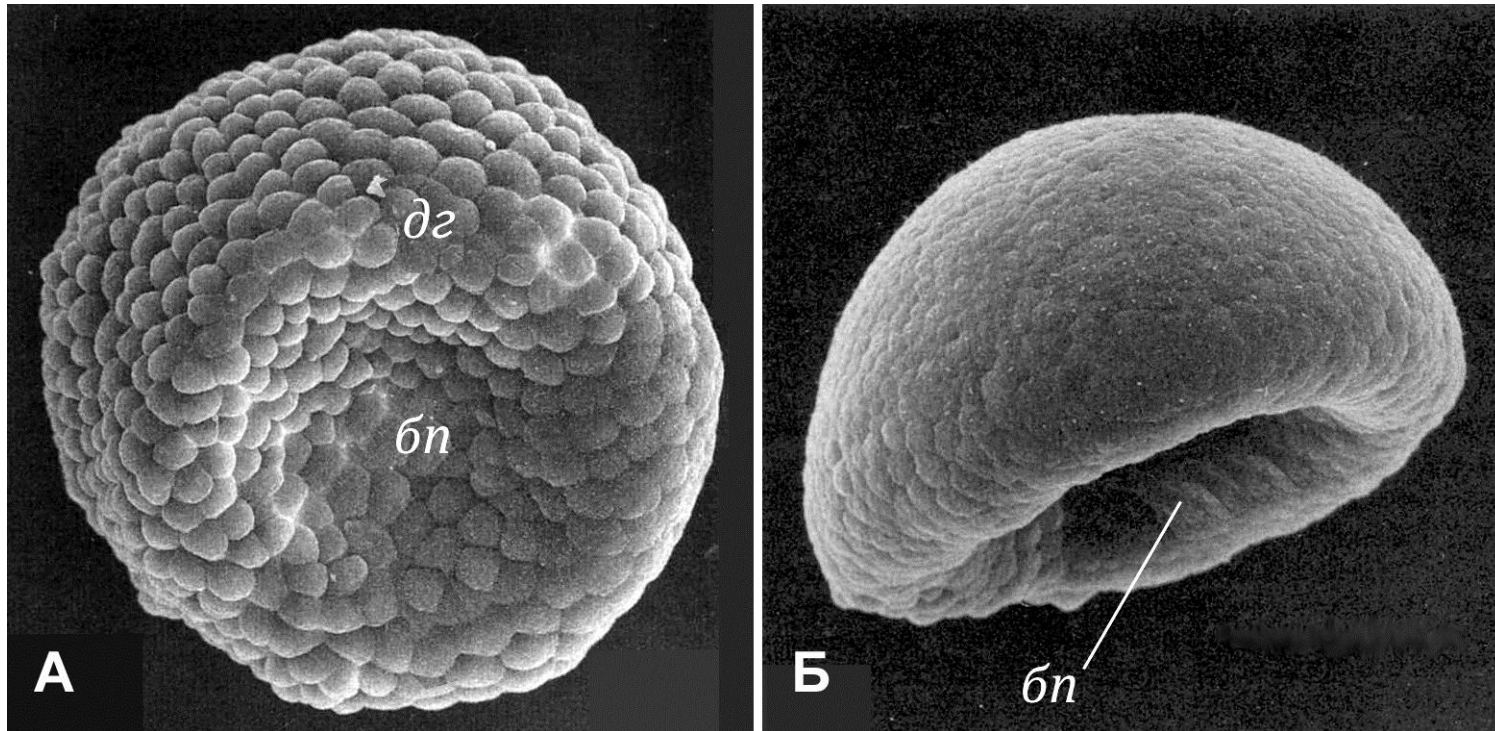
13. $3\frac{1}{6}$ суток п/о, лобовидный бластопор; **14.** 3,5 суток п/о, полукруглый бластопор; **15.** 4 суток п/о, эллиптический бластопор; **16.** 4,5 суток п/о, плоская дорсальная губа бластопора, поздняя гастрюла.

Гастрюляция. Утрата однослойности вегетативной области бластулы в ходе эволюции хордовых имела существенные морфогенетические последствия, поскольку инвагинация, которая наблюдается у потомков бластул (например у ланцетников; см. слайды ★), стенка которых образована однослойным эпителием, стала невозможной. Характерный для инвагинации механизм эпителиального морфогенеза, важным элементом которого является способность клеток к сужению апикальных концов и к удлинению апикобазальной оси у миноги сохраняется лишь в ограниченной области презумптивного *переднего* конца зародыша на границе между вегетативной подушкой и анимальной стенкой бластулы (см. слайд ★). В результате ***локальной инвагинации клеток*** в этой области зародыша на его поверхности появляется узкое щелевидное углубление – *бластопор* (★). О том, что здесь интернализация клеток проходит путем инвагинации, свидетельствует присутствие *бутылковидных клеток*. У *L. reissneri* этому событию предшествует появление в дорсальной области над экватором яйца одной или двух конических выпуклостей (*дорсальных конусов*).

После инициации углубления бластопора движения инвагинации широко распространяться не могут из-за массива инертных клеток вегетативной подушки, и теперь дальнейшая интернализация дорсального материала осуществляется по способу *инволюции*.

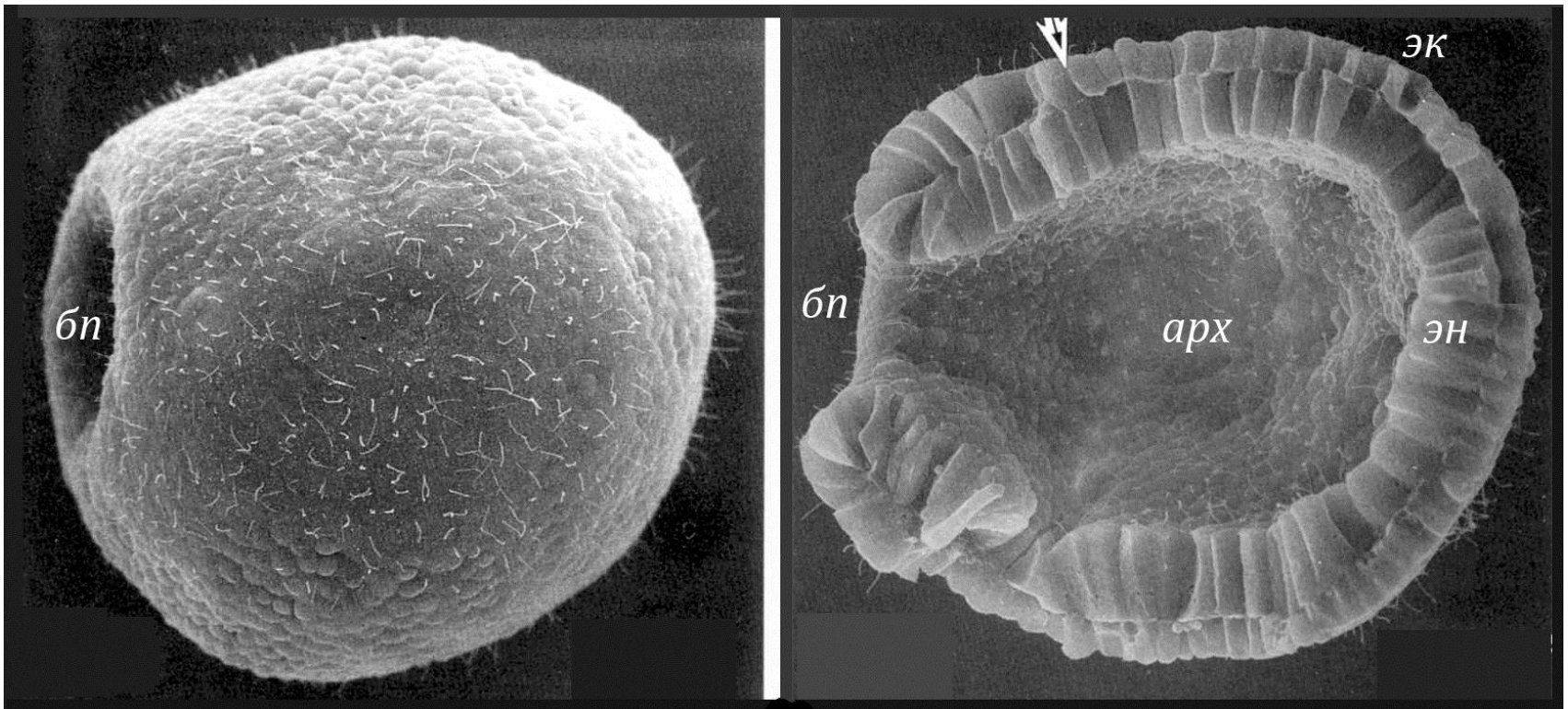
Но у миноги к инвагинации и инволюции присоединяется еще один тип морфогенетических движений, а именно, *нарастание верхней (дорсальной) губы бластопора* по направлению к «заднему концу» зародыша (термин П.П. Иванова).

Гастрюляция у азиатского ланцетника



Branchiostoma belcheri. (А) Начало инвагинации (4 ч 10 мин после оплодотворения). Вид зародыша с вегетативного полюса. (Б) Стадия средней гаструлы (5 часов после оплодотворения). Вид зародыша сбоку. Продолжаются движения инвагинации, в результате которых внутрь переместилась значительная часть вегетативной половины зародыша, который на этой стадии составляет половину (но двухслойную) былой сферы. *дг* – дорсальная губа blastopora (*бп*).

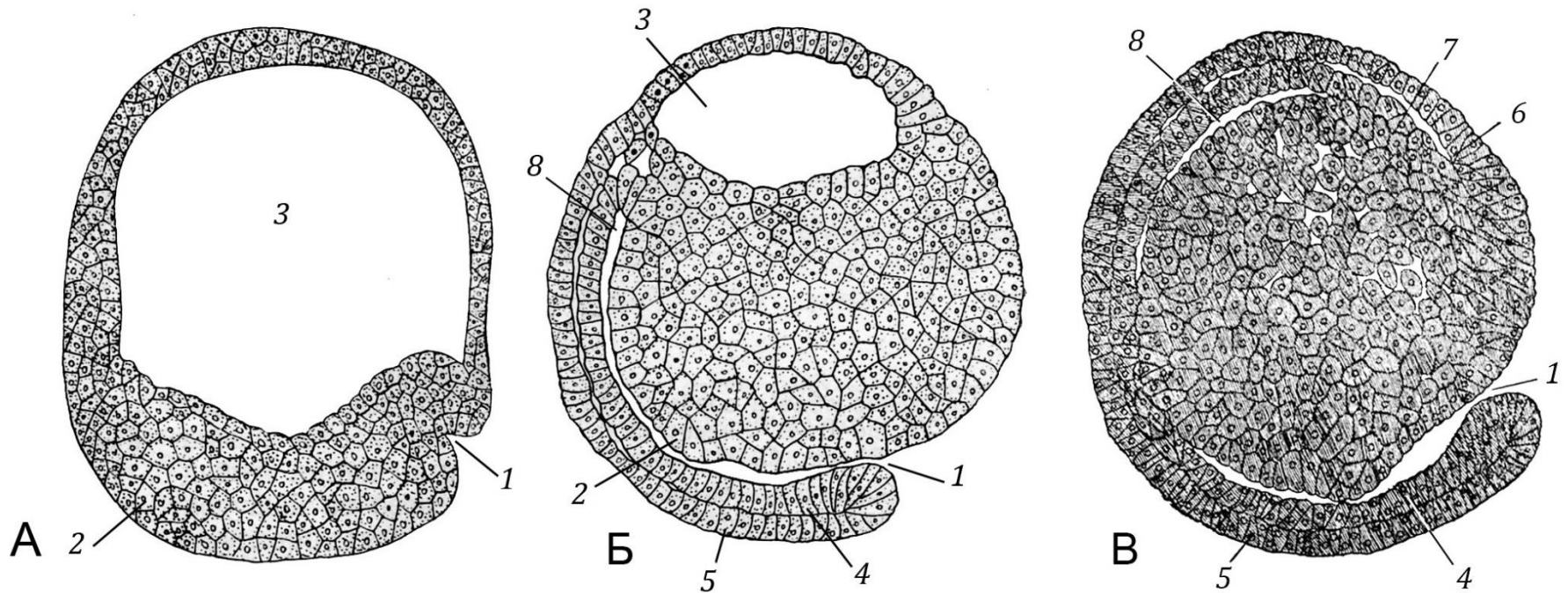
Гастрюляция у азиатского ланцетника



Заключительная стадия инвагинации – превращение однослойного зародыша в двуслойный (эктодерма + энтодерма).

Обозначения: *арх* – архентерон; *bn* – бластопор; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Гастрюляция у миноги



Сагиттальные разрезы через раннюю (А) , среднюю (Б) и позднюю (В) гастрюлу зародыша *Petromyzon marinus*, на примере которых показаны последовательные фазы интернализации: инвагинация (А), инволюция (Б), обдукция (В).

1 – blastopore; 2 – клетки вегетативного основания; 3 – blastocoel; 4 – хордомезодерма; 5 – нейроэктодерма (нейральная пластинка); 6 – перистомальная мезодерма; 7 – энтодерма; 8 – щелевидный гастроцель (архентерон)

по Гатта из Иванов (1937)

Очевидно, что это именно нарастание, а не эпиболия. Двухслойная складка здесь перемещается по периметру зародыша, имея узкое щелевидное пространство - архентерон, отделяющее её от вегетативной подушечки. Во время гастрюляции у миног одновременно с подворачиванием материала дорсальной губы бластопора происходит надвигание, наложение (нарастание) двухслойной складки (верхний слой будущая нейроэктодерма, а нижний – хордомезодерма). У миног все клетки маргинальной зоны бластулы по завершении гастрюляции оказываются внутри в виде хордомезодермы, мезодермы и кишечной энтодермы.

Согласно классическому определению эпиболия – это обрастание крупных неподвижных (малоподвижных) клеток вегетативного полушария зародыша более мелкими клетками его анимальной области. В первом случае интернализация (погружение) клеток наружного слоя и превращение их во внутренние клетки отсутствует. Таким образом, у миног все клетки маргинальной зоны бластулы по завершении гастрюляции оказываются внутри в виде хордомезодермы, мезодермы и кишечной энтодермы. **Исчезновение бластоцеля.** По мере углубления архентерона в бластоцель, последний постепенно уменьшается, а его содержимое, по-видимому, поглощается макромерами. На поздних стадиях гастрюляции бластоцель заполняется макромерами и практически совсем исчезает.

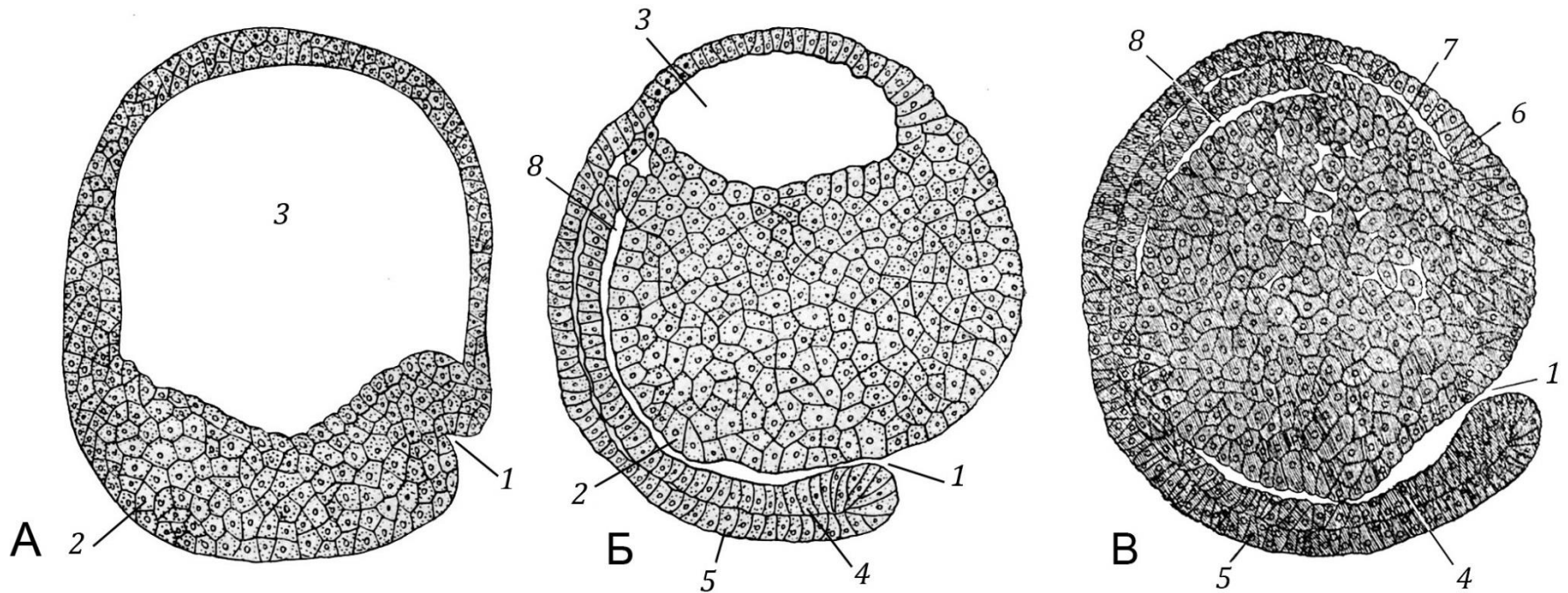
Архентерон же не только достигает области анимального полюса, но и перемещается далеко на противоположную сторону гастрюлы. *Т.о., процесс гастрюляции у Миноги продолжается значительно дольше и приводит к образованию значительно более длинного архентерона, чем, например, в гастрюле ланцетника* (Иванов, 1937).

Изменение формы бластопора. Бластопор в форме дуги постепенно округляется и превращается в небольшое полукольцо; появление задней (вентральной) губы бластопора в виде слабо приподнятого валика знаменует близкое завершение процесса гастрюляции.

Внутреннее строение гастрюлы перед началом нотогенеза.

К концу гастрюляции сторона зародыша, покрытая нарастающей дорсальной губой бластопора, становится спинной стороной, тело зародыша к этому моменту вытянуто и приобретает несколько неправильную яйцевидную форму (у *P. marinus* и *L. reissneri*). Стенка гастрюлы состоит из наружного и внутреннего мелкоклеточных слоев; наружный слой представляет собой среднюю часть *нейральной* (медуллярной) *пластинки*, а внутренний в районе центральной оси имеющий вид узкой эпителиальной крыши архентерона, является *хордальным зачатком*. Следовательно, у Миноги, как и у Ланцетника, нарастание дорсальной губы бластопора – это в сущности нарастание на бластопор зачатка НС и хорды (Иванов, 1937).

Гастрюляция у миноги



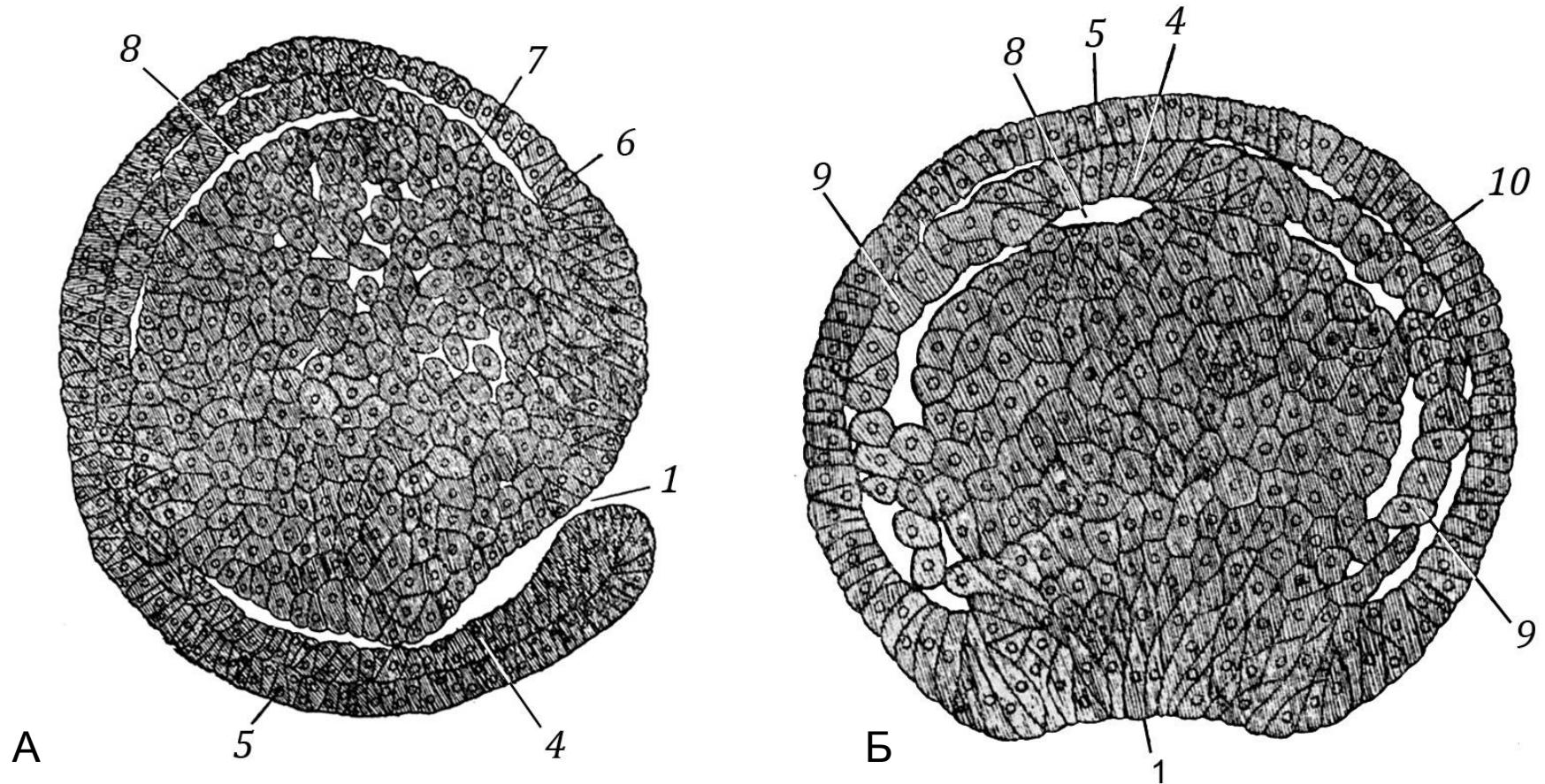
Сагиттальные разрезы через раннюю (А) , среднюю (Б) и позднюю (В) гастрюлу зародыша *Petromyzon marinus*, на примере которых показаны последовательные фазы интернализации: инвагинация (А), инволюция (Б), обдукция (В).

1 – blastopore; 2 – клетки вегетативного основания; 3 – blastocoel; 4 – хордомезодерма; 5 – нейроэктодерма (нейральная пластинка); 6 – перистомальная мезодерма; 7 – энтодерма; 8 – щелевидный гастроцель (архентерон)

по Гатта из Иванов (1937)

Клеточные совокупности гастроцеля (архентерона) на поперечных срезах. Как видно на слайдах, дно и боковые стенки архентерона на ранних стадиях гастрюляции состоят из относительно крупных, рыхло расположенных клеток (предположительно *энтодермы*). Но позднее боковые стенки удлинившегося суженного архентерона содержат *мезодермальные клетки*, которые в виде слоев простираются латерально между наружным слоем гастрюлы и массивным дном архентерона; крыша такого архентерона имеет толщину в одну – две клетки и состоит преимущественно *из материала хордального зачатка*. Как следует из старых карт презумптивных зачатков, материал мезодермы расположен в бластуре в виде кольца, охватывающего весь зародыш по границе полый и плотной его половин и называемого *краевой (маргинальной) зоной*. Гастрюляция завершится тогда, когда весь этот материал с поверхности через надвигающийся бластопор переместится в стенку архентерона и дорсальная губа бластопора достигнет вентральной (задней) дуги краевой зоны. Остаточный материал *перистомальной мезодермы* (по Hatta, 1891, 1915) располагается в области бластопора. (Перистом – область, окружающая рот.) Следовательно, в гастрюле миног стенки архентерона представляют собой композицию разных по своей морфогенетической судьбе зачатков, и мезодерма непродолжительное время находится в тесном контакте с клетками энтодермы и хордальным зачатком в составе единого слоя клеток. Это объединение, по-видимому, является необходимым условием для спецификации взаимодействующих клеточных совокупностей и дифференцировки их в осевые органы.

Гастрюляция *Petromyzon marinus* на срезах

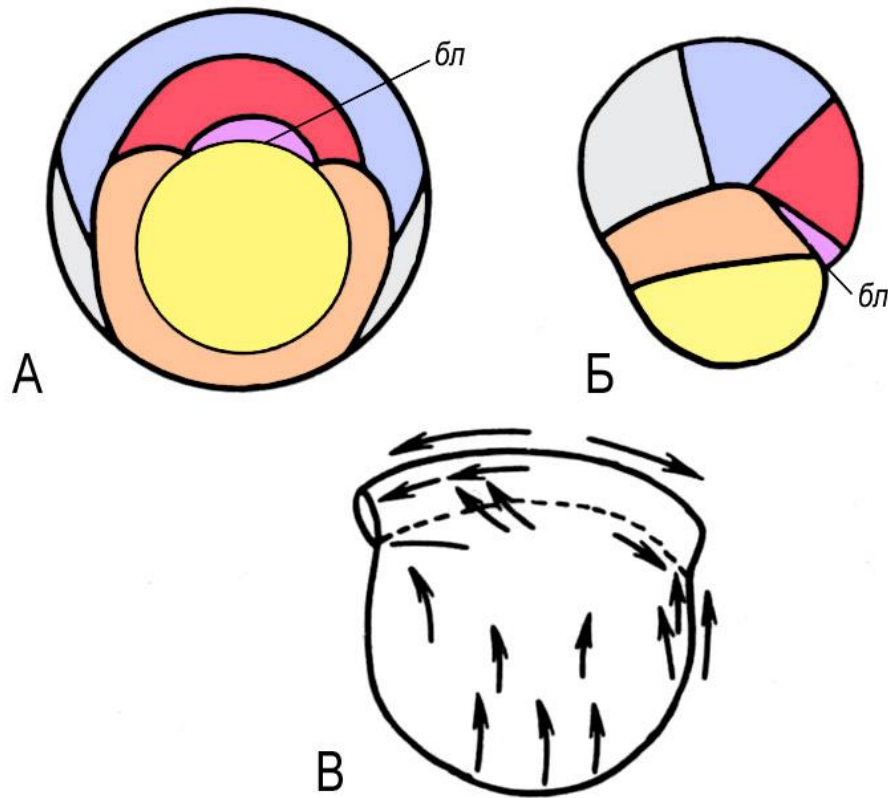


А. Нарастание. Стадия максимального углубления гастрального впадения (сагиттальный срез); **Б.** Поперечный срез гастрюлы. 1- бластопор; 4 - хордальная пластинка; 5- нейральная пластинка; 6 - перистомальная мезодерма, 8- архентерон; 7- эндодерма, 10- эктодерма; 9- мезодерма

Обособление хорды. Образующий центральную часть крыши архентерона эпителизированный зачаток хорды постепенно суживается по всей длине тела в цилиндрический тяж и, несколько приподнимаясь, отделяется от стенок архентерона. Место выделившегося зачатка хорды в стенке архентерона заполняется соседствующим с ним крупными клетками, представляющими собой материал кишки и печени. Т.о. полость архентерона превращается в просвет кишечной трубки. Но произойдет это не сразу после интернализации материала хордомезодермы, а уже в ходе нейруляции.

Карты презумптивных зачатков на стадии поздней бластулы и гастрюлы миноги (Чекановская, Pasteels и Takeuchi et al.(2009). Карта презумптивных зачатков миноги впервые была представлена Р. Вайсенбергом, который применил для этой цели метод витального окрашивания на стадии гастрюлы *Lampetra fluvbiatilis* (Weissenberg, 1934). Позднее эта карта была, в общем, подтверждена О.В. Чекановской (см. слайд). На этих рисунках видно, что дно и боковые стенки архентерона на ранних стадиях гастрюляции состоят из относительно крупных, рыхло расположенных клеток. Но позднее боковые стенки удлинившегося суженного архентерона содержат *мезодермальные клетки*, которые в виде слоев простираются латерально между наружным слоем гастрюлы и массивным дном архентерона; крыша такого архентерона имеет толщину в одну – две клетки и состоит преимущественно из материала хордального зачатка. Как следует из старых карт презумптивных зачатков, Материал мезодермы расположен в виде

Карты презумптивных зачатков у миноги в начале гастрюляции (по О.В.Чекановской, 1941)



А – вид зародыша *Lampetra fluviatilis* со стороны вегетативного полюса; Б – вид сбоку; В – направление клеточных движений в ходе нейруляции.

Желтым цветом обозначена эндодерма, оранжевым – мезодерма; сиреневым – прехордальная пластинка; красным – материал хорды; голубым – нейроэктодерма; серым – покровная эктодерма; бл - бластопор

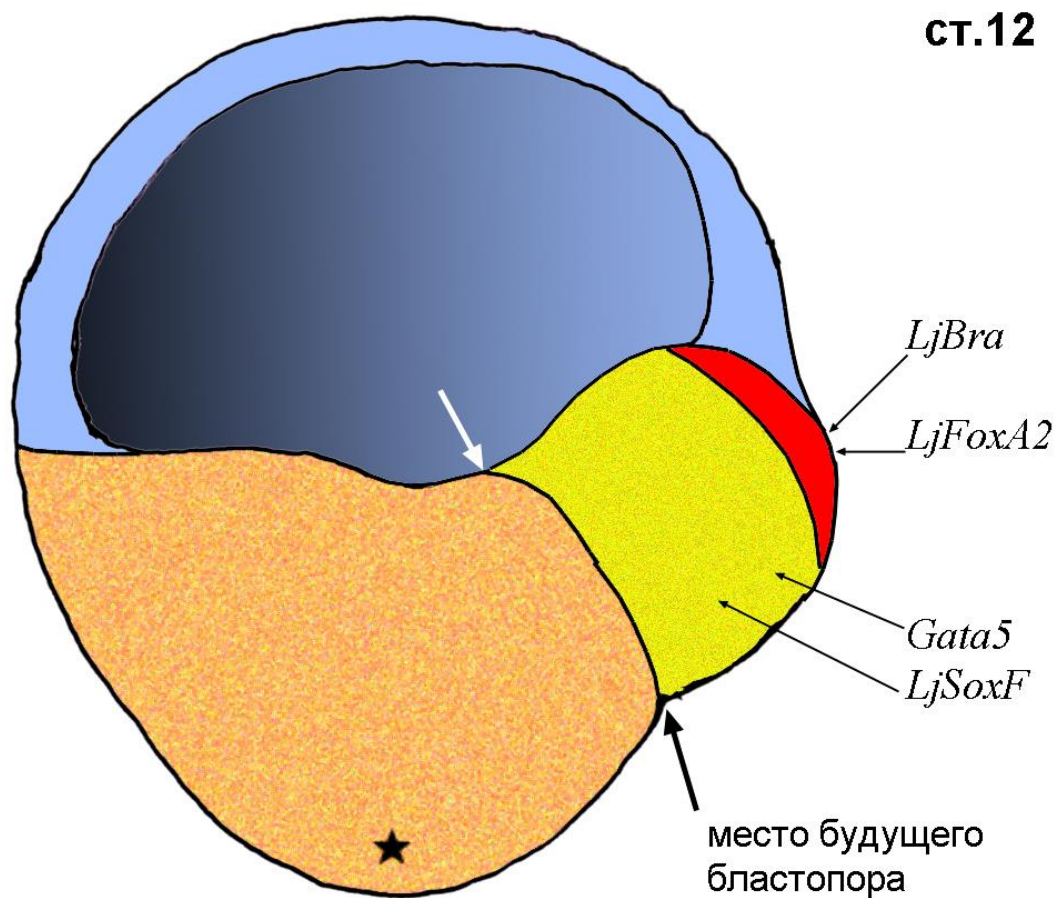
в виде кольца, охватывающего весь зародыш по границе полый и плотной его половин и называемого *краевой (маргинальной) зоной*. Гастрюляция завершится тогда, когда весь этот материал с поверхности через надвигающийся бластопор переместится в стенку архентерона и дорсальная губа бластопора достигнет вентральной (задней) дуги краевой зоны. Остаточный материал *перистомальной мезодермы* располагается в области бластопора (по Hatta, 1891, 1915). [Перистом – клетки околотротовой области]. Следовательно, в гастрюле Миног стенки архентерона представляют собой композицию разных по своей морфогенетической судьбе зачатков, и мезодерма непродолжительное время находится в контакте с энтодермой и хордальным зачатком в составе единого слоя клеток. Это объединение, по-видимому, является необходимым условием для спецификации взаимодействующих клеточных совокупностей и дифференцировки их в осевые органы.

Современный **маркерный анализ** развивающихся зародышей *Бичира* (многопёр, базальная группа Лучеперых рыб), и *Миноги (Lampetra japonica)*, показал, что их мезодерма и энтодерма развиваются в *экваториальной маргинальной зоне*, а их вегетативные клетки представляют собой массу внезародышевых питающих клеток, характеризующуюся неклеточной автономной мезоэнтодермальной индукционной активностью (Takeuchi et al., 2009). *Eomesodermin (eomes)*, но не *VegT*, ортолог у этих животных экспрессируется по материнской линии, позволяя думать, что *VegT* представляет собой материнский фактор для дифференциации энтодермы только у амфибий. Это исследование породило точку зрения, согласно которой *голобластическое развитие миноги/бичира вполне может быть анцестральным для существующих Позвоночных* и сохраняться в своей стержневой линии; амфибийный тип голобластического развития, по-видимому, возник вторично, на основе подключения (эксплуатации) новых молекулярных механизмов, таких как, например материнский *VegT*.

Примечание: *eomesodermin* – транскрипционный фактор, активирующий белковые характеристики трофобласта млекопитающих (Russ et al., 2000; Hanna et al., 2002; из 7-го издания Гилберта).

Вывод: таким образом, в ходе эволюции раннего онтогенеза позвоночных произошло разделение зародыша *на собственно эмбриональную область, клетки которой производят зародышевые листки и на обособленную от зародыша клеточную массу, содержащую запасы питательных веществ.* Это разделение, возникнув у животных с голобластическим типом развития, достигло своей кульминации у позвоночных с меробластическим типом развития, оно запускает целый комплекс одновременно протекающих многоуровневых морфогенетических процессов, который мы обозначаем одним словом – нотогенез.

Экспрессия генов-маркеров мезодермы и энтодермы у эмбрионов *Lampetra japonica* перед началом гаструляции



Образование зародышевых листков в ходе гастрюляции у *Lampetra japonica*

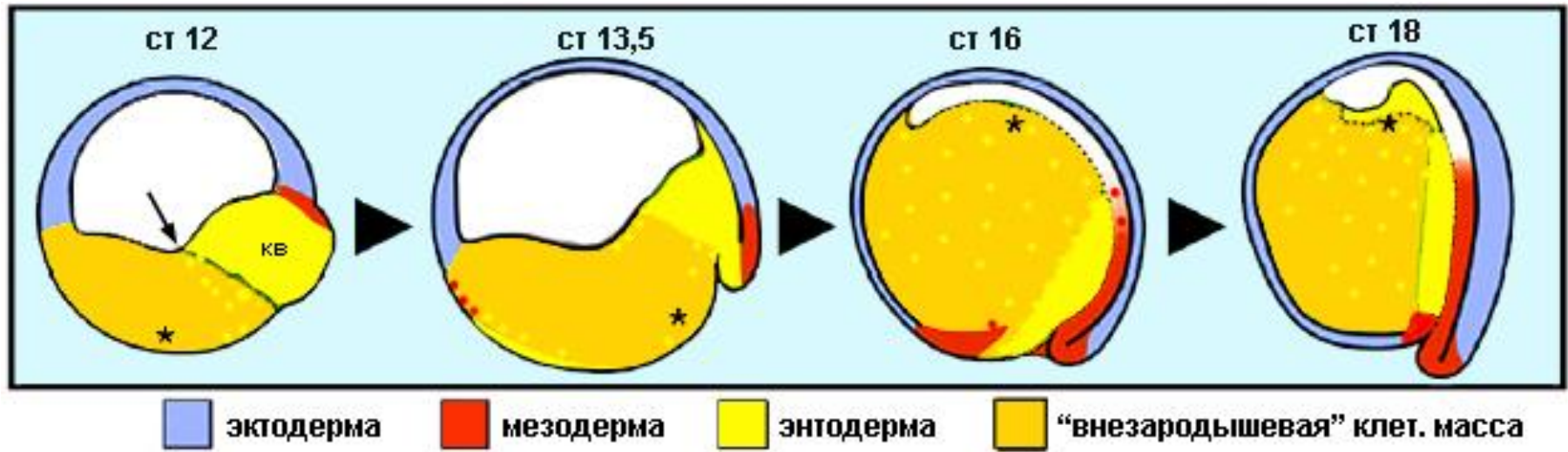
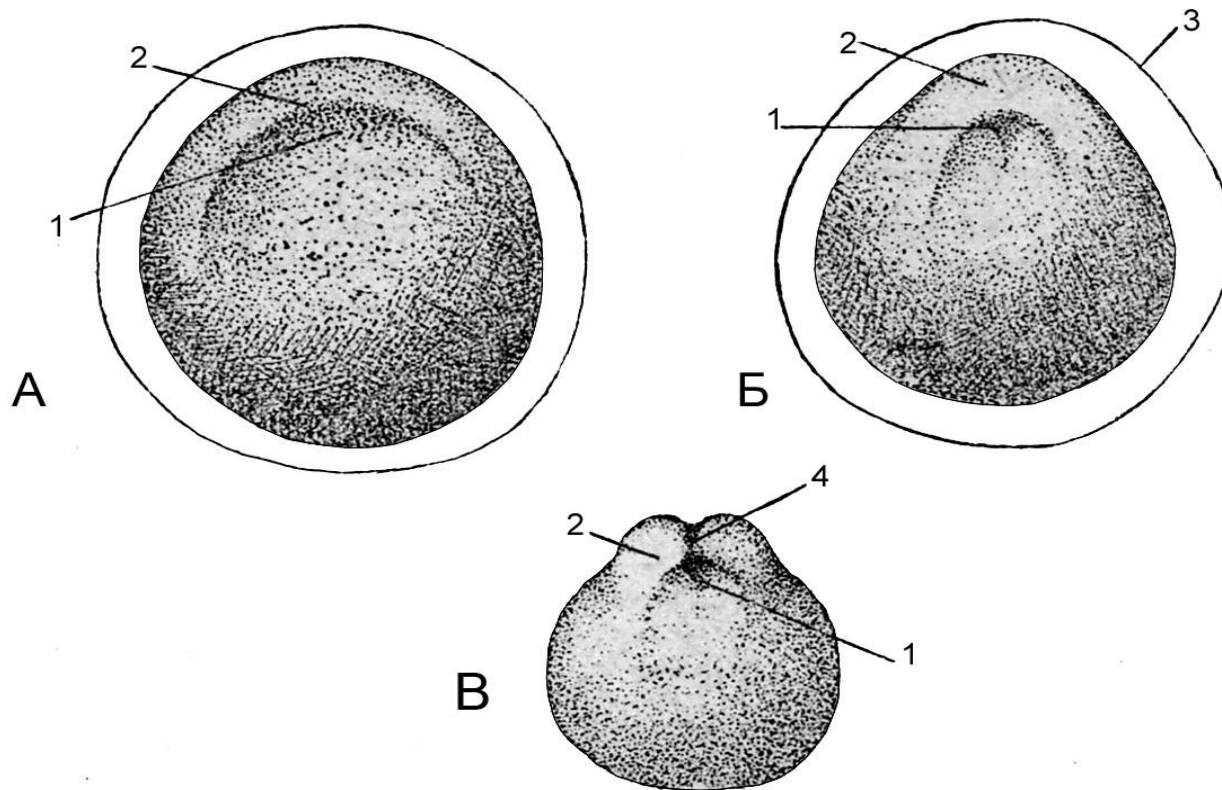


Схема образования эктодермы, мезодермы и энтодермы во время гастрюляции (стадии 12-18) у японской миноги на основании комплексного анализа локализации экспрессии трех специфичных генов-маркеров: *brachyury*, *SoxF* и *FoxA2*. Было высказано предположение, что клетки вегетативного основания («подушки») не являются клетками кишечной энтодермы, а в ходе гастрюляции превращаются в специальные внезародышевые «питающие» клетки. Презумптивные клетки энтодермы и мезодермы к началу гастрюляции располагаются в т.н. экваториальной маргинальной зоне.

Внешний вид зародыша *Petromyzon marinus* в ходе гастрюляции со стороны бластопора (по Гатта)



А – длинная щель бластопора; Б – окончание сближения краев щели бластопора; В – стадия начала подъёма нейральных валиков . 1 – бластопор; 2 – передний край бластопора; 4 – медуллярная бороздка; 3 – хорион яйца

НОТОГЕНЕЗ
МИНОГИ

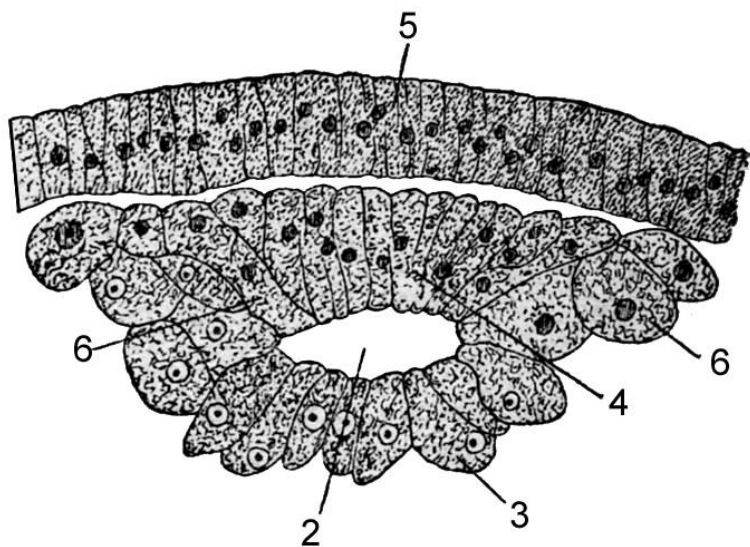
Нейруляция. К окончанию гастрюляции миноги внешний слой дорсальной губы бластопора представлен клетками презумптивной нейроэктодермы. Клетки *однослойного эпителия НЭ* приобретают цилиндрическую (столбчатую) форму, за счет этого они несколько возвышаются над клетками остальной эктодермы, образуя медуллярную (от лат. *medulla* – сердцевина) или нейральную пластинку.

У миноги *P. marinus* эктодерма НП имеет свой специфический генетический статус. В отличие от презумптивного эпидермиса, который на этой стадии характеризуется интенсивной экспрессией гена *AP-2*, нейральная эктодерма не обнаруживает активности этого гена (Meulemans, Bronner-Frazier, 2002). По мере морфологического обособления нейральной пластинки экспрессия *AP-2* в эктодерме вентральной и латеральной областей затухает, сохраняясь только в эктодерме, граничащей с НП. *Позднее активность AP-2 становится, как и у других Позвоночных, специфическим маркером клеток нейрального гребня (НГ).*

Образование медуллярных валиков и нейрального стержня (тяжа’). Края медуллярной пластинки приподнимаются, при этом сама пластинка преобразуется в симметричные парные медуллярные валики. Приподнимаясь, валики сближаются настолько, что между ними остаются лишь очень узкая и неглубокая щель (П.П. Иванов обозначает её как *нервную бороздку*). С течением времени, и эта щель исчезает, и весь массив нейроэктодермы преобразуется в *сплошной тяж*, содержащий клетки с совершенно иной (горизонтальной) ориентацией. Этот тяж называют нейральным

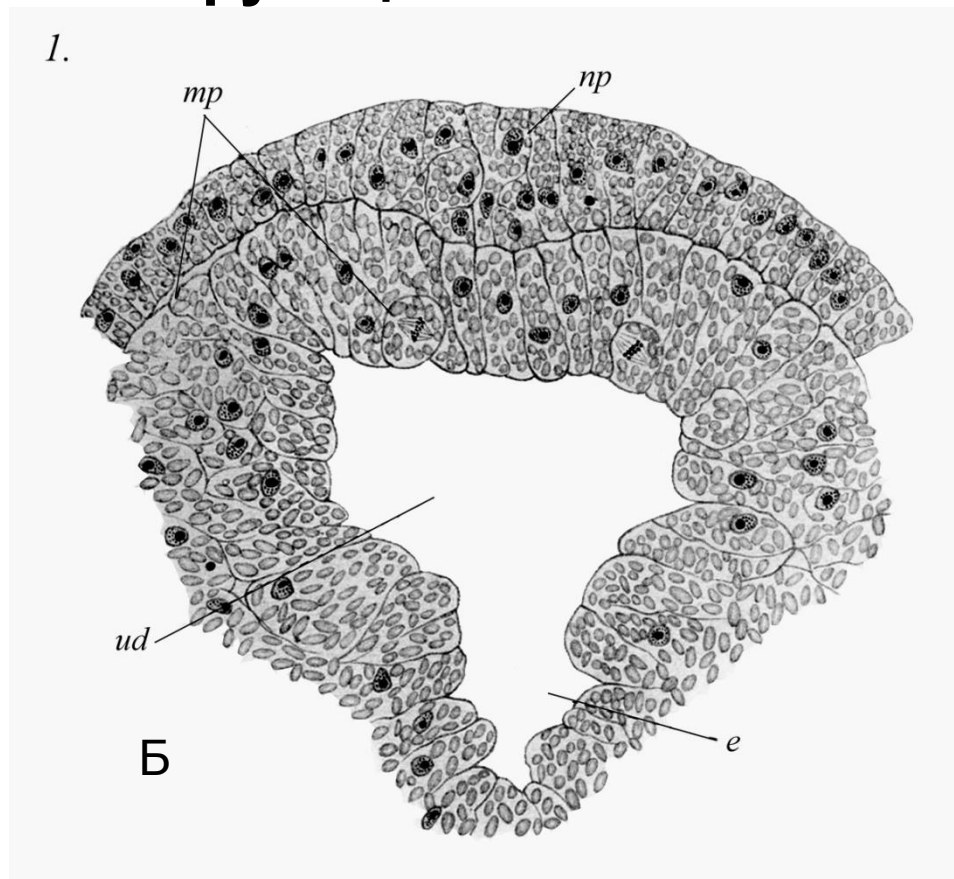
стержнем (neural rod). Одновременно утрачивается контакт с презумптивным эпидермисом, клетки которого теперь растут в составе эпителиального пласта в медиальном направлении и изолируют нейральный зачаток от внешней среды. Структура нейрального стержня сохраняется до стадии поздней нейрулы, затем на стадии обособления головы в нейральном стержне возникает несколько смещенный в дорсальном направлении центральный канал – *нейроцель*. Он появляется вначале в роstralной области нейрального зачатка на уровне презумптивной глотки. Позднее образование этого канала распространяется в каудальном направлении. Т.о. у миног мы впервые встречаемся с совершенно особым способом формирования трубчатой структуры ЦНС, т.е. нейруляции. Нейральная трубка здесь формируется не путем инвагинации с образованием нейрального желобка и последующим смыканием его дорсолатеральных краев, когда центральный просвет возникает в ходе самой инвагинации, т.е. первично. У зародышей этих животных трубчатая структура НС возникает вторично из сплошного клеточного тяжа, возможно, с хизоцельным способом или путем кавитации (гидростатическим).

Нейральная (медуллярная) пластинка миноги в начале нейруляции



А

из Hatta (1907)

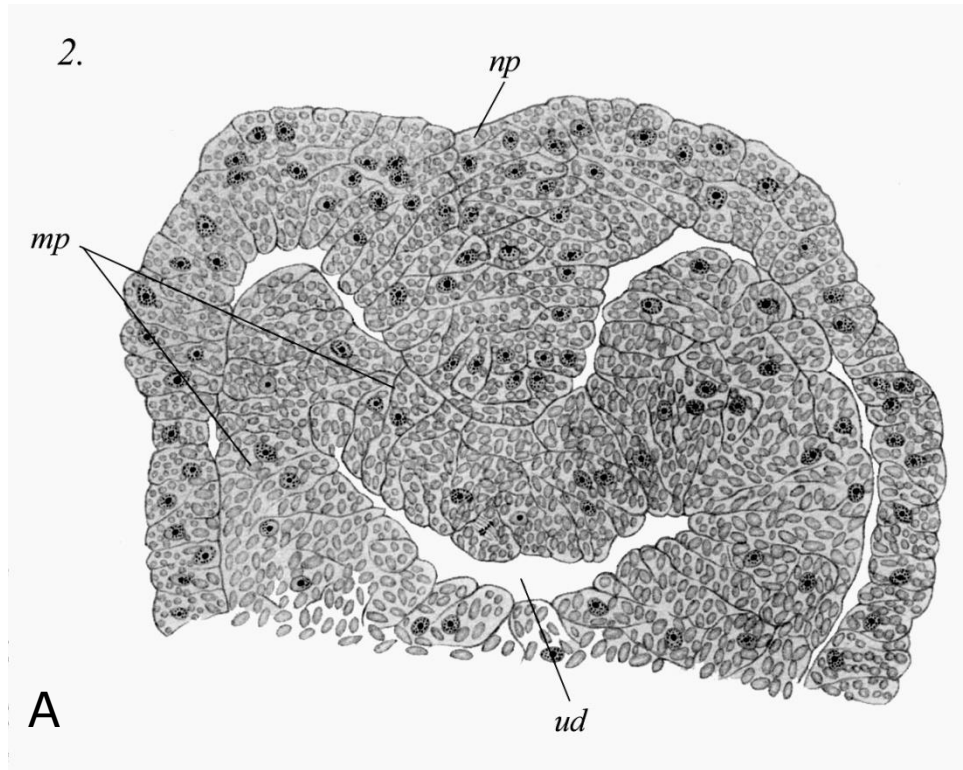


Б

из Koltzoff (1901)

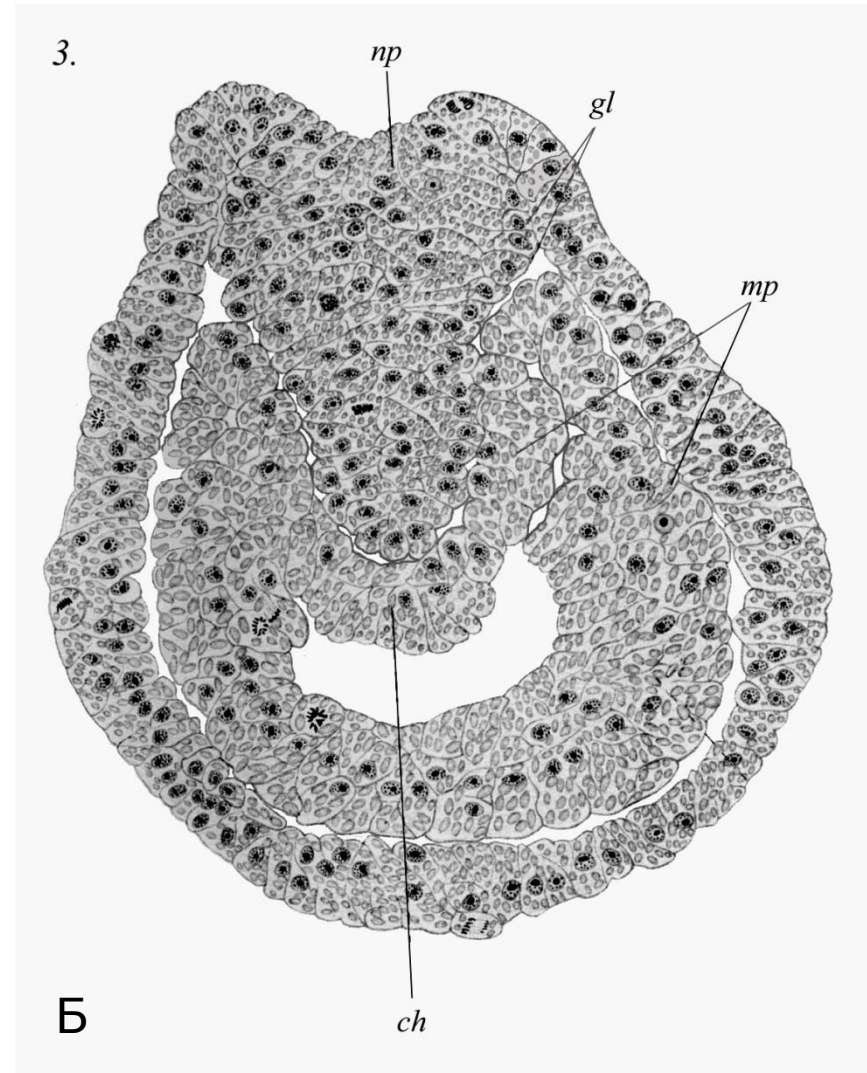
А. Фрагмент поперечного среза через позднюю гастралу *Petromyzon*. 2- архентерон, 3- эндодерма, 4- хордальная пластинка, 5- нейральная пластинка, 6- мезодерма. Б. Поперечный срез зародыша *Lampetra planeri* на уровне будущего 2-го сомита. *np*- нейральная пластинка, *mp*- мезодерма, *ud*- первичная кишка (архентерон)

Образование нейрального кила у зародыша миноги



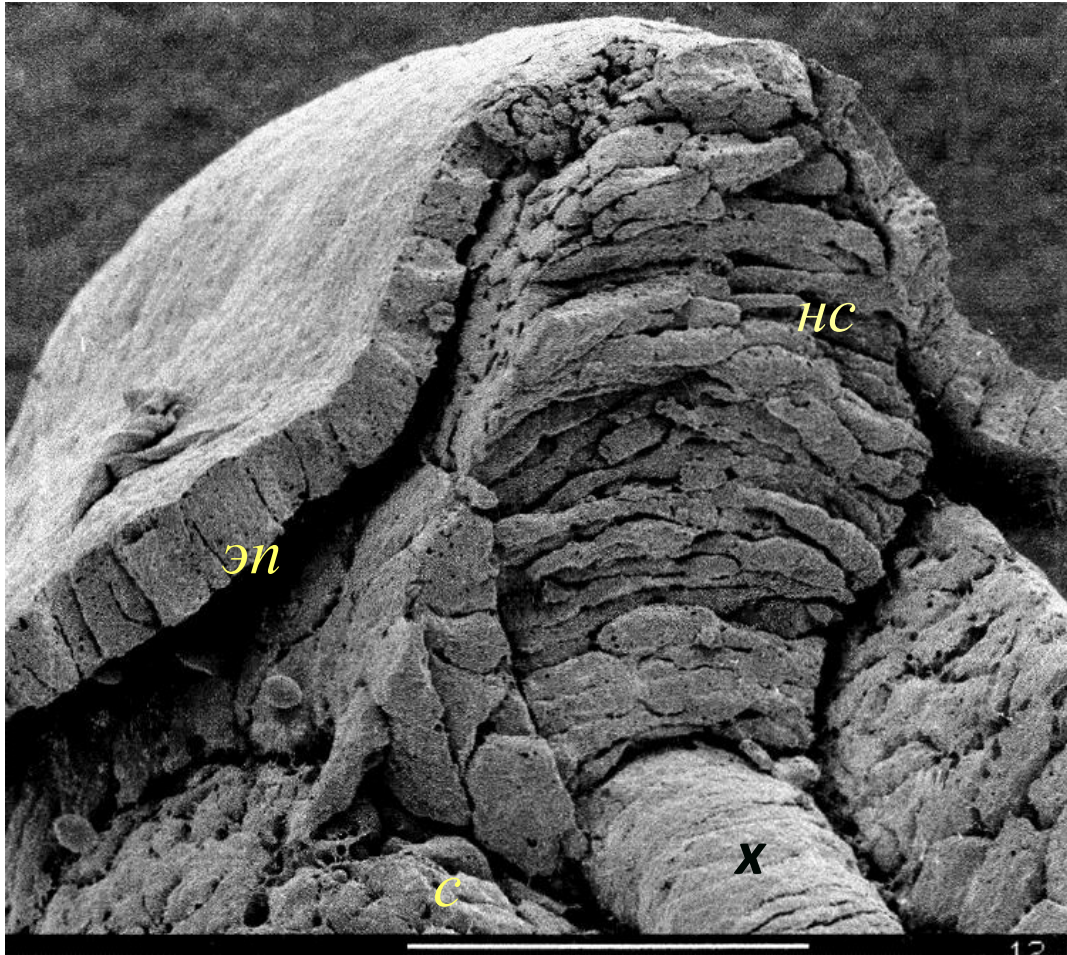
Поперечные срезы через 7-дневный зародыш *Lampetra planeri* на уровне будущего 2-го сомита на последовательных стадиях развития.

gl- нейральный гребень, *ch*- хорда



по Koltzoff (1901)

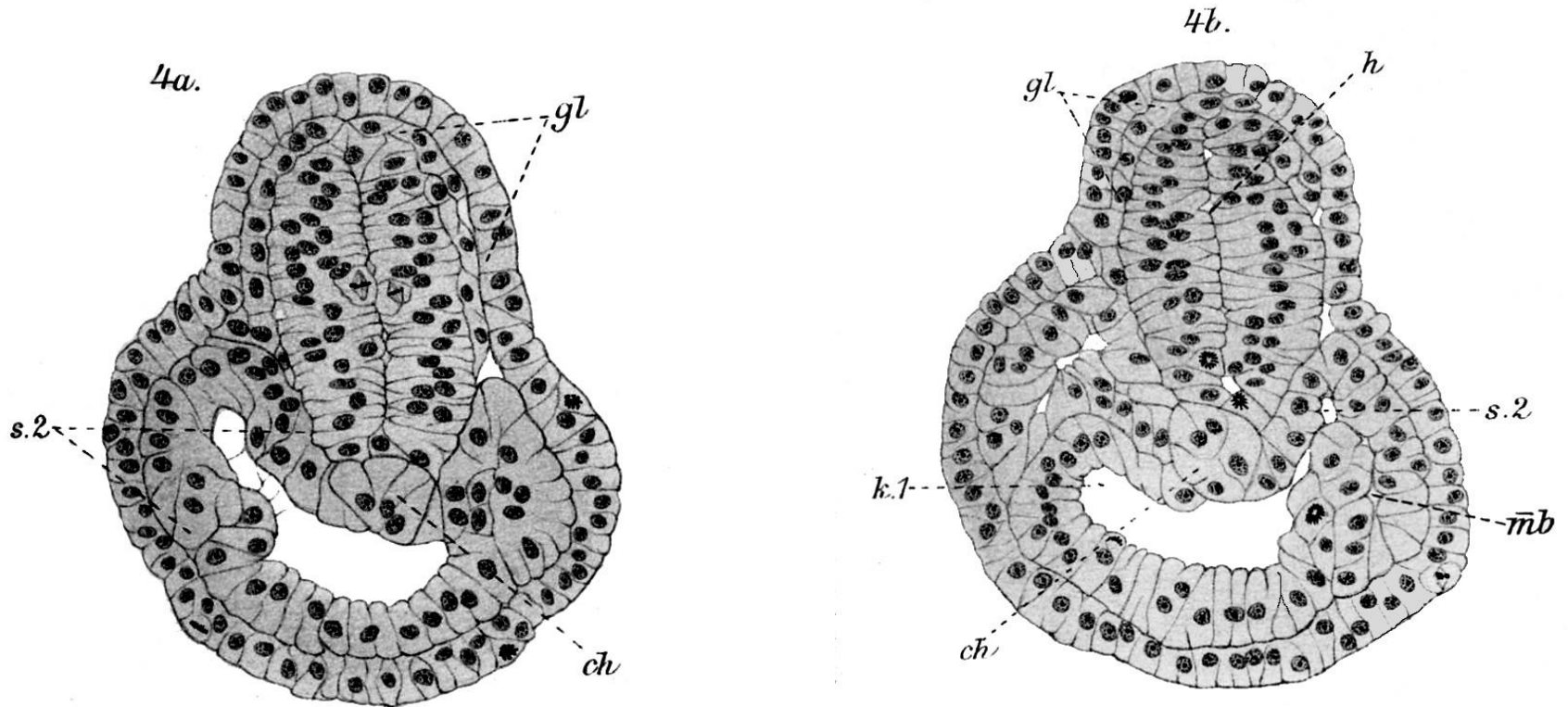
Преобразование нейрального кила в нейральный тяж



Фотография скола через тело зародыша *Petromyzon*, выполненная с помощью СЭМ, любезно предоставлена J. Volker

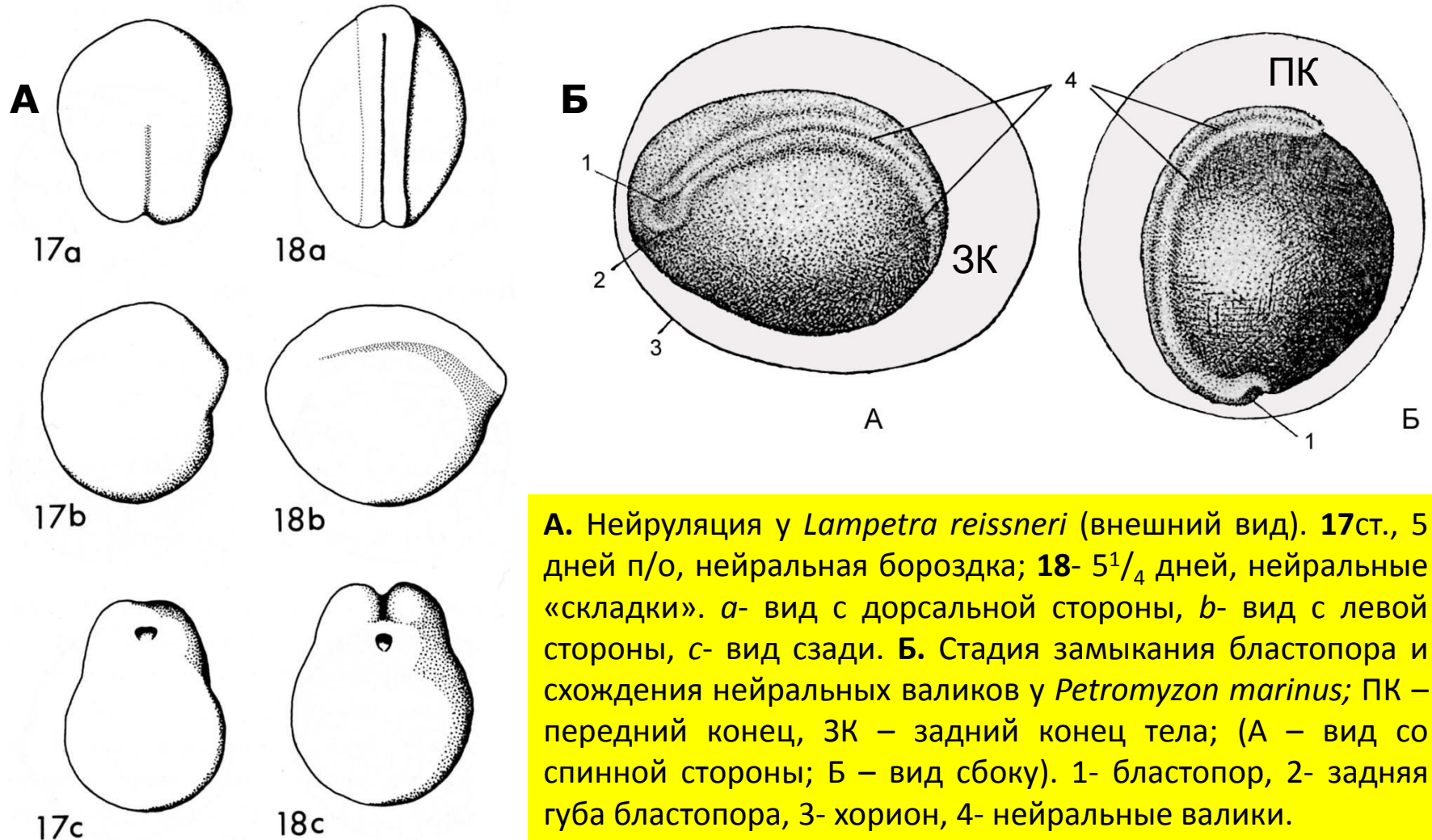
Преобразование нейрального кила в нейральный тяж связано с изменением ориентации клеток этой структуры. В нейральном тяже клетки ориентированы горизонтально, и их длина не ограничена половиной толщины стержня.

Преобразование нейрального тяжа в нейральную трубку



Поперечные срезы через «подголовье» 9-дневного зародыша *Lampetra planeri* на стадии около 20 пар сомитов. *gl* – ганглиозная пластинка (нейральный гребень), *mb* – челюстная дуга, *k.1* – жаберный мешок, *h* – спинной мозг, *s.2* – второй «сомит» по Koltzoff (1901)

Нотогенез и замыкание бластопора



А. Нейруляция у *Lampetra reissneri* (внешний вид). 17ст., 5 дней п/о, нейральная бороздка; 18- 5^{1/4} дней, нейральные «складки». *a*- вид с дорсальной стороны, *b*- вид с левой стороны, *c*- вид сзади. **Б.** Стадия замыкания бластопора и схождения нейральных валиков у *Petromyzon marinus*; ПК – передний конец, ЗК – задний конец тела; (А – вид со спинной стороны; Б – вид сбоку). 1- бластопор, 2- задняя губа бластопора, 3- хорион, 4- нейральные валики.

Регионализация нейрального зачатка. Принципиальное отличие развивающейся ЦНС Миноги от ЦНС Головохордовых (Ланцетника) заключается в ее морфологическом подразделении перетяжками на три мозговых пузыря: *prosencephalon*, *mesencephalon* и *rhomencephalon*. В результате формируется головной мозг, эволюционно новый орган, отличающий Позвоночных от всех других животных. Позднее, начавшаяся компартиментализация продолжается, и на месте трех мозговых пузырей оказываются 5. Передний мозговой пузырь подразделяется на два отдела: конечный мозг (*telencephalon*) и промежуточный мозг (*diencephalon*). Задний м. пузырь дает также два отдела: продолговатый (*myelencephalon*) и задний мозг (*metencephalon*). В отличие от Челюстноротых примитивный головной мозг Миноги не имеет перегибов, и все его отделы лежат на одной линии.

Регионализация ЦНС связана с дифференциальной активностью определенных генов. Например, у *Lampetra fluviatilis* экспрессия гена *Pax6* совершается в дорсальной области переднего мозга и резко прекращается на линии перехода *dienc...* / *mesnc...*, но вновь обнаруживается в латеральных районах заднего мозга и в спинном мозге (De Robertis et al., 2002). В переднем и среднем отделах формирующегося головного мозга экспрессируется ген *Otx* (*L. Japonica*: Ueki et al., 1998; *P. marinus*: Tomsa, Langeland, 1999), который, как полагают, в ходе эволюции дал начало генам *Otx1* и *Otx2* Челюстноротых.

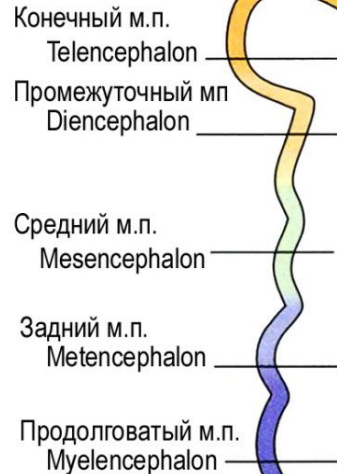
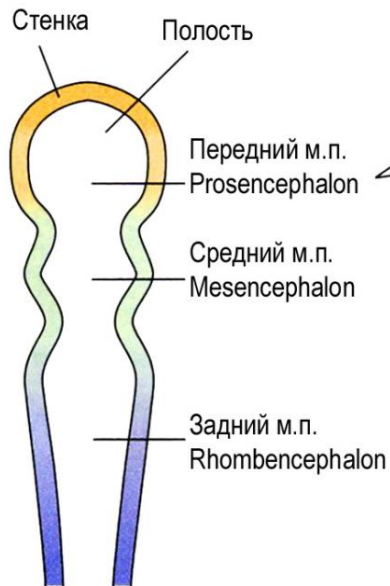
Компартментализация раннего головного мозга ПОЗВОНОЧНЫХ

Стадии:

Их производные во взрослом организме

3-х мозговых пузыряей

5-и мозговых пузыряей



Спинальный мозг

Обонятельные доли	- обоняние
Гиппокамп	- хранилище памяти
Головной мозг	- ассоциативная деятельность ("интеллект")
Сетчатка	- зрение
Эпиталамус	- шишковидная железа (эпифиз)
Таламус	- зрительные бугры (центр переключения зрительных и слуховых нейронов)
Гипоталамус	- центр регуляции температуры, сна и дыхания
Средний мозг	- тектум (крыша среднего мозга) включая зрительные доли, волокнистые пути между передними и задними отделами мозга
Мозжечок	- Координация мышечных движений
Мост	- Волокнистые пути между мозгом и мозжечком (у млекопит.)
Продолговатый мозг	- Рефлекторный центр непроизвольной активности

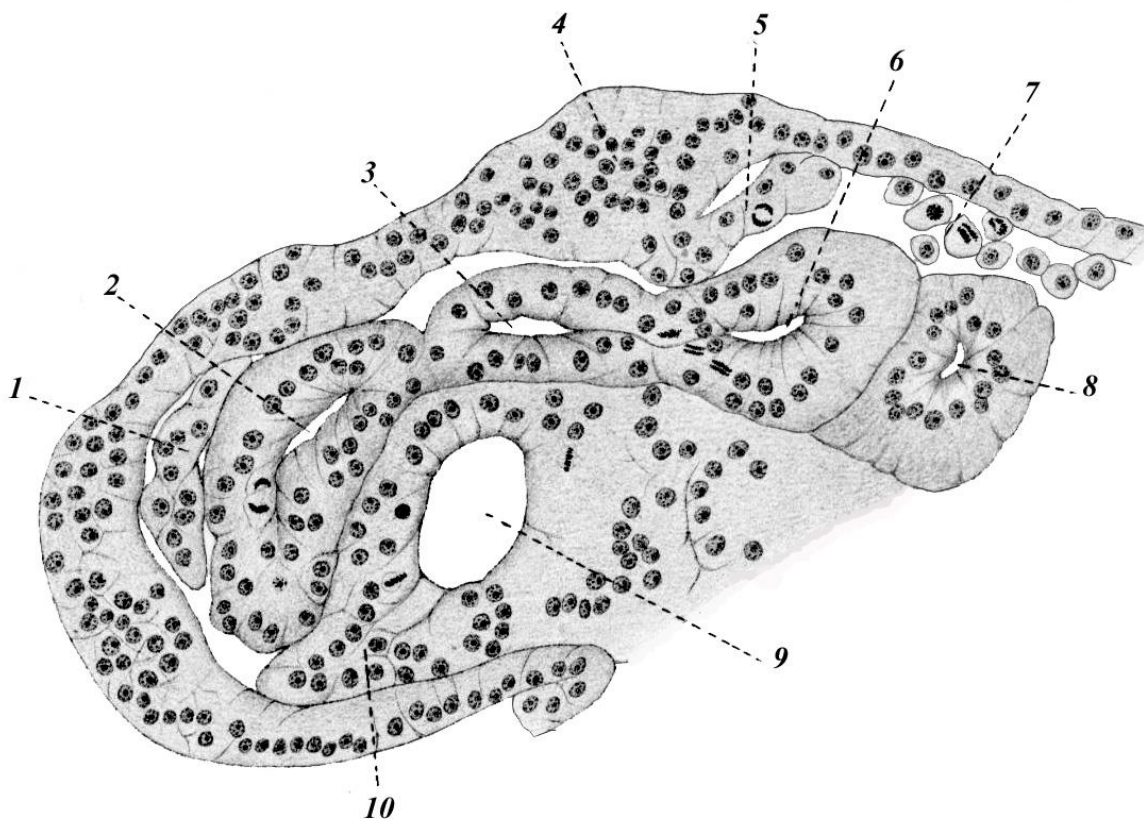
**РАЗВИТИЕ МЕЗОДЕРМЫ
В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ МИНОГИ**

Отмеченный ранее контакт мезодермального зачатка с энтодермой наиболее продолжителен в самом переднем отделе архентерона. На переднем конце зародыша параксиальная мезодерма переходит в *прехордальную пластинку*, которая на стадиях ранней нейрулы составляет единое целое с хордой и энтодермой (★).

Параксиальная мезодерма тела сегментируется в rostroкаудальном направлении. Сначала появляется имеющая вид щели граница между первым сомитом и лежащим рострально так называемым *нулевым сомитом*. *Нулевым сомитом* называют мезодерму, которая при появлении слухового пузырька оказывается в *постотической* области (от лат. oticus – ушной), т. е. в области, расположенной каудальнее слухового пузырька).

Организация мезодермы в голове миноги

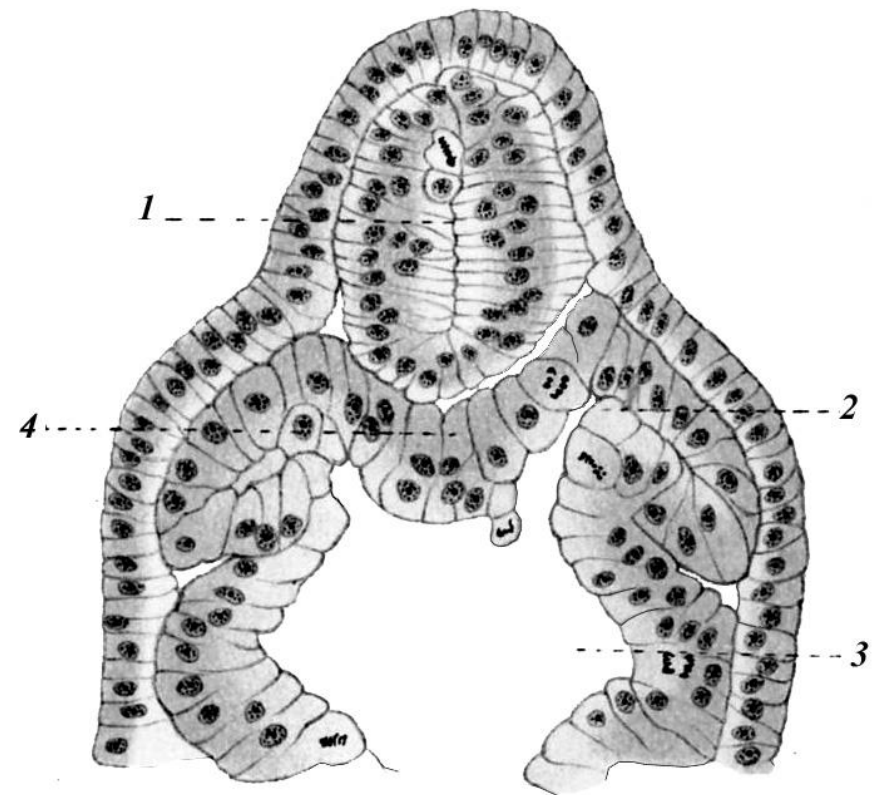
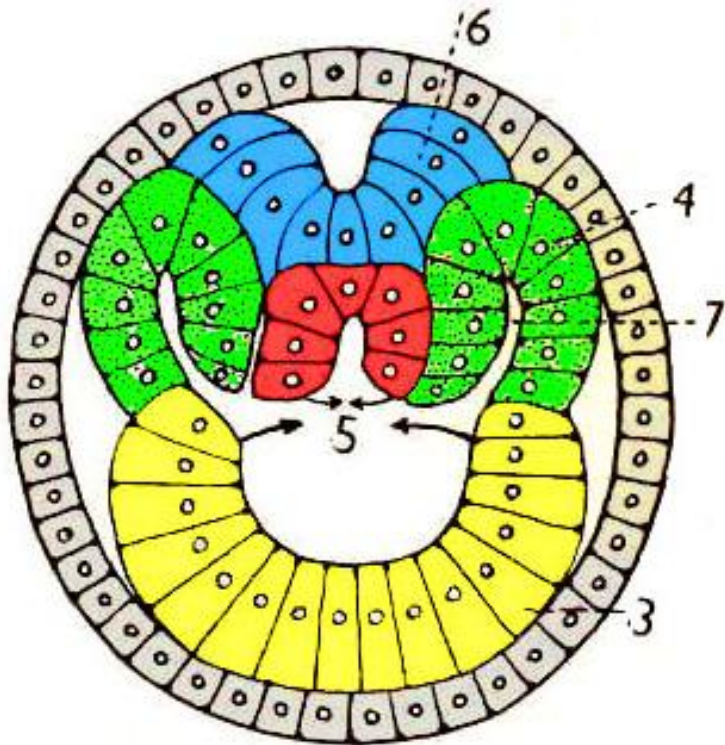
Парасагиттальный разрез передней части головы зародыша *Lamproliza planeri* (по Кольцову, 1902)



1- ганглиозная пластинка (нейральный гребень), 2 – мандибулярный сегмент, 3 – гиоидный сегмент, 4 – слуховой пузырек, 5 – ганглиозная пластинка, 6 – «нулевой сомит», 7 – закладка черепного нерва, 8 – первый сомит, 9 – жаберный мешок, 10 – премандибулярная мезодерма.

по Koltzoff (1901)

Энтероцельное образование передних сегментов мезодермы у ланцетника и миноги



Branchiostoma lanceolatum

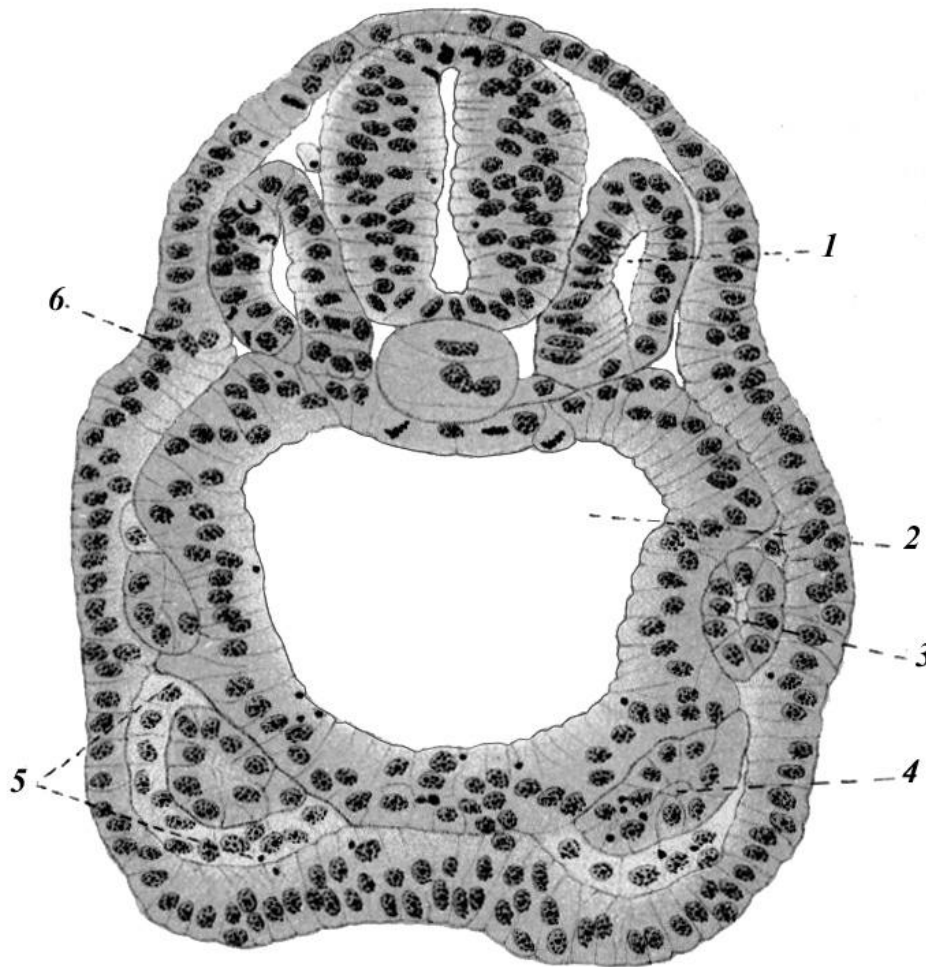
Lampetra planeri

Пояснение к предыдущему слайду «Энтероцельное образование передних сегментов мезодермы у ланцетника и миноги»

Branchiostoma lanceolatum : 4 - симметричные мезодермальные выпячивания архентерона (первичной кишки); 5 - замыкающаяся хордальная пластинка и энтодермальная стенка архентерона; 6 - нейральный желобок.

Lampetra planeri: 1 - зачаток головного мозга; 2 - вторая пара сегментов; 3 - жаберный отдел кишечника; 4 - хордальная пластинка.

Сегментация мезодермы у миноги



Lampetra planeri. Поперечный срез на уровне первого туловищного (истинного) сомита.

1 – настоящий сомит, 2 – второй жаберный карман, 3 – материал гиоидной дуги, 4 – материал челюстной дуги, 5 – эктомезенхима (материал нейрального гребня), 6 – закладка (плакода) эпибранхиального ганглия

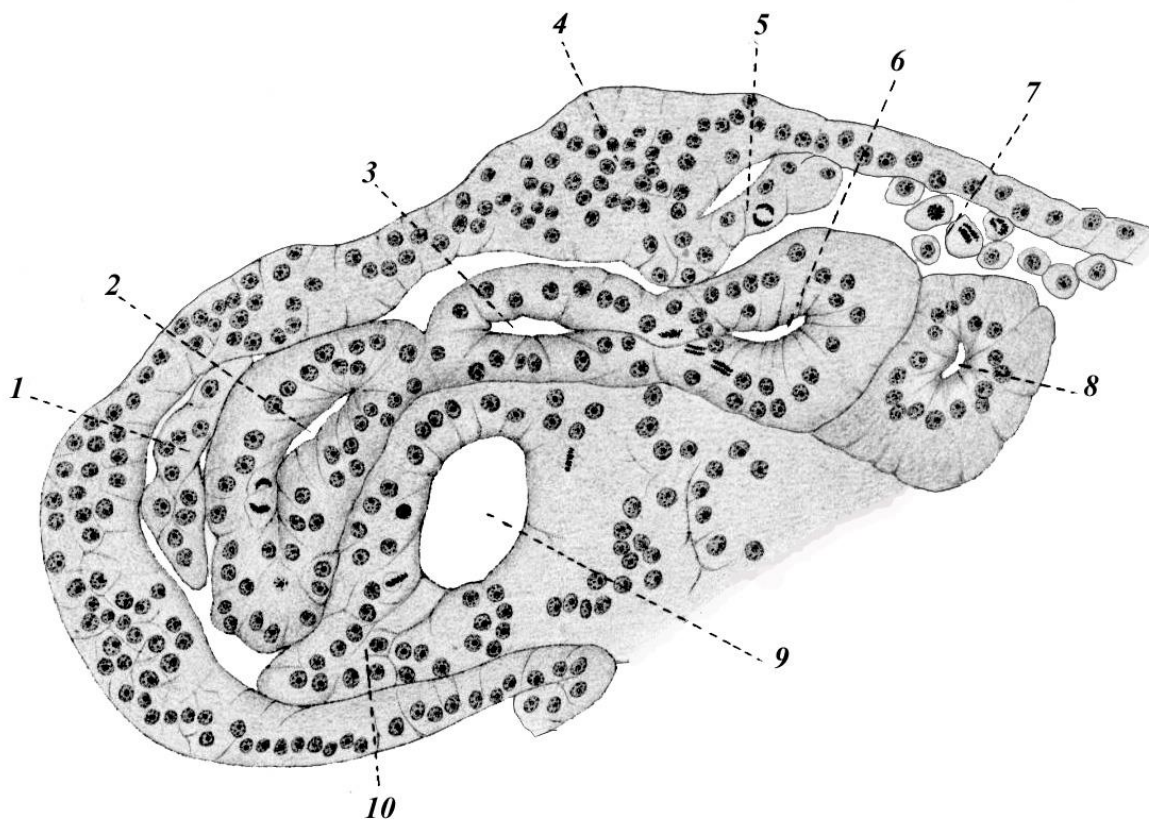
по Koltzoff (1901)

Организация ростральной мезодермы зародыша миноги

В отличие от постотических сегментов тела, которые отчетливо разделены между собой дорсомедиально, *ростральная мезодерма непрерывна в медиальной области*, где она связана с прехордальной пластинкой. В вентролатеральной области, где формируются глоточные карманы, *цефалическая* (от греч. κεφαλή – голова) мезодерма подразделена на три области (слайд 62). Впереди от первого глоточного кармана лежит *мандибулярная мезодерма*, которая образуется из архентерона типичным энтероцельным путем. Каудально от 1-го глоточного кармана и впереди от слухового пузырька расположена *гиоидная (подъязычная) мезодерма*. Позади слухового пузырька, как уже отмечалось, лежит мезодерма нулевого сомита. На более поздних стадиях, когда прехордальная пластинка обособляется от хорды, материал прехордальной пластинки растет в вентральном направлении и образует два симметричных мезодермальных скопления – так называемую *премандибулярную мезодерму*, расположенную между зачатком глаза и *мандибулярной (челюстной) мезодермой*.

Организация мезодермы в голове миноги

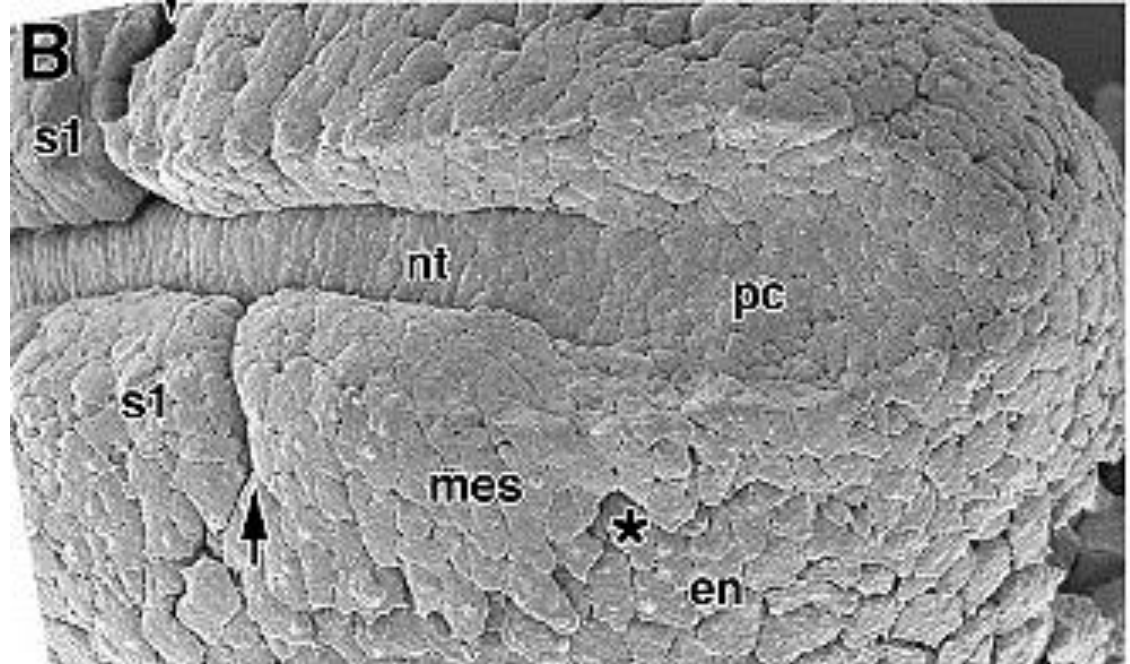
Парасагиттальный разрез передней части головы зародыша *Lampræta planeri* (по Кольцову, 1902)



1- ганглиозная пластинка (нейральный гребень), 2 – мандибулярный сегмент, 3 – гиоидный сегмент, 4 – слуховой пузырек, 5 – ганглиозная пластинка, 6 – «нулевой сомит», 7 – закладка черепного нерва, 8 – первый сомит, 9 – жаберный мешок, 10 – премандибулярная мезодерма.

по Koltzoff (1901)

Сегментация мезодермы у зародыша *Lampetra japonica*



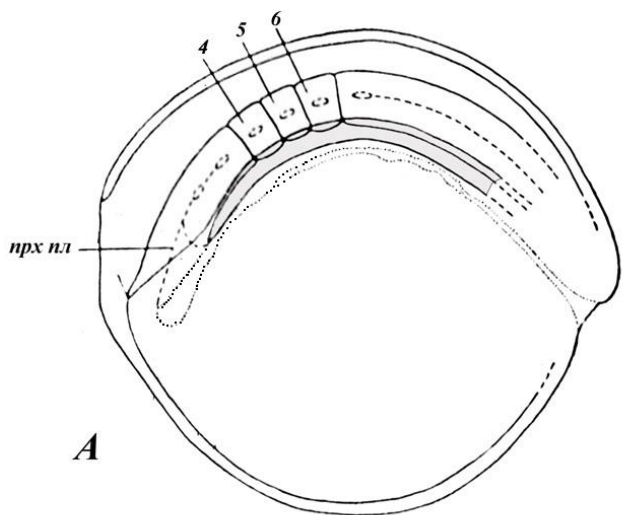
Сканфотография головной области зародыша *Lampetra japonica* на стадии подъема нейрального зачатка. Для того, чтобы видеть взаиморасположение внутренних зачатков, был удален слой эпидермиса и нейральный зачаток. Можно отметить единство хорды (nt) и прехордальной пластинки (pc). Рострально прехордальная пластинка продолжается в эндодерму (en), а с боков – в мезодерму (mes). Стрелками показана граница 0/1 между первым действительным (s1) и т.н. «нулевым сомитом»

по Kuratani et al., 1999

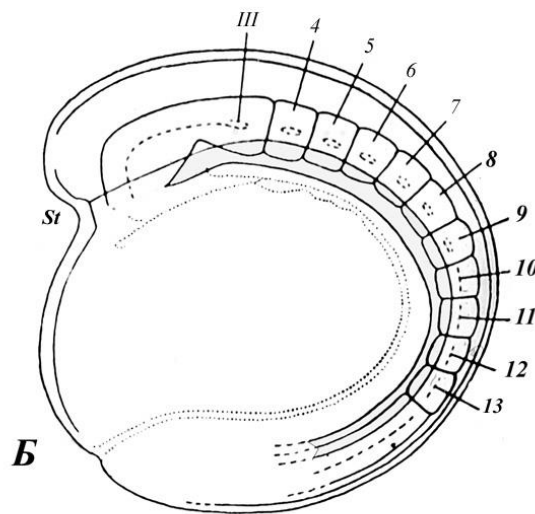
Миотомы головы

Исследования развития мезодермы головы у зародышей миноги до недавнего времени были и, наверное, остаются весьма актуальными, прежде всего в связи с фундаментальной эмбриологической проблемой происхождения головы позвоночных. Сравнительно недавно считали, что у зародышей миноги мезодерма головы сегментируется подобно ростральной голове головохордовых, т.е., ланцетников. Однако эти взгляды были недавно подвергнуты ревизии с помощью метода сканирующей электронной микроскопии японским эмбриологом Шигеру Куратани.

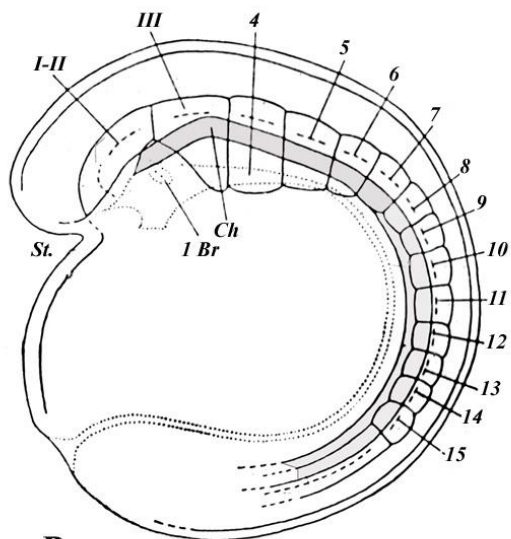
Применение антитела СН-1, которое выявляет *тропомиозин*, а, значит, материал мышечной природы, позволило Ш. Куратани обнаружить начало развития миотомов (см. Kuratani et al., 1999). Все иммунореактивные миотомы находились в постотической области, при этом самый ростральный миотом **m1** формировался из первого сомита **s1**. На последующих стадиях развития эти миотомы сдвигаются вперед, так что первый миотом располагается вентральнее отоциста. Эти наблюдения позволили Куратани сделать важный вывод о том, **что миотомы в области головы миноги, как и у гнатостом, имеют постотическое происхождение.**



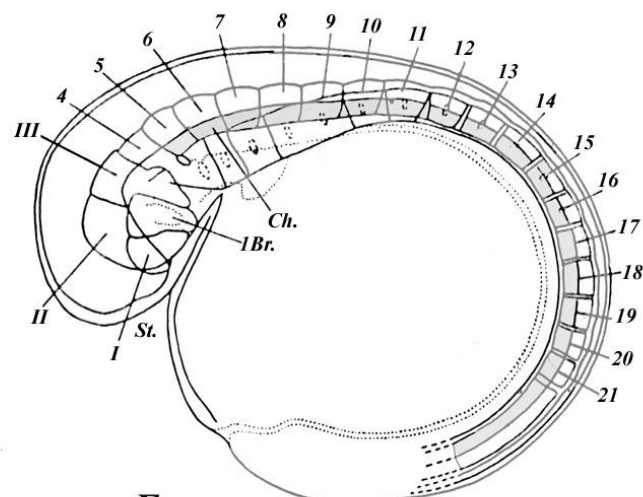
A



Б



B



Г

Последовательность сегментации мезодермы в эмбриогенезе миноги.

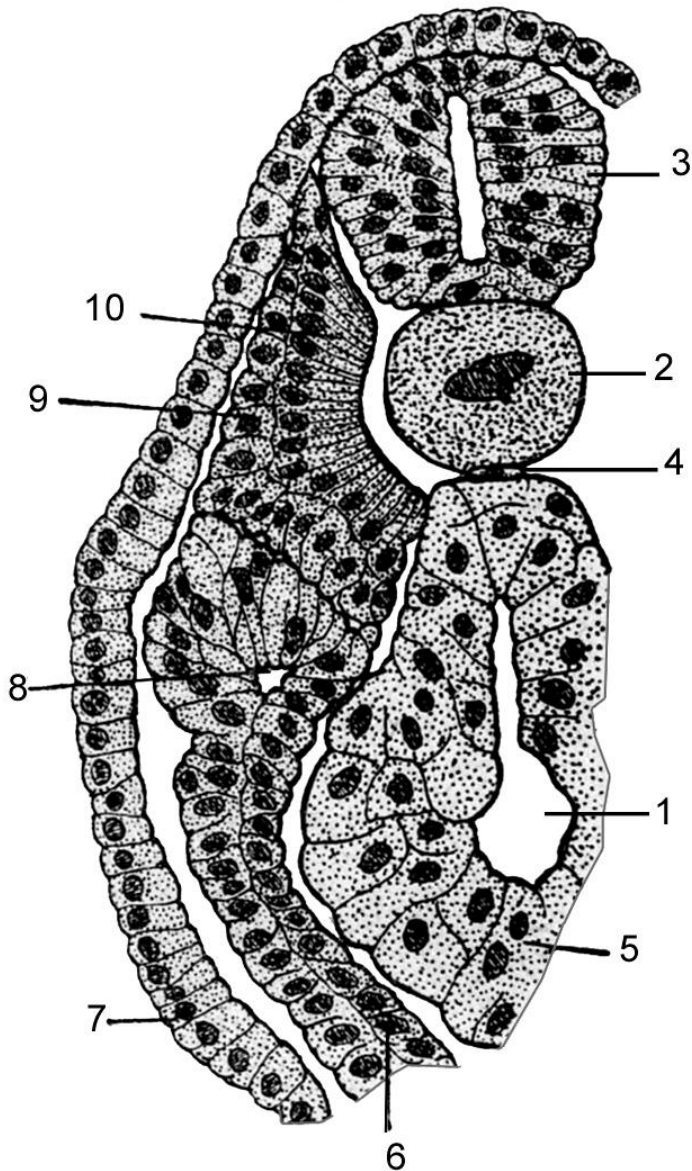
A – зародыш с тремя сомитами (все постотические), головная мезодерма еще не обособилась от архентерона и представлена боковыми складками прехордальной пластинки. **Б** – зародыш с 10 постотическими сомитами и обособляющимся от прехордальной пластинки гиоидным сегментом (**III**). **В** – зародыш с 12-ю постотическими сегментами, гиоидным (**III**) и обособляющимся от головной кишки челюстным и предчелюстным сегментами (**I-II**). **Г** – зародыш с 18-ю постотическими и 3-мя преотическими сегментами.

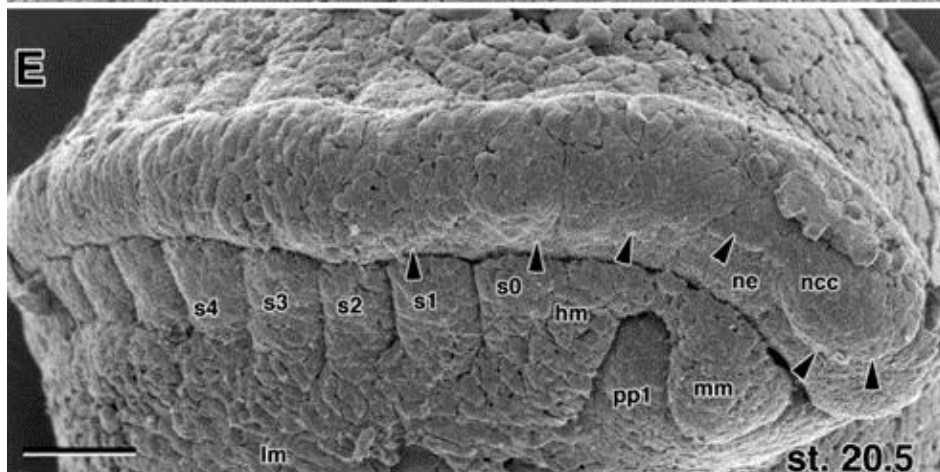
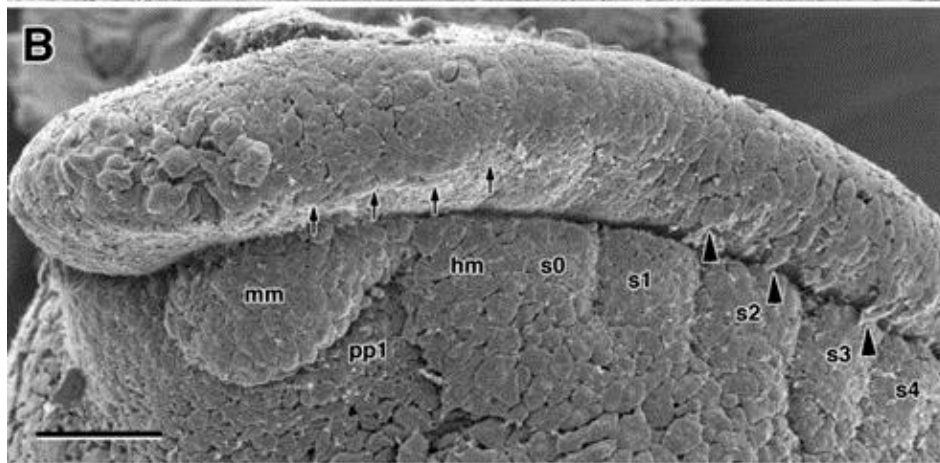
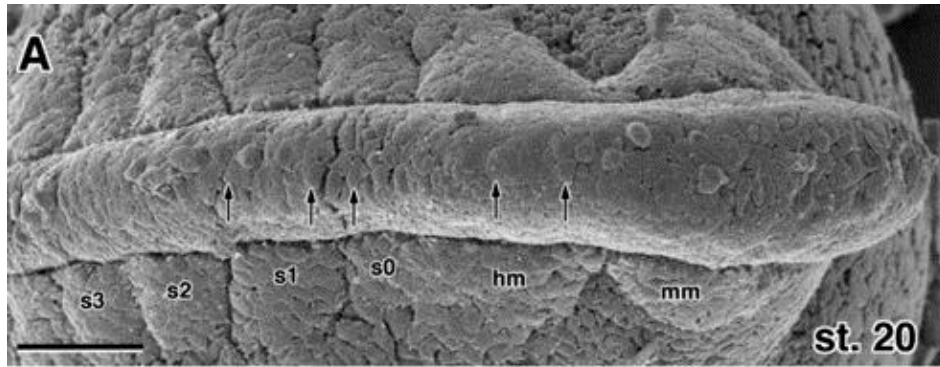
**Осевой комплекс зачатков и
спецификация мезодермы у
зародыша миноги
*Petromyzon marinus***

Поперечный разрез через тело
зародыша на уровне предпочки:

1 – просвет кишечника; 2 – хорда; 3 –
нейральная трубка; 4 – гипохорда; 5 –
стенка кишечника; 6 – спланхнотом;
7 – эктодерма; 8 – нефротом; 9 –
дерматом; 10 –
миотом

из Иванов (1937, по Veller)



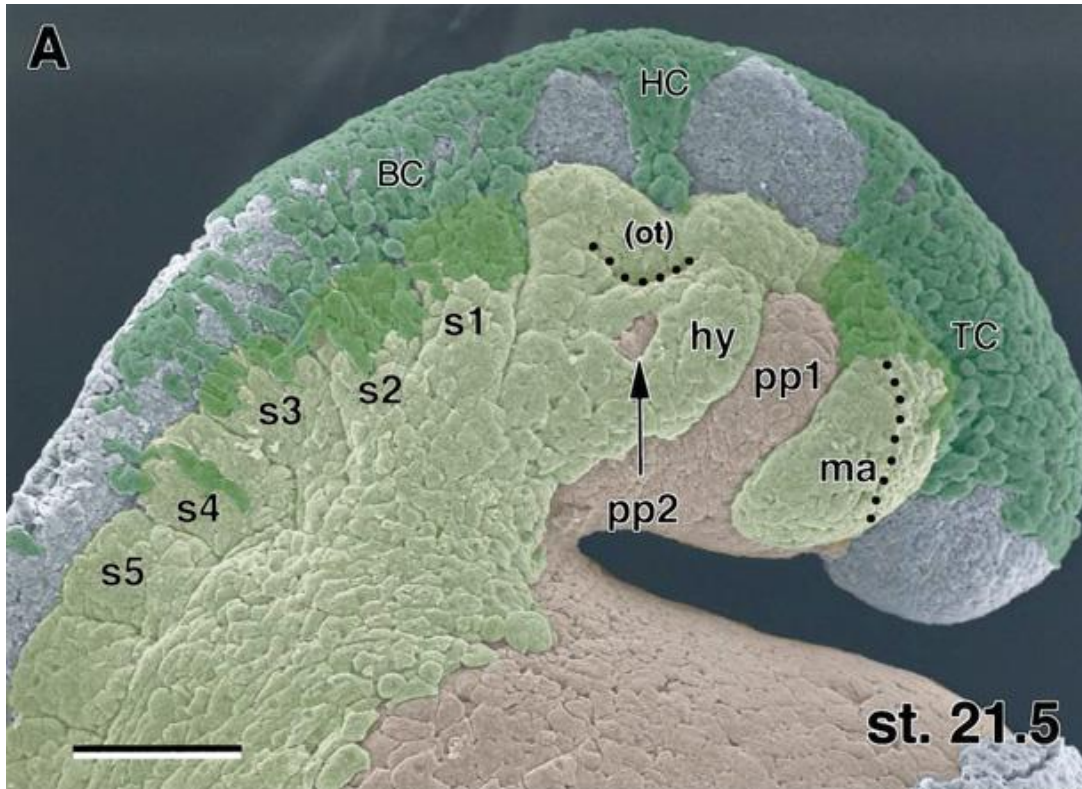


Сегментация мезодермы и развитие нейрального гребня у *Lampetra japonica*

(A) Большие плоские клетки (обозначенные стрелками) – клетки-пионеры цефалического нейрального гребня (ЦНГ); (B) Наконечники стрелок на уровне сомитов с 1 по 3 указывают на первые мигрирующие клетки бранхиального НГ. (E) pp1 – первый жаберный мешок между первыми двумя мезодермальными сегментами. ncc – клетки НГ на дорсальной и боковой сторонах нейрального тяжа. Наконечниками стрелок показана граница фронта миграции этих клеток; hm – гиоидная мезодерма; lm – латеральная мезодерма; mm – мандибулярная мезодерма.

по Horigome et al. (1999)

Три популяции клеток цефалического нейрального гребня



Клетки НГ (зеленые); клетки мезодермы – желто-зеленые; клетки эндодермы – розовые.

Головной отдел зародыша *Lampetra japonica* в СЭМ. Три главные популяции цефалического нейрального гребня (зеленый цвет).

ТС – популяция клеток тройничного НГ; НС – гиоидная популяция клеток НГ; ВС – бронхиальная популяция клеток НГ. (ot) – углубление в мезодерме на месте удаленного слухового пузырька; pp1 – первый жаберный карман глотки; pp2 (стрелка) – второй жаберный карман пронзает мезодерму.

(1999) по Horigome et al.

Возникновение и локализация популяций цефалического нейрального гребня у миноги

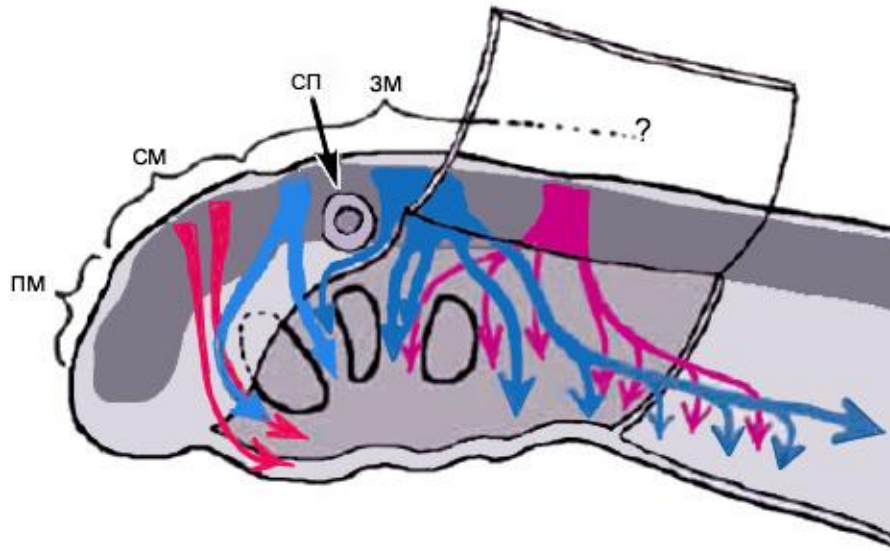


Схема движений клеток краниального нейрального гребня (НГ) у миноги. Оранжевыми стрелками показана миграция из области среднего мозгового пузыря (СМ); голубыми – из роstralной области [вперед от слухового пузырька (СП)] и средней области заднего мозгового пузыря (ЗМ); розовые стрелки обозначают миграцию НГ из каудальной области ЗМ или из зоны роstralной нейральной трубки (т.е. позади ЗМ). Миграции клеток НГ из СМ и роstralного ЗМ подобны миграциями из этих областей у других Позвоночных, но из областей, расположенных каудальнее, миграции в роstro-каудальном направлении существенно превосходят аналогичные движения у других Позвоночных. Следует также отметить роstralные миграции НГ из каудальной области ЗМ.

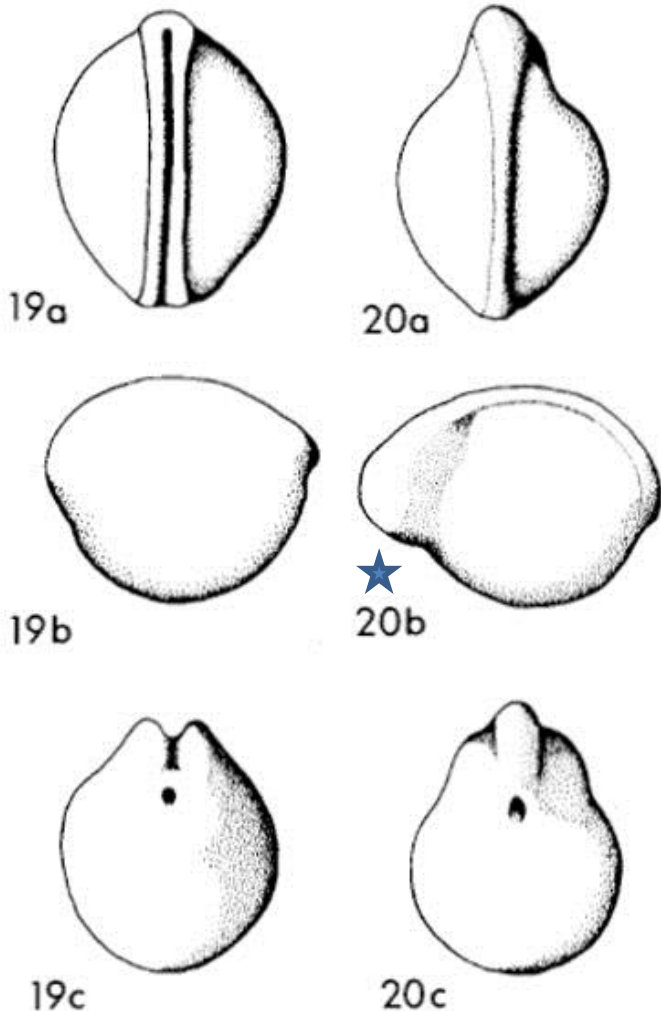
Начало роста головы и изменения
формы зародыша

Нейруляция и начало роста головного отдела тела

Нейруляция у *Lampetra reissneri* (внешний вид). **19** - 6 дней п/о, подъем нейральных «складок»; **20** - $6\frac{1}{4}$ дней, нейральный стержень. *a*- вид с дорсальной стороны, *b*- вид с левой стороны, *c*- вид сзади.

Нейральные валики продолжают сближаться, нейральный киль увеличивается по вертикали, и при наблюдении снаружи создается впечатление, что бороздка становится глубже. Начинается процесс сегментации мезодермы с образованием сомитов. После выделения хорды из свода архентерона в туловищной области, её в этом месте замещают клетки эндодермы.

Наконец складки нейроэктодермы вступают в контакт, и два фронта покровной эктодермы сливаются по дорсальной средней линии над образовавшимся нейральным стержнем. Хорда отделяется от мезодермы сомитов.



Замыкание бластопора и образование хвостовой почки. Как уже отмечалось ранее, нейральные валики сближаются между собой по срединной линии и объединяются в плотный и высокий тяж клеток – зачаток спинного мозга, который накрывается нарастающей на него с боков эктодермой. В задней оконечности нейрального зачатка неглубокая нейральная бороздка некоторое время сообщается с бластопором через щель в его переднем валике. Эта щель представляет собой единственный след существования *нервно-кишечного канала*, но и она скоро утрачивает сообщение с нейральной трубкой, так как исчезает сама бороздка.

До окончания гастрюляции и начала изменений формы тела зародыша бластопор остается открытым и, по мнению некоторых эмбриологов непосредственно превращается в *анальное отверстие*. Однако более поздние и тщательные исследования показали, что образованию анального отверстия предшествует *полное закрытие бластопора эктодермой* и запечатывание его изнутри при срастании двух симметричных лопастей перистомальной (задней) мезодермы в один непарный бугорок, представляющий собой зачаток будущего хвоста (или *хвостовую почку*). Прямо под этим образованием, т.е. в области вентральной губы некогда существовавшего бластопора появляется впячивание, которое своим дном открывается в заднюю часть гастральной щели. Таким образом, анальное отверстие у Миноги возникает *de novo* и на некотором удалении от места бластопора.

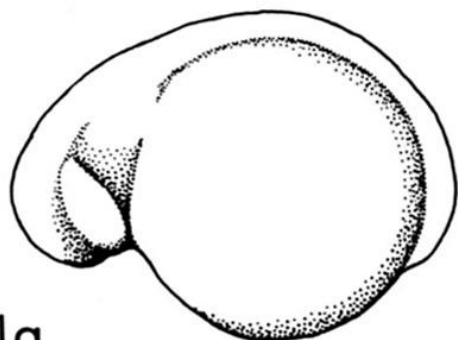
Изменения формы зародыша. В результате активного роста роstralного отдела нервной системы и хорды передний конец зародыша несколько приподнимается в виде выступающего бугорка над поверхностью тела. **Этот головной бугорок** по мере дифференцировки и роста примыкающих задних участков хорды, ЦНС и мезодермы, а также за счет вытягивания при преобразовании энтодермы в узкую цилиндрическую трубку пищеварительного тракта, выдвигается все дальше от основной еще сферической или несколько овальной части зародыша. Постепенно зародыш приобретает форму сильно согнутой **реторты**, *вздутая часть* которой соответствует задней большей и наименее дифференцированной части тела эмбриона, содержащей крупные клетки с большим количеством желтка (*такая своеобразная хвостовая почка*).

На узкой части «реторты» появляется *концевое утолщение головы зародыша*. Одновременно происходит рост и *усложнение организации срединной части тела* зародыша, примыкающей спереди к вздутой части. Заднее вздутие постепенно отступает и уменьшается в объеме в связи с активным потреблением желтка питающих клеток, расходуемого на рост дифференцирующихся отделов.

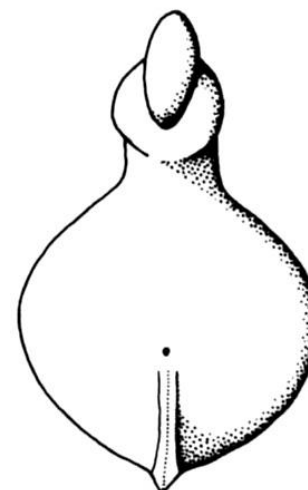
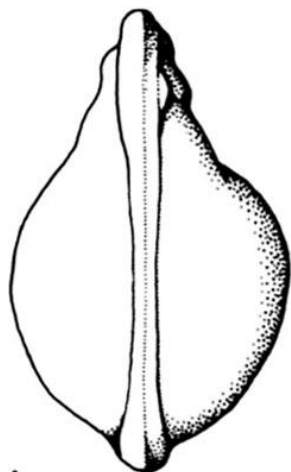
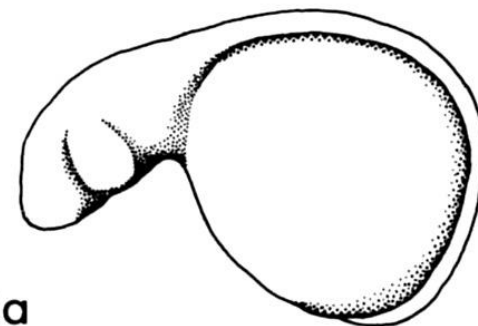
. Вентральная область задней части отстает в росте от дорсальной его стороны, и область бывшего бластопора и проктодеума, обращенные ранее назад, теперь перемещаются на нижнюю, а затем и на переднюю сторону вздутия.

Образование головы у *Lampetra reissneri*

Возраст зародыша 7,5 дней



Возраст 8 дней



21b

21c

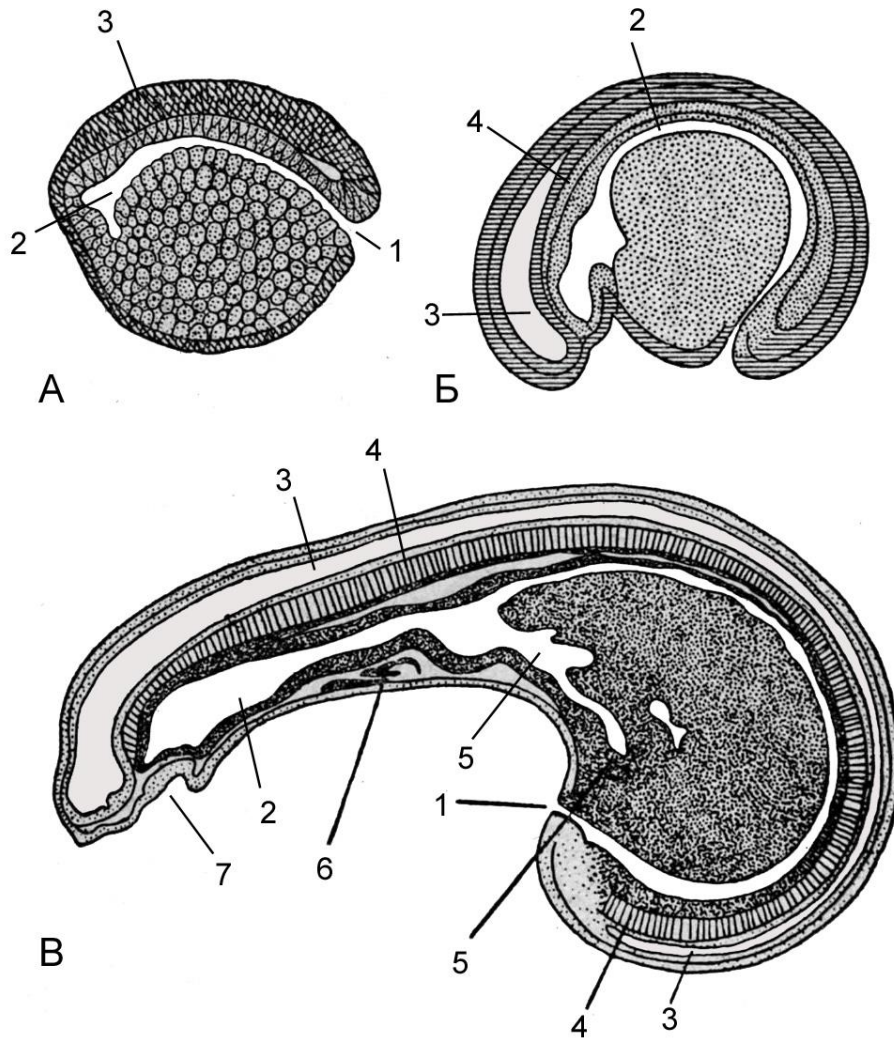
22b

Пожалуй, наиболее детально период от стадий непосредственно перед вылуплением и до метаморфоза описан Tahara (1988) на примере *Lampetra reissneri*. Вылупление у этого вида начинается на 11 день. Внешне зародыш на этой (**24-й**) стадии всё еще напоминает стадию «реторты», может быть, чуть более длинной головой. Появляется обонятельная ямка. Кожные покровы становятся прозрачными и через них можно видеть четыре жаберных мешка, эндостиль, перикардальный целом, печень и пронефрос. На препаратах удается различать трубчатое сердце, эндокард, эпимиокард, дорсальную и вентральную аорты. Появляются кровяные клетки и ППК (★).

Через сутки начинаются регулярные сокращения сердца. Эту **25-ю** стадию автор обозначает как **хвостовую почку I**. При наблюдении снаружи можно отметить продолжающееся удлинение тела до 3,5-4,0 мм, прибавление жаберных мешков до 6. На срезах видно образование глазных бокалов и отделение от эпителия хрусталикового пузырька. Появляется наружная ноздря и полость носа. Появляются артерии пронефроса и складывается эндостиль (★).

Стадия 26. Возраст 16 суток. Хвостовая почка II. Появляются **меланофоры**, вначале в голове, и затем в туловище. В кровяных клетках обнаруживается **гемоглобин**. **Тело выпрямляется**. Анальная ямка обращена вентрально. Длина тела 4,5-5,0 мм. Изнутри: исчезает эктодермальный слой

Обособление головы и формирование тела зародыша *Petromyzon marinus* (на разрезах)

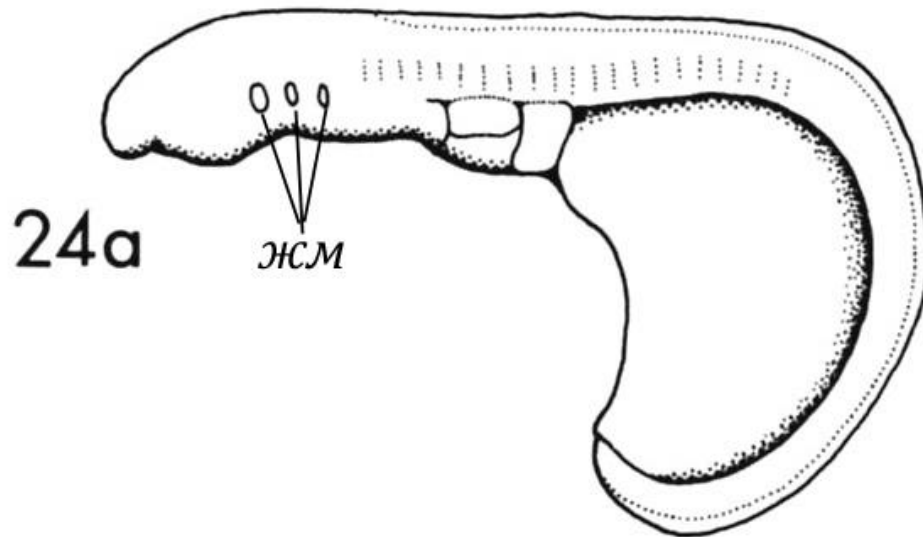


Сагиттальные разрезы зародышей:
А - на стадии начала удлинения зародыша (подъем нейральных «складок»); **Б** - на стадии обособления головы; **В** - на стадии «реторты».

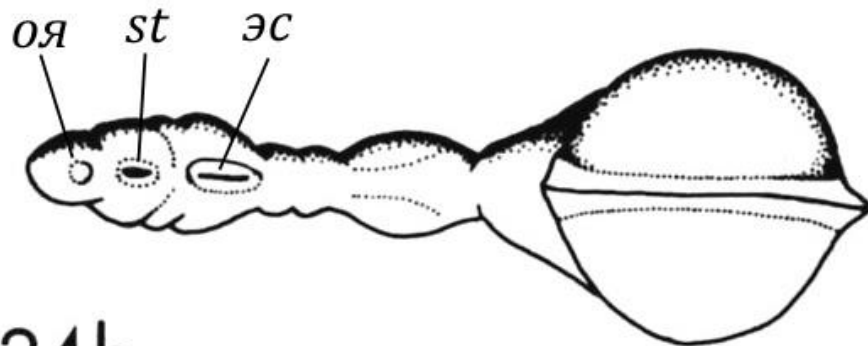
1- анальное отверстие; 2- область передней кишки; 3- нейральный тяж (или на более поздних стадиях – центральный канал ЦНС); 4- хорда; 5- печеночный вырост; 6- сердце; 7- стомодеум.

Из Иванов (1937) по Goette (1890)

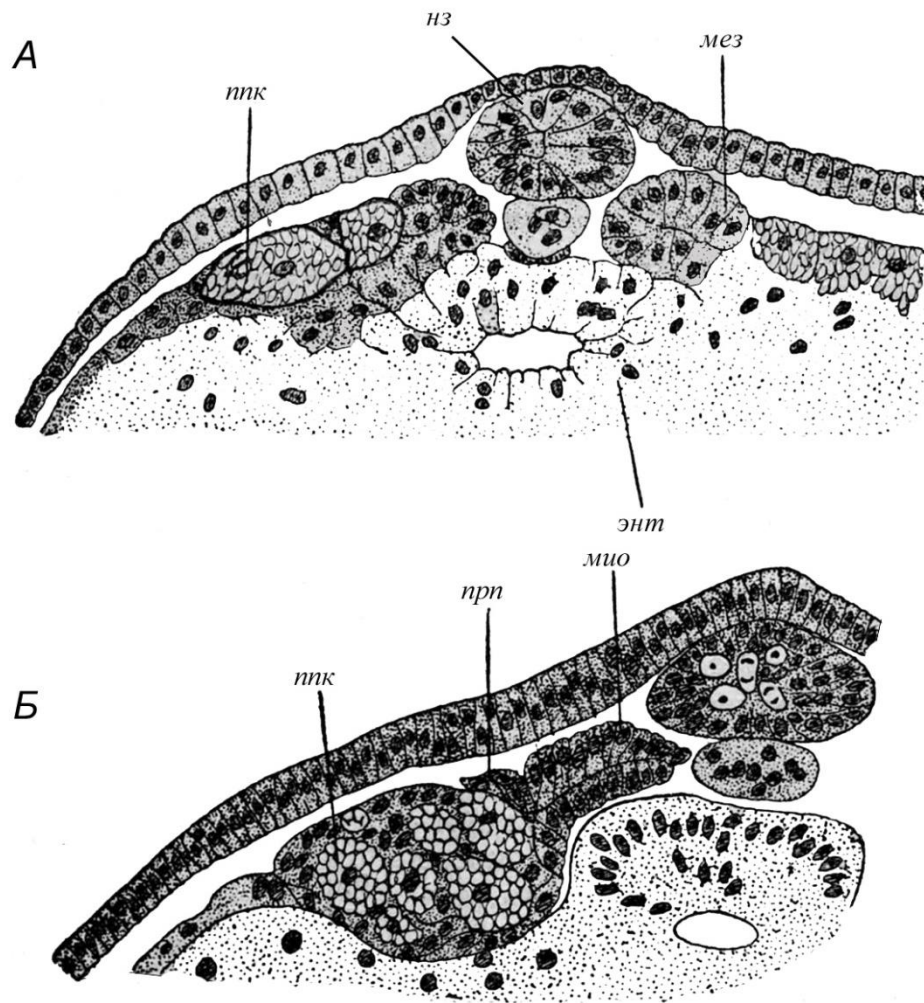
Зародыш миноги перед вылуплением



Внешний вид *Lampetra reissneri* перед вылуплением. [24 а – вид с левого бока; 24b – вид с вентральной стороны]. Зародыш все ещё напоминает «реторту», может быть, с чуть более длинной головой. Появляется обонятельная ямка (оя). Кожные покровы становятся почти прозрачными, и через них можно видеть 3-4 жаберных мешка (жм), стомодеум (st), эндостиль (эс), перикардальный целом, печень и пронефрос. На препаратах удается различить сердечную трубку, эндокард, эпимиокард, дорсальную и вентральную аорты. Появляются кровяные клетки и ППК.



24b



Поперечные срезы зародыша *Petromyzon* на двух последовательных стадиях дифференцировки сомитов и образования полового зачатка.

мез – мезодерма; *мио* – миотом; *нз* – нейральный зачаток; *пнк* – первичные половые клетки; *прп* – proneфрический канал; *энт* – энтодерма

из Иванов (1937, по Veller)

ротовой пластинки. Образуются от пяти до восьми висцеральных карманов и кровеносные сосуды в первых четырех жаберных дугах. Исчезает просвет в средней кишке. Начинается складчатость печени. *В сердце дифференцируются: венозный синус, предсердие, желудочек и туловищные артерии.*

Стадия 27. Возраст 18 суток. Глазные пятна. **Хвостовая почка III.** P.15. **Снаружи:** начинается пигментация сетчатки. *Верхняя губа разрастается вперед и в стороны. Наружная ноздря смещается вперед. Видны восемь висцеральных карманов (мешков). Тело полностью выпрямлено. Предличинка **начинает плавать.** Длина тела 5,5-6,0 мм. **Изнутри:** Происходит формирование *гипофизарного мешка.* В ротовой пластинке происходит *открытие ротового отверстия.* Формируется пара *велюмов.* В печени происходит дифференциация желчного пузыря и желчного протока. В передней паре жаберных дуг появляются жаберные филаменты (нити). В пятой жаберной дуге и в *тифлозоле* появляются кровеносные сосуды. В нефридиальных воронках (нефростомах) появляются реснички.*

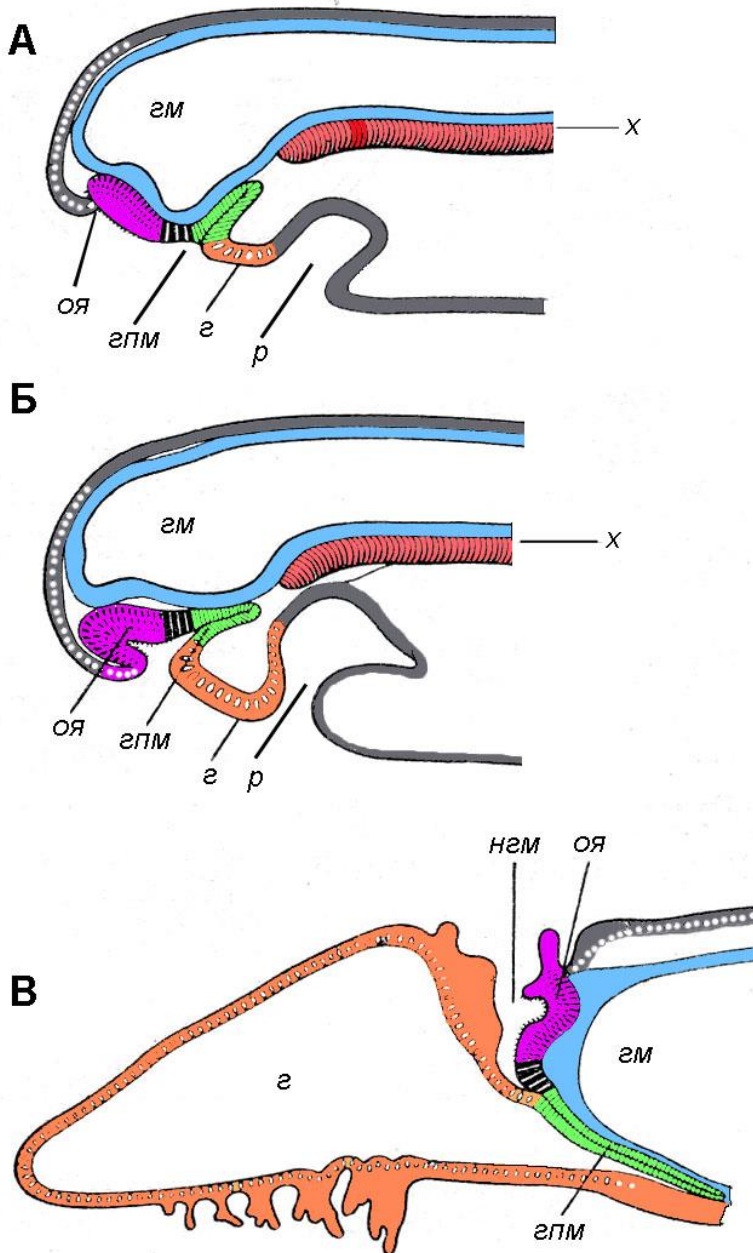
Стадия 28. Возраст 22 дня. Пульсация велюма. P.16. **Снаружи:** Стартует движение паруса (велюма). Верхняя губа продолжает разрастаться, формируется *ротовой «капюшон».* Начинается сократительное движение жаберных отверстий. Появляются *цирры рта.* Наружная ноздря все более смещается вперед и вверх. Увеличивается количество меланофоров в туловище. Конец хвоста становится обращенным строго назад. Удлиняется

анальная трубка. Тело достигает **7,0 мм в длину**. Изнутри: Хрусталиковый пузырек уплощается. *Формируется дефинитивный просвет в кишечнике*. Жаберные отростки (филаменты) появляются на шести жаберных дугах, от первой до шестой. В восьмой паре жаберных дуг появляются кровеносные сосуды. В эндостиле появляется перегородка. Начинается *пигментация клеток радужины*.

Стадия 29. Возраст 24 дня.. Снаружи: В желчном пузыре появляется *зеленоватая желчь*. Разрастается оральная капюшон. Наружная ноздря достигает спинной стороны тела. Открываются все 7 пар жаберных отверстий (пор). Увеличиваются радужные пигментные клетки. Длина тела достигает 8,0 мм. Изнутри: Появляются церебральные полушария. В гипофизарном мешке появляются реснички. Жаберные отростки образуются на всех восьми парах жаберных дуг.

Стадия 30. Возраст 31 день. Завершение формирования пищеварительного тракта. **Самая ранняя стадия пескоройки**. Р.18.

Аллометрия в развитии МИНОГИ

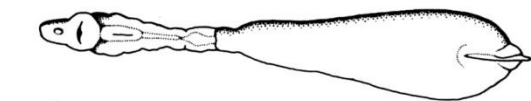
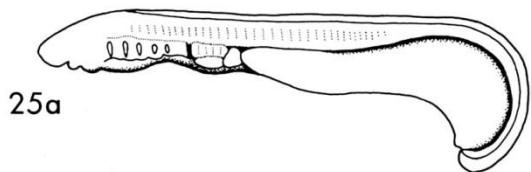


Схематическое изображение сагиттальных срезов переднего отдела головы зародыша и личинки миноги на последовательных стадиях развития (А-В)

Разрастающаяся верхняя губа оттесняет вперед и на дорсальную сторону обонятельную ямку, гипофизарный мешок при этом продолжается в назогипофизарный мешок (нгм)

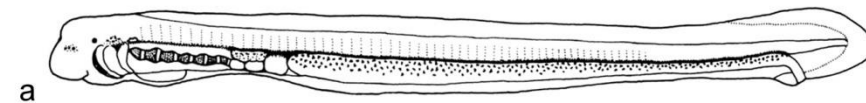
Сокращения: г – губа; гм – головной мозг; гпм – гипофизарный мешок; оя – обонятельная ямка; р – рот; х - хорда

От хвостовой почки до *Ammocoete*



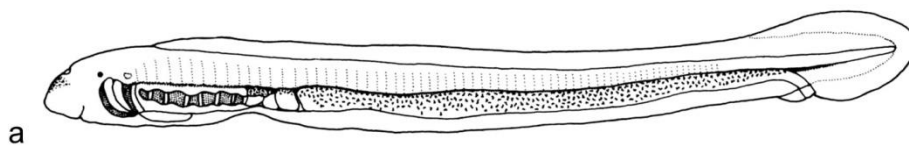
25б

Ст. биения сердца (хв. почка I)



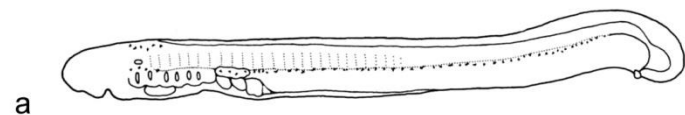
б

Ст. движения «паруса»



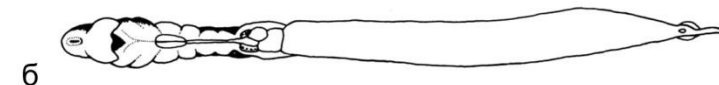
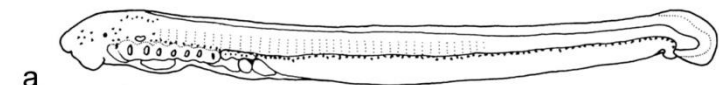
б

Ст. 29. Стадия зеленоватой желчи. 8,0 мм.



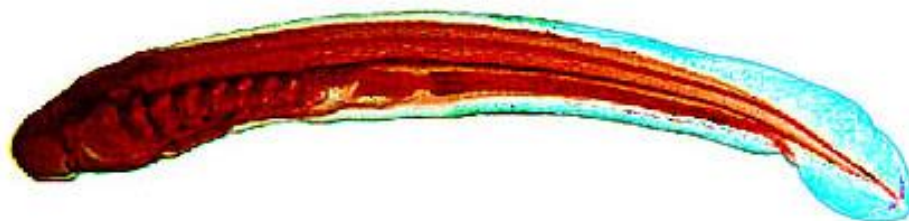
б

Ст. 26. меланофоры (хв. почка II)

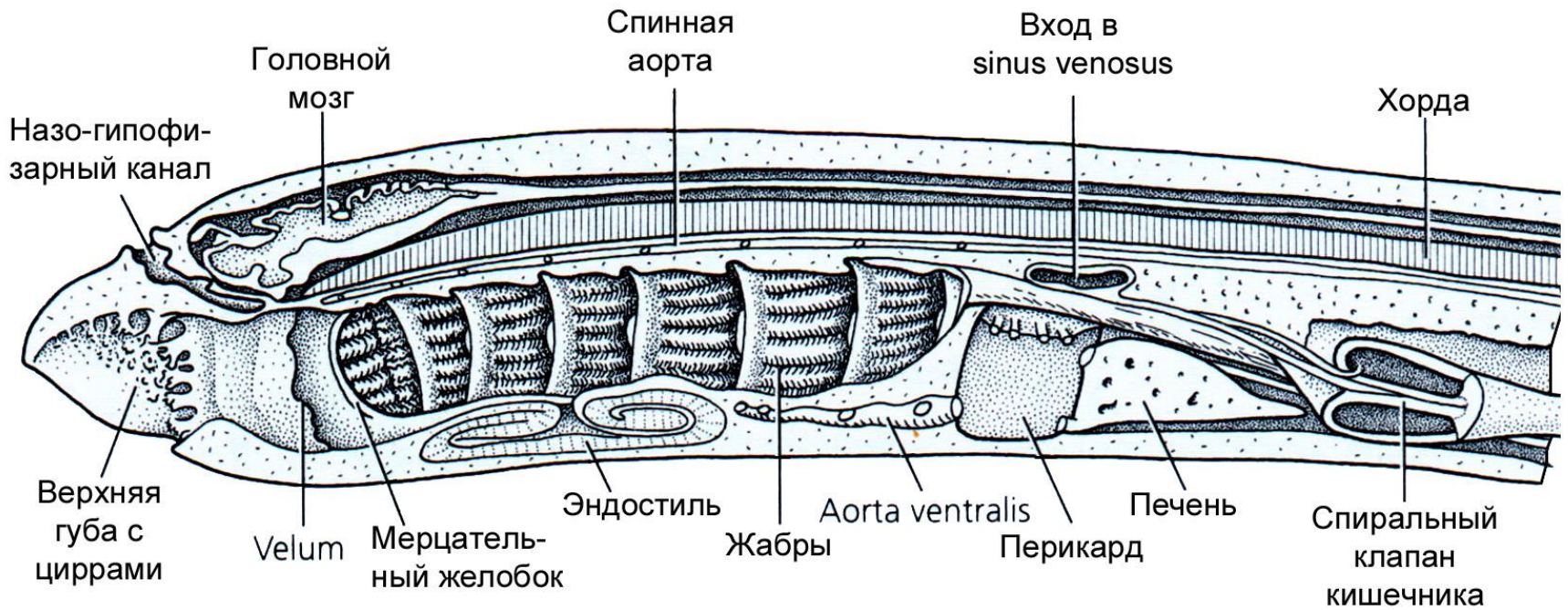


б

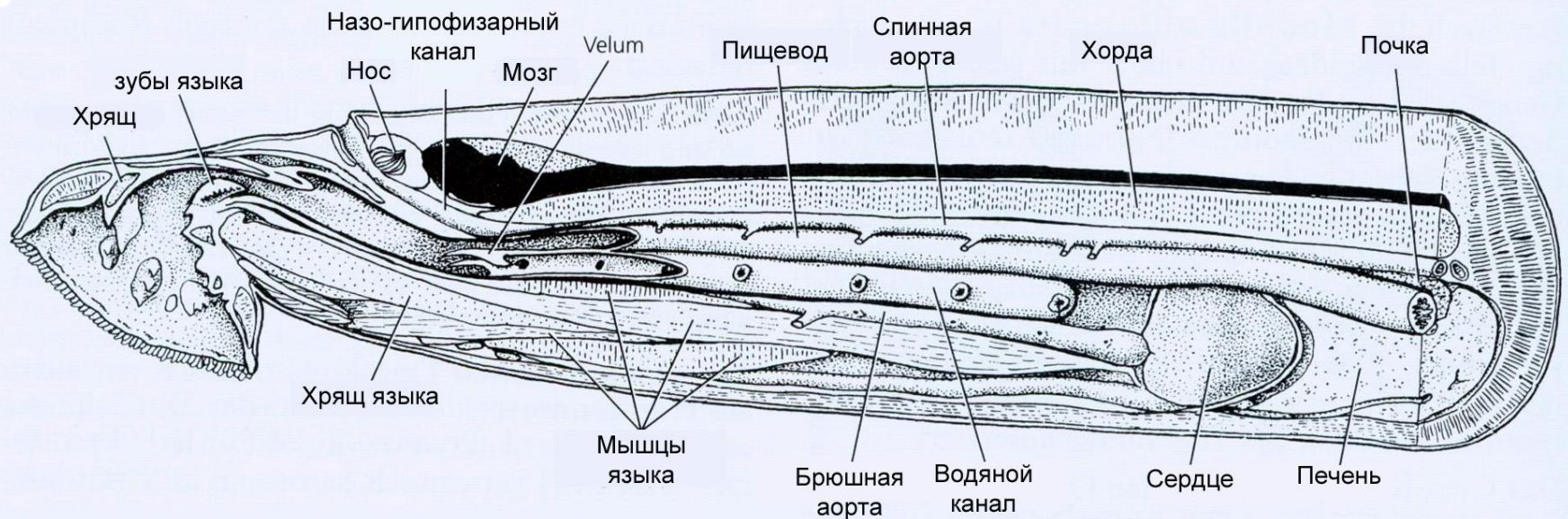
Ст.27. глазные пятна (хв. почка III)



Ammocoete (пескоройка), 9,0 – 9,5 мм



Б



Пояснение к предыдущему слайду, на котором представлены две схемы строения головного отдела пескоройки (верхнее изображение) и половозрелой формы (нижнее изображение). Пескоройка отличается от взрослого животного рядом признаков; важнейшие из них следующие:

1. отсутствует дыхательная трубка, поскольку пищевод не обособлен от дыхательного аппарата, и дыхание (энергичную перегонку воды) обеспечивает хорошо развитый парус. *В спокойном состоянии П дышит всей поверхностью тела. Жаберным дыханием она пользуется только во время движения.*
2. имеется эндостиль, Этот орган П морфологически и функционально не отличается от эндостиля Ланцетника.
3. наружные ЖЩ треугольной формы располагаются в продольном желобке, их мешковидные вздутия выполнены целиком из эндодермы.
4. предротовые части головы не несут присасывательной воронки и лишены роговых зубов. Они окаймлены двумя губами, из которых верхняя большего размера, имеет форму подковы.
5. вначале личинка вообще не потребляет наружную пищу, поскольку стомодеум ещё не сообщается с кишечником, но расходует остатки желтка в печени
6. глаза недоразвиты; отсутствует роговица и склера
7. на хвостовом отделе появляются светочувствительные клетки (?)

Вывод: *Т.о., по множеству признаков Амтосоетес напоминает Ланцетника.*

Метаморфоз у миног

Вы, конечно, слышали или читали, что в тканевых преобразованиях, составляющих главные события финальной стадии личиночного периода – метаморфоза молодого позвоночного животного, важнейшую управляющую и контролирующую роль играют гормоны щитовидной железы.

Миноги относятся к числу немногих рыб, которые в своем жизненном цикле претерпевают хорошо выраженный метаморфоз. *Перед самым началом* **Метаморфоза** происходит окончательное **обособление зачатка ЩЖ** от глотки в виде замкнутого вытянутого мешка, который тут же начинает подразделяться на замкнутые пузырьки и становится железой внутренней секреции, выделяющей свой гормон в кровь. *Еще совсем недавно это событие считали пусковым актом метаморфоза у миноги.* Однако детальные исследования физиологии метаморфизирующих пескороек показали (John H. Youson, 1997), что миноги по своему уникальны в мире позвоночных. У морской миноги (*Petromyzon marinus*), спонтанный метаморфоз инициируется, когда размер (длина и вес личинки), важное условие, и запас липидов достигают соответствующих уровней и совпадают с весенним подъемом температуры воды.

К началу метаморфоза **уровни содержания тироидных гормонов, тироксина (Т₄) и трийодтиронина (Т₃) в сыворотке крови неожиданно и резко падают**, а метаморфоз может быть индуцирован обработкой животных

перхлоратом калия ($KClO_4$), который также вызывает снижение уровня тироидных гормонов (★). Факт блока спонтанного и индуцированного метаморфоза обработкой тироидными гормонами, подтверждает точку зрения, согласно которой тироидные гормоны особенно (T_3) при метаморфозе миноги действуют подобно ювенильному гормону; этот взгляд противоречит представлениям о роли тироидных гормонов в метаморфозе других позвоночных. Путь монодеиодиназы с превращением T_4 в T_3 и даже дальнейшей деградации T_3 может быть важным механизмом управления изменений при метаморфозе. Метаморфоз миноги является факультативным метаморфозом в том смысле, что он инициируется или подавляется в зависимости от координированной комплексной интеграции средовых, метаболических и гормональных сигналов. ***Тироидные гормоны не регулируют метаморфоз миноги обычным для других позвоночных способом, но они важны в осуществлении процессов развития.***

Наблюдаемое своеобразие участия тироидных гормонов в метаморфозе миноги, возможно, связано с наличием у личинки ***эндостилия***, который отражает древнейшее происхождение Позвоночных и, может быть, консервацию (сохранение) способа индукции метаморфоза. Возможно некоторой путеводной нитью для понимания значения факторов инициации метаморфоза миноги, может стать изучение индукции метаморфозов у низших Хордовых.

Уникальная регуляция метаморфоза у миноги

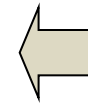
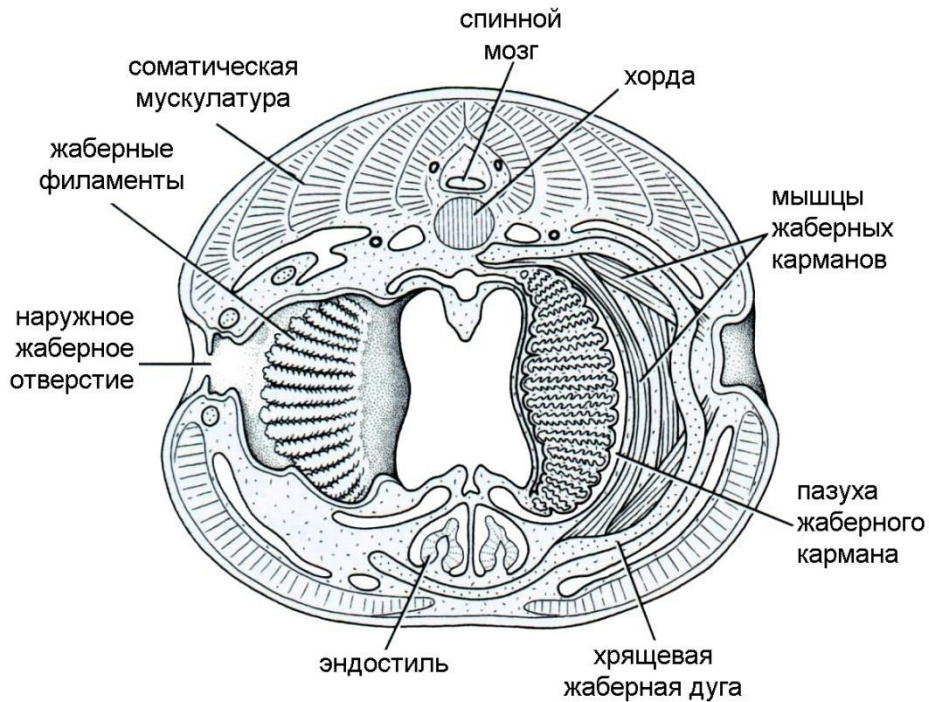


Некоторые ключевые трансформации при метаморфозе миногию

Хрящевые структуры скелета присоски не превращаются прямо в имагинальные, а дегенерируют. Имагинальный ротовой скелет развивается за счёт клеточного материала различных дегенерирующих органов пескоройки. Из скоплений мезенхимы впереди хорды начинает дифференцироваться *хрящевая ткань частей черепа*, развивается хрящевой аппарат присоски взрослого организма. *Разрастание ротовой части* головы вперед перемещает рот с присоской вперед от ноздри и глаза, которые сохраняют свое положение относительно переднего окончания хорды. Кожные сосочки внутри рта покрываются роговым слоем и превращаются в *роговые зубы*.

Изменения в передней части кишки наиболее выразительны. Происходит характерное для Миноги разделение передней части кишечника (глотки) на два лежащих друг над другом отдела: на трубчатый, продолжающийся в кишечник, *пищевод* и мешковидный т.н. *жаберный отдел*, оба открывающиеся впереди в ротовую полость. Начиная от переднего конца узкого пищевода, тянущегося назад от расширенной жаберной полости, появляется продольный желобок, достигающий переднего конца жаберной полости. Этот желобок замыкается в трубку и отделяется от стенки жаберной полости (слайд ★).

Кроме названных в переднем отделе тела происходят ещё многие важные перестройки:



Lampetra fluviatilis. Поперечный разрез тела личинки на уровне жаберной области глотки. Слева показано наружное жаберное отверстие (пора). Полость глотки расширяется в жаберные карманы, заполненные жаберными филламентами и окруженные жаберными мышцами

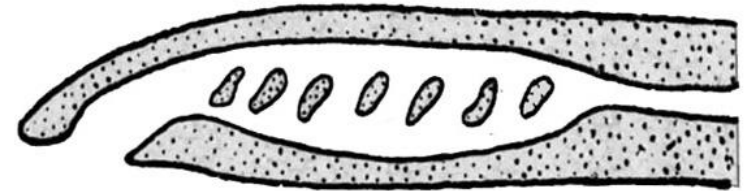
Этап метаморфоза миноги.

Схема превращения жаберного отдела глотки Пескоройки (А) в жаберный мешок миноги (Б).

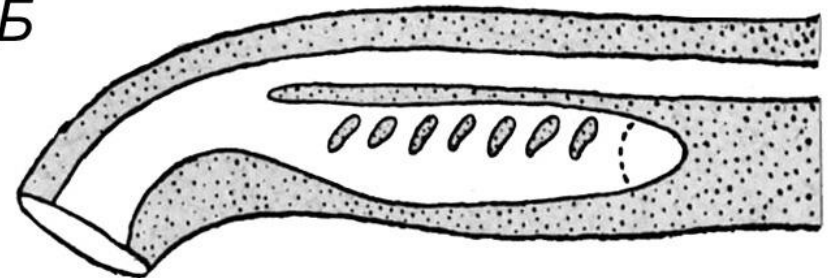
В передней части кишечника, начиная от нижней стенки переднего конца узкого пищевода, начинает отрастать продольный желобок, достигающий до переднего конца глотки; этот желобок от места своего соединения с пищеводом замыкается в трубку и отделяется от стенки жаберного мешка.

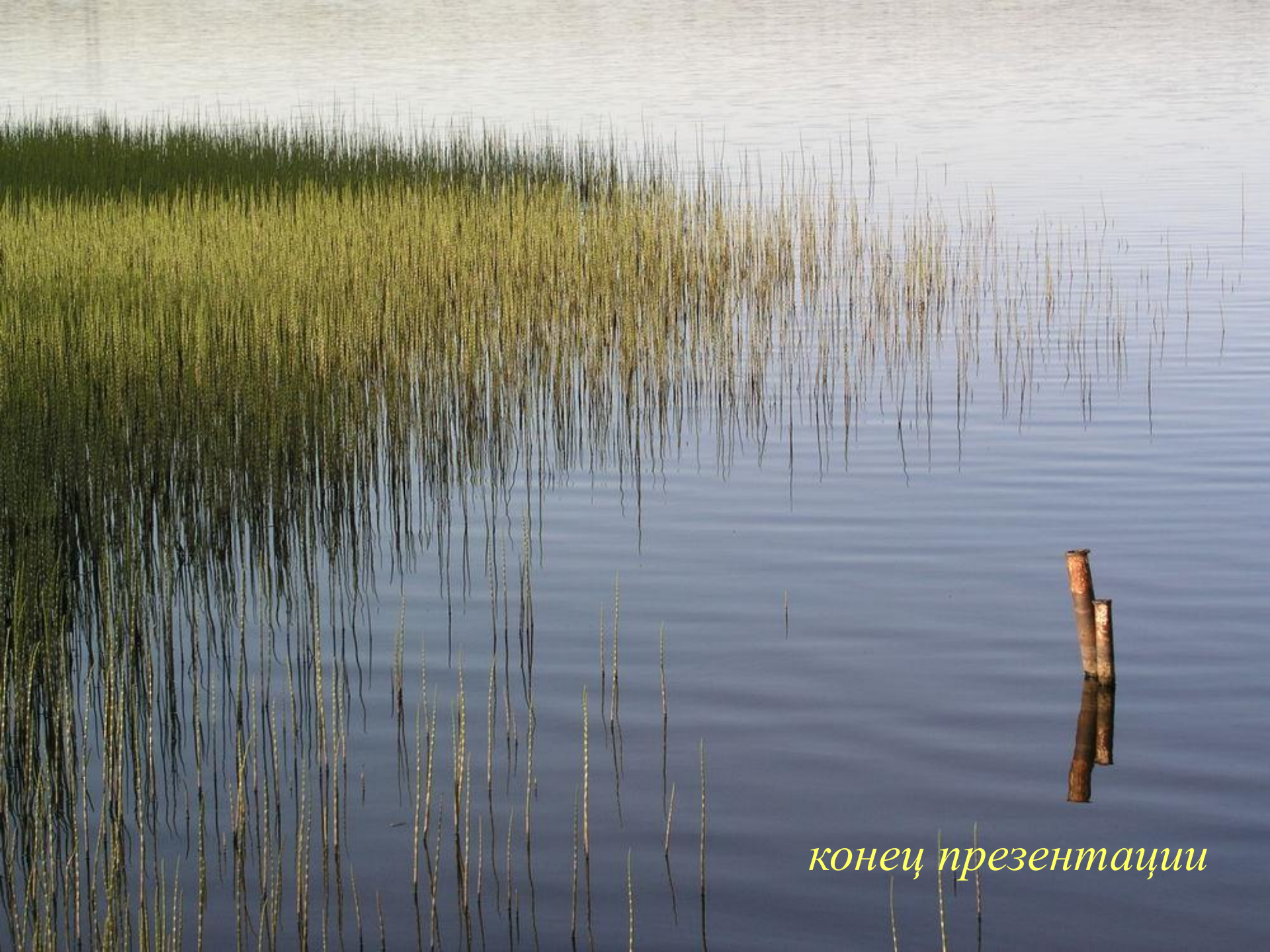


А



Б





конец презентации