

**Министерство образования Республики Беларусь**

**Учреждение образования  
«Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»**

**Г. А. МЕДВЕДЕВА, Н. И. РЕЗНИКОВА**

# **БИОЛОГИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ**

**ПРАКТИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ**

**для студентов биологического факультета**

**Гомель 2009**

УДК 591.3 ( 075.8 )  
ББК 28.63 я73  
М42

Рецензент:  
кафедра физиологии человека и животных учреждения  
образования «Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»

Рекомендовано к изданию научно-методическим  
советом учреждения образования «Гомельский  
государственный университет имени Франциска  
Скорины»

**Медведева, Г. А.**  
М42 Биология индивидуального развития: практическое  
пособие для студентов биологического факультета /  
Г. А. Медведева, Н. И. Резникова; М-во образования РБ,  
Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ им.  
Ф.Скорины, 2009.- 71 с.

ISBN 360 – 5

Практическое пособие включает 10 занятий, посвященных изучению одного из ранних этапов индивидуального развития животных (гаметогенез, оплодотворение, дробление, гаструляция, нейроляция, основы органогенеза). Каждому занятию предшествует теоретическое введение, в котором отражены последние достижения биологии развития и эмбриологии. Пособие может быть использовано при выполнении лабораторных работ по курсу «Биология индивидуального развития».

Адресовано студентам биологического факультета.

УДК 591.3 ( 075.8 )  
ББК 28.63 я73

ISBN 360 – 5

© Медведева Г. А., Резникова Н. И., 2009  
© УО «ГГУ им. Ф.Скорины», 2009

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Введение</b> .....	4
<i>Занятие 1 Женские гаметы</i> .....	5
<i>Занятие 2 Женские гонады</i> .....	10
<i>Занятие 3 Мужские гаметы и гонады</i> .....	16
<i>Занятие 4 Гаметогенез</i> .....	21
<i>Занятие 5 Оплодотворение</i> .....	29
<i>Занятие 6 Дробление</i> .....	33
<i>Занятие 7 Развитие амфибий. Гастрюляция. Нейруляция</i> .....	39
<i>Занятие 8 Развитие птиц. Зародышевые образования</i> .....	47
<i>Занятие 9 Развитие эмбриона птиц</i> .....	57
<i>Занятие 10 Развитие млекопитающих. Внезародышевые образования</i> .....	62
<b>Литература</b> .....	71

## Введение

Биология индивидуального развития – область науки, изучающая закономерности онтогенетического развития организмов. Она сформировалась на основе достижений экспериментальной эмбриологии, молекулярной биологии, генетики и цитологии.

Задача биологии индивидуального развития – исследование макро- и микроморфологических, физиолого-биохимических, молекулярных и генетических процессов, протекающих в развивающейся особи, выяснение факторов и механизмов, управляющих процессами развития на всех этапах онтогенеза животных. Столь широкий охват обусловлен распространенностью элементарных и общих закономерностей процессов развития в живой природе.

В настоящем пособии предложен лабораторный практикум, позволяющий в полном объеме изучить закономерности развития животных организмов. На препаративном материале студенты рассмотрят: строение половых желез и половых клеток животных разных систематических групп; процесс образования половых клеток; оплодотворение и деление клетки; этапы закладки осевых органов. Препараты иллюстрируют морфофизиологические и цитокинетические особенности половых клеток, эмбриональных зачатков и структур, возникающих в ходе гистогенеза. Они способствуют формированию целостного представления о самых ранних этапах индивидуального развития и демонстрируют на фактическом материале значение принципа исторической преемственности формы и структуры.

В помощь изучения материала по теме дано подробное описание каждого препарата.

Пособие предназначено для проведения лабораторных занятий по дисциплине «Биология индивидуального развития» для студентов специальности 1 – 31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)».

## **Занятие 1 Женские гаметы**

- 1 Отличия половых клеток от соматических
- 2 Яйцеклетка: строение и свойства
- 3 Классификация яйцеклеток по количеству запасных питательных веществ и по их распределению в цитоплазме
- 4 Типы питания яйцеклеток

### ***Основные понятия по теме***

*Отличительные особенности половых клеток от соматических:*

1) соматические клетки имеют диплоидный набор хромосом, а половые – гаплоидный;

2) у половых клеток резко измененное, по сравнению с соматическими, ядерно-плазменное отношение. Например, в яичнике курицы объём готового яйца (желтка) в миллионы раз больше объёма исходной в развитии яйца клетки. К 5-7 делению зиготы соотношение восстанавливается;

3) в гаметах процессы ассимиляции и диссимиляции минимальны;

4) яйцеклетки и сперматозоиды – высокодифференцированные клетки, обладающие многими специальными, выработавшимися в процессе эволюции приспособлениями для обеспечения осеменения, оплодотворения и защиты зародыша от инфекций и от вредных абиотических факторов.

Яйцеклетки характеризуются особой структурой, от которой зависят особенности развития организма, содержат все необходимые для метаболизма зародыша вещества;

5) зрелые сперматозоиды не способны к митозу, а яйцеклетки не могут делиться без влияния внешних факторов;

6) яйцеклетка имеет яйцевые оболочки, что является иллюстрацией высокой специализации и дифференциации клеток.

*По количеству желтка яйцеклетки делятся на:*

1) **алецитальные** (безжелтковые) – яйца плацентарных млекопитающих и некоторых первичнотрахейных, паразитических перепончатокрылых;

2) **олиголецитальные** (маложелтковые) – моллюсков, иглокожих, большинство червей;

3) **мезолецитальные** (среднежелтковые) – яйца осетровых рыб, амфибий;

4) **полилецитальные** (многожелтковые) – членистоногих, костистых рыб, рептилий, птиц и яйцекладущих млекопитающих.

*По распределению желтка яйцеклетки делят на:*

1) **гомolecитальные** (изолецитальные) – яйца многих моллюсков, иглокожих и ланцетника;

2) **телolecитальные** – характерны для амфибий, птиц и головоногих моллюсков;

3) **центролецитальные** – характерны для членистоногих.

*Типы питания яйцеклеток:*

1) **фагоцитарный тип** питания существует у половых клеток животных, не имеющих стабильных половых желез (губки, кишечнополостные). Половая клетка подвижна. Перемещаясь по межклеточному пространству, она способна фагоцитировать соматические клетки организма;

2) **солитарный тип** питания наблюдается у колониальных гидроидных полипов, иглокожих, ланцетника, некоторых червей и бескрылых насекомых. При солитарном способе питания растущий ооцит получает питательные вещества из целомической жидкости и из половой железы;

3) **алиментарный тип** питания осуществляется с помощью вспомогательных клеток и делится на:

а) **нутриментарный тип** присущ червям и членистоногим. Питание ооцита осуществляется за счёт *трофоцитов* – сестринских клеток (клетки – кормилки), с которыми он связан цитоплазматическими мостиками;

б) **фолликулярный тип** характерен для большинства животных. Питание ооцита осуществляется за счёт соматических клеток яичника.

**Вопросы для самоконтроля**

1 В чём состоит различие между половыми и соматическими клетками?

- 2 Охарактеризуйте строение яйцеклетки?
- 3 Назовите классификацию яйцеклеток по количеству запасных питательных веществ и по их распределению в цитоплазме.
- 4 Назовите и охарактеризуйте типы питания яйцеклеток.

### Лабораторная работа

Цель: изучение строения яйцеклеток животных разных систематических групп.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Яйцеклетка беззубки».

При малом увеличении (рисунок 1) надо найти в яичнике фолликулы с крупными, шарообразной формы яйцеклетками и изучить строение яйцеклетки при большом увеличении.

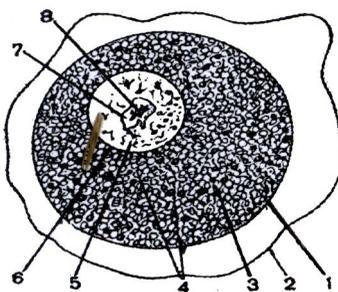


Рисунок 1 – Яйцеклетка беззубки [3]

Яйцеклетка покрыта прилегающей к цитоплазме тонкой первичной оболочкой – цитолеммой (1) и вторичной оболочкой (2), отделяющейся от яйцеклетки и образующей складки. В цитоплазме (3) находятся зерна желтка (4) красноватого цвета. Фиолетовый оттенок кортикального слоя цитоплазмы обусловлен значительным количеством органоидов, участвующих в синтетических процессах. Бедное хроматином ядро (5) расположено эксцентрично, его оболочка (6) хорошо выражена. Ядрышко двойное. Неодинаковая окраска его более крупной (7) и мелкой (8) частей свидетельствует об их различном функциональном состоянии.

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Яичник лягушки. Яйцеклетка лягушки».

При малом увеличении (рисунок 2) в соединительнотканной строме (основе) яичника видны яйцеклетки на разных этапах стадии роста, имеющие поэтому неодинаковую величину и окраску. В начале стадии роста яйцеклетка (1) небольшого размера, с базофильной цитоплазмой и бледным ядром (2). Хромосомы деконденсированы, на их ДНК многократно копируются рибосомные гены; на петлях хромосом типа «ламповых щеток» синтезируется информационная РНК. Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней всех типов РНК, увеличением количества рибосом и митохондрий. В фазе «большого роста» ооцит (3) резко увеличивается в объеме за счет отложения в его цитоплазме желтка, жира и гликогена; цитоплазма приобретает оксифильные свойства и окрашивается эозином в красноватый цвет. В крупном бледноокрашенном ядре (4) большое количество копий рибосомных генов в виде ядрышек (5), расположенных в основном под ядерной мембраной и образованных как бы «впрок» еще в фазе «малого роста». Структурная организация ядра свидетельствует о генетической активности наследственного материала. На всех этапах стадии роста яйцеклетки окружены слоем плоских фолликулярных клеток с ядрами (6) округлой, овальной или палочковидной формы, интенсивно окрашенные гематоксилином.

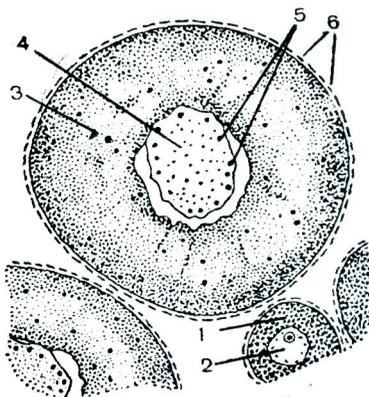


Рисунок 2 – Яйцеклетка лягушки [3]

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Яйцеклетка кошки».

При большом увеличении (рисунок 3) цитоплазма (1) ооцита первого порядка имеет ячеистую, зернистую структуру и включения, окрашенные в розовато-красный цвет.

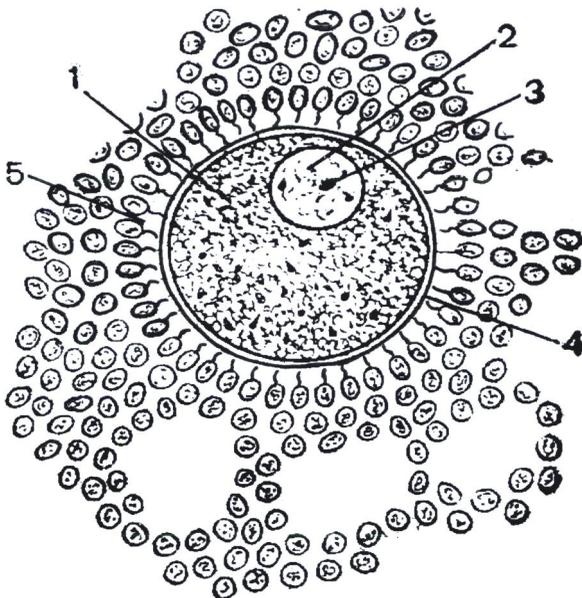


Рисунок 3 – Яйцеклетка кошки [3]

Ядро (2) с ядрышком (3) и мелкими глыбками хроматина располагается центрально или эксцентрично. Ооцит окружен двуконтурной блестящей оболочкой (4), в мельчайших отверстиях которой между микроворсинками оолеммы находятся длинные отростки фолликулярных клеток. Внутренний слой фолликулярных клеток формирует лучистый венец (5).

## Занятие 2 Женские гонады

### 1 Строение яичника млекопитающих

#### **Основные понятия по теме**

Строение яичника связано с питанием яйцеклетки и наиболее сложно устроено у млекопитающих и человека.

Яичник состоит из соединительнотканной основы – *стромы*, в которой различают мозговую и корковую слои. Снаружи строма покрыта зачатковым эпителием. В процессе развития яичника в его корковом веществе обособляются группы половых клеток и образуются *пфлюгеровские мешки*. В момент рождения девочки размножение оогоний прекращается. Ооцит обособляется от пфлюгеровского мешка и свободно лежит в строме яичника. Затем он окружается плоскими фолликулярными клетками и образует первичный (примордиальный) фолликул. Первичные фолликулы лежат гнездами в поверхностной части железы. У новорожденной девочки в обоих яичниках имеется до 2 млн. женских половых клеток. Количество яйцеклеток после рождения быстро уменьшается благодаря рассасыванию. Ко времени наступления половой зрелости в корковом веществе сохраняется около 300000 первичных яйцеклеток. С наступлением половой зрелости раз в месяц начинается созревание одного ооцита первого порядка, которое заканчивается образованием зрелой гаплоидной яйцеклетки. За весь детородный возраст женщины созревает до 500 ооцитов.

В период половой зрелости девочки происходит развитие первичных фолликулов и превращение их в *граафовы пузырьки* – плоские фолликулярные клетки превращаются в высокопризматические. Эпителий становится многослойным, ооцит окружается блестящей оболочкой и вырастает. Ооцит вместе с окружающим эпителием образует фолликул. Затем часть фолликулярных клеток разрушается, появляются щели, которые, сливаясь, образуют полость, заполненную жидкостью. Объём фолликула увеличивается, и он превращается в *граафов пузырьёк*. Участок, где находится яйцеклетка, утолщается и образует *яйценосный бугорок*. Снаружи граафов пузырьёк покрыт оболочкой – текой. Граафов пузырьёк выпячивается над поверхностью яичника. В силу механических причин

его тонкая стенка разрывается, и яйцеклетка, окруженная лучистым венцом, выпадает из яичника в брюшную полость – происходит **овуляция**.

### **Вопросы для самоконтроля**

1 Какое строение имеет яичник человека?

### **Лабораторная работа**

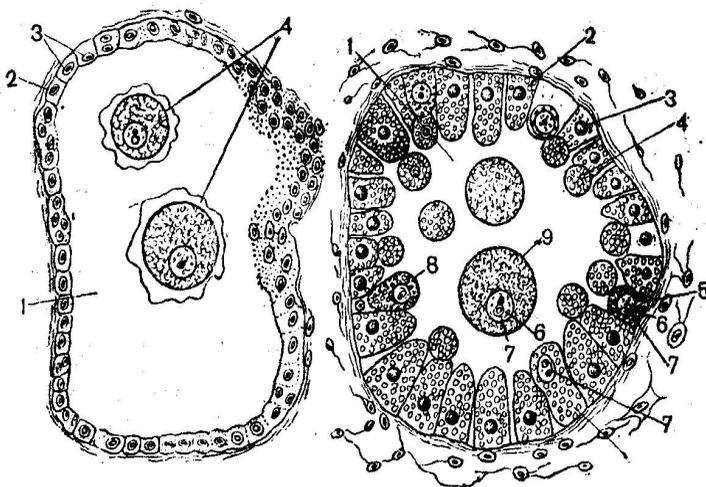
Цель: изучение строения женских половых гонад животных разных систематических групп.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Яичник беззубки».

В некоторых препаратах (рисунок 4, А) большинство фолликулов имеют небольшой просвет (1) и относительно толстую стенку, образованную желточными клетками (2) цилиндрической формы, с маленьким компактным ядром (3) и цитоплазмой красноватого цвета. Поперечные и косые сечения клеток овальные или округлые (4). Среди этих клеток находятся ооциты первого порядка. В зависимости от фазы роста они имеют различную величину и окраску.



А Б  
Рисунок 4 – Яичник беззубки [3]

В начале малого роста яйцеклетки (5) мелкие, с относительно крупным, бледно окрашенным ядром (6) и двойным ядрышком (7). По мере роста в цитоплазме яйцеклеток накапливается РНК, увеличивается количество органоидов, вследствие чего нарастает базофилия цитоплазмы и она приобретает красновато-фиолетовый цвет. В фазе большого роста (8) яйцеклетки увеличиваются в размере, продвигаются к просвету фолликула. Вследствие интенсивного синтеза белков и желтка цитоплазма приобретает оксифильные свойства, что проявляется появлением красноватого оттенка. Выросшие яйцеклетки (9) теряют связь со стенкой фолликула и оказываются в его просвете. В других препаратах виден также выводной проток (рисунок 4, Б). Он имеет большой просвет (1) с относительно тонкой стенкой, образованной клетками (2) кубической формы, с мелкозернистой цитоплазмой и мелкими компактными ядрами (3). В просвете протока находятся яйцеклетки (4), завершающие рост.

## 2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Яичник кошки».

При малом увеличении (рисунок 5) под однослойным эпителием (1) и белочной оболочкой (2) в корковом веществе (3) видны яркоокрашенные фолликулы (4, 5, 6), размеры и организация которых зависят от степени их зрелости; а также образования, развившиеся вследствие овуляции или гибели фолликулов. В светлоокрашенном мозговом веществе (7), образованном рыхлой соединительной тканью (8), находятся сосуды (9) и нервы. Надо посмотреть весь срез и выбрать удачно срезанные фолликулы, в которых видна яйцеклетка с ядром, и другие структуры, последовательно иллюстрирующие этапы роста ооцита и перестройку окружающих его оболочек. Обозначив в альбоме контур части яичника, надо зарисовать фолликулы на разных этапах развития.

Самые мелкие первичные фолликулы в большом количестве располагаются в поверхностной зоне коркового вещества. Их надо изучить при большом увеличении (рисунок 6). Внутри первичного фолликула (А) находится ооцит первого порядка с мелкозернистой базофильной цитоплазмой (1) и ядром (2). В ядре расположена сеть хроматина и ядрышко (3). Ооцит окружен одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия (4).

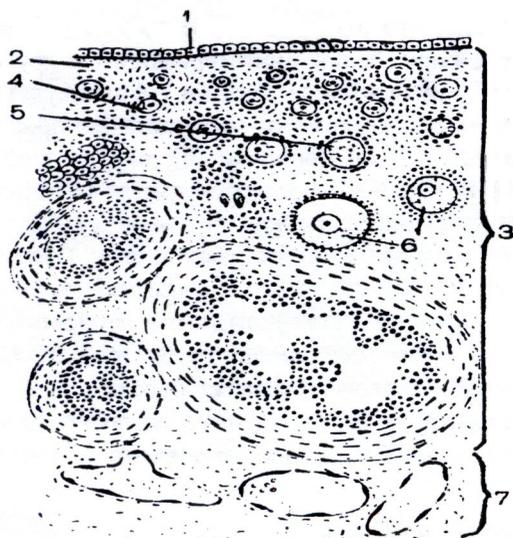


Рисунок 5 – Яичник кошки [3]

Структурная и физико-химическая организация первичного фолликула свидетельствует о том, что расположенный в нем ооцит находится в начале фазы «малого роста». Хромосомы в ядре ооцита в основном деконденсированы для последующего многократного копирования рибосомных генов и синтеза информационной РНК. Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней РНК, увеличением количества рибосом и митохондрий. В развивающихся фолликулах (Б, В, Г, Д и Е) объем ооцита начинает резко увеличиваться за счет отложения в его цитоплазме желтка, жира и гликогена; ооцит вступает в период так называемого «большого роста». Цитоплазма все более становится оксифильной, ее органоиды скапливаются в периферических отделах, ближайших к фолликулярным клеткам. Отмечаются также изменения и в самом фолликулярном эпителии. В одних фолликулах (Б) он становится кубическим, что связано с началом его функционирования; в других (В, Г) – призматическим, в третьих (Д, Е) – многослойным вследствие усиленного размножения фолликулярных клеток. Вокруг фолликула образуется соединительнотканная оболочка (5) – тека. Изменения формы и структуры фолликулярных клеток, их пролиферация

обусловлены тем, что эти клетки доставляют растущему ооциту аминокислоты, жиры, белки, синтезированные в других местах материнского организма. Между ооцитом и фолликулярным эпителием формируется так называемое периооцитное пространство. Оно имеет вид двуконтурной оболочки (6), окрашенной в оранжево-розовый цвет. В периооцитное пространство направлены, с одной стороны, выросты ооцита, а с другой стороны, сюда тянутся глубокие отростки (отроги) фолликулярных клеток. Питательные вещества транспортируются по тонким щелям между фолликулярными клетками, затем эти вещества попадают в периооцитное пространство, откуда их захватывает ооцит путем пиноцитоза. Сосредоточение органоидов в периферических отделах цитоплазмы ооцита обусловлено синтезом белка, идущего на построение плазматической мембраны и мембраны эндоплазматического ретикулума.

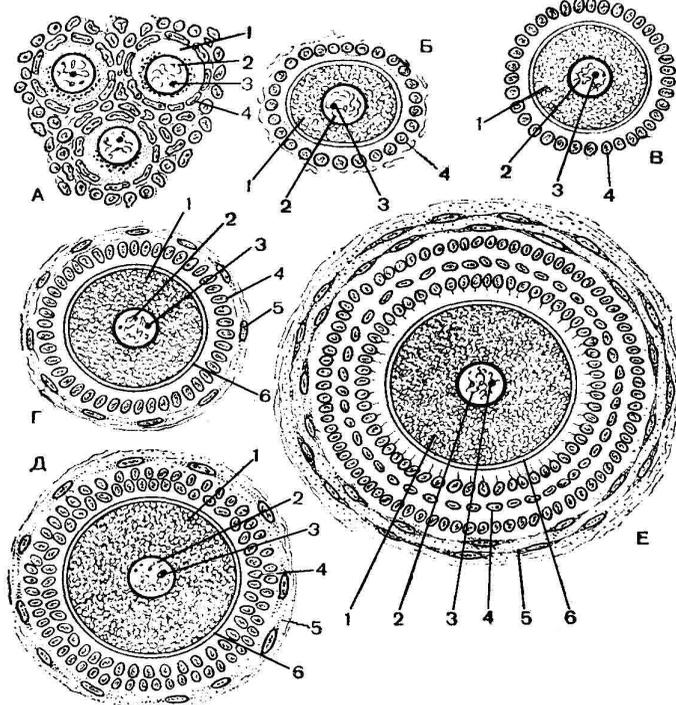


Рисунок 6 – Фолликулы яичника кошки на разных стадиях развития [3]

На более поздних этапах роста ооцита среди фолликулярных клеток появляется щель, которая заполняется серозной жидкостью, расширяется, и фолликул превращается в граафов пузырек (рисунок 7). Его стенка образована текой (1) и ярко окрашенным зернистым слоем (2), состоящим из нескольких рядов фолликулярных клеток. Этот слой образует выступ — яйценосный бугорок (3), вдающийся в полость (4) граафоваго пузырька, заполненную фолликулярной жидкостью. На яйценосном бугорке находится выросший ооцит первого порядка (5).

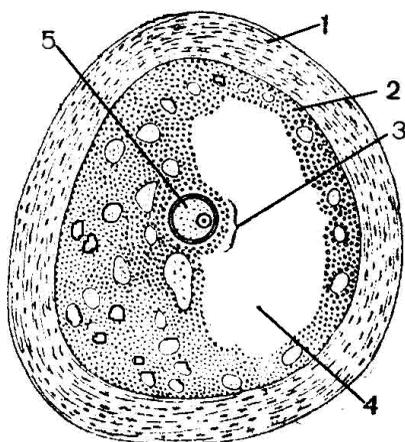


Рисунок 7 – Граафов пузырёк [3]

## Занятие 3 Мужские гаметы и гонады

- 1 Сперматозоид: строение и свойства
- 2 Типы строения семенников
- 3 Строение семенников млекопитающих

### **Основные понятия по теме**

*Сперматозоид: строение и свойства*

В сперматозоиде различают отделы: головку, шейку, хвост.

**Головка** – передняя расширенная часть сперматозоида, содержит крупное ядро и акросому. *Акросома* образуется из аппарата Гольджи и состоит из компактной массы, лежащей поверх ядра, и двуслойной мембраны, которая идет вдоль внешней поверхности ядра и образует головной чехлик. Акросома содержит лизирующие ферменты, а у некоторых видов – акросомную нить. Они играют важную роль в оплодотворении, т. к. обеспечивают начало контактного взаимодействия гамет. Между акросомой и ядром имеется пограничная зона из плотного вещества, называемая *периакросомным пространством*.

**Шейка** – представляет собой цилиндр. Содержит две центриоли: проксимальную и дистальную. Проксимальная принимает участие в делении зиготы, а дистальная – в образовании осевой нити хвоста. Центриоли расположены взаимоперпендикулярно.

**Хвост** содержит средний, главный (основной) и концевой отделы. В состав средней части хвоста входит большое количество митохондрий. Митохондрии содержат ферментные системы и поэтому являются энергетическими станциями. Средняя часть содержит осевую нить (пучок), образованную 9 парами периферических и одной парой центральных микротрубочек.

Главная часть содержит осевой пучок, небольшое количество цитоплазмы, окруженной волокнистой мембраной.

В концевой части фибриллы пучка тонкие, цитоплазмы нет.

### *Строение семенников*

**Семенники** – мужские половые железы, покрытые семью оболочками. У большинства позвоночных внутренняя часть железы разделена перегородками плотной соединительной ткани на доль-

ки. Каждая долька заполнена сильно извитыми 1-2 семенными канальцами. В промежутках между канальцами находится рыхлая соединительная ткань – интерстециальная ткань.

Извитой семенной каналец представляет собой трубку, стенка которой образована соединительной тканью и слоем клеток Сертоли. Эти клетки образуют зону сперматогенного эпителия, содержащего половые клетки на разных стадиях развития. Клетка Сертоли имеет полярное строение. Её ядро смещено к соединительнотканной оболочке. Большая часть цитоплазмы обращена в сторону сперматогенного эпителия. Головки сперматозоидов внедряются в цитоплазму клеток Сертоли и питаются.

### ***Вопросы для самоконтроля***

- 1 Назовите особенности строения и свойства сперматозоида.
- 2 Какое строение имеют семенники человека?

### **Лабораторная работа**

Цель: изучение строения сперматозоидов животных разных систематических групп. Рассмотрение строения семенника млекопитающего.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

- 1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Сперматозоиды петуха. Мазок спермы».

При малом увеличении (рисунок 8) надо найти участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении, желательнее с иммерсионным объективом. Передняя часть сперматозоида представлена несколько вытянутой и изогнутой головкой (1), в области которой находится крупное компактное ядро. Цитоплазма образует слабо заметный ободок вокруг ядра. Электронная микроскопия обнаруживает в цитоплазме переднего отдела головки видоизмененные элементы комплекса Гольджи, образующие акросому. В ней содержится фермент гиалуронидаза, способствующий проникновению сперматозоида в яйцеклетку. Следующая за головкой шейка сперматозоида незаметно переходит в промежуточный, или связующий, отдел хвостика (2). Электронная микроскопия позволяет обнаружить в цитоплазме хвостика

центриоли, митохондрии и осевую нить. Последняя является специальным органоидом, принимающим участие в обеспечении подвижности этой клетки. Являясь аппаратом движения, осевая нить построена по той же схеме, что и мерцательные реснички, жгутики, бичики простейших животных.

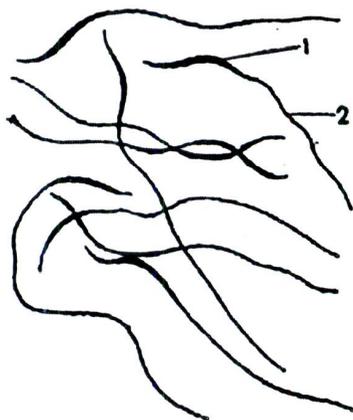


Рисунок 8 – Сперматозоиды петуха [3]

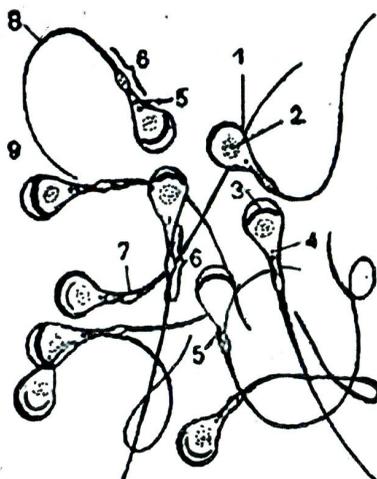


Рисунок 9 – Сперматозоиды морской свинки [3]

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Сперматозоиды морской свинки. Мазок спермы».

При малом увеличении видно большое количество сперматозоидов. Нередко они склеиваются головками, и создается впечатление, что многие из них имеют по несколько хвостиков. Надо найти участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении (рисунок 9), желательно с иммерсионным объективом. Сперматозоиды морской свинки отличаются от сперматозоидов петуха соотношением размеров их отделов и главным образом грушевидной формой головки (1).

Головка содержит ядро (2), окруженное тонким слоем слабо заметной цитоплазмы, и акросому (3). Ядро занимает большую часть головки и бедно хроматином. Акросома имеет форму плотно-

го, темноокрашенного чехлика (колпачка). В цитоплазме шейки (4) находятся две центриоли (5), имеющие вид очень мелких темных точек. Электронная микроскопия обнаруживает ближайшую к ядру центриоль в виде цилиндра и удаленную от ядра, сильно измененную и входящую в состав двигательного аппарата сперматозоида. В связующем отделе (6) имеется небольшое утолщение (7). Этот отдел содержит осевую нить хвостика и цитоплазму, богатую митохондриями, гликогеном и другими макроэргическими веществами, обеспечивающими сперматозоид энергией. Главный (8) отдел хвостика состоит из осевой нити и окружающей ее цитоплазмы. Последняя содержит фермент аденозинтрифосфатазу, расщепляющую АТФ. В конечном (9) отделе хвостика осевая нить покрыта только плазмалеммой.

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Семенник крысы».

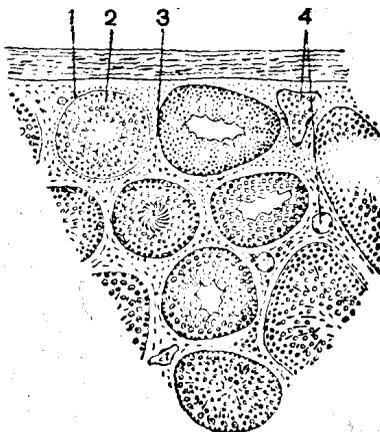


Рисунок 10 – Семенник крысы [3]

При малом увеличении (рисунок 10) видно большое количество срезанных в различных направлениях извитых семенных канальцев (1), имеющих в зависимости от плоскости сечения округлую, овальную или петлевидно изогнутую форму. Полость канальцев почти полностью заполнена мужскими половыми клетками (2), находящимися на разных стадиях сперматогенеза. Между извитыми

канальцами располагается рыхлая соединительная ткань (3), содержащая кровеносные сосуды (4) и нервы. Сперматогенез происходит не одновременно по всей длине канальца, а волнообразно и на некоторых участках может совсем отсутствовать. В отдельных участках канальца новый цикл сперматогенеза может начинаться до окончания предыдущего цикла.

## Занятие 4 Гаметогенез

1 Сперматогенез

2 Оогенез

3 Сравнительная характеристика оо- и сперматогенеза

### **Основные понятия по теме**

Цикл развития сперматозоидов – **сперматогенез** включает 4 периода: размножения, роста, созревания и формирования.

Образование сперматозоидов начинается с превращения гоноцитов в *сперматогонии I порядка*. Затем на **стадии размножения** сперматогонии I порядка претерпевают ряд митотических делений (у разных видов животных от 1 до 14) и превращаются в *сперматогонии II порядка*.

За периодом размножения следует **период роста**. На этой стадии деление сперматогоний прекращается. Сперматогонии II порядка увеличиваются в размерах (растут), в их ядрах происходит удвоение хромосом, интенсивно синтезируются белки, РНК, АТФ – идет подготовка ядра к мейотическому делению. Клетки, образующиеся в результате роста из сперматогоний II порядка, называются *сперматоцитами I порядка*.

На **стадии созревания** происходит мейотическое деление сперматоцитов I порядка. В результате редукционного деления мейоза образуются два *сперматоцита II порядка*. После эквационного деления мейоза из каждого сперматоцита II порядка образуются две *сперматиды* с гаплоидным набором хромосом.

На **стадии формирования** сперматиды из округлых клеток превращаются в *сперматозоиды*. Ядро смещается в ту часть клетки, которая станет головкой. Ядро уплотняется и принимает форму головки. Центриоли отходят к противоположному полюсу клетки, располагаются взаимоперпендикулярно по длине оси. Участок цитоплазмы с центриолями превращается в шейку. Акросома образуется путем преобразования АГ. Митохондрии собираются в средней части хвоста.

Согласно делению периодов сперматогенеза в семенных канальцах различают зону размножения, зону роста, зону созревания и зону формирования.

Все стадии сперматогенеза происходят в определенной регулируемой последовательности. Развитие сперматозоидов происходит под влиянием гонадотропного гормона гипофиза.

У человека сперматогенез длится 70 дней  $\pm$  5 дней.

Процесс развития яйцеклетки – **оогенез** включает три периода: размножения, роста, созревания.

На **стадии размножения** происходит ряд митотических делений клеток зачаточного эпителия яичников и образуются *оогонии*.

На **стадии роста** оогонии увеличиваются в размерах и превращаются в *ооциты I порядка*. Рост оогоний неравномерный и делится на два периода:

- 1) *превителогенез* – период малого роста;
- 2) *вителогенез* – период большого роста.

Превителогенез начинается с момента вступления оогонии в процесс мейоза и протекает на стадии интерфазы. В это время оогонии растут за счет собственного синтеза, увеличивается количество РНК, белка, рибосом, митохондрий. Масса ядра и цитоплазмы увеличивается пропорционально.

Вителогенез характеризуется значительным ускорением роста цитоплазмы при неизменном ядре, что изменяет ядерно–плазменное соотношение. В это время оогонии растут за счет поступления веществ из вне.

После вителогенеза ооцит I порядка вступает в **стадию созревания**. Переход к созреванию ооцитов I порядка осуществляется под контролем гонадотропного гормона передней доли гипофиза. В ответ на действие этого гормона фолликулярный эпителий образует гормон прогестерон, который поступает в ооцит и вызывает в нем процессы созревания. В нормальных условиях гонадотропные гормоны выделяются в кровь лишь в определенные периоды цикла развития. Появление в крови гонадотропных гормонов вызывает в фолликулях процессы созревания. В ооците I порядка, готового к созреванию (делению), ядро может быть расположено в центре или у анимального полюса. После воздействия прогестерона начинается редукционное деление мейоза, в результате чего из ооцита I порядка образуются *ооцит II порядка* и *полоцит* (полярное или неправительное тельце). Образовавшиеся клетки переходят к экваци-

онному делению, в результате которого из ооцита II порядка образуется *яйцеклетка* и *направительное тельце*, а из полоцита – два направительных тельца. Т. о., после периода созревания образуются 1 яйцеклетка и 3 направительных тельца. Все клетки имеют гаплоидный набор хромосом.

Функции полярных телец заключаются в «удалении» лишних хромосом и обеспечении питательными веществами яйцеклетки.

У некоторых животных (н-р, у аскариды) период созревания начинается только после проникновения в яйцо сперматозоида. У других животных вхождение сперматозоида происходит после первого деления созревания (н-р, у ланцетника), и, наконец, у многих животных сперматозоид проникает в яйцо только после созревания яйца.

#### **Различия между спермато- и оогенезом:**

- 1) размножение сперматогониев происходит дольше и интенсивнее, чем размножение оогониев;
- 2) рост ооцитов у многих животных идет длительнее, чем рост сперматоцитов;
- 3) каждый сперматоцит дает 4 сперматиды, которые формируются в 4 сперматозоида, каждый ооцит дает только 1 яйцеклетку;
- 4) сперматогенез включает 4 стадии, оогенез – 3;
- 5) оогенез начинается еще до рождения организма;
- 6) оогонии образуются на эмбриональной стадии развития плода (внутриутробно);
- 7) ооциты I порядка остаются в яичнике до овуляции.

#### **Вопросы для самоконтроля**

- 1 Дайте характеристику процессу сперматогенеза.
- 2 Дайте характеристику процессу овогенеза.
- 3 В чём заключаются различия между спермато – и овогенезом.

#### **Лабораторная работа**

Цель: изучение строения половых клеток на разных стадиях развития.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

- 1 Зарисовать схемы ово- и сперматогенеза.

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Деление созревающих яйцеклеток лошадиной аскариды. Матка аскариды».

При малом увеличении в полости матки видно значительное количество яйцеклеток округлой или овальной формы. Надо выбрать яйцеклетки на различных стадиях делений созревания, изучить и зарисовать их при большом увеличении, желательно с иммерсией.

В препарате с хромосомными фигурами первого деления созревания среди яйцеклеток находятся ооциты первого порядка (рисунок 11 А, Б). В их пенистой цитоплазме (1) находится сперматозоид (2), имеющий вид тельца с неясными контурами, внутри которого иногда видны две хромосомы (3). В хромосомах женского ядра хорошо видны их половинки (хроматиды) задолго до наступления мейоза. Поэтому в профазе (А) первого деления созревания хромосомная структура женского ядра имеет вид двух тетрад (4), образованных попарно сближенными гомологичными хромосомами. Иногда в области каждой тетрады видно центральное ахроматиновое веретено (5), которое на концах усечено наподобие веретена растительной клетки (центросома исчезает при развитии яйца аскариды). В анафазе (Б) первого деления мейоза гомологичные хромосомы женского ядра лежат на некотором расстоянии друг от друга: от двух тетрад две хромосомы (6), состоящие каждая из двух половинок, находятся под плазмалеммой, а две другие хромосомы (7), тоже двойные, лежат в периферическом отделе цитоплазмы. В срезе матки, сделанном на другом уровне, среди яйцеклеток надо найти ооциты второго порядка. При подготовке ко второму делению мейоза в цитоплазме ооцита (В) видны две хромосомы, каждая из которых уже расщеплена ранее на свои половинки, образует двойную фигуру, называемую диадой (8). Две другие диады вместе с ничтожным количеством цитоплазмы отделены от яйцеклетки и расположены в околожелточном пространстве (9) в виде первого редукционного тельца – полоцита (10). В анафазе (Г) второго деления мейоза видна хромосомная структура, в которой от каждой диады одна хроматида (11) или половинка расщепившейся по длине хромосомы останется в зрелой яйцеклетке, а другая хроматида (12) отщепится во второе редукционное тельце. При этом первое редукционное тельце сморщится, разделится на два еще более мелких образования и окажется прижатым к оболочке яйца. Сперматозоид

начинает преобразовываться в мужское ядро. Таким образом, в итоге двух делений созревания при оогенезе в отличие от сперматогенеза образуются одна зрелая яйцеклетка и три редукционных тельца.

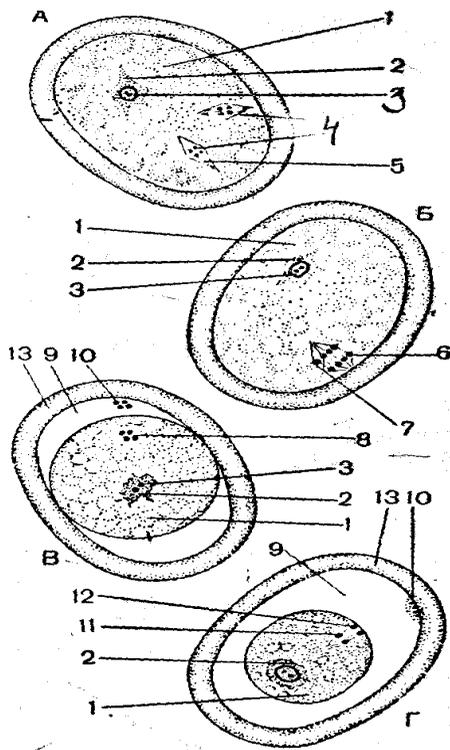


Рисунок 11 – Деление созревающих яйцеклеток лошадиной аскариды [3]

Цитоплазма яйцеклетки на всех этапах созревания имеет пенистое строение, в ней видны многочисленные вакуоли, более крупные в начале созревания, более мелкие в конце созревания. После редукционного деления вследствие сжатия яйцеклетки между оболочкой (13) яйца и цитоплазмой яйцеклетки образуется щель — околожелточное пространство, увеличивающееся во время экваториального деления и служащее местом, в котором располагаются редукционные тельца.

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Сперматогенез. Семенник крысы».

Рассмотреть несколько сечений канальцев и, сопоставив микроскопические картины, восстановить общий ход сперматогенеза. Следует центрировать препарат так, чтобы в одном поле зрения находились три канальца с различными стадиями сперматогенеза.

При большом увеличении (рисунок 12) видно, что канальцы (А, Б, В) окружены тонкой соединительнотканной оболочкой (1), ядра (2) клеток которой имеют палочковидную форму. Стенка канальца выстлана клетками Сертоли, которые являются соматическими и в функциональном отношении идентичны фолликулярным клеткам яичника. Их контуры не различимы из-за большого количества половых клеток. Видны лишь крупные, бедные хроматином ядра овальной, треугольной или конусовидной формы с одним или двумя ядрышками (4).

Во многих канальцах (А) у самой стенки находятся сперматогонии (5) — мелкие клетки с узким, плохо различимым ободком цитоплазмы и относительно крупным, круглым, темноокрашенным ядром. Это самые молодые половые клетки, находящиеся на стадии размножения, о чем свидетельствуют фигуры кариокинетического деления (6). Ближе к просвету канальца располагаются самые крупные половые клетки - сперматоциты первого порядка (7), образовавшиеся в процессе стадии роста. Они отличаются от сперматогоний не только величиной, но и более светлой окраской и иной структурой ядра. Ядерный аппарат сперматоцитов первого порядка претерпевает сложную перестройку, предшествующую стадии созревания. В интерфазном состоянии ядро круглое, бледноокрашенное. В профазе редукционного деления хромосомы конденсируются, утолщаются, попарно сближаются и взаимно перекручиваются. Поэтому ядро выглядит компактным и темноокрашенным. В сперматоцитах первого порядка иногда можно встретить фигуры (8) других фаз редукционного деления, по окончании которых образуются сперматоциты второго порядка. Последние удастся видеть очень редко, поскольку за редукционным делением сразу следует второе деление созревания (эквационное).

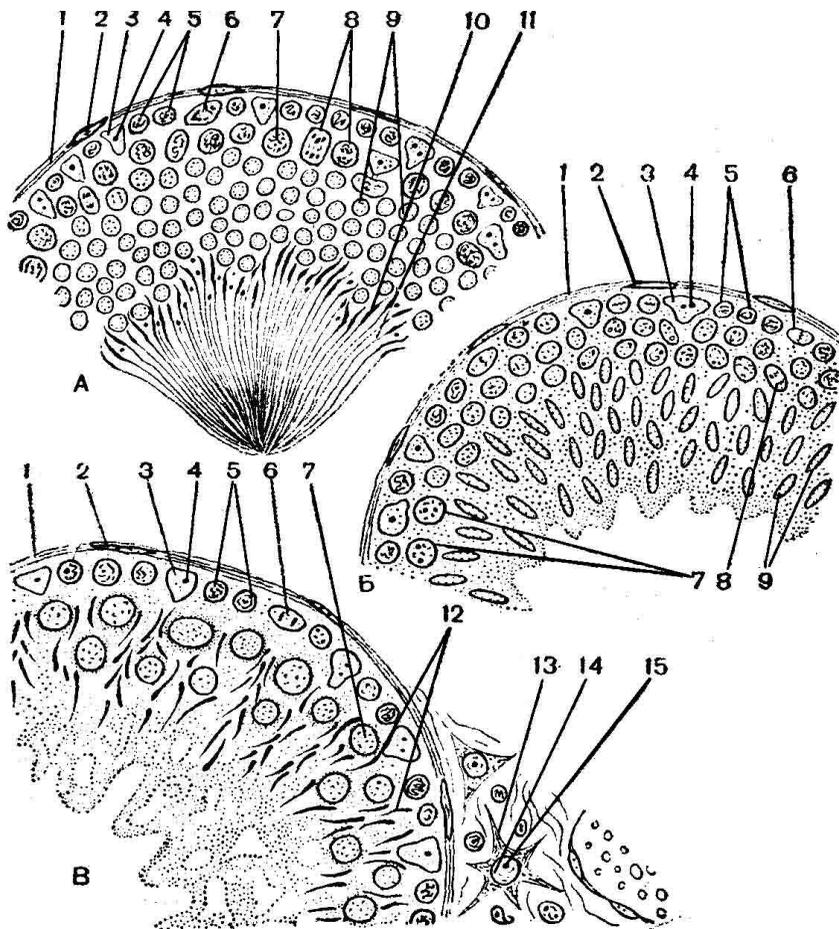


Рисунок 12 – Сперматогенез. Семенник крысы [3]

Образовавшиеся сперматиды (9) располагаются в несколько рядов, ближе к центральному отделу канальца и отличаются от сперматоцитов первого порядка меньшей величиной и бледной окраской ядра, что свидетельствует о деконденсации хромосом.

В процессе стадии формирования сперматиды погружаются в цитоплазму клеток Сертоли и преобразуются в зрелые сперматозоиды (10). Головки последних вытянутой формы и темноокрашенные; хвостовые нити (11) обращены в просвет канальца. В дру-

гих отделах канальцев (Б и В) видны сперматогонии, сперматоциты первого порядка и сперматиды, вступающие в стадию формирования; можно проследить некоторые этапы превращения сперматид (12) в сперматозоиды. В рыхлой соединительной ткани, находящейся между канальцами, располагаются довольно крупные интерстициальные клетки (13) полигональной формы с круглым слабоокрашенным ядром (14) и ядрышком (15), участвующие в обеспечении внутрисекреторной функции семенника.

## Занятие 5 *Оплодотворение*

- 1 Общая характеристика процесса оплодотворения
- 2 Дистантное взаимодействие гамет
- 3 Контактное взаимодействие гамет

### *Основные понятия по теме*

**Оплодотворение** – это вызываемое сперматозоидом побуждение яйца к развитию с одновременной передачей яйцеклетке наследственного материала отца.

Процесс оплодотворения складывается из трёх последовательных фаз: сближения гамет, активации яйцеклетки и сперматозоида, и сингамии.

**Взаимодействия гамет** можно разделить на:

1) *дистантные взаимодействия* – осуществляются на некотором расстоянии, за счёт образования и выделения половыми клетками особых веществ – гамонов;

2) *контактные взаимодействия* – осуществляется непосредственный контакт гамет.

При соприкосновении сперматозоида с яйцеклеткой возникает цепь реакций – **акросомные реакции**. При акросомной реакции разрушается наружная мембрана, покрывающая акросому, освобождаются лизирующие ферменты, которые растворяют яйцевые оболочки. К этому моменту из внутренней мембраны акросомы образуется длинная акросомная трубка. Она вступает в контакт с плазматической мембраной яйцеклетки. В месте контакта образуется выпячивание плазматической мембраны яйцеклетки – *«конус» оплодотворения*.

Плазматические мембраны в месте контакта яйца и акросомной нити сперматозоида сливаются, образуется цитоплазматический мостик, и происходит *плазмोगамия* – объединение цитоплазм обеих гамет, формируется *бугорок оплодотворения*. По цитоплазматическому мостику в цитоплазму яйцеклетки переходят ядро и центриоль сперматозоида. Акросомная реакция завершается встраиванием мембраны сперматозоида в мембрану яйцеклетки. Этот участок отличается повышенной проницаемостью для ионов  $\text{Na}^+$ , что важно для активации яйцеклетки.

Проникновение сперматозоидов в яйцеклетку инициирует ряд процессов, обеспечивающих взаимодействие ядер, и обеспечивает оплодотворение и развитие – **кортикальная реакция**.

Сразу после завершения акросомной реакции через участок мембраны, проницаемый для  $\text{Na}^+$  в яйцеклетку начинается слабый приток ионов натрия. Это приводит к тому, что мембранный потенциал яйцеклетки из отрицательного становится положительным – происходит *деполяризация*. Через 10 секунд начинает освобождаться  $\text{Ca}^{2+}$  из ЭПС. Это формирует пик потенциала действия. Примерно через 60 секунд концентрация  $\text{Ca}^{2+}$  падает до прежнего уровня, и начинается экзоцитоз кортикальных гранул, из которых выделяются вещества, способствующие оплодотворению и предотвращающие полиспермию. Кортикальная реакция начинается в месте вхождения сперматозоида в клетку и протекает в течении 10 – 20 сек. За 1 – 2 минуты образуется оболочка оплодотворения.

У большинства животных сперматозоид входит в яйцеклетку целиком. Войдя в яйцеклетку, сперматозоид поворачивается шейкой вперёд. Вокруг центриоли возникает «полярное сияние», и центриоль становится органом движения. Хромосомы в ядре деспирализуются, исчезают ядерные оболочки и образуются *пронуклеусы*. Перед сближением пронуклеусы прodelьвают сложные движения, которые иногда называют «танцем пронуклеусов». Сначала мужской пронуклеус движется внутрь яйца перпендикулярно поверхности, независимо от положения женского пронуклеуса. Этот отрезок пути называется *дорожкой проникновения*. Затем оба пронуклеуса начинают двигаться друг к другу и образуется *дорожка копуляции*. Конечная стадия сближения пронуклеусов – образование метафазной пластинки деления зиготы.

Непосредственно после проникновения сперматозоида в яйцеклетку начинается интенсивное перемещение составных частей ооплазмы. При этом наблюдается расслоение цитоплазмы – **ооплазматическая сегрегация**. Благодаря ей создается определенная пространственная организация будущего зародыша.

### ***Вопросы для самоконтроля***

1 Дайте общую характеристику процессу оплодотворения и назовите его биологическое значение. Какие типы осеменения существуют?

2 В чём суть дистантного взаимодействия гамет?

3 Охарактеризуйте контактные взаимодействия гамет: акросомную реакцию, активацию яйца, кортикальную реакцию.

### **Лабораторная работа**

Цель: изучение механизма оплодотворения.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Оплодотворение яйцеклетки аскариды».

При малом увеличении надо найти отдельно лежащие яйцеклетки, между которыми видны относительно крупные темноокрашенные клетки конусовидной формы – сперматозоиды. От сперматозоидов животных других видов их отличает форма, отсутствие жгутика, маленькое ядро и блестящее тело, занимающее вершину клетки. На разных этапах оплодотворения морфофункциональная характеристика клеток, участвующих в этом процессе, неодинакова. Поэтому при большом увеличении, желательна с иммерсией, надо изучить несколько яйцеклеток, сопоставить особенности их структурной организации и, таким образом, составить представление о механизме оплодотворения.

Иногда удастся видеть яйцеклетку (рисунок 13, А) в момент внедрения в нее сперматозоида (1). В месте соприкосновения сперматозоида с яйцеклеткой хорошо виден «конус», или «воспринимающий» бугорок оплодотворения (2). В этой области происходит взаимодействие мембран обеих половых клеток, локальный лизис желточной оболочки, образование акросомной нити и проникновение сперматозоида в яйцеклетку (Б), после чего образуется оболочка оплодотворения (3), препятствующая проникновению других сперматозоидов. Сперматозоид перемещается в центральную часть яйцеклетки (В, Г) и приобретает вид тельца с расплывчатыми контурами, внутри которого иногда заметны две темноокрашенные хромосомы (4). Конденсация хромосом ядра (5) яйцеклетки и растворение ядерной мембраны свидетельствуют о начале делений созревания. На всех этапах оплодотворения яйцеклетки пеннистая цитоплазма (6) содержит относительно крупные многочисленные

вакуоли (7). Специальные исследования говорят о значительном снижении в ней синтетических процессов.

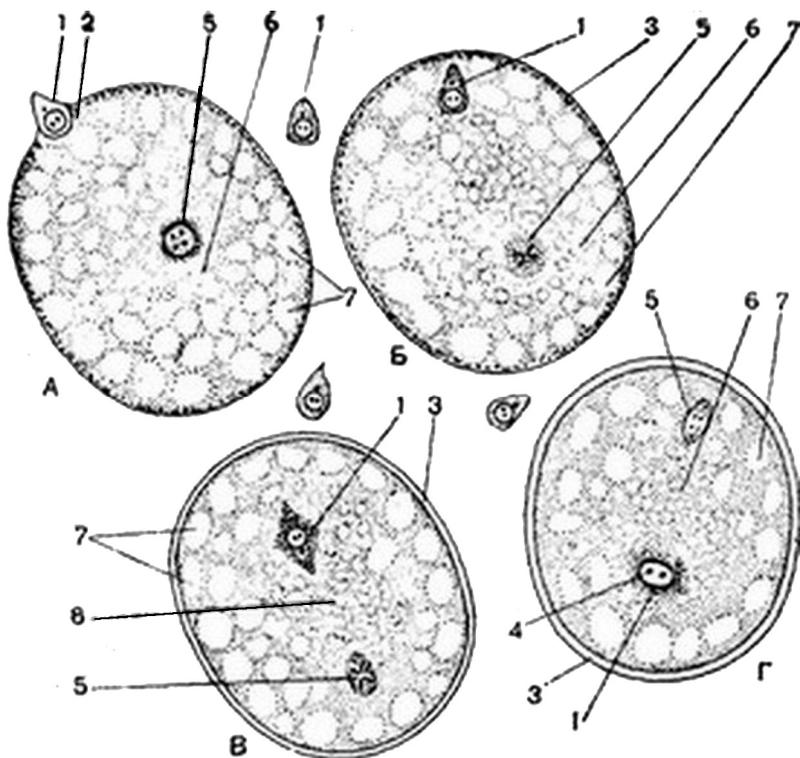


Рисунок 13 – Оплодотворение яйцеклетки аскариды [3]

## Занятие 6 Дробление

- 1 Общая характеристика процесса дробления
- 2 Типы дробления
- 3 Типы бластул

### *Основные понятия по теме*

После оплодотворения наступает период развития, который называется *дроблением*. Дробление – это ряд непрерывно следующих одно за другим митотических делений зиготы, в результате которых одна клетка – оплодотворенное яйцо, превращается в многоклеточный комплекс. Вдавливанию цитоплазмы, по которым происходит деление, называются *бороздами дробления*. Они могут иметь различные направления: меридиальное, экваториальное, широтное, тангенциальное.

Процесс деления зиготы называется **делением дробления**, т. к. образующиеся клетки – бластомеры, не увеличиваются в размерах.

Период дробления заканчивается образованием первой стадии развития зародыша – **бластулой**, стенка которой образована клетками – **бластомерами**. Значение делений дроблений заключается в образовании многоклеточного зародыша, в восстановлении ядерно – плазменных соотношений, характерных для соматических клеток. Характер дробления зависит от типа яйцеклетки.

### *Классификация типов дробления:*

1) **полное (голобластическое) дробление** – полное разделение яйца и бластомеров бороздами дробления (а-, олиго-, мезолецитальные, изолецитальные, некоторые телolecитальные).

Если в результате дробления образуются бластомеры равной величины, то дробление называется *равномерным*, а если неодинаковые бластомеры – *неравномерным*.

При неравномерном дроблении на анимальном полюсе образуются микромеры, а на вегетативном – макромеры, т. к. скорость дробления на анимальном полюсе выше (телolecитальные яйца). Примером равномерного голобластического дробления является дробление яйцеклетки у ланцетника. Полное неравномерное дробление характерно для лягушки;

2) **частичное (меробластическое) дробление** – борозды дробления не проникают глубоко внутрь яйца, большая часть яйца оказывается вне сегментации. Частичное дробление у разных животных оказывается своеобразным.

Различают следующие типы меробластического дробления:

а) **поверхностное дробление** (полилецитальные, централецитальные яйцеклетки) – наблюдается разделение поверхностного слоя цитоплазмы с одиночными ядрами посредством перегородок, направленных нормально к поверхности яйца. Центральная часть яйца остаётся не разделившейся;

б) **дискоидальное дробление** (полилецитальные, телолецитальные яйцеклетки) – процессы дробления проходят только на анимальном полюсе (где расположено ядро), в результате образуется бластодиск. Такой тип дробления характерен для яиц птиц, пресмыкающихся, хрящевых и костных рыб.

Дробление завершается образованием 1 стадии развития зародыша – **бластулой** (росток, зачаток). Типичная бластула покрыта снаружи однослойной *бластодермой* – эпителиоподобным слоем бластомеров. По форме бластула напоминает пузырёк с полостью внутри – *бластоцель*. Анимальная часть бластулы называется *крышей*, а вегетативная часть – *дном*.

Строение бластулы зависит от типа дробления яйца, а тип дробления определяется количеством и расположением желтка в яйце.

**Типы бластул:**

1) **целобластула** – формируется из гомо- и изолецитальных яиц. Состоит из тонкой однослойной бластодермы с одинаковыми бластомерами и обширного бластоцеля. Образуется в результате полного равномерного дробления. Типична для иглокожих, кишечнополостных;

2) **стерробластула** – бластула со стенкой равномерной толщины и очень маленьким, центрально расположенным бластоцелем. Характерна для моллюсков, червей, млекопитающих;

3) **амфибластула** – состоит из неодинаковых микромеров и макромеров. Бластоцель небольшой и смещен к анимальному полюсу из-за загруженности клетки желтком. Характерна для мезолецитальных яиц рыб и амфибий;

4) **перибластула** – возникает при поверхностном дроблении. Бластодерма состоит из одного слоя клеток. Полость бластоцеля заполнена желтком. Характерна для центролецитальных яиц членистоногих;

5) **дискобластула** – возникает при дискоидальном дроблении. В результате образуется состоящий из нескольких клеточных слоев диск, лежащий на желтке. Диск несколько выгибается над желтком и образуется полость – бластоцель. Характерна для полилецитальных яиц рыб, пресмыкающихся и птиц.

### ***Вопросы для самоконтроля***

- 1 Дайте общую характеристику процессу дробления.
- 2 В чём заключается биологическое значение процесса дробления?
- 3 На каких признаках основаны классификации типов дробления?
- 4 Какие типы дробления существуют?
- 5 Какие типы строения бластулы существуют?

### **Лабораторная работа**

Цель: изучение механизмов дробления яиц животных разных систематических групп.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Дробление яиц лошадиной аскариды».

В яйцах (рисунок 14, А) непосредственно после завершения внутренней фазы оплодотворения расщепившиеся вдоль хромосомы отходят двумя комплексами в направлении центриолей (1) – возникает анафаза с двумя дочерними звездами хромосом (2). От центриолей к дочерним звездам протянуты микротрубочки ахроматинового веретена (3). В ранней телофазе (Б) хромосомы в каждой дочерней группе теряют правильность очертания, становятся зубчатыми, бледнеют и одновременно намечается начальная перетяжка зиготы (4). В поздней телофазе (В) хромосомы деконденсируются, включаются в обменные процессы клетки и окончательно теряют свою видимую обособленность. Лучистость вокруг центриолей

и ахроматиновое веретено исчезают, центриоли удваиваются. От ахроматинового веретена сохраняется его бывшая экваториальная область, сильно уплотнившаяся и сократившаяся. В этом месте образуется перетяжка, отделяющая бластомеры (части зародыша) друг от друга. В яйцах, завершивших первое деление (Г), можно видеть два бластомера (5) одинаковой величины, на образование которых израсходован весь материал зиготы. Это свидетельствует о полном и равномерном дроблении. В пенистой цитоплазме (6) бластомеров находится интерфазное ядро с глыбками хроматина и ядрышком (7). Иногда около ядра видны удвоенные центриоли. На следующих стадиях дробления (Д, Е, Ж) происходят митозы и, таким образом, увеличивается число клеток при отсутствии роста зародыша: бластомеры не увеличиваются в размерах, в их ядрах происходит только дупликация ДНК. Вследствие этого в результате дробления ядра не уменьшаются в своих размерах, в то время как объем цитоплазмы уменьшается почти вдвое после каждого деления. На ранних этапах дробления в яйцах отчетливо видны редуccionные тельца: первые два тельца (8) – под оболочкой (9) яйца, третье (10) – или на поверхности зародыша, или в околожелточном пространстве (11).

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Дробление яйца лягушки. Меридиональный срез икринки».

Дробящееся яйцо лучше изучать при малом увеличении. Препарат надо ориентировать анимальным полюсом вверх. Икринки, используемые для приготовления препаратов, обычно состоят из 2, 4, 8 и более бластомеров, не все из которых попадают в плоскость сечения. Поэтому их число на срезе чаще всего, меньше, чем в целой икринке. Наличие на срезе (рисунок 15, А) двух бластомеров (1), отделенных меридиональной бороздой дробления (2), свидетельствует, что данный срез сделан с икринки на стадии двух или четырех бластомеров. Обнаружение на срезе (Б) двух анимальных микромеров (3) и двух вегетативных макромеров (4), отделенных меридиональной и широтной (5) бороздами дробления, свидетельствует, что срез сделан с икринки на стадии восьми бластомеров. На срезах (В) с большим числом бластомеров сохраняются микромеры и макромеры, и в известной мере удается определить характер борозд дробления. Обращает внимание отчетливое разделение

бороздами анимальных бластомеров, их значительная пигментация и небольшие размеры по сравнению с макромерами. Срезы дробящихся яиц лягушки иллюстрируют их полное, неравномерное дробление.

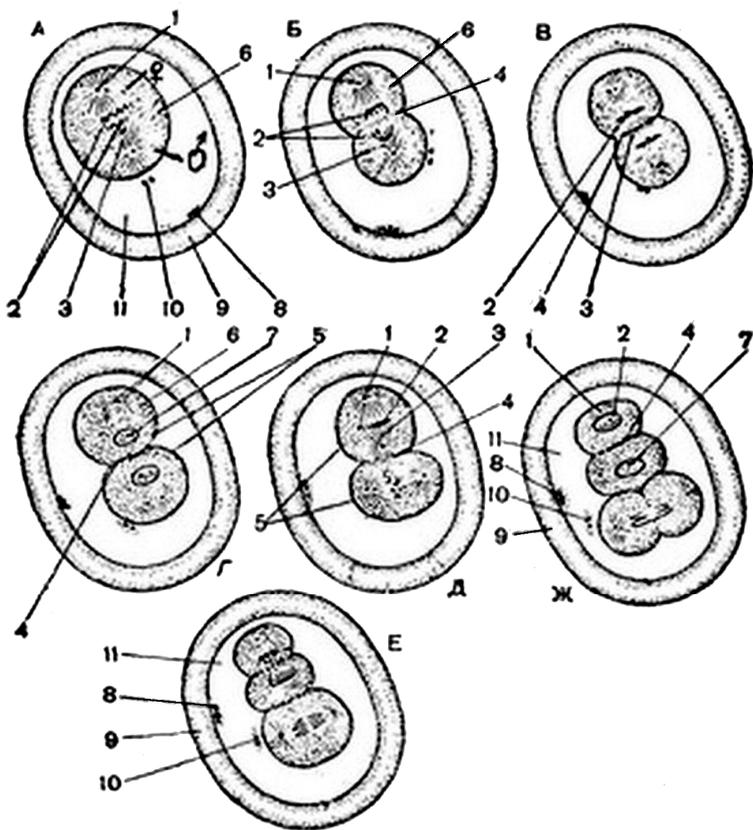


Рисунок 14 – Дробление яиц лошадиной аскариды [3]

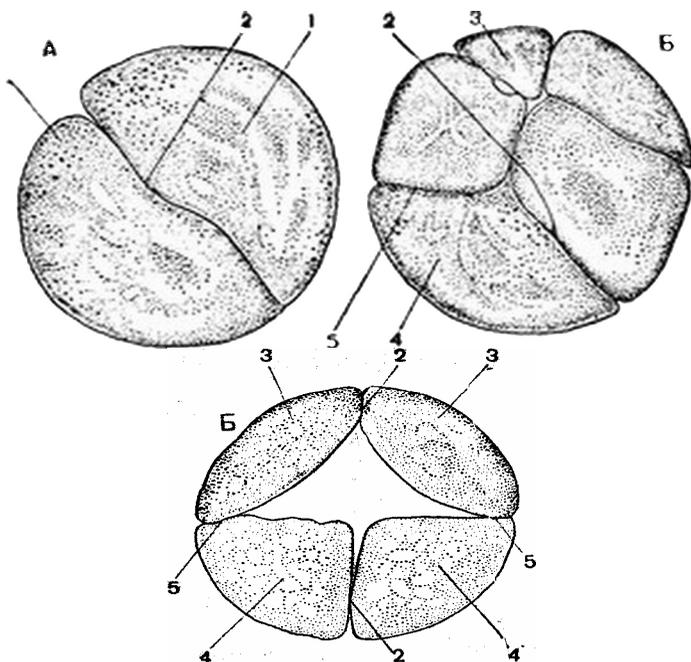


Рисунок 15 – Дробление яйца лягушки. Меридиональный срез икринки [3]

## **Занятие 7 Развитие амфибий. Гастроуляция. Нейруляция**

- 1 Общая характеристика процесса гастроуляции
- 2 Способы гастроуляции
- 3 Способы закладки мезодермы
- 4 Особенности процессов гастроуляции и нейруляции у амфибий

### **Основные понятия по теме**

После прохождения стадии бластулы в зародыше начинаются интенсивные передвижения, как отдельных клеток, так и обширных участков стенки бластулы, приводящие к тому, что однородный зародыш расчленяется на два или три слоя, которые называются *зародышевыми листками*. Самый внутренний зародышевый листок – **энтодерма**, внешний – **эктодерма**. Эти листки образуются у зародышей всех многоклеточных животных, за исключением губок (у них нет деления на 2 зародышевых листка). У всех животных, кроме кишечнополостных и губок, формируется ещё и третий, средний зародышевый листок – **мезодерма**, располагающийся между двумя первыми.

Процесс расслоения на зародышевые листки называется **гастроуляцией**, а сам зародыш на стадии расслоения – **гастроулой**.

### **Способы гастроуляции:**

1) **иммиграция** (выселение) – открыт в 1884 году И. Мечниковым у гидромедуз и считается эволюционно наиболее древним. Сводится к выселению (иммиграции) в полость бластоцеля отдельных клеток из стенки бластулы. Клетки, мигрирующие внутрь, становятся *энтодермой*, а оставшиеся наружи – *эктодермой*;

2) **деламинация** – наблюдается у кишечнополостных, дробление которых заканчивается сплошной морулой без полости. Деламинация сопровождается расслоением клеток бластодермы при помощи плазматической мембраны на два слоя: экто- и энтодерму;

3) **инвагинация** (впячивание) – внутрь бластоцеля входят не отдельные клетки, а целый участок клеточного пласта. Впячивание образует первичный кишечник – *архентерон* (гастроцель, гастральная полость), который сообщается с окружающей средой пер-

вичным ртом – *бластопором*. Края бластопора называются губами. Судьба бластопора у разных животных различна. У червей, моллюсков и членистоногих первичный рот развивается, дифференцируется и превращается в рот взрослого организма. Эти животные называются *первичноротыми*. У иглокожих и хордовых бластопор превращается в анальное отверстие, а рот возникает на противоположном конце тела в результате особых формообразовательных процессов – это *вторичноротые* животные;

4) *эпиболия* (обрастание) – характерна для телолецитальных яиц. При эпиболии быстро дробящиеся бластомеры анимального полюса обрастают медленно дробящиеся бластомеры вегетативного полюса. Из микромеров таким образом формируется эктодерма, а из макромеров – энтодерма;

5) *смешанный* – содержит элементы 4-х названных типов.

#### **Способы закладки мезодермы:**

1) *телобластический* – встречается у спирально дробящихся яиц первичноротых животных. Во время гастрюляции на границе между экто – и энтодермой, по бокам бластопора, закладываются две большие клетки – *телобласты*. Они делятся и образуют популяцию или клон мелких клеток, располагающихся между экто – и энтодермой и образующих мезодермальную пластинку. Телобласты, давая новые и новые поколения клеток мезодермы, сами остаются на заднем конце зародыша. По этой причине такой способ образования мезодермы называется телобластическим (*telos* – конец).

Затем мезодермальный пласт разделяется поперечными бороздами на *сомиты*, которые делятся на два листка: наружный – *париетальный* и внутренний – *висцеральный*. Между этими листками путём расхождения клеток образуются участки вторичной полости или *целома*;

2) *энтероцельный* – свойственен вторичноротым животным (иглокожие, низшие хордовые). При энтероцельном способе закладки совокупность клеток формирующейся мезодермы появляется в виде карманоподобных выступов первичного кишечника (происходит впячивание его стенок внутрь бластоцеля). Затем эти выпячивания отшнуровываются, из стенок пузырьков образуется мезодерма, а из полости – *целом*.

### ***Вопросы для самоконтроля***

- 1 Охарактеризуйте процесс гастрюляции.
- 2 Какие способы гастрюляции вы знаете?
- 3 Назовите и охарактеризуйте способы закладки мезодермы.
- 4 Перечислите особенности гастрюляции у амфибий.
- 5 Расскажите о нейруляции амфибий.

### **Лабораторная работа**

Цель: изучение механизма гастрюляции и нейруляции у амфибий.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Бластула (зародышевый пузырь) лягушки. Меридиональный срез».

Объект можно изучать при малом увеличении. Препарат демонстрирует не только особенности строения бластулы лягушки, но и общие черты бластул разных животных. Последнее свидетельствует об общности происхождения органического мира и служит примером параллелизма в эволюционном развитии структур. При удачном сечении зародыша (рисунок 16) видна его пигментированная анимальная часть — крыша (1), светлая, вегетативная часть — дно (2) и расположенная между ними экваториальная или «краевая» зона (3). Сохранение расположения этих участков яйца в бластуре объясняется тем, что в процессе дробления материал зиготы почти не перемещается, а лишь разделяется на все большее количество клеток; в сущности происходит распределение единой цитоплазмы яйца между образующимися бластомерами.

Стенка бластулы – бластодерма (4) многослойна; бластомеры расположены на нескольких уровнях, не образуя правильного ряда, что обусловлено особенностями дробления (к меридиональным и широтным бороздам присоединяются и тангенциальные, параллельные поверхности зародыша). Вследствие неодинаковой толщины бластодермы полость бластулы – бластоцель (5) расположена эксцентрично, ближе к анимальному полюсу. В анимальной части стенка бластулы тонкая, состоит из 2 – 3 рядов мелких, сплюснутых клеток многогранной формы, содержащих пигментные зерна и образующих эпителиоподобный пласт. В вегетативной час-

ти стенка толстая, состоит из многих слоев беспорядочно расположенных, местами разобщенных небольшими щелями крупных клеток многогранной и округлой формы, загруженных желточными включениями.

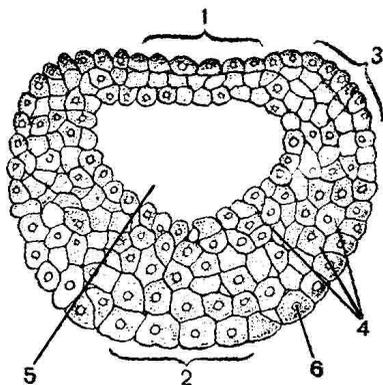


Рисунок 16 – Бластула лягушки [3]

В «краевой» зоне стенка бластулы образована клетками средней величины, содержащими небольшое количество пигментных зерен и желточных включений. Их форма и окраска отражают постепенный переход от клеток анимального полюса к клеткам вегетативного полюса. Бедные хроматином ядра (6) бластомеров находятся в состоянии биохимической активности; в них происходит репликация ДНК и синтез РНК, фигуры митоза наблюдаются редко, так как большая часть жизненного цикла соответствует интерфазному периоду. Митоз при дроблении протекает очень быстро. Бластомеры различаются по морфологическим признакам, биохимическим свойствам, функциональным особенностям и потенции к развитию. Региональные различия свидетельствуют о начале дифференцировки будущих зародышевых листков – эктодермы, хордомезодермы, энтодермы.

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Гаструла лягушки. Сагиттальный разрез».

Препарат следует ориентировать спинной стороной зародыша вверх (на этой стороне наиболее четко обозначена складка обрастания) и изучить при малом увеличении.

В зависимости от степени завершенности процесса гаструляции различают раннюю, среднюю и позднюю гаструлу. На срезе ранней гаструлы (рисунок 17, А) видны два зародышевых листка – эктодерма (1) и энтодерма (2) и первичная полость тела – бластоцель (3). Эктодерма покрывает большую часть наружной поверхности зародыша, многослойна, состоит из пигментированных клеток. Энтодерма в основном находится внутри зародыша, представлена крупными клетками, содержащими желточные включения. Эктодерма и энтодерма образовались вследствие обрастания более активной анимальной половиной бывшей бластулы ее вегетативной половины. Этот процесс быстрее распространился по спинной стороне зародыша, где край обрастания становится дорзальной губой бластопора – зародышевого отверстия. На брюшной стороне зародыша край обрастания заметен слабее и представлен едва намечающейся вентральной губой (5) бластопора. Между губами бластопора находится несколько выступающая из зародыша желточная пробка (6), состоящая из крупных энтодермальных клеток. В месте границы серого серпа бывшей зиготы с вегетативной частью находится небольшое углубление – зачаток полости первичной кишки (7). На тотальном препарате это углубление представлено серповидной бороздкой, возникшей вследствие инвагинации и иммиграции части клеток будущей хорды и энтодермы. На срезе средней гаструлы (Б) видна возникшая вследствие удлинения и углубления серповидной бороздки полость первичной кишки – гастроцель. Крыша гастроцели (8) образована подвернувшимся через вентральную губу бластопора материалом серого цвета, представляющим зачаток спинной струны или хорды. Дно (9) первичной кишки образовано клетками вегетативного полюса бывшей бластулы. Эти клетки образуют также тонкую перегородку (10), отделяющую бластоцель от гастроцели. Таким образом, на этой стадии внутрь зародыша переместился материал серого серпа и непигментированных клеток вегетативной части бластулы.

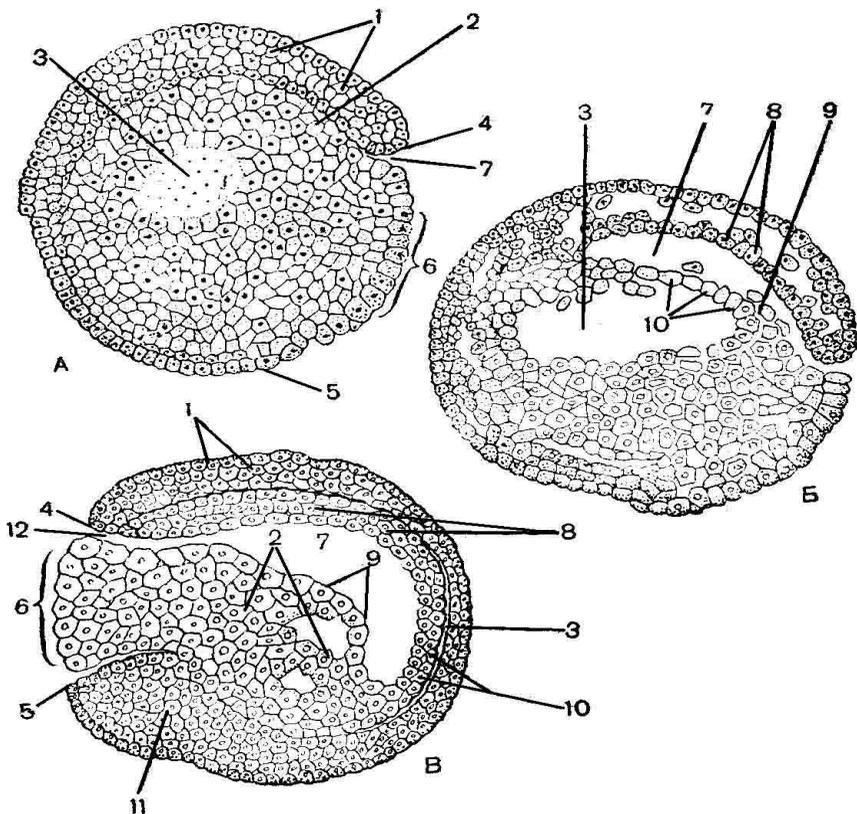


Рисунок 17 – Гастроула лягушки. Сагиттальный разрез [3]

На срезе поздней гастроулы (В) бластоцель увеличена в размере, бластоцель в виде узкой щели смещена к периферии, зачаток хорды свернут в плотный тяж вакуолизированных клеток, вентральная и дорсальная губы бластопора четко обозначены; боковые губы, складка обрастания, замкнутая по кругу, видны в общем виде только на тотальном препарате. Материал «краевой» зоны бывшей бластулы, подвернувшийся через боковые губы бластопора, распространяется внутрь зародыша и дает начало среднему зародышевому листку - мезодерме (11). В отличие от ланцетника мезодерма амфибий перемещается вперед и вентрально между эктодермой и энтодермой и не входит в состав стенки первичной кишки. Мате-

риал будущей хорды погружается в глубь зародыша, поэтому первичная кишка некоторое время оказывается незамкнутой на своей дорсальной стороне. Бластопор (12) в отличие от ланцетника прикрыт желточной пробкой и имеет вид узкой щели, расположенной между желточной пробкой и дорсальной губой.

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Нейрула лягушки. Поперечный срез зародыша».

Надо ориентировать срез спинной поверхностью зародыша кверху и изучить при малом увеличении. На спинной стороне эктодерма несколько утолщена. Нейруляция индуцируется взаимодействием материала будущей хорды и расположенного над ним участка дорсальной эктодермы. В силу их непосредственного контакта и пространственной взаимосвязи материал хорды сворачивается в плотный тяж клеток, а эктодерма дифференцируется и образует нервную пластинку. Последняя утолщается, становится плоской, затем изгибается в желобок. На срезе (рисунок 18, А) видны нервные валики (1) и ограниченная ими нервная пластинка (2). Толщина этих образований обусловлена как увеличением высоты образующих их клеток, так и нагромождением клеток друг на друга. Цитоплазма этих клеток содержит пигментные зерна и небольшое число желточных включений; ядра лежат на разных уровнях, бедны хроматином, бледноокрашенные, что свидетельствует об их функциональной активности. Клеточный материал нервных валиков и нервного желобка почти однороден. Однако клетки нервных валиков отличаются меньшей величиной, неправильным расположением и большим содержанием пигмента. Остальная часть эктодермы кожная (3). Она в основном однослойна, образована мелкими, темноокрашенными клетками кубической формы, цитоплазма которых содержит пигментные зерна; ядра бедны хроматином.

Под нервным желобком находится хорда (4), состоящая из плотнорасположенных клеток с четко выраженными границами, цитоплазмой, содержащей небольшое количество пигментных зерен и желточных включений, с бедными хроматином ядрами. Первичная кишка замкнута. Ее полость (5) в виде узкой щели расположена эксцентрично, нижняя, более толстая стенка (6) кишки состоит из крупных клеток, цитоплазма которых богата желточными

включениями. Светлые участки в клетках соответствуют расположению ядер. Часть клеток, ближайших к просвету кишки, разрушена, что свидетельствует о процессе их ассимиляции.

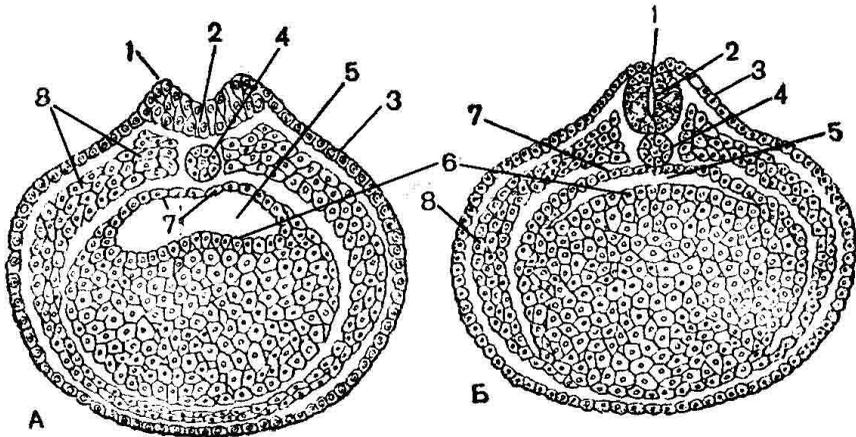


Рисунок 18 – Нейрула лягушки. Поперечный срез зародыша [3]

Клетки, подлежащие усвоению зародышем, в своей совокупности составляют желточную энтодерму. Верхняя стенка (7) первичной кишки тонкая, состоит из клеток, относящихся к кишечной энтодерме. Мезодерма (8), образованная из материала «краевой» зоны бывшей бластулы, представлена плотным пластом однородных клеток и имеет вид двух клиньев, соединяющихся на брюшной стороне зародыша. Широкие основания этих клиньев располагаются по бокам от хорды, а их узкие вершины распространяются вентрально между эктодермой и энтодермой. На срезе поздней нейрулы лягушки (рисунок 18 Б) видно, что нервные валики (1) срослись, а нервный желобок свернут в нервную трубку (2).

## **Занятие 8 Развитие птиц. Зародышевые образования**

### 1 Развитие птиц

#### **Основные понятия по теме**

Приспособление высших позвоночных к наземной среде обитания прежде всего связано с появлением ряда адаптивных черт в их эмбриональном развитии: образованием плотной кожистой или известковой скорлупы у яйцекладущих форм, специальных эмбриональных оболочек – **амниона** и **серозы** (представляющих собой складки бластодермы) и особо зародышевого органа – **аллантоиса** (вырост задней кишки зародыша).

Для всех амниот характерно разделение материала зародыша на две части: собственно *зародышевую*, из которой формируется взрослый организм, и окружающую его *внезародышевую*, которая и превращается в зародышевые оболочки или гомологичные им части зародыша млекопитающих.

#### **Развитие птиц.**

Яйца птиц полилецитальны по количеству желтка и телолецитальны по его расположению. Дробление дискоидальное. Центральная часть бластодиска, из которой впоследствии развивается сам зародыш, называется **зародышевым щитком**. Из более периферической части бластодиска развиваются внезародышевые органы. Внешний край бластодиска называется краем обрастания. Края обрастания стелются по желтку и частично погружены в него.

Наиболее характерный признак гастрюляции у амниот – её двухфазность: в первой фазе гастрюляции от бластодиска внутрь отчленяется **гипобласт**, который дает начало внезародышевой части энтодермы. После отчленения гипобласта верхний слой бластодиска называется **эпибластом**. Во второй фазе гастрюляции от эпибласта отделяется мезодерма, а также зародышевая энтодерма. После этого в составе эпибласта остается лишь одна эктодерма.

Первая фаза гастрюляции у птиц протекает в яйцеводах до откладки яиц. У одного из краёв зародышевого щитка (который впоследствии окажется задним) происходит усиленное отделение клеток будущего гипобласта. Вначале они расположены несколькими

изолированными скоплениями, в дальнейшем сливающимися в одно. Это явление названо *множественной инвагинацией* или *множественной иммиграцией* клеток гипобласта. Эти клетки распространяются затем под всей поверхностью бластодиска.

В дальнейшем наиболее важные процессы происходят в эпибласте. По периферии его наблюдаются сложные движения клеток, из которых преобладает конвергенция (схождение клеток) к заднему концу бластодиска: там появляется сгущение клеток эпибласта в виде продольного тяжа – **первичной полоски**. На переднем конце первичной полоски формируется особенно плотное клеточное сгущение – **гензеновский узелок**. Конвергенция клеток представляет собой ритмический процесс, связанный с периодическими сокращениями бластодиска.

Первичная полоска по клеточному составу непостоянна: к ней непрерывно подтекают спереди и сбоку все новые клетки эпибласта, но они в ней не задерживаются, а мигрируют из неё вглубь, распространяясь в промежутке между эпибластом и гипобластом. Вселение клеток эпибласта происходит по средней линии первичной полоски и особенно интенсивно на её переднем конце. Поэтому через несколько часов после возникновения полоска приобретает желобок по средней линии, а на месте гензеновского узелка появляется *первичная ямка*. Первичная полоска с желобком называется первичной бороздкой. Раньше всего из передней части первичной бороздки мигрирует материал энтобласта. Он смещается в виде узкой полосы к самому переднему концу зародыша и образует впоследствии *головную кишку*. Позже часть этого материала смещается назад и участвует в образовании среднего и заднего отделов кишечника.

Материал мезобласта мигрирует вперед и располагается между эпибластом и зародышевой энтодермой. Центральная часть мезобласта дает начало головной мезодерме и хордальному выросту, впоследствии превращающемуся в хорду. Латеральные области мезобласта дают начало мезодерме будущих сомитов – осевой мезодерме.

По мере ухода клеток из первичной бороздки она все более укорачивается и материал гензеновского узелка смещается назад по бластодиску.

Внезародышевые части, гипобласт и эпибласт, расположенные на периферии зародышевого диска, продолжают обрастать желток, формируя желточный мешок. В пространство между гипобластом и эпибластом желточного мешка внедряются клетки внезародышевой мезодермы. Они образуют скопления – так называемые кровяные островки. Наружные клетки этих скоплений образуют эндотелиальные стенки сосудов внезародышевой части системы кровообращения, а из тех клеток, которые оказались в просвете сосудов, образуются форменные элементы крови.

### **Лабораторная работа**

Цель: изучение формирования зародышевых образований у птиц.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Первичная полоска. Зародыш цыпленка в конце суток инкубации».

При малом увеличении (рисунок 19) или с помощью лупы надо ориентировать зародышевый бластодиск широкой светлой частью кверху. Эта часть соответствует переднему концу зародыша. Внутренний отдел бластодиска свободен от желтка. Его называют светлым полем (1). Грушевидная центральная часть светлого поля — зародышевый щиток (2) образовался вследствие сгущения клеточного материала, идущего на построение тела зародыша. Наружный отдел бластодиска содержит желток. Его называют темным полем (3). По средней линии светлого поля от заднего, суженного конца к переднему располагается первичная полоска (4), образующая на переднем конце расширение — гензеновский узелок (5). Формированию этих структур предшествовало движение клеток по краям бластодиска. Столкнувшиеся у его заднего конца клеточные потоки слились и образовали по средней линии клеточный тяж. В средних участках щитка клетки продвигались медленнее. Поэтому и образовался гензеновский узелок. По первичной полоске проходит светлый желобок — первичная бороздка (6), переходящая в области гензеновского узелка в первичную ямку (7). Эти два углубления образовались вследствие миграции клеток в промежутки между эктодермой и энтодермой. Материал мезодермы подвернулся и

мигрировал под эктодерму через боковые края первичной бороздки, а материал хорды — через передний край первичной ямки. Заложка мезодермы видна в виде боковых теней (8) около первичной полоски и гензеновского узелка.

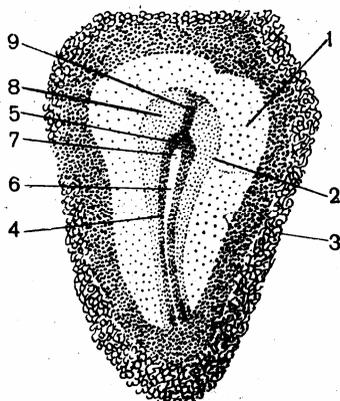


Рисунок 19 – Первичная полоска. Зародыш цыпленка в конце суток инкубации [3]

Материал хорды (головной отросток) иногда виден под эктодермой в виде продольной тени (9), идущей от гензеновского узелка к головному концу зародыша. Сопоставление зародышевого щитка цыпленка с гастролой лягушки демонстрирует определенное сходство их строения. Края первичной бороздки по своему значению соответствуют боковым губам бластопора, передний край первичной ямки — дорсальной губе, первичные бороздка и ямка — бластопору. Материал хорды и мезодермы в том и другом случае переместился под эктодерму и расположен вдоль тела зародыша на его спинной стороне.

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Первичная бороздка. Поперечный разрез зародыша цыпленка».

При малом увеличении (рисунок 20, А) надо ориентировать объект так, чтобы его средняя часть была в центре поля зрения, а

плотный и широкий клеточный слой с небольшим углублением – сверху. Скопление клеток в центре объекта представляет собой первичную полоску (1). Сверху имеется углубление – первичная бороздка (2), образовавшаяся вследствие миграции клеток под эктодерму. По обе стороны от первичной полоски зародышевый материал разделен на зародышевые листки: поверхностно расположенную, более мощную, плотную, многослойную эктодерму (3), находящуюся на желтке тонкую, однослойную кишечную энтодерму (4) и лежащую между ними рыхлую мезодерму (5). Надо изучить и зарисовать зародышевые листки при большом увеличении (Б, В). Эктодерма первичной полоски образована высокими, прилежащими друг к другу клетками, митотически активные ядра (6) которых расположены на разных уровнях. По мере удаления от первичной полоски эктодерма истончается, приобретая вид двурядного (7), а затем и однослойного пласта (8) кубических клеток. В периферических частях бластодиска внезародышевая эктодерма представлена тонкой пластинкой из плоских клеток.

В мезодерме, ближайшей к первичной полоске, клетки расположены компактно, их ядра (9) образуют густое скопление. В периферических участках мезодермы клетки звездчатой или веретенообразной формы расположены рыхло, образуя синцитий (10). Внезародышевая кишечная энтодерма представлена тонким, однослойным листком уплощенных клеток. Желточная энтодерма (11) утолщена особенно в области темного поля, образована клетками неправильной отростчатой формы, ядра (12) которых видны среди многочисленных желточных шаров (13), глыбок и вакуолей (14). Эти клетки вырабатывают ферменты, расщепляющие желток, и всасывают питательные вещества. Край обрастания представляет собой малодифференцированную бластодерму, которая в процессе обрастания желтка расслаивается на внезародышевую эктодерму и желточную энтодерму.

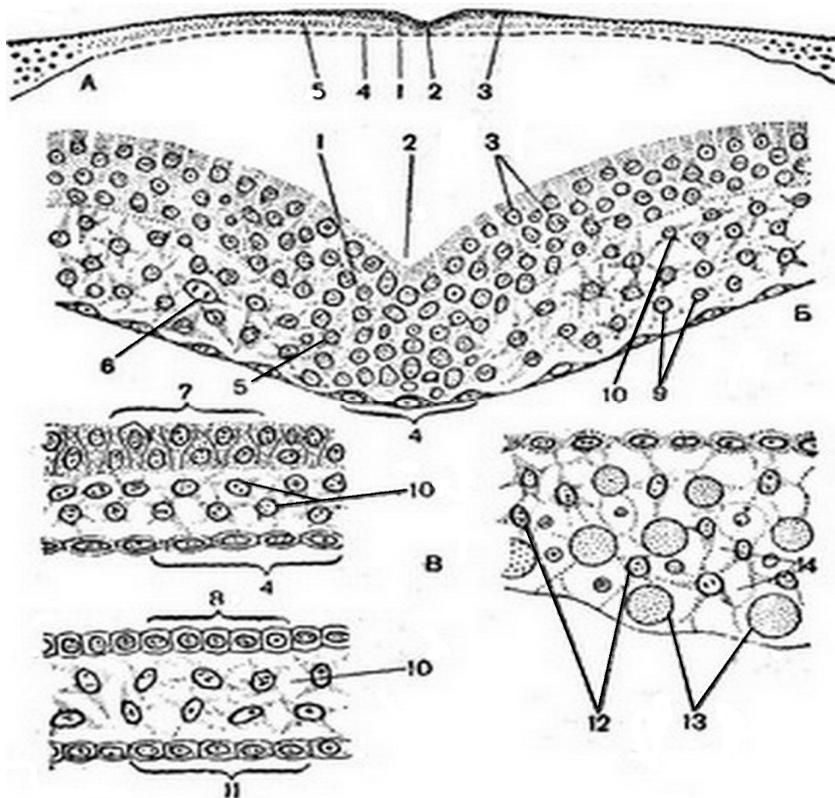


Рисунок 20 – Первичная бороздка. Поперечный разрез зародыша цыпленка [3]

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Сомиты, хорда и нервная трубка. Поперечный разрез зародыша цыпленка».

При малом увеличении надо ориентировать объект (рисунок 21) нервной трубкой (1), имеющей форму овала со щелевидной полостью (2) кверху. Ниже, под нервной трубкой находится хорда (3). Верхняя поверхность зародыша образована эктодермой (4); нижняя — кишечной энтодермой (5), над которой лежат тонкостенные полости — закладки будущих дуг аорты (6). По бокам от нервной трубки находится мезодерма, представленная сомитами (7), сегментными ножками — нефротомами (8) и спланхнотомами. Париетальный (пристенный) листок (9) спланхнотомы

обращен к эктодерме, а висцеральный (внутренний) листок (10) — к энтодерме. Между листками спланхнотома находится вторичная полость тела — целом (11). В периферических частях препарата видны внезародышевая эктодерма (12), внезародышевые листки мезодермы — париетальный (13) и висцеральный (14) — и желточная энтодерма (15).

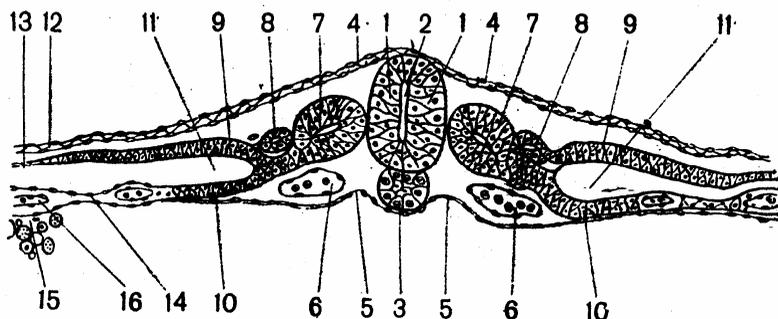


Рисунок 21 – Сомиты, хорда и нервная трубка. Поперечный разрез зародыша цыпленка [3]

Эти структуры в дальнейшем принимают участие в образовании туловищной и амниотической складок и стенок желточного мешка. Между желточной энтодермой и внезародышевым висцеральным листком мезодермы находятся кровяные островки (16), из которых будут развиваться кровеносные сосуды.

4 Рассмотреть и зарисовать препарат «Туловищная и амниотическая складки. Поперечный разрез зародыша цыпленка».

При малом увеличении надо ориентировать объект (рисунок 22) нервной трубкой (1) кверху, найти кожную эктодерму (2), кишечную энтодерму (3), хорду (4), сомиты (5), нефротомы (6), париетальный (7) и висцеральный (8) листки спланхнотома, целом (9) и кровеносные сосуды (10).

Во многих закладках происходит дифференцировка клеток, связанная с процессами гистогенеза и органогенеза. Зародыш несколько приподнят над поверхностью бластодиска и отделен от него кольцевидным перехватом — туловищной складкой (11), раз-

рез которой виден справа и слева от нижнего края зародыша. В этом месте область перехода зародышевых частей во внезародышевые несколько прогнута вниз, в результате чего зародыш оказывается отграниченным от внезародышевых частей и обособленным от желтка, а кишечная пластинка приобретает вид желобка (12).

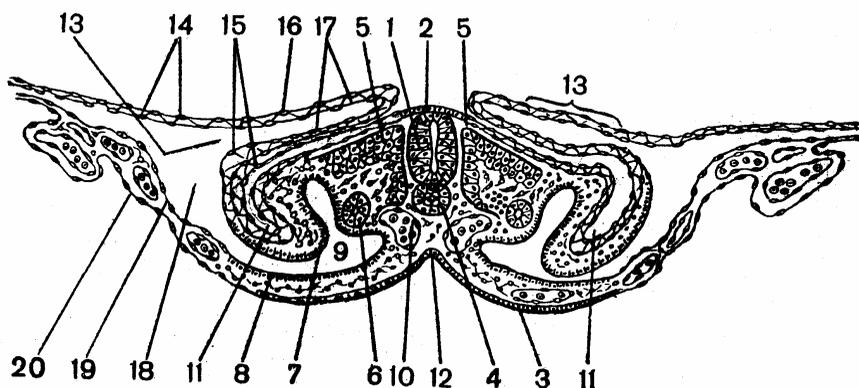


Рисунок 22 – Туловищная и амниотическая складки.  
 Поперечный разрез зародыша цыпленка [3]

Дорсально от туловищной складки образуется кольцевидной формы амниотическая складка (13), разрез которой виден по обе стороны от тела зародыша. Наружный (14) и внутренний (15) листки амниотической складки образованы внезародышевой эктодермой (16) и подстилающим ее листком мезодермы (17). Между ними, в особенности у основания складки, находится внезародышевое целомическое пространство (18). В месте, где амниотическая складка поднялась над бластодиском и отошла от остальных внезародышевых частей, стенка желточного мешка образована только внезародышевой висцеральной мезодермой (19) и желточной энтодермой (20). В дальнейшем из туловищной складки формируется пупочный канатик, в котором проходят желточный проток и желточные сосуды. Амниотическая складка зарастает над зародышем,

ее внутренний листок образует стенку амниона, а наружный — серозную оболочку.

Надо рассмотреть зародышевые закладки и внезародышевые оболочки при большом увеличении. Стенка нервной трубки (рисунок 23, А) утолщена, образована митотически делящимися клетками.

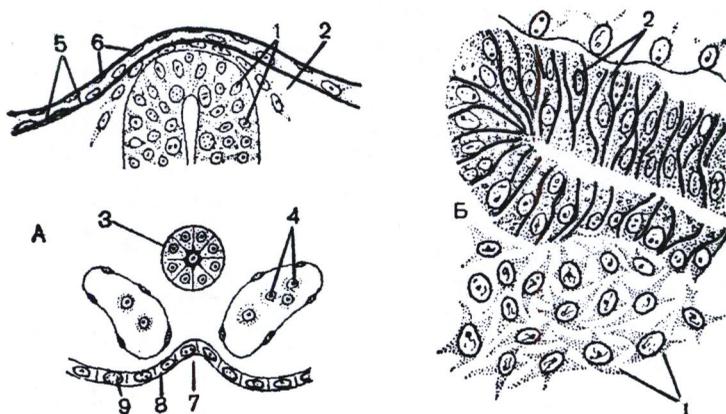


Рисунок 23 – Зародышевые закладки и внезародышевые оболочки зародыша цыплёнка [3]

Начало детерминации медуллобластов (1) и ганглиобластов (2) в нейральном и нейроглиальном направлениях удастся обнаружить при специальной обработке препарата. Вакуолизация цитоплазмы клеток хорды (3) обеспечивает внутреннее напряжение и тем самым — опорную функцию. В просвете кровеносных сосудов находятся клетки крови (4). Кожная эктодерма двуслойна, с характерно расположенными клетками (5) базального слоя и плоскоклеточной перидермой (6). Кишечная энтодерма в области желобка (7) утолщена, образована кубическими клетками (8), среди которых встречаются митозы (9). Отделы сомитов (рисунок 23, Б), обращенные к нервной трубке и хорде, преобразуются в склеротом (1), образованный синцитиально связанными звездчатыми клетками, высевающими в пространство между нервной трубкой, хордой и про-

изводными нефротомов. Остальная часть сомита является кожно-мышечной пластинкой (2) — компактной, эпителиоподобной закладкой, состоящей из столбчатых клеток с лежащими на разных уровнях ядрами.

## Занятие 9 *Развитие эмбриона птиц*

### 1 Эмбриональное развитие птиц

#### **Основные понятия по теме**

В конце первых суток инкубации в передней части бластодиска образуются нервные валики. Расположенная между ними эктодерма представляет собой нервную пластинку, которая в течение вторых суток инкубации путём скручивания преобразуется в нервную трубку. Нервные валики смыкаются в направлении спереди назад. Передний отдел нервной трубки сильно расширен – из него образуется передний мозговой пузырь. На переднем конце нервной трубки остается отверстие – *невротопор*.

В конце первых суток инкубации начинается подъём переднего конца зародыша над поверхностью бластодиска. Этот конец отделяется от бластодиска узкой впадиной – **головной складкой**. Края этой складки постепенно распространяются назад, окаймляя зародыш с боков и отделяя его от внезародышевой части. Эти боковые складки (непрерывно связанные с головной складкой) называются туловищными. Одновременно с приподниманием зародыша появляются выпячивания, образующие **головную кишку**. Вход в кишку называется **передними кишечными воротами**.

В конце вторых суток инкубации зародыш с головного конца начинает покрываться зародышевыми оболочками. Они формируются как складки внезародышевой эктодермы и примыкающего к ней париетального листка мезодермы. Эти складки удлиняются и смыкаются над телом зародыша по его средней линии, после чего шов между ними исчезает, и обе складки объединяются. В результате возникают две расположенные друг над другом оболочки. Нижняя, ближайшая к зародышу, называется **амниотической**, а верхняя, лежащая над амниотической, — **серозной**. Полость между зародышем и амниотической оболочкой называется **полостью амниона**, а полость между амниотической и серозной оболочками – **полостью внезародышевого целома** или *экзоцеломом*. Такое название дано ей потому, что она выстлана внезародышевой мезодермой.

По мере развития зародыша головная кишка удлиняется и передние кишечные ворота все далее смещаются назад, отделяя от желтка новые участки энтобласта. Через 51-56 часов инкубации на противоположном конце зародыша аналогичным образом формируется задняя кишка, спереди заканчивающаяся **задними кишечными воротами**. К четвертым суткам развития задние и передние кишечные ворота почти смыкаются, оставляя узкий просвет между кишечником зародыша и желточным мешком, — **желточный стебелёк**. Перед вылуплением зародыша через желточный стебелёк остаток желточного мешка втягивается в полость тела.

К концу третьих суток инкубации куриного зародыша появляется новый эмбриональный орган, характерный для всех амниот, - **аллантоис**. Он образован энтодермой и прилежащим к ней висцеральным листком мезодермы и представляет собой вырост задней кишки зародыша.

#### **Функции аллантоиса:**

1) *выделительная* – в нем накапливаются продукты обмена зародыша;

2) *дыхательная* – в мезодермальной оболочке аллантоиса развивается сеть кровеносных сосудов, а по мере развития зародыша аллантоис сильно разрастается и начинает занимать всю полость внезародышевого целома, тесно примыкая к серозной оболочке и через неё – к подскорлуповой оболочке яйца. При этом мезодерма аллантоиса сливается с мезодермой серозной оболочки и кровеносная сеть в обоих оболочках ещё более разрастается, что создает наилучшие условия для газообмена через поверхность яйца;

3) *питательная* – т. к. переваривает остатки белковой оболочки.

Аллантоис, так же как амниотическая и серозная оболочки, относится к внезародышевым органам. При вылуплении большая часть аллантоиса отпадает, а меньшая часть втягивается внутрь зародыша, образуя мочевой пузырь.

#### **Вопросы для самоконтроля**

1 Как происходит формирование зародышевых образований у птиц: амниона и серозы?

2 Как происходит образование аллантоиса?

3 Перечислите функции аллантоиса.

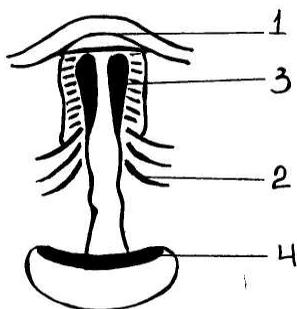
### Лабораторная работа

Цель: изучение строения эмбриона птиц на разных стадиях инкубации.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы:

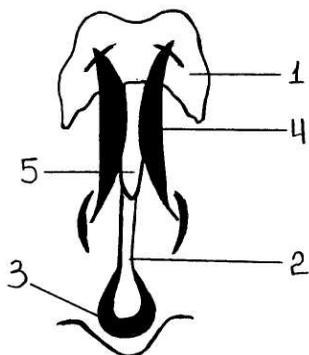
1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Ранняя нейрула (23 - 26 часов инкубации)» (рисунок 24).



- |     |                              |
|-----|------------------------------|
| 1 — | головная складка             |
| 2 — | сомиты                       |
| 3 — | первичный<br>мозговой пузырь |
| 4 — | задний невропор.             |

Рисунок 24 – Ранняя нейрула (23 - 26 часов инкубации)

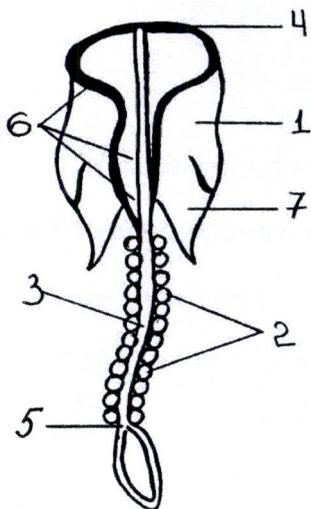
2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Средняя нейрула (26 – 29 часов инкубации)» (рисунок 25).



- |     |                           |
|-----|---------------------------|
| 1 — | головная складка          |
| 2 — | сомиты                    |
| 3 — | задний невропор           |
| 4 — | амниотическая<br>оболочка |
| 5 — | нервная трубка.           |

Рисунок 25 – Средняя нейрула (26 – 29 часов инкубации)

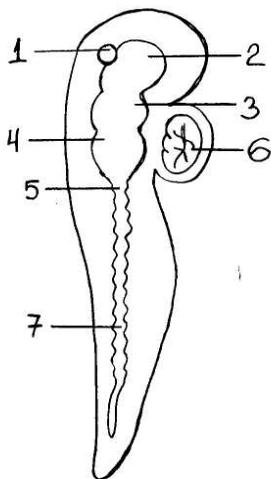
3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Поздняя нейрула (29 – 33 часа инкубации)» (рисунок 26).



- |   |   |                         |
|---|---|-------------------------|
| 1 | — | головная складка        |
| 2 | — | сомиты                  |
| 3 | — | нервная трубка          |
| 4 | — | передний невропор       |
| 5 | — | задний невропор         |
| 6 | — | три мозговых пузыря     |
| 7 | — | амниотическая оболочка. |

Рисунок 26 – Поздняя нейрула (29 – 33 часа инкубации)

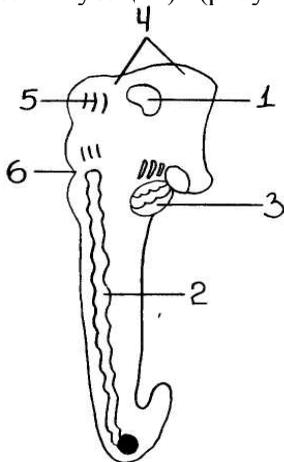
4 Рассмотреть и зарисовать препарат «Эмбрион цыплёнка (40 – 45 часов инкубации)» (рисунок 27).



- |   |   |                    |
|---|---|--------------------|
| 1 | — | глазной пузырь     |
| 2 | — | промежуточный мозг |
| 3 | — | средний мозг       |
| 4 | — | задний мозг        |
| 5 | — | продолговатый мозг |
| 6 | — | желточный пузырь   |
| 7 | — | сомиты.            |

Рисунок 27 – Эмбрион цыплёнка (40 – 45 часов инкубации)

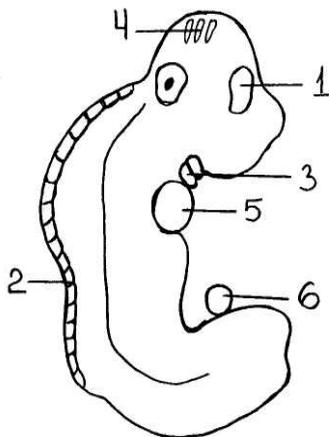
5 Рассмотреть и зарисовать препарат «Эмбрион цыплёнка (53 часа инкубации)» (рисунок 28).



- |   |   |                 |
|---|---|-----------------|
| 1 | — | глазной пузырь  |
| 2 | — | сомиты          |
| 3 | — | зачатки сердца  |
| 4 | — | мозговые пузыри |
| 5 | — | жаберные щели   |
| 6 | — | полуповорот.    |

Рисунок 28 – Эмбрион цыплёнка (53 часа инкубации)

6 Рассмотреть и зарисовать препарат «Эмбрион цыплёнка (84 часа инкубации)» (рисунок 29).



- |   |   |                             |
|---|---|-----------------------------|
| 1 | — | глазной пузырь              |
| 2 | — | сомиты                      |
| 3 | — | зачатки сердца              |
| 4 | — | жаберные щели               |
| 5 | — | закладки парных конечностей |
| 6 | — | аллантоис.                  |

Рисунок 29 – Эмбрион цыплёнка (84 часа инкубации)

## **Занятие 10 Развитие млекопитающих. Внезародышевые образования**

- 1 Раннее развитие млекопитающих
- 2 Имплантация
- 3 Классификации плацент
- 4 Функции плаценты

### ***Основные понятия по теме***

У высших (плацентарных) млекопитающих яйца алецитальные: очень небольшое количество желтка в бластомерах все же имеется, но желток впоследствии выталкивается. Дробление полное, неравномерное, асинхронное. Бластомеры связаны слабо и могут поворачиваться один относительно другого. В результате дробления образуется плотная **морула**, состоящая из 16 — 32 бластомеров. В моруле выделяется слой светлых наружных клеток и более темная плотная масса внутренних клеток. Из наружного слоя впоследствии развивается особая внезародышевая ткань – **трофобласт**, а из внутренней массы формируется сам зародыш и его провизорные органы.

В конце процесса дробления в моруле возникает обширная полость – **бластоцель**. На этой стадии зародыш называется **бластоцистой**. Однослойная стенка бластоцисты и представляет собой трофобласт. У анимального полюса бластоцисты располагается клеточная масса зародышевого узелка – эмбриобласт. В нем обособляется внутренний, обращенный в полость бластоцисты слой. Он гомологичен гипобласту зародышей птиц. Краевые клетки гипобласта разрастаются и формируют стенку так называемого желточного мешка. В желточном мешке желтка нет, но по способу своего образования он гомологичен желточному мешку птиц и является примером *рекапитуляции* – проявления черт развития эволюционных предков.

Одновременно с образованием желточного мешка формируется полость амниона путем расхождения клеток. Дно полости амниона (примыкающее к гипобласту) представляет собой зародышевый щиток, а крыша гомологична амниотической оболочке.

Зародыш развивается из зародышевого щитка, проходя через стадии первичной полоски, первичной бороздки с гензеновским узелком. После образования первичной полоски часть выселившихся из неё мезодермальных клеток проникает между трофобластом и энтодермой желточного мешка и превращается во внезародышевую мезодерму. В массе внезародышевой мезодермы появляются лакуны, которые затем сливаются между собой, образуя полость внезародышевого целома (экзоцелома). На поверхности трофобласта к этому времени развиваются многочисленные выросты – **первичные ворсинки**, в которые затем врастают клетки внезародышевой мезодермы, образуя там кровеносные сосуды. Ворсинки трофобласта с вросшими в них кровеносными сосудами называются **вторичными**, а сам трофобласт со вторичными ворсинками – **хорионом**.

Несколько позже у зародышей млекопитающих возникает структура, сходная с аллантоисом – **аллантоидная ножка**, построенная из внезародышевой мезодермы. Из неё формируются кровеносные сосуды, подрастающие изнутри к ворсинкам хориона.

Вторичные ворсинки хориона и аллантоидная ножка входят в состав плаценты – важнейшего внезародышевого органа млекопитающих, который связывает кровеносные системы плода и матери и тем самым служит для питания зародыша.

### ***Имплантация***

Для высших млекопитающих характерно более или менее плотное прикрепление зародыша к стенкам матки. Процесс прикрепления зародыша к стенке матки называется **имплантацией**. У человека она происходит на 7-е сутки, когда зародыш находится на стадии бластоцисты. В основе имплантации лежит погружение вторичных ворсинок хориона в стенку матки. В результате образуется особый орган – **плацента**, имеющая зародышевую часть (ворсинки хориона) и материнскую часть (измененная стенка матки).

У высших млекопитающих **по глубине погружения ворсинок хориона** зародыша и степени их проникновения в слизистую оболочку матки различают следующие типы плацент:

1) **эпителиохориальная плацента** (полуплацента) встречается у копытных, лемуров, китообразных. Ворсинки хориона погружаются в складки слизистой оболочки матки;

2) **десмохориальная плацента** характерна для жвачных. Ворсинки хориона в месте контакта разрушают слизистую оболочку матки и внедряются в её соединительный слой, но не достигают стенок кровеносных сосудов матки;

3) **эндотелиохориальная плацента** характерна для хищников. Ворсинки хориона проникают через весь соединительнотканый слой слизистой оболочки матки и отделяются от её сосудов только эндотелиальной стенкой;

4) **гемохориальная плацента** характерна для приматов, насекомых, рукокрылых. Ворсинки хориона прободают эндотелий, и кровеносные сосуды матки соприкасаются с кровеносными сосудами ворсинок хориона. Таким образом, кровь матери и плода разделена между собой лишь тонкой наружной оболочкой ворсинок хориона и стенками капиллярных сосудов зародыша. Установлено, что клетки ворсинок хориона активно заглатывают путем пиноцитоза целые капельки крови матери.

Существует также **анатомическая классификация плацент**, основанная на расположении ворсинок по поверхности хориона:

1) **диффузная плацента** – ворсинки образуются по всей поверхности хориона (свинья);

2) **котиledonная плацента** – ворсинки хориона собраны в группы, которым соответствуют определенным образом трансформированные участки слизистой оболочки матки – плацентомы (жвачные);

3) **зонарная (поясковая) плацента** – ворсинки хориона расположены по его поверхности в форме пояса или кольца (хищные);

4) **дискоидальная плацента** – ворсинки сконцентрированы в одном (грызуны) или двух (приматы) участках, имеющих форму диска.

Анатомические типы плацент примерно соответствуют гистологическим типам, перечисленным в том же порядке.

#### **Функции плаценты:**

1) **газообмен** – фермент трансферин переносит молекулы кислорода от гемоглобина материнской крови к гемоглобину плода (фетальный гемоглобин). Он обладает большим сродством к кислороду, чем гемоглобин матери;

2) **питательная** – на ранних стадиях развития после имплантации ворсинки хориона получают питательные вещества от клеток

слизистой оболочки матки, разрушенных при имплантации и образовании плаценты (гистотрофика). Затем основной функцией плаценты становится получение питательных материалов из материнской крови (гемотрофика). Гемотрофика осуществляется пиноцитозом;

3) *антитоксическая* – плацента способна удалять ряд токсических веществ и ядов как за счет деятельности ферментов (аналогичных ферментам печени), так и просто путём выброса токсинов в кровь матери. Плацента защищает плод от инфекции – через неё не проходят бактерии, грибки, опухолевые клетки;

4) *гормонообразовательная* – хорион плода представляет собой мощную эндокринную железу. Здесь вырабатываются гонадотропин, аденокортикотропный гормон, соматотропин (способствующий увеличению массы матки и плода) и другие гормоны, поступающие в кровь материнского организма. К плоду не поступают стероидные гормоны хориона: эстроген, андроген и прогестерон. Во второй половине беременности плацента становится источником гормонов, обеспечивающих нормальное протекание беременности и родов;

5) *кровосвертывающая* – плацента выделяет как вещества, способствующие свертыванию крови, так и фибринолитические вещества, исключая образование тромбов.

### ***Вопросы для самоконтроля***

- 1 Охарактеризуйте раннее развитие млекопитающих.
- 2 Как происходит имплантация?
- 3 Какие классификации плацент существуют? Назовите их.
- 4 Какие функции выполняет плацента?

### **Лабораторная работа**

Цель: изучение формирования внезародышевых образований млекопитающих.

Материалы и оборудование: световой микроскоп, готовые микропрепараты.

Ход работы

- 1 Рассмотреть и зарисовать препарат «Амнион человека. Тотальный препарат».

Надо найти объект при малом увеличении (рисунок 30). Затем при большом увеличении, манипулируя микровинтом и меняя фокусное расстояние, убедиться, что амниотическая оболочка представлена эпителием — внезародышевой эктодермой (А) и соединительнотканной стромой — внезародышевым париетальным листком мезодермы (Б). Эпителий образован клетками с неясными границами, бледноокрашенной цитоплазмой (1) и ядрами (2), лежащими на одном уровне, что указывает на однослойный характер эпителия на всем протяжении оболочки. В зависимости от стадии развития и местоположения эпителий может быть плоским, кубическим и высоким призматическим.

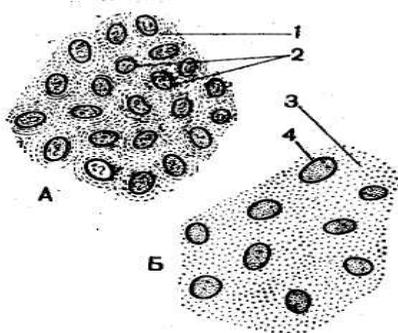


Рисунок 30 – Амнион человека [3]

В строме амниона видна эмбриональная студенистая соединительная ткань (3), в которой расположены многочисленные ядра (4) малодифференцированных клеток — фибробластов. В более дифференцированной строме амниотической оболочки различают базальную мембрану, слой плотной соединительной ткани с несколькими слоями фибробластов и слой рыхлой соединительной ткани, связывающей амнион с хорионом.

2 Рассмотреть и зарисовать препарат «Плодная часть плаценты человека. Отвесный срез».

При малом увеличении (рисунок 31) надо ориентировать препарат так, чтобы в верхнем отделе поля зрения был расположен правильный ряд темноокрашенных ядер (1), принадлежащих клет-

кам однослойного призматического эпителия. Последний входит в состав стенки амниона и выстилает плаценту со стороны, обращенной к амниотической полости. Под эпителием расположен слабоокрашенный, бедный клетками слой (2) стенки амниона, образованный эмбриональной студенистой соединительной тканью.

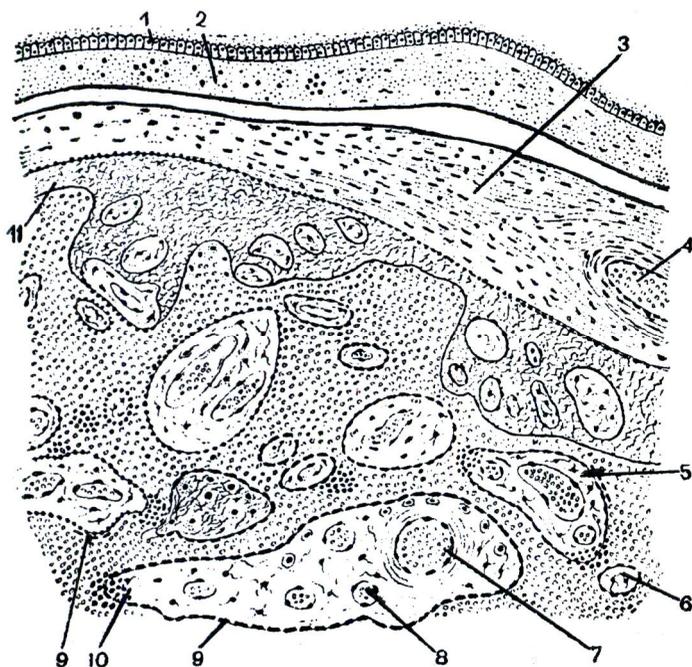


Рисунок 31 – Плодная часть плаценты человека  
(малое увеличение) [3]

При изготовлении препарата амнион может отслаиваться, образуя под собой щель. Ниже этой щели видна хориальная пластинка (3), образованная более дифференцированной соединительной тканью, содержащей пупочные кровеносные сосуды (4). Под хориальной пластинкой находятся древовидно-ветвящиеся вторичные или истинные ворсинки (5, 6) хориона. Они отходят от хориальной пластинки не равномерно, а группами по 15 — 16 штук, образуя так

называемые котиледоны. Последние в области контакта с тканями материнского организма отделены неполными перегородками, или септами. Поперечные, косые или продольные сечения ворсинок окажутся изолированными образованиями различной величины и формы. В соединительнотканной основе ворсинок видны сечения крупных пупочных сосудов (7) и капилляров (8). Ворсинки и плацентарная (внутренняя) поверхность хориальной пластинки покрыты слоем трофобласта (9). Интенсивноокрашенные ядра его клеток расположены в 1 — 2 ряда. В трофобласте некоторых ворсинок имеются скопления ядер (10) — пролиферационные почки, являющиеся местами образования новых веточек ворсинок. Межворсинковые пространства заполнены материнской кровью. Трофобласт распределен не сплошным слоем. Там, где его нет, плацентарная поверхность хориальной пластинки и поверхность ворсинок покрыты канализированным фибрином (11) — бесклеточной оксифильной массой кирпично-красного цвета. Это вещество может заполнять некоторые межворсинковые пространства, образуя конгломераты из нескольких ворсинок.

При большом увеличении (рисунок 32) видно, что поверхность ворсинок образована плазмодиотрофобластом (1), представляющим протоплазматическую массу с интенсивноокрашенными мелкими ядрами.

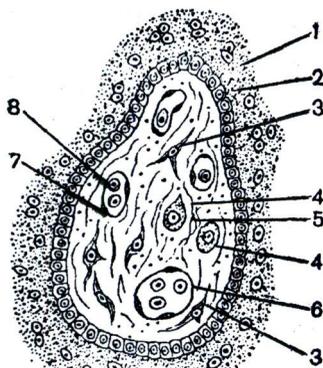


Рисунок 32 – Плодная часть плаценты человека (большое увеличение) [3]

Под плазмодием, на границе с соединительной тканью, находится цитотрофобласт (2), состоящий из одного ряда кубических клеток. Структура ядер этих клеток свидетельствует о митотической активности. В соединительнотканной основе ворсинок видны отростчатые клетки типа фибробластов (3), макрофаги (4), коллагеновые волокна (5). В просвете мелких сосудов (6) и капилляров (7) находятся клетки крови (8) зародыша.

3 Рассмотреть и зарисовать препарат «Материнская часть плаценты человека. Отвесный срез».

Материнская часть плаценты (рисунок 33) состоит из базальной пластинки, септ (перегородок) и межворсинковых пространств—лакун, заполненных кровью. При малом увеличении надо ориентировать объект базальной пластинкой (1) книзу. Последняя находится на краю среза и представляет глубокий, не разрушенный трофобластом слой слизистой оболочки матки.

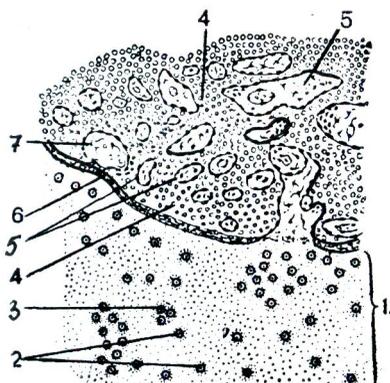


Рисунок 33 – Материнская часть плаценты человека.  
Отвесный срез [3]

Соединительная ткань базальной пластинки содержит крупные, с четкими границами и светлой цитоплазмой децидуальные (отпадающие) клетки (2). Иногда встречаются гигантские многоядерные клетки (3). Септы отходят от базальной пластинки и вдаются в толщу плаценты. Они не всегда попадают в срез; иногда могут

быть видны их основания. Перегородки делят плаценту на камеры-лакуны, которые хорошо заметны невооруженным глазом с материнской стороны плаценты. В лакунах находится кровь (4), в которую погружены ветвления ворсинок (5) хориона. Плацентарная поверхность базальной пластинки и ее перегородок покрыта слоем канализированного фибриноида (6). Концы некоторых ворсинок (7) доходят до фибриноида и срастаются с ним.

## Литература

1 Газарян, К. Г. Биология индивидуального развития животных: учебник для биол. спец. вузов / К. Г. Газарян, Л. В. Белоусов. — М. : Высшая школа, 1983. — 287 с.

2 Голиченков, В. А. Эмбриология: учебник для студ. университетов / В. А. Голиченков, Е. А. Иванов, Е. И. Никерясова. — М. : Академия, 2004. — 224 с.

3 Новиков, А. И. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии : учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. специальностям / А. И. Новиков, Е. С. Святенко. — М. : Просвещение, 1984. — 168 с.

4 Практикум по эмбриологии : учеб. пособие для студ. университетов / В. А. Голиченков [и др.]; под ред. В. А. Голиченкова. — Москва : Академия, 2004. — 208 с.

Учебное издание

**Медведева Галина Александровна  
Резникова Наталья Ивановна**

## **БИОЛОГИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ**

**Практическое пособие  
для студентов биологического факультета**

Редактор Шкредова В.И.  
Корректор Калугина В.В

Лицензия № 02330/0133208 от 30.04.04.

Подписано в печать 22.12.08. Формат 60 x 84 1/16.

Бумага писчая № 1. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 4,24.

Уч.-изд. л. 4,56. Тираж 150 экз. Заказ № .

Отпечатано с оригинал-макета на ризографе  
учреждения образования

«Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»

Лицензия № 02330/0056611 от 16.02.04

246019, г. Гомель, ул. Советская, 104