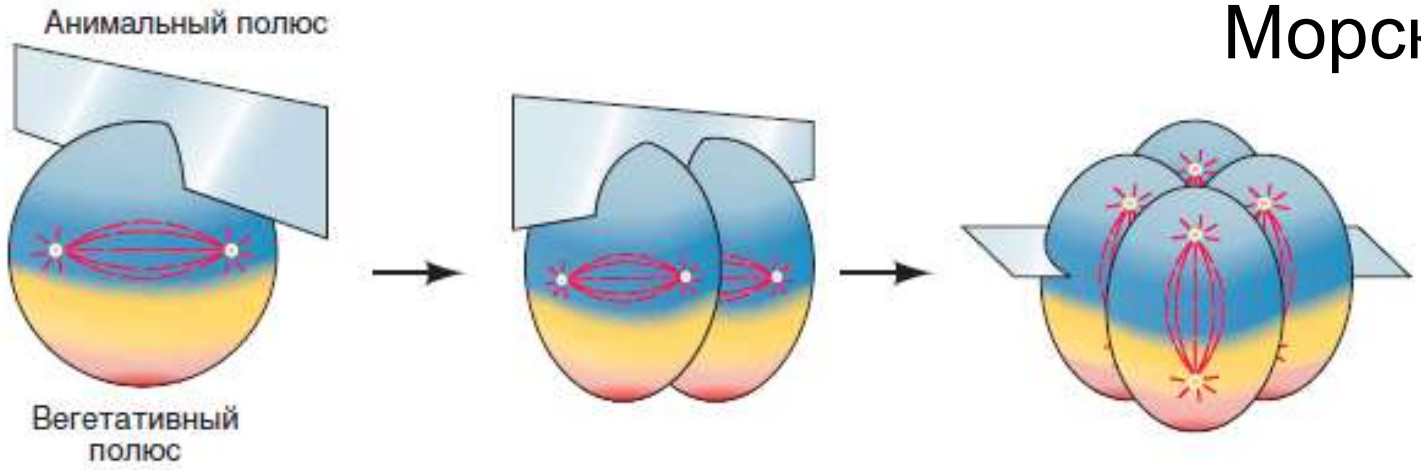
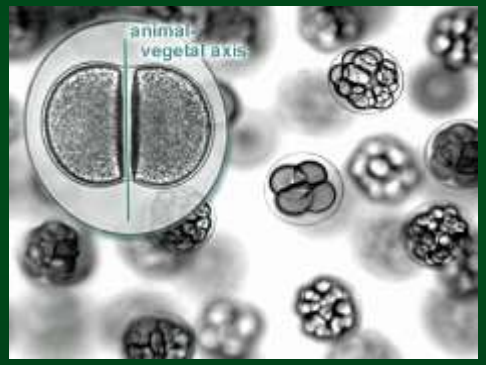
Биология развития

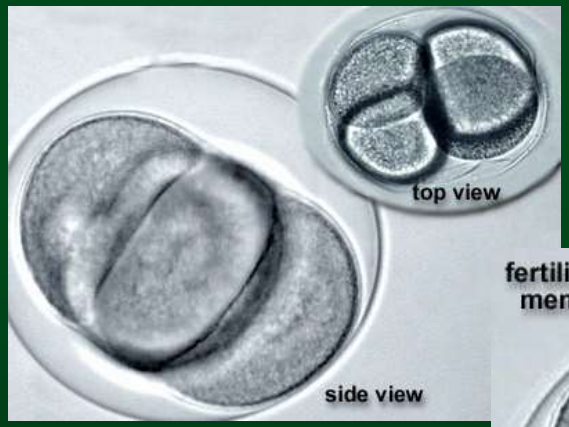
10-11. Развитие вторичноротых

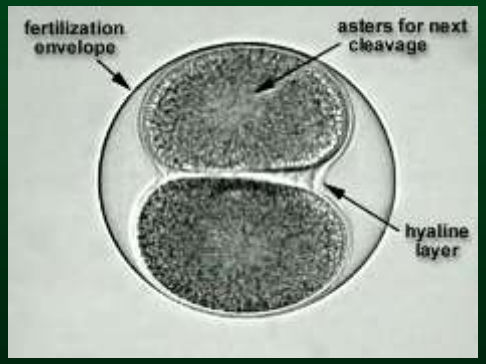
Морской ёж

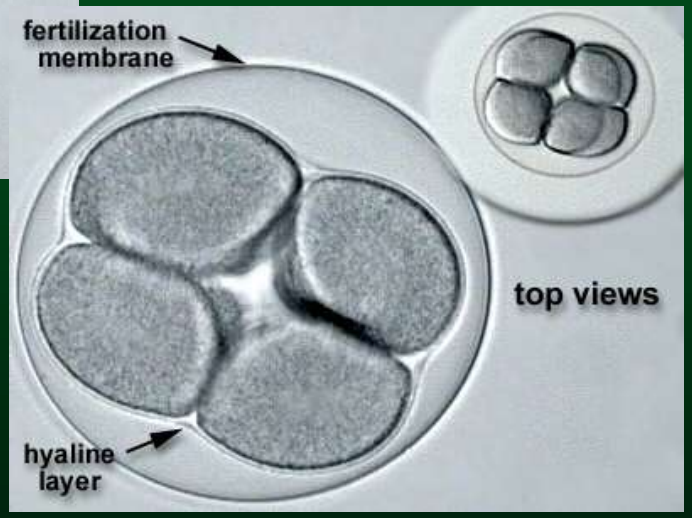


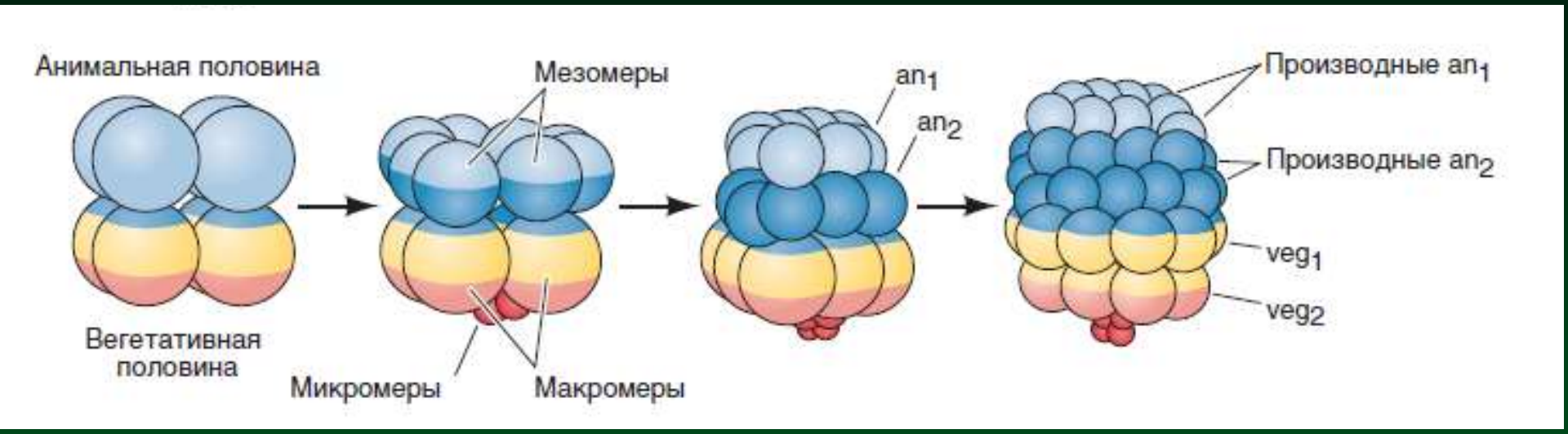
Дробление

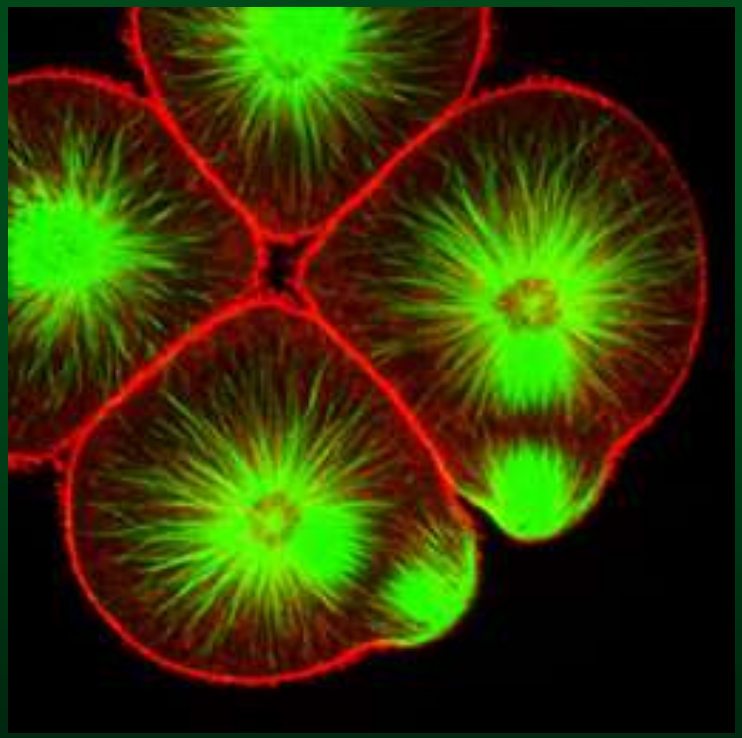






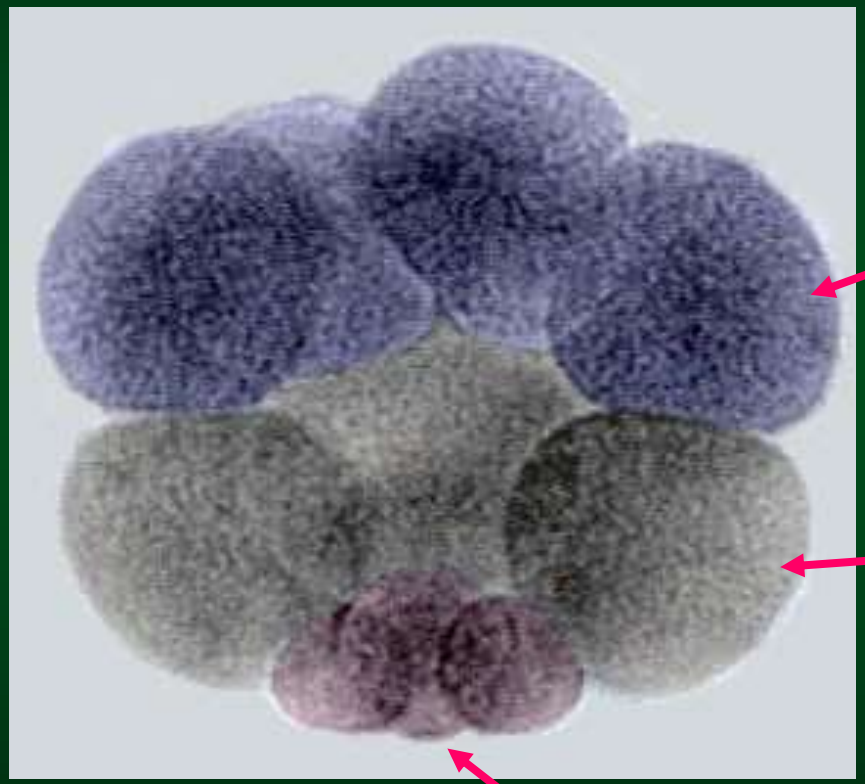



Анимальная половина
Мезомеры
an1
an2
Производные an1
Производные an2
veg1
veg2
Вегетативная половина
Микромеры
Макромеры



Морской ёж

Дробление



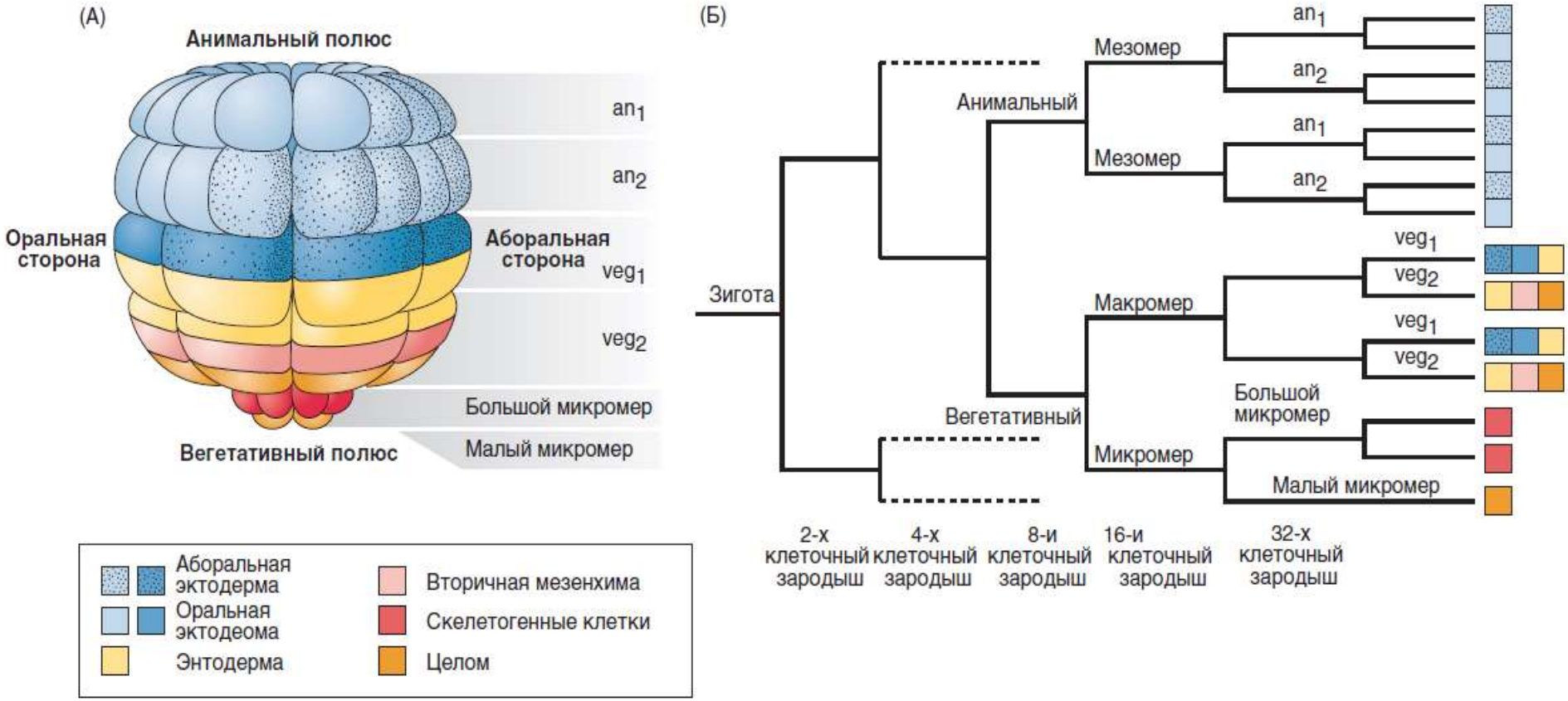
мезомеры

макромеры

микромеры

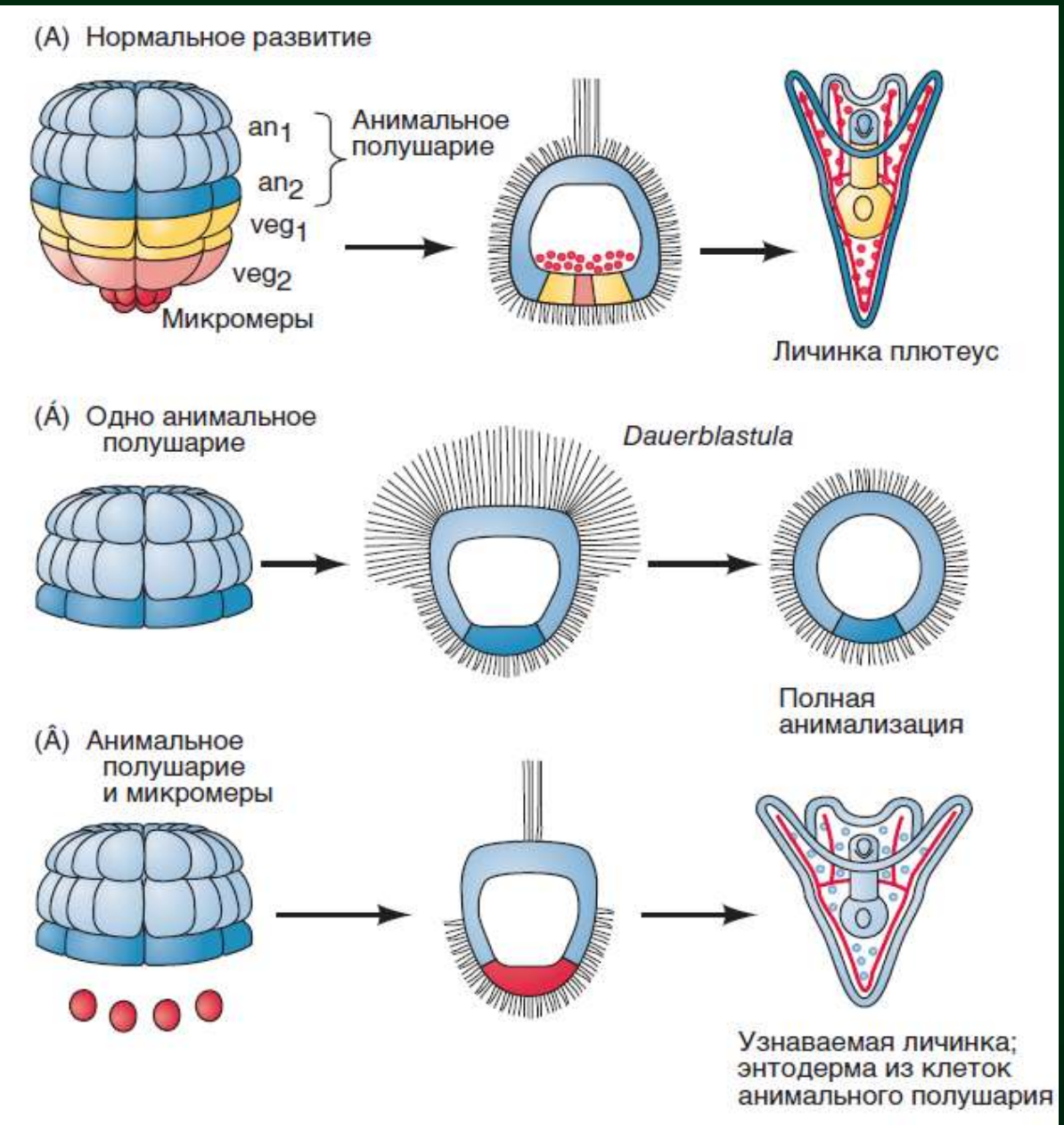
Морской ёж

Дробление



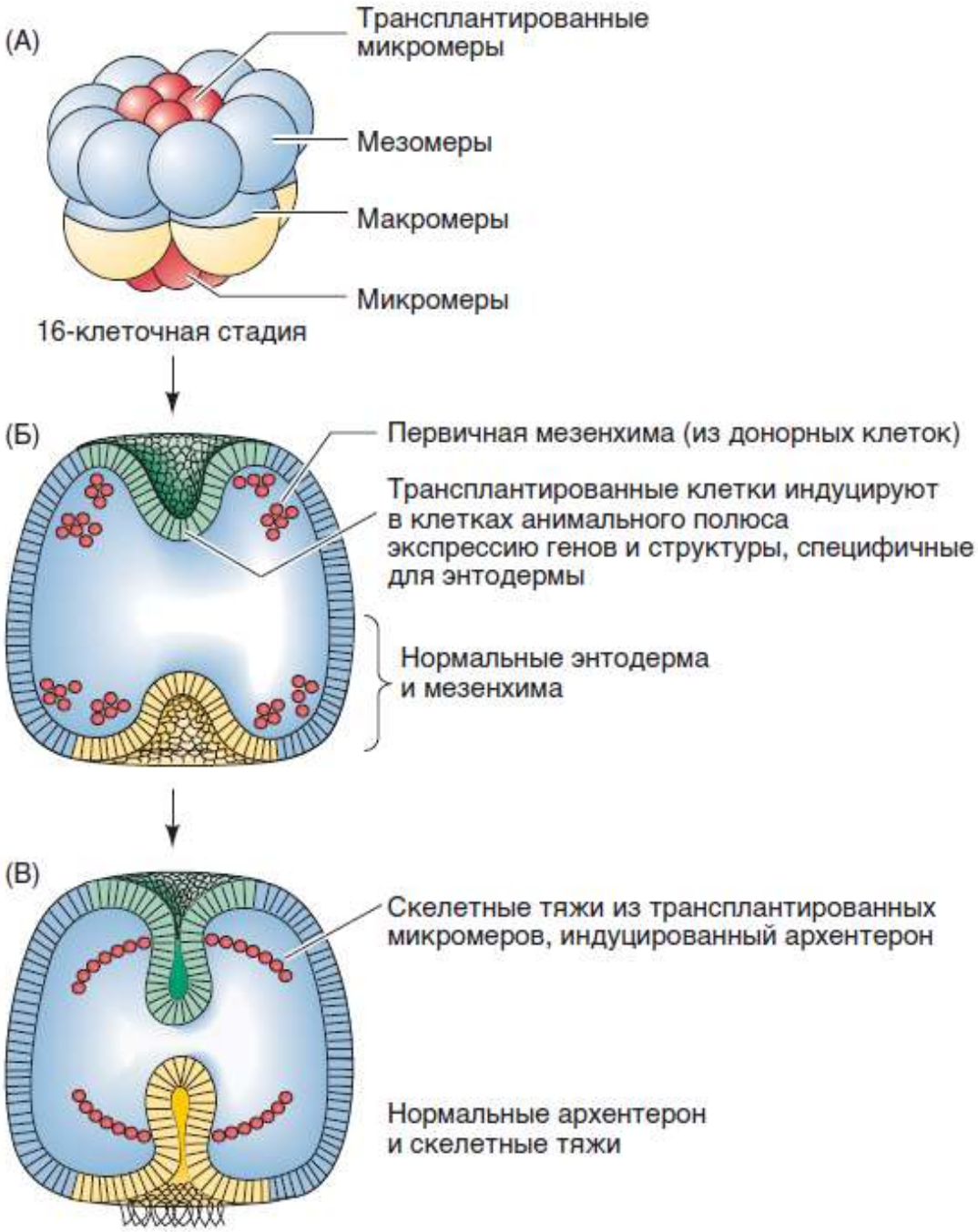
По Гилберт, 2010

Морской ёж

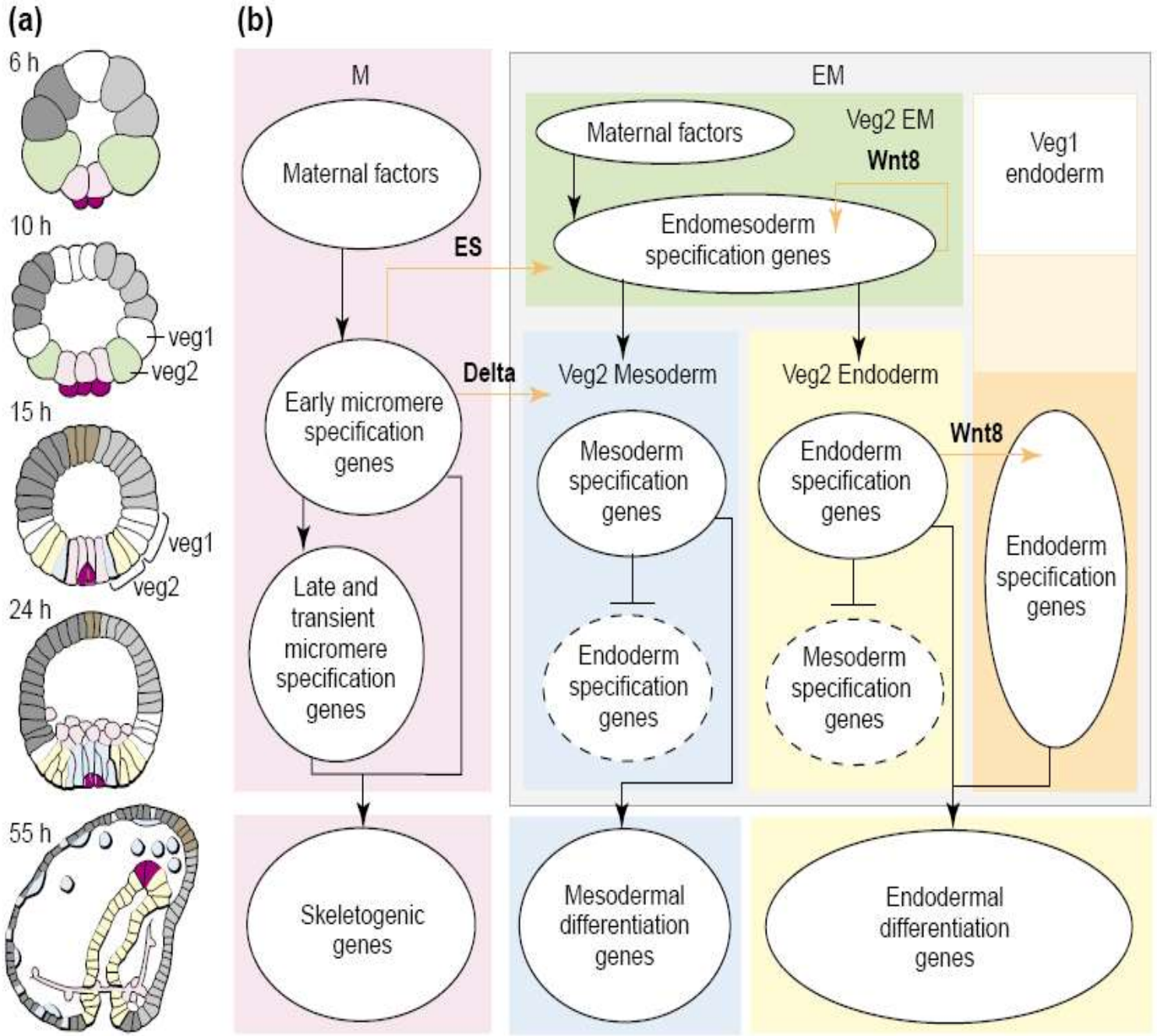


Hörstadius, 1939;
по Gilbert, 2006

Морской ёж

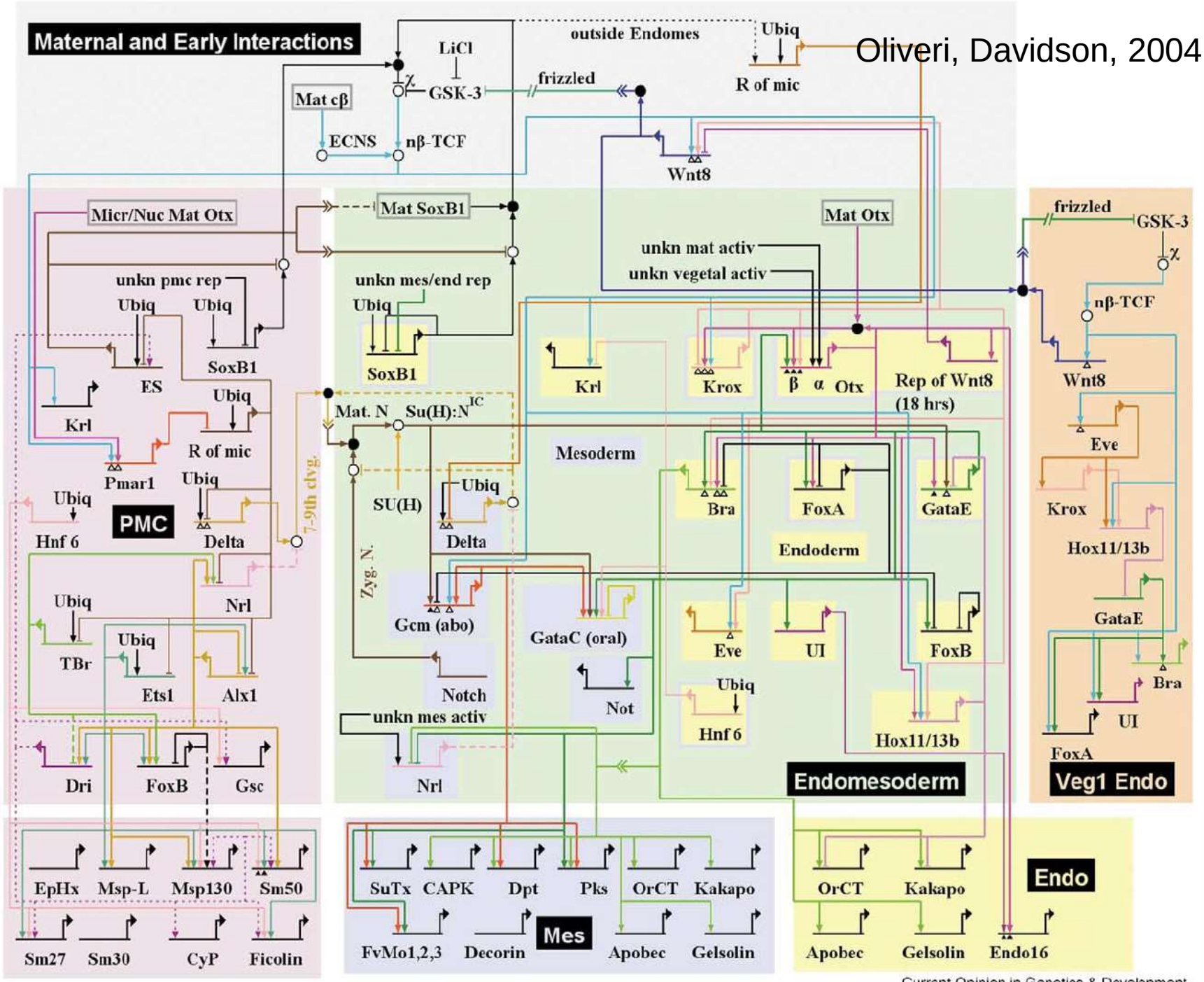


Ransik, Davidson, 1993;
по Gilbert, 2006

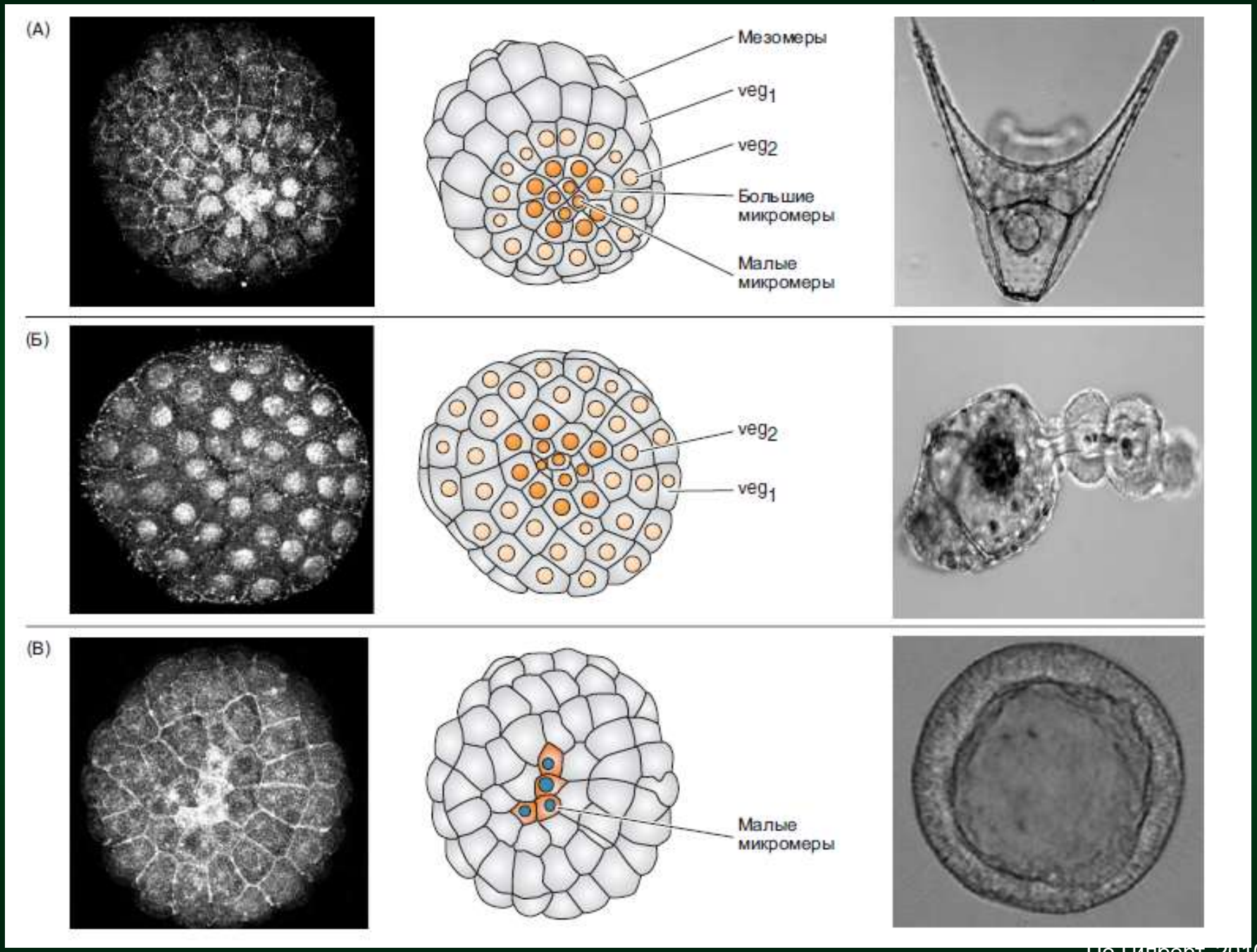


Oliveri, Davidson, 2004

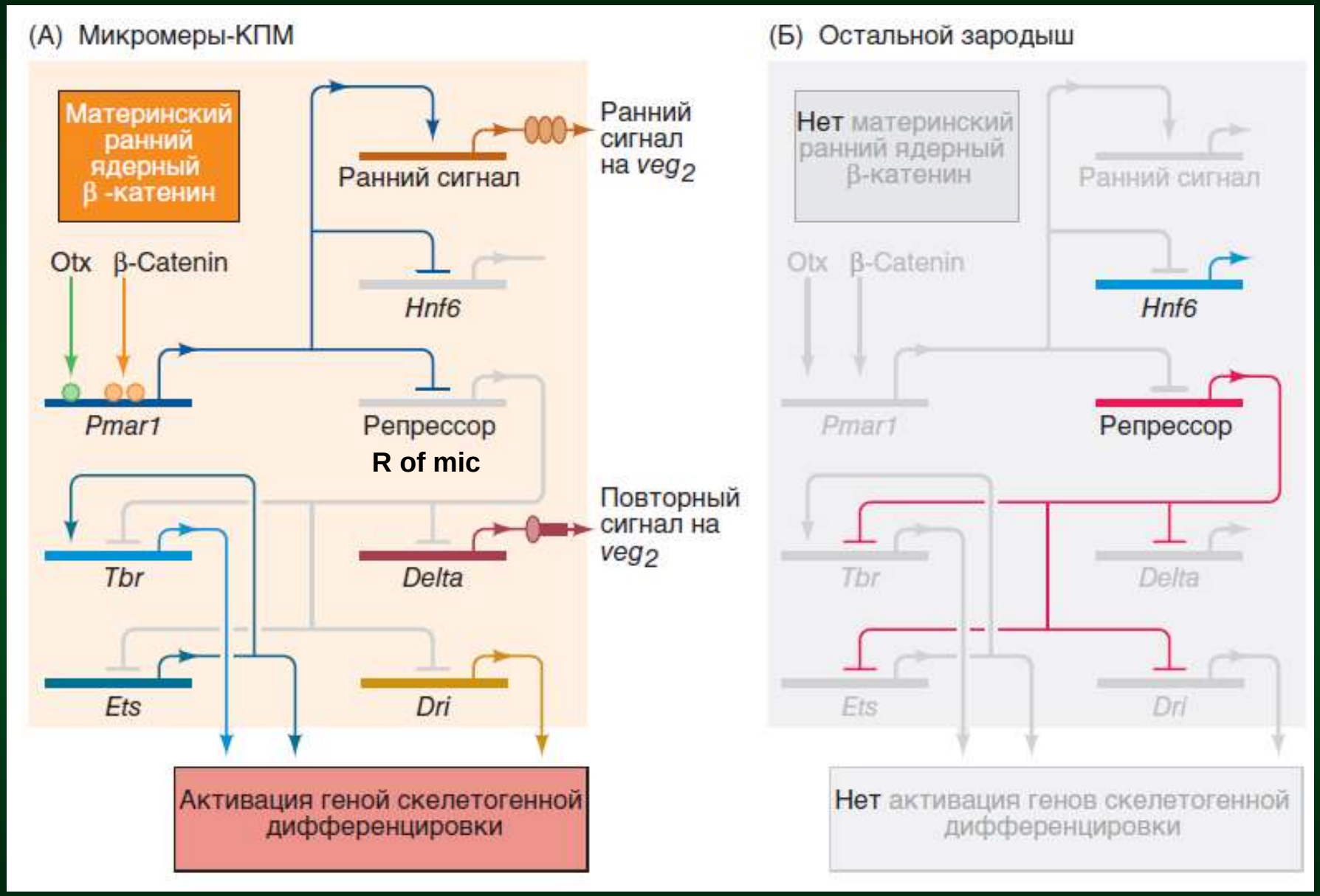
Oliveri, Davidson, 2004



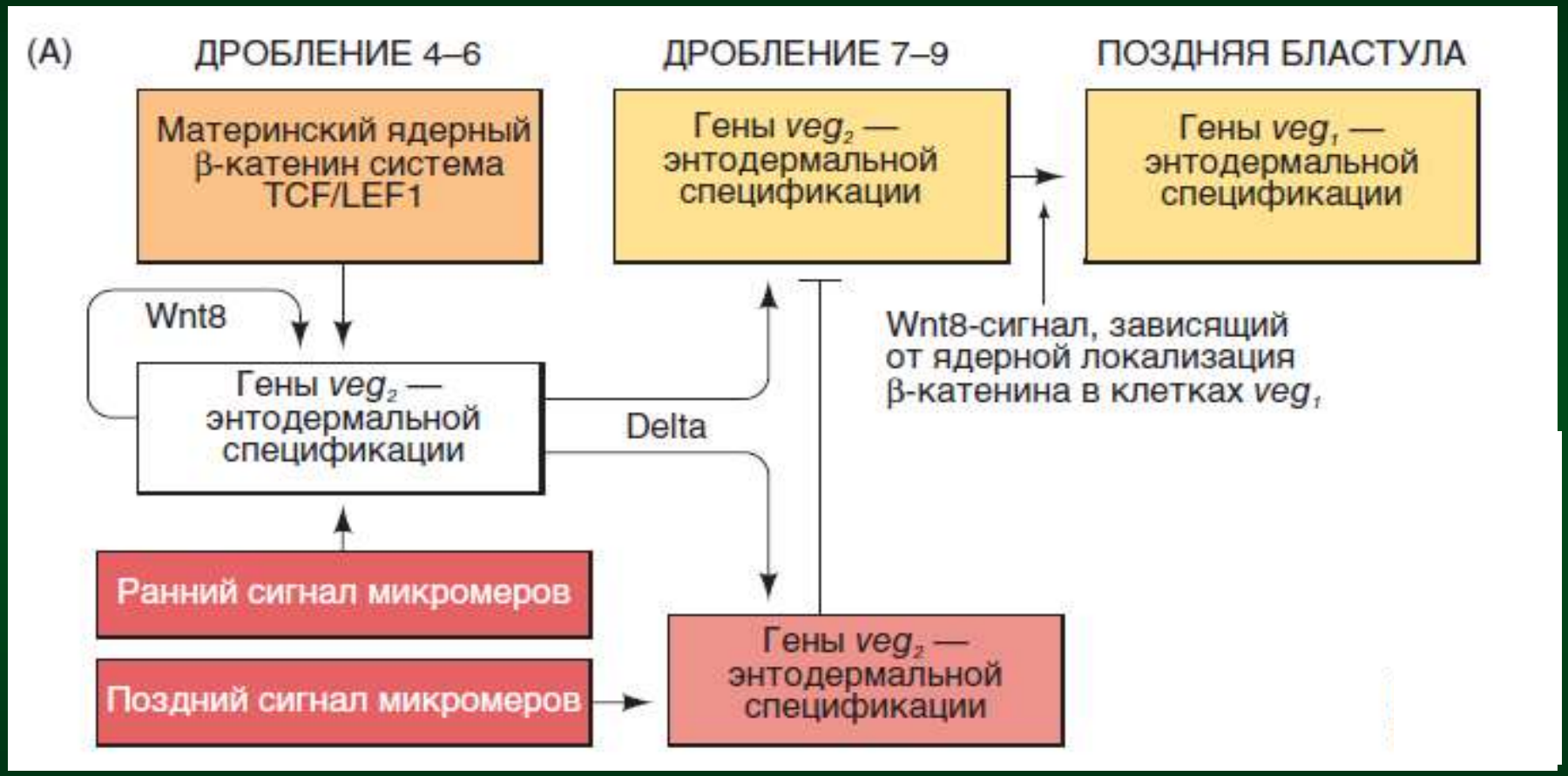
Current Opinion in Genetics & Development



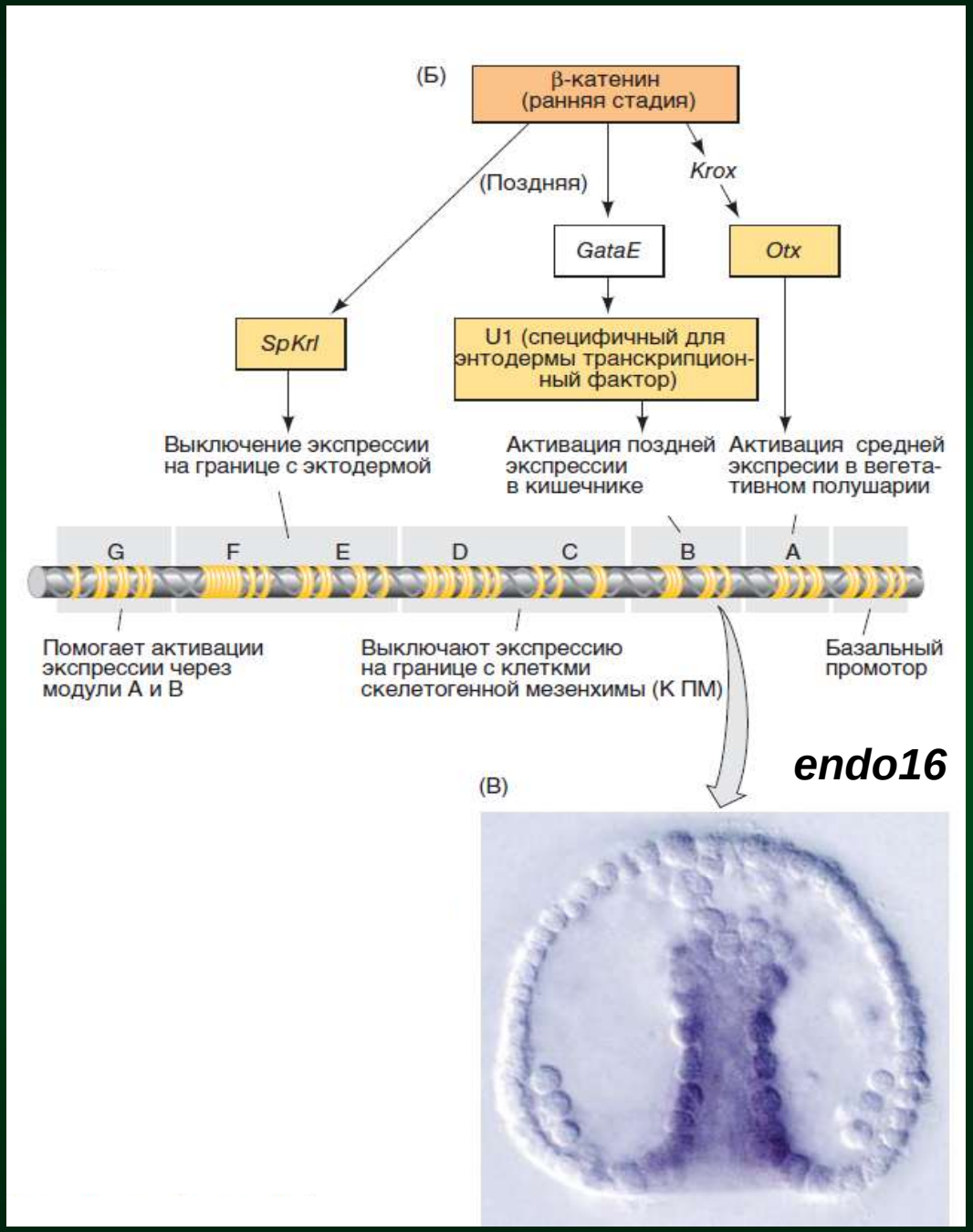
По Гилберт, 2010



По Гилберт, 2010



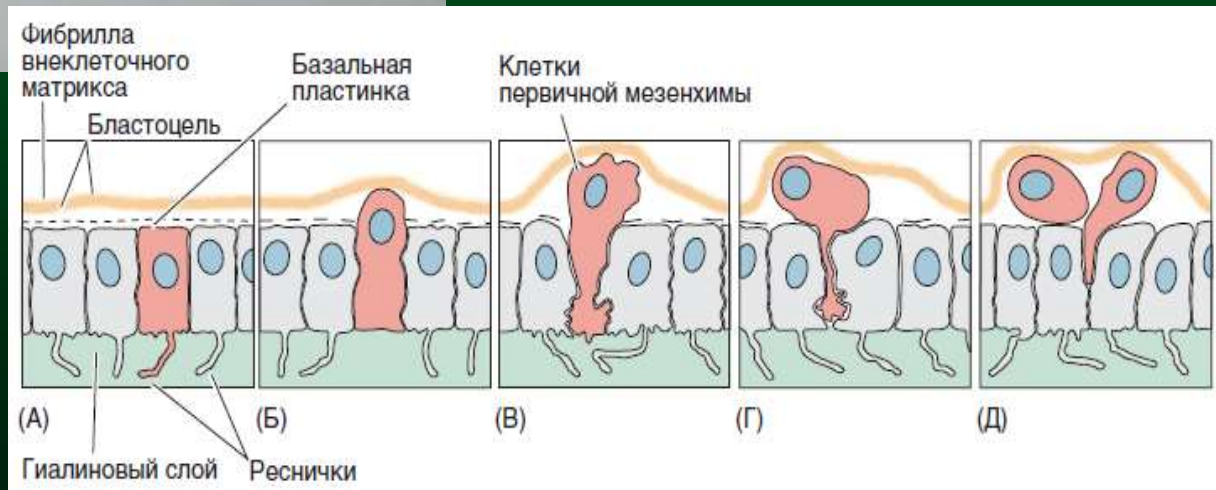
По Гилберт, 2010



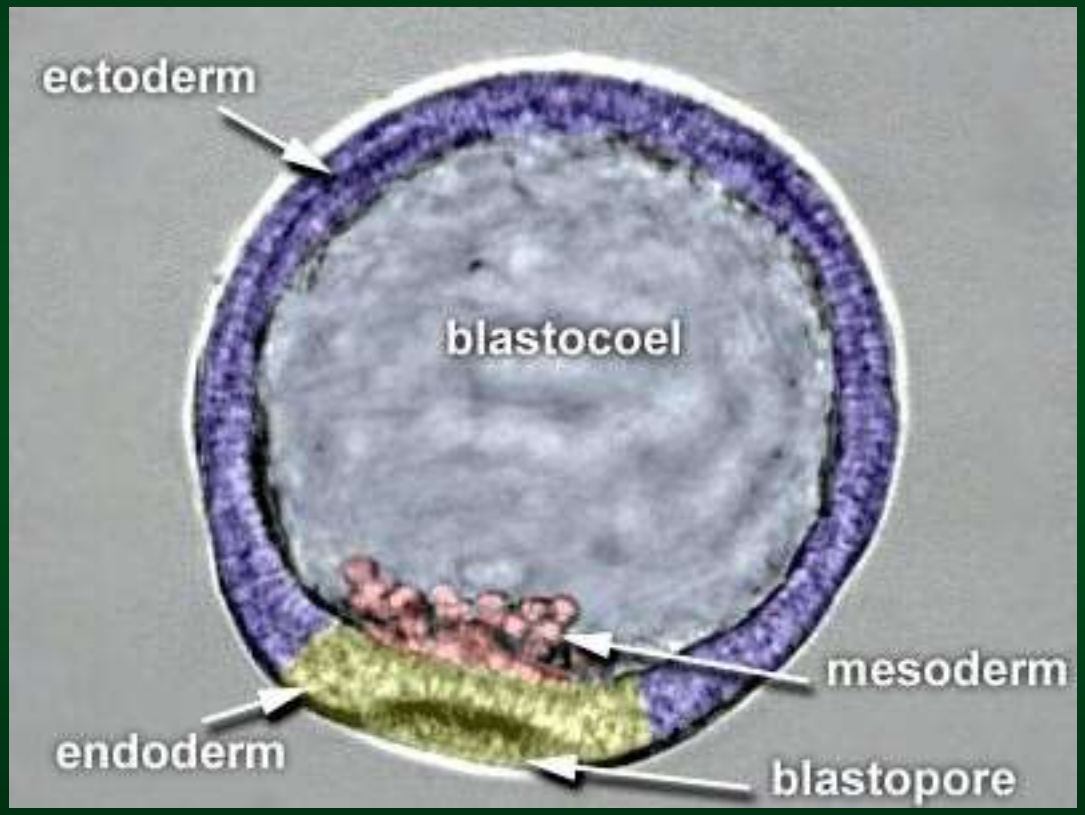
По Гилберт, 2010

Морской ёж

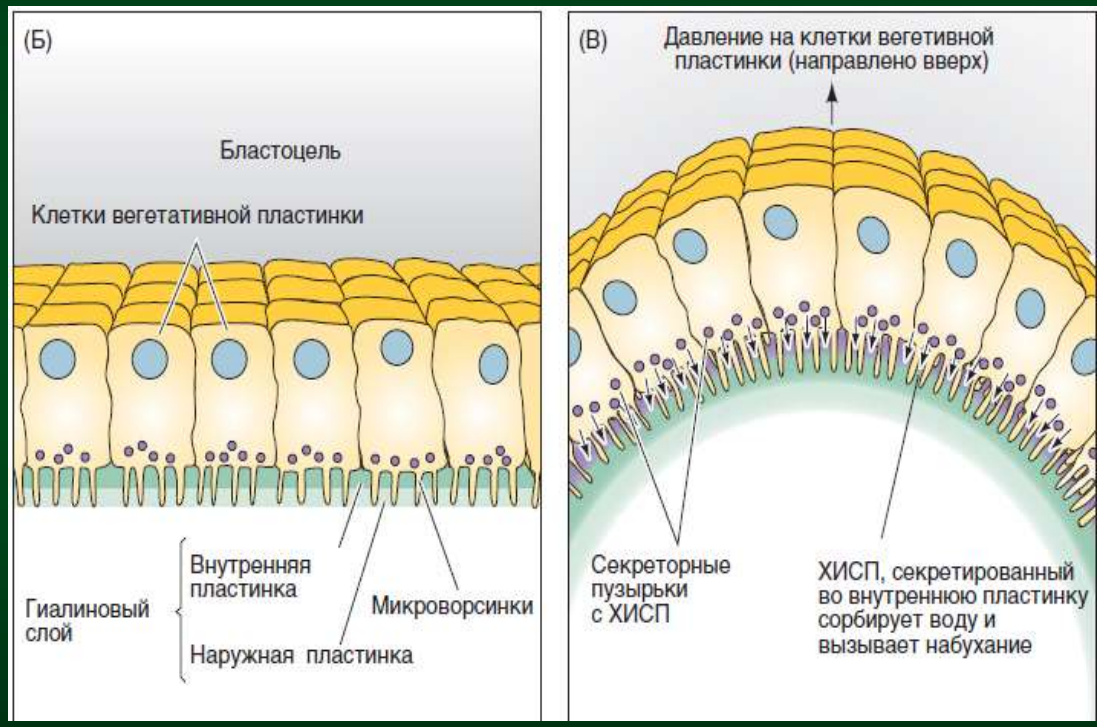
бластоцель
первичная
мезенхима


Фибрилла
внеклеточного
матрикса
Бластоцель
Базальная
пластинка
Клетки
первичной мезенхимы
(А)
(Б)
(В)
(Г)
(Д)
Гиалиновый слой
Реснички

Морской ёж

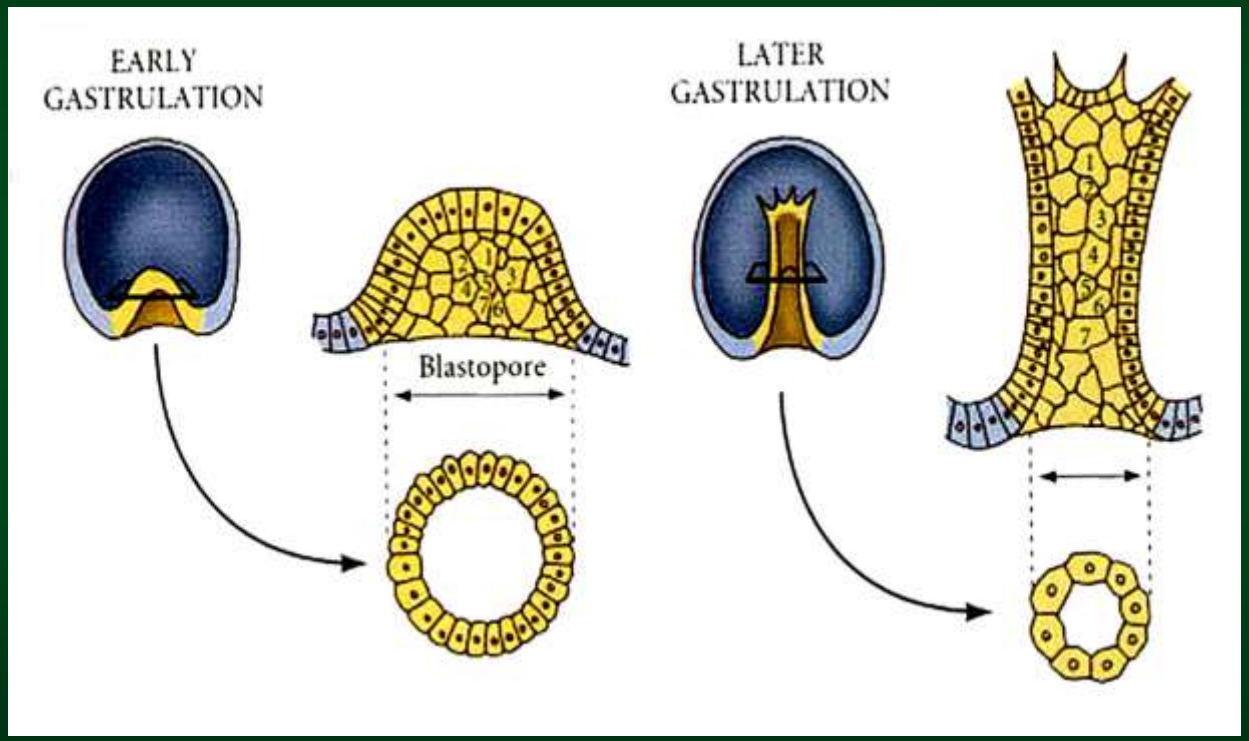


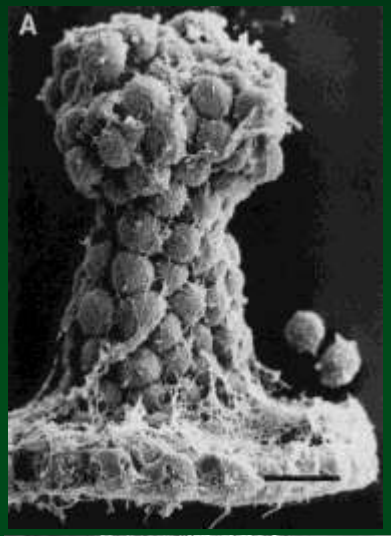
Морской ёж

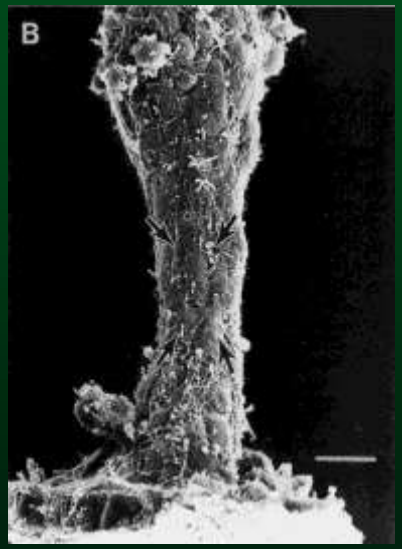


Gilbert, 2006

Морской ёж



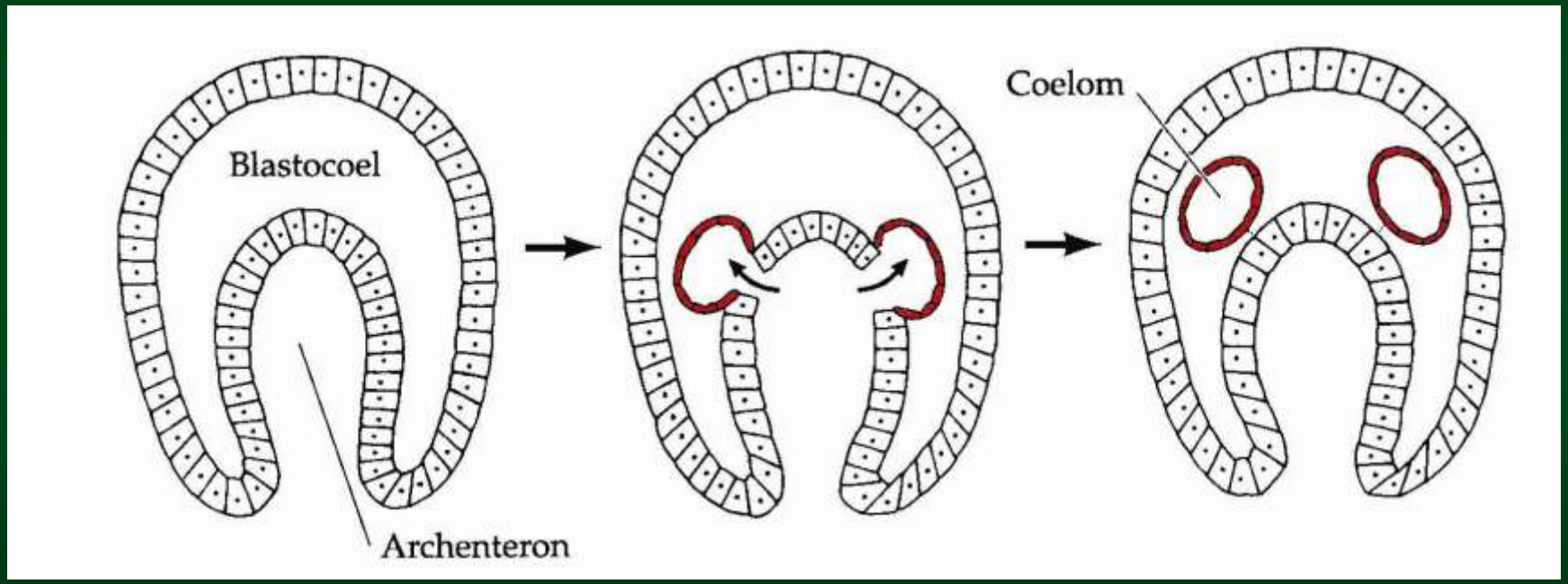




Морской ёж

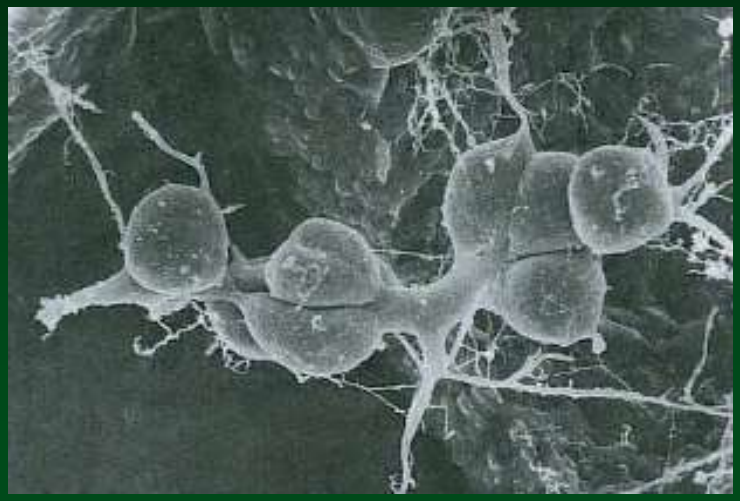
Выселение клеток вторичной мезенхимы у морского ежа

Gilbert, 2006



Энтероцельный способ формирования целома

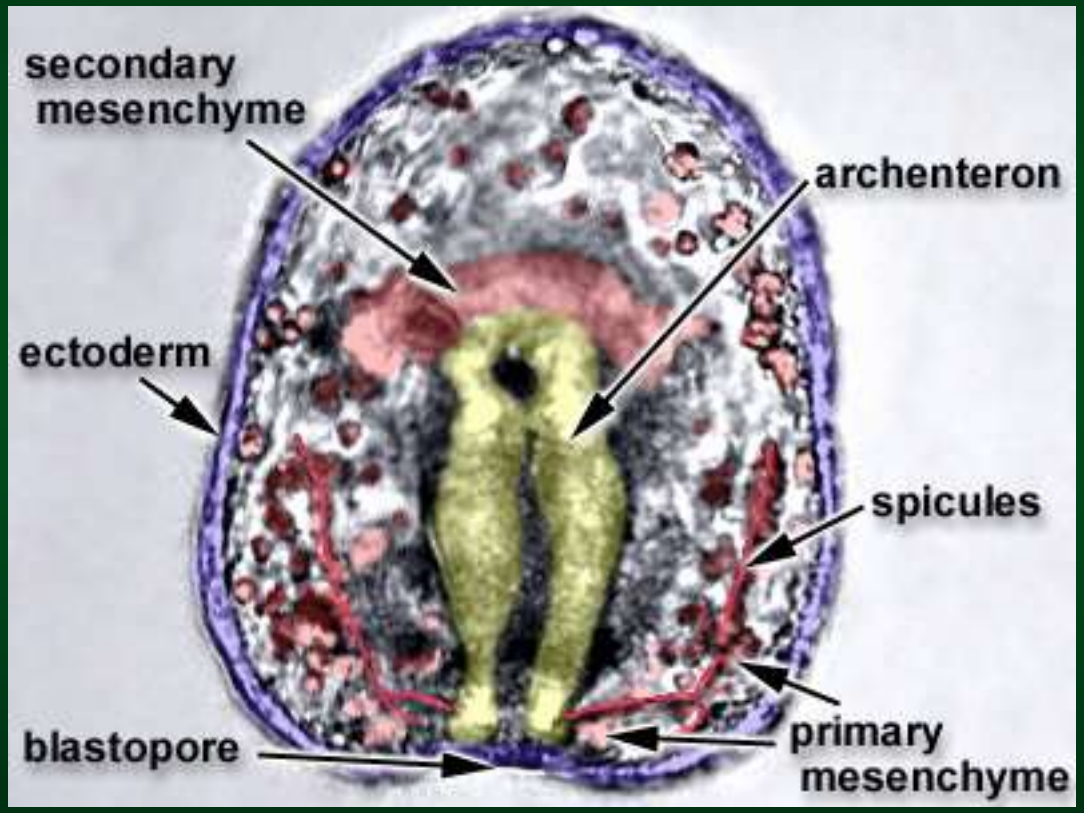
Морской ёж



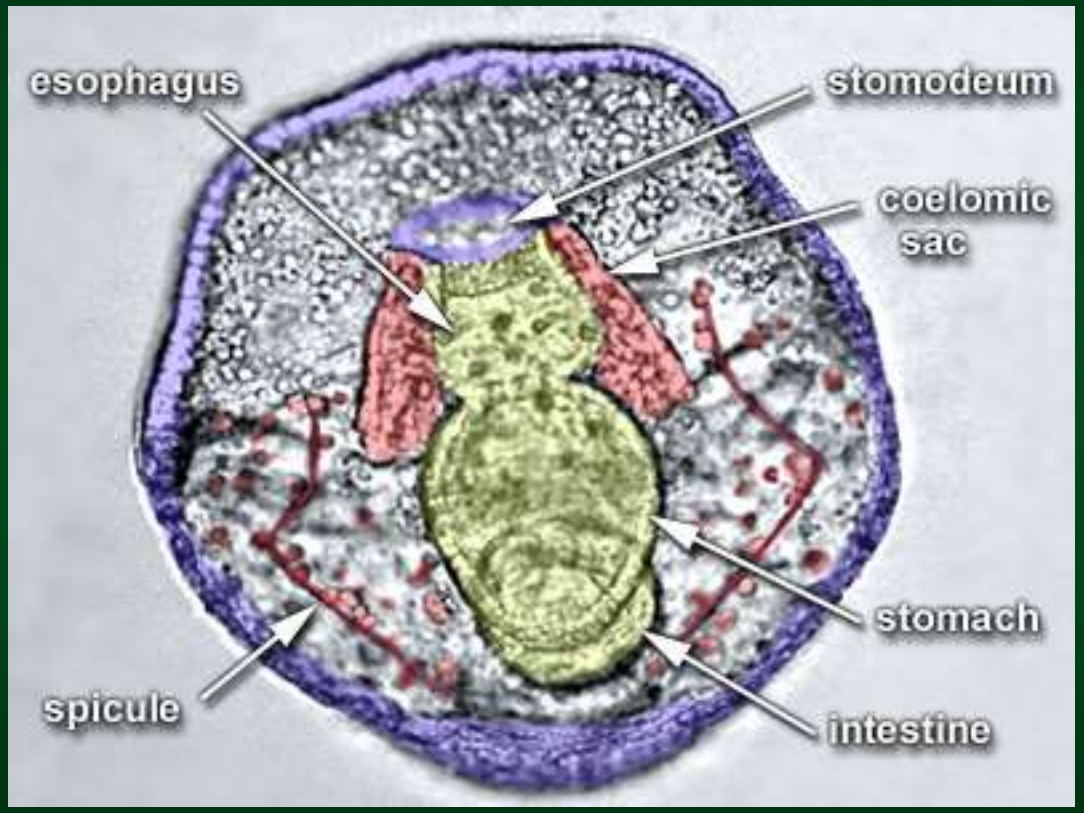
Формирование спикул личиночного скелета клетками первичной мезенхимы

Gilbert, 2006

Морской ёж

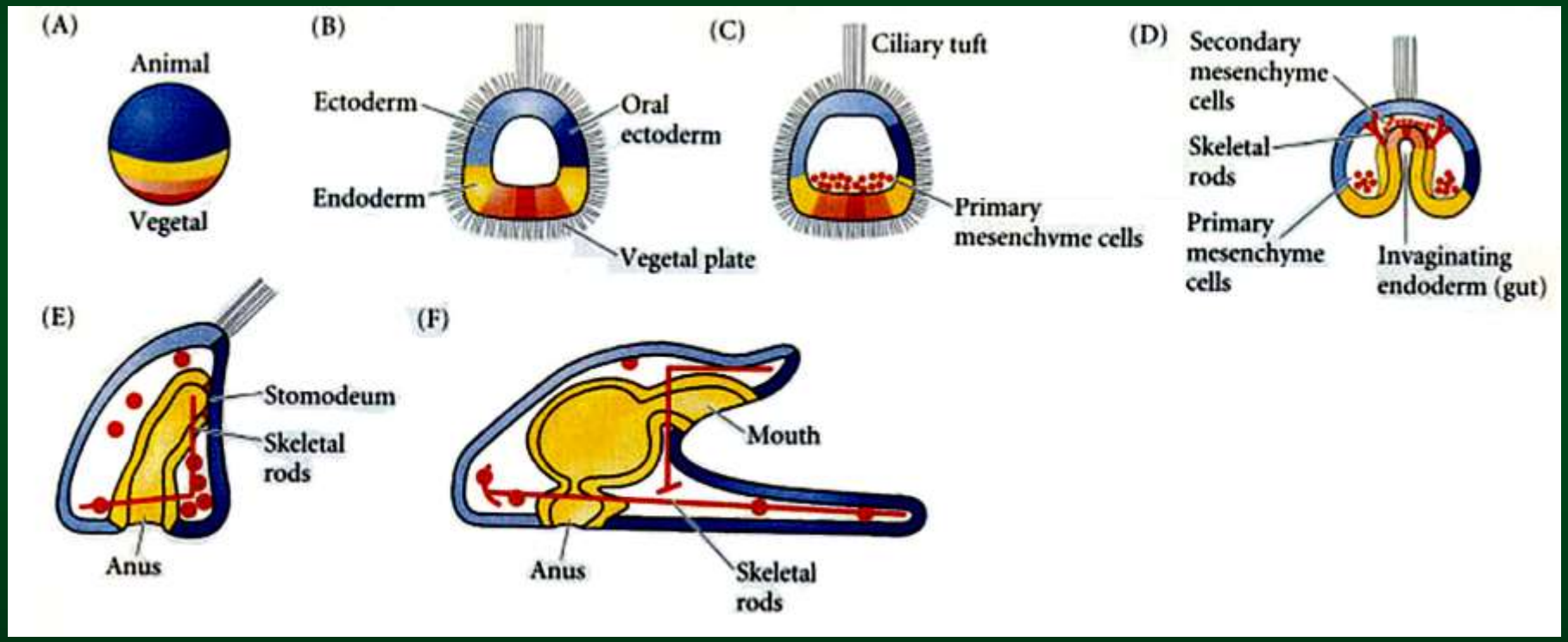

secondary
mesenchyme
archenteron
ectoderm
spicules
blastopore
primary
mesenchyme

Морской ёж

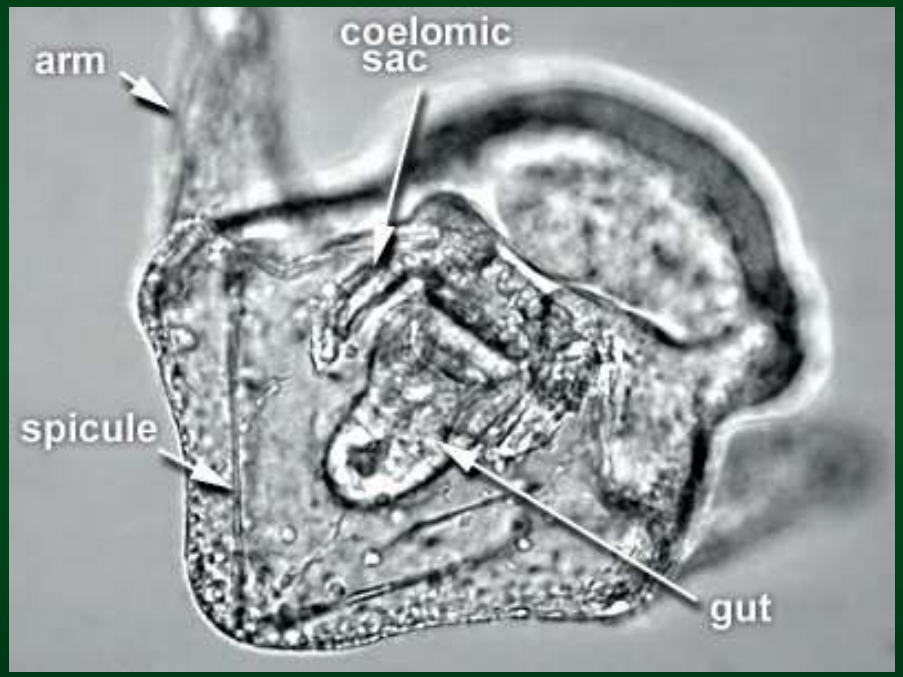


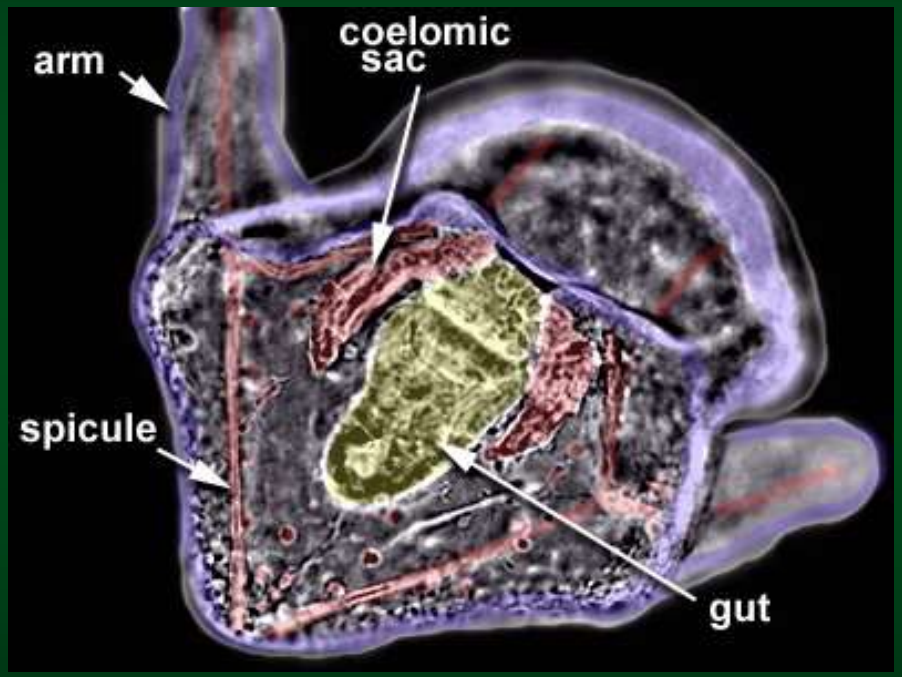
Диплеврула

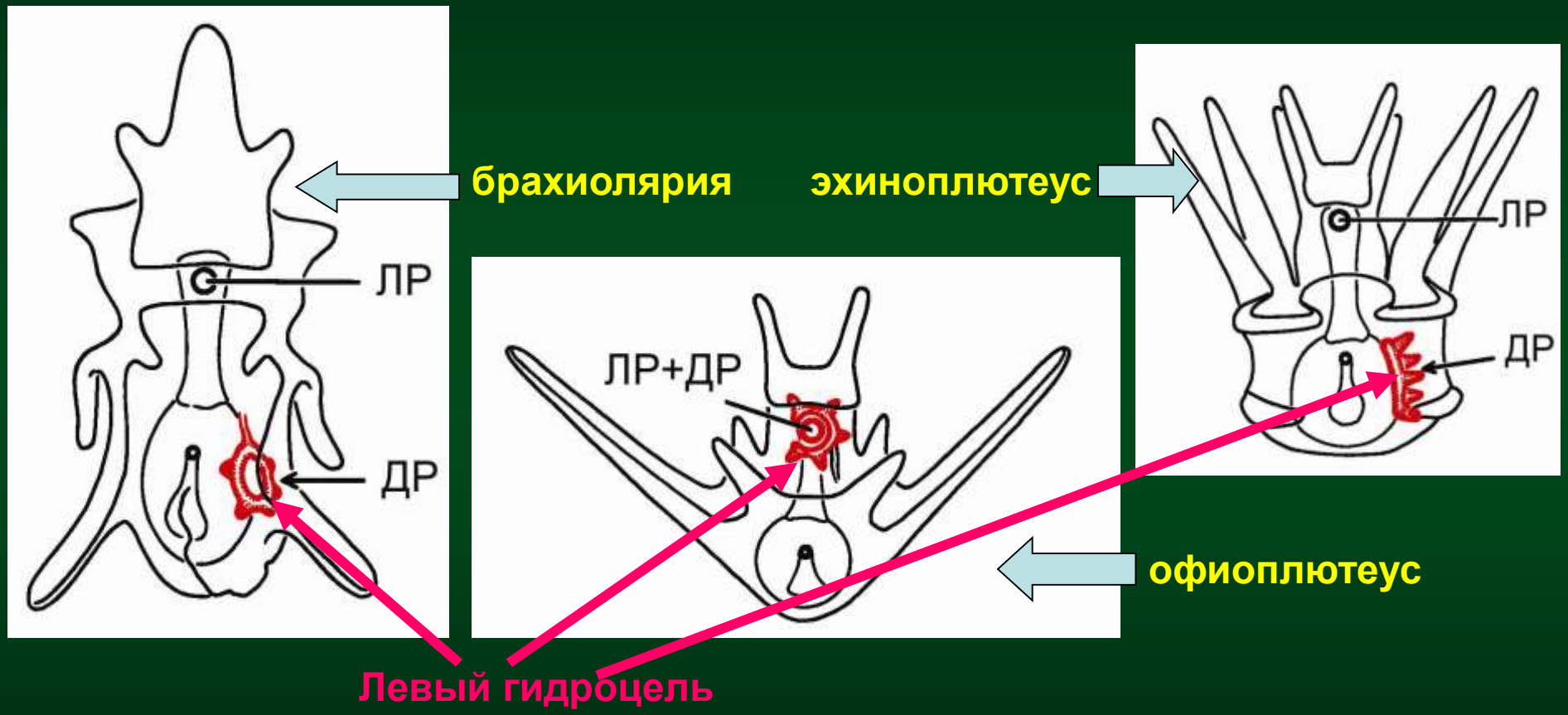
Морской ёж


(A)
Animal
Vegetal
(B)
Ectoderm
Oral ectoderm
Endoderm
Vegetal plate
(C)
Ciliary tuft
Primary mesenchyme cells
(D)
Secondary mesenchyme cells
Skeletal rods
Primary mesenchyme cells
Invaginating endoderm (gut)
(E)
Stomodeum
Skeletal rods
Anus
(F)
Mouth
Anus
Skeletal rods

Морской ёж

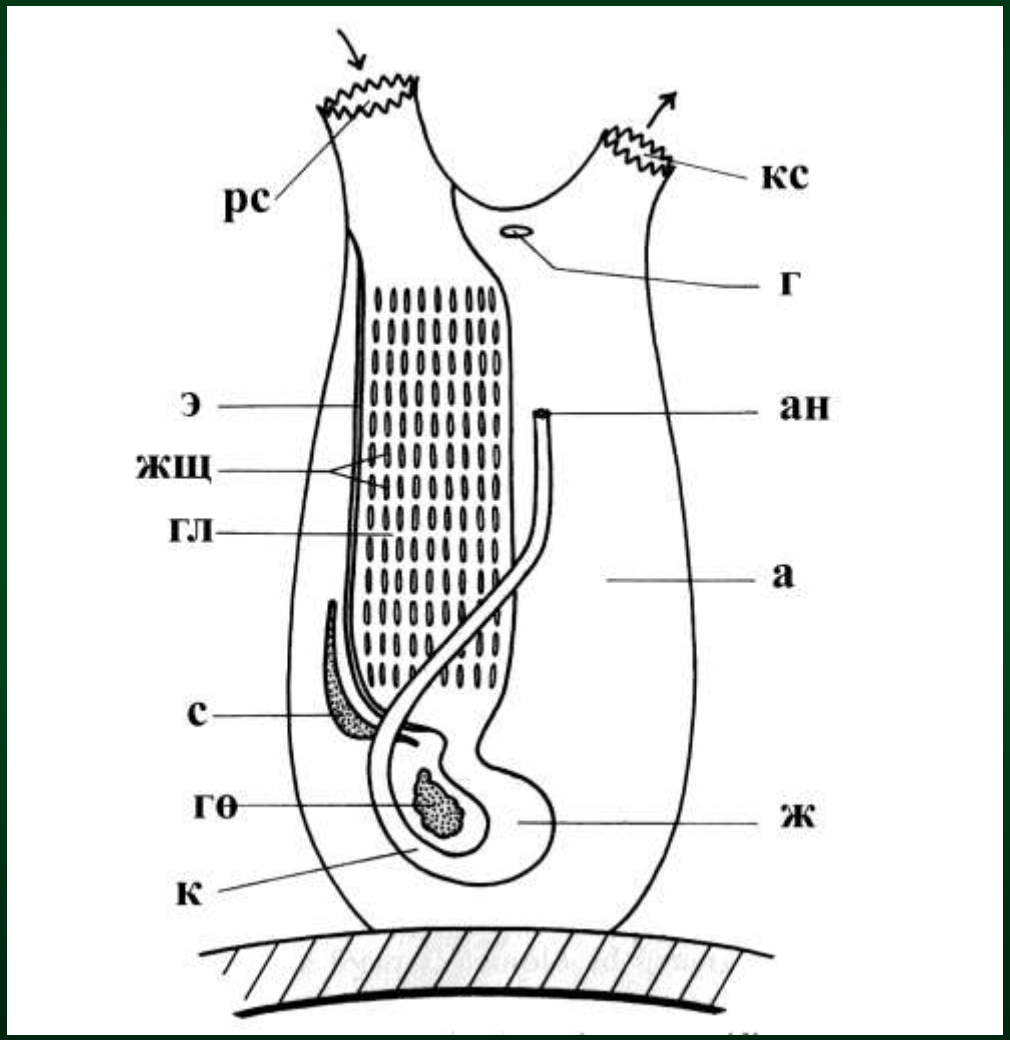




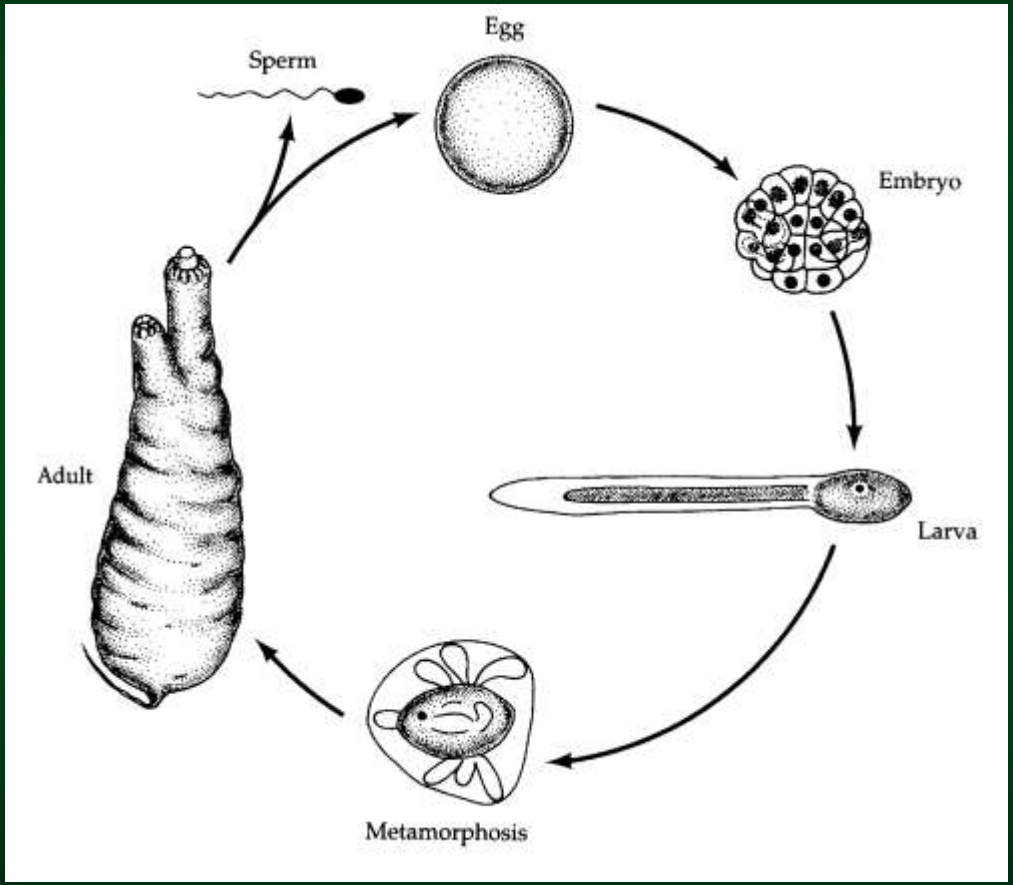


Зависимость положения личиночного рта (ЛР) и места закладки Дефинитивного рта (ДР) у личинок некоторых Иглокожих

Ascidiacea



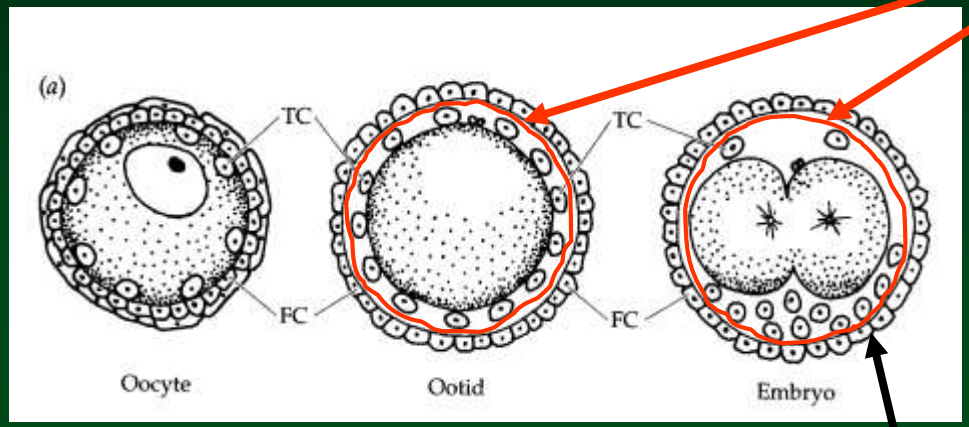
Ascidiacea

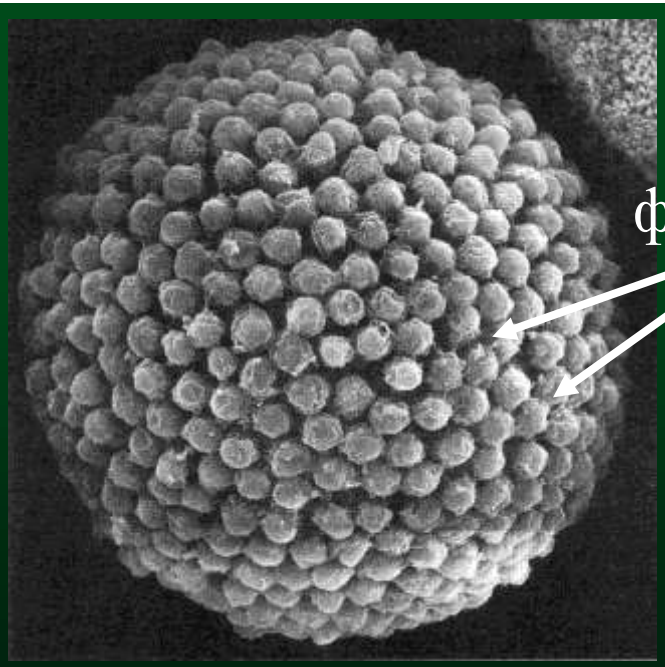


Жизненный цикл Асцидий

Ascidiacea

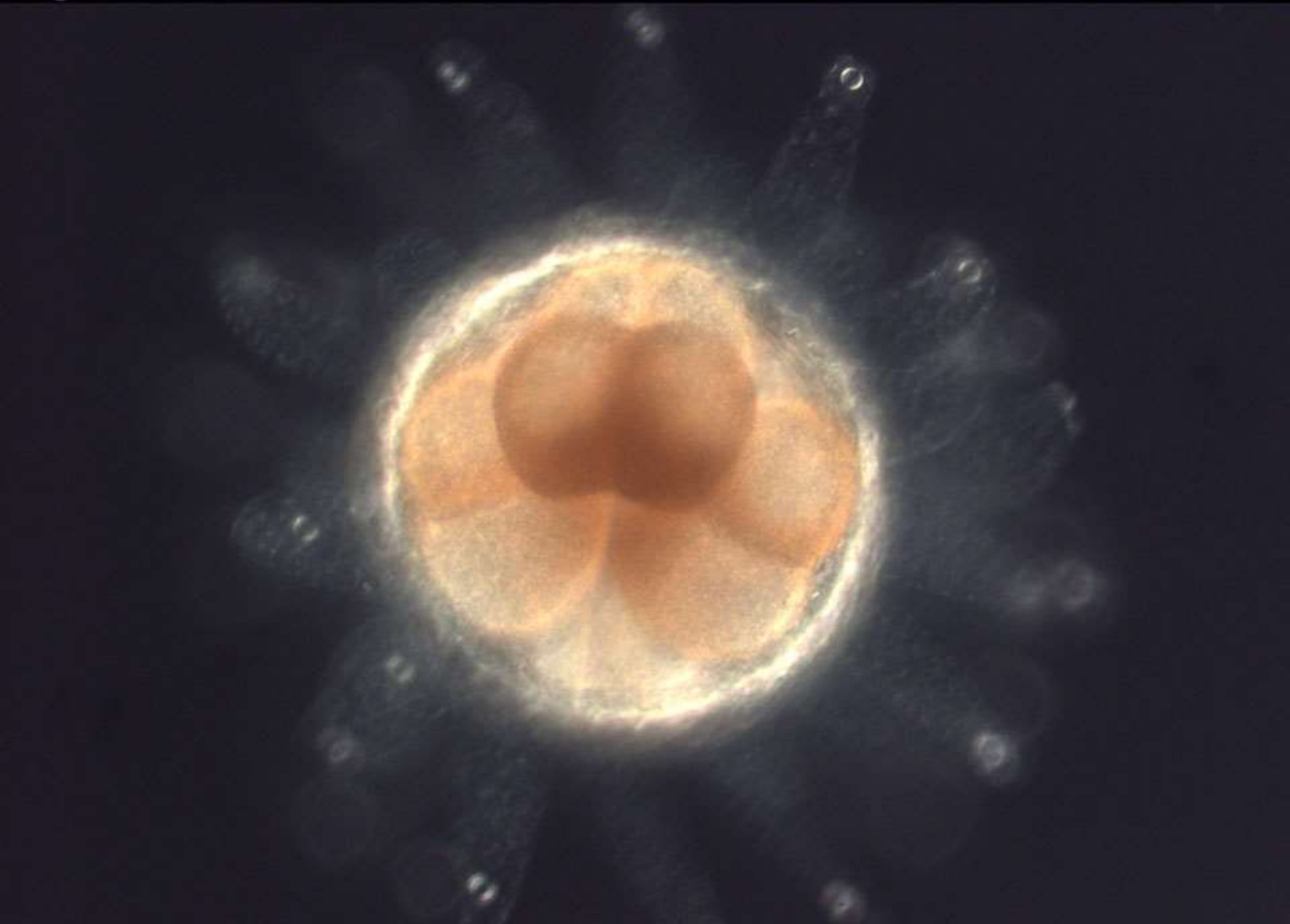
хорион





фолликулярные клетки

exploratorium®

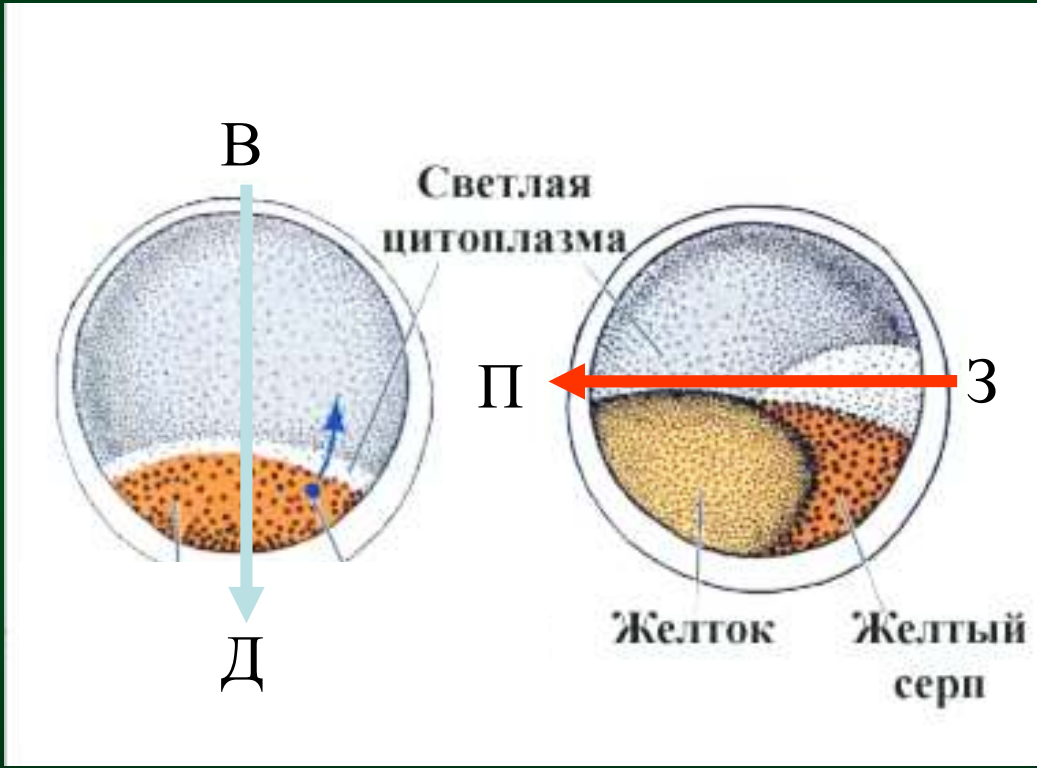


Развитие Ascidia

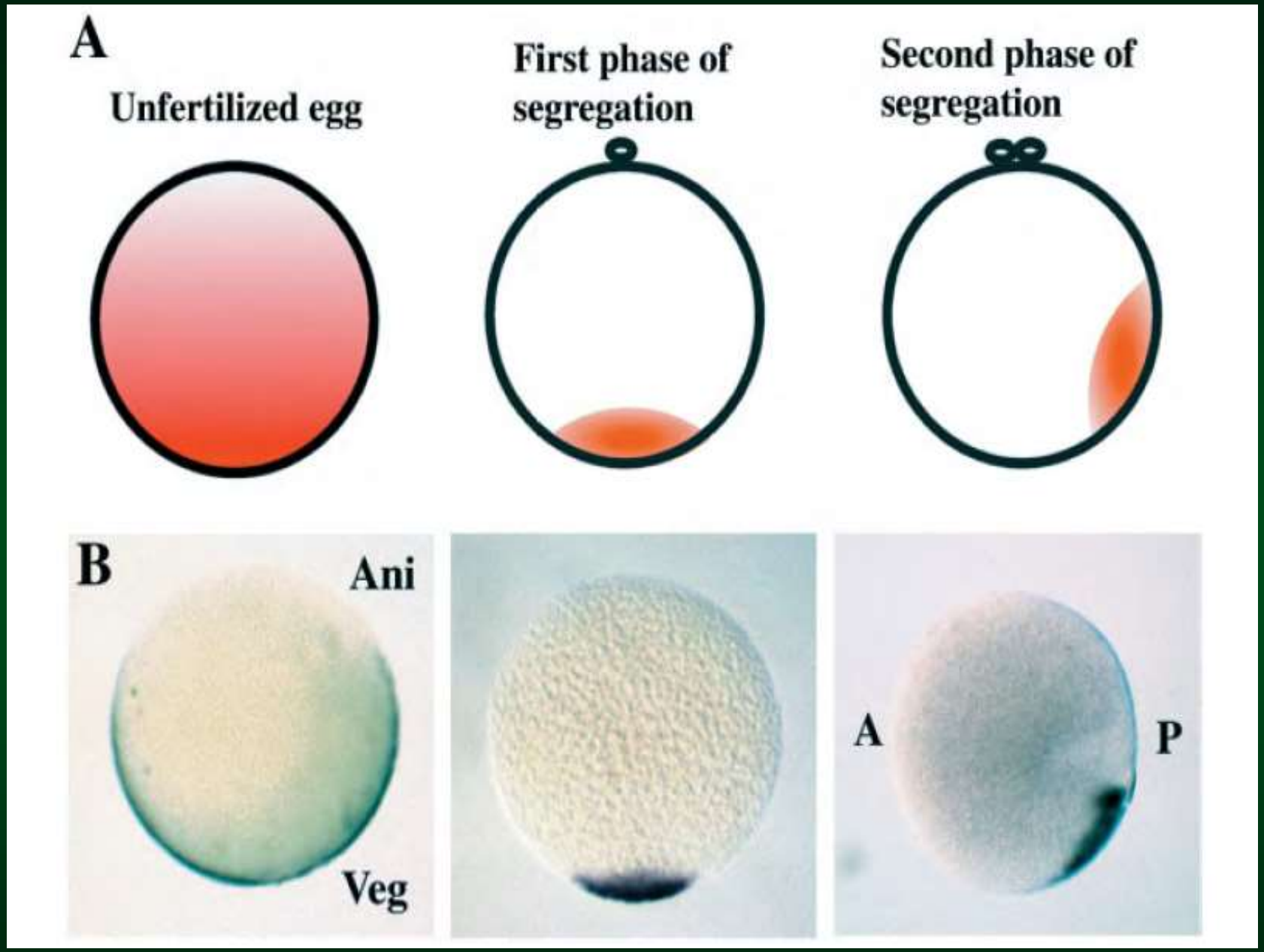
Ооплазматическая сегрегация

По Гилберт, 2010

Развитие Ascidia



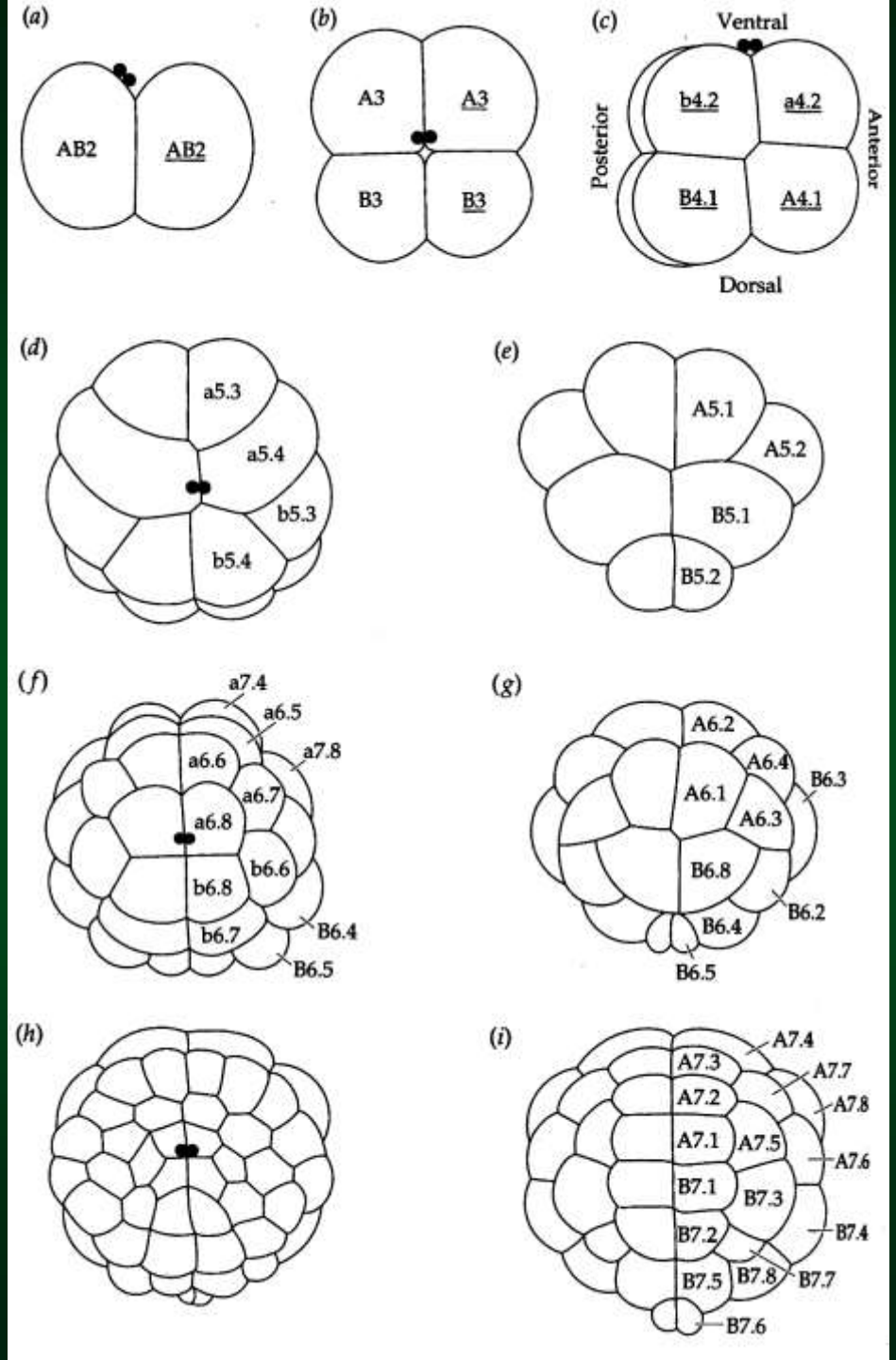
Ооплазматическая сегрегация



Распределение мРНК *macho-1* (Nishida, Sawada. ***Nature*** 2001; 409:724-729)

Ascidiacea

Билатеральное дробление



левая половина правая

	AB2	<u>AB2</u>
передние	A3	<u>A3</u>
задние	B3	<u>B3</u>

анимальные

a4.2	<u>a4.2</u>
в4.2	<u>в4.2</u>

вегетативные

A4.1	<u>A4.1</u>
B4.1	<u>B4.1</u>

Развитие Ascidia

По Гилберт, 2010

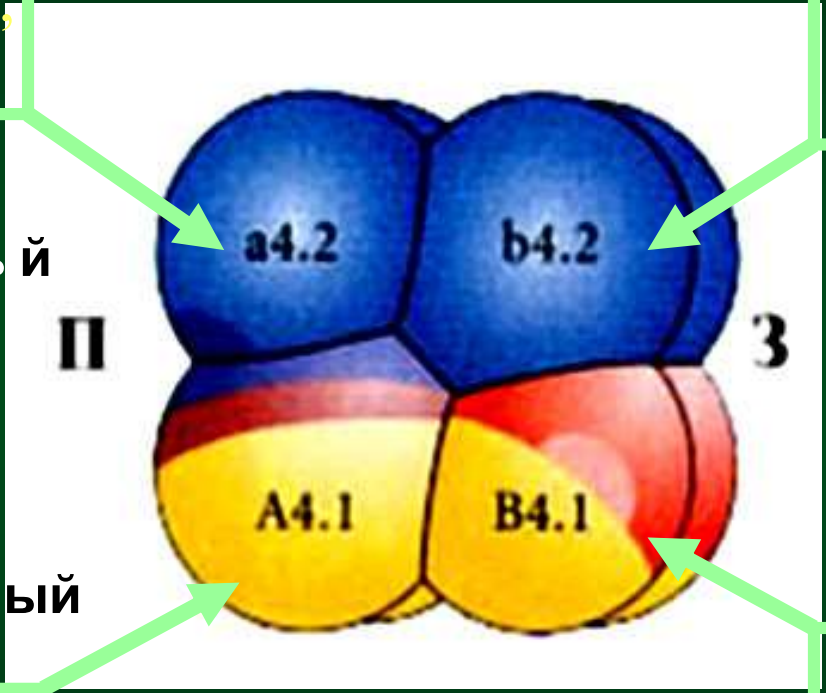
Ascidiacea

Эпидермис, мозг, глотка

Эпидермис, II-мускулатура

передне-анимальный

задне-анимальный



задне-вегетативный

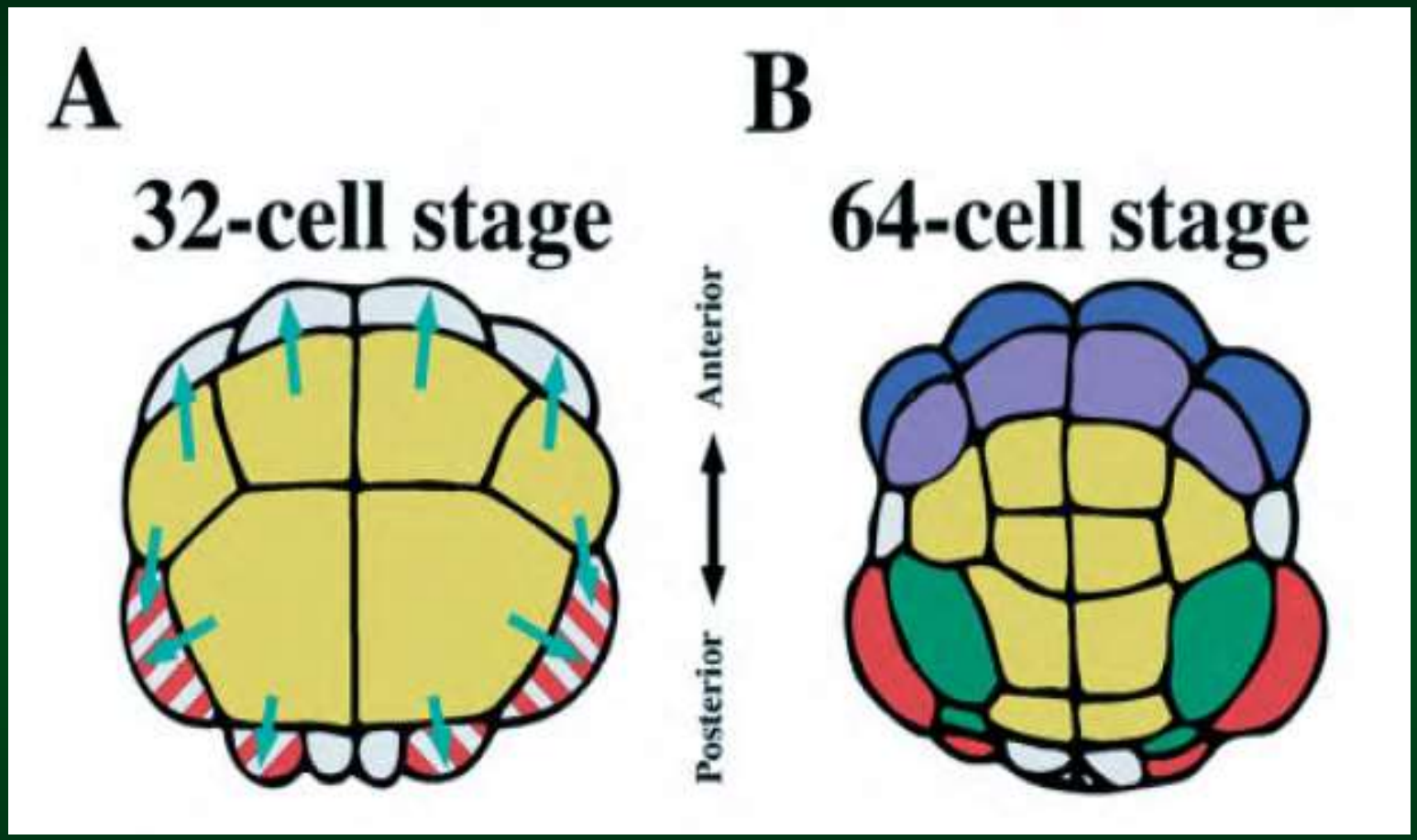
передне-вегетативный

Энтодерма, хорда, нервная система, II-мускулатура

Энтодерма, I-мускулатура, мезенхима

Распределение зачатков на 8-клеточной стадии

Развитие Ascidia

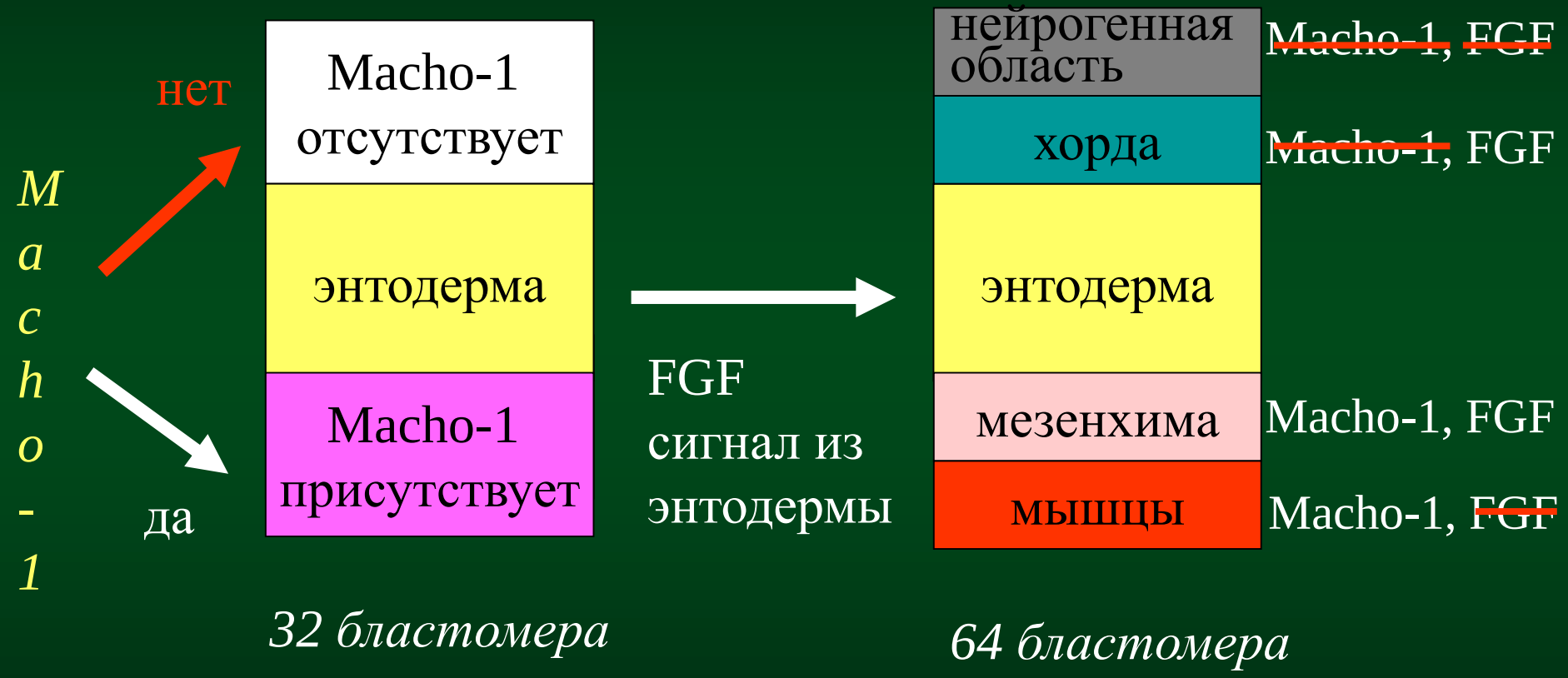


Nishida, 2002

Индукционные взаимодействия

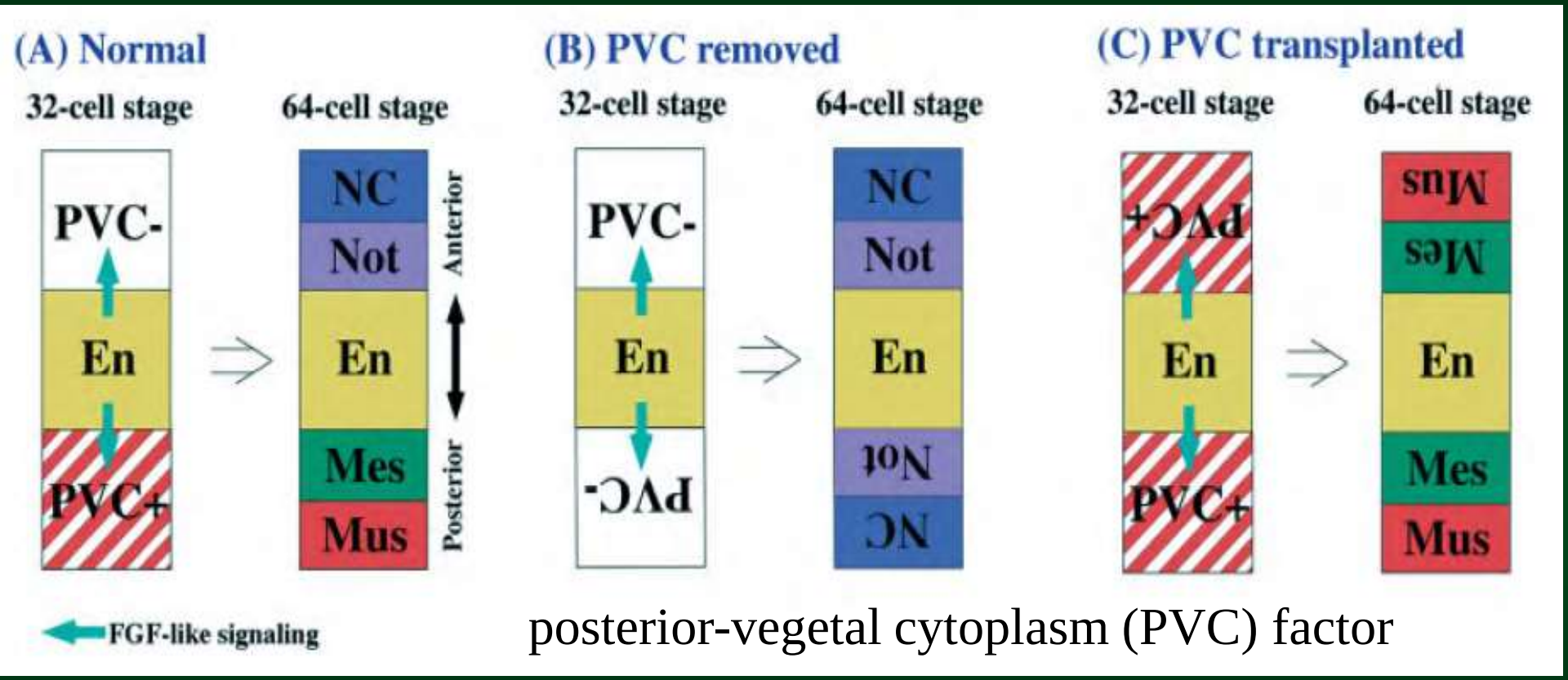
Развитие Ascidia

Передается Macho-1 вместе с цитоплазмой?



Индукционные взаимодействия

Развитие Ascidia

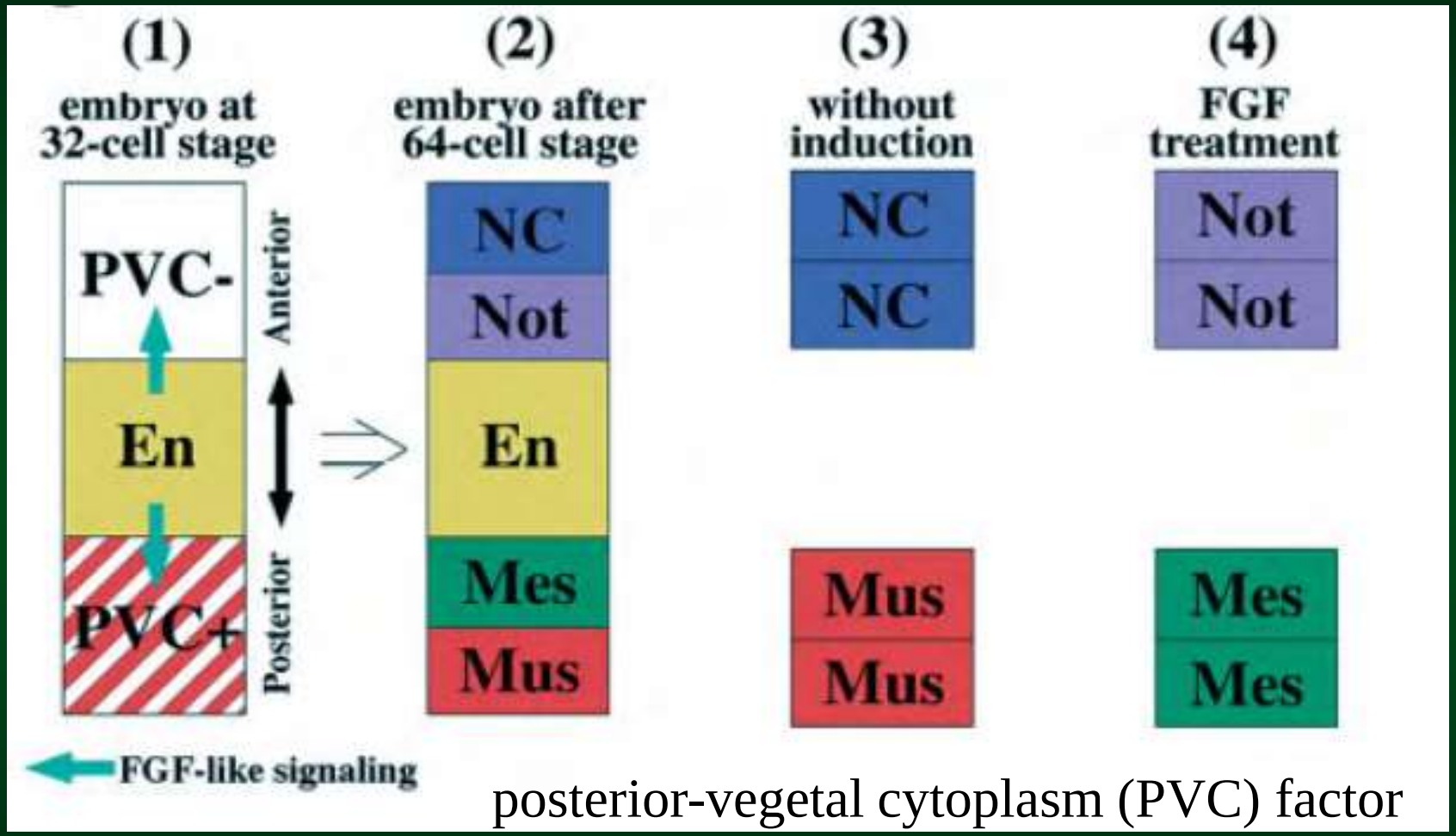


posterior-vegetal cytoplasm (PVC) factor

Nishida, 2002

Индукционные взаимодействия

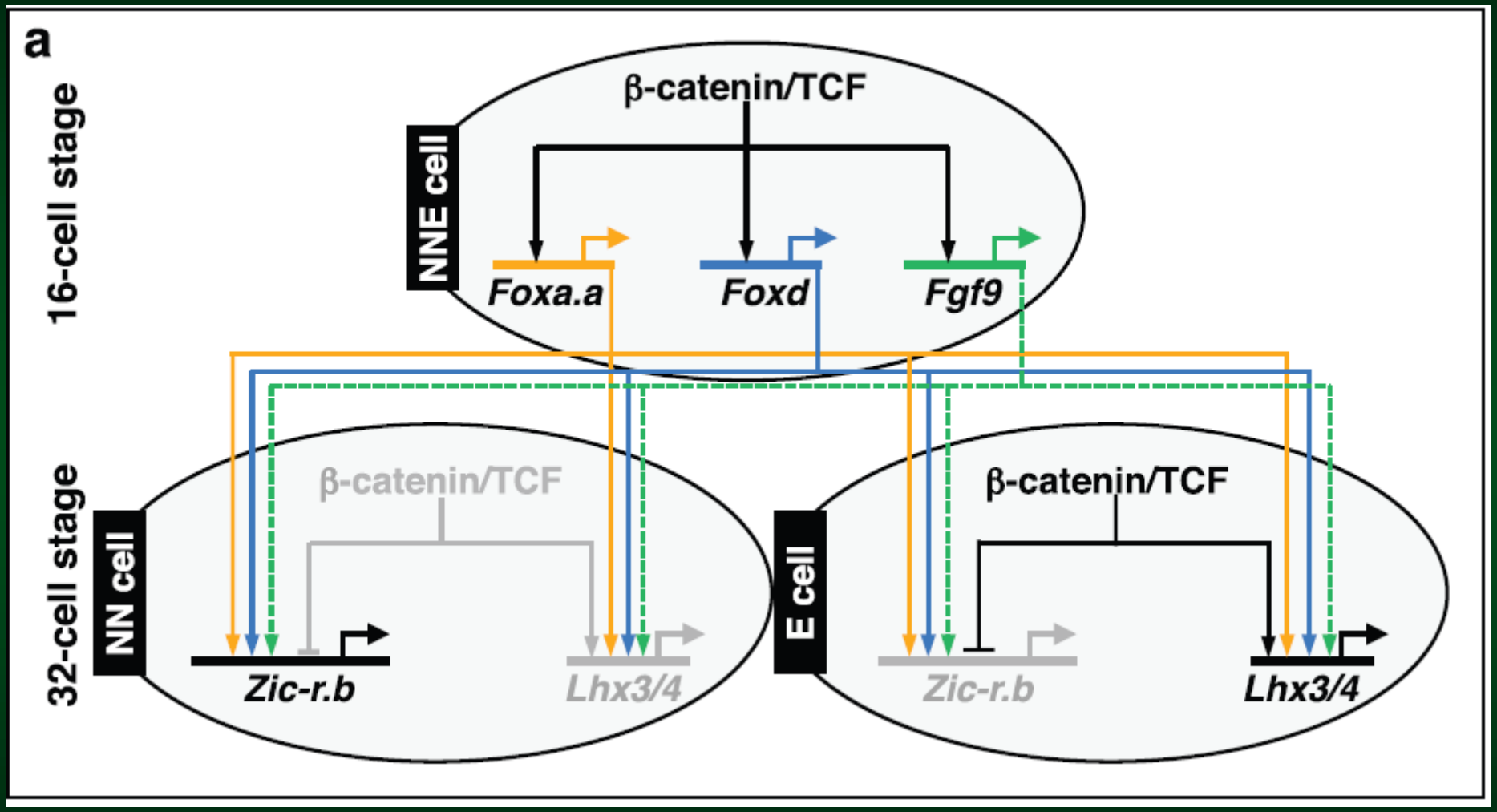
Развитие Ascidia



Nishida, 2002

Индукционные взаимодействия

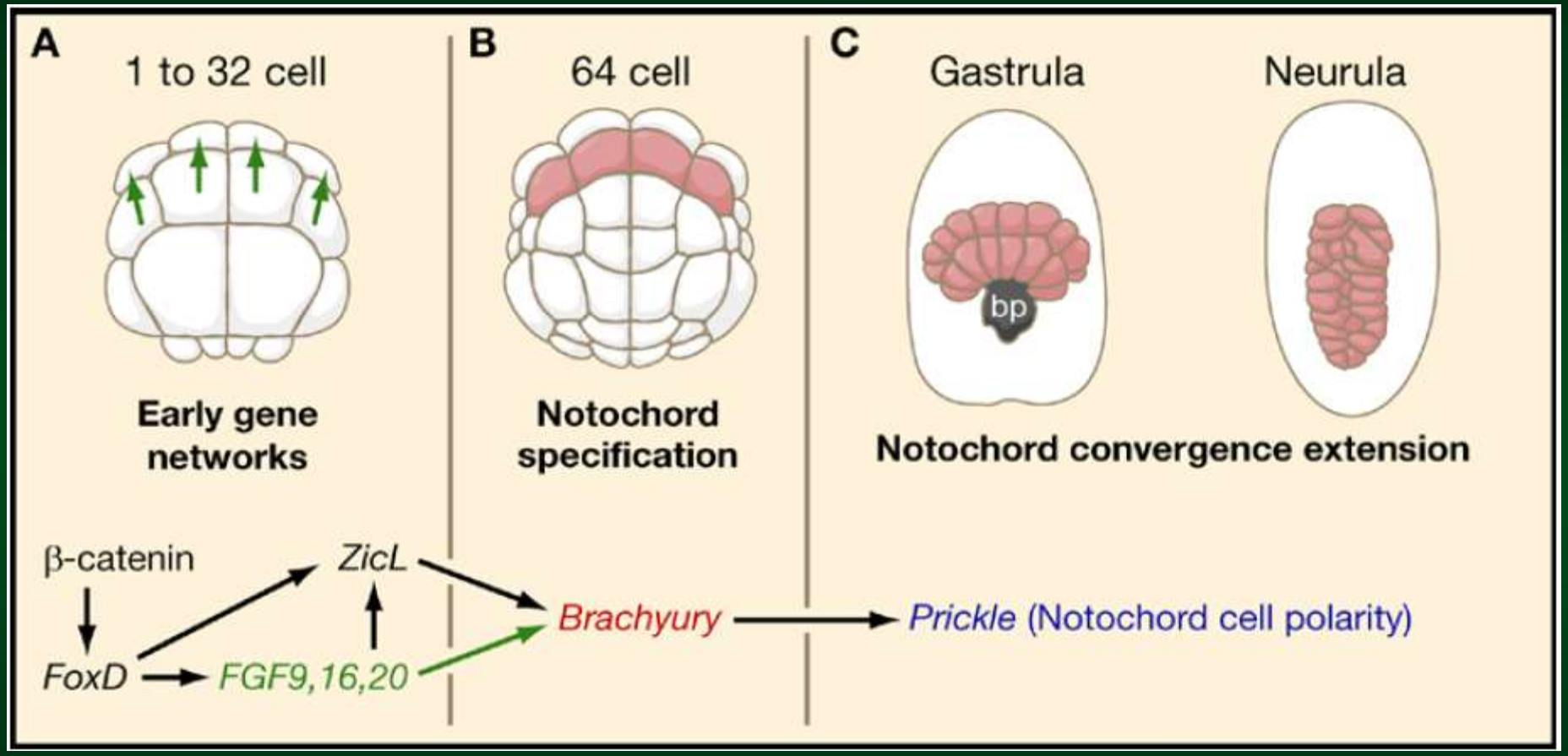
Развитие Ascidia



Hudson et al., 2016

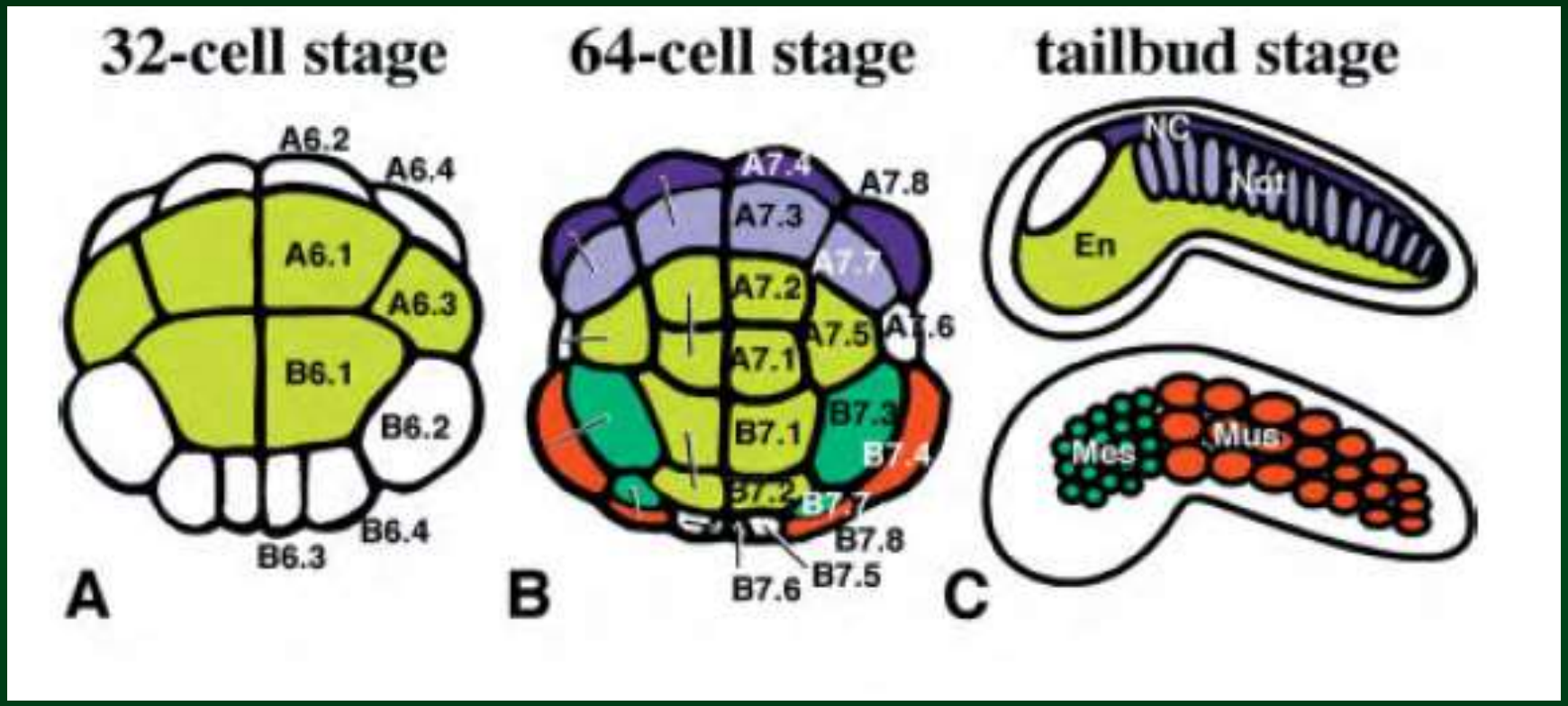
NNE mesendoderm cells:
endoderm (E cell) and notochord/neural (NN cell) lineages

Развитие Ascidia



Davidson, Christiaen, 2006

Развитие Ascidia



Nishida, 2002

Индукционные взаимодействия

Ascidiacea

В гаструляцию Асцидий вовлечены три процесса:

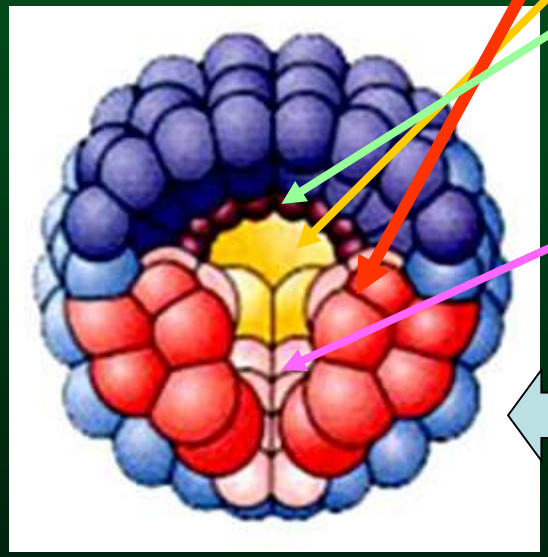
1 – инвагинация, которой подвержена **энтодерма**;

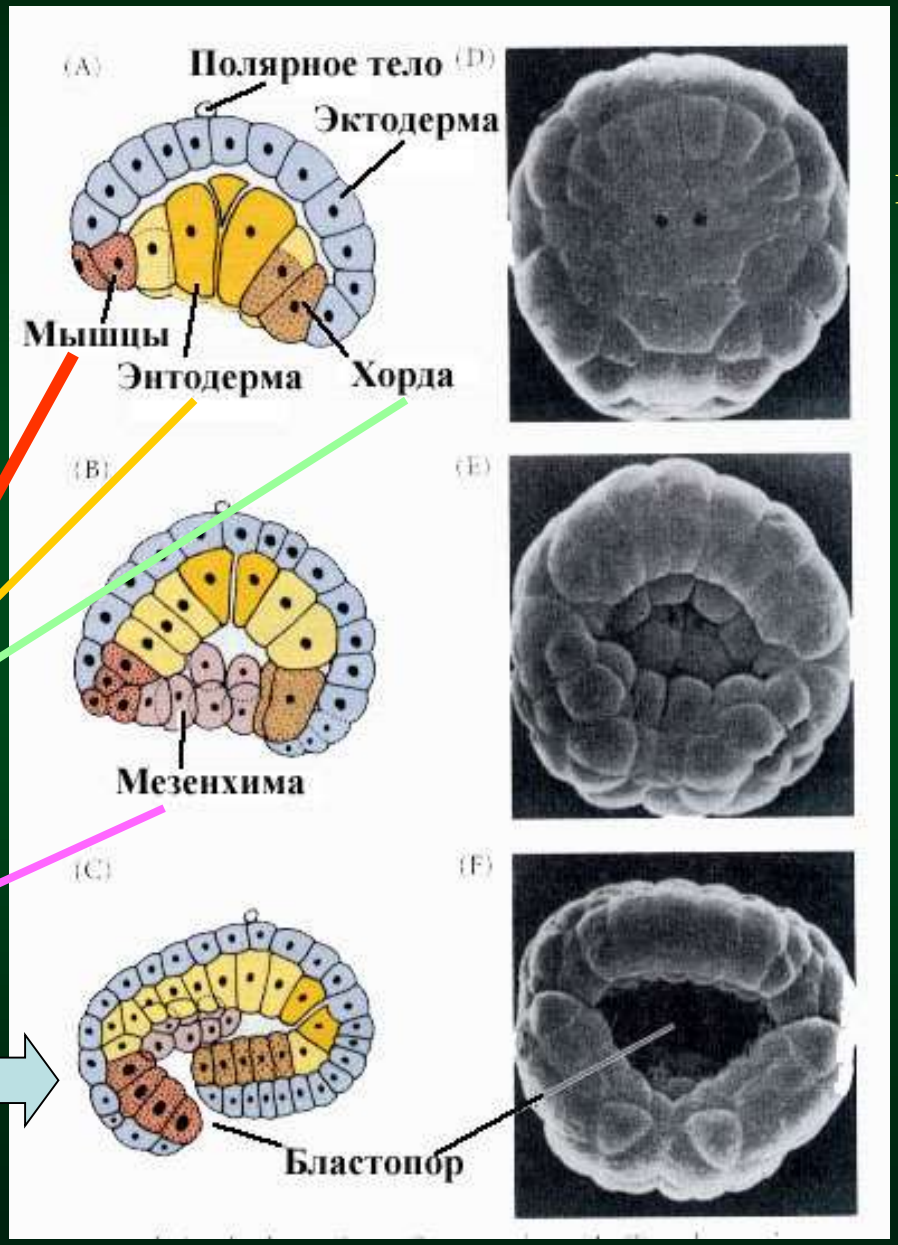
2 – инволюция, которая захватывает **мезодерму**;

3 - эпиболия характерна для **эктодермы**.

Развитие Ascidia

Ранняя гаструла





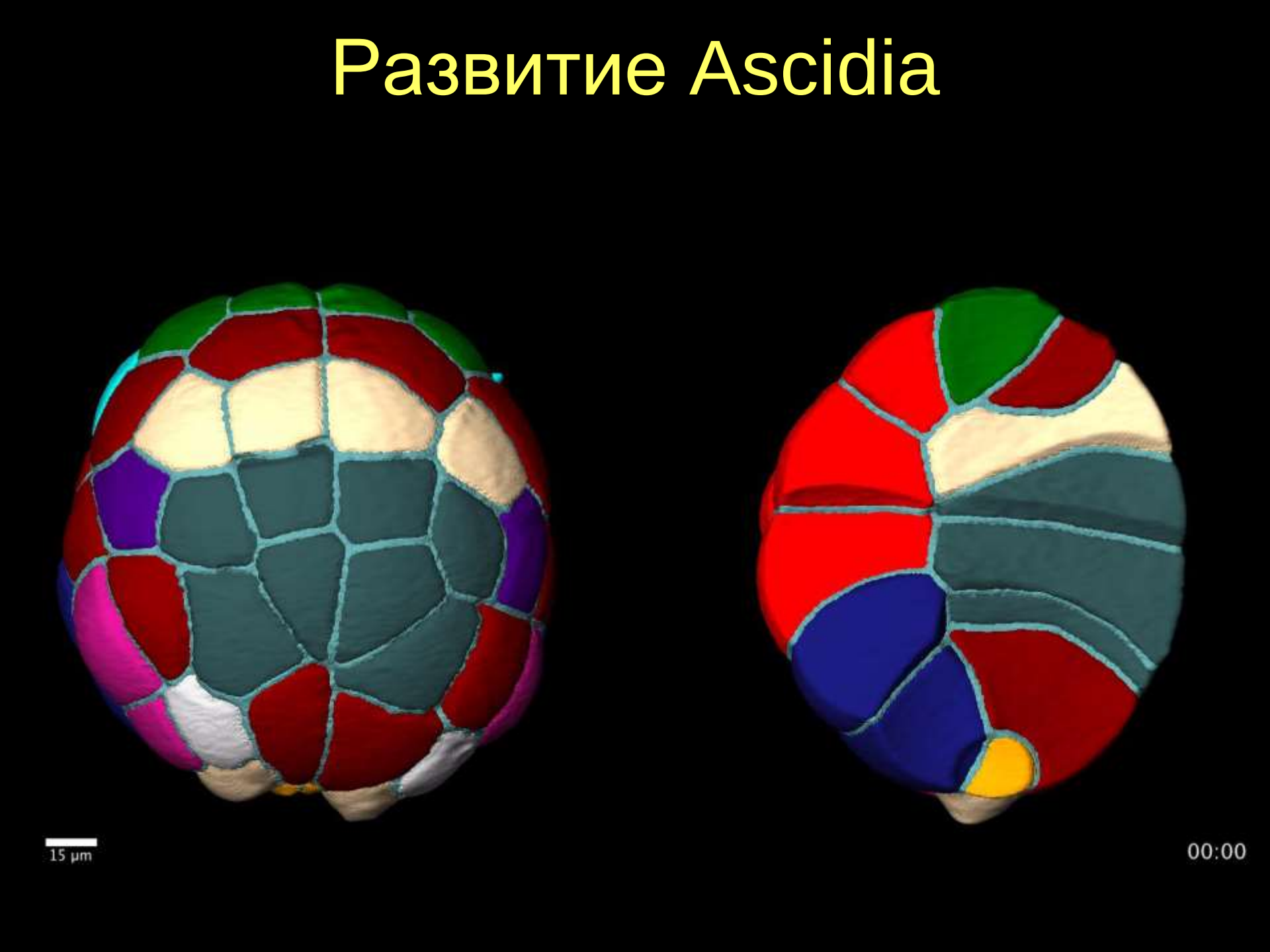
инвагинация

инволюция

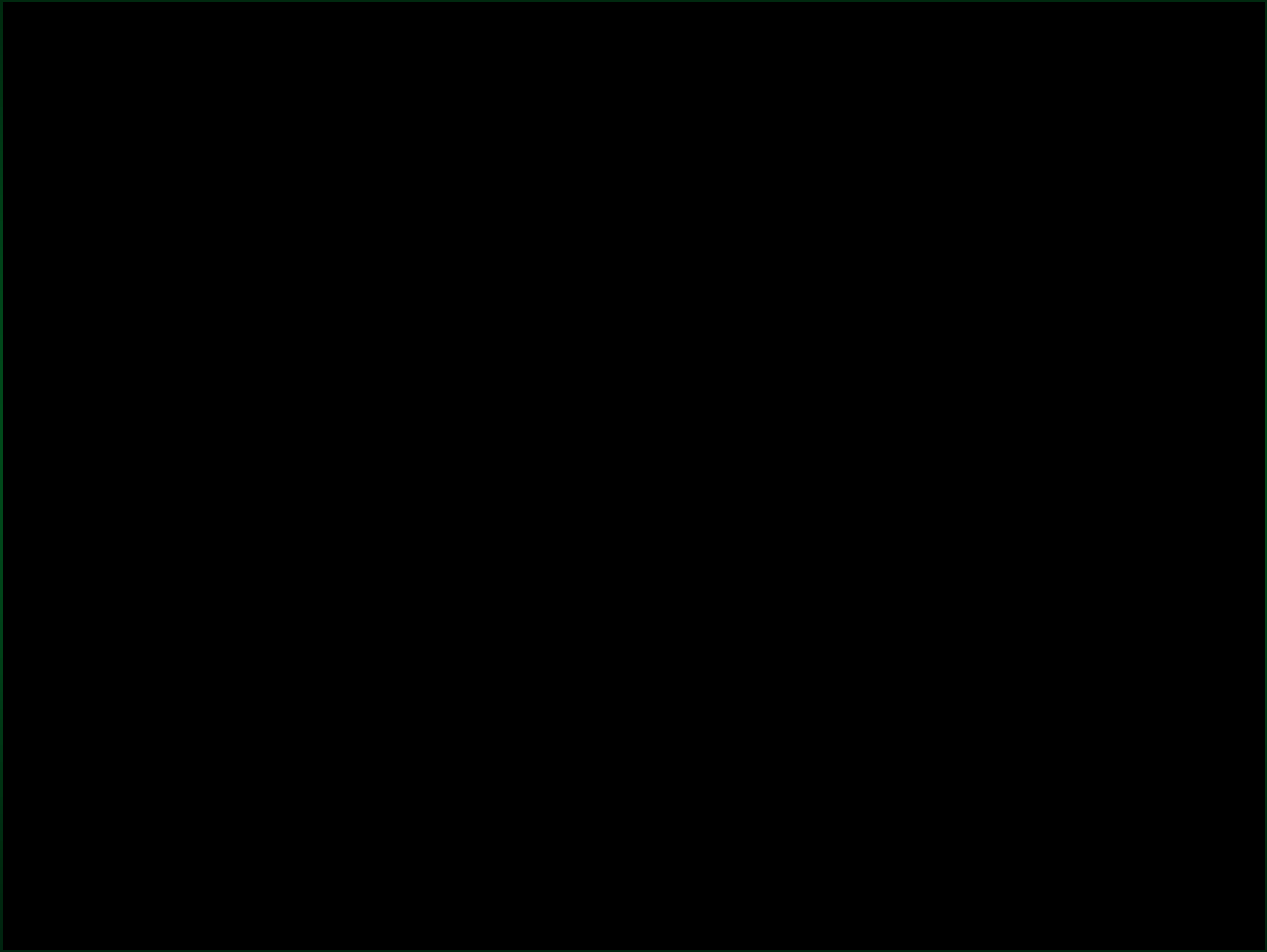
эпиболия

По Гилберт, 2010

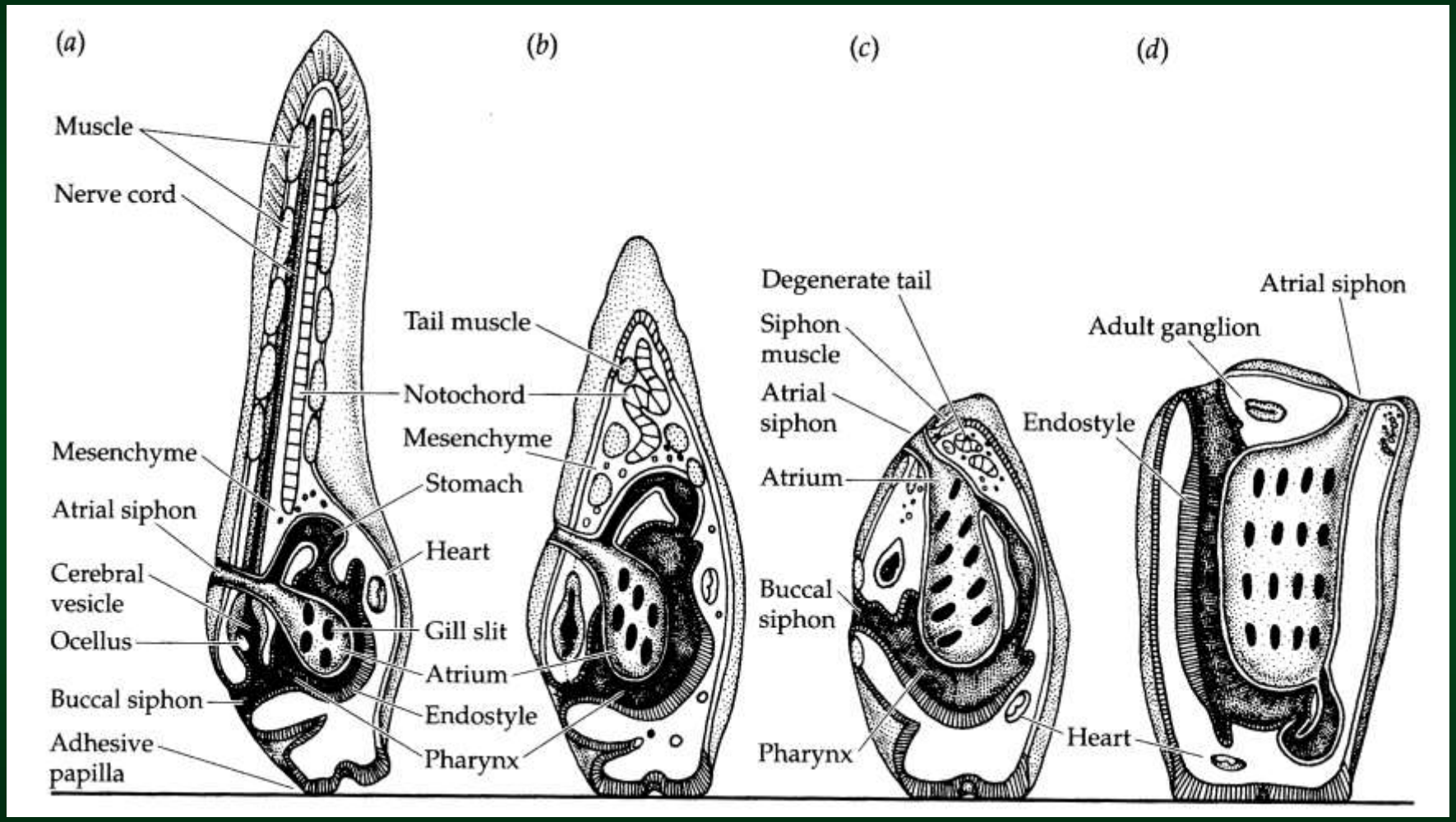
Развитие Ascidia



Развитие Ascidia

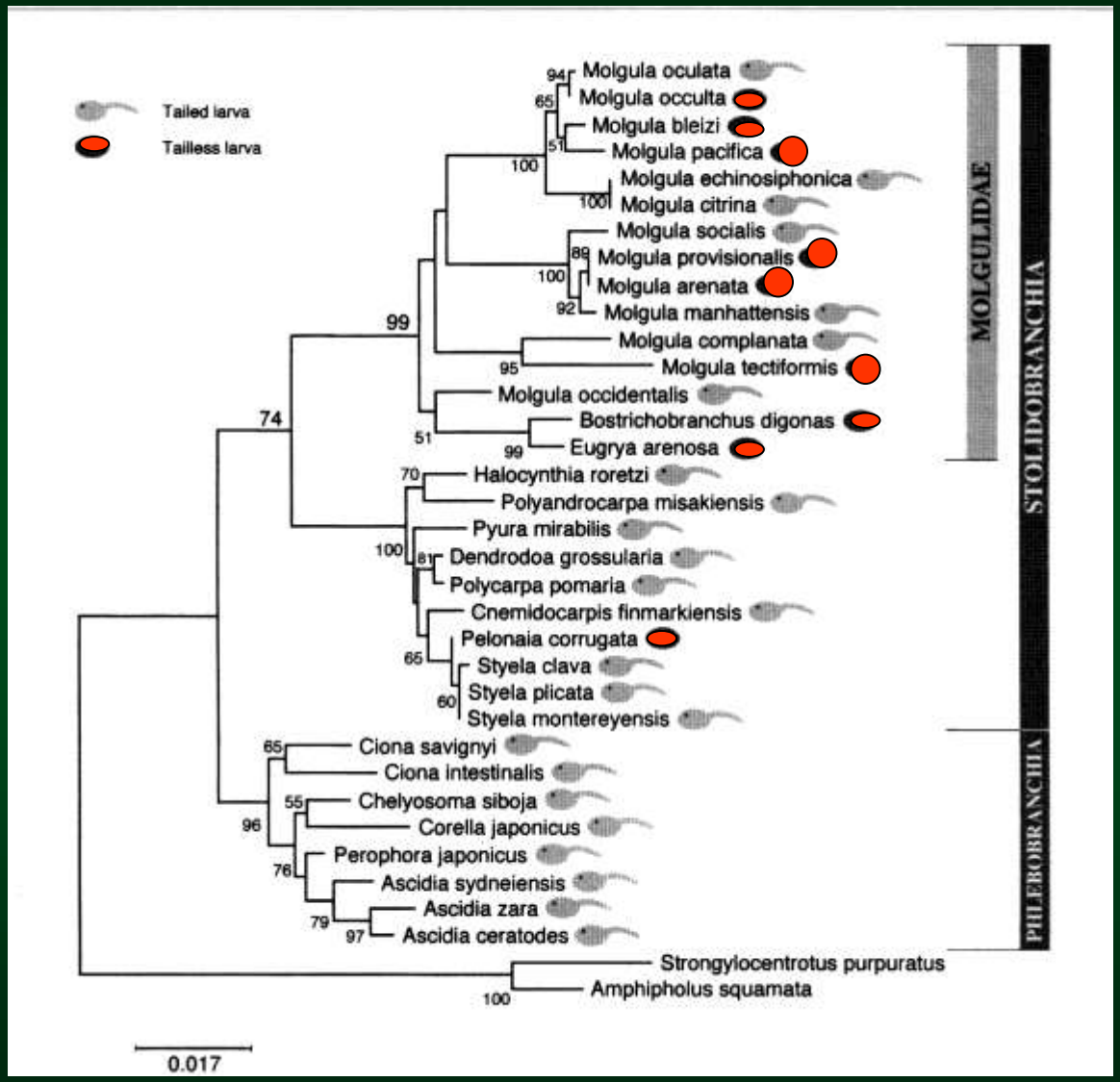


Ascidiacea



Метаморфоз хвостатой личинки

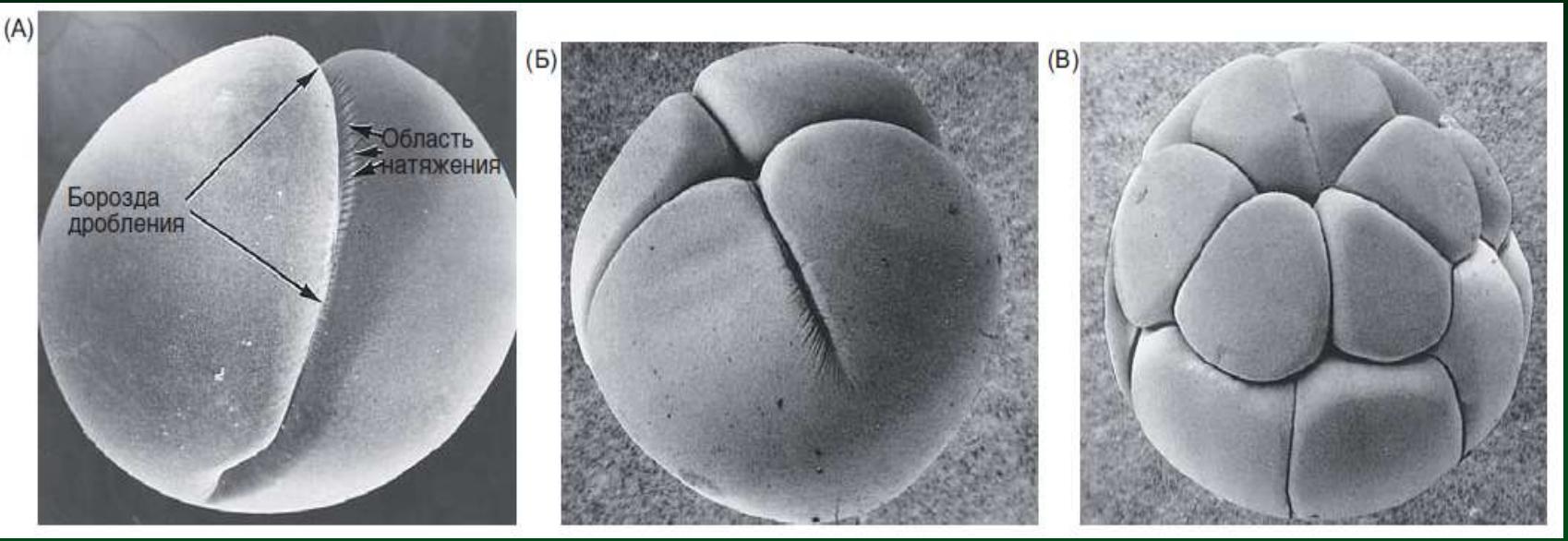
Ascidiacea



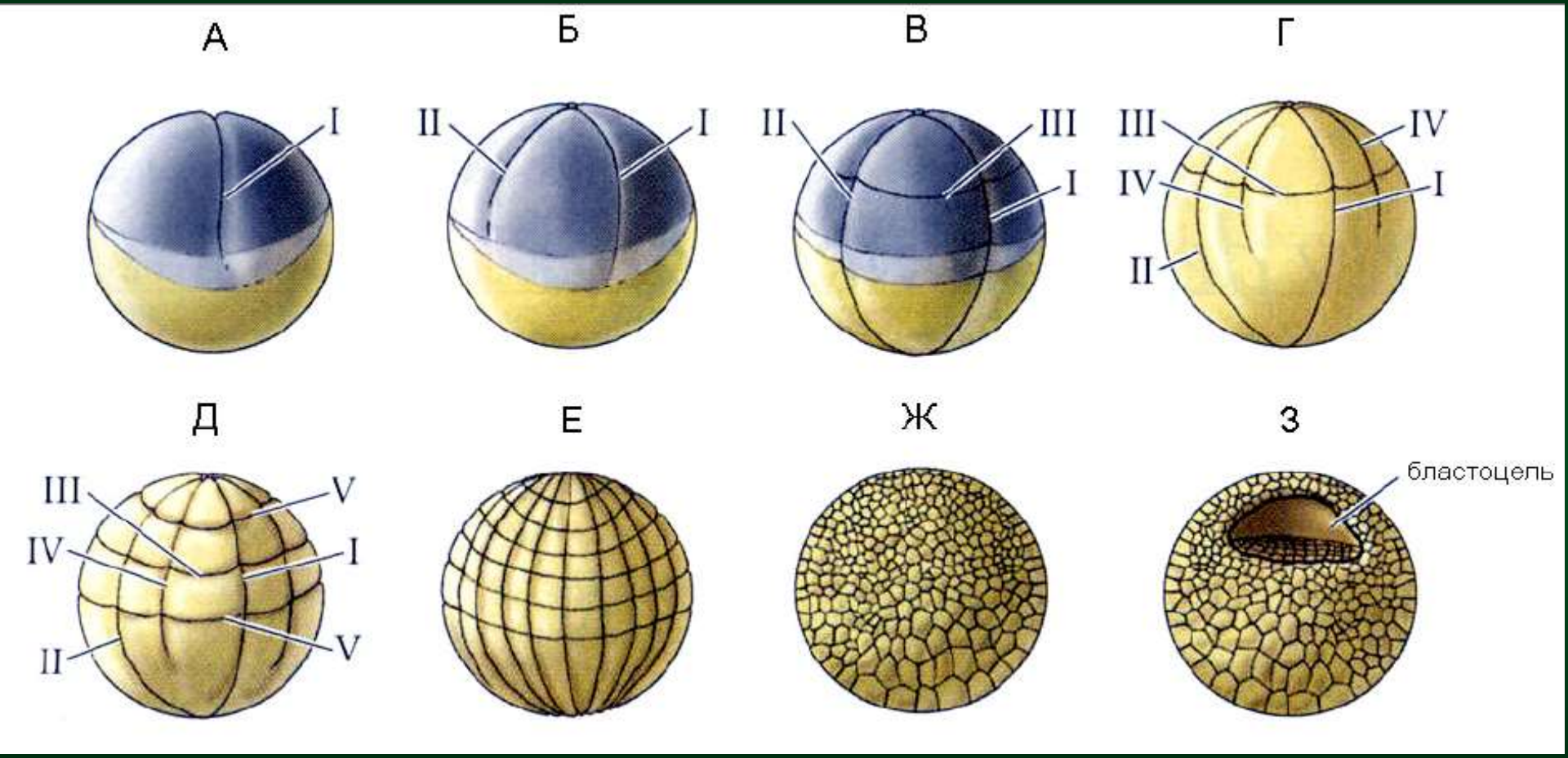
Распространение хвостатых и бесхвостых личинок среди Асцидий

Раннее развитие амфибий

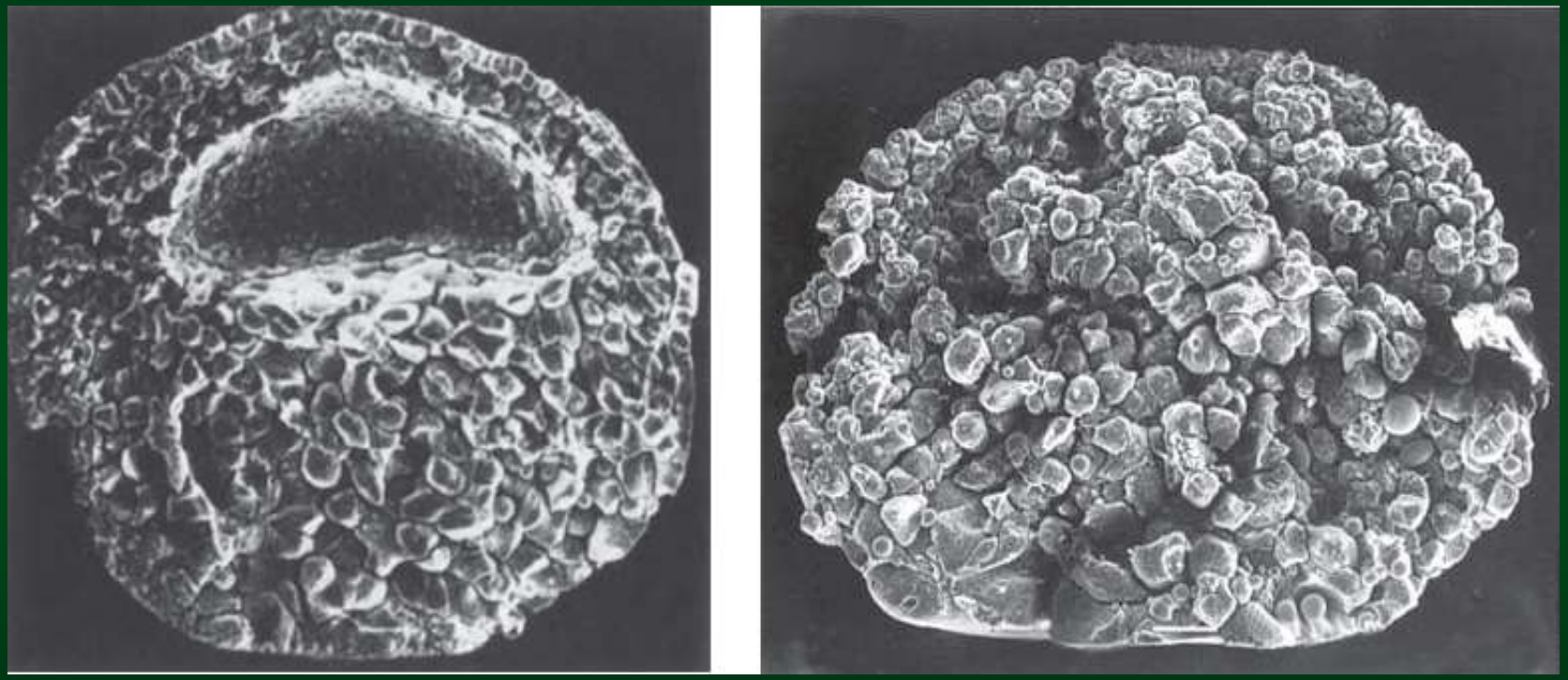
Xenopus



Дробление



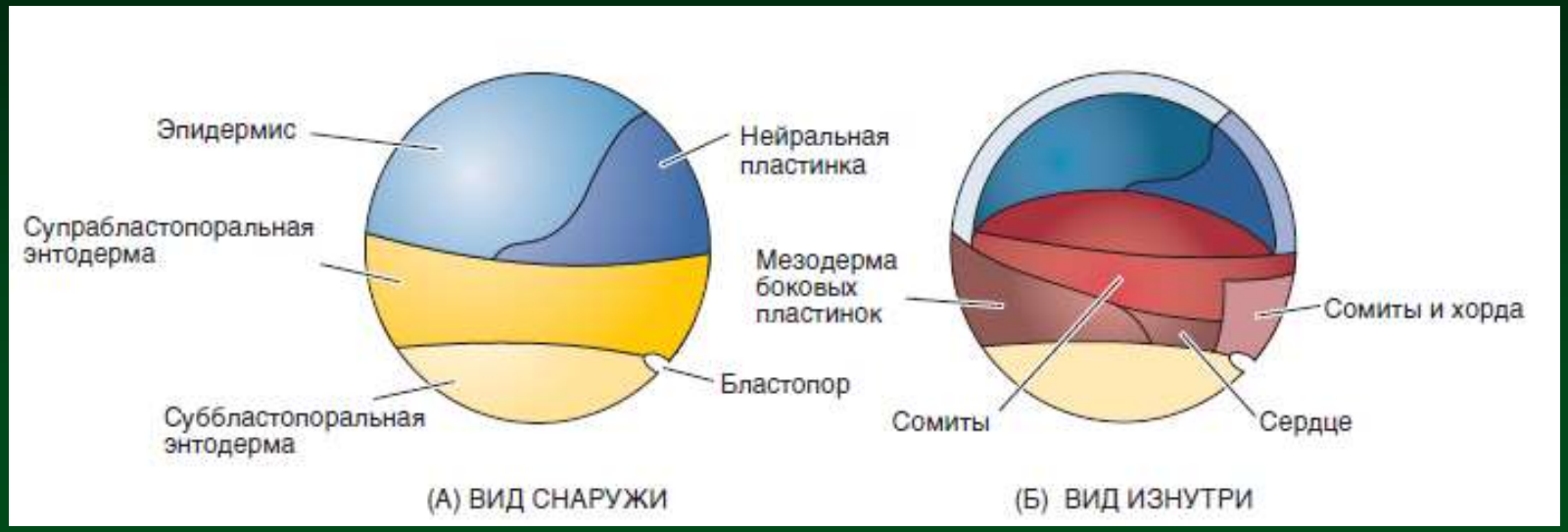
Xenopus

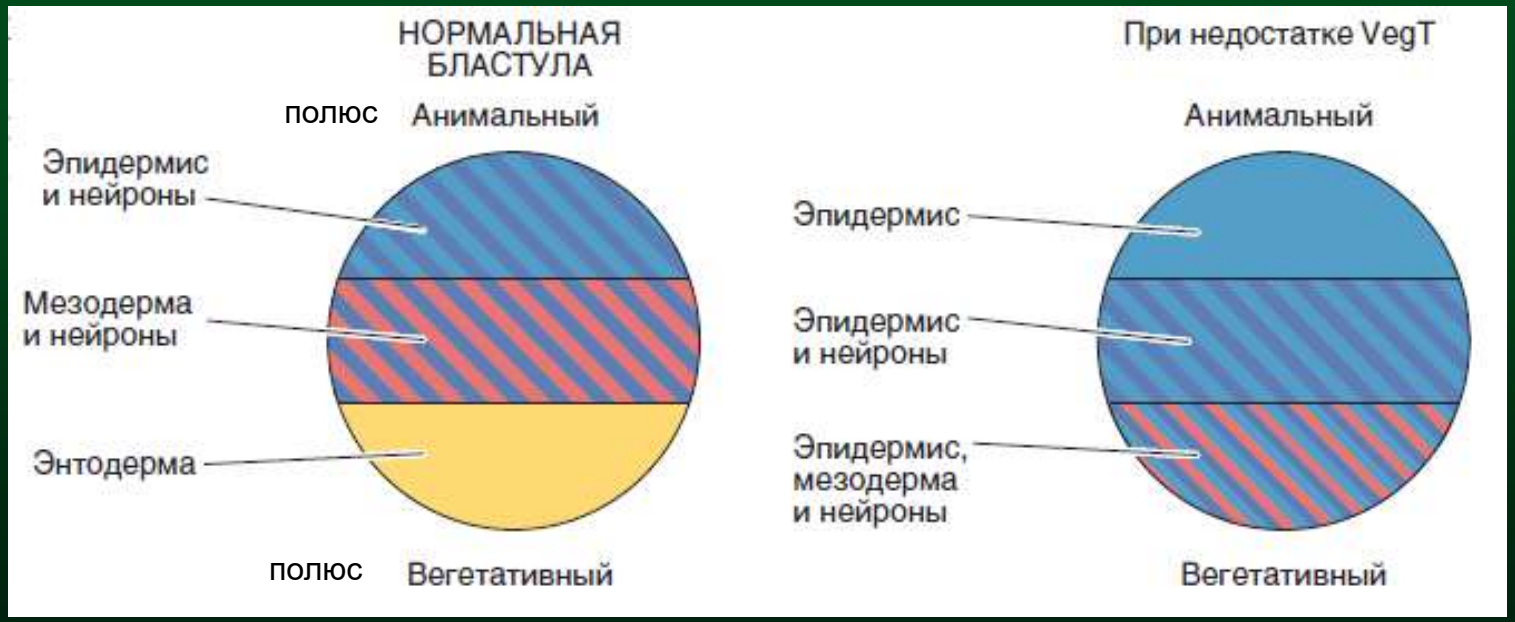


иРНК EP – кадгерина запасена в яйце

По Гилберт, 2010

Xenopus

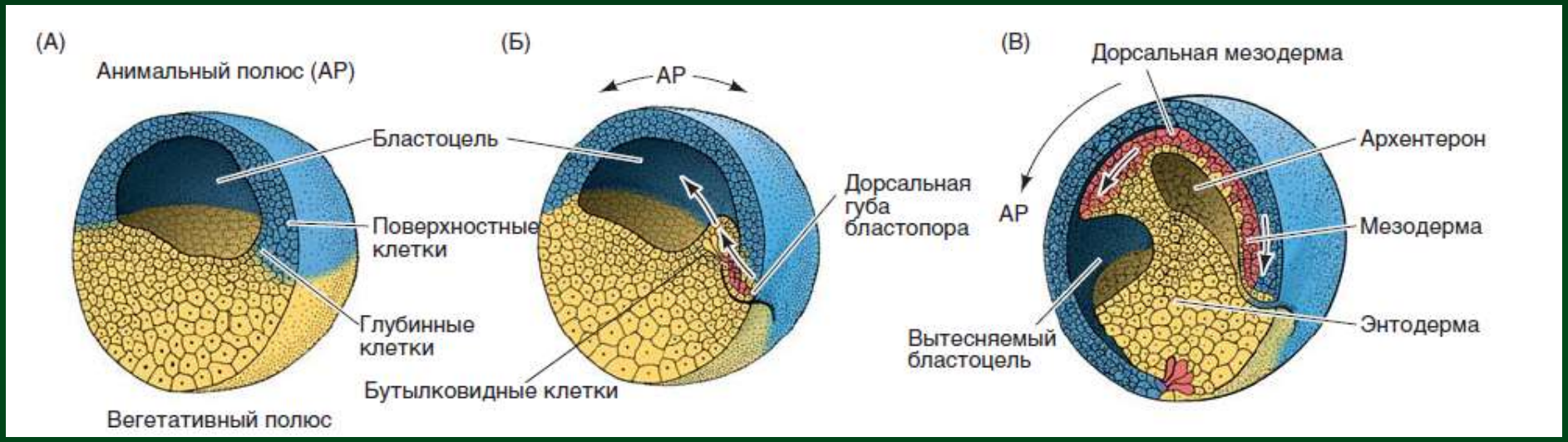




По Гилберт, 2010

Гаструляция

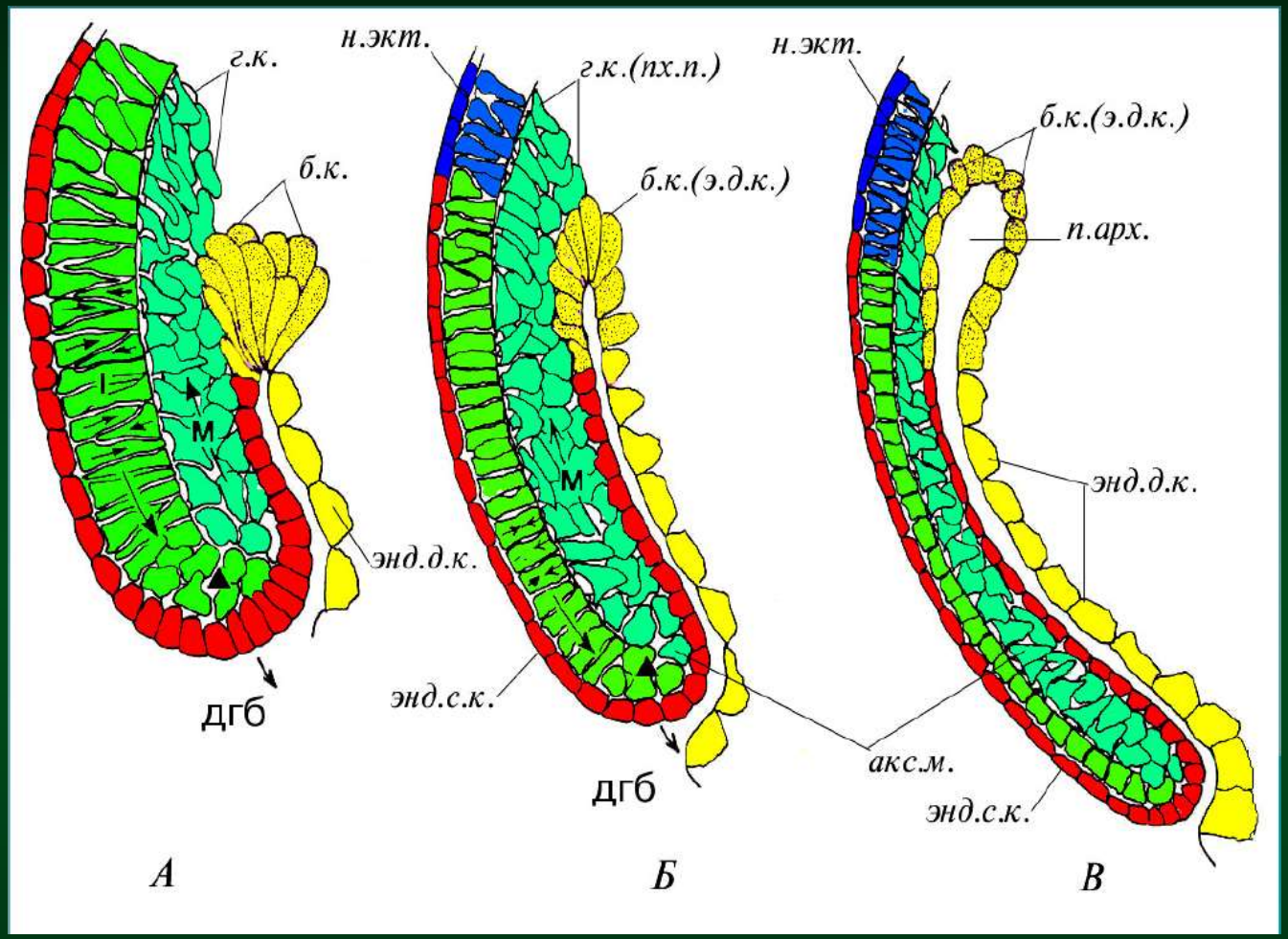
Xenopus



По Гилберт, 2010

Гаструляция

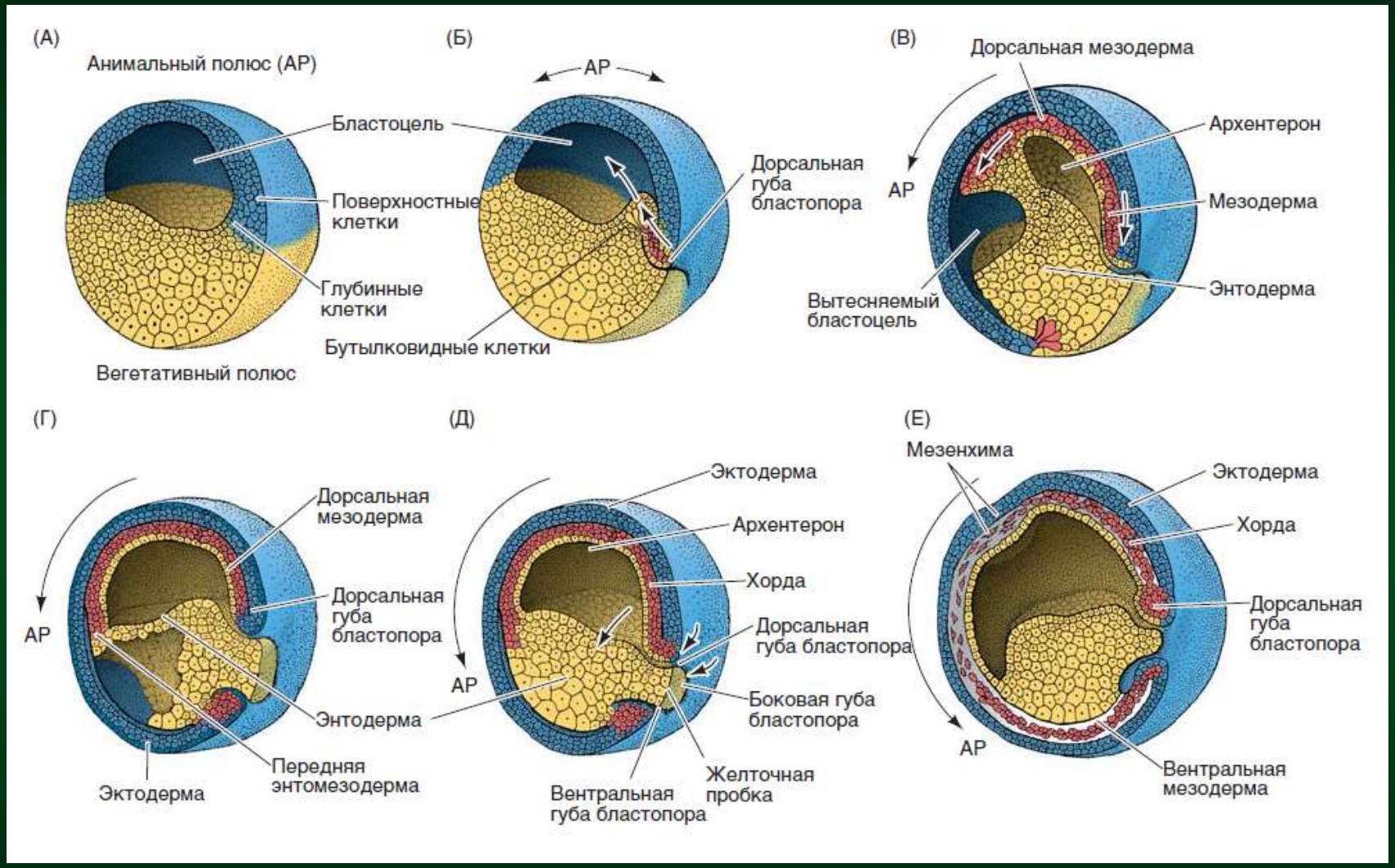
Xenopus



дгб–дорсальная губа бластопора; *акс.м.* –аксиальная мезодерма (хорда); *б.к.*–бутылковидныеклетки (*э.д.к.*–эндодерма дна кишки); *г.к.*–глубинные клетки; *пх.п.*–прехордальная пластинка; м (со стрел-кой) –движение клеток мезодермы; *н.экт.*–нейральная эктодерма; *п. арх.*–полость архентерона; *энд.с.к.*–эндодерма свода кишки

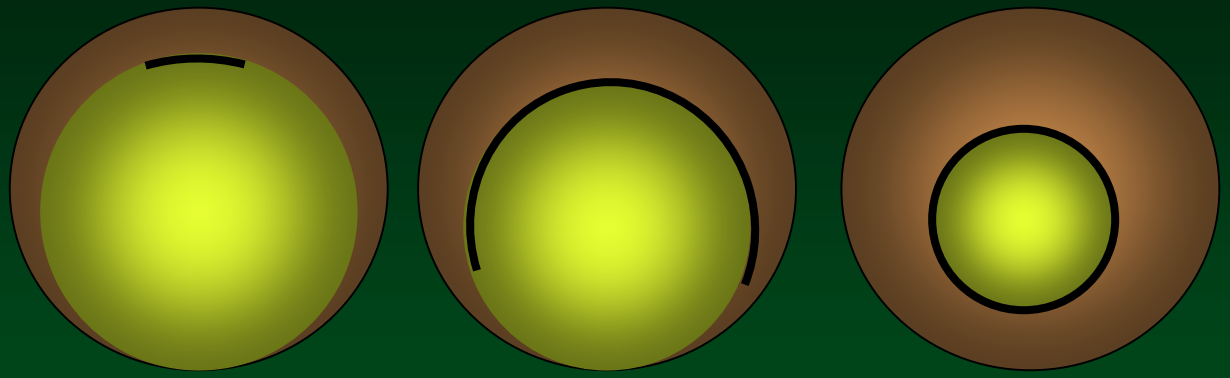
Гаструляция

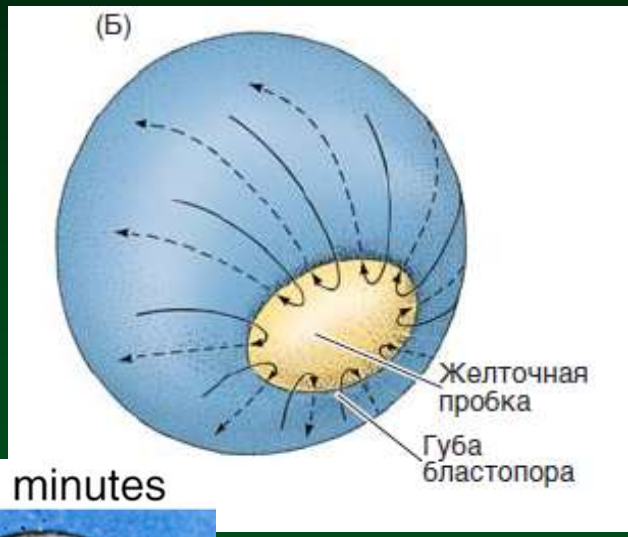
Xenopus

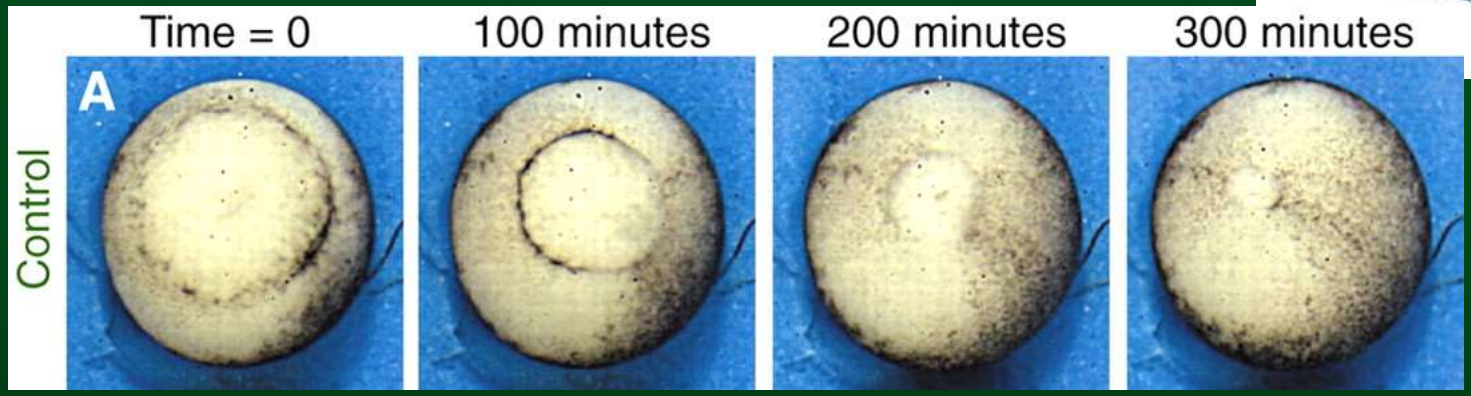


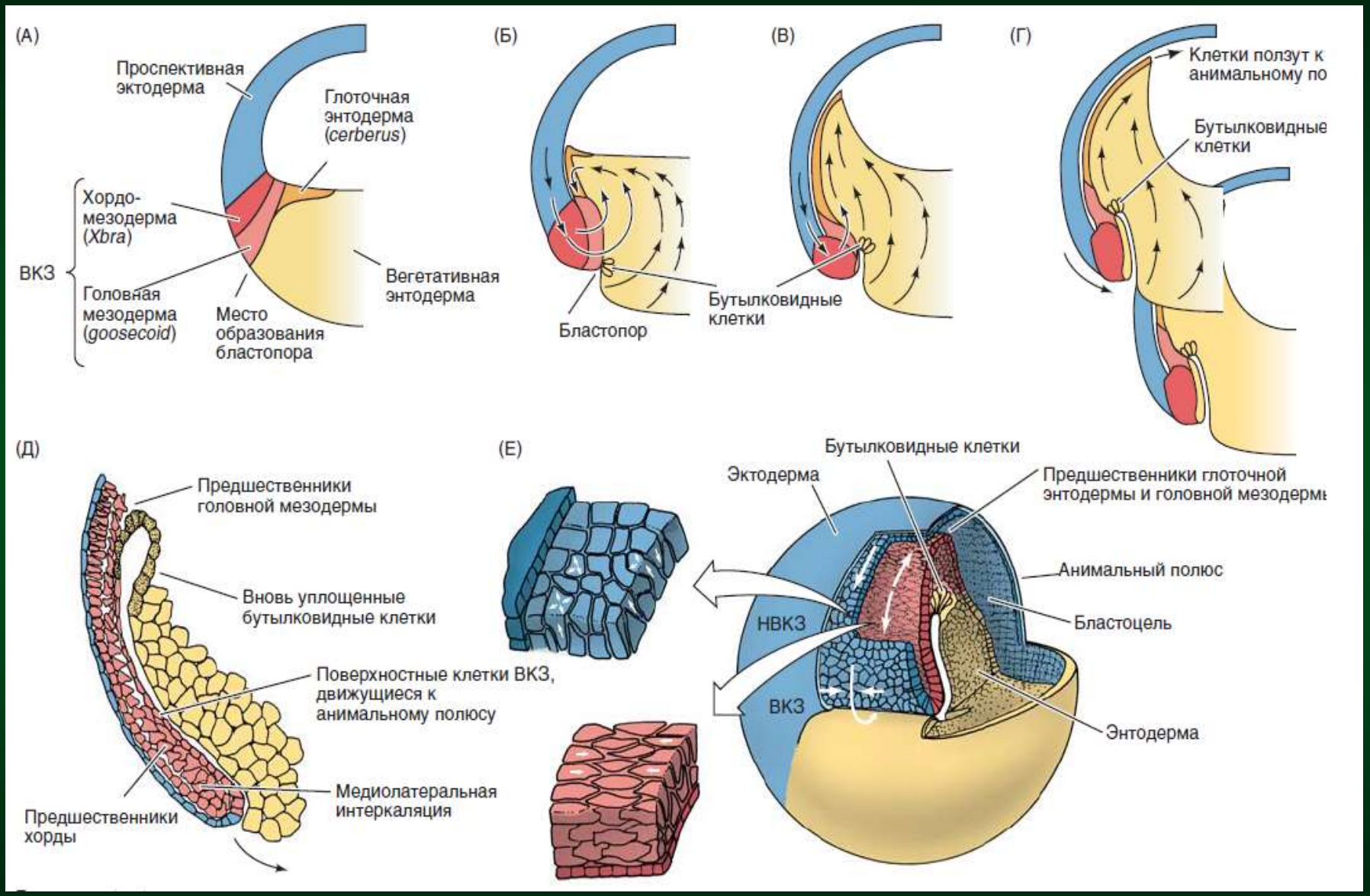
Гаструляция – замыкание бластопора - нейруляция

Xenopus

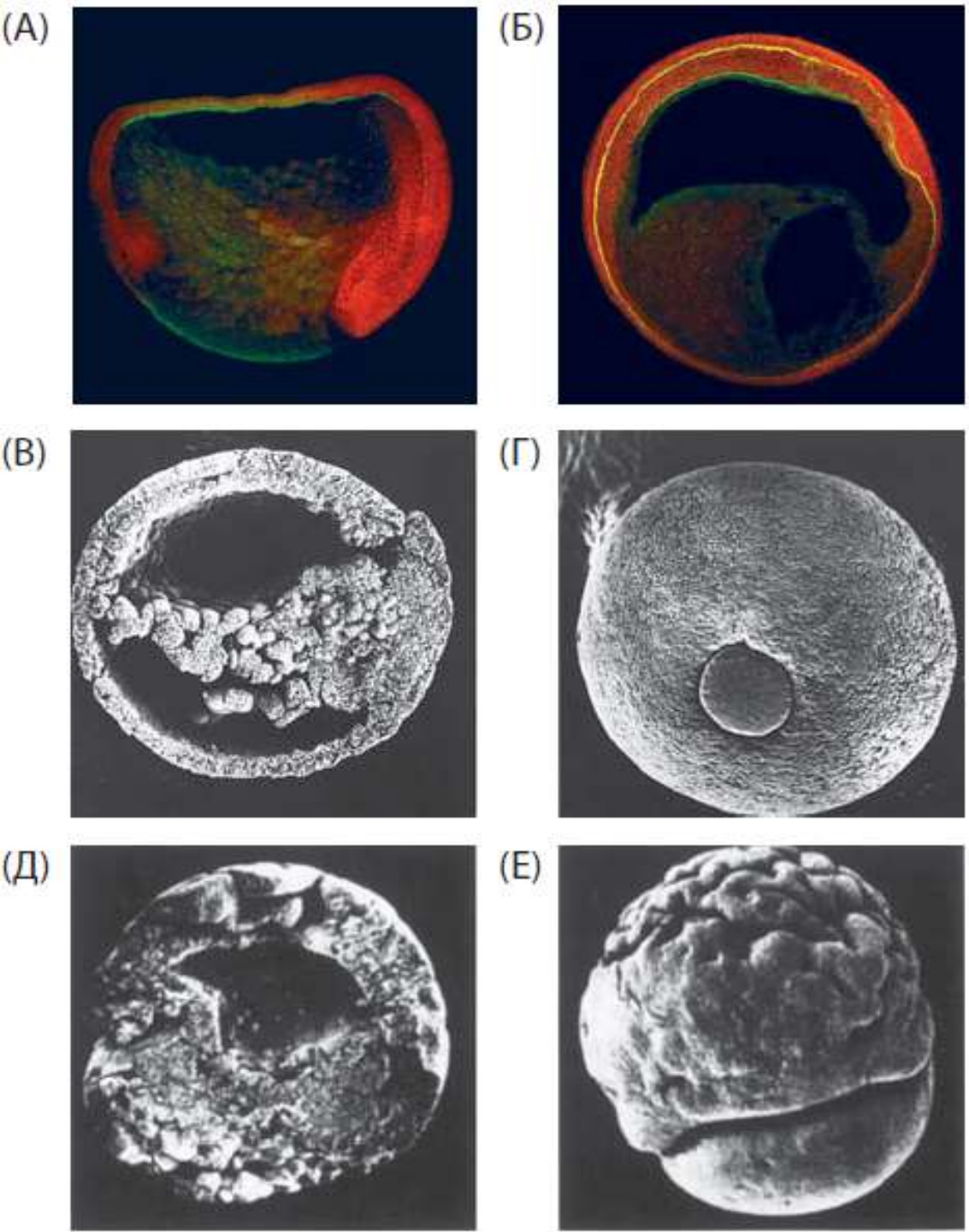








По Гилберт, 2010



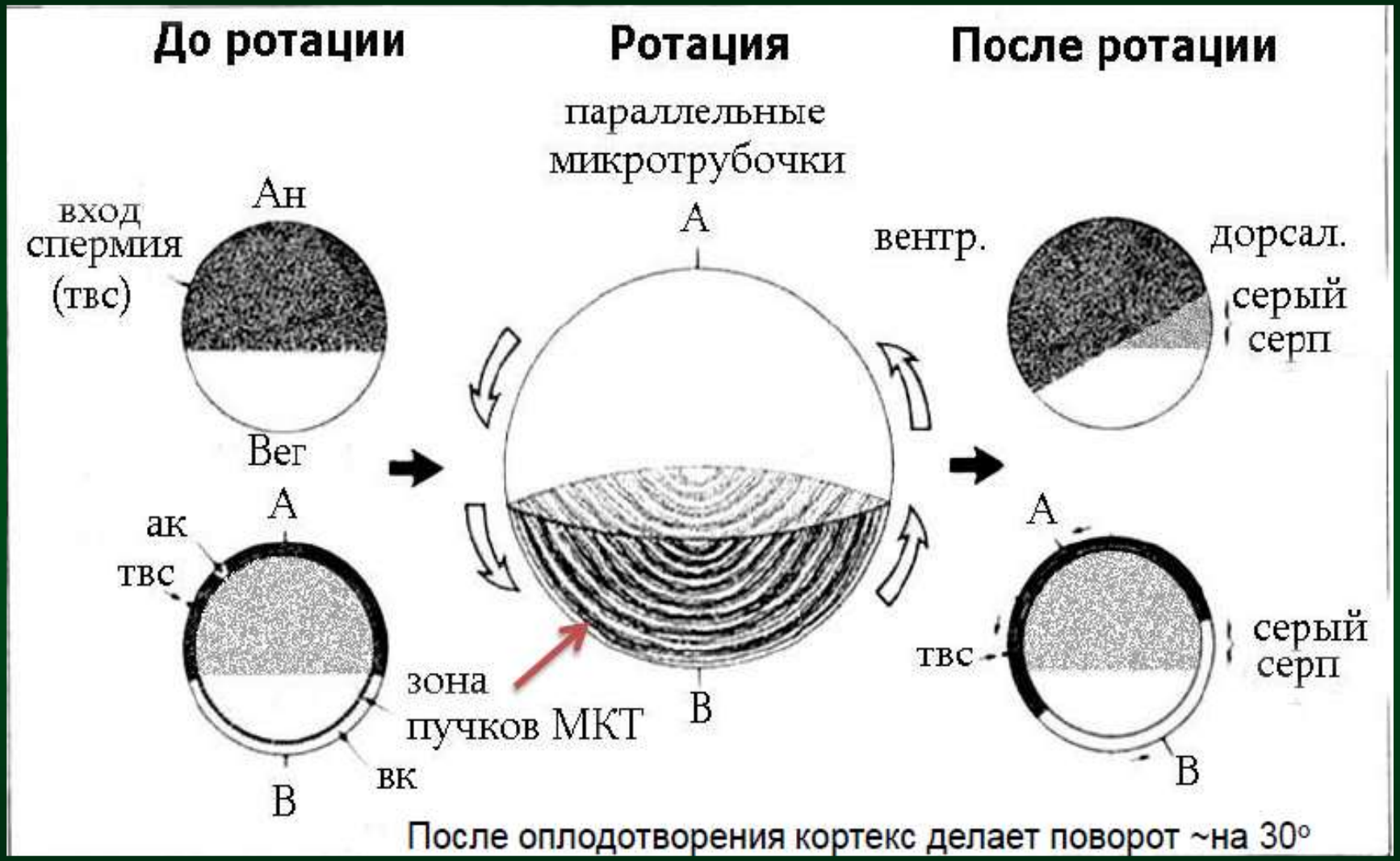
Xenopus
Фибронектин
А- ранняя, Б – поздняя гаструла

Саламандра
Фибронектин
В- ранняя, Г – поздняя гаструла в норме
Д- ранняя, Е – поздняя гаструла при добавлении синтетического домена фибронектина, ответственного за связывание с клеткой

экзогаструляция

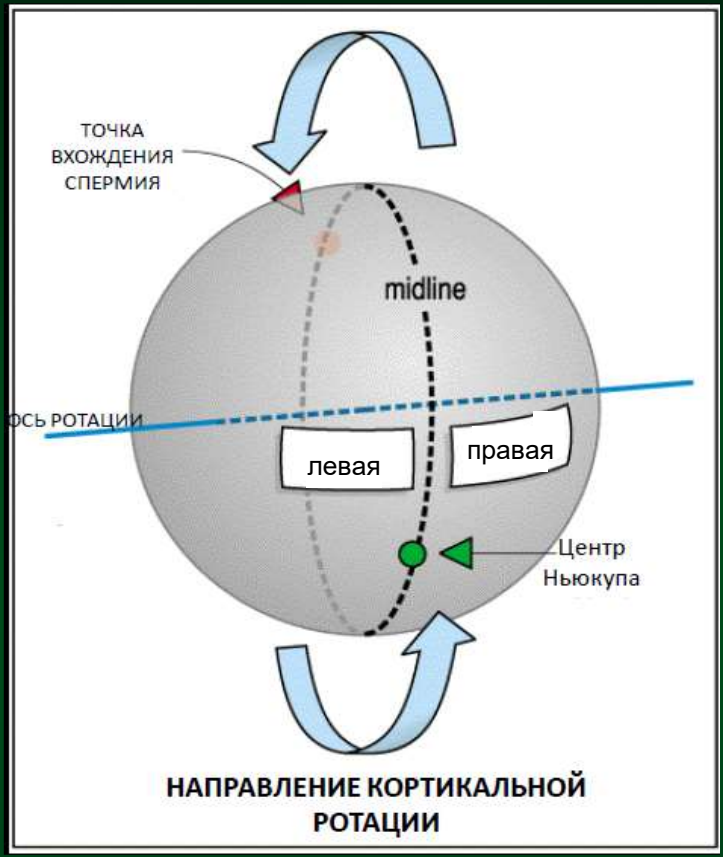
По Гилберт, 2010

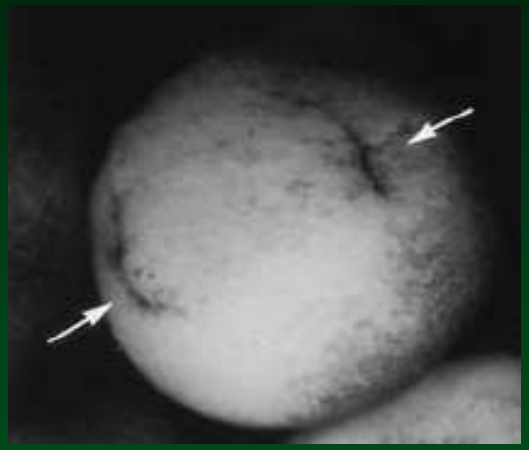
КОРТИКАЛЬНАЯ РОТАЦИЯ



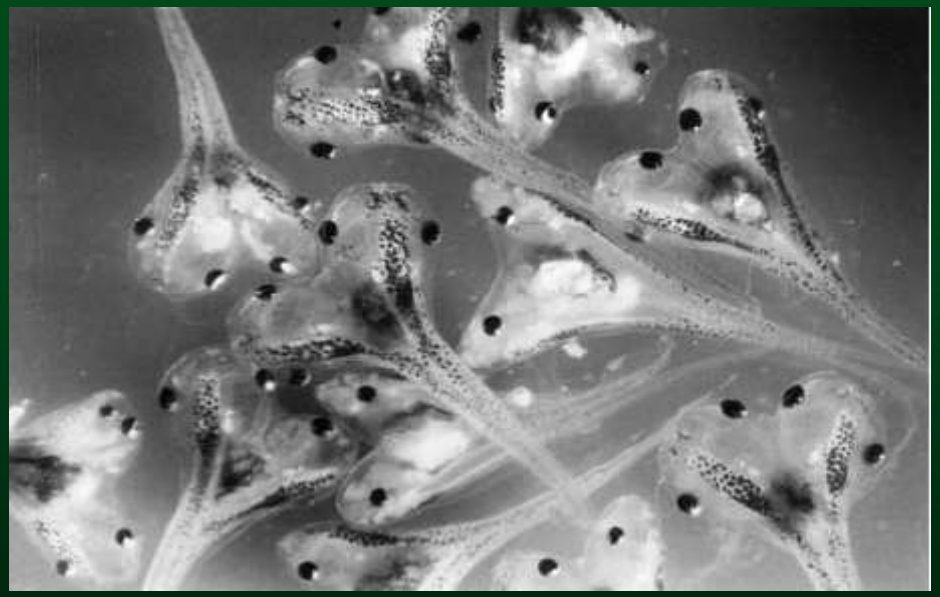
После оплодотворения кортекс делает поворот ~на 30°

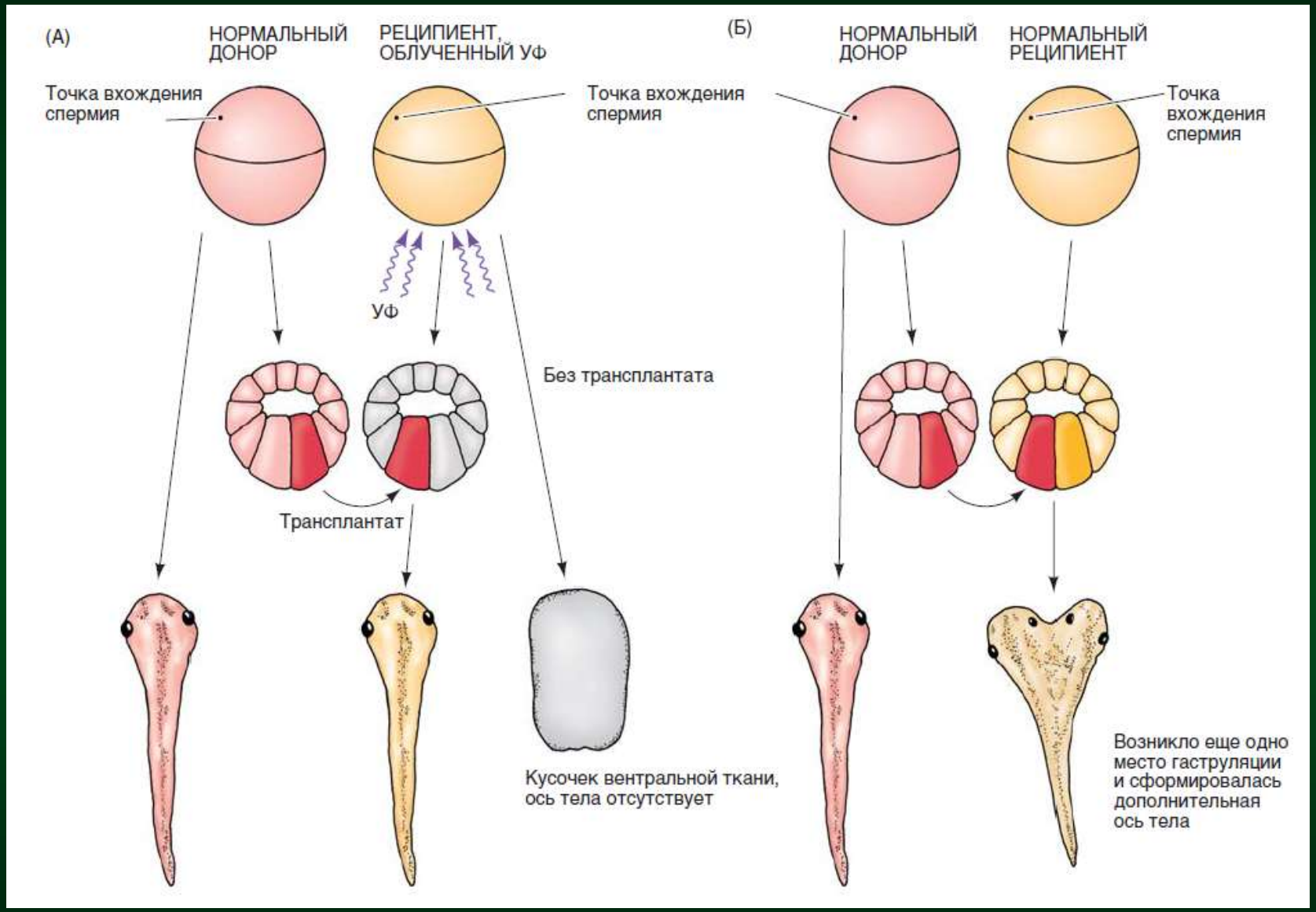
КОРТИКАЛЬНАЯ РОТАЦИЯ





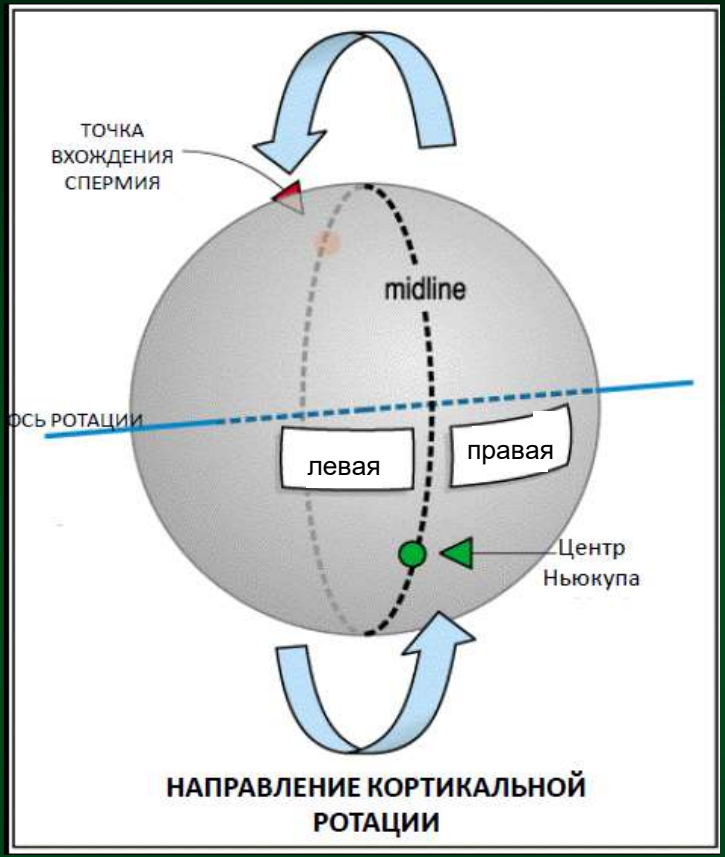
Результат иммобилизации яйца

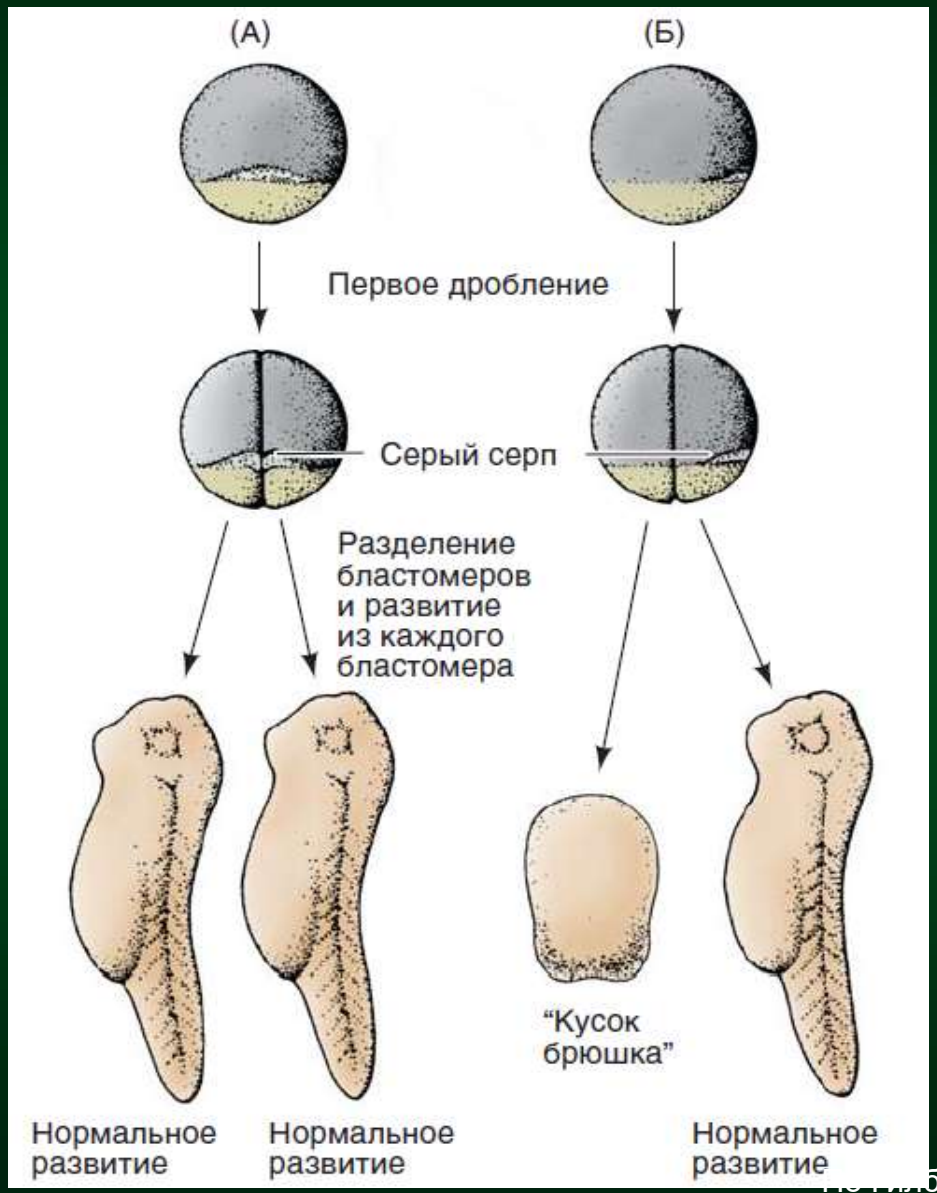




По Гилберт, 2010

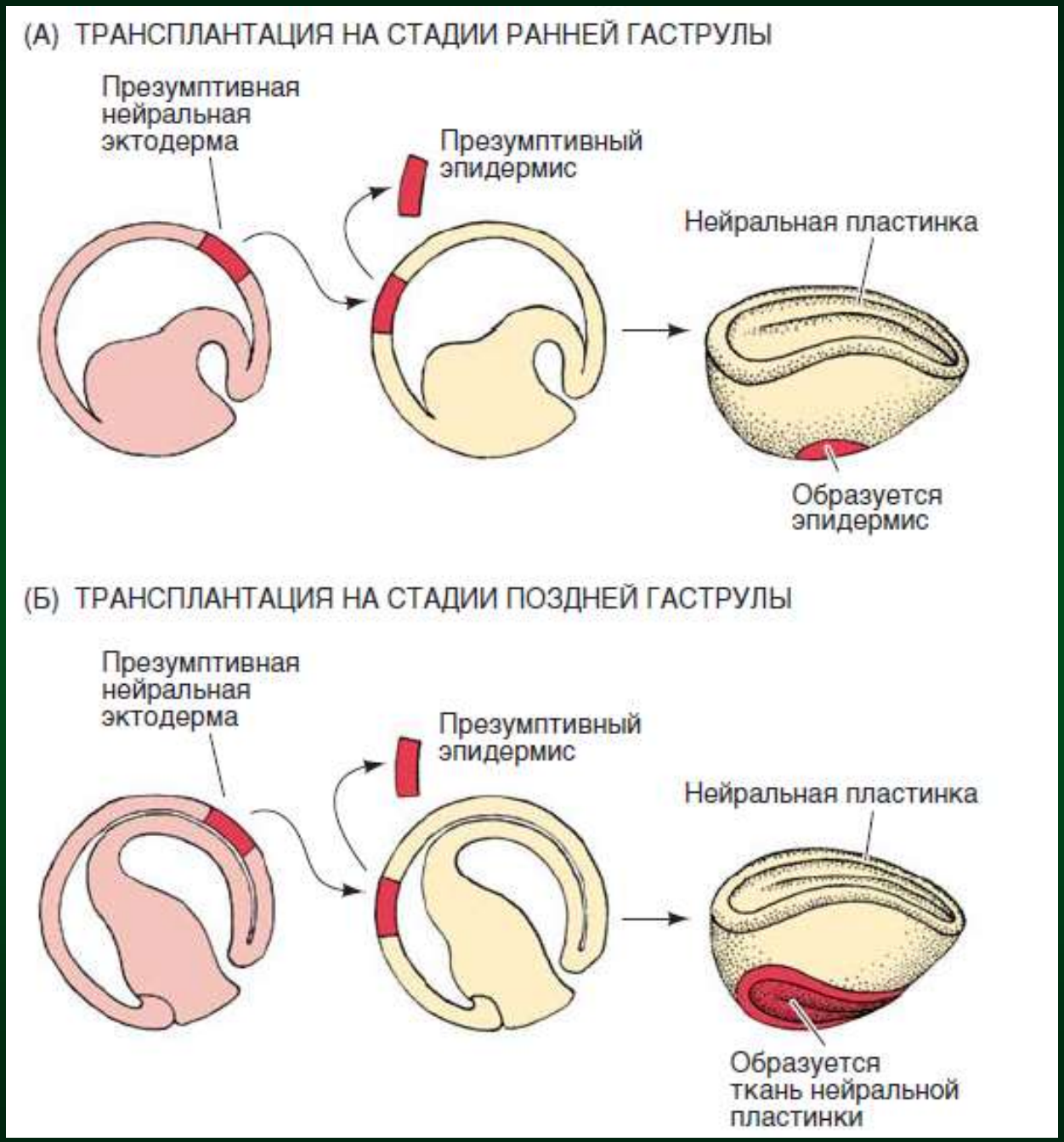
Г. Шпеман: опыты с наложением лигатуры





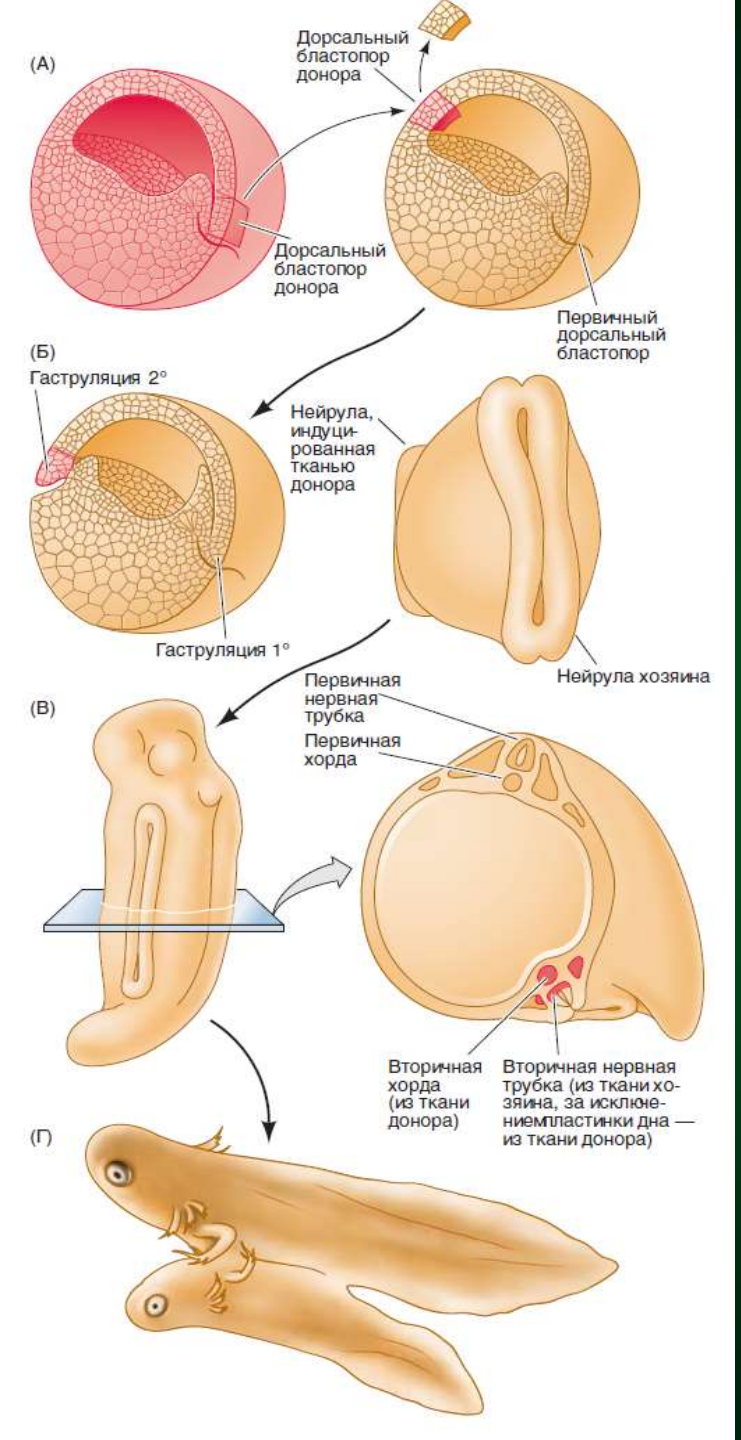
клетки серого серпа формируют центр гаструляции

По Гилберт, 2010



Г. Шпеман: клетки *ранней* гаструлы не коммитированы, на поздней гаструле судьба клеток уже детерминирована

По Гилберт, 2010



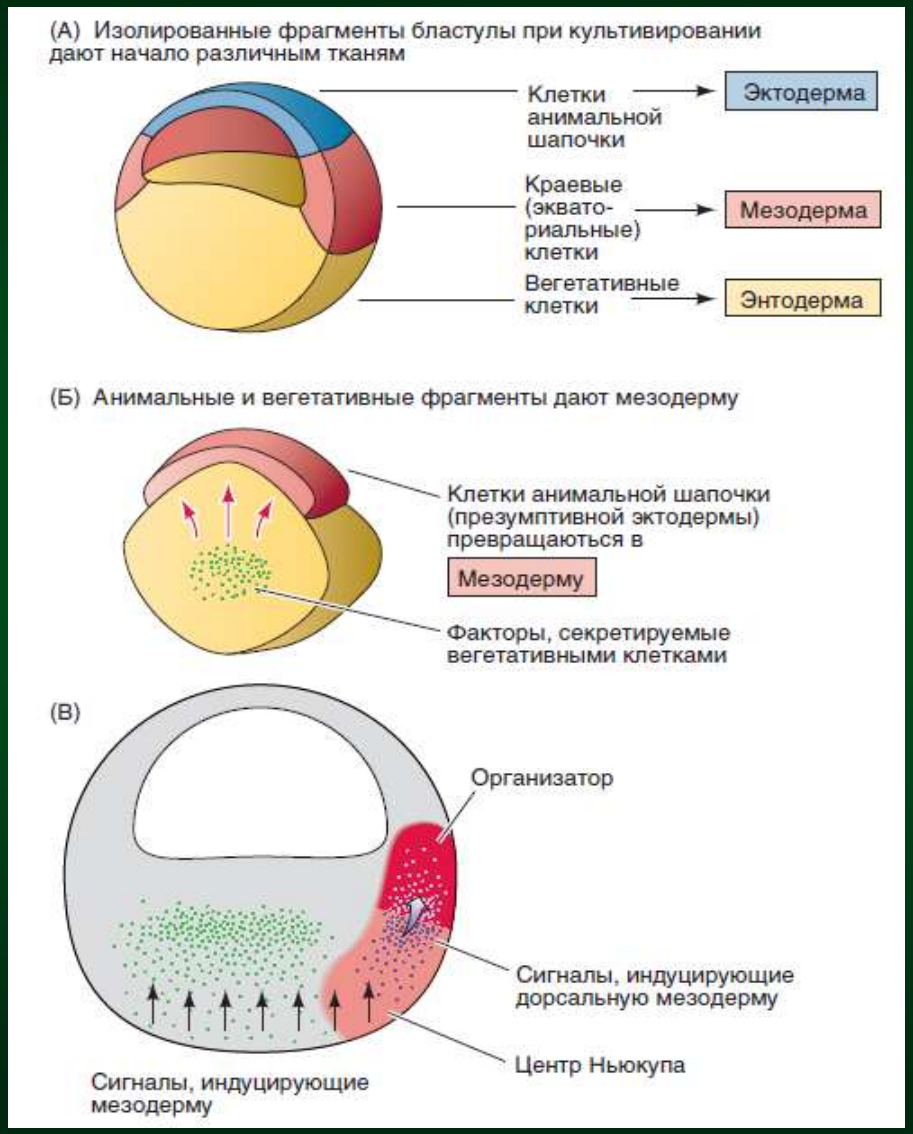
Ганс Шпеман и Хильда Мангольд
Первичная эмбриональная индукция

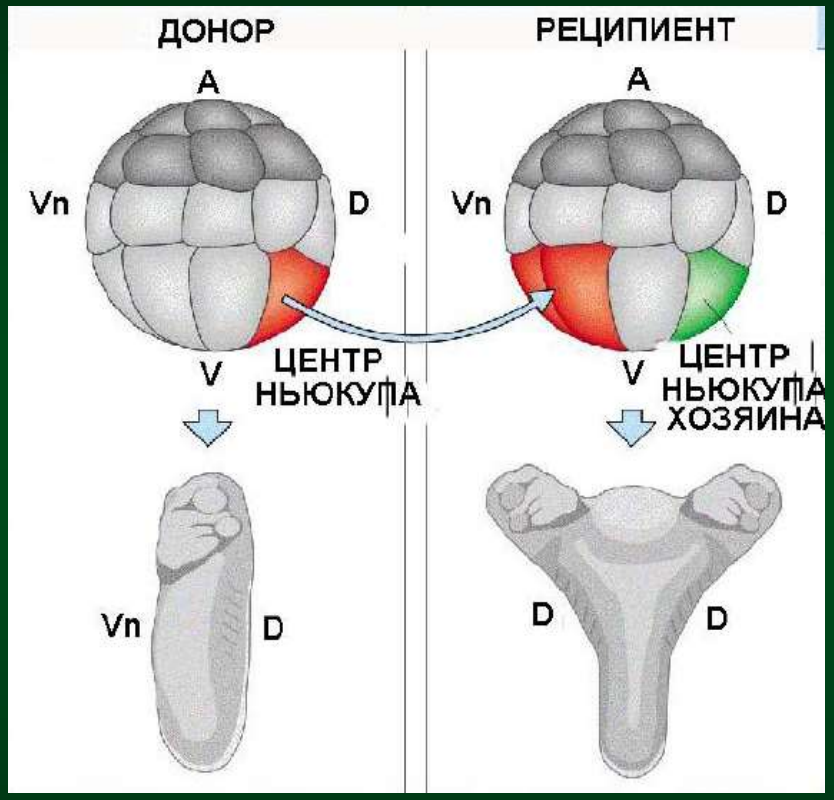
Шпеман (1938):
дорсальная губа бластопора – ***организатор***

(1) индуцирует вентральные ткани хозяина к изменению их судьбы и формированию нервной трубки и дорсальной мезодермальной ткани (сомитов)
(2) организует ткани донора и хозяина во вторичный зародыш с четко выраженными передне-задней и дорсо-вентральной осями

центр Ньюкупа

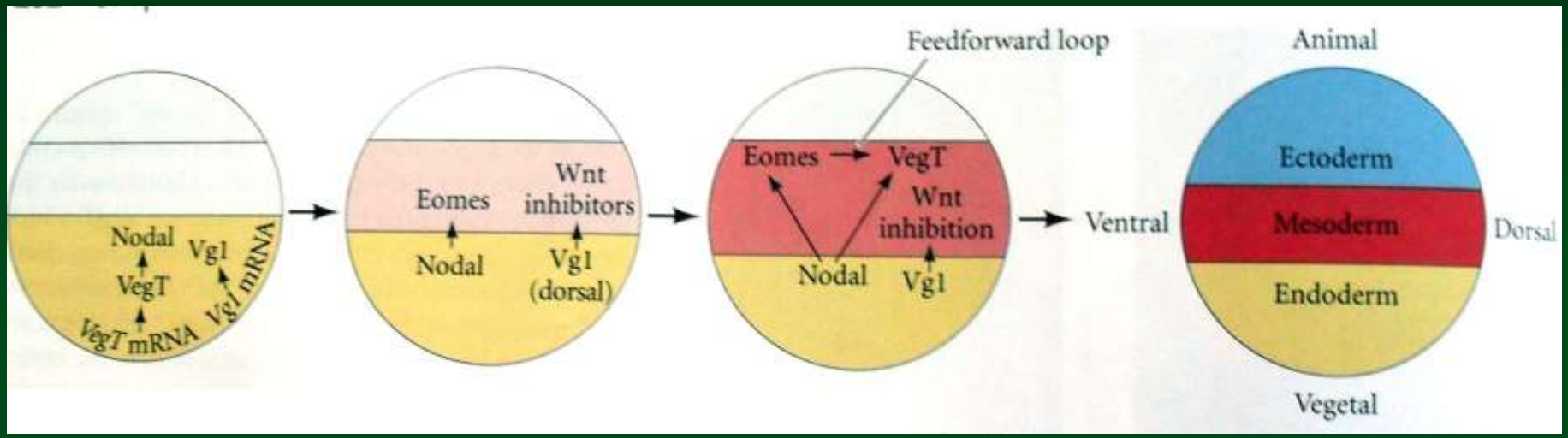
эксперименты Питера Ньюкупа (Nieuwkoop 1969, 1973, 1977)



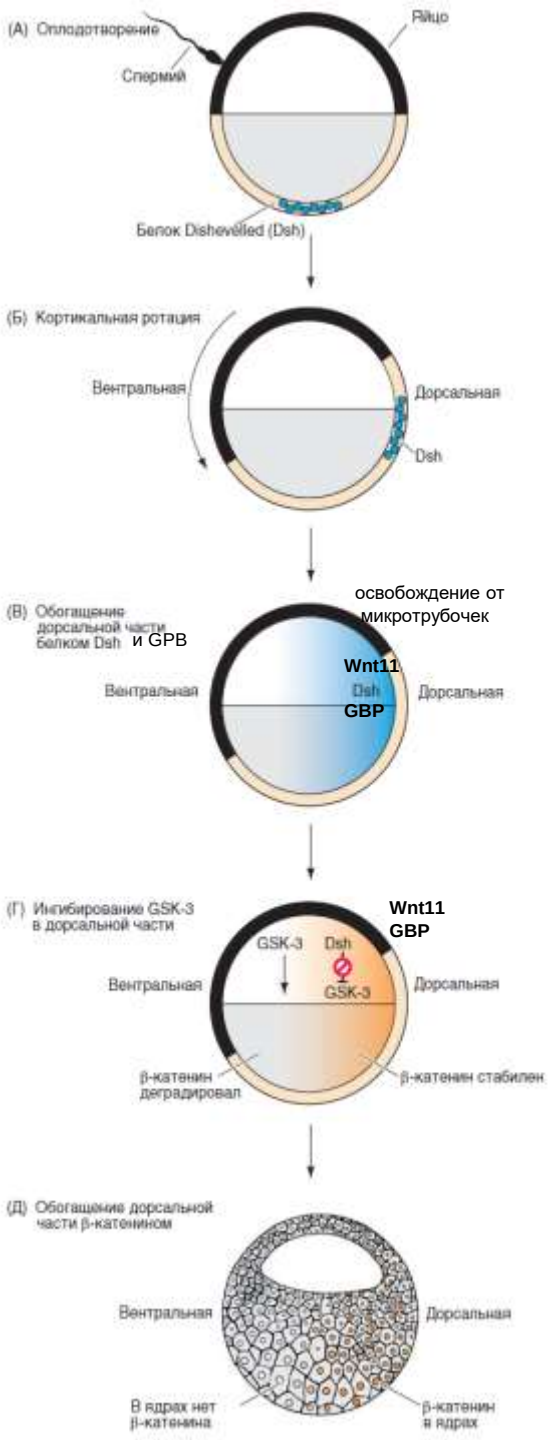


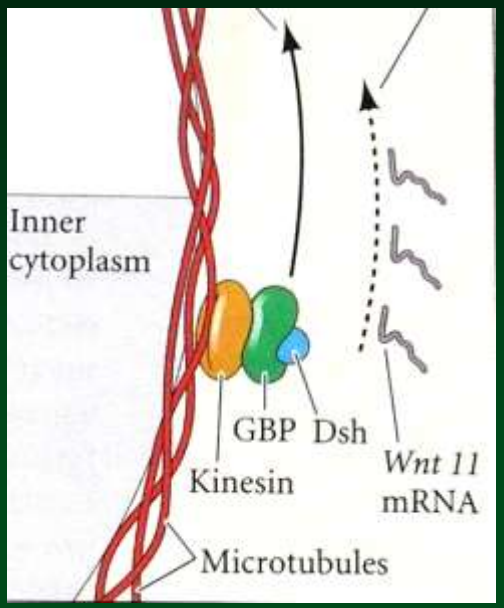
По Гилберт, 2010

модель спецификации мезодермы



Eomesomeres – Smad2 → *VegT*

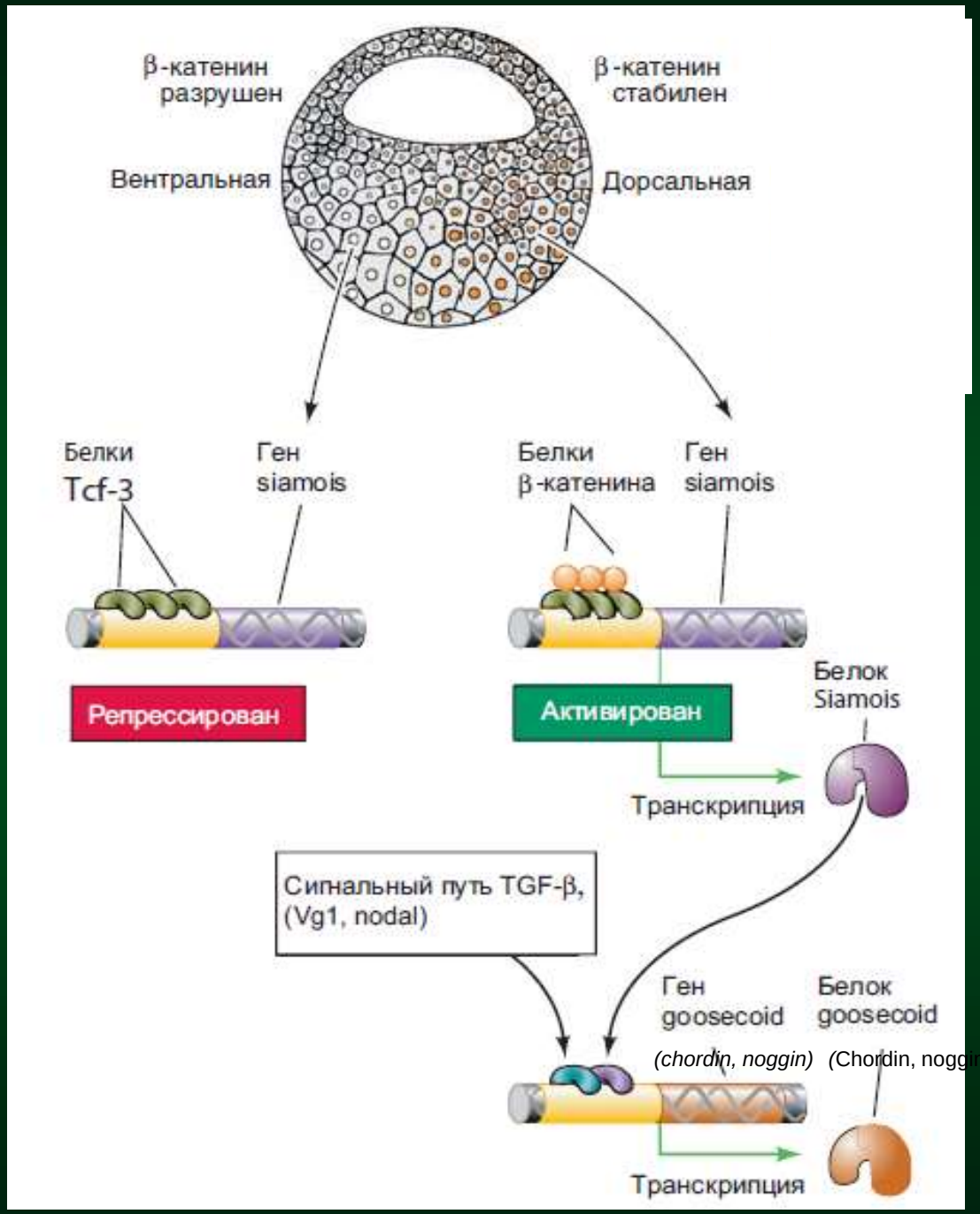




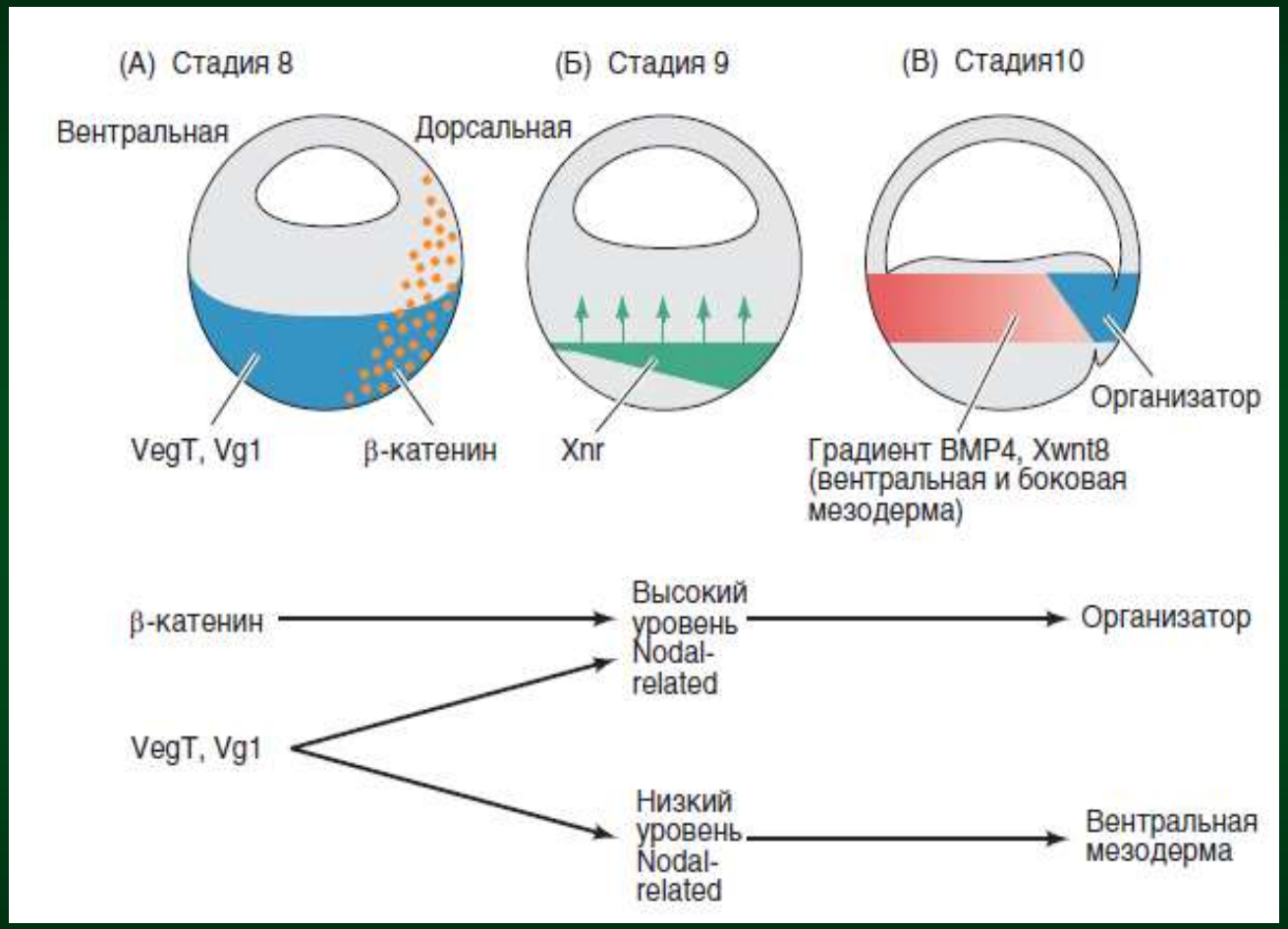
β-катенин
GBP – GSK3 binding protein
Disheveled

Молекулярная организация центра Ньюкупа

Молекулярная организация центра Ньюкупа



По Гилберт, 2010



По Гилберт, 2010

Функции Организатора

клетки центра Ньюкупа остаются энтодермальными, клетки организатора становятся дорсальной мезодермой и перемещаются под дорсальной эктодермой

1. Способность к самодифференцировке дорсальной мезодермы (прехордальной пластинки, хордомезо-дермы и т.д.)

2. Способность дорсализовать окружающую мезодерму в параксиальную (формирующую сомиты) мезодерму (иначе она будет развиваться в вентральную мезодерму)

3. Способность дорсализовать эктодерму и индуцировать формирование нервной трубки

4. Способность инициировать движения гаструляции

Функции Организатора

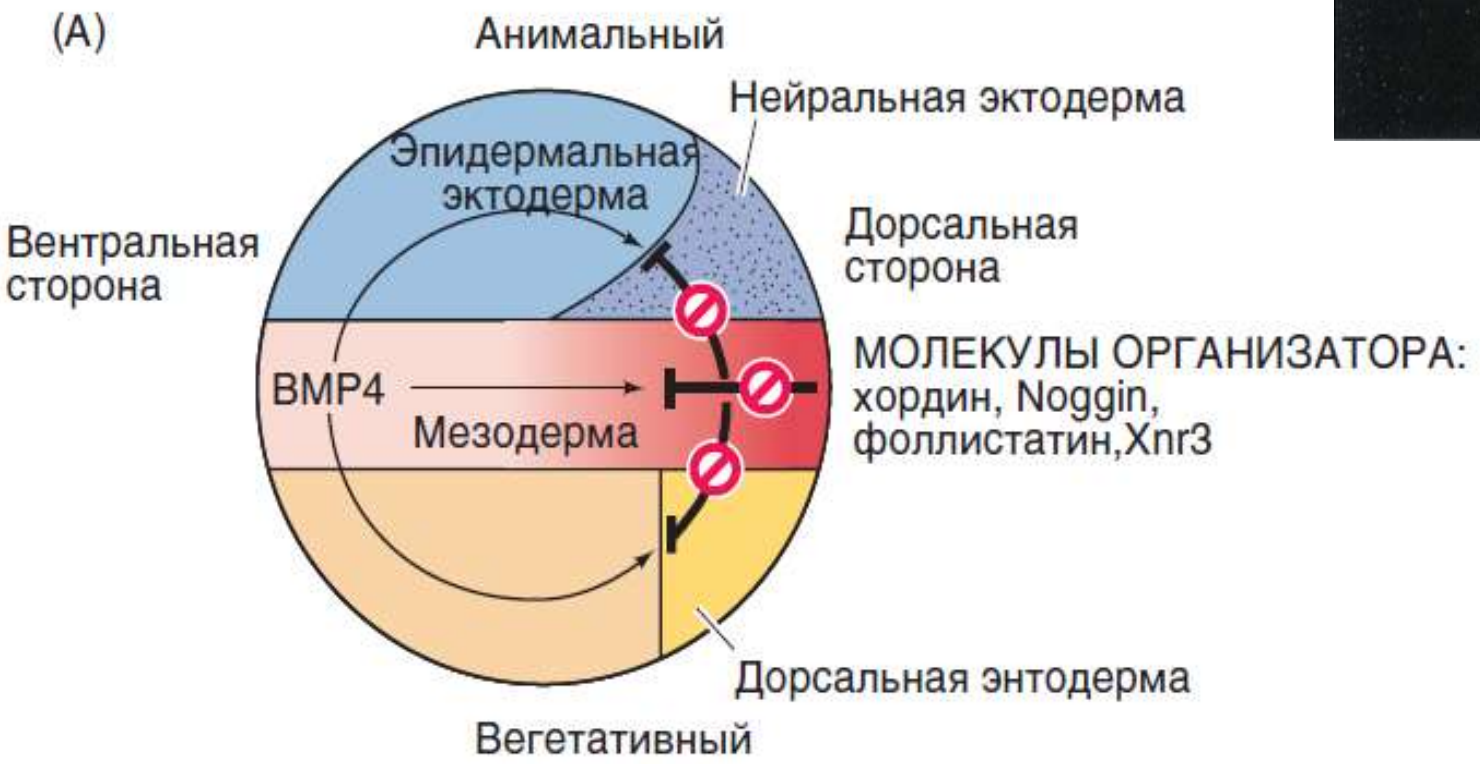
Таблица 10.2 Белки, экспрессирующиеся исключительно или почти исключительно в области Организатора (частичный перечень)

Ядерные белки	Секретируемые белки
Xlim1	хордин
Xnot	Dickkopf
Otx2	ADMP
XFD1	Frsb
XANF1	Noggin
Goosecoid	фоллистатин
HNF3β	Sonic hedgehog, Cerberus
	Белки Nodal-related (несколько)

По Гилберт, 2010

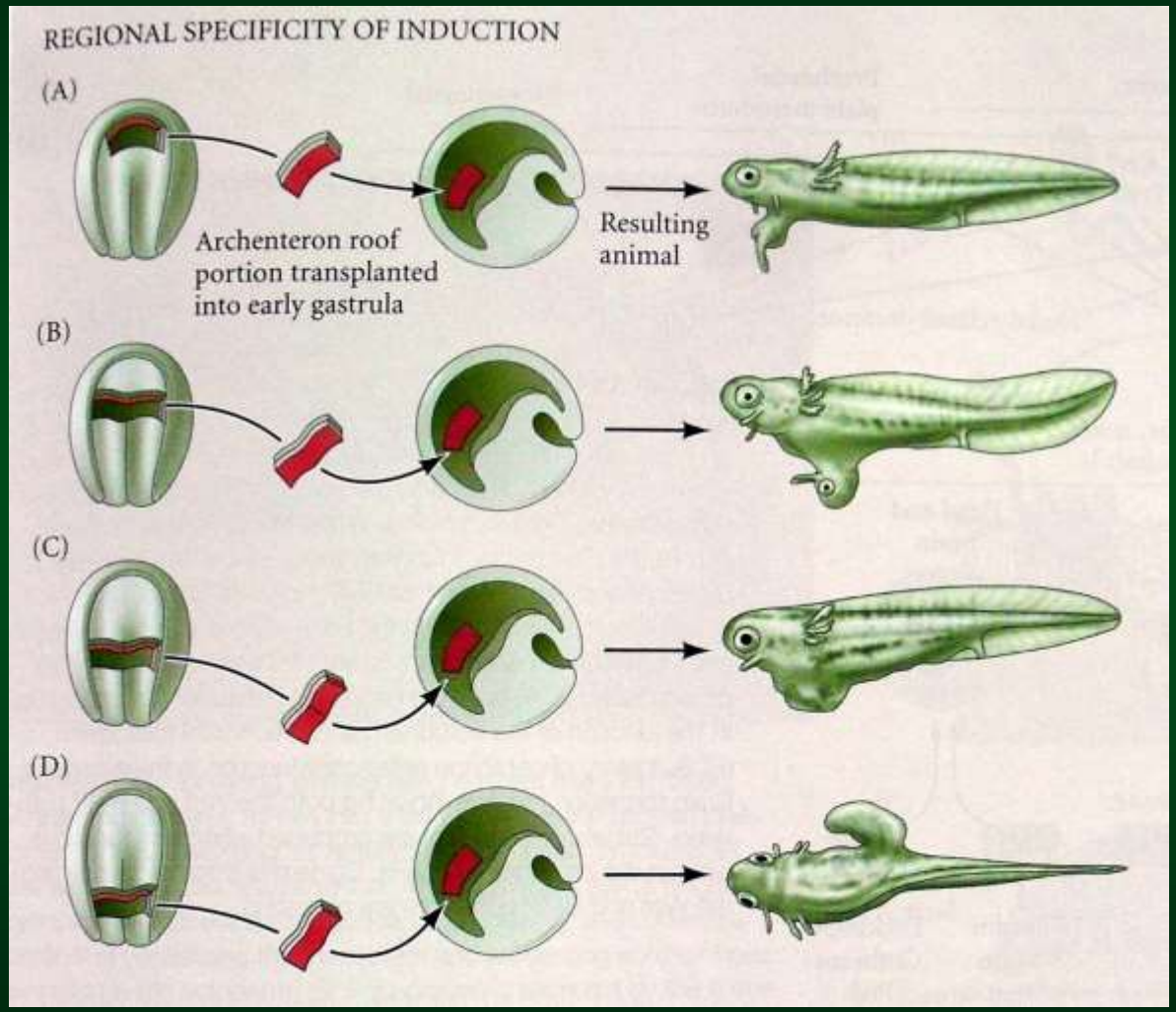
Эпидермальная индукция и Диффундирующие белки организатора — ингибиторы BMP

судьба эктодермы “по умолчанию” (default fate) состоит в том, чтобы стать нейральной

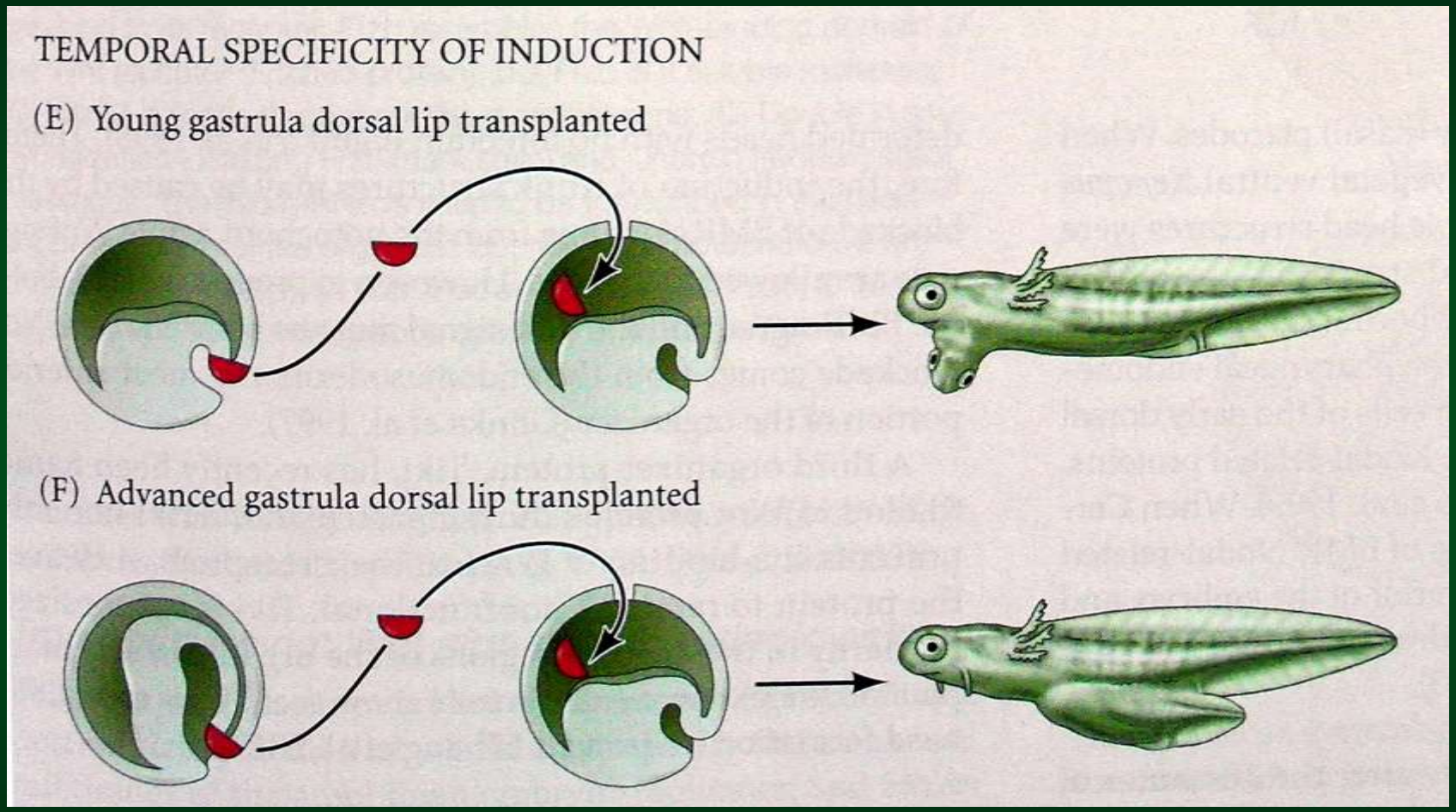


По Гилберт, 2010

Головная индукция и Диффундирующие белки организатора — ингибиторы Wnt



Головная индукция и Диффундирующие белки организатора — ингибиторы Wnt



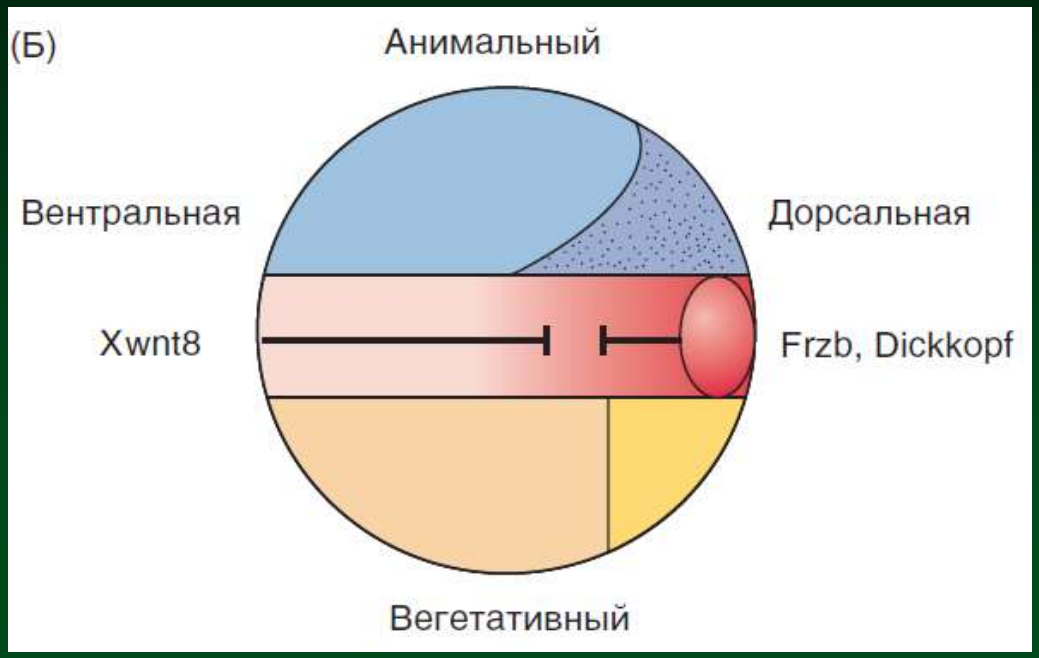
Головная индукция и Диффундирующие белки организатора — ингибиторы Wnt

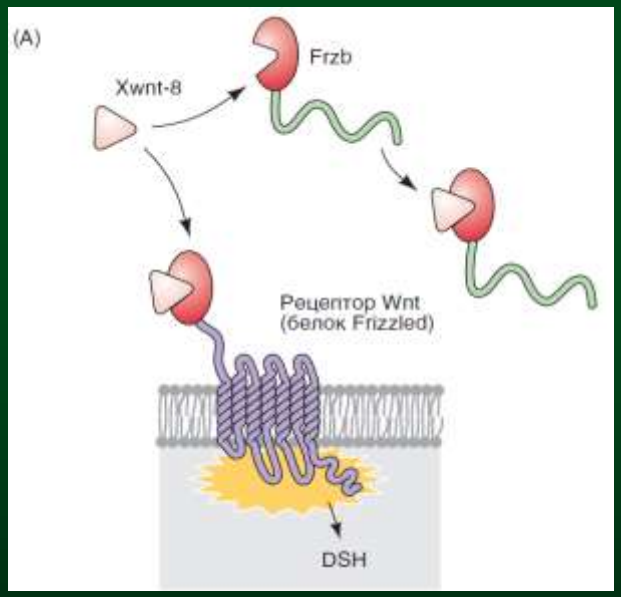
cerberus

иРНК *cerberus*, инъецированная в один из вентрально-вегетативных бластомеров (D4) 32-клеточного зародыша *Xenopus*, индуцирует структуры головы, а также дуплицированные сердце и печень

По Гилберт, 2010

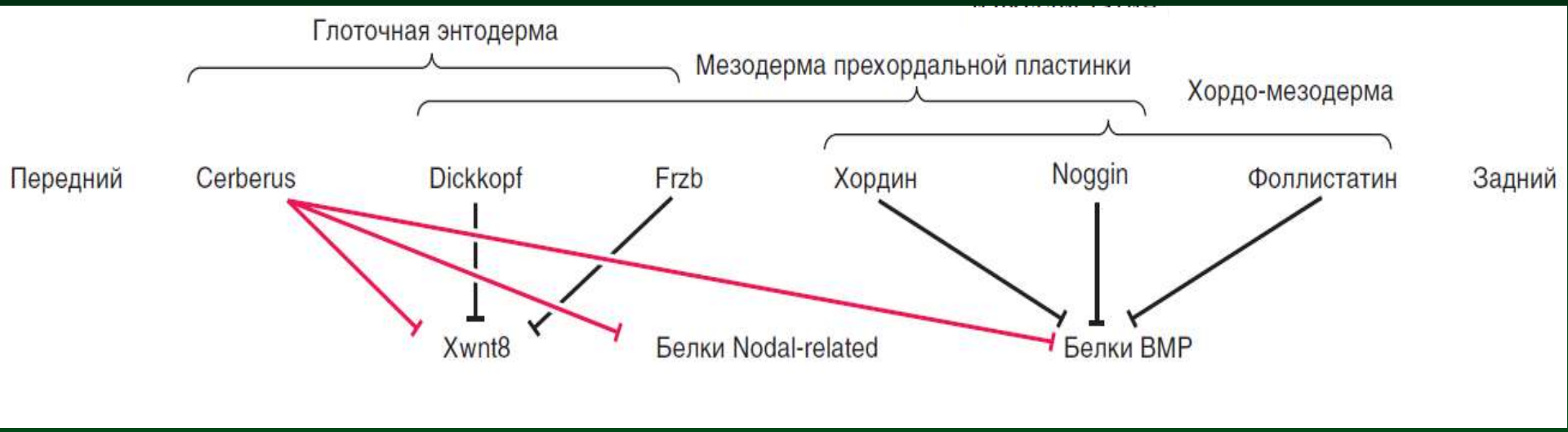
Головная индукция и Диффундирующие белки организатора — ингибиторы Wnt





По Гилберт, 2010

Головная индукция и Диффундирующие белки организатора — ингибиторы Wnt



э к т о д е р м а

эпидермис

BMP ↗ Wnt ↖

тело и спинной мозг

BMP ↗ Wnt ↖

⊤ Chordin, Noggin, Follistatin, Cerberus, IGF

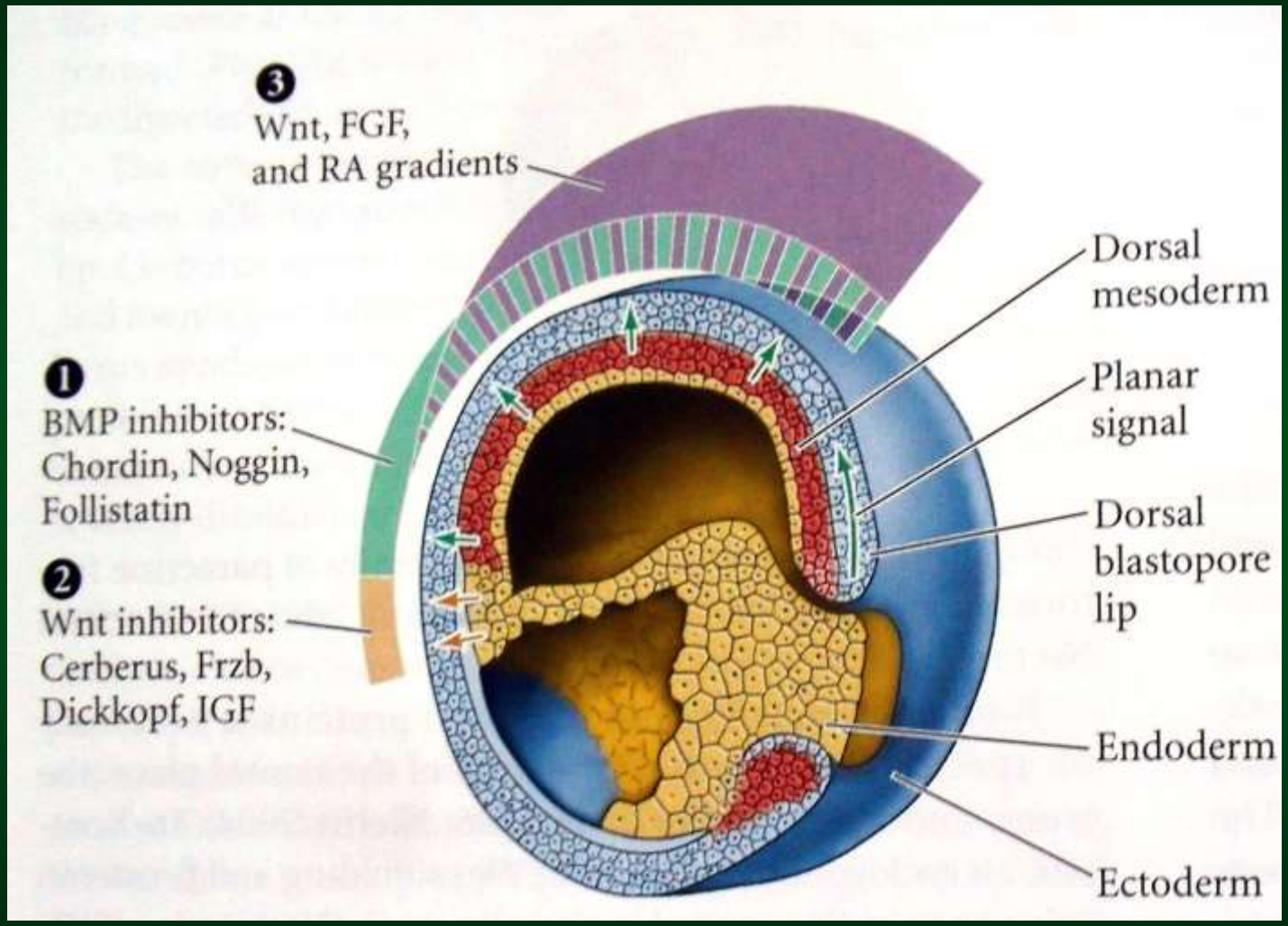
голова и мозг

BMP ↗ Wnt ↖

⊤ Chordin, Noggin, Follistatin, Cerberus, IGF

⊤ Dickkopf, Cerberus, Frzb, IGF

индукция и организатор



Спецификация лево-правой оси у Xenopus

на *левой* стороне зародыша
ген ***Xnr-1*** (*Xenopus nodal-related-1*)

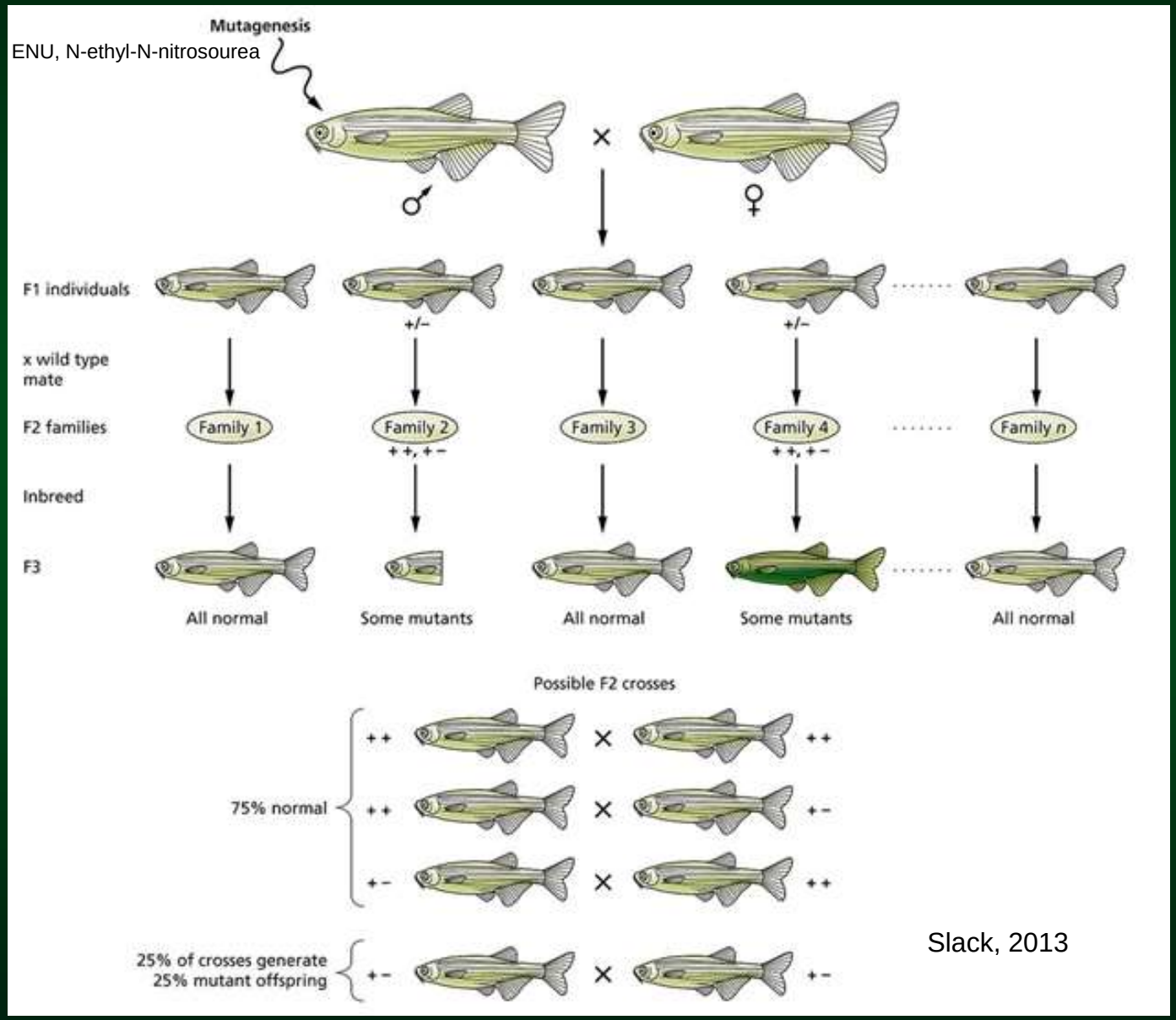
?

pitx2

Pitx2 определяет направление петли сердца и изгиба кишки

Раннее развитие костистых рыб

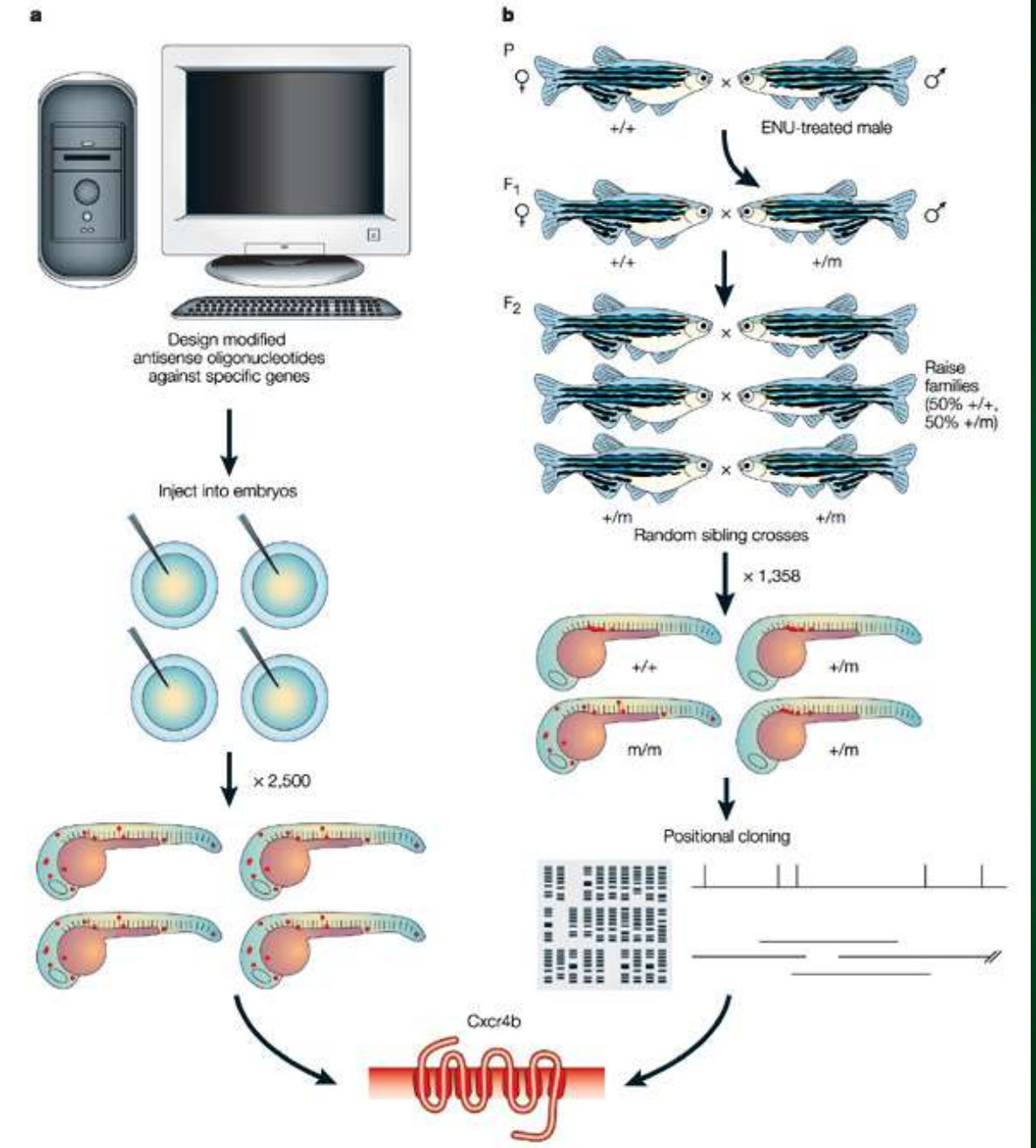
Danio rerio



Slack, 2013

Раннее развитие костистых рыб

Danio rerio

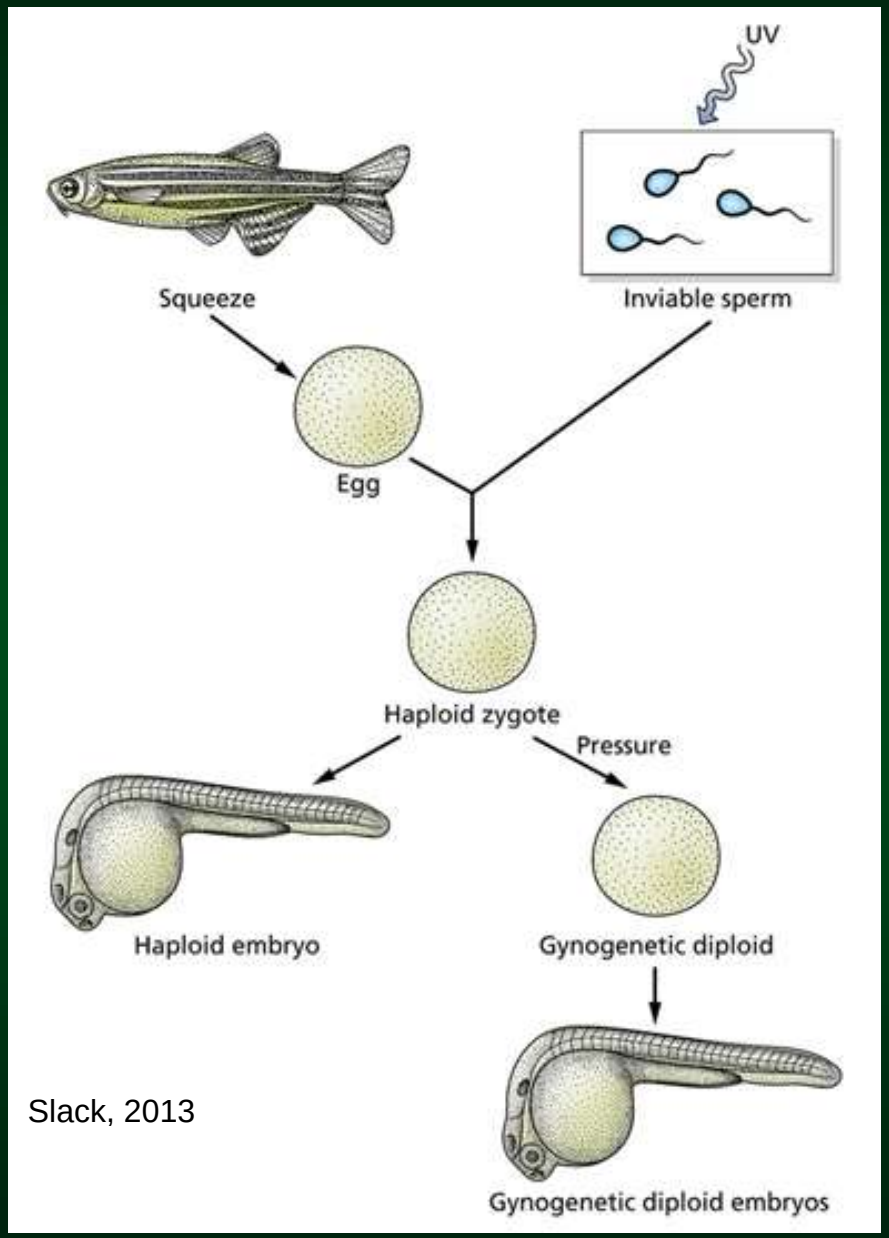


antisense oligonucleotide-based screen

ENU, N-ethyl-N-nitrosourea

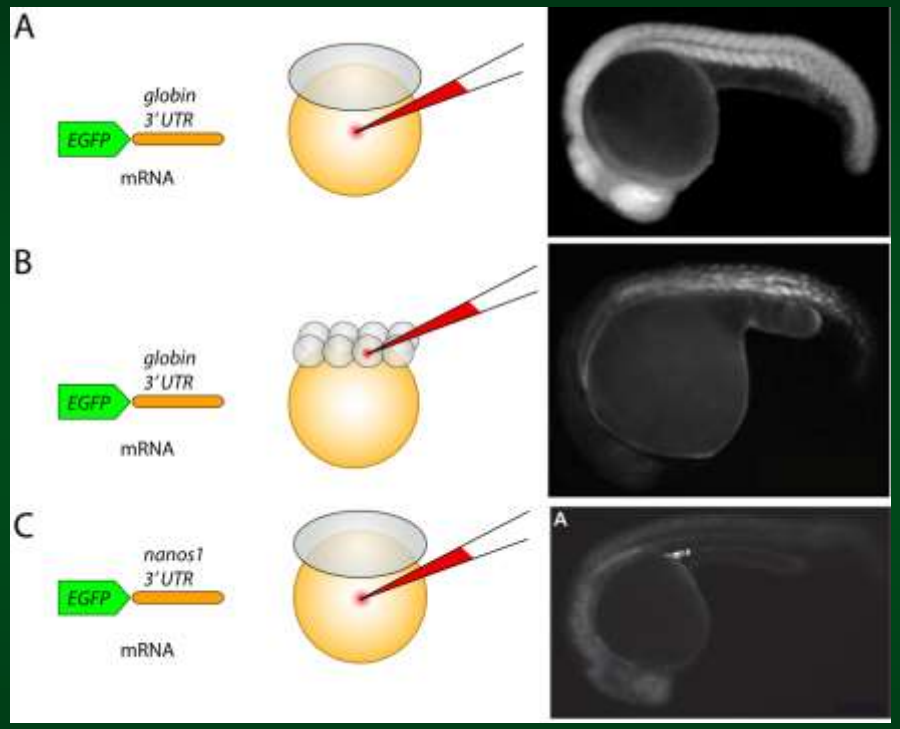
Nature Reviews | Genetics

Раннее развитие костистых рыб



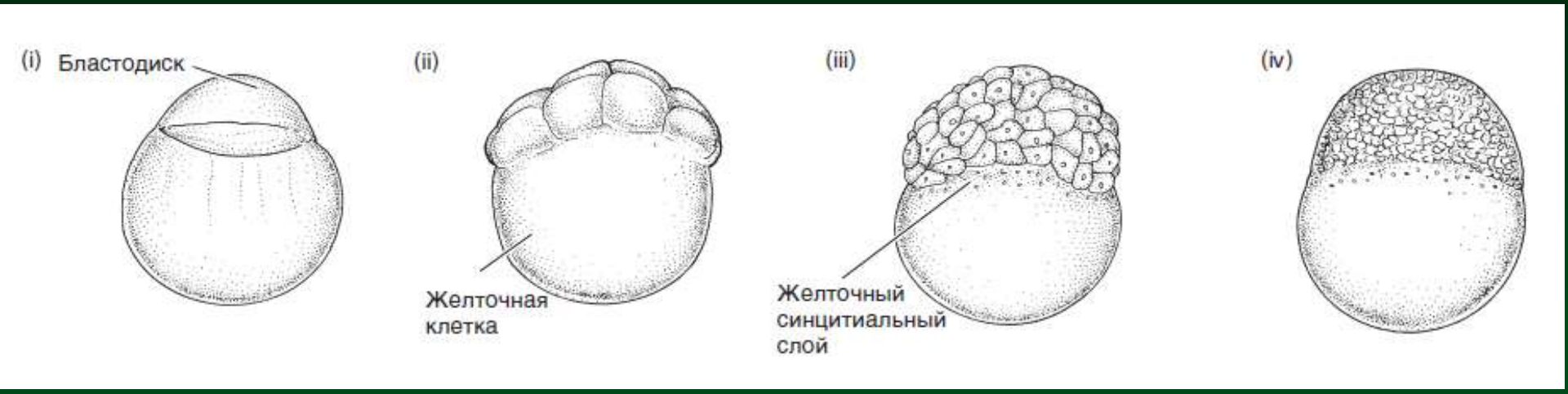
Slack, 2013

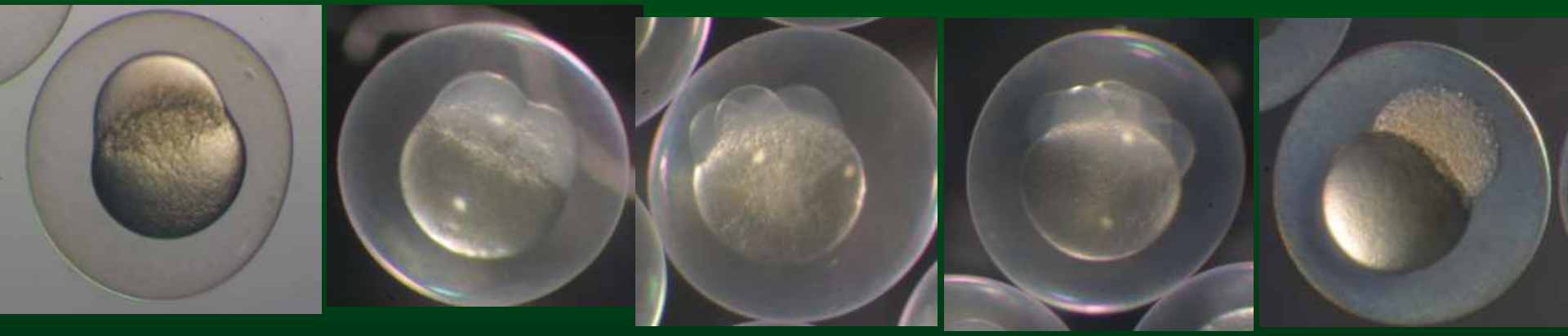
Danio rerio



Раннее развитие костистых рыб

Danio rerio





Яйца **телолецитальные**

бластодиск — тонкий слой лишенной желтка цитоплазмы на анимальном полюсе яйца

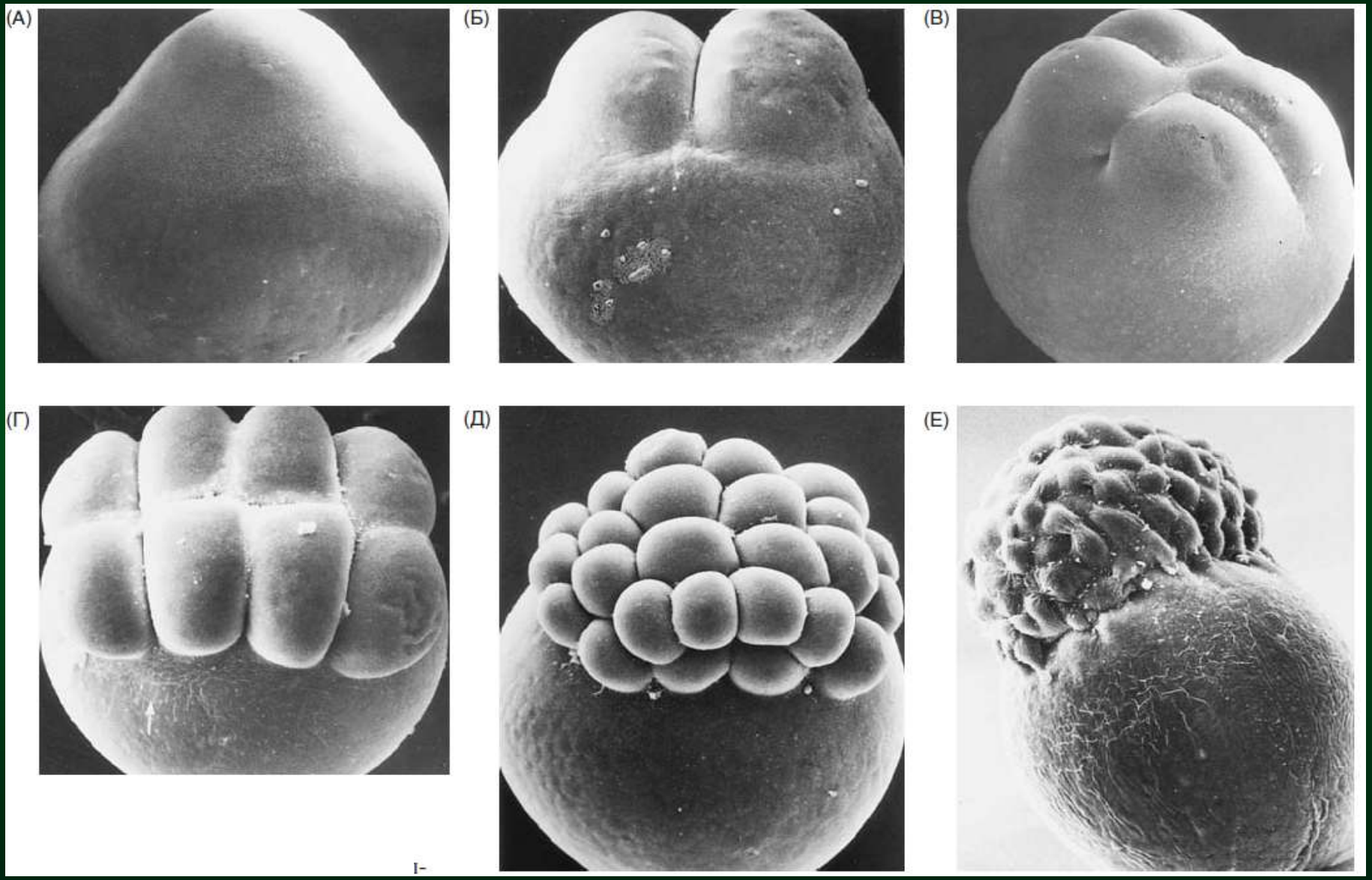
дробление **меробластическое**

дискоидальное

МВТ

Раннее развитие костистых рыб

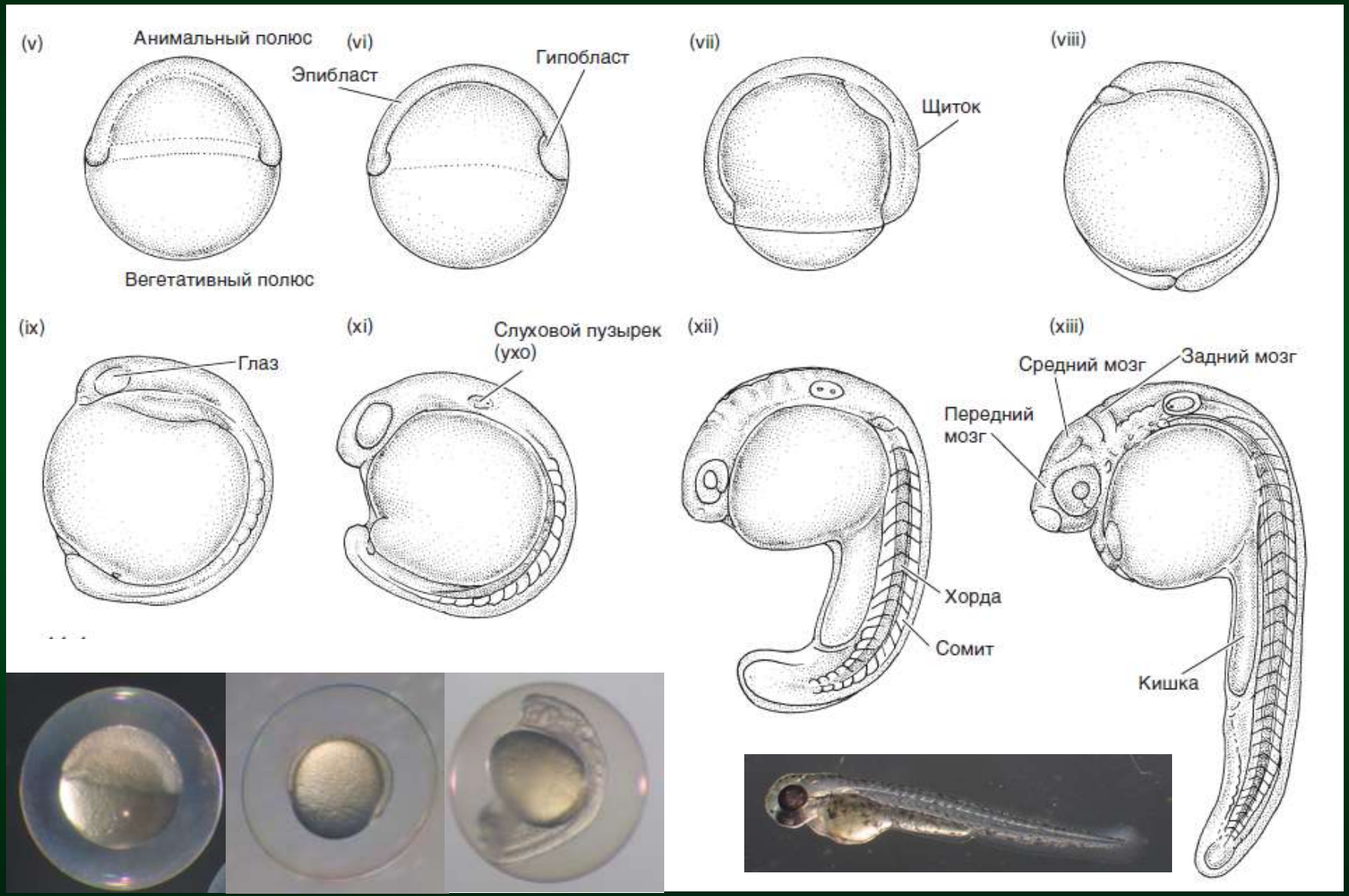
Danio rerio



По Гилберт, 2010

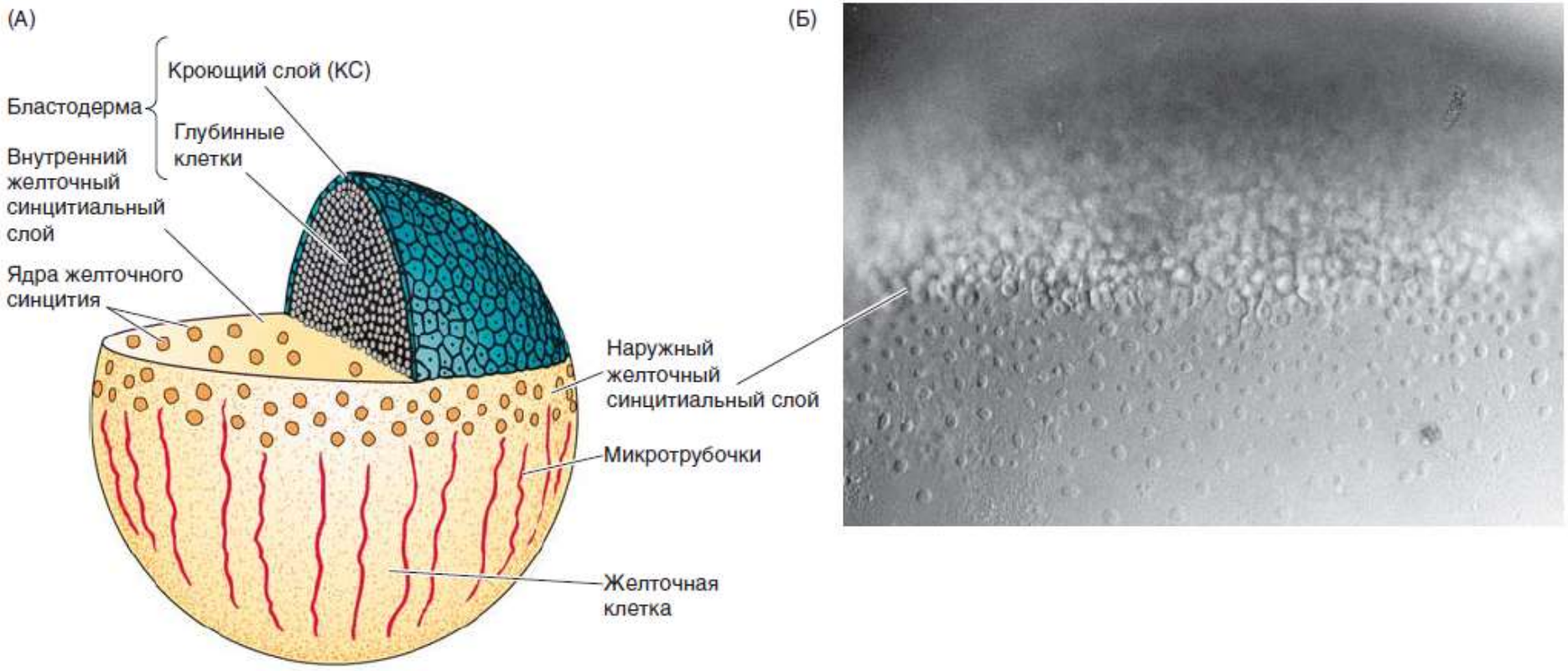
Раннее развитие костистых рыб

Danio rerio



Бластодерма, МВТ, подвижность и слияние клеток, формирование желточного синцитиального и кроющего слоев

Danio rerio

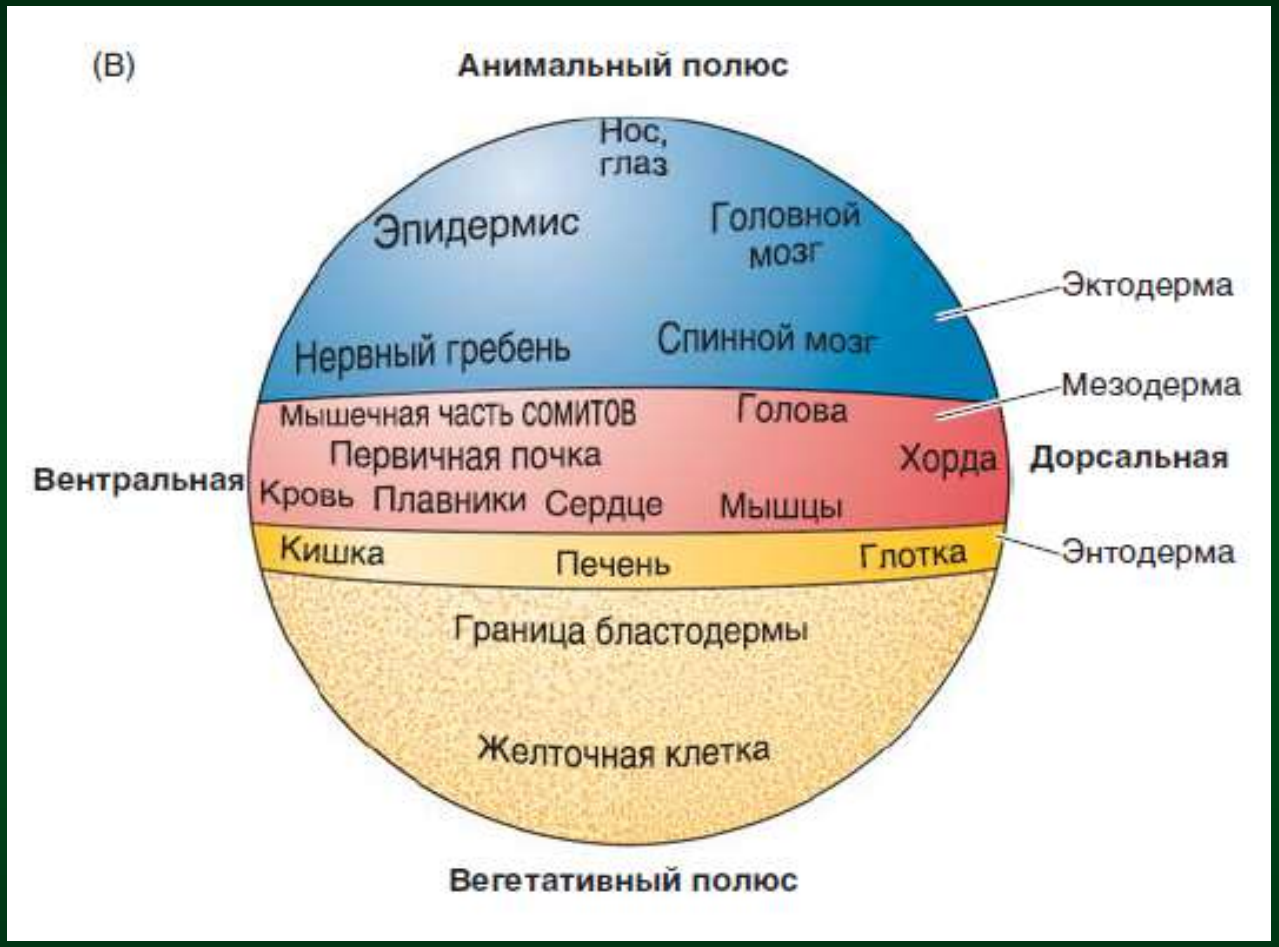


кроющий слой (**КС**) - поверхностный эпителиальный слой толщиной в одну клетку, становится **перидермой —** внезародышевым защитным покровом, который сбрасывается на поздних стадиях развития

По Гилберт, 2010

Карта презумптивных зачатков

Danio rerio



- клети ранней бластодермы не детерминированы
- в ходе дробления большинство клеток перемешивается случайным образом
- судьба клеток бластодермы становится фиксированной вскоре после начала гаструляции.

По Гилберт, 2010