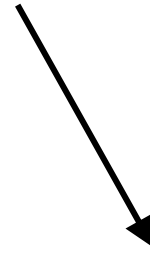
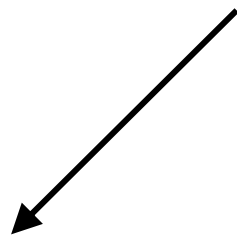


Развитие



детерминированное

(мозаичное)

Гребневики
Ecdyzoa (членистоногие и
нематоды)
Моллюски, кольчатые
черви, плоские черви

регулятивное

Многие Кnidарии (*кишечнополостные*),
и высшие вторичноротые

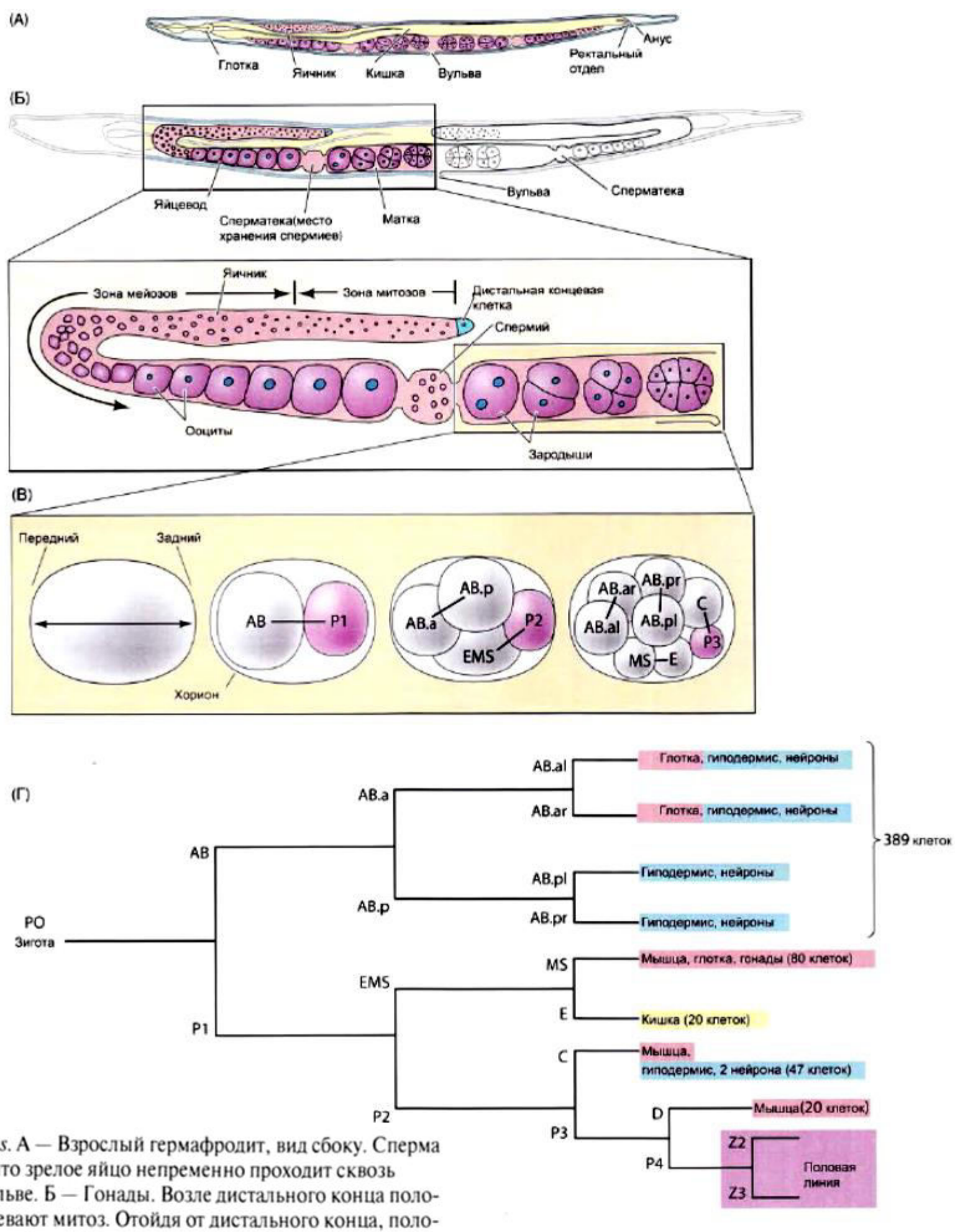
Развитие не бывает на 100% мозаичным или на 100% регулятивным. Разные клетки зародыша могут идти разными путями, одни в самом начале становятся специализированными, специализация в других происходит позже и зависит от внешних химических сигналов и контактов с другими клетками (см. опыты Шпемана и Мангольд).

При любом типе развития происходит постепенное выключение некоторых генов (чаще всего без потери ДНК, но иногда и с потерей), и клетки становятся все более специализированными. Это явление называют прогрессивной детерминацией

При детерминативном типе развития судьба клеток определяется раньше, детерминация реже обратима и меньше поддается внешним влияниям (эмбриональной индукции)

Детерминативный тип развития *Caenorhabditis elegans*

свободноживущая прозрачная нематода (круглый червь) длиной около 1 мм



Caenorhabditis elegans. А — Взрослый гермафродит, вид сбоку. Сперма располагается так, что зрелое яйцо непременно проходит сквозь сперму на пути к вульве. Б — Гонады. Возле дистального конца половые клетки претерпевают митоз. Отойдя от дистального конца, половые клетки входят в мейоз. Раньше мейоз проходят спермии, которые накапливаются в сперматеке. В более поздних мейозах образуются яйцеклетки, которые проходят через сперматеку и становятся оплодотворёнными. В — Раннее развитие, яйцо оплодотворено и движется к вульве. Линия Р — стволовые клетки, которые потом станут половыми. Г — Краткая родословная клеточных линий. Линия половых клеток отделяется в задней области крайней сзади клетки Р. При первых трёх делениях образуются линии АВ, С, MS, и Е. Количество получившихся клеток вылупившейся личинки — 558. Некоторые из них продолжают делиться и образуют 959 клеток взрослой особи. По Pines 1992, на основе Sulston, Horvitz 1977 и Sulston et al. 1983.

Если говорить точно, то у гермафродитов 959 ядер соматических клеток и приблизительно 2 000 зародышевых клеток, а у самцов — 1 031 ядро соматических клеток и около 1 000 зародышевых клеток.

Поучительная задачка



Улитки прудовики (*Lymnaea stagnalis*) с правозакрученной (вверху) и левозакрученной раковиной. Фото с сайта Элементы.ру (оригинал на сайте vodnyumir.ru)



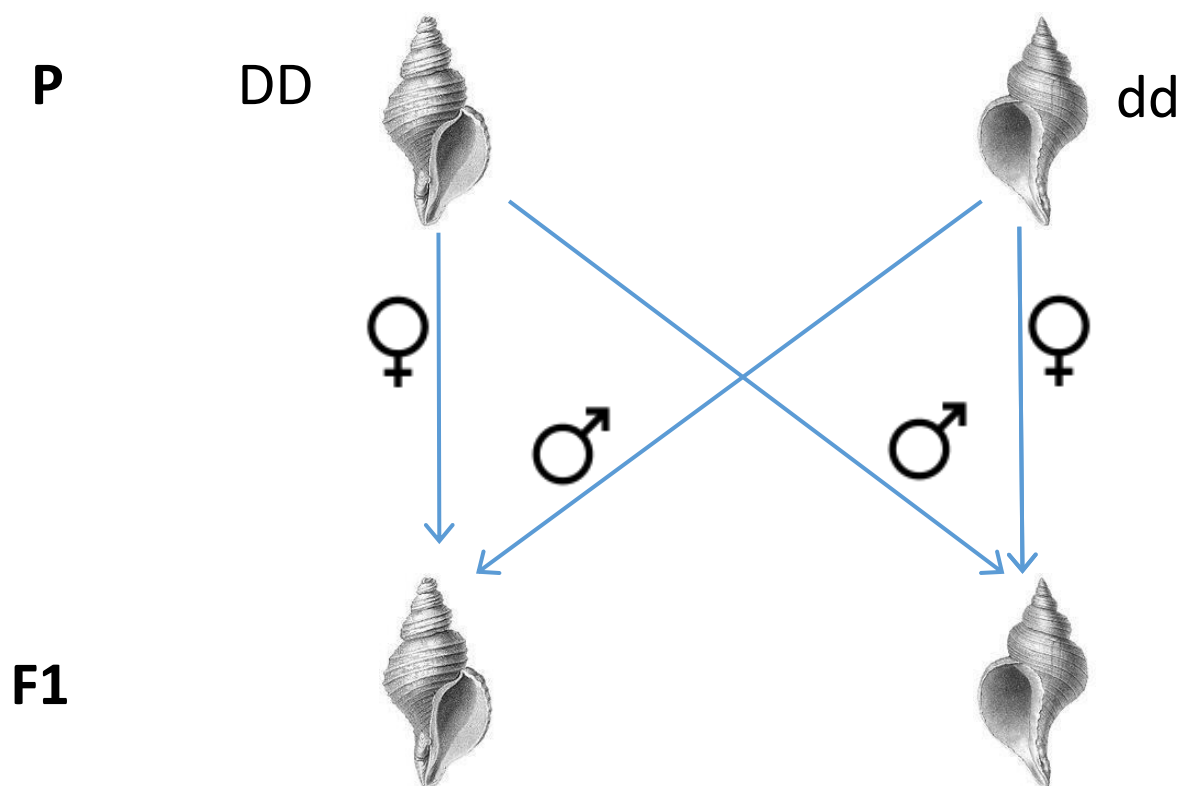
DD

правозакрученная раковина



dd

левозакрученная раковина



F3 при условии самооплодотворения -?

См. другие [задачи](#)

Пояснение к задачкам про улиток

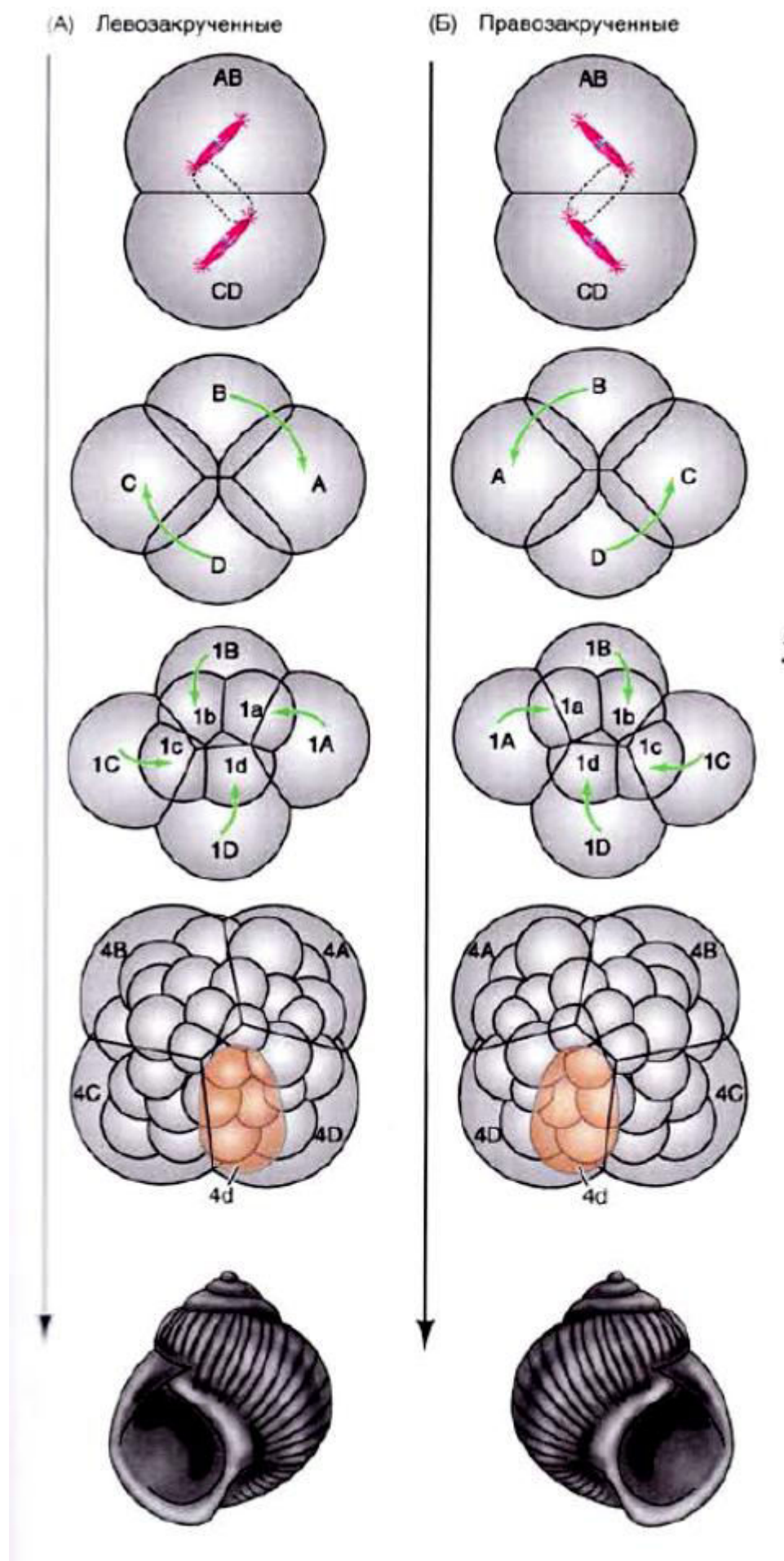
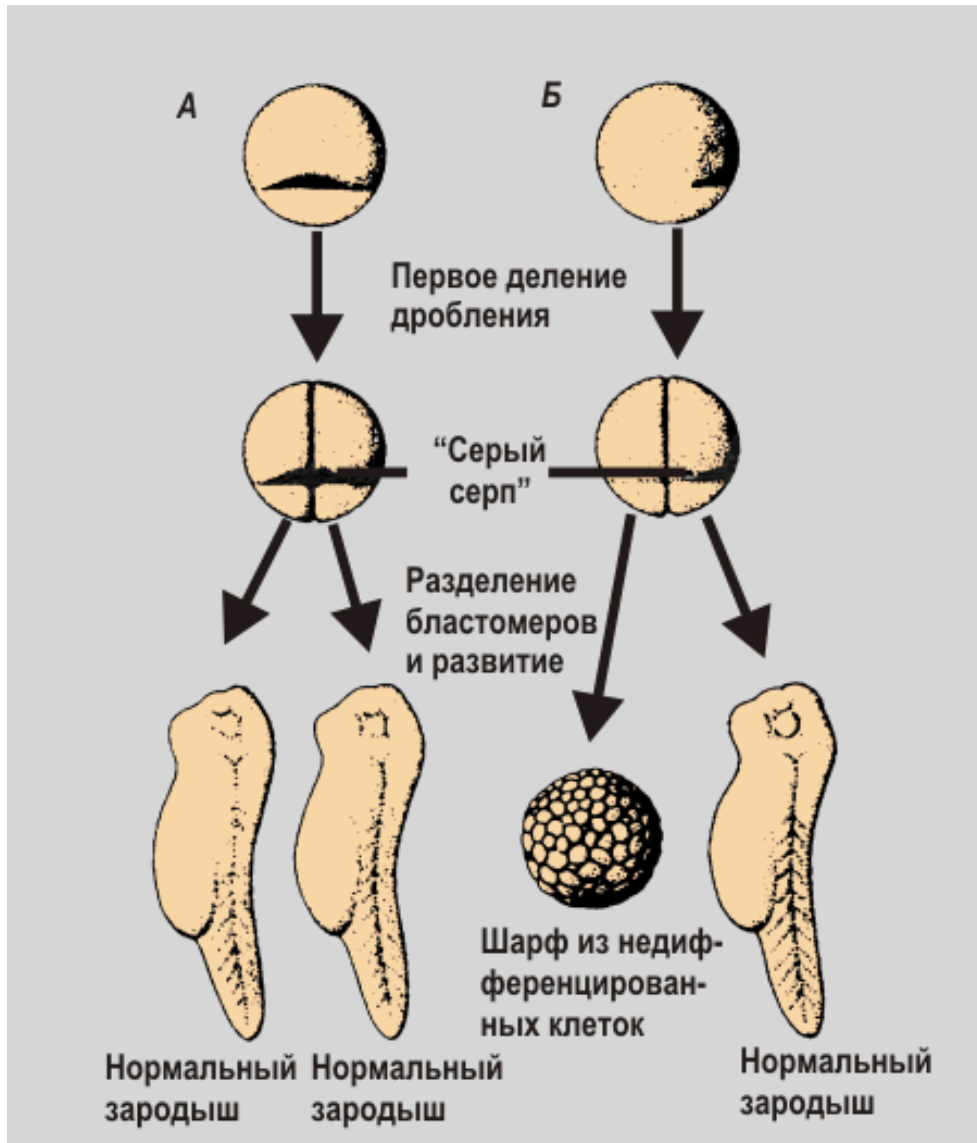


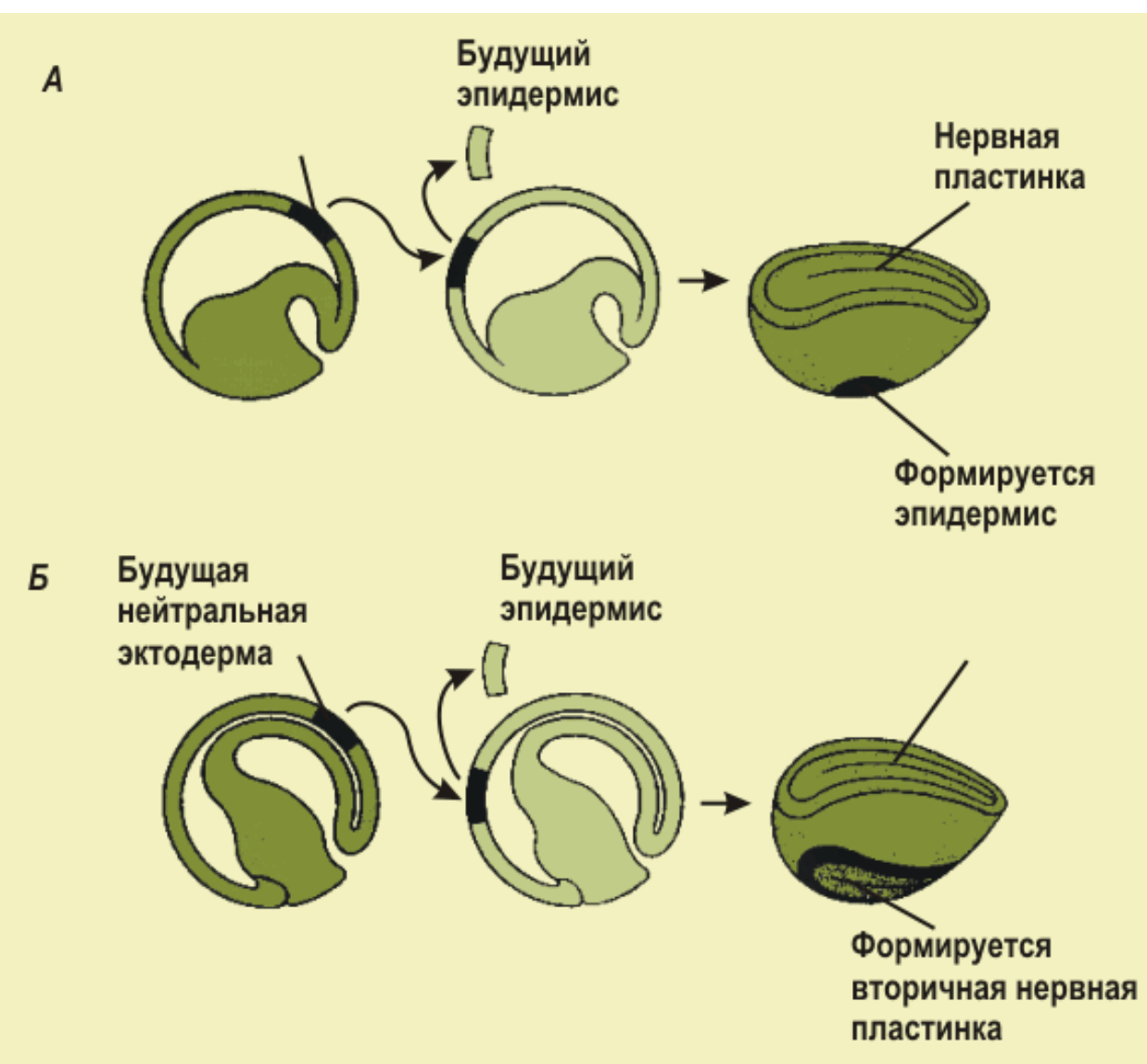
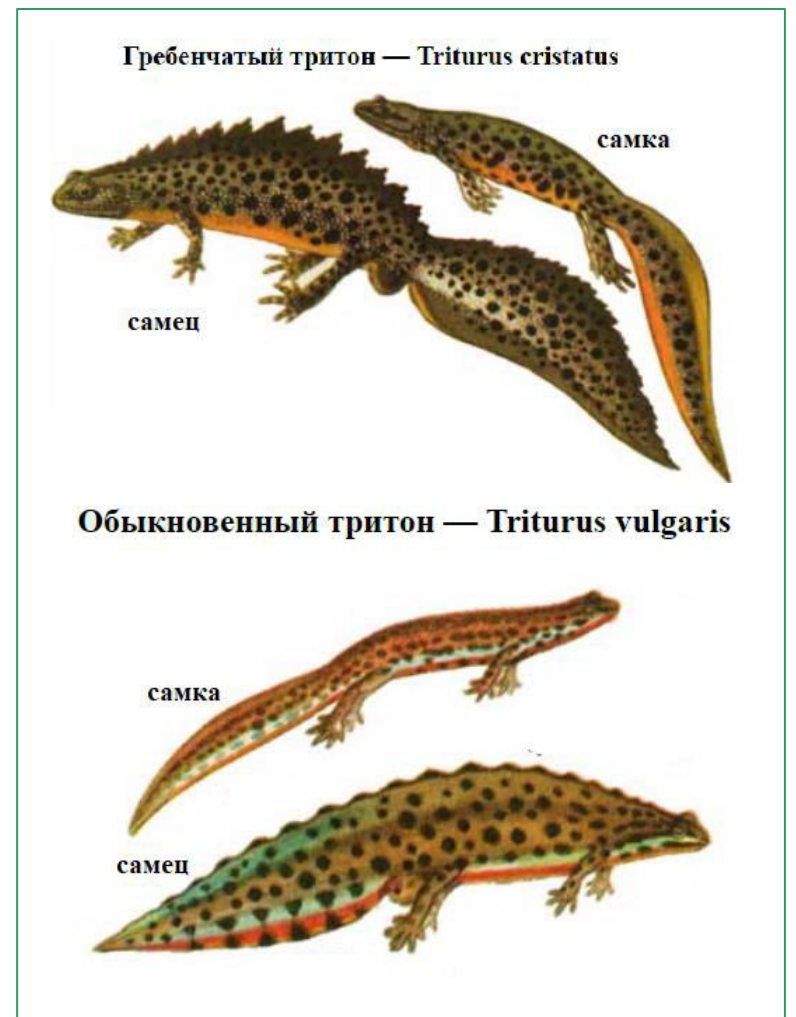
Рисунок 8.27

Вид сверху на анимальный полюс у право- и левозакрученных улиток. Появление право- и левозакрученности можно проследить от ориентации митотического веретена при втором делении дробления. Левозакрученные (А) и правозакрученные (Б) улитки развиваются как зеркальные отражения друг друга. По Morgan 1927.

Первичная эмбриональная индукция. Опыты Ганса Шпемана и Хильды Мангольд



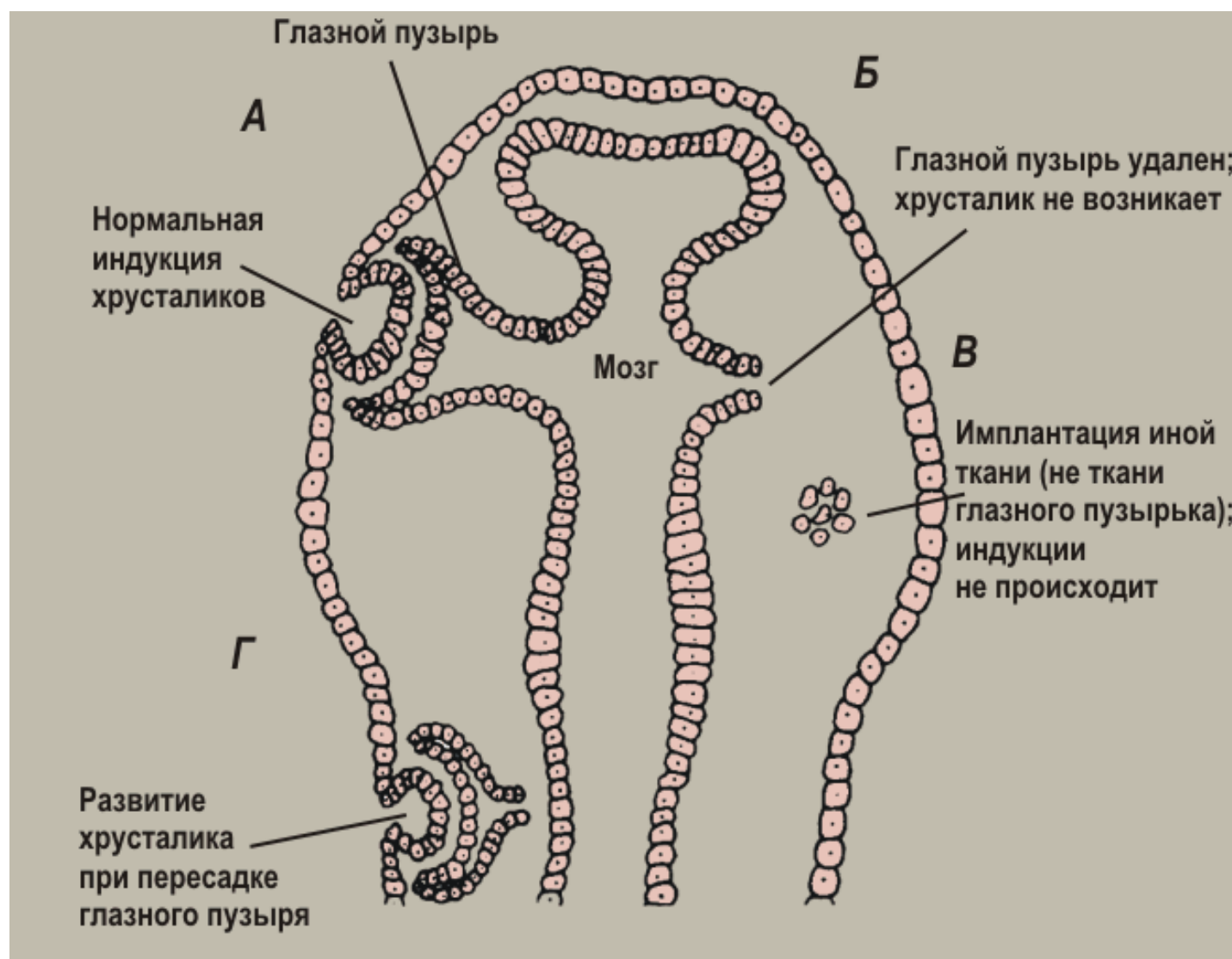
Опыт с изменением плоскости первого деления дробления. Отсюда следовал вывод, что материал "серого серпа" необходим для нормального органогенеза. Известно, что на месте "серого серпа" образуется спинная губа бластопора



Опыт Шпемана по пересадке участков гастролы. А - пересадка на стадии ранней гастролы; зачаток нервной ткани развивался в эпидермис, и у зародыша была только одна нервная пластинка;

Б - пересадка на стадии поздней гастролы; зачаток формировал нервную ткань, и у хозяина возникали две нервные системы. Пересаженная ткань (хордомезодерма) индуцировала, т.е. вызывала развитие нервной трубки из эктодермы. Это явление было названо первичной эмбриональной индукцией. Клетки ткани-индуктора (хордомезодермы) как бы выдают инструкции клеткам эктодермы, направляют их развитие по пути нервных клеток.

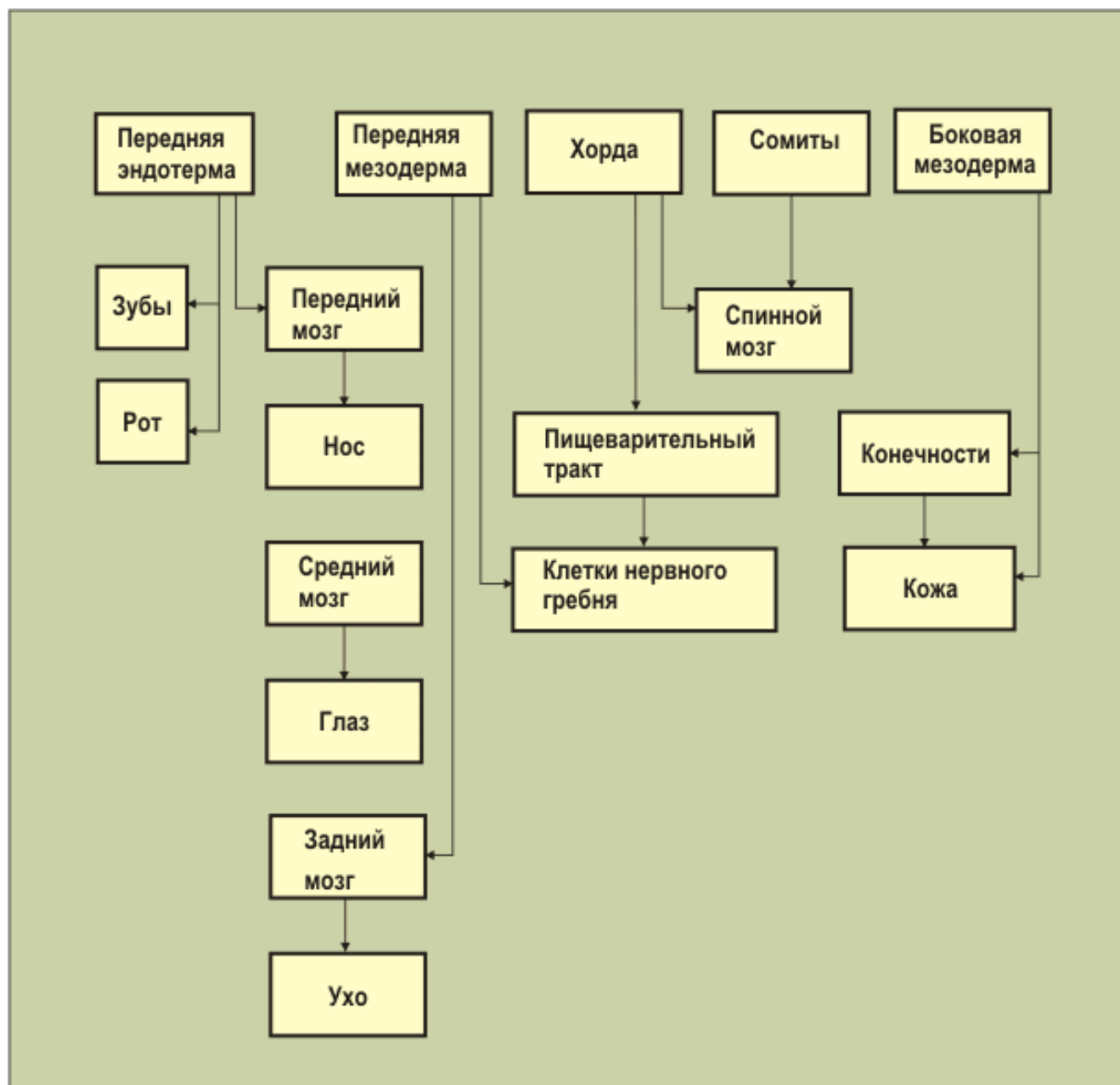
Вторичная эмбриональная индукция

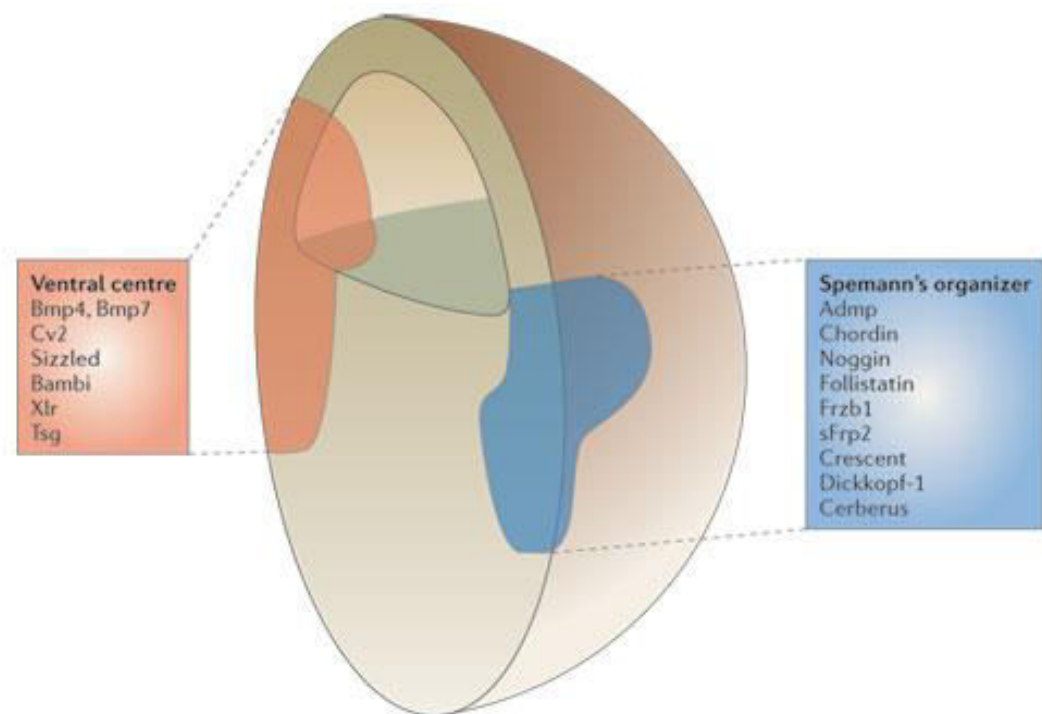


Инструктивные взаимодействия при развитии глазного бокала. Индукция глазным пузырем хрусталика:
 А - нормальная индукция;
 Б - в отсутствие глазного пузыря хрусталик не формируется;
 В - замена глазного пузыря другой тканью не вызывает индукции;
 Г - при контакте глазного пузыря с эктодермой головы в другой области происходит индукция хрусталика в необычном месте.

В свою очередь хрусталик тоже становится индуктором: под его воздействием покровы над будущим глазом становятся прозрачными и превращаются в роговицу.

Схема индукционных взаимодействий у зародыша позвоночного.





Copyright © 2006 Nature Publishing Group
Nature Reviews | Molecular Cell Biology

Box 2 | Proteins secreted by the dorsal and ventral signalling centres in the gastrula

FROM THE FOLLOWING ARTICLE:

[Spemann's organizer and self-regulation in amphibian embryos](#)

Edward M. De Robertis

Nature Reviews Molecular Cell Biology 7, 296-302 (April 2006)

doi:10.1038/nrm1855

•[Back to article](#) |

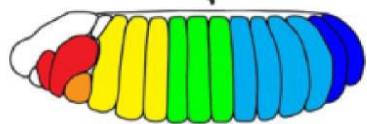
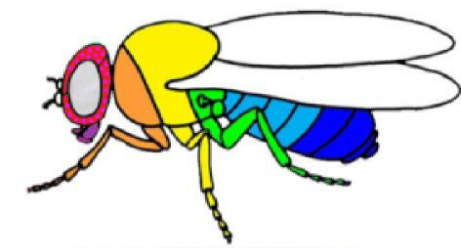
•[Previous Box](#) |

•[Next Box](#)

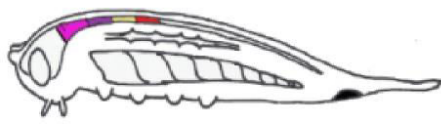
The factors from Spemann's organizer chordin, noggin and follistatin are bone morphogenic protein (Bmp) antagonists, whereas Frzb1, secreted frizzled-related protein-2 (sFrp2), crescent and dickkopf-1 are Wnt antagonists¹⁹. Cerberus is a multivalent antagonist of Wnt, Bmps and transforming growth factor (Tgf) –nodal signalling that induces head structures; its discovery led to the realization that head development is induced by anterior endoderm^{52, 53}. Most of these secreted antagonists work by binding to growth factors in the extracellular space, thereby preventing them from binding to membrane receptors. Dickkopf-1 works in a different way⁵⁴: it binds to the Wnt transmembrane co-receptor low-density-lipoprotein-receptor-related protein-5/6 (Lrp5/6) and, together with another transmembrane protein that is known as kremen, induces endocytosis of the Wnt co-receptor and depletes it from the cell surface⁵⁵. Anti-dorsalizing morphogenic protein (Admp) is a Bmp-like molecule that is, paradoxically, transcribed in regions where Bmp levels are low.

Chordin, a molecule with a key role in embryonic self-regulation, has an intricate mechanism of action. It contains four cysteine-rich domains that serve as Bmp-binding modules in many extracellular proteins that are involved in Bmp–Tgf signalling^{18, 19}. Chordin binds both to Bmp and to twisted-gastrulation (Tsg), forming a diffusible ternary complex that cannot bind to Bmp receptors^{18, 56}. Bmps are probably bound to Tsg most of the time, so that the overall effect of Tsg in zebrafish (*Danio rerio*) is to promote Bmp signalling, as shown by loss-of-function experiments^{57, 58}. Chordin activity is regulated by tolloids (known as xolloids in the African clawed frog (*Xenopus laevis*)) — zinc metalloproteinases that have pro-Bmp effects because they cleave chordin at two specific sites — which release Bmp that can then signal through Bmp receptors⁴³.

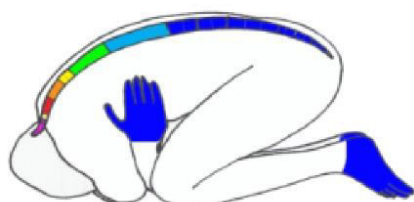
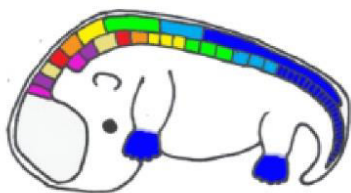
Ventral-centre proteins¹⁹ include: first, the growth factors Bmp4 and Bmp7; second, crossveinless-2 (Cv2), a molecule that contains five Bmp-binding modules similar to those of chordin; third, sizzled, a molecule with the structure of an sFrp that functions as a feedback inhibitor of Bmp signalling^{46, 47, 48} indirectly by binding to and inhibiting metalloproteinases that degrade the Bmp antagonist chordin⁴⁵; fourth, bambi (Bmp and activin membrane-bound inhibitor), a natural dominant-negative Bmp receptor that lacks the catalytic intracellular domain⁵⁹; fifth, xolloid-related (Xlr), a zinc metalloproteinase that cleaves chordin very effectively^{43, 44}; and sixth, Tsg, a protein that binds both to chordin and Bmp⁵⁶.



Drosophila melanogaster



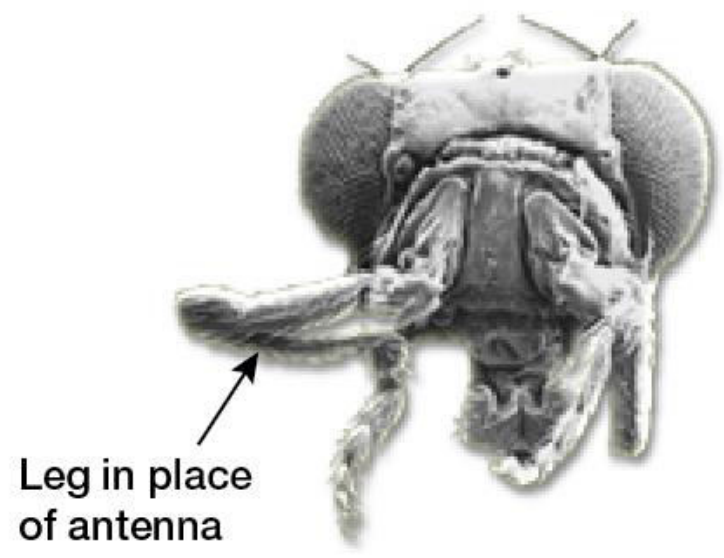
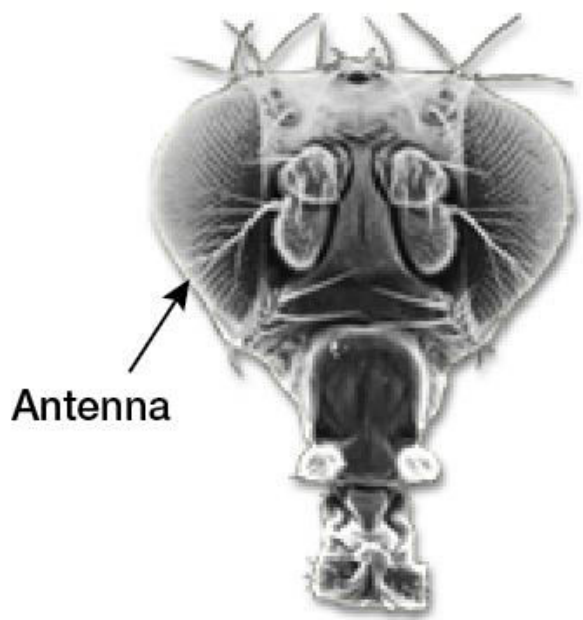
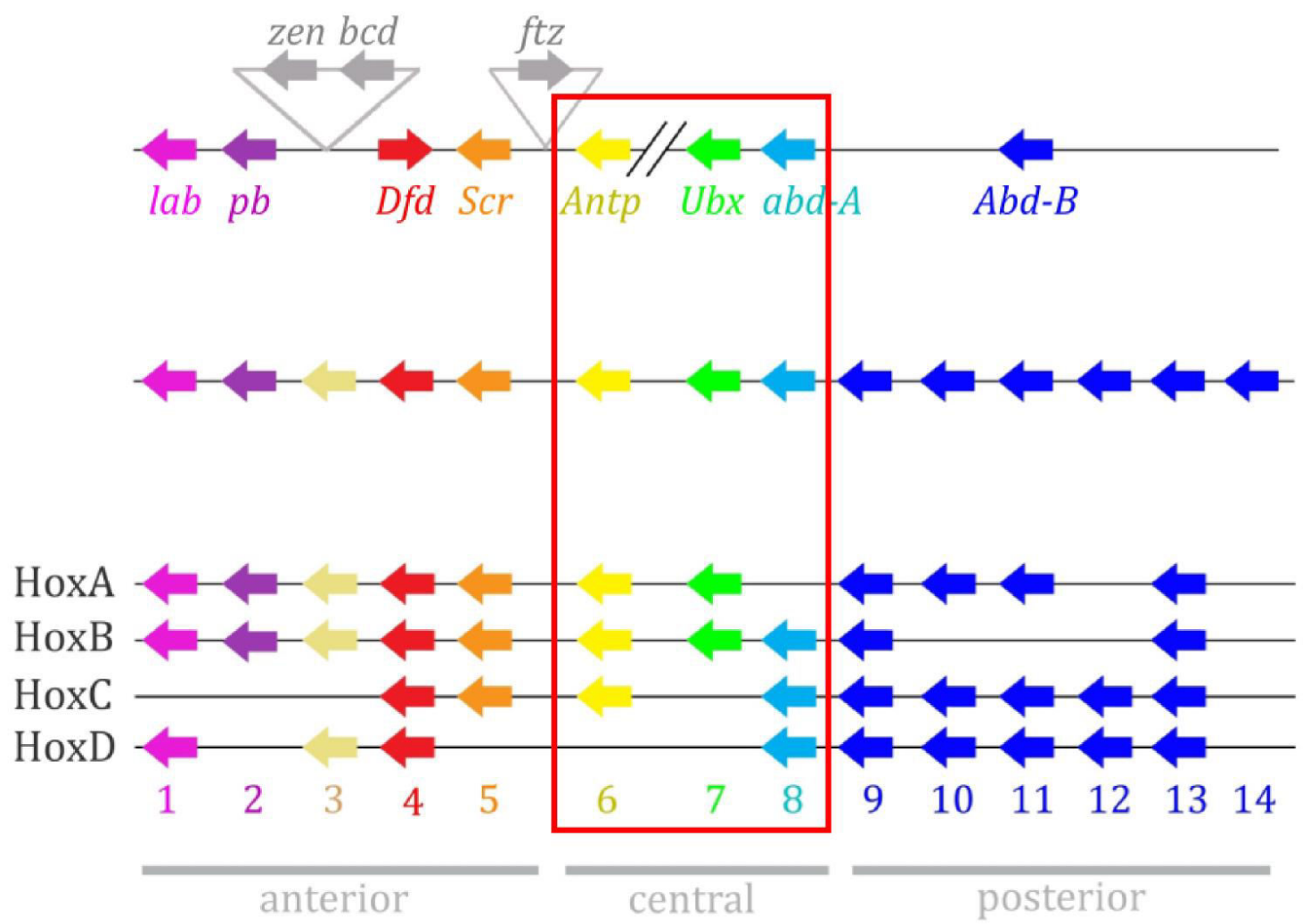
Branchiostoma lanceolatum



Homo sapiens

Antennapedia-complex

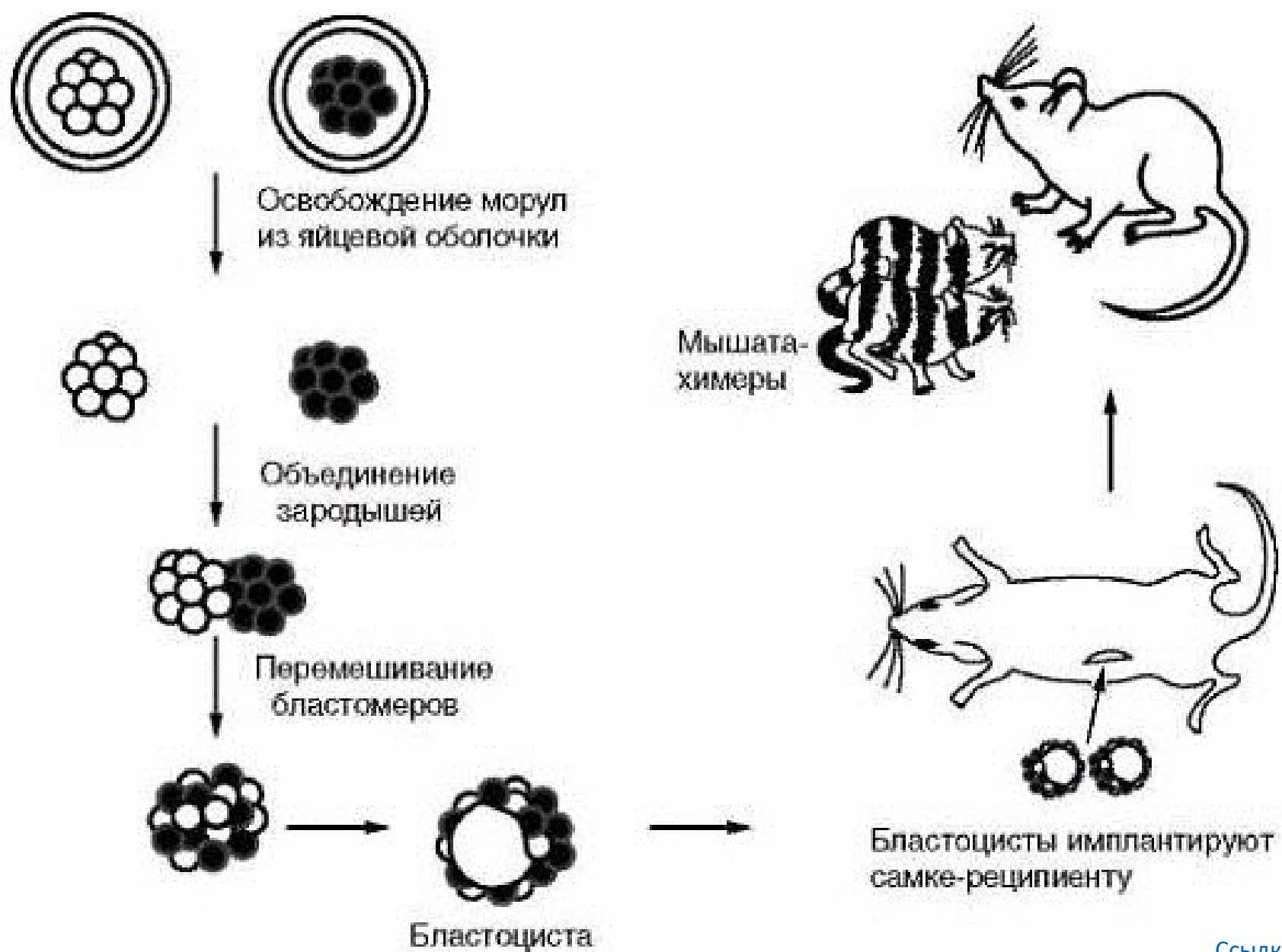
Bithorax-complex



<http://learn.genetics.utah.edu/content/variation/hoxgenes/>

http://elementy.ru/novosti_nauki/432109/Hox_geny_okazalis_bolee_evolyutsionn_o_izmenchivy_chem_predpolagalos_ranshe

Регулятивный тип развития



[Ссылка](#)



Эксперимент Беатрис Минц

<https://www.flickr.com/photos/smithsonian/6891505741/>

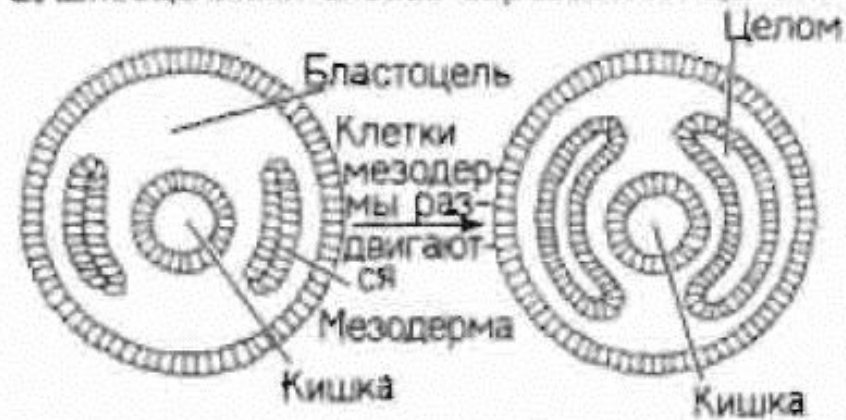


А. Первичноротые

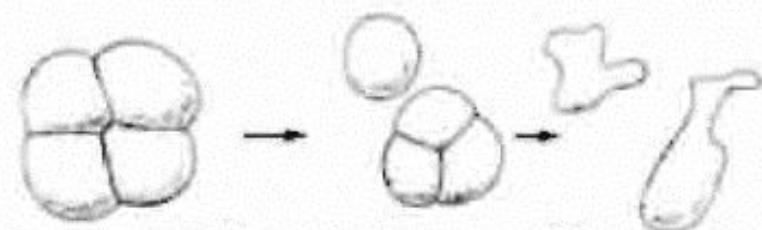
1. Спиральное дробление



2. Шизоцельный способ образования целома



3. Тенденция к регуляции отсутствует



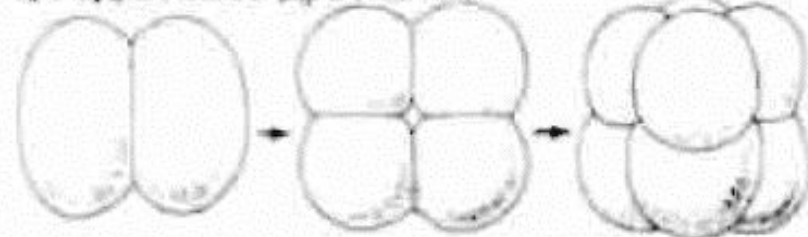
4-клеточный зародыш

Выделен один бластомер

Остановка развития

Б. Вторичноротые

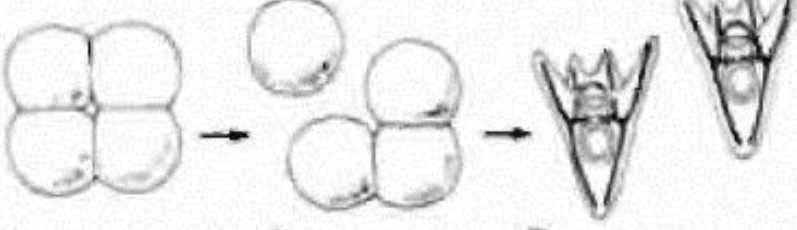
1. Радиальное дробление



2. Энтероцельный способ образования целома



3. Тенденция к регуляции

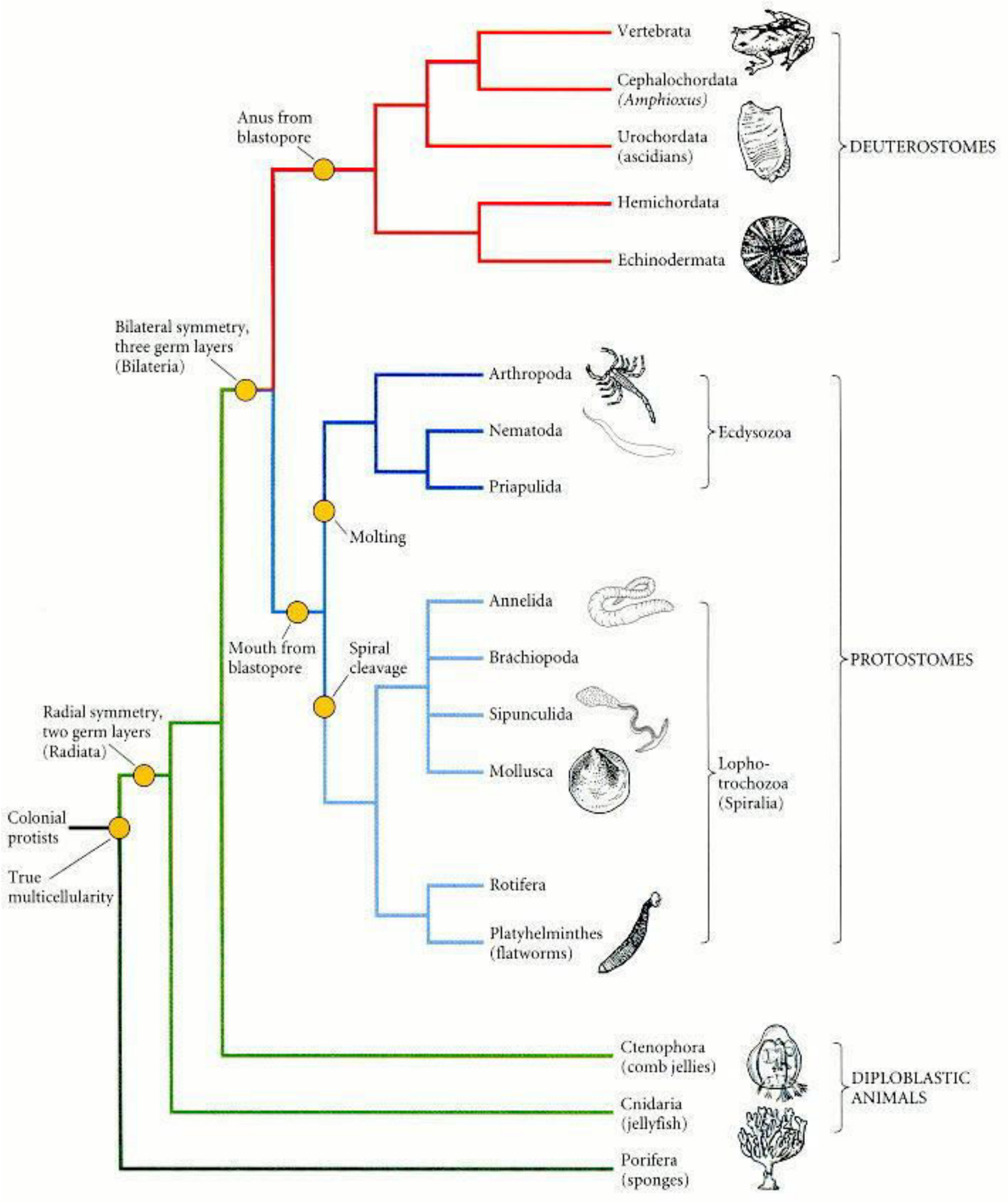


4-клеточный зародыш

Выделен один бластомер

Развились две нормальные личинки

Рис. 1.25. Основные тенденции в развитии первичноротых и вторичноротых.



Амниоты

Позвоночные животные делятся на анамний и амниот.

Анамнии – рыбы и амфибии.

Амниоты – рептилии, птицы, млекопитающие

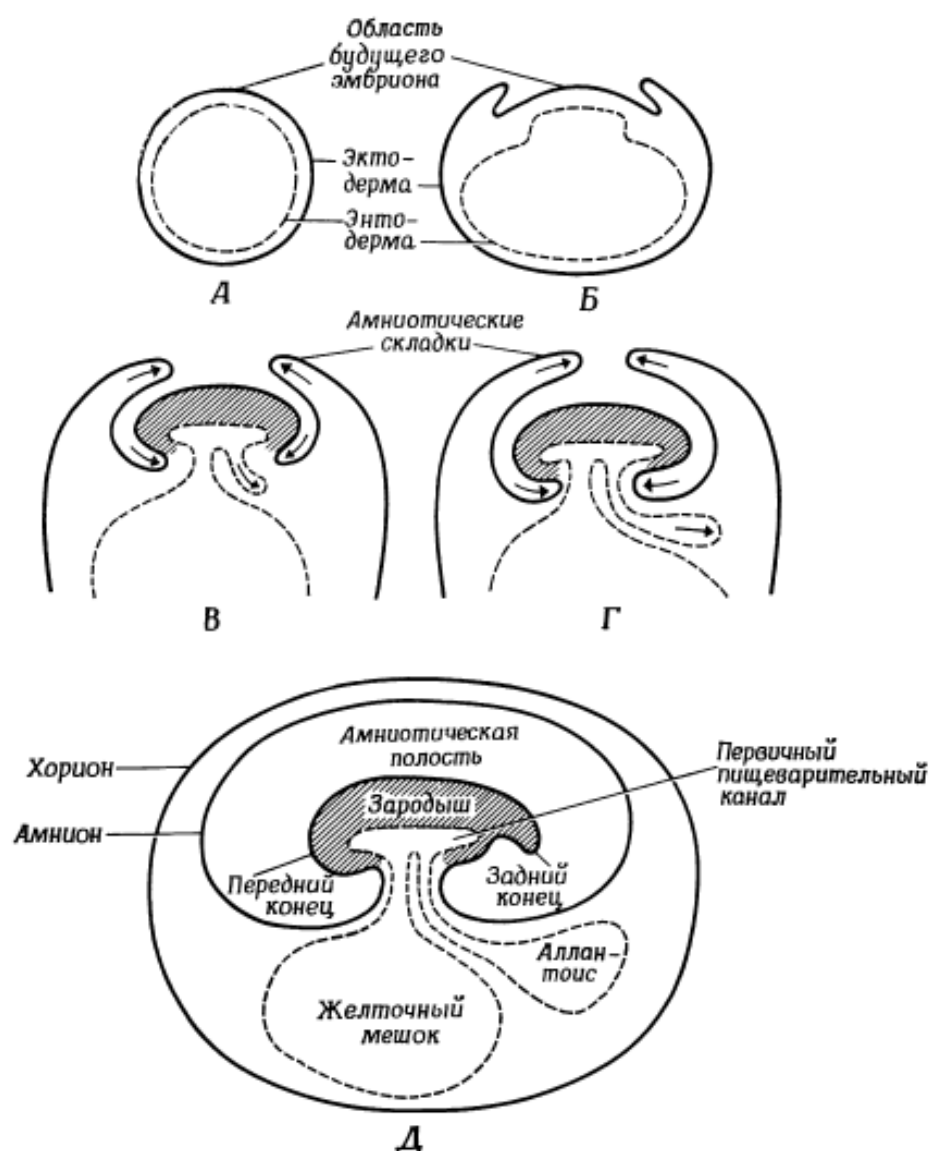


Рис. 548. Последовательные этапы (А — Д) образования зародышевых оболочек (амниона, хориона, желточного мешка и аллантоиса) у типичного млекопитающего — свиньи.

Стрелки показывают направление роста и образования складок.

• **Амниоты** тратят часть клеток развивающегося нового существа на создание зародышевых оболочек, защищающих зародыш от внешних повреждений и обеспечивающих его жизнедеятельность.

Зародышевые оболочки не следует путать с яйцевыми, например, со скорлупой, подскорлуповыми пленочками, белком в яйцах птиц. Яйцевые оболочки образуются при созревании яйца из материнских клеток, а зародышевые образуются во время развития зародыша из клеток зародыша..

Зародышевые оболочки можно считать временными зародышевыми органами (провизорными органами)

• **Амнион** формируется либо боковыми складками внезародышевой эктодермы и мезодермы, которые приподнимаются и смыкаются над зародышем (см. рис), либо путём образования полости среди зародышевых клеток, постепенно преобразующихся в окружающую зародыш оболочку. Амнион заполнен жидкостью и предохраняет зародыш от высыхания, защищает его от соприкосновения с другими оболочками, иногда очень плотными (например, с скорлупой яйца), и от механических повреждений. Это водная колыбелька для зародыша.

• **Хорион** образуется из наружной стенки амниотических складок (см. рис). У млекопитающих хорион развивается из трофобласта бластоцисты (см. рис. «Особенности дробления у человека») Хорион у млекопитающих непосредственно контактирует со стенкой матки, обеспечивая обмен веществ между организмом матери и плодом. Вначале хорион имеет ворсинки, которые помогают имплантации зародыша в стенку матки. Затем после врастания в них сосудов плода ворсинки образуют плодную часть плаценты

• **Аллантоис** закладывается как вырост заднего отдела кишечной трубки зародыша. У пресмыкающихся и птиц в результате сращения мезодермальных слоев хориона и аллантоиса образуется хориоаллантоис, по форме напоминающий мешок, который сильно разрастается и покрывает снаружи амнион и желточный мешок. Снабжённый большим количеством кровеносных сосудов, хориоаллантоис служит эмбриональным органом дыхания и для сбора продуктов обмена веществ зародыша (мочи). У млекопитающих аллантоис невелик, в его мезенхиме образуются сосуды пуповины. На более поздних стадиях развития из внутризародышевой части аллантоиса образуется мочевого пузыря (у млекопитающих) или формируется клоака (у птиц и пресмыкающихся).

По материалам Биологического Энциклопедического Словаря под ред. Гилярова

В некоторых учебниках к зародышевым оболочкам относят еще и желточный мешок. Однако он образуется у многих животных и не является отличительным признаком амниот.

Желточный мешок развивается из клеток, образующихся на вегетативном полюсе яйцеклетки, т.е. из клеток, наследующих основной запас питательных веществ. В ходе гастрюляции желточный мешок образует одно целое с первичной кишкой зародыша, а затем развивается как вырост кишки эмбриона (см. рис.). Желточный мешок часто сохраняется даже на стадии личинок.

У млекопитающих желточный мешок потерял свое основное значение, но играет роль как орган кроветворения. В стенке желточного мешка формируются первичные половые клетки – гонобласты. Далее остатки желточного мешка можно обнаружить в виде тонкой трубочки внутри пуповины.

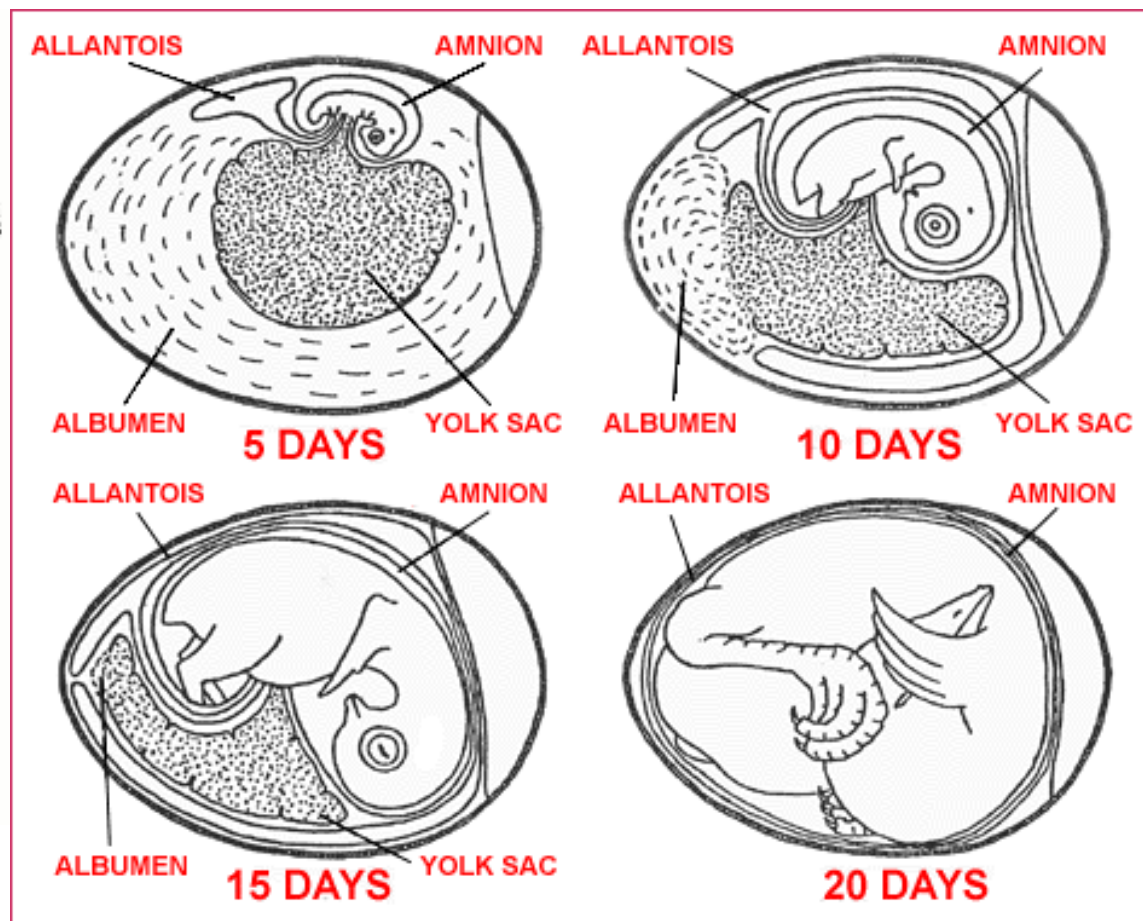
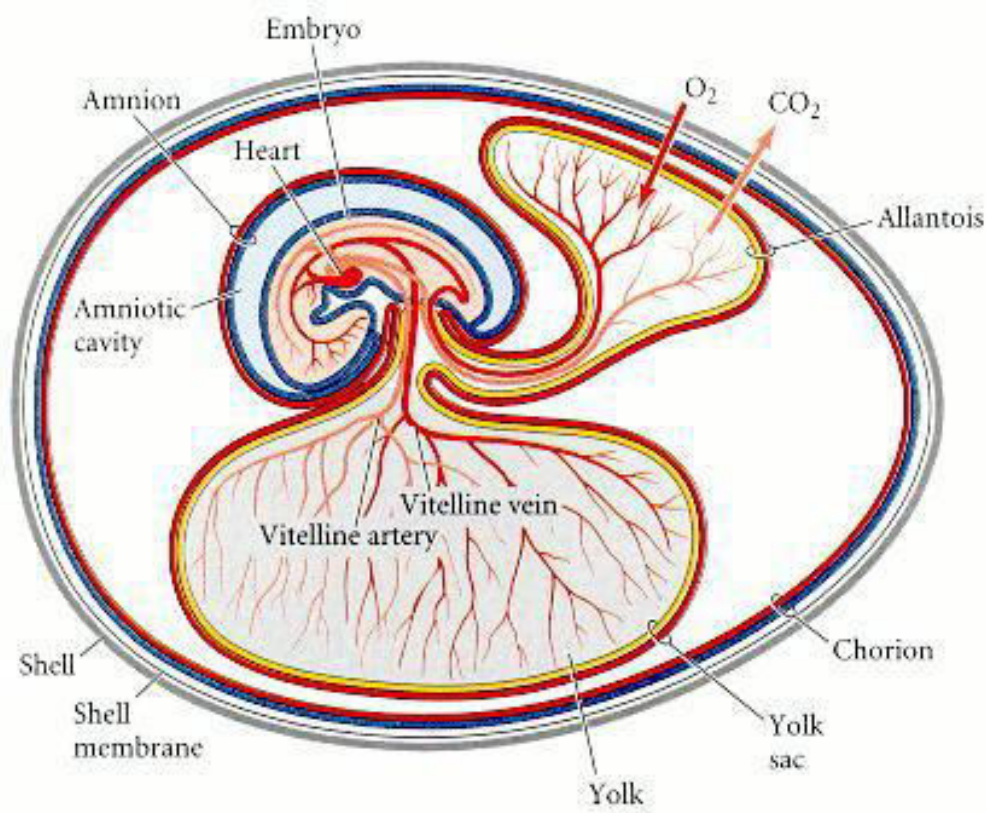
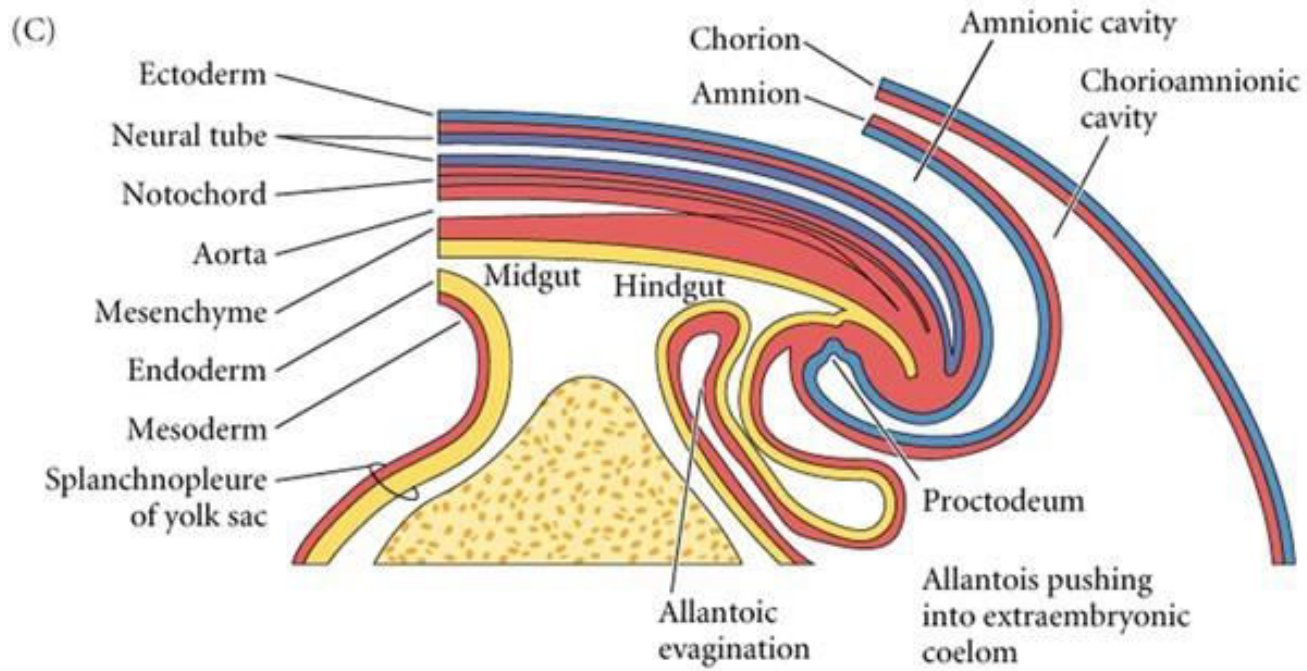


Figure 2.22. Diagram of the amniote egg of the chick, showing the membranes enfolding the 7-day chick embryo. The yolk is eventually surrounded by the yolk sac, which allows the entry of nutrients into the blood vessels. The chorion is derived in part from the ectoderm and extends from the embryo to the shell (where it will exchange oxygen and carbon dioxide and absorb calcium from the shell). The amnion provides the fluid medium in which the embryo grows, and the allantois collects nitrogenous wastes that would be dangerous to the embryo. Eventually the endoderm becomes the gut tube and encircles the yolk.