

БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра физиологии человека и животных

РАЗВИТИЕ ХОРДОВЫХ. **ЛАНЦЕТНИК**

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



Branchiostoma lanceolatum Pall.

МИНСК
2005

УДК 611.06
ББК 28.706
Р 86

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

Рекомендовано Ученым советом
биологического факультета
5 мая 2005 г., протокол № 11

Р е ц е н з е н т
кандидат биологических наук,
доцент *Л. Д. Бурко*

Развитие позвоночных. Ланцетник : метод. указания / авт.-
Р 86 сост.: Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров. – Мн. : БГУ, 2005. – 13 с.

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

УДК 611.06
ББК 28.706

© БГУ, 2005

Индивидуальное развитие ланцетника представляет собой простейшую исходную схему эмбриогенеза, путем постепенного усложнения которой в ходе эволюции возникли более сложные системы развития хордовых животных, включая человека.

СТРОЕНИЕ ЯЙЦЕКЛЕТКИ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Яйца ланцетника бедны желтком и микроскопически малы (100-120 мкм), относятся к изолецитальному типу. Желточные зерна невелики и распределены в цитоплазме почти равномерно. Тем не менее, в яйцеклетке выделяют анимальный и вегетативный полюс. В области анимального полюса при созревании яйцеклетки происходит отделение редуccionных телец. Ядро в оплодотворенной яйцеклетке находится ближе к анимальному полюсу в силу не совсем равномерного распределения желтка, располагаясь в свободной от желточных включений части клетки. Созревание яйцеклетки происходит в воде. Первое редуccionное тельце отделяется на анимальном полюсе ооцита еще до оплодотворения. Оно смывается водой и погибает.

Самки ланцетника выметывают яйца в воду, сюда же самцы выпускают сперматозоиды – оплодотворение наружное, моноспермное. После проникновения сперматозоида вокруг яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению в яйцо других избыточных спермиев. Вслед за этим происходит отделение второго редуccionного тельца, которое располагается между желточной оболочкой и яйцеклеткой.

Все дальнейшее развитие проходит также в воде. Через 4-5 дней из яйцевой оболочки вылупливается микроскопическая личинка, которая переходит к самостоятельному питанию. Сначала она плавает, а затем оседает на дно, растет и совершает метаморфоз.

ДРОБЛЕНИЕ. БЛАСТУЛА

Малое количество желтка объясняет простоту дробления и гаструляции. Дробление полное, почти равномерное, радиального типа, в результате образуется целобластула (рис. 1).

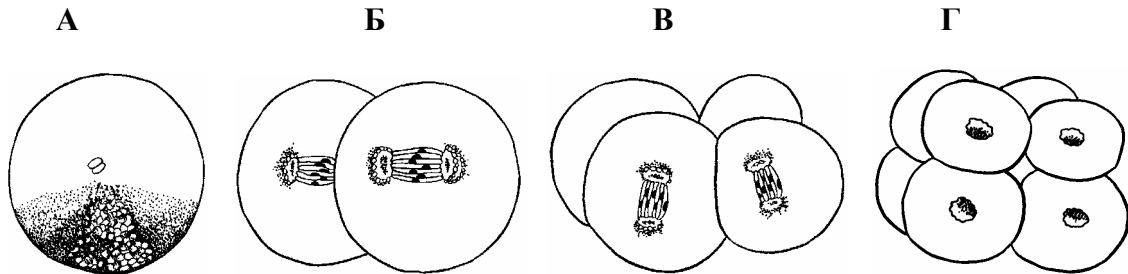


Рис. 1. Дробление яйца ланцетника (по Алмазову, Сутулову, 1978):
А – зигота; Б, В, Г – образование бластомеров
(показано расположение веретена деления)

Анимальный полюс приблизительно соответствует будущему переднему концу тела личинки. Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) целиком дробится на бластомеры в правильной геометрической прогрессии. Бластомеры почти одинаковой величины, анимальные лишь несколько мельче вегетативных. Первая борозда дробления – меридиональная, проходит через анимальный и вегетативный полюс. Она разделяет шаровидное яйцо на две совершенно симметричные половины, но бластомеры округляются. Они шаровидные, имеют малую площадь соприкосновения. Вторая борозда дробления также меридиональная, перпендикулярна первой, а третья – широтная.

По мере увеличения количества бластомеров они все больше расходятся от центра зародыша, образуя посередине большую полость. В конце концов зародыш принимает форму типичной целобластулы – пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток – бластодермой и с полостью, заполненной жидкостью – бластоцелом (рис. 2).

Клетки бластулы, вначале округлые и потому не плотно сомкнутые, затем приобретают форму призм и плотно смыкаются. Поэтому позднюю бластулу, в противоположность ранней, называют эпителиальной.

Стадия поздней бластулы завершает период дробления. К концу этого периода размеры клеток достигают минимума, а общая масса зародыша не увеличивается по сравнению с массой оплодотворенной яйцеклетки.

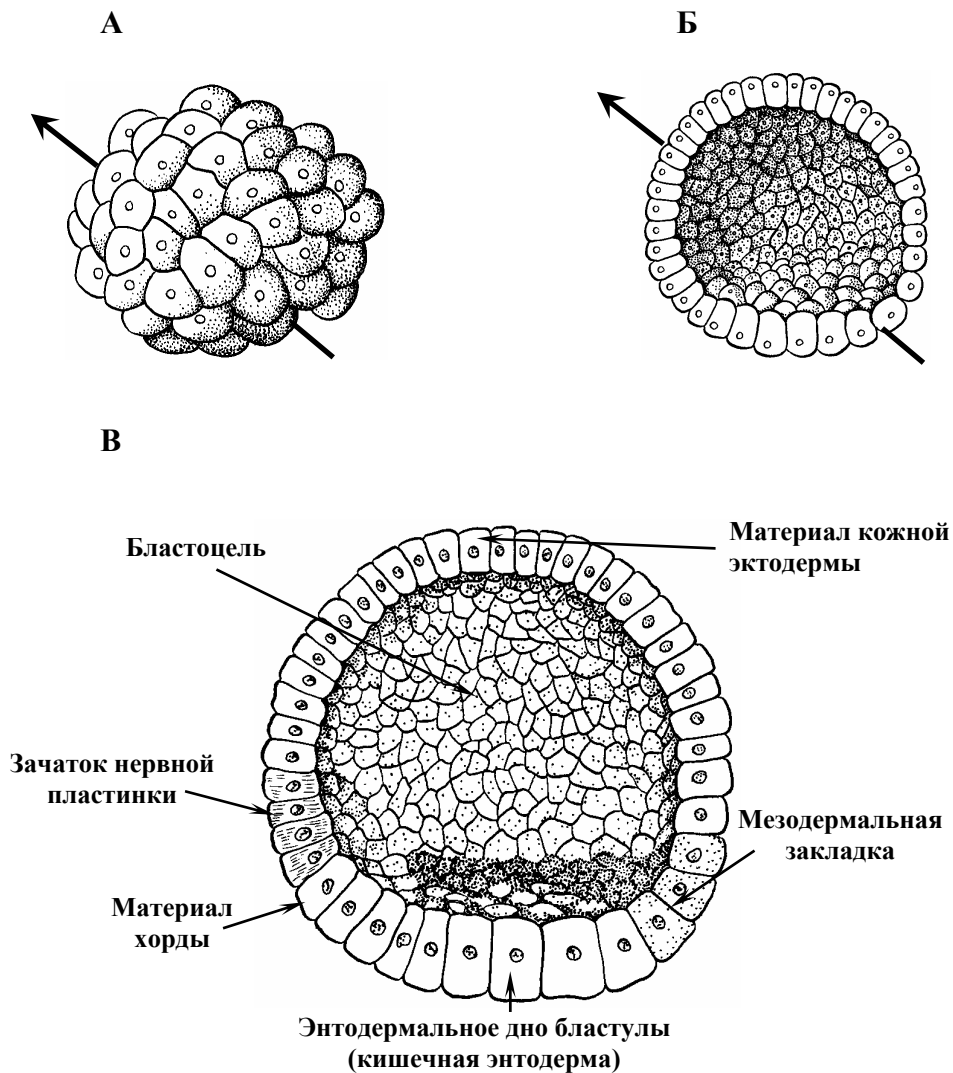


Рис. 2. Бластула ланцетника (по Алмазову, Сутулову, 1978):
А – внешний вид; *Б* – поперечный разрез (стрелка показывает задне-переднее направление тела будущего зародыша); *В* – расположение материалов будущих органов на сагитальном разрезе бластулы

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Гастрюляция происходит путем инвагинации – впячивания вегетативного полушария бластулы внутрь, по направлению к анимальному полюсу (рис. 3). Процесс протекает постепенно и заканчивается тем, что все вегетативное полушарие бластулы уходит внутрь и становится внутренним зародышевым листком – первичная энтодерма зародыша. Фактор, обуславливающий инвагинацию – разница темпов деления клеток в краевой зоне и в вегетативной части бластулы, приводящей к активному перемещению клеточного материала. Анимальное полушарие становится

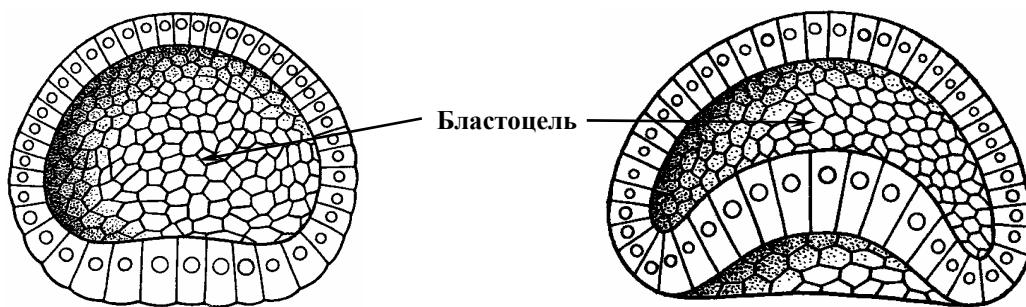


Рис. 3. Начальные стадии гаструляции ланцетника (по Мануиловой, 1973):

наружным зародышевым листком – первичная эктодерма. Зародыш приобретает вид двуслойной чаши с широко зияющим отверстием – первичным ртом или бластопором. Полость, в которую ведет бластопор, называют гастрощелью (полость первичного кишечника). Бластоцель в результате впячивания низводится до узкой щели между наружным и внутренним зародышевыми листками. На данной стадии зародыш носит название гастролы (рис. 4 А, Б).

Первичный кишечник (архентерон), представленный внутренним зародышевым листком, окружающим полость гастролы, является зачатком не только пищеварительной системы, но и других органов и тканей личинки. Бластула, как и яйцеклетка, плавает анимальным полюсом кверху в силу большего веса вегетативного полушария.

В результате инвагинации центр тяжести зародыша перемещается и гастролы поворачивается бластопором кверху.

Бластопор окружен дорсальной, вентральной и боковыми губами. Далее происходит концентрическое смыкание краев бластопора и удлинение зародыша. У ланцетника, представителя вторичноротых, бластопор соответствует не ротовому, а заднепроходному отверстию, обозначая задний конец зародыша. В результате смыкания краев бластопора и выпячивания тела в передне-заднем направлении, зародыш удлиняется. При этом поперечник гастролы уменьшается – общая масса составляющих зародыш клеток не может увеличиваться, пока развитие идет под покровом яйцевых оболочек. Зародыш приобретает билатеральную симметрию.

Расположение зачатков в поздней гастролы лучше всего видно на поперечном разрезе зародыша (рис. 4 В, Г).

Наружную стенку его образует эктодерма, неоднородная в своем составе. В дорсальной части эктодерма утолщена и состоит из высоких цилиндрических клеток. Это зачаток нервной системы, которая остается

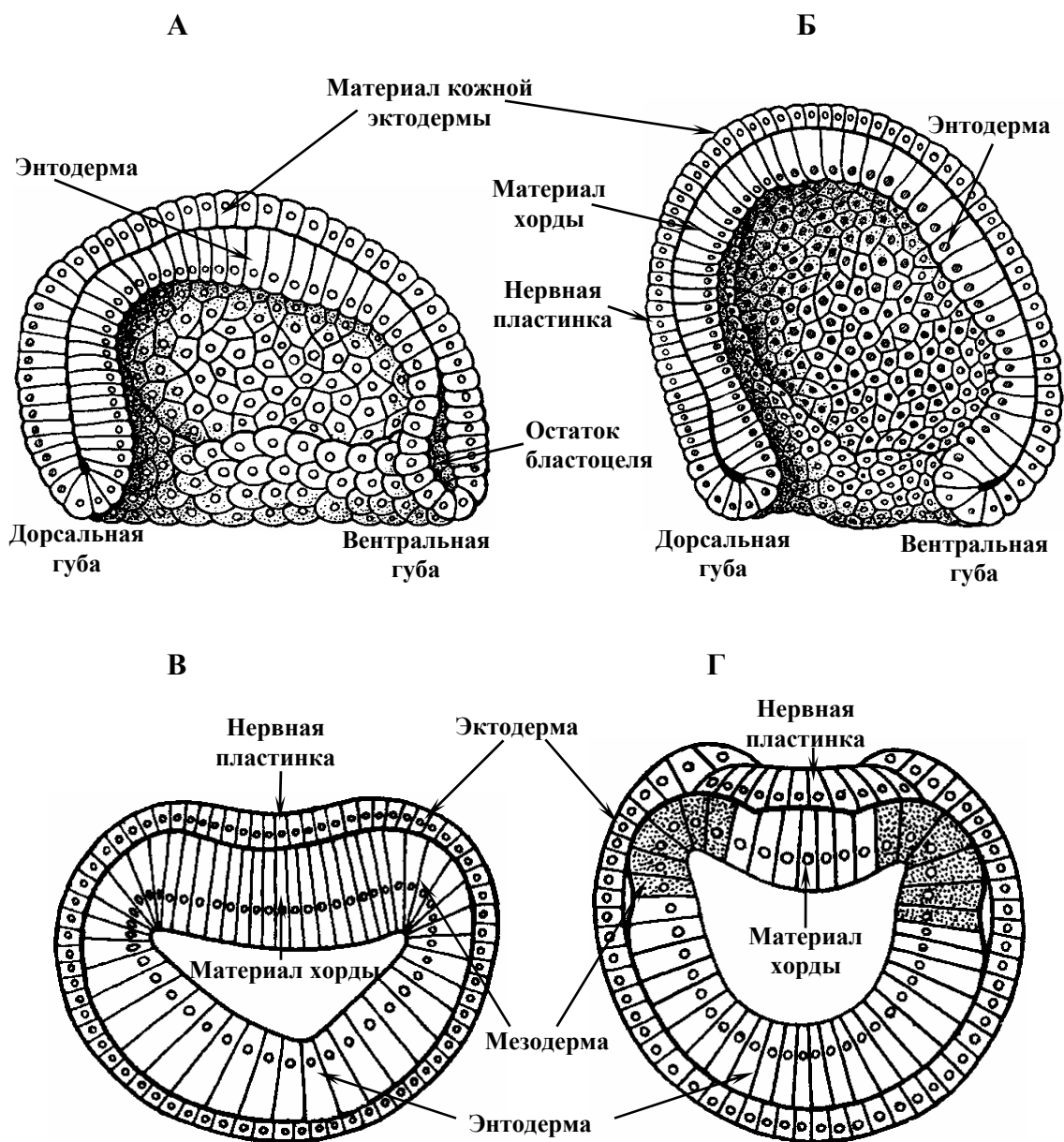


Рис. 4. Гастрола ланцетника (по Мануиловой, 1973):

A – ранняя стадия; *Б* – поздняя стадия; *В* – поперечный разрез через позднюю гастролу; *Г* – гастролу, переходящую в нейрулу (поперечный разрез)

еще на поверхности и образует так называемую медуллярную или нервную пластинку. Остальная эктодерма состоит из мелких клеток и является зачатком покрова животного.

Под нервной пластинкой во внутреннем зародышевом листке располагается зачаток хорды, по обеим сторонам которого в виде двух тяжей находится материал мезодермы. В брюшной части располагается

энтодерма, образующая основание первичной кишки, крышу которой составляют зачатки хорды и мезодермы.

Материал будущих внутренних органов, находясь в бластуле снаружи, в процессе гастрюляции перемещается внутрь зародыша и располагается на местах развивающихся из них органов. Только зачаток нервной системы остается еще на поверхности. Он погружается внутрь зародыша на стадии, следующей за гастрюлой.

НЕЙРУЛЯЦИЯ И ОБРАЗОВАНИЕ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ

По окончании гастрюляции начинается следующий этап в развитии зародыша – дифференцировка зародышевых листков и закладка органов. Наличие комплекса спинных органов: нервной трубки, хорды и осевой мускулатуры, известных также под именем осевых, является одной из характерных черт типа хордовых.

Стадия, на которой происходит закладка осевых органов, называется нейрулой. Внешне она характеризуется изменениями, происходящими с зачатком нервной системы. Они начинаются с нарастания эктодермы по краям нервной пластинки. Образующиеся нервные валики растут навстречу друг другу и затем смыкаются. Пластинка же погружается внутрь и сильно прогибается (рис. 5).

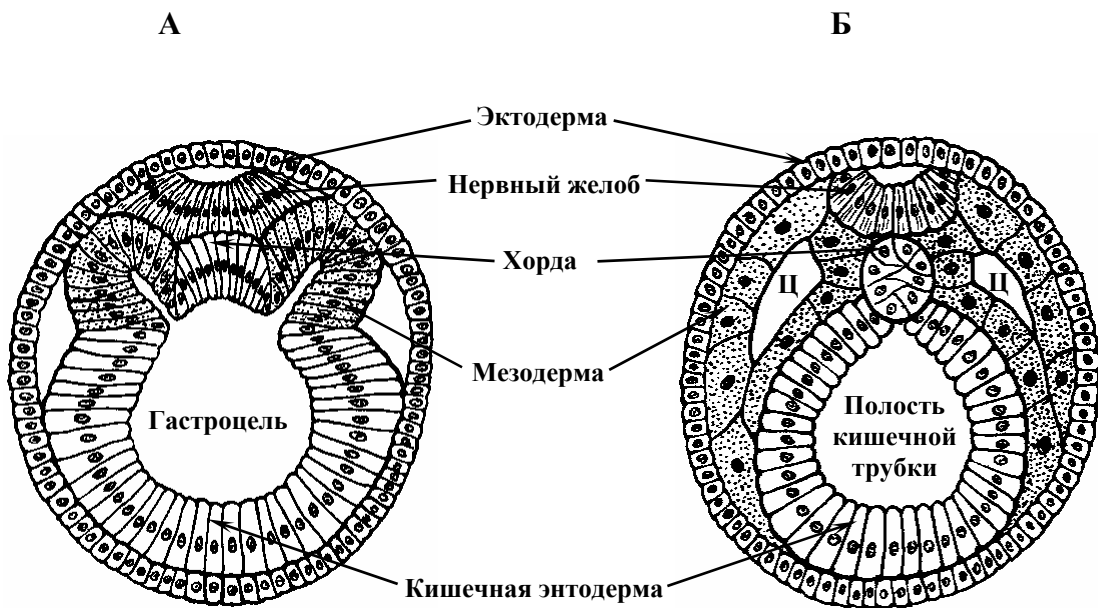


Рис. 5. Нейрула ланцетника (по Мануиловой, 1973):
А – ранняя стадия (поперечный разрез); Б – поздняя стадия (поперечный разрез), буквой “Ц” обозначена вторичная полость тела (целом)

Это приводит к образованию желобка, а затем нервной трубки, которая в передней и задней части зародыша некоторое время остается открытой (указанные изменения удобнее всего проследить на поперечном разрезе зародыша). Вскоре, в задней части тела эктодерма нарастает на бластопор и отверстие нервной трубки, закрывая их таким образом, что нервная трубка остается сообщенной с кишечной полостью – образуется нервно-кишечный канал.

Одновременно с формированием нервной трубки существенные изменения происходят и во внутреннем зародышевом листке. Из него постепенно обособляются материалы будущих внутренних органов. Зачаток хорды начинает выгибаться, выделяется из общей пластинки и превращается в обособленный тяж в виде сплошного цилиндра. Одновременно происходит обособление мезодермы. Этот процесс начинается с появления небольших карманообразных выростов по двум сторонам внутреннего листка. По мере роста они отделяются от энтодермы и в виде двух тяжей с полостью внутри располагаются по всей длине зародыша. Кроме продольных желобков от переднего конца первичного кишечника последовательно отчлениваются еще две пары целомических мешков. Таким образом, в развитии ланцетника имеется стадия, характеризующаяся наличием трех пар сегментов и свидетельствующая об эволюционном родстве ланцетника с трехсегментарными личинками полухордовых и иглокожих. У ланцетника ярко выражен энтероцельный способ образования целома – его отшнуровка от первичного кишечника. Этот способ является исходным для всех вторичноротых животных, но почти ни у кого из вышестоящих позвоночных, за исключением круглоротых, с такой ясностью не представлен. После отделения хорды и мезодермы края энтодермы постепенно сближаются в спинной части и в конце концов смыкаются, образуя замкнутую кишечную трубку.

В ходе дальнейшего развития мезодерма сегментируется: тяжи разделяются поперечно на первичные сегменты или сомиты. Из них образуются три основные закладки:

- дерматом формируется из наружной, обращенной к эктодерме стенке сомита, – из его клеток впоследствии возникает соединительная часть кожи, представленная преимущественно фибробластами;
- склеротом образуется из внутренней части сомита, примыкающей к хорде (нижние позвоночные) или к хорде и нервной трубке (высшие позвоночные) – представляет зачаток осевого скелета;
- миотом представляет часть сомита, расположенную между дерматомом и склеротомом – является зачатком всей поперечно-полосатой мускулатуры.

Дифференцировка сомитов у ланцетника протекает иначе, чем у позвоночных. Это различие выражается в том, что у позвоночных сегментируется только спинная часть мезодермальных тяжей, тогда как у ланцетника они полностью распадаются на сегменты. Последние вскоре разделяются на спинную часть – сомиты, и брюшную – спланхнотом. Сомиты, из которых развивается туловищная мускулатура, остаются обособленными друг от друга, спланхнотомы же сливаются на каждой стороне, образуя левую и правую полости, которые затем объединяются под кишечной трубкой в общую вторичную полость тела (целом).

В развитии ланцетника, с одной стороны, ясно представлены черты типичных позвоночных (характерное расположение зачатков при гаструляции, формирование хорды из дорсальной стенки первичной кишки и нервной пластинки из дорсальной эктодермы), а с другой – черты беспозвоночных вторичноротых животных (целобластула, инвагинационная гаструла, трехсегментная стадия, энтероцельная закладка мезодермы и образования целома).

В дальнейшем, в связи с образованием хвоста нервно-кишечный канал исчезает. В головной части кишечной трубки прорывается ротовое отверстие, а на заднем конце, под хвостом, образуется анальное – путем вторичного прорыва стенки тела животного на месте закрывшегося blastopore. Зародыш переходит в стадию свободноплавающей личинки.

РЕКОМЕНДАЦИИ К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАДАНИЯМ

При выполнении практического задания предполагается рассмотреть и зарисовать ряд микропрепаратов.

Препарат *Ланцетник*. Этот тотальный препарат удобно рассматривать, воспользовавшись бинокулярной лупой (объектив x2, окуляр x15). Отчетливо видна метамерность строения животного, являющаяся следствием дифференцировки мезодермы и формирования сомитов. В головной части кишечной трубки находится ротовое отверстие, а на заднем конце, под хвостом, – анальное (на месте закрывшегося бластопора).

Препарат *Ланцетник. Поперечный срез в области жаберного отдела*. Окраска гематоксилин-эозин. Препарат рекомендуется рассматривать при помощи бинокулярной лупы либо на малом увеличении микроскопа (объектив x10 или x5). В верхней части препарата отчетливо видна хорда. Над ней располагается нервная трубка, значительно уступающая по размерам хорде. По бокам находятся миомеры, разделенные на части миосептами. В нижней части препарата хорошо заметны жаберные дуги и расположенный справа от них печеночный вырост. На ряде препаратов, в районе жаберных дуг отмечаются зернистые, интенсивно окрашенные в фиолетовый цвет структуры – гонады.

Препарат *Ланцетник. Поперечный срез в области кишечника*. Окраска гематоксилин-эозин. От предыдущего препарата отличается наличием кишечной трубки, расположенной в нижней части среза. Рассматривать препарат рекомендуется при описанных выше настройках микроскопической техники.

Контрольные вопросы

1. *Строение яйцеклетки ланцетника.*
2. *Характеристика процесса оплодотворения.*
3. *Дробление и строение бластулы.*
4. *Расположение материала будущих органов на стадии бластулы.*
5. *Образование и строение ранней гаструлы.*
6. *Расположение зародышевого материала на стадии поздней гаструлы.*
7. *Образование нервной трубки и других осевых органов.*
8. *Расположение зародышевого материала на стадии нейрулы.*
9. *Образование мезодермы.*
10. *Сегментация мезодермы: формирование сомитов и целома.*
11. *Дифференцировка сомитов.*
12. *Черты развития ланцетника, роднящие его с высшими хордовыми и беспозвоночными животными.*

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. *Белоусов Л. В.* Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 144–147.
2. *Токин Б. П.* Общая эмбриология. М.: Высш. школа, 1987. С. 129–132.

Дополнительная

3. *Алмазов И. В., Сутулов Л. С.* Атлас по гистологии и эмбриологии. М.: Медицина, 1978.
4. *Ковалевский А. О.* Избранные работы. М.: Наука, 1950.
5. *Мануилова Н. А.* Гистология с основами эмбриологии. М.: Просвещение, 1973

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| Строение яйцеклетки. Оплодотворение..... | 3 |
| Дробление. Бластула..... | 4 |
| Гастрюляция..... | 5 |
| Нейруляция и образование осевых органов..... | 8 |
| Рекомендации к практическим заданиям..... | 11 |
| Контрольные вопросы..... | 11 |
| Литература..... | 12 |

Учебное издание

РАЗВИТИЕ ХОРДОВЫХ. ЛАНЦЕТНИК

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

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

В авторской редакции

Ответственный за выпуск
А. В. Сидоров

Подписано в печать 13.07.2005. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. 0,7. Уч.-изд. л. 0,55. Тираж 55 экз. Зак.

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

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